

## INVASIONI BIOLOGICHE ED EFFETTI SULLA BIODIVERSITÀ FORESTALE

Paolo Gonthier<sup>1</sup>, Massimo Faccoli<sup>2</sup>, Matteo Garbelotto<sup>3</sup>, Paolo Capretti<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Dipartimento di Scienze Agrarie, Forestali e Alimentari (DISAFA), Università di Torino, Grugliasco (TO), Italy; paolo.gonthier@unito.it

<sup>2</sup>Dipartimento di Agronomia, Animali, Alimenti, Risorse Naturali e Ambiente (DAFNAE), Università di Padova, Legnaro (PD), Italy

<sup>3</sup>University of California at Berkeley, Department of Environmental Science, Policy and Management, Berkeley, USA

<sup>4</sup>Dipartimento di Scienze delle Produzioni Agroalimentari e dell'Ambiente (DISPAA), Università di Firenze, Italy

Le invasioni operate da organismi esotici costituiscono un effetto collaterale della globalizzazione. La frequenza di introduzione di patogeni e insetti nocivi alle foreste è in continuo aumento in tutte le aree del mondo, incluso nei Paesi del Mediterraneo. Le conseguenze delle invasioni operate da patogeni e insetti sugli ecosistemi forestali sono molteplici e complesse. Sebbene la morte di singoli individui o di gruppi di piante a causa di specie esotiche possa talvolta determinare effetti benefici sulla biodiversità e sull'ecosistema foresta, creando ad esempio i presupposti per la rinnovazione naturale, nella maggior parte dei casi tali benefici sono solo temporanei e l'invasione può invece causare notevoli danni economici ed ecologici, inclusa la riduzione della consistenza numerica delle popolazioni di specie native. L'intervento volto ad eradicare il patogeno o l'insetto nelle prime fasi del suo insediamento è nella maggior parte dei casi impedito dalla difficoltà di riconoscere tempestivamente un organismo esotico, soprattutto se nell'area di introduzione sono presenti organismi nativi simili. Tra il momento dell'introduzione e quello della sua individuazione possono trascorrere diversi anni e quando l'introduzione è segnalata è ormai troppo tardi per intervenire con programmi di eradicazione. In questo contesto sono esaminate le conseguenze attuali e potenziali sugli ecosistemi forestali, i fattori determinanti l'invasività e gli orientamenti di difesa per alcuni tra i principali patogeni e insetti invasivi presenti nel nostro Paese, la maggior parte dei quali inclusi nelle liste A2 o Alert della European e Mediterranean Plant Protection Organisation (EPPO), tra cui *Heterobasidion irregulare*, *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, *Dryocosmus kuriphilus* e scolitidi del genere *Xyleborus* e *Xylosandrus*.

*Parole chiave:* *Heterobasidion irregulare*, *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, *Dryocosmus kuriphilus*, *Xyleborus* spp., *Xylosandrus* spp.

*Keywords:* *Heterobasidion irregulare*, *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, *Dryocosmus kuriphilus*, *Xyleborus* spp., *Xylosandrus* spp.

<http://dx.doi.org/10.4129/2cis-pg-inv>

### 1. Introduzione

Le invasioni biologiche operate da organismi esotici costituiscono uno tra i principali effetti collaterali della globalizzazione (Vitousek *et al.*, 1996; Lövei, 1997). La frequenza di introduzione di insetti e patogeni nocivi alle foreste è in continuo aumento in tutte le aree del mondo, incluso nei Paesi del Mediterraneo. Recenti statistiche indicano un incremento pressoché esponenziale del numero di insetti e patogeni forestali introdotti a partire dagli anni '50 del secolo scorso (Roques *et al.*, 2009; Santini *et al.*, 2013). Il numero medio di insetti introdotti ogni anno in Europa è più che raddoppiato in circa 50 anni, passando da 8,1 specie per anno negli anni '50 a 17,5 specie per anno negli anni 2000. L'area di origine degli insetti introdotti è prevalentemente l'Asia (27,9% dei casi), seguita dal Nord America (19,8%) (Roques *et al.*, 2009). Poco meno del 7% degli

insetti introdotti proviene da aree tropicali o subtropicali, ma il numero di insetti provenienti da queste aree ha subito un incremento considerevole (circa il 37%) negli ultimi 20 anni.

Recenti statistiche riguardanti i patogeni forestali invasivi introdotti in Europa indicano in modo chiaro che le aree di origine degli stessi è mutata nel corso del tempo, con il mutare delle principali aree di scambio commerciale. Fino al 1920 la maggior parte dei patogeni forestali introdotti proveniva da altri Paesi europei, dopo il 1920 dal Nord America, mentre a partire dagli anni '50 si è registrato un incremento notevole di patogeni introdotti dall'Asia (Santini *et al.*, 2013). Mentre fino al 1950 furono introdotti per la maggior parte agenti di malattie fogliari, successivamente le introduzioni hanno riguardato prevalentemente agenti di cancro e dal 1980 agenti di marciume radicale che, come noto, possono determinare effetti

ecologici più significativi sugli ecosistemi nativi (Santini *et al.*, 2013). Le conseguenze economiche ed ecologiche dell'introduzione di insetti e patogeni sugli ecosistemi forestali sono molteplici e complesse. Sebbene la morte di singoli alberi o di gruppi di alberi a causa di insetti e patogeni esotici determini in genere danni economici trascurabili, soprattutto nelle fasi immediatamente successive all'insediamento, e possa addirittura determinare effetti benefici sulla biodiversità e sull'ecosistema foresta, creando ad esempio i presupposti per l'insediamento della rinnovazione naturale, nella maggior parte dei casi tali benefici sono solo temporanei e l'invasione può invece causare notevoli danni economici ed ecologici, inclusa la riduzione della consistenza numerica delle popolazioni di specie native. Dall'analisi dei casi storici di infestazioni ed epidemie operate da insetti e patogeni esotici a livello mondiale si delinea un quadro grave. Basti pensare alle pandemie causate in Europa e Nord America dai patogeni fungini *Ophiostoma ulmi* e *O. novoulmi*, agenti della grafiosi dell'olmo associati fra gli altri allo scoltide *Scolytus multistriatus*, introdotto accidentalmente in America settentrionale, o l'epidemia causata in Europa, ma soprattutto negli Stati Uniti, da *Cryphonectria parasitica*, agente del cancro del castagno. La virulenza di *C. parasitica* sul castagno americano (*Castanea dentata*) è stata talmente elevata che il fungo in poco più di 30 anni da un singolo punto di introduzione si era già diffuso, alla velocità di circa 35 km per anno, a tutto l'areale di distribuzione della pianta ospite, provocando la morte di circa 3,5 miliardi di alberi (Mundt *et al.*, 2009). Il castagno americano è sopravvissuto con un habitus arbustivo. Non vi è stata estinzione della specie ospite, poiché occasionalmente i giovani polloni possono sopravvivere sufficientemente a lungo per fiorire e fruttificare, ma la malattia ha provocato enormi danni economici e ha mutato il paesaggio. Casi attuali rilevanti includono sia insetti sia microrganismi patogeni. Il microrganismo patogeno *Phytophthora ramorum*, la cui area di origine è ancora ignota, è presente con quattro diverse popolazioni (*lineages*) in Europa e Nord America e causa malattia su oltre 100 specie di piante ornamentali (Grünwald *et al.*, 2012). Gravissimi danni sotto il profilo ecologico sono stati registrati soprattutto nelle zone costiere degli Stati Uniti occidentali, dove il patogeno è causa del Sudden Oak Death (SOD) su piante arboree e dove sta portando all'estinzione locale un'importante Fagacea nativa, il *Notholithocarpus densiflorus*, e dove sta uccidendo oltre l'80% degli esemplari di *Quercus agrifolia* (Davis *et al.*, 2010; McPherson *et al.*, 2010). Oltre all'invasione di insetti e patogeni esotici, la minaccia può derivare anche dall'ibridazione di organismi esotici con organismi nativi, fenomeno più frequente negli ultimi 30 anni (Santini *et al.*, 2013), e che può determinare la comparsa di ibridi caratterizzati da elevata virulenza oppure in grado di attaccare ospiti non consueti per le specie parentali, come avvenuto nel caso di *Phytophthora alni* (ibrido tra *P. cambivora* e *P. fragariae*) a carico dell'ontano (Brasier *et al.*, 1999). Secondo una delle ipotesi più accreditate, nota come *enemy release hypothesis*, il successo degli organismi

esotici deriverebbe, almeno in parte, dall'assenza o minor presenza di limitatori naturali o competitori nei nuovi ecosistemi rispetto a quelli di origine (Torchin *et al.*, 2003). Tuttavia non tutti gli organismi esotici sono invasivi, anzi, solamente una piccola parte di essi riesce ad affermarsi e una parte ancor più piccola riesce a diffondersi. Ciò è ben sintetizzato dalla regola dei dieci (*tens rule*), codificata per le piante ma ampiamente utilizzata anche per altri organismi, secondo la quale solamente 1/10 delle specie importate si afferma in natura e solamente 1/10 di queste ultime si diffonde (Vander Zanden, 2005). La possibilità che un organismo esotico si diffonda in un nuovo ecosistema dipende in maniera preponderante dalla biologia dell'organismo e dal suo grado di adattamento al nuovo habitat.

Mentre l'introduzione di organismi esotici è connessa prevalentemente a fattori economici e sociali (Pautasso, 2013), la naturalizzazione e l'invasività post-introduzione dipendono prevalentemente da fattori filogenetici ed ecologici (Santini *et al.*, 2013). È stato postulato che l'invasività nella fase post-introduzione è determinata da fattori complessi ed interconnessi, che possono tuttavia essere inquadrati in due grandi categorie (Gonthier e Garbelotto, 2013). La prima si riferisce alla suscettibilità relativa delle specie ospiti native, ipotesi coerente con la mancata coevoluzione tra patogeno/insetto e ospite, mentre la seconda categoria si riferisce alla capacità dell'organismo esotico di diffondersi o trasmettersi tra gli ospiti (Gonthier e Garbelotto, 2013). Capire se i fattori alla base dell'invasione biologica sono coerenti con la prima o la seconda categoria può consentire di progettare interventi di contenimento dell'invasione al contempo efficaci e sostenibili sotto il profilo economico (Gonthier e Garbelotto, 2013).

In questo lavoro sono esaminate le conseguenze attuali e potenziali sugli ecosistemi forestali, i fattori determinanti l'invasività e gli orientamenti di difesa per alcuni tra i principali insetti e patogeni invasivi presenti nel nostro Paese, la maggior parte dei quali inclusi nelle liste A2 o Alert della European e Mediterranean Plant Protection Organisation (EPPO).

## 2. La vespa galligena del castagno *Dryocosmus kuriphilus*

L'imenottero cinipide *Dryocosmus kuriphilus* (Hymenoptera: Cynipidae) è fra gli insetti esotici più dannosi per il castagno.

Originario della Cina è stato introdotto in Europa nel 2002, più precisamente in Italia nell'area di Cuneo. Da qui ha iniziato ad espandersi in molte regioni italiane, per poi raggiungere rapidamente vari stati europei grazie al commercio di piantine, talee e materiale vivaistico proveniente da località già infestate. Ad inizio estate la femmina ovidepone nelle gemme della pianta ospite inducendo la formazione di galle fogliari, entro le quali si sviluppano le larve. La formazione di un elevato numero di galle porta ad un progressivo indebolimento della pianta che si manifesta con una ridotta fioritura e una diminuzione qualitativa

della produzione di frutti. Per limitare lo sviluppo del parassita e contenerne i danni si è ricorsi a mezzi meccanici, come la potatura dei rami più colpiti, e chimici, tra cui l'uso di insetticidi. Tuttavia questi interventi si sono spesso rivelati inefficaci o non realizzabili per difficoltà tecniche o per motivi economici o ecologici. In Giappone e negli Stati Uniti l'insetto è stato invece limitato grazie ad un programma di lotta biologica basata sull'introduzione di un nemico naturale, il parassitoide *Torimus sinensis* (Hymenoptera: Torymidae). In Italia, la lotta biologica attuata tramite l'ausilio di questo antagonista è iniziata nel 2005 con ottimi risultati (Quacchia *et al.*, 2014). Specifici studi hanno inoltre evidenziato l'adattamento a *D. kuriphilus* anche di diversi parassitoidi autoctoni, tradizionalmente associati alle vespe galligene delle querce, che hanno dunque mostrato un cambiamento d'ospite contribuendo in modo rilevante al contenimento della vespa galligena del castagno (Panzavolta *et al.*, 2013; Quacchia *et al.*, 2013).

### 3. I coleotteri scolitidi dei generi

#### *Xyleborus* e *Xylosandrus*

I coleotteri scolitidi xilofagi, e in particolare quelli appartenenti ai generi *Xyleborus* e *Xylosandrus*, sono considerati fra gli organismi invasori di maggior successo grazie alla loro capacità di essere trasportati all'interno di una vasta gamma di materiali legnosi, dove possono sfuggire alle misure di controllo preventivo e superare le condizioni climatiche avverse che si presentano durante gli spostamenti. Una volta insediatisi in nuovi ambienti, questi possono causare gravi danni al patrimonio forestale con conseguenze sotto il profilo economico e ambientale. La prima introduzione si verifica solitamente nei punti di entrata delle merci, quali porti e aeroporti, o nelle aree urbane o naturali nelle loro immediate vicinanze. Da qui gli insetti si diffondono attraverso una dispersione naturale dipendente dalla loro capacità di volo, o a distanza maggiore, se la dispersione è mediata dall'uomo. Nel corso del processo di invasione, le foreste e le aree naturali svolgono un ruolo fondamentale ma ancora poco studiato. Recenti indagini condotte in diverse decine di aree boschive localizzate in Italia nord-orientale (Veneto e Friuli Venezia Giulia) hanno analizzato i meccanismi che caratterizzano il processo di invasione biologica da parte di scolitidi xilofagi. In particolare è stato indagato l'effetto della tipologia forestale e delle specie native di potenziali alberi ospite (castagneti, faggete, orno-ostrieti, quercu-carpineti) sulla distribuzione e composizione delle comunità di scolitidi esotici appartenenti ai generi *Xyleborus* e *Xylosandrus*, al fine di predire il potenziale impatto delle stesse all'interno del nuovo ambiente e sulla fauna nativa, e identificare i siti più favorevoli per la loro stabilizzazione.

I risultati hanno dimostrato che la presenza di specie esotiche di *Xyleborus* e *Xylosandrus* è significativamente influenzata dalla tipologia forestale: il castagno è la formazione più vulnerabile all'invasione. Sebbene il numero di specie esotiche sia inferiore rispetto a quello delle specie native, la loro densità di

popolazione è nettamente superiore (in alcuni casi addirittura in fase di pullulazione) e ciò determina un rischio di perdita di biodiversità a carico delle specie native. In questo processo un ruolo fondamentale sembra essere giocato dal microclima dei diversi ambienti, il quale è in grado di modificare le possibilità di stabilizzazione delle specie esotiche influenzando lo sviluppo degli scolitidi e dei funghi simbionti ad essi associati.

### 4. L'agente del disseccamento del frassino

#### *Hymenoscyphus pseudoalbidus* (= *Chalara fraxinea*)

Il fungo ascomicete *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, meglio noto con il nome del suo anamorfo *Chalara fraxinea*, è l'agente del disseccamento del frassino (*ash dieback*), malattia che ha coinvolto negli ultimi 20 anni 23 stati europei (Timmermann *et al.*, 2011).

Generalmente la malattia colpisce *Fraxinus excelsior* e *F. angustifolia*, mentre *F. ornus*, risultato moderatamente suscettibile in prove di inoculazione in ambiente controllato, sembra essere resistente in natura (Kräutler e Kirisits, 2012). Sugli individui colpiti si osservano appassimenti e necrosi fogliari, disseccamenti dei getti apicali, caduta prematura delle foglie, emissioni di rami epicormici, scoloramenti della corteccia e necrosi a forma di diamante all'intersezione tra i rami e il fusto (Kowalski e Holdenrieder, 2009). Nelle aree in cui la malattia è presente tali sintomi vengono osservati sia su piante giovani che mature (indistintamente in bosco, vivai e aree urbane), anche se solo le prime vengono portate a morte con rapidità. Nei casi gravi i danni possono estendersi su rami causando cancri. Le piante muoiono in seguito ai progressivi disseccamenti della chioma.

Sin dai primi anni di invasione da parte del patogeno, il *pattern* di distribuzione geografica della malattia ha fatto pensare ad un organismo esotico, ipotesi recentemente confermata dall'affinità genetica riscontrata tra *H. pseudoalbidus* e *Lambertella albida*, parassita giapponese di scarso rilievo (Zhao *et al.*, 2012). Già dal 2007 la EPPO ha inserito il patogeno nella propria Alert List, con il fine di richiamare l'attenzione degli stati membri e di esortarli a comunicarne la presenza nei loro territori.

Dal 2009, *H. pseudoalbidus* è presente anche nel Nord Italia, in Friuli Venezia Giulia, Trentino, Veneto (Ogris *et al.*, 2010) e Lombardia (Maresi G., comunicazione personale). In considerazione della pericolosità della malattia, il Ministero delle Politiche Agricole, Alimentari e Forestali, con nota prot. 6451 del 19 dic. 2012, ha richiesto ai Servizi Fitosanitari Regionali informazioni sulla eventuale presenza del patogeno nei rispettivi territori.

La malattia ha colpito duramente le piantagioni di frassino utilizzate per produzione di legname di pregio dell'Europa settentrionale (Paesi Baltici, Danimarca) e centrale (Polonia e Germania). Gravi danni hanno interessato anche piante utilizzate per scopo ornamentale in Europa centrale e Gran Bretagna, mentre nell'Europa meridionale ed in particolare in Italia, *H. pseudoalbidus* rappresenta principalmente una minaccia alla biodi-

versità, in quanto i frassini suscettibili sono generalmente specie sporadiche e solo in pochi casi costituiscono impianti per arboricoltura con specie di pregio. Il contenimento del patogeno può essere perseguito con adeguati programmi di monitoraggio nei vivaia, che prevedano anche metodiche di diagnosi precoce, e in interventi di tipo estintivo dove il fungo è già presente sia a carico degli alberi a scopo ornamentale sia a carico degli alberi in foresta. Ad oggi sono in via di sperimentazione contro *H. pseudoalbidus* alcuni prodotti fitosanitari già in commercio per il trattamento in vivaio e piantagione.

### 5. L'agente di marciume radicale dei pini *Heterobasidion irregulare*

Il fungo basidiomicete di origine nordamericana *Heterobasidion irregulare* fu introdotto durante la seconda guerra mondiale nei pressi di Roma mediante importazione di legname infetto e in seguito divenne invasivo (Gonthier *et al.*, 2004, 2007; D'Amico *et al.*, 2007). Il luogo e le modalità di introduzione e di invasione sono confermate dai risultati di un recente studio di genetica di popolazione del patogeno esotico (Garbelotto *et al.*, 2013). L'areale di distribuzione di *H. irregulare* si estende dalla pineta monumentale di Fregene a Nord fino ad una piccola pineta urbana a San Felice Circeo a Sud, lungo una fascia costiera di circa 105 km (Gonthier *et al.*, 2007), prevalentemente in formazioni di pino domestico (*Pinus pinea*). Il fungo è presente anche nell'entroterra in pinete di pino domestico e pino d'Aleppo (*Pinus halepensis*) e in formazioni pure a querce caducifoglie (Gonthier *et al.*, 2012, 2014a), dove però non sembra provocare danni. L'impatto attuale, ma soprattutto quello potenziale per l'intera area europea, è rilevante, prova ne è che il fungo è stato incluso nella Alert List dell'EPPO nel 2013 e una Pest Risk Analysis è stata svolta nel dicembre del 2014. In base ad alcune indagini geostatistiche effettuate in seguito all'interpretazione di immagini satellitari, la dimensione media dei centri di mortalità di pino domestico associati alla presenza di *H. irregulare* nell'area di introduzione è di oltre 0,2 ha, ma i centri più ampi superano i 3 ha (Gonthier *et al.*, 2014a). Attualmente l'impatto è rilevante soprattutto negli impianti di pino domestico per la produzione di pinoli e nelle pinete urbane, dove la presenza del fungo potrebbe oltre che vanificare investimenti di durata decennale anche rivelarsi un grave fattore di instabilità della pianta (Gonthier *et al.*, 2014b), elemento notoriamente importante in ambiente urbano. A livello continentale, l'impatto potenziale include la riduzione della produzione legnosa, sia in termini qualitativi sia in termini quantitativi. Durante l'invasione, il fungo esotico si è ibridato in modo rilevante con la specie patogena nativa *H. annosum* (Gonthier e Garbelotto, 2011) e le conseguenze di tale ibridazione sotto il profilo evolutivo sono ignote e imprevedibili. In base ai risultati di esperimenti in ambiente controllato, *H. irregulare* non sarebbe più patogeno di *H. annosum* sui pini europei (Garbelotto *et al.*, 2010), ma sarebbe tuttavia dotato di una capacità di colo-

nizzare legno morto e di fruttificare significativamente più elevata (Giordano *et al.*, 2014) e queste due caratteristiche potrebbero essere alla base della sua invasività.

Le azioni per un efficace contenimento di *H. irregulare* non potranno non prevedere interventi chimici o biologici per prevenire le infezioni delle ceppaie in una fascia tampone esterna alla zona colonizzata e delle limitazioni alla movimentazione di legname dalla zona colonizzata verso l'esterno (Gonthier *et al.*, 2014a).

### 6. Conclusioni

Le barriere geografiche che hanno mantenuto separati diversi ecosistemi e hanno contribuito a preservare la biodiversità si stanno lentamente assottigliando. Le analisi statistiche indicano dati costantemente crescenti riguardo al flusso delle merci e in particolare a quello di vegetali e prodotti vegetali, non sempre soggetti a controlli. Allo stesso modo le analisi dei trend climatici mostrano che vanno assottigliandosi le barriere ambientali legate alle temperature e alle precipitazioni. L'intervento volto ad eradicare l'insetto o il patogeno nelle prime fasi del suo insediamento è nella maggior parte dei casi impedito dalla difficoltà di riconoscere con tempestività un organismo esotico, in modo particolare se nell'area di introduzione sono presenti organismi nativi simili. Tra il momento dell'introduzione e quello della sua individuazione possono trascorrere diversi anni o decenni e quando l'introduzione è segnalata è ormai troppo tardi per porvi rimedio. D'altro canto recenti statistiche riguardanti i patogeni forestali indicano chiaramente che la percentuale di successo delle campagne di eradicazione è di circa l'1% (Santini *et al.*, 2013). La difesa non può quindi che essere basata su ispezioni efficaci nei punti di più probabile introduzione e in interventi tempestivi di contenimento dell'invasione che siano coerenti con le caratteristiche biologiche dell'organismo introdotto e che siano sostenibili dal punto di vista economico.

### SUMMARY

#### Bioinvasions and their effects on the forest biodiversity

Biological invasions caused by introduced organisms represent collateral effects of globalization. The frequency of introduction of forest pathogens and pests is on the rise worldwide, including in Mediterranean countries. The consequences of such introductions on forest ecosystems are various and complex. Although the death of single trees or group of trees caused by introduced pathogens and pests may occasionally determine beneficial side-effects on biodiversity and on forest ecosystems, promoting for instance natural regeneration, in most cases these beneficial effects are only transient and the invasion may cause economic and ecological damages, including a reduction of the number of trees of native species. The successful eradication of invasive pathogens and pests is often

hindered by our inability to promptly recognize exotic organisms, especially if similar native organisms are present in the introduction area. It may take years for the pathogen or pest to be identified and such delay may prevent successful eradication campaigns. In this paper we examine the actual and potential effects on forest ecosystems, the factors driving the invasion and control strategies for some relevant invasive pathogens and pests present in Italy, most of which listed in the European and Mediterranean Plant Protection Organisation (EPPO) A2 or Alert Lists, including *Heterobasidion irregulare*, *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, *Dryocosmus kuriphilus* and ambrosia beetles of the genera *Xyleborus* and *Xylosandrus*.

#### BIBLIOGRAFIA CITATA E DI RIFERIMENTO

- Brasier C.M., Cooke D.E., Duncan J.M., 1999 – *Origin of a new Phytophthora pathogen through inter-specific hybridization*. Proceedings of the National Academy of Science USA, 96: 5878-5883.  
<http://dx.doi.org/10.1073/pnas.96.10.5878>
- D'Amico L., Motta E., Annesi T., Sciré M., Luchi N. et al., 2007 – *The North American P group of Heterobasidion annosum s.l. is widely distributed in Pinus pinea forests of the western coast of central Italy*. Forest Pathology, 37: 303-320.  
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0329.2007.00501.x>
- Davis F.W., Borchert M., Meentemeyer R.K., Flint A., Rizzo D.M., 2010 – *Pre-impact forest composition and ongoing tree mortality associated with sudden oak death in the Big Sur region; California*. Forest Ecology and Management, 259: 2342-2354.  
<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2010.03.007>
- Garbelotto M., Linzer R., Nicolotti G., Gonthier P., 2010 – *Comparing the influences of ecological and evolutionary factors on the successful invasion of a fungal forest pathogen*. Biological Invasions, 12: 943-957. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-009-9514-4>
- Garbelotto M., Guglielmo F., Mascheretti S., Croucher P.J.P., Gonthier P., 2013 – *Population genetic analyses provide insights on the introduction pathway and spread patterns of the North American forest pathogen Heterobasidion irregulare in Italy*. Molecular Ecology, 22: 4855-4869.  
<http://dx.doi.org/10.1111/mec.12452>
- Giordano L., Gonthier P., Lione G., Capretti P., Garbelotto M., 2014 – *The saprobic and fruiting abilities of the exotic forest pathogen Heterobasidion irregulare may explain its invasiveness*. Biological Invasions, 16: 803-814.  
<http://dx.doi.org/10.1007/s10530-013-0538-4>
- Gonthier P., Warner R., Nicolotti G., Mazzaglia A., Garbelotto M., 2004 – *Pathogen introduction as a collateral effect of military activity*. Mycological Research, 108: 468-470.  
<http://dx.doi.org/10.1017/S0953756204240369>
- 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.  
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03250.x>
- Gonthier P., Garbelotto M., 2011 – *Amplified fragment length polymorphism and sequence analyses reveal massive gene introgression from the European fungal pathogen Heterobasidion annosum into its introduced congener H. irregulare*. Molecular Ecology, 20: 2756-2770.  
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05121.x>
- Gonthier P., Lione G., Giordano L., Garbelotto M., 2012 – *The American forest pathogen Heterobasidion irregulare colonizes unexpected habitats after its introduction in Italy*. Ecological Applications, 22: 2135-2143.  
<http://dx.doi.org/10.1890/12-0420.1>
- Gonthier P., Garbelotto M., 2013 – *Reducing the threat of emerging infectious diseases of forest trees*. CAB Reviews, 8: No. 025, 1-2.  
<http://dx.doi.org/10.1079/PAVSNNR20138025>
- Gonthier P., Anselmi N., Capretti P., Bussotti F., Feducci M. et al., 2014a – *An integrated approach to control the introduced forest pathogen Heterobasidion irregulare in Europe*. Forestry, 87: 471-481.  
<http://dx.doi.org/10.1093/forestry/cpu015>
- Gonthier P., Anselmi N., Garbelotto M., 2014b – *Il cerchio di fuoco. Marciume radicale in pinete urbane. Un patogeno forestale esotico minaccia le pinete urbane: osservazioni su presenza e biologia*. Acer, 30 (5): 45-50.
- Grünwald N.J., Garbelotto M., Goss E.M., Heungens K., Prospero S., 2012 – *Emergence of the sudden oak death pathogen Phytophthora ramorum*. Trends in Microbiology, 20: 131-138.  
<http://dx.doi.org/10.1016/j.tim.2011.12.006>
- Kowalski T., Holdenrieder H., 2009 – *The teleomorph of Chalara fraxinea, the causal agent of ash dieback*. Forest Pathology, 39: 304-308.  
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0329.2008.00589.x>
- Kräutler K., Kirisits T., 2012 – *The ash dieback pathogen Hymenoscyphus pseudoalbidus is associated with leaf symptoms on ash species (Fraxinus spp.)*. Journal of Agricultural Extension and Rural Development, 4 (9): 261-265.
- Lövei G.L., 1997 – *Global change through invasion*. Nature, 388: 627-628.  
<http://dx.doi.org/10.1038/41665>
- Mundt C.C., Sackett K.E., Wallace L.D., Cowger C., Dudley J.P., 2009 – *Long-distance dispersal and accelerating waves of disease: empirical relationships*. American Naturalist, 173 (4): 456-466.  
<http://dx.doi.org/10.1086/597220>
- Ogris N., Hauptman T., Jurc D., Floreancig V., Marsich F., Montecchio L., 2010 – *First Report of Chalara fraxinea on Common Ash in Italy*. Plant Disease, 94: 133. <http://dx.doi.org/10.1094/PDIS-94-1-0133A>
- McPherson B.A., Mori S.R., Wood D.L., Kelly M., Storer A.J., Svihra P., Standiford R.B., 2010 – *Responses of oaks and tanoaks to the sudden oak death pathogen after 8y of monitoring in two coastal*

- California forests*. Forest Ecology and Management, 259: 2248-2255.  
<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2010.02.020>
- Panzavolta T., Bernardo U., Bracalini M., Cascone P., Croci F. *et al.*, 2013 – *Native parasitoids associated with Dryocosmus kuriphilus in Tuscany, Italy*. Bulletin of Insectology, 66: 195-201.
- Pautasso M., 2013 – *Responding to diseases caused by exotic tree pathogens*. In: «Infectious Forest Diseases», a cura di P. Gonthier, G. Nicolotti. CAB International, Wallingford, UK, pp. 592-612.
- Quacchia A., Ferracini C., Nicholls J.A., Piazza E., Saladini M.A. *et al.*, 2013 – *Chalcid parasitoid community associated with the invading pest Dryocosmus kuriphilus in North-Western Italy*. Insect Conservation and Diversity, 6 (2): 114-123.  
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1752-4598.2012.00192.x>
- Quacchia A., Moriya S., Bosio G., 2014 – *Effectiveness of Torymus sinensis in the biological control of Dryocosmus kuriphilus in Italy*. Acta Horticulturae (ISHS), 1043:199-204.
- Roques A., Rabitsch W., Rasplus J.Y., Lopez-Vamonde C., Nentwig W., Kenis M., 2009 – *Alien terrestrial invertebrates of Europe*. In: Handbook of Alien Species in Europe (ed. DAISIE), Springer, Berlin, pp. 63-79.
- Santini A., Ghelardini L., De Pace C., Desprez-Loustau M.L., Capretti P. *et al.*, 2013 – *Biogeographical patterns and determinants of invasion by forest pathogens in Europe*. New Phytologist, 197: 238-250.  
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04364.x>
- Timmermann, V., Børja, I., Hietala, A. M., Kirisits, T., Solheim, H., 2011 – *Ash dieback: pathogen spread and diurnal patterns of ascospore dispersal, with special emphasis on Norway*. EPPO Bulletin, 41 (1), 14-20.  
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2338.2010.02429.x>
- Torchin M.E, Lafferty K.D., Dobson A.P., McKenzie V.J. e Kuris A.M., 2003 – *Introduced species and their missing parasites*. Nature, 421: 628-630.  
<http://dx.doi.org/10.1038/nature01346>
- Vander Zanden, M.J., 2005 – *The success of animal invaders*. Proceedings of the National Academy of Science USA, 102: 7055-7056.  
<http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0502549102>
- Vitousek P.M., D'Antonio C.M., Loope L.L., Westbrook R., 1996 – *Biological invasions as global environmental change*. American Scientist, 84: 468-478.
- Zhao Y.J., Hosoya T., Baral H.O., Hosaka K., Kakishima M., 2012 – *Hymenoscyphus pseudoalbidus, the correct name for Lambertella albida reported from Japan*. Mycotaxon, 122: 25-41.  
<http://dx.doi.org/10.5248/122.25>