MICROFLORE INTERNE DES TISSUS LIGNEUX DE L'ÉPICÉA COMMUN SUR PIED

I. — INVENTAIRE DE LA MICROFLORE NATURELLE

C. DELATOUR

avec la collaboration technique de Gilberte SYLVESTRE

Laboratoire de Pathologie forestière,
Centre national de Recherches forestières, I. N. R. A.,
Champenoux, 54280 Seichamps

RÉSUMÉ

Afin de pouvoir étudier ultérieurement son influence sur la propagation du *F. annosus* à l'intérieur des arbres vivants (*Picea abies*), l'auteur a cherché à mettre en évidence la microflore accompagnatrice de l'altération. Cent arbres ont été examinés à 1,30 m puis 49 d'entre eux à 0,30 m de hauteur ; 5 arbres furent ensuite l'objet d'observations plus détaillées. L'étude des arbres sur pied a été faite à l'aide de la tarière de Pressler ; le dépôt des carottes-échantillons sur milieu nutritif gélosé permet l'obtention des micro-organismes qu'elles hébergent. Outre le *F. annosus*, furent isolés : *Mollisia* sp., *Nectria fucheliana* var. *fucheliana*, *Ascocoryne sarcoides* et, moins fréquemment des représentants des genres *Scytalidium*, *Trichoderma*, des mucorales, bactéries, etc.

Suivant leur disposition par rapport au bois sain ou altéré, trois groupes ont pu être distingués :

1. les espèces liées préférentiellement au bois sain : *Mollisia* sp., *N. fucheliana* var. *fucheliana* ;
2. les espèces liées au bois altéré comme au bois sain : *F. annosus*, *A. sarcoides* ;
3. les espèces liées exclusivement au bois altéré : *Scytalidium*, *Trichoderma*, bactéries, etc.

Les espèces du groupe 3 se rencontrent plus fréquemment à 0,30 m et sont caractéristiques de stades d'évolution avancés de l'altération desquels le *F. annosus* peut être éliminé.

Le groupe 1 est constitué de champignons qui précèdent le *F. annosus* mais dont le rôle ne peut être défini par la simple observation en nature. La présence du *Mollisia* sp. à ce niveau est une observation inédite.

Le groupe 2 est celui des champignons d'altération, ceci est connu pour le *F. annosus* mais demande à être précisé pour l'*A. sarcoides*.

INTRODUCTION

L'Épicéa commun (*Picea abies* (L.) KARSTEN) est une essence très répandue en France ainsi qu'en Europe. Sa plasticité a permis son installation dans des conditions écologiques très variées où il s'est montré n'être l'objet que de peu d'altérations

d'ordre parasitaire. Sur le plan pathologique, il subit, parfois de façon intense, les atteintes du *Fomes annosus* (FR.) COOKE, agent d'une pourriture de cœur (PERRIN et DELATOUR, 1975). Il nous a été donné de faire le point des connaissances acquises sur ce problème (DELATOUR, 1972) ; rappelons que, pour un arbre donné, l'attaque débute généralement au niveau racinaire et se développe en direction du tronc, la pourriture progresse donc dans le fût de bas en haut.

La propagation interne peut être rapide, 1,3 m en deux ans d'après RENNER-FELT (1947), mais elle peut rencontrer un certain nombre de freins. SHAIN (1971) a montré qu'une « zone de réaction » située dans l'aubier limite la progression diamétrale. Verticalement, la pourriture peut atteindre des hauteurs importantes (7 à 8 m, ANONYME, 1924, MARAITE, 1965) mais il est fréquent que la progression ralentisse ou même s'arrête plus tôt. Ceci a été observé de façon évidente en Suède par RENNER-FELT (cité par RICARD, 1970) dont nous avons eu l'occasion de visiter la placette expérimentale grâce à l'amabilité de J. RICARD : chez plusieurs arbres la colonne d'altération ne progresse plus depuis plusieurs années arrêtée à des hauteurs variables. Nous avons nous-même (PERRIN et DELATOUR, sous presse) observé des phénomènes comparables lors de l'étude de la configuration des colonnes d'altération.

Plusieurs hypothèses peuvent être envisagées pour expliquer cela :

1. variation dans le comportement du champignon,
2. changement intervenant dans le milieu ligneux,
3. compétition avec d'autres micro-organismes.

Le seul fait qui corresponde à l'hypothèse 1 a été rapporté par MARAITE (1965) qui signale qu'à partir des altérations avancées chez l'Épicéa (stades 1 et 2 de l'auteur), on isole des souches de *F. annosus* à croissance lente alors qu'à partir de la zone où l'altération n'est qu'à son début (stade 3), les souches ont une croissance rapide. Cette observation n'a jamais été reprise depuis, elle signifierait cependant que dans un même arbre, le *F. annosus* peut présenter des variations de comportement. Ces variations mériteraient d'être étudiées en prenant en compte notamment l'aptitude à la colonisation endophyte. L'hypothèse 2 est basée en particulier sur le fait que le *F. annosus* est limité dans sa croissance par l'aubier de l'arbre qui réagit en formant une zone de réaction (SHAIN, 1971). Il découle de cette observation que le bois colonisable par le *F. annosus* dans un arbre donné forme un cône interne de hauteur définie dont nous ignorons cependant les règles d'accroissement. D'autre part, des facteurs stationnels ou individuels (phénomène de dominance, état physiologique) influencent probablement le caractère de résistance de l'aubier dont dépend la hauteur colonisable.

Notre travail a eu pour but d'étudier la troisième hypothèse, certaines observations antérieures montraient l'existence de champignons et de bactéries dans le bois sain d'arbres sur pied ; pour les résineux, les observations avaient surtout été faites chez des Pins et restaient beaucoup plus fragmentaires chez l'Épicéa.

Chez un épicéa nord-américain, ETHERIDGE (1956) avait trouvé l'*Ascoryne sarcoides* (JACQ. ex GRAY) Groves et Wilson dans le bois de cœur de sujets sains, ROLL-HANSEN (1962) puis SHAIN (1971) avaient mis en évidence l'existence du *Nectria fuckeliana* BOOTH var. *fuckeliana* BOOTH dans le bois sain de *Picea abies* puis RICARD (1970) avait isolé l'*A. sarcoides* et *Cephalosporium* sp. au niveau des colonnes d'altération stabilisées.

La question du rôle de ces champignons dans d'éventuels processus d'altération ou vis-à-vis d'agents lignivores dûment reconnus, était évoquée par divers auteurs.

Il s'agissait donc pour nous, par un inventaire le plus complet possible, de préciser l'existence de la microflore accompagnatrice du *F. annosus* dans les troncs d'épicéas attaqués afin de pouvoir étudier ultérieurement le rôle qu'elle joue dans la progression endophyte du parasite.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. 1. — Placettes étudiées

L'inventaire systématique de la microflore a eu lieu dans une placette d'épicéa commun. (60 ans environ) attaquée par le *Fomes annosus*, située en forêt communale de Lifol-le-Grand (Vosges, 88).

Les échantillons suivants ont été étudiés :

- a) Cent arbres pris de façon systématique ont été sondés à 1,30 m (série totale),
- b) Au vu des résultats obtenus, 49 arbres ont été retenus parmi les précédents pour sondages à 0,30 m (série complète). Ont été choisis préférentiellement, les arbres chez lesquels le *F. annosus* était absent à 1,30 m ou ceux qui présentaient, à ce niveau, une microflore particulièrement intéressante,
- c) enfin, cinq arbres ont fait l'objet d'une étude plus précise de la répartition de la microflore : un arbre a été étudié sur pied car trop volumineux, les quatre autres ont été abattus et étudiés au laboratoire.

1. 2. — Prélèvement et isolement chez les arbres sur pied

Les prélèvements ont été effectués en forêt à la tarière de Pressler (diamètre intérieur 0,5 cm) suivant le mode opératoire suivant :

— la tarière et l'extracteur sont trempés dans l'alcool à 76 p. 100 puis égouttés rapidement au moment de leur emploi. Le trempage de la tarière s'effectue grâce à une fiole en polyéthylène souple remplie d'alcool dont le bouchon est muni d'un tube plongeur ; une simple pression sur les parois de la fiole provoque la montée de l'alcool dans le tube et donc l'immersion de la tarière si elle y a été préalablement introduite,

— au niveau choisi pour le prélèvement, une rondelle d'écorce est enlevée au scalpel et la plaie tamponnée à l'alcool,

— le sondage est effectué de façon perpendiculaire à l'arbre pour atteindre le cœur,

— la carotte-échantillon est retirée rapidement et déposée dans un tube à essai stérile bouché au coton,

— au laboratoire, les carottes-échantillons sont déposées sur gélose au malt (3 p. 100) en boîte de Petri après un rapide passage à la flamme (Gilberte SYLVESTRE, 1974). Les carottes de plus de 8 cm de longueur sont fractionnées en plusieurs tronçons qui sont alors soigneusement repérés. Les boîtes de Petri sont incubées en étuve ou dans les conditions du laboratoire. Après observations journalières, la lecture finale se fait au bout d'une dizaine de jours lorsque la microflore est suffisamment développée.

Il est à souligner que l'élimination de l'écorce au scalpel sur le terrain et le flambage rapide au laboratoire sont les deux conditions qui, en plus des règles ordinaires d'asepsie, permettent d'obtenir des prélèvements propres.

1. 3. — Isolement dans les arbres abattus

Les portions de tronc à étudier sont découpées à la tronçonneuse en sections de 90 cm de long et rapportées au laboratoire. Leur écorce est brossée vigoureusement sous l'eau courante. Lorsque les rondins sont secs, ils sont sciés en long par moitié à la scierie, les surfaces de coupe sont nettoyées de la sciure avec une brosse propre. Les faces sur lesquelles seront opérés les

prélèvements sont exposées aux rayons ultra-violetes au laboratoire après que les points de prélèvements aient été marqués au crayon. Après 15 à 30 minutes d'exposition à 10-20 cm du tube, les zones intéressantes sont recouvertes de bandes de papier stériles que l'on agrafe et qui ne sont enlevées qu'au fur et à mesure des prélèvements pour éviter leur recontamination. Les prélèvements sont effectués dans la chambre à isolements grâce à une gouge de sculpteur à gorge demi-ronde de 3 mm de diamètre. Les fragments de bois (0,3 cm environ en tous sens) sont déposés en boîtes de Petri sur gélose au malt 3 p. 100.

Cette technique qui donne des conditions d'asepsie excellentes, est, à notre avis, beaucoup plus facile d'emploi que celle développée par PAWSEY *et al.* (1974) qui nécessite un trempage des rondins dans le chlorure mercurique 0,1 p. 100 suivi d'un rinçage et d'un égouttage.

2. — RÉSULTATS

2. I. — *Les espèces isolées*

Ainsi que nous l'expliquerons ultérieurement, nous avons porté notre attention en priorité sur les espèces colonisatrices primaires du bois et non pas sur celles qui, secondaires, peuplaient abondamment le bois déjà largement altéré. Compte tenu de cette orientation, nous avons délibérément regroupé les espèces secondaires sous la rubrique « autres micro-organismes » sans avoir cherché à pousser leur identification ; parmi ces espèces, le genre *Scytalidium* a cependant été traité à part à cause de ses propriétés antagonistes potentielles en milieu ligneux, nous y reviendrons.

2. II. *Fomes annosus* (FR.) COOKE.

Ce basidiomycète est très facilement identifiable grâce à sa forme imparfaite (*Edocephalum meineckella* (HOLSON)) DANK, caractéristique ; sur malt-agar 3 p. 100, sa croissance radiale est de 50 mm en 8 jours à 26°C. Il est suffisamment classique pour que l'on ne s'y arrête pas.

2. 12. *Mollisia* sp.

Cette espèce, que nous verrons être un des éléments les plus fréquents de la microflore interne de l'Épicéa, ne développe en culture que sa forme imparfaite appartenant au genre *Phialophora*.

La colonie est d'abord hyaline puis se colore en brun verdâtre évoluant finalement vers le noir. Le mycélium est d'abord apprimé sur la gélose et intramatriciel, puis un feutrage aérien parfois très abondant peut se développer, de couleur grise puis nuancée de rouge avec l'âge. La croissance radiale est lente (15 mm en 8 jours à 26°C). *In vitro*, la production d'un pigment rouge brique semble être une caractéristique de ce champignon : nuance rouge des vieux hyphes, coloration rouge brique du milieu gélosé dès le quinzième jour de culture, cristaux de même couleur qui apparaissent dans les vieilles cultures, constitués de paillettes très effilées, le plus souvent disposées en faisceaux ou en étoiles. Nous avons tout lieu de penser que ce pigment est de la mollisine ou s'y apparente (MANGENOT, GAMS, communications personnelles).

La fructification imparfaite se rattache donc au genre *Phialophora* ; elle se développe dès le premier mois de culture. Les phialides sont disséminées le long du mycélium, isolées ou groupées par 2 ou 3, dimensions : 7-13 × 6-3 µ. Les conidies sont

hyalines, monocellulaires, rondes ou ovoïdes, $1,4-1,8-2,4 \times 1-1,4-2 \mu$, elles demeurent généralement groupées en tête des phialides. On peut voir également apparaître des glomérules blancs puis jaunâtres mesurant jusqu'à 0,1 mm de diamètre constitués d'hyphes renflés, agglomérés, dont la structure peut rappeler certains éléments extérieurs des apothécies. Nous n'avons pas pu rattacher cette forme *Phialophora* à une espèce connue.

Nous avons obtenu la forme parfaite *Mollisia* sp. (Discomycète-Hélotiale) en mai 1975 sur des bûchettes d'Épicéa inoculées puis laissées l'hiver en nature. Des réisolements à partir d'ascospores nous ont donné des souches identiques à celle de départ. L'étude que nous avons effectuée de la fructification parfaite ne nous a pas permis de conclure à une espèce précise, le genre *Mollisia* demeurant encore confus malgré l'important travail de LE GAL et MANGENOT (1958, 1969, 1961, 1966). Les principales caractéristiques de notre *Mollisia* sont les suivantes : apothécies arrondies jusqu'à 0,5 mm de diamètre dans nos exemplaires, marge régulière, stipe court de couleur brune, hyménium blanc, d'abord concave puis convexe à complète évolution, apothécie prenant sur le sec une couleur plus terne, jaunâtre. L'hyménium est constitué des éléments classiques chez les *Mollisia* : paraphyses filiformes, plus longues que les asques, asques à pore teinté en bleu par l'iode, ascospores fusiformes, bisériées, monocellulaires ou bicellulaires $6,5-7,5-8,5 \times 1,3-1,6-1,9 \mu$.

La littérature ne nous renseigne en aucune façon sur ce *Mollisia* sp. Aucun représentant de ce genre n'a jamais été identifié à notre connaissance dans les tissus internes de l'Épicéa vivant ou même d'autres résineux. Des mentions de *Phialophora* spp. ont été faites pour l'Épicéa : *Phialophora* sp. (MARAITE, 1965 ; SCHÖNHAR, 1969 ; PECHMANN, AUFSESS, 1971), *Phialophora fastigiata* (PECHMANN, AUFSESS, 1971 ; KATO, 1967), *Phialophora malorum* (PECHMANN, AUFSESS, 1971). Ces espèces ont toutes été isolées au niveau de bois altérés, ce qui correspond assez peu à la localisation de notre *Mollisia* sp. comme nous le verrons.

2. 13. *Nectria fuckeliana* BOOTH VAR. *fuckeliana* BOOTH.

Ce champignon se caractérise en culture par son abondante fructification microconidienne de type *Acremonium* (= *Cephalosporium*) et par une coloration jaune orangé fréquente chez les *Nectria*. La croissance radiale est de 13 mm en 8 jours à 26°C. La forme macroconidienne appartient au genre *Cylindrocarpon*, elle apparaît sur milieu gélosé ou sur bûchettes de bois, les macroconidies présentent jusqu'à 7 cloisons (30 μ de long). Des ébauches de périthèces peuvent apparaître sur bûchettes. Nous avons, d'autre part, obtenu une souche aux mêmes caractéristiques morphologiques et micrométriques à partir d'ascospores du *Nectria fuckeliana* BOOTH VAR. *fuckeliana* BOOTH récolté en bordure de chancre sur un épicéa mort (Rambevillers, 1969). Notre champignon en culture est conforme à la description faite par ROLL-HANSEN (1962) pour le *Nectria cucurbitula* SENSU WOLLENWEBER dont la forme macroconidienne est le *Cylindrocarpon cylindroides* WOLLENW. VAR. *tenue* WOLLENW. En 1966, BOOTH donnait cette dernière espèce comme forme conidienne du *Nectria fuckeliana* BOOTH VAR. *fuckeliana* BOOTH. *Cephalosporium* sp., *Cylindrocarpon cylindroides* VAR. *tenue*, *Nectria cucurbitula* et *N. fuckeliana* ont été fréquemment mentionnés antérieurement dans les tissus ligneux de l'Épicéa. Pour *Cephalosporium* sp. nous ne pouvons avoir aucune certitude d'identification spécifique en l'absence d'une comparaison de cultures mais pour *N. cucurbitula*, il est probable

qu'il s'agisse généralement du *N. fuckeliana* var. *fuckeliana* comme nous l'avons vu pour celui étudié par ROLL-HANSEN (1962).

2. 14. *Ascocoryne sarcoides* (JACQ. ex GRAY) Groves et Wilson.

Ce champignon se caractérise par ses cultures à l'aspect gras et de couleur rose vineux souvent intense. Croissance radiale de 18 mm en 8 jours à 26°C. Des conidies se développent abondamment à l'extrémité de conidiophores ramifiés et demeurent agglomérées en masses muqueuses. Comme le note BERTHET (1964), les conidies sont de deux types, les unes allongées, bacilliformes, les autres arrondies. Nos mesures sont les suivantes :

conidies bacilliformes : $5,5 \times 1,1 \mu$ (BERTHET : $5 \times 1,5 \mu$)

conidies arrondies : $(2,8-4) \times 1,9 \mu$ (BERTHET : $2-4 \times 2 \mu$)

Ainsi que le rapporte également BERTHET (1964), nous avons observé, dans les cultures âgées, des formations charnues globuleuses ou allongées (jusqu'à 1 cm), parfois ramifiées, rose vineux, tout à fait comparables à celles qui se développent dans la nature sur les souches au voisinage de la forme ascosporee. Ces formations constituent la forme imparfaite *Pirobasidium sarcoides* (JACQ.) HOEHN. de l'*Ascocoryne sarcoides* (JACQ. ex GRAY) Groves et Wilson (= *Coryne sarcoides* (JACQ.) TUL.) Ce champignon a été mis en évidence dans le bois de résineux pour la première fois par ETHERIDGE (1953) chez *Picea glauca*, *P. engelmanni* et *P. mariana* au Canada. Nous avons observé la forme ascosporee, parfois en abondance, dans les peuplements d'épicéas, le plus souvent sur les souches.

Les mentions d'*A. sarcoides* ou « *A. sarcoides* complex » sont nombreuses dans la littérature, aussi bien sur feuillus que sur résineux, ce champignon est donc parfaitement ubiquiste. Ses hôtes résineux connus appartiennent aux genres : *Picea*, *Abies*, *Pinus*, *Pseudotsuga*, *Tsuga*, *Larix* (ETHERIDGE, 1970).

2. 15. *Scytalidium* sp.

Plusieurs souches appartenant à ce genre ont été isolées. Le genre, créé par PESANTE (1956), appartient aux Dématiacées et se caractérise par la présence d'arthrospores caténées hyalines et de chlamydospores sombres en chapelets. Nos souches ne se rattachent pas toutes de façon évidente aux espèces actuellement décrites. Une étude systématique du genre est en cours au laboratoire indépendamment du présent travail.

Des observations préliminaires nous ont permis de distinguer deux groupes :

1. Groupe « noir » (proche de *S. lignicola* PESANTE), apparition précoce des chlamydospores régulièrement centrifuges sous forme de rayons ; absence de pigmentation (jaune) du milieu de culture, pas d'antagonisme⁽¹⁾ à distance vis-à-vis du *F. annosus* mais envahissement de celui-ci ; croissance de 37 mm en 8 jours à 26°C sur malt agar 3 p. 100. Souches concernées : S₂₃, S₃₈, Sp₃₇, Sp₃₈, Sp₄₁, Sp₄₄.

2. Groupe « blanc » (proche de *S. album* et *S. aurantiacum*), apparition irrégulière des chlamydospores, par plages ; irisations autour de l'implant, pigmentation jaune du milieu ; antagonisme à distance vis-à-vis du *F. annosus* ; croissance de 30 mm en 8 jours à 26°C sur malt agar 3 p. 100. Souches concernées : S₂, S₃₀, Sp₃₀.

(1) Antagonisme observé par confrontation sur milieu gélosé en boîtes de Petri.

Des *Scytalidium* ont été mentionnés au niveau du bois altéré chez *Picea abies* (MARAITE, 1965 ; KLINGSTROM et BAYER, 1965 ; PECHMANN et AUFSSESS, 1971), chez *Pinus banksiana* (BASHAM, 1966) et chez des feuillus (notamment PESANTE, 1956), il en a été également mentionnés dans des copeaux et dans le sol.

Certains représentants du genre *Scytalidium* ont montré des propriétés antibiotiques intéressantes notamment vis-à-vis du *F. annosus* (KLINGSTROM *et al.*, 1965 ; STRUNZ *et al.*, 1972, STILWELL *et al.*, 1973). *In situ*, RICARD (1975) semble avoir obtenu un effet curatif efficace contre *Poria carbonica* en inoculant *Scytalidium* sp. (FY) au pied de poteaux téléphoniques de Douglas alors qu'ils présentaient un début d'attaque.

2. 16. Autres micro-organismes.

Comme nous l'avons déjà signalé, ce groupe ne se rencontre, ainsi que le genre *Scytalidium* d'ailleurs, qu'au niveau des pourritures avancées ; parmi ces organismes, figurent notamment le genre *Trichoderma*, des Mucorales, des bactéries ; nous avons même observé des nématodes dont certains au moins sont l'*Aphelenchoides parietinus* ⁽¹⁾.

2. 2. — Les populations de micro-organismes et leur répartition dans l'hôte

2. 21. Résultats bruts.

Le tableau 1 récapitule les résultats obtenus sur la totalité des sondages et isollements effectués à 1,30 m et à 0,30 m. La distinction a été faite dès ce niveau entre les isolats obtenus à partir du bois sain et ceux à partir du bois altéré. Nous avons inclus sous le terme « bois altéré » toute anomalie allant de la simple coloration aux modifications structurales avancées. Un classement a été fait en fonction de l'altération d'une part et de la présence du *F. annosus* d'autre part : les numéros 1 à 6 (n° d'ordre) sont les arbres sains indemnes de micro-organismes, les numéros 7 à 80, les arbres sains ou non hébergeant le *F. annosus*, les numéros 81 à 100, les arbres sains ou non présentant des micro-organismes mais pas le *F. annosus*.

Si l'on ne considère que le *F. annosus* dans la série où il est présent et compte tenu de ce que nous savons du caractère lignivore de ce champignon, nous devons admettre que nous avons ici divers stades d'évolution ou faciès de son attaque. Le classement que nous avons adopté nous permet de reconstituer l'attaque de la façon suivante :

1° Le *F. annosus* colonise le bois sain où nous le trouvons d'abord au pied (n° 7-8) puis à 1,30 m (n° 9-10).

2° Le *F. annosus* dégrade le bois colonisé d'abord au pied (n° 12 à 16) puis à 1,30 m (n° 57, 64 à 73). Le phénomène d'altération se développe donc à la suite de la colonisation fongique mais avec un certain décalage. Ce décalage est variable, plus grand chez les numéros 9, 10 que chez les numéros 15, 16.

3° A un stade plus avancé, le *F. annosus* peut sans doute disparaître du bois qu'il a colonisé mais il n'est pas possible d'avoir de certitude sur la colonisation antérieure : il est absent au pied chez les numéros 75 à 77, à 1,30 m chez les numé-

(1) Détermination Station de Recherches sur les Nématodes I.N.R.A., Antibes.

Résultats bruts. Microflore interne

Rough results. Internal microflora

N° d'ordre	Arbre n°	Pourriture	<i>F. annosus</i>	<i>Mollisia</i> sp.	<i>N. fackeliana</i>	<i>A. sarcoides</i>	<i>Scytalidium</i>	Autres	N° d'ordre	Arbre n°	Pourriture	<i>F. annosus</i>	<i>Mollisia</i> sp.	<i>N. fackeliana</i>	<i>A. sarcoides</i>	<i>Scytalidium</i>	Autres
1	(1)	○							23	(31)	●	●					
2	(3)	○							24	(34)	●	●					
3	(6)	○							25	(39)	●	●					
4	(16)	○							26	(43)	●	●					
5	(18)	○							27	(45)	●	●					
6	(77)	○							28	(47)	●	●					
7	(83)	○							29	(49)	●	●					
8	(11)	○	○			○			30	(52)	●	●					
9	(5)	○	○			○			31	(56)	●	●					
10	(89)	○	○						32	(75)	●	●					
11	(25)	○	○	○					33	(78)	●	●					
12	(84)	○	○						34	(80)	●	●					
13	(72)	●	●						35	(81)	●	●					
14	(70)	●	●	○					36	(91)	●	●					
15	(24)	○	●					●	37	(93)	●	●					
16	(68)	○	●	○					38	(95)	●	●					
17	(14)	●	○	●					39	(97)	●	●					
18	(9)	●	●						40	(100)	●	●					
19	(12)	●	●						41	(5)	●	●	○				
20	(19)	●	●						42	(15)	●	●	○				
21	(27)	●	●						43	(20)	●	●	○				
22	(29)	●	●						44	(21)	●	●	○				
									45	(26)	●	●	○				
									46	(28)	●	●	○				
									47	(32)	●	●	○				
									48	(33)	●	●	○				
									49	(42)	●	●	○				
									50	(48)	●	●	○				
									51	(48)	●	●	○				
									52	(58)	●	●	○				
									53	(59)	●	●	○				
									54	(60)	●	●	○				
									55	(64)	●	●	○				
									56	(74)	●	●	○				
									57	(57)	●	○	○				
									58	(66)	●	●	○	○			

○ Bois sain ou isolement obtenu dans du bois sain.

(Sound wood or strain from sound wood).

● Bois altéré ou isolement obtenu dans du bois altéré.

(Decayed wood or strain from decayed wood).

Lorsque pour un arbre deux lignes sont figurées, la supérieure est celle du sondage à 1,30 m ; l'inférieure, celle à 0,30 m. When there are two lines for a tree, the upper one is the boring at 1.30 m, the other at 0.30 m.

U I

léc par sondages arbre par arbre

ra obtained by boring tress

N° d'ordre	Arbre n°	Pourriture	<i>F. annosus</i>	<i>Mollisia</i> sp.	<i>N. fuchsiana</i>	<i>A. sarcoides</i>	<i>Scytalidium</i>	Autres	N° d'ordre	Arbre n°	Pourriture	<i>F. annosus</i>	<i>Mollisia</i> sp.	<i>N. fuchsiana</i>	<i>A. sarcoides</i>	<i>Scytalidium</i>	Autres
9	(36)	●	●	●					80	(73)	●	●		●			
10	(44)	●	●	●					81	(76)	○						
11	(63)	●	●	●					82	(7)	○			○			
12	(88)	●	●	●					83	(8)	○			○			
13	(96)	●	●	●			●		84	(22)	○		○				
14	(23)	●	●	●		○		●	85	(65)	○			○			●
5	(46)	●	●	●	○	●		●	86	(41)	○				○		●
6	(71)	●	●	●	○	●			87	(61)	○				●		●
7	(82)	●	●	●	○	●			88	(30)	●			●	●		●
8	(87)	●	●	●	○	●			89	(10)	●				●		●
9	(79)	●	●	●	○	●		●	90	(37)	●				●		●
0	(51)	●	●	●	○	●	●		91	(98)	●				●		●
1	(13)	●	●	●	○	●		●	92	(38)	●				●		●
2	(69)	●	●	●		○		●	93	(62)	●				●		●
3	(17)	●	●	●		●		●	94	(90)	●						●
4	(94)	●	●	●		●		●	95	(67)	●						●
5	(85)	●	●	●	○	●		●	96	(99)	●						●
6	(53)	●	●	●	○			●	97	(92)	●						●
7	(55)	●	●	●				●	98	(40)	●						●
8	(2)	●	●	●		●	●		99	(50)	●				●		●
9	(35)	●	●	●	○				100	(86)	○				○	●	
0	(73)	●	●	●													

sondage à 0,30 m. Lorsqu'une seule ligne est figurée, il s'agit d'un sondage à 1,30 m.
ine, it is a boring at 1.30 m).

ros 78 à 80 ; dans la série 81 à 100, il est possible qu'il y ait quelques cas de disparition du *F. annosus* aux deux niveaux.

Ce schéma qui ne prend en considération que le *F. annosus* et l'altération du bois correspond bien à ce que l'on connaît de l'évolution de ce champignon chez l'Épicéa ; cependant, nos observations montrent que dans de très nombreux cas, d'autres micro-organismes sont également présents dans les troncs ; dans un cas (n° 64), nous avons obtenu jusqu'à quatre espèces différentes à un même niveau de sondage.

Examinons successivement les espèces en cause :

Le *Mollisia* sp. apparaît très généralement associé au *F. annosus* (série 41 à 64 notamment) et se situe plus fréquemment dans le bois sain. Le *N. fuckeliana* var. *fuckeliana* présente les mêmes tendances. L'*A. sarcoides* est localisé nettement dans le bois altéré mais peut se trouver aussi dans le bois sain (n° 8 notamment) ; il est particulièrement abondant dans la série 81 à 100 de laquelle le *F. annosus* est absent. *Scytalidium* sp. et la catégorie « autres » ne se trouvent que dans le bois altéré et sont surtout abondants dans la série 81 à 100.

Ces observations faites à la simple lecture des résultats bruts ne nous permettent sans doute de voir que les caractéristiques les plus évidentes de cette microflore « accompagnatrice » du *F. annosus*. Nous avons procédé à son analyse plus détaillée et en rendons compte ci-après.

2. 22. Répartition de la microflore dans l'hôte.

a) En fonction du niveau de sondage (tabl. 2).

Sans faire de distinction entre le bois sain et le bois altéré, nous constatons qu'à 1,30 m, dans la « série totale », les micro-organismes sont présents avec des fréquences différentes, le *F. annosus* venant largement en tête. A ce même niveau, nous voyons que dans la « série complète », les fréquences ne sont pas les mêmes, ceci est dû au biais que nous avons introduit par notre choix lors de l'établissement de cette série ; cependant, nous pouvons ici comparer les niveaux 1,30 m et 0,30 m. De cette comparaison, il ressort que *Mollisia* sp. et *N. fuckeliana* var. *fuckeliana* sont nettement plus fréquents à 1,30 m qu'au pied et que l'inverse se produit pour *A. sarcoides* et la catégorie « autres » qui, au pied, se classe alors juste après le *F. annosus*.

b) En fonction de l'altération (tabl. 3).

Dans chaque sondage effectué aux niveaux altérés, nous pouvons distinguer, en plus de la partie de bois altéré, une partie de bois sain de telle sorte que, même dans ces sondages, nous pouvons obtenir des espèces issues de bois sain. A partir de la totalité des sondages, chaque espèce peut donc être caractérisée par sa fréquence d'apparition dans le bois sain d'une part et dans le bois altéré d'autre part ; le tableau 3 montre les résultats obtenus à cet égard ; il ressort que, pour chaque espèce, la fréquence dominante se rencontre toujours dans la même catégorie (bois sain ou altéré) quel que soit le niveau envisagé (1,30 m ou 0,30 m). Ainsi, nous pouvons distinguer trois groupes à comportements différents :

1° Les espèces liées préférentiellement au bois sain : *Mollisia* sp., *N. fuckeliana* var. *fuckeliana* ;

TABLEAU 2

Répartition des espèces à 0,30 m et à 1,30 m
 Distribution of the species at 0.30 m and 1.30 m levels

	Série totale (Total series)		Série complète (Complete series)			
	1,30 m		1,30 m		0,30 m	
	Nombre	P. 100	Nombre	P. 100	Nombre	P. 100
<i>F. annosus</i>	67	50,7	19	32,2	23	31,0
<i>Mollisia</i> sp.	31	23,5	8	13,5	4	5,4
<i>N. fuckeliana</i> var. <i>fuckeliana</i> ..	14	10,6	13	22,0	5	6,8
<i>A. sarcoides</i>	10	7,6	9	15,2	17	23,0
<i>Scytalidium</i> sp.	4	3,0	4	6,7	5	6,8
Autres (others)	6	4,6	6	10,5	20	27,0
TOTAL	132	100	59	100	74	100

TABLEAU 3

Répartition des espèces entre le bois sain et le bois altéré
 Distribution of the species in the sound wood and in the decayed wood

		1,30 m Série totale (Total series)			0,30 m		
		Bois sain (sound wood)	Bois altéré (decayed wood)	TOTAL	Bois sain (sound wood)	Bois altéré (decayed wood)	TOTAL
<i>F. annosus</i>	Nbre	7	60	67	4	19	23
	%	10,5	89,5	100	17,4	82,6	100
<i>Mollisia</i> sp.	Nbre	19	12	31	3	4	4
	%	61,2	38,8	100	75,0	25,0	100
<i>N. fuckeliana</i>	Nbre	12	2	14	4	1	5
	%	85,7	14,3	100	80,0	20,0	100
<i>A. sarcoides</i>	Nbre	4	6	10	1	16	17
	%	40,0	60,0	100	5,9	94,1	100
<i>Scytalidium</i> sp.	Nbre	0	4	4	0	5	5
	%	0	100	100	0	100	100
Autres	Nbre	0	8	8	0	20	20
	%	0	100	100	0	100	100

2° Les espèces liées préférentiellement au bois altéré : *F. annosus*, *A. sarcoides* ;

3° Les espèces liées exclusivement au bois altéré : *Scytalidium* sp. autres.

c) Répartition territoriale dans l'hôte.

L'existence de ces trois groupes et la disposition ascendante de l'altération dans les arbres nous amènent à envisager l'existence d'une certaine répartition territoriale des espèces à l'intérieur de l'hôte. Cependant, les données recueillies à 0,30 m puis à 1,30 m ne permettent pas d'étudier cette répartition de façon satisfaisante puisque dans la plupart des cas étudiés, l'altération et la microflore associées dépassent le niveau 1,30 m. L'étude de la répartition territoriale des espèces a donc nécessité d'effectuer des observations sur des hauteurs beaucoup plus importantes ; elle n'a porté que sur quelques arbres ; les numéros 16 (68), 80 (73), 89 (10) et 99 N (hors de la série étudiée ici) ont été étudiés après abattage, le n° 86 (41) a été laissé sur pied et sondé tous les 10 cm jusqu'à 6 m de haut. Les répartitions observées sont représentées dans la figure 1. Lorsque plusieurs espèces sont présentes dans un même arbre, elles ne se trouvent pas en mélange mais occupent en réalité des sites distincts séparés ou non par des zones non colonisées. Dans quelques cas, on peut noter une bonne coïncidence de localisation entre l'altération et un champignon, c'est-à-dire une avance faible sinon nulle de celui-ci sur l'altération, c'est le cas pour *F. annosus* chez le n° (73) et le n° (68) pour partie ainsi que pour *A. sarcoides* chez les n° (10) et (73). L'avance est par contre importante dans les autres cas : 2 m environ pour *A. sarcoides* chez le n° (41), *F. annosus* quant à lui présente une avance de 2,5 m chez le n° (41) ainsi que chez le n° (10) ; chez le n° (68), une colonisation latérale se développe sur près de 1,5 m sans altération. Ces faits révèlent des dynamiques certainement très différentes du phénomène d'altération d'un arbre à l'autre.

Lorsque l'on compare les territoires occupés par les diverses espèces, nous constatons que, dans un même arbre, ceux du *F. annosus* et de l'*A. sarcoides* sont toujours parfaitement distincts sans possibilité de passage de l'un à l'autre, de ce fait les deux espèces apparaissent comme concurrentes pour le substrat. Il n'en va pas de même pour les autres espèces. En effet, chez le n° 99 N, *N. fuckeliana* var. *fuckeliana* occupe un territoire emboîté au-dessus de celui de *F. annosus* et largement en contact avec celui-ci, le même phénomène se produit pour *Mollisia* sp. avec *A. sarcoides* chez le n° (73) et avec *F. annosus* chez le n° (68) ; ces faits permettent d'envisager la possibilité d'une succession entre les espèces concernées à moins qu'il y ait antagonisme au niveau des surfaces de contact comme pourrait le laisser penser la faible progression d'*A. sarcoides* chez le n° (73) et de *F. annosus* chez le n° (68).

2. 23. Sociabilité.

Nous venons d'envisager la possibilité de concurrence et de succession entre espèces à l'intérieur des troncs ; plus haut, nous avons vu également que ces associations sont possibles et que des « exclusions » sont envisageables ; nous allons chercher à préciser ces phénomènes.

a) Sociabilité quantitative.

Si, pour une espèce donnée, nous comptons le nombre de sondages dans lesquels elle se trouve seule, puis avec une seule autre espèce, puis avec deux autres, etc.,

FIG. 1. — Répartition de la microflore et de l'altération à l'intérieur de quelques arbres. Chaque arbre est dupliqué (sauf le n° 99 N) : à gauche est représentée la microflore et à droite l'altération.

Distribution of the microflora and of the decay in some trees. Every tree is duplicated (except n° 99 N) : on the left is the microflora and on the right is the decay.

A. *Fomes annosus*; B. *Nectria fucheliana* var. *fucheliana*; C. *Ascocoryne sarcoides*; D. *Mollisia* sp.; E. Altération du bois (DECAY).

nous pourrions calculer sa fréquence d'apparition dans des populations de plus en plus nombreuses ; l'ensemble de ces fréquences caractérise la sociabilité quantitative de l'espèce. Par convention, nous avons considéré que lorsqu'une espèce est isolée seule, il s'agit d'une population d'effectif 1. Les nombres et fréquences obtenus de cette manière figurent au tableau 4. Dans ce tableau, lorsque l'on considère la répartition générale des populations en fonction de leur effectif, on constate qu'à 1,30 m les effectifs 1 et 2 sont largement dominants et en nombres sensiblement égaux et qu'à 0,30 m les populations d'effectif 3 augmentent nettement au détriment, semble-t-il, des populations d'effectif 2.

TABLEAU 4

Sociabilité quantitative des espèces
Quantitative sociability of the species

Effectif des populations (Size of populations)	Participation des espèces aux diverses populations (Contribution of the species to the different populations)								TOTAL	
	1		2		3		4			
	Nbre	%	Nbre	%	Nbre	%	Nbre	%	Nbre	%
1,30 m (totale)										
Répartition générale des populations	50	57,6	51	58,8	2	2,5	1	1,2	85	100
<i>F. annosus</i>	28	51,7	36	53,7	2	2,9	1	1,7	67	100
<i>Mollisia</i> sp.	2	6,6	27	87,0	1	3,2	1	3,2	31	100
<i>N. fuckeliana</i>	2	14,2	11	78,5	1	7,3	0	0	14	100
<i>A. sarcoides</i>	5	50,0	2	20,0	2	20,0	1	10,0	10	100
<i>Scytalidium</i> sp.	1	25,0	1	25,0	1	25,0	1	25,0	4	100
Autres (others)	2	25,0	5	62,5	1	12,5	0	0	8	100
1,30 m (complète)										
Répartition générale des populations	15	42,8	17	58,5	2	5,8	1	2,9	35	100
<i>F. annosus</i>	5	26,5	12	63,1	1	5,2	1	5,2	19	100
<i>Mollisia</i> sp.	2	25,0	5	50,0	1	12,5	1	12,5	8	100
<i>N. fuckeliana</i>	2	15,4	11	84,6	0	0	0	0	13	100
<i>A. sarcoides</i>	4	44,4	2	22,2	2	22,2	1	11,2	9	100
<i>Scytalidium</i> sp.	1	25,0	1	25,0	1	25,0	1	25,0	4	100
Autres (others)	1	16,7	4	66,6	1	16,7	0	0	6	100
0,30 m										
Répartition générale des populations	16	51,2	12	36,7	10	25,6	1	2,5	39	100
<i>F. annosus</i>	8	34,7	8	31,7	6	26,0	1	4,6	23	100
<i>Mollisia</i> sp.	1	25,0	2	50,0	1	25,0	0	0	4	100
<i>N. fuckeliana</i>	1	20,0	2	40,0	2	40,0	0	0	5	100
<i>A. sarcoides</i>	4	23,5	5	29,4	7	41,1	1	6,0	17	100
<i>Scytalidium</i> sp.	0	0	2	50,0	3	60,0	0	0	5	100
Autres (others)	2	10,0	5	25,0	11	55,0	2	10,0	20	100

Les chiffres en italique sont les fréquences maximales de chaque espèce.
 (The underlined numbers are the maximum frequencies of ever species).

Voulant analyser le comportement de chacune des espèces, nous devons d'abord remarquer que certaines d'entre elles sont trop peu abondantes pour que leur répartition en quatre catégories soit interprétable ; nous nous limiterons aux plus nombreuses. A 1,30 m (série totale), le *F. annosus* a une répartition semblable à la répartition générale, ce qui est normal puisqu'il s'agit de l'espèce dominante ; les autres s'en écartent notablement : *Mollisia* sp. et *N. fuckeliana* var. *fuckeliana* sont préférentiellement présentes dans des populations d'effectif 2.

A 0,30 m, le *F. annosus* présente toujours les mêmes tendances que la répartition générale à ce niveau mais deux espèces dominent nettement dans les populations d'effectif 3 : *A. sarcoides* et la catégorie « autres ».

Il ressort donc :

1° que lorsque l'on passe du niveau 1,30 m au niveau 0,30 m, nous allons vers une complexité croissante des populations de micro-organismes,

2° comparées au *F. annosus*, certaines espèces sont caractéristiques des populations simples (2 constituants), d'autres de populations plus complexes (3 constituants). Ces faits confirment l'hypothèse d'un phénomène de successions que nous pouvons chercher à préciser encore en analysant la compatibilité des espèces entre elles.

b) Sociabilité qualitative.

Si nous comptons le nombre de sondages dans lesquels une espèce A est présente avec l'espèce B puis avec chaque espèce successivement, nous pourrions calculer les fréquences de présence conjointe de l'espèce A avec toutes les autres prises individuellement ; l'ensemble de ces fréquences caractérisera la sociabilité qualitative de l'espèce A. Elle correspond à la notion de sociabilité développée par THIERCELIN *et al.* (1972). Les fréquences obtenues de cette manière figurent au tableau 5 ; par convention, lorsqu'une espèce est isolée seule, nous l'avons considérée associée avec elle-même ; d'autre part, connaissant le nombre de cas d'association de chaque espèce, nous avons calculé la fréquence théorique des associations deux à deux dans l'hypothèse d'une répartition au hasard. Nous avons donc à 1,30 m ainsi qu'à 0,30 m deux répartitions dont la question est de savoir si elles sont différentes ou non. Le test χ^2 nous indique qu'à 1,30 m la différence est significative à 1 p. 100 mais à 0,30 m à 20 p. 100 seulement. On peut donc dire qu'à 1,30 m au moins certains couples ne se forment pas au hasard mais ; compte tenu des effectifs, il n'est pas possible de procéder à l'analyse statistique pour chaque couple. Nous pouvons néanmoins dégager quelques tendances au niveau 1,30 m. Pour ce qui concerne le *F. annosus* il forme des couples anormalement fréquents avec *Mollisia* sp. et *N. fuckeliana* confirmant sur l'ensemble des sondages à ce niveau le comportement particulier de ces deux espèces vis-à-vis du *F. annosus* ; il forme des couples anormalement peu nombreux avec *A. sarcoides* confirmant son caractère concurrent vis-à-vis du *F. annosus* (mais cette tendance est absente à 0,30 m) ; avec la catégorie « autres » il forme des couples de fréquence normale signifiant qu'il y a indifférence. *Mollisia* sp. seul, apparaît à 1,30 m avec une fréquence très faible qui est sans doute la conséquence de son association privilégiée avec le *F. annosus*.

TABLEAU 5

Sociabilité qualitative

A 1,30 m (série totale) comme à 0,30 m, tous les couples possibles ont été considérés, ce qui nous conduit à 150 et 100 couples respectivement

Qualitative sociability

At 1,30 m (total series) and at 0,30 m every possible pair was considered, we have respectively 150 and 100 pairs

1,30 m (totale)	<i>F. annosus</i>	<i>Mollisia</i> sp.	<i>N. fucheliana</i> var. <i>fucheliana</i>	<i>A. sarcoides</i>	<i>Scytalidium</i> sp.	Autres	TOTAL
<i>F. annosus</i>	28 32,68	25 16,33	10 7,0	2 6,53	1 3,26	4 4,2	70
<i>Mollisia</i> sp.		2 8,18	2 3,5	2 3,26	2 1,63	2 2,1	35
<i>N. fucheliana</i> var. <i>fucheliana</i>			2 1,5	1 1,4	0 0,7	0 0,9	15
<i>A. sarcoides</i>				5 1,32	3 0,65	1 0,84	14
<i>Scytalidium</i> sp.					1 0,34	0 0,42	7
Autres						2 0,54	9
0,30 m							150
<i>F. annosus</i>	8 9,61	3 1,55	3 2,17	9 8,06	1 2,48	7 7,13	31
<i>Mollisia</i> sp.		1 0,25	0 0,35	1 1,3	0 0,4	0 1,15	5
<i>N. fucheliana</i> var. <i>fucheliana</i>			1 0,49	0 1,82	0 0,56	3 1,61	7
<i>A. sarcoides</i>				4 6,76	4 2,08	8 5,98	26
<i>Scytalidium</i> sp.					0 0,64	3 1,84	8
Autres						2 5,3	23
							100

Dans chaque case, le premier chiffre est le nombre observé, le second le nombre théorique calculé suivant une répartition au hasard.

(In every case, the first number is the observed one, the second is the theoretical one, calculated according to a randomised distribution.)

DISCUSSION — CONCLUSION

Pour mettre en évidence la microflore interne des troncs d'Épicéa, nous avons utilisé une méthode et des techniques dont il convient d'analyser l'efficacité.

Le sondage à la tarière, méthode non destructive de prélèvement, ne constitue

qu'une prise d'échantillon orientée dans un milieu rarement symétrique (zones de colonisation, altérations, cœur de l'arbre : excentrés) de telle sorte qu'un échantillon donné peut ne pas être entièrement représentatif du niveau de prélèvement, cependant, à l'échelle de la placette, il y a compensation entre tous les arbres mais une certaine imprécision subsistera lorsque nous examinerons les liaisons entre espèces.

Le niveau 1,30 m, hauteur maximum des prélèvements (hauteur d'homme), n'est certainement pas idéal dans le cas présent pour étudier les premiers stades de colonisation des troncs ; c'est pour cela que, chez quelques arbres, nous avons été amené à effectuer des observations à de plus grandes hauteurs mettant en œuvre des moyens plus importants (grimpage ou abattage) ; au niveau 1,30 m, nous avons cependant recueilli des informations intéressantes sur la microflore colonisatrice primaire, confirmées et précisées par les observations effectuées plus haut.

La mise en évidence proprement dite des éléments de la microflore a été faite par incubation des carottes-échantillons sur milieu nutritif gélosé. On peut penser que la compétition entre espèces au moment de la colonisation de ce substrat peut aboutir à l'élimination de certaines d'entre elles. Cette éventualité, dans le cas présent, est réduite dans la mesure où les espèces occupent au départ un certain volume de bois dans les carottes-échantillons ; de ce fait, même si elles se font supplanter au niveau du milieu nutritif, elles pourront se maintenir un certain temps et être observées au niveau de la carotte elle-même. Il reste cependant probable que certains micro-organismes ne s'expriment pas et notamment des bactéries, ceci doit être particulièrement vrai pour les prélèvements effectués en zones très altérées où le bois est souvent réduit en charpie et les micro-organismes nombreux. Ayant porté notre attention en priorité sur les pionniers de la colonisation, nous n'avons pas cherché à affiner la méthode d'isolement à ce niveau.

Les résultats que nous avons obtenus montrent que le *F. annosus* est le principal responsable de la pourriture de cœur des épicéas dans la placette étudiée et nous avons pu retrouver les différents stades de l'attaque conformément au schéma classique de développement de ce champignon dans les troncs. Il est apparu également qu'avec le *F. annosus* et à sa suite se développent un certain nombre de micro-organismes mais notre but n'a pas été de préciser ce phénomène de successions au niveau du bois altéré.

Nous avons donc recherché plus particulièrement les colonisateurs primaires du bois ; *F. annosus* figure parmi ceux-ci mais nous avons trouvé également *Mollisia* sp. et *N. fuckeliana* var. *fuckeliana* dont nous avons vu qu'ils se présentent de façon telle dans les troncs et par rapport au *F. annosus* que nous devons envisager les relations qu'ils peuvent entretenir avec lui. Lorsque le *F. annosus* progresse en hauteur et qu'il rencontre un territoire déjà occupé par l'une de ces deux espèces, il peut se trouver dans trois situations différentes :

1. Il est indifférent à cette présence et sa progression n'est pas affectée, dans ce cas, il y a succession fortuite ;
2. Il rencontre un territoire modifié en sa faveur où il peut progresser plus aisément et dans ce cas, il y a une succession vraie ;
3. Il est gêné par l'occupation préalable du site, par sa modification ou par une activité antagoniste et dans ce cas, il y a ralentissement ou arrêt de la progression.

Si l'on considère le cas du *Mollisia* sp. son association préférentielle avec le *F. annosus* militerait en faveur de l'hypothèse de la succession vraie, de plus, la rareté des cas où il se trouve seul dans le tronc laisse penser que lorsqu'il colonise un arbre, le *F. annosus* lui succède dans la plupart des cas ; chez l'arbre n° (68) (fig. 1) cependant on peut envisager un effet antagoniste du *Mollisia* sp. puisqu'il y a arrêt du *F. annosus* ; nous ne pouvons donc pas conclure de façon définitive, de plus, aucune observation antérieure concernant cette espèce ne peut nous servir de référence.

Pour le *N. fuckeliana* var. *fuckeliana*, nos observations font apparaître un comportement assez semblable. Des mentions antérieures de cette espèce existent dans la littérature de telle sorte qu'elle peut être considérée comme classique dans le bois de l'Épicéa sur pied. Elle a été signalée associée ou non à une altération du bois (ROLL-HANSEN, 1962 ; SCHÖNHAR, 1969, 1973 ; SHAIN, 1971 ; BAZZIGHER, 1973 ; PECHMANN et AUFSSESS, 1974). ROLL-HANSEN (1962) qui l'a étudiée spécialement signale que sa croissance peut être de 180 cm en 7 ans dans le tronc et les racines et qu'elle provoque tout au plus une légère coloration brun-rouge du bois sans affecter de façon apparente ses qualités. Seul SHAIN (1971) a discuté la signification de sa présence vis-à-vis du *F. annosus* ; il l'isole fréquemment dans la « zone de réaction » qui se développe dans l'aubier autour de la colonne de *F. annosus* et suggère qu'elle participe au caractère inhibiteur de cette zone. La localisation de *N. fuckeliana* var. *fuckeliana* indiquée par SHAIN (1971) correspond bien à nos observations, cependant, cette localisation dans la « zone de réaction » n'est pas décisive pour conclure à un effet inhibiteur ; en effet, et ceci est également vrai pour *Mollisia* sp., elle pourrait n'être que le résultat de l'élimination par *F. annosus* : lorsque celui-ci progresse, les espèces pré-existantes seraient reléguées en périphérie (cône emboîté) et ne se maintiendraient dans l'aubier que parce qu'il est moins favorable au *F. annosus*.

En ce qui concerne l'*A. sarcoides*, nous avons vu qu'il peut se comporter en colonisateur primaire des troncs (présence dans le bois sain) mais qu'on le rencontre dans la majorité des cas au niveau de zones altérées, en cela son comportement ressemble à celui de *F. annosus*.

Ce comportement a déjà été observé antérieurement ; l'*A. sarcoides* a été décelé en bordure des altérations ou même dans des zones totalement saines chez *Picea abies* (KATO, 1967 ; RICARD, 1970), chez *P. glauca*, *P. engelmanni*, *P. mariana* (ETHERIDGE et CARMICHAEL, 1955), *P. mariana* (BASHAM, 1973) et chez *Pinus contorta* (BOURCHIER, 1961). Il a été également décelé au niveau du bois altéré chez *Picea abies* (KATO, 1967, ZYCHA et DIMITRI, 1968, SCHÖNHAR, 1969, 1973 ; PECHMANN et AUFSSESS, 1971), chez *P. mariana* (BASHAM, 1973) et chez d'autres résineux, notamment *Pinus contorta* (NORDIN et al., 1955 ; ETHERIDGE et CARMICHAEL, 1955 ; BOURCHIER, 1961 ; NIGHSWANDER, 1963 ; ROBINSON et LOMAN, 1963 ; BASHAM, 1966).

ETHERIDGE (1970) rapporte l'observation suivante résultant d'une prospection réalisée sur *Picea glauca*, *P. engelmanni* et *P. mariana* en Alberta : « L'*A. sarcoides* était présent dans 7,1 p. 100 des échantillons provenant d'arbres sans altération ; dans 17,8 p. 100 des échantillons apparemment sains provenant d'arbres altérés ; dans 57,1 p. 100 des échantillons présentant une coloration rouge et dans environ 14 p. 100 des échantillons présentant une pourriture commençante ou avancée. Ces faits indiquent clairement que l'*A. sarcoides* précède plutôt qu'il ne suit l'infection des agents d'altération confirmant son rôle d'envahisseur primaire des arbres vivants ».

Ces observations sont confirmées par BASHAM (1973) qui précise que *Picea mariana* n'est abondamment colonisé par ce champignon qu'à partir de 75 ans environ. Nos observations cependant tendent à montrer que l'*A. sarcoides* n'entretient pas avec le *F. annosus* des relations qui entrent dans le cadre d'une succession et qu'en cela, il ne précède pas le *F. annosus* mais rentre plutôt en concurrence avec lui pour la colonisation du substrat.

D'autre part, l'*A. sarcoides* est généralement considéré comme un champignon non lignivore compte tenu d'observations de laboratoire dont nous discuterons dans un article ultérieur. Cependant, l'observation des arbres n° (10) et (73) milite en faveur d'une thèse inverse puisqu'il y a parfaite coïncidence entre l'*A. sarcoides* et l'altération à moins que l'on imagine que l'*A. sarcoides* ait supplanté totalement le vrai responsable de l'altération observée. Enfin, il est à noter que contrairement au *F. annosus*, l'*A. sarcoides* voit sa fréquence augmenter lorsque l'on passe du niveau 1,30 m à celui du pied (tabl. 2) indiquant au moins qu'il n'est affecté ni par l'arrivée des espèces secondaires, ni par l'état avancé de l'altération du bois.

En conclusion, nous pouvons dire que les colonisateurs primaires que nous avons mis en évidence dans le tronc de *Picea abies* présentent des comportements bien différents. Le *F. annosus* est un agent d'altération bien connu dont nous avons vu qu'il ouvre la voie à un cortège d'organismes secondaires dans le bois qu'il a colonisé, leur cédant la place progressivement. L'*A. sarcoides* apparaît comme un concurrent du *F. annosus* pour la colonisation du substrat, leurs relations ne rentrant pas dans le cadre d'une succession ; contrairement au *F. annosus*, l'*A. sarcoides* peut se maintenir au niveau des altérations avancées, ce qui est remarquable pour un colonisateur primaire ; son rôle lignivore quoique possible ne peut pas être affirmé à partir de nos observations, il a d'ailleurs été nié par nombre d'auteurs. Quant au *Mollisia* sp. et au *N. fuckeliana* var. *fuckeliana*, ils ont des comportements voisins, ils sont présents surtout dans le bois sain et ne se maintiennent que rarement dans le bois altéré, leur pouvoir lignivore fait donc question, de plus, lorsqu'ils sont présents en même temps que le *F. annosus* dans les arbres, ils occupent des sites situés en avant de son front de progression et largement en contact avec lui, la signification de ce voisinage a été discutée mais plusieurs hypothèses demeurent envisageables.

En fait, seul un travail expérimental pourra permettre de répondre aux questions concernant le pouvoir lignivore des colonisateurs primaires des troncs et les relations que ces espèces entretiennent entre elles.

Reçu pour publication en avril 1976.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier :

— l'O.N.F., Centre de Neufchâteau et la commune de Liffol-le-Grand pour les facilités de travail en forêt,

— M. J. RICARD qui est à l'origine de ce travail,

— M. le Professeur BOLDIN et M. BERTHET pour l'envoi de souches du genre *Ascocoryne*,

— MM. PINON et PERRIN pour leur aide de tous les jours ainsi que M. MORELET plus particulièrement pour son aide en matière de systématique,

— M^{me} Gilberte SYLVESTRE, épouse GUINOT dont le nom figure en tête de l'article pour son indispensable aide technique.

SUMMARY

INTERNAL MICROFLORA OF THE WOOD TISSUS
OF THE STANDING NORWAY SPRUCE
I. — INVENTORY OF THE NATURAL MICROFLORA

With the ultimate aim of studying its influence on the propagation of *F. annosus* inside trees (*Picea abies*), the author studied the associated microflora of *F. annosus*. 100 trees were sampled at 1.30 m level and 49 of them at 0.30 m; 5 trees were then felled for more accurate observations. The study of the standing trees was made with the Pressler borer; by putting the cores on a nutritive medium the micro-organisms were obtained. In addition to *F. annosus* we found: *Mollisia* sp., *Nectria fucheliana* var. *fucheliana*, *Ascocoryne sarcoides* and less frequently, fungi of the genus *Scytalidium*, *Trichoderma*, mucorales, bacteries.

According to their position in the sound or decayed wood, three groups were able to be distinguished:

1. The species located exclusively in the decayed wood (*Scytalidium*, *Trichoderma*, bacteries).
2. The species located preferentially in the sound wood (*Mollisia* sp., *N. fucheliana* var. *fucheliana*).
3. The species located indifferently in the sound or the decayed wood (*F. annosus*, *A. sarcoides*).

The group 1, more abundant at the 0.30 m level is typical of advanced stages of the decay in which *F. annosus* may be eliminated. The group 2 is composed by fungi which seem to precede *F. annosus* but is it not possible to define their action only by observation of the natural phenomenon. The presence of *Mollisia* sp. here is an original observation. The group 3 is that of the agents of decay; this is well known for *F. annosus* but rests under discussion for *A. sarcoides* and needs to be confirmed.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANONYME, 1924. La pourriture rouge de l'Épicéa en Belgique. *Soc. Cent. Forest. de Belg. Bul.*, **31**, 653-657.
- BASHAM J. T., 1966. Heart rot of jack pine in Ontario. I. The occurrence of basidiomycetes and micro-fungi in defective and normal heart-wood of living jack pine. *Can. J. Bot.*, **44**, 275-295.
- BAZZIGHER G., 1973. Wundfäule in Fichtenwäldungen mit alten Schölschäden. *Eur. J. For. Path.*, **3** (2), 71-82.
- BERTHET P., 1964. Formes conidiennes de divers discomycètes. *Bull. Soc. Mycol., France*, **80** (1), 125-149.
- BOOTH C., 1966. The genus *Cylindrocarpon*. *Myc. Pap.*, **101**, 1-56.
- BOUCHIER R. J., 1961. Laboratory studies in microfungi isolated from the stems of living lodgepole pine, *Pinus contorta* DOUGL. *Can. J. Bot.*, **39**, 1373-1385.
- DELATOUR C., 1972. Le *Fomes annosus*. *R. F. F.*, **21** (1), 20-38.
- ETHERIDGE D. E., 1953. Decay of subalpine spruce on the rocky mountains forest reserves in Alberta. *Bi-m. Progr. Rep. Dept. Agric. Can.*, **9** (6), 3.
- ETHERIDGE D. E., 1956. Occurrence of *Coryne sarcoides* with heartrot fungi on spruce in Alberta, Canada. *Abstr. Brit. Mycol. Soc. Trans.*, **39** (3), 385-386.
- ETHERIDGE D. E., 1970. *Ascocoryne sarcoides* (JACQ. ex GRAY) Groves et Wilson and its association with decay of conifers. *Université Laval. Bull.* n° 13, 19-26.
- ETHERIDGE D. E., CARMICHAEL E., 1955. Further observations on the occurrence of *Coryne sarcoides* (JACQ.) Tul. on spruce in Alberta. *Bi-monthly Progr. Rept.*, **11** (6), 3.
- KATO F., 1967. Auftreten und Bedeutung des Wurzelschwammes (*Fomes annosus* (FR.) COOKE) in Fichtenbeständen Niedersachsens. *Schriftenreihe Forstl. Fak. Univ. Göttingen*, **39**, 35-120.
- KLINGSTROM A., BEYER L., 1965. Two new species of *Scytalidium* with antagonistic properties for *Fomes annosus*. *Svensk. Bot. Tids.*, **59**, 30.

- LE GAL M., MANGENOT F., Contribution à l'étude des Mollisioidées.
1958. *Revue de Mycologie*, **23**, 28-86.
1960. *Revue de Mycologie*, **25**, 135-214.
1961. *Revue de Mycologie*, **26**, 262-331.
1966. *Revue de Mycologie*, **31**, 3-44.
- MARAITE H., 1965. Contribution à l'étude de la pourriture rouge de l'Épicéa. *Univ. Cath. Louvain*, 82 p.
- NIGHTSWANDER J. E., 1963. Record of occurrence of *Coryne sarcoides* in lodgepole pine and association with decay fungi. In: *Ann. Rept. For. Entomology and Pathology Branch, Dept. Forestry, Canada* year ending march.
- NORDIN V. J., HEMING W. O., BLYTH W., 1955. Red stain and other decays of lodgepole pine in Alberta. Interim Rept. 1955-1. *For. Biol. Lab., Calgary, Alta*, april 1955.
- PAWSEY R. G., STANKOVICOVA L., 1974. Studies of extraction damage decay in crops of *Picea abies* in Southern England. I. Examination of crops damaged during normal forest operations. *Eur. J. For. Path.*, **4**, 129-137.
- PECHMANN H., AUFSCHNIGG H., 1971. Untersuchungen über die Erreger von Stammfäulen in Fichtenbeständen. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **90** (4), 259-284.
- PERRIN R., DELATOUR C., 1975. Pertes économiques dues au *Fomes annosus* chez l'Épicéa, cas d'une coupe à blanc. *R. F. F.*, **27** (3), 192-195.
- PERRIN R., DELATOUR C. Méthode d'estimation de la hauteur de pourriture dans le tronc des Épicéas sur pied atteints par le *Fomes annosus* (FR.) COOKE. *Eur. J. For. Path.*, (sous presse).
- PESANTE A., 1956. Osservazioni su una carie del Platano. *Ann. Sper. Agr. N. S.*, **11**, 249-266.
- RENNERFELT E., 1947. Om rottrötan (*Polyporus annosus* FR.) i Sverige. Dess utbredning och sätt att uppträda? Medd. Skogsforsk. *Inst. Stockh.*, **35**, 1-88.
- RICARD J., 1970. Biological control of *Fomes annosus* in Norway spruce (*Picea abies*) with immunizing commensals. *Studia forestalia suecica*, **84**, 50 p.
- RICARD J., 1975. Biological control of decay in Douglas fir poles. Seven years perspective. *Eur. J. For. Path.*, **5**, 175-177.
- ROBINSON R. C., LOMAX A. A., 1963. Fungi isolated in culture from red heartwood stain and advanced decay of lodgepole pine in Alberta. *Can. J. Bot.*, **41**, 1371-1375.
- ROLL-HANSEN F., 1962. *Nectria cucurbitula* sensu Wollenweber, its *Cephalosporium* state and some other *Cephalosporium* spp. from stems of conifers. *Meddelelser fra Det norske Skorforsoksvesen*, **27** (3), 293-312.
- SCHÖNHAR S., 1969. Untersuchungen über das Vorkommen von Rotfäulepilzen in Fichtenbeständen der Schwäbischen Alb. *Mitteilungen des Vereins für Forstliche Standortskunde und Forstpflanzenzüchtung*, **19**, 20-28.
- SCHÖNHAR S., 1973. Zur Ausbreitung von *Fomes annosus* und anderer Rotfäulepilze in Fichtenbeständen 2. generation. *Mitteilungen des Vereins für Forstliche Standortskunde und Forstpflanzenzüchtung*, **22**, 3-8.
- SHAIN L., 1971. The response of sapwood of Norway spruce to infection by *Fomes annosus*. *Phytopath.*, **61** (3), 301-307.
- STILLWELL M. A., WALL R. E., STRUNZ G. M., 1973. Production, isolation and antifungal activity of *Scytalidin* a metabolite of *Scytalidium* sp. *Can. J. Microbiol.*, **19**, 597-602.
- STRUNZ G. M., KAKUSHIMO M., STILLWELL M. A., 1972. *Scytalidin*: a new fungitoxic metabolite produced by *Scytalidium* sp. *J. Chem. Soc.*, **18**, 2280-2283.
- SYLVESTRE G., 1974. Au sujet de la désinfection des carottes prélevées à la tarière de Pressler. C.N.R.F. Laboratoire de Pathologie forestière. Distribution limitée, document n° 74/2 3 p.
- TERCELIN F., ARNOULD M.-F., MANGENOT F., POLGE H., 1972. Altérations du bois provoquées par les sondages à la tarière. Leur contrôle. *Ann. Sci. for.*, **29** (1), 107-133.
- ZYCHA H., DIMITRI L., 1968. Ausmass und Ursache der Kernfäule in einer Fichtenprobeffläche in Reinhausen (Niedersachsen). *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **87** (6), 321-384.