Recherches sur les variations saisonnières de l'inoculum aérien du *Fomes annosus* (Fr.) Cooke dans l'est de la France

Gilberte SYLVESTRE-GUINOT et C. DELATOUR

Laboratoire de Pathologie forestière, INRA,
Centre national de Recherches forestières,
Champenoux, 54280 Seichamps

Résumé

Les auteurs ont procédé au piégeage des spores aériennes du *F. annosus* par la méthode des rondelles-pièges. Les captures ont eu lieu à un rythme hebdomadaire durant 3 ans dans deux pessières proches de Nancy : l'une très attaquée, l'autre encore pratiquement indemne.

Des fluctuations d'inoculum caractéristiques ont été enregistrées : émissions fortes au printemps-début été et en automne, émissions faibles en été et en hiver. Elles sont déterminées en premier lieu par le régime des températures et en second lieu par celui des pluies.

Une liaison positive peut être observée entre l'abondance d'inoculum et les températures moyennes journalières jusqu'au voisinage de 15-20 °C, au-dessus, on observe un effet dépressif dans lequel intervient également l'influence de l'humidité des substrats. Les précipitations ont un effet dépressif instantané mais stimulant à long terme ; en particulier les pluies orageuses de l'été semblent être à l'origine de la recrudescence automnale de l'inoculum.

Enfin, après coupe à blanc, l'inoculum local quoique sensiblement amoindri, semble pouvoir être produit pendant encore un certain temps (6 mois ou plus).

1. — Introduction

Depuis les travaux de Rishbeth (1950-1951) en Grande-Bretagne, on sait que les basidiospores du *Fomes annosus* jouent un rôle primordial dans l'infection primaire des peuplements résineux.

Ces basidiospores sont produites par les carpophores pérennes du champignon qui se développent parfois de façon spectaculaire au pied des souches ou des arbres morts. Entraînées par le vent, elles peuvent parcourir, tout en demeurant viables, des distances très importantes (500 km) (Kallio, 1970). Elles permettent l'introduction du parasite au niveau des blessures basales des arbres (bris de racines, dégâts d'exploitation, etc...) ainsi que sur les souches résultant des éclaircies.

Les souches d'éclaircies offrent les plus larges possibilités d'installation au *F. annosus* : elles constituent un ensemble de sites vierges à l'origine qui, de ce fait, lui sont très favorables et sont de plus bien répartis sur l'ensemble des peuplements. Suivant les chiffres de Décourt (1973), on peut estimer à 4-5 m² par hectare la surface de souches d'épicéa dans une première éclaircie à 25 ans. Présent dans les souches, le *F. annosus* envahira les arbres demeurés sur pied à la faveur des contacts ou greffes racinaires.

Dans ce contexte, il est du plus haut intérêt de connaître le comportement de l'inoculum aérien et notamment ses fluctuations au cours de l'année.

2. — Matériel et méthodes

2.1. — Sites et périodes de capture

Notre étude a duré environ 3 ans, cent cinquante-six observations par peuplement ont été effectuées du 14 décembre 1971 au 21 octobre 1974.

Les captures ont eu lieu sur la commune de Moncel-sur-Seille (54) dans deux plantations de *Picea abies* (L.) Karst. comprises dans un petit massif forestier de 60 ha environ entouré de terres agricoles.

Peuplement 1 : plantation de 7 ha âgée de 60 ans infectée par le *F. annosus* dont les fructifications étaient abondantes. Ce peuplement a été coupé à blanc au cours de nos observations (mai-août 1973).

Peuplement 2 : plantation de près de 15 ha âgée de 25 ans située à environ 500 m à l'Est-Nord-Est de la précédente ayant subi la première éclaircie au cours de l'hiver 1970-1971. Indemne de *F. annosus* avant la première éclaircie, la formation des premières fructifications sur les souches a été repérée au cours de 1972.

Dans le reste du massif, les carpophores du parasite sont présents ça et là dans des parcelles situées entre les peuplements 1 et 2, parcelles comprenant un mélange de nombreuses essences parmi lesquelles des résineux.

2.2. — Méthode de capture

La technique des rondelles-pièges est pratiquée depuis de nombreuses années. Rishbeth (1959), auteur de cette technique, utilisait des rondelles de pin sylvestre ; des rondelles d'épicéa ont également été employées (Dimitri, 1963 ; Maraite, 1965 ; Kallio, 1970). Dans tous les cas, il s'agissait de rondelles fraîchement prélevées.

Nous avons eu recours à des rondelles d'épicéa de 8-12 cm de diamètre et 2-3 cm d'épaisseur prélevées en hiver et conservées à -18°C . La conservation à basse température est parfaitement satisfaisante comme l'un de nous l'a montré (Sylvestre-Guinot, 1976) et les rondelles prélevées en hiver se sont toujours montrées de meilleure qualité que celles prélevées en période de végétation.

Pour leur utilisation, les rondelles sont décongelées à la température du laboratoire pendant une quinzaine d'heures. Elles sont posées à même le sol dans les peuplements étudiés. La durée d'exposition est de 24 h. Rapportées au laboratoire, emballées dans du papier, elles sont incubées en chambre humide (humectation du papier et ensachage dans un sachet de polyéthylène) pendant 10 j à 23°C . Après ce temps, la surface de chaque rondelle est examinée à la loupe binoculaire et les colonies de *F. annosus* éventuellement formées sont comptées ; elles sont facilement reconnaissables du fait de la présence de la forme imparfaite : *Oedocephalum meinekela* Holson. Les résultats sont exprimés en nombre de colonies par décimètre carré (pour des périodes de 24 h).

Les captures ont eu lieu généralement à un rythme hebdomadaire et dans chacun

des deux peuplements, la surface des rondelles exposée à chaque fois était comprise entre 1 et 2 dm² (deux à quatre rondelles disposées côte à côte).

2.3. — Données météorologiques

Il ne nous a pas été possible de noter, aux points de capture, les paramètres climatiques. Le poste météorologique le plus proche était celui du C. N. R. F. (6 km au sud-ouest des peuplements étudiés) qui nous a fourni les températures journalières minimales, maximales, moyennes et la pluviométrie.

3. — Résultats

3.1. — Configuration générale des courbes de capture

Les résultats des captures sont consignés dans les figures 1, 2 et 3 dans lesquelles nous avons inclus de plus la courbe des températures moyennes journalières et le diagramme des précipitations.

De l'examen des courbes de capture dans les deux peuplements, nous pouvons dégager les enseignements suivants :

— La courbe du peuplement 2 montre les mêmes tendances que celle du peuplement 1 à cette différence près que les captures y sont très généralement moins abondantes. Notre interprétation portera donc en priorité sur la courbe du peuplement 1.

— Dans le peuplement 1, l'abondance des captures est allée s'amenuisant d'une année sur l'autre ; ceci est sans doute à relier à la coupe à blanc intervenue au printemps de la 2^e année. Dans ces conditions, nous nous attacherons à interpréter les tendances des fluctuations plutôt que leur valeur absolue. Notons dès à présent que la faiblesse des captures 1974 rend peu évidentes les tendances de cette période.

— L'observation des courbes nous permet de distinguer des grandes périodes de captures abondantes et d'autres de captures peu nombreuses : elles sont particulièrement tranchées en 1972, plus floues en 1973, néanmoins nous pouvons définir les périodes suivantes :

Captures peu nombreuses en hiver :

1971-72 : 1.1.72-15.2.72, soit 46 j ;

1972-73 : 15.10.72-25.3.73, soit 161 j ;

1973-74 : 25.11.73-10.3.74, soit 105 j.

Captures abondantes au printemps, début d'été :

1972 : 15.2.72-15.7.72, soit 151 j ;

1973 : 5.3.73-5.7.73, soit 123 j ;

1974 : 10.3.74-10.7.74, soit 123 j.

Captures peu nombreuses en été :

1972 : 15.7.72-20.9.72, soit 67 j ;

1973 : 10.6.73-2.9.73, soit 85 j ;

1974 : 10.7.74-30.9.74, soit 82 j.

Captures abondantes d'automne :

1972 : 20.9.72-15.10.71, soit 25 j ;

1973 : 2.9.73-25.11.73, soit 83 j.

FIG. 1.

FIG. 2.

FIG. 3.

— A l'intérieur des grandes périodes ainsi définies, nous observons encore des fluctuations : aux printemps-début été 1972 et 1973, nous pouvons distinguer deux périodes successives de captures abondantes, de même en automne 1973.

3.2. — Relations entre les captures et les facteurs climatiques

3.21. Influence des températures.

La délimitation même des périodes définies ci-dessus nous conduit à envisager l'effet prépondérant des températures et nous amène à considérer comme dépressives non seulement les températures basses de l'hiver mais aussi les températures élevées de l'été comme cela peut être résumé dans le tableau 1. Dans ce tableau, nous pouvons

TABLEAU 1

Principales caractéristiques des périodes de captures

Principal characteristics of the catching periods

	Moyenne des captures (sp./dm ² /24 h)	Moyenne des températures (°C)
Hivers 1971-1972	10,0	+ 1,2
(Winters) 1972-1973	3,0	+ 2,7
1973-1974	5,3	+ 3,7
Moyennes	6,1	+ 2,5
Printemps-début étés 1972	39,9	+ 9,9
(Springs-early summers) 1973	9,1	+ 10,7
1974	4,6	+ 10,8
Moyennes	17,8	+ 10,4
Étés 1972	0,6	+ 16,2
(Summers) 1973	2,0	+ 17,8
1974	1,4	+ 15,6
Moyennes	1,3	+ 16,5
Automnes 1972	41,2	+ 9,9
(Autumns) 1973	17,6	+ 10,5
Moyennes	29,4	+ 10,2

considérer comme remarquable que les périodes de captures fortes de printemps-été et d'automne présentent toutes deux des températures moyennes aux environs de 10 °C.

FIG. 1, 2, 3. — *Fluctuations de l'inoculum aérien du Fomes annosus.*

Sur ces graphiques figurent les courbes de captures des deux peuplements étudiés (ordonnées : nombre de spores/dm²/24 h), ainsi que les températures moyennes journalières (°C) et les précipitations (mm).

Outre ces données, nous avons indiqué au-dessous du peuplement 2 les limites des périodes caractéristiques pour l'inoculum aérien et, au-dessous des pluies, les limites mensuelles ; enfin, les deux échelles extrêmes, en haut et en bas des graphiques, matérialisent chaque capture.

3.211. *Températures basses.*

Celles-ci sont surtout réparties dans les périodes hivernales où la courbe des captures semble suivre grossièrement les fluctuations des températures moyennes mais durant les jours de gel, il arrive que les captures ne soient pas négligeables.

3.212. *Températures élevées.*

Lorsque la température moyenne avoisine et dépasse 15 °C, il semblerait que l'on atteigne les températures dépressives.

En 1972, ces températures sont atteintes fin juin alors que l'on enregistre encore des captures importantes ; en fait, aux premières montées au-dessus de 15 °C, on observe un creux dans les captures (dernier point de juin et premier point de juillet 1972) et la dépression d'été s'établit avec un certain décalage à un moment où, de plus, les températures se situent entre 20-25 °C. On observe un phénomène comparable au début de la dépression de l'été 1973.

Si le pic de l'automne 1972 peut s'expliquer à la suite de la baisse des températures au-dessous de 15 °C, celui de l'automne 1973 débute alors que les températures sont supérieures à 20 °C, il s'agit là d'une exception dont nous chercherons l'explication plus loin.

Nous ne commenterons pas le creux de l'été 1974 car il peut n'être dû qu'à l'épuisement tardif de l'inoculum (coupe à blanc).

3.22. *Précipitations.*

Nous avons marqué d'un astérisque les captures pour lesquelles une précipitation supérieure à 10 mm est intervenue pendant le temps d'exposition : on constate à l'évidence que ces points sont tous des points bas ou correspondent à des dépressions. Il y a donc un effet dépressif instantané des pluies sur les captures.

Pour un effet à plus longue échéance, nous remarquerons qu'en été 1972 et 1973, des précipitations importantes sont intervenues respectivement en août et en juillet, or, dans les deux cas, le pic d'automne intervient une cinquantaine de jours après ces précipitations.

3.3. — *Autres facteurs d'influence*

Nous avons fait remarquer précédemment qu'au cours des périodes de captures abondantes de printemps-début été, en 1972 comme en 1973, on pouvait observer deux périodes successives. Prenons le cas de 1972, on constate qu'après le premier point très élevé de la période considérée, on enregistre une dépression dans les captures alors que les températures ne peuvent pas être considérées comme nettement dépressives (elles varient entre 0 et 10 °C) ; en 1973, la même observation peut être faite.

En fait, on constate qu'au cours de toutes les périodes où les captures ne sont pas négligeables, on assiste au développement de pics successifs espacés généralement de 20 à 30 j faisant penser à une production cyclique de l'inoculum.

4. — Discussion

4.1. — Effet des températures

Nous avons enregistré des fluctuations importantes de l'inoculum aérien au cours de l'année avec deux maxima : l'un au printemps-début été, l'autre en automne. Une répartition semblable de l'inoculum a été observée en Grande-Bretagne dans des peuplements de Pins (Rishbeth, 1959), en Allemagne dans des Epicéas (Dimitri, 1963), dans l'Etat de New York dans des Pins (Sinclair, 1963), en Colombie Britannique dans des *Pseudotsuga menziesii* et des *Tsuga heterophylla* (Reynolds et Wallis, 1966).

En période estivale, la dépression, selon Rishbeth (1959) et Reynolds *et al.* (1966), est engendrée par la sécheresse ; Dimitri, quant à lui, remarque que cette dépression coïncide avec une température moyenne mensuelle supérieure à 16 °C. Ne considérant d'abord que le seul effet température, nous avons, quant à nous, estimé qu'au-delà de 15 °C, l'effet dépressif prenait naissance sans pouvoir cependant considérer cette limite comme absolue. L'effet de la température est particulièrement net lorsque l'on examine de façon comparative les résultats obtenus sous des climats différents.

En Finlande, Kallio (1970) enregistre une période de captures continue du printemps à l'automne avec un maximum fin été-début automne et obtient une corrélation positive très significative avec la température tout au long de l'année. Haraldstad (1962), en Norvège, a obtenu une corrélation semblable. En fait, dans ces régions, les températures moyennes journalières dépassent peu le seuil de 20 °C. En U.R.S.S., des observations analogues sont mentionnées : dans l'Altaï, Solovev (1963) estime que la production maximale de spores intervient au-dessus de 10 °C à l'intérieur de la période juin-mi-octobre ; en Biélorussie, Fedorov et Staichenko (1970) enregistrent la sporulation d'avril-mai jusqu'en novembre-décembre et évaluent la gamme des températures favorables de 14 à 20 °C.

Par contre, dans le sud-est des U.S.A., Ross (1973) a montré qu'au sud du 34^e parallèle nord, l'inoculum est nul d'avril-mai à septembre lorsque les températures varient entre 20 et 30 °C et qu'un pic se développe en hiver avec des températures de 5 à 20 °C. Ainsi, cette situation est inverse de celle de la Finlande et l'auteur obtient une corrélation négative avec la température tout au long de l'année.

En période hivernale sous les climats où existe une dépression d'inoculum, celle-ci est généralement attribuée aux basses températures (Rishbeth, 1959 ; Stambaugh *et al.*, 1962 ; Reynolds *et al.*, 1966 ; Fedorov *et al.*, 1970 ; Kallio, 1970) bien que l'on puisse encore obtenir des captures au-dessous de 0 °C (Rishbeth, 1959 ; Haraldstad, 1962 ; Dimitri, 1963 ; Maraite, 1965) ainsi que nous l'avons observé nous-mêmes. Au cours d'hivers moins rudes que ceux de la Scandinavie ou de la Biélorussie, la dépression n'est pas une annulation continue de l'inoculum car des captures non négligeables peuvent être obtenues. En fait, les périodes de gel ininterrompu ne sont que de courte durée. C'est ainsi que Maraite (1965) en Belgique obtenait des captures relativement importantes de septembre 1964 à mars 1965 qu'il ne pouvait relier à aucun facteur climatique sur une aussi courte période.

4.2. — Effet des précipitations

L'effet des précipitations a donné lieu à des interprétations parfois contradictoires. Kallio (1970) notamment, suivant les périodes considérées, obtient des effets négatifs ou positifs. On peut généralement dégager deux grands types d'action.

1) Un effet dépressif instantané comme cela ressort nettement de nos résultats (astérisques). Sinclair (1963) a obtenu des résultats analogues. Par contre, Dimitri (1963) a mentionné un effet inverse. En fait, la pluie agit par lessivage de l'inoculum aérien ce qui peut aboutir dans certains cas à des captures fortes en début de pluie mais beaucoup plus faibles par la suite. De plus, Wood (1966) étudiant l'émission des basidiospores au niveau des carpophores eux-mêmes a montré que la pluie interrompt la production pendant 1 à 3 j.

2) Un effet stimulant à long terme.

Dans l'état de New York, Sinclair (1963) a obtenu une corrélation positive entre les captures de juin à novembre et la pluie totale tombée 14 à 28 j auparavant ; nous avons, quant à nous, remarqué, qu'en 1972 comme en 1973, la remontée d'inoculum automnal intervenait une cinquantaine de jours après de fortes pluies d'été tombées en août et en juillet respectivement. Ces effets à long terme, difficiles à cerner, sont certainement le résultat d'une stimulation ou d'une reprise d'activité des carpophores grâce à l'eau pluviale au cours de périodes pendant lesquelles l'humidité des substrats est limitante. Rishbeth (1959), Reynolds *et al.* (1966) attribuaient la dépression d'été à la sécheresse ; un phénomène analogue peut être engendré par les températures basses (Rishbeth, 1959 ; Haraldstad, 1962).

Notre étude, en accord avec les résultats obtenus par d'autres auteurs, montre donc que les fluctuations générales de l'inoculum aérien du *F. annosus* au cours de l'année sont commandées de façon prépondérante par le régime des températures en premier lieu et par les précipitations en second lieu *.

4.3. — Périodicité

Cherchant à observer l'inoculum global présent dans l'air des peuplements sur des périodes de 24 h, nos résultats ne permettent pas une analyse précise des rythmes de production. Il est cependant à souligner que lors de la montée printanière, on assiste au développement d'un premier pic suivi d'une dépression importante, phénomène particulièrement marqué en 1972. Pour expliquer cela, nous pensons qu'après la période hivernale, grâce à la montée des températures, les carpophores libèrent l'inoculum de façon quasi simultanée et l'on assiste à un épuisement également simultané ; par la suite, l'inoculum se reforme à un rythme probablement variable car la synchronisation n'est plus évidente bien que l'on observe une succession des pics approximativement tous les 20 à 30 j.

Nous n'avons pas eu l'occasion de préciser cette éventuelle périodicité ; pour son étude, il faudrait ne s'adresser qu'à un seul carpophore en évitant les apports extérieurs.

* D'autres facteurs climatiques peuvent intervenir : Kallio (1970) par une étude très détaillée a trouvé une corrélation négative entre les captures et la vitesse du vent, la durée d'insolation ainsi qu'avec l'écart des pressions atmosphériques extrêmes.

4.4. — Conséquence d'une coupe à blanc

La baisse de l'inoculum au cours des 3 années étudiées est due principalement à la coupe à blanc intervenue dans le peuplement 1 au cours de 1973 suivie de plus par un incendie partiel. Nous remarquerons cependant que l'inoculum local n'est pas détruit immédiatement car il baisse encore entre 1973 et 1974. Au cours de la coupe à blanc, nous avons recherché vainement parmi les débris d'exploitation l'existence de la forme conidienne du *F. annosus* qui aurait pu être à l'origine des quelques pics isolés enregistrés en août 1973. En 1974, nous avons affaire à un inoculum exogène car les carpophores en activité sur place sont quasiment inexistantes. Cet apport exogène provient soit des peuplements contigus soit des peuplements disséminés à l'échelle régionale dans lesquels le *F. annosus* est généralement abondant. Dans le peuplement 2, comme nous l'avons déjà signalé, un inoculum local commence à se développer au cours de 1972, son incidence demeure certainement assez faible tout au long de nos observations.

4.5. — Conséquences des fluctuations de l'inoculum

Dans notre étude, nous n'avons observé l'inoculum que dans sa phase aérienne. On peut cependant se poser la question du devenir de cet inoculum lorsqu'il se dépose sur des souches fraîches en des saisons différentes sachant que de la compétition avec les micro-organismes concurrents dépend la réussite des infections. Une rondelle piège simulant dans une certaine mesure, une souche fraîche, la densité de *F. annosus* observée devrait correspondre aux infections réussies compte tenu notamment de la microflore concurrente. En fait la simulation est très imparfaite et l'utilisation de rondelles prélevées uniquement en hiver apporte encore un biais supplémentaire à cet égard. Driver et Ginns (1969) ont montré chez *Pinus elliottii* qu'à des pics importants d'inoculum peuvent correspondre des périodes d'infections nulles grâce à l'effet des champignons concurrents. Plus proche de nous, Dimitri (1963), en Allemagne, notait que la période la plus défavorable à l'infection des souches d'épicéa était l'hiver mais que les infections demeuraient cependant possibles. Nous avons nous-mêmes observé de telles infections dans le peuplement 2 à la suite de la première éclaircie effectuée en hiver.

Il semblerait en fait que dans nos conditions climatiques, nous avons peu de chances de pouvoir disposer de périodes soit d'inoculum soit de réceptivité des souches nuls suffisamment longues pour être mises à profit dans la pratique comme cela est le cas dans le sud des Etats-Unis.

Par ailleurs, nous voyons ici l'influence importante qu'exerce dans son proche voisinage un peuplement infectieux (peuplement 1) sur l'abondance de l'inoculum aérien présent dans une jeune pessière au moment de sa première éclaircie. Nous avons vu de plus que nous pouvons mettre également en cause des sources infectieuses plus lointaines. De ces faits et de l'ubiquité constatée du *F. annosus* dans notre pays, il résulte qu'aucune région n'est à l'abri des infections d'origine aérienne et que la prévention chimique au niveau des souches d'éclaircie est pleinement justifiée.

Remerciements

Pour les données climatiques qui nous ont été aimablement fournies, nous tenons à remercier l'Unité de Bioclimatologie forestière du C.N.R.F. en la personne de M. Aussenac.

Nous remercions également M. Jacquot, propriétaire des peuplements dans lesquels nous avons effectué notre étude.

Summary

Research on seasonal variation of airborne inoculum of Fomes annosus (Fr.) Cooke in East of France

Trapping of airborne spores of *F. annosus* by mean of Norway Spruce discs was performed over a three years period. Trap discs were exposed weekly during 24 hours in two spruce forests near Nancy : one forest was strongly attacked by *F. annosus*, the other one was free of *F. annosus* at the beginning of the study.

The authors found characteristic fluctuations of the inoculum : the deposition is more important during spring-early summer and autumn, less important during summer and winter. Fluctuations are determined : 1) by temperatures and 2) by precipitations.

They observed an increasing deposition when the daily mean temperatures increase till 15-20 °C ; when highest temperatures occur, a depressive effect is obtained.

Precipitations have two types of consequences :

- 1) a depressive effect at the time of rainfall ;
- 2) a stimulative effect in the long-term ; for instance the stormy summer rainfalls appear to be responsible for the high depositions in early autumn.

After a clear cutting, the level of the local inoculum decrease slowly during at least 6 months.

Références bibliographiques

- DECOURT N., 1973. Tables de production pour les forêts françaises. E.N.G.R.E.F. Nancy, 49 p.
- DIMITRI L., 1963. Untersuchungen über die Ausbreitung von *Fomes annosus* (Fr.) Cooke. *Phytopath. Z.*, **48**, 4, 349-369.
- DRIVER C. H., GINNS J. H., 1969. Ecology of slash pine stumps : fungal colonisation and infection by *Fomes annosus*. *For. Sci.*, **15**, 2-10.
- FEDOROV N. I., STAICHENKO N. I., 1970. Le régime de sporulation du *Fomes annosus* en Biélorussie (en russe). *Mikol. i. Fitopat.*, **4**, 5, 454-458.
- HARALDSTAD A. R., 1962. Investigations on *Fomes annosus* in Hoylandskomplekset, south-western Norway. *Nytt. Mag. Bot.*, **9**, 175-198.
- KALLIO T., 1970. Aerial distribution of the root rot fungus *Fomes annosus* (Fr.) Cooke in Finland. *Acta For. Fenn.*, 107, 55 p.
- MARAITE H., 1965. Contribution à l'étude de la pourriture rouge de l'épicéa. Univ. Cath. Louvain, Mémoire juillet 1965, 82 p.
- REYNOLDS G., WALLIS G. W., 1966. Les variations saisonnières de la dispersion des spores de *Fomes annosus* dans les forêts côtières en Colombie Britannique. *Rev. Bim. Rech.*, **22**, 4, 4-6.
- RISHBETH J., 1950. Observations on the biology of *Fomes annosus* with particular reference to East Anglian pine plantations. I. The outbreaks of disease and ecological status of the fungus. *Ann. Bot. N. S.*, **14**, 365-383.
- RISHBETH J., 1951. Observations on the biology of *Fomes annosus* with particular reference to East Anglian pine plantations. II. Spore production stump infection and saprophytic activity in stumps. III. Natural and experimental infection of pines and some factors affecting severity of the disease. *Ann. Bot. N.S.*, **15**, 1-22 ; 221-246.
- RISHBETH J., 1959. Dispersal of *Fomes annosus* Fr. and *Peniophora gigantea* (Fr.) Massee. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, **42**, 2, 243-260.

- ROSS E. W., 1973. *Fomes annosus* in the southeastern United States : relation of environmental and biotic factors to stump colonization and losses in the residual stand. Tech. Bull. n° 1459. USDA Forest Service, VIII + 26 p.
- SINCLAIR W. A., 1963. The root and butt rot of conifers caused by *Fomes annosus* with special reference to inoculum dispersal and control of the disease in New York. N. Y. State Coll. Agric. Ithaca, Mem 391, 54 p., N. Y.
- SOLOVEV A. M., 1963. De la bioécologie du *Fomes annosus* dans les sapinières de l'Altaï (en russe). Trud. Kazakh. nauch.-issled. Inst. lesn. Khoz., 4, 296-319.
- STAMBAUGH W. J., COBB F. W., SCHMIDT R. A., KRIEGER F. C., 1962. Seasonal inoculum dispersal and White pine stump invasion by *Fomes annosus*. Plant Dis. Repr., 46, 3, 194-198.
- SYLVESTRE-GUINOT Gilberte, 1976. Variations du pouvoir germinatif des basidiospores du *Fomes annosus* (Fr.) Cke au cours de l'année. Etude de leur conservation à différentes températures. D.E.A. Univ. Nancy, 20 p.
- WOOD F. A., 1966. Patterns of basidiospore release by *Fomes annosus*. Abs. in Phytopathology, 56, 906.
-