

Réceptivité des blessures aux ascospores de *Lachnellula willkommii* (Hartig) Dennis chez *Larix decidua* Mill.

G Sylvestre, C Delatour

Laboratoire de pathologie forestière, Centre de recherches forestières Nancy, INRA, Champenoux,
54280 Seichamps, France

(Reçu le 21 octobre 1988; accepté le 19 avril 1989)

Résumé — Dans le cadre de la mise au point d'un test de sensibilité du mélèze au *L. willkommii*, les auteurs ont cherché à préciser l'évolution de la sensibilité de l'hôte au cours de l'année. Ils ont effectué mensuellement des apports d'ascospores fraîches en suspension dans l'eau, sur divers types de blessures artificielles infligées aux branches ou à l'axe principal de jeunes mélèzes d'Europe de 3 ans. Les blessures étaient de 3 types: entaille de l'écorce, piqûre fine, et aiguilles vertes arrachées; L'infection s'est montrée possible et très comparable dans les 3 types de blessure pendant quasiment toute l'année mais son apparition nécessite des délais compris entre 1 à 4 ans. Quel que soit le type de blessure, les taux d'infection obtenus au bout de 4 ans varient grandement en fonction du mois d'inoculation: les meilleures réussites sont obtenues en début de saison de végétation (avril-mai), mais aussi en octobre. Chez les jeunes mélèzes, les axes et les branches de 1 an se comportent de façon très comparable, mais la sensibilité printanière des axes semblent durer plus longtemps que celle des branches.

inoculation / réceptivité des blessure / ascospore / *Lachnellula willkommii* / *Larix decidua* / variation saisonnière de la sensibilité

Summary — **Wound susceptibility of *Larix decidua* to *Lachnellula willkommii*.** Whilst elaborating a test of susceptibility of Larix to *L. willkommii*, the authors studied the host susceptibility pattern throughout the year. Ascospores were deposited monthly on different types of artificial wounds made on twigs and axial shoots. The freshly collected ascospores were used in a suspension of water. The trees used were 3 year old *Larix decidua*; The wounds made were: cuts, needle holes or pulling off green needles. Infection can occur throughout the year, and is similar in all types of wounds, but the symptoms may occur 1 to 4 years after inoculation. Nevertheless, the infection rate after 4 years, depends largely on the month of inoculation: more success was achieved when inoculations were made at the beginning of the growing season (April, May), but also in October. One year old, axial and lateral shoots behaved very similarly but the spring susceptibility of the former may last longer.

inoculation / wound susceptibility / ascospore / *Lachnellula willkommii* / *Larix decidua* / seasonal variation in susceptibility

INTRODUCTION

L'obtention de chancres à *Lachnellula willkommii* chez le mélèze est possible expérimentalement. Elle a été réalisée par un certain nombre d'auteurs grâce à diverses procédures d'inoculations artificielles (Hartig, 1881; Marchal, 1925; Hahn et Ayers, 1943; Manners, 1953). Nous avons quant à nous confirmé cette possibilité (Sylvestre-Guinot et Delatour, 1983) mais avons montré en outre que par apport de mycélium sur des blessures standardisées, il est possible d'observer des réponses différentes selon les hôtes et que celles-ci sont en accord avec ce que l'on connaît de leur comportement (espèce ou provenance) en nature.

Les inoculations artificielles constitueraient donc une approche possible pour l'évaluation du comportement du mélèze à la maladie dans un objectif de sélection pour la résistance. Nos résultats ne demeureraient cependant qu'indicatifs et nous avons été conduits à considérer notre méthode comme trop sévère: les blessures étaient relativement grandes et le mycélium exerçait probablement une pression d'inoculum trop élevée. Il convenait donc de chercher à réduire cette pression d'inoculum dans l'espoir de réaliser une confrontation hôte-pathogène plus équilibrée. Dans cette perspective, nous avons notamment eu recours à un inoculum ascospore, ce qui permettait en outre de nous rapprocher beaucoup plus des conditions de l'infection naturelle.

En effet, si le *Lachnellula willkommii* possède une sporulation imparfaite sous forme microconidienne, les microconidies sont le plus souvent assimilées à des spermaties sans fonction (Hiley, 1919; Plassman, 1927) sans qu'aucun rôle particulier n'ait pu leur être reconnu (Yde-Andersen, 1979) et les ascospores constituent donc l'inoculum potentiel dans les conditions de la nature. Il a été montré en

effet (Hartig, 1881; Massée, 1902) qu'elles sont capables d'assurer l'infection de blessures artificielles, elles sont en outre émises tout au long de l'année en peuplement infecté avec une abondance accrue au printemps et en automne (Sylvestre-Guinot, 1981).

Enfin, nous avons montré par ailleurs (Sylvestre-Guinot, 1986) qu'en nature les chancres peuvent prendre naissance à partir de blessures réalisées par des insectes tels que des hylobes, actifs pendant toute la période de végétation et il importait donc de savoir si la réceptivité des lésions de l'écorce était ou non la même tout au long de l'année.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les inoculations ont été réalisées à la pépinière de l'INRA-Nancy à Champenoux.

Matériel végétal

Les plants de mélèze utilisés étaient des semis de *Larix decidua* Mill. (provenance Alpes-Fressinières) âgés de 3 ans (1 + 2) au printemps 1981. Toutes les inoculations ont été effectuées sur des parties de tiges ou de branches âgées de 1 an au moment de l'inoculation.

Inoculum

Les ascospores ont été recueillies en nature (arboretum d'Amance) sur des lames de verre sèches disposées sur des chancres porteurs d'apothécies préalablement humectés. Une protection par une feuille de polyéthylène a été réalisée pour maintenir l'humidité indispensable à l'émission.

Après une exposition de 3 à 4 jours, les lames ont été récoltées juste avant l'utilisation des spores. Dans certains cas, nous avons utilisé des spores conservées à +4°C après récolte.

Pour chaque suspension d'ascospores utilisée nous avons déterminé sa concentration ainsi que le taux de germination (malt gélosé,

16-18°C, 20 h). Le taux de germination s'est révélé variable (41 à 93%). Par ailleurs, nous n'avons pas toujours pu disposer de quantités importantes de spores, et leurs concentrations ont varié de 17 000 à 71 000 spores/ml. Nous indiquerons plus loin le nombre de spores viables apportées lors des différentes périodes d'inoculation.

Blessures

Trois types de blessures ont été pratiquées.

Entaille

Enlèvement d'une plage d'écorce jusqu'au bois, longitudinalement au rameau sur une longueur de 8 mm environ, à l'aide d'une gouge demi-ronde (4 mm de diamètre).

Piqûre

Piqûre de l'écorce jusqu'au bois à la base d'un rameau court (côté distal de la branche) à l'aide d'une pointe de 1 mm de diamètre aplatie à son extrémité.

Arrachage

Arrachage manuel de l'ensemble des aiguilles d'un rameau court. Ce type de lésion n'a évidemment pu être pratiqué qu'en période de végétation (avril à octobre). Dans tous les cas chaque blessure est effectuée juste avant l'inoculation.

Mode opératoire et réalisation

Chaque site à blesser a été au préalable désinfecté superficiellement à l'alcool 70°, puis rincé à l'eau stérile. Après blessure, le dépôt d'ascospores a été effectué à 3 reprises à un jour d'intervalle, chacun étant de 15 à 20 µl; un pansement stérile a été appliqué dès le premier dépôt et laissé pendant un mois (coton humide et feuille d'aluminium).

Ces inoculations ont été pratiquées mensuellement de janvier à décembre 1981, sur chaque fois 10 arbres au niveau de la tige (1 inoculation par arbre) et des branches (2 inocu-

lations par arbre). Il est à noter que les branches n'ont pas été choisies dans les derniers pseudo-verticilles (formés en 1980) afin de préserver le matériel végétal mais dans ceux d'âge plus ancien (en général pseudo-verticilles nés en 1979). Le diamètre des organes inoculés variait de 3 à 16,5 mm (moyenne 9,4 mm) pour la tige, et de 2 à 10 mm (moyenne 5,2 mm) pour les branches. Chaque point d'inoculation a été accompagné d'une blessure non inoculée, mais traitée de façon identique par ailleurs, en position distale sur le segment de même âge.

Des inoculations complémentaires de branches ont été réalisées sur piqûre en mai 1983. Dans ce cas, les branches ont été choisies dans le dernier pseudo-verticille (formé en 1982) et chaque segment supportait les 4 modalités obtenues en croisant: piqûre inoculée ou non, avec ou sans pansement.

Quatre-vingts répétitions ont été réparties sur 40 arbres (âge = 1+4 en 1983). Le diamètre des rameaux inoculés était de 4 à 11 mm (moyenne 6,3).

Suivi et notations

Chaque série mensuelle d'inoculations a fait l'objet d'une première observation au bout de 3 mois puis au minimum tous les 6 mois pendant 4 ans. Les résultats ont été évalués en terme de réussite/non réussite de l'infection; conformément aux observations rapportées antérieurement (Sylvestre-Guinot et Delatour, 1983), nous avons considéré comme réussie toute inoculation qui présente l'un au moins des 3 critères suivants: affaïssement de l'écorce, exsudation pathologique de résine, apparition de fructifications. Ceci nous conduit donc à définir le taux d'infection (Ti) comme le pourcentage d'inoculations réussies par rapport au nombre d'inoculations effectuées. Nous avons également été amenés à considérer le taux d'infection relatif (Tir) qui est le pourcentage d'inoculations réussies à un moment donné par rapport au nombre d'inoculations réussies au bout de 4 ans.

Nous avons en outre procédé à des tentatives systématiques de réisolement à partir de 270 inoculations demeurées négatives après 3 ans et de 63 inoculations positives pour comparaison. Chaque échantillon a été désinfecté à l'hypochlorite de sodium pendant 5 min, rincé 3 fois à l'eau stérile, puis 20 implants en ont été tirés et incubés à 18°C sur extrait de malt gélosé.

RÉSULTATS

Délais d'expression de la maladie

Avant tout développement de symptômes, l'observation des blessures (entaille) nous a montré que la cicatrisation intervient dans la grande majorité des cas dans un délai de 6 à 9 mois bien que l'écoulement de résine ait pu rendre imprécise cette évaluation. Les symptômes de l'infection ne se sont développés qu'ultérieurement mais ne sont apparus dans aucun cas chez les témoins qui, en outre, ne présen-

tent jamais d'exsudation prolongée de résine ni de coloration anormale de l'écorce. Celle-ci, rose-saumon, précède souvent l'apparition des symptômes typiques de la maladie.

Pour les blessures inoculées, l'examen du taux d'infection relatif (Tir) permet de comparer les modalités entre elles, indépendamment du taux d'infection (Ti) qu'elles présentent au bout de 4 ans. Celui-ci est très variable selon les modalités et en particulier le mois d'inoculation comme nous le verrons plus loin.

Deux phénomènes peuvent être mis en évidence (fig. 1).

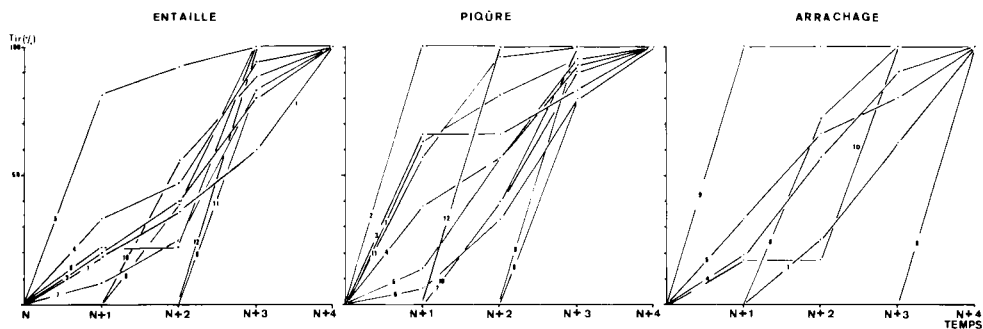


Fig. 1. Evolution du taux d'infection relatif (Tir) au cours des 4 années qui suivent l'inoculation. Tir = pourcentage d'inoculations réussies à un moment donné par rapport au nombre d'inoculations réussies au bout de 4 ans. Les données figurant aux années N, N+1, etc. ont été recueillies au terme de l'année indiquée, quel que soit le mois d'inoculation. Chaque courbe comporte le numéro du mois auquel l'inoculation a eu lieu à l'année N.

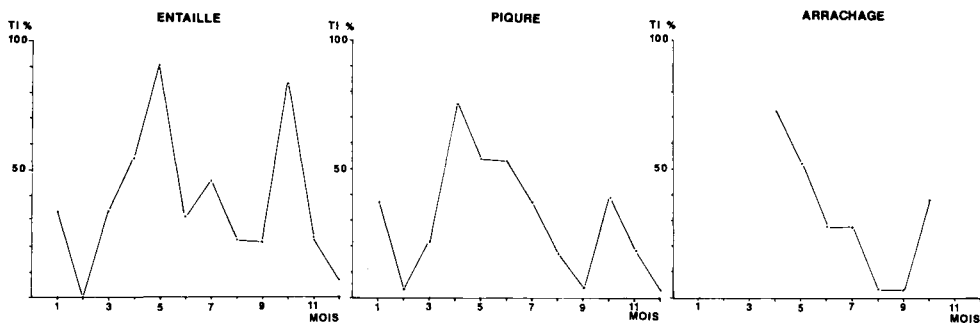


Fig. 2. Variations du taux d'infection (Ti) en fonction du mois d'inoculation: taux d'infection évalué à l'année N+4. Ti = pourcentage d'inoculations réussies par rapport au nombre d'inoculations effectuées.

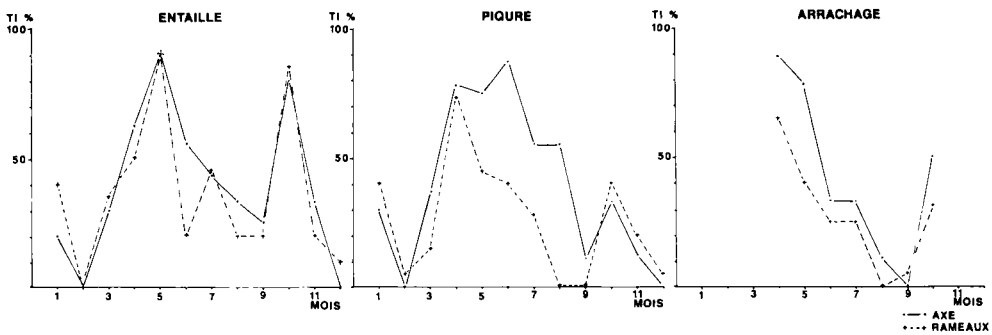


Fig. 3. Variation du taux d'infection (Ti) en fonction du mois d'inoculation: comparaison entre les axes (+—+) et les rameaux (+---+).

Délai d'apparition des premiers symptômes

Dans aucun cas les symptômes ne sont obtenus au terme de l'année d'inoculation (N). Les inoculations effectuées de janvier à juin conduisent très généralement quel que soit le type de blessure au développement des premières manifestations dès l'année suivante (N+1). Par contre, celles effectuées plus tardivement ne permettent généralement pas une réponse aussi rapide, il faut pour cela attendre une année supplémentaire ou même plus dans certains cas.

Délai d'acquisition du taux final d'infection

Le taux d'infection progresse d'une année à l'autre pour ne se stabiliser qu'à l'année N+3 ou N+4. Seules les inoculations réalisées en février (piqûre), septembre (arrachage) et décembre (piqûre) se stabilisent plus précocement mais nous verrons qu'elles n'aboutissent qu'à des taux d'infection particulièrement faibles (fig. 2). Notons également que chez l'ensemble des inoculations réalisées sur piqûre le taux d'infection obtenu à l'année N+3 est très proche du taux définitif.

Tableau I. Variations de la concentration d'inoculum et du taux d'infection.

Mois	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Nbre de spores viables apportées ($\times 10^2$)	8	5	4	12	14	12	30	19	14	32	14	26
Taux d'infection moyen (Ti) tout type de blessures et d'organes confondus	35	2	28	67	66	37	36	14	9	54	20	5

Influence de la période d'inoculation sur le taux final d'infection

Comme nous l'avons déjà indiqué, les taux d'infection (Ti) obtenus au bout de 4 ans sont très variables, leurs valeurs peuvent être lues sur les figures 2 et 3.

La figure 2 montre clairement que, quelle que soit la blessure effectuée, le taux final de réussite de l'infection varie grandement selon la période à laquelle les inoculations ont été réalisées: les taux d'infection sont nettement plus élevés au printemps et en octobre que dans le reste de l'année. Ces variations ne sont pas liées à celles de la concentration de l'inoculum apporté (tableau I; $r = 0,12$; $ddl = 10$).

La comparaison des résultats acquis dans les différentes modalités (test de Newman-Keuls seuil 5%) nous conduit à admettre que les taux d'infection obtenus sur entaille et piqûre ne sont pas significativement différents. Par contre, malgré les fluctuations très nettes indiquées par la figure 2, le même test ne permet de retenir comme statistiquement différent que les mois de mai d'une part et de février et décembre d'autre part.

Sensibilité comparée des axes et des rameaux latéraux

La figure 3 montre que, quel que soit le type de blessure effectuée, l'évolution de

la sensibilité au cours de l'année est très comparable pour les rameaux et les axes; on note cependant que la période d'importante sensibilité printanière se prolonge nettement plus longtemps chez les axes inoculés sur piqûre.

Confirmation des inoculations négatives

Les sites inoculés mais demeurés sans symptômes n'ont jamais fourni le pathogène lors des réisolements*. Par contre, chez les sites avec symptômes, le *L. willkommii* s'est toujours révélé présent dans au moins la moitié des fragments en culture dans chaque cas.

L'effet du pansement

Les inoculations supplémentaires réalisées en mai 1983 montrent à l'évidence qu'une très bonne réussite des inoculations est possible sans aucune protection: 42,5% contre 22,5% chez les inoculations protégées par un pansement. Ce dernier résultat reste cependant à un niveau sensiblement inférieur à celui obtenu à la suite des inoculations de 1981 dont nous avons rendu compte précédemment (fig. 2, 53,8%).

DISCUSSION

Nos résultats ont montré que l'inoculation des blessures par les ascospores est possible pendant quasiment toute l'année. La réussite est cependant très variable et les meilleurs résultats sont très clairement obtenus au cours de 2 périodes: d'une part au début de la saison de végétation,

* Sur l'ensemble des 333 sites ayant fait l'objet de réisolements, 40 l'ont été en octobre 1984, parmi lesquels 6 présentaient de petits chancres atypiques (présence de résine fraîche, absence de fructifications de *L. willkommii*). Ces 6 chancres atypiques ont tous fourni 1 à 2 colonies d'armillaire identifiées comme très vraisemblablement des haplontes d' *A. bulbosa* (dét. J.J. Guillaumin, INRA Clermont-Ferrand). Sans que l'on puisse exclure que cela soit dû à des basidiospores ayant échappé à la désinfection, il est troublant d'observer qu'aucun isolement analogue n'a été obtenu à partir des autres échantillons dans la même période.

notamment en mai, dans la période du débourrement et de début d'élongation, d'autre part en octobre avant le jaunissement et la chute des aiguilles et ceci pour les 3 types de blessures effectuées.

Très peu de travaux antérieurs nous renseignent sur les variations saisonnières de réceptivité du mélèze au *L. willkommii*. En fait, seul Masee (1902) en Grande-Bretagne, qui affirme avoir pratiqué de très nombreuses inoculations de différents types et à différentes saisons par spores comme par mycélium sur le mélèze d'Europe, indique que mai est le mois pendant lequel l'infection artificielle réussit le plus facilement.

Plus récemment, Dorozhkin et Fedorov (1982) en Biélorussie, infectant par ascospores des blessures (?) chez *L. sibirica* obtiennent en mars des réussites sensiblement plus nombreuses qu'en mai, contrairement à ce que nous avons obtenu chez *L. decidua*. Ces auteurs fournissent cependant des indications contradictoires et peu de précisions, ce qui ne permet pas d'acquiescer à une opinion définitive sur leurs résultats.

Nos résultats antérieurs et leur comparaison avec les données bibliographiques (Sylvestre-Guinot et Delatour, 1983) avaient déjà permis de faire état de l'influence de la période d'inoculation sur le développement des infections mais sans aboutir à des conclusions aussi claires qu'ici, probablement à cause des méthodes utilisées (blessures de grandes dimensions, inoculum mycélien massif).

Les variations saisonnières de la réceptivité d'un hôte sont classiquement observées en pathologie. En première analyse elles résultent, en conditions naturelles, de la coïncidence entre la disponibilité de l'inoculum pathogène et l'existence de portes d'entrées ou d'organes sensibles. L'évolution du climat et de la phénologie de la plante contribuent dans ce cadre très largement à l'explication des variations.

De nombreux exemples pourraient en être fournis.

Lors d'inoculations sur des blessures artificielles comme celles que nous avons pratiquées sur le mélèze, ni les fluctuations naturelles d'inoculum ni la préexistence de portes d'entrée n'entrent en ligne de compte. Seules interviennent alors la réceptivité propre des tissus lésés puis l'aptitude des organes à permettre le développement ultérieur de l'agent pathogène. Dans ce cas, il apparaît que la réceptivité des tissus peut être effective pendant de longues périodes au cours de l'année mais des variations saisonnières peuvent encore être enregistrées. C'est ainsi qu'il a été observé (J. Pinon, commun. pers.) par inoculations sous climat naturel une sensibilité maximale printanière dans le cas de *Hypoxyylon mammatum* (Wahl.) Miller chez les trembles (mai-juin) et dans celui d'*Ophiostoma ulmi* (Buisman) Nannf. chez les ormes (mi-juin).

Dans le cas du *Seiridium cardinale* Wag. des cyprès, Ponchet et Andreoli (1984) indiquent que les inoculations sont positives tout au long de l'année pour un hôte sensible mais que 2 périodes annuelles (printemps et automne) restent cependant plus favorables au développement de la maladie pour des raisons climatiques et de physiologie de l'hôte.

Il peut arriver que l'ampleur de variation de la sensibilité saisonnière soit très importante comme cela a été observé par Ride et Ride (1978) chez les peupliers inoculés en nature par *Xanthomonas populi* Ridé sur blessures d'écorce (scarification) ou plaies pétiolaires artificielles: forte diminution de la sensibilité des tissus au cours du printemps lors de l'épanouissement complet des premières feuilles et maximum de sensibilité en automne lors de la fermeture du bourgeon terminal.

Enfin, Delatour (1984) inoculant des tiges de *Quercus rubra* L. par *Phytophthora cinnamomi* Rands., a observé

qu'indépendamment des conditions de températures extérieures, une brusque augmentation de la sensibilité de l'écorce a lieu au cours du printemps (fin mai, fin d'élongation des pousses) qui diminue ensuite pour s'annuler quasiment au cours du repos végétatif.

Ainsi, il apparaît que dans un certain nombre de cas la sensibilité des tissus végétaux, importante au cours de la saison de végétation, est souvent accrue au printemps et qu'elle peut subir des variations non négligeables en liaison notamment avec l'évolution physiologique de la plante en saison.

Ces variations sont souvent reliées par les auteurs à des stades repères de l'hôte, faute de pouvoir en préciser l'origine exacte. Il est clair cependant que de nombreuses modifications physiologiques ont lieu dans la plante au cours de son cycle annuel, qui seraient susceptibles d'influencer son comportement vis-à-vis du pathogène comme par exemple chez les mélèzes les changements non négligeables de teneurs en terpènes qui se produisent, notamment au cours du printemps, dans les pousses âgées de un an (Lang, 1988).

Dans le cas du chancre du mélèze (tel que nous l'avons abordé), comme dans ceux où le processus maladif est relativement lent, il est clair que les résultats intègrent de nombreux paramètres, depuis ceux qui interviennent lors du premier établissement du pathogène, jusqu'à ceux qui concernent le phénomène chancreux proprement dit et sans qu'il soit possible de discerner ceux qui interviendraient de façon prépondérante.

La température, par exemple, qui pourrait influencer le premier établissement, ne permet pas à elle seule de rendre compte des variations de réussite des infections par *L. willkommii*. La gamme des températures favorables à la germination des spores comme à la croissance mycélienne se situe entre 10 et 23°C (non publié)

avec un optimum vers 17°C (Prestle, 1979; Sylvestre-Guinot, 1981); ainsi, ces exigences ne permettent pas en particulier d'expliquer de façon évidente la moindre sensibilité estivale ni la sensibilité accrue en octobre.

Nous avons vu que l'apparition des symptômes peut intervenir au bout de plusieurs années, dans certains cas au cours de la troisième voire de la quatrième année qui suit l'inoculation. La non infection constante des blessures témoins montre que les symptômes, même tardifs, résultent bien de l'inoculation initiale. Il apparaît donc que le champignon peut demeurer viable dans les sites inoculés et y rester très discret pendant plusieurs cycles végétatifs, avant que la maladie ne se déclare. Mais nous ne sommes pas ici en mesure de préciser sous quelle forme cette latence s'effectue, longue survie des spores ou implantation mycélienne limitée. De tels délais n'ont par contre pas été observés lors d'inoculations de blessures par mycélium pour lesquelles le taux définitif d'infection est très généralement atteint dès l'année N+1 (Sylvestre-Guinot et Delatour, 1983). Ce phénomène est donc probablement lié au fait d'avoir utilisé des ascospores et aux faibles pressions d'inoculum correspondantes; on peut alors penser qu'il a lieu également en nature dans le cas des infections naturelles.

Pour des raisons techniques, nous avons été amenés à effectuer des apports de spores viables en quantité très diffuses. Nous avons vu, par ailleurs, que ces variations ne pouvaient pas être mises en relation avec le taux de réussite des infections. Dans ces conditions, on peut être amené à penser que la quantité d'inoculum efficace apportée se situe au-delà du seuil minimum nécessaire à la réussite des infections.

Nous ne sommes cependant pas en mesure de connaître le nombre de spores réellement mises en contact avec les tis-

sus sensibles mais qui est certainement très inférieur à la quantité apportée.

Une source importante de variation de la sensibilité et de l'expression de la maladie est le type d'organe ou son âge. Cela a été bien observé par Ponchet et Andreoli (1984) chez le cyprès. Chez le mélèze de tels effets sont probables; Masee (1902) indique que les branches de 2 à 3 ans sont les plus sensibles aux inoculations alors qu'au-delà de 5 ans elles ne le sont plus, et que les arbres sont plus sensibles dans leurs 10 premières années. C'est pour limiter ce type d'effet éventuel que nous n'avons inoculé que des organes d'âge identique, dans une gamme aussi limitée que possible de positions et de dimensions, pris sur des arbres jeunes.

Dans ces conditions, nous observons que les variations saisonnières de la sensibilité sont très comparables pour les axes et les rameaux latéraux. Nous notons cependant que les axes auraient tendance à présenter une sensibilité souvent supérieure à celle des rameaux et tout particulièrement pour les inoculations pratiquées sur piqûre où la sensibilité printanière se prolonge nettement au cours de l'été.

L'obtention de nombreuses infections sur des blessures aussi petites que de simples piqûres et sous faible pression d'inoculum, de même que la possibilité d'acquérir des résultats équivalents par un seul dépôt de spores (au lieu de 3) et sans recours à un pansement protecteur laisse à penser que toute lésion de l'écorce peut *a priori* être infectée en conditions naturelles et conduire dans un délai plus ou moins long au développement d'un chancre. La probabilité d'infection semble plus importante en début et fin de végétation, périodes où non seulement la réceptivité de l'hôte est la plus grande mais aussi où l'inoculum ascospore est le plus abondant. C'est donc là que devraient se situer prioritairement les protections éventuelles pour minimiser les risques d'infection.

Dans la perspective de la mise au point d'un test de sensibilité du mélèze à *L. willkommii* c'est également dans ces périodes que devront avoir lieu les interventions d'inoculations, notamment au moment du débourrement et dans les semaines qui suivent.

RÉFÉRENCES

- Delatour C (1986) Le problème de Phytophthora cinnamomi sur le chêne rouge (*Quercus rubra*). Bull OEPP 16, 499-504
- Dorozhkin NA, Fedorov VN (1982) Mycoflora of canker tumours on Siberian larch and some biological features of *Lachnellula willkommii* (Hart.) Dennis. Mikol Fitopatol 16, 3, 273-276
- Hahn GG, Ayers T (1943) Role of *Dasyscypha willkommii* and related large-spore to parasitize Douglas fir. Phytopathology 28, 50-57
- Hartig R (1881) *Traité des maladies des arbres*. Berger-Levrault et Cie, Paris, Nancy, p. 311
- Hiley WE (1919) *The Fungal Diseases of the Common Larch*. Clarendon Press, Oxford, p. 199
- Lang KJ (1988) Die Zusammensetzung der Monoterpen-Fraktion in Zweigen von *Larix decidua* und *Larix kaempferi* in Abhängigkeit von Jahreszeit und Provenienz. *Phyton* (sous presse)
- Manners JG (1953) Studies on Larch canker: the taxonomy and biology of *Trichoscyphella willkommii* (Hart.) Nannf. and related species. *Trans Br Mycol Soc* 36, 362-374
- Marchal E (1925) *Eléments de pathologie végétale appliquée à l'agronomie et à la sylviculture*. Bibliothèque agronomique belge, p. 301
- Masee G (1902) Larch and spruce fir canker. *J Board Agric* 3-15
- Plassman E (1927) *Untersuchungen über den Lärchenkrebs*. Verlag von J. Neumann, Neudamm, pp. 1-88
- Ponchet J, Andreoli C (1984) Relations hôte-parasite dans le couple *Cupressus-Coryneum* cardinale Wag. *Agronomie* 4,3, 245-255
- Prestle W (1979) Untersuchungen über die Bedeutung der Herkunftsspezifischen Monoterpenzusammensetzung als Resistenzursache bei *Larix decidua* Mill. Diplomarbeit

- der Forstwissenschaftlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität München, 41
- Ride M, Ride S (1978) Factors affecting inoculation success in woody plants. *Proc. 4th Int. Conf. Path. Bact. Angers*, 957-968
- Sylvestre-Guinot G (1981) Etude de l'émission des ascospores du *Lachnellula willkommii* (Hartig) Dennis dans l'est de la France. *Eur J For Pathol* 11, 5-6, 275-283
- Sylvestre-Guinot G, Delatour C (1983) Possibilités d'appréciation de la sensibilité du genre *Larix* au *Lachnellula willkommii* (Hartig) Dennis par inoculations artificielles. *Ann Sci For* 40, 4, 337-354
- Sylvestre-Guinot G (1986) Etude des sites d'infection du *Lachnellula willkommii* (Hartig) Dennis chez le *Larix decidua* Miller. *Ann Sci For* 43, 2, 199-206
- Yde-Andersen A (1979) Disease symptoms, taxonomy and morphology of *Lachnellula willkommii*. *Eur J For Pathol* 9, 220-228
- Yde-Andersen A (1980) Infection process and the influence of frost damage in *Lachnellula willkommii*. *Eur J For Pathol* 10, 28-36