

## Microflore interne des tissus ligneux de l'épicéa commun sur pied. III. Confrontations *in vivo*

C Delatour

INRA, laboratoire de pathologie forestière, Champenoux, 54280 Seichamps, France

(Reçu le 21 février 1989; accepté le 8 septembre 1989)

**Résumé** – L'auteur a étudié 4 champignons non lignivores qui peuvent être observés dans le tronc de *Picea abies*, soit dans le bois central sain (*Nectria fuckeliana* = Nf; *Phialophora* sp = P), soit dans la pourriture de cœur (*Scytalidium* sp = S<sub>2</sub> et S<sub>38</sub>). Afin de connaître leur influence sur le pathogène *Heterobasidion annosum* (= Ha) à l'intérieur du tronc, ils ont été inoculés à des épicéas d'environ 20 ans, seuls ou conjointement avec le pathogène. L'inoculum était constitué de chevilles de bois colonisées au laboratoire, introduites dans un trou profond effectué à la tarière. Les inoculations ont eu lieu en avril, à 50 cm de haut avec Nf et P, au pied avec Ha, en mai, au pied avec S<sub>2</sub> et S<sub>38</sub>. Le développement des champignons a été évalué au bout de 10 mois et 26 mois, après abattage des arbres, découpage en disques tous les 3 cm, puis réisolement (S<sub>2</sub>, S<sub>38</sub>) ou examen à la loupe après chambre humide (Ha, Nf, P). Chaque modalité est représentée par 3 arbres. Les champignons se sont généralement bien implantés dans le bois central, mais irrégulièrement pour Ha. Aucune coloration ni altération du bois n'a été observée, même avec Ha. En occupant, avant Ha, un certain volume du bois central, Nf et P peuvent gêner le développement ascendant du pathogène. Ce phénomène demeure cependant aléatoire et il apparaît improbable qu'il puisse limiter durablement l'extension de *H annosum* dans le tronc.

**Champignon phytopathogène / *Heterobasidion annosum* / *Nectria fuckeliana* / *Phialophora* sp / *Scytalidium* sp / *Picea abies* / bois / inoculation**

**Summary** – **Internal microflora of the woody tissues of the standing Norway spruce. III. *In vivo* confrontations.** The author studied 4 non-rotting fungi which may be present in the trunk of *Picea abies*, either in sound central wood (*Nectria fuckeliana* = Nf; *Phialophora* sp = P) or in rotten heart wood (*Scytalidium* sp = S<sub>2</sub> and S<sub>38</sub>). In order to determine influence on the pathogen *Heterobasidion annosum* (= Ha) in the trunk, they were inoculated into trees about 20 yr old, alone or combined with the pathogen. The inoculum was cultivated on a wooden peg under laboratory conditions which was driven into a deep bored hole in the tree. Ha was inoculated at stump height, Nf and P, 50 cm above, in April. S<sub>2</sub> and S<sub>38</sub> were inoculated at stump height in May. Fungal development was assessed after 10 and 26 months by felling the trees and cutting them into 3-cm thick discs. S<sub>2</sub> and S<sub>38</sub> were identified by re-isolation and Ha, Nf, P by binocular examination after incubation in wet conditions. Each result is based on 3 inoculated trees.

*The fungi were generally found to be well established in the central wood, but Ha more irregularly than the others. No discolouration or decay developed, even by Ha. By invading a certain part of the trunk section before the arrival of Ha, Nf and P may obstruct the upward spread of the pathogen. Nevertheless, this phenomenon is erratic and it appears unlikely that it would be able to restrain the pathogen for a long period.*

**phytopathogenic fungus / Heterobasidion annosum / Nectria fuckeliana / Phialophora sp / Scytalidium sp / Picea abies / wood / inoculation**

## INTRODUCTION

*H annosum* (Fr) Bref est un Basidiomycète, agent d'une pourriture de cœur particulièrement dommageable à l'épicéa commun [*Picea abies* (L) Karst]. Localisé d'abord aux racines, l'agent pathogène gagne le bois central du tronc où les dégâts peuvent s'étendre sur plusieurs m de haut. *H annosum* est le plus souvent seul présent à l'intérieur des arbres attaqués, mais nous avons montré antérieurement que cela n'est pas toujours le cas (Delatour, 1976).

Dans les parties basses, où la pourriture est la plus ancienne, de nombreux micro-organismes peuvent exister. Parmi ceux-ci, des représentants du genre *Scytalidium* avaient attiré notre attention car, malgré leur caractère secondaire, ils présentaient *in vitro* l'aptitude à éliminer le pathogène du bois déjà colonisé, sans altérer le bois pour autant (Delatour et Sylvestre-Guinet, 1978).

A l'opposé, *H annosum*, à son front de progression peut dans le bois sain se trouver dans certains cas au contact de champignons très vraisemblablement présents avant lui; il s'agit de *N fuckeliana* Booth var *fuckeliana* Booth et d'un *Phialophora* sp. *In vitro*, ces champignons se révèlent non lignivores, mais le premier semble pouvoir favoriser le pathogène et le second retarder sa progression.

Les observations en nature comme les résultats obtenus *in vitro* ne permettraient cependant pas de se prononcer sur l'aptitude des espèces citées à influencer le développement de *H annosum* dans le tronc des épicéas vivants. Pour répondre à cette question, nous avons entrepris de réaliser des confrontations *in vivo* par inoculation d'arbres sur pied en forêt.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Matériel végétal

Les épicéas (*P abies*) utilisés proviennent du Jura et des Vosges, sont âgés d'environ 20 ans et plantés en forêt domaniale d'Amance (54).

### Matériel fongique

#### *Heterobasidion annosum*

Il s'agit d'un isolat du groupe S, réalisé en décembre 1976, à partir de pourriture de cœur d'*Abies grandis* à l'arboretum des Barres (45), conservé sur bois et au froid jusqu'à utilisation.

#### *Nectria fuckeliana* var *fuckeliana*

La souche a été isolée de bois de *P abies* vivant, à Liffol-le-Grand (88) en janvier 1978.

#### *Phialophora* sp

La souche a été isolée de bois de *P abies* vivant, dans la région d'Épinal (88) en janvier 1978.

## **Scytalidium sp**

Les isolats S<sub>2</sub> et S<sub>38</sub> ont été obtenus de *P abies* à Liffol-le-Grand (88) en 1969 et sont conservés sur bois et au froid depuis 1971.

## **Méthodes**

### **L'inoculum**

Il est préparé sous forme de chevilles de bois de hêtre (diamètre 17 mm; longueur 10 cm), stérilisées d'abord à 120 °C/20 min dans une solution aqueuse d'extrait de malt (2%) puis incubées en présence de mycélium à 23 °C pendant environ un mois. Chaque cheville est ensuite placée dans un sachet stérile de polyéthylène scellé.

### **Mise en place de l'inoculum**

Les trous d'inoculation sont réalisés dans le tronc, à la tarière de Pressler (diamètre 16 mm). La tige de la tarière est plongée dans l'alcool 96° et flambée rapidement, puis introduite immédiatement dans un manchon stérile de polyéthylène. L'écorce de l'arbre est brossée à sec et au point d'inoculation un petit disque d'écorce est enlevé au scalpel, le site est protégé momentanément par un tampon à l'alcool 96°. Le trou est effectué jusqu'au cœur avec la tarière dont la tige reste protégée à l'extérieur de l'arbre par le manchon stérile. Dès que la tarière est retirée, la cheville inoculum est introduite au marteau tout en restant protégée extérieurement par son sachet. La partie qui dépasse est coupée au ras de l'écorce; aucune protection extérieure n'est appliquée.

### **Modalités d'inoculation**

Chaque arbre est inoculé, soit par un seul champignon (témoin), soit par 2 champignons dont *H annosum* (confrontation), et dans ce cas, sur une même génératrice du tronc. Toutes les inoculations ont eu lieu à la même date (avril 1978) sauf celles par les *Scytalidium* intervenues un mois plus tard.

*H annosum* a été inoculé au pied des arbres (à environ 10 cm du sol), les *Scytalidium* sp l'ont été 5 cm plus haut, *N fuckeliana* et *Phialophora* sp 50 cm au-

dessus de *H annosum*. Chaque modalité est appliquée à 6 arbres différents.

## **Observation des résultats**

Les observations sont réalisées après 10 mois et 26 mois pour chaque fois 3 arbres par modalité.

Dans chaque cas, l'arbre à analyser est abattu puis débité transversalement en tranches de 3 cm d'épaisseur. Sur chaque rondelle obtenue, les champignons sont recherchés et localisés selon 2 méthodes:

Pour *H annosum*, *N fuckeliana* et *Phialophora* sp, les rondelles sont incubées en chambre humide (7 j à la température du laboratoire), puis observées à la loupe binoculaire;

Pour les *Scytalidium spp*, les souches sont résolées selon une maille systématique. Les différences d'extensions mycéliennes longitudinales ont été analysées sur les moyennes par le test de Student appliqué aux petits échantillons.

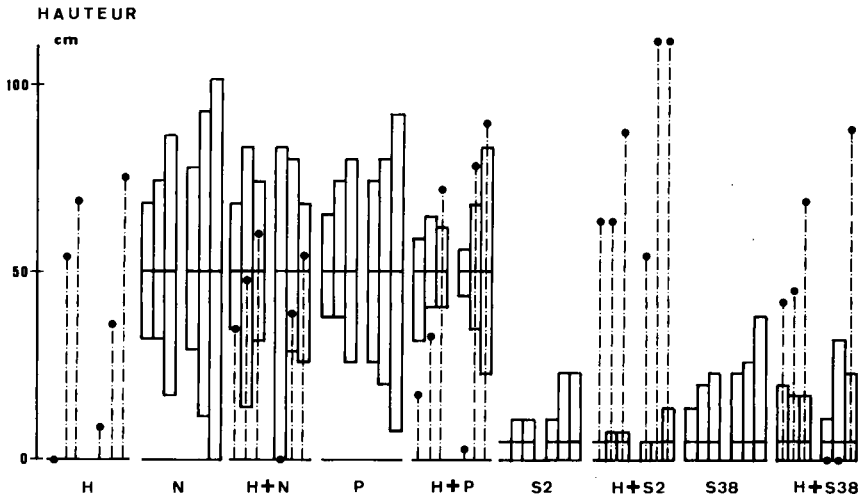
## **RÉSULTATS**

### **Extensions longitudinales**

Les extensions mycéliennes sont représentées arbre par arbre dans la figure 1, leurs valeurs moyennes sont fournies au tableau I.

Nous observons (fig 1) qu'à quelques exceptions près (*H annosum*: 4 cas; *Scytalidium* S<sub>2</sub>: 2 cas), les champignons inoculés se sont implantés dans les troncs et s'y sont développés. Nous n'avons cependant jamais observé de symptômes d'altération du bois, même avec l'espèce lignivore *H annosum*.

L'extension d'*H annosum* peut dépasser 1 m en 26 mois mais elle est extrêmement variable selon les arbres, comme l'attestent les écarts types (tableau I); les autres espèces ont des extensions moindres mais nettement plus régulières. Alors que pour les espèces



**Fig 1:** Extension longitudinale des champignons inoculés dans les troncs d'épicéas H: *H annosum*; N: *N fuckeliana*; P: *Phialophora* sp; S: *Scytalidium* sp, isolats S<sub>2</sub> et S<sub>38</sub>; H+N, H+P, H+S: inoculations doubles. Dans chaque modalité les 3 premières données sont recueillies au bout de 10 mois, les 3 suivantes au bout de 26 mois. Les traits horizontaux représentent les niveaux d'inoculations.

inoculées à la base du tronc (*H annosum*, *Scytalidium* sp) nous ne disposons que d'une mesure par arbre, pour celles inoculées plus haut (*N fuckeliana*, *Phialophora* sp) nous en disposons de 2; le nombre de mesures reste cependant faible, eu égard à la variabilité constatée. De fait, les différences d'extension entre

les diverses modalités n'atteignent pas, dans la plupart des cas, des niveaux acceptables de signification. L'analyse que nous pouvons en faire n'a donc qu'une valeur indicative.

Compte tenu de ces réserves, nous nous limiterons à remarquer que les extensions moyennes de *H annosum* ino-

**Tableau I.** Extension longitudinale moyenne (cm) des espèces inoculées. (1) inoculations simples; (2) inoculations doubles; a: écart type.

	H annosum		N fuckeliana		Phialophora sp		Scytalidium sp				
	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)	S <sub>2</sub>	S <sub>38</sub> , +	(1)	(2)	
<i>H annosum</i>											
10 mois	41 (36,2)a	-	48 (12,0)	-	41 (27,8)	-	71 (13,8)	-	52 (14,7)		
26 mois	40 (31,1)	-	31 (27,8)	-	57 (47,1)	-	92 (32,9)	-	29 (50,2)		
<i>Autres espèces</i>											
10 mois	-	25 ( 8,1)	24 ( 8,6)	20 (7,5)	12 ( 3,7)	4 (3,4)	2 (1,7)	14 (4,5)	13 (1,7)		
26 mois	-	38 (12,1)	29 (11,5)	32 (8,1)	18 (10,9)	14 (6,9)	3 (5,1)	24 (7,9)	17 (10,5)		

culé seul ne sont pas différentes après 10 mois ou 26 mois alors que les autres champignons tendent à progresser au-delà de 10 mois. Ces champignons présentent, par ailleurs, des extensions moyennes toujours plus faibles lorsqu'ils sont dans des troncs où *H annosum* a été également inoculé, phénomène plus marqué après 26 mois qu'après 10 mois.

Enfin, les 2 espèces inoculées à 50 cm de haut ont un développement très comparable vers le haut et vers le bas dans un même arbre, qu'elles y aient été inoculées conjointement ou non avec *H annosum*. Mais parmi les inoculations doubles correspondantes, nous observons une majorité de cas où les extensions sont telles que les 2 champignons introduits sont bien en présence l'un de l'autre dans une même portion de tronc et dans 3 cas, *H annosum* s'est même développé au-delà du champignon qui lui était opposé (*Phialophora* sp).

### **Répartition territoriale des espèces**

Les champignons inoculés se développent uniquement dans le bois central des troncs. Dans cet espace limité, lorsque 2 espèces sont simultanément présentes à un même niveau, elles entrent le plus souvent en contact l'une avec l'autre; toutefois, leurs territoires semblent demeurer distincts car nous n'avons jamais observé, après incubation en chambre humide, d'imbrication entre les mycéliums. Nous pouvons noter dans ces cas que le premier occupant se localise en position centrale et le second en périphérie de celui-ci.

Si l'on examine le profil d'extension transversale des champignons le long de l'axe des troncs, on peut constater dans certains cas (fig 2) que le profil du premier occupant (*N fuckeliana* ou

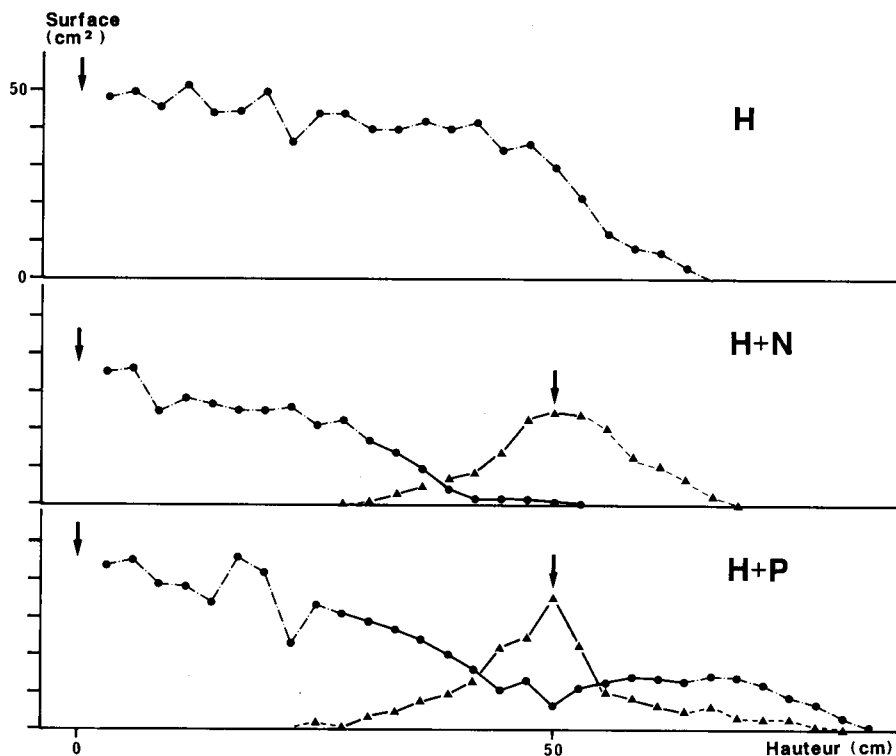
*Phialophora* sp), est régulier, alors que dans la zone de contact, le second occupant (*H annosum*) présente un moindre développement.

### **DISCUSSION**

Les interactions entre micro-organismes dans le bois ont surtout été étudiées, soit hors de l'arbre vivant, soit, chez l'arbre vivant, dans le cadre de la colonisation naturelle de blessures superficielles plus ou moins importantes infligées à l'écorce ou au bois (blessure accidentelle, élagage).

Nos observations se situent dans un contexte assez différent puisque nous avons effectué chez l'arbre vivant des blessures peu importantes extérieurement mais profondes. Nos résultats peuvent être analysés sous 2 aspects: d'une part, le développement des champignons eux-mêmes dans le milieu où ils ont été implantés, d'autre part, les relations qu'ils y établissent entre eux.

Très peu de travaux ont été consacrés aux aspects microbiologiques liés aux blessures profondes infligées aux arbres vivants. Thiercelin *et al* (1972), notent, chez le hêtre, que les micro-organismes spontanément installés régressent dans les 2 années qui suivent la blessure; ils évoquent une réaction de défense de l'arbre. Dans le cas d'inoculations artificielles de résineux par *H annosum*, Coutts (1976) observe qu'une zone de bois plus sec se développe dans le tronc, de part et d'autre du trou de sondage, mais plus largement que le mycélium. D'autres auteurs notent chez l'épicéa, qu'après un premier développement important du mycélium inoculé dans le tronc, celui-ci très généralement régresse (Delatour, 1980, Weissenberg, comm pers) jusqu'à ne plus pouvoir être mis en évidence dans l'arbre, dès la



**Fig 2:** Profil d'extension transversale ( $\text{cm}^2$ ) des champignons inoculés chez 3 épicéas. H: *H. annosum*; N: *N. fuckeliana*; P: *Phialophora* sp. Les flèches indiquent les niveaux d'inoculation; lorsque les surfaces occupées sont en contact, les courbes sont en trait continu.

deuxième année dans certains cas (Bazzigher, 1986). Ces faits autorisent à penser que la blessure induit des perturbations qui ne sont que momentanément favorables au champignon. Nous avons tiré argument de ce fait (Delatour, 1980) pour attirer l'attention sur le caractère non nécessairement satisfaisant des inoculations artificielles de *H. annosum* chez l'épicéa. Quoiqu'il en soit, l'inoculation de ce champignon par introduction profonde dans le tronc d'un inoculum sur support ligneux a été jusqu'à présent le plus couramment utilisé, à la suite de Treschow (1958) qui en mentionne l'emploi dès 1937. Les précautions d'asepsie auxquelles nous

avons eu recours constituent ici un perfectionnement original.

Nos résultats montrent que les champignons inoculés se développent préférentiellement dans le bois central, ce qui correspond bien à leur situation normale, l'aubier présentant chez l'épicéa vivant des capacités de défense active (Shain, 1971).

Cependant les développements mycéliens obtenus ne conduisent pas à la formation de colonnes d'altération, ni même, le plus souvent, à la simple coloration du bois. Ainsi la reconstitution des phénomènes naturels n'est que partielle, notamment pour *H. annosum*.

Par ailleurs, le phénomène de régression évoqué précédemment pourrait, au moins en partie, expliquer que l'extension de *H annosum* n'est pas différente après 1 an et 2 ans. La variabilité de son extension, sa non-implantation ou son très faible développement dans certains cas, pourraient refléter également des caractéristiques individuelles des arbres, comme la réaction terpénique après blessure (Schuck, 1982; Thibault-Balesdent et Delatour, 1985).

Quoiqu'il en soit, nous avons obtenu des extensions le plus souvent non négligeables dans les troncs et un certain nombre de cas où 2 champignons différents sont présents à 1 même niveau, c'est-à-dire où la confrontation *in vivo* a été effectivement réalisée. Pour *H annosum*, les extensions observées sont tout à fait comparables à celles obtenues avec des isolats provenant de l'épicéa (Thibault-Balesdent et Delatour, 1985).

L'implantation de micro-organismes dans le bois d'arbres vivants, dont on espère un effet défavorable à l'encontre d'un pathogène, n'a pas été souvent réalisée. On peut citer le cas de l'inoculation des plaies de taille du prunier par *Trichoderma viride* qui empêche l'installation du *Chondrostereum purpureum* (Grosclaude *et al.*, 1973), mais il s'agit ici de la colonisation rapide d'une surface ligneuse par un premier occupant, qui la rend impropre à une infection secondaire par voie de spores.

Chez l'épicéa, Holdenrieder (1984) a montré en inoculant divers champignons à des souches et des rondins frais, qu'aucun effet n'est obtenu à l'encontre d'*H annosum* qui est très rarement déplacé par les autres espèces, notamment *N fuckeliana* et *Scytalidium lignicola*. Il apparaît par ailleurs clairement que les espèces progressent surtout longitudinalement, aboutissant le plus souvent à l'occupation de terri-

toires distincts de forme naviculaire verticale. Des configurations tout à fait semblables ont été observées dans des souches de feuillus (Rayner, 1979). Les résultats que nous avons obtenus chez l'épicéa vivant sont très comparables, mais nous pouvons dans ce cas nous questionner sur d'éventuels effets entre champignons, à distance ou au proche voisinage.

La moindre extension des champignons dans les arbres qui ont subi une double inoculation serait une tendance à confirmer sur des effectifs plus importants. L'effectif éventuel des blessures proprement dites serait alors à prendre en compte, ce qui ne l'a pas été ici, les arbres n'ayant pas tous reçu de double blessure. En revanche, on peut exclure un effet d'*H annosum* sur *N fuckeliana* et *Phialophora* sp car aucune dissymétrie dans leurs progressions ascendante et descendante n'est décelable dans les cas d'inoculations doubles.

Des interférences de proche voisinage entre champignons restent envisageables. De fait, des interactions sont observées dans les cas où, à un même niveau du tronc, le territoire de *H annosum* se trouve en contact avec celui de *N fuckeliana* ou *Phialophora* sp. Ces interactions se traduisent essentiellement en terme d'occupation de territoire avec avantage au premier occupant. En effet, l'expansion transversale du premier occupant n'est pas manifestement modifiée par la présence du second (*H annosum*) alors que l'avancée du second peut se trouver restreinte par la présence du premier. Dans ces conditions, bien que nos résultats portent sur des cas très peu nombreux, il semblerait que *N fuckeliana* puisse produire un effet de barrière vis-à-vis de *H annosum*, du moins dans les conditions de notre étude. En revanche, avec *Phialophora*

sp qui a un développement transversal moins important, le passage de *H annosum* reste possible.

Pour les *Scytalidium* sp, la question était de savoir si leur introduction dans un territoire déjà occupé par *H annosum* était défavorable à celui-ci. Les résultats obtenus montrent que leur développement ne s'en trouve pas manifestement favorisé, ni celui de *H annosum* réduit. Si les *Scytalidium* sp se révèlent *in vitro* d'excellents compétiteurs de *H annosum* qu'ils sont capables d'éliminer du bois (Delatour, Sylvestre-Guinot, 1978), dans les arbres vivants, ces qualités n'ont à l'évidence pas l'occasion de se manifester car *H annosum* possède une aptitude à l'envahissement bien supérieure, qui le met à l'abri d'éventuels effets de proche voisinage.

Nos résultats montrent donc que les champignons étudiés n'interagissent pas à distance de façon perceptible à l'intérieur des arbres vivants mais qu'ils peuvent interférer entre eux en occupant de façon exclusive un certain volume du territoire limité que représente le bois central.

Dans ces conditions, la limitation du développement ascendant de *H annosum* dans un épicéa par une autre espèce préexistante, ne pourrait intervenir que si celle-ci parvenait à occuper transversalement un espace suffisant ou placé de façon adéquate. C'est ce qui pourrait s'être produit chez les quelques épicéas inoculés par *N fuckeliana*. Ce champignon, comme le montrent nos observations ainsi que celles d'autres auteurs (Roll-Hansen, Roll-Hansen, 1980; Huse, 1981) est très fréquemment présent dans le tronc de l'épicéa commun, dans la nature, où il peut occuper des volumes importants, ce qui lui permettrait de jouer le rôle de barrage évoqué précédemment.

Nos résultats toutefois ne portent que sur une durée limitée à 2 ans et ne permettent certainement pas de présumer de l'évolution ultérieure des 2 champignons au contact l'un de l'autre. Il apparaît même très probable que la séparation territoriale, préjudiciable semble-t-il à *H annosum*, ne se maintienne pas sur des durées plus longues. En effet, l'observation en nature de la répartition des 2 espèces dans les troncs d'épicéas plus âgés (Delatour, 1976) montre que *H annosum* occupe un territoire de forme conique au-dessus duquel est emboîté celui occupé par *N fuckeliana*. Non encore ébauchée au bout de 2 ans chez les arbres inoculés, cette configuration suggère fortement l'envahissement du territoire de *N fuckeliana* par *H annosum* et un tel envahissement s'est montré possible sur bois *in vitro* (Delatour, Sylvestre-Guinot, 1978). L'évolution du couple *H annosum-Phialophora* sp est certainement très comparable.

Ainsi, *N fuckeliana* et *Phialophora* sp par leur présence possible dans le bois sain central de l'épicéa, où ils font figure de premiers occupants occasionnels, n'apparaissent susceptibles d'exercer qu'une influence très modeste sur le développement ascendant de *H annosum*.

## REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier JL Renoux pour son importante aide technique.

## BIBLIOGRAPHIE

- Bazzigher G (1986) Infection studies with *Heterobasidion annosum* on young trees of *Picea abies*. *Eur J For Pathol* 16, 125-128
- Coutts MP (1976) The formation of dry zones in the sapwood of conifers. I Induction



- of drying in standing trees and logs by *Fomes annosus* and extracts of infected wood. *Eur J For Pathol* 6, 372-381
- Delatour C (1976) Microflore interne des tissus ligneux de l'épicéa commun sur pied. I Inventaire de la microflore naturelle. *Ann Sci For* 33, 199-219
- Delatour C (1980) Behaviour of *Fomes annosus* in the stem of Norway spruce and in the Laboratory. Proc 3rd Int Workshop on Genetics of Host-Parasite Interactions in Forestry. Wageningen, Netherlands, 268-274
- Delatour C, Sylvestre-Guinot G (1978) Microflore interne des tissus ligneux de l'épicéa commun sur pied. II Étude *in vitro* de la microflore naturelle. *Ann Sci For* 35, 285-298
- Grosclaude C, Ricard J, Dubos B (1973) Inoculation of *Trichoderma viride* spores via pruning shears for biological control of *Stereum purpureum* on plum tree wounds. *Plant Dis Rep* 57, 25-28
- Holdenrieder O (1984) Untersuchungen zur biologischen Bekämpfung von *Heterobasidion annosum* an Fichte (*Picea abies*) mit antagonistischen Pilzen. II Interaktions-tests auf Holz. *Eur J For Pathol* 14, 137-153
- Huse KJ (1981) The distribution of fungi in sound-looking stems of *Picea abies* in Norway. *Eur J For Pathol* 11, 1-6
- Rayner ADM (1979) Internal spread of fungi inoculated into hardwood stumps. *New Phytol* 82, 505-517
- Roll-Hansen F, Roll-Hansen H (1980) Microorganisms which invade *Picea abies* in seasonal stem wounds. II Ascomycetes, Fungi imperfecti and Bacteria. General discussion, Hymenomycetes included. *Eur J For Pathol* 10, 396-410
- Schuck HJ (1982) The chemical composition of the monoterpene fraction in wounded wood of *Picea abies* and its significance for the resistance against wound infecting fungi. *Eur J For Pathol* 12, 175-181
- Shain L (1971) The response of sapwood of Norway spruce to infection by *Fomes annosus*. *Phytopathology* 61, 301-307
- Thibault-Balesdent M, Delatour C (1985) Variabilité du comportement de *Heterobasidion annosum* (Fr) Bref à 3 monoterpènes. *Eur J For Pathol* 15, 301-307
- Thiercelin F, Arnould MF, Mangenot F, Polge H (1972) Altérations du bois provoquées par les sondages à la tarière. Leur contrôle. *Ann Sci For* 29, 107-133
- Treschow C (1958) Forsøg med rødgranracers resistens overfor angreb af *Fomes annosus* (Fr) Cke [Détermination de la résistance de races d'épicéas communs au *Fomes annosus*]. *Forstl Forsøgsvaer Dan* 25, 1-23