



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>



Année 1992

Thèse n°197

THESE

pour le

DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE NANCY I

Présentée et soutenue publiquement le 12 Mai 1992

par

Benoit MARCAIS

**INFLUENCE DE FACTEURS DE L'ENVIRONNEMENT SUR
LE DEVELOPPEMENT DE L'ENCRE DU CHENE ROUGE
(QUERCUS RUBRA L.), MALADIE PROVOQUEE PAR
PHYTOPHTHORA CINNAMOMI.**

Membres du Jury :

M. Botton
M. Delatour
M. Normand
M. Barnola
M. Becker
Mme Desprez-Loustau
M. Ricci

Professeur à l'Université de Nancy I, Président
Directeur de recherches à l'I.N.R.A., Rapporteur
Directeur de recherches au C.N.R.S., Rapporteur
Professeur à l'Université de Nancy I.
Directeur de Recherches à l'I.N.R.A.
Chargée de Recherches à l'I.N.R.A.
Directeur de Recherches à l'I.N.R.A.

Je tiens à remercier l'équipe de pathologie forestière de Bordeaux pour ce travail auquel elle a largement contribué. En particulier :

- Marie-Laure Loustau, pour ses conseils avisés qui ont permis le déroulement et la rédaction de cette thèse.
- Fabrice Dupuis, pour son aide sur le terrain et devant l'ordinateur, et pour sa bonne humeur en toutes circonstances.

Il me faut aussi remercier toutes les autres personnes ayant participé à ce travail. M. Delatour, pour s'être intéressé à mon travail et pour ses conseils, Jean-Emmanuel, René-Jean Perrin, André Granier, Hervé Rivière et Stéphane qui ont tous réalisé une portion des expériences présentées.

Enfin, je remercie les personnes de la station de pathologie de Bordeaux pour leur accueil.

Liste des abréviations	1
Liste des tableaux	2
Liste des figures	2
INTRODUCTION	5
1. LE CONTEXTE DE L'ETUDE	6
a) Le chêne rouge, <u>Quercus rubra</u> L.	6
b) L'agent pathogène, <u>Phytophthora cinnamomi</u> Rands	8
c) Présentation de l'encre du chêne rouge	10
2. INFLUENCE DES PARAMETRES CLIMATIQUES SUR LES MALADIES PROVOQUEES PAR DES <u>PHYTOPHTHORA</u>	11
a) Influence de la température sur les maladies provoquées par des <u>Phytophthora</u>	12
b) Influence des facteurs hydriques sur les maladies provoquées par des <u>Phytophthora</u>	13
3. LES AXES DE L'ETUDE	15
<u>CHAPITRE I : MATERIELS ET METHODES</u>	17
A. Matériel végétal	18
B. Matériel fongique	19
C. Méthodes d'inoculation	20
D. Méthodes de notation des infections	23
E. Etude de la survie de <u>P.cinnamomi</u> aux températures inférieures à 0°C	25
F. Méthodes de contrôle des paramètres environnementaux	26
G. Méthodes informatiques et statistiques	29
<u>CHAPITRE II : ETIOLOGIE RACINAIRE</u>	31
A. PROTOCOLES EXPERIMENTAUX	32
B. RESULTATS	33
1. Expériences en rhizotron	33
2. Inoculation de racines in situ : comparaison avec la sensibilité caulinaire	36
3. Inoculation de portion de racines	37
C. DISCUSSION.	37
1. Sensibilité racinaire de <u>Q.rubra</u> à <u>P.cinnamomi</u> au stade juvénile – Comparaison avec d'autres espèces	37
2. Sensibilité racinaire de <u>Q.rubra</u> au stade adulte–Comparaison avec sensibilité caulinaire	40
5. Senario possible de l'infection racinaire	41
<u>CHAPITRE III : ETUDE DE L'INFLUENCE DE L'ALIMENTATION EN EAU DES CHÊNES ROUGES SUR LE COMPORTEMENT DE <u>P.CINNAMOMI</u> DANS LEURS TISSUS CORTICAUX</u>	43
A. PROTOCOLES EXPERIMENTAUX	44
B. RESULTATS	45
1. Relation entre la teneur relative en eau (TRE) du liber et le potentiel hydrique en fin de nuit (PHFN) sur chênes rouges adultes	45
2. Influence du potentiel hydrique du milieu sur la croissance de <u>P.cinnamomi</u> (in vitro)	46
3. Interaction entre <u>P.cinnamomi</u> et des chênes rouges en état de stress hydrique	46

C. DISCUSSION	48
1. Influence du potentiel hydrique du milieu sur la croissance de <u>P.cinnamomi</u>	48
2. Influence du stress hydrique sur l'interaction <u>P.cinnamomi</u> - <u>Q.rubra</u>	48
3. Causes et conséquences possibles du phénomène mis en évidence	49

CHAPITRE IV : ETUDE DE L'INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LE COMPORTEMENT DE P.CINNAMOMI DANS LES TISSUS CORTICAUX DU CHENE ROUGE

A. PROTOCOLES EXPERIMENTAUX	52
B. RESULTATS	54
1. Influence de la forme du champignon et du milieu colonisé sur la survie de <u>P.cinnamomi</u> au-dessous de 0°C	54
2. Dynamique de survie de <u>P.cinnamomi</u> au dessous de 0°C	55
3. Survie de <u>P.cinnamomi</u> en conditions déshydratantes	56
4. Comportement de <u>P.cinnamomi</u> à températures supérieures à 0°C	56
C. DISCUSSION	57
1. Comportement de <u>P.cinnamomi</u> à températures inférieures à 0°C	57
a) Variabilité du phénomène	57
b) Influence du milieu colonisé	58
c) Validité du modèle en degrés-jours négatifs	59
2. Croissance de <u>P.cinnamomi</u> dans le liber de <u>Q.rubra</u> à température favorable	59

CHAPITRE V : CONSTRUCTION D'UN MODELE DECRIVANT LA SURVIE HIVERNALE DE P.CINNAMOMI DANS LES TISSUS CORTICAUX DU CHENE ROUGE

A. HYPOTHESES DE DEPART	62
B. STRUCTURE DU MODELE	63
1. Baisse de la survie au-dessous de 0°C : sous-modèle 2	63
2. Comportement du pathogène au-dessus de 0°C	64
3. Estimation de la température au niveau du cambium : sous-modèle 1	65
C. PROTOCOLES EXPERIMENTAUX	66
D. DETERMINATION DE LA TEMPERATURE CAMBIALE	67
1. Variation de la température cambiale sur billons en conditions de températures fluctuantes (conditions contrôlées)	67
2. Variation de la température cambiale sur arbres en conditions forestières	68
3. Construction du sous-modèle 1.	69
E. VALIDATION ET TESTS DU MODELE	70
1. Validation du sous-modèle 1, décrivant les variations de la température au niveau du cambium en fonction de la température de l'air	70
2. Validation du sous-modèle 2, décrivant la survie de <u>P.cinnamomi</u> à températures négatives	71
3. Test du modèle SURVIE_H à partir des données enregistrées à l'arboretum de Nancy	72

CHAPITRE VI : ETUDE DE L'INFLUENCE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX SUR LA VARIABILITE STATIONNELLE ET ANNUELLE DE L'ENCRE DU CHENE	74
A. PROTOCOLES EXPERIMENTAUX	75
B. RESULTATS	78
1. Cartographie de l'impact de l'encre en forêt de Mixe	78
2. Etude de la variabilité annuelle de l'encre sur 4 sites du sud-ouest de la France	79
a) Développement des chancres	79
b) Influence de la température	80
c) Influence des conditions hydriques	82
d) Analyse multivariante	82
C. DISCUSSION	84
1. Développement des chancres sur les arbres étudiés par méthode dendrochronologique	84
2. Influence du gel hivernal sur la variabilité annuelle de l'encre dans les quatre sites étudiés par méthode dendrochronologique	85
a) Influence du nombre de degrés-heures négatifs cumulé sur l'hiver (DHNA)	85
b) Interprétation des résultats du modèle SURVIE_H	85
c) Conséquences pour la répartition géographique de l'encre du chêne rouge	87
3. Influence des facteurs hydriques sur la variabilité stationnelle et annuelle de l'encre du chêne rouge	88
a) Influence des facteurs hydriques sur la variabilité annuelle de l'encre dans les quatre sites étudiés par méthode dendrochronologique	88
b) Variabilité de l'impact de l'encre en forêt de Mixe	89
CONCLUSION GENERALE	92
BIBLIOGRAPHIE	96

LISTE DES ABREVIATIONS

Termes statistiques :

ACP	analyse en composantes principales
dl	degrés de liberté
F	test de Fisher
$2\hat{t}$	test du $2\hat{t}$
r	coefficient de corrélation
r^2	coefficient de détermination
X^2	test du X^2

Abréviations de la thèse :

BH	bilan hydrique (précipitation moins l'évapotranspiration)
BHn, BHn-1, BHn-2	bilans hydriques dans l'année en cours ou dans une des deux années précédentes
BHn2432	bilan hydrique des décades 24 à 32
DHN	degrés-jours négatifs
DHNA	degrés-jours négatifs cumulés sur l'hiver (novembre à mars)
EA	évolution annuelle du PPA _C (PPA _C (n) - PPA _C (n-1))
PHFN	potentiel hydrique en fin de nuit
PPA	pourcentage du périmètre atteint (une rondelle)
PPAc	pourcentage du périmètre atteint cumulé (un arbre)
TRE	teneur relative en eau

LISTE DES TABLEAUX (PAGE)

- TABLEAU 1. Description des parcelles de Q.rubra utilisées au cours de cette étude. (p18)
- TABLEAU 2. Isolats de Phytophthora cinnamomi utilisés au cours de cette étude. (p19)
- TABLEAU 3. Les milieux utilisés au cours de cette étude. (p20)
- TABLEAU 4. Origine des données météorologiques utilisées au cours de cette étude. (p26)
- TABLEAU 5. Comportement de différentes espèces de chênes et de châtaigniers en rhizotron après inoculation par P.cinnamomi au niveau des tissus secondaires (expérience 4). (p36)
- TABLEAU 6. Analyse des causes de variation de la croissance de P.cinnamomi dans les tissus corticaux de Q.rubra dans les quatre mois qui suivent l'inoculation (Saint Pée 2, 1990). (p36)
- TABLEAU 7. Comparaison de la teneur relative en eau du liber de Q.rubra dans 4 stations du Pays Basque durant l'été 1990. (p47)
- TABLEAU 8. Dispositif d'étude de la survie de P.cinnamomi à différentes températures au dessous de 0°C. (p52)
- TABLEAU 9. Survie de P.cinnamomi sur support agar à -5, -7 et -9°C : influence de l'isolat testé. (p52)
- TABLEAU 10. Survie de P.cinnamomi sur support agar ou liber au dessous de 0°C : influence de la température. (p56)
- TABLEAU 11. Survie de P.cinnamomi sur agar en solutions de CaCl₂, en conditions déshydratantes. (p56)
- TABLEAU 12. Survie de P.cinnamomi sur support liber à -5, -7 et -9°C, régression linéaire avec le modèle complet. (p56)
- TABLEAU 13. Caractéristiques des expériences réalisées sur billons en enceinte. (p67)
- TABLEAU 14. Calcul d'une note de survie théorique par le sous-modèle 2 à partir des valeurs de température cambiale mesurées sur les arbres de l'arboretum de Nancy en 1991-92 : influence du périmètre du tronc et de l'orientation, face nord ou face sud. (p73)
- TABLEAU 15. Répartition de l'encre du chêne rouge sur le massif de Mixe (64) : influence de la position topographique des arbres. (p78)
- TABLEAU 16. Comparaison de la teneur relative en eau (TRE) du liber de chênes rouges situés à différentes positions topographiques (Massif de Mixe, 1991). (p78)
- TABLEAU 17. Corrélation entre les prédictions des différents modèles de survie hivernale de P.cinnamomi et l'évolution annuelle (EA) du pourcentage du périmètre atteint (PPA) cumulé mesurés dans 4 stations du sud-ouest de la France de 1965 à 1990. (p81)
- TABLEAU 18. Distribution des évolutions annuelles (EA) du pourcentage de périmètre atteint cumulé pour quelques combinaison arbres x années caractéristiques d'années froides. (p81)
- TABLEAU 19. Synthèse des corrélations significatives trouvées entre l'évolution annuelle du périmètre atteint et les paramètres climatiques (Sud-Ouest, 1968-1989). (p82)

TABLEAU 20. Analyse des coefficients de direction pour les relations entre paramètres climatiques et évolution annuelle du périmètre atteint cumulé sur les 4 sites étudiés. (p83)

TABLEAU 21. Corrélations entre les différents paramètres climatiques corrélés à l'évolution annuelle du pourcentage de périmètre atteint (EA) au pays basque. (p83)

TABLEAU 22. Synthèse des relations mises en évidence entre l'évolution annuelle moyenne par site du pourcentage de périmètre atteint (EA) et les différents paramètres climatiques : modèles à 4 ou 3 variables développés. (p84)

LISTE DES FIGURES (PAGE)

Figure 1. Aire naturelle de Q.rubra. (p6)

Figure 2. Place du chêne rouge dans les stations forestières des coteaux basques. (p7)

Figure 3. Le cycle général des Phytophthora. (p8)

Figure 4. Symptômes d'encre sur chênes rouges en forêt. (p10)

Figure 5. Répartition géographique de l'encre du chêne rouge d'après les données disponibles en 1991. (p11)

Figure 6. Température moyenne des mois les plus froids et les plus chauds en France. (p12)

Figure 7. Mesure de la largeur des lésions sur rondelles prélevées au niveau du chancre sur tronc de Q.rubra atteint d'encre. (p22)

Figure 8. Utilisation d'un PIRM pour mesurer une lésion de P.cinnamomi dans les tissus corticaux de tronc d'un chêne rouge. (p24)

Figure 9. Schéma des relations postulées pour étudier les liens entre une série de variables explicatives (VE) et une variable déterminée (VD) par analyse des coefficients de direction. (p29)

Figure 10 . Principe du programme 'Fenetre' utilisé pour étudier l'influence des paramètres climatiques. (p30)

Figure 11. Test des sensibilités racinaires et caulinaires à P.cinnamomi de Q.rubra adultes : position des inoculations artificielles (St Pée 2, 1990). (p33)

Figure 12. Sensibilité racinaire à P.cinnamomi de semis de chênes rouges au stade juvénile : réaction des plants au cours de la phase 3 de l'infection racinaire. (p34)

Figure 13. Taille des lésions de P.cinnamomi sur pivot de trois espèces de chênes, 20j après inoculation à l'apex (expérience 3). (p35)

Figure 14. Croissance de P.cinnamomi sur racines excisées de Q.rubra, en conditions contrôlées. (p35)

Figure 15. Croissance de P.cinnamomi dans les tissus corticaux de Q.rubra (St Pée, 1990). (p36)

Figure 16. Taille des lésions provoquées par P.cinnamomi sur 6 arbres, 4 mois après l'inoculation (St Pée, 1990). (p36)

Figure 17. Aspect après décapage des lésions provoquées par P.cinnamomi sur tronc de Q.rubra. (p37)

Figure 18. Relation entre la teneur en eau relative du liber (TRE) et le potentiel hydrique en fin de nuit (PHFN) sur chênes rouge adultes (Pierroton, 1990). (p45)

Figure 19. Relation entre l'accroissement radial de P.cinnamomi (AR) et le potentiel osmotique des milieux gélosés (PO). (p46)

Figure 20. Relation entre la croissance de P.cinnamomi sur des morceaux de liber excisé de Q.rubra et leur état hydrique. (p46)

Figure 21. Evolution de la taille des lésions sur jeunes plants de Q.rubra en conditions de stress hydrique inoculés par P.cinnamomi. (p47)

Figure 22. Evolution de la teneur relative en eau (TRE) du liber de Q.rubra sur 4 stations du Pays Basque durant l'été 1990. (p48)

Figure 23. Taille moyenne de la lésion sur tronc de Q.rubra après inoculation par P.cinnamomi sur 4 stations du Pays Basque durant l'été 1990. (p48)

Figure 24. Evolution des lésions sur les différents arbres de Ainhoa 2 après inoculation par P.cinnamomi (1990). (p49)

Figure 25. Relation entre la sensibilité moyenne à P.cinnamomi *in vitro* de liber détaché de Q.rubra (test écorce) et la teneur relative en eau (TRE) du liber mesurée en forêt durant juillet et août 1990. (p49)

Figure 26. Survie de P.cinnamomi sous différentes formes à -5°C sur support agar. (p54)

Figure 27. Survie de P.cinnamomi sur support agar à -5°C : comparaison de la variabilité entre répétitions d'un même isolat (342) avec la variabilité entre les isolats testés. (p54)

Figure 28. Survie de P.cinnamomi à différentes températures négatives sur pastilles d'agar ou sur blocs de liber contaminés. (p55)

Figure 29. Survie de P.cinnamomi dans le liber de Q.rubra pour des températures de -5 à -9°C . Valeurs estimées par la droite de régression suivante (p56) :

$$\text{LOG}[(1.01-P)/(P-0.01)] = [10.50 + 1.29 \times T] - [0.038 + 0.003 \times T] \times \text{DJN}$$

Figure 30. Influence de la température, T sur le taux de croissance, C de P.cinnamomi sur liber détaché de Q.rubra. (p56)

Figure 31. Survie de P.cinnamomi dans le liber de billons de Q.rubra à $+5^{\circ}\text{C}$. (p57)

Figure 32. Comportement de P.cinnamomi dans des lésions sur billons de Q.rubra après 2 jours à -5°C , puis incubation à $+14^{\circ}\text{C}$. (p57)

Figure 33. Structure générale du modèle de survie hivernale de P.cinnamomi dans les tissus corticaux des troncs de chênes rouges. T est la température horaire du cambium. DH5.7 est le nombre cumulé de degrés-heures supérieurs à 5.7°C et DHN celui de degrés-heures négatifs. (p62)

Figure 34. Structure du sous-modèle 2, estimant l'influence des températures au-dessous de 0°C sur la survie de P.cinnamomi. (p63)

Figure 35. Evolution de la note de survie estimée par le modèle SURVIE_H au cours de l'hiver. Mode de calcul de la note finale de survie. (p64)

Figure 36. Dispositif expérimental pour tester le comportement de P.cinnamomi sur billons de Q.rubra soumis à des températures fluctuantes. (p66)

Figure 37. Evolution de la température du cambium en fonction de la température extérieur sur billons de Q.rubra soumis à des températures suivant un cycle sinusoïdal de 24h en enceinte. (p67)

Figure 38. Influence du périmètre du tronc sur l'évolution de la température cambiale. (p68)

Figure 39. Relation entre les températures moyennes journalières de l'air et du cambium sur arbres en conditions forestières. (p68)

Figure 40. Structure du sous-modèle 1, calculant l'évolution de la température au niveau du cambium du tronc d'un arbre. (p69)

Figure 41. Variations des températures cambiales mesurées ou estimées par le sous-modèle 1 sur un arbre de l'arboretum de Nancy durant l'hiver 91-92 (périmètre : 68 cm). (p70)

Figure 42. Sous-modèle 1 d'estimation de la température cambiale : validation à partir des valeurs mesurées à l'arboretum de Nancy durant l'hiver 91-92. (p71)

Figure 43. Survie de P.cinnamomi sur billons de Q.rubra soumis à des températures fluctuantes. (p71)

Figure 44. Sous-modèles 2 d'estimation de la survie de P.cinnamomi au-dessous de 0°C : validation à partir des données mesurées sur billons à Nancy. (p72)

Figure 45. Sensibilité du sous-modèle 2 au type de données de température cambiale, mesurées ou estimées par le sous-modèle 1 (arboretum de Nancy, 1991 et 1992). (p73)

Figure 46. Cartographie de l'impact de l'encre du chêne rouge dans le massif de Mixe. (p78)

Figure 47. Evolution de l'encre, de 1955 à 1990 sur les arbres étudiées par méthode dendrochronologique : moyenne par station du pourcentage du périmètre atteint (PPA) cumulé. (p79)

Figure 48. Evolution du nombre de degrés-heures négatifs cumulé sur l'hivers au cours de la période étudiée à Biarritz, Tarbes et Salles d'Armagnac. (p79)

Figure 49. Evolution du pourcentage du périmètre atteint cumulé (PPA_C) sur les quatres orientations du tronc des arbres d'Azereix (1980-1989). (p80)

Figure 50. Mode d'inclusion dans le bois des lésions corticales de P.cinnamomi sur chêne rouge. (p80)

Figure 51. Evolution de l'encre, de 1955 à 1990 sur les arbres étudiées par méthode dendrochronologique : influence du froid hivernal. (p80)

Figure 52. Evolution annuelle (EA) du pourcentage de périmètre atteint cumulé à Mixe : influence du bilan hydrique de fin d'hiver (4-9) et d'automne (25-29). (p82)

Figure 53. Analyse en composantes principales sur les paramètres climatiques corrélés avec l'évolution du périmètre atteint (EA) au pays basque (Ainhoa et Mixe) : définition des axes. (p83)

Figure 54. Analyse en composantes principales sur les paramètres climatiques corrélés avec l'évolution du périmètre atteint (EA) au pays basque (Ainhoa et Mixe) : distribution des années sur les axes 1 et 2. (p83)

INTRODUCTION

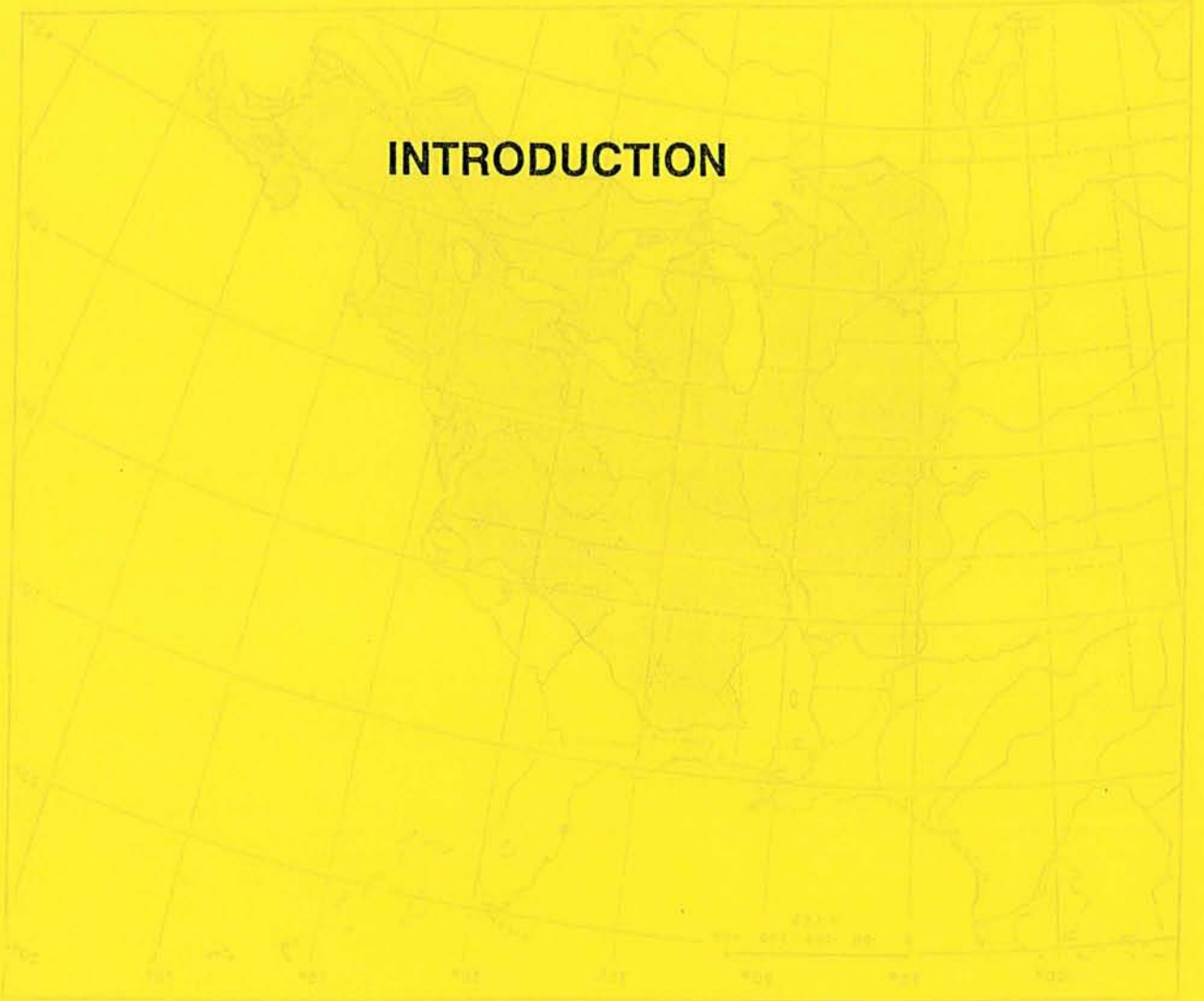


Figure 1. Aire nationale de Québec (après l'année 1965)

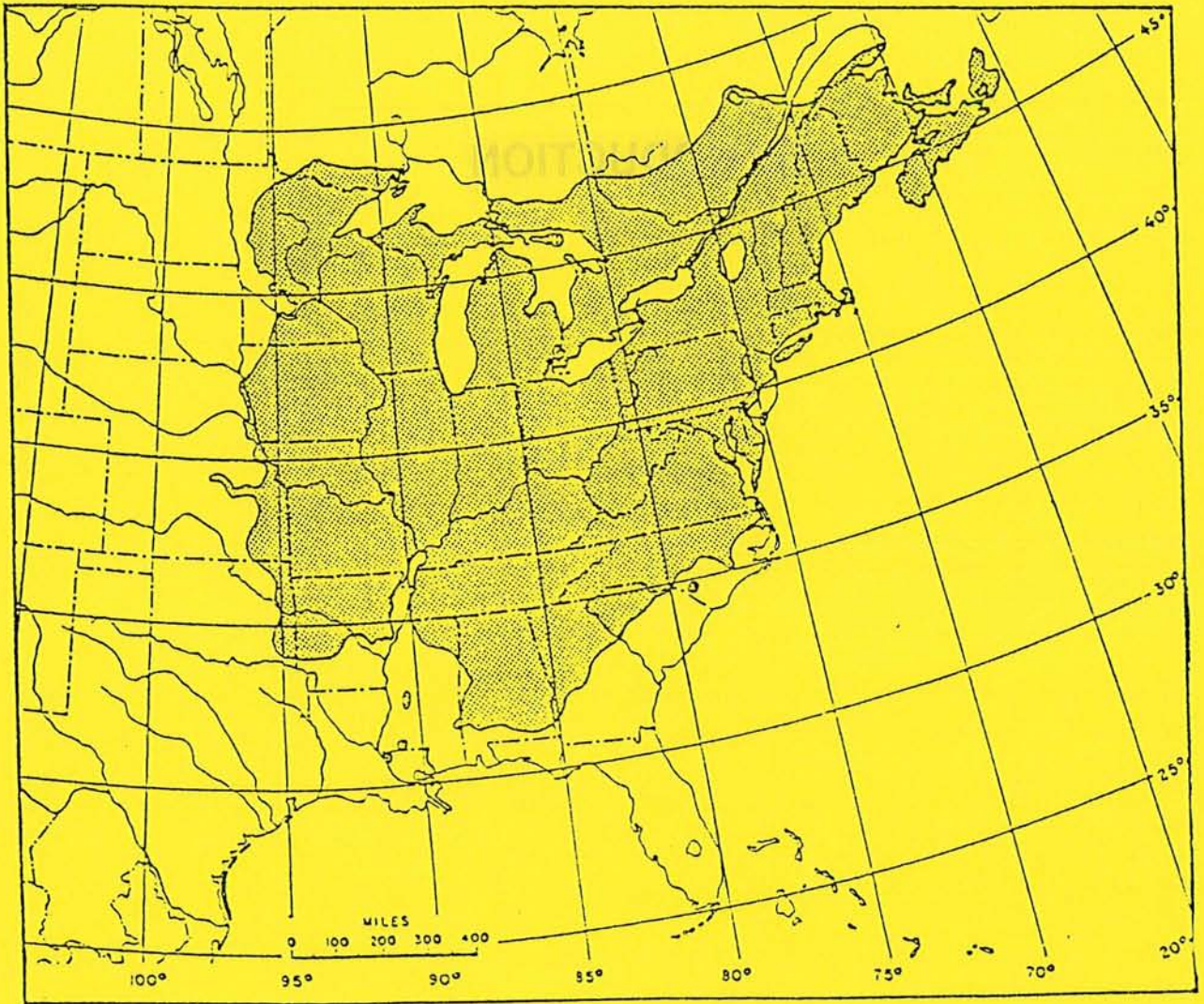


Figure 1. Aire naturelle de Quercus rubra L.
(D'après Fowells, 1965)

Le chêne rouge (Quercus rubra L.) est une espèce introduite en Europe et pour l'instant peu présente dans les forêts françaises, mais, qui est appelée à avoir une importance croissante. C'est, en effet, l'une des espèces feuillues les plus utilisées dans les reboisements artificiels dans notre pays (Timbal et al, 1992).

La maladie de l'encre, causée par Phytophthora cinnamomi Rands, localement importante dans le Pays Basque, représente une menace potentielle pour ces futures forêts de chênes rouges (Delatour, 1986, Delatour et al, 1992).

Le but de cette étude est d'apporter des éléments sur l'épidémiologie de cette maladie encore peu connue, de façon à mieux apprécier le risque qu'elle représente pour le chêne rouge en France.

1. Le contexte de l'étude

a) Le chêne rouge, Quercus rubra L.

(1) Le chêne rouge dans son aire naturelle

Le genre Quercus est divisé en sous-genres, eux-mêmes divisés en sections. Dans le sous-genre Euquercus, la section Lepidobalanus regroupe les chênes 'blancs' (dont les chênes européens) et la section Erythrobalanus les chênes 'rouges', dont fait partie Q.rubra, et 'noirs' (chênes nord-américains).

L'aire naturelle de Q.rubra (Cf figure 1) recouvre une grande partie du Nord-Est de l'Amérique et s'étend entre les 32 et 47^{èmes} parallèles de latitude Nord (Lanier et al 1980). Les températures moyennes annuelles dans cette zone, oscillent entre 4 et 15°C et les pluviosités annuelles entre 600 et 2000 mm. Q.rubra est un des chênes américains les plus septentrionaux. Q.rubra se trouve rarement en peuplements purs, mais le plus souvent mélangé avec d'autres chênes rouges, chênes blancs et tulipiers. La sylviculture y est faible ou inexistante.

(2) Introduction du chêne rouge en Europe

Le chêne rouge a d'abord été introduit en Europe comme espèce d'ornement, à la fin du XVII^e siècle puis comme espèce de reboisement après la Seconde Guerre Mondiale. Du fait de sa bonne acclimatation aux climats froids, il fut d'abord importé en Suisse, au Danemark, en Allemagne et en Hollande. Il est maintenant présent dans toute l'Europe, y compris certaines régions méridionales (Espagne).

Les premières utilisations du Q.rubra pour des reboisements forestiers ont été faites, en

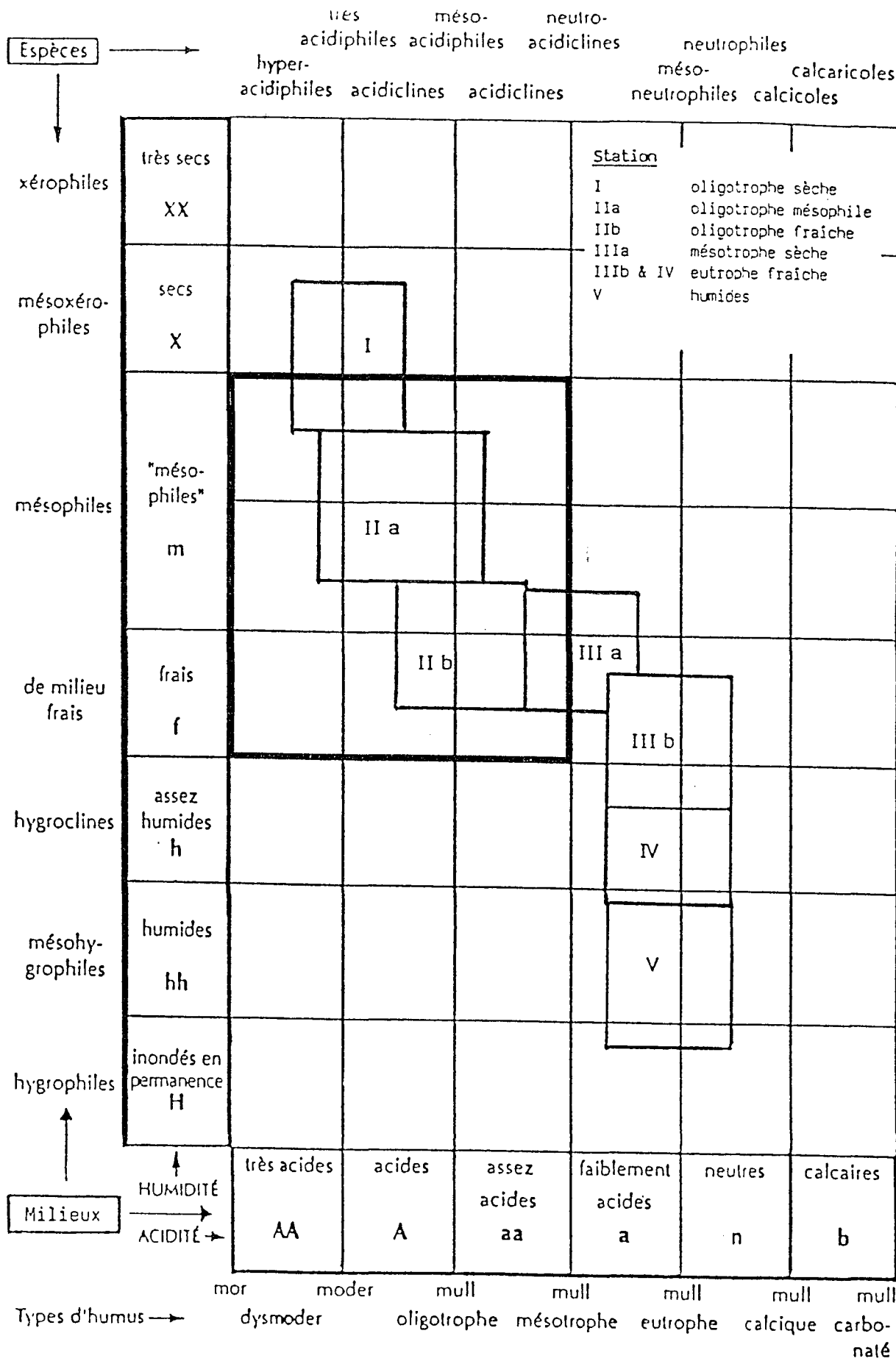


Figure 2. Place du chêne rouge () dans les stations forestières des coteaux basques (d'après Aureau, 1989).

France, en Alsace et dans le Sud-Ouest. Dans cette dernière région, le chêne rouge a beaucoup été utilisé pour reboiser les vastes surfaces de forêt dépérissantes du fait de deux maladies cryptogamiques, l'encre du châtaignier, provoquée par *P.cinnamomi*, et l'oïdium (*Microsphaera alphitoides* Griff. et Maubl.) sur chênes, surtout le chêne tauzin (Timbal *et al.*, 1992).

(3) Utilisation du chêne rouge en France

Le chêne rouge est, à l'heure actuelle, beaucoup planté dans les reboisements forestiers : 1.8 10⁶ plants en 1987-88, ce qui représente 10% des feuillus plantés en régénération artificielle cette année là (Statistiques ONF, Bartoli, communication personnelle). Son utilisation a augmenté de façon très importante au cours des 10 dernières années (Timbal *et al.*, 1992). Il est fortement planté en Alsace, Aquitaine, Franche-Comté, Normandie ou Lorraine. En Bretagne, à la suite de la tempête de 1988, le tiers des feuillus plantés sont des chênes rouges (Statistiques ONF).

Ceci est, en partie, la conséquence de la politique du Fond Forestier National qui accorde, depuis 1978, une aide aux reboisements en chênes rouges

Le chêne rouge est aussi planté en raison de ses qualités intrinsèques. C'est une espèce qui a une croissance assez rapide, notamment au stade juvénile (de 30 à 50% de plus que les chênes pédonculés et rouvres). Elle possède une bonne plasticité écologique. Le chêne rouge n'a que deux facteurs limitants importants : il vient mal sur sol calcaire (Timbal et Gelpe, 1986) et les milieux hydromorphes lui conviennent mal, surtout si la texture est fine (Belgrand, 1983). Il se contente de sol chimiquement pauvres, filtrants ou secs.

La figure 2 montre la place qui lui est réservée par l'ONF dans les stations des coteaux basques. Il s'agit de milieux mésophiles et plutôt acides. Ce type de station représente une part très importante de la surface forestière dans les Pyrénées Atlantiques (Aureau, communication personnelle).

De plus, des études récentes montrent que les qualités technologiques du bois du chêne rouge sont assez comparable à celles des chênes indigènes.

Dans le Pays Basque, dans les zones où l'impact de la maladie est le plus fort, l'encre ne paraît pas, à l'heure actuelle, remettre en cause ce très fort intérêt pour le chêne rouge. Cette espèce a un bon comportement sur des stations où le chêne pédonculé rencontre de très importants problèmes (dépérissement). Elle représente le meilleur choix du point de vue économique sur ces stations du fait de sa croissance rapide, et ceci malgré l'attaque par l'encre. Il faut préciser que le chêne sessile n'est pas utilisé car il n'est pas subventionné par le Fond Forestier National dans les Pyrénées Atlantiques.

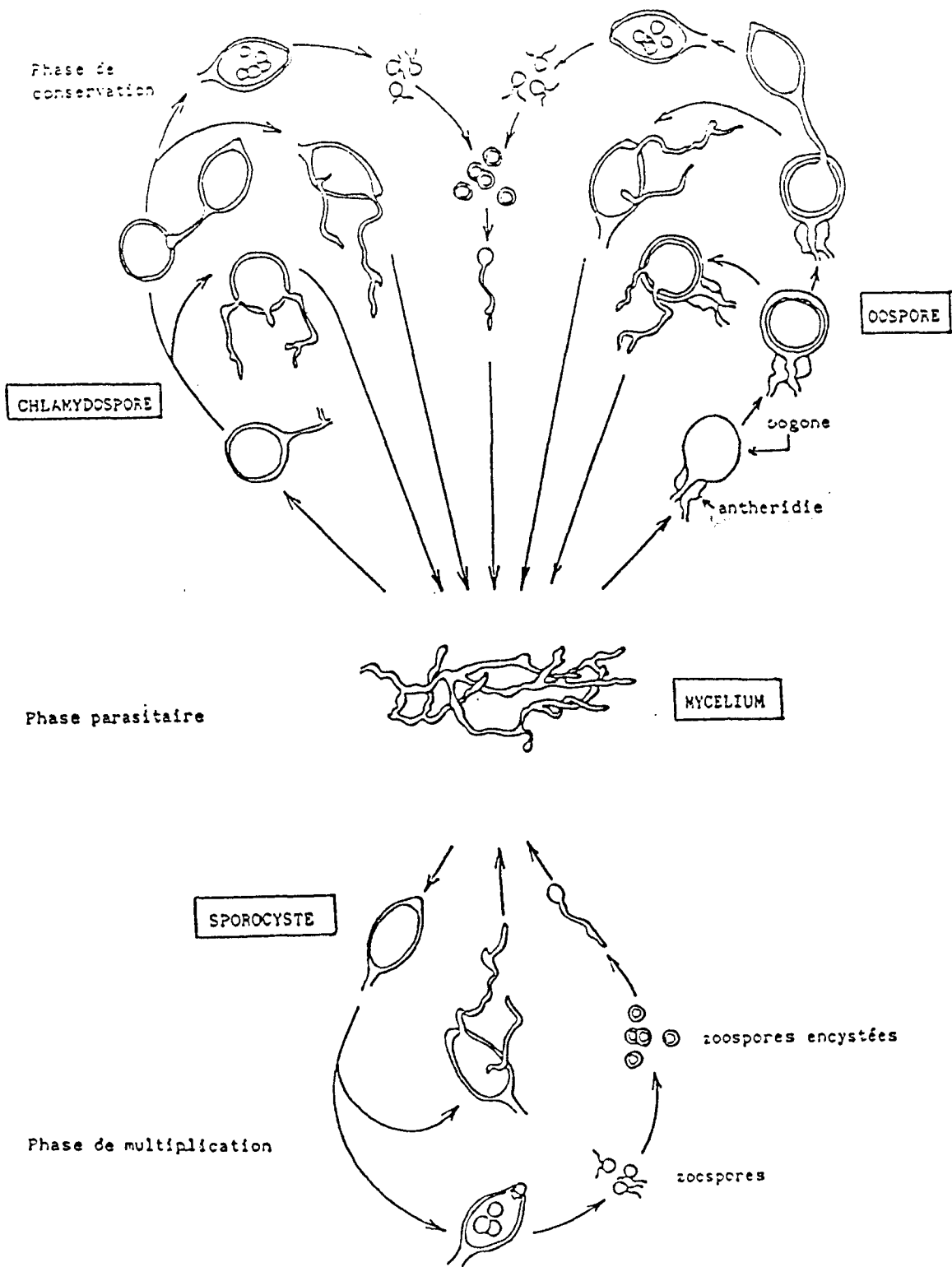


Figure 3. Cycle général des *Phytophthora* (d'après Boccas et Laville, 1976).

b) L'agent pathogène, Phytophthora cinnamomi Rands

(1) Taxonomie et biologie

P.cinnamomi est un Oomycète, appartenant à la famille des Pythiacées. Ses caractéristiques morphologiques sont les suivantes : anthéridies en position amphigyne, sporocystes non caducs et non papillés. Elles permettent de le classer dans le groupe VI au sein du genre Phytophthora (Waterhouse, 1963). Sur milieux gélosés, il se reconnaît bien par l'aspect coralloïde des hyphes et à la présence de nombreuses ampoules (swellings).

Le cycle général des Phytophthora est présenté dans la figure 3. P.cinnamomi est une espèce hétérothallique qui présente deux types sexuels A1 et A2 (Savage et al 1968). Le type A2 est le plus largement répandu. Le type A1 n'est observé qu'en Australie, à Madagascar, en Papouasie–Nouvelle Guinée, Afrique du Sud et aux Etats–Unis (Zentmyer 1976). Il n'a pas été observé en France. De plus, dans les sols où ces deux types sexuels coexistent, il semble que la reproduction sexuée ne soit pas très fréquente, les populations A1 et A2 se différenciant par leur profil isozymique (Old et al, 1988).

Les organes de reproduction végétative sont les sporocystes et les chlamydospores.

Les chlamydospores sont les formes de conservation de P.cinnamomi (Zentmyer, 1980). Ce champignon possède une bonne capacité saprophytique (Zentmyer, 1980, Weste, 1983). Il est capable de se maintenir et de se multiplier dans des sols en l'absence de tout hôte pendant plusieurs années (Weste et Marks, 1987).

Les zoospores produites par les sporocystes sont les formes de dissémination et d'infection de P.cinnamomi. Ce sont des spores flagellées. Par leurs propres moyens, elles ne sont capables de se déplacer que sur quelques centimètres. De plus, elles ont besoin d'eau libre : pour pouvoir nager, il leur faut une humidité du sol permettant que des pores de diamètre suffisamment gros soient remplis d'eau. Ces zoospores ont un géotactisme négatif (Carlile, 1983). Elles tendent à s'accumuler à la surface du sol, où elles peuvent être dispersées passivement par les ruissellements d'eau sur une grande distance (Zentmyer, 1980, Duniway, 1983, Weste et Marks, 1987).

(2) Plantes hôtes et aire de répartition

P.cinnamomi est un champignon très polyphage et largement répandu à l'échelle mondiale. Il est capable d'infecter un très grand nombre d'hôtes (Zentmyer, 1980), pour la plupart ligneux. En particulier, en Australie, il provoque de très importants dépérissements dans les forêts d'Eucalyptus marginata : 75% des espèces végétales présentes dans cet écosystème sont sensibles à P.cinnamomi (Weste et Marks, 1987). Les familles comprenant le plus d'espèces sensibles sont les Cupressacées, Epacridacées, Ericacées, Fagacées, Lauracées, Légumineuses, Myrtacées, Pinacées

et Protéacées. Deux pathosystèmes ont, en particulier, suscité une abondante littérature : Avocatier et E.marginata.

L'origine géographique de P.cinnamomi se situerait en Malaisie, dans une zone qui engloberait le nord-est de l'Australie. A partir de là, le pathogène aurait été introduit dans les autres régions du monde. Il est maintenant présent dans toutes les régions du monde, tropicales ou tempérées (Zentmyer, 1980). En Europe, il est décrit dans plusieurs pays depuis les XVIII^e ou XIX^e siècles (Italie, Espagne, France) où il a provoqué l'encre du châtaignier (Grente, 1961). Il y est responsable, à l'heure actuelle, de nombreux problèmes en pépinières et sur espèces ornementales (Vegh et Bourgeois, 1975).

(3) Processus d'infection et types de maladies provoquées

Pour les quelques pathosystèmes étudiés en détail, avocatier (Ho et Zentmyer, 1977, Assas m'Billaut, 1978) ou Eucalyptus (Tippett et al, 1976), la pénétration de P.cinnamomi dans la plante par l'extrémité non lignifiée des racines a été mise en évidence. Les zoospores s'y enkystent, puis émettent un tube germinatif qui pénètre à travers l'épiderme. Le champignon se propage rapidement dans le cortex, provoquant la mort de la racine. P.cinnamomi sporule alors à la surface des tissus infectés, produisant alors des sporocystes ou sur Abies fraseri des chlamydospores (Reynolds et al, 1985).

Sur certains hôtes, le champignon est capable de progresser dans les tissus corticaux des grosses racines, provoquant leur mort par ceinturation. Ceci est le cas, notamment de l'avocatier (Zentmyer, 1980), du châtaignier (Grente, 1961) ou de l'E.marginata (Shearer et Tippett, 1989).

Les symptômes visibles de ces dégâts racinaires sont, dans la plupart des cas, des dépérissements : croissance réduite, feuillage jaunissant ou desséché, mortalité de branches (avocat, camélia, châtaignier, chênes (Quercus agrifolia et Q.suber), Eucalyptus, Pinus echinata, rhododendron...). Occasionnellement, des mortalités brutales, sans dépérissement préalable, sont observées, sur châtaigniers (Grente, 1961) ou sur E.marginata (Shearer et Tippett, 1989).

Les lésions provoquées par P.cinnamomi peuvent remonter jusqu'aux parties aériennes de la plante, provoquant alors des chancres sur collet ou sur tronc. Ceci a été observé sur plusieurs hôtes, avocatier, bruyère, camélia et Platanus orientalis (Zentmyer, 1980), cannellier (Rands, 1922), châtaignier (Grente, 1961), Q.suber et Q.agrifolia (Mircetich et al, 1977), Macadamia (Zentmyer, 1960). Sur quelques hôtes, notamment le cannellier et le Macadamia, P.cinnamomi ne provoque pas de dépérissement. Dans ces deux cas, les lésions provoquées par le champignon s'accroissent en longueur, restant relativement étroites (Rands, 1922, Zentmyer, 1960). Ceci n'est pas le cas sur châtaignier ou Eucalyptus, à en juger par les photographies présentées par Grente (1961) ou Shearer et Tippett (1989). Sur d'autre hôtes (bruyère, camélia), les lésions provoquées par P.cinnamomi

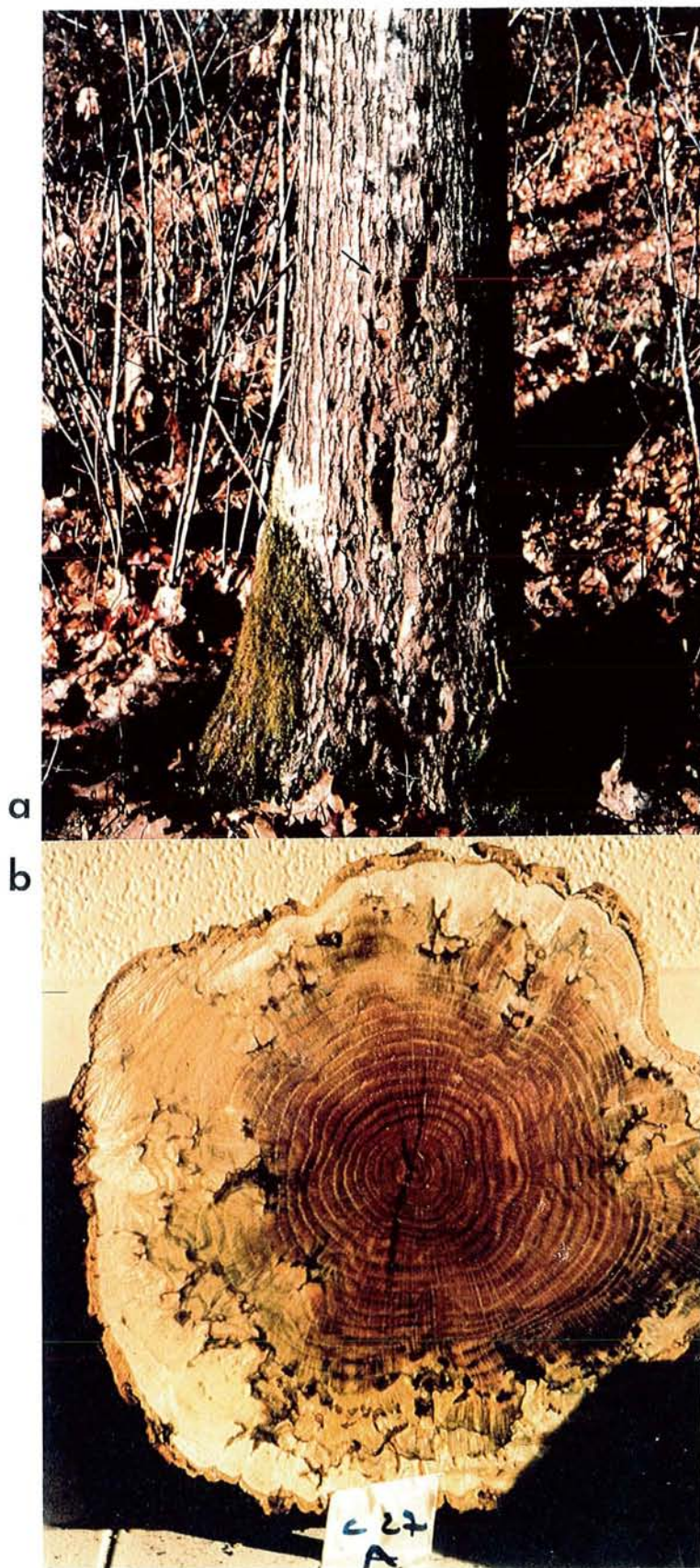


Figure 4 . Symptômes d'encres sur
chênes rouges en forêt.
a : Aspect cancreux typique sur
tronc avec boutonnières (→).
b : Aspect d'une section de tronc
au niveau du chancre d'un
arbre atteint.



Figure 4 . Symptômes d'encres sur chênes rouges en forêt.

c : Symptôme chancreux en boutonnière et suintement noir (encre).

d : Aspect d'une lésion corticale après décapage superficiel.

s'accroissent de façon tangentielle plutôt que longitudinale (Zentmyer, 1980).

c) Présentation de l'encre du chêne rouge

Cette maladie a été décrite pour la première fois au début des années 1950 dans le Sud-Ouest de la France. L'agent pathogène a été isolé et identifié comme étant P.cinnamomi et l'extension géographique de la maladie a été précisée (Moreau, 1950, Moreau et Moreau, 1951, Barriéty et al, 1951, Rol, 1951). Elle a de nouveau attiré l'attention des pathologistes récemment (Delatour, 1986).

(1) Les symptômes

La maladie de l'encre se présente sous la forme d'un chancre cortical sur le tronc, de forme pyramidale, commençant toujours au pied de l'arbre et devenant de plus en plus étroit vers le haut (figure 4a). Ce chancre a typiquement entre 0 et 1.50 m de haut, mais peut atteindre dans quelques cas jusqu'à 6m. On le trouve, typiquement, sur des arbres âgés, de plus de 20 ans. L'aspect tourmenté de l'écorce vient d'une série de petites blessures qui se ferment par des bourrelets cicatriciels, les symptômes 'en boutonnière' (figure 4c), l'ensemble formant le chancre. Un liquide noir exsude par zones disséminées sur l'ensemble du chancre et s'étale en taches (figure 4c) ou coule (encre). Après décapage superficiel au niveau de ces taches d'encre, des lésions corticales apparaissent, de couleur mastic quand elles sont jeunes (figure 4d) et devenant brun foncé en vieillissant. Ce chancre a un aspect très similaire à ceux montrés par Zentmyer (1980) sur Macadamia ou Platanus orientalis, ou par Mircetich et al (1977) sur chênes (Q.agrifolia et Q.suber).

Les chênes rouges réagissent, limitant assez bien l'extension tangentielle du pathogène, en incluant dans le bois les lésions corticales au cours du processus de cicatrisation. Ceci explique l'aspect de la section d'un tronc au niveau du chancre : des lésions 'fossiles' restent incluses à différents niveaux dans le bois (figure 4b). Le bois produit par un arbre atteint d'encre perd la plus grande partie de sa valeur commerciale au niveau du chancre, ne pouvant plus être utilisé que comme bois de chauffage.

La maladie de l'encre ne provoque pas, à notre connaissance, le dépérissement du chêne rouge. Robin et al (1992) montrent que les chênes rouges atteints ont une croissance aussi bonne que des chênes sains poussant sur la même parcelle. Le problème posé par cette maladie est donc d'ordre technologique (dépréciation du bois). Ceci est une originalité importante par rapport à la plupart des maladies causées par des Phytophthora ayant faite l'objet d'une abondante littérature.

P.cinnamomi a été mentionné en pépinière, sur jeunes plants de Q.rubra, aux Etats Unis (Crandall 1936). D'autre part, suite à des contaminations racinaires, Delatour et al (1992) signalent des dessèchement et diminution de croissance. Cet agent pathogène est capable d'infecter les

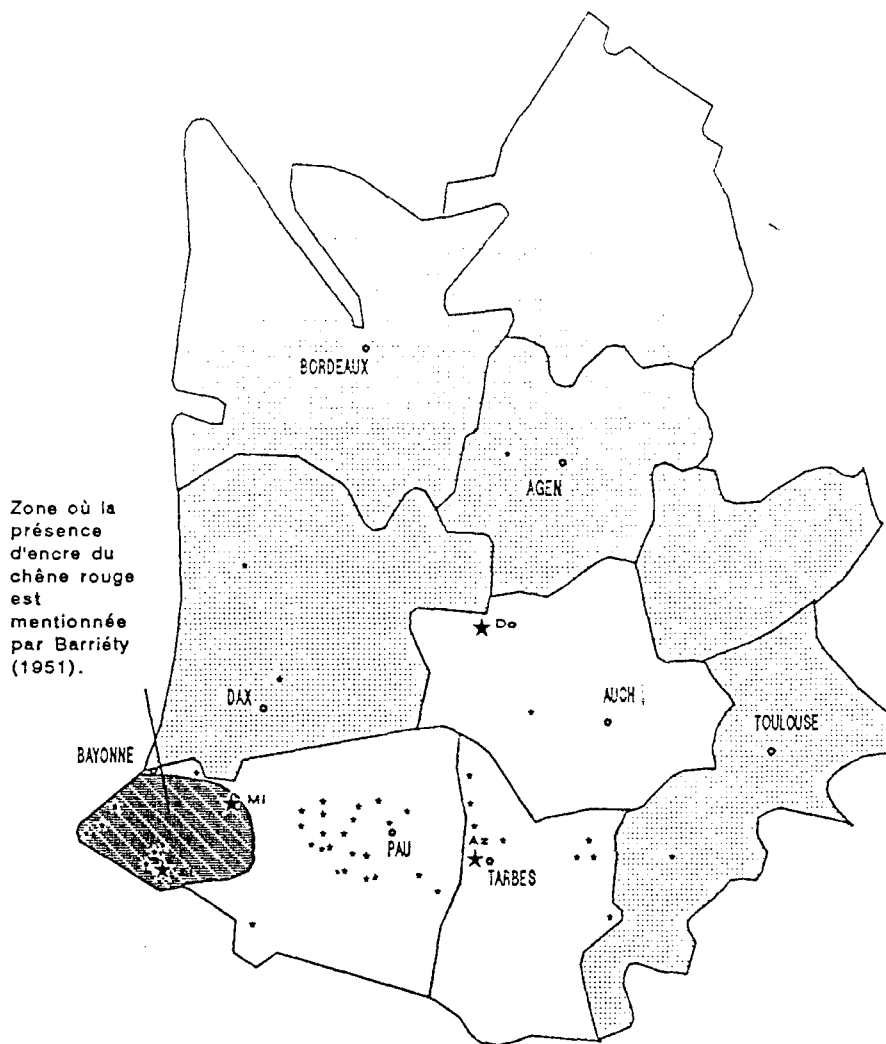


Figure 5. Répartition de l'encre de chêne rouge d'après les données 1991 (enquête ONF Pyrénées atlantiques 1990 rapport de B.Pillard-Landreau et prospection INRA Bordeaux). ★ Présence d'encre rapportée. ★ Sites utilisés pour l'étude dendrochronologique. Ai: Ainhoc, Az: Azereix, Do: Doat, Mi: Mixe

■ Départements avec moins de 20ha de chênes rouges de plus de 10 ans (Timbal).

racines du chêne rouge : des lésions chancreuses dues à P.cinnamomi ont été observées sur le système racinaire d'arbres adultes déracinés (Delatour et Loustau, communication personnelle).

Dans les forêts du Sud-Ouest de la France, d'autres chênes, notamment le chêne pédonculé, sont atteints par P.cinnamomi. Les symptômes, moins fréquents que pour le chêne rouge, sont très similaires.

(2) Répartition de la maladie

En France, la maladie n'a pas été décrite ailleurs que dans le Sud-Ouest. Elle n'est pas mentionnée aux Etats Unis, dans l'aire naturelle du Chêne rouge. La répartition de l'encre du chêne rouge, à partir des données actuellement disponibles, est indiquée figure 5. Trois départements sont atteints de façon plus importante, le Gers, les Hautes Pyrénées, et surtout les Pyrénées Atlantiques. L'encre du chêne rouge a été trouvée sur d'autres sites dans les départements limitrophes (Landes, Lot et Garonne et Haute Garonne). Son impact y est faible. Malgré les prospections, aucune mention de la maladie n'a été faite pour l'Aveyron, l'Ariège, la Gironde, le Lot et le Tarn (DSF Bordeaux, communication personnelle).

L'aire de répartition de cette maladie ne paraît pas s'être beaucoup étendue depuis les premières mentions par Moreau (1950). En effet, la zone de répartition indiquée par Barriéty et al (1951) n'est pas limitative : l'enquête n'a alors été réalisée que dans l'arrondissement de l'ONF de Bayonne. Cette faible extension de l'encre sur chêne rouge contraste avec le rapide développement de l'encre sur châtaignier. Après introduction au Pays Basque vers 1860, cette maladie a envahi l'ensemble du Sud-Ouest, les Cévennes et le Limousin en une quarantaine d'années, avant de se répandre sur l'ensemble des zones castanéicoles françaises (Grente, 1961). Il faut néanmoins remarquer que, à part dans les Hautes Pyrénées, les Pyrénées atlantiques et le Gers, le chêne rouge occupe pour l'instant une place très faible dans les forêts du Sud-Ouest (figure 5), ce qui pourrait expliquer que l'encre sur chêne rouge soit restée limitée à ces 3 départements.

2. Influence des paramètres climatiques sur les maladies provoquées par des Phytophthora

S'appuyant sur le faible développement en trente ans du foyer de l'encre du chêne rouge, Delatour (1986) émet l'hypothèse que l'extension géographique de la maladie est limitée par des facteurs climatiques. Nous allons examiner, d'après la bibliographie, quels sont les paramètres du climat importants pour une maladie provoquée par un Phytophthora et qui pourraient donc expliquer une limitation dans l'extension de l'encre du chêne rouge.

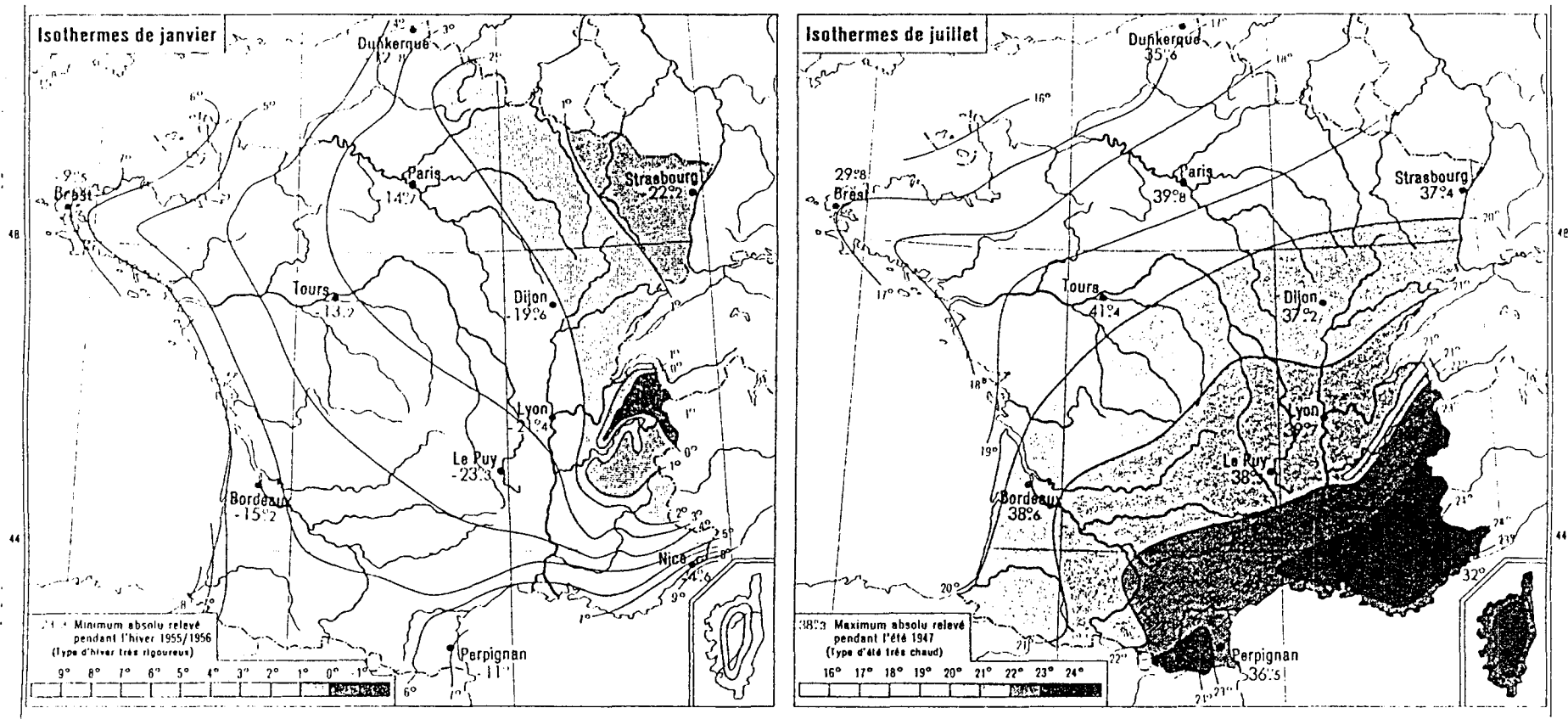


FIGURE 6. Température moyenne des mois les plus chauds et les plus froids en France (d'après Serryn, 1979).

a) Influence de la température sur les maladies provoquées par des Phytophthora

La température est souvent un facteur important de répartition des agents pathogènes à un niveau régional (Rutherford et Webster, 1987). Ce paramètre a été, à plusieurs reprises, mis en cause pour expliquer l'absence ou le faible développement de P.cinnamomi dans une région.

Roth et Kuhlman (1966) expliquent le faible développement de ce pathogène dans les forêts de Douglas (Pseudotsuga menziesi Mirb.) du nord-ouest des Etats-Unis par des conditions climatiques : pour provoquer un niveau de maladie important sur cet hôte, P.cinnamomi doit disposer de périodes où la température du sol dépasse 15–16°C, ce qui n'arrive qu'en été, quand la faible teneur en eau de celui-ci est limitante pour le pathogène. Ce seuil de 15–16°C est rapporté par d'autres auteurs : Grente (1961), sur châtaignier, Zentmyer (1981), sur avocat et Shew et Benson (1983), sur Abies fraseri.

Les processus d'infection et la multiplication du pathogène peuvent pourtant avoir lieu à des températures plus faibles. L'infection d'apex racinaires d'Eucalyptus par les zoospores de P.cinnamomi peut se faire jusqu'à une température de 6°C (Halsall et Williams, 1984). La croissance du mycélium reste possible jusqu'à environ 5–6°C sur racines excisées de Banksia grandis ou de E.marginata (Shearer et al, 1987) ou jusqu'à 10°C sur racines excisées de A.fraseri (Reynolds et al, 1985). La formation de sporanges est possible à 12°C (Zentmyer, 1980, Halsall et Williams, 1984).

Mais, le développement des infections par P.cinnamomi reste faible à basse température : Halsall et Williams (1984) concluent que ce champignon n'est pas pathogène sur Eucalyptus au-dessous de 10°C.

Podger et al (1990) mettent en évidence qu'en Tasmanie, les données de température permettent d'expliquer la distribution de P.cinnamomi dans les milieux naturels ce qui n'est pas le cas des données de pluviométrie. Ce pathogène est principalement présent dans les zones où la température moyenne annuelle dépasse 7.5°C et les températures des mois les plus chauds et les plus froids sont respectivement supérieurs à 18.5°C et –0.8°C. Après consultation de cartes météorologiques (Serryn, 1979), 3 pays de l'ouest européen remplissent parfaitement ces conditions, l'Espagne, la France et l'Italie. En France (figure 6), seul l'est (Alsace et Lorraine) et les zones de montagnes, plus froides en janvier (température moyenne autour de 0°C), et le littoral de la Manche, trop frais en juillet (température moyenne au-dessous de 17°C) pourraient, selon ces critères, être moins favorable au développement de P.cinnamomi. La température moyenne du mois le plus chaud de 18.5°C est, peut être, à rapprocher du seuil de 15–16°C évoqué précédemment.

La borne inférieure, de –0.8°C pour le plus froid, est à relier avec la mauvaise survie de P.cinnamomi à températures négatives. Benson (1982) montre que, sur milieu gélosé, ce champignon ne survit pas longtemps au-dessous de 0°C : 13j à –1.7°C, 4j à –3.7°C et 2j à –6.7°C. Le taux

d'inactivation des chlamydozoospores, dans un sol contaminé artificiellement, est du même ordre. Un 'endurcissement' de 4 j à -5°C n'améliore pas la survie sur milieu gélosé. Ceci explique que P.cinnamomi ne survive pas l'hiver, dans des sols contaminés naturellement, à Berlin (Sauthoff, 1967) ou dans le New Jersey (White, 1937). Van Steekelenburg (1973) montre qu'aux Pays Bas, il est éliminé l'hiver des couches superficielles du sol, mais qu'il survit à plus de 10 cm de profondeur. Dans un sol naturellement contaminé, P.cinnamomi peut se trouver à des profondeurs supérieures, jusqu'à 60 cm (Otrosina et Marx, 1975, Vegh et Bourgeois, 1975, Shea et al, 1983). Il ne semble donc pas que P.cinnamomi puisse être éliminé totalement d'un sol par les gels hivernaux, du moins dans les conditions françaises.

D'autres Phytophthora peuvent être inactivés par des températures négatives, notamment P.cactorum (Sneh et McIntosh, 1974) et P.capsici (Kröber, 1980). Toutefois, les oospores de P.capsici se montrent résistantes au gel, survivant jusqu'à 16 semaines dans un sol à -5°C (Bowers et al, 1990). P.citrophthora est aussi sensible à des températures au-dessous de 0°C , mais, s'il a été préalablement exposé à des températures subléthales (4j à 4°C), il résiste à des expositions à -21°C (Gerlach et al, 1976).

b) Influence des facteurs hydriques sur les maladies provoquées par des Phytophthora

Les facteurs hydriques, s'ils semblent expliquer moins bien que les paramètres de température la répartition de P.cinnamomi sur une échelle régionale, sont susceptibles d'influencer, de façon importante, la gravité des maladies provoquées par ce pathogène aux niveaux annuels et stationnels (Zentmyer, 1980, Duniway, 1983). Ainsi, Tregonning et Fagg (1984) mettent en évidence que les dépérissements d'Eucalyptus provoqués par P.cinnamomi en Australie, se produisent les années où une période de faible pluviométrie (3 à 4 mois) succède à une période de forte pluviométrie (3 à 4 mois) pendant la saison de végétation. Jacobi et al (1983) montrent que le développement des épidémies de Phytophthora parasitica var. nicotianae sur tabac est très influencé par la quantité totale de pluie et le nombre et la durée des périodes de sécheresse. Ces facteurs expliquent la variabilité annuelle de la maladie.

Les stations où les risques d'attaque par des Phytophthora sont généralement les plus importants sont les stations hydromorphes. De très nombreuses maladies provoquées par des Phytophthora sont favorisées par l'engorgement des plantes : P.cryptogea ou P.megasperma sur cerisier (Wilcox et Mircetich, 1985), P.cinnamomi sur Eucalyptus (Davidson et Tay, 1987) ou sur pins (Fraedrich et Tainter, 1989), P.cryptogea et P.citrophthora sur noyer (Matheron et Mircetich, 1985), P.cryptogea sur pommier (Browne et Mircetich, 1988), P.cambivora et P.drechleri sur framboisier (Duncan et Kennedy, 1989), P.parasitica sur tomate (Ristaino et al, 1988).

L'engorgement peut favoriser les maladies à Phytophthora par différents mécanismes. Il

favorise la production et la dispersion des zoospores, notamment s'il y a de l'eau libre à la surface du sol (Zentmyer, 1980, Duniway, 1983, Bowers et al, 1990). De nombreux auteurs montrent que dans un sol ennoyé, la production de zoospores et le développement des nécroses provoquées par le Phytophthora augmentent parallèlement (Kuan et Erwin, 1982, Davidson et Tay, 1987, Browne et Mircetich, 1988).

D'autres auteurs mettent plutôt l'accent sur une prédisposition de l'hôte à l'infection par un pathogène en condition de sol saturé en eau. Kuan et Erwin (1980) montrent que, durant l'ennoyage, les racines de luzerne sont stressées, ce qui entraîne une augmentation de l'exsudation de sucres et d'acides aminés. Ceci est expliqué par l'apparition de micro-blessures dans la partie primaire de ces racines. Les zoospores de P.megasperma f.sp. medicagnis sont attirées en plus grand nombre vers ces racines stressées par l'ennoyage, et s'accumulent au niveau des micro-blessures. Un tel mécanisme de prédisposition est avancé par McDonald (1982) pour expliquer l'effet positif d'une exposition à de fortes concentrations de NaCl sur le développement des pourritures racinaires de chrysanthèmes provoquées par P.cryptogea. Enfin, certains auteurs (Wilcox et Mircetich, 1985, Fraedrich et Tainter, 1989) montrent qu'une anoxie, telle que celle provoquée par un ennoyage, entraîne un accroissement de la sensibilité des racines au pathogène, ce qui peut expliquer la gravité plus forte des maladies à Phytophthora sur sites hydromorphes.

Les stress hydriques sont eux aussi susceptibles d'avoir une influence importante sur le développement des maladies. Ils entraînent souvent un accroissement de la sensibilité des plantes aux pathogènes (Chou, 1987, Desprez-Loustau et Dessureault, 1988, Madar et al, 1989, Lindberg et Johansson, 1992). Ceci a été montré pour plusieurs pathogènes sur chênes : Hypoxylon mediteraneum sur Q.cerris (Vannini et Mugnozza, 1991) ou Pezicula cinnamomea sur Q.rubra (Kehr, 1991). Schoeneweiss (1981) définit plusieurs niveaux de stress hydriques, selon leurs conséquences sur la sensibilité du végétal. Une baisse du potentiel hydrique du xylème, si elle ne dépasse pas un certain seuil, n'a pas de conséquence sur la sensibilité. Par contre, au-dessous de ce seuil, elle entraîne une augmentation réversible de la sensibilité au pathogène. Celle-ci redevient normale après la fin du stress hydrique. Enfin, si le potentiel hydrique du xylème descend au-dessous d'un second seuil, l'augmentation de la sensibilité du végétal au pathogène devient irréversible. Elle persiste même si la plante est correctement alimentée en eau. Un stress hydrique inhibe certains des mécanismes de défense des plantes qui sont mis en jeu dans les tissus corticaux, en particulier la formation de périderme nécrophylactique (Puritch et Mullick, 1975, Biggs et Cline, 1986).

Il a été montré par plusieurs auteurs (Duniway, 1977, Blacker et Mac Donald, 1981) que des stress hydriques pouvaient prédisposer des plantes à des maladies provoquées par des Phytophthora. Toutes ces études ont été réalisées au niveau racinaire. Le mécanisme supposé serait la formation de micro-blessures sur la partie primaire des racines pendant le stress hydrique, qui favoriserait après réarrosage l'attraction des zoospores, (Ristaino et Duniway, 1989). Les

Phytophthora sont, eux aussi, sensibles à la sécheresse : leur croissance est fortement réduite aux faibles potentiels hydriques (Griffin, 1981, Gisi, 1983). Dans le cas d'une maladie à Phytophthora, un stress hydrique de la plante peut donc aussi avoir pour conséquence une inhibition de la croissance du pathogène dans ses tissus. Ceci a été démontré pour l'interaction P.cinnamomi/E.marginata par Smith et Mark (1986) et Tippet et al (1987). Les Eucalyptus sont résistants à la sécheresse, et leur sensibilité à P.cinnamomi ne semble pas modifiée lors d'un stress hydrique. Par contre, le pathogène n'est plus capable de progresser dans leurs tissus corticaux quand les potentiels hydriques du xylème sont au-dessous de -0.5 à -0.6 MPa. Ceci explique que les dépérissements d'Eucalyptus provoqués par ce champignon soient moins importants sur les stations les plus sèches.

3. Les axes de l'étude

Parmi les différents paramètres du climat, nous avons vu que la température est celui qui est le plus susceptible d'expliquer une limite de l'extension géographique de l'encre. La température estivale semble être suffisante pour permettre le développement de cette maladie à peu près partout en France. Il n'en est peut être pas de même des températures hivernales. En effet, au niveau du chancre cortical, c'est-à-dire sur le tronc du chêne, P.cinnamomi apparaît beaucoup plus exposé aux conséquences des gels que dans le sol, au niveau des racines, où il est protégé des brusques variations de température. L'effet du gel hivernal sur la survie de P.cinnamomi au niveau des tissus corticaux du tronc sera un des axes de notre travail. Nous tenterons, à partir d'expériences en conditions contrôlées, de construire un modèle décrivant l'influence de la température sur la survie hivernale de P.cinnamomi, puis de le valider en conditions naturelles.

Nous nous intéresserons aussi à l'un des paramètres hydriques. L'hydromorphie et la mauvaise alimentation en eau des arbres pourraient toutes deux influencer de façon importante sur l'encre du chêne rouge au niveau stationnel. D'après les données dont nous disposons, cette maladie a un impact important sur des sites non hydromorphes. De plus, d'après les résultats de Pilard-Landeau (1984), il semblerait que l'encre se retrouve avec une fréquence équivalente sur à peu près toutes les types de stations où le chêne rouge est implanté dans le Sud-Ouest. Nous avons donc choisi d'étudier les conséquences d'une mauvaise alimentation en eau des arbres sur cette maladie. Nous centrerons notre étude sur la phase caulinaire de la maladie, c'est-à-dire sur le développement de P.cinnamomi au niveau des tissus corticaux du tronc. Plusieurs raisons ont motivé ce choix :

- Des phénomènes de dépérissement n'étant pas observés dans le cas de l'encre du chêne rouge, les phénomènes racinaires ont, peut être, une importance moindre.
- L'étude du premier facteur environnemental, le gel hivernal, se fera déjà à ce niveau.
- Il est possible de constituer, par méthode dendrochronologique (Robin et al, 1992), une

base de données sur l'impact de l'encre au niveau du chancre d'un arbre atteint pour une période longue, d'une durée de l'ordre de la dizaine d'année. Ceci permettra une confrontation entre des données issus d'expériences en conditions contrôlées ou naturelles et des données d'ordre épidémiologique.

Toutefois, une meilleure connaissance de la phase racinaire de l'encre s'avère indispensable pour comprendre quelle peut être l'influence de l'environnement sur l'encre du chêne rouge. La première partie de ce travail tentera donc d'apporter quelques éléments sur l'étiologie racinaire de cette maladie.

TABLEAU 1. Description des parcelles de 0,25 ha utilisées au cours de cette étude.

Parcelles	Type écologique	Topographie	Age	Intensité	Utilisation
Airion (A1) 640	2.3a	Pente 2 (40°)	91	00	I
Airion (A2) 64	2.1f	Péplal	61	10.3	I
Airion (A3) 64	2	Fond	39	7	R
Axonon (A4) 64	2.2	Péplal	61	13	R
Coat (C) 32	1.1	Péplal	45	38	F
Mire (M) 64	2	Péplal	45	29	R
Sare (S1) 64	3.1	Pente 1 (Fond)	80	38.4	I
S1 P1a (S1a) 64	3.1	Pente 1 (Fond)	80	14.2	I
S1 P1b (S1b) 64	2	Pente 2	7	6.1	I

CHAPITRE I :

MATERIELS ET METHODES

NOTE : Les parcelles Airion (A1) à (A4) sont des parcelles de 0,25 ha. Les parcelles Axonon (A4) et Coat (C) sont des parcelles de 0,125 ha. Les parcelles Mire (M) et Sare (S1) sont des parcelles de 0,25 ha. Les parcelles S1 P1a (S1a) et S1 P1b (S1b) sont des parcelles de 0,125 ha. Les parcelles de 0,125 ha ont été créées par cette étude.

Topographie : Pente Sud ou Nord.

Péplal : parcelle avec un parcours DCE ; pourcentage des arbres présents en densité constante (calculé sur 100 arbres).

Utilisation : parcelles en conditions naturelles (I) ou pâturées (R) ou agricoles (F).
 0,25 ha de surface ou du lot - utilisation agricole, défrichement.
 Pentes 1 et 2 (P1a et P1b) : les parcelles sont en plus en plus de 100 arbres et
 par conséquent, les parcelles 1 et 2 présentent une hydromorphie importante.

TABLEAU 1. Description des parcelles de *Q.rubra* utilisées au cours de cette étude.

Parcelles	Type écologique	topographie ^a	age	% infection ^b	utilisation ^c
Ainhoa (Ai1) 64 ^d	2.3 ^e	Pente S (40°)	31	30	I
Ainhoa (Ai2) 64	2.1	Replat	64	18.3	I
Ainhoa (Ai3) 64	?	Fond	33	?	R
Azereix (Az) 65	2.2	Replat	61	13	R
Doat (Do) 32	1.1	Replat	45	35	R
Mixe (Mi) 64	?	Dorsale	45	25	R
Sare (Sa) 64	3.1	Pente N	60	28.4	I
St Pée (Stp1) 64	2.1	Pente N+Fond	38	17.5	I
St Pée (Stp2) 64	?	Pente S	?	67	I

NOTE : Les parcelles Ai1 et Ai3 correspondent respectivement aux parcelles Lapixuri et Beroko de Robin (1991). Les parcelles d'Azereix et de Doat sont les mêmes que celles étudiées par cette auteur.

^aTopographie : Pentes Sud ou Nord.

^bChiffre basé sur un parcours DSF : pourcentage des arbres présentant un chancre cortical (échantillon de 100 arbres).

^cUtilisation : Inoculations en conditions naturelles (I) ou prélèvement de rondelles (R).

^dNon de la commune ou du lieu-dit, abréviation utilisée, département.

^eD'après Pilard-Landeau (1984). De 1 à 3, les parcelles sont de plus en plus sèche et pauvre chimiquement. Les parcelles 1.1 présentent une hydromorphie importante.

A. MATERIEL VEGETAL

1. Plantes entières

a) Plants de chênes issus de semis en rhizotrons

Des glands de Q.rubra, de provenance 'Vic en Bigorre' si non précisé, ont été utilisés. Avant semis, ils ont été conservés à +5°C, toujours plus de trois mois. Leur dormance était par conséquent levée à l'utilisation. Ils ont été décortiqués, puis resaturés dans de l'eau pendant 24h. Le semis a été fait en rhizotrons, bacs plastiques de 45 x 30 x 3 cm inclinés à 60° par rapport à la verticale, dont la face inférieure est une vitre (Belgrand 1983). Le substrat est de la vermiculite pure, si non précisé. Trois plants ont été semés par rhizotron. Ils ont été arrosés deux fois par semaine, dont une fois avec de la solution nutritive (solution à 7.2-7.2-5.6 diluée au 2/1000). Les plants ont été maintenus en serre vitrée non climatisée, puis ont été utilisés 15 jours à 3 mois après semis.

b) Plants de deux ans

Nous avons utilisé des plants de Q.rubra obtenus par semis et âgés de deux ans, de provenance 'Doat', repiqués en containers de 5l dans un mélange de tourbe blonde et de sable en proportions égales. Ils ont été fertilisés avec un engrais retard (15-15-15) au repotage. Ces plants ont été élevés dans une serre-tunnel non climatisée jusqu'à utilisation. Ils étaient arrosés tous les jours automatiquement par un système capillaire.

c) Arbres adultes

Les parcelles sont décrites dans le tableau 1. Nous avons utilisé des arbres adultes en forêt, âgés de 30 à 60 ans, de périmètre 50 à 100 cm. La plupart du temps, il s'est agi d'arbres marqués pour abattage. Ceci a représenté une contrainte pour les dispositifs expérimentaux : il n'était pas toujours possible de choisir les arbres ou de les garder plusieurs années de suite. Dans une parcelle de Saint Pée (Stp2), les arbres étaient des chênes plantés à large espacement : ils avaient des troncs particulièrement gros (200 cm périmètre) et des branches près du sol (1 à 2 m).

De plus nous avons utilisé des chênes rouges à l'arboretum de Nancy (Champenois). Ils sont en conditions très proches des conditions forestières.

TABLEAU 2. Isolats de Phytophthora cinnamomi utilisés au cours de cette étude.

Code	Hôte ^a	Date	référence	région d'origine ^b
9	<u>Quercus rubra</u>	1988	Robin	64
52	<u>Quercus rubra</u>	1988	Robin	64
59	<u>Quercus rubra</u>	1981	Delatour	47
180	<u>Pinus pinaster</u>		GRIP Bordeaux	40
196	<u>Chamaeciparis spp</u>	1988	Vegh	33
198	<u>Taxus hibernica</u>	1988	Vegh	28
199	<u>Rhododendron spp</u>	1988	Vegh	45
205	<u>Quercus rubra</u>	1989	Robin	65
207	<u>Quercus rubra</u>	1989	Robin	65
213	<u>Quercus rubra</u>	1989	Robin	65
342	<u>Quercus rubra</u>	1989	Marçais	64
D	<u>Quercus rubra</u>	1989	Marçais	32

a Espèce végétale dont provient l'isolat.

b Origine géographique de l'isolat : numero du département.

2. Parties de plantes détachées

a) Ecorce détachée

Des morceaux de 2.5 x 7.5cm, comprenant, si non précisé, l'ensemble des tissus externes par rapport au cambium, y compris le rhytidome, ont été prélevés au ciseau à bois, généralement entre 50 et 100cm de hauteur, sur le tronc de Q.rubra adultes. Ces morceaux ont été parfois redécoupés et débarrassés du rhytidome pour certains usages. Nous parlerons alors de blocs de liber.

b) Billons et portions de branches ou de racines

Les billons étaient des portions de troncs, de périmètre plus important (50 à 85 cm). Les portions de branches ou de racines avaient des périmètres plus modestes, de 3 à 25 cm. Ils ont été prélevés à Pierroton ou en forêt d'Amance sur Q.rubra sains et adultes, puis conservés avant utilisation de 2 à 30 jours à 5°C en sacs plastiques. Dans la mesure du possible, un seul arbre a été utilisé par expérience.

c) Sections de troncs de chênes rouges infectés par P.cinnamomi (Rondelles)

Des arbres atteints par l'encre de façon très importante (notamment en pourcentage du périmètre atteint) ont été sélectionnés. Ils ont été abattus, puis des tranches d'épaisseur 5–10cm ont été découpées sur le tronc, au niveau du chancre, à la tronçonneuse. Sur chaque arbre, une rondelle a été prélevée au collet et une autre à la limite supérieure du chancre. Trois autres ont été prélevées entre ces deux là, à intervalle régulier. Elles ont été séchées à l'air pendant quelques mois, poncées avec une ponceuse à bandes, puis une ponceuse vibrante.

B. MATERIEL FONGIQUE

1. Isolats de P.cinnamomi

Deux isolats principaux, provenant de chênes rouges du sud-ouest de la France ont été utilisés pour la plupart des expériences, l'isolat 9 et l'isolat 342.

D'autres isolats ont été utilisés pour l'étude de la variabilité de P.cinnamomi en ce qui concerne la survie en conditions de gel. Les principales caractéristiques des isolats figurent dans le tableau 2.

TABLEAU 3. Les milieux utilisés au cours de cette étude.

Milieu	Composition	Teneur
Malt-agar	malt agar	1.5% ^a 2%
PARB	malt agar pimaricine ampicilline rifampicine Benomyl	1.5% 2% 10mg/l 250mg/l 10mg/l 15mg/l
V8 clarifié	V8 (Cambell juice) CaCO ₃ Eau	100ml 4g 100ml

Centrifugation (5000g, 20 mn), filtration sur toile à bluter 37 μ , dilution 1/10 du surnageant dans de l'eau stérile, ajustage du pH à 6.4, autoclavage (120°C, 20 mn)

^aLes pourcentages sont données en poids par volume.

2. Milieux et méthodes de culture

Les milieux de culture utilisés au cours de cette étude, Malt-agar, PARB et V8, sont décrits dans le tableau 3. Les cultures de routine ont été effectuées à 25°C, à l'obscurité sur milieu malt-agar.

Pour l'ensemble des expériences utilisant de l'inoculum venant de milieu gélosé, nous avons utilisé des cultures âgées de deux à huit jours. L'inoculum a toujours été prélevé dans les marges en croissance active.

Les chlamydospores ont été obtenues en laissant vieillir des cultures sur malt-agar pendant quinze à trente jours, à 25°C et à l'obscurité. Il a été vérifié au microscope avant l'utilisation que ces cultures contenaient un grand nombre de chlamydospores (parois épaisses par rapport aux hyphes, séparées de ceux-ci par une cloison).

C. METHODES D'INOCULATION

1. Contamination de semis en rhizotrons

Nous avons utilisé deux méthodes :

- Contamination directe : application d'une pastille de diamètre 6 mm, prélevée sur une culture de P.cinnamomi sur milieu malt-agar, sur l'apex de la racine principale (ou pivot). Le témoin a reçu du malt-agar sans pathogène.

- Contamination du sol : celui-ci a été prélevé à Ainhoa (Ai1), dans les 20cm supérieurs, séché à l'air pendant deux mois puis broyé pour obtenir des agrégats de 3-5 mm de diamètre. L'inoculum a été obtenu en culture liquide. Trois à cinq pastilles de culture de P.cinnamomi sur milieu malt-agar ont été placées stérilement dans un erlen contenant 250 ml de milieu V8 clarifié. Après incubation 48 h à 25°C, à la lumière et avec agitation à 100 rpm, le contenu de l'erlen a été broyé au polytron (15 s). 20 ml de culture broyée ont alors été dilués dans 2 l d'eau et incorporés à 4 l de sol sec.

2. Inoculation sur blessure

Une blessure a été faite dans l'écorce, jusqu'au bois. Nous l'avons réalisée avec un emporte-pièce sur arbres et billons (de diamètre 13 mm si non précisé) ou écorce détachée (de diamètre 6 mm), ou avec un scalpel sur jeunes plants, puis avons apporté dessus une pastille de

même taille, prélevée à l'emporte-pièce à la marge d'une culture de P.cinnamomi en croissance active sur PARB.

Le point d'inoculation a été protégé de la dessiccation :

- Sur tiges ou racines de petits diamètres (1 à 2cm), par une enveloppe de parafilm.
- Sur tronc ou billons, par un coton hydrophile humide et stérile, recouvert d'un papier aluminium et d'un plastique fixé au tronc par un mastic ou du scotch.

Quand les conditions (humidité élevée) ne le rendait pas nécessaire, par exemple sur écorce détachée et dans les rhizotrons, il n'a pas été protégé.

Pour les parties de plantes détachées, l'incubation après inoculation a eu lieu dans des chambres humides. Celles-ci ont été :

- Pour les écorces détachées (test écorce), des bacs plastiques (43 x 28 x 7 cm) à fond couvert d'un tissu éponge gorgé d'eau et fermés par une plaque de verre. Les morceaux de liber ont été placés rhytidome contre le tissu éponge, puis pulvérisés avec une solution aqueuse de benomyl (100 mg/l) pour éviter de trop nombreuses contaminations. L'incubation s'est faite à 25°C. Ces morceaux d'écorces détachées ont été, sauf cas particulier, mis à tremper une heure dans de l'eau stérile avant inoculation, pour assurer une hydratation homogène.

- Pour les portions de tiges ou de racines de petits diamètres, (longueur 25-30cm, périmètres 3-25cm), des bacs plastiques (43 x 28 x 7 cm) remplis de vermiculite humide et couverts par une plaque de verre. L'incubation s'est faite à 25°C.

- Pour les billons de gros diamètres (périmètres de 30-85cm, longueur de 50-80cm), des sacs de toile de jute humidifiée, le tout enveloppé dans des sacs plastiques. L'incubation s'est faite à 27°C.

3. Contamination de fragments de liber

Des morceaux de liber (Cf page 19) ont été prélevés, puis débarrassés du rhytidome et découpés sous flux laminaire en pastilles ou en blocs de 2 x 1 x 0.5 cm. Les pastilles ont été réalisées à l'emporte-pièce (diamètre de 6mm, épaisseur de 3 à 5 mm). Ces morceaux de liber (pastilles ou blocs) ont été stérilisés 3mm dans de l'eau de javel à 20%, puis rincées 3 fois dans de l'eau stérile. Nous les avons alors placées sur milieu PARB, en boîtes de Pétri, sur des colonies jeunes (4 à 6j) de P.cinnamomi.

Après incubation à 25°C pendant 7 à 10 jours nous avons sélectionné ceux sur lesquels

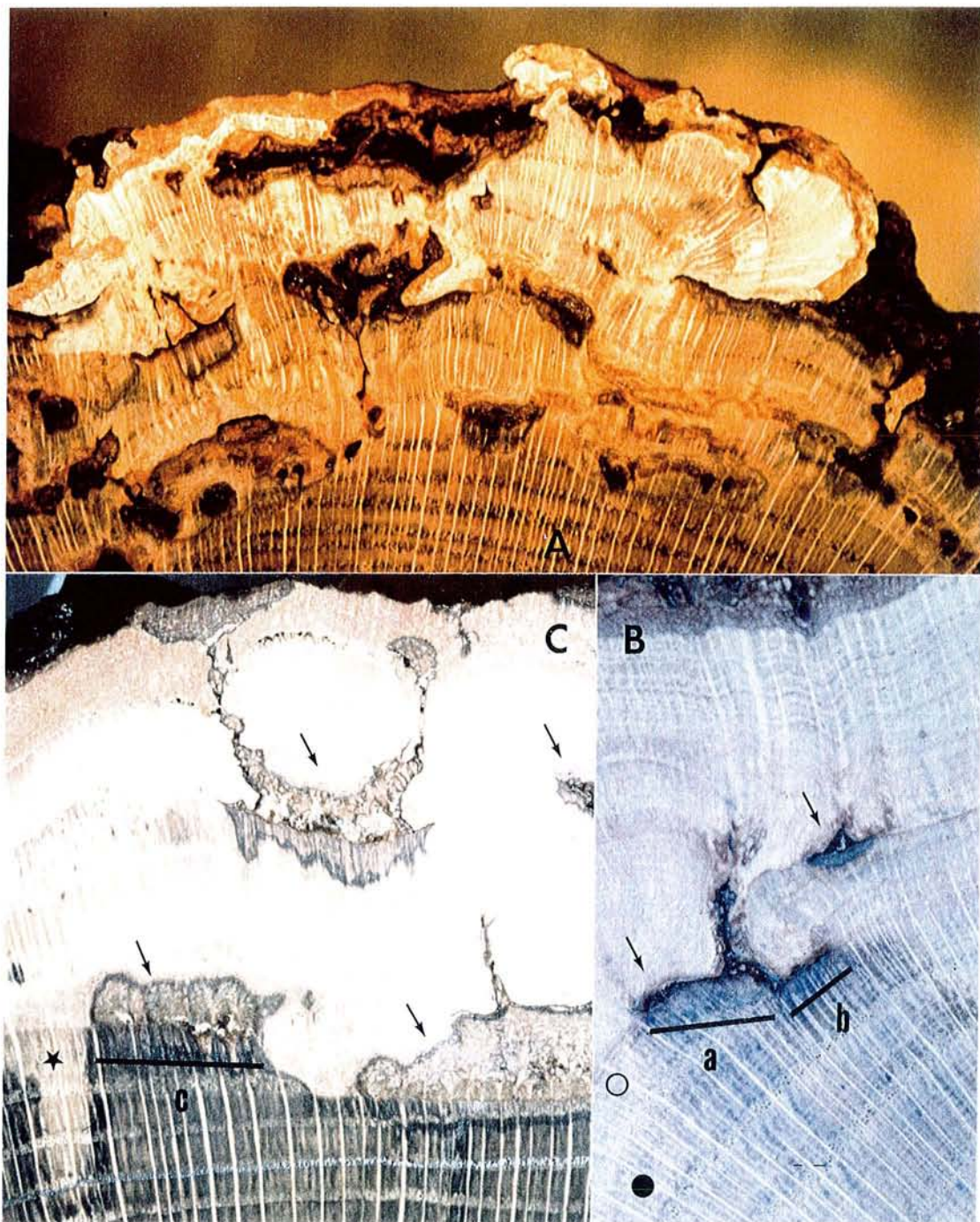


Figure 7 . Mesure de la largeur des lésions sur rondelles prélevées au niveau du chancre sur tronc de *Q.rubra* atteint d'encre. → lésions.

A Aspect général de la rondelle.

B Lésion en 'T' : **a** est affecté à l'année **O** et **b** à l'année **●**.

C Lésion 'entière' : **c** est affecté à l'année **★** .

aucun contaminant n'était visible. Ils ont été de nouveaux stérilisés extérieurement, comme précédemment décrit.

Les blocs de liber ont alors été utilisés directement. Des réisolements (Cf page 25) ont été réalisés sur deux des blocs pour vérifier la bonne colonisation par P.cinnamomi.

Par contre, la colonisation des pastilles a été vérifiée systématiquement. Elles ont été placées sur boîtes de milieu PARB stériles et incubées 5j à 25°C, puis, celles dont P.cinnamomi était réisolé ont été sélectionnées et stérilisées extérieurement une nouvelle fois comme précédemment décrit.

D. METHODES DE NOTATION DES INFECTIONS

1. Mesure des pourcentages d'arbres atteints par l'encre sur une parcelle

Pour cela, nous avons utilisé la méthode D.S.F. Une centaine d'arbres a été notée, selon un barème basé sur la hauteur du chancre visible : 0, pas de chancre, 1, chancre entre 0 et 1 m, 2, chancre entre 1 et 2 m et 3, chancre dépassant 2 m. Les arbres sont répartis en 10 grappes de chacune 10 chênes rouges contigus. Ces grappes, distantes les unes des autres de 50 m, sont distribuées selon un parcours en U, en deux lignes parallèles écartées de 50 m. Le parcours est placé parallèlement au gradient topographique ou écologique, s'il en existe un.

Souvent, les caractéristiques du terrain obligent à adapter la méthode. Le parcours a alors été modifié en conservant l'organisation en grappes de 10 arbres contigus.

2. Mesure des lésions sur sections de troncs de chênes rouges naturellement atteints d'encre par méthodes dendrochronologiques

La figure 7a montre comment se présente, au niveau du chancre, la section du tronc d'un chêne rouge atteint par l'encre (rondelle). P.cinnamomi se développe dans le liber de Q.rubra, provoquant la mort du cambium au niveau des lésions. Les chênes rouges réagissent, limitant assez bien l'extension tangentielle du pathogène, en produisant des bourrelets de cicatrisation ou en différenciant un nouveau cambium dans le liber, dans une position externe par rapport aux lésions. Dans les deux cas, les lésions sont incluses dans le bois de l'arbre, au niveau du cerne correspondant à l'année où elles se sont produites (figure 7a). Elles se présentent alors sous deux formes, selon la manière dont elles ont été incluses dans le bois :

- Sous la forme d'une lésion en 'T', avec bourrelet cicatriciel nettement visible. Les tissus du liber attaqués par P.cinnamomi au moment de la formation de la lésion ont alors le plus souvent

disparus (figure 7b).

– Sous la forme d'une lésion 'entière' (figure 7c). On peut alors voir des tissus du liber inclus dans le bois. Ce sont les tissus corticaux attaqués par P.cinnamomi lors de la formation de la lésion plus ceux, sains, qui étaient adjacents.

Il est donc possible de dater chaque attaque de P.cinnamomi sur la rondelle. Pour cela, nous avons utilisé comme unique repère le bois de printemps. Celui-ci commence à se former, chez Q.rubra, au début avril, au moins une semaine avant tout signe d'activité des bourgeons (Zasada, 1968). Chaque lésion, ou partie de lésion de la rondelle, a été datée. Nous l'avons assignée à la dernière année dont le bois de printemps est présent, complet ou incomplet (figure 7b et 7c). La lésion, ou partie de lésion, a alors été décalquée sur un film plastique transparent, puis sa largeur a été mesurée à l'aide d'une table à digitaliser.

Puis, nous avons sommé, par années, les largeurs de lésions mesurées. Ces largeurs annuelles cumulées de lésions ont été rapportées aux périmètres respectifs. Nous disposons alors pour la rondelle, d'une donnée qui mesure le pourcentage du périmètre atteint par P.cinnamomi chaque année.

3. Etude de l'évolution des lésions sur système racinaire de chênes inoculés en rhizotrons

Le système racinaire a été observé à travers la vitre, puis décalqué sur film plastique transparent. Les croissances de racines et les accroissements de nécroses ont été notés avec une couleur différente à chaque date d'observation.

Pour la lecture finale, les plants ont été sortis du rhizotron. Leur système racinaire a été nettoyé sous l'eau courante, notamment pour enlever les restes des tissus corticaux primaires. Par comparaison avec le document sur film plastique transparent, nous avons situé la limite de la nécrose puis, noté les éventuelles zones nécrosées visibles supplémentaires. Nous avons alors découpé le pivot en segments de 1 cm qui ont été stérilisés extérieurement dans de l'hypochlorite de calcium (4%, p/v) pendant 10 mn, puis placés sur PARB pour confirmer la présence de P.cinnamomi.

Pour détecter la présence de P.cinnamomi dans le substrat, 50mg de celui-ci ont été prélevés dans le rhizotron à proximité des racines infectées, puis séparés en deux lots étalés chacun sur une boîte de milieu PARB.

1 cm		0.5 cm				Echelle en cm
┌──────────┐		┌───┐				
1.17	1.17	1.17	1.17	1.18	1.16	10
.	.	.	1.12	.	.	9 -- LL
.	.	.	1.10	.	.	8
.	1.15	<u>1.13</u>	1.10	.	.	7
.	.	1.12	.	.	.	6
.	.	1.12	.	.	.	5
.	.	1.09	.	.	.	4
.	.	1.07	.	.	.	3
.	2
.	1
		PI				0

Figure 8. Utilisation d'un PIRM pour mesurer une lésion de P.cinnamomi dans les tissus corticaux de tronc d'un chêne rouge.

PI : point d'inoculation. LL : limite assignée à la lésion. Les rapports en gras, au dessous de 1.12 indiquent un tissu nécrosé. les rapports soulignés indiquent la proximité d'une lésion.

4. Mesure visuelle des lésions

Sur jeunes tiges ou racines, nous avons mesuré de façon externe la lésion nécrotique qui se développait de part et d'autre du point d'inoculation. Celle-ci apparaissait plus nettement après humidification de l'écorce, comme une zone vert-olivâtre à brun.

Sur écorce détachée, nous avons mesuré la lésion nécrotique sur la face interne du bloc, coté cambium (figure test écorce).

5. Mesures non destructives avec le PIRM

Nous avons utilisé un 'Plant Impedance Ratio Meter' ou PIRM pour mesurer l'accroissement des lésions de P.cinnamomi dans le liber de chênes rouges adultes ou de billons, utilisant une méthode adaptée de Tippett et Barclay (1987). Cet appareil mesure ponctuellement l'impédance à deux fréquences (1000 et 10000 Hz) des tissus corticaux au moyen d'une sonde. L'impédance à 10000 Hz dépend plus de l'état (nécrotique ou sain) des tissus, notamment de l'intégrité des membranes cellulaires, que l'impédance à 1000 Hz. De ce fait, le ratio des deux impédances permet de connaître l'état des tissus corticaux à l'endroit où est insérée la sonde :

- Un ratio d'impédance au dessus de 1.15 indique un tissu sain.
- Un ratio au dessous de 1.12 indique un tissu nécrosé.
- Un ratio de 1.13 à 1.14 indique un tissu proche de zones nécrosées.

Ce ratio est indépendant de l'humidité et de l'épaisseur des tissus corticaux (Tippett et Barclay, 1987).

En procédant de proche en proche à partir du point d'inoculation ou de la limite assignée à la lésion à la mesure précédente, il est possible de mesurer l'accroissement de la lésion. La figure 8 illustre la méthode utilisée. Des mesures sont réalisées tous les centimètres à la verticale du point d'inoculation, tant que le ratio mesuré indique un tissu nécrotique. La sonde est désinfectée à l'alcool entre chaque mesure. Si un ratio de 1.13 à 1.14 indique la proximité de tissus nécrotiques, une mesure est réalisée de part et d'autre, à 0.5 cm de distance. Si le ratio indique un tissu sain, il est vérifié, à la même hauteur, tous les centimètres, que la lésion ne dépasse pas cette limite.

6. Mesures destructives : décapage et réisolement

a) Décapage.

L'ensemble de l'écorce, liber et rhytidome a été enlevé jusqu'au bois. La lésion se présentait alors, sur organe excisé comme sur organe in situ, sous la forme d'une zone de couleur brune qui s'était développée principalement dans l'axe de la tige ou de la racine. Cette zone a été mesurée dans le sens de la plus grande longueur sur un côté à partir du point d'inoculation.

b) Réisolements.

Pour s'assurer de la présence de P.cinnamomi dans une lésion, un morceau d'approximativement 3 x 5 cm, comprenant l'ensemble de l'écorce, a été prélevé au ciseau à bois à sa marge, de telle façon qu'il inclue la limite entre tissu nécrotique et tissu d'apparence saine. Il a été stocké à 5°C, puis dans les 24h, le réisolement a été effectué. Nous avons laissé le morceau de liber 30 à 60 mn dans de l'eau stérile, puis nous en avons découpé stérilement, en flux laminaire, des morceaux comprenant la marge de la lésion. Nous les avons alors placés sur boîte de PARB à 25°C.

Dans le cas d'une quantification du taux de réisolement, plusieurs fragments, 7 à 10 si non précisé, ont été placés sur PARB. Le pourcentage d'entre eux à partir des quels P.cinnamomi a été obtenu a été calculé à 7j.

E. ETUDE DE LA SURVIE DE P.CINNAMOMI AUX TEMPERATURES INFERIEURES A 0°C

Des pastilles, 15 si non précisé, ont été placées dans des piluliers fermés hermétiquement. Ce sont des pastilles d'agar, prélevées à la marge de culture de P.cinnamomi de 3j à l'emporte-pièce (diamètre 6 mm, si non précisé), ou de liber, contaminées par ce pathogène (Cf page 21). Pour certains tests, des blocs ont été utilisés à la place des pastilles de liber (Cf page 21). Un seul de ces blocs est alors placé par pilulier.

Ces piluliers ont été plongés dans des bains thermostatés (Cf page 26) dans des filets lestés par du plomb. Le témoin a été laissé à 0°C pendant 7 à 10j. A chaque temps de prélèvement, un ou plusieurs piluliers ont été prélevés par type de support (agar ou liber), selon le nombre de répétitions indiqué. La survie de P.cinnamomi dans un pilulier a été mesurée par le taux de réisolement (Cf page 25). Chaque pilulier a alors été traité comme une lésion, et donc, chaque pastille, d'agar ou de liber contaminé, traitée comme un fragment, a été placée sur PARB.

Si le pilulier contenait un bloc de liber, celui ci a été fragmenté en 32 cubes de 2 à 3 mm de côté qui ont été placés sur PARB.

Tableau 4. Origine des données météorologiques utilisées au cours de cette étude.

Poste	Type de données	Forêt concernée
Biarritz	Tmax-Tmin ^a	Ainhoa et Mixe
Biarritz	Pluviométrie ^b	Ainhoa
Biarritz	Evapotranspiration ^b	Ainhoa
Bidache	Pluviométrie	Mixe
Dax	Evapotranspiration	Mixe
Mont de Marsan	Evapotranspiration	Doat
Ossun-Tarbes	Tmax-Tmin	Azereix
Ossun-Tarbes	Pluviométrie	Azereix
Ossun-Tarbes	Evapotranspiration	Azereix
Salles d'Armagnac	Tmax-Tmin	Doat
Salles d'Armagnac	Pluviométrie	Doat

NOTE : Toutes ces données proviennent de la météorologie nationale.

^aTempératures maximales et minimales journalières.

^bCes données sont sur une base décadaire.

F. METHODES DE CONTROLE DES PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX

1. Traitement des données météorologiques

Ces données proviennent des postes de la météorologie nationale indiqués au tableau 4. Trois types de données ont été utilisés :

- Les températures maximales (Tmax) et minimales (Tmin) journalières. Nous avons calculé, à partir des ces données, des sommes de degrés-heures au-dessus ou au-dessous d'un seuil, utilisant une estimation des températures horaires journalières décrite par Choissnel et al (1990) :

$$T(h) = T_{\min} + (T_{\max} - T_{\min}) \times K(h)$$

où T(h) est la température horaire et K(h) une fonction de l'heure dépendante de la saison. Ses valeurs horaires pour l'hiver sont les suivantes :

$K[1..24] = (0.22, 0.17, 0.11, 0.08, 0.04, 0.03, 0.01, 0.04, 0.26, 0.48, 0.66, 0.82, 0.91, 0.98, 0.98, 0.90, 0.78, 0.67, 0.54, 0.44, 0.37, 0.30, 0.29, 0.31)$

- Les pluviométries, P, et évapotranspirations, ETP, en mm, sur une base décadaire. A partir de ces données, le bilan hydrique par décades a été calculé, selon la formule $BH = P - ETP$. Les décades sont numérotées de 1 à 36, en commençant par la première décade de janvier.

2. Contrôle de la température

Trois bains thermostatés ont été utilisés : cryostat Huber 'C20', cryostat Huber 'Ministat' et cryoplongeur Huber. Les cryostats, munis d'un compresseur et de résistances permettent un contrôle de la température beaucoup plus précis (de l'ordre de 0.5°C) que le cryoplongeur, qui ne possède qu'un compresseur (précision de 1 à 1.5°C). Les bains du cryostats 'C20' et du cryoplongeur contenaient de l'eau glycolée, celui du 'Ministat', de l'alcool à 95°. Ils étaient tous trois homogénéisés par des agitateurs.

Nous avons aussi utilisé une enceinte Heraeus Votsch, pilotée par un ordinateur, permettant un contrôle important de la température : il a été notamment possible de faire varier celle-ci en continu, selon un programme défini. La température de l'enceinte et de plusieurs sondes a été enregistrée automatiquement de façon régulière par l'ordinateur.

Enfin, une centrale d'acquisition de données Campbell a été utilisée pour mesurer en

continu la température en conditions naturelles sur de longues périodes (30 à 45 j). Des entailles ont été réalisées au ciseau à bois dans le liber du tronc de chênes rouges, puis un trou a été percé verticalement, le long du cambium avec une petite perceuse. Des thermocouples ont été insérés dans ces trous. La blessure a été isolée thermiquement avec de la mousse de polyuréthane.

3. Contrôle du potentiel hydrique

a) Mesure de la teneur relative en eau du liber d'arbres adultes

Cette mesure a été réalisée sur des blocs comprenant l'ensemble du liber (Cf page 19) et débarrassés du rhytidome. La teneur relative en eau (TRE) est calculée selon la formule :

$$TRE = (PF - PSec) / (PSat - PSec)$$

PF étant le poids frais du bloc, PSat, son poids après saturation 24h dans de l'eau, puis séchage rapide avec un papier buvard, PSec, son poids après 24h à 70°C.

Quand la mesure est effectuée sur des arbres en conditions naturelles, ils sont immédiatement enveloppés individuellement de plusieurs couches de film plastique de type alimentaire, placés dans des sacs hermétiquement clos, puis dans une glacière. Le prélèvement a de préférence été fait avant 10h du matin. La mesure du poids frais est réalisée le jour même.

b) In vitro

Nous avons contrôlé le potentiel osmotique de milieux aqueux ou gélosés par utilisation de solutés en concentrations déterminées.

Des solutions aqueuses de CaCl₂ ont été utilisées. Nous avons déterminé leurs concentrations pour qu'elles correspondent à celles de solutions résiduelles après gel partiel à des températures déterminées. La concentration de telles solutions a été calculée par la formule :

$$O = (273 - T) / 1.86 \quad O \text{ étant l'osmolarité de la solution et } T \text{ sa température (Steponkus, 1984).}$$

Les solutions de CaCl₂ utilisées ont des concentrations de 0.54, 0.90, 1.25 et 1.61 Mol/l, correspondant à l'osmolarité des solutions résiduelles lors de gel à -3, -5, -7 et -9°C.

Des milieux à base d'eau gélosée contenant du CaCl₂, du KCL ou du mannitol (2.1, 4.1, 6.2, 8.2, 10.3, ou 12.3 osmoles par litre) ou du P.E.G.600 (20, 40, 80, 120, 160 ou 200 g.l⁻¹) ont été utilisés. Les concentrations de soluté ont été calculées pour obtenir les pressions osmotiques

désirées (de 0 à 3 MPa) selon la formule :

$$P = R \times T \times O$$

P étant la pression, en MPa, T la température, en K, et R la constante $8.32 \cdot 10^{-3} \text{ IMPaK}^{-1} \text{ mol}^{-1}$.

Les concentrations en P.E.G.600 ne peuvent être calculées par cette méthode. Elles ont été choisies par référence à une courbe étalon établie sur solution nutritive (N'Guyen, communication personnelle). Le potentiel osmotique de l'ensemble des milieux a été vérifié avec un psychromètre 24h avant utilisation.

c) Sur écorces excisées (test écorce)

Pour obtenir des blocs de liber (Cf page 19) débarrassés du rhytidome aux TRE désirées, nous avons procédé comme suit. Des solutions de NaCl à différentes concentrations, calculées selon la formule donnée ci-dessus pour avoir les potentiels osmotiques désirés, ont été placées dans des bacs de 16 x 27 x 10 cm. Nous avons placé les blocs de liber dans ces bacs, sur un grillage les maintenant hors de la solution de NaCl, puis avons clos les bacs avec une vitre, la jonction bac-vitre étant étanchéisée par de la vaseline. Les bacs ont alors été incubés 3j à 25°C pour laisser les blocs de liber atteindre leur TRE d'équilibre.

d) Sur plants de deux ans, en chambre climatique

Les plants de Q.rubra (Cf page 18) ont été randomisés en plusieurs groupes soumis en chambres climatiques (23°C, 90% HR, éclairage faible) à des stress hydriques d'intensité croissante. L'arrosage des plants stressés a été stoppé au début du traitement. Puis, deux fois par semaine, nous avons pesé les pots et mesuré le potentiel hydrique des plants en fin de nuit à l'aide d'une chambre à pression (Scholander, 1964). Pour chaque groupe, l'arrosage a été repris quand le potentiel hydrique moyen des plants en fin de nuit atteignait la valeur désirée. La quantité d'eau fournie à chaque plant a alors été calculée pour maintenir constant le poids de chaque pots. Les témoins ont été traités de la même manière, mais sans arrêt initial de l'arrosage. A la fin du traitement, tous les plants ont été arrosés jusqu'à ce que chaque pot revienne au poids qu'il avait avant le stress.

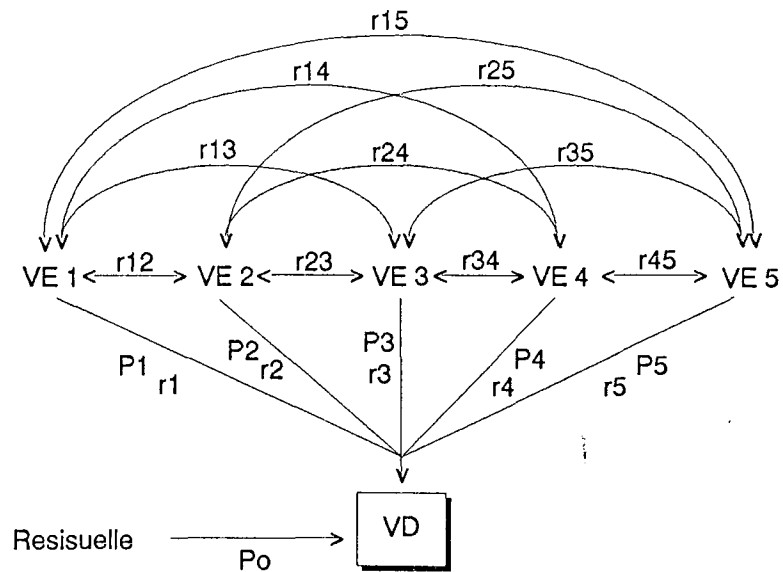


Figure 9. Schema des relations postulées pour étudier les liens entre une série de variables explicatives (EA) et une variable déterminée (VD) par analyse des coefficients de direction. Le sens des flèches indique les relations de cause à effet. Les r sont les coefficients de corrélation de Pearson. Les P sont les effets directs.

G. METHODES INFORMATIQUES ET STATISTIQUES

1. Méthodes statistiques

Les méthodes statistiques utilisées au cours de cette étude sont décrites dans les ouvrages de statistiques classiques (Snedecor et Cochran, 1957, Dagnelie, 1975, Legendre et Legendre, 1984). Les calculs ont été réalisés avec les logiciels de calcul STATITCF (1988) et SAS (1988). Nous donnerons ici des précisions sur l'utilisation de quelques méthodes.

a. Analyse des coefficients de direction

Une corrélation significative entre deux variables ne permet pas de déduire qu'il existe un lien de cause à effet entre elles. En particulier, deux variables peuvent n'être corrélées que parce qu'elles sont toutes deux corrélées à une troisième variable.

Ceci complique l'interprétation des coefficients de corrélation, en particulier, lors de la recherche des causes de variations possibles d'un phénomène, par exemple une intensité de maladie. L'analyse des coefficients de direction apporte à ce problème des éléments de réponse.

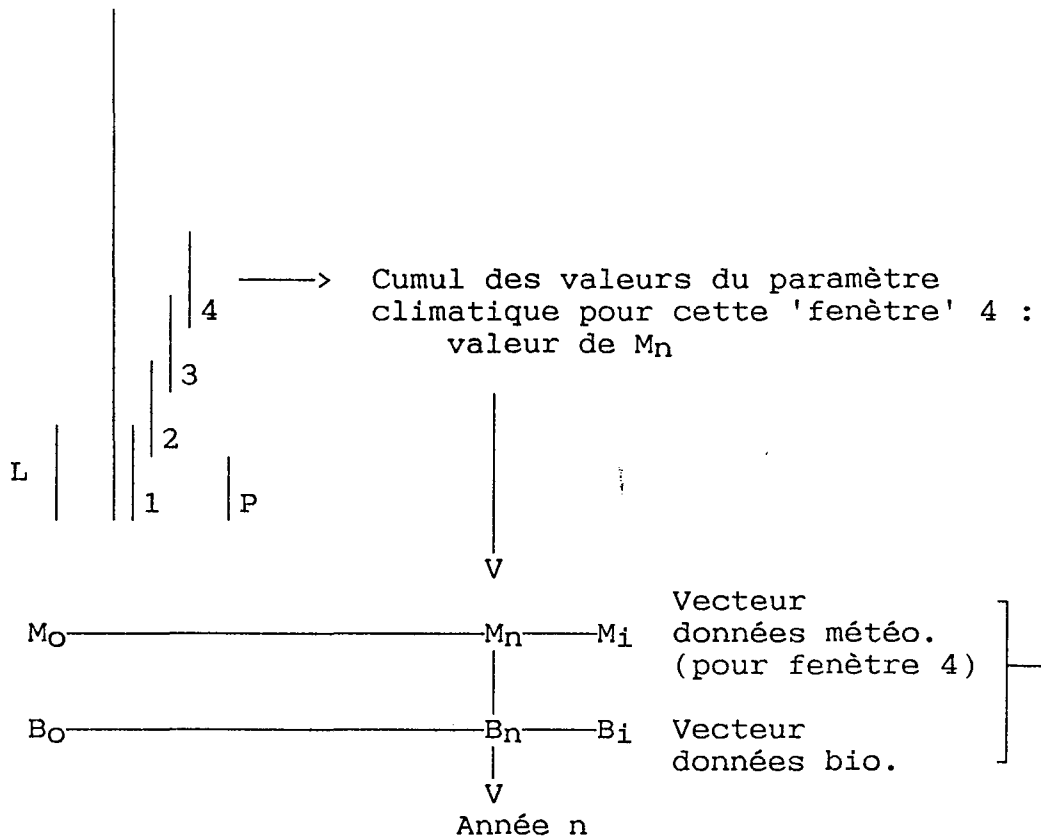
Nous avons postulé des réseaux de relation tel que celui montré figure 9. Les flèches unidirectionnelles indiquent des relations de cause à effet à la différence des flèches bidirectionnelles, qui n'indiquent que des corrélations, sans lien de cause à effet. Il est supposé qu'une série de 'causes', les variables explicatives reliées les unes aux autres par des liens non causaux, déterminent un 'effet'. Une variable résiduelle est incluse pour représenter l'ensemble des 'causes' non prises en compte. Elle est supposée indépendante des variables explicatives.

La corrélation entre la variable déterminée et une variable explicative peut être décomposée en la somme de l'effet direct (= coefficient de direction, P) et des effets indirects (= coefficient de direction, P x coefficient de corrélation, r) (Wright, 1921). Si l'on prend l'exemple de la variable explicative 1 de la figure 9 :

$$r_1 = P_1 + r_{12} \times P_2 + r_{13} \times P_3 + r_{14} \times P_4 + r_{15} \times P_5$$

Pour un tel réseau de relations, les coefficients de corrélation étant connus, les coefficients de direction peuvent être calculés par résolution d'un système de n équations à n inconnues (Van Bruggen et Arneson, 1986, Bowers et al, 1990). Une variable explicative dont certains effets indirects sont supérieurs à l'effet direct n'est probablement pas une 'cause' de la variable déterminée.

Vecteur des données
climatiques pour l'année n
(Données par décades
ou par jours)



Calcul de la corrélation entre
ces deux séries de données
(coefficient de Pearson) :

Influence du paramètre climatique
sur la période couverte par la fenêtre 4

Figure 10. Principe du programme 'Fenêtre' utilisé pour étudier l'influence des paramètres climatiques. L est la longueur de la fenêtre et P le pas qui sépare le début de deux fenêtres successives. La variable biologique est ici une intensité annuelle de la maladie.

b. Régressions linéaires multiples

Elles ont été réalisées soit avec le modèle complet, soit par des méthodes de régression progressives de type 'stepwise' (SAS, 1988). Dans le premier cas, seules les variables dont le coefficient est significativement différent de 0 par le test t de Student ont été conservées. Si besoin, une seconde régression a été réalisée en éliminant les variables ne répondant pas à ce critère.

Les régressions de type 'Stepwise' sont des modifications des régressions progressives classiques car des variables entrées dans le modèle n'y restent pas toujours par la suite. A chaque pas de la régression, les coefficients partiels sont testés et seules les variables ayant un F de Fisher significatif sont conservées. Une variante de la régression 'stepwise', la méthode du 'Maximum R improvement' a été utilisée. Celle-ci se propose de trouver successivement les modèles à 1, 2, ..., n variables expliquant le mieux la variable dépendante (r^2 le plus grand). A chaque étape de la régression, après avoir entré la variable permettant l'augmentation de r^2 la plus forte, le programme tente d'améliorer le modèle en échangeant chacune des variables déjà sélectionnées avec toutes celles qui ne le sont pas. Cette méthode implique donc le test d'un nombre de modèles possibles beaucoup plus important que la méthode 'Stepwise' (SAS, 1988).

2. Etude de l'influence des paramètres climatiques sur l'intensité annuelle de l'encre : programme 'FENETRE'

Pour étudier l'influence des paramètres climatiques sur l'encre du chêne rouge, nous avons utilisé un programme écrit en Pascal, réalisé par F. Dupuis d'après la méthode de Coakley *et al* (1988) et présenté en annexe 1. Le programme permet de déterminer quelles sont les périodes de l'année où un paramètre climatique est le mieux corrélé avec une donnée biologique annuelle, ici, une intensité annuelle de maladie (série 'bio').

Le programme calcule, pour chaque année, le cumul des valeurs du paramètre climatique (décadaires ou journalières) sur une 'fenêtre', c'est à dire une période de l'année (figure 10). Quand il dispose du cumul de la fenêtre pour toutes les années (série 'météo'), il calcule et affiche le coefficient de corrélation de Pearson entre la série 'bio' et la série 'météo'. Le programme calcule ce coefficient pour une série de 'fenêtres' couvrant l'ensemble de l'année. Elles ont une longueur L et le début de deux 'fenêtres' successives est espacé de P (pas). P et L sont fixés par l'utilisateur pour chaque calcul d'une série de coefficients de corrélation.

Les calculs sont d'abord réalisés avec des valeurs élevées de L et P, puis, une fois les périodes intéressantes repérées, avec des pas et des longueurs plus faibles.

CHAPITRE II :

ETIOLOGIE RACINAIRE

A. PROTOCOLES EXPERIMENTAUX

Au cours de cette série d'expérimentations, seul l'isolat 9 de P.cinnamomi a été utilisé.

1. Expériences en rhizotrons

a) Expérience 1

Semis le 6/9/89 de 12 chênes rouges de provenance 'Doat' dans des rhizotrons (Cf page 18) remplis de sol contaminé par P.cinnamomi (Cf page 20). Des mesures visuelles des éventuelles lésions du système racinaire (Cf page 23) ont été réalisées toutes les semaines pendant deux mois. La lecture finale par réisolement (Cf page 23) a eu lieu après trois mois le 3/12/89.

b) Expérience 2

Semis le 2/10/89 de 18 plants de chênes rouges de provenance 'Doat' dans des rhizotrons contenant un substrat sain. Douze d'entre eux ont été inoculés à l'apex du pivot (Cf page 20) le 20/10/89 avec P.cinnamomi, les six autres servant de témoins. Des lectures visuelles ont été réalisées tous les 2 ou 3 jours, jusqu'à la lecture finale par réisolement, le 15/11/89.

c) Expérience 3

Semis sur substrat sain le 20/11/89 de 21 plants de Q.rubra, 18 plants de chêne des marais, Q.palustris, provenance 'Saint Lézer', 18 plants de chêne pédonculé, Q.robur, provenance 'Orleix'. Ces chênes ont été inoculés à l'apex du pivot le 13/12/89. Des lectures visuelles ont été réalisées tous les 2 à 5 jours pendant un mois, puis tous les 30 jours. La lecture finale par réisolement a été réalisée le 23/4/90, 4 mois après l'inoculation.

d) Expérience 4

Semis le 25/03/90 de 12 châtaigniers (Castanea sativa), 10 chênes pédonculés de provenance 'Orleix' et 24 chênes rouges. Ils ont été inoculés par blessure (Cf page 20) au niveau du pivot (3 à 5 cm au dessous du collet) à 5 mois, le 29/08/90 avec P.cinnamomi. Les lésions ont été mesurées visuellement à 19 et 30 jours après l'inoculation. Des réisolements de P.cinnamomi dans le substrat ont été réalisés pour deux plants par espèce à la première date de lecture (Cf page 23).

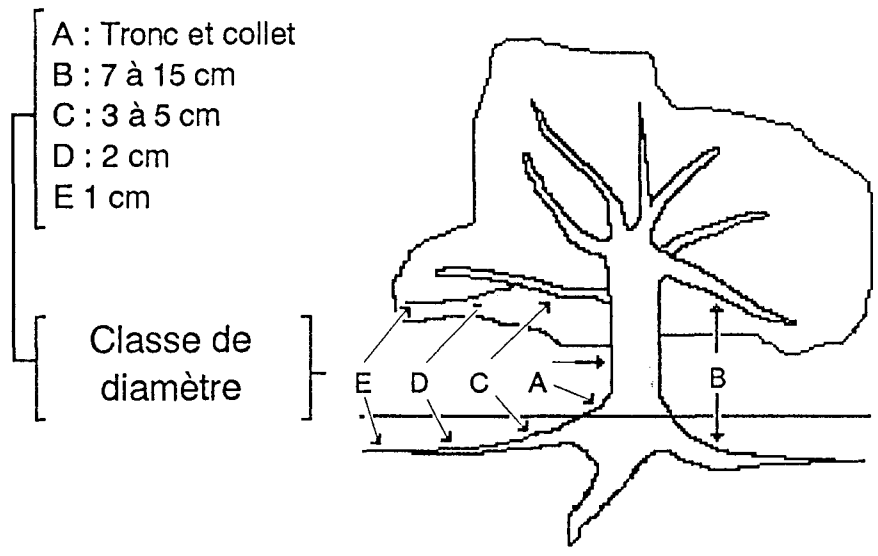


Figure 11. Test des sensibilités racinaires et caulinaires à *P.cinnamomi* de *Q.rubra* adultes : position des inoculations artificielles (St Pée, 1990).

2. Inoculation d'arbres adultes

Six arbres ont été sélectionnés à Saint Pée 2. Nous les avons inoculés à plusieurs niveaux le 31/5/90 par blessure à l'emporte-pièce (diamètre 7 mm pour tous les niveaux, Cf page 20). Les facteurs étudiés sont :

- Le type d'organe : système caulinaire et système racinaire.
- Le diamètre : cinq classes de diamètres (A à E) pour chacun des deux systèmes (figure 11). Les classes de diamètre A, B, C, D, et E correspondent respectivement au tronc ou au collet, à un diamètre de 7 à 15 cm, 3 à 5 cm, 2 cm et 1 cm. La classe B a été définie pour rassembler les plus grosses racines trouvées.

Il y a quatre répétitions par combinaison organe x diamètre pour chaque arbre. Les épaisseurs de liber et le diamètre de la tige ou de la racine ont été mesurés à chaque point d'inoculation.

La première lecture a été réalisée le 27/6/90, au PIRM (Cf page 24) pour les classes de diamètres A, B, C et D (des deux types d'organes), visuellement pour les classes D et E du système caulinaire (Cf page 24). La seconde a été réalisée les 17/9/90 et 18/9/90 au PIRM pour les classes de diamètre A, B, C et D. Les branches et racines de la classe de diamètre E ont été prélevées et leur lésion a été mesurée par décapage au laboratoire (Cf page 25). Enfin, une dernière lecture a été réalisée le 13/8/91 par décapage.

3. Inoculation de tronçons de racines

Des tronçons de racines de diamètre variable (5 à 35 cm), prélevés à Pierroton le 1/7/90 sur quatre Q.rubra ont été inoculés (Cf page 20) le 2/7/90 par P.cinnamomi. Une lecture par décapage (Cf page 25) a été réalisée 14 jours après l'inoculation.

B. RESULTATS

1. Expériences en rhizotron

a) Evolution des infections racinaires sur chênes rouges

Au cours des expériences 1, 2 et 3, tous les plants de chêne ont présenté des nécroses racinaires. Celles-ci apparaissent toujours à l'apex du pivot au cours de l'expérience 1. L'infection des

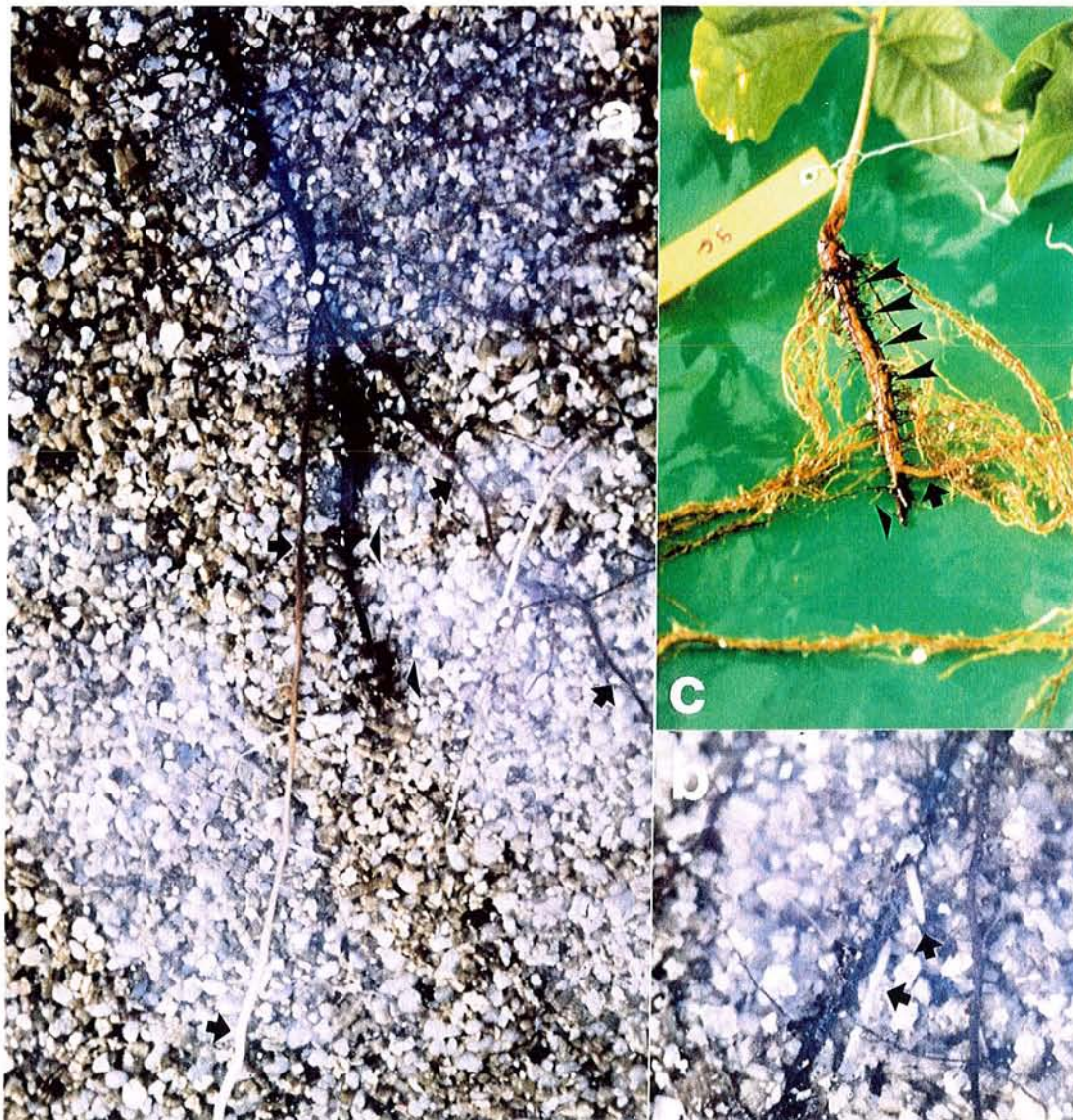


Figure 12. Sensibilité racinaire à *P.cinnamomi* de semis de chênes rouges : réactions des plants au cours de la phase 3 de l'infection racinaire.

- ▶: Lésion de la partie terminale de la racine en début de phase 3 (a) ou en fin de phase 3 (c).
- ➡: Racines latérales émises à la marge de la lésion au cours de la phase 3. Elles apparaissent sur le pivot (b), se développent (a) pour reformer éventuellement un nouveau pivot (c). Certaines sont infectées par *P.cinnamomi* (a).
- : Zone du pivot où se trouvent les lésions secondaires.

racines par P.cinnamomi s'est généralement développée en trois phases.

(1) Phase 1

Pendant cette phase, on observe un développement rapide du pathogène dans les tissus primaires de la racine. La progression du champignon se suit très bien visuellement car la racine est blanche. Les symptômes se présentent sous la forme d'une lésion humide et brunâtre qui n'apparaît pas chez les témoins. La racine devient souvent déliquescence. Tous les plants inoculés présentent ces symptômes. Le taux de croissance du pathogène dans les racines de Q.rubra est alors de $9.2 \pm 1.5 \text{ mm} \times \text{j}^{-1}$ au cours de l'expérience 3.

La croissance de la racine infectée s'arrête dès la première lecture après l'inoculation. Par contre, le reste du système racinaire (apex secondaires) se développe comme chez les témoins. Cette phase dure de 7 à 12 jours.

(2) Phase 2

Après la phase 1, il devient difficile de suivre visuellement la progression de P.cinnamomi. Ceci correspond à l'arrivée du pathogène dans la zone où le développement des structures secondaires de la racine entraîne son brunissement. Il reste alors possible de suivre la progression du pathogène en notant les nécroses des racines latérales (Grant et Byrt 1984). Cette progression paraît alors beaucoup plus faible ou même nulle ($1.3 \pm 0.6 \text{ mm} \times \text{j}^{-1}$ au cours de l'expérience 3).

De très nombreuses nécroses apparaissent à l'apex des racines secondaires. Elles sont très semblables à la nécrose initiale de l'apex du pivot. Des réisolements faits à l'apex de ces racines secondaires au cours de l'expérience 3 confirment dans 87% des cas la présence de P.cinnamomi.

Très rapidement, il devient difficile de trouver un apex de racine latérale blanc, c'est-à-dire en croissance active. il n'est alors plus possible de suivre visuellement le développement de la lésion. Cette phase dure de 15 à 30 jours.

Au cours de l'expérience 2, la lecture finale a eu lieu au cours de cette phase, 26 jours après l'inoculation. Les mesures de la lésion de la partie distale du pivot par méthode visuelle ou par réisolement ne diffèrent pas significativement par le test t de Student. Par contre, des lésions non repérées visuellement sont détectées par réisolement sur la partie proximale du pivot, souvent localisées à l'insertion de racines secondaires. Ces lésions ne sont pas en continuité avec celle affectant la partie distale du pivot.

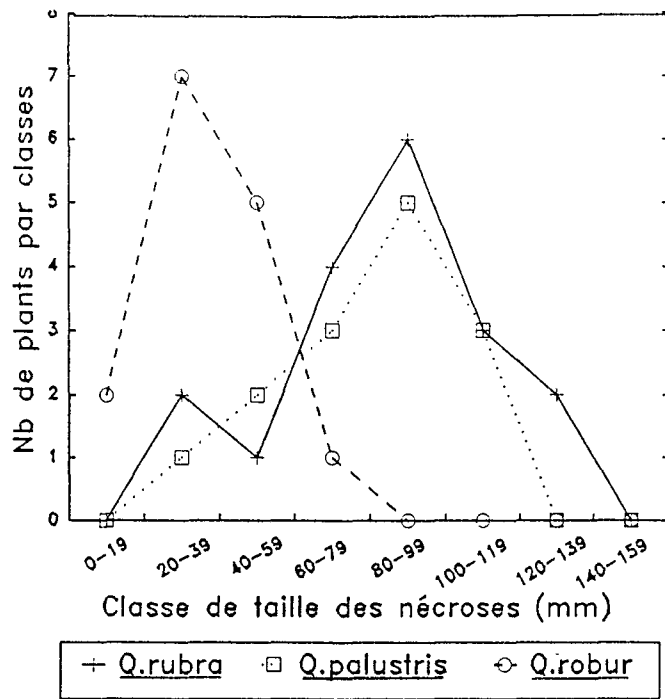


FIGURE 13. Taille des lésions de *P.cinnamomi* sur pivot de trois espèces de chênes, 20 jours après inoculation à l'apex (expérience 3)

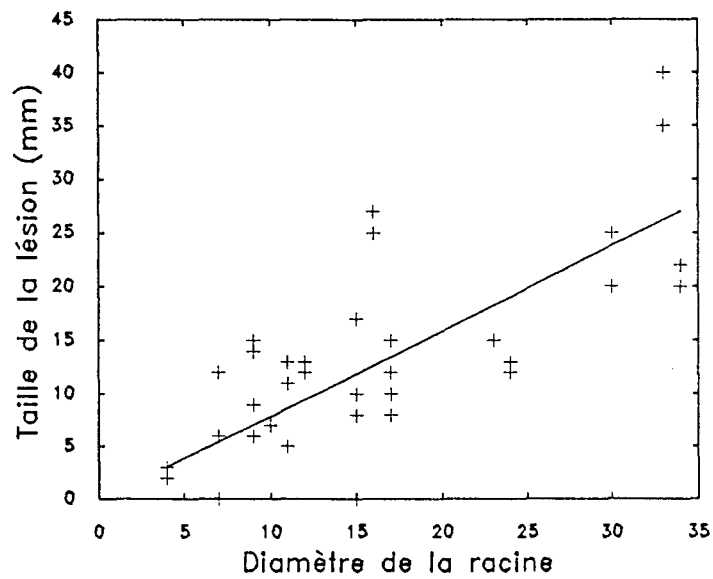


FIGURE 14. Croissance de *P.cinnamomi* sur racines excisées de *Q.rubra*, en conditions contrôlées.

(3) Phase 3

A partir de 30 jours après l'inoculation, certains systèmes racinaires reprennent leur croissance au niveau des racines latérales. Des racines secondaires apparaissent à la limite de la lésion distale du pivot. Elles se nécrosent très rapidement (en 2 à 3 jours), le plus souvent à partir de l'apex. Le plant continue à en émettre jusqu'à ce que l'une d'entre elles franchisse la zone de la nécrose, puis reforme un pivot. Au cours de l'expérience 3, 90% des plants de Q.rubra ont présenté ce comportement. Ils ont émis en moyenne 3 racines latérales près de la nécrose avant de parvenir à reconstituer un pivot. Les figures 12a et 12b montrent des marges de lésion avec émissions de racines secondaires typiques.

Deux à trois mois après le semis, les pivots des plants atteignent un diamètre de 0.5 à 1 cm. Les tissus primaires bruns et desséchés se détachent de la racine (premier rhytidome), laissant apparaître l'écorce secondaire (figure 12c). Il redevient alors facile de localiser les lésions visuellement. Celles-ci se présentent sous la forme de plages noires déprimées comme sur la tige des plants de Q.rubra (Cf page 24). Sur certains plants, P.cinnamomi reprend sa progression le long du pivot, allant dans quelques cas jusqu'à envahir le collet et même la base de la tige, provoquant la mort du plant. Mais ceci est un événement peu fréquent. Au cours des expériences 1 et 3, seuls 10% des plants ont présenté une mortalité et 77% ont bloqué le développement de P.cinnamomi dans le mois qui suit l'inoculation. La lecture finale confirme ces résultats (figure 12c). La plupart des lésions distales apparaissent en voie de cicatrisation (présence de bourrelets cicatriciels). Environ 30% des plants présentent des lésions à la partie proximale du pivot, le plus souvent à l'insertion de racines secondaires. Ces lésions semblent aussi en voie de cicatrisation.

b) Comparaison du comportement de plusieurs espèces

(1) Après inoculation à l'apex (expérience 3)

Les chênes pédonculés et chênes des marais ont des comportements présentant peu de différences par rapport au chêne rouge. Chez les chênes pédonculés, le blocage initial de la lésion est plus rapide que chez les deux autres chênes (figure 13). Mais, par la suite, son comportement est très proche de celui du chêne rouge. En particulier, 30% des plants présentent des lésions dans la partie proximale du pivot à la lecture finale.

Les chênes des marais ont, au contraire, un comportement initiale très proche du chêne rouge (figure 13). Par contre, au cours de la troisième phase, les racines réémises par le pivot sont plus rarement infectées : les plants émettent en moyenne 0.9 racines secondaires à la marge de la lésion avant de reconstituer un pivot. A la lecture finale, il est dans 65% des cas impossible de localiser la zone où s'est trouvée la marge de la lésion, la cicatrisation au niveau du départ du nouveau pivot étant parfaite. De plus, peu de plants (7%) présentent des lésions sur la partie

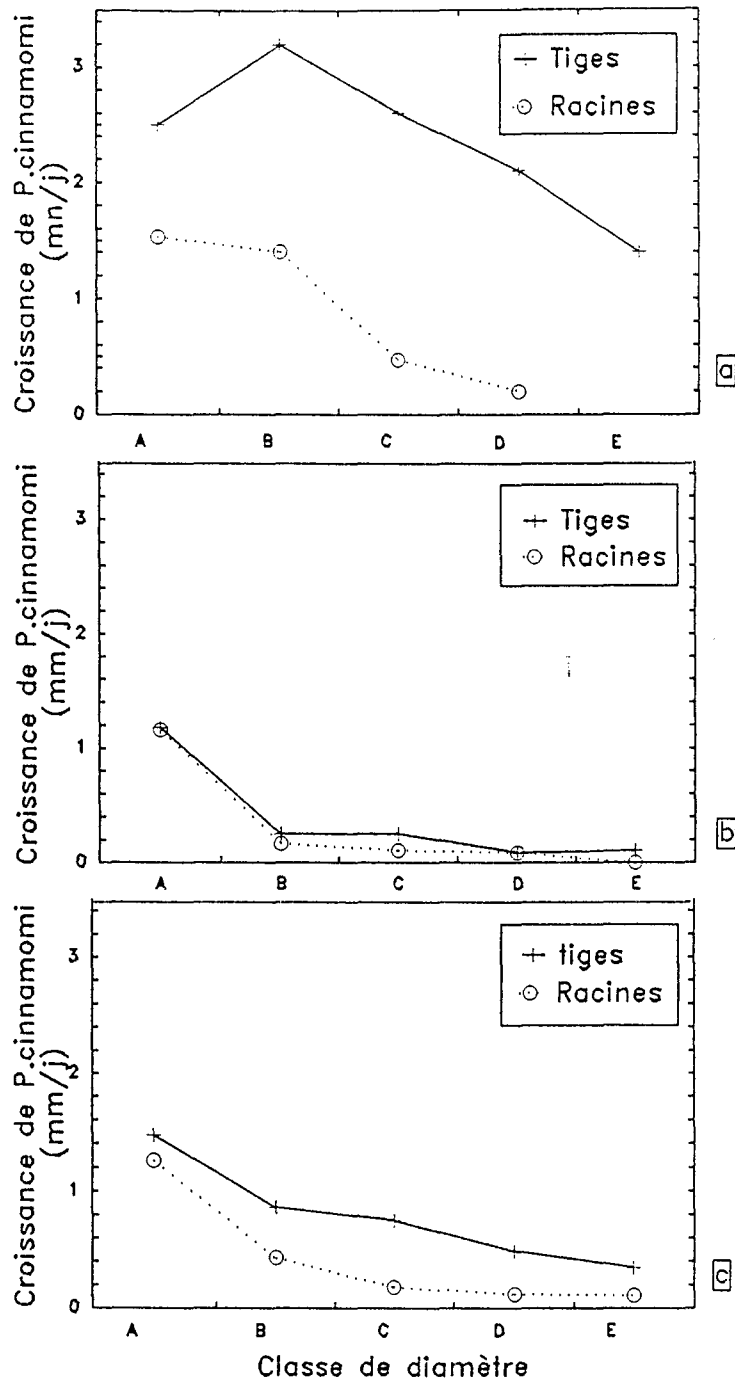


FIGURE 15. Croissance de *P.cinnamomi* dans les tissus corticaux de *Q.rubra* (St Pée, 1990). Les moyennes sont calculées par classe de diamètre, tous arbres confondus.

a. Un mois après l'inoculation.
 b. Entre 1 et 4 mois après l'inoculation.
 c. Quatre mois après l'inoculation.
 (A: Tronc et collet; B: 7 à 15 cm; C: 3 à 5 cm; D: 2 cm; E: 1 cm)

TABLEAU 5. Comportement de différentes espèces de chênes et de châtaigniers en rhizotron après inoculation de P.cinnamomi au niveau des tissus secondaires (expérience 4).

Espèce	19j après inoculation		30j après inoculation	
	Ca	% mortalité	C	% mortalité
<u>Quercus rubra</u>	0.5	0	0.4	0
<u>Quercus robur</u>	0.7	0	0.7	0
<u>Castanea sativa</u>	4.1 ^b	50	3.5 ^b	50

^a Croissance de P.cinnamomi dans les tissus corticaux secondaires du pivot(en mm/j).

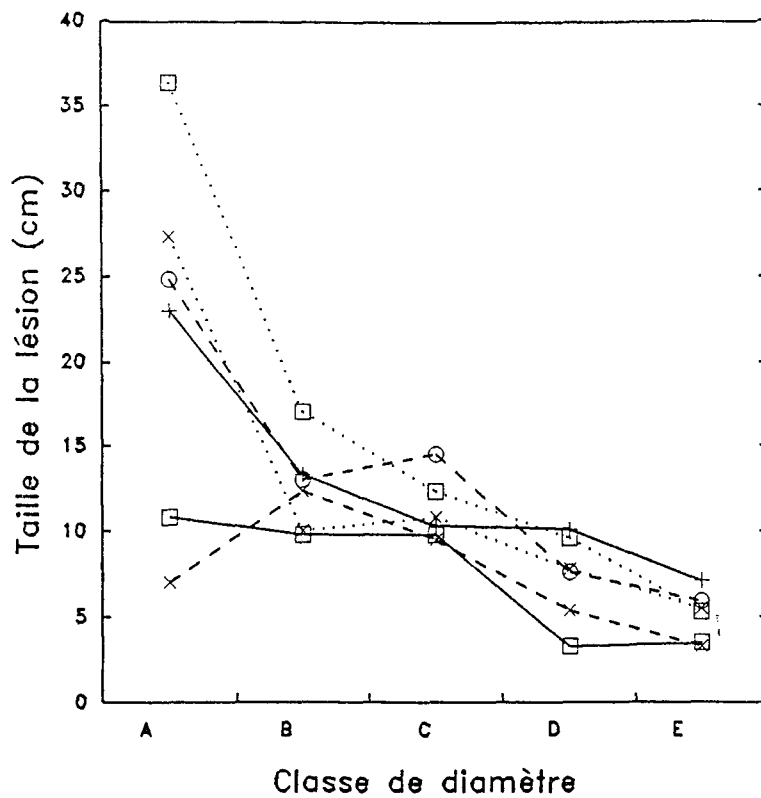
^b Pour les plants survivants.

TABLEAU 6. Analyse des causes de variation de la croissance de P.cinnamomi dans les tissus corticaux de Q.rubra dans les quatre mois qui suivent l'inoculation (St Pée 2, 1990).

source	DL	SC	F	P>F
Modèle	59	15032.8	16.2	0.0001
Erreur	172	2700.5	$r^2=0.848$	
Diamètre ^a	4	6075.8	96.8	0.0001
Organe ^b	1	1783.9	113.6	0.0001
Arbre	5	1606.9	20.5	0.0001
Diamètre x Organe	4	171.8	2.74	0.0305
Diamètre x Arbre	20	3233.2	10.3	0.0001
Organe x Arbre	5	160.4	2.0	0.0749
Organe x Arbre x Diamètre	20	244.4	0.78	0.7371

^a Classe de diamètre de la racine ou tige inoculée (A : tronc ou collet; B : 7 à 15 cm; C : 3 à 5 cm; D : 2 cm ;E : 1 cm).

^b Système aérien ou racinaire.



+ A1 □ A2 ○ A3 x A4 * A5 ⊕ A6

FIGURE 16. Taille des lésions provoquées par *P.cinnamomi* sur 6 arbres, 4 mois après l'inoculation (Stp 2, 1990). Les moyennes sont calculées par classe de diamètre, racines et tiges confondues. (A: Tronc et collet; B: 7 à 15 cm; C: 3 à 5 cm; D: 2 cm; E: 1 cm)

proximale du pivot.

(2) Après inoculation par blessure au niveau des tissus corticaux secondaires

Le tableau 5 donne les résultats de l'expérience 4. Les deux espèces de chênes apparaissent comme étant beaucoup moins sensibles à P.cinnamomi que les châtaigniers. Ce pathogène se développe dans les tissus corticaux de certains châtaigniers sans restrictions apparentes, provoquant alors la nécrose de l'ensemble des tissus du collet et la mort du plant. Au cours de cette expérience, aucune nécrose n'est observée au niveau des apex racinaires chez les deux espèces de chênes. Nous n'avons d'ailleurs pas pu réisoler P.cinnamomi à partir du substrat prélevé autour du pivot des plants de ces deux espèces. Par contre, cela a été possible à partir du substrat prélevé autour du pivot des plants de châtaigniers.

2. Inoculation de racines in situ : comparaison avec la sensibilité caulinaire

L'aspect des lésions provoquées par P.cinnamomi après décapage partiel des tissus corticaux est montré figure 17. La lésion n'est visible extérieurement que sur une courte distance : elle se présente alors comme une zone déprimée entourée de bourrelets cicatriciels. Il s'avère, après décapage partiel, que, dans cette zone, les tissus corticaux sont nécrosés sur toute leur épaisseur.

Dans d'autres zones, la lésion provoquée par P.cinnamomi reste confinée près du cambium. Une couche de bois néoformée, de quelques millimètres, est présente au sein du liber, isolant les tissus où se trouve P.cinnamomi du reste des tissus corticaux (figure 17). Cette couche de bois est généralement présente dans les tissus corticaux sains en avant du front de la lésion jusqu'à une distance pouvant aller jusqu'à 15cm. Dans ces zones, la lésion est incluse dans le bois sans formation de bourrelets cicatriciels : aucun symptôme n'est visible avant décapage du liber.

Ce type de réaction du chêne aux nécroses provoquées par P.cinnamomi se retrouve de façon identique au niveau du tronc, des branches, des racines ou du collet des arbres. De façon générale, il n'y a pas de différence dans l'aspect des lésions sur racine et sur tiges.

Le tableau 6 donne les résultats de l'analyse de variance sur la taille des lésions obtenues 4 mois après inoculation. Les causes de variation sont le diamètre de la tige ou racine au point d'inoculation, le type d'organe, racine ou tige, l'arbre, l'interaction arbre x diamètre. La sensibilité à P.cinnamomi diminue avec le diamètre de l'organe inoculé (figures 15 et 16). Ceci s'accroît un mois après l'inoculation : le taux de croissance de P.cinnamomi dans les tissus corticaux des chênes rouges ne reste élevé qu'au niveau de la classe de diamètre A, sur le collet et le tronc (figure 15b). Le système racinaire apparaît moins sensible que le système caulinaire (figure 15a et c). Mais, ceci n'est vrai que durant le mois qui suit l'inoculation (figure 15b). Enfin, l'interaction arbre x diamètre,

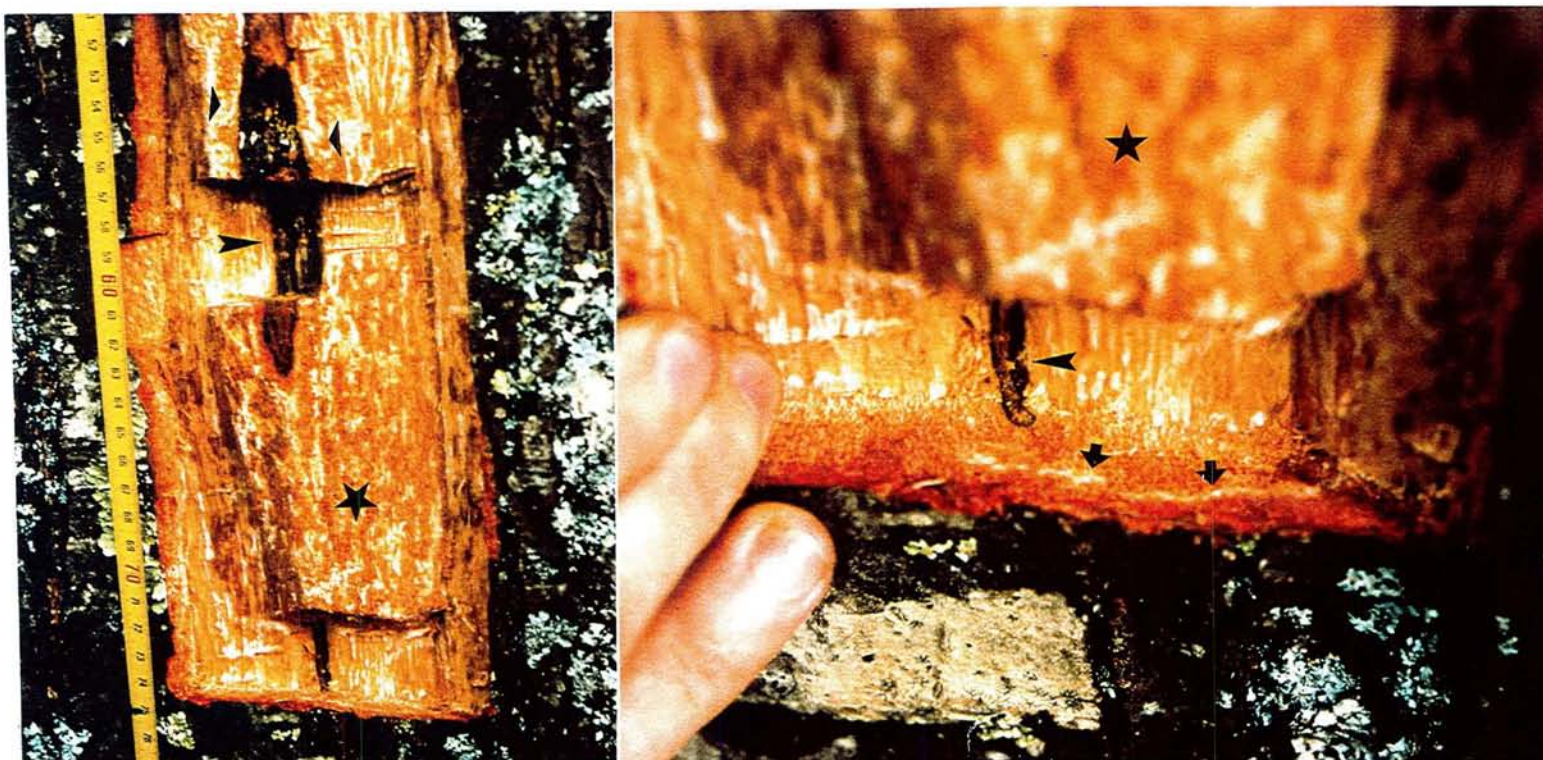


Figure 17. Aspect après décapage des lésions provoquées par P.cinnamomi sur tronc de Q.rubra (St Pée, 1990)

- Lésion provoquée par le pathogène dans les tissus corticaux du chêne.
- ➡ Bois produit dans le liber.
- ★ Zone en relief entourant la lésion : fine couche de bois (➡) recouvrant du liber. A ce niveau, la lésion n'est pas visible avant décapage.
- ▶ Bourrelet de cicatrisation produit là où le liber est nécrosé sur toute son épaisseur. A ce niveau, la lésion est visible avant décapage (symptôme en boutonnière).

significative, vient de la plus faible différence de sensibilité à P.cinnamomi entre la classe A (tronc et collet) et les autres classes de diamètres pour les arbres 5 et 6 (figure 16).

Le diamètre d'une tige ou d'une racine est très corrélé à l'épaisseur des tissus corticaux (coefficient de corrélation de Pearson de 0.912 significatif à 1%, ddl=227).

Nous avons analysé les mesures réalisées 15 mois après inoculation de façon qualitative : présence ou absence d'un nouvel accroissement de la lésion. Deux groupes de racines ou tiges se différencient :

– Sur le tronc, le collet et les plus grosses racines (Aa, Ar et Br), les pourcentages de lésions présentant un nouvel accroissement sont respectivement de 50, 41.2 et 17.4, non significativement différents ($2\hat{i}=3.08$, de probabilité comprise entre 10 et 25%, ddl=2).

– Sur l'ensemble des branches et sur les plus petites racines (Ba, Ca, Cr, Da et Dr) les taux de reprise du pathogène sont nuls.

3. Inoculation de portions de racines

Les lésions provoquées par P.cinnamomi sur racines excisées sont très semblables à celles provoquées sur racines in situ. Leur taille augmente avec le diamètre de la racine inoculée (figure 14). La corrélation de Pearson entre diamètre de la racine et taille de la lésion est de 0.763, significative à 1% (ddl=22).

C. DISCUSSION

1. Sensibilité racinaire de Q.rubra à P.cinnamomi au stade juvénile – Comparaison avec d'autres espèces

a) Sensibilité du chêne rouge

Les résultats en rhizotrons montrent que l'entrée de P.cinnamomi dans le système racinaire des plants s'est généralement faite par les apex racinaires, que ce soit l'apex du pivot (expérience 1) ou celui des racines latérales (expériences 1,2 et 3). Ceci est en accord avec la littérature concernant d'autres espèces (Assas m'Billaut 1978, Ho et Zentmyer 1977, Tippet et al 1976). Le développement ultérieur de l'infection s'est déroulé en trois phases :

– Une phase initiale où P.cinnamomi se développe sans réaction apparente des plants.

- Une phase où le plant cesse petit à petit toute croissance. La progression du pathogène se ralentit nettement (1.3 mm/j au lieu de 9.2 mm/j), puis semble s'arrêter.

- Une phase où le plant reprend sa croissance au niveau racinaire après avoir bloqué l'infection. Les reprises de croissance du champignon sont peu fréquentes (10% des cas).

Grant et Byrt (1984) et Phillips *et al* (1987) notent que, contrairement aux plantes sensibles, chez les plantes testées présentant une certaine résistance au champ (*E.calophylla*, cultivar d'avocat 'Duke 7'), il y a blocage de la progression de *P.cinnamomi* le long du pivot après inoculation en rhizotron. *Q.rubra* présente un comportement similaire.

Le blocage des lésions au cours de la phase 2 se produit au moment où la lésion arrive au niveau des tissus secondaires du pivot. Effectivement, ceux-ci apparaissent peu sensibles à *P.cinnamomi* au cours de l'expérience 4 : le taux de croissance du pathogène n'y est alors que de 0.5 mm x j⁻¹ dans les 19 jours qui suivent l'inoculation (tableau 5). Une plus forte sensibilité à *P.cinnamomi* des tissus primaires par rapport aux tissus secondaires a déjà été notée par Phillips *et al* (1987) au niveau des racines du cultivar d'avocat 'Duke 7'. Elle est alors associée au développement de périderme nécrophylactique. Par contre, chez *E.marginata*, les tissus primaires du pivot s'avèrent plus résistants que les tissus secondaires (Tippett et Hill 1984).

Les causes de la plus faible sensibilité au niveau des tissus secondaires chez *Q.rubra* sont inconnues. Il existe peut être à leur niveau des mécanismes de résistance absents au niveau des tissus primaires. Les résultats acquis par Robin (1991) suggèrent que des tannins condensés peuvent être des facteurs préformés de résistance à *P.cinnamomi* dans le liber du tronc de chênes rouges. Peut être ces tannins sont-ils absents dans les tissus primaires de la racine. La formation d'un périderme nécrophylactique est souvent impliquée dans la résistance des ligneux aux pathogènes corticaux (Biggs 1984, Biggs et Miles 1988, Mullick 1977, Ponchet et Andréoli 1989). Ce mécanisme de résistance spécifique des tissus secondaires est présent chez le chêne rouge (Biggs, 1985).

La forte infection des apex de racines secondaires par *P.cinnamomi* observée au cours des expériences 1, 2 et 3 suggère qu'il y a eu une importante production d'inoculum dans le milieu de culture. Celle-ci n'a toutefois pas été démontrée. Elle aurait lieu au niveau des tissus primaires de la racine : au cours de l'expérience 4, on n'observe pas d'infections au niveau des apex racinaires. De plus, *P.cinnamomi* n'est pas réisolable de la vermiculite entourant le pivot des chênes rouges. On peut relier à cette production d'inoculum secondaire les lésions découvertes à la partie proximale du pivot chez de nombreux plants (30%). Il est probable qu'elles proviennent des racines latérales : en effet, on les trouve à l'insertion de celles-ci et elles ne sont pas en continuité avec la lésion de la partie distale du pivot.

Grant et Byrt (1984) n'ont pas noté de réinfection par un inoculum secondaire au cours de

leurs expériences en rhizotrons sur l'interaction Eucalyptus/P.cinnamomi. Ils attribuent cela au fort drainage dans les rhizotrons. Au cours de leurs expériences, ceux ci sont placés très verticalement (20° par rapport à la verticale) et leur milieu contient un tiers de sable. Ceci explique peut être la différence avec nos résultats : le faible géotropisme des chênes oblige à incliner fortement les rhizotrons (60° par rapport à la verticale) et le milieu utilisé est de la vermiculite pure. Ceci a peut être favorisé une forte réinfection des systèmes racinaires par l'inoculum secondaire produit.

b) Comparaison avec d'autres espèces ligneuses

Sur châtaigniers, les tissus secondaires du pivot sont apparus beaucoup plus sensibles que chez le chêne rouge et le chêne pédonculé. Il ne semble pas y avoir blocage de la croissance de P.cinnamomi dans le mois qui suit l'inoculation chez cette espèce comme l'indique le fort taux de mortalité à 19 jours (tableau 5). Ces résultats sont en accord avec ceux de Grente (1961) et de Crandall (1945). Ce dernier auteur observe, après inoculation par P.cinnamomi, des pourcentages de mortalité de 38% chez C.sativa et de 0 (ou 4%) chez Q.rubra (ou Q.borealis). Le chêne rouge apparaît donc relativement résistant à P.cinnamomi par rapport au châtaignier.

Le chêne des marais et le chêne pédonculé montrent globalement un niveau de sensibilité à P.cinnamomi plus faible que le chêne rouge. Ceci est plus particulièrement le cas des chênes des marais : la majorité des plants élimine plus rapidement et totalement le pathogène et peu d'entre eux sont réinfectés par le champignon sur la partie proximale du pivot. Chez les Q.palustris, l'infection d'apex de racines secondaires aurait été moins fréquente au cours de l'expérience 3 que chez les Q.rubra et les Q.robur. Plusieurs hypothèses peuvent être faites :

- Moindre sensibilité des apex racinaires du chêne des marais à P.cinnamomi.

- Plus faible pression d'inoculum au niveau de ces apex, soit parce que le champignon sporule moins bien sur racines infectées de Q.palustris que sur celles de Q.rubra, soit parce que les racines secondaires sont plus espacées sur le pivot du chêne des marais que sur celui du chêne rouge (résultats non montrés).

Les différences de comportement entre espèces constatées en rhizotron sont en accord avec les observations d'infections naturelles. Les symptômes sont différents pour les chênes et le châtaignier :

- Un chancre de tronc, mais pas de dépérissement chez les chênes, fréquent chez Q.rubra, assez fréquent chez Q.robur, exceptionnel chez Q.palustris, considéré comme une espèce résistante à P.cinnamomi (Edmiston, 1975).

- Un dépérissement chez C.sativa.

2. Sensibilité racinaire de Q.rubra au stade adulte – Comparaison avec la sensibilité caulinaire

La présence, un an après inoculation des chênes rouges de Saint Pée 2 par P.cinnamomi, d'une couche de bois néoformée dans les tissus corticaux, en position externe par rapport à la lésion (figure 17), ne peut s'expliquer que par la différenciation d'un nouveau cambium dans le liber. Un phénomène analogue a déjà été décrit par Mullick (1977) sur Abies. La morphologie des lésions corticales observées permet d'expliquer l'aspect général des chancres que provoque P.cinnamomi sur Q.rubra, et, en particulier, le caractère ponctuel et discontinu des suintements ('taches d'encre') et des cicatrisations par bourrelets (symptômes 'en boutonnières'). En effet, ceux-ci ne semblent se produire que quand les tissus corticaux sont tués sur toute leur épaisseur. Dans le cas contraire, la zone nécrosée par P.cinnamomi et les tissus sains qui l'entourent sont inclus dans le bois par différenciation d'un nouveau cambium dans les tissus corticaux, sans formation de bourrelets cicatriciels et donc sans symptômes externes. Ce phénomène est aussi observé au niveau des racines.

Le collet a été placé dans le système racinaire. Ceci peut paraître artificiel. Il se comporte pourtant, du point de vu de la résistance à P.cinnamomi, comme ce dernier (figure 15). Le système racinaire s'est montré, dans une première phase, plus résistant que le système caulinaire. Mais, la figure 15b montre que ceci n'a été vrai que dans le mois qui suit l'inoculation. De plus, il y a eu un nouvel accroissement des lésions la seconde année dans 17.4% des cas au niveau des racines de la classe B (7-15 cm) alors qu'il n'y en a jamais eu au niveau des branches de cette classe. La fréquence des lésions présentant un nouvel accroissement la seconde année est la même au niveau du collet et du tronc (classe de diamètre A).

Les tissus corticaux secondaires de jeunes chênes rouges présentent aussi une certaine résistance au niveau caulinaire : après inoculation, P.cinnamomi se développe pendant à peu près un mois, puis sa croissance est stoppée et ne reprend plus (Robin 1991, Delatour, communication personnelle, chapitre III). Le phénomène mis en évidence en rhizotron n'est donc pas spécifique au système racinaire. Il est probable que la relative résistance des plants en rhizotron vient principalement du faible diamètre de leur pivot et non du fait qu'ils ont été inoculés au niveau du système racinaire.

Les résultats des inoculations in situ à Saint Pée 2 et sur racines in vitro montrent que le diamètre de l'organe au point d'inoculation a une influence importante sur la sensibilité de ses tissus corticaux à P.cinnamomi (figure 14).

Les arbres inoculés à Saint Pée 2 apparaissent surtout sensibles au niveau de la classe de diamètre A, c'est à dire tronc et collet (Figure 15b), au niveau des organes où on observe les symptômes d'encre en conditions naturelles. Il est frappant de voir que les différences de sensibilité

entre les arbres sont surtout nettes à ce niveau et paraissent atténuées au niveau des autres classes de diamètre (figure 16). Il faut tout de même noter que les plus grosses racines (diamètre 7 à 15 cm) apparaissent aussi relativement sensibles.

Les causes de la plus faible sensibilité à P.cinnamomi des organes de faible diamètre restent inconnues. Des organes n'ayant pas le même diamètre diffèrent par de nombreux caractères : épaisseur des tissus corticaux, structure du liber (Troockenbrodt 1991), accroissement radial, âge des tissus et probablement leur physiologie. Tippett et al (1983) notent que des organes d'E.marginata ayant un accroissement radial plus élevé ont une structure moins dense des tissus du phloème secondaire et sont moins sensibles au P.cinnamomi. Une étude menée sur Juglans nigra et Sassafrass albidum a montré que les tissus corticaux des branches de ces arbres ne sont sensibles à Nectria galligena que dans une tranche d'âge déterminée, différente pour les deux espèces (Merril et Finley 1981). Les auteurs expliquent ceci par des causes physiologiques. Une plus faible sensibilité des organes de faible diamètre n'a pas été mise en évidence, à notre connaissance, dans une autre interaction Phytophthora/plante ligneuse.

3. Scénario possible de l'infection racinaire

D'après les résultats présentés ci-dessus, il paraît peu probable que l'entrée de P.cinnamomi dans le système racinaire des chênes infectés en conditions naturelles se soit faite loin du collet ou, au moins, des racines de gros diamètre (7 à 15 cm). Au cours des expériences en rhizotrons, l'infection des racines des plants par P.cinnamomi a toujours débuté par les apex. D'autre part, P.cinnamomi ne serait pas capable de pénétrer dans des racines d'E.marginata directement à travers le périderme (Tippett et Hill 1984, Shearer et Tippett 1989). Par conséquent, il semblerait probable que l'entrée du pathogène se fasse par les apex de petites racines insérées près du collet ou sur les racines de gros diamètre. Nos observations de systèmes racinaires de chênes rouge, bien que limitées, confirment la présence de racines de faible diamètre près du collet et du pivot et la décroissance très rapide du diamètre des racines principales. P.cinnamomi s'est montré capable de progresser vers le collet de certains plants de chênes rouges et de les tuer au cours des expériences en rhizotrons, c'est-à-dire sur des racines de faible diamètre. Cette progression vers le collet du plant a pu avoir lieu dans les tissus du liber ou, plus probablement, via des réinfections d'apex de racines situées en amont sur le pivot. Les lésions parvenant au niveau des grosses racines ou du collet doivent pourtant représenter une faible proportion des lésions initiées par P.cinnamomi au niveau de l'extrémité primaire des racines. En effet, peu de plants meurent en rhizotron alors que les conditions sont bonnes pour une réinfection par l'inoculum secondaire. Aucun ne meurt après inoculation au niveau du liber, alors qu'il ne semble pas y avoir production d'inoculum secondaire.

Il est possible que la progression de P.cinnamomi dans les racines des chênes rouges n'ait lieu qu'à l'occasion de périodes particulièrement favorables :

- Au cours de la saison, la sensibilité des chênes rouges à ce pathogène varie (Delatour 1986, Robin 1991). Mais, l'inoculation à Saint Pée 2 (31 Mai) a eu lieu dans la période de forte sensibilité des arbres.

- Un stress (stress hydrique, anoxie...) peut entraîner une augmentation transitoire de la sensibilité des plantes aux pathogènes (Duniway 1983, Schoeneweiss 1981).

- Une période où les conditions du sol sont particulièrement favorables à la multiplication de l'inoculum secondaire et à l'infection des apex racinaires.

Ultérieurement, au cours de notre étude, nous centrerons nos expériences sur la progression de P.cinnamomi dans les tissus corticaux secondaires du chêne, phénomène qui est apparu très important au niveau racinaire. Il faut noter que, pour l'interaction P.cinnamomi/E.marginata, il s'est avéré récemment que la progression du pathogène dans les tissus corticaux secondaires des racines était un phénomène très important alors qu'auparavant les recherches étaient orientées sur l'infection des tissus primaires de la racine (Shearer et al 1981, Shearer et Tippett 1989, Tippett et al 1983).

CHAPITRE III :

**ETUDE DE L'INFLUENCE DE L'ALIMENTATION EN
EAU DES CHENES ROUGES SUR LE
COMPORTEMENT DE P.CINNAMOMI DANS LEURS
TISSUS CORTICAUX**

A. PROTOCOLES EXPERIMENTAUX

Sauf autres précisions, l'isolat de P.cinnamomi utilisé est le n° 342.

1. Etude de la relation entre le potentiel hydrique en fin de nuit (PHFN) et la teneur relative en eau (TRE) du liber sur chênes rouges adultes

Pour des raisons pratiques, nous avons sélectionné, à Pierroton, sept chênes rouges ayant des branches basses de faible diamètre (1 à 3 cm) insérées directement sur le tronc à 1 à 3 m au-dessus du sol ('gourmands'). Nous avons mesuré le potentiel hydrique en fin de nuit de ces gourmands (PHFN) avec une chambre à pression (Scholander, 1964) et la teneur relative en eau de blocs de liber prélevé sur le tronc (Cf page 27)) à trois dates différentes, les 21/06, 24/07 et 27/08 en 1990. Trois répétitions de chacune des mesures ont été réalisées par arbre et par date. Durant la nuit, les potentiels hydriques des différentes parties de l'arbre s'équilibrent : les gourmands, proches des tissus corticaux du tronc, ont probablement un PHFN équivalent.

2. Etude de l'influence du potentiel hydrique sur la croissance de P.cinnamomi in vitro

Cette étude a été faite sur deux types de milieux :

- Des milieux, à base d'eau gélosée contenant différents solutés (Cf page 27)), de potentiels osmotiques variés (0 à -2.5 MPa). La croissance radiale à 25°C et à l'obscurité de P.cinnamomi a été mesurée sur chacun d'entre eux 3j après ensemencement du milieu. Trois répétitions par milieu ont été effectuées.

- Des morceaux de liber détaché de TRE variées ont été obtenus selon la technique décrite page 28. Certains des morceaux ont été inoculés par blessure par P.cinnamomi avant mise dans les bacs. Six bacs, dont l'humidité relative était contrôlée par des solutions de NaCl respectives de 0, 0.27, 1.36, 4.11, 6.93, et 9.8 MPa, contenaient chacun sept morceaux de liber, dont quatre inoculés. Après les 3j d'équilibration à 25°C, les morceaux ont été pesés individuellement, les lésions ont été mesurées sur ceux inoculés, puis tous ont été replacés dans les bacs. Après incubation 3j supplémentaires à 25°C, les lésions ont été de nouveau mesurées, les poids saturés et secs de chacun des morceaux ont été déterminés (Cf page 27) et leur TRE à l'inoculation calculée.

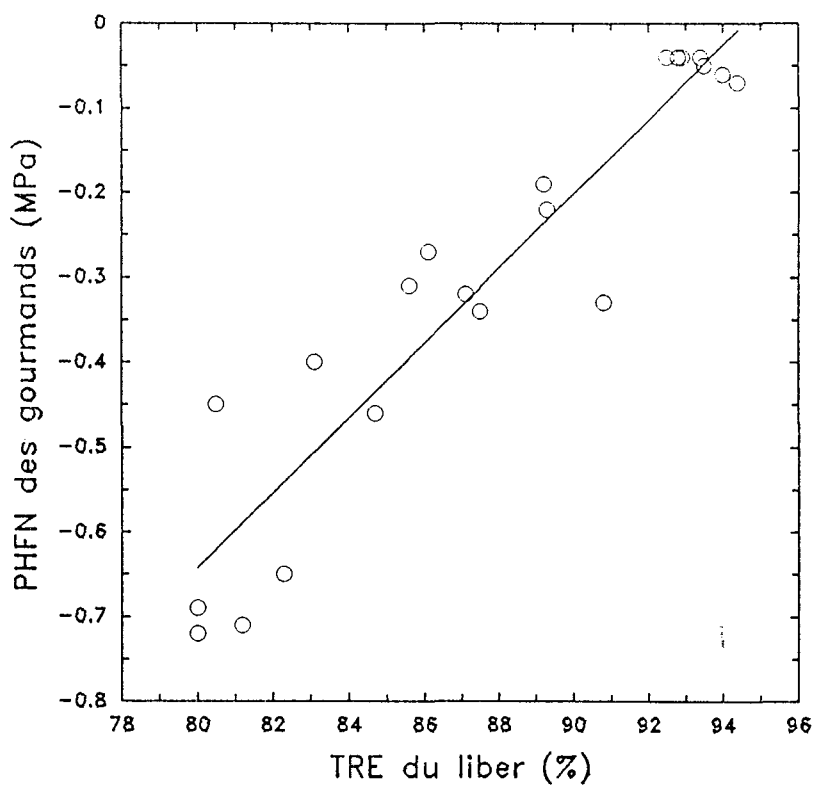


FIGURE 18. Relation entre la teneur relative en eau du liber (TRE) et le potentiel hydrique en fin de nuit (PHFN) de chênes rouges adultes (Pierroton, 1990).
 $PHFN = 0.044 \times TRE - 4.16$ $r^2=0.883$

3. Inoculation de jeunes plants de chênes rouges en stress hydrique avec *P.cinnamomi*

Six lots de 10 chênes rouges de deux ans, comprenant le lot témoin, ont été traités comme décrit page 28, pour obtenir des plants à différents degrés de stress hydrique. Le traitement de stress a été imposé pendant un mois. Au début du traitement, les plants ont été inoculés par blessure (Cf page 20) avec l'isolat 9 de *P.cinnamomi*. Une mesure visuelle de la lésion provoquée par le pathogène a été effectuée toutes les semaines durant le traitement, puis un mois et un an après la fin du stress hydrique.

4. Etude de la relation entre la sensibilité à *P.cinnamomi* et l'état hydrique de chênes rouges adultes

Quatres sites (tableau 1), Ainhoa 1 (Ai1), Ainhoa 2 (Ai2), Sare (Sa) et St Pée 1 (Stp1), représentatifs des différentes stations où se trouve le chêne rouge dans la région de Bayonne (Pilard-Landeau, 1984), ont été sélectionnés. Nous avons inoculé, au printemps 1990, 15 chênes rouges par site avec *P.cinnamomi*, le 15 mai à Ai1, Sa et Stp1 et le 30 mai à Ai2 (une inoculation par arbre). La taille des lésions provoquées par le pathogène a été mesurée avec un PIRM (Cf page 24) toutes les trois semaines. A la dernière notation, nous avons aussi réalisé une mesure par décapage (Cf page 25). A l'inoculation, puis à chaque date de mesure de la lésion, deux morceaux d'écorce (Cf page 19) ont été prélevés pour déterminer la TRE des tissus corticaux de l'arbre (Cf page 27) et pour réaliser un test écorce (Cf page 20).

B. RESULTATS

1. Relation entre la teneur relative en eau (TRE) du liber et le potentiel hydrique en fin de nuit (PHFN) sur chênes rouges adultes

Les moyennes par arbre et par date sont calculées pour les deux paramètres. Tous deux sont peu variables sur un arbre, à une date donnée. La TRE du liber et le PHFN des chênes sont bien corrélés dans les conditions étudiées. Ils sont liés par la relation linéaire suivante, entre 80 et 94% de TRE (figure 18) :

$$\text{PHFN} = 0.044(\pm 0.004) \times \text{TRE} - 4.16(\pm 0.32) \quad r^2=0.883 \quad [1]$$

où le PHFN est exprimé en MPa et la TRE en %.

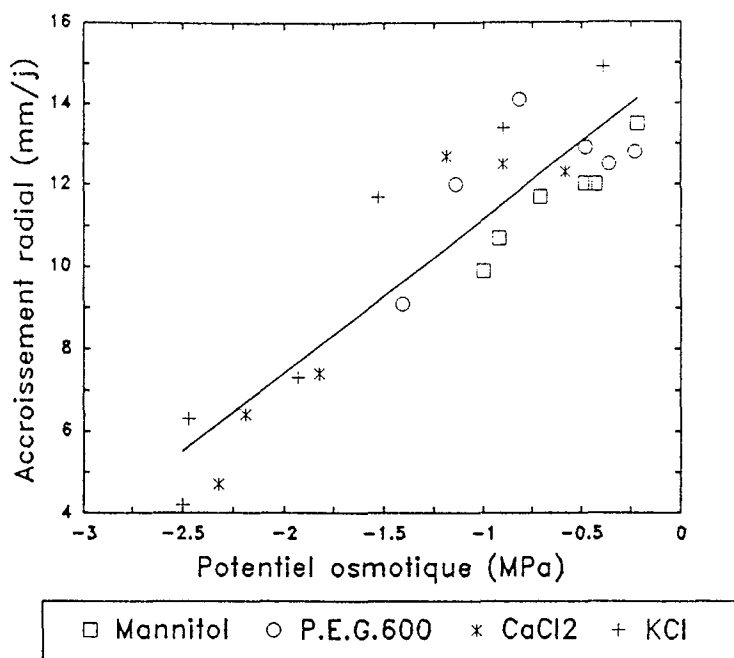


FIGURE 19. Relation entre l'accroissement radiale de *P.cinnamomi* (AR) et le potentiel osmotique des milieux gélosés (PO). L'équation linéaire obtenue à partir des 4 milieux rassemblés est la suivante :
 $AR=3.8 \times PH+14.9$ $r^2=0.819$

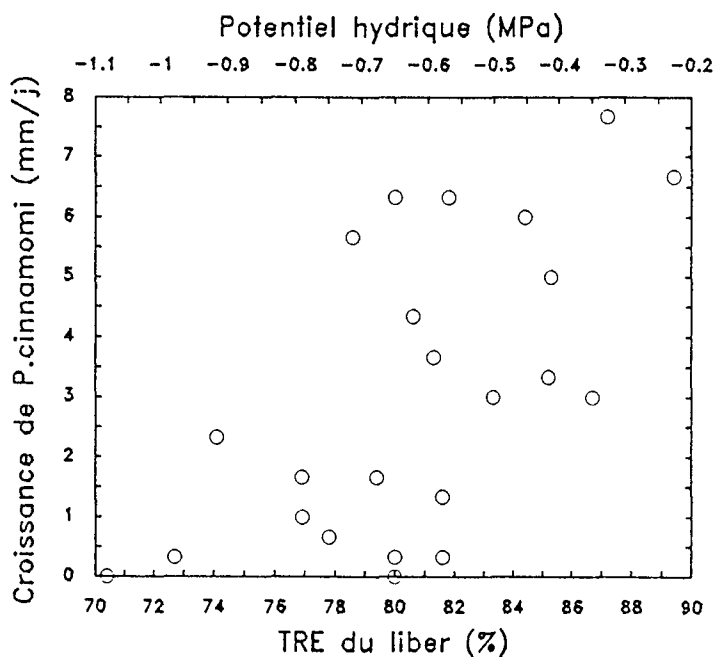


FIGURE 20. Relation entre la croissance de *P.cinnamomi* sur morceaux de liber excisés de *Q.rubra* et leur état hydrique. L'état hydrique est exprimé par la teneur relative en eau (TRE) et par le potentiel hydrique (PH). Ces deux paramètres sont liés par la relation suivante :
 $PH=0.044 \times TRE-4.16$ $r^2=0.883$

2. Influence du potentiel hydrique du milieu sur la croissance de *P.cinnamomi* (in vitro)

L'accroissement radiale (AR, en mmj⁻¹) est bien corrélé avec le potentiel osmotique (PO, en MPa) des milieux gélosés. Il n'y a pas de différence apparente entre les quatre solutés utilisés (figure 19). Aussi, les résultats ont été rassemblés pour calculer une droite de régression :

$$AR = 3.8(\pm 0.4) \times PO + 14.9(\pm 0.5) \quad r^2=0.819 \quad [2]$$

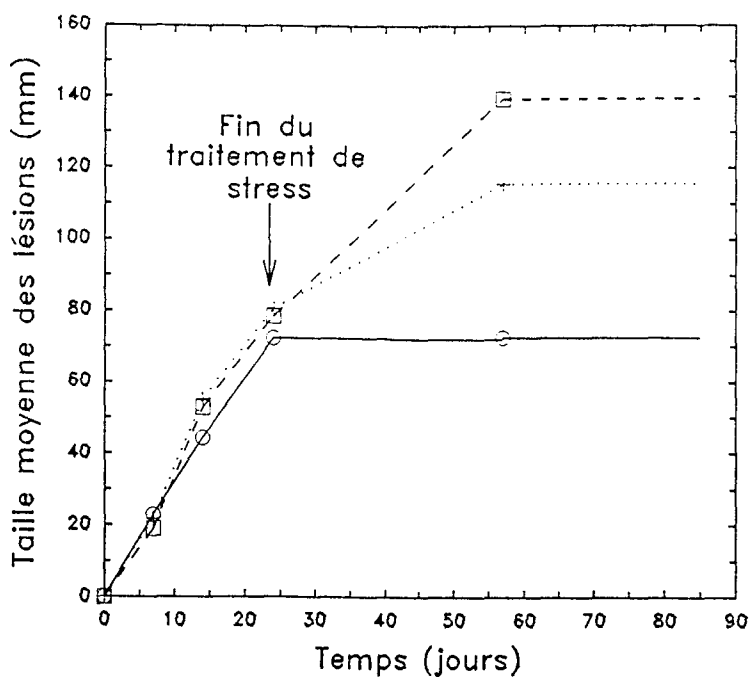
Sur liber détaché, la variabilité de TRE entre les différents morceaux d'un même bac est très forte. Il n'y a par contre pas de différence significative entre les TRE des morceaux de liber inoculés par *P.cinnamomi* et celles des morceaux de liber sains. Aussi, nous utiliserons les résultats mesurés sur chacun des morceaux, sans faire la moyenne par bacs (figure 20). L'accroissement de la lésion entre 3 et 6j après l'inoculation (A, en mmj⁻¹) et la TRE du liber à 3j après l'inoculation sont corrélés positivement ($r=0.612$ significatif à 1%). Si le potentiel hydrique (PH, en MPa) des blocs est calculé selon l'équation [1], il est possible de définir la relation suivante :

$$A = 7.1(\pm 1.9) \times PH + 7.5 (\pm 1.3) \quad r^2=0.374 \quad [3]$$

3. Interaction entre *P.cinnamomi* et des chênes rouges en état de stress hydrique

a) Sur jeunes plants en conditions contrôlées

Les six régimes hydriques différents qui ont été imposés aux jeunes chênes de deux ans ne permettent pas d'obtenir des groupes suffisamment homogènes. Les plants sont donc séparés a posteriori en trois groupes, sur la base des PHFN mesurés pendant les trois dernières semaines du stress hydrique. Les plants du groupe 1 ont des PHFN toujours supérieurs à -0.4 MPa; ceux du groupe 2, des PHFN entre -0.4 et -1.2 MPa; et ceux du groupe 3, des PHFN inférieurs à -1.2 MPa. Sur quelques plants du groupe 3, des PHFN jusqu'à -3 MPa ont été mesurés sans conséquences apparentes sur la survie. Tous les plants ne correspondant pas à l'un des groupes sont écartés, ce qui représente le quart de l'effectif. On n'observe pas de différence significative de sensibilité à *P.cinnamomi* entre les plants des trois groupes durant le stress hydrique (figure 21). Toutefois, après la fin du traitement de stress, *P.cinnamomi* continue de croître dans les tissus corticaux de la plupart des plants des groupes 2 et 3, mais de peu des plants du groupe 1 : l'accroissement des lésions entre 1 et 2 mois après l'inoculation est alors significativement différent entre les groupes 1, 2 et 3 par le test de Kruskal-Wallis ($H=13.63$, $ddl=2$). Par contre, il n'y a plus d'accroissement mesurable des lésions sur aucun des plants entre 2 et 12 mois après l'inoculation.



⊖ Groupe 1 + Groupe 2 ⊠ Groupe 3

FIGURE 21. Evolution de la taille des lésions sur jeunes plants de *Q.rubra* en conditions de stress hydrique inoculés par *P.cinnamomi*. Groupe 1, potentiel hydrique en fin de nuit (PHFN) supérieur à -0.4 MPa; groupe 2, PHFN entre -0.4 et -1.2 MPa; groupe 3, PHFN inférieur à -1.2 MPa. Aucun intervalle de confiance n'est donné pour les moyennes car les variables ne sont pas gaussiennes.

TABLEAU 7. Comparaison de la teneur relative en eau du liber de *Q.rubra* dans 4 stations du Pays Basque durant l'été 1990.

P>F Aj.						
Source	DL	CM	F	P>F	G-G	H-F
Station	3	136.92	6.31	0.001		
Erreur	55	21.69				
Temps	5	324.70	58.02	0.001	0.001	0.001
Temps x Station	15	26.26	4.69	0.001	0.001	0.001
Erreur	275	5.60				

NOTE: La procédure 'General linear models' (GLM) de SAS (SAS 1988) a été utilisée pour cette analyse de variance en mesures répétées. P>F Aj. sont les probabilités associées avec les test F de Greenhouse-Geisser (G-G) et Huynh-Feldt (H-F).

b) Sur arbres adultes en conditions naturelles

A la dernière visite, les mesures effectuées avec le PIRM ou par décapage ne sont pas significativement différentes par le test T de Student ($t=0.65$, $ddl=58$). Toutefois, les différences entre les deux mesures sont importantes (supérieures à 5cm) pour 12 des 60 arbres. Ceux-ci sont écartés pour les analyses concernant les mesures en cours de saison avec le PIRM.

La sensibilité à P.cinnamomi, mesurée par la taille de la lésion in situ, est peu variable entre les arbres à la première mesure, trois semaines après l'inoculation (coefficient de variation de 15%), mais l'est nettement plus aux mesures suivantes (coefficient de variation de l'ordre de 80 à 100%). Ceci est dû à l'arrêt de l'accroissement de la lésion sur certains arbres après un mois, alors que, sur d'autres, le taux de croissance journalier de P.cinnamomi diminue peu (figure 24).

En 1990, le sud-ouest de la France a connu une sécheresse importante. Après quelques pluies fin juin, une période sèche a suivi, durant laquelle la TRE du liber des chênes est faible sur certaines des stations étudiées (figure 22). On observe des différences significatives entre les TRE mesurées sur les différentes stations (tableau 7, figure 22). Le site de Sare (Sa) est le site le plus sec pour la plupart des dates de mesures, alors que le site d'Ainhoa 2 (Ai2) reste relativement humide en juillet et en août.

L'accroissement des lésions ne semble pas lié au statut hydrique des sites. En particulier, il n'y a pas de différence de sensibilité à P.cinnamomi entre les sites Ai2 et Sa (figure 23). De plus, il n'y a pas de corrélation significative entre la TRE moyenne du liber et l'accroissement des lésions en juillet et août, durant la période la plus sèche.

La sensibilité des chênes mesurée par le test écorce (in vitro) est corrélée significativement avec l'accroissement des lésions de P.cinnamomi en forêt, et ceci, à toutes les dates de prélèvement (coefficients de corrélation de Spearman toujours significatifs à 1%).

La TRE moyenne du liber mesurée sur les arbres en juillet et août est négativement corrélée avec leur sensibilité moyenne à P.cinnamomi mesurée in vitro par le test écorce durant cette période (coefficient de corrélation de Spearman de -0.319 , significatif à 5%, $ddl=58$). La figure 25 montre que plus aucun des chênes ayant eu une TRE moyenne du liber au-dessous de 85% durant juillet et août ne présente une faible sensibilité à P.cinnamomi. En mai et en juin, quand la TRE du liber des chênes varie de 85 à 94%, la TRE moyenne et la taille moyenne des lésions in vitro ne sont pas corrélés.

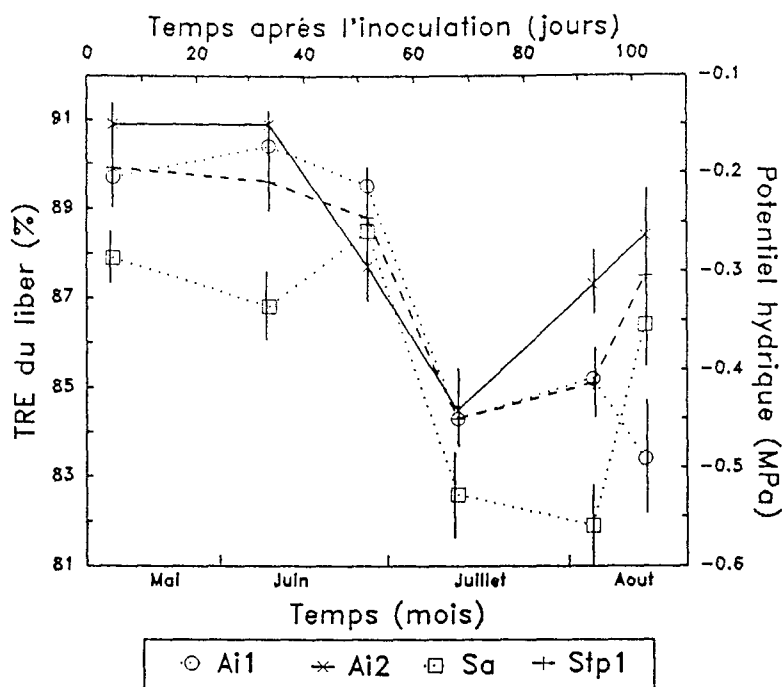


Figure 22. Evolution de la teneur relative en eau (TRE) du liber de *Q. rubra* sur 4 stations du Pays Basque durant l'été 1990. L'état hydrique est exprimé par la teneur relative en eau (TRE) et par le potentiel hydrique (PH). Ces deux paramètres sont liés par la relation suivante :
 $PH = 0.044 \times TRE - 4.16$ $r^2 = 0.883$
 Inoculation le 15.5 pour Ai1, Stp1, Sa, le 30.5 pour Ai2.

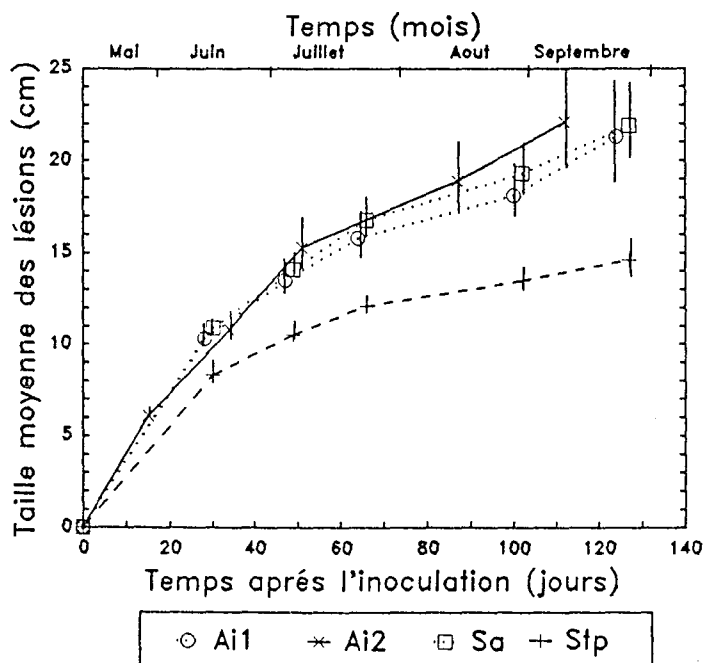


Figure 23. Taille moyenne de la lésion sur tronc de *Q. rubra* après inoculation par *P. cinnamomi* sur 4 sites du Pays Basque durant l'été 1990. Inoculation le 15.5 mai pour Ai1, Stp1 et Sa, le 30.5 pour Ai2.

C. DISCUSSION

1. Influence du potentiel hydrique du milieu sur la croissance de *P.cinnamomi*

Nos résultats sur l'effet limitant des faibles potentiels hydriques du milieu sur la croissance de *P.cinnamomi* sont en accord avec ce qui est connu de ce pathogène (Duniway, 1983, Lund et Griffin, 1981 et Tippett et Crombie, 1987). Pour établir l'équation [3], nous extrapolons les résultats de l'équation [1] aux valeurs de TRE situées entre 70 et 80%. Nous pensons que cela est justifié, car, sur *Eucalyptus marginata*, le potentiel hydrique du liber est une fonction linéaire de sa TRE sur l'intervalle 50 à 90% (Tippett et Crombie, 1987). La comparaison des paramètres de la régression dans les équations [2] et [3] montre que la croissance de *P.cinnamomi* est globalement plus forte sur les milieux d'eau gélosée que dans le liber excisé et qu'elle diminue plus rapidement sur ce dernier aux potentiels hydriques plus bas. Ceci peut être en partie expliqué par le fait que la taille de la lésion, sur liber excisé, est le résultat d'un équilibre entre la croissance du pathogène et la résistance des tissus de l'hôte.

Aux valeurs de TRE de moins de 80 à 85%, la croissance de *P.cinnamomi* dans le liber excisé de chêne rouge devient plus faible (figure 20). Des valeurs de TRE des tissus corticaux de cet ordre de grandeur ont été mesurées sur les chênes du dispositif du Pays Basque durant l'été 1990 (figure 22).

2. Influence du stress hydrique sur l'interaction *P.cinnamomi*-*Q.rubra*

Cette limitation de la croissance de *P.cinnamomi* à des TRE du liber de l'ordre de 80 à 85% n'est pas observée sur chênes rouges entiers, que ce soit sur les arbres adultes du dispositif au Pays Basque, ou sur les jeunes plants stressés en conditions contrôlées. L'interaction *P.cinnamomi*-chêne rouge est donc différente de celle *P.cinnamomi*-*Eucalyptus* de ce point de vu, Smith et Marks (1986) et Tippett et Crombie (1987) ayant démontré sur cet hôte une limitation de la croissance de *P.cinnamomi* aux faibles potentiels hydriques. Ceci pourrait provenir, pour l'étude en conditions naturelles, de facteurs autres que l'état hydrique, non pris en compte. Par exemple, nous n'avons pas été capable d'expliquer la plus faible sensibilité à *P.cinnamomi* des arbres du site Stp 1 (figure 23) par les paramètres contrôlés : à Stp 1, la sensibilité à *P.cinnamomi* *in vitro* des morceaux de liber excisés (test écorce) où la TRE du liber ne sont pas significativement différente des trois autres stations.

Toutefois, nos résultats peuvent être expliqués par une plus faible résistance à *P.cinnamomi* des chênes rouges en condition de stress hydrique (figure 25). Les deux effets du stress hydrique, sur le pathogène et sur l'hôte, ont pu être dissociés par l'utilisation de morceaux de liber excisés (test écorce). L'effet dépressif sur la croissance du pathogène est mis en évidence en inoculant

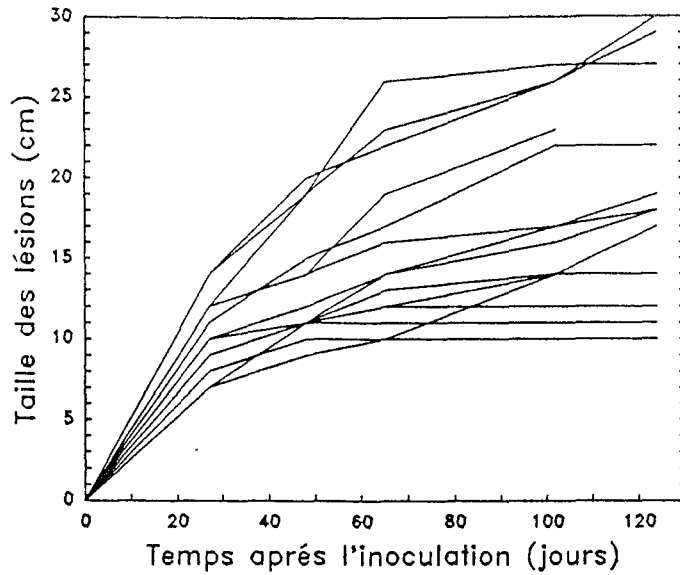


Figure 24. Evolution des lésions sur les différents arbres de Ainhoa 1 après inoculation par P.cinnamomi (1990).

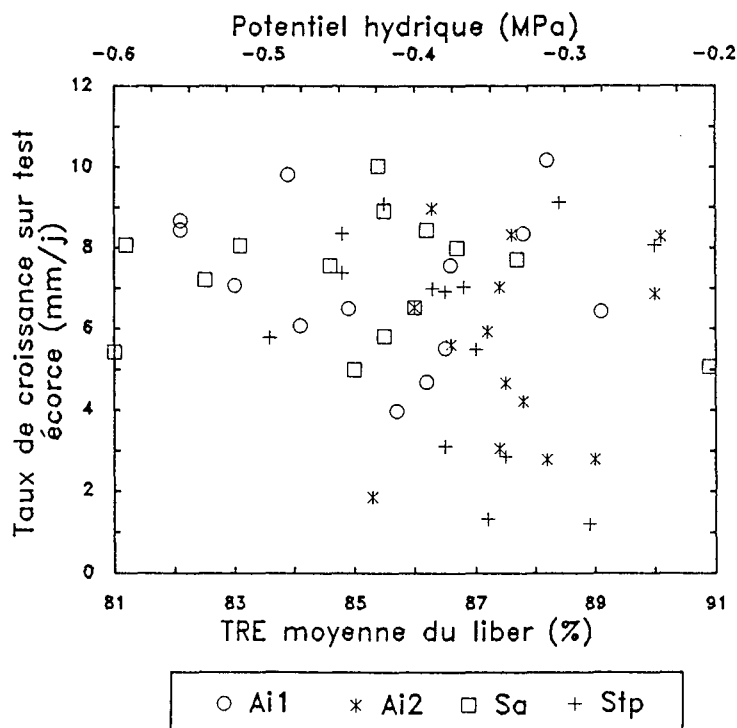


Figure 25. Relation entre la sensibilité moyenne à P.cinnamomi de liber détaché de Q.rubra (test écorce) et la teneur relative en eau moyenne (TRE) du liber in situ mesurée en juillet et août. Le coefficient de corrélation de spearman est de -0,319, significatif à 5%. L'état hydrique des arbres est exprimé en potentiel hydrique (PH) et en TRE. Ces deux paramètres sont liés par l'équation suivante : $PH=0.044 \times TRE - 4.16$

P.cinnamomi sur des morceaux d'écorce détachés, prélevé sur un même arbre (non stressé), puis soumis à des niveaux différents de dessiccation (figure 20). L'effet dépressif sur la résistance de l'hôte est démontré en inoculant P.cinnamomi sur des morceaux d'écorce détachés, provenant de chênes rouge à différents degrés de stress hydrique, sous des conditions de température et d'humidité optimales pour le pathogène, c'est à dire après réhydratation (figure 25). Cet effet dépressif sur la résistance de l'hôte est aussi mis en évidence par la sensibilité à P.cinnamomi plus forte des jeunes plants de chênes stressés par rapport aux témoins après réarrosage, dans des conditions où la TRE du liber n'est plus limitante pour la croissance du pathogène (figure 21).

Cette plus faible résistance des chênes est observée quand la TRE moyenne du liber se situe au-dessous de 85% (figure 25), ce qui correspond à un potentiel hydrique des tissus au-dessous de -0.4 MPa (équation [1], page 45). Ceci est cohérent avec la plus forte sensibilité, après la fin du traitement de stress, des jeunes Q.rubra du groupe 2, qui ont atteint des PHFN entre -0.4 et -1.2 MPa (figure 21). Par conséquent, aux niveaux de TRE susceptibles de limiter la croissance de P.cinnamomi, les tissus corticaux du chêne rouge deviennent plus sensibles à ce champignon. L'équilibre entre la résistance de l'hôte et la croissance du pathogène n'est pas modifié.

Une influence complexe d'un stress hydrique telle que nous la décrivons, impliquant des effets dépressifs à la fois sur l'hôte et sur le pathogène, a aussi été mise en évidence par Kackley et al (1990), pour une interaction Poa-Pythium.

3. Causes et conséquences possibles du phénomène mis en évidence

Les causes de la plus faible résistance à P.cinnamomi de Q.rubra lors d'un stress hydrique ne sont pas connues. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées :

- Une plus faible accumulation de tanins condensés chez les chênes rouges en stress hydriques. Robin (1991) a démontré que ce type de tanins est un facteur de résistance préformé à P.cinnamomi.

- L'implication possible de la formation de périderme nécrophylactique dans la résistance à P.cinnamomi des chênes rouges. Celle-ci n'est pas démontrée. Elle peut être inhibée durant un stress hydrique (Puritch et Mullick, 1975, Biggs et Cline, 1985).

Nous ne sommes pas capable, d'après les résultats acquis au cours de ces expériences, de déterminer l'influence que pourraient avoir les facteurs hydriques sur l'épidémiologie de l'encre du chêne rouge. Ceci est aussi le cas de plusieurs études sur l'influence d'un stress hydrique sur le développement de maladies à Phytophthora (Duniway, 1977, Ristano et Duniway 1989). Ces auteurs mettent en évidence un effet positif sur la maladie dans le cas d'un stress pré-inoculation, mais pas dans celui d'un stress post-inoculation. Au vu des conséquences du stress que nous avons

constatées sur les jeunes plants (figure 21), il semblerait que, si les facteurs hydriques ont une importance, ils devraient impliquer une aggravation de la maladie. Il est à noter que Robin et al (1992), n'ont pas pu mettre en évidence une plus forte sensibilité à P.cinnamomi des chênes rouges les années de déficit hydriques, sur les parcelles Ai1 et Ai3.

Les conséquences épidémiologiques des stress hydriques seront examinées plus en détail au cours du dernier chapitre.

TABEAU 5. Diagnostics effectués de la suite de l'ajout de l'élément à différentes températures au-dessus de 0°C.

Expérience	Température	Wissac	Cryolipolysac
Expérience 1	-2°C	-3°C	-1°C
Expérience 2	-3°C	-1°C	-2°C
Expérience 3	-7°C	-3°C	-3°C
Expérience 4	0	-3°C	-3°C
Expérience 5	-1°C	-7°C	-3°C
Expérience 6	0	-1°C	-3°C
Expérience 7	-2°C	-3°C	-7°C

CHAPITRE IV :

ETUDE DE L'INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LE COMPORTEMENT DE P.CINNAMOMI DANS LES TISSUS CORTICAUX DU CHENE ROUGE

TABEAU 6. Purité de P.cinnamomi sur support agar à -2, -3, -7 et -9°C : influence de l'isolat testé.

Purité	-2°C				-3°C				-7°C				-9°C			
	100	108	116	124	132	140	148	156	164	172	180	188	196	204	212	220
0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
10	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
11	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
12	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
13	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
14	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
15	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
16	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
17	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
18	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
19	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
20	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
21	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
22	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
23	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
24	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
25	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
26	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
27	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
28	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
29	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
30	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
31	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
32	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
33	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
34	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
35	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
36	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
37	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
38	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
39	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
40	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
41	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
42	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
43	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
44	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
45	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
46	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
47	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
48	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
49	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
50	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

Pour 2°C les résultats correspondent à la moyenne des deux répétitions. Pour -7°C, une seule répétition a été effectuée.
 0 Nombre de degrés-heures négatifs.
 1 Nombre de degrés-heures positifs.

TABLEAU 8. Dispositif d'étude de la survie de *P.cinnamomi* à différentes températures au dessous de 0°C.

	'C20'a	'Ministat'	Cryoplongeur
Expérience 1	-5°C ^b	-3°C	-1°C
Expérience 2	-9°C	-13°C	-5°C
Expérience 3	-7°C	-5°C	-3°C
Expérience 4	d	-9°C	-3°C
Expérience 5	-1°C	-7°C	-9°C
Expérience 6	d	-1°C	-7°C
Expérience 7 ^c	-5°C	-9°C	-7°C

aType du bain thermostaté utilisé.

bTempérature du bain au cours de l'expérience considérée.

cExpérience supplémentaire, ne faisant pas partie du dispositif croisé.

dModalités retirées du dispositif en raison d'un mauvais fonctionnement du cryostat 'C20'.

TABLEAU 9. Survie de *P.cinnamomi* sur support agar à -5, -7 et -9°C : influence de l'isolat testé.

Isolat	-5°C ^a			-7°C			-9°C	
	240 ^b	360	480	120	240	360	108	216
9	93.8 ^c	3.3	0.0	80.0	46.7	0.0	100.0	0.0
52	85.9	43.8	0.0	70.0	20.0	0.0		
59	100.0	10.0	13.3	100.0	0.0	0.0	93.3	0.0
180	57.5	0.0	0.0	100.0	26.7	0.0	100.0	60.0
196	100.0	6.6	0.0	50.0	46.7	0.0	93.3	0.0
198	13.3	6.8	0.0	80.0	33.3	0.0	64.3	0.0
199	73.3	7.1		100.0	20.0	0.0	53.3	0.0
205	77.4	16.7	0.0	100.0	53.3	0.0	93.3	0.0
207	41.7	36.7	10.0	90.0	6.7	0.0	0.0	0.0
213	93.4	36.7	0.0	90.0	33.3	0.0	100.0	0.0
342	84.4	20.0	3.0	60.0	6.7	0.0	40.0	0.0
D	72.3	3.6	0.0				100.0	13.3

a Pour -5°C les résultats correspondent à la moyenne des deux répétitions. Pour -7°C et -9°C, une seule répétition a été effectuée.

b Nombre de degrés-heures négatifs.

c Pourcentages de réisolements positifs.

A. PROTOCOLES EXPERIMENTAUX

Au cours de ces expériences, l'isolat de P.cinnamomi utilisé est le 342, si non précisé.

1. Effet des températures inférieures à 0°C

Les expériences décrites dans ce paragraphe ont été réalisées en bain thermostaté (Cf page 26).

a) Etude de différentes formes du champignon et de différents supports

Au cours d'un premier test, nous avons comparé la survie à -5°C (Cf page 25) de différentes formes de P.cinnamomi : mycélium 'frais', prélevé à la périphérie de colonies en croissance active sur malt-agar, mycélium 'endurci', conservé préalablement 3j ou 7j à 5°C et chlamydospores (Cf page 20). Les prélèvements ont été réalisés après exposition à 120, 240, 360 et 480 degrés-heures négatifs (DHN). Cette expérience a été répétée deux fois.

Au cours du second test, nous avons comparé la survie du champignon à -5.5°C après durcissement 3j à 5°C , soit sur support agar soit dans du liber, pastilles contaminées en boîtes de Pétri (Cf page 21). Un test séparé a été fait pour chaque durée d'exposition, respectivement 72, 144, 216, 288, 360 et 432 DHN, avec deux répétitions, c'est à dire deux piluliers, par modalité dans chaque test.

b) Etude de la variabilité de P.cinnamomi pour la survie au-dessous de 0°C

La survie de 11 isolats (tableau 2) sous forme de mycélium 'endurci' trois jours à 5°C a été comparée à -5°C , -7°C et -9°C (Cf page 25). A chaque température, chaque isolats est représenté par un pilulier. Les prélèvements ont été réalisés à 120, 240, 360 et 480 DHN. L'expérience à -5°C a été répétée deux fois. Nous avons aussi étudié la variabilité entre plusieurs répétitions d'un même isolat, le 342 : sa survie sous forme de mycélium 'endurci' trois jours à 5°C a été suivie à -5°C . 8 répétitions sont faites par temps de prélèvement, à 240, 360 et 480 DHN.

c) Etude de la survie de P.cinnamomi au-dessous de 0°C

Nous avons réalisé une série d'expériences pour étudier la survie du champignon à -1°C , 3°C , -5°C , -7°C , -9°C et -13°C . Ne disposant que de trois bains thermostatés (Cf page 26), il n'était pas possible de comparer simultanément ces six températures. Aussi, nous avons fait six expériences, selon un dispositif croisé (tableau 8).

Pour chaque température, les prélèvements ont été effectués à 72, 144, 216, 288, 360, 432,

504 et, parfois, 576 DHN. La survie de P.cinnamomi a été suivie simultanément sur support agar et liber, dans les deux cas après 'endurcissement' 3 jours à 5°C (Cf page 25). Chaque prélèvement comprenait deux répétitions pour chacune des modalités. Les pastilles d'agar sont plus petites, 4mm de diamètre, et plus nombreuses par pilulier que dans les essais précédents (30). Le liber colonisé par P.cinnamomi se présente sous la forme de blocs (Cf page 25).

Une septième expérience a été réalisée en dehors du dispositif croisé, pour préciser la survie du champignon sur support liber à -5°C (108 DHN), -7°C (120 DHN) et -9°C (24 et 48 DHN). Quatre répétitions sont prélevées par température à chaque prélèvement.

d) Comportement de P.cinnamomi en conditions déshydratantes

La mortalité en conditions de gel est, pour une part importante, due à la déshydratation subie par les cellules (Steponkus, 1984). Il est possible de reproduire, en solution saline, une déshydratation comparable à celle subie lors d'un gel à une température donnée (Steponkus, 1984, Tomashow, 1990). Nous avons donc étudié la survie de P.cinnamomi dans des solutions de CaCl₂ de concentrations croissantes (Cf page 27). Cinq pastilles d'agar prélevées à la marge de cultures de P.cinnamomi ont été placées dans des piluliers contenant les solutions de CaCl₂ et transférées à 25°C. Pour chacune des solutions, les prélèvements ont été réalisés à 8h, 24h et 72 'équivalents DHN'. Les degrés-heures négatifs sont calculés, pour chaque solution, en référence à la température entraînant une déshydratation équivalente. Au prélèvement, les pastilles ont été placées dans de l'eau stérile, puis mise sur milieu malt-agar. Le pourcentage de pastille dont on réisole P.cinnamomi est calculé à 7j. Cette expérience a été répétée deux fois pour les temps de prélèvement 8h et 72 'équivalents DHN'.

2. Effet des températures supérieures à 0°C

a) Relation entre la température et la croissance de P.cinnamomi sur liber excisé de Q.rubra

Deux séries d'expériences ont été réalisées. Des morceaux d'écorce de Q.rubra prélevés à Pierroton en mai et juin 1991 et inoculés par P.cinnamomi (Cf page 20) ont été incubés à différentes températures. La croissance du champignon a été mesurée visuellement (Cf page 24) tous les deux à trois jours, jusqu'à ce que la nécrose atteigne l'extrémité du morceau d'écorce. Il y a eu trois répétitions par température au cours de la première expérience et quatre au cours de la seconde.

b) Comportement de P.cinnamomi sur billons

Au cours de l'été 1991, deux séries d'expériences ont été réalisées sur des billons (30 à 50

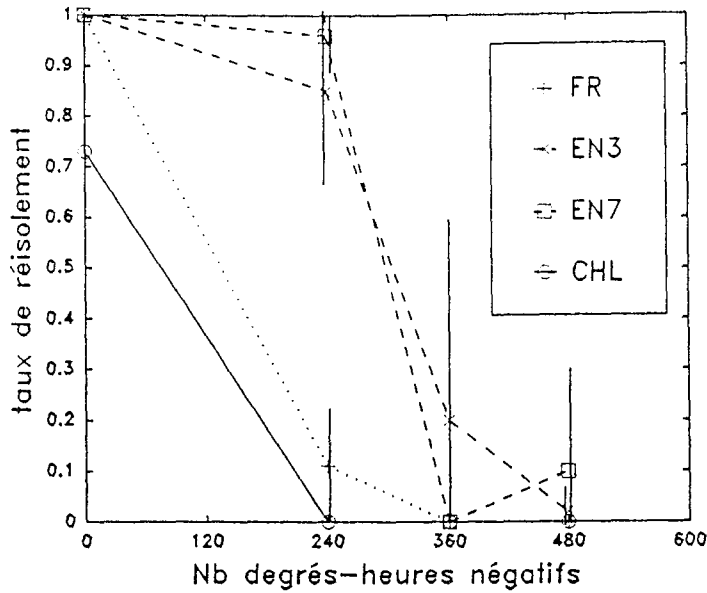


FIGURE 26 Survie de *P.cinnamomi* sous différentes formes à -5°C sur support agar, moyenne des deux expériences (les traits verticaux représentent les intervalles de confiance de la moyenne).
 FR : forme mycélium 'frais'; EN : forme mycélium 'endurci' à +5°C durant 3 (EN3) ou 7 (EN7) jours ; CHL : chlamydo-spores.

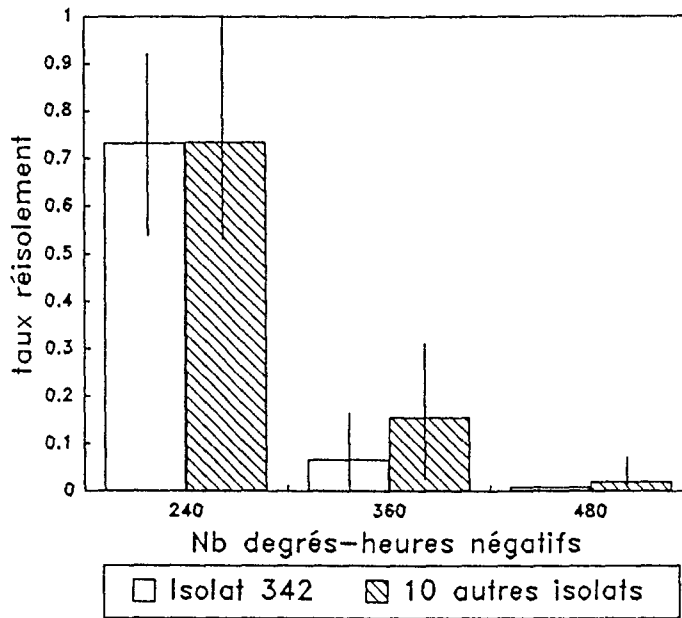


FIGURE 27. Survie de *P.cinnamomi* sur support agar à -5°C : comparaison de la variabilité entre répétitions d'un même isolat (342) avec la variabilité entre les isolats testés (tableau 2). Les traits verticaux représentent les écarts types.

cm de diamètre) prélevés à Pierroton, inoculés par P.cinnamomi (trois inoculations par billon) et incubés 7j à 27°C (Cf page 20).

Au cours de la première expérience, les billons ont été placés +5°C, dans une situation où P.cinnamomi ne peut pas envahir de nouveaux tissus de l'hôte. Des quantifications du taux de réisolement (Cf page 25) ont été effectuées après 3, 24, 41, 56 et 118 j à partir de 12 lésions à chaque date. Cette expérience a été répétée deux fois.

La seconde expérience avait pour but d'étudier la reprise de croissance de P.cinnamomi dans le liber de l'hôte après un gel. Les billons ont d'abord été placés 2j à -5°C en chambre froide. Puis, deux modalités ont été effectuées, pour étudier la reprise de croissance de P.cinnamomi simultanément dans des lésions in situ ou excisées. La majorité des billons a été placée en chambre humide à 14°C. Le reste a été utilisé comme suit : les lésions ont été prélevées comme pour un réisolement, puis la partie nécrosée a été débarrassée du rhytidome et fragmentée sous flux laminaire (morceaux de 2 x 1 x 0.4 cm), à l'exclusion de tous tissus d'apparence saine. Ces fragments ont été placés en piluliers à 14°C, en bain thermostaté. Des quantifications du taux de réisolement ont été réalisées tous les jours pendant une semaine à partir de 3 fragments de pilulier et 6 lésions de billons par date de prélèvement. Les lésions ont toutes été mesurées au PIRM (Cf page 24) à la mise à 14°C et au réisolement final. Cette expérience a été répétée deux fois.

B. RESULTATS

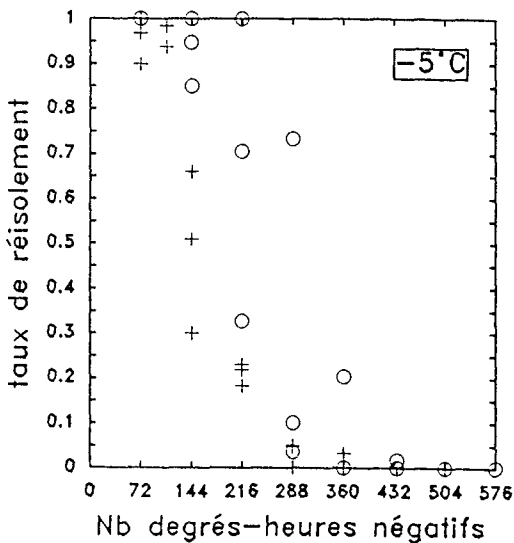
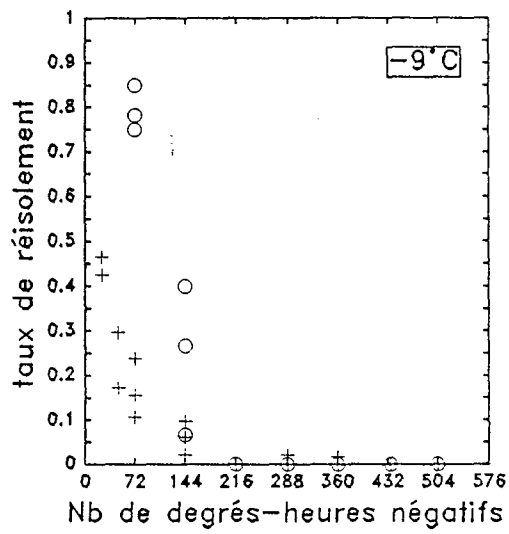
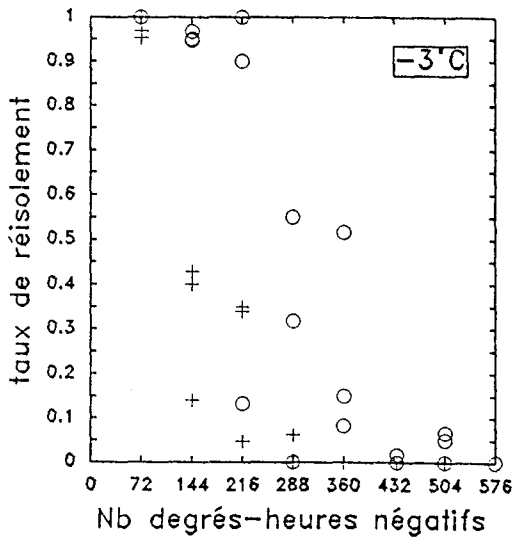
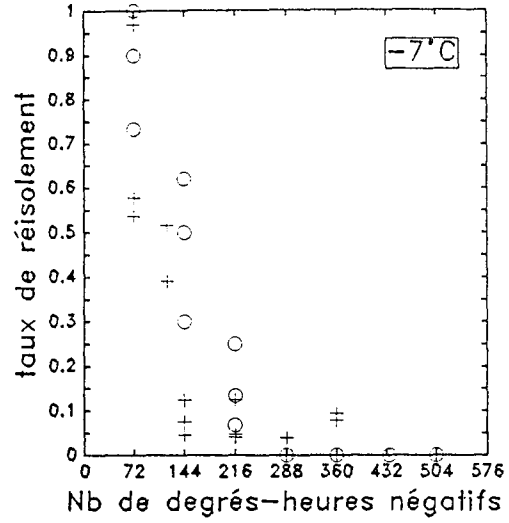
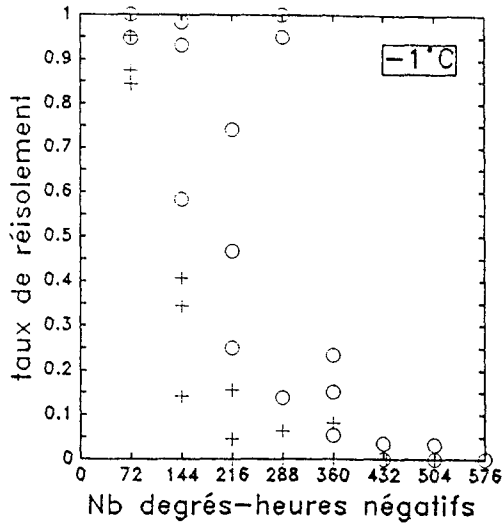
1. Influence de la forme du champignon et du milieu colonisé sur la survie de P.cinnamomi au-dessous de 0°C

P.cinnamomi résiste légèrement mieux (120 à 240 DHN) à -5°C quand il a été préalablement 'endurci' à 5°C (figure 26). Un temps plus long passé à 5°C, 7j au lieu de 3j, ne permet pas d'améliorer sa survie à -5°C.

Les chlamydospores ne survivent pas plus longtemps que le mycélium au cours de cette expérience (figure 26).

Le support colonisé par P.cinnamomi a une influence sur la survie de ce champignon à -5.5°C. Celle-ci est significativement meilleure sur support agar que sur support liber (2¹ de 26.9, significatif à 0.0001%, ddl=1).

Il n'y a pas de grandes différences de survie entre les isolats testés à -5, -7 et -9°C (tableau 9). Par exemple, à -5°C, après 480 DHN, la plupart des isolats sont morts; trois seulement survivent, mais présentent des taux de réisollements très faibles. Si certains isolats sont différents



○ Support agar
+ Support liber

FIGURE 28. Survie de *P. cinnamomi* à différentes températures négatives sur pastilles d'agar ou sur blocs de liber contaminés. Chaque point représente la moyenne de deux répétitions d'une expérience.

pour une des températures, aucun ne l'est pour les trois. Au contraire, les isolats, qui sont plus résistants que la moyenne à une température, sont souvent plus sensibles à une autre (isolats 180, 59 et 207).

La figure 27 montre que la survie à -5°C de l'isolat 342 est très variable entre les différentes répétitions d'une même expérience : les écarts types pour les répétitions d'un même isolat sont du même ordre de grandeur qu'entre isolats différents.

2. Dynamique de survie de P.cinnamomi au-dessous de 0°C

Le déroulement des expériences a été perturbé par le mauvais fonctionnement du cryostat 'C20' (tableau 8). Nous ne présenterons pas les résultats obtenus à -13°C , qui sont très partiels.

L'analyse des résultats montre qu'il n'y pas d'influence globale de la nature du bain thermostaté ou des différentes expériences :

- Sur liber : Les survies obtenues lors des trois expériences respectives d'une température donnée sont non significativement différentes par le test $2\hat{t}$ pour -1 , -3 , -5 et -9°C . Il n'existe de différence significative que pour -7°C ($2\hat{t}$ de 20.6, significatif à 0.0003%, $ddl=2$). De plus, les taux de réisolement initiaux sont de 100% pour toutes les expériences.

- Sur agar : Les survies obtenues sont plus variables que sur liber. Elles sont significativement différentes par le test $2\hat{t}$ entre les trois expériences respectives des températures -1 , -3 et -5°C ($2\hat{t}$ respectifs de 64.6, 45.6, 40.8, significatifs à 0.0001%, $ddl=2$). Mais, aucune des six expériences, ou aucun des trois bains thermostatés ne diffère régulièrement des autres.

Nous analyserons donc les résultats globalement par température, en réunissant les sept expériences.

La survie à 0°C (témoins) après 7 à 10 jours est toujours de 100%.

La figure 28 et le tableau 10 montrent les résultats obtenus après exposition aux températures négatives. Les derniers réisolements positifs sont effectués sur support agar à -1 et -3°C après 504 DHN. Sur support liber, ils sont réalisés après 360 DHN à toutes les températures sauf -3°C (figure 28). Par contre, la survie à -7 et -9°C est plus longue sur support liber que sur support agar.

Les taux de réisolement mesurés à -1 , -3 et -5°C sont comparables quelque soit la durée d'exposition (tableau 10), même si des différences ponctuelles sont observées. Par exemple, les taux de réisolement à -1°C sur agar sont significativement inférieurs à ceux mesurés à -3 et -5°C pour 72, 144 et 216 DHN, mais supérieurs à ceux mesurés pour 288 et 360 DHN.

TABLEAU 10. Survie de *P.cinnamomi* sur support agar ou liber au dessous de 0°C : influence de la température.

Support	Temp ^a	72 ^b	144	216	288	360
Agar	-1°C	98.3 bc	86.3 b	47.8 b	70.2 a	14.1 b
Agar	-3°C	100.0 a	95.5 a	67.8 a	28.9 b	25.0 a
Agar	-5°C	100.0 a	93.9 a	69.3 a	30.7 b	6.7 c
Agar	-7°C	85.3 c	44.3 c	15.3 c	0.0 c	0.0 d
Agar	-9°C	80.0 c	24.4 c	0.0 d	0.0 c	0.0 d
Liber	-1°C	89.9 b	27.5 b	7.3 b	2.1 a	
Liber	-3°C	97.5 a	28.9 b	23.8 a	2.2 a	
Liber	-5°C	94.8 ab	49.1 a	20.4 a	3.1 a	
Liber	-7°C	70.3 c	12.5 c	7.3 b	1.1 a	
Liber	-9°C	17.2 d	6.4 c	0.0 c	0.6 a	

^aTempérature.

^bnombre de degrés-heures négatifs (DHN).

^cPourcentage de réisolements positifs (expériences 1 à 6 confondues). Les effectifs par classes vont de 150 à 190. Pour un même support, les interactions température x DHN affectés de la même lettre ne sont pas significativement différentes par le test du 2i (seuil 5%).

TABLEAU 11. Survie de *P.cinnamomi* sur agar en solutions de CaCl₂, en conditions déshydratantes.

[CaCl ₂] ^a	Temp. équiv. ^b	8h ^c	24h	72 DHN
0.54	-3°C	+ ^d	+	+(24h) ^e
0.90	-5°C	+	-	+(14h25)
1.25	-7°C	-	-	-(10h16)
1.61	-9°C	-	-	-(8h)

^aConcentration, en mol/l.

^bLa déshydratation dans cette solution de CaCl₂ est équivalente à celle subie au cours d'un gel à la température indiquée.

^cTemps d'exposition à la solution saline, en heures ou en degrés-heures négatifs à la température entraînant une déshydratation équivalente.

^dréisolement possible (+) ou pas (-) du champignon après exposition à la solution saline.

^eTemps d'exposition à la solution saline (en heures).

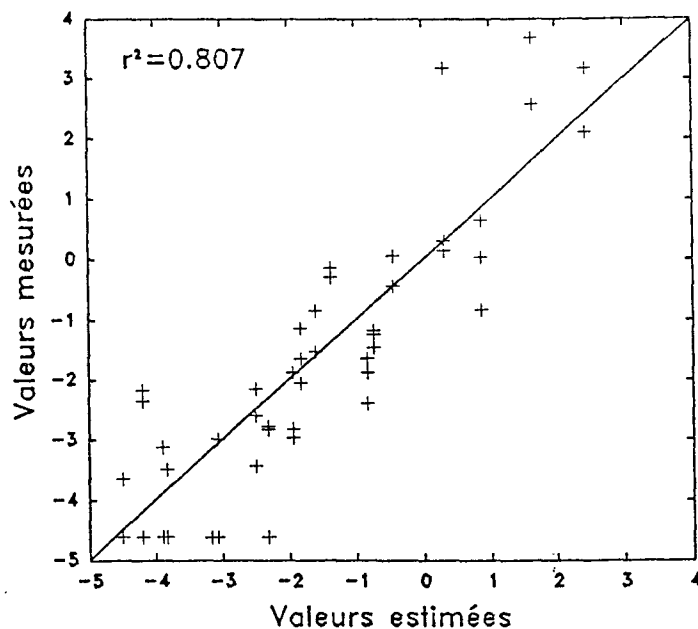


FIGURE 29. Survie de *P.cinnamomi* dans le liber de *Q.rubra* pour des températures de -5 à -9°C . Valeurs estimées avec l'équation de régression suivante :

$$\text{Log}[(1.01-P)/(P+0.01)] = [10.50 + 1.29 \times T] - [0.038 + 0.003 \times T] \times \text{DHN}$$

avec P, taux réisolement, T, température ($^{\circ}\text{C}$), DHN, nombre de degrés-heures négatifs.

TABLEAU 12. Survie de *P.cinnamomi* sur support liber à -5 , -7 et -9°C , régression linéaire avec le modèle complet.

Source	DL	SC	F	P>F
Modèle	3	299.58	86.00	0.0001
Erreur	58	67.34		
Total	61	366.92		$r^2=0.807$

variable	DL	Valeur	Int. conf	t	P>t
Constante	1	10.49	1.24	8.44	0.001
DHN	1	-0.038	0.005	-8.06	0.001
T	1	1.29	0.17	7.80	0.001
T x DHN	1	-0.003	0.001	-5.01	0.001

NOTE: La variable dépendante est $\text{Log}[(1.01-P)/(P+0.01)]$, où P est le taux de réisolement. T et DHN sont la température et le nombre de degrés-heures négatifs.

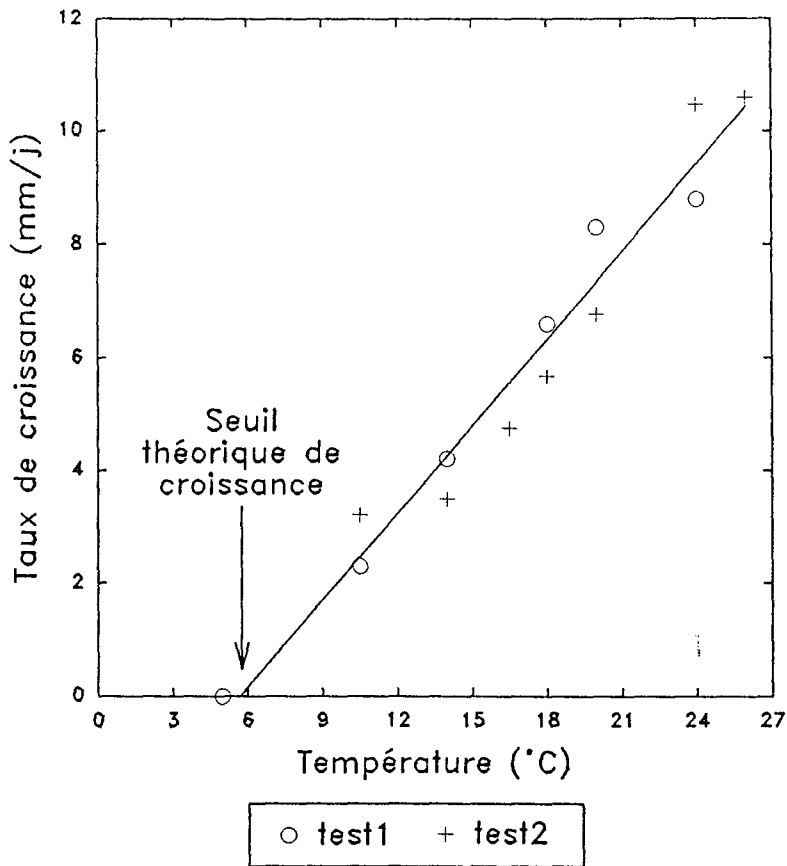


FIGURE 30. Influence de la température T sur le taux de croissance (C) de *P.cinnamomi* sur liber détaché de *Q.rubra* (en conditions contrôlées).

$$C=0.52 \times T - 2.95 \quad r^2=0.958$$

Seuil théorique de croissance : 5.7°C

Par contre, les taux de réisolements à -7 et -9°C sont toujours significativement plus faibles que ceux mesurés à -1 , -3 et -5°C (tableau 10). Le comportement de *P.cinnamomi* est différent à ces deux températures. Le taux de réisolement diminue plus rapidement à -9 qu'à -7°C : à 144 au lieu de 216 DHN sur support agar et à 72 au lieu de 144 DHN sur support liber (tableau 10).

Pour décrire l'évolution du taux de réisolement en fonction de la température, T, du nombre de degrés-heures négatifs, DHN, et de leur interaction T x DHN, nous utilisons une transformation de type logistique, $\text{Log}[(1.01-P)/(P+0.01)]$ (=TLOG), P étant le taux de réisolement (pour support agar ou pour support liber). La transformation logistique, $\text{Log}[(1-P)/P]$ est légèrement modifiée pour pouvoir tenir compte des taux de réisolements de 0 et 1. Les régressions sont faites uniquement sur les résultats à -5 , -7 et -9°C , la variable température n'étant pas significative entre -1 et -5°C .

Le tableau 12 montre les résultats de la régression avec le modèle complet obtenus à partir des taux de réisolements sur liber. Les coefficients des trois variables explicatives sont significativement différents de 0. La figure 29 montre que le modèle ainsi développé prédit des valeurs correctes. Les équations de régressions sont les suivantes :

- Pour l'agar : [1] $\text{TLOG}=7.65(\pm 1.31)+[0.12(\pm 0.03)]\times(1/24)\times\text{T}\times\text{DHN}$

$$r^2=0.885$$

- Pour le liber : [2] $\text{TLOG}=[10.49(\pm 1.24)+1.29(\pm 0.17)\times\text{T}]-[0.91(\pm 0.11)+0.08(\pm 0.02)\times\text{T}]\times(1/24)\times\text{DHN}$

$$r^2=0.807$$

Pour chaque température, l'ensemble des points entre 24 DHN et le premier temps de prélèvement où aucun réisolement positif n'est observé ont été pris en compte dans la régression. Il a notamment été considéré que les témoins (0 DHN), n'ayant pas été exposés à des températures au dessous de 0°C , ne sont pas à prendre en compte.

3. Survie de *P.cinnamomi* en conditions déshydratantes

Dans les conditions de l'expérience, aucune survie n'est observée après exposition aux concentrations les plus fortes, entraînant des déshydratations équivalentes à celles subies lors de gel à -7 et -9°C (tableau 11). Par contre, aux deux concentrations les plus faibles, correspondant aux déshydratations subies lors de gel à -3 et -5°C , *P.cinnamomi* survit jusqu'à 72 'équivalent DHN'.

4. Comportement de *P.cinnamomi* à températures supérieures à 0°C

Le taux de croissance de *P.cinnamomi* dans du liber détaché de *Q.rubra* augmente linéairement avec la température entre 5 et 27°C (figure 30). Les résultats des deux tests effectués,

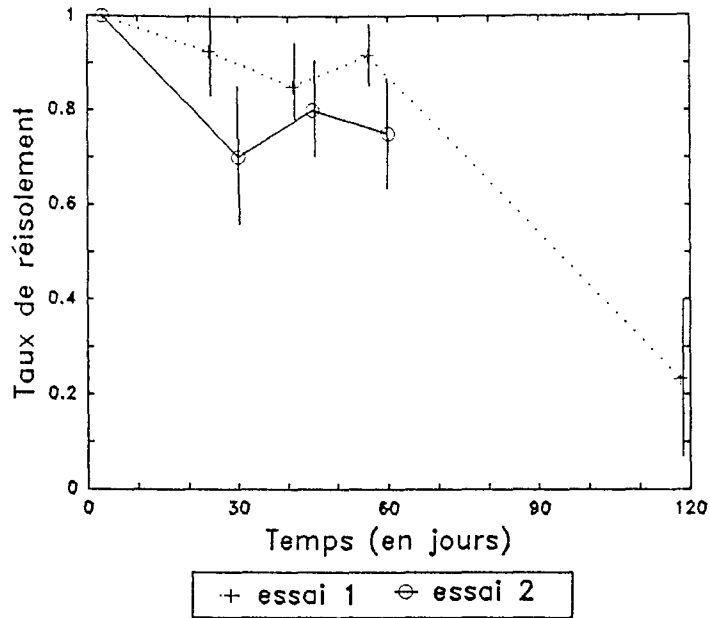


FIGURE 31. Survie de P.cinnamomi dans le liber de billons de Q.rubra à +5°C (en conditions contrôlées).
Les traits verticaux représentent les intervalles de confiance de la moyenne

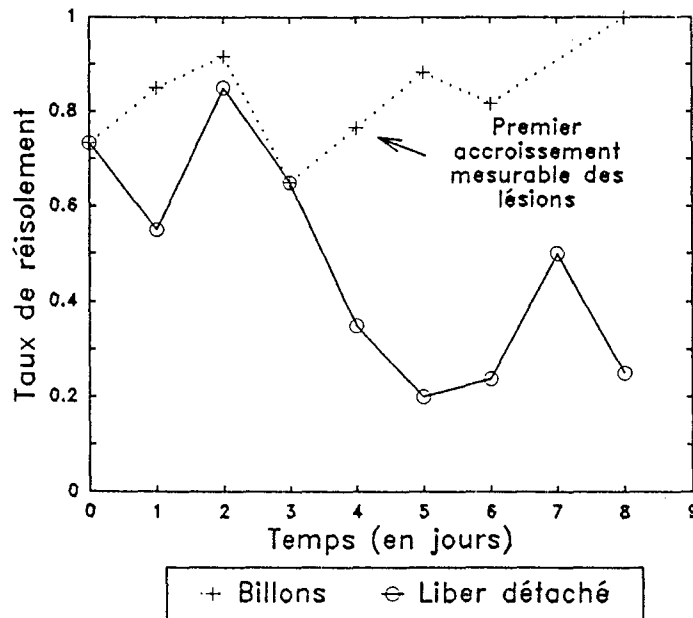


FIGURE 32. Comportement de P.cinnamomi dans des lésions sur billons de Q.rubra après 2 jours à -5°C, puis incubation à +14°C (en conditions contrôlées). Le temps 0 représente le début de l'incubation.
Le liber détaché est prélevé à la marge des lésions à la sortie de la chambre à -5°C, puis placé à 14°C dans des piluliers.

n'étant pas significativement différents, ont été rassemblés pour calculer la droite de régression suivante :

$$C = 0.52 \times T - 2.95 \quad r^2 = 0.958.$$

où C est le taux de croissance (en mm x j⁻¹) et T la température (°C).

La température théorique où la croissance de P.cinnamomi dans les tissus corticaux du chêne s'annule est de 5.7°C (figure 30).

La figure 31 montre le comportement de ce pathogène sur billons conservés à 5°C. Le taux de réisolement diminue progressivement au cours du temps, d'abord très lentement au cours des deux premiers mois, puis plus rapidement, pour atteindre des valeurs d'environ 0.25 après 4 mois.

La figure 32 montre les résultats de l'étude sur la reprise de croissance du champignon après exposition à températures négatives. Les réisolements ne montrent pas de différences notables entre le comportement du P.cinnamomi dans le liber détaché ou dans le liber in situ au cours des trois premiers jours (figure 32). Par contre, à partir du quatrième jour, alors que le taux de réisolement devient plus élevé sur les billons, il diminue sur les morceaux de liber détachés. A cette même date, on note les premiers accroissements de lésions mesurables sur les billons. Au cours des prélèvements 4 à 8, ce sont les lésions qui ont eu un accroissement mesurable qui ont les plus forts taux de réisolement, souvent de 100%.

C. DISCUSSION

1. Comportement de P.cinnamomi à températures inférieures à 0°C

P.cinnamomi s'est montré inapte à la survie au-dessous de 0°C : ses structures théoriquement les plus résistantes, les chlamydospores, sont très sensibles au gel et il n'y a pas de véritable endurcissement à des températures sub-létales (figure 26). De plus, il ne survit qu'un temps limité au-dessous de 0°C. Ceci est en accord avec les résultats de Benson (1982), Krober (1980) et Steekelenburg (1973).

a) Variabilité du phénomène

La survie du champignon au-dessous de 0°C s'est avérée très variable au cours des expériences. Ceci est notamment le cas entre répétitions dans un même test (figure 27). Ce phénomène rend plus difficile l'étude de l'influence de la température ou de l'isolat testé. Il n'a pas été possible de trouver la source de la variabilité. Elle ne semble être liée ni au type d'agar ou à sa

concentration, ni aux conditions de gel ou dégel, vitesse de descente ou de remontée de la température (résultats non montrés). Le changement des techniques pour étudier l'influence de la température, par rapport aux essais préliminaires, a permis de diminuer cette variabilité pour la survie sur support liber, mais pas sur support agar. Pour ce dernier, au vu des résultats, il aurait été préférable de multiplier le nombre de piluliers plutôt que d'augmenter le nombre de pastilles par pilulier. La survie de P.cinnamomi au-dessous de 0°C semble être un phénomène de tout ou rien : le contenu du pilulier gèle ou ne gèle pas. Aux températures de -1 à -5°C, la variabilité des mesures est faible à 72, 144, 432 et 504 DHN, quand la survie du champignon est très forte ou très faible. Elle est, par contre, forte de 216 à 360 DHN, pour les taux de réisolement intermédiaires de P.cinnamomi (figure 28).

Nous n'avons pas mis en évidence de différence de survie à -5°C entre les différents isolats testés. Au cours d'un test, la variabilité entre les répétitions d'un même isolat est équivalente à celle entre isolats différents (figure 27). Il ne paraît donc pas utile, dans les conditions de l'expérience, de tenir compte d'une éventuelle variabilité de P.cinnamomi.

b) Influence du milieu colonisé

De 0 à -5°C, P.cinnamomi survit moins bien sur liber colonisé que sur pastilles d'agar. En effet, les taux de réisolement à partir de liber chutent plus rapidement que ceux à partir d'agar. Plusieurs hypothèses pourraient expliquer ce phénomène :

- Le non réisolement de P.cinnamomi a une signification différente à partir de fragments de liber ou de pastilles d'agar. Sur la pastille d'agar, il indique, de façon à peu près certaine, la mort totale du champignon, alors que ce n'est probablement pas le cas sur le fragment de liber. Le non réisolement pourrait alors être dû à la présence de composés toxiques, par exemple phénoliques, dans les morceaux de liber nécrosés, ou de contaminants toujours possibles sur un matériel difficile à stériliser. Nous avons minimisé ce dernier biais en éliminant systématiquement les répétitions contaminées par d'autres champignons.

- Le liber gèle à une température comprise entre -1 et -3°C (Cf chapitre suivant) supérieure à celle de l'agar. Pour ce dernier, le gel des pastilles devient plus fréquent à partir de -7°C. Au cours de l'étude de la survie de P.cinnamomi au-dessous de 0°C, il est apparu que les blocs de liber gelaient plus fréquemment que les pastilles d'agar. L'agar a donc peut-être une influence cryoprotectrice par rapport au liber.

Toutefois, nous pensons que le taux de réisolement à partir de liber de chêne rouge, parce qu'il devient nul aux mêmes sommes de températures que celui à partir d'agar (figure 28), est une mesure représentative de la survie de P.cinnamomi.

c) Validité du modèle en degrés–heures négatifs

Dans la perspective d'une modélisation de la survie de P.cinnamomi au-dessous de 0°C, nous avons tenté d'éliminer l'influence de la température en utilisant des sommes de degrés–heures négatifs. Ceci ne s'est révélé pertinent qu'entre 0 et un seuil se situant entre -5 et -7°C. Aux températures au-dessous de ce seuil, une même somme de DHN a un effet dépressif plus important sur la survie du P.cinnamomi. Les équations [1] et [2] (Cf page 56) rendent compte de ce phénomène, avec, comme variables explicatives le nombre de degrés–heures négatifs, DHN et la température, T. Les DHN restent utiles entre 0 et -5°C, températures négatives les plus susceptibles d'être rencontrées dans le liber de chênes rouges en conditions forestières (Cf chapitre suivant). La modélisation de la survie de P.cinnamomi au-dessous de 0°C, et notamment la mise en évidence du seuil aux alentours de -6 à -7°C, représente un apport par rapport aux données bibliographiques.

Le seuil au-dessous duquel l'effet de DHN n'est plus indépendant de la température est le même :

- pour les deux supports testés, agar et liber. Il est tout de même à noter que les derniers réisolements positifs à partir de support liber sont observés au même nombre de DHN (360), quelle que soit la température.

- pour l'ensemble des isolats testés. Ils résistent presque tous moins bien à -9 qu'à -7°C, et à -7 qu'à -5°C (tableau 9). Le seul pour lequel ceci pourrait ne pas être valable est l'isolat 180, qui est déjà plus sensible à -5°C au de nos essais.

De plus, des déshydratations équivalentes à celles qu'entraînent les températures de -7 ou -9°C se révèlent plus néfastes pour P.cinnamomi que celles qu'entraînent les températures de -3 et -5°C (tableau 11). Ceci est cohérent avec le décrochement du modèle de degrés–heures négatifs constaté au dessous de -5°C. Il est néanmoins possible que la mort de P.cinnamomi dans les solutions de CaCl₂ soit dues à un effet toxique à forte concentration plus qu'à l'effet de déshydratation.

2. Croissance de P.cinnamomi dans le liber de Q.rubra à température favorable

Le seuil, calculé lors de nos essais, de 5.7°C à partir duquel P.cinnamomi est capable de provoquer des lésions chez Q.rubra est très comparable à ceux de 5.8°C et 4.9°C trouvés par Shearer et al (1987) chez E.marginata et Banksia grandis. Chez d'autres espèces d'Eucalyptus, ce pathogène est capable d'infecter les racines à partir de 6°C (Halsall et Williams, 1984). Par contre, Reynolds et al (1985) fixent à 10°C le seuil pour la croissance de P.cinnamomi dans les tissus de Abies fraseri.

La survie de P.cinnamomi apparaît, d'autre part, liée à la colonisation de nouveaux tissus de l'hôte. En effet, nous avons constaté que, sans accroissement de la lésion la survie de P.cinnamomi, mesurée par le taux de réisolement, diminue :

- A 5°C, température ne permettant pas l'accroissement des lésions (figure 31).

- Après un passage à -5°C, dans les portions de lésions excisées (figure 32). De plus, l'évolution du taux de réisolement de P.cinnamomi dans ces lésions excisées diffère de celle observée dans les lésions in situ à partir du moment où celles-ci recommencent à s'accroître.

Il faut toutefois préciser que ce seuil est établi sur écorce détachée, dans des conditions assez artificielles, dans un temps court (5 à 10 jours) qui ne permet peut-être pas de prendre en compte les mécanismes de défense actifs de l'hôte s'ils existent.

En conclusion, la forte sensibilité au gel de P.cinnamomi sur liber colonisé pourrait avoir d'importantes conséquences épidémiologiques sur la répartition et l'intensité de l'encre du chêne rouge. Nous examinerons ceci au cours des deux chapitres suivants.

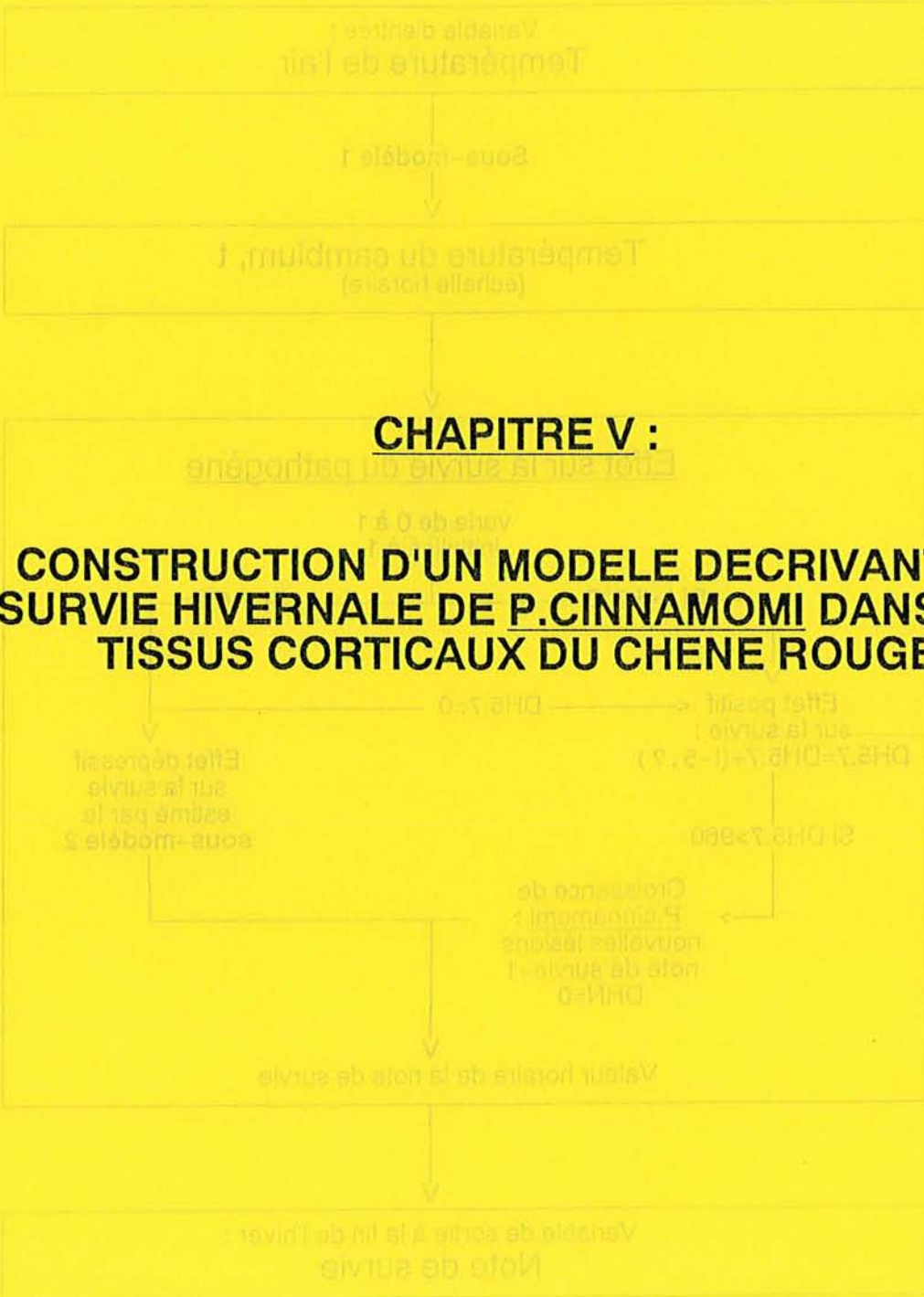


Figure 33. Structure générale du modèle SURVIE_H, estimant la survie hivernale de *P. cinnamomi* dans les tissus corticaux des troncs de chênes rouges. t est la température horaire du cambium. $DH_{t>0}$ est le nombre cumulé de degrés-heures supérieurs à $0^{\circ}C$ et $DH_{t<0}$ est le nombre cumulé de degrés-heures inférieurs à $0^{\circ}C$.

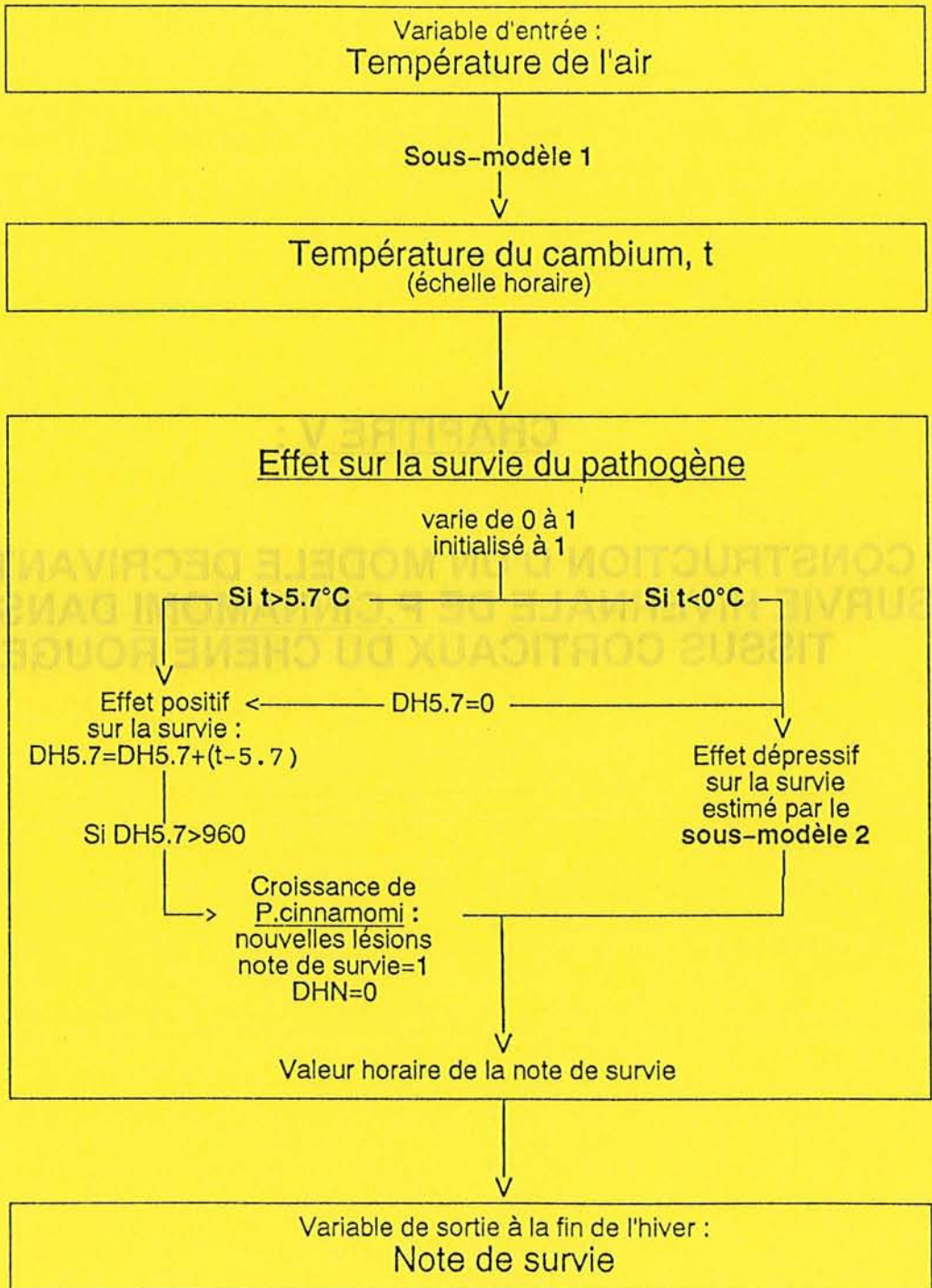


Figure 33. Structure générale du modèle SURVIE_H, estimant la survie hivernale de *P.cinnamomi* dans les tissus corticaux des troncs de chênes rouges. t est la température horaire du cambium. $DH_{5.7}$ est le nombre cumulé de degrés-heures supérieurs à 5.7°C et DHN celui de degrés-heures négatifs.

A. HYPOTHESES DE DEPART

Le but de la modélisation sera ici d'être en mesure de prévoir si le climat d'une région permet à P.cinnamomi de provoquer des chancres corticaux pérennes sur troncs de chênes rouges. Le gel hivernal paraît être le paramètre climatique limitant le plus probable (Benson, 1982, Delatour, 1986, Duniway 1983). Nous avons donc axé la construction du modèle sur la description des conséquences des froids hivernaux sur la survie de P.cinnamomi au niveau des troncs des chênes rouges. Ceci a impliqué plusieurs hypothèses de départ :

- La phase de la maladie pour laquelle l'influence du gel est la plus importante est le **chancre cortical du tronc**. Cette hypothèse s'appuie sur le fait que, dans nos climat, le sol gèle seulement près de la surface. Il est donc très peu probable qu'un froid hivernal élimine P.cinnamomi du sol sur une grande profondeur (Steekelenburg, 1973, Benson, 1982, Kröber, 1980). En contre partie, le tronc apparaît plus exposé au gel.

- Le pathogène se situe au niveau des tissus corticaux de l'hôte, c'est à dire en **position externe par rapport au cambium**. Cette hypothèse a pour but de simplifier l'estimation de la température au niveau du cambium à partir de la température de l'air. Elle n'est peut être pas entièrement vérifiée dans les zones où l'on trouve de l'encre sur chêne : dans les chancres, de nombreuses poches de liber infecté par P.cinnamomi sont incluses dans le bois de façon plus ou moins complète (bourrelets cicatriciels...).

- Le développement du chancre est lié à la **quantité d'inoculum** présente dans les lésions au **début de la saison de végétation**. Celle-ci diminue ou augmente au cours de l'hiver en fonction de la température. On peut considérer que le pourcentage de lésions à partir desquelles P.cinnamomi est capable de reprendre sa croissance dans les tissus corticaux du chêne est fonction du niveau d'inoculum atteint et donc de l'intensité des gels de l'hiver. Le cas extrême est celui où le niveau d'inoculum s'annule : l'arbre devrait alors cicatriser l'ensemble des lésions et les symptômes d'encre disparaître.

- Le **taux de réisolement** de P.cinnamomi à partir des lésions corticales du chêne est une mesure représentative de sa survie. Cette hypothèse a déjà été discutée auparavant. Le paramètre de sortie du modèle sera donc un taux de réisolement, que nous appellerons '**note de survie**'.

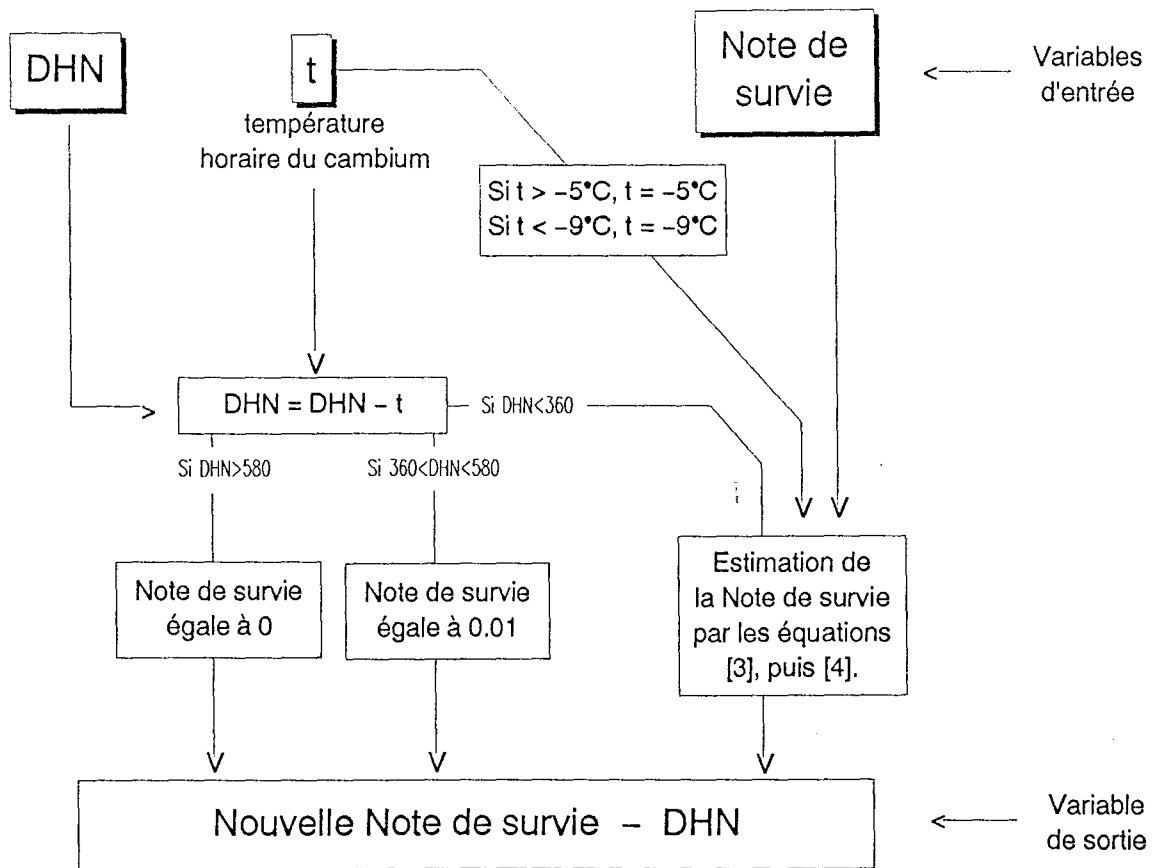


Figure 34. Structure du sous-modèle 2, estimant l'influence des températures au-dessous de 0°C sur la survie de *P.cinnamomi*. DHN : degrés-heures négatifs

B. STRUCTURE DU MODELE

Le modèle se place donc dans l'hypothèse qu'il existe des lésions dues à P.cinnamomi sur le tronc d'un chêne rouge, et qu'à l'entrée de l'hiver la survie du pathogène dans ces lésions est maximale. Il examine ensuite au cours de l'hiver, de façon horaire, quelle est l'influence de la température sur la survie du pathogène. La figure 33 montre la structure du modèle. Il a été transcrit dans un programme en langage Pascal, SURVIE_H (Cf annexe 2).

a) Baisse de la survie au-dessous de 0°C : sous-modèle 2

Les résultats acquis au chapitre précédent permettent de décrire l'évolution de la note de survie à températures négatives constantes. Nous allons les utiliser pour construire ce sous-modèle. L'utilisation de sommes de température au-dessous de 0°C ne s'est révélée pertinente qu'entre 0 et -5°C. Mais, il est possible d'utiliser les équations [1] ou [2] (Cf page 56) pour estimer l'influence de températures au-dessous de -5°C. Ceci impose toutefois de suivre la température moyenne heure par heure, et non pas jour par jour. La note de survie de P.cinnamomi sera calculée comme suit (figure 34) :

Le cumul de degrés-heures négatifs, DHN, sera calculé toutes les heures :

$$DHN_n = DHN_{n-1} + t$$

t étant la température horaire du cambium et DHN_n et DHN_{n-1} les cumuls de degrés-heures négatifs à l'heure en cours et à l'heure précédente.

Les équations [1] et [2] ont été établies pour des DHN inférieurs à 360. Au-delà, elles donnent une note de survie négative. Sur support liber, nous n'avons pas réussi à résoudre le P.cinnamomi à partir de 360 DHN, ce qui ne signifie pas obligatoirement qu'il soit mort. Par contre, sur agar, des réisolements sont effectués jusqu'à 504 DHN (figure 28). Pour les deux modèles, nous supposons que, entre 360 et 580 DHN, il y a une très faible survie du pathogène, 0.01. Au-delà de 580 DHN, la note de survie s'annulera.

Si DHN reste au-dessous de 360, nous utiliserons les équations [1] et [2] pour estimer la note de survie :

- Ces équations sont établies pour des températures de -5°C à -9°C. Entre 0 et -5°C, t, la température du cambium, sera fixé à -5, ce qui traduit la validité du modèle en degrés-heures négatifs dans cet intervalle de température. Au-delà de -9°C, nous supposons que le modèle en degrés-heures négatifs est de nouveau valable et fixerons t à -9°C.

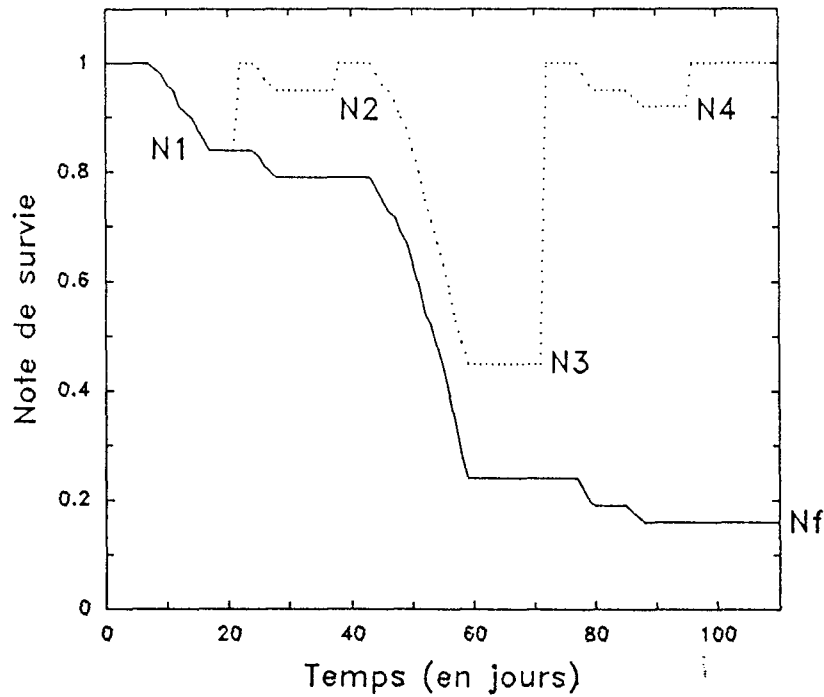


FIGURE 35. Evolution de la note de survie estimée par le modèle SURVIE_H au cours de l'hiver. Mode de calcul de la note finale de survie.

Avec (...) ou sans (—) prise en compte de l'effet des températures supérieures à 5.7°C.

Si l'on tient compte de l'effet de ces températures, la note finale, Nf, est calculée par la formule :

$$Nf = N1 \times N2 \times N3 \times N4$$

- L'équation [2] prédit une note de survie du champignon diminuée après exposition à une température négative, même pendant un temps très faible, c'est à dire un nombre de degrés-heures négatifs négligeable. Si DHN est nul, alors, l'équation [2] devient :

$$[3] \quad TLOG = 10.49 + 1.29 \times t$$

Cette note de survie dépend de la température : elle est respectivement de 0.992, 0.818 et 0.24 pour -5, -7 et -9°C. Nous affecterons cette valeur initiale à la note avant d'estimer l'influence de dhn, utilisant pour cela l'équation [3].

- La nouvelle valeur de la note de survie sera alors calculée de la manière suivante. D'après les équations [1] et [2] :

$$TLOG_n - TLOG_{n-1} = [(a + b \times t_n) - (c + d \times t_n) \times DHN_n] - [(a + b \times t_{n-1}) - (c + d \times t_{n-1}) \times DHN_{n-1}]$$

où a, b, c et d sont les coefficients de la régression dans les équations [1] et [2] et $TLOG_n$, la valeur de la transformation de type logistique à l'heure n. La température ne varie pas brutalement en une heure au niveau du cambium. Si on néglige la différence entre t_n et t_{n-1} , et en tenant compte du fait que DHN_n est égal à $DHN_{n-1} + t_n$, alors :

$$[4] \quad TLOG_n = TLOG_{n-1} - (c + d \times t_n) \times t_n$$

Ce sous-modèle correspond à la procédure 'temp_negative' du programme SURVIE_H. Il reste à en connaître la validité quand la température fluctue. Il est difficile de tester ce sous-modèle en conditions naturelles, car, dans les zones touchées par l'encre, où il est par conséquent envisageable d'inoculer P.cinnamomi, le froid hivernal est, a priori, rarement limitant. La validation sera donc faite en conditions contrôlées, les plus proches possibles des conditions naturelles.

b) Comportement du pathogène au-dessus de 0°C

Entre 0 et 5.7°C, nous supposerons que la température n'influence pas la survie de P.cinnamomi. Ceci paraît raisonnable vu sa bonne survie à cette température pendant les deux premiers mois (figure 31).

Au-dessus de 5.7°C, le pathogène peut croître dans le liber de l'hôte. Il n'est pas certain que ceci ait lieu l'hiver, compte tenu de la plus faible réceptivité des tissus corticaux en décembre, janvier et février (Robin, 1991). Deux versions du modèle seront testées, dont l'une tient compte du possible accroissement des lésions quand les températures sont supérieures à 5.7°C.

Nous n'avons pas eu le temps, au cours de ce travail, d'étudier en détail la reprise des lésions après un gel. Les seules informations disponibles sont celles présentées dans le chapitre

précédent, que nous utiliserons de la façon suivante :

- L'effet de ces températures sera quantifié en calculant des degrés–heures supérieurs à 5.7°C. Ceci nous semble acceptable car la croissance de P.cinnamomi dans le liber détaché de Q.rubra a augmenté linéairement avec la température.

- Après un gel, nous supposons que la croissance du pathogène reprend après 960 degrés–heures au dessus de 5.7°C (DH5.7), non interrompus par un autre gel. Il sera alors considéré qu'il y a eu accroissement des lésions : la note de survie reviendra à 1 et DHN redeviendra nul. Ceci correspond a une réinitialisation. Le seuil de 960 DH5.7 a été calculé à partir de l'expérience page 53 (figure 32).

Ceci a l'avantage de séparer les effets des différentes séquences de gel de l'hiver qui autrement s'additionnent automatiquement (Cf figure 35). On peut considérer qu'après un gel, P.cinnamomi n'est capable de reprendre sa croissance que dans un certain pourcentage de lésions, fonction de l'intensité du gel. Il paraîtrait donc logique que les effets des différentes séquences de gel soit multiplicatifs plutôt qu'additifs. Ceci est une hypothèse qui sera testée à travers la comparaison des résultats des deux modèles, prenant ou non en compte l'effet des températures au-dessus de 5.7°C. Dans le premier type de modèle, la note finale de survie sera calculée en multipliant les notes de survies calculées après les différentes séquences de gels de l'hiver (Cf figure 35).

La prise en compte d'une éventuelle croissance des lésions en hiver se fait dans les procédures 'reinitialisation' et 'calcul_note' du programme SURVIE_H.

c) Estimation de la température au niveau du cambium : sous–modèle 1

La première étape consiste à pouvoir estimer la température là où se trouve le pathogène, c'est-à-dire, au niveau du cambium. La structure du sous–modèle 2 nous impose une estimation sur une base horaire. La variable d'entrée sera la température de l'air. Les maxima et minima journaliers sont facilement accessibles dans les données de la météorologie nationale. Les températures horaires de l'air peuvent être estimées à partir de ce type de données, en se basant sur l'équation proposée par Choisnel et al (1990) présentée page 26. La construction de ce sous–modèle sera examinée au cours de ce chapitre.

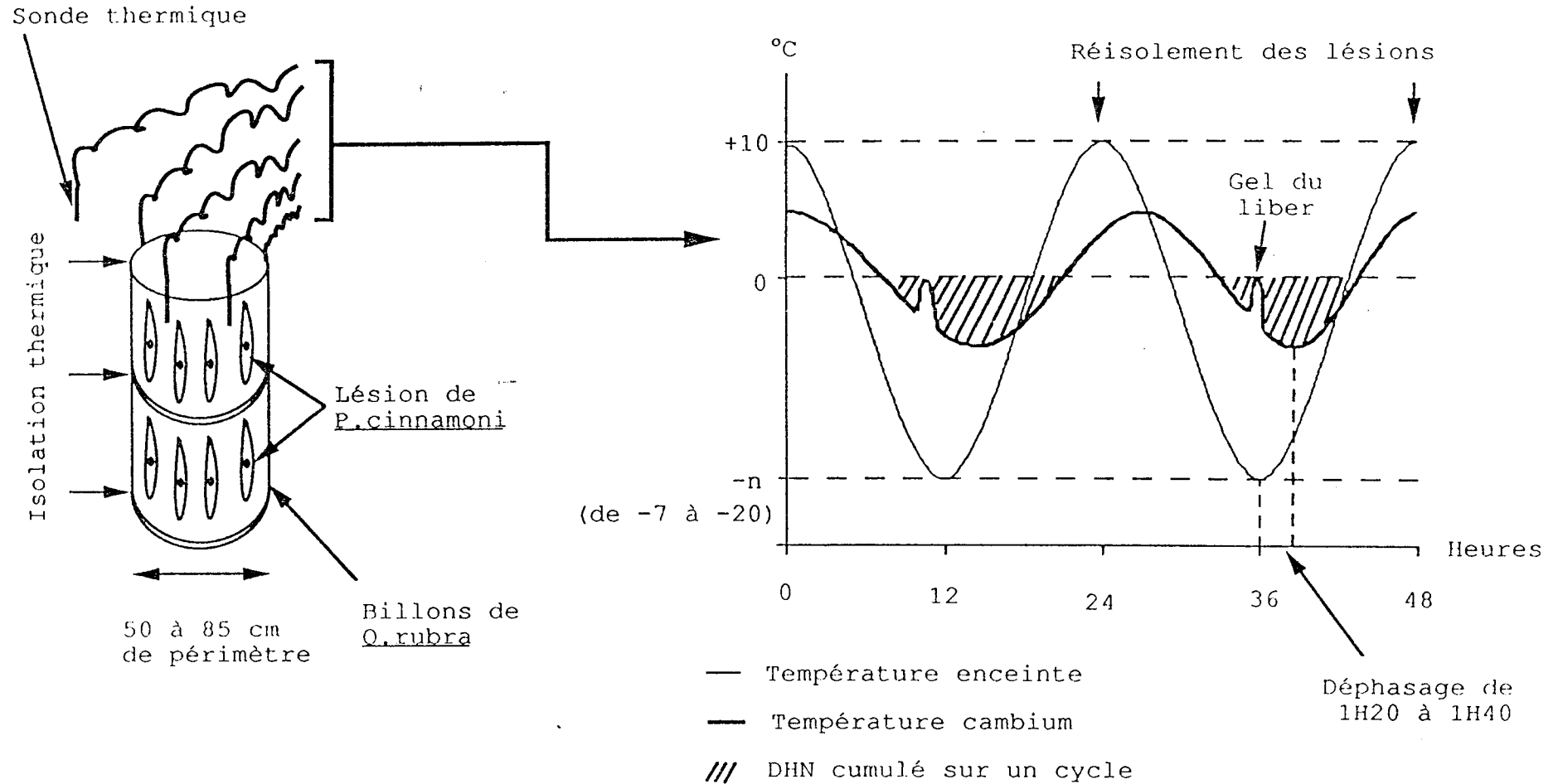


Figure 36 : Dispositif expérimental pour tester le comportement de P.cinnamoni sur billons de Q.rubra soumis à des températures fluctuantes

C. PROTOCOLES EXPERIMENTAUX

1. Mesure conjointe de la température cambiale et de la survie du pathogène sur billons de *Q.rubra* soumis à des températures fluctuantes (conditions contrôlées)

Ces expériences ont été réalisées dans deux buts différents :

- Construire le sous-modèle 1, décrivant l'évolution de la température cambiale en fonction de la température extérieure.
- Valider le sous-modèle 2, décrivant la survie de *P.cinnamomi* à températures négatives.

Les résultats correspondant à ces deux parties de l'expérience seront présentés séparément.

Deux séries d'expériences ont été réalisées à l'INRA de Nancy, de janvier à mai 1990, puis d'octobre 1990 à janvier 1991. Des billons de *Q.rubra* (périmètre de 55 à 83 cm), prélevés en forêt d'Amance pour la première série, puis à Pierroton pour la seconde, ont été inoculés par l'isolat 342 de *P.cinnamomi* (Cf page 20). De 6 à 12 inoculations ont été réalisées par billon, selon leur périmètre.

Ces billons ont été utilisés entre 6 et 16 semaines après l'inoculation comme suit. Deux tronçons de 10 cm, comprenant l'extrémité des lésions, c'est-à-dire leur partie la plus jeune, ont été découpés, puis placés 3 jours à 5°C. Ils ont été superposés et collés ensemble par de la mousse de polyuréthane expansée. La base et le sommet de ce 'billon' artificiel ont été isolés thermiquement par des plaques de polystyrène (1.5cm d'épaisseur) collées par la mousse de polyuréthane (figure 36). Des électrodes ont été insérées sous l'écorce, au niveau du cambium pour mesurer la température. Elles ont été enfoncées par la tranche supérieure du 'billon' sur une profondeur de 5cm, puis isolées thermiquement par la mousse de polyuréthane. Deux électrodes ont été utilisées au cours de la première expérience, puis quatre au cours de la seconde.

Le taux de réisolement initial de *P.cinnamomi* a été mesuré à ce moment à partir de 3 lésions (Cf page 25, 10 fragments par lésion).

Nous avons alors placé le 'billon' artificiel dans une enceinte permettant de contrôler les variations de la température (Cf page 26). Après stabilisation des électrodes situées au niveau du cambium à 10°C (5 à 24h), nous avons programmé l'enceinte pour une variation de la température selon des cycles sinusoïdaux de 24h. Le minimum du cycle a varié selon les 'billons', à la différence du maximum qui a toujours été de 10°C. Le tableau 13 donne les caractéristiques des différentes expériences réalisées. Les températures au niveau de l'enceinte et du cambium ont été enregistrées toutes les heures (Cf page 26).

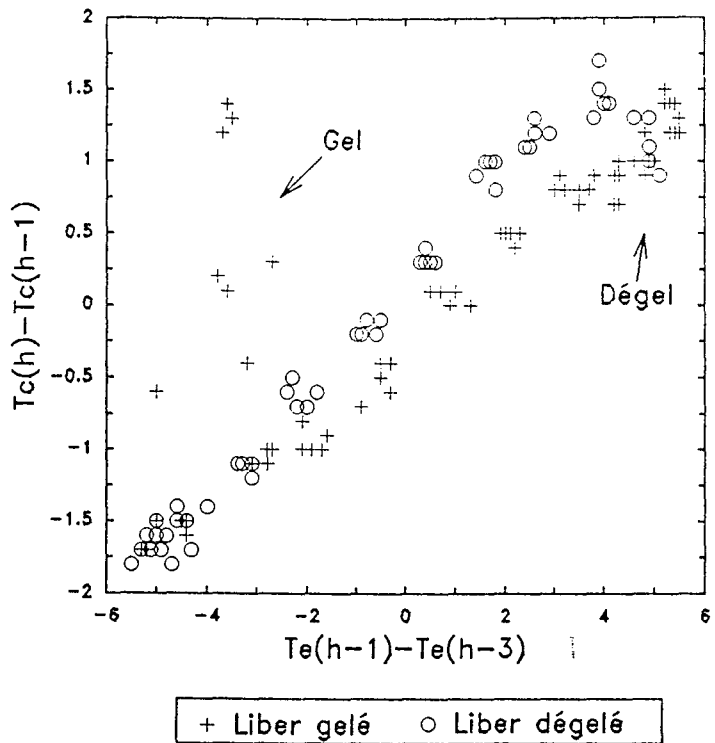


FIGURE 37. Evolution de la température du cambium en fonction de la température extérieure sur billons de *Q. rubra* soumis à des températures suivant un cycle sinusoïdal de 24h en enceinte.
 T_c et T_e sont les températures du cambium et de l'enceinte
 $T_c(h)$ et $T_e(h-3)$ sont les températures de l'heure et de 3 heures avant

TABLEAU 13. Caractéristiques des expériences réalisées sur billons en enceintes.

Expérience	Date	Température minimale du cycle	Nombre de cycles
1	Avril 90	-20°C	2
2	Avril 90	-15°C	3
3	Avril 90	-7°C	10
4	Avril 90	-20°C	1
5	Avril 90	-10°C	6
6	Mai 90	-10°C	6
7	Mai 90	-7°C	13
8	Mai 90	-15°C	4
9	Décembre 90	-10°C	10
10	Décembre 90	-15°C	3
11	Décembre 90	-15°C	4
12	Janvier 91	-13°C	2

Nous avons réalisé des réisolements certains jours, en fonction de la température enregistrée (DHN mesurés par cycle). Pour cela, le 'billon' a été sorti de l'enceinte au moment où la température de celle-ci atteignait 10°C (figure 36) et le liber a été découpé à l'aide d'une petite scie électrique de façon à prélever les marges de 3 à 5 lésions contigues. Le 'billon' a alors été replacé dans l'enceinte. Des quantifications du taux de réisolement ont été effectuées à partir des lésions prélevées (Cf page 25, 10 fragments par lésion).

2. Mesure de la température au niveau du cambium sur Q.rubra à l'arboretum de l'INRA de Nancy (conditions naturelles)

Quatre Q.rubra ont été sélectionnés à l'arboretum de Nancy, en conditions très proches des conditions forestières. Sur chacun de ces arbres, nous avons placé deux thermocouples (Cf page 26), un orienté au nord et un orienté au sud, à environ 1.5 m au-dessus du sol. Ces huit températures ont été enregistrées toutes les heures avec une centrale d'acquisition de données du 6/12/90 au 10/1/91, puis du 13/12/91 au 22/1/92. Les données horaires de température de l'air proviennent d'un poste météorologique standard proche de l'arboretum.

D. DETERMINATION DE LA TEMPERATURE CAMBIALE

1. Variation de la température cambiale sur billons en conditions de températures fluctuantes (conditions contrôlées)

La figure 36 montre comment varient les températures de l'enceinte et du cambium au cours des expériences sur billons réalisées en conditions contrôlées. Au niveau du cambium, la température varie selon une sinusoïde qui est amortie et déphasée par rapport à celle de l'enceinte. On observe un décrochement par rapport à la courbe peu après le passage de la température au-dessous de 0°C, qui correspond à la prise en glace de l'eau contenue dans le liber (figure 36). Ce gel se produit à environ -1°C.

Le déphasage des sinusoïdes est compris entre 1h20 et 1h40 (figure 36) et n'est pas corrélé significativement avec le périmètre du billon.

L'amortissement n'est pas le même pour toutes les sondes insérées sur un même billon : l'écart entre les minima sur un cycle est souvent supérieur à 1°C. Nous avons étudié la relation entre l'évolution de la température moyenne du cambium de chaque billon au cours de l'heure h ($T_{c(h)} - T_{c(h-1)}$) et celle de la température de l'enceinte au cours des heures $h-1$ et $h-2$ [$(T_{e(h-1)} - T_{e(h-2)}) + (T_{e(h-2)} - T_{e(h-3)})$] c'est-à-dire $T_{e(h-1)} - T_{e(h-3)}$, tenant compte ainsi du déphasage qui a été mesuré entre les deux sinusoïdes.

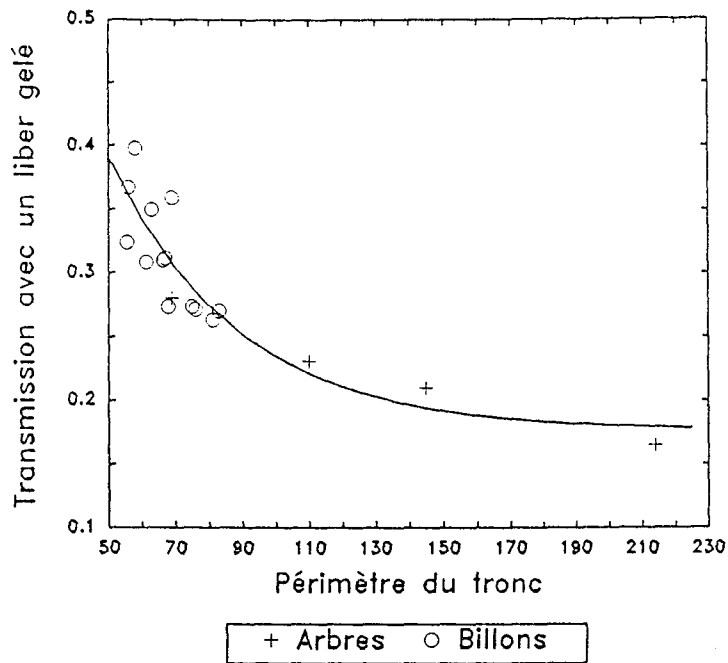


FIGURE 38. Influence du périmètre du tronc sur l'évolution de la température cambiale. Les arbres sont ceux de l'arboretum de Nancy (hivers 1991). Les billons sont étudiés en conditions contrôlées. Le coefficient de transmission représente la part de la variation de température de l'air qui se répercute au niveau du cambium.

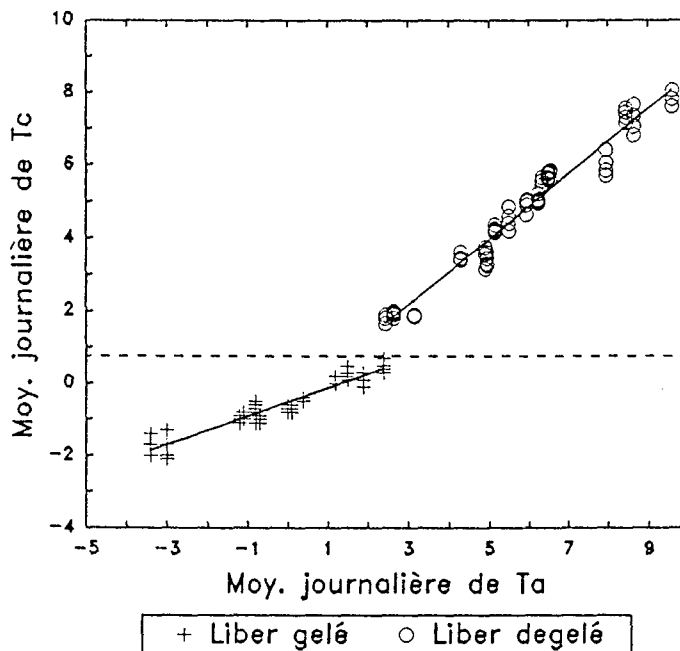


FIGURE 39. Relation entre les températures moyennes journalières de l'air et du cambium sur arbres en conditions forestières (arboretum de Nancy, hivers 1991). Tc et Ta sont les températures du cambium et de l'air

La figure 37 illustre cette relation pour un billon. Si l'on ne tient pas compte des points correspondant au gel et dégel du liber, ces deux données, $T_c(h) - T_c(h-1)$ et $(T_e(h-1) - T_e(h-3))$, sont liées par une relation linéaire. Les coefficients de corrélations de Pearson, r , dans tous les cas très élevés, varient de 0.95 à 0.99. La pente de ces équations de régressions que nous appellerons le coefficient de transmission, mesure la part de la variation de température de l'enceinte qui se répercute au niveau du cambium (amortissement de la sinusoïde, figure 36). Ce coefficient de transmission dépend :

- De l'état, gelé ou non gelé, du liber (figure 37). Nous avons réalisé des régressions différentes pour les écarts de température correspondant à ces deux états du liber : les pentes de ces deux droites sont significativement différentes (t de Student significatif à 1% pour tous les exemples testés). Le coefficient de transmission du liber non gelé (Trp) est, en moyenne, supérieur de 0.219 à celui du liber gelé (Trn).

- Du périmètre des billons (figure 38).

Les relations que nous venons de décrire s'écrivent sous la forme générale :

$$[5] \quad T_c(h) - T_c(h-1) = Tr \times (T_a(h-1) - T_a(h-3))$$

où $T_c(h)$ et $T_a(h)$ sont les températures du cambium et de l'air à l'heure h et Tr , le coefficient de transmission.

2. Variation de la température cambiale sur arbres en conditions forestières

Nous présenterons dans ce paragraphe les résultats acquis durant l'hiver 1990-91. Ceux de l'hiver 91-92 seront utilisés ultérieurement pour la validation du sous-modèle 1.

Les températures mesurées sont significativement différentes aux faces sud et nord du tronc des arbres (t de Student de 11.71, significatif à 1%, ddl=856). Ceci est d'autant plus accentué que le diamètre du tronc est important ou que la température de l'air est faible. La différence moyenne de température entre les faces nord et sud du tronc des 4 arbres est respectivement de 0.5°C, 0.7°C et 0.9°C pour des températures de l'air inférieures à 0, -2 ou -6°C. Au bout d'un mois, la somme de températures négatives (DHN) à la face sud est, en moyenne, inférieure de 25% par rapport à la face nord. Pour les analyses ultérieures, nous utiliserons la moyenne entre ces deux températures.

Le modèle d'évolution de la température cambiale par rapport à la température de l'air en déphasage et amortissement développé au paragraphe précédent sur billons, est valide pour le tronc d'arbres en conditions forestières : les évolutions de température $T_c(h) - T_c(h-1)$ au niveau du cambium sont très corrélées avec celles $T_a(h-1) - T_a(h-3)$ au niveau de l'air (coefficient de corrélation

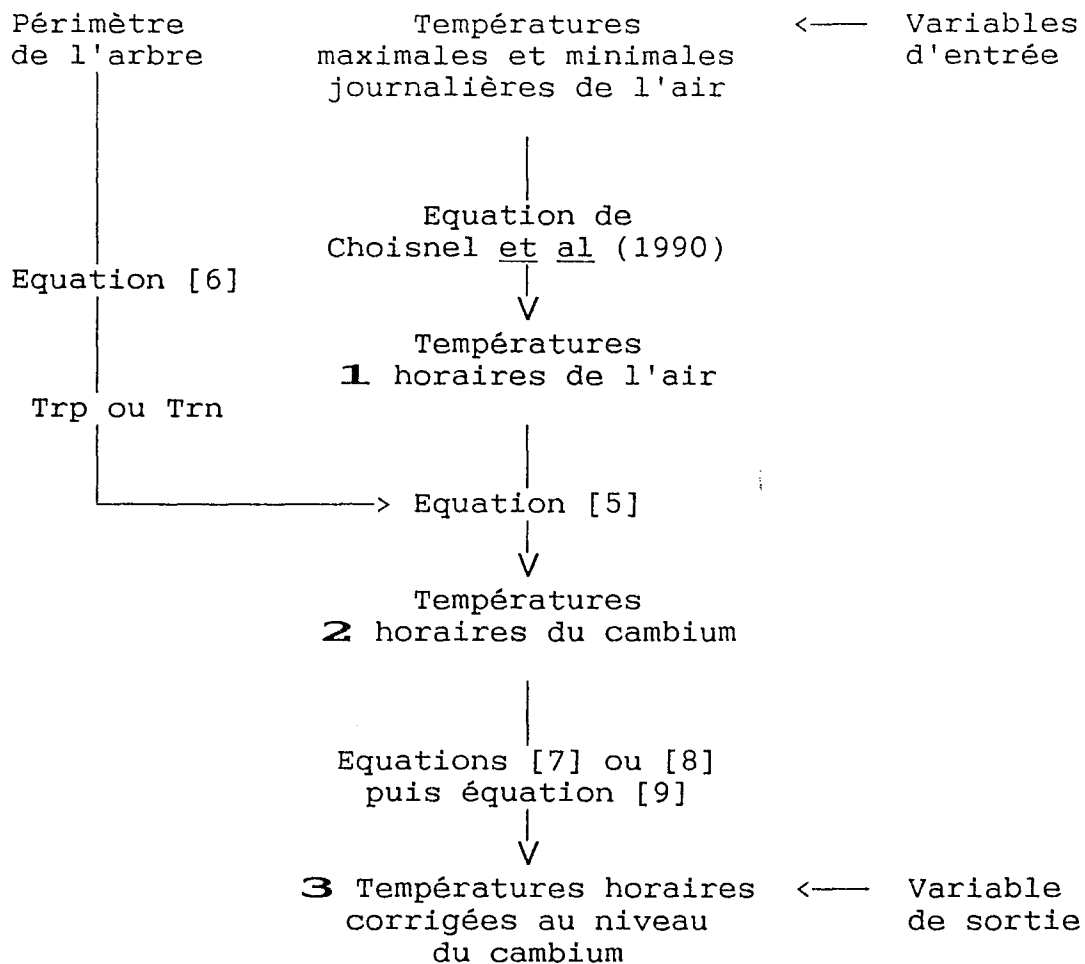


Figure 40. Structure du sous-modèle 1, calculant l'évolution de la température au niveau du cambium d'un tronc. Les équations [5] à [9] sont décrites dans le texte. Trp et Trn : coefficients de transmission.

de Pearson entre 0.75 et 0.9 selon les arbres, significatifs à 1%). De plus, les coefficients de transmission dépendent aussi du périmètre du tronc (Figure 38). La fonction monomoléculaire est celle qui décrit le mieux cette relation, si l'on réunit les résultats acquis sur billons, en conditions contrôlées, et sur les arbres de l'arboretum. L'équation de régression est la suivante :

$$[6] \quad Trn = 0.176 + (0.789 \times \text{Exp}(-0.026 \times P))$$

où Trn est le coefficient de transmission pour le liber en état de gel et P, le périmètre de l'arbre.

Il existe une relation entre les moyennes des températures maximales et minimales journalières de l'air, MTair $(=(T_{\max}+T_{\min})/2)$ et celles au niveau du cambium des troncs, MTcamb (figure 39). Cette relation est linéaire, et est différente selon l'état gelé ou non du liber. La pente des deux droites est différente (t de Student de 5.34, significatif à 1%, ddl=124). Les droites de régression calculées sont les suivantes :

Liber non gelé : [7] $MT_{\text{camb}} = 0.895 (\pm 0.021) \times MT_{\text{air}} - 0.522 (\pm 0.133) \quad r^2=0.963$

Liber gelé : [8] $MT_{\text{camb}} = 0.393 (\pm 0.038) \times MT_{\text{air}} - 0.522 (\pm 0.062) \quad r^2=0.931$

Les intervalles de confiances associés aux valeurs MTcamb prédites sont de l'ordre de $\pm 0.7^\circ\text{C}$ et $\pm 0.4^\circ\text{C}$ dans les cas respectifs du liber gelé et du liber non gelé.

3. Construction du sous-modèle 1

Les variables d'entrées sont les températures maximales et minimales journalières de l'air, à partir desquelles nous pouvons calculer les valeurs horaires de cette température (Choisnel *et al*, 1990, Cf page 26). Nous sommes en mesure de calculer de façon itérative la température du cambium en fonction des variations de celle de l'air. En effet, à partir de l'équation [5] (Cf page 68) :

$$Tc(h) = Tc(h-1) + Tr \times [(Ta(h-1) - Ta(h-3))]$$

De plus, nous pouvons estimer le coefficient de transmission Tr qui intervient dans cette équation :

- Par l'équation [6] (Cf page 69), si le liber est gelé (Trn).
- En ajoutant 0.219 par rapport à Trn si le liber n'est pas gelé (Trp).

Ce modèle a deux inconvénients importants : il faut l'initialiser et les erreurs éventuelles se répercutent, et peut-être s'amplifient, d'itération en itération. Il est possible de résoudre ces deux problèmes grâce aux équations [7] et [8] (Cf page 69). Celles-ci permettent de vérifier qu'il n'y a pas

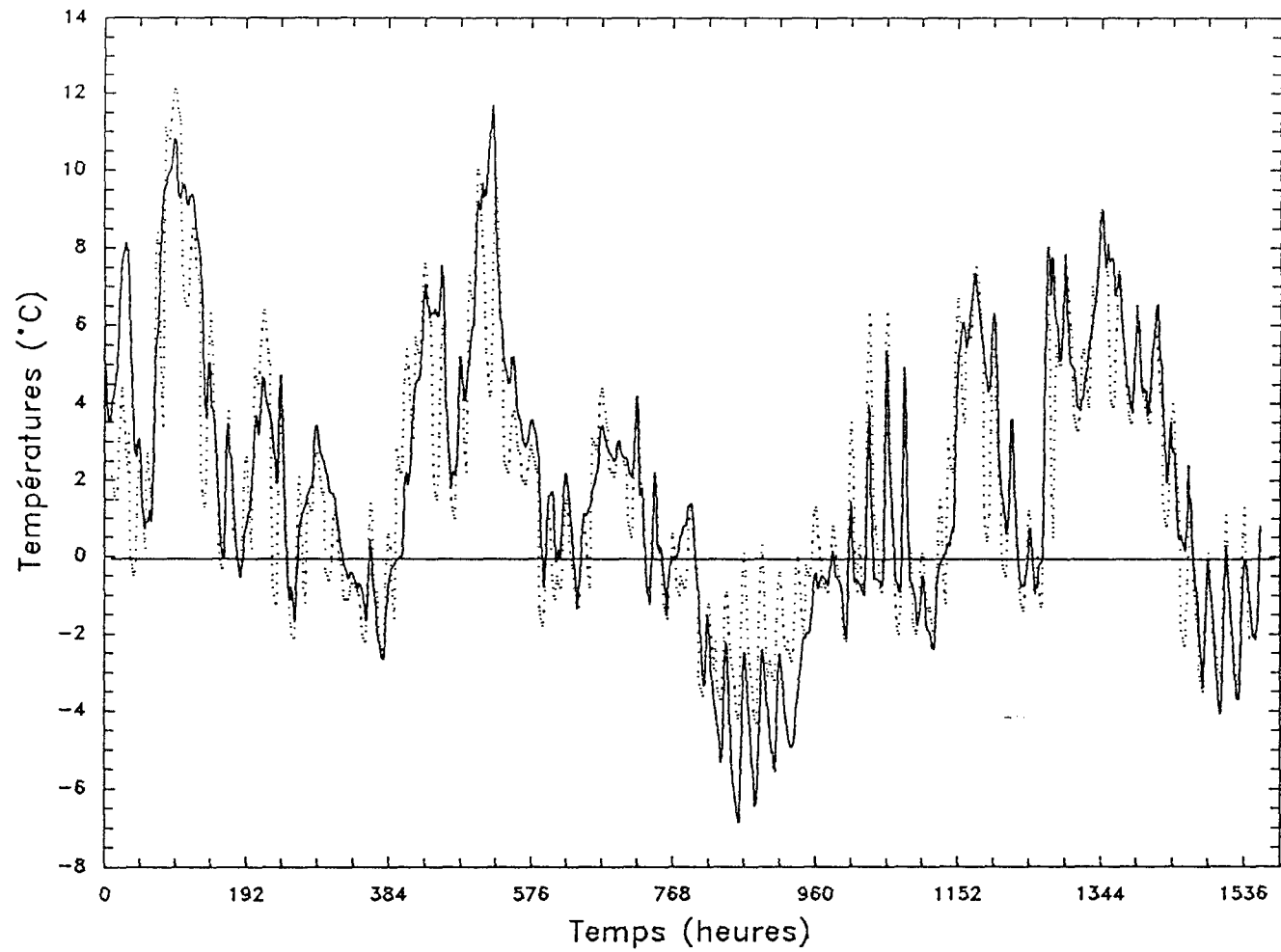


FIGURE 41. Variations des températures cambiales mesurées (—) ou estimées par le sous-modèle 1 (...) sur un arbre de l'arboretum de Nancy durant l'hiver 91-92 (périmètre : 68 cm). Le temps 0 représente le 13/12/91.

dérive de la température cambiale estimée. Une fois calculées les valeurs horaires de la journée, nous pouvons vérifier que la température moyenne journalière du cambium n'est pas trop différente de la valeur prédite par l'équation [7] ou [8], c'est à dire qu'elle se situe dans l'intervalle de confiance qui encadre celle-ci. Dans le cas contraire, il est possible de corriger l'ensemble des valeurs de la journée, en ajoutant à chacune d'entre elles l'écart entre les moyennes estimées par les équations et par le modèle itératif. D'après la figure 39, nous avons placé à MTcamb égale à 0.5°C le seuil entre l'application de l'équation [7] et celle de l'équation [8].

Nous avons estimé les températures cambiales du tronc des arbres de l'arboretum durant l'hiver 1991 par cette méthode. La comparaison avec les données mesurées montre que l'estimation est légèrement biaisée. Si l'on effectue la régression des valeurs estimées sur les valeurs observées, l'ordonnée à l'origine est différente de 0 (t de student de 6.87, significatif à 1% ddl=1085) et la pente est différente de 1 (F=24.01, significatif à 1%). L'équation est la suivante :

$$[9] \quad T_{mes} = 0.91 \times T_{est} + 0.21 \quad r = 0.897$$

où Tmes est la moyenne entre les températures aux faces sud et nord du tronc. Nous tiendrons compte de cette correction dans le sous-modèle 1.

Notre sous-modèle 1 comporte donc trois phases résumées sur la figure 40 qui correspondent aux procédures 'calcul_temp_air', 'calcul_temp_cambium' et 'correction_temp_cambium' du programme SURVIE_H. Les variables de sortie sont les températures horaires du cambium.

E. VALIDATION ET TESTS DU MODELE

1. Validation du sous modèle 1, décrivant la variation de la température au niveau du cambium en fonction de la température de l'air

Il a été construit à partir des données mesurées sur billons, en conditions contrôlées, et sur les arbres de l'arboretum, durant l'hiver 1991. Nous allons comparer ses prédictions avec les valeurs mesurées sur les mêmes arbres de l'arboretum, mais durant l'hiver 1992.

La figure 42 montre la relation entre les sommes de températures (degrés-heure) journalières au-dessous ou au-dessus de 0°C (DHN ou DHP) mesurées et celles estimées par le sous-modèle 1. Une régression linéaire des DHN et DHP estimés sur les DHN et DHP mesurés montre que l'ordonnée à l'origine ne diffère pas de 0 (t de Student de 1.08, de probabilité 28.2% ddl=479) et la pente de 1 (F=2.8, de probabilité 6.7%). Les prédictions du sous-modèle sont donc globalement bonnes pour une période qui, en 1991-92 est assez différente de celle de 1990-91 du point de vue de la position des séquences de gel.

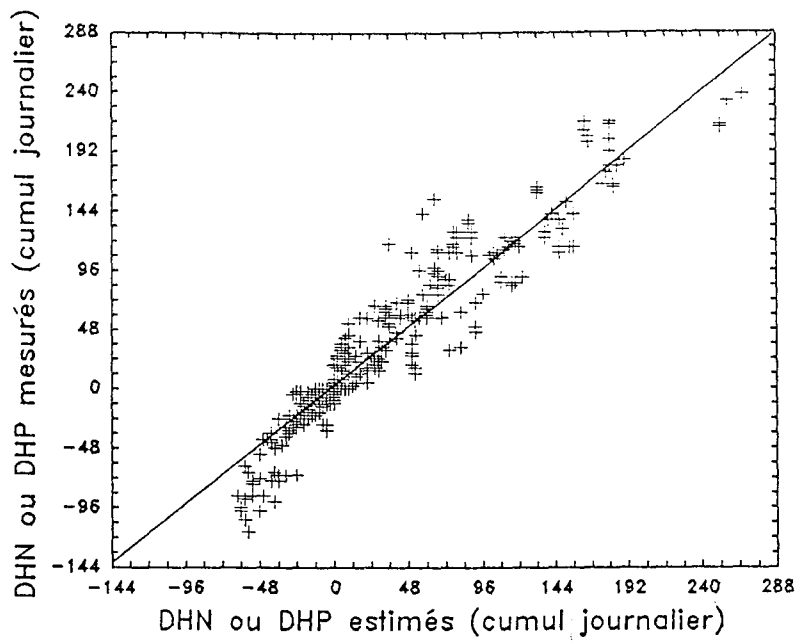


FIGURE 42. Sous-modèle 1 d'estimation de la température cambiale : validation à partir des données mesurées à l'arboretum de Nancy durant l'hiver 91-92 (variables d'entrées : périmètre, température maximale et minimal journalière)
DHN et DHP sont les degrés-heures négatifs ou positifs

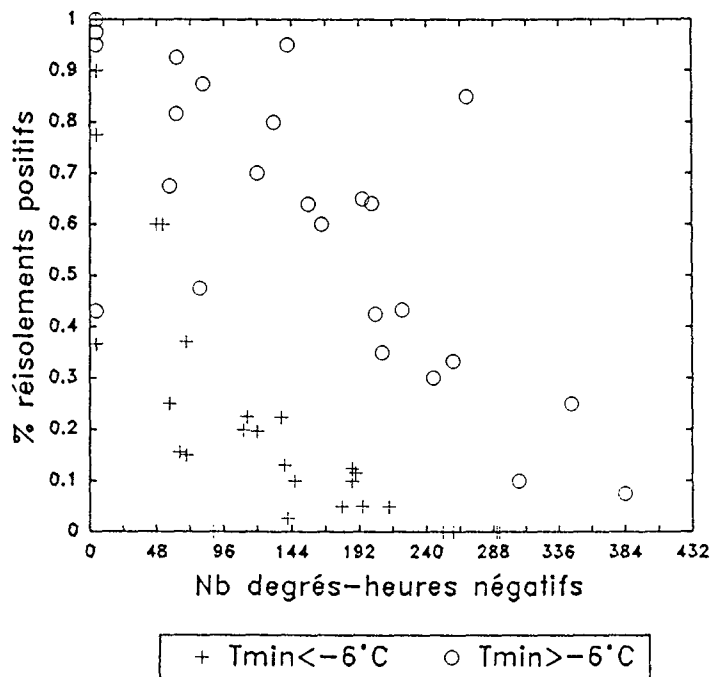


FIGURE 43. Survie de *P.cinnamomi* sur billons de *Q.rubra* soumis à des températures fluctuantes (conditions contrôlées).

En effet, la période du 6/12/90 au 10/1/91 est caractérisée par un épisode de gel assez long, du 6/12 au 20/12, suivi par une période sans gel. Au contraire, durant l'hiver 91-92, les mesures commencent sur une période sans gel, du 13/12 au 23/12, puis surviennent quelques courts épisodes de gel (moins de 24h) et deux épisodes de gel importants (figure 41).

Pourtant, les DHN estimés deviennent trop élevés par rapport aux DHN mesurés pour de faibles valeurs (figure 42). Ceci correspond à une période où la température moyenne journalière du cambium est inférieure à -2°C (figure 41). Durant cette période, nous extrapolons l'équation [8] hors de son domaine de validité (figure 39). La structure du sous-modèle 1 n'est donc pas remise en cause : il donne de bons résultats si la température moyenne journalière du cambium reste dans l'intervalle de -2°C à 10°C sur lequel il a été construit (figure 41).

Il est possible d'étendre cet intervalle à des températures moyennes journalières du cambium entre -7°C et -2°C en utilisant les données de l'hiver 91-92 pour établir l'équation [8]. L'interaction Périmètre du tronc (P) x Température moyenne journalière de l'air (MTair) est alors aussi une variable explicative de la température moyenne du cambium (MTcamb) (t de Student de -3.884 , significatif à 1%, ddl=59). L'équation de régression est la suivante :

$$\text{MTcamb} = -0.38 (\pm 0.097) + [0.933 (\pm 0.091) - 0.0023 (\pm 0.0006) \times P] \times \text{MTair} \quad r^2=0.740$$

Cette équation sera utilisée dans le modèle SURVIE_H final à la place de l'équation [8]. Elle donne, entre 0 et -2°C , des résultats très comparables et permet une bonne estimation des températures horaires du cambium entre -7°C et -2°C . Il faudra s'assurer, lors de l'utilisation du modèle SURVIE_H, que les températures moyennes journalières du cambium sont comprises dans cet intervalle, c'est-à-dire que les moyennes de températures journalières de l'air reste entre -8°C et 10°C .

2. Validation du sous-modèle 2, décrivant la survie de P.cinnamomi à températures négatives

Sur 'billons' artificiels de chênes rouges soumis à des températures fluctuantes, la survie de P.cinnamomi, mesurée par le taux de réisolement, est assez variable à une même date de prélèvement. Nous présenterons uniquement la moyenne pour les lésions prélevées à une même date.

Certains billons, notamment au cours de la première série d'expérience, ont été utilisés un peu tard : les lésions sont trop vieilles, comme le montre alors le faible taux de réisolement initial (figure 43). Mais, ceci n'explique que certaines des mauvaises survies observées entre 48 et 96 DHN. En particulier, cela ne permet pas d'expliquer la baisse plus rapide du taux de réisolements positifs observée sur les billons ayant subi des températures inférieures à -6°C (figure 43). Sur ceux-ci, les

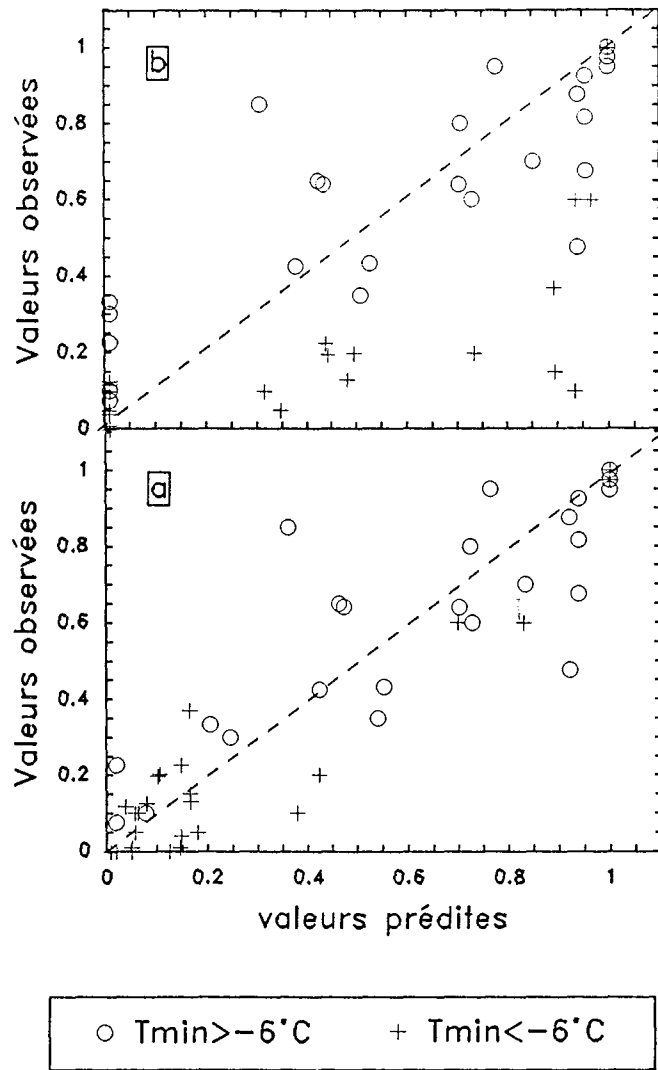


FIGURE 44. Sous-modèle λ d'estimation de la survie de *P.cinnamomi* au-dessous de $0^{\circ}C$: validation à partir des données mesurées sur billons à Nancy.

Modèle calculé à partir des survies :

a: Sur support liber

b: Sur support agar

derniers réisolements de P.cinnamomi sont réalisés vers 216 à 240 DHN. Par contre, sur billons n'ayant subi que des températures supérieures à -6°C , P.cinnamomi est encore réisolable après 384 DHN. Sur ces billons, la survie du pathogène paraît être fonction linéaire du nombre de DHN.

Pour tester le sous-modèle 2, nous avons tenu compte des faibles taux de réisolement initiaux observés pour 3 des 'billons' (figure 43) en prenant ces valeurs pour initialiser la note de survie, normalement initialisée à 1. La figure 44 compare les résultats mesurés aux prédictions des sous-modèles. Celui construit à partir des taux de réisolement sur support liber (équation [2], page 56) prédit correctement ce qui est observé sur 'billons' (figure 44a). Si l'on effectue une régression linéaire, l'ordonnée à l'origine n'est pas significativement différente de 0 (t de Student de 1.096, de probabilité entre 20 et 30%, ddl=51). Si l'on impose une ordonnée à l'origine nulle, la pente n'est pas significativement différente de 1 (F=3.9, de probabilité 5.4%).

Par contre, le sous-modèle construit à partir des taux de réisolement sur support agar (équation [1], page 56) ne permet pas une bonne prédiction (figure 44b). En particulier, il sous-estime les notes de survie inférieures à 0.4 et surestime celles pour les 'billons' ayant subi des températures inférieures à -6°C .

Le modèle développé à partir des données acquises sur support liber est donc celui qui permet la meilleure description de l'évolution des taux de réisolement sur billons. Mais, il reste possible que le taux de réisolement à partir du liber soit une mauvaise mesure de la survie de P.cinnamomi. Nous testerons donc aussi, au chapitre suivant, une version du modèle utilisant l'équation [1], développée à partir des taux de réisolement sur agar.

Les résultats acquis sur billons, dans des conditions plus proches des conditions naturelles que celles utilisées lors des expériences du chapitre précédent, confirment qu'il existe un seuil situé vers -6°C au-dessous duquel P.cinnamomi survit moins bien pour un même nombre de DHN (figure 43). L'utilisation de ces derniers semble pleinement justifiée au vu des taux de réisolement mesurés sur les billons n'ayant pas subi de températures au-dessous de -6°C .

3. Test du modèle SURVIE_H à partir des données enregistrées à l'arboretum de Nancy

Nous avons testé le sous-modèle 2 par des simulations à partir des données enregistrées à l'arboretum de Nancy durant les hivers 90-91 et 91-92. Deux types de simulations ont été réalisés :

- Une comparaison des notes de survie calculées par le sous-modèle 2 à partir des moyennes horaires des températures cambiales mesurées aux faces sud et nord des arbres avec les notes de survie calculées par le modèle SURVIE_H complet, à partir du périmètre des arbres et des maxima et minima journaliers de l'air. Ceci permet de tester la sensibilité du sous-modèle 2 au type

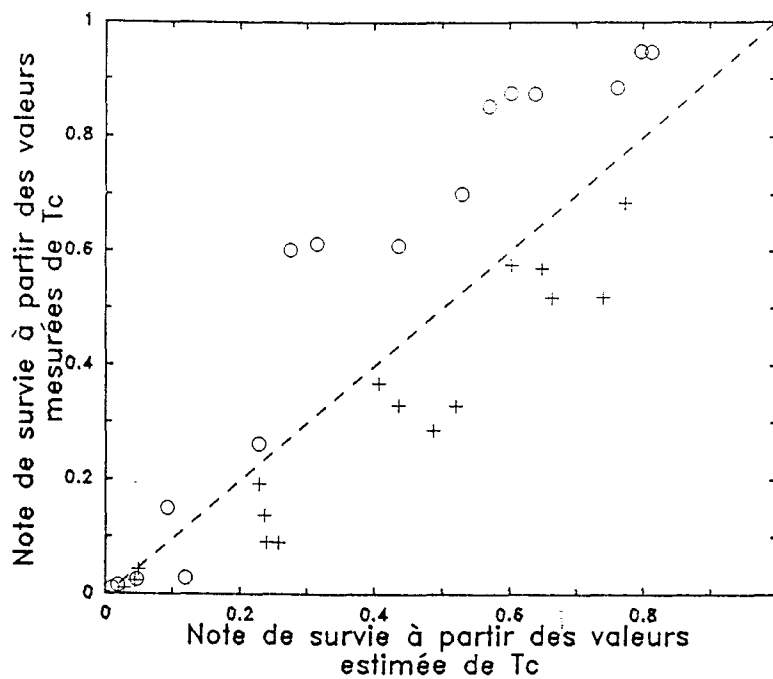


FIGURE 45 . Sensibilité du sous-modèle 2 au type de données de températures cambiales, mesurées ou estimées par le sous-modèle 1 (Arboretum Nancy, 1991 et 1992).
essais du modèle à partir des données 1991 (+) et 1992 (o).

TABEAU 14. Calcul d'une note de survie théorique par le sous-modèle 2 à partir des valeurs de température cambiale mesurées sur les arbres de l'arboretum de Nancy en 1991-92 : influence du périmètre du tronc et de l'orientation, face nord ou face sud.

Périmètre du tronc	68		110		153		219	
Orientation sur le tronc	Nord	Sud	Nord	Sud	Nord	Sud	Nord	Sud
heure 840	0.237 ^a	0.333	0.231	0.610	0.509	0.867	0.595	0.812
heure 1100	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.010	0.000	0.010
Heure 1540	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.010

^aEstimation de la note de survie à 3 heures différentes au cours de l'hiver (voir la figure 42).

de température, mesurée ou estimée par le sous-modèle 1 (figure 45).

Plusieurs notes sont fournies par arbres pour les hivers 90-91 et 91-92 : la simulation a été réalisée sur l'ensemble de la période où les températures cambiales ont été mesurées et sur des séquences incluses dans cette période. Les estimations diffèrent pour les deux années : en 1991, il y a toujours surestimation de la note tandis qu'en 1992, il y a, au contraire, sous-estimation. L'utilisation du sous-modèle 1 pour estimer la température cambiale est donc susceptible d'entraîner des biais. Toutefois, il est à noter que, pour les deux hivers, le modèle SURVIE_H se montre fiable pour les notes de survie proches de 0.

- Une estimation des notes de survie par le sous-modèle 2 à partir des différentes températures cambiales mesurées durant l'hiver 91-92. Ceci permet de mettre en évidence l'importance que pourrait avoir le périmètre du tronc ou l'orientation nord ou sud du chancre, sur la survie hivernale de P.cinnamomi (tableau 14). Après des périodes de fort gel, aux heures 1100 et 1540, le sous-modèle 2 ne calcule de notes de survie différentes de 0 que sur les faces sud des troncs ayant le périmètre le plus gros. En particulier, le sous-modèle prédit une meilleure survie de P.cinnamomi sur des arbres ayant un périmètre de tronc de 150 à 200 cm. Ce dernier paramètre est pris en compte par le sous-modèle 1. Ceci n'est pas le cas de la différence de température entre les faces nord et sud des troncs, plus difficile à modéliser car elle dépend de l'ensoleillement. Nous tenterons néanmoins d'en tenir compte par une simulation de la survie de P.cinnamomi à la face sud des troncs, en rajoutant 0.5°C à la température estimée par le sous-modèle 1.

Un test plus complet du modèle SURVIE_H sera réalisé au chapitre suivant. Une discussion générale sur le modèle sera alors présentée.

CHAPITRE VI :

**ETUDE DE L'INFLUENCE DES FACTEURS
ENVIRONNEMENTAUX SUR LA VARIABILITE
STATIONNELLE ET ANNUELLE DE L'ENCRE DU
CHENE**

A. PROTOCOLES EXPERIMENTAUX

1. Enquête sur l'intensité de l'encre en forêt de Mixe

Nous avons établi durant l'année 1991 une cartographie de l'impact de l'encre sur les chênes rouges de la forêt communale de Mixe (massif de Mixe-Bidache). Une carte de la zone étudiée est représentée figure 46. Cette forêt est la seule de la région comportant une surface de chêne rouge aussi grande, plus de 200 ha, et où celui-ci se trouve à peu près dans toutes les conditions écologiques. Il y est souvent en mélange avec d'autres chênes, pédonculés ou sessiles. Des parcours de type D.S.F.(Cf page 22) ont été réalisés dans toutes les zones comportant suffisamment de chênes rouges, c'est-à-dire au moins 60 arbres par parcours. Au cours de l'enquête, seuls les Q.rubra ont été pris en compte.

Chaque parcours, et chaque grappe de 10 arbres dans un parcours, a été localisé de façon précise par rapport à la topographie et à l'exposition : pente, exposée au nord ou au sud, fond ou bas de pente, dorsale, plateau. Les dorsales sont définies comme des 'crêtes', zones de rupture de pente. Dans les forêts des coteaux basques, la topographie et l'exposition permettent de caractériser de façon acceptable les conditions écologiques d'un site (Aureau, 1989, Timbal, Hubert, communication personnelle).

Les parcours recourent la plupart du temps des zones écologiquement différentes. Les analyses statistiques ont donc été réalisées en regroupant les grappes de 10 arbres ayant les mêmes caractéristiques topographiques, sans tenir compte du parcours auquel elles appartiennent.

Durant l'été 1991, le 22/08, nous avons mesuré la teneur relative en eau (TRE) du liber de chênes rouges dans différents sites du massif de Mixe. Deux sites par position topographique (fond, pente sud, pente nord et nord-est, plateaux), ont été sélectionnés et la TRE a été mesurée sur 10 arbres par site (Cf page 27).

2. Etude dendrochronologique dans quelques stations du sud-ouest de la France

L'étude a porté sur quatre sites, Ainhoa, Mixe, Doat et Azereix, dispersés dans l'ensemble de l'aire de répartition connue de l'encre du chêne rouge (figure 5).

a) Mesure de l'intensité annuelle de l'encre

Des rondelles ont été prélevées sur cinq arbres par site (Cf page 19). Le développement de l'encre a été étudié par méthode dendrochronologique sur chacune de ces rondelles (Cf page 22).

Les pourcentages du périmètre atteint (PPA) mesurés chaque année sur les 5 rondelles d'un arbre (6 pour Doat) ont été sommés, donnant un critère que nous appellerons le PPA cumulé (PPA_C). Ce critère varie donc sur un intervalle de 0 à 500% (600% pour Doat). L'évolution annuelle (EA) du PPA cumulé est calculée comme suit :

$$EA = PPA_C(n) - PPA_C(n-1)$$

PPA_C(n) étant le pourcentage de périmètre atteint cumulé sur l'arbre pour l'année n.

Une augmentation du PPA_C, c'est-à-dire une EA positive, peut signifier une aggravation de la maladie aux niveaux (c'est à dire sur les rondelles) déjà colonisés ou le gain d'un niveau supplémentaire. Des EA nulles ou négatives signifient respectivement une stagnation ou une diminution du niveau de maladie. Ce critère est donc une mesure des variations annuelles du niveau de maladie sur un arbre donné.

Par contre, le PPA_C permet mal de comparer entre eux différents arbres ou différents sites, car il est très dépendant du nombre de rondelles par arbre et de leur hauteur de prélèvement.

Une étude sur l'orientation des lésions a été réalisée sur le site d'Azereix, de 1980 à 1989. Chaque rondelle a été divisée en 4 secteurs, est, nord, ouest et sud. Le pourcentage de périmètre atteint a alors été mesuré secteur par secteur, en procédant, pour un secteur, comme décrit page 22 pour une rondelle.

b) Utilisation des données météorologiques

L'origine des données météorologiques utilisées est indiquée page 26. Ces données sont les températures maximales et minimales journalières, les cumuls de degrés-heures supérieurs à 5.7°C journaliers (DH5.7), et les bilans hydriques (BH) par décade. Les cumuls de degrés-heures au-dessous de 0°C (DHNA) ont été calculés de novembre à mars, de façon à tenir compte de tous les gels de l'hiver.

Nous avons étudié l'influence des DH5.7 et des BH sur l'évolution annuelle du PPA_C (EA) en utilisant le programme FENETRE présenté page 30. L'influence des BH de l'année, puis des deux années précédentes a été étudiée successivement. Ceci a été fait site par site. Nous n'avons retenu que les périodes où la variable climatique considérée était corrélée significativement avec l'EA sur chacun des 4 sites. Les limites de chaque période ont alors été ajustées de telle façon qu'elles soient les mêmes pour les 4 sites : nous avons choisi celles qui donnaient la somme des 4 coefficients de corrélation maximale. Nous n'avons réalisé cette étude que pour les années où nous disposions de suffisamment de données sur le niveau d'infection des arbres par P.cinnamomi, c'est-à-dire à partir de 1968.

Les cumuls des variables climatiques sur les périodes sélectionnées, que nous appellerons les paramètres climatiques, ont été calculés. Nous avons alors étudié plus en détail leurs relations avec l'EA moyenne par site en utilisant trois méthodes :

- Par une analyse des coefficients de direction ('Path coefficient analysis', Cf page 29), nous avons cherché à préciser lesquels de ces paramètres climatiques avaient une influence directe sur l'EA moyenne par site. Pour cela, nous avons postulé des réseaux de relation entre les variables tels que celui illustré figure 9, l'EA moyenne par site étant la 'conséquence' et les paramètres climatiques les 'causes' (variables explicatives).

- Par des analyses en composantes principales (ACP) site par site, en prenant en compte tous les paramètres climatiques mis en évidence, L'EA moyenne par site étant une variable supplémentaire.

- Par des régressions linéaires multiples. La variable expliquée était l'EA moyenne par site. Les variables explicatives étaient celles utilisées pour les ACP. L'accroissement radial annuel moyen de chênes rouges sains poussant sur le même site (Robin, communication personnelle) a été inclus parmi les variables explicatives à Ainhoa. Les modèles ont été développés par un type de régression progressive (Cf page 30), la méthode du 'Maximum R improvement' (SAS, 1988). Celle-ci permet de tester tous les modèles possibles comportant un nombre défini de variables explicatives et de sélectionner celui donnant le plus fort r^2 . Nous avons recherché les 'meilleurs' modèles comportant entre 2 et 7 variables. Ceci a été fait site par site, puis tous sites confondus.

c) Utilisation du modèle SURVIE_H, estimant la survie hivernale de P.cinnamomi dans les tissus corticaux de Q.rubra

Nous avons testé 3 versions du modèle SURVIE_H :

- La version 1 et 2, utilisant les taux de réisolement mesurés sur support liber ou agar (équation [1] ou [2], page 56) et tenant compte de l'effet positif des températures supérieures à 5.7°C sur la croissance de P.cinnamomi dans les tissus corticaux de l'hôte (Cf page 64).

- la version 3, utilisant les taux de réisolement mesurés sur support liber et ne tenant pas compte de cet effet positif.

Les variables d'entrée ont été les températures maximales et minimales journalières de novembre à mars, de façon à tenir compte de tous les gels de l'hiver, et le périmètre de la rondelle de base des arbres.

Enfin, nous avons estimé une note de survie par la version 1 du modèle SURVIE_H :

- En fixant arbitrairement à 100 le périmètre de tous les arbres, chaque année (Note '100').

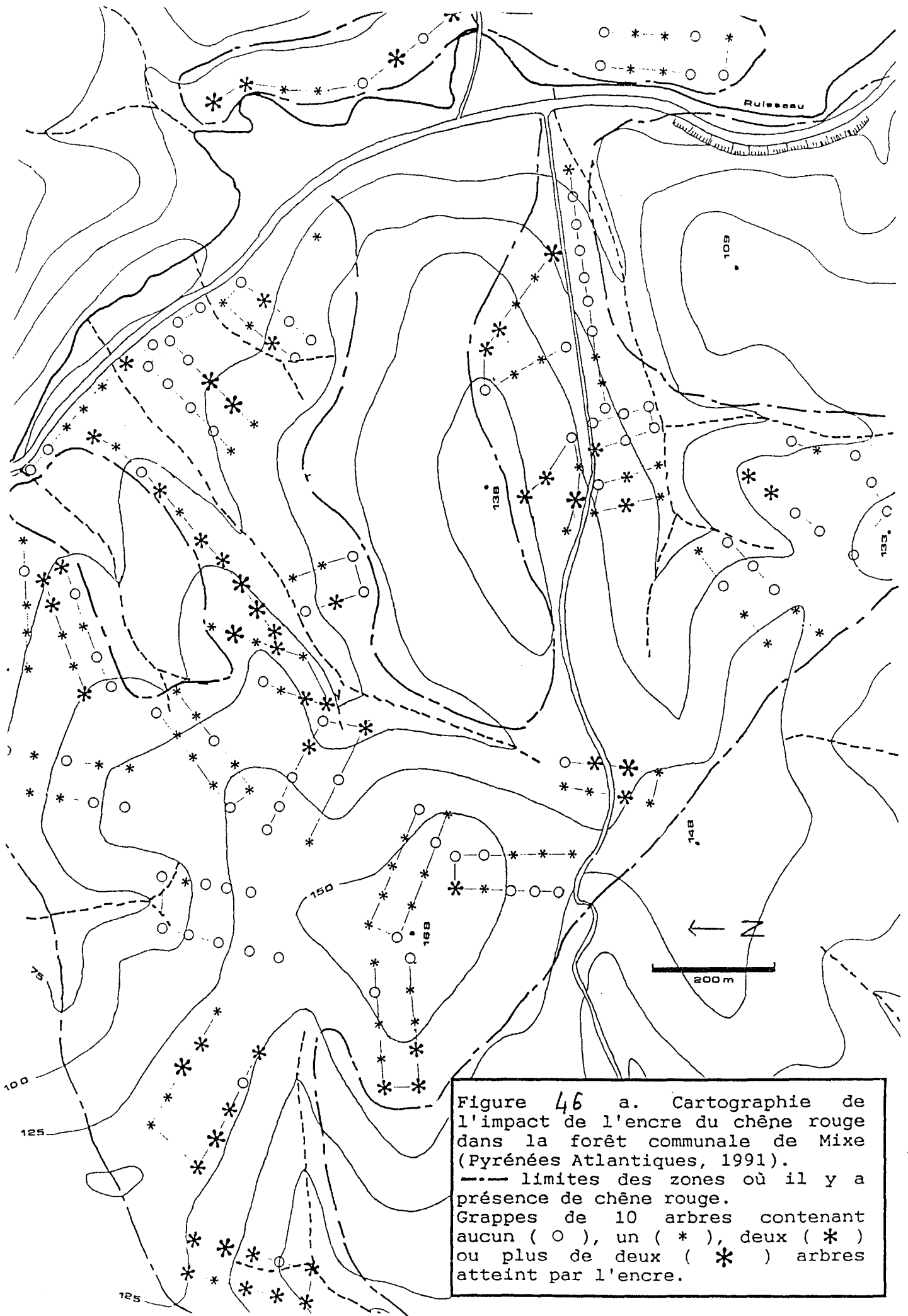


Figure 46 a. Cartographie de l'impact de l'encre du chêne rouge dans la forêt communale de Mixe (Pyrénées Atlantiques, 1991).
 --- limites des zones où il y a présence de chêne rouge.
 Grappes de 10 arbres contenant aucun (○), un (*), deux (**), ou plus de deux (***) arbres atteint par l'encre.

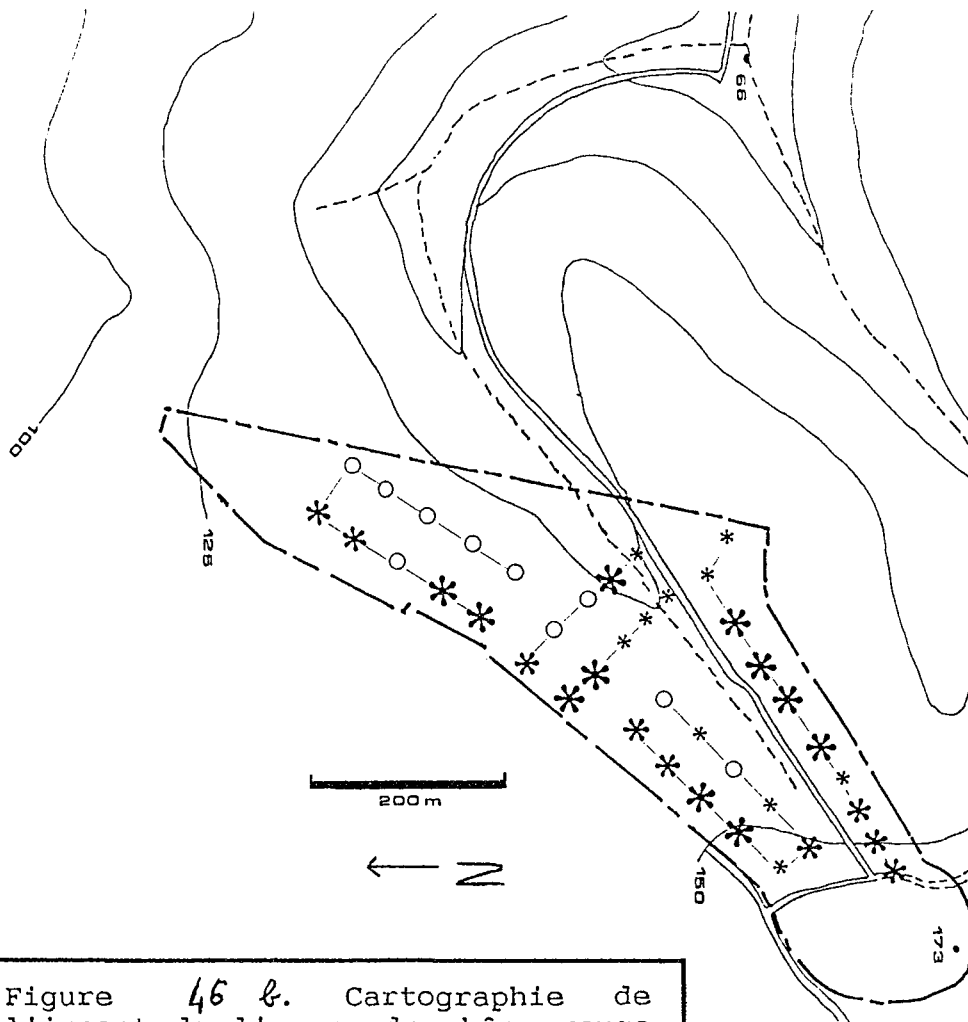


Figure 46 b. Cartographie de l'impact de l'encre du chêne rouge dans la forêt communale de Mixe (Pyrénées Atlantiques, 1991).
 - - - limites des zones où il y a présence de chêne rouge.
 Grappes de 10 arbres contenant aucun (O), un (*), deux (*) ou plus de deux (*) arbres atteint par l'encre.

TABLEAU 15. Répartition de l'encre du chêne rouge sur le massif de Mixe (Pyrénées atlantiques) : influence de la position topographique.

Position topographique	Effectif ^a total	% atteint par l'encre ^b	% présentant un chancre de plus de 1 m
Fond et bas de pente	629	7.0%	2.2%
Pente nord et nord-est	550	7.5%	2.0%
Pente sud	657	11.6%	5.2%
Dorsale	330	15.5%	3.6%
Plateau	632	12.0%	4.9%

^aEn arbres : ensemble des grappes de 10 arbres occupant cette position topographique.

^bArbres présentant un chancre visible.

TABLEAU 16. Comparaison de la teneur relative en eau (TRE) du liber de chênes rouges situés à différentes positions topographiques (Massif de Mixe, 1991).

Source	DL	SC	F	P>F
Modèle	3	103.97	2.96	0.0388
Erreur	65	761.76		
Total corrigé	68	865.73	$r^2=0.12$	
Topographie	3	103.97	2.96	0.388
Moyenne :	Pentes S 80.1%	Plateaux 81.9%	Pentes NNE 83.2%	Fonds 83.9%

Celui-ci varie dans la réalité de 60 à 110 à Ainhoa, de 70 à 180 à Azereix, de 70 à 150 à Doat et de 60 à 160 à Mixe.

- En rajoutant 0.5°C aux températures horaires estimées au niveau du cambium (Note 'sud'). Ceci tient compte des différences de températures constatées au chapitre précédent entre les faces nord et sud des troncs.

B. RESULTATS

1. Cartographie de l'impact de l'encre en forêt de Mixe

Les résultats de l'enquête sur l'impact de l'encre sur chênes rouges en forêt de Mixe sont présentés aux figures 46a et 46b. Trente parcours ont été réalisés, soit un total d'environ 2800 arbres examinés. Une surface d'environ 130 ha a été cartographiée : si l'on compte, en moyenne, 200 chênes rouges par hectare, ceci représente un échantillonnage des arbres présents proche de 10%. Q.rubra se trouve dans toutes les positions topographiques, du bord du ruisseau au haut du plateau. Les pentes nord nord-est (NNE) sont souvent assez douces alors que les pentes sud (S) sont en général assez abruptes.

L'impact de l'encre est globalement faible comparé à celui mesuré sur d'autres massifs (Cf tableau 1) : 10.3% en moyenne, variant selon les parcours de 2 à 25% des arbres atteints. Il est hétérogène, en fonction de la position topographique : plus élevé sur les pentes S, dorsales et plateaux, comparé aux fonds, bas de pentes et pentes NNE (Cf figure 46 et tableau 15). La différence entre ces différentes positions topographiques est significative ($X^2=22.48$, significatif à 1%, ddl=4). Les arbres présentant des attaques graves d'encre (chancre dépassant 1m de hauteur) sont plus fréquents sur les dorsales, plateaux et pentes S que sur les pentes NNE, fonds et bas de pentes ($X^2=11.52$, significatif à 1%, ddl=1).

Ceci n'est qu'un résultat général : sur certains plateaux (point coté 168), l'impact de l'encre reste faible; il peut être assez élevé dans un fond, sur la rive droite du ruisseau (figure 46a).

Le 22/8/91, les teneurs relatives en eau (TRE) du liber des arbres dépendent de la position topographique de ceux-ci (tableau 16). Les arbres situés sur les pentes sud ont une TRE du liber significativement plus faible que ceux situés dans les fonds.

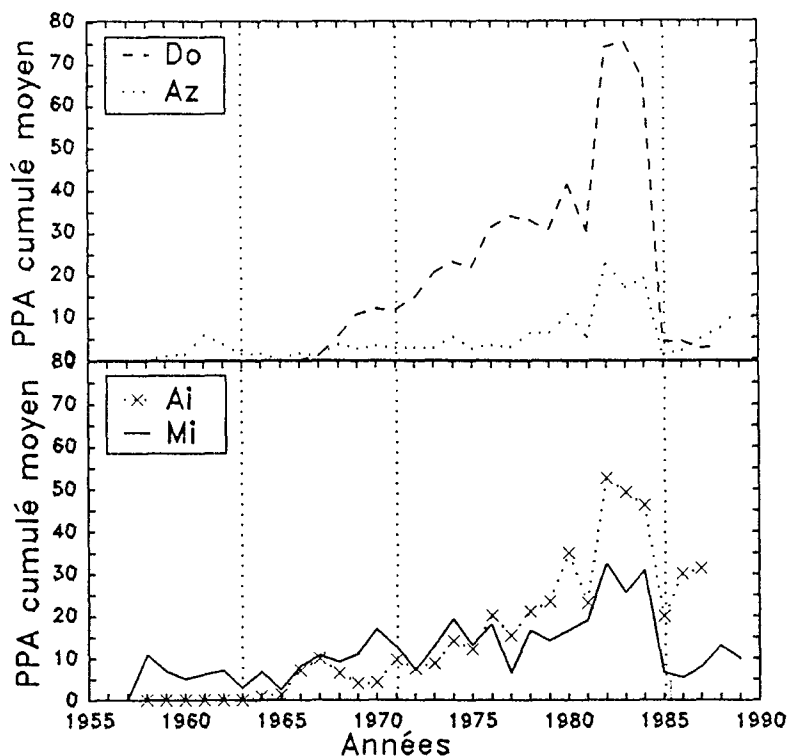


FIGURE 47. Evolution de l'encre sur les arbres étudiées de 1965 à 1990 : moyenne par station du pourcentage du périmètre atteint (PPA) cumulé.

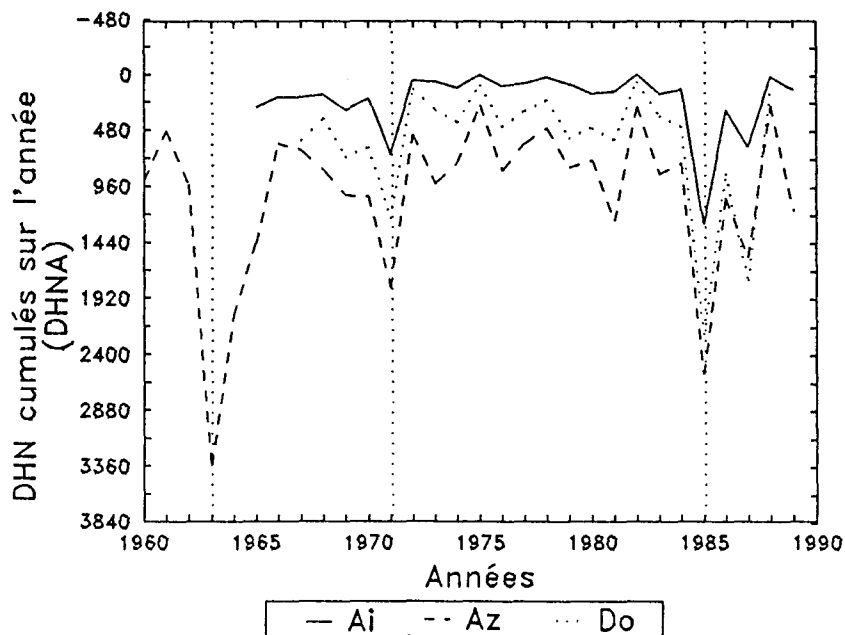


FIGURE 48. Evolution du nombre de degrés-heures négatifs (DHN) cumulés sur l'hiver (novembre à mars) au cours de la période étudiée à Biarritz, Tarbes et Salles d'Armagnac.

2. Etude de la variabilité annuelle de l'encre sur 4 sites du sud-ouest de la France

a) Développement des chancres

(1) Inclusion des lésions dans le bois

Deux types de lésions en cours d'inclusion peuvent être observées sur les rondelles. Le premier correspond à une réaction par développement de bourrelets cicatriciels après mort du cambium. Le second type, caractérisé par l'absence de bourrelets cicatriciels, est présenté figures 50. Une couche de bois, plus ou moins épaisse et continue selon le degrés d'inclusion de la lésion, est nettement visible à l'intérieur du liber. Durant une grande partie du processus d'inclusion, le liber entourant la lésion (liber 'inclus') reste en continuité avec le liber 'normal' (figures 50a et b). La figure 50c montre une lésion totalement incluse : une zone de liber sain est visible autour de la lésion proprement dite.

Ce type d'inclusion des lésions est présent sur les arbres des quatre sites étudiés. Les deux modes d'inclusion coexistent sur la plupart des arbres étudiés, mais, souvent, l'un des deux est largement majoritaire.

(2) Evolution du PPA cumulé

La figure 47 montre comment évolue le pourcentage du périmètre atteint cumulé (PPA_C) moyen dans chacun des 4 sites. La présence de P.cinnamomi est ancienne : les premières attaques sur les arbres étudiés datent de 1958 à Mixe, 1959 à Azereix, 1966 à Ainhoa et 1967 à Doat. Mais, la maladie ne se développe réellement qu'après 1965 : 75% des arbres de l'étude sont atteints par P.cinnamomi pour la première fois entre 1965 et 1973.

L'évolution du PPA_C moyen par site est alors très irrégulière. Certaines années, ce critère augmente partout : 1974, 1976, 1980 et surtout 1982 (figure 47). Ces années là, le PPA augmente en général sur toutes les rondelles atteintes d'un arbre, et non pas seulement sur la rondelle de base ou à un autre niveau particulier. A Azereix, le PPA_C moyen n'augmente réellement qu'en 1982. Auparavant, il est pratiquement constant et reste faible (figure 47).

Pour d'autres années, ce critère diminue, en 1975, 1977, 1981 et 1983, ou s'effondre, en 1985. Les lésions incluses peuvent alors disparaître totalement de certaines des rondelles attaquées auparavant. Elles restent présentes à d'autres niveaux à partir desquels elles recolonisent les zones perdues. Il arrive à plusieurs reprises que P.cinnamomi persiste dans la partie supérieure du chancre d'où il se développe après vers la partie inférieure. En 1985, les lésions incluses disparaissent même totalement, pour ne plus réapparaître, sur 3 arbres répartis à Azereix, Doat et Mixe. Ces arbres

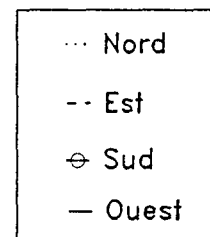
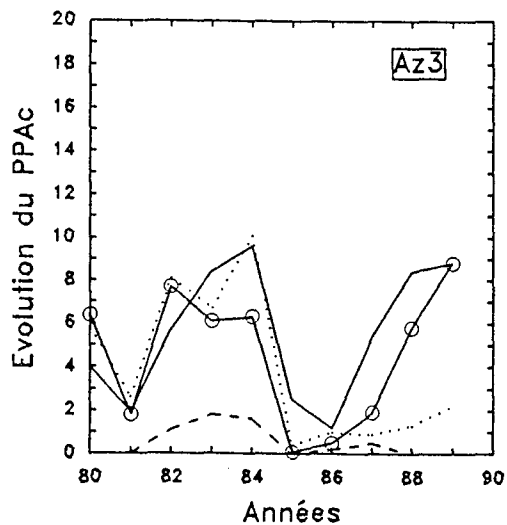
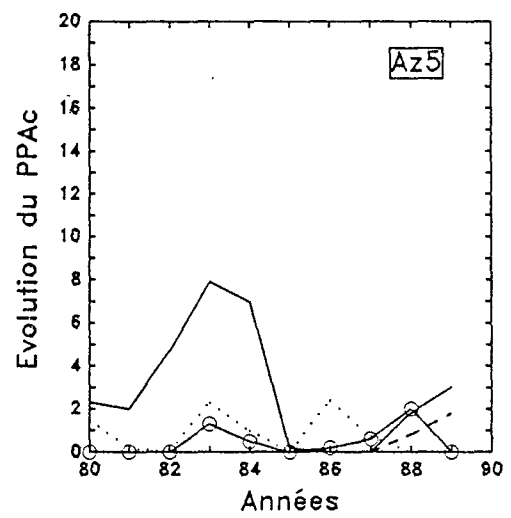
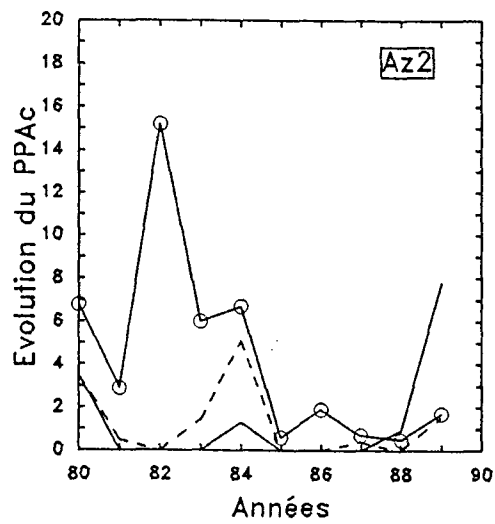
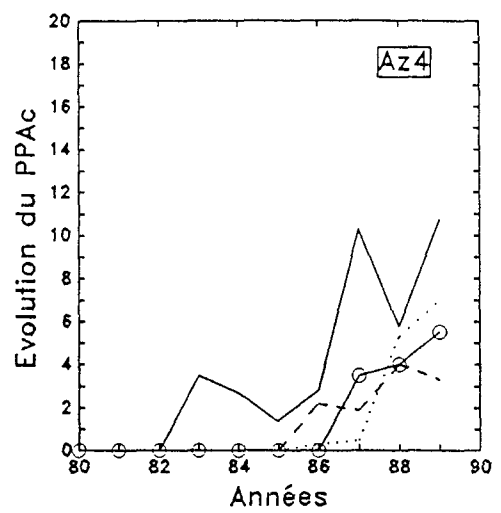
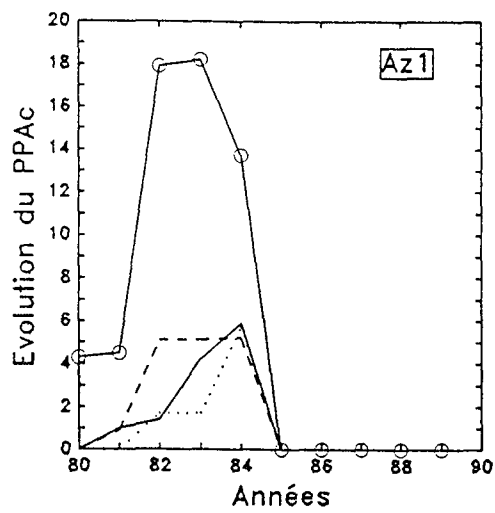


FIGURE 49. Evolution du pourcentage de périmètre atteint cumulé (PPAc) sur les quatre orientations du tronc des arbres d'Azereix (1980-1989).

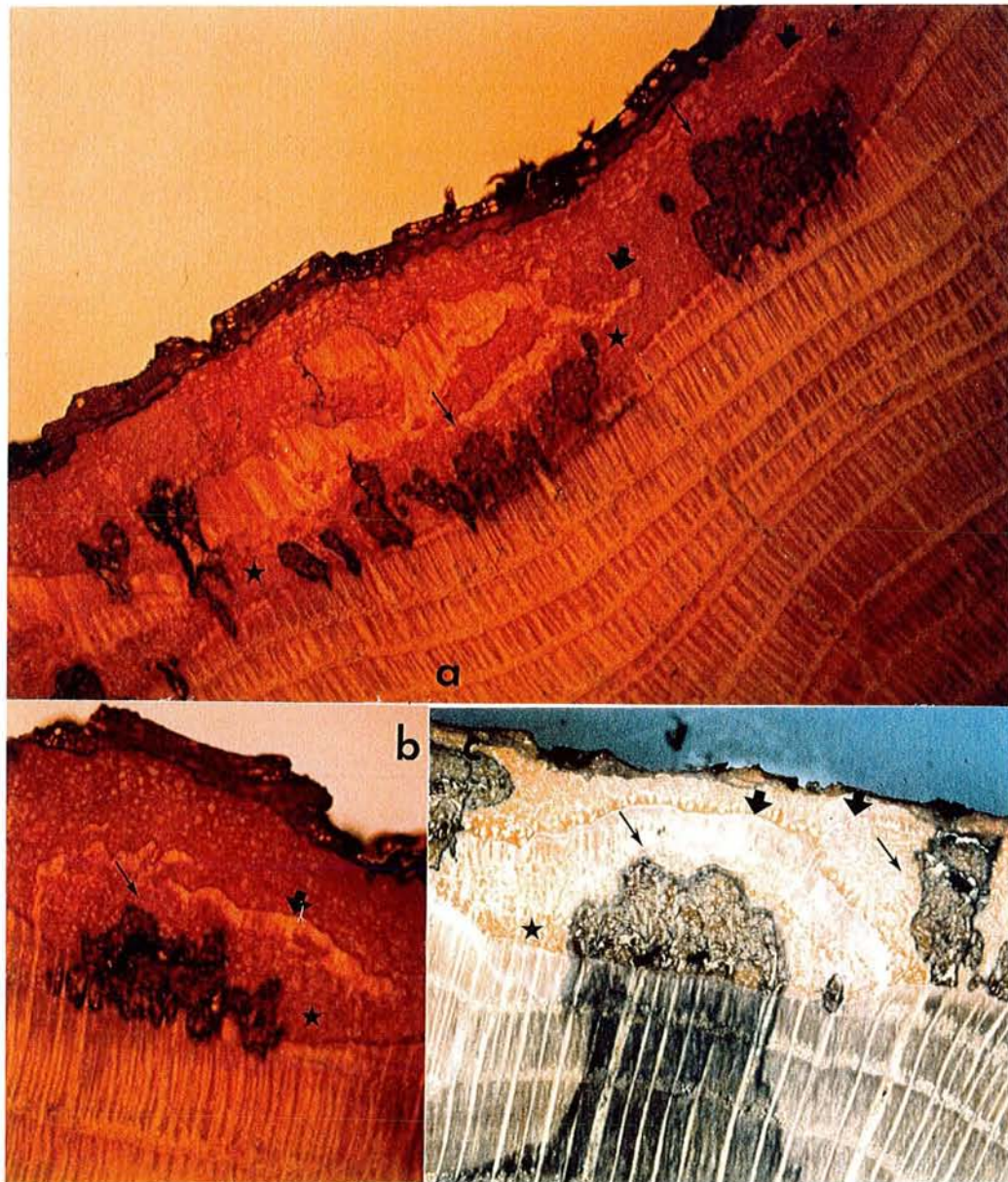


Figure 50 . Mode d'inclusion dans le bois de lésions corticales de P.cinnamomi sur chêne rouge.

- : Lésions corticales de P.cinnamomi.
- ◆: Bois formé dans l'épaisseur du liber, incluant à terme la lésion dans le tronc. Différents stades :
 - couche de bois fine et discontinue (a, b, c).
 - couche plus épaisse et toujours discontinue (a).
 - couche continue ayant totalement englobée la lésion (c).
- ★: Liber sain, inclu en même temps que la lésion.

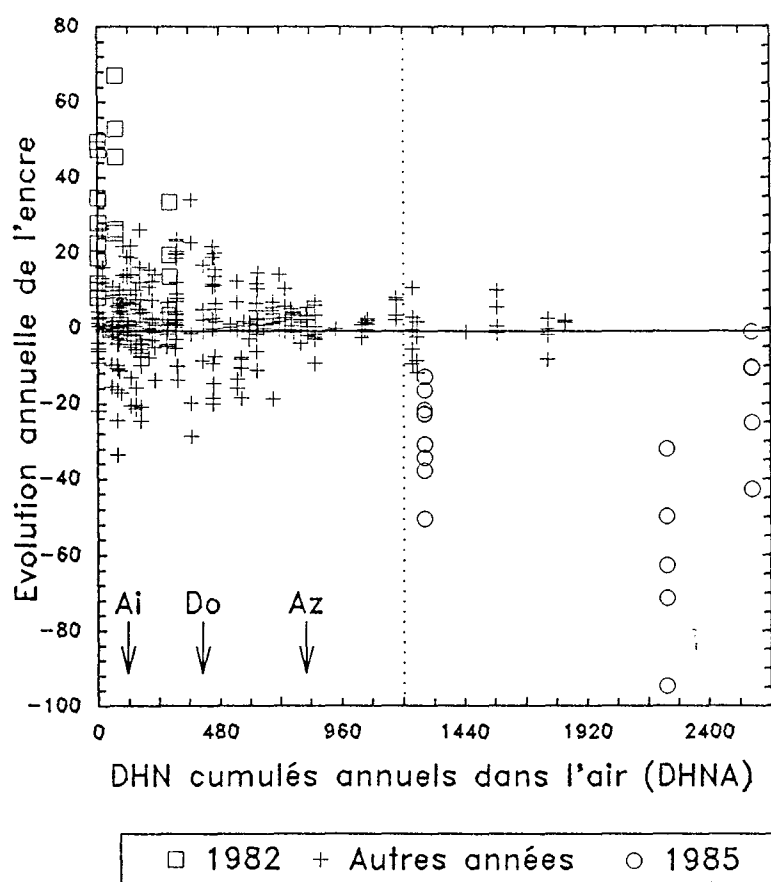


FIGURE 51. Evolution de l'encre sur les arbres étudiés dans 4 stations du Sud-ouest de la France : influence du froid hivernal.

Evolution annuelle de l'encre : $PPA(n) - PPA(n-1)$.
 $PPA(n)$: pourcentage cumulé du périmètre atteint l'année n .

Les flèches représentent la médiane des DHN cumulés de novembre à mars (DHNA) pour chaque station.

guérissent alors totalement.

L'évolution annuelle du PPA_C (EA) varie de -100 à 70. Des EA inférieures à -20 indiquent une baisse très importante de l'intensité de la maladie, avec, souvent élimination totale de P.cinnamomi de plusieurs ou même de la plupart des rondelles précédemment colonisées. Les autocorrélations d'ordre 1 ne sont pas significatives pour les séries de EA dans chacun des quatre sites.

(3) Influence de l'orientation

Le PPA_C est plus important au sud ou à l'ouest sur 4 des arbres (figure 49). Sur les 5 arbres, les lésions incluses disparaissent des secteurs nord et est en 1985. Elles réapparaissent en 1986 sur les arbres 3, 4 et 5, mais uniquement sur la rondelle de base. Par contre, en 1985, les lésions incluses persistent sur les secteurs sud de l'arbre 2 et sur le secteur ouest des arbres 3 et 4.

b) Influence de la température

(1) Températures favorables

Il existe, dans les 4 sites étudiés, des corrélations de Pearson significatives entre l'EA et le cumul des degrés-heures supérieurs à 5.7°C sur certaines périodes. Ces corrélations restent faibles, inférieures à 0.28. Aucune période où le cumul des DH5.7 est corrélé avec l'EA n'est commune aux 4 sites. De plus, le cumul des DH5.7 de certaines périodes, corrélées positivement avec l'EA sur un site, se retrouve corrélé négativement avec ce critère sur un autre site.

(2) Froid hivernal

L'intensité du froid hivernal au cours de la période étudiée pour les stations météorologiques de Biarritz (Ainhoa et Mixe), Salles d'Armagnac (Doat) et Tarbes (Azereix) est montrée en figure 48. Quatre années sont remarquables pour la rigueur de leur hiver, 1963, 1964, 1971 et 1985. Entre 1971 et 1985, il n'y a pas d'hivers très rigoureux hors 1981 à Azereix. Après 1985, on observe encore 2 hivers froids en 1987 et 1989.

Par rapport à Tarbes, Biarritz apparaît comme une zone à hivers nettement moins froids. Les gels importants y sont l'exception et sont observés uniquement en 1971, 1985 et 1987. Salles d'Armagnac est dans une situation intermédiaire par rapport à ces deux zones. Les médianes pour le nombre de degrés-heures négatifs cumulés annuel (DHNA), représentées sur la figure 51, illustrent ceci.

Le froid hivernal, mesuré par le DHNA, est significativement corrélé avec l'EA (tableau 17).

TABLEAU 17. Corrélation entre les prédictions des différents modèles de survie hivernale de *P.cinnamomi* et l'évolution annuelle du pourcentage du périmètre atteint cumulé (PPA_C) mesurés dans 4 stations du sud-ouest de la France de 1965 à 1990.

Station	DHN air ^a	DHN cambium ^b	Note 1 (LC, CH ^d)	Note 2 (A ^c , CH)	Note3 (L)	DHN '100' cambium ^e
Ainhoa	-0.474 (0.001) ^f	-0.436 (0.001)	0.342 (0.001)	0.335 (0.001)	0.258 (0.001)	-0.446 (0.001)
Mixe	-0.349 (0.001)	-0.359 (0.001)	0.221 (0.042)	0.212 (0.045)	0.169 (0.109)	-0.367 (0.001)
Doat	-0.593 (0.001)	-0.541 (0.001)	0.299 (0.003)	0.294 (0.004)	0.284 (0.005)	-0.578 (0.001)
Azereix	-0.524 (0.001)	-0.428 (0.001)	0.282 (0.008)	0.278 (0.010)	0.275 (0.010)	-0.495 (0.001)
Total	-0.414 (0.001)	-0.381 (0.001)	0.235 (0.001)	0.231 (0.001)	0.207 (0.001)	-0.405 (0.001)

^aDegrés-heures négatifs (DHN) cumulés de novembre à mars.

^bDHN au niveau du cambium estimés par le modèle.

^cModèle construit à partir des réisolements effectués sur liber (L) ou agar (A).

^dModèle tenant compte de la croissance éventuelle de *P.cinnamomi* l'hivers (CH).

^eDHN estimé au niveau du cambium, si le périmètre des arbres est fixé à 100 tous les ans, de façon arbitraire.

^fCoefficient de corrélation de Pearson (pourcentage associé à la valeur du coefficient).

TABLEAU 18. Distribution des évolutions annuelles (EA) du pourcentage de périmètre atteint cumulé pour quelques combinaisons arbre x année caractéristiques d'années froides.

Combinaisons Arbre x année	1er quantile	médiane	3ème quantile	% de EA>0
Note 1 = 0 ^a	-22.8 ^b	-2.6	0.0	24%
Note 2 = 0	-21.8	-2.3	-0.3	26%
Note 3 = 0	-18.8	-2.4	0.8	30%
DHNA > 50 ^c	-30.9	-9.6	-0.4	25%
Note '100' ^d	-22.8	-2.5	0.5	28%
Note 'Sud' ^e	-25.2	-2.7	0	24%

^aLes notes de 0 indiquent la mort théorique de *P.cinnamomi* dans les chancre. Les 3 notes correspondent aux sorties des modèles 1, 2 et 3.

^bValeurs d'EA.

^cLes DHNA sont les nombres annuel cumulés de degrés-heures négatifs au niveau de l'air (novembre à mars).

^dNote calculée en fixant le périmètre des arbres à 100 tous les ans, de façon arbitraire.

^eNote calculée en tenant compte du fait que la face sud des arbres à une température moyenne plus chaude pendant un gel (+0.4°C).

La figure 51 montre que cela est surtout dû à l'évolution du PPA durant deux années, 1982, année à hiver très clément où l'EA est généralement la plus élevée de la période d'étude, et 1985, année à hiver rigoureux, où elle a été, au contraire la plus faible. Si l'on calcule le coefficient de corrélation de Pearson sans tenir compte de ces deux années, il n'est pas significatif.

En 1971, année à hiver froid, le PPA ne diminue pas particulièrement (figure 47). En 1972 et 1975, années à hivers doux, ce critère n'augmente pas. Il diminue même en 1975.

(3) Comparaison des résultats avec les sorties du modèle SURVIE_H

La note de survie calculée par les 3 modèles testés est, dans pratiquement tous les cas, corrélée significativement avec l'EA (tableau 17). Les 2 modèles tenant compte d'une éventuelle croissance de P.cinnamomi l'hiver (versions 1 et 2) donnent des résultats similaires (tableau 17 et 18). Par contre, le modèle ne prenant en compte que l'effet dépressif des températures négatives (version 3) donne des notes de survie moins corrélées à l'EA, à Ainhoa et surtout à Mixe.

Le modèle 1 prévoit la mort de P.cinnamomi dans l'ensemble du chancre dans 43 combinaisons arbre x année (note de survie de 0). Cette prévision ne se réalise que dans 7% des cas, en 1985 uniquement. P.cinnamomi est éliminé de certaines rondelles, c'est à dire de certains niveaux du chancre dans le tiers des cas. L'EA de ces combinaisons arbres x années à note nulle représente, en moyenne, une baisse des trois quarts du PPA_C. Toutefois, dans 25% des cas, le PPA augmente (tableau 18). Ceci se produit notamment en 1969, 1971 et 1987. A Azereix, 25% des combinaisons arbre x année ont une note nulle. Cette proportion n'est que de 15.5% à Doat et de 5% à Ainhoa ou Mixe. A Doat, la majorité des notes nulles sont observées dans la période 1985 à 1988. De 1968 à 1984, elles sont beaucoup moins fréquentes (6% des combinaisons arbre x année). Les combinaisons arbre (site) x année à DHNA supérieur à 1200 ont une distribution des EA très voisine de celles des combinaisons arbre x année à note nulle (tableau 18). En particulier, les EA sont positives pour également 25% des ces combinaisons.

En 1963, 1964, 1971 et 1985 ont eu lieu, à Azereix, des périodes de gel importantes, chacune de plus de 840 DHN estimés au niveau du cambium, pratiquement sans séquence où la température dépasse 5.7°C au niveau du cambium, et où, donc, température dépasse 5.7°C au niveau du cambium, et où, donc, P.cinnamomi aurait pu croître dans

les tissus corticaux du chêne (moins de 120 DH5.7 cumulés sur la période). En 1985, P.cinnamomi est éliminé d'un chancre sur cinq. En 1971, il n'est éliminé d'aucun chancre et le PPA augmente légèrement sur les cinq arbres du site (figure 47). En 1963 et 1964, deux années consécutives de très fort gel n'éliminent pas P.cinnamomi du chancre du seul arbre atteint à cette date.

Nous avons fait tourner le modèle 1 en fixant arbitrairement à 100, tous les ans, le périmètre de chacun des arbres. Le DHNA estimé alors au niveau du cambium est globalement aussi bien corrélé avec l'EA que si l'on affecte annuellement au périmètre sa vraie valeur (tableau 17). Les EA des

TABLEAU 19. Synthèse des corrélations significatives trouvées entre l'évolution annuelle du périmètre atteint et les paramètres climatiques (Sud-Ouest, 1968-1989).

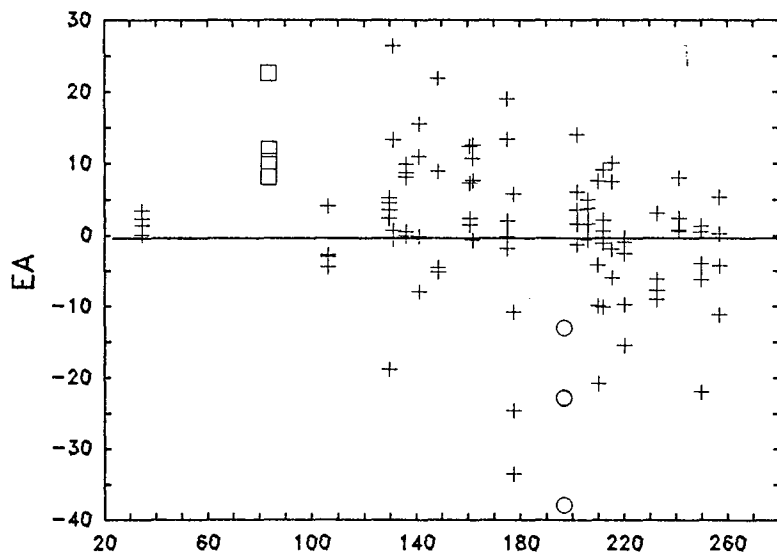
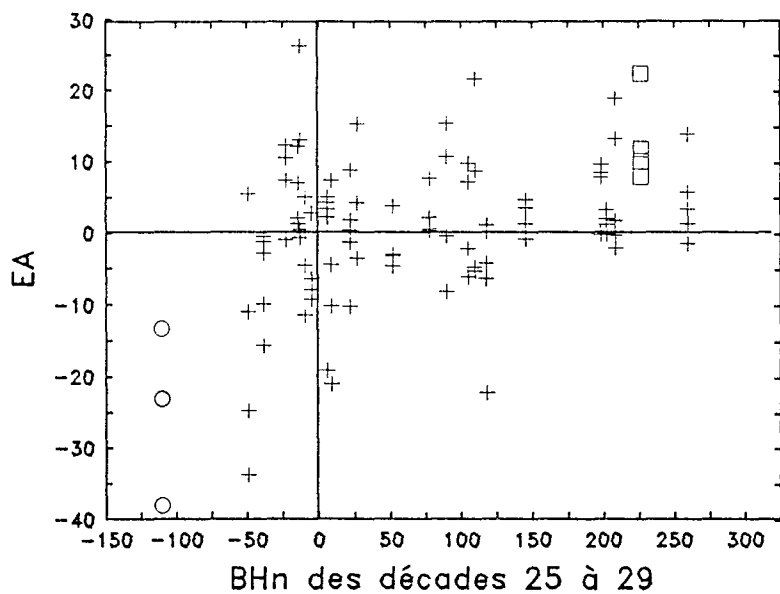
Ja	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Sites
3	6	9	12	15	18	21	24	27	30	33	36	
												DHNA ^b
	<u>-0.474^d</u>											BH _n ^c <u>AINHOA</u>
	<u>0.361</u>		<u>-0.348</u>				<u>-0.251</u>	<u>0.481</u>				BH _n -1
	<u>-0.284</u>							<u>-0.313</u>				BH _n -2
	<u>0.307</u>						<u>-0.356</u>					
												DHNA
	<u>-0.349</u>											BH _n <u>MIXE</u>
	<u>0.195</u>		<u>-0.268</u>				<u>-0.278</u>	<u>0.419</u>				BH _n -1
	<u>-0.288</u>							<u>-0.239</u>				BH _n -2
	<u>0.338</u>						<u>-0.281</u>					
												DHNA
	<u>-0.593</u>											BH _n <u>DOAT</u>
	<u>0.321</u>		<u>-0.346</u>					<u>0.504</u>				BH _n -1
	<u>-0.479</u>							<u>-0.195</u>				BH _n -2
	<u>0.458</u>						<u>-0.464</u>					
												DHNA
	<u>-0.524</u>											BH _n <u>AZEREIX</u>
	<u>0.361</u>		<u>-0.309</u>					<u>0.515</u>				BH _n -1
	<u>-0.195</u>							<u>-0.261</u>				BH _n -2
	<u>0.226</u>						<u>-0.224</u>					

^aMois de l'année.

^bLe DHNA est le nombre de degrés-heure négatifs cumulés sur l'hiver (de novembre à mars).

^cLe BH_n et BH_n-1 sont les bilans hydriques (précipitation moins évapotranspiration) de l'année en cours et de l'année précédente.

^dCoefficient de corrélation de Pearson. Tous ceux indiqués sont significatifs à 5%. Les coefficients les plus élevés de chaque site sont indiqués en caractères gras.



○ 1985 + Autres années □ 1982

FIGURE 52. Evolution annuelle (EA) du pourcentage du périmètre atteint cumulé à Mixe : influence de bilans hydriques de fin d'hivers (4-9) et d'automne (25-29).

BHp et BHp-1 sont des déficits hydriques dans l'année en cours et dans l'année précédente, respectivement.

combinaisons arbre x année à note nulle sont distribuées de la même façon avec ou sans prise en compte du périmètre (tableau 18).

Enfin, les combinaisons arbre x année ayant une note 'sud' nulle (Cf page 77) ont une distribution très similaire à celle des notes 1 ou 2 nulles (tableau 18).

c) Influence des conditions hydriques

De nombreuses périodes où le cumul des bilans hydriques (BH) est corrélé de façon significative avec l'EA dans les 4 sites sont mises en évidence grâce au programme FENETRE. Elles sont synthétisées dans le tableau 19. L'EA est aussi corrélée significativement avec le cumul des BH sur des périodes situées dans les années précédentes (BH_{n-1} , BH_{n-2}).

La période où le BH est le mieux corrélé avec l'EA se situe à la fin de l'été et à l'automne. Le BH est corrélé positivement avec l'EA sur cette période. Elle va de la 21^{ème} à la 29^{ème} décade (août, septembre et octobre : BH_{n21-29}) à Doat et Azereix. Elle est plus courte au Pays Basque (Ainhoa et Mixe) où elle couvre de la 25^{ème} à la 29^{ème} décade (septembre et octobre : BH_{n25-29}). Dans ces deux stations, sur la fin de l'été, de la 21^{ème} à la 24^{ème} décade, le BH est négativement corrélé avec l'EA (BH_{n21-24}). Quand le BH_{n25-29} est au-dessus de 125mm, il n'y a pratiquement plus d'EA négative à Mixe (figure 52).

Les BH sur les autres périodes sont pratiquement tous corrélés négativement avec l'EA : la gravité annuelle de l'encre est liée à l'existence de déficits hydriques dans l'année, au printemps (mai : BH_{n13-14}) ou en été (août : BH_{n21-24}) et dans les années précédentes en hiver (février et mars : BH_{n-14-9}), en automne (octobre et novembre : $BH_{n-124-32}$) ou en été ($BH_{n-22025}$).

La figure 52 illustre ce type de relation pour deux périodes à Mixe. On remarque que pour 1982, le BH_{n25-29} est parmi les plus élevés et que le BH_{n-14-9} est parmi les plus faibles. A l'inverse, en 1985, le BH_{n25-29} est parmi les plus faibles. Pour les deux périodes, les corrélations des BH avec l'EA restent significatives si l'on supprime les données de 1982 et 1985 (coefficient de Pearson de 0.251 et -0.233 pour le BH_{n-14-9} et le BH_{n25-29} , significatifs à 5%, ddl=93).

Les années 1982 et 1985 sont aussi des années exceptionnelles pour le BH_{n13-14} : celui de 1982 est parmi les plus faibles et celui de 1985 est parmi les plus forts.

d) Analyse multivariable

L'analyse des coefficients de direction ('Path coefficient analysis') montre que les paramètres climatiques ayant l'effet direct le plus important sur l'EA moyenne sont variables selon les sites (tableau 20). Ils sont respectivement les DHNA et BH_{n6-8} à Ainhoa, les $BH_{n-124-32}$ et BH_{n25-29} à Mixe, le DHNA et le $BH_{n-220-25}$ à Doat et les $BH_{n-124-32}$ et BH_{n21-29} à Azereix. Si

TABLEAU 20. Analyse des coefficients de direction dans les relations entre paramètres climatiques et évolution annuelle du périmètre atteint cumulé sur les quatres sites étudiés.

Par. Clim ^a	Effets ^b	Ainhoa	Mixe	Doat	Azereix
BH _n -22025	direct	<u>-0.284</u>	-0.254	<u>-0.306</u>	-0.135
	via BH _n -149	-0.057	-0.035	-0.042	-0.044
	via BH _n -12432	0.007	0.060	0.043	0.065
	via BH _n 68	0.019	-0.030	0.004	-0.027
	via BH _n 1314	-0.049	-0.004	-0.017	0.001
	via BH _n 2124	0.007	0.093		
	via BH _n 2529	-0.023	-0.110		
	via BH _n 2129			-0.044	-0.009
	via DHNA	-0.086	-0.115	-0.026	0.010
	Coeff. Cor ^c	-0.466	-0.396	-0.388	-0.138
BH _n -149	direct	-0.112	-0.114	-0.245	-0.106
	via BH _n -22025	-0.146	-0.079	-0.053	-0.056
	via BH _n -12432	0.035	0.043	0.023	0.052
	via BH _n 68	0.017	-0.004	0.005	-0.012
	via BH _n 1314	-0.028	0.000	-0.027	-0.004
	via BH _n 2124	0.007	-0.04		
	via BH _n 2529	-0.019	-0.123		
	via BH _n 2129			-0.063	-0.088
	via DHNA	-0.064	-0.051	-0.203	0.010
	Coeff. Cor	-0.309	-0.368	-0.563	-0.217
BH _n -12432	direct	-0.190	<u>-0.343</u>	-0.237	<u>-0.458</u>
	via BH _n -22025	0.011	0.045	0.056	0.019
	via BH _n -149	0.021	0.014	0.023	0.012
	via BH _n 68	-0.050	0.026	-0.016	-0.024
	via BH _n 1314	-0.060	-0.007	-0.014	0.015
	via BH _n 2124	-0.029	-0.087		
	via BH _n 2529	-0.028	-0.032		
	via BH _n 2129			-0.011	0.116
	via DHNA	-0.047	0.026	0.004	0.012
	Coeff. Cor	-0.372	-0.359	-0.196	-0.308

note : Les effets directs soulignés sont les plus importants du site. Les effets indirects en gras sont ceux supérieurs aux effets directs.

^aParamètres climatiques.

^bDirects ou indirects, via corrélation avec un autre paramètre climatique.

^cCoefficient de corrélation de Pearson.

TABLEAU 20. Analyse des coefficients de direction dans les relations entre paramètres climatiques et évolution annuelle du périmètre atteint cumulé sur les quatre sites étudiés (Suite).

Par. Clim ^a	Effets ^b	Ainhua	Mixe	Doat	Azereix
BH _n 68	direct	<u>0.388</u>	-0.130	0.197	0.239
	via BH _n -22025	-0.014	-0.058	-0.007	0.015
	via BH _n -149	-0.005	-0.004	-0.006	0.005
	via BH _n -12432	0.025	0.068	0.019	0.047
	via BH _n 1314	-0.013	0.001	0.003	-0.007
	via BH _n 2124	0.018	0.108		
	via BH _n 2529	-0.021	0.167		
	via BH _n 2129			0.043	0.129
	via DHNA	0.013	0.010	0.137	0.061
	Coeff. Cor	0.432	0.161	0.387	0.489
BH _n 1314	direct	-0.158	-0.015	-0.066	0.028
	via BH _n -22025	-0.088	-0.074	-0.077	-0.007
	via BH _n -149	-0.020	-0.003	-0.100	0.017
	via BH _n -12432	-0.072	-0.156	-0.052	-0.246
	via BH _n 68	0.033	0.006	-0.009	-0.060
	via BH _n 2124	-0.008	0.027		
	via BH _n 2529	-0.038	-0.144		
	via BH _n 2129			-0.030	-0.082
	via DHNA	-0.048	-0.020	-0.068	-0.011
	Coeff. Cor	-0.399	-0.379	-0.403	-0.360
BH _n 2124	direct	-0.056	-0.253		
	via BH _n -22025	0.036	0.093		
	via BH _n -149	0.014	-0.018		
	via BH _n -12432	-0.098	-0.118		
	via BH _n 68	-0.124	0.056		
	via BH _n 1314	-0.023	0.002		
	via BH _n 2529	-0.060	-0.067		
	via BH _n 2129				
	via DHNA	-0.036	0.006		
	Coeff. Cor	-0.276	-0.300		

note : Les effets directs soulignés sont les plus importants du site. Les effets indirects en gras sont ceux supérieurs aux effets directs.

^aParamètres climatiques.

^bDirects ou indirects, via corrélation avec un autre paramètre climatique.

^cCoefficient de corrélation de Pearson.

TABLEAU 20. Analyse des coefficients de directions dans les relations entre paramètres climatiques et évolution annuelle du périmètre atteint cumulé sur les quatres sites étudiés (Suite).

Par. Clim ^a	Effets ^b	Ainhoa	Mixe	Doat	Azereix
BH _n 2529	direct	0.100	<u>0.384</u>		
	BH _n -22025	0.066	0.073		
	via BH _n -149	0.021	0.036		
	via BH _n -12432	0.053	0.029		
	via BH _n 68	0.082	-0.057		
	via BH _n 1314	0.059	0.006		
	via BH _n 2124	0.034	0.044		
	via BH _n 2129				
	via DHNA	0.141	0.087		
Coeff. Cor ^c		0.556	0.603		
BH _n 2129	direct			0.136	<u>0.480</u>
	via BH _n -22025			0.110	0.002
	via BH _n -149			0.113	0.019
	via BH _n -12432			0.019	-0.111
	via BH _n 68			0.063	0.064
	via BH _n 1314			0.015	-0.005
	via BH _n 2124				
	via BH _n 2529				
	via DHNA			0.155	0.176
Coeff. Cor			0.600	0.626	
DHNA	direct	<u>-0.352</u>	-0.275	<u>-0.417</u>	<u>-0.318</u>
	via BH _n -22025	-0.069	-0.106	-0.019	0.004
	via BH _n -149	-0.020	-0.021	-0.119	-0.001
	via BH _n -12432	-0.025	0.032	0.002	0.017
	via BH _n 68	-0.014	0.005	-0.065	-0.046
	via BH _n 1314	-0.021	-0.001	-0.011	0.001
	via BH _n 2124	0.006	0.006		
	via BH _n 2529		-0.122		
	via BH _n 2129	-0.040		-0.050	-0.265
Coeff. Cor	-0.537	-0.483	-0.679	-0.608	

note : Les effets directs soulignés sont les plus importants du site. Les effets indirects en gras sont ceux supérieurs aux effets directs.

^aParamètres climatiques.

^bDirects ou indirects, via corrélation avec un autre paramètre climatique.

^cCoefficient de corrélation de Pearson.

TABLEAU 21. Corrélations entres les différents paramètres climatiques corrélés à l'évolution annuelle du pourcentage de périmètre atteint (EA) au Pays Basque (Ainhoa et Mixe, 1968-1989).

	DHNA ^a	BH _n -20-25	BH _n -14-9 ^b	BH _n -124-32	BH _n 6-8	BH _n 13-14	BH _n 21-24	BH _n 25
-29								
DHNA	1.00 ^c (0.000)							
BH _n -20-25	-0.313 (0.041)	1.00 (0.000)						
BH _n -14-9	.0219 (0.148)	0.367 (0.013)	1.00 (0.000)					
BH _n -124-32	-0.058 (0.707)	-0.105 (0.451)	0.214 (0.158)	1.00 (0.000)				
BH _n 6-8	-0.011 (0.944)	0.155 (0.328)	0.090 (0.555)	-0.190 (0.211)	1.00 (0.000)			
BH _n 13-14	0.059 (0.702)	0.306 (0.048)	0.087 (0.571)	0.406 (0.006)	0.042 (0.783)	1.00 (0.000)		
BH _n 21-24	-0.062 (0.686)	-0.267 (0.085)	0.087 (0.572)	0.361 (0.015)	-0.286 (0.057)	0.040 (0.795)	1.00 (0.000)	
BH _n 25-29	-0.348 (0.019)	-0.249 (0.098)	-0.252 (0.095)	-0.151 (0.323)	0.275 (0.068)	-0.367 (0.013)	-0.344 (0.021)	1.00 (0.000)

^anombre de degrés-heures négatifs cumulés au cours de l'hiver.

^bbilan hydrique de l'année en cours (n) ou de l'année précédente (n-1) pour les décades indiquées (4-9 : 4 à 9).

^cCoefficient de corrélation de Pearson (probabilité de ce coefficient). Les coefficients significatifs sont indiqués en caractères gras.

PARAMETRES CLIMATIQUES	AXE 1		AXE 2	
	COR.	COR. ²	COR.	COR. ²
DHNA	-0.273	0.075	-0.658	0.433
BHn-2 20-25	0.281	0.079	-0.058	0.003
BHn-1 4-9	-0.187	0.035	-0.714	0.509
BHn-1 24-32	-0.601	0.362	0.537	0.288
BHn 6-8	0.467	0.218	-0.270	0.073
BHn 13-14	-0.562	0.316	-0.032	0.010
BHn 21-24	-0.634	0.402	0.253	0.064
BHn 25-29	0.777	0.604	0.358	0.128
Contribution	28.7 %		21.4 %	
EA moyen	0.654	0.428	0.310	0.096

CERCLE DES CORRELATIONS

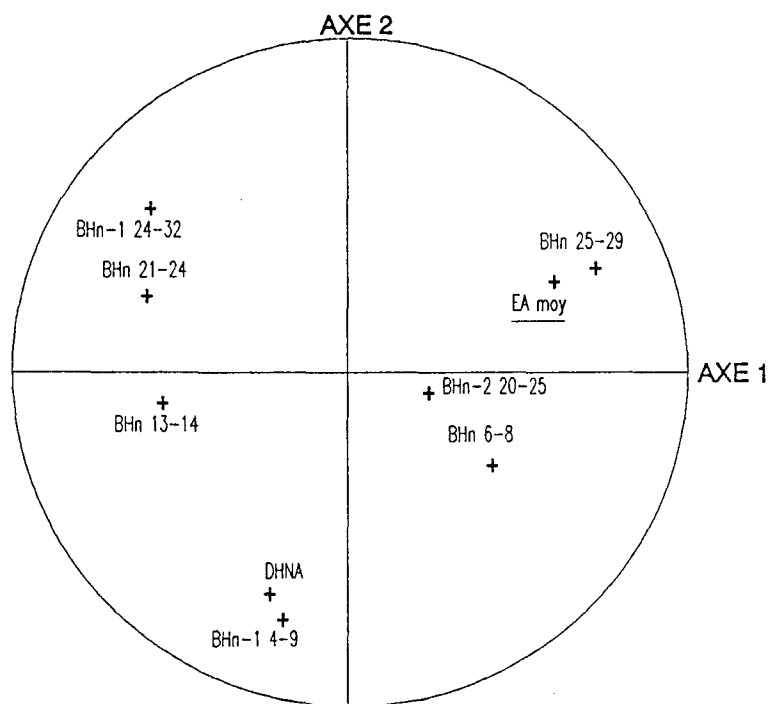


Figure 53. Analyse en composante principale sur les paramètres climatiques corrélés avec l'évolution annuelle (EA) du périmètre atteint au Pays Basque (Ainhoa et Mixe) : définition des axes.
L'EA moyenne est une variable supplémentaire.

DHNA : degrés-heures négatifs cumulés sur l'hiver (de novembre à mars). BHn et BHn-1 : bilan hydrique dans l'année en cours ou dans l'année précédente.

Coefficients de corrélations en gras : significatifs à 5%

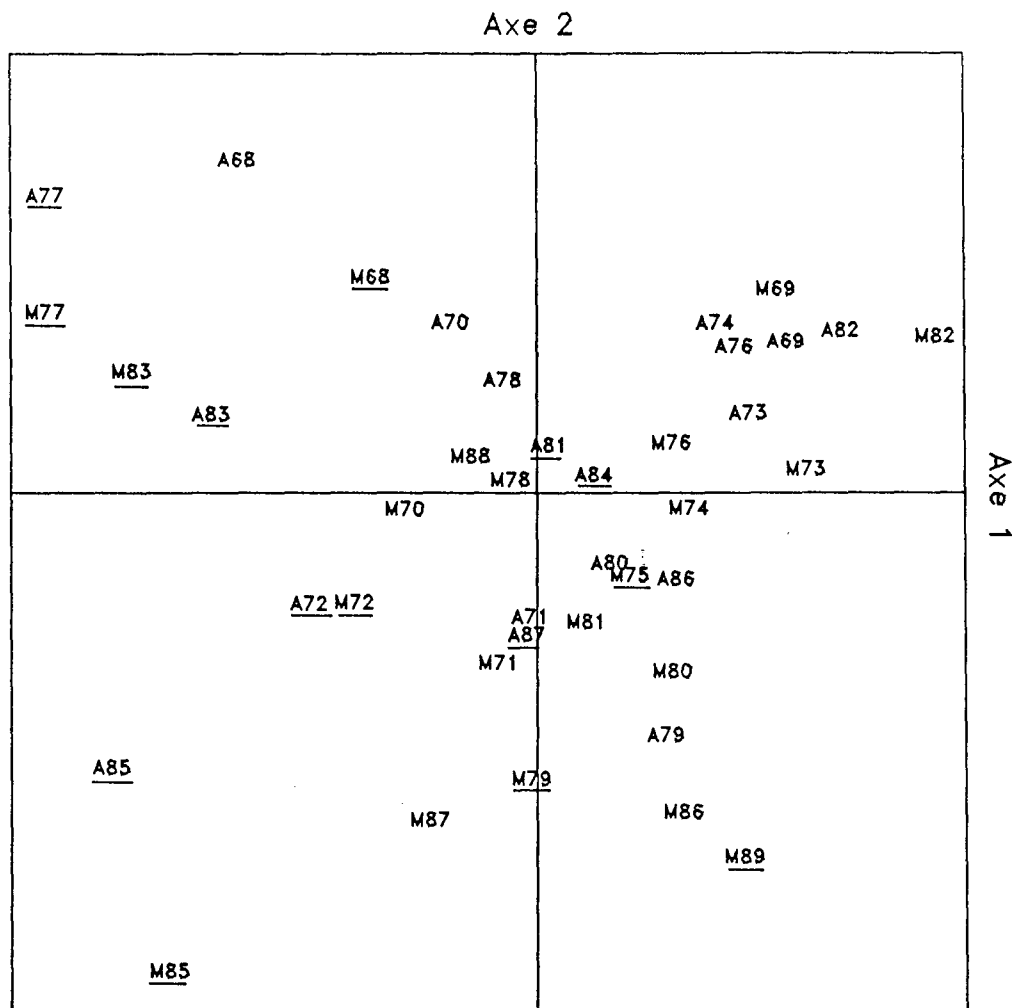


FIGURE 54. Analyse en composante principale sur les paramètres climatiques corrélés avec l'évolution annuelle du périmètre atteint cumulé au Pays basque (Ainhoa et Mixe) : distribution des années sur les axes 1 et 2.

Les paramètres climatiques utilisées et leurs participations à la formation des axes est indiquée en figure. A66 : 1966 à Ainhoa. M67 : 1967 à Mixe.

Points vus : A81 et M78 Points cachés : M84 et A75.

A85 : années où l'EA moyenne est au-dessous de -1.

l'on considère l'ensemble des quatre sites, les paramètres climatiques ayant un effet direct important sur l'EA moyenne sont le bilan hydrique de l'été deux ans auparavant, $BH_{n-220-25}$, ceux de l'automne BH_{n21-29} ou BH_{n25-29} et de l'automne précédent, $BH_{n-124-32}$ et le froid de l'hiver, DHNA.

Pour les autres BH, les effets indirects, via corrélation avec un autre paramètre climatique, sont souvent égaux ou même supérieurs aux effets directs. Par exemple, la corrélation significative du BH_{n13-14} avec l'EA moyenne par site semble être principalement due à la corrélation de ce BH avec les $BH_{n-220-25}$ et $BH_{n-124-32}$ (tableau 20).

Les résultats des ACP pour Ainhoa et Mixe étant très semblables, une ACP réunissant ces deux sites (ACP Pays Basque) est présentée.

Elle utilise les paramètres climatiques indiqués dans la figure 53. Sur la période considérée (1968 à 1989), les bilans hydriques de l'automne, $BH_{n-124-32}$ et BH_{n25-29} , sont corrélés significativement avec plusieurs autres paramètres climatiques (tableau 21). En particulier, BH_{n25-29} est corrélé négativement à BH_{n13-14} , BH_{n21-24} et DHNA; $BH_{n-124-32}$ est corrélé positivement à BH_{n13-14} et BH_{n21-24} .

Les axes 1 et 2 définis par l'ACP représentent, ensemble, 50% de la variation des paramètres climatiques (figure 53). Ils sont les deux seuls corrélés significativement avec l'EA moyenne. Les différents BH ($BH_{n-124-32}$, BH_{n13-14} , BH_{n21-24} et BH_{n25-29}) sont les paramètres climatiques les mieux corrélés à l'axe 1. La figure 54 montre comment se répartissent les années sur ces deux axes. Plusieurs années contribuent de façon égale à la définition de chacun des deux axes : 1969, 1973, 1977, 1983 pour l'axe 1, 1968, 1986, 1989 pour l'axe 2. On peut remarquer que pratiquement toutes les années bien représentées sur le plan et négativement corrélées avec l'axe 1, 1968, 1972, 1977, 1983 et 1985 sont des années où l'EA moyenne est négative.

Nous ne présenterons pas les résultats des ACP réalisées à partir des données d'Azereix et de Doat qui sont comparables à l'ACP 'Pays Basque'.

Les modèles de régression linéaire développés, à 3 ou 4 variables sont présentés au tableau 22. Ils permettent de décrire une part importante de la variabilité de l'EA moyenne, surtout si les régressions sont réalisées par site (r^2 de 0.65 à 0.75). La variable mesurant la rigueur de l'hiver, le DHNA, est toujours parmi les 3 variables explicatives de l'EA moyenne. On rencontre après les BH de l'automne (BH_{n21-29} ou BH_{n25-29}) ou de l'automne précédent ($BH_{n-124-32}$). Les modèles à 4 variables comportent systématiquement deux BH corrélés négativement avec l'EA ($BH_{n-124-32}$, BH_{n-14-9} , $BH_{n-220-25}$). Les paramètres explicatifs de l'EA moyenne les plus fréquents sont ceux qui ont l'effet direct le plus important sur cette variable (tableau 20).

L'adjonction d'une ou deux variables supplémentaires, d'autres BH ou, à Ainhoa,

TABLEAU 22. Synthèse des relations mises en évidence entre l'évolution annuelle moyenne par site du pourcentage de périmètre atteint (EA) et les différents paramètres climatiques : modèles à 4 ou 3 variables développés.

Site	Equation de régression	r ²
4 sites ensembles	$EA = 7.332 - 0.0093 \times DHNA^a - 0.025 \times BH_{n-12432}^b + 0.039 \times BH_{n2529}$	0.420
Ainhoa	$EA = -5.294 - 0.0177 \times DHNA + 0.108 \times BH_{n68} - 0.069 \times BH_{n-22025}$	0.597
Azereix	$EA = 7.564 - 0.0035 \times DHNA - 0.028 \times BH_{n-12432} + 0.042 \times BH_{n2129}$	0.683
Doat	$EA = -0.0177 \times DHNA - 0.127 \times BH_{n-22025} + 0.073 \times BH_{n2129}$	0.682
Mixe	$EA = 4.109 - 0.0067 \times DHNA - 0.019 \times BH_{n-12432} + 0.037 \times BH_{n2529}$	0.581
4 sites ensembles	$EA = 4.058 - 0.0090 \times DHNA - 0.024 \times BH_{n-12432} + 0.038 \times BH_{n2529} - 0.038 \times BH_{n-22025}$	0.474
Ainhoa	$EA = -0.0161 \times DHNA + 0.097 \times BH_{n68} - 0.073 \times BH_{n-22025} - 0.023 \times BH_{n-12432}$	0.675
Azereix	$EA = 5.396 - 0.0034 \times DHNA - 0.026 \times BH_{n-12432} + 0.037 \times BH_{n2129} + 0.033 \times BH_{n68}$	0.743
Doat	$EA = -0.0183 \times DHNA - 0.142 \times BH_{n-22025} + 0.064 \times BH_{n2129} - 0.042 \times BH_{n-12432}$	0.727
Mixe	$EA = 10.611 - 0.0064 \times DHNA - 0.021 \times BH_{n-12432} + 0.031 \times BH_{n2529} - 0.034 \times BH_{n-149}$	0.623

NOTE : Les modèles ont été développés en utilisant l'option MAXR de la procédure REG du logiciel de statistique SAS (SAS, 1988).

^aDHNA : degrés-heures négatifs cumulés sur l'hivers (novembre à mars).

^bBH_{n68} et BH_{n-149} : bilans hydriques de l'année en cours et de l'année précédente pour les décades 6 à 8 et 4 à 9 respectivement.

l'accroissement radial moyen de chênes rouges sains poussant sur la même parcelle, ne permet pas d'expliquer une proportion beaucoup plus importante de la variabilité de l'EA moyenne (augmentation de moins de 0.05 de r^2 par variable supplémentaire).

Il est à remarquer que si l'on supprime l'année 1985 de la série de données, le DHNA n'est plus parmi les variables sélectionnées. Par exemple, à Mixe, les variables entrant dans le modèle sont alors les BH de l'automne, BH_{n25-29} et $BH_{n-124-32}$, et les $BH_{n-220-25}$ et BH_{n-149} . Ce sont donc majoritairement des BH corrélés négativement avec l'EA. La variabilité expliquée par le modèle est alors plus faible ($r^2=0.540$).

C. DISCUSSION

1. Développement des chancres sur les arbres étudiés par méthode dendrochronologique

Le mode d'inclusion des lésions provoquées par P.cinnamomi dans le tronc sans implication de bourrelets cicatriciels n'a pas encore été mentionné (Robin et al., 1992). Il correspond au mécanisme décrit page 40, c'est-à-dire à la différenciation d'un nouveau cambium dans le liber en position externe par rapport à la lésion (figure 17 et 50).

Nous avons daté les lésions en nous référant à la présence ou absence du bois de printemps (Cf page 22). Cette technique nous a conduit à placer dans l'année n des lésions pouvant s'être produites entre août de l'année n et avril de l'année n+1. Ceci représente une source d'erreur potentielle car ces lésions représentent une proportion importante du PPA_C. Les résultats obtenus paraissent justifier ce choix :

- Il nous a été possible d'expliquer une part importante de l'EA moyenne par site mesurée de cette façon par les paramètres du climat.

- Le BH de l'automne de l'année en cours (BH_{n21-29} ou BH_{n25-29}) est une variable explicative de l'EA moyenne par site. Ceci s'explique si une part importante des lésions provoquées par P.cinnamomi sur les chênes rouges atteints d'encre se produit à l'automne.

2. Influence du gel hivernal sur la variabilité annuelle de l'encre dans les quatre sites étudiés par méthode dendrochronologique

a) Influence du nombre de degrés–heures négatifs cumulé sur l'hiver (DHNA)

Le rôle joué par les gels hivernaux dans la variabilité de l'évolution annuelle du périmètre atteint cumulé (EA) des arbres étudiés semble, à première vue, n'être dû qu'à deux années exceptionnelles : 1982 et 1985. D'autres années très froides 1971, ou clémentes, 1972 ou 1975 n'ont pas les mêmes effets. Ceci amène poser la question du rôle des gels hivernaux dans les sites étudiés d'autant plus que les années 1982 et 1985 sont exceptionnelles du point de vu des paramètres hydriques. En effet, ces deux années sont placées, sur le plan d'ACP représenté figure 54, aux deux extrémités de l'axe 1, lequel est surtout corrélé aux différents BH. Elles sont parmi les années qui contribuent de façon importante à cet axe.

Pourtant, les très fortes hausses ou baisses du pourcentage du périmètre atteint cumulé (PPA_C) mesurées en 1982 et 1985 ne peuvent être expliquées uniquement par les facteurs hydriques : des années telles que 1977 ou 1983, ayant des coordonnées très négatives sur l'axe 1 du plan d'ACP représenté figure 54 n'ont pas des conséquences comparables à l'année 1985 sur l'évolution de l'encre (figure 47). Ces années là, les hivers n'ont pas été rigoureux (figure 48). Enfin, l'analyse des coefficients de direction montre que le DHNA a un effet direct important.

Nous pensons par conséquent, que les gels hivernaux ont des conséquences positives pour les chênes rouges sur l'évolution de l'encre. Ils ne suffisent toutefois pas, à eux seuls, sur la période considérée, à faire diminuer le PPA_C des arbres étudiés. Le froid de l'hiver agit sur la survie de P.cinnamomi et, donc sur la quantité d'inoculum présente dans les chancres en début de saison. L'évolution annuelle de l'encre, dans la zone étudiée, semble dépendre moins de ce niveau initial d'inoculum que des conditions influant sur le développement de P.cinnamomi dans les tissus corticaux du chêne au cours de la saison. Il faut néanmoins remarquer qu'à Azereix, le site le plus froid, où, plus d'une année sur cinq le DHNA est supérieur à 1200, l'encre ne se développe réellement qu'en 1982, année exceptionnellement favorable à l'encre pour tous les facteurs climatiques étudiés.

b) Interprétation des résultats du modèle SURVIE_H

Les notes calculées par le modèle SURVIE_H ne permettent pas de prévoir de façon fiable l'élimination totale de P.cinnamomi du chancre d'un chêne rouge atteint par l'encre; elle devrait être observée dans toutes les combinaisons arbre x année à note de survie nulle. Or, elles ne le sont que dans 7% des cas. Toutefois, ces notes nulles correspondent à une très forte mortalité de P.cinnamomi dans les chancres au cours de l'hiver : l'intensité de la maladie baisse en moyenne de 75% ces années là. Mais le pathogène survit de façon suffisante pour provoquer de légères aggravations de la maladie (EA positive) si les conditions au cours de la saison de végétation lui sont

favorables. Dans le cas contraire, l'arbre peut guérir complètement : c'est ce qui se produit en 1985.

Les diverses versions du modèle qui ont été testées donnent des résultats d'une remarquable homogénéité (tableaux 17 et 18) : aucune des modifications apportées ne permet de rendre plus fiable ses prédictions. Plusieurs hypothèses pourraient expliquer ce mauvais fonctionnement du modèle.

- Le taux de réisolement à partir du liber du chêne serait un mauvais indicateur de la survie de P.cinnamomi. Cette hypothèse n'explique pas les mauvaises prédictions de la version 2 du modèle, utilisant les taux de réisolement à partir d'agar qui sont, eux, de bons indicateurs de la survie de P.cinnamomi. Une étude du lien entre la survie après un gel, mesurée par le taux de réisolement, et la probabilité d'une reprise ultérieure de la croissance de P.cinnamomi permettrait de préciser la signification des notes calculées par le modèle. En particulier, il serait plus judicieux dans les versions 'multiplicatives' du modèle SURVIE_H (Cf page 64) de calculer la note de survie finale en multipliant ces probabilités d'une reprise de croissance de P.cinnamomi après chaque gel plutôt que les taux de réisolement du pathogène.

- L'influence positive des températures supérieures à 5.7°C sur la croissance de P.cinnamomi durant l'hiver serait insuffisamment prise en compte par les modèles. Effectivement, les versions 1 et 2, qui tiennent compte de cette influence sont légèrement meilleures que la version 3, qui n'en tient pas compte, notamment à Ainhoa et à Mixe, où elle est probablement plus importante du fait des hivers plus cléments (figure 48). Mais, ceci n'explique pas que les périodes de gel de 1963, 1964, 1971 et 1985, où ce biais ne joue pas, n'aient pas les effets attendus. Or, ces années là représentent plus de 50% des combinaisons arbre x année pour lesquelles le modèle estime une note de survie nulle.

- La survie d'un même isolat à température au-dessous de 0°C s'est montrée très variable au cours des expériences décrites au chapitre III. Ceci pourrait expliquer des survies inattendues les années les plus froides. Pourtant, d'après les estimations du modèle, P.cinnamomi survit à des périodes où le froid cumulé au niveau du liber dépasse les 840 DHN, c'est-à-dire, est largement au-delà du seuil de 580 DHN retenu comme suffisant pour provoquer la mort totale de P.cinnamomi.

- Le modèle SURVIE_H n'estimerait pas de façon adéquate la température à l'endroit précis du chancre des chênes atteints où P.cinnamomi survit l'hiver. Pourtant, le sous-modèle 1 développé au chapitre précédent s'est montré fiable lors de la validation de l'hiver 1992. Les températures moyennes journalières de l'air ne sont inférieures à -8°C que pour 4 journées sur 28 ans à Azereix. De plus, lors du test du modèle à partir des données de températures mesurées sur les arbres de l'arboretum, celui-ci s'est avéré fiable pour les notes de survies proches de 0 (figure 45).

La différence de température entre face sud et nord des troncs, démontrée précédemment,

a des conséquences importantes : à Azereix, la survie de P.cinnamomi est meilleure aux faces sud et ouest des troncs, notamment en 1985, ce qui entraîne une localisation préférentielle des chancres sur ces faces. La prise en compte de cet écart de température dans le modèle (note 'sud', tableau 18) ne permet pourtant pas d'expliquer la survie de P.cinnamomi dans les combinaisons année x arbre à note nulle.

Une des bases du sous-modèle 1 est que les variations de température dans les tissus corticaux du tronc sont d'autant plus amorties que le périmètre de celui-ci est important, et que, par conséquent, P.cinnamomi survivra mieux, lors d'un gel, dans le chancre d'un arbre à gros tronc. Ceci ne se vérifie pas lors de l'étude dendrochronologique : la note de survie calculée par le modèle si l'on fixe arbitrairement à 100 tous les ans le périmètre des arbres fournit une prédiction de l'EA aussi bonne que celle qui tient compte du vrai périmètre (tableaux 17 et 18).

La survie observée étant systématiquement supérieure à la survie prédite, il est possible que P.cinnamomi survive les hivers froids dans le liber partiellement inclus : il s'y trouverait protégé des variations de température par une couche plus ou moins épaisse de bois (figure 50). Ce dernier est, en effet, un isolant thermique meilleur que le liber (Herrington, 1969). Il semble que, quelques millimètres dans le bois, les variations de température soient amorties par rapport à celles au niveau du cambium, si l'on compare nos résultats à ceux obtenus par Cinnotti également sur chênes (communication personnelle). Le liber partiellement inclus étant en continuité avec le liber 'normal' (figure 50), il est très probable que P.cinnamomi puisse initier de nouvelles lésions à partir de ces zones, du moins sous certaines conditions. Ceci ne pourrait se réaliser que si les conditions en cours de saison de végétation sont favorables au développement de P.cinnamomi.

Une meilleure connaissance de l'étiologie de l'encre, et notamment, des sites exacts où P.cinnamomi est capable d'hiverner dans les chancres (liber 'inclus', exposition nord ou sud du tronc) permettrait une estimation plus adéquate de la température que doit endurer ce pathogène durant l'hiver.

c) Conséquences pour la répartition géographique de l'encre du chêne rouge

Le passage de l'hiver apparaît déjà comme une phase critique dans l'aire actuelle de répartition de l'encre : quand les notes de survie estimées par le modèle SURVIE_H sont fréquemment nulles, à Azereix (25% des combinaisons arbre x année) ou à Doat après 1984 (66% des combinaisons arbre x année), la maladie reste à un niveau faible, soit qu'elle ne se développe pas, soit que son impact s'effondre (Figure 47). La zone d'Azereix serait peu favorable au développement de l'encre, comme l'indique la médiane pour le DHNA représenté figure 51. L'impact de l'encre est d'ailleurs faible sur ce site, comparé à ceux mesurés sur d'autres parcelles étudiées (tableau 1). Les arbres présentant un chancre dépassant 1m y sont rares (1%) par rapport aux sites de Doat (16%) ou de Mixe (10%). Il serait particulièrement intéressant de connaître l'impact exact de

l'encre dans les forêts de chênes rouges des Hautes Pyrénées. Celui-ci serait faible (Bartoli, communication personnelle).

Le DHNA serait une mesure du froid hivernal très intéressante : non seulement il est beaucoup plus simple à calculer que la note donnée par le modèle SURVIE_H, mais il a permis, sur les arbres étudiés, de prédire l'évolution annuelle de la gravité de l'encre aussi bien qu'elle (tableaux 17 et 18, figure 51). Il est probable que l'encre posera peu de problèmes dans une région où le DHNA est fréquemment au-dessus de 1200. Les résultats obtenus permettent de confirmer l'hypothèse émise par Delatour (1986) : il semblerait bien que l'extension géographique de l'encre soit limitée par le froid hivernal. Les résultats de l'étude dendrochronologique indiquent que l'aire de répartition connue de cette maladie ne s'est pas agrandie au cours de ces 25 dernières années : en 1967, P.cinnamomi était déjà présent dans les quatre sites étudiés. Or Doat et Azereix sont placés aux marges de cette aire de répartition (figure 5). Ces résultats sont en accord avec la littérature, la plupart des auteurs notant que P.cinnamomi ne peut causer de dégâts importants en conditions naturelles si les gels sont fréquents l'hiver (Zentmyer, 1980, Duniway, 1983).

Par contre, la prise en compte des facteurs hydriques paraît plus difficile : si les modèles de régression développés (tableau 22) sont corrects site par site, ils deviennent beaucoup moins bons au niveau global (r^2 de 0.5 au plus). Ceci tient probablement à l'influence des facteurs stationnels, et notamment de la réserve utile des sols.

3. Influence des facteurs hydriques sur la variabilité stationnelle et annuelle de l'encre du chêne rouge

a) Influence des facteurs hydriques sur la variabilité annuelle de l'encre dans les quatre sites étudiés par méthode dendrochronologique

Les facteurs hydriques semblent jouer un rôle prépondérant dans la variabilité annuelle de l'encre sur les chênes rouges étudiés. Les critères de BH sont très corrélés à l'EA et, à la différence du critère de gel hivernal, DHNA, cette corrélation ne dépend pas que de quelques années exceptionnelles. En particulier, le paramètre climatique qui semble le plus important dans notre étude, dans chacun des 4 sites, est le BH de l'automne, $BH_{\eta 25-29}$ ou $BH_{\eta 21-29}$: c'est le paramètre climatique le mieux corrélé avec l'EA (tableau 19) et quand il est élevé, il y a, la plupart du temps, aggravation de l'encre (figure 52). Il paraît difficile d'interpréter l'effet de ce BH par une action sur P.cinnamomi dans le sol, car les conséquences au niveau du tronc seraient alors plus longues à se manifester. Il est plus probable que l'influence de ce BH, qui semble être directe, ait lieu sur l'interaction hôte-pathogène au niveau des tissus corticaux du tronc. Ainsi, Tippett *et al* (1985) notent que la croissance de P.cinnamomi dans le liber d'E.marginata est périodique dans l'été : elle a souvent lieu après de fortes pluies.

Les autres BH sont pratiquement tous corrélés négativement avec l'EA, en particulier $BH_{n-220-25}$ et $BH_{n-124-32}$, qui ont un effet direct sur cette variable (tableau 20). Nous interprétons leur effet comme l'apparition de stress hydriques chez les arbres : parmi les BH de l'automne, du printemps et de l'été il y a de nombreux déficits hydriques. De faibles excédents hydriques l'hiver favoriseront l'apparition de sécheresses au cours de la saison suivante.

De nombreuses études ont montré que les conséquences de déficits hydriques sur le comportement des arbres, principalement la croissance radiale du tronc, pouvaient durer plusieurs années (Levy et Becker, 1987, Badot et al, 1989, Tainter et al, 1990). Nous avons démontré au cours de cette étude que cela peut aussi être le cas de la sensibilité à un agent pathogène : l'intensité des stress hydriques subis, par les chênes rouges, dans les deux années qui précèdent détermine la sensibilité de leurs tissus corticaux à P.cinnamomi. L'observation suivante confirmerait ceci : durant le printemps et le début de l'été 1990, Robin (1991) a constaté à Doat une très forte sensibilité à P.cinnamomi des chênes rouges au cours d'expériences d'inoculations artificielles (taux de croissance moyen du pathogène de 9 à 10 mm/j). Or, la quantité $[- 0.042 \times BH_{n-124-32} - 0.142 \times BH_{n-220-25}]$, qui représente l'effet 'stress hydrique' dans l'équation à 4 variables développée pour le site de Doat (tableau 22) est, en 1990, très élevée, une des plus forte depuis 1968.

La gravité annuelle de l'encre serait liée à la succession de déficits hydriques, dans les deux années précédentes puis d'un excédent hydrique à l'automne. Dans les modèles de régression développés, ces deux types de BH se retrouvent sur tous les sites sauf à Ainhoa. Ceci est confirmé par les résultats de l'ACP réalisée avec les données du Pays Basque (figure 53) : l'axe 1, qui explique 43% de la variabilité de l'EA, est corrélé principalement a ces deux types de BH, positivement avec le BH de l'automne (BH_{n25-29}) et négativement avec ceux de l'été (BH_{n21-24}), du printemps (BH_{n13-14}) et de l'automne précédent ($BH_{n-124-32}$). Sur le plan de cet ACP représenté figure 54, on peut voir que l'axe 1 discrimine bien les années où le PPA_C moyen augmente de celles où il diminue.

Plusieurs auteurs notent que des stress hydriques ou des sécheresses, associés à des périodes pluvieuses favorisent les maladies à Phytophthora. Jacobi et al (1983) montrent que la vitesse de développement des épidémies de P.parasitica var. nicotianae sur tabac est corrélée positivement à la fois à la quantité totale de pluie et au nombre de périodes de sécheresse (succession de 4 à 6 jours sans pluie). Duniway (1983) montre que l'irrigation d'un champ de tournesol après stress hydrique des plants favorise la pourriture racinaire provoquée par P.cryptogea.

b) Variabilité de l'impact de l'encre en forêt de Mixe

Les stations où l'impact de l'encre est le plus fort, les plateaux, dorsales et pentes sud, sont les sites les plus secs et les plus pauvres du massif (Durand et al, 1983, Timbal, 1984, Aureau, 1989). En particulier, les pentes sud, plus exposées au soleil, sont plus sèches que les pentes nord. Nos résultats de mesure de la teneur relative en eau du liber du 22/08/91 vont dans ce sens, mais, il ne

s'agit que d'une observation ponctuelle. Les dorsales et hauts de versants correspondraient aux stations I (oligotrophes sèches) décrites dans l'ORLAM 'Coteaux Basques' (Aureau, 1989, figure 2). Sur ces stations, l'ONF ne prévoit pas d'introduire du chêne rouge, mais plutôt du Pin Laricio ou du Châtaignier. Les stations où l'impact de l'encre est le plus important sont les mêmes que celles où ont eu lieu, à la fin des années 70, les dépérissements de chênes pédonculés (Durand et al., 1983). Le facteur mis en cause était alors la sécheresse.

Il reste toutefois possible que le froid hivernal intervienne, les fonds étant parfois considérés comme des 'trous à gelée' (Aureau, communication personnelle). Nous ne pensons pas que ce facteur soit déterminant, au vu des résultats acquis par l'étude dendrochronologique sur le site de Mixe : à part en 1985, le gel hivernal ne paraît pas avoir eu des conséquences notables sur l'évolution de l'encre dans ce massif.

Le faible impact de l'encre en forêt de Mixe, par rapport à la zone d'Ainhoa, Saint Pée et Sare n'empêche pas la mise en évidence d'une variabilité spatiale de la maladie. Il est possible qu'il minimise les différences entre les diverses positions topographiques. Durant l'expérience réalisée au Pays Basque rapportée au chapitre 3, les deux stations les plus sèches, Sa et Ai1, ont un pourcentage d'arbres présentant un chancre de l'ordre de 30% alors que dans les deux autres, Ai2 et Stp, ce pourcentage est de l'ordre de 18%.

La répartition topographique de l'encre mise en évidence à Mixe peut paraître étonnante pour une maladie provoquée par un Phytophthora. En effet, ce type d'agent pathogène, dépendant fortement de la présence d'eau libre au moins sur de courtes périodes de l'année, est classiquement associé aux zones humides, voir hydromorphes (Duniway, 1983, Zentmyer, 1980). Ceci est notamment le cas pour de nombreuses maladies de plantes pérennes provoquées par des Phytophthora (Duncan et Kennedy, 1989, Fraedrich et Tainter, 1989, Browne et Mircetich, 1988, Matheron et Mircetich, 1985, Wilcox et Mircetich, 1985). Il est à noter qu'à Mixe, le seul site dans les fonds où l'impact de l'encre est important se situe en bord du ruisseau, sur la rive droite, et présente des signes d'hydromorphie.

Toutefois, il suffit d'une présence d'eau temporaire pour permettre l'infection des apex racinaires par P.cinnamomi. En Australie, ce pathogène provoque des dépérissements d'E.marginata sur des sols apparemment filtrants, mais comportant une couche imperméable qui provoque l'accumulation d'eau perchée au cours des fortes pluies (Shearer et Tippett, 1989). Ceci provoque, sur les pentes, un déplacement latéral d'eau important dans le sol, favorisant la dispersion du champignon. Bowers et al. (1990) expliquent leurs résultats sur le développement de Phytophthora capsici dans des champs de poivrons par la propagation du pathogène dans l'eau de surface non absorbée par le sol en cas de fortes pluies.

Une étude plus détaillée des sols des stations de Mixe où l'impact de l'encre est le plus fort

révélerait peut être que leur structure favorise des accumulations temporaires d'eau. Toutefois, ainsi que le note Duniway (1983), dans la plupart des maladies provoquées par des Phytophthora, le pathogène ne progresse pas sur de grandes distances à partir d'un point d'entrée dans le système racinaire d'un hôte. La gravité de ce type de maladie dépend plus du nombre de foyers d'infection qui s'établissent dans le système racinaire que de l'extension de foyers individuels. Les paramètres de l'environnement susceptibles d'entraîner une multiplication des foyers d'infection, tel la présence d'eau libre dans le sol sur des périodes prolongées, sont les plus importants pour le développement de telles maladies.

A l'opposé, P.cinnamomi est capable, à partir d'un point d'inoculation, de progresser sur des distances importantes dans les tissus corticaux des chênes. La présence de chancres sur les troncs dépend de cette capacité et, la multiplication des foyers d'infection dans le système racinaire est probablement moins importante pour le développement de l'encre. Par contre, la fréquence et l'intensité des stress hydriques, qui favorisent le développement de P.cinnamomi dans les tissus corticaux du chêne, semblent déterminantes.

CONCLUSION GENERALE

Les expériences réalisées au chapitre II ont montré que la progression de P.cinnamomi dans les tissus corticaux secondaires du chêne rouge est une étape critique de la phase racinaire de l'encre. Au cours de nos expériences, le développement des lésions provoquées par P.cinnamomi dans le liber des racines ou des tiges a été comparable. On retrouve au niveau de ces deux types d'organe :

- Une réaction de l'hôte par différenciation d'un nouveau cambium dans le liber, en position externe par rapport à la lésion.

- Une sensibilité à P.cinnamomi des tissus corticaux qui diminue avec le diamètre de la racine ou tige. Cette sensibilité est maximale au niveau du collet et du tronc. Elle est beaucoup plus faible au niveau des racines de petit diamètre, ce qui explique peut-être l'absence de dépérissement dans le cas de l'encre.

Les résultats acquis sur l'influence des paramètres du climat sur la croissance de P.cinnamomi dans les tissus corticaux du tronc pourraient donc être en partie extrapolables à la phase racinaire de la maladie.

Après inoculation artificielle de P.cinnamomi, on observe différents types de réaction des tissus corticaux de Q.rubra. Dans le mois qui suit l'inoculation, les différences entre individus ou entre organes d'un même individu sont surtout quantitatives (taux de croissance du pathogène). Après une trentaine de jours, ces différences deviennent qualitatives : chez les individus les moins sensibles ou sur les organes les moins sensibles d'un individu (racines ou tiges de petit diamètre), la croissance du pathogène ralentit, s'annule et ne reprend plus, alors qu'elle ne semble pas ralentir au niveau du liber du tronc ou du collet des individus les plus sensibles.

Il existe dans la maladie de l'encre un certain équilibre entre l'hôte, Q.rubra, et le pathogène, P.cinnamomi. Le développement de celui-ci dans les tissus corticaux du chêne, notamment son extension tangentielle, est toujours limité, même sur les individus les plus sensibles. Cet équilibre est plutôt favorable au pathogène au niveau du tronc et à l'hôte au niveau des racines de petit diamètre. Sur cette interaction Q.rubra-P.cinnamomi équilibrée, les paramètres de l'environnement peuvent agir de façon importante.

L'étude sur l'étiologie racinaire de l'encre aboutit à des conclusions apparemment contradictoires :

- Au cours des expériences en rhizotrons, la pénétration de P.cinnamomi dans le chêne rouge s'est réalisée au niveau des apex racinaires.

- Les tissus corticaux des racines de petit diamètre se sont montrés peu sensibles à P.cinnamomi.

Ce champignon est pourtant capable de progresser jusqu'au tronc de l'arbres. Une mauvaise alimentation en eau des arbre pourrait fournir une des explications à cette contradiction apparente : des tiges de faible diamètre sont beaucoup plus sensible à P.cinnamomi si elles ont subi un stress hydrique. Dans ce cas, la croissance de ce dernier dans les tissus corticaux ne s'arrête plus un mois après l'inoculation. Il est possible que le même phénomène se produise au niveau racinaire.

Le modèle de régression à 4 variables (Cf page 84) décrivant le mieux l'évolution annuelle de l'impact de l'encre (EA) sur un échantillon d'arbres naturellement infectés, situés dans 4 sites différents et étudiés par méthode dendrochronologique s'exprime sous la forme :

$$EA = - [0.009 \times DHNA] - [0.024 \times BH_{n-1}2432 + 0.038 \times BH_{n-2}2025] + [0.038 \times BH_n2529] + 4.056$$

Cette équation a été établie sur une durée d'une 20^{aine} d'années. Le premier terme, DHNA, qui mesure le nombre de degrés-heure négatifs au cours de l'hiver, représente, à travers la survie hivernale de P.cinnamomi, l'inoculum présent dans les chancres en début de saison. Le second terme représente l'influence dépressive des sécheresses des deux années précédentes, sur la sensibilité à P.cinnamomi des tissus corticaux du chêne. Le troisième terme représente l'influence directe (positive) des paramètres hydriques sur la croissance du pathogène dans les tissus corticaux de l'hôte. Enfin, le terme constant représente la sensibilité 'intrinsèque', indépendante du climat, des arbres. Ce terme constant est faible comparé au second terme. Nous avons apporté, au cours de cette étude, des éléments permettant une telle interprétation des termes de cette équation :

- Il est confirmé que P.cinnamomi survit peu de temps au-dessous de 0°C. Cette sensibilité au gel devient plus forte au-dessous d'un seuil situé vers -6°C (Chapitre IV). Au niveau des tissus corticaux du chêne rouge, le champignon est protégé des brusques variations de température. Celles-ci sont amorties. Le modèle construit, décrivant l'influence de la température sur le comportement de P.cinnamomi durant l'hiver, n'est pas complet : il sous-estime systématiquement la survie du champignon. Il permet néanmoins de montrer que les gels de l'hiver ont une influence directe sur le développement de l'encre dans le Sud-Ouest de la France.

- La plus forte sensibilité à P.cinnamomi des tissus corticaux du chêne rouge après un stress hydrique a été démontrée sur jeunes plants, en conditions contrôlées, et sur arbres adultes, en conditions naturelles (Chapitre III). Cette plus forte sensibilité persiste après la fin du stress hydrique sur les jeunes plants (figure 21). Il semblerait, d'après les résultats de l'étude dendrochronologique (Chapitre VI), que des séquences de sécheresse dans les deux années précédentes jouent un rôle très important dans la sensibilité des tissus corticaux du chêne.

- Il a été confirmé que la croissance de P.cinnamomi est très dépendante de l'état hydrique du milieu, que celui-ci soit un milieu gélifié ou du liber de chêne rouge : elle est amoindrie aux faibles teneurs relatives en eau (Chapitre III). Durant un stress hydrique, ce phénomène se produit au même moment que l'augmentation de la sensibilité à P.cinnamomi des tissus corticaux du chêne, ce qui rend difficile la mise en évidence de cette dernière. Les résultats de l'étude dendrochronologique (Chapitre VI) sont cohérents avec cette interprétation. Le faible effet direct des déficits hydriques de l'année en cours sur la gravité de l'encre est à mettre en relation avec l'existence de ces deux phénomènes antagonistes. La gravité annuelle de l'encre dépend, sur les arbres étudiés, de l'existence de séquences de déficit hydrique dans l'année et dans les deux années précédentes suivie à l'automne d'une période d'excédent hydrique.

L'influence des paramètres hydriques et thermiques a des conséquences importantes sur la répartition de l'encre du chêne rouge :

- Parmi l'ensemble des paramètres de l'environnement susceptibles de moduler la gravité de l'encre (nature et richesse chimique du sol, espèces végétales présentes...), l'alimentation en eau des arbres ressort comme un des facteurs de répartition de l'encre **au niveau stationnel**.

- La fréquence et l'intensité des gels hivernaux apparaît comme un facteur de répartition de l'encre **au niveau régional**. L'encre ne posera probablement pas de problèmes importants dans une région où les sommes de température de plus de 50 DHNA, c'est-à-dire 1200 degrés-heures négatifs cumulées sur l'hiver (novembre à mars), sont trop fréquentes. Il est confirmé que cette maladie sera limitée dans son extension géographique par le froid hivernal. La région de Tarbes (DHNA>50 pour 25% des années) seraient déjà moins favorable à l'encre; ceci demande à être confirmé par une enquête sur son impact dans le département des Hautes Pyrénées. L'aire de répartition de cette maladie ne s'est d'ailleurs pas agrandie au cours des 25 dernières années. Le modèle établi, après amélioration, devrait permettre de préciser quelles sont les régions où l'encre est susceptible d'avoir un impact important.

BIBLIOGRAPHIE

- ASSAS m'BILLAUT, G. 1978. La pourriture brune de racines d'avocatier. Etude histologique de la pénétration et de l'infection des racines par Phytophthora cinnamomi Rands. *Fruits* **33**(2):107-115.
- AUREAU, F. 1989. Orientation locale d'aménagement des forêts soumises non domaniales : région des 'Coteaux Basques'. ONF Bayonne.
- BADOT, P.M., PERRIER, P. et BADOT, M.J. 1989. Dépérissement, déficit hydrique et variations de croissance radiale chez le Picea abies. *Can. J. Bot.* **68**:1536-1541.
- BARRIETY, L., JACQUIOT, C., MOREAU, C., et MOREAU, M. 1951. La maladie de l'encre du chêne rouge (Quercus borealis). *Revue de pathologie végétale et d'entomologie agricole de France* **30**:253-262.
- BELGRAND, M. 1983. Comportement de jeunes plants feuillus sur substrat ennoyé. Adaptation racinaire. Application à la mise en valeur de sols à pseudogleys. Thèse de docteur ingénieur, INA-PG, 188 p.
- BENSON, D.M. 1982. Cold inactivation of Phytophthora cinnamomi. *Phytopathology* **72**:560-563.
- BIGGS, A. R. 1984. Discussion: response of bark tissues to injury and infection. *Can. J. For. Res.* **14**:351-356.
- BIGGS, A. R. 1985. Suberized boundary zones and the chronology of wound response in tree bark. *Phytopathology*, **75**:1191-1195.
- BIGGS, A.R., and CLINE, R.A. 1986. Influence of irrigation on wound response in peach bark. *Can.J. Bot* **8**:405-408.
- BIGGS, A. R., et MILES, N. W. 1988. Association of suberin formation in uninoculated wounds with susceptibility to Leucostoma cincta and L.persoonii in various peach cultivars. *Phytopathology* **78**:1070-1074.
- BLAKER, N.S., and MAC DONALD, J.D. 1981. Predisposing effects of soil moisture extremes on the susceptibility of rhododendron to Phytophthora root and crown rot. *Phytopathology* **71**:831-834
- BOWERS, J.H., PAPAIVIZAS, G.C., et JOHNSTON, S.A. 1990. Effect of soil temperature and soil-water matric potential on the survival of Phytophthora capsici in natural soil. *Plant Dis.* **74**:771-777.
- BOWERS, J.H., SONODA, R.M., et MITCHELL, D.J. 1990. Path coefficient analysis of the effect of rainfall variables on the epidemiology of Phytophthora blight of pepper caused by Phytophthora capsici. *Phytopathology* **80**:1439-1446.
- BOWERS, J.H., et MITCHELL, D.J. 1990. Effect of soil-water matric potential and periodic flooding on mortality of pepper caused by Phytophthora capsici. *Phytopathology* **80**:1447-1450.
- BROWNE, G.T., et MIRCETICH, S.M. 1988. Effect of flood duration on the development of Phytophthora root and crown rots of apple. *Phytopathology* **78**:846:851.
- CARLILE J.C. Motility, taxis, and tropism in Phytophthora. page 95-108. in: Phytophthora. its biology, taxonomy, ecology and pathology. D.C. ERWIN, S. BARTNICKI-GARCIA, and P.H. TSAO, eds. American Phytopathological society, St.Paul, MN. 392 pp.
- CHOISNEL, E., PAYEN, D., and LAMARQUE, P. 1987 Climatologie de la zone du projet

Hapex-Mobilhy. Direction de la météorologie nationale, Paris. 75 pp.

- CHOISNEL, E., JACQ, V., GUEHL, J.M., et AUSSENAC., G. 1990. Simulation de la variabilité de la photosynthèse hivernale du Douglas (Pseudotsuga menziesii Mirb) dans les conditions climatiques françaises. Ann. Sci. For. **47**:495-508.
- CHOU, C.K.S. 1987. Crown wilt of Pinus radiata associated with Diplodia pinea infection of woody stems. Eur. J. For. Path. **17**:398-411.
- COAKLEY, S.M., ROLAND, F.L. et Mc DANIEL, L.R. 1988. Predicting stripe rust severity on winter wheat using an improved method for analyzing meteorological and rust data. Phytopathology **78**:543-550.
- CRANDALL, B. S. 1936. Root disease of some conifers and hardwoods caused by Phytophthora cambivora (P. cinnamomi). U.S. Dept. Agr. Plant Dis. Rptr. **20**:202-204.
- CRANDALL, B.S., GRAVATT, G.F. et RYAN. M.M. 1945. Root disease of Castanea species and some coniferous and broadleaf nursery stocks, caused by Phytophthora cinnamomi. Phytopathology **35**:162-180.
- DAGNELIE , P. 1975. Théorie et méthodes statistiques. Vol. 1 et 2. 463 p. Les Presses Agronomiques de Gembloux.
- DAVIDSON, E.M. et TAY, F.C.S. 1987. The effect of waterlogging on infection of Eucalyptus marginata seedlings by Phytophthora cinnamomi. New Phytol. **105**:585-594.
- DELATOUR, C. 1986. Le problème du Phytophthora cinnamomi sur le chêne rouge (Quercus rubra). Bulletin OEPP **16**:499-504.
- DELATOUR, C., DESPREZ-LOUSTAU, M.L., et MORELET, M. 1992. Les maladies du chêne rouge en France. in Monographie chêne rouge. INRA. sous presse.
- DESPREZ-LOUSTAU, M.L., and DESSUREAULT, M. 1988. Influence de stress contrôlés sur la sensibilité du bouleau jaune au chancre godronien causé par Godronia cassandrae Peck. f.sp. betulicola Groves. Can. J. For. Res. **18**:121-127.
- DUNCAN, J.M. et KENNEDY, D.M. 1989. The effect of waterlogging on Phytophthora root rot of red raspberry. Plant Pathology. **38**:161-168.
- DUNIWAY, J.M. 1977. Predisposing effect of water stress on the severity of Phytophthora root rot on safflower. Phytopathology **67**:884-889.
- DUNIWAY, J.M. 1983. Role of physical factors in the development of Phytophthora diseases. Page 175-187 in: Phytophthora. its biology, taxonomy, ecology and pathology. D.C. ERWIN, S. BARTNICKI-GARCIA, and P.H. TSAO, eds. American Phytopathological society, St.Paul, MN. 392 pp.
- DURAND, P., GELPE, J., LEMOINE, B., RIOM, J. et TIMBAL J. 1983. Le dépérissement du chêne pédonculé dans les Pyrénées Atlantiques. Revue forestière française **35**:357-368.
- EDMINSTON, R.J. 1975. A selection of species resistant to Phytophthora cinnamomi. FOR. FOCUS **14**:15.
- FRAEDRICH, S.W., et TAINTER, F.H. 1989. Effect of dissolved oxygen concentration on the relative susceptibility of shortleaf and loblolly pine root tips to Phytophthora cinnamomi. Phytopathology. **79**:1114-1118.

- GERLACH, W.W.P., HOITINK, H.A.J., SCHMITTHENNER, A.F. 1976. Survival and host range of Phytophthora citrophthora in Ohio nurseries. *Phytopathology* **66**:309–311.
- GISI, U. 1983. Biophysical aspects of the development of Phytophthora. Page 109–120 in: Phytophthora. its biology, taxonomy, ecology and pathology. D.C. ERWIN, S. BARTNICKI-GARCIA, and P.H. TSAO, eds. American Phytopathological society, St.Paul, MN. 392 pp.
- GRANT, B. R., et BYRT, P. N. 1984. Root temperature effects on growth of Phytophthora cinnamomi in the roots of Eucalyptus marginata and Eucalyptus calophylla. *Phytopathology* **74**:179–184
- GRENTE, J. 1961. La maladie de l'encre du châtaignier. *Ann. Epiphyt.* **12**:5–59
- HALSALL, D.M. and WILLIAMS, J.D. 1984. Effect of root temperature on the development of Phytophthora cinnamomi root rot in Eucalyptus seedlings. *Aust. J. Bot.* **32**:521–528.
- HERRINGTON, L.P. 1969. On temperature and heat flow in tree stems. Yale University, School of forestry. Bulletin No.73.
- HO, H.H. and ZENTMYER, G.A. 1977 – Infection of avocado and other species of Persea by Phytophthora cinnamomi. *Phytopathology* **67**:1085–1089.
- HOWARD, E. T. 1977. Bark structure of southern oaks. *Wood Fiber* **9**(3):172–183.
- JACOBI, W.R., MAIN, C.E. et POWEL, N.T. 1983. Influence of temperature and rainfall on the development of tobacco black shank. *Phytopathology* **73**:139–143.
- KACKLEY, J.P., GRYBAUSKAS, A.P., HILL, R.L., and DERNOEDEN, P.H. 1990. Influence of temperature–soil water status interactions on the development of summer patch in Poa spp. *Phytopathology* **80**:650:655.
- KEHR, R.D. 1991. Pezicula canker of Quercus rubra L., caused by Pezicula cinnamomea (DC.) Sacc. I. Symptoms and pathogenesis. *Eur. J. For. Path.* **21**:218–233.
- KRÖBER, H. 1980. Überdauerung einiger Phytophthora-arten im boden. [Survival of some Phytophthora species in soil]. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenchutz* **87**:227–235.
- KUAN, T.L. et ERWIN, D.C. 1980. Predisposition effect of water saturation of soil on Phytophthora root rot of alfalfa. *Phytopathology* **70**:981:986.
- KUAN, T.L. et ERWIN, D.C. 1982. Effect of soil matric potential on Phytophthora root rot of alfalfa. *Phytopathology* **72**:543:548.
- LANIER, L., KELLER, R., KREMER, A. 1980. Le chêne rouge (Quercus rubra L.) en France. *Rev. For. Française.* **5**:419–451.
- LEGENDRE, L. et LEGENDRE, P. 1984. Ecologie numérique. 2. La structure des données écologiques. 2^e édition. Masson–Presses de l'université du Quebec.
- LEVY, G. ET BECKER, M. 1987. Le dépérissement du sapin dans les vosges : rôle primordial de déficits d'alimentation en eau. *Ann. Sci. For.* **44**:403–416.
- LINBERG, M. et JOHANSSON, M. 1992. Resistance of Picea abies seedlings to infection by Heterobasidion annosum in relation to drought stress. *Eur. J. For. Path.* (sous presse).

- LUND, E.J., et GRIFFIN, D.M. 1981. Effect of water potential on fungal growth and turgor; Trans. Br. Mycol. Soc. **76**(1):33-40.
- Mc DONALD, J.D. 1982. Effect of salinity stress on the development of Phytophthora root rot of Chrysanthemum. *Phytopathology* **72**:214-219.
- MADAR, Z. SOLEL, Z. et KIMCHI, M. 1989. Effect of water stress in cypress on the development of cankers caused by Diplodia pinea f. sp. cupressi and Seridium cardinale. *Plant Disease* **73**:484-486.
- MALAJCZUK, N., Mc COMB, A. J. and PARKER, C. A. 1977. Infection by Phytophthora cinnamomi Rands of roots of Eucalyptus calophylla R. Br. and Eucalyptus marginata Donn. ex. Sm. *Aust. J. Bot.* **25**:483-500.
- MATHERON, M.E. et MIRCETICH, S.M. 1985. Influence of flooding duration on the development of Phytophthora root and crown rot of Juglans hindsii and Paradox walnut rootstocks. *Phytopathology* **75**:973-976.
- MERRILL, W. et FINLEY, R.J. 1981. Relationship of stem tissue age frequency of Nectria canker. *Plant disease* **65**:66-67.
- MIRCETICH, S.M., CAMPBELL, R.N., MATHERON, M.E. 1977. Phytophthora trunk canker of coast live-oak and cork oak trees *Plant disease reporter* **61**:66-70.
- MOREAU M. 1950. Note préliminaire sur la maladie chancreuse du chêne rouge dans le sud-ouest de la France. *Comptes rendus des séances de l'académie d'agriculture de France* **36**:255-256.
- MOREAU M. et MOREAU C. 1951. Une grave affection nouvelle de la forêt française : la maladie de l'encre du chêne. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'académie des sciences* **232**:2252-2253.
- MULLICK, B.M. 1977. The non-specific nature of defense in bark and wood during wounding, insect and pathogen attack. *Recent advances in phytochemistry*, **11**:395-441.
- OLD, K.M., DUDZINSKY, M.J. et BELL, J.C. 1988. Isozyme variability in field populations of Phytophthora cinnamomi in Australia. *Aust. J. Bot.* **36**:355-360.
- OTROSINA, W.J., et MARX, D.H. 1975. Populations of Phytophthora cinnamomi and Pythium spp. under shortleaf and loblolly pines in littleleaf disease sites. *Phytopathology* **65**:1224-1229.
- PHILLIPS, D., GRANT, B.R. et WESTE, G. 1987. Histological changes in the roots of an avocado Cultivar, Duke 7, infected with Phytophthora cinnamomi. *Phytopathology* **77**:691-698.
- PILARD-LANDEAU, B. 1984. Le chêne rouge d'Amérique : station, production et sylviculture dans le sud-ouest. *Memoire de 3e année E.N.I.T.E.F.* 540 pp.
- PODGER, F.D., MUMMERY, D.C., PALZER, C.R., and BROWN, M.J. 1990. Bioclimatic analysis of the distribution of damage to native plants in Tasmania by Phytophthora cinnamomi. *Aust. J. Ecol.* **15**:281-289.
- PONCHET, J. et ANDREOLI, C. 1989. Histopathologie du chancre cortical du cyprès à Seridium cardinale. *Eur. J. For. Path.* **19**:212-221.

- PURITCH, G.S., and MULLICK, D.B. 1975. Effect of water stress on the rate of non-suberized impervious tissue formation following wounding in Abies grandis. Jour. of Exp. Bot. **26**(95):903-910.
- RANDS, R.D. 1922. [Stripe canker of cinnamon, caused by Phytophthora cinnamomi n.sp.]. Mededeelingen van het Instituut voor Plantenziekten, **54**. Editeur Drukkerij.
- REYNOLDS, K.M., BENSON, D.M., et BRUCK, R.I. 1985. Epidemiology of Phytophthora root rot of Frazer fir: root colonization and inoculum production. Phytopathology **75**:1004-1009.
- RISTAINO, J.B., DUNIWAY, J.M. et MAROIS, J.J. 1988. Influence of frequency and duration of furrow irrigation on the development of Phytophthora root rot and yield in processing tomatoes. Phytopathology **78**:1701-1706.
- RISTAINO, J.B., and DUNIWAY, J.M. 1989. Effect of preinoculation and postinoculation water stress on the severity of Phytophthora root rot on processing tomatoes. Plant Disease **73**:349-352.
- ROBIN, C. 1991. La maladie de l'encre du chêne rouge Quercus rubra L. causée par Phytophthora cinnamomi Rands : perspectives pour l'amélioration génétique de la résistance. Thèse de doctorat. Université de Bordeaux 2. 140p.
- ROBIN, C., DESPREZ-LOUSTAU, M.L., and DELATOUR, C. 1992. Factors influencing the enlargement of trunk cankers of Phytophthora cinnamomi in red oak. Can.J.For.Res (sous presse).
- ROL, R. 1951. Le chancre du chêne rouge. Rev. For. Française **11**:704-707.
- ROTH, L.F. et KUHLMAN, E.G. 1966. Phytophthora cinnamomi, an unlike threat to Douglas-fir forestry. Forest Science **12**(2):147-159.
- RUTHERFORD, T.A. et WEBSTER, J.M. 1987. Distribution of pine wilt disease with respect to temperature in North America, Japan and Europe. Can. J. For. Res. **17**:1050-1059.
- SAS INSTITUTE INC. 1990. SAS/STAT guide for personal computers, version 6.03 edition. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- SAUTHOFF, W. 1967. Niedere temperaturen als begrenzender faktor für die lebensfähigkeit von Phytophthora cinnamomi Rands in mineralischen boden [Low temperature as a limiting factor in the viability of Phytophthora cinnamomi in mineral soil]. Meded. Ryksfac. Landbouwwet. Genet. **32**:409-414.
- SAVAGE, E.J., CLAYTON, C.W., HUNTER, J.H., BRENNEMAN, J.A., LAVIOLA, C. and GALLEGLY, M.E. 1968. Homothallism, heterothallism and interspecific hybridization in the genus Phytophthora. Phytopathology **58**:1024-1021.
- SCHOENEWEISS, D.F. 1981. The role of environmental stress in diseases of woody plants. Plant Disease **65**(4):308-314.
- SCHOLANDER, P.F., HAMMEL, H.T., HEMMINGSEN, E.A., and BRADSTREET, E.D. 1964. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. Proc. Nat. Acad. Sci. USA **52**:119-125.
- SERRYN, P. 1979. Grand atlas universel. Edition Bordas.

- SHEA, S.R., SHEARER, J.T. TIPPETT, J.T. et DEEGAN, P.M. 1983. Distribution, reproduction, and movement of Phytophthora cinnamomi on sites highly conducive to jarrah dieback in south western Australia. *Plant Disease* **67**:970-973.
- SHEARER, B.L., SHEA, S.R., et FAIRMAN, R.G. 1981. Infection of the stem and large roots of Eucalyptus marginata by Phytophthora cinnamomi. *Australasian Plant Pathology* **10**:2-3.
- SHEARER, B.L., SHEA, S.R. and DEEGAN, P.M. 1987. Temperature-growth relationships of Phytophthora cinnamomi in the secondary phloem of roots of Banksia grandis and Eucalyptus marginata. *Phytopathology* **77**:661-665.
- SHEARER, B.L., et TIPPETT, J.T. 1989. Jarrah dieback: the dynamics and management of Phytophthora cinnamomi in the Jarrah (Eucalyptus marginata) forest of south-western Australia. Research bulletin No.3. Department of conservation and land management. Como western Australia.
- SHEW, H.D. et BENSON, D.M. 1983. Influence of soil temperature and inoculum density of Phytophthora cinnamomi on root rot of Fraser Fir. *Plant Disease* **67**:522:524.
- SMITH, I.W., and MARKS, G.C. 1986. Effect of moisture stress in Eucalyptus sieberi on growth of lesions caused by Phytophthora cinnamomi. *Aust.for.res.* **16**:273-279.
- SNEDECOR, G.W. and COCHRAN, W.G. 1957. *Statistical Methods*. 6th edition. The Iowa State University Press, Ames.
- SNEH, B. and MCINTOSH, D.L. 1973. Studies on the behavior of Phytophthora cactorum in soil. *Can. J. Bot.* **52**:795-802.
- STAT-ITCF 1988. *STAT-ITCF Manuel d'utilisation 4e version*, Paris, France.
- STEPONKUS, P.L. 1984. Role of the plasma membrane in freezing injury and cold acclimatation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **35**:543-84.
- TAINTER, F.H., RETZLAFF, W.A., STARKEY, D.A. and OAK, S.W. 1990. Decline of radial growth in red oaks is associated with short-term changes in climate. *Eur. J. For. Path.* **20**:95-105.
- TIMBAL, J. 1984. Premier rapport sur les types forestiers du piémont pyrénéen des Pyrénées atlantiques. Laboratoires de sylviculture et ecologie de la pinède landaise. INRA bordeaux-Pierroton.
- TIMBAL, J. et GELPE, J. 1986. Action du calcaire sur la germination et la croissance du chêne rouge d'Amérique (Q. rubra L.). *Ann. Sci. For.* **43**(2): 397-402.
- TIMBAL, J, BARTOLI, M. et BUFFET, M. 1992. Introduction et utilisation du chêne rouge en France. dans *Monographie chêne rouge*. INRA. sous presse.
- TIPPETT, J.T., HOLLAND, A.A., MARKS, G.C. et O'BRIEN, T.P. 1976. Penetration of Phytophthora cinnamomi into disease tolerant and susceptible Eucalypts. *Arc. Microbiol.* **108**:231-242.
- TIPPETT, J.T., SHEA, S.R., HILL, T.C., SHEARER, B.L. 1983. Development of lesions caused by Phytophthora cinnamomi in the secondary phloem of Eucalyptus marginata. *Aust. J. Bot.* **31**:197-210.
- TIPPETT, J.T., HILL, T.C. 1984. Role of periderm in resistance of Eucalyptus marginata roots against Phytophthora cinnamomi. *Eur. J. For. Path.* **14**(1984)431-439.

- TIPPETT, J.T., HILL, T.C. and SHEARER, B.L. 1985. Resistance of Eucalyptus spp. to invasion by Phytophthora cinnamomi. Austr. J. Bot. **33**: 409–18.
- TIPPETT, J.T. and BARCLAY, J.L. 1987. Detection of bark lesions caused by Phytophthora cinnamomi in Eucalyptus marginata with the impedance ratio meter and the Shigometer. Can. J. For. Res. **17**:1228–1233.
- TIPPETT, J.T., CROMBIE, D.S and HILL, T.C. 1987. Effect of phloem water relations on the growth of Phytophthora cinnamomi in Eucalyptus marginata. Phytopathology **77**:246–250.
- TOMASHOW, F.T. 1990. Molecular genetics of cold acclimation in higher plants. pp99–125. In : Genomic responses to environmental stress, by Scandalios, J.S. Advances in genetics vol 28.
- TREGONNING, K.C. et FAGG, P.C. 1984. Seasonal rainfall and Eucalyptus dieback epidemics associated with Phytophthora cinnamomi in Gippsland, Victoria. Aust. For. Res. **14**:219–234.
- TROCKENBRODT, 1991. Qualitative structural changes during bark development in Quercus robur, Ulmus glabra, Populus tremula and Betula pendulata. IAWA Bulletin n.s., **12**(1):5–21.
- VAN BRUGGEN, A.H.C. et ARNESON, P.A. 1986. Path coefficient analysis of the effects of Rhizoctonia solani on the growth and development of dry beans. Phytopathology **76**:874–878.
- VANNINI, A. et MUGNOZZA, G.S. 1991. Water stress: a predisposition factor in the pathogenesis of Hypoxyylon mediterraneum on Quercus cerris. Eur. J. For. Path. **21**:193–201.
- VAN STEEKELENBURG, N.A. 1973. Influence of low temperatures on the survival of Phytophthora cinnamomi in soil. Mededelingen Rijksfaculteit landbouwwetenschappen Gent.**38**:1399–1405.
- VEGH, I., BOURGEOIS, M., 1975. Données préliminaires sur l'étiologie du dépérissement des conifères d'ornement dans les pépinières françaises; rôle de Phytophthora cinnamomi Rands. Pepinier. Hortic. Maraich **153**:39–49.
- WATERHOUSE, G.M. 1963. Key to the species Phytophthora de Bary. Commonw. Mycol. Inst., Mycol. Pap.92.22 p.
- WESTE, G.M. 1983. Population dynamics and survival of Phytophthora. Page 237–258 in: Phytophthora. its biology, taxonomy, ecology and pathology. D.C. ERWIN, S. BARTNICKI-GARCIA, and P.H. TSAO, eds. American Phytopathological society, St.Paul, MN. 392 pp.
- WESTE, G.M. and MARKS, G. C. 1987. The biology of Phytophthora cinnamomi in australasian forests. Ann. Rev. Phytopathol. **25**:207–229.
- WHITE, R.P. 1937. Rhododendron wilt and root rot. N. J. Agric. Exp. Stn. Bull. 615. 32 pp.
- WILCOX, W.F., et MIRCETICH, S.M. 1985. Effect of flooding duration on the development of Phytophthora root and crown rots of cherry. Phytopathology **75**:1451–1455.
- WRIGHT, S. 1921. Correlation and causation. J. Agric. Res. **20**:557–585.
- ZASADA, J.C. 1968. Earlywood in red oak: vessel development and effect of site. Ph. D.

Thesis. University of Michigan. Order No. 68-13, 438pp.

ZENTMYER, G. A. 1960. Phytophthora canker of Macadamia trees in California. Plant Dis. Repr. Vol. 44(11):819.

ZENTMYER, G. A. 1976. Distribution of the A1 mating type of Phytophthora cinnamomi. Phytopathology 66:701-703.

ZENTMYER, G.A. 1980. Phytophthora cinnamomi and the diseases it causes. Monograph No.10. American Phytopathological Society, St Paul.

ZENTMYER, G.A. 1981. The effect of temperature on growth and pathogenesis of Phytophthora cinnamomi and on growth of its avocado host. Phytopathology 71:925-928.

ANNEXE 1

```

program correlation_meteo_pathologie_par_vecteurs;
{*****}
{ calcule le coefficient de correlation }
{ entre un vecteur de donnees maladie et un vecteur de donnees meteo }
{ possibilite de visualiser la correlation }
{ allocation dynamique de memoire pour les donnees meteo }
{ Service de Pathologie Vegetale Bordeaux }
{ Fabrice Dupuis }
{*****}
uses crt,printer,graph;
type
ptr=~meteoval; {pointeur}
meteoval = record
oint }
val:array[1..366]of real; {donnees meteo de 1 an à 1 p
suisvant:ptr;
end; {les points sont empiles
}
var
ptr1,ptrmemo : ptr; {unite de donnees meteo}
tete : ptr; {tete de la pile }
donnees_bio : array[1..200] of real ; {donnees biologiques}
vecteur : array[1..2,1..200] of real;{vecteur des donnees a corre
ler}
l_vect_bio : integer; {donnees biologiques}
l_vect_meteo : integer; {nombre d'annees a correler}
l_correlation : integer; {longueur du vecteur lors co
rrelation}
l_meteo : integer; {nombre de donnees meteo par
annee}
rectif : integer; {l_vect_bio/l_vect_meteo
}
longueur,pas,debut : integer; {longueur de la fenetre et p
as de parcours}
coef : real; {coefficient de correlation}
coef_critique : real; {coefficient significatif}
seuil : real; {seuil a partir duquel valeu
r utilisee}
imprim : char; {sortie imprimante (o/n)}
{*****}
procedure bip;
begin
sound(220);
delay(200);
nosound;
end;
{*****}
procedure test; {teste sile nombre de donnees meteo est multiple entier}
var n:real; {du nombre de donnees biologiques }
begin
if frac(l_vect_bio/l_vect_meteo) <> 0 then
begin
writeln('attention a la longueur des vecteu
rs ');
writeln('nombre de donnees maladies est un
multiple entier du nombre de données météo');
writeln('entrez le nombre de donnees maladi
es');
readln(l_vect_bio);
test;
end;
end;
{*****}
procedure charge_meteo; {charge en memoire les donnees meteo}
var
f : text; {fichier des donnees meteo}
nomfich : string[25];

```

```

xx                : string[42];
jour,mois,an,a,b,d : integer;
val               : real;
c                : char;
ioetat           : byte;
begin
clrscr;
writeln('le fichier de données est de la forme suivante :');
writeln('la longueur du vecteur est déterminé par le nombre d années ou les m
esures ont');
writeln('été effectuées. Les données de chaque année sont disposées en colone
s. ');
writeln('');
writeln('');
writeln('');
writeln('');
  {$i-}
  repeat
    begin
      writeln('nom du fichier ou sont stockées les données');
      readln(nomfich);
      assign(f,nomfich);
      reset(f);
      ioetat:=ioresult;
      writeln ('ioetat : ',ioetat);
      end;
      until ioetat=0;
  {$i+}
  writeln('nombre d années ou de points de mesures  ');
  readln(l_vect_meteo);
  writeln('nombre de mesures par années ou par point   max=366');
  readln(l_meteo);
  ptrmemo:=nil;
  for an :=1 to l_vect_meteo do
    begin
      new(ptr1);
      ptr1^.suivant:= ptrmemo;
      ptrmemo:=ptr1;
      for jour:=1 to l_meteo do
        begin
          readln(f,xx,ptr1^.val[jour]);
        end;
      end;
    tete:=ptrmemo;
  if not eof(f) then
    begin
      writeln ('toutes les données du fichier ne sont pas utilisées')
    ;
      readln;
      end;
close(f);
end;
{*****}
procedure charge_donnees_bio;      {charge en memoire les donnees biologiques}
var i,a      : integer;
    nomfich  : string[25];
    g        : text;
    ioetat   : byte;
begin
  {$i-}
  repeat
    begin
      writeln ('non du fichier de données maladie ? ');
      readln (nomfich);
      if nomfich='' then readln (nomfich);
      assign (g, nomfich);

```



```

begin
for i:=1 to l_vect_bio do   vecteur[1,1+l_vect_bio-i]:=donnees_bio[i];
r:=0;
ptrl:=tete;
for i:=1 to l_vect_meteo do   {toutes les annees}
begin
r:=0;
for j:=0 to longueur-1 do   {calcul sur la fenetre}
begin   {exemple de somme avec seuil}

}

if ptrl^.val[debut+j]>=seuil then
r:=r+ptrl^.val[debut+j];
end;
rectif:=l_vect_bio div l_vect_meteo;
for j:=0 to rectif-1 do vecteur[2,i+j*l_vect_meteo]:=r;
ptrl:=ptrl^.suivant;
end;
end;
{*****}
procedure calcul_du_coef; {calcul du coefficient de correlation de Pearson}
var
s,s21,s22   :real;
i           :integer;
begin
for i:=1 to l_correlation do   {somme}
begin
s21:=s21+vecteur[1,i];
s22:=s22+vecteur[2,i];
end;

s21:=s21/l_correlation;   {moyenne}
s22:=s22/l_correlation;

for i:=1 to l_correlation do   {ecart a la moyenne}
begin
vecteur[1,i]:=s21-vecteur[1,i];
vecteur[2,i]:=s22-vecteur[2,i];
end;

s:=0;s21:=0;s22:=0;
for i:=1 to l_correlation do
begin
s:=s+vecteur[1,i]*vecteur[2,i];
s21:=s21+vecteur[1,i]*vecteur[1,i];
s22:=s22+vecteur[2,i]*vecteur[2,i];
end;
if (s21=0) or(s22=0) then coef:=0 else
begin
coef:=s/sqrt(s21*s22);
end;

end;
{*****}
procedure graphic;   {met 1 ecran en mode graphique}
var  grpilote,grmode: integer;
begin
grpilote:= detect;
initgraph(grpilote,grmode,'');
setcolor(15);
setbkcolor(1);
settextjustify(lefttext,centertext);
settextstyle(2,0,4);
end;
{*****}
procedure fingraphic;   {fin du mode graphique}
begin
closegraph;
clrscr;
textbackground(9);
end;

```

```

    reset (g);
    ioetat:=ioresult;
    writeln ('ioresult : ',ioetat);
    end;
    until ioetat=0;
    {$i+}

writeln('nombre de ligne dans le fichier ou nombre de mesure max=200');
readln (l_vect_bio);
test;

for i:=1 to l_vect_bio do readln (g,donnees_bio[i]);
if not eof(g) then
    begin
        writeln ('toutes les données du fichier ne sont pas utilisées')
;
        readln;
        end;
close(g);
end;
{*****}
procedure criteres_de_test; {determine la longueur de la fenetre et le pas}
begin
    clrscr;
    writeln ('l_correlation : ',l_correlation);
    writeln('déterminez la longueur de la fenêtre');
    readln(longueur);
    writeln('déterminez le pas');
    readln(pas);
    if pas=0 then pas:=1;
    writeln('déterminez le seuil minimum, valeur prise en compte si >= seuil')
;
    readln(seuil);
    writeln('sortie sur imprimante (O/N)');
    imprim:=readkey;
end;
{*****}
procedure supprime_donnees_manquantes; {les donnees manquantes }
var i,j,k :integer; {ont pour valeur 999 }
    rm,rb :real;
    f :text;
begin
    l_correlation:=0;
    j:=1_vect_bio;
    for i:=1 to l_vect_bio do { mise des donnees manquantes a la fin}
        begin
            if vecteur[1,i]=999 then
                begin
                    while vecteur[1,j]=999 do j:=j-1;
                    if j>i then
                        begin
                            rb:=vecteur[1,i];
                            vecteur[1,i]:=vecteur[1,j];
                            vecteur[1,j]:=rb;
                            rm:=vecteur[2,i];
                            vecteur[2,i]:=vecteur[2,j];
                            vecteur[2,j]:=rm;
                        end;
                    end;
                end;
            end;
        end;
    l_correlation:=j;
end;
{*****}
procedure calcul_du_vecteur; {charge dans le vecteur les donnees meteo }
var {et les donnees biologiques }
    i,j,k : integer;
    r : real;

```

```

{*****}
procedure coefficient_valeur_critique; {determine la valeur a partir de }
var i,j:real;      {laquelle un coefficient de correlation est significatif}
s:string[5];
t,e:integer;
begin
case l_correlation of
      1,2,3,4,5,6 : i:= 0.7545;
                7 : i:= 0.7067;
                8 : i:= 0.6664;
                9 : i:= 0.6319;
               10 : i:= 0.6021;
               11 : i:= 0.5760;
               12 : i:= 0.5529;
               13 : i:= 0.5324;
               14 : i:= 0.5139;
               15 : i:= 0.4973;
               16 : i:= 0.4821;
               17 : i:= 0.4683;
               18 : i:= 0.4555;
               19 : i:= 0.4438;
      20,21,22,23,24 : i:= 0.4329;
      25,26,27,28,29 : i:= 0.4227;
      30,31,32,33,34 : i:= 0.3809;
      35,36,37,38,39 : i:= 0.3494;
      40,41,42,43,44 : i:= 0.3246;
      45,46,47,48,49 : i:= 0.3044;
      50,51,52,53,54,55,56,57,58,59 : i:= 0.2875;
      60,61,62,63,64,65,66,67,68,69 : i:= 0.2732;
      70,71,72,73,74,75,76,77,78,79 : i:= 0.2500;
      80,81,82,83,84,85,86,87,88,89 : i:= 0.2319;
      90,91,92,93,94,95,96,97,98,99 : i:= 0.2050;
end;

if l_correlation >= 100 then i:= 0.1946;
setcolor(20);
j:=180-i*120;
str(j:5:0,s);
val(s,t,e);
line(40,t,600,t);
j:=180+i*120;
str(j:5:0,s);
val(s,t,e);
line(40,t,600,t);
setcolor(15);
coef_critique:=i;
end;
{*****}
procedure affiche;      {affiche a l ecran les encadrements et commentaires}
begin
outtextxy(10,10,'coefficient');
outtextxy(10,20,' de ');
outtextxy(10,30,'correlation');
line(40,60,40,300);
line(40,300,600,300);
line(40,180,600,180);
line(600,60,600,300);
line(38,60,42,60);
line(38,180,42,180);
line(598,60,602,60);
line(598,180,602,180);
outtextxy(5,60,'1.0');
outtextxy(5,180,'0');
outtextxy(5,300,'-1.0');
outtextxy(250,320,'position de la fenetre');
outtextxy(50,350,'pour visualiser les points d'une correlation entre le num
ero');
line(320,297,320,302);

```

```

line(180,298,180,302);
line(460,298,460,302);
end;
{*****}
procedure point;          {dessine un point sur le graphe de sortie}
var x,y: real;
    t,z:integer;
    s:string[6];
    e:integer;
begin
x:=debut/(l_meteo-longueur);
x:=x*540;
x:=x+40;
y:=180-coef*120;
t:=round(y);
z:=round(x);
circle(z,t,2);
if abs(coef)>= coef_critique then begin
                                settextstyle(2,1,4);
                                str(coef:5:3,s);
                                outtextxy(z,60,s);
                                str(debut,s);
                                outtextxy(z,30,s);
                                settextstyle(2,0,4);
                                end;
end;
{*****}
procedure scanning;      {deplacement de la fenetre et calcul du coef}
var i : integer;
begin
if (imprim='o') or (imprim='O') then writeln(lst,' longueur debut coeff'
);
debut:=1;
repeat
    calcul_du_vecteur;
    supprime_donnees_manquantes ;
    coefficient_valeur_critique;
    calcul_du_coef;
    if (imprim='o') or (imprim='O') then writeln(lst,' ',longueur:5,' ',
debut:5,' ',coef:5:5);
    point;
    debut:=debut+pas;
until debut -1> l_meteo-longueur;
end;
{*****}
procedure visu_correlation( var j:integer);{permet de visualiser les points}
var                                {d une correlation }
i,t,z:integer;
x,y:real;
info : string[8];
maxit,minit,maxib,minib:real;
begin
debut:=j;
calcul_du_vecteur;
supprime_donnees_manquantes ;
coefficient_valeur_critique;
clearviewport;
maxit:=-1000;minit:=1000;maxib:=-1000;minib:=1000;
for i:=1 to l_correlation do begin
                                if maxit<vecteur[2,i]then maxit:=vecteur[2,i];
                                if maxib<vecteur[1,i]then maxib:=vecteur[1,i];
                                if minit>vecteur[2,i]then minit:=vecteur[2,i];
                                if minib>vecteur[1,i]then minib:=vecteur[1,i];
                                end;

line(40,60,40,300);
line(40,300,310,300);

```

```

line(310,60,40,60);
line(310,60,310,300);
outtextxy(100,30,'position des points de cette correlation ');
outtextxy(160,330,'meteo');
outtextxy(4,200,'donnee');
outtextxy(4,210,'bio');
if (maxit<>minit) and (maxib<>minib) then
for i:=1 to l_correlation do begin
    y:=300-(vecteur[2,i]-minit)/(maxit-minit)*240;
    x:=(vecteur[1,i]-minib)/(maxib-minib)*240+45;
    t:=round(y);
    z:=round(x);
    circle(z,t,2);
end;
if (imprim='o') or (imprim='O') then begin
writeln(lst,'longueur,seuil,debut vecteur[1,i],vecteur[2,i]');
for i:=1 to l_correlation do writeln(lst,longueur,' ',seuil:5:2,' ',debut,'
',vecteur[1,i]:5:3,' ',vecteur[2,i]:5:3);
end;

readln;
end;
{*****}
{programme principal}
var c:char;
nb:string;
i,e:integer;
begin
charge_meteo;
charge_donnees_bio;
repeat
    criteres_de_test;
    graphic;
    affiche;
    scanning;
    readln(nb);
    if nb<>' ' then begin
        val(nb,i,e);
        visu_correlation(i);
    end;

    fingraphic;
    clrscr;
    writeln('autre test ?');
    c:=readkey;
until (c='n') or (c='N');
end.

```

ANNEXE 2

```

program survie_h;

uses crt,printer;

type
tabl =array[1..24] of real;          (* pour stocker des données horaires *)
donnee =array [1..2,1..152] of integer; (*tableau temperatures mini-maxi *)
(* ces mini-maxi, dans cet ordre, sont en °C*10 *)
donnee_meteo=~meteo;                (* de novembre a mars :152 jours*)
meteo=record
annee      :integer;
min_max    :donnee ;
suivant    :donnee_meteo;
end;

var
g          :text;                    (* fichier sortie *)
donnee_bio :array [1..3,1..25] of real; (*charge des perimetres*)
ptr1, autre :donnee_meteo;(*charge temperature maxi-mini par jours*)
temp_air,temp_cambium:tabl;        (* temperature horaire de air et cambium*)
an         :integer;                (*indique annee en cours dans donnee_bio*)
jour       :integer;                (* indique jour dans annee (nov a mars) *)
k          :integer;                (* numero derniere annee dans donnee_bio *)
derniere_annee :integer ;          (* derniere annee de vie de l'arbre *)
note       :real ;                  (* note de survie du P.cinnamomi *)
m,q        :integer;                (* scan les 5 arbres et 4 stations *)
resultat   :array [1..3,1..30] of real;
(*stocke les note; dn et d5 lors reinitialisation*)
p          :integer ;               (* compteur dans resultat *)

(*****)
procedure charge_donnee_bio;
type
nom=string[16];

var
n          : integer;

ans,perim,difc : real; (*variables d'entree: annee,perimetre,donnee maladie*)
)
f          : text;

nomfich:array[1..4,1..5] of nom;

begin
(* write ('nom de votre fichier bio ? ');
readln (nomfich); *)

nomfich[1,1]='a:ai1';nomfich[1,2]='a:ai2';nomfich[1,3]='a:ai3';
nomfich[1,4]='a:ai4';nomfich[1,5]='a:ai5';
nomfich[2,1]='a:az1';nomfich[2,2]='a:az2';nomfich[2,3]='a:az3';
nomfich[2,4]='a:az4';nomfich[2,5]='a:az5';
nomfich[3,1]='a:d1';nomfich[3,2]='a:d2';nomfich[3,3]='a:d3';
nomfich[3,4]='a:d4';nomfich[3,5]='a:d5';
nomfich[4,1]='a:mi1';nomfich[4,2]='a:mi2';nomfich[4,3]='a:mi3';
nomfich[4,4]='a:mi4';nomfich[4,5]='a:mi5';

write (nomfich[m,q]);
assign (f,nomfich[m,q]);
reset (f);

(* charge par la fin, de 25 (annee) a k (derniere annee) *)
n:=25;
while not eof(f) do
begin
readln (f,ans,perim,difc);

```

```

                                donnee_bio[1,n]:=ans;
                                donnee_bio[2,n]:=perim;
                                donnee_bio[3,n]:=dific;
                                k:=n;
                                n:=n-1;
                                end;
derniere_annee:=round(donnee_bio[1,k]);
close (f);
end;
(*****)
procedure charge_donnee_meteo;

type
nom=string[16];

var
mois,ans,n      : integer;    (*variable d'entree: annee,mois,temperature *)
Tmin, Tmax     : integer;    (*minimal,temperature maximale (journaliere)*)
f              : text;

const
nomfich:array[1..4] of nom=('c:tainhoa.met','c:tossun.met','c:tsalle.met'
                            , 'c:tainhoa.met');

begin
(* write('nom du fichier de donnee meteo ? : ');
readln(nomfich); *)
writeln(' ',nomfich[m]);
assign (f,nomfich[m]);
reset (f);

(* se place en novembre de la premiere annee ou on a un perimetre *)
ans:=0; mois:=0;
while ans<round(donnee_bio[1,25]-1) do readln(f,ans);
while mois<11 do readln(f,ans,mois,tmin,tmax);

(* charge premier record de la donnee_meteo *)
new(ptr1);
ptr1^.annee:=ans+1;
writeln ('annee de depart : ',ptr1^.annee);
for n:=1 to 152 do
begin
readln(f,ans,mois,tmin,tmax);
ptr1^.min_max[1,n]:=tmin;
ptr1^.min_max[2,n]:=tmax;
end;
ptr1^.suivant:=nil;

(* charge records suivants de la donnee_meteo *)
while (ans<derniere_annee) and not eof(f) do
begin;
while mois<11 do readln(f,ans,mois,tmin,tmax);
autre:=ptr1;
new(ptr1);
ptr1^.annee:=ans+1;
for n:=1 to 152 do
begin
readln(f,ans,mois,tmin,tmax);
ptr1^.min_max[1,n]:=tmin;
ptr1^.min_max[2,n]:=tmax;
end;
ptr1^.suivant:=autre;
end;

close(f);
end;
(*****)

```



```

procedure calcul_temp_air(var c:real);
      (* c : calcul du nombre degres-jours negatif air *)
var
n : integer;

const
th:array[1..24] of real=(0.22,0.17,0.11,0.08,0.04,0.03,0.01,0.04,0.26,0.48,
      0.66,0.82,0.91,0.98,0.98,0.9,0.78,0.67,0.54,0.44,0.37,0.3,0.29,0.31);
      (* vecteur permettant de generer les temperatures horaires a *)
      (* partir des Tmax et Tmin : cf Choissnel et al (1990) *)

begin
  with autre^ do for n:=1 to 24 do
    begin
      (* calcul de la t horaire selon Choissnel*)
      temp_air[n]:=
        ((min_max[1,jour]+(min_max[2,jour]-min_max[1,jour])*th[n]))/10;
      if temp_air[n]<0 then c:=c+temp_air[n]/24;
    end;
  end;
  (*****)
procedure calcul_temp_cambium(ap,an:real; var t,x,y,z:real);
      (* calcul de la temperature cambiale horaire a *)
      (* partir de la temperature horaire de l'air *)

var
n :integer;

begin
  for n:=1 to 24 do
    begin
      (* calcul recurrent de temp_cambium *)
      if t<=0 then temp_cambium[n]:=t+(an*(z-x))/2;
      if t>0 then temp_cambium[n]:=t+(ap*(z-x))/2;

      (* incrementation de h a (h-1) et de (h-1) a (h-3) *)
      t:=temp_cambium[n];
      x:=y; y:=z; z:=temp_air[n];
    end;
  end;
  (*****)
procedure correction_temp_cambium(var t,c:real);

var
moy_air,moy_cambium :real;      (* moy journaliere temperature air et cambium *)
min_cambium,max_cambium :real; (* min et max journalier temperature cambium *)
calc,ecart :real;      (* verification de la moyenne cambiale journaliere *)
n :integer;
b :real;

begin

  (* actualisation des max-min cambiaux journaliers *)
  max_cambium:=-100;min_cambium:=+100;
  for n:=1 to 24 do
    begin
      if temp_cambium[n]>max_cambium then max_cambium:=temp_cambium[n];
      if temp_cambium[n]<min_cambium then min_cambium:=temp_cambium[n];
    end;

  (* verification de l'ecart entre moyenne cambiale et moyenne de l'air *)
  with autre^ do moy_air:=(min_max[1,jour]+min_max[2,jour])/20;
  moy_cambium:=(max_cambium+min_cambium)/2;

  (* correction de temp_cambium si ecart trop grand *)
  if moy_cambium<=0.5 then
    begin

```

```

        calc:=0.93*moy_air-0.0023*donnee_bio[2,an]*moy_air-0.38;
        ecart:=calc-moy_cambium;
        if (ecart>0.4) or (ecart<-0.4) then
            begin
                t:=t+ecart;
                for n:=1 to 24 do temp_cambium[n]:=temp_cambium[n]+ecart;
            end;
        end;
    if moy_cambium>0.5 then
        begin
            calc:=0.90*moy_air-0.52;
            ecart:=calc-moy_cambium;
            if (ecart>0.7) or (ecart<-0.7) then
                begin
                    t:=t+ecart;
                    for n:=1 to 24 do temp_cambium[n]:=temp_cambium[n]+ecart;
                end;
            end;
        end;
end;
(*****)
procedure reinitialisation (t :real;var v :boolean;var d5,dn :real);
begin
    if v then
        begin
            resultat[3,p]:=resultat[3,p]+d5;
            d5:=0;
        end;
    v:=false;
    d5:=d5+(t-5.6)/24;
    if d5>40 then
        begin
            resultat[1,p]:=note;
            resultat[2,p]:=dn;
            note:=1;
            d5:=0;dn:=0;
            p:=p+1;
        end;
end;
(*****)
procedure temp_negative (t:real;var dn :real);
    (* calcul de l'effet des temperatures negatives sur note *)

var
djn : real; (* degres jours negatif subis *)
fct : real; (* parametre intermediaire pour calcul de la nouvelle note *)

const
x=10.49;y=1.29;z=0.91;w=0.08;

begin

    (* calcul du nombre degres-jours negatif *)
    djn:=-t/24;
    dn:=dn+djn;

    if t>-5 then t:=-5;    (* equation valable pour t de -5°C a -9°C *)
    if t<-9 then t:=-9;    (* de 0 a -5°C : meme comportement que -5°C *)

    if (note>0) then
        begin
            (* mise a note de l'equation si note est au dessus *)
            if ln((0.01+note)/(1.01-note))>(x+y*t) then
                note:=(1.01*exp(x+y*t)-0.01)/(1+exp(x+y*t));

            (* calcul de l'evolution de la note pendant l'heure *)
            if dn<15 then
                begin

```

```

                fct:=ln((0.01+note)/(1.01-note));
                fct:=fct-(z+w*t)*djn;
                note:=(1.01*exp(fct)-0.01)/(1+exp(fct));
            end;
        if (dn>15) or (note<0.01) then note:=0.01;
        if dn>24 then note:=0;
    end;
end;
(*****)
procedure effet_sur_survie (var x,y : real;var z :boolean);

var
n
    : integer;

begin
    (* correctif sur les temperatures de la journee *)
    for n:=1 to 24 do
        begin
            temp_cambium[n]:=0.91*temp_cambium[n]+0.21;
        end;

    (* effet de la temperature chaque heure de la journee *)
    for n:=1 to 24 do
        begin
            if (temp_cambium[n]<0) then
                begin
                    temp_negative(temp_cambium[n],x);
                    z:=true;
                end;
            if (temp_cambium[n]>5.6) and (note<1) then
                reinitialisation(temp_cambium[n],z,y,x);
        end;
    end;
end;
(*****)
procedure calcul_note(var dn,d5 :real);
var
n : integer;
begin
    resultat[2,p]:=dn;
    dn:=0;
    resultat[1,p]:=note;
    note:=1;
    resultat[3,p]:=d5;
    for n:=1 to p do
        begin
            if resultat[1,n]<1 then note:=note*resultat[1,n];
            dn:=dn-resultat[2,n];
        end;
    writeln(g,q,' ',autre^.annee,' ',note:5:3,' ',
            dn:5:1,' ',donnee_bio[3,an]:5:1);
end;
(*****)
procedure traite_annee;

var

tm1      : real;      (* temperature cambium modelisee a (h-1) *)
bl,b2,b3 : real;      (* temperature exterieure a h,(h-1),(h-2) et (h-3)*)
amp,amn   : real;      (* amp: amortissement à temperatures positives *)
                        (* amn: idem à temperatures négatives *)
dn_air,dn_cambium: real; (* nb annuel de degres-jour negatif cumules au *)
                        (* niveau air et cambium *)
d5_cambium : real;      (* cumul des degres-jours au dessus de 5.6 *)
                        (* pour reinitialisation *)
froid     : boolean;    (* gel ou pas gel *)
n         : integer;

```

```

begin
  (* calcul des amortissements de l'arbre *)
  if donnee_bio[2,an]<60 then donnee_bio[2,an]:=60;
  amn:=1-(0.648-(1.578*exp(-0.026*donnee_bio[2,an])));
  amp:=amn+0.219;

  (* initialisation *)
  for p:=30 downto 1 do
    begin
      resultat[1,p]:=1;
      resultat[2,p]:=0;
      resultat[3,p]:=0;
    end;
  p:=1;  froid:=false;  jour:=1;
  calcul_temp_air(dn_air);
  tml:=10;
  b1:=temp_air[1];  b2:=temp_air[1];  b3:=temp_air[1];
  note:=1;  dn_air:=0;  dn_cambium:=0;  d5_cambium:=0;

  (* scan les 152 jours 'annuels' *)
  for jour:=1 to 152 do
    begin
      calcul_temp_air(dn_air);
      calcul_temp_cambium(amp,amn,tml,b3,b2,b1);
      correction_temp_cambium(tml,dn_cambium);
      effet_sur_survie(dn_cambium,d5_cambium,froid);
    end;

  (* calcul de la note final *)
  calcul_note(dn_cambium,d5_cambium);

  writeln (autre^.annee,'  dn air: ',dn_air:5:1,'  dn cambium: ',
          dn_cambium:5:1,'  perimetre: ',donnee_bio[2,an]:5:1,
          '  % survie: ',note:5:3);
end;
(*****)
begin
  clrscr;
  assign(g,'c:sortie');
  {$i-}
  append(g);
  {$i+}
  if ioresult<>0 then rewrite(g);

  for m:=1 to 4 do
  for q:=1 to 5 do
  begin
    charge_donnee_bio;
    charge_donnee_meteo;

  (* verifie que le depart se fait bien *)
    autre:=ptr1; an:=k;
    if autre^.annee<>donnee_bio[1,an] then
      begin
        writeln ('probleme de concordance de fichier');
        writeln (autre^.annee,' ',donnee_bio[1,an]:5:3);
        exit;
      end;

  (* scan les annees en commençant par derniere_annee*)
  repeat
    (* write (autre^.annee,' ');*)
    traite_annee;
    (* writeln('note : ',note:5:3); *)
    autre:=autre^.suivant;
    an:=an+1;
  until autre=nil;

```

```
end;
```

```
(* detruit variable dynamique *)
```

```
repeat
```

```
  autre:=autre^.suivant;
```

```
  dispose(ptr1);
```

```
  ptr1:=nil;
```

```
until autre=nil;
```

```
close (g);
```

```
end.
```

```
(*****)
```

```
)
```

UNIVERSITE DE NANCY I

NOM DE L'ETUDIANT : Monsieur MARCAIS Benoît

NATURE DE LA THESE : DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE NANCY I
en PHYTOPATHOLOGIE

VU, APPROUVE ET PERMIS D'IMPRIMER

NANCY, le - 6 MAI 1992 n° 197

LE PRESIDENT DE L'UNIVERSITE DE NANCY I



M. BOULANGE



RESUME

La maladie de l'encre du chêne rouge (Quercus rubra L.) se caractérise par la présence d'un chancre cortical sur tronc, provoqué par Phytophthora cinnamomi Rands. Elle n'entraîne pas de dépérissement de l'arbre. Le travail présenté examine l'influence de paramètres de l'environnement, températures hivernales et alimentation en eau des arbres, sur le développement du chancre cortical.

Une première partie précise l'étiologie de la maladie. La sensibilité à P.cinnamomi des tissus corticaux secondaires du chêne rouge croît avec le diamètre de l'organe, racine ou tige. Elle est la plus forte au niveau du tronc et du collet de l'arbre. Par contre, les racines de faible diamètre sont beaucoup plus résistantes, ce qui entraîne une faible sensibilité du système racinaire par rapport au tronc.

L'alimentation en eau des chênes a un rôle très important dans l'épidémiologie de l'encre. Un stress hydrique de l'arbre a une influence immédiate complexe, entraînant simultanément des effets dépressifs antagonistes sur la croissance de P.cinnamomi et sur la résistance des tissus corticaux de Q.rubra. Ceci aboutit à une influence globale nulle pendant la durée du stress hydrique. Toutefois, seul l'effet dépressif sur la résistance de l'hôte persiste après retour de celui-ci à une bonne alimentation en eau : un stress hydrique implique à terme une aggravation de la maladie. L'affaiblissement des arbres par des sécheresses au cours des deux années précédentes joue un rôle déterminant dans la gravité de l'encre une année donnée. Cette maladie a un impact plus élevé dans les stations forestières les plus sèches.

Un modèle décrivant l'effet de la température sur la survie de P.cinnamomi dans les tissus des chênes rouges durant l'hiver a été développé. Il prend principalement en compte l'effet dépressif des températures au-dessous de 0°C sur P.cinnamomi et l'amortissement des variations de température au niveau des tissus corticaux du tronc par rapport au milieu extérieur. Il permet de mettre en évidence que le développement de l'encre est limité par le gel hivernal dans certaines parties du Sud-Ouest. Il est très probable que la courte survie de P.cinnamomi au-dessous de 0°C empêchera la maladie de s'étendre à l'ensemble de la France. Son aire de répartition, limitée au Sud-Ouest, ne s'est d'ailleurs pas étendue au cours des 25 dernières années. Le modèle permettra ultérieurement d'établir une cartographie des régions où l'encre est susceptible d'avoir un impact important.