

biologie et forêt

LES DÉPÉRISSEMENTS DE CHÊNES EN EUROPE

C. DELATOUR

Le Chêne, ou plus exactement les Chênes, le Sessile (*Quercus petraea* (M.) Liebl.) et le Pédonculé (*Q. robur* L.) sont considérés comme des valeurs sûres de la forêt française. Il s'agit d'espèces particulièrement prestigieuses, chargées depuis fort longtemps de diverses valeurs symboliques ; elles représentent en outre, dans notre pays, une valeur économique considérable, occupant de très grandes surfaces sur lesquelles elles produisent souvent un bois de haute qualité. Des générations de forestiers ont mis au point, pour elles, une sylviculture de grand renom, illustrée par certaines forêts mondialement réputées.

On pense généralement que les problèmes phytosanitaires les concernent assez peu, mais le dépérissement apparu vers 1976-1977, auquel viennent de succomber des milliers de chênes adultes, jusque dans la célèbre forêt de Tronçais, prit une allure de catastrophe et constitua un démenti aux trop optimistes idées reçues.

Cet événement, que nous n'analyserons pas ici, fut pour nous l'occasion de consulter une abondante bibliographie consacrée à la pathologie des chênes. En France, n'ayant que trop peu retenu l'attention, cette pathologie se limite à un nombre limité de faits.

Le plus ancien et le plus remarquable fut l'apparition de l'Oïdium (*Microsphaera alphitoïdes* Griff & Maubl.) au début du siècle et, en peu d'années, son extension à toute l'Europe ; de nombreux méfaits lui furent alors attribués mais son impact réel demeure assez mal connu. En 1948 fut découvert au Pays basque le « chancre » ou « Encre » du Chêne rouge d'Amérique (Moreau, 1950, Moreau & Moreau, 1951, Barriety & al., 1951, Rol, 1951 a), observé également sur les Chênes pédonculé et tauzin ; il fut attribué au *Phytophthora cinnamomi* Rands, présent dans les tissus attaqués (Moreau & Moreau, 1952) ; cette maladie mériterait une attention renouvelée à l'heure où l'intérêt pour le Chêne rouge s'accroît. Les altérations du bois des chênes sur pied ont été régulièrement mentionnées mais leur impact est ici encore presque inconnu et ce que l'on en sait

est une connaissance souvent ancienne transmise d'ouvrage en ouvrage. Plus récemment, des nécroses d'écorce sur gaulis ont été attribuées par Morelet (1979) au *Fusarium solani* (Mart.) Sacc., suite à des dégâts de Pic-épeiche et d'un Diptère, *Resseliella* sp. (Gibbs, 1982). Enfin, les maladies des glands ont également retenu l'attention et notamment la pourriture noire provoquée par le *Ciboria batschiana* (Zopf.) Buschw. (Morelet, 1974), contre laquelle une lutte par thermo-thérapie a été mise au point (Delatour, 1978, Delatour & Morelet, 1979). Ces quelques événements, brièvement rappelés, constituent de « vraies » maladies en ce sens qu'elles sont provoquées chaque fois par un agent pathogène précis et reconnu.

Mais il n'en va pas de même pour le dépérissement des chênes. Ce phénomène bien connu dans son existence, sinon dans ses causes, s'est produit dans le passé en France et en Europe à diverses périodes. Ce sont essentiellement les arbres adultes qui sont affectés. Les symptômes n'ont pas toujours été décrits avec précision et sans doute présentent-ils de nombreuses variantes. On peut cependant dire qu'il s'agit d'une décrépitude progressive de l'arbre à commencer par ses parties les plus hautes. Les rameaux et les branches meurent en commençant par le sommet de l'arbre, ceci est accompagné souvent par l'apparition de nombreux gourmands le long du tronc ou des branches maîtresses ; la mort des arbres intervient plus ou moins rapidement, fréquemment au terme de deux à trois années d'évolution. Des cas de flétrissement brusque du feuillage ont été signalés dans certains pays.

En 1927, Day a fourni une analyse synthétique des informations disponibles à l'époque. Actuellement, compte tenu de l'abondance de la littérature, nous ferons état, pays par pays, des observations et interprétations existantes avant de tenter une synthèse.

LES DÉPÉRISSEMENTS OBSERVÉS EN FRANCE

La lecture des écrits anciens publiés en France tend à montrer que les mortalités anormales de chênes existent depuis longtemps. Ainsi par exemple, Henry (1895) mentionne que la « *longue sécheresse* » de 1893 n'a fait périr qu'un petit nombre d'arbres (essences non précisées), alors qu'en 1875 il en était mort un bien plus grand nombre et que même les chênes séchaient sur pied.

Les dépérissements des années 1920

La plus ancienne vague de dépérissement que l'on puisse cependant identifier avec certitude en France a débuté en 1921-1922 et s'est développée pendant environ cinq ans. Notre connaissance à cet égard est due uniquement à trois auteurs qui ont rapporté leurs observations et hypothèses pour la forêt de Vierzon (Molleveaux, 1926), la forêt de Compiègne et des forêts d'Ile-de-France (Demorlaine, 1927), enfin, celles du Plateau nivernais (Turc, 1927). Mais le dépérissement a probablement dépassé le cadre de ces trois régions comme le laisserait entendre Demorlaine (1927) : « *Le Chêne disparaît de nos forêts françaises et en particulier dans les massifs du Nord et de l'Est. C'est qu'en effet, nos grandes forêts de chênes subissent une crise terrible...* ».

A Vierzon, où Chênes pédonculés et sessiles sont présents, seul le Pédonculé dépérisait dans l'ensemble du massif et tout particulièrement sa forme tardive (Chêne de juin) très abondante dans les bas-fonds froids et humides. « *Par milliers ils succombèrent... sur plus de 150 hectares* » ; le dépérissement fut qualifié de « *catastrophe* ».

A Compiègne, la chênaie pure de Pédonculés présentait une « *mortalité exceptionnelle* », obligeant à des coupes rases sur plusieurs centaines d'hectares !

Sur le Plateau nivernais, le dépérissement épargnait le Sessile et ne touchait, ici aussi, que le Pédonculé dont il est mentionné « *la ruine* » dans de nombreuses stations depuis 1922.

Ainsi, d'après les trois auteurs qui ont fait part de leurs observations personnelles, il apparaît que cette « première » vague de dépérissement en France ne touchait en fait que le Chêne pédonculé. Par ailleurs, ils s'accordent implicitement à considérer que le phénomène n'était pas dû à l'action unique d'un pathogène précis mais évoquent l'intervention d'un certain nombre d'événements néfastes au Chêne ; la part qu'ils attribuent à chacun d'eux varie. C'est ainsi qu'à Vierzon, Molleveux (1926) donne un rôle prépondérant aux insectes défoliateurs (deux défoliations successives : juillet 1920, juin 1921, qui avaient épargné les Sessiles), un rôle négligeable à la sécheresse de 1921. A Compiègne, Demorlaine (1927) incrimine la pureté des peuplements de Pédonculé, les attaques répétées d'Oïdium, les invasions de chenilles, les gelées printanières ; il insiste surtout sur la nécessité de constituer des peuplements mélangés et préconise le Sessile sur les terrains secs et de moindre fertilité de préférence au Pédonculé. Enfin, Turc (1927) rapporte les anomalies survenues dans le Nivernais : 1918, défoliation due à la Processionnaire ; de 1919 à 1921 l'Oïdium fit des dégâts aux futaies et réserves de taillis ; en 1921, sécheresse et multiplication « d'un scolyte ». Il lui apparaissait, dans ce contexte, que l'Oïdium pouvait avoir rompu l'équilibre du Pédonculé à la faveur de la sécheresse, puis qu'ensuite étaient survenus des phénomènes secondaires : Scolytes et Armillaire (celle-ci fréquemment observée sur arbres morts) qui ne sont que les « instruments de la mort ». Mais ce schéma ne semblait pas totalement satisfaisant à Turc pour qui le dépérissement du Chêne reflétait en fait l'inadaptation du Pédonculé aux conditions écologiques et sylvicoles auxquelles il est trop souvent soumis. On pourra se reporter à cet égard aux articles de Becker & Levy (1982 et à paraître dans la Revue forestière française, n° 5, 1983).

Un dernier point à souligner concerne l'Armillaire si communément répandue en forêt, notamment sur arbres morts. Il est étonnant de constater que, seul, Turc en ait fait personnellement l'observation. Demorlaine comme Molleveux avaient cependant connaissance de son intervention possible en Yougoslavie d'après les écrits de Yossifovitch (1926). Demorlaine préconise d'entreprendre des recherches sur le rôle de ce champignon en France ; Molleveux, après avoir procédé au « déchaussement » de quatre Pédonculés morts ou dépérissants et ayant constaté que chez trois d'entre eux les racines étaient « très vives » et saines, élimine pratiquement l'hypothèse d'un pathogène racinaire.

Les dépérissements des années 1940

La France connut une seconde vague de dépérissement du Chêne à partir de 1942 jusque vers 1950 semble-t-il. Elle nous est connue grâce à Rol (1949, 1951 b) et à Jacquot (1950). En 1942, un « dépérissement généralisé » survenait en forêt de Benon (Charente-Maritime), les années suivantes des cas étaient signalés dans la moitié nord de la France : Vierzon, environs de Rambervillers, etc. De nouveaux dépérissements massifs étaient observés en 1948 dans le Val-de-Loire (en forêt d'Amboise notamment où le Sessile domine) et en Meurthe-et-Moselle (région de Blâmont). Jacquot (1950) mentionne en outre des cas en forêt domaniale de Sénart (Seine-et-Oise) où le Pédonculé domine, à Fontainebleau en 1949 sur Chêne pubescent et dans la région de Compiègne.

Dans cette période, le Sessile pourrait avoir été touché comme le Pédonculé mais les indications fournies sont en fait imprécises et nous laissent dans l'ignorance.

Par ailleurs, le dépérissement a certainement été d'une grande ampleur, Rol (1951 b) signale en effet qu'en 1946 la Direction générale des Eaux et Forêts avait demandé aux Services locaux de faire rapport sur le phénomène. Ces rapports « permirent de préciser l'amplitude des dépérissements et d'en définir les symptômes... ». En fait, les informations recueillies ne furent pas publiées et il ne nous a pas été possible d'en retrouver la trace.

Rol (1951) attribue ces dépérissements à des « conditions physiques défavorables » : soit la sécheresse des années antérieures sur sols superficiels ou trop compacts (les années 1942 à 1949 furent particulièrement sèches comme le montre l'analyse de Fourchy, 1951), soit une remontée du plan d'eau entraînant l'asphyxie des racines, remontée due à des coupes trop fortes, à un manque

d'entretien du réseau de drainage ou à des défoliations d'origine entomologique ou pathologique. Antérieurement (Rol, 1949), une hypothèse plus directement parasitaire avait été envisagée qui fut étudiée par Jacquot. Le liber de certains chênes dépérissants présentait des taches noires conduisant à des suintements. Les lésions révélèrent des caractères anatomiques particuliers dont l'insecte *Agrilus biguttatus* Fab. se montra le véritable responsable ; champignons et bactéries isolés à ce niveau furent mis hors de cause (Jacquot, 1950). Il fut en définitive conclu au rôle secondaire de l'*Agrilus biguttatus*.

LES DÉPÉRISSEMENTS DANS LES AUTRES PAYS D'EUROPE

La France n'est pas le seul pays d'Europe, ni même le premier, à avoir connu des dépérissements de chênes. La carte ci-après (page 270) résume l'ensemble des cas signalés.

L'Allemagne

Au début du siècle, des dépérissements massifs de chênes retinrent l'attention des forestiers allemands en Westphalie (Baumgarten, 1914 ; Balz, 1918 ; Falck, 1918) et en Poméranie occidentale dans la région de Stralsund (Falck, 1924) ; l'Autriche a également été citée par Falck.

En Westphalie, la sécheresse a été considérée comme un facteur important et Balz tint l'Armillaire pour un pathogène actif (in Day, 1927).

Nous avons examiné avec une attention particulière l'article de Falck de 1924 qui décrit le dépérissement de Stralsund et dont les conclusions furent reprises par maints auteurs jusqu'à nos jours. A Stralsund, sur plusieurs centaines d'hectares, des chênes ne débouèrent pas au printemps 1917, puis dépérèrent rapidement. L'analyse de ce cas résulte, en grande partie, des observations de l'auteur effectuées dès septembre 1917. Les espèces de chêne impliquées ne sont pas précisées mais il est dit que le Sessile est considéré comme moins fragile ; rien de précis n'a pu être relevé en matière de sols ou de stations. Les sujets de 70-90 ans étaient les plus intensément touchés : l'ensemble de la couronne et la partie supérieure des troncs mouraient donnant lieu au développement de nombreux gourmands, les racines restaient en général vivantes. Chez les arbres plus âgés (150 ans), le phénomène était moins brutal : le dépérissement des branches n'était que partiel touchant surtout les plus hautes, le feuillage présentait un aspect peu vigoureux, il y avait également formation de gourmands. En 1918, les souches des arbres exploités rejetèrent le plus souvent normalement. Le dépérissement ne persista pas par la suite car en 1924 son absence était soulignée.

Ce dépérissement représente à l'évidence un cas assez particulier dans la mesure où il semble avoir été très bref et où c'est le seul exemple de la littérature où d'abondants rejets de souches se formaient chez les arbres ayant dépéri. Mais l'exploitation des arbres présentant des symptômes avait été rapide et probablement vigoureuse, éliminant peut-être de nombreux arbres seulement affaiblis et susceptibles de rétablissement.

Quoiqu'il en soit, l'analyse de Falck demeure intéressante. Des événements anormaux avaient précédé le dépérissement : une sécheresse en 1915, des gelées tardives en 1916 ainsi que des défoliations, puis une invasion d'*Oïdium* jusque dans les cimes. Chez les arbres dépérissants des champignons d'écorce ont été mentionnés (*Dermatea* et *Clithris*) mais l'Armillaire n'était présente que dans les systèmes racinaires non vivants.

D'après Falck, le dépérissement s'était développé en deux temps :

— Affaiblissement physiologique. Il résultait de perturbations de la nutrition dont il fallait

logiquement rechercher les causes au niveau des racines (absorption) ou des feuilles (photosynthèse). La sécheresse réduit l'absorption racinaire, les défoliateurs et l'Oïdium réduisent la photosynthèse.

— Intervention des parasites de faiblesse. Ils s'installaient sur les arbres ou organes affaiblis. S'ils remplissent ordinairement le rôle utile de « Police de la forêt », ils jouent un rôle nuisible dès qu'ils interdisent le rétablissement possible des arbres. Pour Falck, c'est donc la sécheresse et la destruction des feuilles qui devaient être considérées comme les causes premières du dépérissement.

Dans le cas décrit ici, les attaques d'Armillaire n'étaient qu'occasionnelles, alors que les rhizomorphes étaient fréquemment observés à la surface des racines demeurées vivantes. Falck évoqua pour ce champignon la possibilité d'agressivités plus ou moins fortes et aussi d'infections racinaires antérieures au dépérissement, suggérant par là même qu'il ne se comporterait donc pas nécessairement comme un simple parasite de faiblesse.

La Grande-Bretagne

Dans les années 1920, un dépérissement de chênes fut observé dans le sud de l'Angleterre, notamment en forêt de Dean (entre Newport et Gloucester), à New Forest (S.O. de Southampton), à Bere et dans l'île de Wight (Robinson, 1927). D'après Robinson (1927), les défeuillaisons par les chenilles avaient eu lieu plusieurs années consécutivement entre 1914 et 1924, et l'Oïdium était intervenu également. Le dépérissement maximum eut lieu en 1923, puis beaucoup d'arbres montrèrent des signes évidents de rétablissement en 1925-1926. Osmaston (1927) précisa que toutes les classes d'âge étaient touchées (20 à 150 ans) ; en forêt de Dean, il observa que chez des chênes d'une centaine d'années dépérissants à divers degrés, l'Armillaire était présente dans presque tous les cas au niveau racinaire ; il admit alors que ce champignon est l'ultime responsable de la mort des arbres affaiblis par les défoliateurs et l'Oïdium. Il évoqua également d'autres facteurs et en particulier la sécheresse de 1921, il préconisa en outre de préférer le Sessile au Pédonculé, laissant entendre par là que c'est surtout ce dernier qui avait souffert du dépérissement.

Plus récemment, un autre cas de dépérissement a été étudié par Young (1965) dans le nord de Norfolk (plantations de Swanton en forêt de Wensum) ; il s'agissait de jeunes Pédonculés (19 à 22 ans) dont les racines demeuraient saines au moins jusqu'au moment où les arbres étaient déjà presque morts. L'auteur a essentiellement étudié les accroissements radiaux, ce qui l'a conduit à conclure que le phénomène avait débuté en 1955 sous l'effet combiné de la sécheresse et des vents du nord persistant en juillet. Alors que des accroissements normaux étaient ensuite observés chez les arbres non dépérissants, ils continuaient de décroître chez les dépérissants ; les défoliateurs et l'Oïdium sont évoqués comme causes probables du non rétablissement. Young (1965) observa également une petite plantation de Sessiles (22 ans) parfaitement saine, alors qu'elle jouxtait une plantation de Pédonculés dépérissants. L'observation des accroissements sur un petit échantillon tendrait à montrer que la reprise après l'année 1955 avait été plus rapide chez les Sessiles que chez les Pédonculés sains.

La Yougoslavie

Ce pays connu depuis le début du siècle, ou même dès 1878 (Klepac, 1981), des dépérissements de chênes parfois intenses en Slavonie sur plusieurs dizaines de milliers d'hectares (Vallée de la Save au N.-O de Belgrade). Klimesh (1924) et Georgevitch (1926) font remonter les premiers dégâts à 1902. Langhoffer (1929) admet trois périodes plus particulières : 1909-1912, 1915-1918, 1920-1928 et le dépérissement semble persister encore de nos jours (Kraljic et Golubovic, 1980, Klepac, 1981). Les publications sur ce problème sont assez nombreuses ; en 1924, la Direction des Forêts

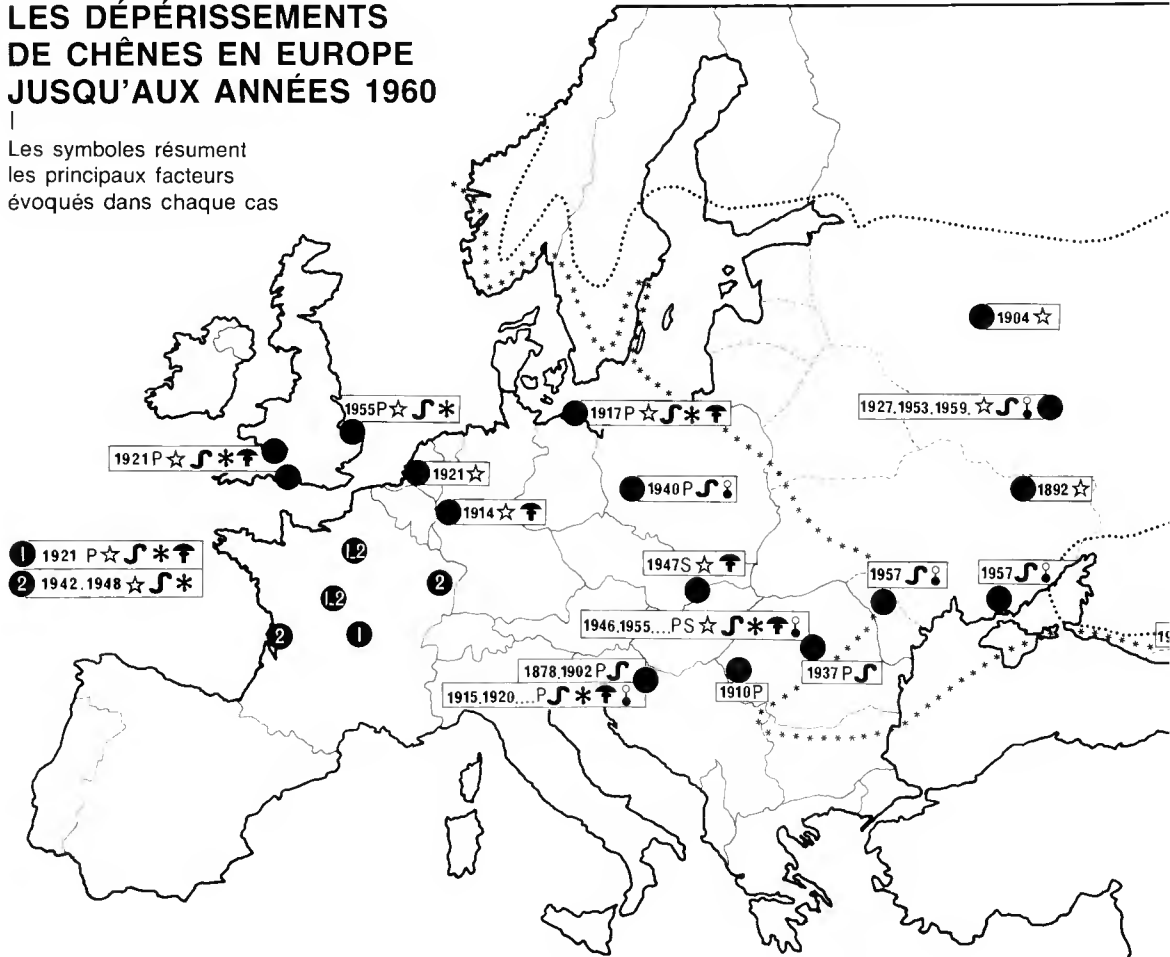
yougoslaves créa une « Commission de spécialistes » à laquelle participèrent des chercheurs de Zagreb et de Belgrade. Une partie des résultats obtenus constitue le premier numéro des Annales de l'Institut de Recherches forestières de Zagreb en 1926. Le « cas yougoslave » fut très rapidement connu en France, d'abord à travers Yossifovitch (1926) (Molleveaux, 1926, Demorlaine, 1927).

En Slavonie, seul le Pédonculé est victime de dépérissements. Il faut noter à cet égard (Klepac, 1981) que cette espèce est limitée à la vallée de la Save proprement dite d'où le Sessile est absent, celui-ci ne se trouvant que sur les collines environnantes. Dans ce contexte, aucune influence stationnelle ni pédologique n'a pu être décelée (Petracic, 1926, Seiwerth, 1926). Les peuplements d'âge moyen (≈ 100 ans), en fait les plus nombreux, ainsi que les peuplements purs étaient les plus touchés. Parmi les symptômes, notons que Georgevitch (1930) signale l'existence de dessèchements de feuillage au cours de l'été.

La plupart des auteurs yougoslaves admettent qu'un phénomène particulièrement décisif pour le dépérissement est la succession des attaques de défoliateurs et d'Oïdium. Ceci est basé sur le fait

LES DÉPÉRISSEMENTS DE CHÊNES EN EUROPE JUSQU' AUX ANNÉES 1960

Les symboles résument les principaux facteurs évoqués dans chaque cas



que les dépérissements ont toujours été précédés par ce type de succession alors que défoliateurs et *Oïdium* agissant séparément ne conduisent jamais au dépérissement ; ceci était notamment le cas avant que l'*Oïdium* ne fasse son apparition en 1909 (Markovitch, 1929), les fréquentes attaques de défoliateurs n'ayant jamais eu alors de conséquences vraiment dramatiques.

D'autres éléments ont également été pris en considération. Skoric (1926) observe que les chênes dépérissants étaient attaqués par des insectes qu'il qualifie de « parasites de faiblesse » (*Xyleborus*, *Platypus* ; *Agrilus* sp. est également cité), ainsi qu'à la base du tronc par l'Armillaire, par contre rien de tel chez les arbres demeurés sains dans les foyers. Yossifovitch (1926) constatant que les arbres victimes des défoliateurs et de l'*Oïdium* mettaient parfois jusqu'à quatre années pour mourir, a recherché des causes au niveau racinaire. Chez des arbres « souffreteux », il observa que le tronc et le départ des racines étaient sains, mais après « déchaussement », il trouva des attaques subcorticales d'Armillaire et beaucoup de petites racines mortes ; de plus, il considéra qu'une liaison existait entre le nombre de racines attaquées et celui des branches mortes. Skoric (1926), et plus encore Yossifovitch (1926), admettent donc un rôle actif de l'Armillaire (qui porte le « coup fatal ») dans le dépérissement, suite à l'affaiblissement provoqué par les défoliateurs de l'*Oïdium*. Georgevitch, en 1926, tient l'Armillaire pour seule responsable du dépérissement. D'autres

champignons furent incriminés, Georgevitch (1927, 1930) associe au dépérissement deux espèces fongiques vasculaires qu'il mit en évidence dans l'aubier des arbres atteints : *Ceratostomella querci* Georgev. et *C. merolinense* Georgev. Leur développement serait favorisé par un « manque d'eau » dans les vaisseaux, leur présence étant en outre associée à celle de thyllés et de gommés.

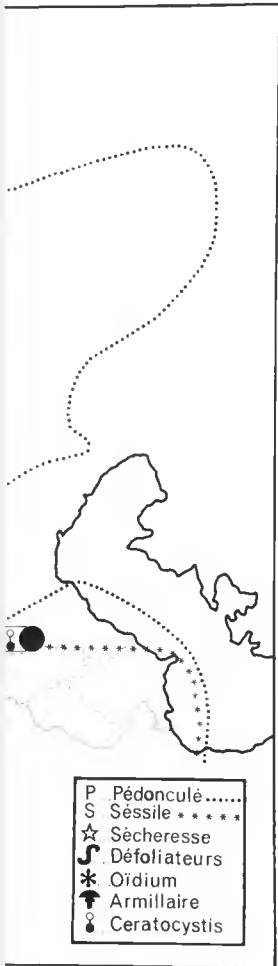
Markovitch (1929) quant à lui, considère qu'en amont de tous les événements phytosanitaires se trouve un problème sylvicole : les peuplements de Pédonculés trop purs et uniformes, aux arbres à cimes réduites, seraient des forêts fragiles, peu résistantes aux agressions. Perrin (1932), suite à une visite des forêts yougoslaves, partage ce point de vue ; pour lui il s'agit d'un de ces cas où l'action humaine a engendré un important déséquilibre, il cite notamment le pâturage des forêts et l'élimination des essences secondaires ; il fait d'ailleurs un parallèle avec les forêts du Pays basque, pâturées à outrance, aux sols détériorés, surexploitées, qui ont si mal supporté l'invasion de l'*Oïdium*.

Le manque de vigueur des arbres dépérissants a été illustré récemment par Kraljic et Golubovic (1980). Comparant la croissance de Pédonculés dépérissants et non dépérissants en Slavonie, ils montrent que les dépérissants ont toujours un accroissement radial moyen moindre au cours des vingt dernières années : - 13,7 % vers 70 ans, - 21,6 % vers 125 ans.

La Roumanie

Aspects généraux

Les informations dont nous faisons état pour ce pays ont été tirées essentiellement d'un ouvrage collectif dirigé par Marcu (1966) et d'une synthèse plus récente de Petrescu (1974). Les premiers cas de dépérissement furent observés sur Pédonculé en 1910-1914 dans le Sud-Ouest du pays (forêts du Banat) ; aucune explication précise ne fut fournie à l'époque. Ensuite, trois autres périodes de dépérissement intense touchèrent chaque fois des zones plus vastes. En 1937-1943, le Pédonculé fut touché dans le Sud du pays ; insectes défoliateurs et eaux stagnantes dues à la fonte des neiges furent considérés comme responsables. En 1946-1949, le Sessile fut également touché en plus du Pédon-



culé, ainsi que divers feuillus ; la sécheresse persistante de 1945-1946 fut cette fois mise en cause. Enfin, en 1955-1961, l'ampleur du phénomène fut telle que des travaux très importants furent entrepris sur la question ; nous en détaillerons séparément les principaux résultats. Par la suite, le dépérissement persista de façon plus ou moins chronique car Petrescu (1974) le mentionna encore pour les années 1970.

Les études menées de 1959 à 1961

A partir de 1955 donc, le dépérissement des chênes en Roumanie était tel qu'un dispositif très complet d'études fut élaboré. Les travaux eurent lieu essentiellement de 1959 à 1961 et furent publiés en 1966 sous la direction de Marcu ; 18 auteurs y contribuèrent dont notamment Énescu et Petrescu que nous mentionnerons plus particulièrement. L'approche du problème fut double : descriptive et expérimentale. La partie descriptive, basée sur un réseau de placettes visa à apprécier le rôle d'un certain nombre de paramètres : historiques, sylvicoles, climatiques, phytosanitaires, écologiques, etc. La partie expérimentale tenta de reproduire le dépérissement conformément aux hypothèses émises alors. Les résultats obtenus constituent une précieuse contribution qu'il convient d'analyser en détail.

Le dépérissement étudié, étendu sur environ 40 000 ha, touchait le Pédonculé dans la quasi-totalité de son aire roumaine, alors que le Sessile n'était atteint qu'en limites d'aire : limite supérieure où il laisse place au Hêtre, limite inférieure où il est en mélange avec notamment le Pédonculé. D'autres Chênes étaient atteints occasionnellement : *Q. pedunculiflora* K., *Q. pubescens* Willd., *Q. frainetto* Ten. et *Q. cerris* L.

Petrescu (1966) distingue schématiquement trois types de dépérissement selon leur rapidité.

— Le dépérissement « brusque » qui se développe en quelques semaines et se traduit par le dessèchement des feuilles en végétation qui restent pendantes. Ce type était sporadique dans les forêts de Livada et Lucieni, dans des conditions d'engorgement du sol et d'attaques répétées de défoliateurs et d'Oïdium. Dans l'aubier était notée la présence de champignons considérés comme étant de type *Chalara* et divers *Ophiostoma*, au collet l'Armillaire était abondante.

— Le dépérissement « rapide » qui se développe en une à deux années. Il était signalé dans le Nord-Ouest du pays dans des conditions semblables aux précédentes. Dans l'aubier les *Ophiostoma* étaient fréquents et au collet encore l'Armillaire ; les formes *Chalara* étaient absentes.

— Le dépérissement « lent » qui s'étale sur plusieurs années, voire des décennies. Le Sessile était surtout touché par ce type de dépérissement qui était le plus répandu. Sécheresses, froids intenses et Oïdium étaient considérés comme les principaux responsables.

Si le dépérissement a touché rapidement un grand nombre d'arbres, il s'était cependant nettement ralenti après 1959. Il était alors apparu que, selon la proportion du houppier desséché (un tiers), les arbres se rétablissaient ou au contraire se desséchaient totalement. Les accroissements radiaux en augmentation entre 1959 et 1961 reflétaient d'ailleurs cette amélioration générale.

Le dépérissement survenait essentiellement chez des arbres au-delà de 80-100 ans. Il était plus prononcé dans les peuplements clairs (dégradés ?) ; en peuplements denses, les arbres n'étaient pas tous également touchés : ceux à large houppier, les dominants en particulier, apparaissaient moins atteints. Par ailleurs, il n'y avait pas de différences entre les peuplements issus de souches ou de semis. Enfin, dans certains peuplements, il est apparu que la réduction des accroissements annuels s'était produite longtemps avant le dépérissement observé (parfois 25 ou 30 ans auparavant) révélant une perte de vigueur ancienne. Quelques-uns de ces éléments ont alors permis d'envisager (Georgescu et Alexandru, 1951) une origine anthropique au dépérissement (défrichements, pâturages excessifs, coupes irrégulières...).

Parmi les causes possibles mentionnées, le climat tient une place importante. Des déficits pluviométriques prolongés avaient précédé la plupart des dépérissements et les auteurs établissent

une « liaison serrée » entre précipitations et largeur des cernes annuels. Ils considèrent en outre que les déficits ont des effets très significatifs lorsqu'ils surviennent au moment de la croissance des arbres en diamètre (mars à juin).

Les facteurs liés au sol ont également été examinés avec attention (Énescu, 1966). Le dépérissement n'a pu être mis en relation avec des situations topographiques, des conditions pédologiques ou des régimes hydrologiques particuliers. Aucune différence importante n'a pu être notée dans la forme et la structure des systèmes racinaires après extraction mécanique d'un certain nombre d'arbres dépérissants ou non, mais les dépérissants avaient cependant des racines moins nombreuses et moins profondes.

Conformément à certaines hypothèses émises antérieurement, des dessiccations expérimentales du sol ont été réalisées sur une période d'un an ainsi que des engorgements artificiels durant 20 à 90 jours. Aucun dépérissement n'a été obtenu mais il a été enregistré des baisses d'accroissement radial des chênes après dessiccation et des augmentations après engorgement.

Parmi les facteurs biotiques, les insectes défoliateurs présentent un intérêt particulier dans la mesure où il est indiqué que tous les peuplements à dépérissement intense avaient été antérieurement défeuillés. Des chiffres impressionnants ont été obtenus à la suite de défoliations totales : une seule défoliation conduisait 10 % des arbres à dépérir l'année même et 70 % l'année suivante, et deux défoliations successives conduisaient respectivement à 70 % et 93 % de dépérissants. Par contre, les défoliations partielles (10 à 60 %) permettaient en général le rétablissement. C'est pour cela que les Roumains considèrent qu'« expérimentalement les défoliations totales et répétées conduisent avec certitude à une importante proportion de dépérissement » (Marcu, 1966).

Les champignons (et bactéries) furent également l'objet d'observations précises. L'Oïdium est évoqué pour son rôle nuisible en prolongement de celui des défoliateurs. La présence d'Armillaire est également fréquemment rapportée mais son rôle n'a pu être réellement précisé, notons cependant que Petrescu (1966) ne réussit des infections expérimentales avec ce champignon, que sur des arbres morts ou affaiblis par une défoliation.

Enfin, les micro-organismes qui envahissent les vaisseaux de l'aubier furent particulièrement recherchés ; c'est ainsi que plusieurs espèces nouvelles ou originales pour le Chêne furent mises en évidence : *Ceratostomella* sp. (Georgescu, 1942), *Ophiostoma valachicum* Georges, Teod. & Bad. et *O. roboris* Georges & Teod. (Georgescu et al., 1948), *Erwinia valachica* Georges & Bad. et *E. quercicola* Georges & Bad. (Georgescu et Alexandru, 1951), *Ceratocystis longirostellata* Bakshi et *Chalara* (?) sp. (Petrescu, 1966). Ces espèces étaient localisées dans les vaisseaux de l'aubier et en général responsables de leur coloration sombre. A cause de cela, il avait été pendant un temps considéré que le dépérissement du Chêne était une véritable trachéomycose dont « l'agent » (*Ceratostomella* sp.) introduit de Yougoslavie vers 1930 aurait progressé vers l'Est (Georgescu et al., 1948). Par la suite, il fut indiqué que les *Ophiostoma* ne s'installent qu'après les bactéries (*Erwinia*), l'infection de celles-ci ayant lieu par les insectes xylophages (Georgescu et Alexandru, 1951). Malgré leur implantation tardive, dans les tissus morts, les *Ophiostoma* pourraient gagner les tissus vivants chez les arbres affaiblis (Georgescu et al., 1948). Certaines espèces d'ailleurs (*O. valachicum* et *Chalara* (?) sp.) produisent *in vitro* une toxine capable de provoquer le flétrissement de rameaux de Chêne pédonculé coupés et de plants de 2 ans (Petrescu, 1966).

En définitive, les observations détaillées réalisées en Roumanie permettent de mieux cerner les nombreux facteurs qui interviennent dans le dépérissement. Les résultats obtenus sont, d'une façon générale, en accord et confirment le schéma de Falck comme le fait ressortir Petrescu dans sa synthèse fournie en 1974. Il faut cependant mettre peut-être à part les quelques cas de dépérissements brusques, qui seraient les seuls à assimiler à une véritable maladie de flétrissement, chez lesquels des champignons proches du groupe des *Chalara* ont été mis en évidence ; nous évoquerons à nouveau ce cas dans la discussion générale.

L'U.R.S.S.

En U.R.S.S., des dépérissements persistants de chênes ont été mentionnés et étudiés. Les écrits soviétiques à leur sujet semblent nombreux ; nous n'avons pas eu l'occasion de les analyser avec précision car nous n'y avons eu en général accès que par de brèves analyses de certains d'entre eux, ainsi que par les commentaires de Marcu (1966), Wilson (1967, 1970) et de Petrescu (1974).

Les dépérissements les plus anciennement signalés sont ceux de la région de Karkov (Ukraine) en 1892 qui ont duré une quinzaine d'années, et ceux de la région de Podolsk (sud de Moscou) en 1904 (in Marcu, 1966). Plus tard, on trouve ceux de 1927-1928 près de Lipetsk (vallée du Don) à une centaine de kilomètres au nord de Voronej, puis à nouveau en 1953 et en 1959 (Minkevitch, 1962). D'une manière générale, des mentions sont faites en Moldavie et dans la région de la Mer Noire (Potlaychuk, 1957) et au nord du Caucase (Scerbin-Parfenenko, 1954). Nous ne savons pas si l'espèce ou les espèces de Chêne touchées sont précisées avec exactitude ; dans la région de Voronej le « Chêne d'été » est mentionné (« summer oak » ⁽¹⁾ in Wilson, 1967). Les symptômes dont nous avons connaissance sont ceux rapportés par Wilson (1967), d'après Minkevitch : les feuilles séchent puis tombent ou restent pendantes aux branches mortes, celles qui restent se crispent et prennent une teinte brun clair, des gourmands se développent le long du tronc et dans la partie basse de la couronne.

Si les dépérissements semblent être le plus souvent considérés comme d'origine essentiellement pathologique, certains éléments prédisposants ont été évoqués. Sécheresse, hivers sous neige, exploitations anarchiques ont été mis en cause lors des dépérissements de 1892 et 1904. Minkevitch (1962), pour la région de Voronej, parle de conditions climatiques défavorables dans les années qui avaient précédé les dépérissements (juin 1956 : températures maximales de 34 à 47 °C et humidités relatives de 20 à 30 %). La pauvreté du sol et les attaques d'insectes sont également évoquées (in Wilson, 1967). Actuellement encore, les défoliations entomologiques sont considérées comme un facteur déterminant (Ladeitchikova, communication personnelle).

Les auteurs soviétiques appellent le plus souvent le dépérissement « Mycose vasculaire du Chêne » (Sosudistyï mikoz duba) ou « Maladie vasculaire du Chêne » (Sosudistoe zadolevanie duba). Plusieurs champignons ont été en effet accusés d'être les agents de la maladie, la plupart appartenant au groupe des *Ceratocystis*. Scerbin-Parfenenko (1954) mentionne des colorations des vaisseaux de l'aubier chez les arbres malades. Potlaychuk (1957) mentionne le complexe *Ophiostoma* et *Ceratostomella* spp. Ivanchenko (1957) isole des chênes malades quatre espèces distinctes : *Ophiostoma roboris* Georg. & Teod., *O. valachicum* Georg., Teod. & Bad., *O. kubanicum* Scerb.-Parf. et *Fusarium* sp. ; inoculées séparément à des arbres sains elles ne provoquaient que des lésions superficielles mais des symptômes typiques n'étaient obtenus qu'avec les quatre espèces inoculées ensemble ; *Scolytus intricatus* est mentionné comme vecteur. Minkevitch (1962) mentionne *O. valachicum*, *O. roboris* et *O. kubanicum* comme des agents de la mycose vasculaire, puis dans une autre publication (1963 b), après inoculation de branches, accuse l'action conjointe de *O. roboris* et *O. kubanicum* ou de *O. valachicum* seul. En 1963 (a), le même auteur semble mettre plus particulièrement en cause *O. roboris*, puis en 1965 il montre sa présence dans les galeries et dans le « corps » du *Mesosa myops* Dalm (Cerambycide) et admet alors que le champignon peut être introduit dans l'arbre au moment de la ponte de l'insecte. Kryukova (1976) admet le rôle pathogène de *O. kubanicum* qui pénètre dans les arbres après les dégâts des défoliateurs.

Les Soviétiques paraissent donc considérer les dépérissements de leurs chênes comme une véritable maladie vasculaire provoquée par une ou plusieurs espèces du groupe des *Ceratocystis*. Aucun fait démonstratif ne permet cependant de l'affirmer avec certitude. Si les flétrissements de feuillages mentionnés peuvent être considérés comme des faits troublants, les résultats d'inoculations en effet sont loin d'être convaincants.

(1) Il ne peut s'agir du Sessile en principe absent de cette région (Becker & al., 1982) ; peut-être s'agit-il d'un Pédonculé tardif ?

Autres cas

Aux Pays-Bas, des dépérissements ont été signalés chez de nombreuses espèces forestières, dont le Chêne, à la suite de la sécheresse de 1921 (Bos, 1924). Il a été souligné que la sécheresse entraîne une moindre résistance générale des arbres notamment aux champignons, et qu'en outre, les symptômes apparaissent dans des délais variables.

En Pologne, un cas de dépérissement a été observé vers 1940 dans la région de Krotoszyn (au N.-E. de Wroclaw) par Krahl-Urban et al. (1944). Il concernait des arbres de 70 à 100 ans et surtout des Pédonculés semble-t-il. Un certain nombre d'observations ont été réalisées sur les insectes associés au dépérissement ainsi que sur un *Graphium* sp. rencontré dans l'aubier des arbres dépérissants ou morts. Les auteurs considèrent que les mortalités étaient en fait à attribuer essentiellement aux hivers particulièrement rigoureux des années 1939 à 1942.

En Tchécoslovaquie, Stolina (1954) rapporte un cas de dépérissement sur Sessile et *Q. cerris* ; il s'agissait d'un dépérissement de cimes avec développement de rejets de tronc suivi (éventuellement) de la mort chez des arbres adultes dans la région de Lucenec (S.-E. du pays). Bien que l'Armillaire n'ait pas été observée chez tous les arbres atteints, celle-ci a cependant été considérée comme responsable du dépérissement à la suite d'une sécheresse survenue en 1947.

DISCUSSION GÉNÉRALE

L'examen des cas connus fait ressortir que le Pédonculé est très souvent la victime unique et parfaitement identifiée du dépérissement ; le cas est particulièrement évident en Yougoslavie. C'est en France, lors du dépérissement de 1921, qu'il a été mis en évidence pour la première fois que le dépérissement peut toucher très sévèrement le Pédonculé et épargner le Sessile en mélange. Dans divers pays, un certain nombre d'observations vont dans le même sens, notamment celles de Young en Angleterre bien qu'il s'agisse là d'arbres très jeunes. De nombreuses références cependant sont malheureusement trop imprécises pour que l'on puisse conclure à la généralité de ce fait. Par ailleurs, quelques cas de dépérissement de Sessiles semblent indubitables notamment après 1946 en Roumanie où une attention particulière a été portée aux espèces touchées. Bien que le Chêne sessile puisse donc être affecté de dépérissement ainsi que d'autres espèces (*Q. cerris*, *Q. frainetto*, *Q. pedunculiflora*, *Q. pubescens*), il apparaît que les dépérissements massifs de chênes ont jusqu'à présent touché en Europe essentiellement le Pédonculé.

Très tôt, le dépérissement fut considéré comme un enchaînement d'événements défavorables parmi lesquels on peut distinguer deux principales phases. La première au cours de laquelle l'arbre subissait des **affaiblissements**, plus ou moins prononcés ; la seconde, au cours de laquelle **l'installation de parasites d'équilibre** rendue alors possible entraînerait des dégâts irréversibles puis la mort de l'arbre.

Ce type de schéma, avancé pour la première fois par Falck (1918, 1924), présente la caractéristique d'être compatible avec tous les cas rencontrés. De fait, c'est grâce à lui que la plupart des auteurs expliquent les dépérissements étudiés, car aucun des événements impliqués dans le processus n'en était à lui seul capable ; à cet égard, ce que les soviétiques appellent la « Mycose vasculaire » peut faire figure d'exception.

La phase d'affaiblissement

Parmi les événements qui interviennent à ce niveau, nous devons distinguer ceux qui agissent progressivement de ceux qui agissent rapidement.

Des affaiblissements progressifs ont été observés par exemple dans certaines forêts roumaines où des arbres présentaient des accroissements réduits depuis des décennies, la dégradation progressive des forêts par surexploitation et pâturage a pu alors être évoquée. De même, des peuplements trop purs et trop serrés de Pédonculés ont été considérés comme fragiles. L'âge des arbres pourrait également entrer en jeu car ce sont le plus souvent des sujets adultes qui dépérissent. La faible vigueur générale des forêts dépérissantes sur des sols pauvres a été évoquée en U.R.S.S. ; ailleurs, des conditions pédologiques et édaphiques défavorables ont pu être également mentionnées. D'une façon générale cependant, l'importance de ces facteurs est difficile à apprécier avec précision compte tenu de l'extrême variété des cas rencontrés. Les affaiblissements rapides relèvent essentiellement de trois facteurs : les sécheresses, les insectes défoliateurs et l'Oïdium ; réduisant l'absorption racinaire et l'assimilation foliaire, leur effet sur les substances de réserve semble particulièrement évident : d'une part réduction de la synthèse des réserves, d'autre part épuisement relatif des réserves existantes.

Des sécheresses plus ou moins prononcées ont presque toujours été enregistrées peu de temps avant les dépérissements : sécheresse de 1915 puis dépérissement de 1917 en Allemagne ; sécheresse de 1921 puis dépérissements de 1921-1923 en France, en Angleterre et aux Pays-Bas ; années sèches de 1942-1949 coïncidant avec une période de dépérissement en France ; des coïncidences semblables ont été mentionnées aussi en Roumanie, U.R.S.S. et Tchécoslovaquie. Seule la Yougoslavie fait exception où aucune sécheresse (?) n'a été signalée. Si les sécheresses intenses peuvent entraîner directement la mort d'arbres, cela demeure exceptionnel. Les déficits hydriques, surtout en début de saison de végétation comme cela a été évoqué en Roumanie, peuvent entraîner des perturbations physiologiques importantes chez les arbres qui y sont soumis. Ce phénomène a été analysé par Aussenac en 1978.

Les défoliations par les insectes sont observées avant tous les grands dépérissements, mais s'agissant très généralement d'une liaison établie a *posteriori*, leurs caractéristiques sont le plus souvent mal définies et les espèces impliquées pas toujours précisées⁽²⁾. Tous les défoliateurs de chêne sont des Lépidoptères dont les chenilles se nourrissent au cours du printemps et dans des cas d'attaque très précoce, des arbres peuvent même sembler ne pas débourrer ; ultérieurement les arbres développent de nouvelles feuilles qui ne seront pas dévorées, les chenilles ayant achevé leur évolution. On sait (Malphettes, communication personnelle) que les défoliations se traduisent par des pertes d'accroissement mais il est généralement admis qu'elles ne peuvent pas entraîner directement la mort des arbres ; ceci a été évoqué notamment en Yougoslavie où les défoliations sont connues « depuis toujours », alors que le dépérissement n'est apparu qu'au début du siècle. Les défoliations totales, et encore plus lorsqu'elles surviennent plusieurs années consécutives, sont considérées cependant comme particulièrement lourdes de conséquences ; des chiffres intéressants à cet égard ont été fournis en Roumanie.

Quant à l'Oïdium, on le trouve également systématiquement cité dans les périodes qui précèdent les dépérissements. Un fait troublant est que son apparition en Europe a coïncidé *grosso modo* avec celle du dépérissement mais, comme l'a fait remarquer Day (1927), les tous premiers cas yougoslaves se sont produits alors que l'Oïdium selon toute vraisemblance n'y était pas encore connu ; il en va de même en U.R.S.S. Ce champignon ne saurait pas, lui non plus, provoquer à lui seul la mort des arbres, même en cas d'attaque intense dans les houppiers comme cela se produit certaines années. C'est surtout au début du siècle qu'il a pu être considéré comme un pathogène redoutable à lui seul (Aubert 1919, Doé 1919, 1923), mais il a rarement été admis comme dangereux sur arbres adultes notamment en tutaie. A partir de l'été, l'extension de son mycélium peut être importante. Les feuilles atteintes avortent ou se nécrosent, l'extrémité des

(2) Les plus largement répandues sont la Tordeuse verte (*Tortrix viridana* L.) et la Cheimatobie (*Operophtera brumata* L.), mais peuvent avoir également un impact parfois non négligeable le Bombyx disparate ou Spongieuse (*Lymantria dispar* L.), la Processionnaire (*Thaumetopoea processionea* L.), le Bombyx « cul-brun » (*Euproctis chrysosrreha* L.), le Bombyx neustrien (*Malacosoma neustria* L.) et l'Hibernie (*Erannis defoliaria* Ct.).

rameaux peut alors dépérir. Mais un fait très important à considérer dans le cas qui nous préoccupe est que si l'attaque d'Oïdium a lieu la même année qu'une défoliation, elle lui succède chronologiquement, détruisant les pousses de remplacement. Ce phénomène limite certainement énormément les possibilités de récupération physiologique des arbres atteints, notamment la reconstitution des réserves comme nous l'avons évoqué plus haut.

Il est intéressant de remarquer que le Sessile et le Pédonculé ne subiraient pas de façon identique l'action de ces facteurs d'affaiblissement rapide. En effet, il a été mentionné à plusieurs reprises des cas où les défoliations n'ont lieu que sur Pédonculé et pas sur Sessile dans une même forêt ; ceci pourrait être dû à des phénomènes de décalage phénologique (Malphettes, communication personnelle). En outre, le Sessile est souvent considéré comme moins sensible à l'Oïdium. Ces différences pourraient contribuer à expliquer pourquoi le dépérissement atteint beaucoup plus rarement le Sessile qui en outre aurait un comportement à la sécheresse meilleur que le Pédonculé comme l'indiquent Becker et Lévy (1982 et à paraître dans le numéro 5, 1983 de la Revue forestière française).

La phase du dépérissement proprement dit

Parmi les agresseurs qui s'attaquent à l'arbre à la faveur de son affaiblissement figurent nombre d'insectes. Si certaines espèces peuvent s'installer assez précocement, la plupart semblent cependant intervenir tardivement, et dès lors, leur effet sur le dépérissement peut paraître limité. Compte tenu de cela, nous limiterons notre analyse à la part que jouent les autres organismes, c'est-à-dire essentiellement les champignons comme cela ressort de la littérature.

Photos C. DELATOUR



Chênes dépérissants (à droite). Stade avancé : arbres morts (à gauche).

Les organes aériens

Il s'agit ici des organes pérennes et non plus des feuilles. A ce niveau, aucune des espèces citées ne peut être considérée comme franchement pathogène. L'inocuité des espèces corticales rapportées par exemple par Falck (*Clithris* = *Colpoma quercinum* (Fr.) Wallr. ; *Dermatea* sp.) est très largement admise (Peace 1962) ; le rôle pathogène des espèces vasculaires même apparaît encore très hypothétique. Il convient cependant d'insister particulièrement sur ce groupe de champignons pour plusieurs raisons. On sait qu'il existe aux U.S.A. une maladie vasculaire (« Oak-wilt ») des chênes des sections « Rouge » et « Noire » provoquée par le *Ceratocystis fagacearum* (Bretz) Hunt ; son comportement sur les chênes européens n'est pas vraiment connu mais en cours d'étude grâce à une coopération entre la Communauté économique européenne et les U.S.A. (Pinon, communication personnelle) ; les observations ne sont réalisées qu'en Amérique car le pathogène n'a jamais été signalé en Europe, contrairement à certaines informations erronées fournies en 1951 (Meyer 1953). Les dépérissements progressifs des chênes en Europe engendrent des symptômes assez différents de ceux de la maladie nord-américaine qui sont des flétrissements très rapides du feuillage. Si aucun symptôme de flétrissement n'a été rapporté par les auteurs en Europe occidentale (encore que l'Armillaire puisse à notre sens provoquer de tels phénomènes), en Yougoslavie, Roumanie et surtout U.R.S.S., les dessèchements en cours de végétation semblent plus fréquents. Ceci permettrait d'envisager l'existence de processus de dépérissement différents entre ces deux parties de l'Europe, ce qui a conduit les chercheurs est-européens à s'intéresser particulièrement aux espèces vasculaires. Rappelons que cinq espèces fongiques, en principe originales, appartenant toutes au groupe des *Ceratocystis* (Ascomycètes), ont été décrites en association avec le dépérissement : *Ceratostomella querci* Georjev. et *C. merolinense* Georjev. en Yougoslavie ; *Ophiostoma valachicum* Georges., Teod. et Bad. et *O. roboris* Georges. et Teod. en Roumanie ; *O. Kubanicum* Scerb.-Parf. en U.R.S.S. ; *O. roboris* et *O. valachicum* ont été observés également en U.R.S.S. ; en outre, la présence de *Ceratocystis longirostellata* Bakshi et la description de deux espèces nouvelles de bactéries, *Erwinia valachica* Georges. et Bad. et *E. quercicola* Georges. et Bad. sont à noter en Roumanie. L'originalité de ces espèces mériterait probablement d'être confirmée, mais aucune ne peut être confondue avec le *C. fagacearum* « nord-américain »⁽³⁾. Quoiqu'il en soit, le pouvoir pathogène de l'ensemble de ces espèces est difficile à apprécier d'après la littérature, en particulier les inoculations réalisées en U.R.S.S. ont fourni des résultats contradictoires ou peu convaincants. Des travaux très rigoureux en matière de Symptomatologie dans le cas des flétrissements et en matière de Pathologie et de Systématique des *Ceratocystis* des chênes permettraient seuls de lever les incertitudes actuelles.

Les racines

La question se limite ici actuellement au rôle de l'Armillaire qui est le seul pathogène racinaire mentionné avec insistance dans la littérature. Ce champignon a été observé associé au dépérissement dans de nombreux cas mais la part qui lui est attribuée varie grandement selon les auteurs ; ainsi, les Soviétiques ne semblent pas lui avoir prêté une grande attention alors qu'à l'opposé en Yougoslavie, il a pu être tenu pour le véritable responsable. Les diverses opinions au sujet de

(3) La forme imparfaite du *C. fagacearum* est *Chalara quercina* Henry. Aucune de ces espèces du groupe des *Ceratocystis* décrites en Europe ne présente une forme imparfaite de ce type. *C. querci* : formes imparfaites de type *Graphium*, *Cephalosporium* et *Hyalodendron* ; c'est un synonyme de *Ceratocystis piceae* (Münch) Bakshi (Hunt, 1956). *O. roboris* : formes imparfaites de type *Graphium* et *Hyalodendron* (Georgescu & al., 1948) ; serait également synonyme de *C. piceae* car Gibbs (1981) mentionne que les deux espèces sont interfertiles, en outre des inoculations ont été tentées sans succès en Grande-Bretagne sur jeunes chênes. *C. merolinense* : forme imparfaite de type *Graphium* ; d'après Hunt (1956), il n'appartiendrait pas aux espèces *Ceratocystis* - *Ceratostomella* - *Ophiostoma*. *O. valachicum* : forme imparfaite de type *Rhinotrichum* (Georgescu & al., 1948). *O. kubanicum* : forme imparfaite du type *Verticillium* (Kryukova & Plotnikova, 1979). *C. longirostellata* est synonyme de *C. capillifera* (Hedgc.). *C. Moreau* : forme imparfaite voisine de *Cephalosporium* (Hunt, 1956). Les formes imparfaites de type *Chalara* mentionnées en Roumanie (Petrescu, 1966) n'ont pas été rattachées à une forme parfaite ; mesurées *in situ* dans les vaisseaux, les conidies cylindriques, tronquées mesurent 1,5 - 25 × 4 - 8 μ (les conidies de *Chalara quercina* produites en culture mesurent 2 - 4,5 × 4 - 22 μ, (Henry, 1944). Petrescu (1966) donne très peu de précisions sur la morphologie de ses *Chalara* mais signale des parentés avec les genres *Thielaviopsis* et *Chalaropsis* ; aucune tentative d'inoculation n'est signalée. En 1974, ce même auteur n'évoque plus que *Thielaviopsis* et *Chalaropsis*.

l'Armillaire ne sont pas toutes basées sur des faits comparables. Les différences d'appréciation peuvent provenir de ce que les observations furent réalisées parfois précocement, parfois longtemps après le début du phénomène et dans des situations écologiquement fort différentes. En outre, les observations se limitent le plus souvent au collet des arbres ou à son proche voisinage. En Roumanie, l'extraction de systèmes racinaires entiers ne semble malheureusement pas avoir été mise à profit pour une étude pathologique qui aurait fourni de précieuses indications. En Poméranie occidentale où les observations ont été faites en tout début de dépérissement, le fait que l'Armillaire n'était présente que chez les seuls arbres qui ne rejettent pas de souche, permit d'envisager que son implantation était antérieure au dépérissement. En Yougoslavie, le degré de dépérissement des chênes a pu être mis dans certains cas en parallèle avec le nombre de racines atteintes d'Armillaire alors que le mycélium n'était pas encore présent à la base du tronc. Si le comportement saprophyte de l'Armillaire peut la faire considérer très souvent comme un pathogène uniquement secondaire, les quelques observations rappelées ci-dessus laissent entrevoir la possibilité d'un rôle pathogène plus actif notamment par un développement précoce au cours du processus de dépérissement. L'Armillaire pourrait donc ne pas être seulement l'« *instrument de la mort* » (Turc 1927) en portant le « *coup fatal* » (Yossifovitch 1926), mais pourrait réduire activement la vitalité de l'arbre avant d'interdire ses possibilités de rétablissement.

Au stade ultime du dépérissement, avant même que l'arbre ne meure dans sa totalité, de nombreux insectes xylophages, champignons lignivores, et autres organismes, s'y installent, mais le bois de cœur des chênes est cependant remarquablement résistant à la plupart d'entre eux.

CONCLUSIONS

L'examen des nombreux travaux consacrés aux dépérissements de chênes en Europe, permet de tirer un certain nombre d'enseignements.

Malgré l'extrême variété des cas rencontrés, il peut être admis que le Chêne pédonculé est de loin le plus concerné par le phénomène.

Aucun agent pathogène capable à lui seul de provoquer le dépérissement n'a pu jusqu'à présent être mis en évidence. L'explication la plus plausible, proposée dès le début du siècle, est qu'il s'agit de l'enchaînement d'événements défavorables où l'on peut distinguer schématiquement deux phases : la phase d'affaiblissement et la phase du dépérissement proprement dit. L'affaiblissement semble être provoqué le plus souvent par l'action en général combinée de la sécheresse, des défoliateurs et de l'Oïdium, accentuée éventuellement par le contexte sylvicole et stationnel. Le dépérissement proprement dit résulte de l'action irréversible d'un certain nombre d'agents tant au niveau aérien que racinaire, mais leur pouvoir pathogène et leur rôle exact demeurent très controversés.

Le peu de progrès réalisés depuis le début du siècle dans la connaissance du phénomène peut paraître étonnant. Ceci s'explique par les difficultés extrêmes qu'il y a à maîtriser la plupart des facteurs impliqués dans la phase d'affaiblissement mais aussi au niveau racinaire, et de reproduire expérimentalement leurs effets.

Par ailleurs le phénomène étant le plus souvent assez bien localisé dans le temps, les observations approfondies qui nécessitent certains délais de mise en place ne portent généralement pas sur les stades initiaux les plus intéressants. En outre, dès que le rétablissement naturel est en vue, l'intérêt général pour le dépérissement baisse rapidement et les recherches paraissent vite sans objet... et plus tard, lors d'un nouveau dépérissement se trouvent posées les mêmes questions.

Un tel processus peut paraître inévitable, mais une attitude plus soucieuse de l'avenir est cependant possible.

C. DELATOUR

Il serait très important d'être capable d'apprécier objectivement l'état de vigueur des arbres et ses variations, leur aptitude à la reprise de vigueur, non seulement *a posteriori* d'après les accroissements annuels, mais aussi au moment où ils subissent l'action des facteurs d'affaiblissement. Dans ce contexte, il apparaît nécessaire de connaître de façon précise le comportement respectif des diverses espèces de Chêne, notamment le Sessile et le Pédonculé.

Il faudrait en outre préciser quels sont les agents pathogènes qui provoquent le dépérissement proprement dit, s'ils jouent un rôle dans le processus d'affaiblissement lui-même, dans quelle mesure leur intervention est liée à l'état physiologique de l'arbre, et finalement, dans quelles conditions l'arbre est capable de s'opposer à leur développement.

Une bonne connaissance de ces phénomènes devrait permettre, à partir d'une séquence d'affaiblissement d'ampleur connue, de prévoir les risques de dépérissement compte-tenu des paramètres stationnels permanents. Alors pourraient être sérieusement envisagées des mesures susceptibles de rompre l'enchaînement des événements défavorables ou de contrecarrer leurs effets.

Remerciements

Ce travail a bénéficié de l'aide de différentes personnes que nous tenons à remercier particulièrement : M^{lle} V. Bucur qui nous a rendu accessibles certains textes roumains avec l'aide de M. Ch. Bernard ; M^{lle} M. Thibault pour des traductions allemandes ainsi que M^{me} Forlot du Service des Traductions de l'Institut national de la Recherche agronomique ; M. M. Morelet pour son aide dans la compréhension du groupe des *Ceratocystis* ; M^{me} M.-L. Loustau et M. J. Pinon pour leurs fructueuses critiques ; M. J.-L. Renoux pour la réalisation de la carte des dépérissements.

C. DELATOUR
Maître de Recherche
Laboratoire de Pathologie forestière
CENTRE NATIONAL DE RECHERCHES FORESTIÈRES (I.N.R.A.)
CHAMPENOUX
54280 SEICHAMPS

BIBLIOGRAPHIE

- AUBERT (C.G.). — L'Oïdium et les chênes de l'Ouest de la France. — *Revue des Eaux et Forêts*, 1919, 57, pp. 189-195.
- AUSSENAC (G.). — La sécheresse de 1976 : influence des déficits hydriques sur la croissance des arbres forestiers. — *Revue forestière française*, vol. 30, n° 2, 1978, pp. 103-114.
- BALTZ — Die Eichenerkrankung in Westfalen. — *Zeitschrift für Forst-und Jagdwesen*, 1918, pp. 219-222.
- BARRIÉTY (L.), JACQUIOT (C.), MOREAU (C.), MOREAU (M.). — La maladie de l'Encre du Chêne rouge (*Quercus borealis* Michx). — *Revue de Pathologie végétale et d'Entomologie agricole de France*, vol. 30, N° 4, 1951, pp. 253-262.
- BAUMGARTEN. — Das Absterben der Eichen in Westfalen. — *Zeitschrift für Forst-und Jagdwesen*, vol. 46, 1914, pp. 174-177.
- BECKER (M.), LÉVY (G.). — Le dépérissement du chêne en forêt de Tronçais. Les causes écologiques. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 39, n° 4, 1982, pp. 439-444.
- BECKER (M.), PICARD (J.-F.), TIMBAL (J.) — Larousse des arbres, des arbustes et des arbrisseaux de l'Europe occidentale. — Paris : Larousse, 1982, 331 pp.

- BOS (H.). — (Le dépérissement des arbres). (En Néerlandais). — *Tijdschr. over Plantenziekten*, vol. 30, n° 8, 1924, pp. 132-142.
- DAY (W.R.). — The oak mildew *Microsphaera quercina* (Schw.). Burill. and *Armillaria mellea* (Vahl) Quél. in relation to the dying back of oak. — *Forestry*, n° 1, 1927, pp. 108-112.
- DELATOUR (C.). Recherche d'une méthode de lutte curative contre le *Ciboria batschiana* (Zopf.) Buchw. chez les glands. — *European Journal of Forest Pathology*, n° 8, 1978, pp. 193-200.
- DELATOUR (C.), MORELET (M.). — La pourriture noire des glands. — *Revue forestière française*, vol. 31, n° 2, 1979, pp. 101-115.
- DEMORLAINE (J.). — La grande misère du Chêne dans nos forêts françaises. — *Revue des Eaux et Forêts*, 1927, pp. 1-3.
- DOË (F.). — La conversion en futaie et l'Oïdium. — *Revue des Eaux et Forêts*, 1919, pp. 53-59.
- DOË (F.). — L'Oïdium et le traitement des forêts feuillues du Nord-Est de la France. — *Revue des Eaux et Forêts*, 1923, pp. 429-436.
- ENESCU (V.). — [Recherches sur l'enracinement des chênes des futaies dépérissantes]. (En roumain). In Marcu, 1966, pp. 181-207.
- FALCK (R.). — Eichenkrankung in der Oberförsterei Lödderitz und in Westfalen. — *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen*, vol. 50, 1918, pp. 123-132.
- FALCK (R.). — Über das Eichensterben im Regierungsbezirk Stralsund nebst Beiträgen zur Biologie des Hallimaschs und Eichenmehltaus. — *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, vol. 100, 1924, pp. 298-317.
- FOURCHY (P.). — Sécheresse, variations climatiques et végétation. — *Revue forestière française*, 1951, pp. 47-55.
- GEORGESCU (C.-C.), TEODORU (L.), BADEA (M.). — [Le dessèchement en masse du chêne]. (En Roumain). — *Analele Institutului de Cercetari Forestiere*, 11, 1948 (1946-1947), pp. 185-223.
- GEORGESCU (C.-C.) & ALEXANDRU (M.-B.). — [Etude sur le dessèchement en masse du chêne. Nouvelles contributions]. (En Roumain). — *Studii si Cercetari*, 12, 1951, pp. 299-330.
- GEORGEVITCH (P.). — *Armillaria mellea* (Val.) Quél., cause du dessèchement des forêts en Yougoslavie. — *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 1924, pp. 489-491.
- GEORGEVITCH (P.). — *Ceratostomella quercus* n. sp. Ein Parasit der Slavonischen Eichen. — *Biologia Generalis*, n° 3, 1927, pp. 245-252.
- GEORGEVITCH (P.). — Krankheit der Slavonischen Eichen. *Ceratostomella merolinensis* n. sp. Belgrade 1930 in : *Forstliche Rundschau*, 1933, p. 250.
- GIBBS (J.-N.). — European forestry and *Ceratocystis* species. — *Bulletin de l'O.E.P.P.*, 1981, 11 (3), 193-197.
- GIBBS (J.-N.). — An oak canker caused by a gall midge. — *Forestry*, vol. 55, n° 1, 1982, pp. 69-78.
- HENRY. — In : chronique forestière. — *Revue des Eaux et Forêts*, 1895, pp. 35-36.
- HENRY (B.-W.). — *Chalara quercina* n. sp., the cause of oak wilt. — *Phytopathology*, 34, 1944, pp. 631-635.
- HUNT (J.). — Taxonomy of the genus *Ceratocystis*. *Lloydia*, 1956, pp. 1-58.
- IVANCHENKO (Y.-N.). — [Les causes du flétrissement du chêne dans le jardin Lipetsky en forêt de Saval'sky]. (En russe). *Trudy vsesoyuznogo Instituta Zashchity Rastenii*, 8, 1957, pp. 221-225.
- JACQUIOT (C.). — Des relations entre les attaques d'*Agrilus biguttatus* et certains cas de dépérissement des chênes. — *Revue de Pathologie végétale et d'Entomologie agricole de France*, vol. 29, n° 4, 1950, pp. 171-182.
- KLEPAC (D.). — Les forêts de chênes en Slavonie. — *Revue forestière française*, numéro spécial 1981, vol. 33, pp. 86-104.
- KLIMESCH (J.). — Eichensterben in Jugoslavien. — *Wiener Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, 46, 1924, pp. 271-273.
- KRAHL-URBAN (J.), LIESE (J.), SCHWERTFEGER (F.). — Das Eichensterben im Forstamt Hellefeld. — *Zeitschrift für das gesamte Forstwesen*, 76/70, 1944, pp. 70-86.
- KRALJIC (B.), GOLUBOVIC (V.). — [Conséquences économiques du dépérissement du chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) (rapport préliminaire)]. (En yougoslave). *Sumarski List*, 104, 1980, pp. 3-15.
- KRYUKOVA (E.-A.). — [Insectes et mycose vasculaire du chêne]. (En russe). *Zashchita Rastenii*, 5, 1976, pp. 42-43.
- KRYUKOVA (E.-A.), PLOTNIKOVA (T.-S.). — [Caractères biologiques d'un champignon du genre *Ophiostoma*, agent causal de la mycose vasculaire du chêne du Sud-Est de la région européenne de la R.S.F.S.R.]. (En russe). — *Mikologia i fitopatologia*, vol. 13, n° 2, 1979, pp. 146-152.
- LANGHOFFER (A.). — Le dépérissement du chêne en Yougoslavie, spécialement dans la Slavonie. — *Revue des Eaux et Forêts*, 67, 1929, pp. 763-764.
- MARCU (G.). — [Etude des causes et des méthodes de prévenir le dépérissement du chêne]. (En roumain). Bucarest : Centrul de documentare tehnica pentru Economia Forestiera, 1966, 582 pp.
- MARKOVITCH (L.). — La Yougoslavie forestière. — *Revue des Eaux et Forêts*, 1929, pp. 321-329.

C. DELATOUR

- MEYER (H.). — Über die weitere Ausbreitung der nordamerikanischen Eichenerkrankung. — *Holz-Zentralblatt*, vol. 79, n° 7, 1953, p.50.
- MINKEVITCH (I.-I.). — [Une maladie vasculaire du chêne]. (En russe). — *Lesnoye kholzyaistvo*, vol. 15, n° 10, 1962, p. 48.
- MINKEVITCH (I.-I.). (a) — [Rôle de la phase saprophyte de l'*Ophiostoma roboris* dans le développement de la mycose vasculaire du chêne]. (En russe). — *Lesnoi zhurnal*, n° 3, 1963, pp. 16-18.
- MINKEVITCH (I.-I.). (b) — [Effet réciproque des agents de la mycose vasculaire du chêne]. (En russe). — *Botanicheskii zhurnal*, vol. 48, n° 5, 1963, pp. 749-750.
- MINKEVITCH (I.-I.). — [Rôle de *Mesosa myops* Dalm. dans la propagation du dessèchement infectieux du chêne]. (En russe). — *Lesnoi zhurnal*, n° 2, 1965, pp. 21-23.
- MOLLEVEAUX (J.). — La faillite du chêne tardif à Vierzon. — *Revue des Eaux et Forêts*, 64, 1926, pp. 614-617.
- MOREAU (Mireille). — Note préliminaire sur une maladie chancreuse du chêne rouge dans le Sud-Ouest de la France. — *C.R. Académie d'Agriculture de France*, vol. 36, n° 7, 1950, pp. 255-256.
- MOREAU (Mireille) & MOREAU (C.). — Une grave affection nouvelle de la forêt française : la maladie de l'Encre du chêne. — *C.R. Académie des Sciences*, Paris, vol. 232, n° 24, 1951, pp. 2252-2253.
- MOREAU (C.) & MOREAU (Mireille). — Etude mycologique de la maladie de l'Encre du chêne. — *Revue de Pathologie végétale et d'Entomologie agricole de France*, 31, 1952, pp. 201-231.
- MORELET (M.). — La pourriture noire des glands de chêne en conservation. — *Bulletin de la Société des Sciences naturelles et archéologiques de Toulon* (Var), 1974, n° 209, pp. 7-8.
- MORELET (M.). — Les nécroses cambiales du chêne, une nouveauté. — *Bulletin de la Société des Sciences naturelles et archéologiques de Toulon* (Var) n° 224, 1979, p. 4.
- OSMASTON (L.-S.). — Mortality among oak. — *Quarterly Journal of Forestry*, n° 21, 1927, pp. 28-30.
- PEACE (T.-R.). — Pathology of trees and shrubs. — Oxford, 1962, 753 pp.
- PERRIN (H.). — Impressions forestières de Yougoslavie. — *Revue des Eaux et Forêts*, 1932, pp. 471-481.
- PETRACIC (A.). — [Recherches sur la mort des chênes en Croatie-Slavonie. Recherches sur le dépérissement et la station]. (En Yougoslave). — *Annales pro experimentis foresticis*, n° 1, 1926, pp. 119-127.
- PETRESCU (M.). — [Recherches phytopathologiques dans les forêts présentant des phénomènes de dépérissements] (En roumain). In Marcu, 1966, pp. 319-364.
- PETRESCU (M.). — Le dépérissement du chêne en Roumanie. — *European journal of Forest Pathology*, 4, 1974, pp. 222-227.
- POTLAYCHUK (V.-I.). — [Sur la biologie de l'agent causal du flétrissement du chêne]. (En russe). *Trudy vsesoyznogo Instituta Zashchity Rastenii*, 8, 1957, pp. 227-237.
- ROBINSON (R.-L.). — Mortality among oak. — *Quarterly Journal of Forestry*, 21, 1927, pp. 25-27.
- ROL (R.). — Quelques maladies des arbres forestiers en 1948. — *C.R. Académie d'Agriculture de France*, vol. 35, n° 4, 1949, pp. 119-121.
- ROL (R.). (a) — Le chancre du chêne rouge d'Amérique. — *Revue forestière française*, 1951, pp. 704-707.
- ROL (R.). (b) — Le dépérissement des chênes. — *Revue forestière française*, 1951, pp. 707-709.
- SCERBIN-PARFENENKO (A.-L.). — [Le dépérissement du chêne dans le nord du Caucase]. (En russe). — *Lesnoe Hozyaistvo*, 6, 1954, pp. 38-44.
- SEIWERTH (A.). — [Le dépérissement du chêne en Slavonie est-il dû à des changements du sol ?]. (En yougoslave). — *Annales pro experimentis foresticis*, 1, 1926, pp. 128-148.
- SKORIC (V.). — [Les causes du dépérissement de nos chênaies]. (En yougoslave). — *Annales pro experimentis foresticis*, 1, 1926, pp. 234-246.
- STOLINA (M.). — [Quelle est la cause du dépérissement des chênaies à L'uborec ?]. (En tchèque). — *Les, Bratislava*, vol. 1, n° 10, 1954, pp. 11-13.
- TURC (L.). — Note sur le dépérissement du chêne pédonculé dans les forêts du plateau nivernais. — *Revue des Eaux et Forêts*, 1927, pp. 561-565.
- WILSON (C.-L.). — Vascular mycosis of oak in Russia. — *Plant Disease Reporter*, vol. 51, n° 9, 1967, pp. 739-741.
- WILSON (C.-L.). — Vascular mycosis of oak in Eastern Europe. — *Plant Disease Reporter*, vol. 54, n° 10, 1970, pp.905-906.
- YOSSIFOVITCH (M.). — Le dépérissement du chêne (*Q. pedunculata*) dans les forêts de Slavonie (Yougoslavie). — *Revue des Eaux et Forêts*, 1926, pp. 288-291.
- YOUNG (C.W.T.). — Death of pedunculate oak and variations in annual increments related to climate. — *Forestry Commission, Forest Record*, 55, 1965, pp. 1-15.