



LE DÉPÉRISSEMENT DES CHÊNES INDIGÈNES EN EUROPE OCCIDENTALE. NOTE 1. —
SYMPTÔMES DE PERTE DE VITALITÉ

Author(s): F. MALAISSE, D. BURGEON, J. DEGREEF, B. DEOM and B. VAN DOREN

Source: *Belgian Journal of Botany*, 1993, Vol. 126, Fasc. 2 (1993), pp. 191-205

Published by: Royal Botanical Society of Belgium

Stable URL: <https://www.jstor.org/stable/20794307>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <https://about.jstor.org/terms>



Royal Botanical Society of Belgium is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Belgian Journal of Botany*

JSTOR

LE DÉPÉRISSEMENT DES CHÊNES INDIGÈNES EN EUROPE OCCIDENTALE.

NOTE 1. — SYMPTÔMES DE PERTE DE VITALITÉ

F. MALAISSE, D. BURGEON

U.R. Écologie, Faculté des Sciences agronomiques de Gembloux
Passage des Déportés 2, B-5030 Gembloux

J. DEGREEF

U.E.R. Phytopathologie, Faculté des Sciences agronomiques de Gembloux,
Avenue Maréchal Juin 13, B-5030 Gembloux

B. DEOM, B. VAN DOREN

Division de la Nature et des Forêts, Région wallonne
Avenue Prince de Liège 15, B-5100 Namur (Jambes)

RÉSUMÉ. — Après avoir défini la notion de dépérissement, les causes de la perte de vitalité des chênes indigènes sont passées en revue selon trois types de facteurs (prédisposants, incitants et contributants). Les symptômes de dépérissement aisément identifiables sont la défoliation et la décoloration précoces, qui font d'ailleurs l'objet d'observations régulières dans l'ensemble de la Communauté européenne. Divers autres symptômes ont pu être notés au cours d'études entreprises en Belgique. Ils concernent la vitalité du houppier (mort ou chute de ramilles, décurtation), la ramification (rabattement de la frondaison, entre-noeuds courts), l'écorce (desquamation, galeries de coléoptères, trous de pics, rhizomorphes et palmettes d'armillaire, décollement, suintements noirs, chute), l'accroissement diamétral réduit et les racines (bris, noircissement). Ces symptômes sont décrits et leurs origines possibles discutées.

SUMMARY. — *Indigenous oak decline in Western Europe. Note 1. — Loss of vitality symptoms.* — Having defined the decline concept, the reasons of loss of vitality for indigenous oaks are reviewed according to three types of factors (predisposing, inciting and contributing). The easy identifiable symptoms are early defoliation and discolouration which are regularly watched everywhere in the European Community. Various other symptoms could be noticed during researches carried out in Belgium. They are in relation with the vitality of the crown (twigs dying or fall, one-year twigfall), the ramification (reduced ultimate ramification, short internodes), the bark (desquamation, beetles galleries, presence of *Armillaria*, loosening, black dripping and fall), the reduced diameter increment and the roots (breakage, darkening). These symptoms are described and their possible origins discussed.

1. INTRODUCTION

L'altération de la santé des forêts européennes a fait l'objet de commentaires occasionnels qui ont été publiés de manière dispersée dans les revues spécialisées dès la fin du siècle dernier.

Depuis le début des années 1970, ce thème connaît un regain d'intérêt indéniable. Le dépérissement a affecté en premier lieu essentiellement les résineux, notamment le sapin pectiné et l'épicéa commun. Plus récemment, divers feuillus ont montré une dégradation de leur état phytosanitaire ; c'est entre autres le cas des chênes indigènes. La perte de vitalité des essences forestières fut initialement considérée comme résultant principalement de la pollution atmosphérique et des pluies acides, un concept devenu progressivement «fourre-tout». Son étude se poursuit et relève à présent habituellement du vocable de dépérissement forestier.

C'est dans ce cadre que s'inscrit notre travail. Il se propose de contribuer à la connaissance du dépérissement des chênes indigènes (*Quercus robur* L. ou chêne pédonculé et *Quercus petraea* (Mattuschka) Lieblein, chêne rouvre ou sessile) en Europe occidentale.

Ce premier article précise d'abord la notion de dépérissement ; il établit ensuite un inventaire non exhaustif mais hiérarchisé des principales causes avancées pour expliquer le dépérissement des chênes en Europe occidentale. Il décrit enfin les principaux symptômes reconnus pour ce territoire.

2. LA NOTION DE DÉPÉRISSEMENT

La notion de dépérissement a été précisée à plusieurs reprises lors de mises au point récentes.

Dans son dictionnaire de terminologie forestière, METRO (1975) considère le dépérissement terminal comme : «un désordre progressif plus ou moins rapide d'une cime, du haut vers le bas et de l'extérieur vers l'intérieur d'où peut résulter la mort d'une partie ou de la totalité de l'arbre».

Cette définition se rapproche de celle proposée en 1988 par le Département de la santé des forêts de France qui définit le dépérissement comme : «un terme qui recouvre implicitement

une notion de détérioration de l'état de santé au cours du temps (...), il y a dépérissement si on observe une détérioration prolongée de la croissance et de l'apparence de l'arbre».

Les études récentes font apparaître que la mort n'est pas la seule issue et que les anomalies observées sont l'expression externe de désordres internes. Ces précisions sont reprises dans la définition de DELATOUR (1990) qui écrit : «un dépérissement est un affaiblissement généralisé dont les causes sont à priori mal identifiées, affectant une ou plusieurs espèces et entraînant la mort d'un certain nombre de sujets. Ce terme de symptomatologie caractérise un certain nombre d'anomalies perceptibles à l'oeil nu sur le terrain, l'une étant plus particulièrement la mort d'organes pérennes (rameaux, ramilles,...). La notion de dépérissement inclut également une certaine idée d'évolution dans le temps qui traduit le fait que l'issue pour l'arbre dépérissant est jugée grave mais pas obligatoirement fatale».

3. LES CAUSES DU DÉPÉRISSEMENT DES CHÊNES INDIGÈNES

Les causes du dépérissement sont la plupart du temps mal identifiées, ce qui explique les nombreuses hypothèses avancées. Aucune de celles-ci ne pouvant être écartée à priori, il est opportun d'en opérer une hiérarchisation selon les facteurs reconnus par MANION (1981), à savoir les facteurs prédisposants, incitants et contributifs.

3.1. LES FACTEURS PRÉDISPOSANTS

Il s'agit des éléments qui exercent leur action pendant une grande partie ou toute la vie de l'arbre.

a) *Les espèces concernées*

Dans la plupart des cas, les chênes pédonculés sont les principales victimes du phénomène. Toutefois, le chêne pédonculé n'en a pas l'exclusivité. Des dépérissements de chêne sessile ont en effet été signalés dans plusieurs régions de France (BUFFET 1983), de Roumanie (PETRESCU 1974) et d'Allemagne Fédérale (HARTMANN *et al.* 1989).

Dans certaines publications, il est difficile d'attribuer le dépérissement à une espèce plutôt qu'à une autre, le vocable de «chêne» étant aussi bien utilisé pour le sessile que pour le pédonculé (THILL 1990).

b) *Le potentiel génétique de l'arbre*

La variabilité de réaction des différents arbres d'un même peuplement et l'aspect souvent clairsemé des plages de dépérissement pourrait justifier l'hypothèse faisant intervenir le potentiel génétique de l'arbre, hypothèse confirmée par le récent fichier écologique des essences (WEISSEN *et al.* 1991).

c) *Les facteurs stationnels*

L'impact négatif de la pauvreté chimique du sol a été mis en évidence pour expliquer les déficiences sanitaires de certaines forêts soviétiques et allemandes (WILSON 1967, HARTMANN *et al.* 1989). HARTMANN *et al.* (1989) attirent l'attention sur l'existence d'une relation entre l'état sanitaire d'un sujet et le pool des éléments nutritifs disponibles. OOSTERBAAN & LEFFEF (1987) constatent que les sols de la plupart des stations à chênes dépérissants aux Pays-Bas étaient riches en K+ mais très dépourvues en Mg++ et Ca++. Enfin, ce sont notamment les stress d'origine nutritionnelle qui sont considérés comme affaiblissants par MARÉCHAL *et al.* (1991).

L'influence de la topographie est citée par BUFFET (1983) qui remarque qu'à l'exception de deux ou trois centres, où les dépérissements sont d'ailleurs peu importants, les stations françaises endommagées sont caractérisées par une situation horizontale (plateau, plaine, fond de vallon ou cuvette).

d) *Le statut social et l'âge de l'arbre*

Il semble, en général, que toutes les classes d'âge et de statut social soient touchées. Il n'est dès lors pas possible d'établir une relation entre ces paramètres et le phénomène qui nous occupe (BUFFET 1983). Toutefois, une différence de dynamique de dépérissement entre les différentes classes d'âge a été observée en Allemagne où FALCK (1983) décrit un dépérissement plus brutal pour les chênes de 70 à 90 ans que pour les sujets âgés de plus de 150 ans.

e) *Les facteurs anthropiques*

L'action de l'homme peut certainement accentuer l'importance de facteurs prédisposants.

Ainsi, l'introduction du chêne pédonculé sur des sols ne lui convenant pas et, par conséquent, son extension hors de ses stations auraient probablement sensibilisé cette essence.

Le traitement peut aussi être mis en cause. YOSSIFOVITCH (1926) et MARKOVITCH (1929) soulignent l'impact négatif des futaies pures trop denses aux arbres à cimes réduites qui favorisent la progression rapide des parasites. On constate notamment que les futaies sur taillis sont fréquemment victimes de dépérissements en France (HUFFEL 1926), en Belgique (Bierwisch, communication personnelle) ainsi qu'en Union Soviétique (GORDIENKO *et al.* 1977).

Les travaux sylvicoles sont également invoqués. Les éclaircies trop fortes favorisent un enherbement des vides et un assèchement de l'horizon supérieur néfaste à l'état sanitaire du chêne. De même, l'absence de dessouchage ou la reconstitution immédiate de peuplements de chênes après exploitation de sujets morts ne seraient nullement recommandables (YOSSIFOVITCH 1926).

Enfin, les travaux d'amélioration foncière sont parfois incriminés. L'inefficacité voire l'impact négatif de certains fossés de drainage sont parfois signalés (BECKER & LÉVY 1983, Nageleisen, communication personnelle). Le surpâturage est également mentionné par PERRIN (1932) pour expliquer des dépérissements.

3.2. LES FACTEURS INCITANTS

Il s'agit des éléments qui ont une action de courte durée et dont l'effet sera d'autant plus marqué que l'impact des facteurs prédisposants est important.

Parmi les facteurs incitants, il convient de distinguer les facteurs abiotiques des facteurs biotiques.

3.2.1 *Les facteurs abiotiques*

a) *La sécheresse*

Le dénominateur commun des différentes études des causes du dépérissement en Europe

occidentale est sans conteste l'intervention de la sécheresse. En effet, les grandes vagues de dépérissement sont toutes mises en rapport avec une période de sécheresse les ayant précédées. Il faut cependant signaler qu'à l'instar des autres essences, les manifestations extérieures du stress hydrique chez les chênes ne s'observent qu'avec un certain effet retard d'une, et souvent de plusieurs années. Ainsi, la sécheresse de 1915 en Allemagne est suivie d'un dépérissement en 1917. De même, la sécheresse de 1921 est suivie d'une vague de dépérissement en France, en Angleterre ainsi qu'aux Pays-Bas de 1922 à 1927. L'impact négatif des sécheresses est encore avancé par la suite en URSS (1936, 1938, 1940 : OLEKSYN & PRZYBYL 1987), en France (1976, 1989 : BECKER & LÉVY 1983, NAGELEISEN 1990) ainsi qu'en Tchécoslovaquie (1954 : STOLINA 1954).

Devant l'importance apparemment incontestée de ce facteur, de nombreuses recherches ont été poursuivies. Parmi elles, l'étude dendrochronologique menée par BECKER & LÉVY (1983) en forêt de Tronçais a permis non seulement de situer le début du phénomène, mais aussi de mettre en évidence sa durée, son intensité ainsi que le pouvoir de réaction des arbres. Pour la sécheresse de 1976, ils observent la même année une chute d'accroissement qui s'accroît dès l'année suivante. Le potentiel de réaction des sujets est également fort variable puisque certains arbres ont continué à s'affaiblir après 1978, jusqu'à donner des cernes réduits à une seule rangée de vaisseaux de bois initial. Certains sujets, moribonds, ont alors conservé pareils accroissements alors que d'autres montrèrent, vers 1980, des valeurs comparables à celles enregistrées avant la sécheresse. L'étude menée par DURAND *et al.* (1983) confirme la théorie de BECKER & LÉVY.

Depuis, d'autres recherches ont été menées afin, par exemple, de quantifier la résistance au dessèchement de différentes espèces et provenances du genre *Quercus*.

La sécheresse peut encore intervenir dans le processus d'affaiblissement en créant des blessures au niveau du système racinaire et favorisant ainsi la pénétration d'agents biotiques.

b) L'excès d'eau

Assez paradoxalement, les pluies abondantes provoquant une remontée de la nappe phréatique et créant de la sorte des conditions asphyxiques fatales à une partie du système racinaire sont citées comme facteur incitant du dépérissement. C'est notamment le cas en France (ROL 1951) ainsi qu'aux Pays-Bas où les pluies intenses survenues au début de la saison de végétation 1983 auraient considérablement endommagé le système racinaire de certains chênes, qui succombèrent à l'action d'un été particulièrement sec (OOSTERBAAN & LEFFEF 1987).

c) Les basses températures

Les températures semblent dans certains cas exercer une action déterminante.

L'intensité des gelées est mentionnée comme facteur incitant en Pologne (hivers 1939-1940 et 1941-1942 : OLEKSYN & PRZYBYL 1987), en Allemagne (hivers 1984-1985, 1985-1986, 1986-1987 : HARTMANN *et al.* 1990) ainsi qu'en Belgique (hivers 1984-1985, 1986-1987 : GALOUX & DUTRECQ 1990). HARTMANN *et al.* (1989) attribuent aux hivers rudes les nécroses sous-corticales brunes en forme de fuseau, n'atteignant ni le collet ni le houppier et que l'on observe sur bon nombre de chênes dans le Nord de l'Allemagne ainsi que dans le cantonnement de Bertrix en Belgique (Hartmann, communication personnelle). Cette nécrose est limitée par un bourrelet cicatriciel plus ou moins actif. Dans le cas de mécanismes de cicatrisation peu efficaces, cette nécrose primaire peut s'élargir en une nécrose plus claire qui peut ceinturer l'arbre. En Belgique, ces mêmes hivers ont parfois déclenché la formation de gélivures spectaculaires qui constituent une voie de pénétration préférentielle de nombreux pathogènes (Hartmann, communication personnelle).

Les basses températures associées à l'absence de neige peuvent provoquer des blessures au système racinaire ; c'est ce qui a, semble-t-il, causé les dépérissements de 1892 et 1904 en Ukraine (DELATOUR 1983) et ceux de 1987 en Suède (LOOSVELD 1990).

Les gelées tardives peuvent expliquer l'affaiblissement subi par les chênes en forêt de Compiègne (DEMORLAINE 1927) ainsi qu'en Allemagne (FALCK 1918). Les gelées précoces, mentionnées en Union Soviétique, constituent une entrave au processus d'aoûtement et augmentent la sensibilité du végétal aux basses températures (SPEKTOR 1977).

Enfin, les variations de température journalière avoisinant parfois les trente degrés dans la période allant de janvier à mars contribuent à expliquer l'intense dépérissement subi par les chênes russes de 1969 à 1971 (SPEKTOR 1977).

d) Le vent

Dans le Norfolk, la réduction des accroissements radiaux et l'affaiblissement subséquent sensibilisant les chênes à l'attaque d'agents biotiques ont été expliqués par l'action combinée de la sécheresse et des vents persistants du secteur nord au cours du mois de juillet (YOUNG 1965).

e) Les polluants

Contrairement au déclin des essences résineuses, les références aux polluants ne sont pas légion pour le dépérissement des chênes. Néanmoins, en Allemagne, des analyses foliaires ont révélé des teneurs en N et S nettement supérieures à la normale chez les sujets dépérissants. HARTMANN *et al.* (1989) envisagèrent dès lors de possibles détériorations du système racinaire dues aux émanations de NH₃ et de SO₂. Enfin, Dujesiefken (cité par SEGERS & COOSEMANS 1990) attribue la diminution de résistance au froid à des carences en K⁺ induites par les émissions azotées.

3.2.2. Les facteurs biotiques

a) Les insectes défoliateurs

Périodiquement, les peuplements de chênes subissent des attaques de défoliateurs qui peuvent aller jusqu'à la disparition totale du feuillage. Ces défoliations, la plupart du temps occasionnées par des chenilles, constituent un important facteur incitant. La réduction de la surface photosynthétique ainsi que les morsures, portes d'entrée à différents parasites, contribuent de manière signi-

ficative à l'amoindrissement de la résistance du végétal. Quoique ces défoliations se manifestent par des pertes d'accroissement, il est admis qu'elles ne peuvent en aucun cas produire la mort directe de l'arbre, cette issue fatale pouvant toutefois survenir en cas d'attaques répétées. La présence de phases de défoliation avant une vague de dépérissement a néanmoins été constatée. Ainsi, MOLLEVEAUX (1926), DEMORLAINE (1927) et TURC (1927) attribuent un rôle prépondérant aux chenilles pour expliquer les dépérissements survenus dans plusieurs régions de France (Vierzon en 1920 et 1921, Compiègne en 1927, Nivernais en 1918). En Poméranie, FALCK (1918) signale de spectaculaires défoliations avant le dépérissement de 1917. De même, en Angleterre, les chenilles ont exercé leur action à répétition entre 1914 et 1924, précédant en cela une phase de dépérissement. Pareilles attaques peuvent également être citées en Pologne (KRAHL-URBAN *et al.* 1944), en Roumanie (PETRESCU 1966), en Yougoslavie (MARKOVITCH 1929), ainsi qu'en France (ANONYME 1989, 1990).

1. Les Lépidoptères

A l'instar de MALPHETTES (1990), nous envisageons les Lépidoptères dans l'ordre chronologique de leurs attaques.

Dès leur gonflement, les bourgeons peuvent subir l'attaque de la Tordeuse verte (*Tortrix viridana* L.) qui consomme l'entièreté du limbe. Elle peut céder sa place à la Chématobie (*Operophtera brumata* L.) qui s'alimente, comme l'Hibernie (*Erannis defoliaria* Cl.), au détriment des arêtes foliaires encore pliées.

La Processionnaire du chêne (*Thaumetopoea processionea* L.) attaque plus tardivement et, vu son caractère grégaire, provoque des défoliations localisées. A la fin du printemps, le Bombyx disparate (*Lymantria dispar* L.) peut s'attaquer à la deuxième pousse, le sujet restant la plupart du temps défeuillé. Durant l'été, un autre *Lymantriidae*, le Bombyx «cul-brun» (*Euproctis chrysorrhoea* L.) peut causer des dommages en rongant l'épiderme des jeunes feuilles et en provoquant ainsi un roussissement périphérique de l'arbre. Cette espèce peut être responsable d'une deuxième phase de dégâts printaniers après l'hivernement des chenilles.

2. Autres ordres

Parmi les Coléoptères, quelques espèces de petits Charançons (notamment *Orchestes quercus* L.) et le Hanneton (*Melolontha melolontha* L.) sont cités comme défoliateurs. Les larves de certains Tenthredés (par exemple *Periclista lineolata* Klug.) ainsi que des Diptères du genre *Resseliella* ont également été incriminés.

b) Les champignons

1. L'oidium (*Microsphaera alphitoides* Griff. & Maubl.).

Depuis le début du siècle, époque à laquelle il s'étend à toute l'Europe, de nombreux méfaits sont attribués à l'oidium. Aussi, bien que relativisée, son action incitante est habituellement reconnue tant on relève sa présence, quasi systématique, durant les périodes précédant les grands dépérissements (AUBERT 1919, DOE 1919, DEMORLAINE 1927, TURC 1927, ANONYME 1989, 1990).

Bien qu'observable sur les bourgeons qu'elle couvre d'une pellicule de couleur blanche dès le début de la saison de végétation, ce n'est que grâce à la deuxième pousse (Pousse de la Saint Jean ou pousse de remplacement apparaissant après défoliation ou gel), que la maladie s'étend. Deux types de symptômes sont alors mis en évidence : d'une part, la présence de feuilles recroquevillées et, d'autre part, l'apparition de mycélium blanc à leur surface. L'oidium est rangé parmi les facteurs incitants car il provoque une destruction de la chlorophylle, une défoliation précoce, un dessèchement des rameaux et des difficultés d'aouïtement augmentant la sensibilité au froid.

2. Les pourridiés.

Depuis toujours, les pourridiés tels l'armillaire et la collybie sont considérés comme des parasites de faiblesse c'est-à-dire, pour employer le vocabulaire préconisé, des facteurs contributants ou aggravants. La chose était ainsi acceptée jusqu'à ce que GUILLAUMIN *et al.* (1983) et DELATOUR (1990) envisagent différemment le problème. En partant du postulat inverse, les pourridiés constitueraient un facteur incitant qui affaiblirait l'arbre et permettraient ainsi l'action éventuellement fatale d'un facteur tel que le

climat. L'intervention de l'armillaire, en tant que facteur unique provoquant la mort, a même été envisagée. Il est intéressant de souligner que des deux espèces d'armillaire (*Armillaria mellea* (Vahl. ex Fr.) Kum. et *Armillaria bulbosa* Durand) isolées respectivement sur des racines moyennes et dans la région du collet (GUILLAUMIN *et al.* 1983), seule *A. mellea* est classée comme « parasite grave » alors que *A. bulbosa* est considérée comme saprophyte. *Collybia fusipes* (Bull. ex Fr.) Qué., produisant un mycélium blanc qui rappelle celui de l'Armillaire, a une action qui doit encore être confirmée.

c) Un affaiblissement dû à une fructification exceptionnelle.

Un épuisement de l'arbre suite à une glandée exceptionnelle a été envisagé. Cette hypothèse contribuerait à expliquer le caractère cyclique du dépérissement (Bierwisch, communication personnelle).

3.3. LES FACTEURS CONTRIBUTANTS

Dans la plupart des cas, un arbre est reconnu comme dépérissant par les forestiers alors qu'il présente déjà de nombreux symptômes et que, par conséquent, son état sanitaire est déjà fortement perturbé. L'alerte étant donnée, des prélèvements sont effectués et aboutissent fréquemment à la découverte de champignons ou d'insectes, auxquels souvent on aurait tendance à attribuer le dépérissement.

Nous essayons ici de relativiser l'importance des agents biotiques, en insistant toutefois sur le fait que, même s'ils agissent rarement seuls, ils jouent néanmoins un rôle fondamental. En effet, on constate souvent qu'un arbre ayant subi l'action des deux autres types de facteurs peut toujours « récupérer ». Par contre, s'il est ensuite victime de facteurs contributants, l'amélioration de son état sanitaire sera fortement compromise et on assistera presque inexorablement à sa mort.

a) Les champignons

Comme nous l'avons signalé précédemment, les champignons sont, à quelques exceptions près, des parasites de faiblesse. Un grand nombre

d'espèces ont été observées ou isolées de par le monde (Tableau 1). Certaines (tel *Ceratocystis fagacearum* (Bretz) Hunt responsable du déclin du chêne rouge outre-Atlantique) sont heureusement inconnues chez nous, d'autres ont un pouvoir pathogène nul ou indéterminé à ce jour.

b) Les insectes

Alors que les insectes défoliateurs agissent en tant que facteurs incitants, ce sont les xylophages et les insectes sous-corticaux qui interviennent ici. Nous pouvons distinguer trois modes d'action de ces insectes :

— Les insectes exclusivement xylophages qui, par le creusement de galeries pénétrantes, altèrent les caractéristiques technologiques et déprécient fortement la valeur des grumes sont peu fréquents. Il s'agit essentiellement de Coléoptères Scolytidae des genres *Xyleborus* (*Xyleborus dispar* Fabricius et *Xyleborus monographus* Fabricius) et *Scolytus* (*Scolytus intricatus* Ratzeburg). Les Hyménoptères Siricidae et Ichneumonidae sont également incriminés (ANONYME 1989, OLEKSYN & PRZYBYL 1987).

— Les insectes vecteurs de champignons, tels *Xyletorus domesticus* L. et *Dryocoetes villosus* Fabricius, qui sont considérés par HARTMANN *et al.* (1989) comme vecteurs de champignons du genre *Ceratocystis*. De même, GEORGESCU *et al.* (1948) émettent l'hypothèse d'une transmission de bactéries pathogènes par les insectes.

— Les insectes perturbateurs physiologiques, tel *Agrius biguttatus* Fabricius dont les larves, par le creusement de galeries à angle droit, produisent une vermoulure imprégnée d'une substance toxique. Cette substance induit des anomalies telles que des thylloses de vaisseaux des couches annuelles antérieures à l'attaque, une nécrose du tissu libérien ou la production locale de bois madré (ROL 1951).

c) Les bactéries

En Roumanie, deux espèces du genre *Erwinia* (*Erwinia valachica* Georg. & Bad. et *Erwinia quercicola* Georg. & Bad.) ont été mises en évidence dans les vaisseaux de l'aubier de

chênes dépérissants. L'infection bactérienne initiée par des insectes vecteurs serait antérieure à l'installation des espèces du genre *Ceratocystis* (GEORGESCU *et al.* 1948).

d) Les nématodes

Des nématodes ont été découverts dans des chênes moyennement et fortement attaqués. Il semble que ceux-ci aient été infectés par les racines. Ces nématodes ont été identifiés comme appartenant à l'espèce *Bursaphelenchus mucronatus* (LOOSVELD 1990).

Les trois ensembles de facteurs passés en revue ci-dessus peuvent avantageusement être présentés de manière synthétique en les disposant, en une spirale (Figure 1 — MANION 1991).

Cette spirale peut être qualifiée de dynamique, c'est-à-dire réversible à tout moment. A partir de ce schéma, nous voyons qu'il n'est plus possible de considérer un seul et unique scénario de dépérissement, mais qu'il faut prendre en compte l'action synergique de multiples facteurs.

4. LES SYMPTÔMES DE PERTE DE VITALITE

Nous passerons ci-dessous en revue les symptômes de perte de vitalité des chênes indigènes que nous avons observés en les commentant.

Par analogie au déclin des résineux qui débuta dans les années 1970 et dont les symptômes consistaient principalement en une *décoloration* précoce et une perte sensible des aiguilles ou *défoliation*, les experts européens chargés de l'évaluation des dommages causés par le dépérissement forestier (donc y compris celui des feuillus et notamment des chênes indigènes), ne prirent en compte que ces deux signes de perte de vitalité pour les quantifications synthétiques de l'inventaire phytosanitaire annuel européen (C.E.E. 1989, 1991). C'est la raison pour laquelle nous les envisagerons en premier lieu.

Il convient toutefois de noter la possibilité de disposer d'informations relatives aux dégâts d'insectes ou à la présence de pourridiés qui sont également rassemblées lors de cet inventaire.

TABLEAU I
Espèces fongiques observées sur chênes dépérissants

Phycomycètes	Oomycètes	Ordres	Espèces	Références
Basidiomycètes	Autobasidiomycètes	Peronosporales Agaricales	<i>Phytophthora</i> sp. <i>Armillaria mellea</i> (Vahl. ex Fr.) Kum. <i>Armillaria bulbosa</i> Durand <i>Collybia fusipes</i> (Bull. ex Fr.) Quel. <i>Fistulina hepatica</i> Huds. ex Fr. <i>Ganoderma lucidum</i> (Curtis ex Fr.) Pat. <i>Phellinus dryaeus</i> (Pers. ex Fr.) Pat.	GALOUX & DUTRECO (1990) DELATOUR & GUILLAUMIN (1984) DELATOUR & GUILLAUMIN (1984) DELATOUR & GUILLAUMIN (1984) ANONYME (1989) ANONYME (1989) ANONYME (1989)
Deutéromycètes	Coelomycètes	Aphylophorales Sphaeropsidales	<i>Coniothyrium</i> sp. <i>Cytospora</i> sp. <i>Diplodia quercina</i> West. <i>Diplodia dryadea</i> Sacc. <i>Diplodia amphisphaeroides</i> Passer <i>Fusicoccum quercus</i> Sacc. <i>Cryptosporiopsis quercina</i> Bub. & Kab. <i>Gloeosporium quercinum</i> West.	GALOUX & DUTRECO (1990) HARTMANN <i>et al.</i> (1989) ROLAND (1945) VELDEMAN (1990) VELDEMAN (1990) HARTMANN <i>et al.</i> (1989) HARTMANN <i>et al.</i> (1989) SEGERS (1990)
Ascomycètes	Discoascomycètes Eupyrenoascomycètes Plectoascomycètes	Melanconiales Hyphomycetales Hymenocypales Diaporthales Eurotiales Ophiostomales	<i>Chalara</i> sp. <i>Cladosporium</i> sp. <i>Fusarium solani</i> (Mart.) Sacc. <i>Hyalodendron roboris</i> Didd. <i>Hyalodendron genera</i> Didd. <i>Verticillium kubanicum</i> (Scerb.) Parf. <i>Verticillium</i> sp. <i>Pezicula cinnamomea</i> Tul. <i>Diaporthe lephaemia</i> (Fr.) Sacc. <i>Diaporthe taleola</i> (Fr.) Sacc. <i>Cephalosporium</i> sp. <i>Ceratocystis grandicarpa</i> Kow. & Butin <i>Ceratocystis nitrocintrina</i> Olchow. & Reid. <i>Ceratocystis moniliformis</i> (Hedg.) Moreau <i>Ceratocystis stenoceras</i> (Robak) Moreau <i>Ophiostoma quercus</i> (Georgév.) Nannf. (syn. <i>Ceratocystis piceae</i> (Münch) Bakshi	PETRESCU (1988) ONOFRAS <i>et al.</i> (1978) KUZMICEY (1986) ONOFRAS <i>et al.</i> (1986) HARTMANN <i>et al.</i> (1989) ONOFRAS <i>et al.</i> (1978) GALOUX & DUTRECO (1990) OOSTERBAAN (1987) LANIER <i>et al.</i> (1976). LANIER <i>et al.</i> (1976). LOOSVELD (1990) KOWALSKI & BUTIN (1989) KOWALSKI & BUTIN (1989) KOWALSKI & BUTIN (1989) KOWALSKI & BUTIN (1989) PRZYBYL & MORELET (1992) KOWALSKI & BUTIN (1989)

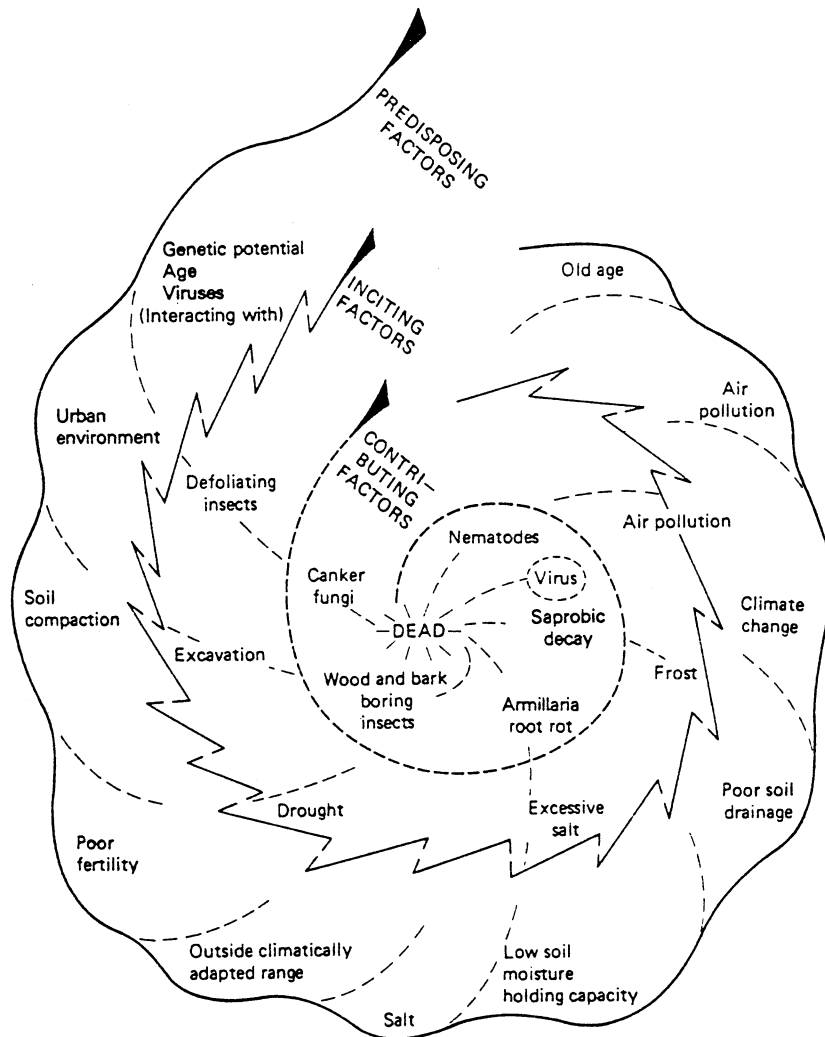


FIG. 1. — Hiérarchisation des facteurs intervenant dans le dépérissement forestier (MANION 1991); reprinted by permission of Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

a) La défoliation précoce (chute prématurée des feuilles)

Observée en période de végétation, une chênaie peut laisser apparaître certains individus à cime clairsemée. L'absence locale de feuillage (ou éclaircissement du feuillage) résultant d'une chute précoce des feuilles ou d'un développement moindre de bourgeons se situe, en premier lieu,

préférentiellement en périphérie du houppier (BECKER & LÉVY 1983, BUFFET 1983, DELATOUR 1983, HARTMANN *et al.* 1989, OOSTERBAAN & LEFFEF 1987). Elle peut affecter un individu alors que ses voisins, sensiblement de mêmes dimensions et subissant des conditions environnementales semblables, présentent un feuillage indemne. La transparence de la couronne (ou son éclaircissement) peut, progressivement, s'aggraver et,

à terme, induire chez le chêne malade une défoliation totale (dénudement des rameaux, de parties ou de la totalité de la couronne cf. fig. 2).

C'est un des deux critères retenu par la Commission des Communautés Européennes lors de l'établissement de son bilan annuel de l'état sanitaire des forêts. Il est apprécié de la manière suivante :

- Classe 0 Pas de défoliation (0-10%)
- Classe 1 Défoliation légère (11-25%)
- Classe 2 Défoliation modérée (26-60%)
- Classe 3 Défoliation forte (> 60%)
- Classe 4 Mort

On notera qu'il est fait état de défoliation alors que l'on observe en fait la densité présente de feuillage du houppier et que l'on estime la défoliation probable. La grande amplitude de la classe 2 fut critiquée par les praticiens chargés de réaliser les observations sur le terrain et, depuis 1989, une directive recommande d'envisager des intervalles de classe de 5%.

Cependant, les rapports nationaux présentent encore le plus souvent leurs données en utilisant des intervalles de 10% voire même en utilisant les cinq classes décrites ci-dessus.

L'appréciation de l'évolution du phénomène nécessitant de longues séries d'observations, un nouveau problème se pose lorsqu'on souhaite comparer les inventaires anciens et nouveaux dont les classes se chevauchent ou encore, par exemple, apprécier l'évolution d'individus de l'ancienne classe 2 (26-60%), désormais subdivisée en sept classes de 5% !

- b) La décoloration foliaire précoce (décolorations jaunâtre et blanchâtre, chloroses).

Un jaunissement précoce du feuillage est fréquemment constaté chez les chênes dépérissants et fait également l'objet d'une évaluation au sein du programme C.C.E. Les classes qui y ont été retenues sont :

- Classe 0 Pas de décoloration (0-10%)
- Classe 1 Décoloration légère (11-25%)
- Classe 2 Décoloration moyenne (26-60%)
- Classe 3 Décoloration forte (> 60%)

Cette information globale est certes intéressante mais il convient de noter que la décoloration

foliaire, c'est-à-dire le jaunissement, voire le brunissement du limbe peuvent prendre divers aspects. HARTMANN *et al.* (1988) distinguent, dans leur atlas d'identification visuelle de symptômes, quatre allures de décolorations jaunâtre et blanchâtre, à savoir :

- décoloration en bigarrures, en taches, en lignes, en anneaux
- décoloration au centre de la feuille (au stade initial)
- décoloration à l'extrémité ou au bord de la feuille (au stade initial)
- décoloration sur l'ensemble de la feuille.

Nous avons fréquemment observé des feuilles de certains individus décolorées en périphérie, la marge jaunie s'étendant progressivement ; mais d'autres individus ne présentent qu'un jaunissement internervaire très localisé alors que d'autres encore peuvent être totalement vert-jaunâtre ou encore «décolorées» (BECKER & LÉVY 1983, DELATOUR 1986, GALOUX & DUTRECCQ 1990, HARTMANN *et al.* 1989, KOWALSKI & BARTNIK 1990, PRZYBYL 1990, SCHILL & FLEISCHER 1990). On notera que la chlorose ou le jaunissement sont davantage un changement de couleur qu'une perte de couleur sensu stricto, définition de la décoloration. D'autre part, quel sens donner à une décoloration cotée 20% ? Signifie-t-elle qu'un cinquième des feuilles montrent des zones décolorées ou que la décoloration moyenne concerne un cinquième de la surface foliaire totale, mais peut-être avec toutes les feuilles atteintes ? Enfin, comment quantifier les différentes intensités de ce jaunissement ?

L'évaluation des dommages et de leur évolution dans chacun des pays-membres, basée uniquement sur ces deux critères, a cependant permis de quantifier l'évolution du dépérissement des chênes (C.E.E. 1991). Celui-ci est très variable. Ainsi, en 1988, 13,2% des chênes européens furent considérés comme dépérissants, les valeurs extrêmes étant de 44% au Royaume-Uni pour seulement 3% en France.

En menant nos observations et nos recherches, nous avons également pu déceler d'autres symptômes de perte de vitalité que nous passerons en revue ci-dessous. Visibles sur une grande pro-



2



3

5



4



FIG. 2. — Chêne pédonculé présentant plusieurs symptômes de perte de vitalité : défoliation précoce, décoloration foliaire précoce, mort abondante de ramilles, développement de gourmands et rabatement de frondaison, exsudations noires de l'écorce.

FIG. 3. — Exsudations noires de l'écorce : un symptôme spectaculaire mais dont l'origine est mal connue.

FIG. 4. — Microphyllie : disposition au sol en vue de comparaison de litière foliaire provenant d'un chêne pédonculé à feuilles de taille normale et d'un autre à feuilles de taille réduite.

FIG. 5. — Décollement et chute de fragments d'écorce, deux symptômes observés dans les stades finaux de perte de vitalité.

portion d'individus dépérissants ou simplement observés çà et là, ils n'en constituent pas moins le reflet de l'état d'affaiblissement de chênes indigènes en Europe occidentale.

c) La mort abondante de ramilles

Les ramilles et rameaux de certains individus, après avoir perdu leurs feuilles, peuvent mourir à leur tour (HARTMANN *et al.* 1989, KOWALSKI & BARTNIK 1990, OOSTERBAAN & LEFFEF 1987). La mort de ramilles donne un aspect morbide à ces chênes à cime clairsemée (ROLAND 1945). Cette impression est d'autant plus marquée que les ramilles se détachent et tombent sur le sol, ne laissant subsister que des rameaux voire des branches nues en périphérie du houppier.

d) La forte décurtation

La décurtation désigne la chute naturelle de rameaux vivants de l'année (FONT QUER 1985). Son existence chez le chêne est connue depuis longtemps. Fréquemment, des rameaux vivants de plusieurs années tombent également. Une décurtation anormale fut souvent observée chez les chênes dépérissants. Elle n'a pas été étudiée jusqu'à présent si ce n'est par BURGEON (1991), pour qui elle serait corrélée avec le stade d'avancement du dépérissement.

e) La succession d'entre-noeuds courts

Le mauvais état sanitaire de l'arbre se marque très fréquemment par une succession d'entre-noeuds courts, phénomène responsable de la disposition des feuilles en rosette (OOSTERBAAN & LEFFEF 1987). Cette caractéristique, souvent liée à l'aplatissement de l'extrémité des rameaux encore vivants pourrait être provoquée par des organismes de type mycoplasmes dont l'action pathogène s'exerce de la même manière chez les arbres fruitiers (SEMAL & VANDERVEKEN 1989).

f) Le développement de gourmands et le rabattement de frondaison

La perte de nombreux bourgeons provoquée par les chutes de ramilles et de rameaux entraîne une activité localisée de bourgeons adventifs et le développement de gourmands sur des branches de plus gros calibre (OOSTERBAAN & LEFFEF

1987) puis sur toute la hauteur du tronc (BUFFET 1983, OSZAKO 1990). En conséquence, nombreux sont les chênes dépérissants chez lesquels un rabattement de frondaison a été observé.

g) La microphyllie

Plus rarement, nous avons relevé la réduction de la taille des limbes chez les chênes dépérissants (cf. fig. 4). Leur feuillage léger, constitué quasi uniquement de feuilles de l'ordre de 3 à 4 cm de longueur, peut être mis en parallèle avec la microphyllie, fréquemment due à une maladie virale, signalée chez d'autres essences (KUMMERT & SEMAL 1988). NIENHAUS (1989) signale les effets de diverses viroses observées chez les chênes indigènes, dont certains sont associés à la microphyllie.

h) La présence d'orifices et de galeries sous écorce.

La niche écologique que constitue «l'entre-écorce» est préférentiellement occupée par diverses larves et adultes de coléoptères xylophages dont l'activité est confirmée par la présence externe d'orifices étroits (DELATOUR 1983, GIBBS 1982, HARTMANN *et al.* 1989, KOWALSKI & BARTNIK 1990, OOSTERBAAN & LEFFEF 1987) mais encore par des trous plus larges creusés par leurs prédateurs, principalement des pics (GIBBS 1982). Ils peuvent présenter un danger en tant que vecteurs d'agents pathogènes ou par les blessures qu'ils occasionnent et qui constituent autant de portes d'entrée pour d'autres parasites.

i) Le décollement et la chute de fragments d'écorce

L'écorce peut en outre être sujette à un décollement et se détacher en fragments de grande surface. Les zones dégarnies sont le plus souvent disposées longitudinalement. Le décollement est le signe d'un état déjà fort avancé dans le processus de dépérissement (OOSTERBAAN & LEFFEF 1987, SEGERS & COOSEMANS 1990). Il s'observe souvent selon une bande étroite disposée verticalement, progressant du sommet du tronc vers la base et ne s'élargissant qu'ensuite.

j) La desquamation du rhytidome

Moins spectaculaire que le symptôme précédent, la desquamation du rhytidome, phénomène naturel s'il n'est pas excessif, se traduit par le détachement de petits morceaux d'écorce très superficiels. Leur taille n'excède pas 7 à 10 cm de longueur et 1 à 2 cm de largeur. La desquamation, qui est dispersée, ne doit pas être confondue avec le détachement mécanique concentré qui est parfois observé le long des plages de nécrose du cambium et qui résulte de l'activité des pics à la recherche des larves d'*Agrilus*.

k) Les exsudations noires de l'écorce

A un stade déjà avancé de la maladie, on observe parfois des exsudations de mucilage noir sortant de fissures longitudinales de l'écorce (HARTMANN *et al.* 1988, OSINSKI & SPLAWANEYMAN 1990, SEEHANN & LIESE 1990) (cf. fig. 3). Ces suintements pourraient être mis en relation avec la présence de champignons du genre *Ceratocystis* (DEGREEF & MALAISSE 1992) au sein de l'aubier des chênes dépérissants. Cette hypothèse est confirmée par la présence fréquente de bandes pouvant aller jusqu'au pied du tronc et constituées de tissus sous-corticaux bruns. Ces nécroses sont semblables à celles que nous avons obtenues par inoculation de *Ceratocystis piceae* (Münch.) Bakshi à de jeunes chênes en pépinière.

l) La présence d'Armillaire

De nombreux champignons ont été isolés, non seulement de l'aubier mais également sous l'écorce des chênes à la base de leur tronc. Parmi ceux-ci, le basidiomycète le plus fréquent est sans conteste l'armillaire. Le plus souvent considéré comme un parasite de faiblesse, ce champignon pourrait également exercer une action très précoce dans le processus de dépérissement (BECKER & LÉVY 1983, BUFFET 1983, DELATOUR 1983, 1990, DURAND & *al.* 1983, GALOUX & DUTRECQ 1990, GUILLAUMIN *et al.* 1983, OOSTERBAAN & LEFFEF 1987, SEGERS & COOSEMANS 1990). Il trahit sa présence par ses rhizomorphes noirs, ses palmettes blanches ou, plus tardivement, par ses carpophores.

m) La présence de blessures racinaires noirâtres

Le dégagement du système racinaire de chênes dépérissants nous a permis de mettre en évidence de nombreuses lésions noirâtres sur les racines de tous diamètres. Leur présence systématique n'a pas encore pu être mise en relation avec tel ou tel agent mais une étude analogue (DELATOUR *et al.* 1984, GUILLAUMIN *et al.* 1983) avait permis de distinguer les infections latentes des infections évolutives. Les champignons incriminés, essentiellement *Armillaria* sp. et *Collybia fusipes*, furent considérés comme ne jouant qu'un rôle secondaire dans la dynamique du phénomène.

n) Les bris de racines

Ce sont probablement les tempêtes de janvier et février 1990 qui sont à l'origine des bris de racines que nous avons constatés lors de nos études du système racinaire des chênes. Ces racines brisées sont parfois envahies par des pourridiés ou des pathogènes vasculaires qui ont tiré profit de ces portes d'entrée privilégiées. Dans la plupart des cas, on observe une néoformation radiculaire. Ces bris de racines ont pu jouer un rôle prépondérant lorsqu'ultérieurement survinrent des stress hydriques.

o) Un accroissement diamétral réduit

Les conditions climatiques peuvent enfin être invoquées en tant que facteurs incitants. Ainsi, les carottes que nous avons prélevées mettent en évidence une diminution nette de la largeur des cerne d'accroissement annuel durant les années 1988 et 1989. La sécheresse survenue au cours de ces périodes, tout comme celle constatée en France en 1976, est plus que probablement la cause de la réduction de l'accroissement diamétral de ces chênes (ANDRÉ & LAUDELOUT 1992, AUSSENAC 1978, BECKER & LÉVY 1983, DUJESIEFKEN & BALDER 1990, DURAND *et al.* 1983, LAUDELOUT 1992, SEEHANN & LIESE 1990). Cependant, tandis que certains se rétablissent ensuite en reprenant un accroissement normal, d'autres, trop affaiblis ou déjà envahis par des organismes pathogènes, présentent une évolution irréversible et sont condamnés.

5. DISCUSSION

En conclusion, il se confirme qu'il n'est plus indiqué de tenter d'expliquer le dépérissement du chêne en Europe occidentale en ne considérant qu'une cause unique. La triple approche consistant à distinguer des facteurs prédisposants, des facteurs incitants et des facteurs contribuant nous paraît être un apport intéressant à la compréhension de ce problème complexe.

Les symptômes de perte de vitalité présentés ci-dessus devraient permettre d'envisager le dépérissement d'un point de vue dynamique et d'élaborer un système d'évaluation, non plus uniquement basé sur une cotation ponctuelle, mais tenant compte du stade d'avancement de l'état de dépérissement. Cette approche dynamique élaborée sur base de la panoplie de symptômes que nous avons relevés constituerait un outil pertinent pour le praticien.

TRAVAUX CITÉS

- ANDRÉ P. & LAUDELOUT H., 1992. — Le dépérissement du chêne. Etat de la question et bibliographie. *Forêt wallonne* **14** : 16-20.
- ANONYME, 1989. — La santé des forêts, France 1989. Département de la santé des forêts de France, Min. Agr. et de la Forêt : 69 p.
- ANONYME, 1990. — Le point, à mi-saison, sur les défoliations occasionnées par les insectes défoliateurs. Département de la santé des forêts de France, Min. Agr. et de la Forêt : 3 p.
- AUBERT C. G., 1919. — L'oïdium et les chênes de l'ouest de la France. *Rev. Eaux et Forêts* **57** : 189-195.
- AUSSENAC G., 1978. — La sécheresse de 1976 : influence des déficits hydriques sur la croissance des arbres forestiers. *Rev. For. Fr.* **30** : 103-114.
- BECKER M. & LÉVY G., 1983. — Le dépérissement du chêne, les causes écologiques. Exemples de la Forêt de Tronçais et premières conclusions. *Rev. For. Fr.* **35** (5) : 341-356.
- BUFFET M., 1983. — Le dépérissement du chêne en forêt soumise. *Rev. For. Fr.* **35** (3) : 199-204.
- BURGEON D., 1991. — Contribution à l'étude du dépérissement des chênes indigènes (*Quercus petraea* (Matt.) Lieblein & *Quercus robur* L.) : approches écologique et phytopathologique. Travail de fin d'études (inédit), Fac. Sc. Agr. Gembloux : 111 p.
- C.E.E., 1989. — Bilan de l'état sanitaire des forêts 1989. Rapport technique : 134 p.
- C.E.E., 1991. — Bilan de l'état sanitaire des forêts. Rapport technique sur l'enquête 1990 : 159 p.
- DEGREEF J. & MALAISSE F., 1992. — Isolement de *Ceratocystis piceae* (Münch) Bakshi par piégeage à partir de chênes dépérissants de la forêt de Soignes (Belgique). *Cahiers Agricultures* **1** (2) : 109-112.
- DELATOUR C., 1983. — Les dépérissements de chênes en Europe. *Rev. For. Fr.* **35** (4) : 265-282.
- DELATOUR C., 1986. — Le problème des *Ceratocystis* européens des chênes. *Bull. O.E.P.P.* **16** : 521-525.
- DELATOUR C., 1990. — Dépérissement des chênes et pathogènes. *Rev. For. Fr.* **42** (2) : 182-185.
- DELATOUR C. & GUILLAUMIN J. J., 1984. — Un pourridié méconnu : le *Collybia fusipes*. C.-R. *Séances Acad. Agric. France* **70** (1) : 123-126.
- DEMORLAINE J., 1927. — La grande misère du chêne dans nos forêts françaises. *Rev. Eaux et Forêts* **65** : 1-3.
- DOE F., 1919. — La conversion en futaie et l'oïdium. *Rev. Eaux et Forêts* **57** : 53-59.
- DUJESIEFKEN R. & BALDER H., 1990. — Symptoms of oak damage due to severe frost. *Proc. Symposium «Oak decline in Europe»* : 307-313. Kornik, Poland.
- DURAND P., GELPE J., LEMOINE B., RIOM J. & TIMBAL J., 1983. — Le dépérissement du chêne pédonculé dans les Pyrénées-Atlantiques. *Rev. For. Fr.* **35** (5) : 357-368.
- FALCK R., 1918. — Eichenerkrankung in der Oberförsterei Lödderitz und in Westfalen. *Zeitschr. Forst Jagdwesen* **50** : 123-132.
- FONT QUER P., 1985. — Diccionario de Botànica : 1244 p. Edit. Labor, Barcelona.
- GALOUX D. & DUTRECQ A., 1990. — Le dépérissement du chêne. *Forêt wallonne* **7** : 3-8.
- GEORGESCU C., TEODORU L. & BADEA M., 1948. — Le dessèchement en masse du chêne. *Anal. Inst. Cercetari Forestiere* **11** : 185-223.
- GIBBS J. N., 1982. — An oak canker caused by a gall midge. *Forestry* **55** (1) : 69-78.
- GORDIENKO M. I., PORICKIJ G. A., TARANENKO P. H. & SIKIMAKA N. V., 1977. — Biologiceskaja ustojcivost nasazdenij duba v Moldavskoj SSR. *Naucnye Trudy Ukrainskov Sel'skhozajstvjennoj* **150** : 51-54.
- GUILLAUMIN J. J., BERNARD C., DELATOUR C. & BELGRAND M., 1983. — Dépérissement du chêne à Tronçais : pathologie racinaire. *Rev. For. Fr.* **35** (6) : 415-424.

- HARTMANN G., NIENHAUS F. & BUTIN H., 1988. — Farbatlas Waldschäden : Diagnose von Baumkrankheiten : 256 p. Verlag Ulmer, Stuttgart.
- HARTMANN G., BLANK R. & LEWARK S., 1989. — Eichensterben in Norddeutschland — Verbreitung Schadbilder, mögliche Ursachen. *Forst und Holz* **44** (18) : 475-487.
- KOWALSKI T. & BARTNIK C., 1990. — *Ceratocystis* species on *Quercus robur* with oak decline symptoms in Southern Poland. *Bull. O.E.P.P.* **20** : 221-228.
- KOWALSKI T. & BUTIN H., 1989. — Taxonomy of known and new *Ceratocystis* spp. on oak (*Quercus robur*). *J. Phytopathology* **124** : 236-248.
- KRAHL-URBAN J., LIESE J. & SCHWERDTFEGER F., 1944. — Das Eichensterben im Forstamt Hellefeld. *Zeitschr. Ges. Forstw.* **76** (70) : 22-23.
- KUMMERT J. & SEMAL J., 1989. — Les virus et viroïdes phytopathogènes. In SEMAL J. (éd.) : *Traité de pathologie végétale* : 85-142. Presses agron. de Gembloux.
- LAUDELOUT H., 1992. — L'analyse de tige appliquée à l'étude du dépérissement du chêne. Note préliminaire. *Forêt wallonne* **14** : 22-23.
- LOOSVELD P., 1990. — Le dépérissement du chêne. Rapport Min. Rég. Wal. : 17-19.
- MALPHETTES C. B., 1990. — Les défoliateurs du chêne. *Rev. For. Fr.* **42** (2) : 191-204.
- MANION P. D., 1981. — Tree disease concepts : 399 p. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- MANION P. D., 1991. — Tree disease concepts, ed. 2 : 333 p. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- MARCU G., 1966. — Étude des causes et des méthodes pour prévenir le dépérissement du chêne : 582 p. Centrul de documentare tehnica pentru Economia Forestiera, Bucarest.
- MARÉCHAL P., QUÉVY B., WEISSEN F., ANDRÉ P. & LAUDELOUT H., 1991. — Réseau d'observation du dépérissement du chêne dans les cantonnements de Chimay et de Thuin. Synthèse des observations réalisées en période de végétation 1990 : 51 p. Unité des Eaux et Forêts, Fac. Sc. agr. U.C.L., Louvain-la-Neuve.
- MARKOVITCH L., 1929. — La Yougoslavie forestière. *Rev. Eaux et Forêts* **67** : 321-329.
- METRO A., 1975. — Dictionnaire forestier multilingue : 432 p. Conseil international de la langue française.
- MOLLEVEAUX J., 1926. — La faillite du chêne tardif à Vierzon. *Rev. Eaux et Forêts* **64** (6) : 614-617.
- NAGELEISEN L. M., 1989. — Méthodologie d'approche des dépérissements forestiers : 8 p. Département de la santé des forêts du Nord-Est, Nancy.
- NIENHAUS F., 1989. — Laubbaumvirosen. — Waldschutz-Merkblatt **14** : 6 p. Verlag Paul Parey, Hamburg.
- OLEKSYN J. & PRZYBYL K., 1987. — Oak decline in the Soviet Union - Scale and hypotheses. *Eur. J. For. Path.* **17** : 321-336.
- ONOFRAS L. F., PROSTAKOYA Z. G., TINKU V. L., KAJSYN F. J. & MARKOC A. K., 1978. — K etiologii usyhanija duba v Moldavii. In Bolezni rastenij v Moldavii. Izd. Stiinca : 58-71.
- OOSTERBAAN A., 1987. — Eichensterben auch in den Niederlanden. *Allgem. Forstz.* **37** : 926.
- OOSTERBAAN A. & LEFFEF F., 1987. — Decline in health and death of *Quercus robur* L. in the Netherlands. *Bosbouw tijdschrift* **59** (6) : 186-192.
- OSINSKI A. & SPLAWA-NEYMAN A., 1990. — The health condition of the oak stands in the Krotoszyn Plateau. *Proc. Symposium «Oak decline in Europe»* : 281-290. Kornik, Poland.
- OSZAKO T., 1990. — Evolution of the health of oak stands in Poland. *Proc. Symposium «Oak decline in Europe»* : 49-57. Kornik, Poland.
- PERRIN H., 1932. — Impressions forestières de Yougoslavie. *Rev. Eaux et Forêts* **70** : 471-481.
- PETRESCU M., 1966. — Recherches phytopathologiques dans les forêts présentant des phénomènes de dépérissement. In MARCU (1966) : 319-364.
- PETRESCU M., 1974. — Le dépérissement du chêne en Roumanie. *Eur. J. For. Path.* **4** : 222-237.
- PRZYBYL K., 1990. — Mycoflora of the overground portions of dying *Quercus robur* L. *Proc. Symposium «Oak decline in Europe»* : 141-147. Kornik, Poland.
- PRZYBYL K. & MORELET M., 1992. — Morphological differences among *Ophiostoma querci* isolates and between *O. querci* and *O. piceae*. Proc. International Congress : Recent Advances in Studies on Oak Decline. Brindisi, Italy, 13-18 September (à paraître).
- ROL R., 1951. — Le dépérissement des chênes. *Rev. For. Fr.* **3** (10) : 707-709.
- ROLAND G., 1945. — Une nouvelle maladie du chêne. *Bull. Soc. Centr. For. Belg.* **52** (1-6) : 29-33.
- SCHILL H. & FLEISCHER M., 1990. — Morphological and mycological investigations on oak decline in Bavaria. *Proc. Symposium «Oak decline in Europe»* : 29-35. Kornik, Poland.
- SEEHANN G. & LIESE W., 1990. — Histological ob-

- servations on eastern european decline symptoms in branches. *Proc. Symposium «Oak decline in Europe»* : 325-331. Kornik, Poland.
- SEGERS R. & COOSEMANS J., 1990. — Eikensterfte in Europa. *Silva Belgica* **97** (6) : 21-25.
- SEMAL J. & VANDERVEKEN J., 1989. — Les mollicutes phytopathogènes. In SEMAL J. (éd.) : *Traité de pathologie végétale* : 173-178. Presses agron. Gembloux.
- SPEKTOR M., 1977. — Ob usyhanii duba na Ukraine. *Lesnoe Hozjajstvo* **9** : 71-72.
- STOLINA M., 1954. — Quelle est la cause du dépérissement des chênaies à Luborec ? *Les Bratislava* **1** (10) : 11-13.
- THILL A., 1990. — Les dépérissements des chênes en Belgique et en France dans les années 1940-1950. *Silva Belgica* **97** (1) : 60-61.
- TURC L., 1927. — Note sur le dépérissement du chêne pédonculé dans les forêts du Plateau nivernais. *Rev. Eaux et Forêts* **65** (11) : 561-565.
- WEISSEN *et al.*, 1991. — Le fichier écologique des essences. Min. Région wallonne, **1-2** : 45 + 190 p.
- WILSON C. L., 1967. — Vascular mycosis of oak in Russia. *Plant Disease Reporter* **51** (9) : 739-741.
- YOSSIFOVITCH M., 1926. — Le dépérissement du chêne (*Quercus pedunculata*) dans les forêts de Slavonie (Yougoslavie). *Rev. Eaux et Forêts* **64** : 288-291.
- YOUNG C., 1965. — Death of pedunculate oak and variations in annual increments related to climate. *Forestry Commission* **55** : 1-15.

Communication présentée à la séance du 30 novembre 1991 de la section Systématique-Ecologie de la Société Royale de Botanique de Belgique ; manuscrit déposé le 25 juin 1993.