

Regard nouveau sur la biologie du polypore ponctué : *Fomitiporia punctata* (P. Karsten) Murrill

Bruno Boulet et Guy Bussi eres

Volume 142, num ero 3, automne 2018

URI : <https://id.erudit.org/iderudit/1050999ar>

DOI : <https://doi.org/10.7202/1050999ar>

[Aller au sommaire du num ero](#)

 diteur(s)

La Soci et  Provancher d'histoire naturelle du Canada

ISSN

0028-0798 (imprim e)

1929-3208 (num erique)

[D couvrir la revue](#)

Citer cet article

Boulet, B. & Bussi eres, G. (2018). Regard nouveau sur la biologie du polypore ponct e : *Fomitiporia punctata* (P. Karsten) Murrill. *Le Naturaliste canadien*, 142(3), 59–72. <https://doi.org/10.7202/1050999ar>

R sum e de l'article

Le champignon *Fomitiporia punctata* est d'abord un saprophyte des chicots et du bois gisant. L'inventaire r alis  dans 2 sites au Qu bec montre qu'il est parfois un agent pathog ne responsable d'un chancre sur le ch ne rouge (*Quercus rubra* L.) et le fr ne rouge (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.). La n crose du cambium d bute autour d'un noeud pourri sur le tronc. Les ch nes   Beauceville sont infect s   52,6 % comparativement   11,6 % pour les fr nes   Duberger. L'incidence de la maladie est accrue chez les ch nes et les fr nes codominants. La hauteur m diane des chancres ne diff re pas selon l'essence. La longueur moyenne des chancres ne peut   elle seule expliquer l' tendue de la carie. Toutefois, les chancres dont la largeur touche moins de 50 % de la circonf rence du tronc ont 75 cm ou moins de longueur et sont exempts de pourriture profonde. Il n'existe pas de relation claire entre les dimensions d'un chancre et le diam tre des arbres. Les chancres fusiformes de 0,35 m²   0,61 m² r v lent une carie avanc e du coeur et de l'aubier r sultant d'un laps de temps tr s long  coul  depuis le d but de l'infection. L'impact de la maladie est   craindre surtout dans les fr naies riveraines, menac es par l'agrile du fr ne.

Regard nouveau sur la biologie du polypore ponctué: *Fomitiporia punctata* (P. Karsten) Murrill

Bruno Boulet et Guy Bussières

Résumé

Le champignon *Fomitiporia punctata* est d'abord un saprophyte des chicots et du bois gisant. L'inventaire réalisé dans 2 sites au Québec montre qu'il est parfois un agent pathogène responsable d'un chancre sur le chêne rouge (*Quercus rubra* L.) et le frêne rouge (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.). La nécrose du cambium débute autour d'un nœud pourri sur le tronc. Les chênes à Beauceville sont infectés à 52,6 % comparativement à 11,6 % pour les frênes à Duberger. L'incidence de la maladie est accrue chez les chênes et les frênes codominants. La hauteur médiane des chancres ne diffère pas selon l'essence. La longueur moyenne des chancres ne peut à elle seule expliquer l'étendue de la carie. Toutefois, les chancres dont la largeur touche moins de 50 % de la circonférence du tronc ont 75 cm ou moins de longueur et sont exempts de pourriture profonde. Il n'existe pas de relation claire entre les dimensions d'un chancre et le diamètre des arbres. Les chancres fusiformes de 0,35 m² à 0,61 m² révèlent une carie avancée du cœur et de l'aubier résultant d'un laps de temps très long écoulé depuis le début de l'infection. L'impact de la maladie est à craindre surtout dans les frênaies riveraines, menacées par l'agrile du frêne.

MOTS CLÉS: carie de cœur, chancre, parasite de faiblesse, saprophyte, triangle des maladies

Abstract

The fungus *Fomitiporia punctata* is primarily a saprophyte of snags and large pieces of deadfall. However, surveys conducted in 2 sites in Quebec (Canada) showed that it also causes a canker rot on living red oak (*Quercus rubra* L.) and red ash (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.), with necrosis of the cambium beginning around a rotten knot on the trunk. In total, 52.6% of red oaks at the Beauceville site were infected, and 11.6% of red ashes at the Duberger site, with the incidence of the disease being higher on codominant trees. The median height of cankers did not differ between species, and the average length of the canker was not an indication of the extent of the decay. However, trees with canker less than 75 cm in length and that covered less than 50% of the circumference of the trunk were free of heart rot. There was no relationship between canker size and tree diameter. Large fusiform cankers covering between 0.35 m² to 0.61 m² were the result of longstanding infections, and indicative of advanced heart rot and sapwood decay. The potential impact of the disease is especially of concern in riparian ash trees, threatened by emerald ash borer.

KEY WORDS: canker-rot, disease triangle, facultative parasite, heart rot, true saprophyte

Introduction

Le triangle des maladies des arbres (TMA) est un concept aussi vieux que le champ de la pathologie forestière moderne. Ce concept postule que la maladie résulte de l'effet combiné de trois facteurs: 1) un agent pathogène, 2) un hôte et 3) l'environnement dans lequel ils évoluent (Stevens, 1960). De nos jours, il est toujours aussi pertinent d'étudier non seulement comment les 3 facteurs du TMA influencent directement la maladie, mais dorénavant, il faut aussi se préoccuper de la façon dont ils agissent dans un contexte de changement attribuable aux perturbations des forêts à l'échelle du paysage ou encore, au réchauffement du climat (Francl, 2001; Garbelotto et Gonthier, 2017). Par exemple, le volume de bois perdu à cause de la carie dépend de l'interaction de plusieurs paramètres: 1) la virulence du champignon et son incidence, 2) l'âge et la vigueur des arbres et enfin, 3) les caractéristiques du site, comme la fertilité du sol, le drainage, la topographie, etc. (Boulet, 2003).

La vigueur de l'hôte et son environnement peuvent modifier la virulence d'un champignon comme *Fomitiporia punctata*, qui se comporte tantôt comme un saprophyte, tantôt comme un agent pathogène causant des chancres sur les arbres vivants.

Les polypores sont pour la plupart (60 % des espèces) des spécialistes de la décomposition du bois mort (Gilbertson, 1981). *F. punctata* est un agent de carie blanche spongieuse du bois (Lowe, 1966) qui décompose les chicots, laissant la place à d'autres champignons qui peu à peu prennent le relais dans le bois gisant (Boulet, 2003). Les chicots constituent le substrat par excellence pour la propagation du champignon; la poussée de basidiomes aux traits caractéristiques permet une identification fiable sur le terrain. Le basidiome pérenne forme une croûte épaisse, marquée de bourrelets fissurés, bruns, grisâtres et noirâtres contrastant avec la surface ocrée des pores (figure 1). Précisons que le basidiome est l'appareil reproducteur produisant les spores sexuées chez les basidiomycètes, comme les polypores.

Bruno Boulet, M. Sc., est ingénieur forestier, entomologiste et pathologiste forestier, spécialiste du domaine de la santé des forêts.

bruno.boulet@yahoo.ca

Guy Bussières, M. Sc., est ingénieur forestier et pathologiste forestier à l'Université Laval.

Guy.Bussieres@sbf.ulaval.ca



Figure 1. Basidiome pérenne de *Fomitiporia punctata* sur un chicot d'érable rouge (photo : B. Boulet).

Le polypore ponctué (*Fomitiporia punctata*) est largement répandu sur les feuillus indigènes de la zone tempérée de la forêt de feuillus nordiques et de la forêt mixte de la zone boréale (Boulet, 2003; Decock et collab., 2007). Il pousse aussi sur plusieurs espèces d'arbres exotiques plantés dans les villes et les parcs (Walla, 1984), jouant un rôle d'élagueur naturel des branches mortes sur le tronc (Boddy et Rayner, 1983; Boulet, 2003).

D'autres polypores rongent l'intérieur du tronc des arbres vivants tel un parasite. Or, il existe seulement quelques espèces de polypores (11) causant à la fois la carie du cœur et des chancre sur le tronc des arbres (Boulet, 2003). Nous faisons la démonstration dans cet article que *Fomitiporia punctata* fait partie de ce groupe de champignons pathogènes, et qu'il est virulent sur le frêne rouge (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.) et le chêne rouge (*Quercus rubra* L.). Les hyphes de ce champignon dégradent chimiquement l'aubier et le cœur, franchissant sans difficulté les murs internes de protection que les feuillus vivants dressent à l'intérieur du bois pour compartimenter la carie (Schwarze et collab., 2000). Dans le jargon des pathologistes forestiers, ce champignon cause une carie « chancreuse » du tronc.

Dans les États du Midwest américain (Dakota du Nord, Nebraska, Oklahoma, Colorado), *Fomitiporia punctata* est associé à une carie chancreuse des feuillus et son incidence est la plus grande sur le frêne rouge (Riffle et Conway, 1986; Walla, 1984). À notre connaissance, ce type de carie est rapporté ici pour la première fois dans l'est de l'Amérique du Nord sur le frêne rouge et le chêne rouge.

L'incidence de la maladie est habituellement grande sur les arbres en état de stress et ceux mal adaptés aux conditions de la station (Walker et Watterson, 1972). Les arbres porteurs d'un ou de plusieurs chancres menacent non seulement de se briser, mais aussi d'infecter les arbres sains à proximité (Berry, 1985). Or, les effets d'une épidémie de l'agrile du frêne (*Agrilus planipennis* Fairmaire) sur la santé des arbres pourraient bien changer le rapport de force des facteurs du TMA et modifier le comportement de la maladie et ses effets dans les frênaies rouges occupant les berges du fleuve Saint-Laurent et de ses affluents. Cet insecte exotique de l'ordre des coléoptères est en effet très envahissant et cause des ravages sans précédent sur les frênes.

Le bois mort de frêne constitue une source importante d'infection. Avec la poussée de nombreux basidiomes, les spores infectieuses pourraient propager la maladie aux arbres vivants. Dans cette perspective, la biologie de *Fomitiporia punctata* mérite d'être mieux documentée par une analyse détaillée qui consiste à décrire son comportement comme agent pathogène apte à causer des chancres sur les arbres vivants (Gilbertson et Ryvarden, 1987; Walla, 1984).

Le but principal de cet article est de décrire la morphologie différentielle des chancres sur le frêne rouge et le chêne rouge, d'estimer l'incidence de la maladie dans chacun des deux habitats étudiés et enfin, de faire le point sur les perturbations que *F. punctata* pourrait causer dans les forêts de feuillus nordiques de l'est de l'Amérique du Nord.

Matériel et méthodes

Emplacement des points d'observation

Parc de Duberger à Québec

Le parc de Duberger couvre une superficie 21,9 ha dont les deux tiers sont occupés par le boisé et la rivière du Berger sillonnant en méandres le parc du nord au sud sur toute sa longueur. Le parc s'étire sur 0,8 km le long de l'autoroute Robert-Bourassa. Il est bordé à l'ouest par le boulevard Central, à l'intersection du boulevard Père-Lelièvre au sud (figure 2). Le parc est situé dans le district de Vanier-Duberger, arrondissement des Rivières de la ville de Québec: 46° 50' 14" N., 71° 18' 43" O. Le frêne rouge, l'orme d'Amérique (*Ulmus americana* L.), le peuplier baumier (*Populus balsamifera* L.), le noyer cendré (*Juglans cinerea* L.), le saule blanc (*Salix alba* L.), le saule fragile (*Salix fragilis* L.) et le saule hybride (*S. alba* × *S. fragilis*) occupent les terrasses argileuses bordant la rivière; les noyers de tous âges sont d'ailleurs infectés, pour la plupart, par la maladie du noyer cendré causée par le champignon *Ophiognomia clavignientijuglandacearum* Nair, Kost et Kuntz (Brod. et Bol.).

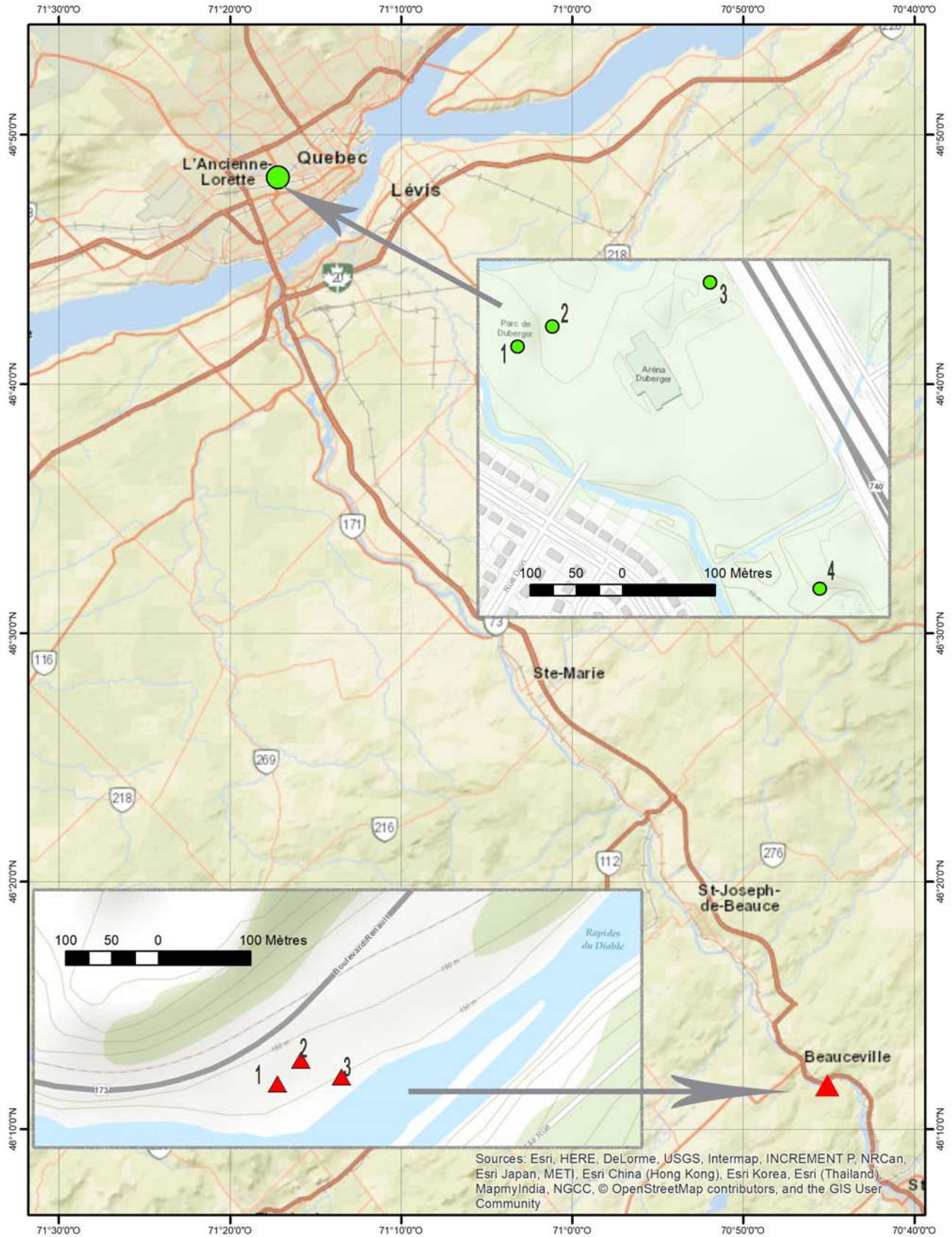


Figure 2. Carte de l'emplacement des points d'observation dans les sites d'étude du parc de Duberger à Québec et du parc des Rapides-du-Diable à Beauceville.

Quatre points d'observation à rayon variable ont été établis à l'aide d'un prisme (facteur 2) dans la frêne rouge. Les frênes occupent à maints endroits de petits secteurs sur les terrasses et les rives de la rivière du Berger où poussent quelques ormes ayant survécu aux ravages de la maladie hollandaise causée par le champignon *Ophiostoma novoulmi* Brasier. La densité et la composition du boisé varient beaucoup; les trouées créées après la coupe partielle faite pour enlever les ormes malades sont fréquentes. Les grands saules et les peupliers occupent surtout les rives basses inondables, à drainage imparfait. Les frênes y sont moins nombreux, et la densité du couvert forestier est plus faible que dans la zone surélevée, à drainage mésique.

Parc des Rapides-du-Diable à Beauceville

Le parc des Rapides-du-Diable est situé entre le boulevard Renault (route 173) et la rive nord de la rivière Chaudière, dans le territoire de la ville de Beauceville (figure 2), dans la municipalité régionale de comté Robert-Cliche: 46° 11' 53" N., 70° 45' 8" O. Le boisé s'étire sur environ 1,5 km sur un site en pente exposé au sud. Le sol est bien drainé, sec, mince et pierreux. Le sapin baumier (*Abies balsamea* [L.] Miller), le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michaux), le cerisier tardif (*Prunus serotina* Ehrhart) et le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.) poussent à l'est du parc. À l'ouest, le chêne rouge forme un petit peuplement avec le frêne blanc (*Fraxinus americana* L.) et l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.). La régénération de frênes et d'érables domine. Trois points d'observation ont été établis dans la chênaie rouge à érable à sucre, un groupement d'essences occupant environ 0,75 ha dans le parc. Le chêne rouge est d'ailleurs relativement rare dans la région.

Informations forestières

Les arbres de chaque point d'observation ont été dénombrés et examinés sur toute la longueur du tronc afin de mesurer l'incidence de la maladie dans le peuplement. Le diamètre des arbres à hauteur de poitrine (dhp), c'est-à-dire à 1,3 m au-dessus de la plus haute racine, a été mesuré à l'aide d'un ruban forestier. L'étage dans le couvert forestier a été noté pour les arbres affichant un ou plusieurs chancres sur tronc. Tous les chancres observés ont été diagnostiqués et notés pour toutes les essences, même ceux situés sur les arbres en dehors des points d'observation. Les limites maximale et minimale de la hauteur de chaque chancre (H_{\max} et H_{\min}) ont été mesurées à l'aide d'une perche extensible graduée en centimètres. Le nombre de faces touchées sur le tronc (de 1 à 4 faces couvrant chacune 25 % de la circonférence) a servi à estimer visuellement la largeur maximale des chancres. La largeur maximale (l_{\max}) des chancres, sans le cal, a aussi été mesurée directement pour ceux dont la hauteur médiane était inférieure à 2,5 m. Nous avons aussi noté la présence ou l'absence d'un nœud au centre de la zone nécrosée, du décollement de l'écorce ainsi que de basidiome(s), jeune(s) ou vieux, poussant sur le bois pourri ou l'écorce. Un couteau a servi à vérifier la présence de carie profonde (5 cm ou plus) au centre du chancre. Les jumelles

d'approche ont servi à vérifier la présence de basidiomes de *F. punctata* et de pourriture visible à plus de 2,5 m de hauteur. Tous les arbres malades ont été photographiés et géoréférencés à des fins de vérification et d'analyse ultérieure des données.

Une reconnaissance visuelle dans un rayon de 20 m en dehors des points d'observation s'est avérée nécessaire pour repérer, diagnostiquer et mesurer tous chancres présents sur les arbres et inclus dans les analyses.

Informations d'ordre pathologique

Microscopie

Les spécimens de champignons prélevés sur les frênes et les chênes vivants affichaient peu de caractères visuels permettant une identification sûre. C'est pourquoi l'étude au microscope des spécimens s'est avérée nécessaire. Les fragments de champignon prélevés dans la chair et les tubes ont été déposés sur plusieurs lames dans le colorant bleu coton lactique (bleu coton) et le réactif de Melzer, une solution à base d'hydrate de chloral ($Cl_3CCH(OH)_2$) et d'iode indispensable pour examiner les spores. Une solution à 4 % d'hydroxyde de potassium (KOH) a aussi servi à vérifier la présence ou l'absence de soies dans la trame des tubes et l'hyménium. Précisons que l'hyménium est la couche fertile de cellules tapissant l'intérieur des tubes juxtaposés les uns aux autres pour former l'hyménophore poré à la surface du basidiome (figure 1).

Les *exsiccata* des champignons récoltés aux stations du parc des Rapides-du-Diable à Beauceville et ceux du parc de Duberger à Québec ont été déposés dans la mycothèque René Pomerleau du Centre de foresterie des Laurentides (CFL-RNCAN) et portent les numéros de référence suivants: QFB-30581 et QFB-30582.

Isolement et culture du champignon

Du matériel fongique frais a été obtenu de basidiomes vivants de *F. punctata* prélevés sur 3 chênes à Beauceville et sur 3 frênes à Duberger. Les échantillons ont été enveloppés dans des papillotes en papier ciré et conservés au froid pour le transport, afin d'avoir suffisamment de matériel frais en laboratoire pour obtenir au moins un isolat du champignon par essence. Des fragments de tissu frais situé sous la couche de tubes formant l'hyménophore ont été recueillis avec un scalpel et déposés dans des boîtes de Petri de 9 cm de diamètre contenant une gélose à 1,5 % d'extrait de malt (MEA, Difco). L'opération a été effectuée en milieu aseptique.

Les boîtes de Petri ont été placées dans l'obscurité, à 24 °C, pour une incubation de 3 à 7 jours. Par la suite, les colonies du champignon ont été purifiées en prélevant de petits fragments de mycélium à l'apex des hyphes pour être transférés sur un milieu de culture stérile (MEA, 1,5 %) afin d'obtenir un isolat pur.

Le test de croissance des isolats a aussi été réalisé sur une gélose contenant 1,5 % d'extrait de malt (MEA, Difco). Les boîtes de Petri ont été placées dans l'obscurité, à 25 °C, pour une incubation de 21 jours selon un dispositif complètement aléatoire avec 5 répétitions de chaque isolat.

Analyse moléculaire

L'identification des 2 isolats purifiés de champignon en provenance du chêne et du frêne a été effectuée au moyen de l'analyse de l'ADN amplifié selon une adaptation de la méthode de Gagné et collab. (2006).

Pour chaque isolat, environ 50 mg de mycélium ont été prélevés et déposés séparément dans un tube de 1,5 ml immergé dans l'azote liquide; le champignon a été broyé à l'aide d'un pilon.

La trousse *DNeasy plant mini kit* (Quiagen, Mississauga, Ontario) a servi à extraire l'ADN génomique total. La région ITS (*Internal Transcribed Spacer*) de l'ADN ribosomique (rDNA) a été amplifiée en utilisant les amorces ITS-1F (5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3') (Gardes et Bruns, 1993, cité dans Gagné et collab., 2006) et ITS-4 (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3') (White et collab., 1990, cité dans Gagné et collab., 2006).

Le thermocycleur PTC-225 (MJ Research, Waltham, Massachusetts) a été utilisé pour l'amplification PCR (réaction en chaîne par polymérase). Les paramètres du cycle étaient les suivants: dénaturation initiale à 95°C pendant 2,5 min, 30 cycles de dénaturation de 30 s à 95°C, une extension d'ADN de 3 min à 72°C, et une extension finale de 10 min à 72°C. Chaque réaction PCR a été soumise à une électrophorèse dans un gel contenant 1 % d'agarose et coloré avec du bromure d'éthidium.

La méthode *Sanger* a été utilisée pour le séquençage en utilisant l'amorce «*forward*» ITS-1F et la procédure standard de terminaison de chaîne dideoxynucléotidique. Le séquençage a été réalisé sur la Plate-Forme d'Analyse Génomique de l'Université Laval.

Les séquences nucléotidiques étudiées ont été éditées à l'aide de l'application BioEdit (Hall, 1999). Le programme d'alignement de séquences BLASTn (Altschul et collab., 1990; 1997) a permis de comparer les séquences obtenues avec les séquences de *Fomitiporia punctata* déposées dans la base de données *GenBank*® (NCBI, 1998).

Résultats et discussion

Champignon responsable des chancres

Microscopie

Les polypores frais récoltés ont nécessité un examen approfondi, car l'hyménium tapissant l'intérieur des tubes renfermait peu de spores. Plusieurs tentatives ont permis finalement d'apercevoir quelques spores rondes confinées dans

le fond des tubes près de la chair. Les spores sont fortement dextrinoïdes (brun rougeâtre dans le Melzer) et cyanophiles (bleu brillant dans le bleu coton); ces caractères sont propres au genre *Fomitiporia* (David et collab., 1982; Decock et collab., 2007). Les nombreux montages de lames dans le KOH ont aussi révélé qu'il n'y avait pas de soies brun noirâtre ni dans la trame des tubes ni dans l'hyménium. L'absence de soies est un caractère spécifique de *F. punctata* (Gilbertson et Ryvarden, 1987).

Culture du mycélium

Les traits caractéristiques du champignon en culture correspondent à ceux de *F. punctata* (= *Poria punctata*) décrits par Nobles (1948) et Stalpers (1978): un mycélium aérien et dense ainsi que des colonies d'abord blanches virant au jaune crème ou au jaune ocre, puis au brun jaunâtre, tirant parfois sur le brun ocre pâle.

Le diamètre moyen et l'écart type des colonies de *F. punctata* après 14 jours de croissance concordent aussi avec les mesures de Stalpers (1978), soit $27,4 \pm 0,9$ mm (isolat UL17003, parc de Duberger) et $24,4 \pm 0,5$ mm (isolat UL17005, parc des Rapides-du-Diable).

Les isolats purifiés UL17003 et UL17005 sont actuellement entreposés, à 4°C, dans des tubes contenant une gélose composée à 2 % d'extrait de malt (Difco). Ils sont conservés dans la collection de champignons du laboratoire de pathologie forestière de l'Université Laval, à Québec.

Analyse moléculaire des isolats

Les séquences nucléotidiques étudiées présentent une forte similarité avec celles déposées dans la base de données publique. L'homologie des séquences de *F. punctata* déposées dans *GenBank*® varie de 96 % à 98 % pour le basidiome du parc de Duberger à Québec (UL17003) et de 97 % à 99 % pour celui du parc des Rapides-du-Diable à Beauceville (UL17005). Les résultats présentés au tableau 1 confirment l'identification des basidiomes du champignon *Fomitiporia punctata* récoltés sur le chêne rouge à la station de Beauceville et sur le frêne rouge à la station de Québec.

Le numéro d'accès de la séquence enregistrée dans *GenBank*® pour le spécimen du parc de Duberger (MH193375.1) correspond à *Fomitiporia punctata* voucher QFB-30582; celui pour le spécimen du parc des Rapides-du-Diable (MH129070.1) est associé à *Fomitiporia punctata* voucher QFB-30581.

Tableau 1 - Homologie des séquences nucléotidiques avec celles de *F. punctata* dans *GenBank*®.

Séquences <i>GenBank</i> ®	Homologie des séquences de <i>F. punctata</i>	
	Parc des Rapides-du-Diable à Beauceville (QFB-30581)	Parc de Duberger à Québec (QFB-30582)
AY340032.1	97 %	98 %
GU461950.1	98 %	96 %
JQ673202.1	99 %	97 %

Incidence de la maladie à l'échelle du peuplement

La densité relative des chênes et des frênes varie beaucoup entre les points d'observation. La surface terrière moyenne est environ 1,5 fois plus grande dans la frênaie ($G = 37,5 \pm 13 \text{ m}^2/\text{ha}$) que dans la chênaie ($G = 25,3 \pm 7 \text{ m}^2/\text{ha}$) (figure 3).

À la station du parc de Duberger, la surface terrière est la plus grande ($G =$ de 44 à 52 m^2/ha) sur la terrasse surélevée en retrait des rives (figure 2, points 1, 3 et 4), en raison des nombreux frênes matures poussant en bouquet. Elle est la plus faible ($G = 23 \text{ m}^2/\text{ha}$) dans la zone riveraine inondable.

À la station du parc des Rapides-du-Diable, les chênes rouges sont relativement peu nombreux dans l'ensemble; l'emplacement des points d'observation est confiné dans la partie ouest près de la rive nord de la rivière Chaudière (figure 2).

La proportion de la surface terrière d'arbres avec chancre(s) sur la surface terrière totale d'arbres de la même essence se chiffre respectivement à 20/38 chênes à Beauceville et à 16/138 frênes à Québec (figure 4). L'incidence des chancres sur le chêne rouge dans les points d'observation au parc des Rapides-du-Diable (52,6 %) est plus forte que celle mesurée sur le frêne rouge dans ceux du parc de Duberger (11,6 %). Soulignons que les frênes blancs de tous âges à Beauceville n'affichaient aucun symptôme d'infection de *F. punctata*, bien qu'ils étaient relativement nombreux dans un rayon de 20 m autour des points d'observation. Il est cependant difficile d'affirmer qu'ils sont résistants à la maladie, puisque le frêne blanc est absent du parc de Duberger à Québec. Précisons par ailleurs que les nécroses observées sur l'érable à sucre étaient toutes attribuables à la maladie du chancre eutypelléen de l'érable causée par *Eutypella parasitica* Davidson et Lorenz.

À titre comparatif, un inventaire réalisé de 1979 à 1981, au Dakota du Nord a révélé que *F. punctata* était présent dans 36 % des sites visités et que la proportion des frênes rouges infectés variait de 9 % à 56 %, suivant un gradient d'ouest en est (Walla, 1984).

Impact des chancres sur les arbres

En plus des 18 arbres malades recensés dans les points d'observation, 20 autres sujets situés en dehors (dans un rayon de 20 m à partir du centre) ont été repérés dans les stations de Québec (14) et de Beauceville (6) et ont servi à mesurer les effets de la maladie sur la santé des arbres. Au total, 38 arbres sont atteints de 55 chancres. Le diamètre moyen des arbres malades de l'étage intermédiaire, codominant et dominant est de $25,3 \pm 2,6 \text{ cm}$, $31,5 \pm 4,1 \text{ cm}$ et $43,0 \pm 7,8 \text{ cm}$, respectivement (figure 5).

La plupart (79 %) des arbres malades ne portent qu'un seul chancre sur le tronc. Les arbres codominants (soit 65,8 % des 38 arbres examinés) sont plus enclins que les autres à développer la maladie (figure 6). Quelques frênes codominants ont deux chancres (2) et un seul frêne est porteur de chancres multiples. Cinq chênes sur 16 (31,3 %) affichent deux chancres sur le tronc.

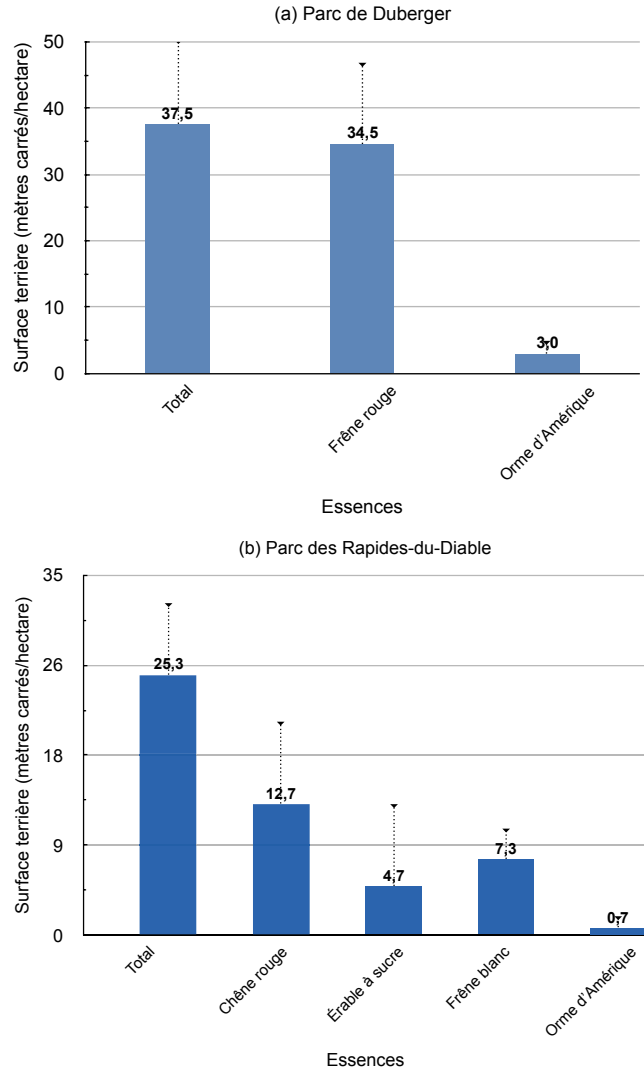


Figure 3. Surface terrière par essence (± écart type) dans la station du parc de Duberger (a) et du parc de la Rivière-du-Diable (b).

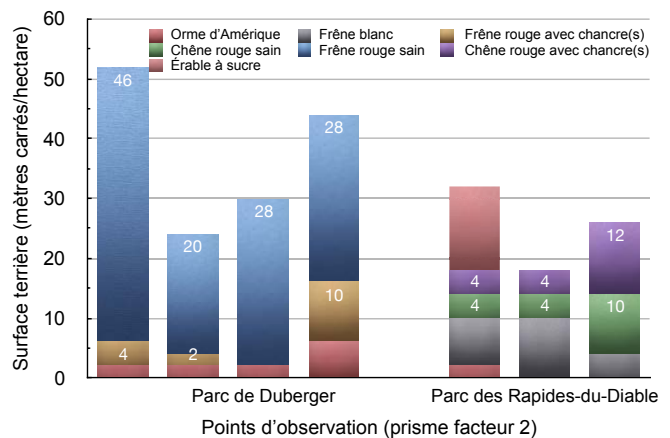


Figure 4. Surface terrière par essence et incidence des chancres (chiffres) sur le chêne rouge et le frêne rouge dans chacun des points d'observation.

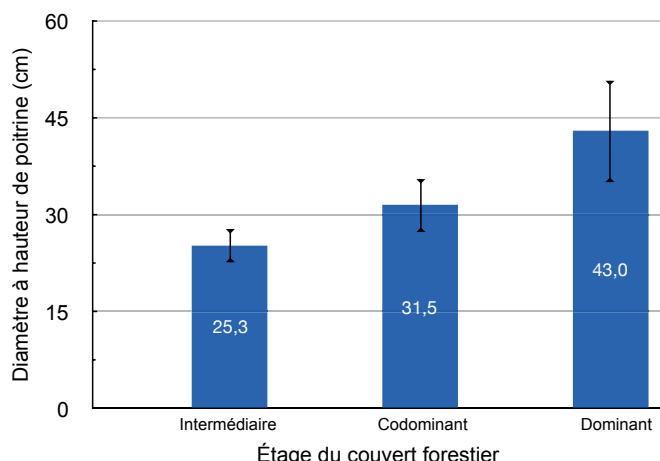


Figure 5. Diamètre à hauteur de poitrine (moyenne ± écart type) des arbres infectés de chancre(s) selon l'étage du couvert forestier.

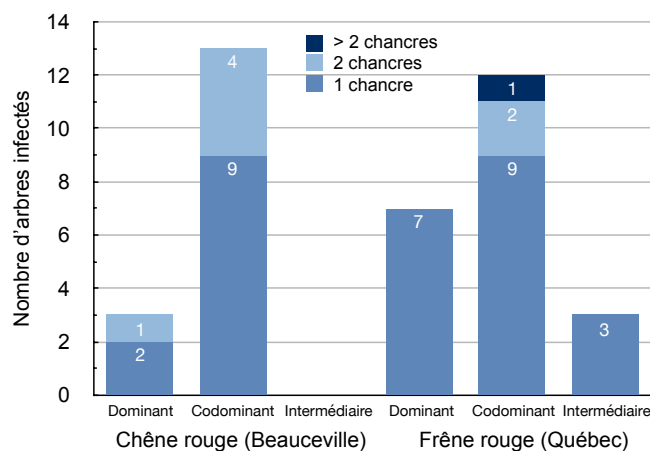


Figure 6. Nombre de chancre(s) par arbre infecté, selon l'essence et l'étage du couvert.

Nos observations sur le terrain montrent que la promiscuité des frênes codominants poussant souvent en bouquet au parc de Duberger fait en sorte qu'ils sont plus sensibles aux infections que les autres. En effet, ces frênes développent souvent des fourches basses à l'origine de chicots insérés à angle aigu qui persistent sur le tronc et qui ont du mal à cicatriser. En tombant, ces chicots de branches laissent des nœuds ouverts ou des cavités propices aux infections. Quelques frênes peu vigoureux portent des cancrs multiples fusionnés avec le temps pour former une longue cicatrice sur le tronc. C'est aussi le cas pour certains cancrs de grande taille mesurés à Beauceville, sur les chênes rouges codominants.

Stades de dégradation des arbres malades

Les cancrs de *F. punctata* évoluent avec le temps. Leur morphologie au cours des différentes phases d'infection de la maladie présente des traits caractéristiques chez les deux essences : le chêne rouge et le frêne rouge.

Les infections sont issues d'un nœud de branche pourri à l'origine d'une nécrose du cambium causant un chancre de forme allongée, touchant une, deux ou trois faces du tronc. Ces observations corroborent celles de Walla (1984) sur le frêne rouge. Les caractères différentiels des cancrs présentés au tableau 2 définissent 5 stades de dégradation de leurs hôtes. Les planches couleur 1 et 2 retracent en images les phases d'infection de la maladie sur le frêne rouge et le chêne rouge selon les stades de dégradation décrits au tableau 2.

L'évolution des cancrs avec le temps écoulé depuis le début de l'infection présente de nombreuses similarités chez ces 2 essences. Le stade 1 de la maladie est relativement discret. La nécrose du cambium s'amorce autour d'un vieux nœud, créant un affaissement localisé de l'écorce couvrant moins d'une face de largeur sur le tronc. Les basidiomes de *F. punctata* apparaissent par la suite sur l'écorce (stade 2) lorsque le champignon est bien installé dans un nœud pourri. La largeur de la nécrose est tributaire de la grosseur

Tableau 2 - Description des cancrs et stades de dégradation des arbres.

Stade	Face(s) nécrosée(s) du tronc	Écorce morte (Absence/Présence)	Basidiome(s) (Absence/Présence)	Carie profonde (plus de 5 cm)
1	1	P	A	NON
2	1	(A)/P ^b	P	NON
3	2, (3) ^a	(A)/P ^b	(A)/P ^b	NON
4	2, (3) ^a	A/(P) ^c	A/(P) ^c	OUI
5	3	A/(P) ^c	A/(P) ^c	OUI

(a) deux faces touchées par le chancre, rarement trois
 (b) généralement présent(e), parfois absent(e) dans le chancre
 (c) généralement absent(e), parfois présent(e) dans le chancre

du nœud, du diamètre de l'arbre et probablement du temps écoulé depuis l'infection (stades 2 et 3). Avec le temps, l'écorce morte se détache par endroits, dévoilant la carie blanche qui dégrade d'abord les premiers 5 cm de l'aubier (stade 3). Par la suite, le champignon pénètre le bois en profondeur (5 cm ou plus) et finalement, le chancre prend la forme d'un fuseau allongé (stade 4). Les vieux chancres couvrant 2 faces ou plus de largeur sont pourris jusqu'au cœur (stade 5).

Hauteur des chancres

La hauteur médiane (H_m) d'un chancre correspond au nœud à l'origine de l'infection qui est situé au centre de la nécrose. Nos observations sur le terrain ont confirmé que la carie s'étend dans le tronc au même rythme de part et d'autre du nœud pourri, de sorte que

$$H_m = H_{\min} + (H_{\max} - H_{\min})/2$$



Planche 1. Phases d'infection du chancre de *Fomitiporia punctata* sur le frêne rouge: phase 1: nœud pourri et nécrose touchant une face ou moins; phase 2: nœud pourri et nécrose touchant une face ou moins, avec basidiome(s); phase 3: nécrose touchant deux faces avec basidiome(s); phase 4: nécrose touchant deux faces avec basidiome(s) et carie du cœur; phase 5: cavité ou nécrose touchant trois faces avec ou sans basidiome(s) et carie du cœur (photos B. Boulet).

La hauteur médiane des chancres est très variable d'un arbre à l'autre et ne diffère pas selon l'essence. Les jeunes chancres comme les vieux se situent à une hauteur variant de 1 m à 5,2 m chez le chêne rouge et de 1,2 m à 4 m chez le frêne rouge (figure 7). Ceux affichant des symptômes de pourriture profonde (stades 4 et 5) sont forcément les plus vieux, mais la hauteur médiane n'est pas différente

des nécroses de stade 1 apparues ultérieurement, de toute évidence. Ces résultats suggèrent que d'hier à aujourd'hui, les infections découlent du mauvais élagage naturel de branches qui s'est réalisé tardivement sur les premiers 5 m du tronc. Le risque d'infection semble être le même, peu importe la hauteur du nœud.

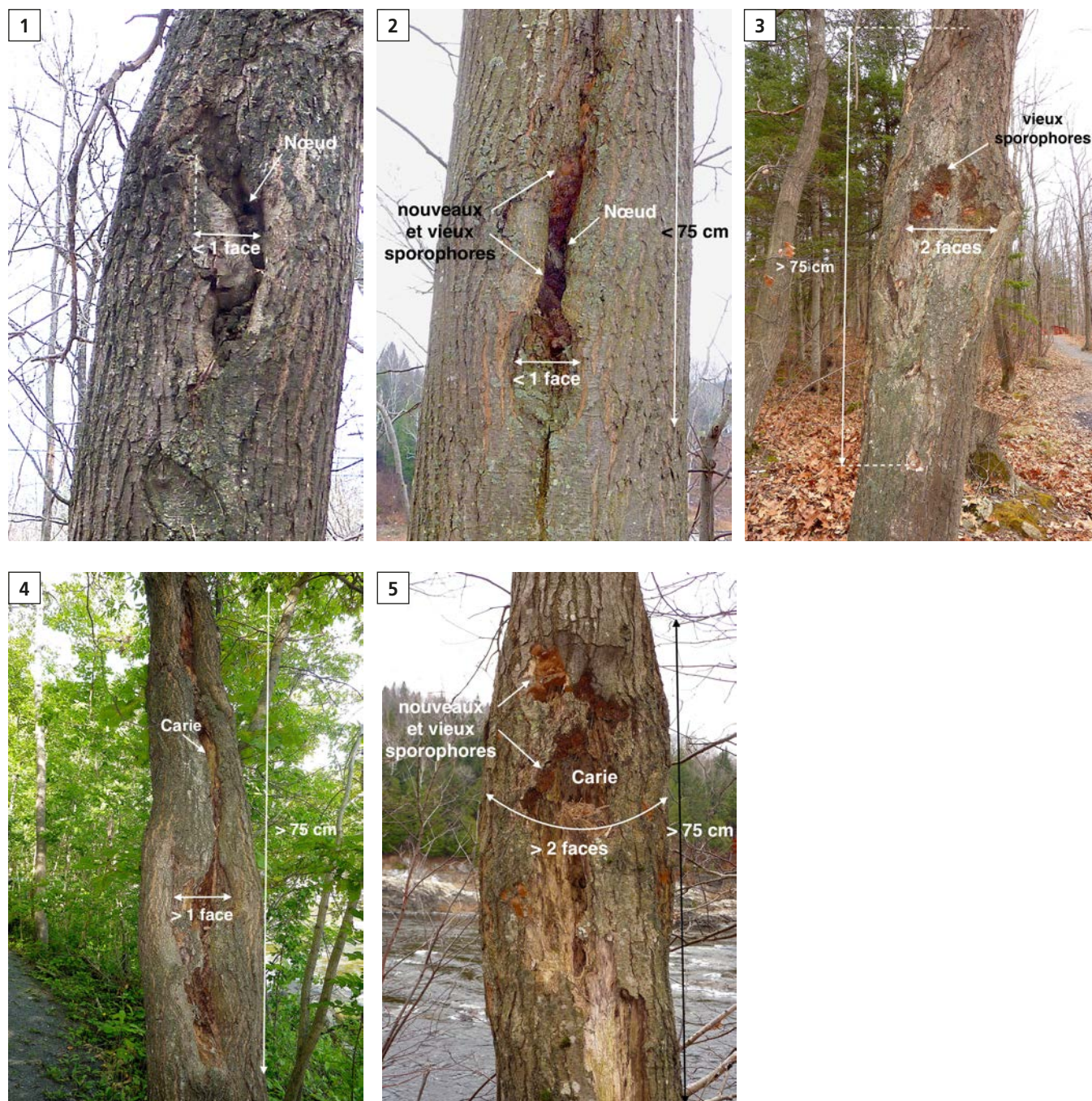


Planche 2. Phases d'infection du chancre de *Fomitiporia punctata* sur le chêne rouge: phase 1: nœud pourri et nécrose touchant une face ou moins; phase 2: nœud pourri et nécrose touchant une face ou moins, avec basidiome(s); phase 3: nécrose touchant deux faces avec basidiome(s); phase 4: nécrose touchant deux faces avec basidiome(s) et carie du cœur; phase 5: cavité ou nécrose touchant trois faces avec ou sans basidiome(s) et carie du cœur (photos B. Boulet).

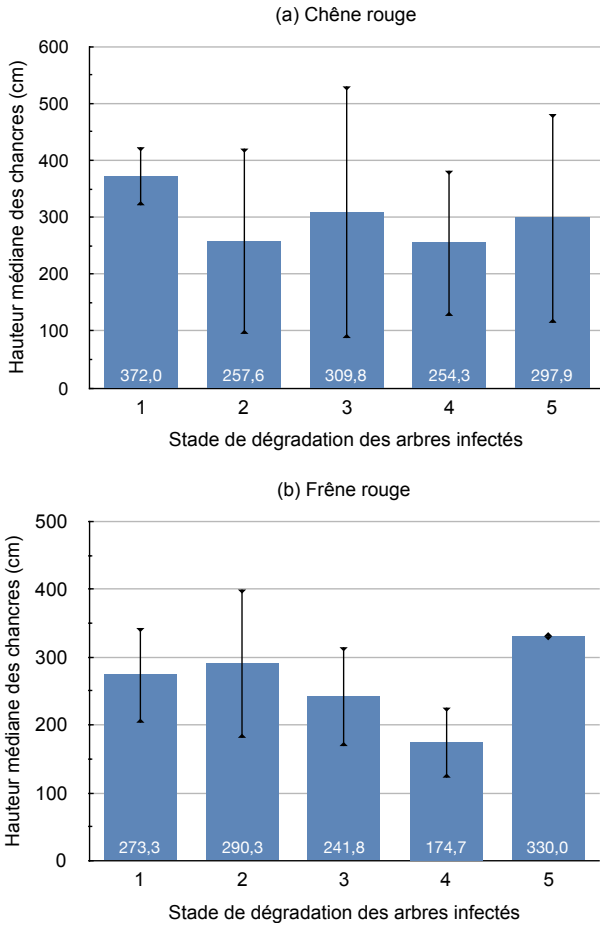


Figure 7. Hauteur médiane (\pm écart type) des chancres (a) sur le chêne rouge, (b) sur le frêne rouge.

Longueur des chancres

La longueur de chaque chancre a été calculée à partir des mesures de terrain de sorte que

$$L = H_{\max} - H_{\min}$$

Cette mesure est précise au centimètre près. La longueur des chancres a le potentiel d'indiquer l'étendue de la pourriture dans le tronc et par conséquent, de préciser le stade de dégradation interne des arbres malades. Les résultats obtenus sont variables et commandent la plus grande prudence. La longueur moyenne des chancres ne peut à elle seule expliquer l'étendue de la carie, compte tenu de la grande variabilité observée aux stades 3 et 4 (figure 8). L'écart type de la longueur de ceux de stades 3 et 4 est particulièrement grande, puisqu'il était parfois difficile de discriminer deux chancres sur la même face qui ont fusionné pour former une grande cicatrice sur le tronc. Néanmoins, les résultats tendent à montrer que les vieux chancres (stades 3, 4 et 5) ont en moyenne 75 cm ou plus de longueur. Un fait est clair cependant: la longueur des chancres dont la largeur est inférieure à 2 faces, sans symptôme de pourriture profonde (stades 1 et 2), est inférieure à 75 cm (figure 8).

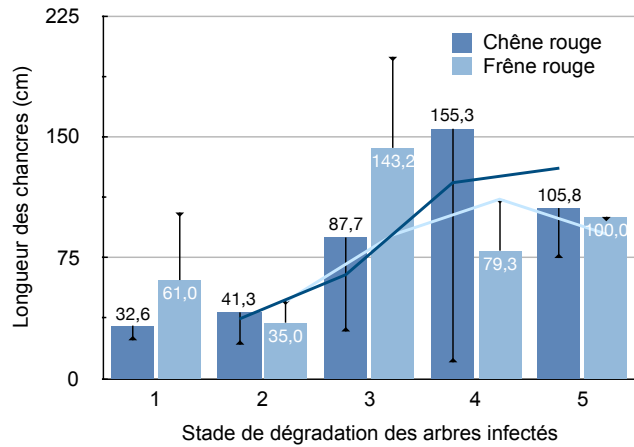


Figure 8. Longueur moyenne (\pm écart type) des chancres selon le stade de dégradation des arbres infectés. La ligne brisée relie les valeurs de la moyenne mobile utilisant à chaque calcul un sous-ensemble dans lequel un nouvel élément remplace le plus ancien.

Les lignes brisées à la figure 8 représentent les moyennes mobiles de la longueur des chancres pour illustrer leur évolution en fonction du stade de dégradation. Elles suggèrent que le rythme de progression de la maladie est à peu près le même chez les chênes et les frênes. De telles conclusions ne peuvent être corroborées sans une étude approfondie qui consisterait à débiter en sections les arbres malades afin de mesurer précisément le volume de bois avarié. Un tel projet n'est évidemment pas envisageable dans ces parcs municipaux à vocation récréative.

Étendue de la zone nécrosée

Surface des chancres selon l'essence et l'étage du couvert

Les chancres comportent une zone nécrosée et affaissée, entourée d'un bourrelet formé de bois vivant. Ils ont le même profil et se développent de façon similaire sur le chêne et le frêne (planches 1 et 2). La zone nécrosée (K_i) sur l'arbre « i » exclut les bourrelets irréguliers au pourtour. De forme elliptique, la zone nécrosée à la surface du tronc est décrite au moyen de la formule suivante:

$$K_i = \pi (L_i / 2) \times (l_{\max} / 2)$$

où L_i = longueur du chancre sur l'arbre « i » tel qu'établie au moyen de l'équation 2; $\pi = 3,141592$; l_{\max} = largeur maximale de la nécrose correspondant à la hauteur médiane sur le tronc (H_{mi}).

Pour les chancres hors de notre portée ($H_{mi} = 2,5$ m ou plus), l_{\max} n'a pu être mesuré avec précision. Pour estimer l_{\max} , il a fallu d'abord estimer le diamètre de l'arbre correspondant à la hauteur médiane du chancre (d_{Hmi}), en fonction du dhp et du coefficient de défilement du tronc, mesuré sur le terrain à 2 cm par mètre de longueur ($C_{\text{def}} = 0,02$) sur le tronçon au-dessus du dhp (130 cm). Le coefficient de défilement est le

même pour le chêne rouge et le frêne rouge. Le d_{Hmi} est calculé en centimètres au moyen de l'équation suivante :

$$d_{Hmi} = dhp - [C_{def} (H_{mi} - 130)]$$

Le coefficient de défilement des arbres est assez marqué sur le tronçon au-dessus du dhp en raison des conditions difficiles de croissance des chênes et des frênes. En effet, les proportions ramassées confèrent aux arbres un profil trapu.

Rappelons que les troncs sinueux et noueux des chênes rouges de Beauceville ont un fort défilement parce qu'ils poussent sur un sol sec et mince et que leur système racinaire est dépourvu d'un pivot central.

Il en va de même des frênes du parc de Duberger qui ont aussi un fort défilement parce que 1) leurs racines sont superficielles en raison du mauvais drainage, 2) les frênes codominants et intermédiaires poussent souvent en bouquet, c'est-à-dire que les tiges sont fusionnées à la base, sous le niveau de mesure du dhp. Les 2 frênes illustrés à la planche 1.2 sont un bel exemple d'arbres en bouquet.

La largeur maximale des chancres hors de notre portée (l_{max}) a été calculée au moyen des équations suivantes qui sont fonctions de la variable d_{Hmi} :

$$l_{max} = 0,2 (\pm 0,02) (\pi d_{Hmi})$$

$$l_{max} = 0,4 (\pm 0,05) (\pi d_{Hmi})$$

$$l_{max} = 0,6 (\pm 0,02) (\pi d_{Hmi})$$

L'équation [5] permet d'estimer la largeur (l_{max}) en centimètres d'un chancre hors portée touchant en moyenne 20 % de la circonférence (1 face = 0,25) sans le cal autour; les équations [6] et [7] se rapportent à ceux touchant en moyenne 40 % de la circonférence (1 face < l_{max} < 2 faces) et 60 % (l_{max} = 2 faces ou plus), respectivement. L'erreur relative imputable aux facteurs fixes ($\mu = 0,2 \pm 0,02$; $\mu = 0,4 \pm 0,05$; $\mu = 0,6 \pm 0,02$) a été déterminée à partir de mesures prises sur les photographies numériques de chaque chancre. Les valeurs calculées de l_{max} à partir des équations [5], [6] et [7] ont été intégrées à l'équation [3] pour le calcul de la surface K_i exprimée en m^2 . La figure 9 illustre la surface moyenne des chancres en fonction de l'étage du couvert occupé par les arbres malades.

Les longs chancres fusiformes s'étendent en moyenne sur $0,20 \pm 0,04 m^2$ et $0,33 \pm 0,22 m^2$ sur les chênes dominants et codominants, respectivement; ils couvrent $0,29 \pm 0,08 m^2$ et $0,18 \pm 0,17 m^2$ chez les frênes des étages supérieurs (figure 9). Ceux touchant les chênes causent autant de dommages chez les frênes infectés. Toutefois, la surface des zones nécrosées sur les chênes et les frênes codominants présentent la plus grande variabilité (figure 9). Ces derniers sont gravement atteints suggérant qu'ils sont malades depuis fort longtemps et qu'ils sont probablement aussi vieux que les dominants. Le chêne figurant à la planche 2.4 illustre bien un tel cas.

Surface du chancre selon le diamètre des arbres

La distribution de la taille des chancres en fonction du diamètre des arbres est présentée à la figure 10. Le nuage de points n'affiche aucune relation entre les 2 variables ni pour le chêne ni pour le frêne. Les chancres de $0,35 m^2$ à $0,61 m^2$ sur le tronc des arbres sont les plus graves (11); ils touchent

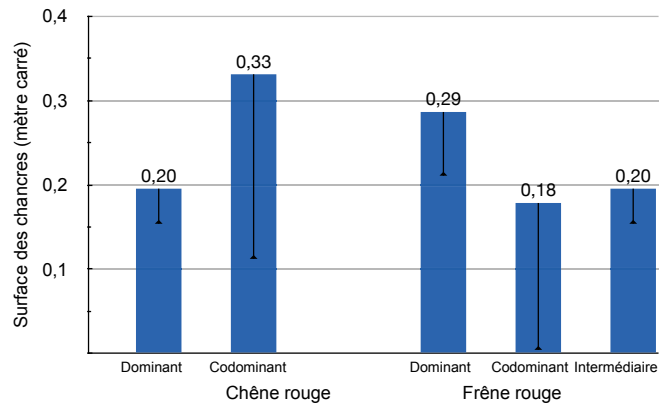


Figure 9. Surface des chancres (moyenne ± écart type) selon l'essence et l'étage du couvert forestier.

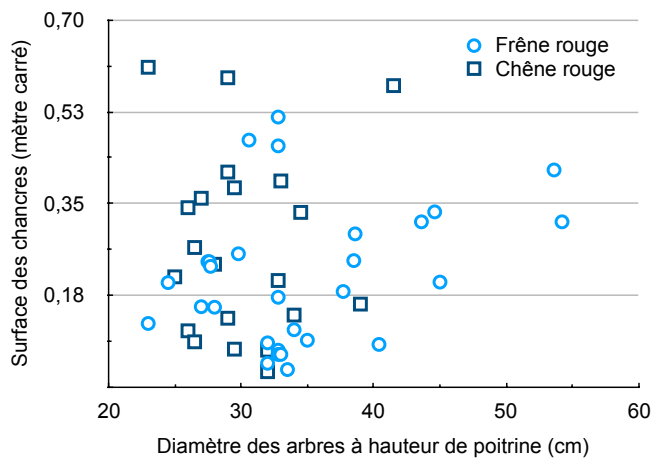


Figure 10. Surface des chancres (m^2) selon le diamètre des arbres infectés et l'essence.

6 chênes et 3 frênes de l'étage codominant ou intermédiaire et seulement 2 arbres dominants de plus de 40 cm de diamètre (figure 10). Ces arbres sont atteints d'une carie généralisée de l'aubier et du cœur et pour la plupart, ils sont voués à mourir à brève échéance.

Les arbres atteints d'une nécrose dont la surface varie de $0,18 m^2$ à $0,35 m^2$ se distribuent dans tous les étages du couvert. Ils ont néanmoins un point de faiblesse à la hauteur médiane du chancre sur tronc. Ces arbres, surtout ceux de l'étage intermédiaire ou codominant, risquent de céder lors d'une bourrasque. Le chêne rouge figurant à la planche 2.5 illustre bien cette éventualité.

Un fait intéressant concerne 26 chancres sur 55 (47 %) mesurant moins de $0,18 m^2$. La plupart (24/26) de ceux-ci se sont formés sur des arbres dont le dhp est inférieur à 35 cm (figure 10). Ces observations suggèrent que les chênes et les frênes les moins vigoureux de l'étage intermédiaire ou codominant sont sensibles aux plus récentes infections causées par *F. punctata*. La planche 1.1 illustre bien la phase initiale d'infection de la maladie à partir d'un nœud pourri sur un frêne codominant.

La forte incidence de la maladie sur les chênes (52,6%), la densité variable du peuplement ($G = 25,3 \pm 7 \text{ m}^2/\text{ha}$) et la piètre qualité des arbres en général témoignent de conditions de croissance suboptimales pour le chêne rouge au site de Beauceville.

Quelques chênes ont d'ailleurs largement dépassé l'âge de maturité pathologique. Pour les 3 chênes porteurs d'un chancre de $0,53 \text{ m}^2$ ou plus (figure 10), les pertes engendrées par la pourriture sont en effet plus grandes que les gains de croissance. En d'autres mots, ces arbres se dégradent plus vite qu'ils croissent. Les chênes avec un chancre de $0,35 \text{ m}^2$ à $0,53 \text{ m}^2$ sont aussi bien mal en point et leur tronc risque aussi de se briser dans la plupart des cas.

Pour sa part, le frêne rouge est une essence de début de succession qui devient mature dès l'âge de 70 ans (MFFP, 2013). Or, pour s'établir et pousser rapidement, le frêne requiert des trouées du couvert forestier comme celles créées, entre autres, par la disparition des ormes d'Amérique victimes de la maladie hollandaise. Les frênes matures ayant profité de meilleures conditions de lumière dès leur jeune âge sont grands, sains et encore vigoureux. Ils dominent le peuplement et peuvent vivre beaucoup plus longtemps que les autres. Les frênes qui ont poussé lentement sont souvent défectueux, avec une écorce épaisse et crevassée; ils appartiennent aux étages subordonnés du peuplement. Les frênes codominants et intermédiaires porteurs de chancres multiples ou d'un chancre de plus de $0,35 \text{ m}^2$ dans le parc de Duberger ont probablement atteint leur âge de maturité pathologique (figure 10).

Les frênes meurent prématurément pour plusieurs raisons. Ceux dont le tronc est fourchu ont une faiblesse structurale qui les rend sensibles au vent ou au verglas, par exemple. Les arbres en bouquet, généralement penchés et instables, sont sensibles au renversement parce que 1) la faiblesse du système racinaire mal développé et asymétrique les prédispose au chablis et 2) les inondations fréquentes et prolongées en milieu riverain provoquent l'asphyxie des racines. Finalement, les frênes infectés par *F. punctata* sont insidieusement rongés de l'intérieur par la carie blanche spongieuse; avec le temps, leur tronc menace aussi de rompre sous la force du vent (Walla, 1983).

Qu'il s'agisse des frênes ou des chênes, le faible lien entre la taille des chancres et le diamètre des arbres (figure 10) renforce l'argument que la formation de chancres est davantage corrélée à la faible vigueur des arbres. En somme, les nécroses fusiformes de $0,35 \text{ m}^2$ à $0,61 \text{ m}^2$ révèlent une pourriture avancée du cœur et de l'aubier pour la plupart, résultant du laps de temps très long écoulé depuis le début de l'infection.

Évolution de la carie chancreuse : synthèse

Les résultats présentés ci-dessus permettent de retracer les phases d'évolution de la maladie causée par *F. punctata* sur le chêne rouge et le frêne rouge dans deux peuplements au Québec. Le champignon envahit le bois, profitant des faiblesses du système de défense naturelle de son hôte. Il s'immisce par

un nœud ouvert sur les 5 premiers mètres du tronc pour infecter les couches superficielles de l'aubier, tuant le cambium au passage. Une nécrose apparaît au pourtour du nœud. Elle est bordée d'un cal en forme de médaillon se démarquant du bois sain au cours des premières années suivant l'infection (planche 1.1).

Avec le temps, la nécrose s'étend en suivant le fil du bois pour former un chancre allongé, de forme elliptique. La progression de la carie dans les couches superficielles de l'aubier est en effet plus rapide dans le sens longitudinal que dans le sens tangentiel ou radial. Les premiers basidiomes en croûte apparaissent sur l'écorce encore solidement accrochée au bois pourri sous-jacent, ne vivant que le temps d'une ou deux saisons de végétation. Ces derniers sont en effet annuels ou biennaux sur les arbres vivants. Le bois avarié ne touche alors que les 5 premiers centimètres de l'aubier et le chancre mesure 75 cm ou moins de longueur (figure 8; planche 1.2).

Le cal formé au pourtour de la nécrose ne réussit pas à stopper la progression de la carie dans le sens tangentiel. La nécrose s'élargit au-delà d'une face du tronc et les cals irréguliers deviennent de plus en plus proéminents. L'écorce se détache par endroits dévoilant un nœud pourri au centre du chancre. De nouveaux basidiomes jaune ocre s'ajoutent aux plus vieux qui virent au brun rougeâtre puis au brun grisâtre. Une masse fongique noirâtre, stérile (sans spores) et criblée de trous d'insectes mycophages est parfois sortie au centre du chancre. Les basidiomes se développent près du cal dans les zones nouvellement nécrosées.

Le chancre prend alors une forme en fuseau qui s'allonge au fur et à mesure que la carie blanche progresse dans l'aubier (planche 2.3). La pourriture tarde à pénétrer en profondeur, et seuls les chancres de 75 cm ou plus de longueur sont pourris en profondeur avec au milieu un trou de nœud qui atteint le cœur. Ceux issus d'un gros nœud pourri sont les plus étendus : ils mesurent en moyenne $0,33 \pm 0,22 \text{ m}^2$ sur les chênes codominants, et $0,29 \pm 0,08 \text{ m}^2$ sur les frênes dominants. La taille des chancres sur les arbres codominants affiche la plus grande variation (figure 9).

Dans les vieux chancres, l'écorce se détache facilement du bois pourri, brun jaunâtre, de texture spongieuse et friable. Parvenu au stade ultime de dégradation, le chancre devient une cavité bordée d'un cal épais et festonné (planche 1.5). La cicatrice du nœud n'est plus perceptible. Les nouveaux basidiomes sont moins fréquents et souvent absents.

Les chancres de stade 5 ont $0,35 \text{ m}^2$ ou plus et touchent en moyenne $60 \pm 2 \%$ de la circonférence et créent un point de faiblesse important sur le tronc (planche 2.5). Les arbres de tous les étages du couvert forestier peuvent être atteints gravement, mais seuls les intermédiaires et les codominants, pourris jusqu'au cœur, menacent de rompre sous la force du vent.

Conclusion

La virulence de *F. punctata* sur le frêne et le chêne est comparable à celle d'autres agents pathogènes dont les effets débilissants sur la santé des arbres sont connus depuis

longtemps et largement documentés : *Inonotus glomeratus* Peck (Murrill) sur l'érable rouge et le hêtre à grandes feuilles, *Phellinus everhartii* (Ellis et Gall.) Ames, *P. spiculosus* (Campb. et Davids.) Niemela sur le chêne rouge ainsi que *Inonotus obliquus* (Ach. ex Pers.) Pilat, *Phellinus betulinus* (Murrill) Parmasto et *Cystostereum murrayi* (Beck et Curtis) Pouz. sur le bouleau jaune et le bouleau à papier (Boyce, 1961; Campbell et Davidson, 1939; 1941; 1942; Toole, 1954). Certains de ces champignons sont particulièrement virulents sur les arbres occupant les basses terres en milieu riverain (Boyce, 1961; Walker et Watterson, 1972).

Le polypore ponctué est ubiquiste et largement répandu sur le bois mort. Néanmoins, les sites de Québec et de Beauceville sont pour l'heure les seuls cas au Québec pour lesquels il y a eu une étude approfondie de l'incidence de la maladie sur les arbres vivants. D'autres relevés seront nécessaires pour vérifier si les conditions ambiantes en milieu riverain prédisposent les arbres aux infections à l'origine de chancres sur le tronc du chêne rouge et du frêne rouge. C'est une piste de recherche à explorer.

Il faut craindre une augmentation de l'incidence de *F. punctata* particulièrement dans les frênaies rouges riveraines les plus menacées par l'invasion de l'agrile du frêne. Cet insecte ravage d'ores et déjà les frênes dans les villes et les parcs périurbains, de Gatineau jusqu'à Montréal, et ceux occupant les rives de la rivière Richelieu (ACIA, 2018). Sur la rive sud du fleuve Saint-Laurent, l'insecte a envahi les frênes, de Valleyfield jusqu'à Varennes. La progression vers l'est de l'épidémie est inexorable, car des foyers satellites sont apparus depuis peu dans d'autres municipalités y compris la ville de Québec. Il sera vraisemblablement impossible de récupérer tous les frênes infestés par les agriles en dehors des zones périurbaines, de sorte que les arbres mourants et les chicots deviendront des refuges de choix pour *F. punctata*, un champignon dont la virulence est désormais mieux connue.

Remerciements

Nos remerciements s'adressent d'abord aux réviseurs scientifiques qui ont apporté des commentaires éclairants et des suggestions fort utiles pour améliorer le manuscrit. Nous tenons aussi à remercier Jean Bérubé, Ph. D., et Julie Dubé, technicienne de laboratoire, du Centre de foresterie des Laurentides (CFL, Service canadien des forêts, Ressources naturelles Canada), qui ont confirmé par l'analyse moléculaire l'identité de l'isolat UL17005, en provenance du parc des Rapides-du-Diable. Un remerciement tout aussi spécial à deux personnes de l'Université Laval : Léonie Côté, pour l'analyse moléculaire de l'isolat UL17003 en provenance du parc de Duberger, et Martine Lapointe, pour la confection de la carte illustrant les sites d'études. Nous avons aussi apprécié les commentaires de Louis Bernier, Ph. D., du Centre d'étude de la forêt de l'Université Laval qui a généreusement accepté de lire le manuscrit et nous prodiguer quelques conseils. Enfin, nous remercions Philippe Tanguay, Ph. D., conservateur de la mycothèque René Pomerleau (CFL) qui a consigné et catalogué les *exsiccata* de champignons étudiés. ◀

Références

- [ACIA] AGENCE CANADIENNE D'INSPECTION DES ALIMENTS, 2018. L'agrile du frêne – Questions et réponses. Disponible en ligne à : <http://www.inspection.gc.ca/vegetaux/phytoravageurs-especes-envahissantes/insectes/agrile-du-frene/faq/fra/>. [Visité le 2018-02-03].
- ALTSCHUL, S.F., W. GISH, W. MILLER, E.D. MYERS et D.J. LIPMAN, 1990. Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology*, 215 : 403-410.
- ALTSCHUL, S.F., T.L. MADDEN, A.A. SCHÄFFER, J. ZHANG, Z. ZHANG, W. MILLER et D.J. Lipman, 1997. Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs. *Nucleic Acids Research*, 25 : 389-340.
- BERRY, F.H., 1985. Reducing decay losses in high-value hardwoods - A guide for woodland owners and managers. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experimental Station, Delaware, Ohio, Agriculture Handbook no 595, 23 p.
- BODDY, L. et A.D.M. RAYNER, 1983. Ecological roles of Basidiomycetes forming decay communities in attached oak branches. *New Phytologist*, 93 : 77-88.
- BOULET, B., 2003. Les champignons des arbres de l'est de l'Amérique du Nord. Les Publications du Québec, Sainte-Foy, 727 p.
- BOYCE, J.S., 1961. *Forest Pathology*. 3^e édition, McGraw-Hill, New York, 572 p.
- CAMPBELL, W.A. et R.W. DAVIDSON, 1939. Sterile conks of *Polyporus glomeratus* and associated cankers on beech and red maple. *Mycologia*, 31 : 606-611.
- CAMPBELL, W.A. et R.W. DAVIDSON, 1941. Cankers and decay of yellow birch associated with *Fomes igniarius* var. *laevigatus*. *Journal of Forestry*, 39 : 559-560.
- CAMPBELL, W.A. et R.W. DAVIDSON, 1942. A species of *Poria* causing rot and cankers of hickory and oak. *Mycologia*, 34 (1) : 17-26.
- DAVID, A., B. DEQUATRE et J. FIASSON, 1982. Two new *Phellinus* with globose cyanophilous spores. *Mycotaxon*, 14 : 160-174.
- DECOCK, C., S.H. FIGUEROA, G. ROBLEDÓ et G. CASTILLO, 2007. *Fomitiporia punctata* (Basidiomycota, Hymenochaetales) and its presumed taxonomic synonyms in America: taxonomy and phylogeny of some species from tropical/subtropical areas. *Mycologia*, 99 (5) : 733-752.
- FRANCL, L.J., 2001. The disease triangle: A plant pathological paradigm revisited. Department of Plant Pathology, North Dakota State University, The Plant Health Instructor. doi:10.1094/PHI-T-2001-0517-01. [Visité le 2017-12-17].
- GAGNÉ, A., J.-L. Jany, J. BOUSQUET et D.P. KHASA, 2006. Ectomycorrhizal fungal communities of nursery-inoculated seedlings outplanted on clear-cut sites in northern Alberta. *Canadian Journal of Forest Research*, 36 : 1684-1694.
- GARBELOTTO, M. et P. GONTHIER, 2017. Variability and disturbances as key factors in forest pathology and plant health studies. *Forests*, 8(11) : 441.
- GARDES, M. et T.D. BRUNS, 1993. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology*, 2 (2) : 113-118.
- GILBERTSON, R.L., 1981. Wood-rooting fungi of North America. *Mycologia*, 72 : 1-49.
- GILBERTSON, R.L. et L. RYVARDEN, 1987. North American polypores - vol. 2: *Megasporoporia - Wrightoporia*. *Fungiflora*, Oslo, p. 434-885.
- HALL, T.A., 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41 : 95-98. Disponible en ligne à : <http://www.mbio.ncsu.edu/BioEdit/bioedit.html>.
- LOWE, J.L., 1966. Polyporaceae of North America - The genus *Poria*. State University College of Forestry, Syracuse University, NY, Technical Publication no 90, 183 p.
- [MFFP] MINISTÈRE DES FORÊTS DE LA FAUNE ET DES PARCS, 2013. Le Guide sylvicole - Tome 1 - Fondements biologiques de la sylviculture. Sous la supervision de B. Boulet et M. Huot (coord.), Les publications du Québec, Québec, 1011 p.

- [NCBI] NATIONAL CENTER FOR BIOTECHNOLOGY INFORMATION, 1998. IgBLAST (Basic Local Alignment Search Tool). Disponible en ligne à : <http://www.ncbi.nlm.nih.gov>. [Visité le 2017-10-05].
- NOBLES, M.K., 1948. Studies in forest pathology - VI - Identification of cultures of wood-rotting fungi. Canadian Journal of Research, Sect. C, 26: 281-431.
- RIFFLE, J.W. et K.E. CONWAY, 1986. *Phellinus* stem decays of hardwoods. Chap. 38. Dans : Riffle, J.W. et G.W. Peterson (édit.). Diseases of trees in the Great Plains. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experimental Station, Fort Collins, CO. General Technical Report RM-129, p. 83-85. Disponible en ligne à : <https://www.fs.usda.gov/treesearch-beta/pubs/6244>.
- SCHWARZE, F.W.M.R., J. ENGELS et C. MATTHECK, 2000. Fungal strategies of wood decay in trees. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 185 p.
- STALPERS, J.A., 1978. Identification of wood-inhabiting Aphyllophorales in pure culture. Centraal-bureau voor Schimmel-Kult., Baarn, Studies in Mycology, n° 16, 248 p.
- STEVENS, R.B., 1960. Cultural practices in disease control. Dans : HORSFALL, J.G. et A.E. DIMOND (édit.). Plant pathology. An advanced treatise. Vol. 3. Academic Press, New York, p. 357-429.
- TOOLE, E.R., 1954. Rot and cankers on oak and honeylocust caused by *Poria spiculosa*. Journal of Forestry, 52: 941-942. doi:10.3390/f811044.
- WALKER, L.C. et K.G. WATTERSON, 1972. Forestry Bulletin n° 25: Silviculture of southern bottomland hardwoods. S.F. Austin State University, Nacogdoches, Texas, Forestry Bulletins n° 1-25, 1957-1972, Book 22. Disponible en ligne à : <http://scholarworks.sfasu.edu/forestrybulletins/22>.
- WALLA, J.A., 1983. Rot fungi on green ash in North Dakota windbreaks resurveyed. Phytopathology, 73: 839.
- WALLA, J.A., 1984. Incidence of *Phellinus punctatus* on living woody plants in North Dakota. Plant Disease, 68: 252-253. Disponible en ligne à : https://www.apsnet.org/publications/PlantDisease/BackIssues/Documents/1984Articles/PlantDisease68n03_252.PDF.
- WHITE, T.J., T.D. BRUNS, S. Lee et J. TAYLOR, 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. Dans : Innis, M.A., D.H. Gelfand, J.J. Snisky et T.J. White (édit.). PCR protocols: a guide to methods and applications. Academic Press, New York, p. 315-322.