

Rôle des champignons dans l'esca de la vigne

Valérie HOFSTETTER, Bart BUYCK, Daniel CROLL, Olivier VIRET, Arnaud COULOUX, Pierre-Henri DUBUIS et Katia GINDRO, Station de recherche Agroscope Changins-Wädenswil ACW

Renseignements: Valérie Hofstetter, e-mail valerie.hofstetter@acw.admin.ch, tél. +41 22 363 43 53, www.agroscope.ch



Symptômes foliaires de l'esca.

Introduction

D'après la littérature, l'esca est une maladie fongique qui s'attaque aux organes pérennes de la vigne (Larignon et Dubos 1997; Mugnai *et al.* 1999). Elle prend deux formes chez les plantes adultes: une forme lente reconnaissable à ses symptômes foliaires et une forme foudroyante, capable de tuer un cep en quelques jours. Les symptômes foliaires peuvent s'exprimer durant une ou plusieurs années, de manière consécutive ou non.

Des bandes de bois nécrosé, différemment colorées selon l'espèce de champignon impliquée, sont visibles dans le tronc des plantes atteintes. Plusieurs études ont montré que les espèces associées à ces nécroses appartiennent à des groupes fongiques différents: *Eutypa lata*, *Phaeoconiella chlamydospora* et différentes espèces des genres *Botryosphaeria*, *Cylindrocarpon*, *Fomitiporia*, *Phaeoacremonium*, *Phellinus*, *Phomopsis* et *Stereum* (Armengol *et al.* 2001; Larignon et Dubos 1997; Mugnai *et al.* 1999; Surico *et al.* 2006). A l'except-

tion des Basidiomycètes (*Fomitiporia*, *Stereum* et *Phellinus*), ces espèces ont aussi été isolées du bois de plantes souffrant de 'young vine decline', une maladie des jeunes ceps (1–9 ans). Cependant, les espèces préférentiellement associées au 'young vine decline' appartiennent aux genres *Cylindrocarpon*, *Phaeomoniella*, *Phaeoacremonium*, ainsi qu'au genre *Cadophora* qui n'est pas associé à l'esca (Giménez-Jaime *et al.* 2006; Gramaje et Armengol 2011; Halleen *et al.* 2003). Comme ces champignons ont aussi été régulièrement isolés de jeunes plantes, plantes adultes, greffons et porte-greffe apparemment sains, ils sont considérés comme des pathogènes latents (Casieri *et al.* 2009; Gramaje et Armengol 2011; Aroca *et al.* 2010; Gonzáles et Tello 2010).

Les maladies du bois de la vigne se sont, depuis trois décennies, répandues de manière alarmante dans toutes les régions viticoles du monde (Bertsch *et al.* 2009). Des facteurs climatiques et édaphiques, ainsi que le génotype de vigne considéré, jouent manifestement aussi un rôle dans l'incidence de ces maladies. L'hypothèse que ces champignons sont des pathogènes latents implique qu'ils peuvent vivre une partie de leur vie dans une plante sans générer de symptômes mais que, à un moment donné, leur comportement se modifie pour devenir invasif, ce qui déclenche l'apparition des symptômes (Verhoeff 1974).

Le premier objectif de notre étude était de déterminer quelles espèces de champignons devenaient invasives lors de l'apparition des symptômes de l'esca. La contamination des plantes de pépinière par les champignons associés aux maladies du bois étant actuellement une des principales préoccupations de la viticulture, nous avons aussi cherché à savoir si ces espèces étaient transmises aux plantes de pépinière durant le processus de greffage. Pour atteindre ces objectifs, nous avons isolé, caractérisé puis comparé les communautés fongiques respectivement associées à des ceps apparemment sains, atteints des symptômes foliaires de l'esca pour la première fois et à des plantes de pépinière.

Matériel et méthodes

Sélection des plantes, identification des champignons associés au bois de vigne

Dans une parcelle (Perroy, VD, Suisse) de 1134 pieds de Chasselas greffés sur 3309, la présence de la maladie a été évaluée annuellement depuis 2001. Dans cette parcelle, 5,5 % des plantes présentaient les symptômes foliaires de l'esca en 2009, année de l'essai. Nous avons sélectionné 38 plantes montrant les symptômes foliaires pour la première fois en 2009 et 69 plantes n'ayant

Résumé

En forte recrudescence depuis trois décennies, l'esca est une maladie du bois de la vigne qui menace toutes les régions viticoles. Elle est généralement attribuée à un groupe de champignons, considérés comme des pathogènes latents, mais leur mode d'action reste encore mal connu. Cette étude compare les communautés fongiques associées à des plants de vignes sains ou atteints de l'esca d'une parcelle adulte de Chasselas, afin de déterminer quelles espèces de champignons deviennent invasives à l'apparition des symptômes foliaires de l'esca. Les résultats montrent que les champignons présumés responsables de l'esca sont aussi fréquents et abondants dans les plantes saines que dans les plantes malades. De plus, les communautés fongiques des plantes malades et saines sont identiques. L'hypothèse qui permet le mieux d'expliquer ces résultats est que les champignons associés à l'esca sont plus probablement spécialisés dans la dégradation du bois déjà sénescé ou mort et non pas des pathogènes. Enfin, la comparaison des communautés fongiques de plantes adultes et de plantes de pépinière issues du matériel végétal de la même parcelle montre que les espèces pionnières de l'esca ne sont pas transmises durant le greffage.

jamais montré de symptômes depuis 2002, ainsi que 73 plantes de pépinière greffées à partir du matériel végétal provenant de ce même vignoble et non traitées à l'eau chaude.

La méthodologie utilisée pour les prélèvements de bois de vigne, pour l'isolation en culture pure des champignons associés à ce bois et pour leur identification moléculaire à l'aide du marqueur spécifique ITS1-5,8S-ITS2 est décrite dans la publication de Hofstetter *et al.* (2012).

Courbes d'accumulation des espèces et analyses en composantes principales (ACP)

Les courbes d'accumulation des espèces et les ACP ont été réalisées avec le logiciel R (R Development Core Team 2006). Les ACP ont pour but de mettre en évidence d'éventuelles différences entre les communautés fongiques associées aux différents types de plantes. ➤

Résultats et discussion

Identification des espèces et évaluation de la diversité fongique

Au total, 2595 isolats fongiques ont été obtenus des 180 plantes échantillonnées (934 isolats de 69 plantes saines, 531 isolats de 38 plantes symptomatiques et 1130 isolats de 73 plantes de pépinière). Le séquençage des marqueurs ITS de 907 d'entre eux a permis de déterminer 197 génotypes différents, correspondant à 158 espèces après une recherche de similarité dans la base de données GenBank (cf. Hofstetter *et al.* 2012). Les courbes d'accumulation des espèces (fig.1) obtenues pour chaque type de plante (saine, atteinte d'esca ou de pépinière) n'atteignent pas un plateau, ce qui indique que l'échantillonnage de plus de plantes aurait permis d'isoler davantage d'espèces de champignons. La diversité fongique pouvant s'associer à la vigne est donc loin d'être entièrement connue.

Recherche des espèces invasives

Des 158 espèces de champignons présentes dans les échantillons étudiés, 23 sont considérées comme pathogènes du bois de la vigne: *Eutypa lata*, *Fomitiporia mediterranea*, *Phaeomoniella chlamydospora*, *Stereum rugosum*, des anamorphes (stade asexué d'un champignon) du genre *Botryosphaeria* (*Diplodia seriata*, *Fusicoccum aesculi*, *Neofusicoccum parvum*) et plusieurs espèces des genres *Cadophora*, *Cylindrocarpon*, *Phaeoacremonium* et *Phomopsis*. Une comparaison de la fréquence relative de ces espèces dans les plantes saines ou atteintes d'esca indique que, à l'exception des Basidiomycètes, les plantes saines et malades hébergent ces

pathogènes à des fréquences moyennes ou élevées mais similaires (fig.2). L'abondance comparée de ces champignons montre que les espèces associées aux maladies du bois ne sont pas plus invasives dans les plantes avec symptômes d'esca que dans les plantes saines (fig.3).

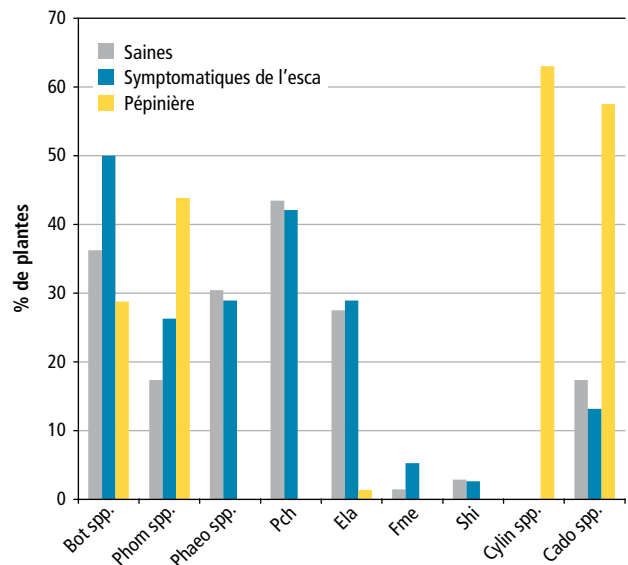


Figure 2 | Incidence des champignons associés aux maladies du bois dans chaque type de plante (gris: plantes saines, bleu: plantes atteintes d'esca, jaune: plantes de pépinière). L'incidence est définie comme la fréquence relative d'occurrence (présence/absence) d'un genre ou espèce de champignon dans un type de plante donné, exprimée en pourcentage du nombre total de plantes de chaque type. Abréviations utilisées: Bots spp. (espèces du genre *Botryosphaeria*), Phom spp. (du genre *Phomopsis*), Phaeo spp. (du genre *Phaeoacremonium*), Pch (*Phaeomoniella chlamydospora*), Ela (*Eutypa lata*), Fme (*Fomitiporia mediterranea*), Shi (*Stereum hirsutum*), Cylin spp. (du genre *Cylindrocarpon*) et Cado spp. (du genre *Cadophora*).

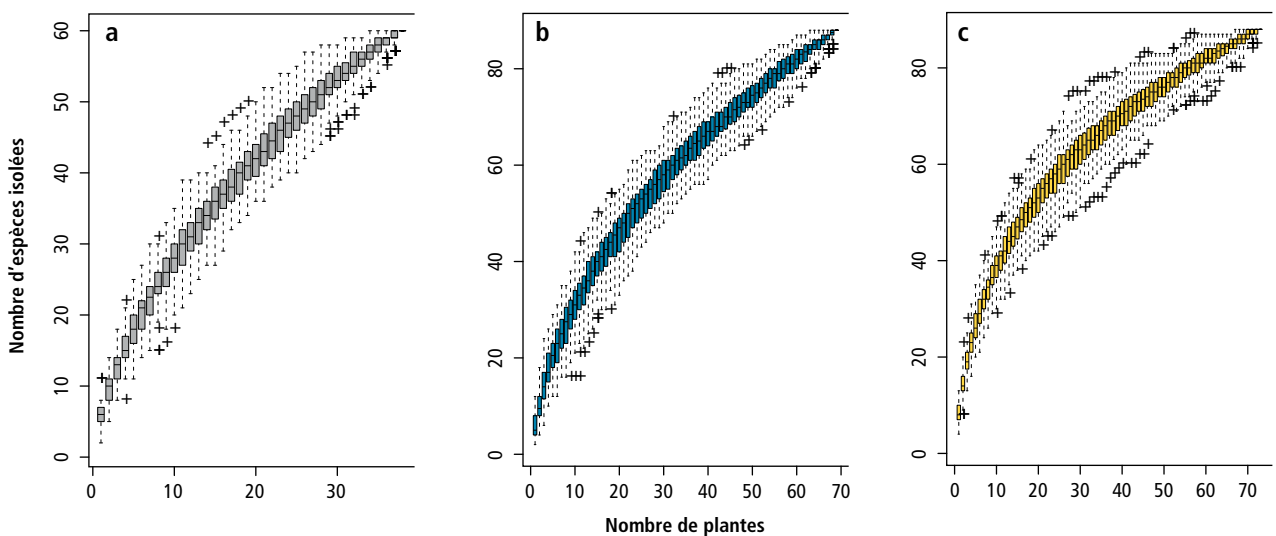


Figure 1 | Courbes d'accumulation des espèces pour chaque type de plantes. a. saines; b. symptomatiques de l'esca; c. pépinière. Pour chacun de ces trois échantillonnages la déviation standard a été calculée sur la base de 10 000 ré-échantillonnages.

Transmission aux plantes de pépinière

A l'exception des anamorphes des genres *Phomopsis* et *Botryosphaeria*, fréquemment associés aux plantes de pépinière, les espèces considérées comme responsables des maladies du bois de la vigne sont soit absentes (*Phaeoconiella chlamydospora*, le genre *Phaeoacremonium* et les Basidiomycètes), soit présentes mais à très faible fréquence (*Eutypa lata*). Alors que les plantes adultes hébergent les espèces associées à l'esca (fig. 2 et 3), la plupart des plantes de pépinière hébergent celles que l'on associe au 'young vine decline' (des

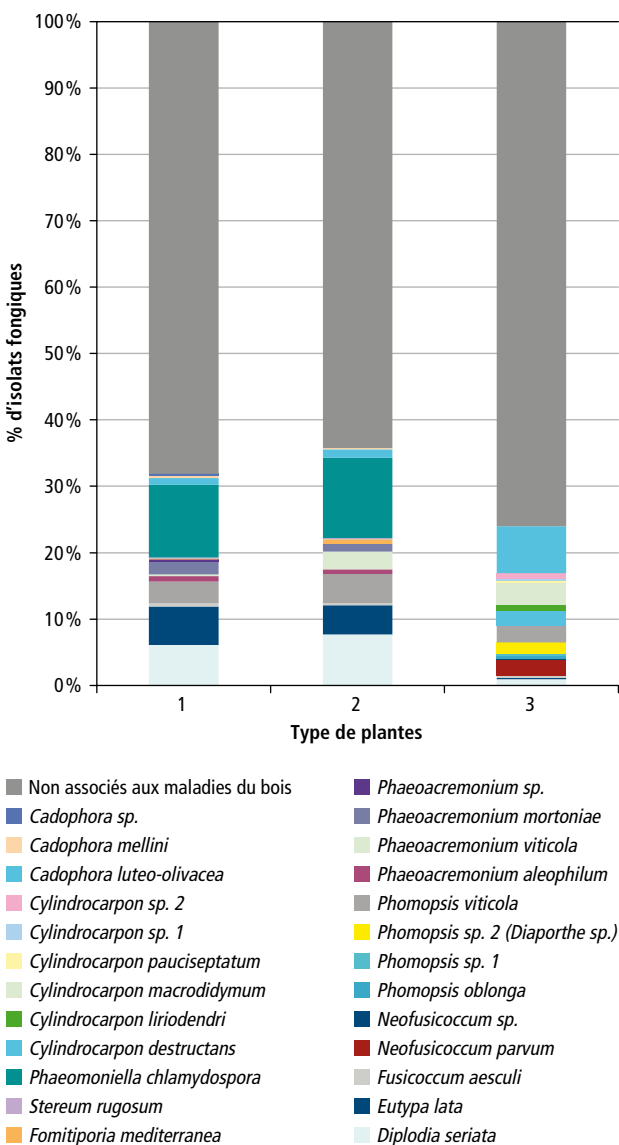


Figure 3 | Abondance des champignons associés aux maladies du bois dans chaque type de plante. L'abondance est définie comme le nombre total d'isolats fongiques d'une espèce donnée exprimé en pourcentage du nombre total d'isolats de chaque catégorie de plante. Types de plantes: 1. saines; 2. symptomatiques de l'esca; 3. pépinière.

genres *Cylindrocarpon* et *Cadophora*). Les groupes de champignons présumés pathogènes diffèrent donc entre plantes de pépinière et plantes adultes.

Rôle des champignons associés à l'esca

Outre les espèces considérées comme pathogènes du bois de la vigne, d'autres pourraient être impliquées dans l'expression de l'esca. Une comparaison de la structure systématique des communautés fongiques respectivement associées aux différents types de plantes et pour différents rangs systématiques (classes: fig. 4 et ordres: fig. 5) montre que la communauté fongique associée aux plantes saines est très similaire à celle des plantes malades, mais diffère nettement de celle associée aux plantes de pépinière et cela pour les deux rangs systématiques considérés. L'analyse en composantes principales (fig. 6) confirme que les espèces indicatrices de la communauté fongique associée aux plantes adultes, saines ou malades sont identiques mais clairement différentes de celles des plantes de pépinière.

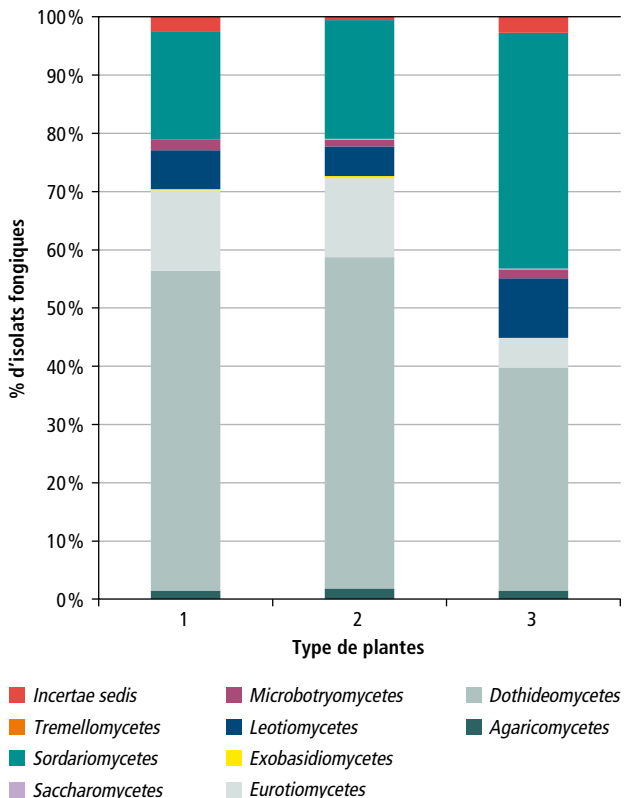


Figure 4 | Distribution des isolats fongiques dans les différentes classes de champignons.

Types de plantes:

1. saines; 2. symptomatiques de l'esca; 3. pépinière.

Si les champignons que l'on associe à l'esca étaient des pathogènes latents, l'apparition des symptômes de la maladie serait la conséquence d'une variation dans l'abondance de ces espèces (Verhoeff 1974). Nos résultats montrent que cette variation (fig.3) n'a pas lieu lors de l'apparition des symptômes de l'esca. Cette découverte suggère que ces espèces ne sont pas des pathogènes mais des endophytes ou des saprophytes dégradant du bois déjà sénescé ou mort. Trois principaux arguments ont été avancés en faveur de la pathogénicité des espèces associées à l'esca: leur propagation depuis l'interdiction de l'utilisation de l'arsénite de sodium, leur isolation répétée du bois de vigne nécrosé et leur capacité à décomposer le bois de vigne *in vitro* et à générer des nécroses *in vivo*. Si l'esca a effectivement fortement augmenté depuis l'interdiction de l'arsénite de sodium, l'évolution de la maladie a été parfaitement similaire dans des pays où ce fongicide n'a jamais été utilisé (Allemagne: Fischer et Kassemeyer 2003; Suisse: Viret *et al.* 2004). L'arsénite de sodium réduit la sévérité des symptômes mais pas l'incidence de

l'esca ou la mortalité des plantes (Fussler *et al.* 2008). La corrélation entre l'interdiction de ce fongicide et la progression de la maladie paraît donc circonstancielle. Isoler fréquemment les mêmes espèces de champignons de nécroses du bois ou montrer qu'elles dégradent des fragments stérilisés de bois ne signifie pas nécessairement que ces champignons sont responsables de la mort du bois mais simplement qu'ils se nourrissent de ce substrat. Des études plus récentes ont montré que les champignons associés à l'esca pouvaient progresser dans le bois après inoculation *in vivo* et être à nouveau isolés en marge des nécroses plusieurs mois après (Eskalen *et al.* 2007; Gramaje *et al.* 2010). Cependant, une étude a montré que la vigne réagit très fortement lorsqu'elle est blessée, en fabriquant de la tylose qui obstrue 40 % des vaisseaux conducteurs jusqu'à 1 cm de profondeur en une semaine (Sun *et al.* 2006). Ces auteurs suggèrent aussi que cette formation de tylose, souvent présentée comme une réaction de défense contre les pathogènes, n'est peut-être que la conséquence de la plaie elle-même. Ils remettent aussi en question l'idée, communément admise, que la tylose se forme dans des vaisseaux vivants. De plus, ils montrent que la vigne réagit à la taille d'été en produisant de la tylose, mais des gels pectinés après une taille hivernale (Sun *et al.* 2008). Or, la pectine est un excellent substrat pour les champignons (Green

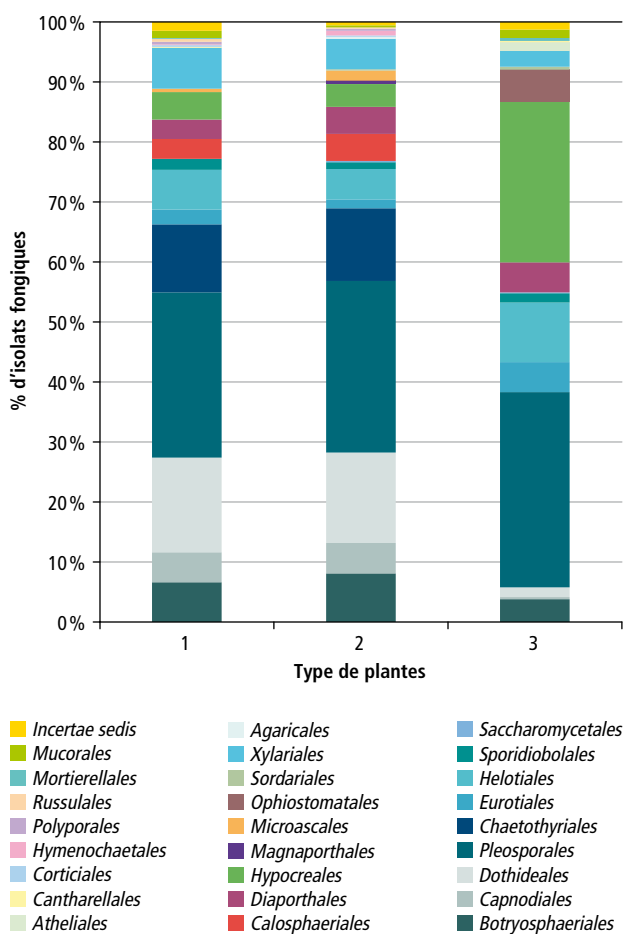


Figure 5 | Distribution des isolats fongiques dans les différents ordres de champignons. Types de plantes: 1. saines; 2. symptomatiques de l'esca; 3. pépinière.

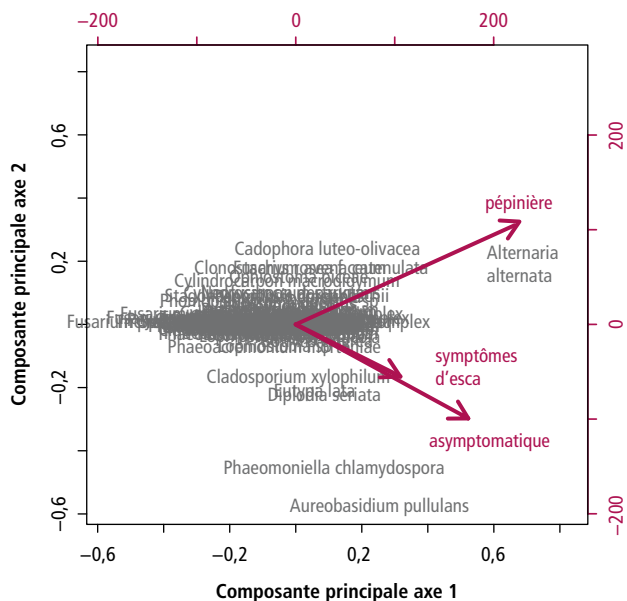


Figure 6 | Biplot tiré des analyses en composantes principales montrant la contribution relative des plantes échantillonnées aux axes principaux (saines, symptomatiques de l'esca et pépinière). Les contributions relatives des espèces de champignons sont indiquées en noir. La composition de la communauté fongique a été estimée sur la base de l'occurrence des espèces (codées comme présentes ou absentes) pour chaque type de plante.

et al. 1999) et on sait que trois des espèces associées à l'esca, *Eutypa lata*, *Phaeoconiella chlamydospora* et *Phaeoacremonium aleophilum*, progressent dans le bois de vigne essentiellement durant l'hiver. La vigne étant taillée traditionnellement en hiver, même un cep sain doit contenir une proportion importante de bois mort. Aucune étude à ce jour ne s'est intéressée à quantifier ce bois mort dans des ceps adultes sains. La présence de bois mort dans les plantes adultes saines et malades pourrait expliquer la fréquence élevée des champignons associés à l'esca dans ces plantes, sans qu'ils soient pathogènes pour autant. Cela expliquerait aussi pourquoi ils n'ont pas été isolés des plantes de pépinière dans notre étude, le greffage s'effectuant avec des rameaux sains, non blessés et exempts de bois mort juste après leur préparation. Par contre, après un stockage à 4 °C et un traitement à l'eau chaude, le bois mort présent au point de greffe et au point de régénération des racines offre une niche propice au développement de ces champignons s'ils sont présents dans l'environnement direct des plantes (Halleen et al. 2003), d'où leur isolation en pépinière et dans de jeunes plantes dans d'autres études (Aroca et al. 2010, González et Tello 2010, Gramaje et Armengol 2011).

Cette étude, même si elle suggère que l'esca n'est pas une maladie fongique, ne permet cependant pas d'exclure la pathogénicité de ces champignons. Le marqueur moléculaire choisi n'offre pas toujours une résolution suffisante pour distinguer des espèces très proches ou des souches plus ou moins virulentes d'une même espèce de champignon, pouvant être associées

préférentiellement aux plantes malades. Le cumul de petites différences d'abondance pourrait aussi distinguer les plantes saines des plantes malades. Une meilleure caractérisation du génotype des espèces associées à l'esca est donc cruciale pour pouvoir exclure définitivement leur pathogénicité.

Conclusions

- Dans la parcelle de Chasselas étudiée, 158 espèces de champignons ont été identifiées à partir du bois. Mais la communauté fongique pouvant s'associer à la vigne reste encore largement méconnue et compte très probablement plusieurs centaines d'espèces.
- Aucune des espèces de champignons associées à l'esca n'est significativement plus invasive dans les plantes atteintes que dans les plantes saines, ce qui remet en doute leur pathogénicité.
- La communauté fongique associée est la même chez les plantes adultes saines ou atteintes d'esca, mais clairement distincte de celle des plantes de pépinière.
- Les espèces pionnières de l'esca (*Phaeoconiella chlamydospora*, le genre *Phaeoacremonium*, *Eutypa lata*) ne sont pas transmises aux plantes de pépinière par le greffage.
- Au vu de ces résultats, il est probable que les dépérissements de la vigne dus à l'esca soient liés à des stress physiologiques tels que des perturbations de flux hydriques, au climat, au sol ou au cépage. ■

Remerciements

Nous tenons à remercier Daniel Dupuis, propriétaire du vignoble étudié, ainsi que Bernard Bloesch et Anne-Lise Fabre pour le suivi de ce vignoble depuis 2002.

Bibliographie

- Armengol J., Vicent A., Torné L., García-Figueroa F. & García-Jiménez J., 2001. Fungi associated with esca and grapevine decline in Spain: a three-year survey. *Phytopathologia Mediterranea* **40**, 325–329.
- Aroca A., Gramaje D., Armengol J., García-Jiménez J. & Rasposo R., 2010. Evaluation of the grapevine nursery propagation process as a source of *Phaeoacremonium* spp. and *Phaeoconiella chlamydospora* and occurrence of trunk disease pathogens in rootstock mother vines in Spain. *European Journal of Plant Pathology* **126**, 165–174.
- Bertsch C., Larignon P., Farine S., Clément C. & Fontaine F., 2009. The spread of grapevine trunk disease. *Science* **324**, 721.
- Casieri L., Hofstetter V., Viret O. & Gindro K., 2009. Fungal communities associated with the wood of different cultivars of young *Vitis vinifera* plants. *Phytopathologia Mediterranea* **48** (1), 73–83.
- Eskalen A., Feliciano A. J. & Gubler W. D., 2007. Susceptibility of grapevine pruning wounds and symptom development in response to infection by *Phaeoacremonium aleophilum* and *Phaeoconiella chlamydospora*. *Plant Disease* **91**, 1100–1104.
- Fischer M. & Kassemeyer H.-H., 2003. Fungi associated with esca disease of grapevine in Germany. *Vitis* **42** (3), 109–116.
- Fussler L., Kobes N., Bertrand F., Maumy M., Grosman J. & Savary S., 2008. A characterization of grapevine trunk diseases in France from the national grapevine wood diseases survey. *Phytopathology* **98**, 571–579.
- Giménez-Jaime A., Aroca A., Raposo R., García-Jiménez J. & Armengol J., 2006. Occurrence of fungal pathogens associated with grapevine nurseries and the decline of young vines in Spain. *Journal of Phytopathology* **154**, 598–602.
- González V. & Tello M. L., 2010. The endophytic mycota associated with *Vitis vinifera* in central Spain. *Fungal Diversity* **47** (1), 29–42.
- Gramaje D. & Armengol J., 2011. Fungal trunk pathogens in the grapevine propagation process: potential inoculum sources, detection, identification, and management strategies. *Plant Disease* **95** (9), 1040–1055.
- Green F. III, Kuster T. A. & Highley T. L., 1996. Pectin degradation during colonization of wood by brown-rot fungi. *Recent Research Development in Plant Pathology* **1**, 83–93.
- Halleen F., Crous P. W. & Petrini O., 2003. Fungi associated with healthy grapevine cuttings in nurseries, with special reference to pathogens involved in the decline of young vines. *Australasian Plant Pathology* **32**, 47–52.
- Hofstetter V., Buyck B., Croll D., Viret O., Couloux A. & Gindro K., 2012. What if esca disease of grapevine were not a fungal disease? *Fungal Diversity* **54**, 51–67.

Summary

Role of fungi in grapevine esca disease

Esca disease, which attacks grapevine wood, became increasingly devastating during the past three decades and is a major concern today in all wine-producing countries. This disease is attributed to a group of systematically diverse fungi that are considered to be latent pathogens, even if this is not conclusively established. This study presents the first in-depth comparison between the mycota of healthy and diseased plants from the same vineyard, in order to determine which fungi become invasive as foliar symptoms of esca appear. An unprecedented high fungal diversity, 158 species, appears here in grapevine wood from a single Swiss vineyard plot. An identical mycota inhabits both healthy and diseased adult plants wood with similar frequencies and occurrence of presumed esca pathogens. Pioneer esca-associated fungi are not transmitted from adult to nursery plants through grafting process. Consequently the presumed esca-associated fungal pathogens are most likely saprobes decaying already senescent or dead wood resulting from intensive pruning, frost or other mechanical injuries like grafting.

Key words: grapevine, esca, young vine decline, ITS, fungal community.

Zusammenfassung

Rolle der Pilze in die Esca Krankheit der Weinrebe

Esca, eine der wichtigsten Rebholzkrankheit, hat in den letzten drei Jahrzehnten weltweit stark zugenommen. Die Ursache der Krankheit ist mit einer Gruppe von latenten pilzlichen Pathogenen verbunden, deren Lebensweise noch weit unbekannt ist. Diese Studie untersucht und vergleicht die gesamten Pilzgemeinschaften von gesunden und kranken Rebstöcke aus derselben Gutedel Parzelle, um zu bestimmen welche Pilzarten invasiv werden wenn die Blattsymptome erscheinen. Die Ergebnisse zeigen, dass die Pilzgemeinschaften von insgesamt 158 Pilzarten in gesunden und kranken Pflanzen gleich sind. Pilze die als mutmasslichen Esca-Erreger beschrieben sind, wurden mit ähnlichen Frequenzen und Häufigkeiten aus gesunden und kranken Pflanzen isoliert. Diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass die Esca Pilze keine echte Pathogene sind, sondern spezialisierte Arten die das bereits tote Holz kolonisieren und abbauen. Schliesslich zeigt der Vergleich der Pilzgemeinschaften von erwachsenen Pflanzungen mit jungen veredelten Rebschulen-Pflanzen aus demselben Pflanzenmaterial, dass die Esca-Pilze nicht mit der Veredlung übertragen werden.

Riassunto

Ruolo dei funghi nel mal dell'esca della vite

Il mal dell'esca è una malattia del legno della vite, in forte aumento negli ultimi tre decenni, che minaccia tutte le regioni viticole del mondo. Ella è generalmente attribuita ad un gruppo di funghi, considerati come patogeni latenti, ma il cui meccanismo d'azione è ancora poco conosciuto. Questo studio mette a confronto le comunità fungine associate a delle piante di vite sane o colpite dal mal dell'esca di una parcella adulta di Chasselas in modo da determinare quale specie di funghi diventerà invasiva all'apparizione dei sintomi fogliari della malattia. I risultati mostrano che i funghi ai quali è attribuito il mal dell'esca sono presenti frequentemente e in abbondanza sia sulle piante sane, sia su quelle ammalate. Inoltre, le comunità fungine delle piante ammalate e sane sono identiche. L'ipotesi che permette di meglio spiegare questi risultati è che i funghi associati al mal dell'esca sono molto probabilmente dei gruppi specializzati nel degrado del legno già senescente o morto e non dei patogeni. In conclusione, il confronto tra le comunità fungine delle piante adulte e delle piante da vivaio ottenute da materiale vegetale della stessa parcella indica che i funghi associati al mal dell'esca non sono trasmessi durante l'innesto.

- Larignon P. & Dubos B., 1997. Fungi associated with esca disease in grapevine. *European Journal of Plant Pathology* **103**, 147–157.
- Mugnai L., Graniti A. & Surico G., 1999. Esca (black measles) and brown wood-streaking: two old and elusive diseases of grapevines. *Plant Disease* **83** (5), 404–418.
- R Development Core Team, 2006. R: a language and environment for statistical computing. Adresse: <http://www.r-statistics.org>.
- Sun Q., Rost L. R. & Matthews M. A., 2006. Pruning-induced tylose development in stems of current-year shoots of *Vitis vinifera* (Vitaceae). *American Journal of Botany* **93** (11), 1567–1576.
- Sun Q., Rost L. R. & Matthews M. A., 2008. Wound-induced vascular occlusions in *Vitis vinifera* (Vitaceae): tyloses in summer and gels in winter. *American Journal of Botany* **95** (12), 1498–1505.
- Surico G., Mugnai L. & Marchi G., 2006. Older and more recent observations on esca: a critical overview. *Phytopathologia Mediterranea* **45**, S68–S86.
- Verhoeff K., 1974. Latent infections by fungi. *Annual Review of Phytopathology* **12**, 99–110.
- Viret O., Bloesch B., Fabre A.-L., Tailens J. & Siegfried W., 2004. L'esca en Suisse: situation en 2001 et évolution en 2004. Adresse: http://www.vignevin-sudouest.com/publications/itv-colloque/documents/COLLOQUE_Maladies-bois-integral.pdf.