

LE « NOUVEAU DEPERISSEMENT » DES FORETS SYMPTOMES, CAUSES POSSIBLES IMPORTANCE EVENTUELLE DE LA NATURE DES SOLS

M. BONNEAU ⁽¹⁾

RESUME

Le dépérissement des forêts sévit maintenant en France. Les principaux symptômes sont brièvement décrits et les diverses hypothèses formulées sont examinées, notamment l'effet de la pollution sur l'acidification du sol et la toxicité de l'aluminium.

INTRODUCTION

Depuis quelques années, on observe, dans divers pays, une diminution de vitalité des forêts qui semble sans précédent, à la fois par le nombre d'essences qu'elle atteint et par son étendue mondiale. Nos collègues allemands désignent ce phénomène par le terme évocateur de « maladie des forêts d'un type nouveau ».

On a commencé à parler du « dépérissement » des forêts au début des années soixante-dix en Bavière, à propos du sapin. Cette essence étant sujette depuis deux ou trois siècles à des phénomènes de ce genre restés inexplicables, et dont les peuplements se remettaient spontanément, on ne s'est pas, tout d'abord, alarmé. L'inquiétude a gagné les esprits vers 1975 lorsqu'on a vu que les désordres persistaient et s'amplifiaient, affectaient progressivement toute l'Allemagne et s'étendaient à de nombreuses essences : épicéa, hêtre, pin sylvestre.

L'épicéa a été atteint en Bavière à partir de 1980, en Forêt Noire en 1982. Dans les Vosges, les dégâts sont apparus à la fin du printemps 1983, d'abord sur le sapin, puis ont gagné l'épicéa au cours de 1983 et se sont amplifiés au cours de 1984. A la fin de 1984, non seulement les Vosges étaient touchées, mais aussi la Franche-Comté, de manière certaine, ainsi que quelques points du Massif Central. Dans la région de Luchon, on a observé, bien avant 1983, des mortalités inquiétantes dans la sapinière, avec des symptômes qui rappellent ceux des Vosges. Dès 1979 également, le massif de sapin de Laigle, en Normandie, était endommagé.

Les symptômes sont, pour l'essentiel, de deux sortes :

— PERTE D'UNE PARTIE DU FEUILLAGE, notamment, chez les résineux, chute des aiguilles les plus anciennes. Cette défoliation est notée en pourcentage de la masse totale d'aiguilles qui existerait si l'arbre était sain. On considère qu'elle est grave à partir de 25 %.

A l'heure actuelle, en Forêt Noire, 64 % des épicéas et 75 % des sapins de plus de 60 ans ont perdu au moins 25 % de leurs aiguilles. Dans les Vosges, à l'automne 1984, 26 % des sapins et 16 % des épicéas avaient subi des pertes du même ordre.

Chez le hêtre, on observe une faible densité de feuillage et une chute prématurée des feuilles en fin d'été.

— JAUNISSEMENT DES FEUILLES : celles de l'année chez le hêtre, celles de plus d'un an chez le sapin et surtout chez l'épicéa qui est, jusqu'à maintenant, l'espèce la plus sensible à cette variation de couleur.

(1) INRA-CNRF, Champenoux - 54280 Seichamps.

Perte de feuilles et jaunissement ne sont pas forcément associés. Alors que la défoliation atteint surtout les adultes, le jaunissement s'observe sur des arbres de tous âges, même de jeunes plants ou semis de 5 à 10 ans.

I. HYPOTHESES ENVISAGEES

La cause de ce dépérissement qui, mises à part ses manifestations pyrénéenne et normande, plus anciennes, s'est assez brusquement étendu de l'Europe centrale à l'Europe occidentale et sévit dans d'autres parties du monde (sud de la Suède, est des Etats-Unis, Japon), est encore inconnue. Bien que la pollution atmosphérique soit généralement tenue pour responsable, sans preuve absolument formelle, on n'exclut pas l'effet de phénomènes climatiques ou de causes biotiques.

A) Causes climatiques

Plusieurs sécheresses estivales intenses ont marqué certaines des quarante dernières années : 1949, 1959, 1972, 1976, 1983. Tout en résistant apparemment, certaines espèces, notamment le sapin qui aime les climats frais, ont pu être affaiblies progressivement ; c'est-à-dire qu'un enchaînement de causes et de conséquences a pu s'amplifier jusqu'à ce qu'un désordre, d'abord purement physiologique, s'aggrave jusqu'à produire des symptômes visuels. Il est courant que ces symptômes suivent de plusieurs années la sécheresse. Ainsi, la mort quasi totale de certaines parcelles de chêne pédonculé de la forêt de Tronçais s'est-elle produite entre 1980 et 1982, alors que la cause première était la sécheresse de 1976.

Certains faits appuient cette hypothèse, par exemple le très mauvais comportement de certains épicéas en zone mal drainée où les enracinements restent superficiels.

Toutefois, un certain nombre d'observations interdit d'attribuer à la sécheresse tous les dommages, notamment le jaunissement qui n'a jamais été noté, si l'on se réfère à la littérature passée, comme symptôme d'un dégât de sécheresse, de même que les dépérissements du sapin déjà inquiétants en Allemagne et dans les Pyrénées avant 1976.

On incrimine parfois également la succession brutale de températures clémentes et de froids intenses.

B) Causes biotiques

Aucun parasite primaire, ni de l'appareil aérien, ni des racines, n'a été découvert à l'heure actuelle. Il faudrait d'ailleurs que ce soit un agent infectieux commun à plusieurs espèces botaniquement très différentes.

On a bien noté des attaques de certains champignons parasites des aiguilles, *Rhizosphaera*, *Lophodermium* (REHFUESS et RODENKIRCHEN, 1984) ; des attaques des racines par l'Armillaire sont probables dans certaines cas, mais il s'agit de parasites de faiblesse qui ne s'attaquent qu'à des arbres déjà souffrants.

L'hypothèse virale n'est pas totalement abandonnée car certaines modifications biochimiques des branches des arbres malades sont compatibles avec la présence de virus. Cependant, la greffe de rameaux malades sur des porteurs sains conduit au rétablissement du greffon et non à la transmission des symptômes au porte-greffe (BRALIN et FINK, 1985).

C) Effets de divers polluants

La pollution est à l'heure actuelle la cause du dépérissement que retiennent la plupart des spécialistes. S'il n'existe aucune preuve formelle qu'elle soit responsable, et bien que la pression de certains groupes d'opinion sur les média ait contribué à répandre cette idée, un certain nombre de faits viennent appuyer cette hypothèse :

- le dépérissement est un phénomène mondial atteignant l'Europe centrale, l'Europe occidentale, le sud de la Scandinavie, l'est des Etats-Unis, le Japon ;
- certains symptômes coïncident avec ceux qui ont déjà été constatés dans le passé à proximité de sources de polluants et clairement attribués à la pollution. C'est le cas pour la défoliation ; c'est le cas aussi pour le jaunissement de l'épicéa qui paraît comparable à celui du *Pinus ponderosa* en Californie, attribué avec certitude à l'action de l'ozone et des photooxydants (LINZON, 1967) ;
- d'après une enquête de la Station de Recherches Forestières du Bade-Würtemberg (SCHOPFER et HRADETSKY, 1984), la répartition des dégâts est plus compatible avec l'hypothèse de pollution qu'avec n'importe quelle autre ; les peuplements mélangés, ou à deux étages, ou situés sur des pentes exposées aux vents dominants, les lisières, donc tous les types de forêt où les masses d'air circulent activement autour des cimes, sont plus atteints que les autres ;
- plusieurs expérimentations précises ont montré que des doses modérées de SO₂ ou de O₃, du même ordre de grandeur que celles qu'on peut observer en conditions naturelles, provoquent des baisses de photosynthèse. Cependant, il semble qu'aucune n'ait conduit à une défoliation ou au jaunissement, ce qui est sans doute explicable par le fait que ces expériences portent toujours sur de jeunes arbres.

1. Action directe sur les parties aériennes

a) SO₂ ET DERIVES

Sous forme gazeuse, SO₂ pénètre dans les stomates, modifie la régulation de la transpiration (pas toujours dans un sens défavorable), diminue la photosynthèse, inhibe certaines enzymes. Il aurait sur les conifères, et notamment sur le sapin très sensible, une action néfaste à partir de 30 microgrammes/m³ (moyenne annuelle) (SCHWILL, 1984).

Après transformation en H₂SO₄ au cours de son transport atmosphérique et dépôt sur les feuillages sous forme d'aérosols ou de gouttelettes de brouillard, ou bien après dissolution dans les films d'eau au contact des feuilles, il exerce une action oxydante et corrodante sur la cuticule et l'épiderme. Il favorise ainsi l'entrée d'éventuels parasites ainsi que des pertes de cations [K, Mg, Ca, Mn, Zn] qui diffusent des tissus foliaires vers l'eau acide. L'eau de pluie, acidifiée par captation des aérosols, accélère cette lixiviation.

b) OXYDES D'AZOTE ET DERIVES

Les divers oxydes d'azote (NO, NO₂ et intermédiaires, notés NO_x) sont, en tant que gaz, moins nettement toxiques que SO₂ et n'agissent qu'à des doses plus fortes. NO₂ est le polluant le plus dangereux car il peut, comme l'ozone, endommager les tissus foliaires par oxydation à partir d'une concentration de longue durée de 80 microgrammes/m³. Au cours de leur transport, ou après dépôt, ils se transforment en acide nitrique qui a une action comparable à celle de l'acide sulfurique.

c) OZONE

Produit par l'action de NO₂ sur l'oxygène en présence d'ultraviolets et de radicaux organiques, O₃ agit par destruction des lipides : ceux de la cuticule, ceux des membranes cellulaires et même ceux des membranes des thylakoïdes des chloroplastes. Il augmente donc fortement la perméabilité des membranes, diminue la photosynthèse et crée des conditions très favorables à la lixiviation des cations par les précipi-

tations acides. Il est toxique à des concentrations relativement élevées, de l'ordre de 100 à 200 microgrammes/m³ d'air, mais ce sont des ordres de grandeur possibles pendant les journées chaudes et ensoleillées à des distances de quelques dizaines de kilomètres des zones urbaines ou à fort trafic automobile.

Outre leur action individuelle, les différents polluants exercent une action combinée, parfois antagoniste, le plus souvent synergique, cette synergie se révélant parfois plus dommageable dans le cas d'actions successives que dans celui d'actions simultanées.

2. Action globale sur l'ensemble de l'écosystème

L'impression globale, à l'heure actuelle, est qu'on assiste à une « fatigue » des forêts, ou plus généralement à un dérèglement du fonctionnement des écosystèmes forestiers. Toute cause agissant sur un compartiment de l'écosystème retentit obligatoirement sur l'ensemble des autres compartiments.

Il est ainsi possible d'envisager plusieurs scénarios. L'un de plus vraisemblables est le suivant :

Une action prolongée et diffuse des polluants a conduit progressivement à une diminution de la photosynthèse et à une exagération de la transpiration. Par réduction du flux d'hydrates de carbone vers les racines, l'étendue du système racinaire et la mycorhization ont régressé, ce qui met les peuplements dans de mauvaises conditions d'alimentation en eau et en éléments minéraux. L'endommagement des cellules des tissus foliaires par les photoxydants a favorisé la lixiviation des cations solubles par les pluies acides. La compensation de ces pertes devient difficile, surtout dans les sols pauvres, puisque l'efficacité des racines est moindre. D'où l'apparition de carences minérales, accompagnées ou non de symptômes visibles. On constate effectivement, dans la Forêt Noire (ZOTTL et MIES, 1983 ; ZOTTL, 1985) et dans les Vosges (tableau I), où les conditions édaphiques rendaient déjà la nutrition magnésienne suboptimale dans beaucoup de stations, un parallélisme entre la baisse de teneur de Mg des aiguilles et l'intensité de la défoliation.

Tableau I : Composition des aiguilles de sapin en éléments totaux en fonction de l'âge et du degré de défoliation (1 : perte de 0 à 9 % des aiguilles ; 2 : de 10 à 24 % ; 3a : de 25 à 39 % ; 3b : de 40 à 59 %).

Table I : Concentrations of total elements in fir needles with respect to age and loss of needles (1 : loss 0 to 9 % of the needles ; 2. from 10 to 24 % ; 3a : from 25 to 39 % ; 2b : from 40 to 59 %).

Age des aiguilles	Classe de défoliation	N	P	K	Ca	Mg	S
1 an	1	1.35	0.18	0.72	0.39	0.11	0.11
	2	1.36	0.19	0.71	0.30	0.09	0.12
	3a	1.38	0.19	0.64	0.37	0.09	0.11
	3b	1.32	0.16	0.62	0.35	0.07	0.11
4 ans	1	1.40	0.11	0.51	0.60	0.06	0.13
	2	1.38	0.12	0.47	0.62	0.05	0.12
	3a	1.35	0.11	0.47	0.75	0.04	0.12
	3b	1.41	0.11	0.48	0.69	0.04	0.12

Des comparaisons entre la composition foliaire en 1961 et 1983 dans certaines forêts du sud de l'Allemagne montrent une forte diminution de la teneur en certains éléments, ce qui corrobore ce schéma (ZOTTL et HUTTL, 1985). Suivant les conditions écologiques, la carence peut porter sur divers cations : Mg, K, Mn, Zn, alors que

la nutrition en azote et phosphore reste généralement correcte. Cette carence en cations agit à son tour de manière défavorable sur la régulation stomatique. Les arbres contrôlent plus mal leurs pertes d'eau et, lors des épisodes de sécheresse, se trouvent plus rapidement en situation de blocage physiologique. En même temps, les carences minérales ont pu conduire à une photodestruction des chloroplastes ; la photosynthèse diminue encore.

La pollution au niveau des feuillages s'accompagne d'un apport élevé d'acidité au sol, ce qui contribue à diminuer son potentiel nutritif et aggrave les difficultés de développement et de fonctionnement des racines. Une spirale d'affaiblissement s'enclenche, que seul un répit dans l'action des facteurs d'agression pourrait permettre de surmonter (fig. 1).

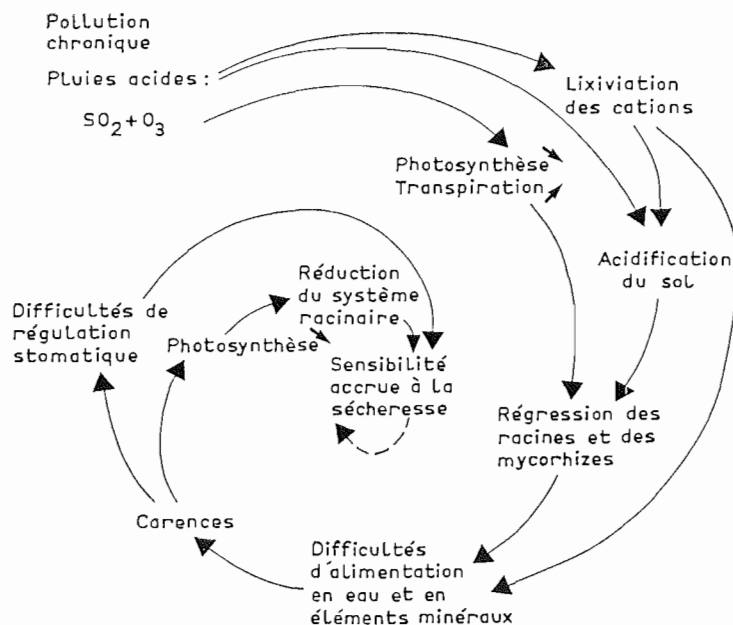


Figure 1 : Schéma hypothétique du dépérissement progressif des peuplements forestiers.

Hypothetical schema of the progressive decline of forest stands.

II. IMPLICATION POSSIBLES DU SOL DANS LE DEPERISSEMENT DES FORETS

Le sol peut être considéré à la fois comme un facteur direct capable d'accroître le dépérissement et comme point d'impact de l'acidification causée par les polluants.

A) Action directe du sol

Dans la mesure où l'on retient l'hypothèse de lixiviation des cations foliaires par l'action conjuguée des photooxydants et des pluies acides, il est bien évident que la fertilité du sol peut jouer un rôle. Plus le complexe absorbant est pourvu en cations, plus la lixiviation peut être compensée par une réabsorption active d'éléments nutritifs et plus la composition foliaire peut se maintenir à un niveau normal.

De même, dans les sols à forte réserve en eau utile, l'augmentation de transpiration due à l'effet des polluants gazeux ou liée à des carences minérales entraînant un dysfonctionnement stomatique peut être plus facilement équilibrée par l'absorption d'eau.

Ainsi, on devrait logiquement constater que le dépérissement est moins intense sur les sols fertiles. Il faut bien reconnaître cependant que les observations à ce sujet sont contradictoires. Ainsi, lorsqu'on cherche à mettre en corrélation l'intensité du dépérissement et les facteurs édaphiques (SCHROTER et HRADETSKY, 1984 ; BECKER, 1985), on constate le plus souvent qu'il y a indépendance. Il est certain également que le dépérissement s'étend même à des sols assez bien pourvus en calcium, comme ceux du Jura. Mais les méthodes d'échantillonnage aléatoire, en éliminant certaines situations extrêmes, ont pu masquer le rôle du sol (ZÖTTL, 1985). Il semble bien, en effet, que les défoliations les plus graves, les jaunissements les plus spectaculaires et les manifestations les plus précoces du dépérissement coïncident avec des roches-mères particulièrement pauvres.

Ainsi, dans les Vosges, les jaunissements très caractéristiques se sont d'abord manifestés sur des roches acides, rhyolites, grès vosgiens (col du Donon), granite grossier et très quartzeux du Brézouard (Aubure).

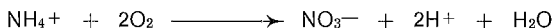
Dans la Forêt Noire, il a été également observé un jaunissement plus intense sur le granite du Bärhalde, très acide, et il a été montré que le sol des peuplements dépérissants était plus pauvre en magnésium échangeable et total que celui des peuplements sains (ZÖTTL et MIES, 1983).

Les deux catégories de faits peuvent ne pas être aussi contradictoires qu'il y paraît si l'on admet qu'un dépérissement moyen peut intervenir dans toutes les situations édaphiques et être lié essentiellement à d'autres facteurs tels que l'altitude ou la structure des peuplements et qu'il n'atteint un degré extrême que sur quelques stations particulièrement pauvres. Rien n'empêche, d'autre part, que sur les sols acides les carences minérales soient essentiellement magnésiennes, mais que sur les sols calciques, considérés comme riches du point de vue de l'écologie générale, il y ait insuffisance d'alimentation en potassium ou en manganèse.

B) Acidification du sol par les polluants - Toxicité de l'aluminium

Les pluies, ainsi que les brouillards et les aérosols, apportent à l'écosystème forestier un certain nombre d'ions acidifiants ; les deux plus importants quantitativement sont H^+ et NH_4^+ .

Une partie des protons est transférée directement au sol ; une autre partie s'échange au niveau des feuillages contre d'autres cations (Ca, K, Mg, Zn, Mn). Mais la perte de ces cations est compensée par l'absorption racinaire au cours de laquelle les racines transfèrent au sol une quantité équivalente d'ions H^+ . Ainsi, le « tamponnage » de l'acidité des pluies au niveau de la phyllosphère n'est-il qu'une apparence. En définitive, tout proton arrivant dans l'écosystème est finalement transféré au sol. L'ion NH_4^+ , dans la mesure où il est également responsable d'une lixiviation de cations au niveau des feuillages, a une action acidifiante comparable à celle de H^+ par l'intermédiaire des racines. Lorsqu'il est apporté directement au sol, il peut être générateur de protons supplémentaires s'il est nitrifié :



Cependant, si les nitrates sont consommés par les arbres, leur absorption conduit à une excrétion par les racines de OH^- ou de radicaux organiques qui consomment une partie des H^+ . L'action acidifiante des ions NH_4^+ arrivant au sol dépend donc du bilan nitrification-absorption. Dans les sols les plus acides, les plus menacés par une acidification supplémentaire, la nitrification est limitée et NH_4^+ agit surtout au niveau des feuillages. Cette action pourrait être très importante au voisinage de

régions d'élevage où l'on pratique d'abondants épandages de déjections animales (ROELOFS *et al.*, 1985).

L'effet-filtre des cimes des arbres a pour conséquence un apport acide plus important dans les écosystèmes résineux (feuillages permanents, grande surface de contact) que dans les écosystèmes feuillus. Le tableau II donne, d'après ULRICH (1984), les quantités d'ions H⁺ transférés au sol par l'atmosphère dans le Solling (Allemagne du Nord). Il s'y ajoute la production interne de protons, liée à l'immobilisation dans le bois d'une quantité de cations supérieure à celle des anions (0,7 kg.eq./ha/an dans la hêtraie, 1,5 kg.eq. dans la pessière) et à la production d'acides organiques au niveau des litières (0,1 kg.eq. dans la hêtraie et 0,5 kg.eq. dans la pessière).

Tableau II : Apport d'acidité totale en Kg-équivalents/ha/an à Solling (R.F.A.), d'après ULRICH, 1984 ; HUTTERMANN et ULRICH, 1984.

Table II : Input of total acidity in kg-equivalent/ha/an, at Solling (R.F.A.), from ULRICH, 1984 ; HUTTERMANN and ULRICH, 1984.

	à découvert	sous hêtraie	sous épicea
Apport total (H ⁺ + Al + Mn + Hn)	1,8	3,2	5,4
Apport de H ⁺	0,5	2,0	4,0
Apport de H ⁺ tamponné au niveau des feuillages	0	0,6	0,9
Production de protons liée à la production ligneuse	0	0,7	1,5
Production de protons liée à celle d'anions organiques et à l'accumulation de cations recyclés dans les litières	0	0,2	0,5

Le sol, ainsi soumis à une acidification, va lui opposer son pouvoir tampon qui, d'après ULRICH (1983), s'exerce par divers systèmes qui se succèdent dans le temps au fur et à mesure que l'acidification progresse. On distingue les phases suivantes (ULRICH, 1983) :

PHASE-TAMPON DES CARBONATES : H₂CO₃ est saturé par le calcium ou le magnésium. La capacité tampon correspondante (quantité totale de H⁺ qui peut être neutralisée) est de 150 kg-mol. de H⁺/ha et par dm de sol pour 1 % de carbonates. Le flux annuel maximum susceptible d'être neutralisé est de 2 kg-mol./ha.

PHASE-TAMPON DES SILICATES : Lorsque les carbonates sont totalement dissous, les silicates commencent à se décomposer et les protons sont neutralisés par les cations (K, Ca, Na, Mg) qu'ils contiennent. Des minéraux argileux sont néoformés et les cations libérés par l'altération y sont retenus sous forme échangeable. Les pH correspondant à ce domaine tampon sont compris entre 6,2 et 5,0. La capacité tampon est de 25 kg-mol./ha et par dm et le flux maximum annuel d'ions H⁺ susceptibles d'être neutralisés est de 0,2 à 2 kg-mol. Le processus pédogénétique correspondant reste la brunification.

PHASE-TAMPON DES ARGILES : elle se situe entre pH 5 et pH 4,2. Les protons provoquent la libération d'une partie de l'aluminium des argiles qui l'insolubilise sous forme d'hydroxydes. Leur pénétration entre les feuillets des argiles diminue la capacité totale d'échange, d'où perte de cations échangeables. Le sol s'appauvrit donc en éléments nutritifs. La capacité-tampon est très forte (7 kg-mol./ha), mais le flux annuel admissible n'est que de 0,2 kg-mol./ha.

En présence d'apports importants de sulfates, il y a, à côté de la formation d'hydroxydes d'aluminium, insolubilisation d'hydroxosulfate. A ce stade, le sol est soumis à une podzolisation légère.

PHASE-TAMPON DES OXYDES D'ALUMINIUM : à des pH compris entre 4,2 et 3, l'apport de protons se traduit par la dissolution des hydroxydes d'aluminium ou de l'hydroxosulfate et par la libération d'aluminium ionique dans les solutions du sol.



Le sol est alors nettement entré dans la phase de podzolisation active. La capacité-tampon est de l'ordre de 150 kg-mol. d'H⁺ pour 1% d'argile et par dm ; le flux admissible est élevé.

PHASE-TAMPON DES OXYDES DE FER : qui se situe au-dessous de pH 3,8 et qui chevauche donc la phase précédente.

Dans cette théorie d'ULRICH, la notion de flux annuel admissible de protons est importante car elle implique que, soumis à un apport temporaire élevé de H⁺, le sol peut s'acidifier et passer d'une phase-tampon à la suivante, puis revenir à la phase initiale lorsque l'apport se ralentit. Les poussées occasionnelles de nitrification liées à des étés chauds, à des apports très élevés de NH₄⁺ (eux aussi plus probables par temps chaud) peuvent donc avoir pour conséquence la libération d'aluminium ionique, même dans des sols à pH modérément acide. L'hypothèse d'une responsabilité des étés secs et chauds dans le dépérissement des forêts ne se limite donc pas au domaine de l'alimentation hydrique. Elle s'applique aussi au fonctionnement racinaire.

Il est en effet bien connu que l'aluminium à l'état ionique peut être toxique pour les racines et pour la microflore du sol. JUSTE (1966) a montré que cette toxicité

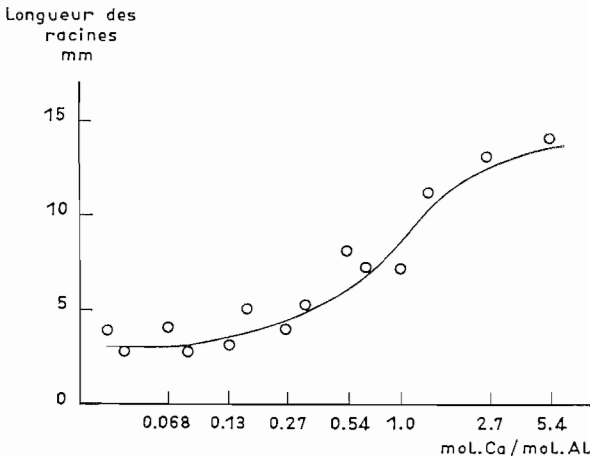


Figure 2 : Effet, à pH 3,7-3,8 du rapport Ca/Al dans la solution nutritive sur la longueur des racines de jeunes épicéas (d'après HUTTERMANN et ULRICH, 1984).

Effect, at pH 3.7-3.8, of the Ca/Al ratio in the nutrient solution on the length of roots of spruce seedlings (from HUTTERMANN and ULRICH, 1984).

apparaissait pour le pin maritime en solution nutritive à partir de 50 mg/litre. Plus récemment, TISCHNER *et al.* (1983) ont mis en évidence un effet nocif sur de jeunes semis d'épicéa à partir de 15 mg/litre. Plus récemment, HUTTERMANN et ULRICH (1984) lient plutôt cette action nocive sur les racines au rapport molaire Ca/Al des solutions du sol, nettement défavorable lorsqu'il s'abaisse au-dessous de 1 dans les horizons minéraux (fig. 2), la présence de Al en trop forte concentration s'opposant à l'absorption du calcium et du magnésium. Des analyses de racines d'arbres sains et d'arbres dépérissants montrent que, chez ces derniers, le calcium des membranes est remplacé par de l'aluminium (BAUCH, 1983). Il en résulte une malformation des tissus racinaires, notamment du péricycle et de l'endoderme.

Si on se réfère à la garniture cationique des colloïdes, la diminution de la nutrition magnésienne pourrait apparaître lorsque, en rapport moléculaire, Mg échangeable/Al devient inférieur à 0,01 dans les horizons minéraux (HUTTL, communication personnelle). L'étude des coefficients de Gapon a également mis en évidence que, lorsque la proportion de Al augmente sur le complexe absorbant, les cations échangeables (K, Ca, Mg) sont plus facilement lessivables (HILDEBRAND, 1985).

Bien que la théorie d'ULRICH ne soit pas contestée sur le plan pédologique, beaucoup refusent d'admettre que la toxicité de l'aluminium puisse expliquer l'actuel dépérissement des forêts. ZOTTL (1984) note en particulier qu'en Forêt Noire des peuplements encore sains et très productifs peuvent se trouver sur des sols très riches en aluminium échangeable. Plus récemment, VAN PRAAG et WEISSEN (1985), après une étude détaillée de plusieurs sols à moder de l'Ardenne belge, concluent que les teneurs en aluminium ionique des solutions du sol sont très au-dessous du seuil à partir duquel la toxicité pourrait se manifester et qui s'établit, d'après leurs expériences, à 10 milliéquivalents de Al par litre (90 mg). La teneur des solutions des horizons organiques ou héli-organiques en Al^{3+} par unité de volume n'est, selon eux, que 100 fois moindre que la teneur de sol en Al échangeable par unité de poids de terre fine. Il n'y a pas de relation apparente entre teneur en aluminium des solutions et teneur en aluminium échangeable (ce qui, d'ailleurs, réduit la portée de la remarque de ZOTTL).

Cette théorie semble également démentie par l'existence de nets dépérissements, même dans des sols peu acides. A ces objections, ULRICH oppose l'idée que la transmission d'ions H^+ au sol par l'intermédiaire des feuillages, puis des racines, peut conduire à une forte libération d'aluminium au voisinage de ces dernières.

C) Toxicité d'apports excessifs d'azote

Certains auteurs lient les dommages actuels aux forêts à des apports excessifs d'azote à l'écosystème. L'apport total de nitrates et d'ammonium peut atteindre et même dépasser 40 kg d'azote par ha par an, ce qui est considérable. Outre l'acidification du sol consécutive à la nitrification de l'ammonium et à l'échange de NH_4^+ contre Ca, Mg ou K au niveau des feuillages, une très forte offre d'azote par le sol aurait pour conséquence une synthèse accrue de protéines consommant la totalité des hydrates de carbone produits par la photosynthèse. La productivité totale serait augmentée, mais la mycorhization s'en trouverait réduite par manque d'exsudation d'hydrates de carbone au niveau des racines, ainsi que la résistance au gel. De plus, si une insuffisance de la nutrition phosphatée, potassique ou magnésienne limite la synthèse des protéines, des déchets azotés (amines, acides aminés, amides) peuvent s'accumuler dans les feuilles. En temps normal, ils peuvent être excrétés et éliminés par les pluies, mais en période de sécheresse ils peuvent s'accumuler dans les tissus foliaires et exercer des effets toxiques (NIHLGARD, 1985).

CONCLUSION

Le dépérissement actuel des forêts, en Europe et dans d'autres régions du monde, reste un phénomène mal expliqué. Les hypothèses sont très nombreuses (un chercheur suédois en a recensé 167!) et très variées. L'effet de la pollution atmosphérique, qui sévit depuis trente à quarante ans dans les régions industrialisées et que les mouvements de l'atmosphère transmettent à des dizaines ou des centaines de kilomètres, est admis par la plupart des spécialistes. Sa vraisemblance est attestée par la très large extension du dépérissement, son intensité particulière dans les stations d'altitude et dans les peuplements entrouverts et sur les lisières, la généralisation de symptômes rarement signalés jusque-là, comme le jaunissement. Toutefois, les polluants possibles sont extrêmement variés et il n'existe guère d'arguments objectifs pour accuser l'un davantage que les autres.

L'hypothèse d'une action des photooxydants (ozone, nitrate de peroxyacétyle) conduisant, en association avec celle des pluies acides, à une perte importante de cations nutritifs, variables avec les conditions édaphiques, est vraisemblable et les résultats des analyses foliaires sont compatibles avec elle.

L'action toxique de l'aluminium est un scénario qui ne rallie que peu de suffrages. Il faut cependant le garder en mémoire : certains sols des massifs gréseux ou cristallins sont extrêmement désaturés. Par exemple, près du col du Donon, dans un sol rhyolitique portant une pessière où le jaunissement s'est manifesté très précocement, on n'a que 0,1 milliéquivalent de calcium et 0,07 m.c. de magnésium pour 5 d'aluminium échangeable. De tels cas ne sont pas rares et il ne faut pas oublier que, du fait de l'apport constant de polluants et de l'acidification naturelle liée à la production ligneuse et à la décomposition des humus, ces conditions déjà difficiles évoluent dans un sens défavorable.

Il paraît indispensable, si l'on veut préserver les forêts d'une plus grande détérioration de leur état de santé, de restaurer le statut calcique et magnésien de certains sols très acides et probablement en voie d'acidification croissante. Cette restauration ne sera pas facile s'il est exact que les cations Ca et Mg sont d'autant plus facilement lixiviés à partir des colloïdes que les rapports Ca/Al et Mg/Al du complexe absorbant sont plus faibles.

Reçu pour publication : juillet 1985

Accepté pour publication : novembre 1985

FOREST DECLINE IN THE EAST OF FRANCE

Two years ago, new forest decline became evident in the Vosges region. It spread and became more intensive during the summer 1984. At the end of 1984, 26 % of the white firs and 16 % of the Norway spruces had lost more than 20 % of their needles and many spruce stands were yellowing.

Different hypotheses are presented, mainly originating from german literature. The extent of the forest decline in all industrial countries of the northern hemisphere, the localisation of the most serious damage at the highest elevations and in open or two stories stands bear out the probability of an air pollutants effect : SO₂ and photooxydants. Lower Mg contents in fir needles, in Vosges as in Black Forest, were found in the most damaged stands (tabl. I), showing the possible validity of the theory of cations lixiviation by acid rain after damage to cuticles and cell walls by H₂SO₄ and O₃ (fig. 1).

The interaction between dry years (1959, 1976, 1983) and air pollution may have led to a gradual decline of physiological activity (fig. 1).

A moderate decline of the forest is not related with soil fertility, but it seems that the greatest damage is located in specific sites with poor ecological conditions such as poor parent material and very shallow or badly drained soils.

ULRICH's theory of aluminium toxicity is briefly presented (tabl. II, fig. 2). Although content of Al⁺⁺⁺ in the soil solution rarely rises to the toxicity threshold, some attention is given to the very low exchangeable Ca and very high exchangeable Al contents of many soils in the Vosges region.

BIBLIOGRAPHIE

- BAUCH J. (1983). — Biological alterations in the stem and root of fir and spruce due to pollution influence, in « *Effects of accumulation of air pollutants in forest ecosystems* » (ed. B. Ulrich and J. Pankrath), pp. 377-386. Dordrecht Reidel.
- BECKER M. (1985). — Le dépérissement du sapin dans les Vosges. Quelques facteurs liés à la détérioration des cimes. *Revue Forestière Française*, XXXVII, 4, 281-287.
- BRAUN H.J., FINK S. (1985). — Anatomische und histochemische Untersuchungen zur Erklärung der Beteiligung biotischer Schadensverursacher am Waldsterben. *Colloque PEF Karlsruhe*, 5-7 mars 1985.
- HILDEBRAND E. (1985). — Ionungleichgewichte in Mineralböden von Fichtenstandorten mit nadelanalytisch festgestellten Ca-Mg- und K Mangelzuständen. *Colloque PEF Karlsruhe*, 5-7 mars 1985.
- HUTTERMANN A., ULRICH B. (1984). — Solid phase - solution-root interactions in soils subjected to acid deposition. *Phil. Trans. R. Soc. London B* 305 (353-368).
- JUSTE C. (1966). — Contribution à l'étude de la dynamique de l'aluminium dans les sols acides du Sud-Ouest atlantique. Application à leur mise en œuvre. Deuxième partie *Ann. Agron.* 17 (3), 251-341.
- LINZON S.N. (1967). — Ozone damage and semi-mature tissue needle blight of eastern white pine. *Can. J. of Botany* 45, 2047-2061.
- NIHLGARD B. (1985). — The ammonium hypothesis. An additional explanation to the forest dieback in Europe. *Ambio* XIV (1), 2-8.
- REHFUESS K.E., RODENKIRCHEN H. (1984). — Über die Nadelröteerkrankung der Fichte (*Picea abies* Karst.) in Süddeutschland. *Forstw. Centralbl.* 103, 248-262.
- ROELOFS K.E., KEMPERS A.J., HOUDIJK A.L.F.M., JANSEN J. (1985). — The effects of air borne ammonium sulphate on *Pinus nigra* var. *maritima* in the Netherland. *Plant and Soil* 85 (1), 45-46.
- SCHÖPPER W., HRADETSKY J. (1984). — Der Indizienbeweis : Luftverschmutzung als massgebliche Ursache der Walderkrankung. *Forstwiss. Centralbl.* 103, 231-248.
- SCHWILL W. (1983). — Zum Immissionsresistenz der Waldbaumarten. *Allg. Forstzeitschr.* 1208-1210.
- TISCHNER R., KAISER U., HUTTERMANN A. (1983). — Untersuchungen zum Einfluss von Aluminiumionen auf das Wachstum von Fichtenkeimlingen in Abhängigkeit vom pH-Wert. *Forstw. Centralbl.* 102, 324-336.
- ULRICH B. (1983). — Stabilität von Waldökosystemen unter dem Einfluss der « sauren Regens ». *Allgem. Forstzeitschr.*, 670-677.
- ULRICH B. (1984). — Effects of air pollution on forest ecosystems and waters. The principles demonstrated at a case study in Central Europe. *Atmospheric Environment* 18 (3), 621-628.
- VAN PRAAG H.J., WEISSEN F. (1985). — Aluminium effects on spruce and beech seedlings. I. Preliminary observations on plant and soil. *Plant and Soil* 83 (3), 331-338.
- VAN PRAAG H.J., WEISSEN F., SOUGNEZ-REMY S., CARLETTI G. (1985). — Aluminium effects on spruce and beech seedlings. II. Statistical analyses of sand culture experiments. *Plant and Soil* 83 (3), 339-356.
- ZÖTTL H.W. (1983). — Wirkung von Luftschadstoffen auf Waldökosystemen. *Allgem. Forstzeitschr.* 38 (50), 1360.
- ZÖTTL H.W., MIES E. (1983). — Nährelementversorgung und Schadstoffbelastung von Fichtenökosysteme im Südschwarzwald unter Immissionseinfluss. *Mitt. Dtsch. Bodenkundl. Ges.* 38, 429-434.
- ZÖTTL H.W. (1985). — Rolle des Bodens bei der Entwicklung der Waldschäden. *LIS-Berichte* (Essen), juin 1985 (sous presse).
- ZÖTTL H.W., HUTTL M.R. (1985). — Schadsymptome und Ernährungszustand von Fichtenbeständen im Südwestdeutschen Alpenvorland. *Allgem. Forsteischr.* 40, 9,10.

