

Article de recherche

Etude du pH et du pouvoir tampon des aiguilles de sapins (*Abies alba* L.) et d'épicéas (*Picea abies* L.) dépérissants. Application en symptomatologie ?

J.P. Garrec¹, I. Richardin¹, L. Le Maout¹, C. Rose¹, B. Gérard² et
Y. Mathieu²

¹ INRA, Centre de recherches forestières, Laboratoire d'étude de la pollution atmosphérique,
Champenoux, 54280 Seichamps, France;

² ONF, Centre National de Formation Forestière, Velaine-en-Haye, 54280 Gondreville, France

(reçu le 27-1-1988; accepté le 16-6-1988)

Résumé – Le pH et le pouvoir tampon des aiguilles d'épicéas et de sapins dépérissants rencontrés dans les forêts vosgiennes ont été étudiés. Nous mettons en évidence que dans la majorité des arbres dépérissants (jusqu'à 45% de chute d'aiguilles) :

- le pH des tissus foliaires ne présente aucune modification comparativement aux arbres sains;
- le pouvoir tampon des aiguilles reste sensiblement constant (épicéas) ou présente une légère augmentation avec le dépérissement (sapins).

Nous pensons que cette augmentation du pouvoir tampon des aiguilles correspond à la mise en place, au niveau physiologique, de processus de résistance et d'adaptation à un stress, et que ce stress agit à un niveau faible.

Ces résultats montrent que l'utilisation directe du pouvoir tampon des aiguilles en symptomatologie du dépérissement est difficilement réalisable. Toutefois, il apparaît que la mesure de l'évolution du pouvoir tampon au cours du vieillissement des aiguilles est beaucoup mieux corrélée avec l'état de dépérissement des arbres.

Picea abies – *Abies alba* – pH – pouvoir tampon – dépérissement forestier

Summary – Investigations on pH and buffering capacity of needles from declining firs (*Abies alba* L.) and spruce (*Picea abies* L.). Applications in symptomology ? pH and buffering capacities of current-year and 2-year-old needles have been studied in silver firs and Norway spruce with different levels of dieback, from the Vosges forests. We show that in most of the declining trees (45% loss of needles maximum) :

- pH of foliar tissues does not present any variation compared to healthy trees, in current-year and 2-year-old needles;
- the alkaline buffering capacities of needles are nearly constant (spruce) or show a small increase with dieback (firs).

We are of the opinion that this rise in buffering capacity of needles is related to setting resistance processes, at the physiological level, in relation with the adaptation to stress which would act a low level.

The results indicate that the direct application of the buffer capacity of needles as a test for symptomological studies in declining forests is difficult to interpret and to use. However, it appears that the difference in buffer capacity of needles during ageing shows a better correlation with the declining states and can be used as a physiological test for the early diagnosis of forest decline.

Picea abies – Abies alba – pH – buffer capacity – forest decline

Introduction

Les recherches actuelles sur le dépérissement des forêts sont en faveur d'un rôle important de la pollution atmosphérique dans ce phénomène (Bonneau et Fricker, 1985; Schutt et Cowling, 1985; Shaw, 1987), en relation d'ailleurs avec d'autres facteurs : climatiques, pédologiques, orographiques, etc. (Cramer, 1984; Becker, 1985; Rehfuss, 1987). Cette pollution atmosphérique comprendrait essentiellement comme agents l'ozone et un dépôt acide (dépôt humide + dépôt sec) (Prinz *et al.*, 1984; Skeffington et Roberts, 1985; CEC, 1987).

Suite à la présence de ce dépôt acide, les recherches actuelles s'intéressent particulièrement à l'impact physiologique de celui-ci sur les différents pH intracellulaires et sur le pouvoir tampon des tissus. En effet, dans les feuilles, de nombreux processus métaboliques dépendent de pH optimum. Des dysfonctionnements physiologiques apparaissent quand les effets de facteurs extérieurs ou intérieurs ne peuvent plus être contrebalancés par les systèmes de régulation internes. Ces dysfonctionnements peuvent être causés, entre autres, par des changements de pH qui affectent en particulier la structure et le fonctionnement des membranes, de sorte que le processus de transport entre cellules et entre compartiments cellulaires soit perturbé (Smith et Raven, 1979; Nieboer et MacFarlane, 1984).

Les tissus foliaires sont d'autant plus aptes à supporter l'agression de dépôts

acides qu'ils sont capables de les «neutraliser» grâce à un complexe anionique puissant jouant le rôle de tampon d'acidification. Ce complexe constitue le pouvoir tampon des tissus foliaires et représente notamment leur potentialité en acides organiques susceptibles d'absorber l'acidité extérieure.

Ces études ont déjà été abordées dans le cas des gaz polluants potentiellement acides comme SO₂ et NO₂. En effet, ces gaz, après dissolution dans la phase aqueuse de l'apoplaste et des compartiments cellulaires, peuvent former plus ou moins de composés anioniques (HSO₃⁻, SO₃²⁻, NO₂⁻, NO₃⁻) et produire des protons qui diminuent le pH. Cette diminution du pH est fonction de la vitesse de production des protons et du pouvoir tampon de la phase aqueuse, si l'on néglige les mécanismes de régulation des cellules (Pfanzen et Heber, 1986).

Il a été démontré que dans les feuilles soumises à une pollution SO₂, ce gaz entraînait une diminution du pouvoir tampon des tissus qui s'accompagnait d'une baisse du pool de substances tampons comme les acides organiques (acides quinique et shikimique principalement) (Jager et Klein, 1977; Wind, 1979; Grill *et al.*, 1980). Des résultats similaires ont été obtenus dans le cas de pollutions par le fluor (Scholz, 1974; Huttunen *et al.*, 1981). Ces travaux avaient généralement pour but de diagnostiquer précocement les effets de gaz polluants, avant l'apparition des nécroses foliaires visibles.

Parallèlement, il a été constaté que les feuilles qui avaient le plus faible pouvoir

tampon étaient les plus sensibles aux gaz polluants (Grill et Hartel, 1972; Scholz et Knabe, 1976; Jager *et al.*, 1985).

Le pouvoir tampon serait un important facteur génétique qui interviendrait dans la résistance des arbres vis-à-vis des pollutions. Scholz et Reck (1977) estiment à 78% la valeur de ce facteur génétique dans le cas de la résistance à la pollution acide de *Picea abies*.

A partir de ces travaux, les mécanismes de régulation du pH cellulaire intervenant au niveau de la capacité tampon ont été schématisés sur la Figure 1.

Avec l'apparition du phénomène des pluies acides, plusieurs auteurs (Scholz et Reck, 1977) ont étudié les effets des pluies ou brouillards simulés sur les pH intracellulaires et sur la capacité tampon des feuilles.

Bytnerowicz *et al.* (1986) constatent qu'après 8 h d'exposition à des brouillards de pH 2,4 et 2, les pH d'extraits foliaires de haricots avaient diminué de 0,12 et 0,18 unité de pH respectivement. Wolfenden et Wellburn (1986), lors d'exposi-

tion à des brouillards de pH 4 d'aiguilles d'épicéa de Sitka durant 21 semaines (5 min/jour), ne constatent de changement du pouvoir tampon que dans les aiguilles de un an, et ceci uniquement dans la zone des pH alcalins.

En 1987, ces auteurs (Wellburn et Wolfenden, 1987) montrent grâce à la technique de la RMN du P31 que dans les aiguilles ayant subi un brouillard acide (pH4), le pH cytoplasmique reste inchangé alors que le pH vacuolaire décroît significativement.

Ces études se rapportent uniquement à des expériences de laboratoire, et seul Cape (Cape *et al.*, 1987), dans le cadre de la mise au point de méthodes de diagnostics précoces du dépérissement des forêts attribué aux «pluies acides», a mesuré les variations *in situ* du pouvoir tampon d'aiguilles d'épicéa provenant de différentes régions plus ou moins polluées d'Europe. Il constate, dans les régions les plus polluées, une diminution du pouvoir tampon des aiguilles de un an dans la zone des pH alcalins.

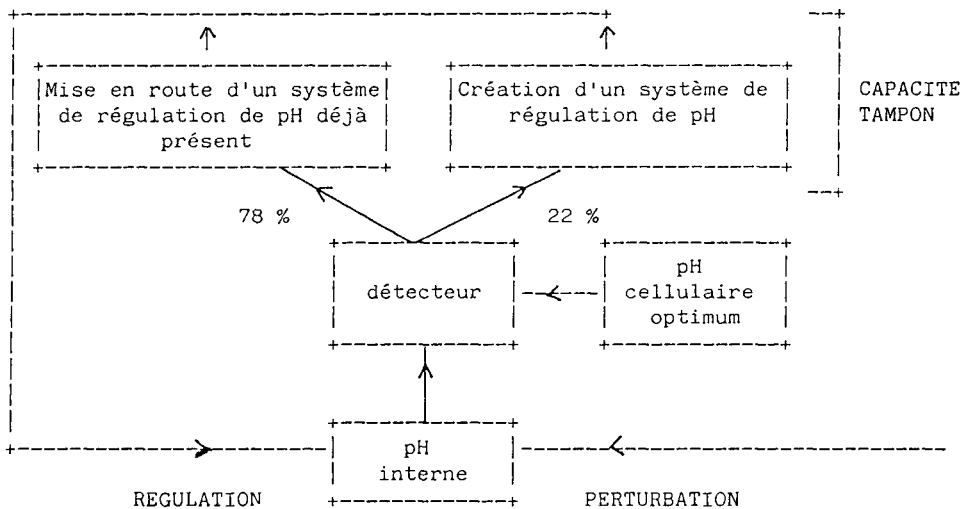


Fig. 1. Schéma de la régulation du pH cellulaire adapté de Scholz et Reck (1977).

Le but de notre travail, à partir de prélèvements effectués dans une région limitée concernée par le dépérissement des forêts a été :

- de mesurer le pH et le pouvoir tampon des aiguilles d'épicéa et de sapin sain ou présentant différents niveaux de dépérissement;
- d'établir les relations qui existent entre les différentes valeurs du pH et du pouvoir tampon des aiguilles et les différentes classes de dépérissement des arbres, ceci afin de savoir si les «causes du dépérissement» sont capables de modifier à la longue le pouvoir tampon des tissus foliaires;
- de rechercher l'importance exacte du dépôt acide dans les variations du pH et du pouvoir tampon observées;
- de définir les possibilités d'utiliser la mesure du pH et/ou du pouvoir tampon des aiguilles comme méthode de diagnostic précoce du dépérissement des arbres.

Matériel et Méthodes

Matériel végétal

Les prélèvements végétaux ont été effectués dans les Vosges dans 70 placettes du réseau Deforpa (1986). Ces 70 placettes sont situées uniquement sur 2 transects proches de ce réseau, ceci de façon à réduire autant que possible l'influence du sol, du climat, *etc.*, sur la réponse des arbres.

Cinq arbres sont prélevés par placette. Environ la moitié des prélèvements est constituée d'épicéas (*Picea abies*), l'autre moitié étant constituée de sapins (*Abies alba*). La majorité des arbres sont âgés de 70 à 100 ans.

Les prélèvements ont été effectués au fusil dans le sommet des houppiers (tiers supérieur), au cours du mois d'octobre 1986. Cette période, située après l'arrêt de la croissance, se caractérise par une relative stabilité des différentes activités métaboliques dans les aiguilles (repos végétatif) avant la période hivernale (Guehl, 1985).

La notation des différentes classes de dépérissement des arbres sur lesquels ont été effectués les prélèvements est celle adoptée dans le programme Deforpa :

- classe 1 : 0-10% de chute d'aiguilles : arbres sains;
- classe 2 : 10-25% de chute d'aiguilles : arbres faiblement détériorés;
- classe 3 : 25-60% de chute d'aiguilles : arbres fortement détériorés;
- classe 4 : 60-100% de chute d'aiguilles : arbres dépérissants;
- classe 5 : 100% de chute d'aiguilles : arbres morts.

Dans le cadre de cette étude, nous avons divisé la classe 3 en 2 sous-classes : 3A (25-40%) et 3B (45-60%). La plupart des arbres de classe 3 appartenaient à la sous-classe 3A. Après les prélèvements, les aiguilles sont rapidement séparées par année, détachées du rameau au moyen d'azote liquide et stockées au congélateur à -25°C . Dans la majorité des cas, les aiguilles ne présentaient pas de symptôme visible.

Détermination du pH et du pouvoir tampon

Les aiguilles sont broyées dans de l'eau distillée (2 g d'aiguilles dans 20 ml d'eau, broyeur Ultraturrax (IKA), 2 passages de 20 sec), puis centrifugées à (6 000 t/min pendant 15 min). Le surnageant est ensuite congelé à -25°C jusqu'au moment de l'analyse.

La détermination du pH initial et du pouvoir tampon des extraits d'aiguilles, ramenés à 20 ml, est effectuée au moyen d'un titrimètre automatique (Schott-Gerate), et ceci uniquement dans la région des $\text{pH} > \text{pH initial}$, au moyen de soude N/20 au débit de 2 ml/min.

Le pouvoir tampon est défini comme le nombre de milliéquivalents OH^- qu'il faut ajouter pour passer d'un pH à un $\text{pH}+1$ par 100 g de poids frais (Sidhu et Zakrevsky, 1982).

Remarque : lors des mesures de ce pouvoir tampon, l'homogénéisation des tissus détruit la compartimentation intracellulaire des différentes substances tampons. On admet que la réponse à la soude des tissus homogénéisés est équivalent à la réponse moyenne des tissus intacts (Scholz et Reck, 1977). Le pH du surnageant obtenu par cette méthode ($3,5 < \text{pH} < 4$) reflète selon toute vraisemblance le pH vacuolaire (Pfanzen et Heber, 1986).

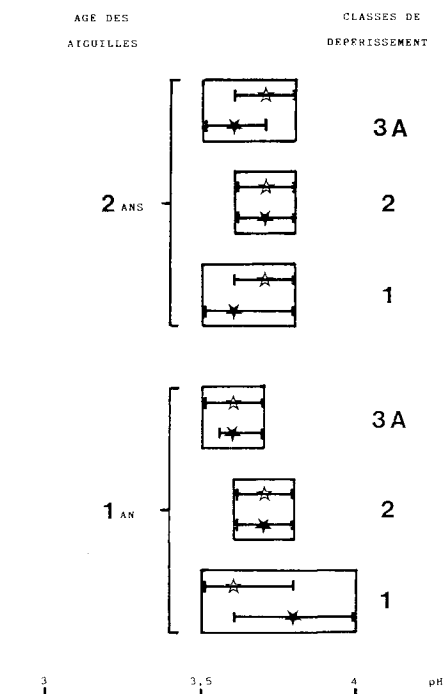


Fig. 2. pH des tissus foliaires des épicéas (☆) et des sapins (★) sains (1) et dépérissants (2-3A).

Représentation des résultats

La méthode statistique utilisée pour représenter et analyser nos résultats est celle mise au point par Tuckey (1977) : la méthode des quartiles. Dans cette méthode, un échantillon est représenté par la médiane des n valeurs de ses n mesures, la dispersion des résultats étant représentée par les quartiles. La médiane est la valeur de la mesure $n/2$ après que les n valeurs des n mesures aient été classées selon une distribution en fréquence. Les quartiles correspondent aux valeurs des mesures $n/4$ et $3n/4$ de part et d'autre de la médiane de la distribution.

Résultats

pH des aiguilles

Sur la Figure 2, nous avons représenté respectivement les pH des aiguilles de

sapin et d'épicéa de un et 2 ans, et ceci pour les classes 1, 2 et 3A de dépérissement des arbres.

Nous constatons qu'il n'y a aucune variation significative du pH des aiguilles en fonction de la classe de dépérissement. De plus, ces aiguilles ont sensiblement toutes le même pH ($3,7 \pm 0,1$), que ce soient des aiguilles de sapin ou d'épicéa et qu'elles aient un ou 2 ans.

Pouvoir tampon des aiguilles d'arbres sains

Dans les arbres sains, les variations du pouvoir tampon des aiguilles suivant des pH de plus en plus alcalins ont été étudiées en fonction :

- de l'âge des aiguilles;
- de l'espèce des arbres.

Sur les Figures 3a et 3b nous avons reporté les variations du pouvoir tampon des aiguilles de un et 2 ans respectivement en fonction de l'espèce : sapin et épicéa.

Sur les Figures 4a et 4b, nous avons reporté les variations du pouvoir tampon des aiguilles chez le sapin et l'épicéa respectivement en fonction de l'âge de celles-ci : un et 2 ans.

D'une manière générale, nous constatons que chez le sapin et l'épicéa, et ceci pour des aiguilles de un et 2 ans, le pouvoir tampon de celles-ci varie en fonction du pH. Il est maximum au niveau du pH initial; il diminue ensuite pour atteindre un minimum aux environs de pH 6 pour remonter par la suite. Pour des pH voisins de 10, le pouvoir tampon est inférieur à celui du pH initial dans les aiguilles de un an, et supérieur dans les aiguilles de 2 ans.

Les résultats montrent d'une façon plus précise que :

- en fonction de l'âge des aiguilles, chez le sapin comme pour l'épicéa : pour des pH < 6 , le pouvoir tampon des aiguilles

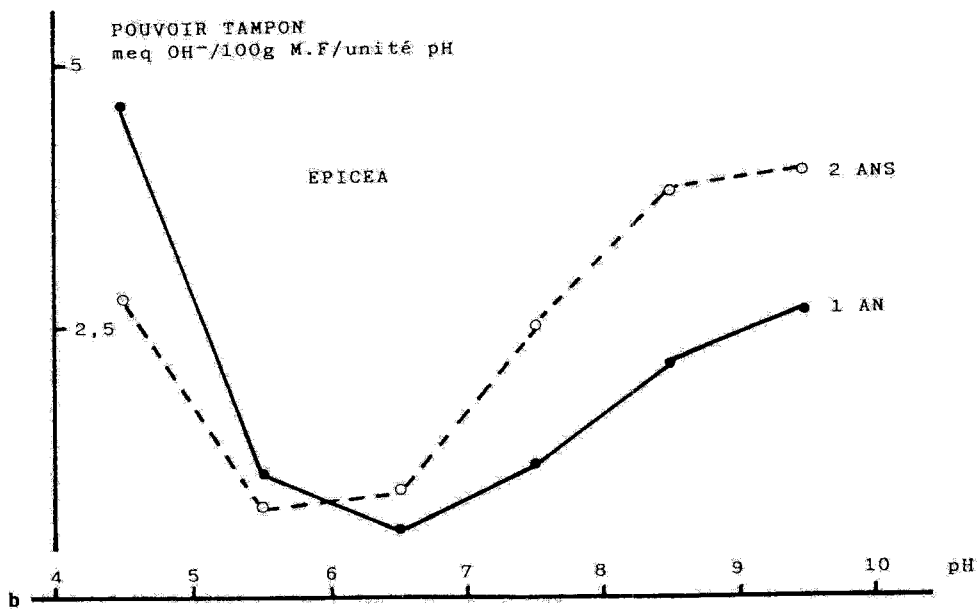
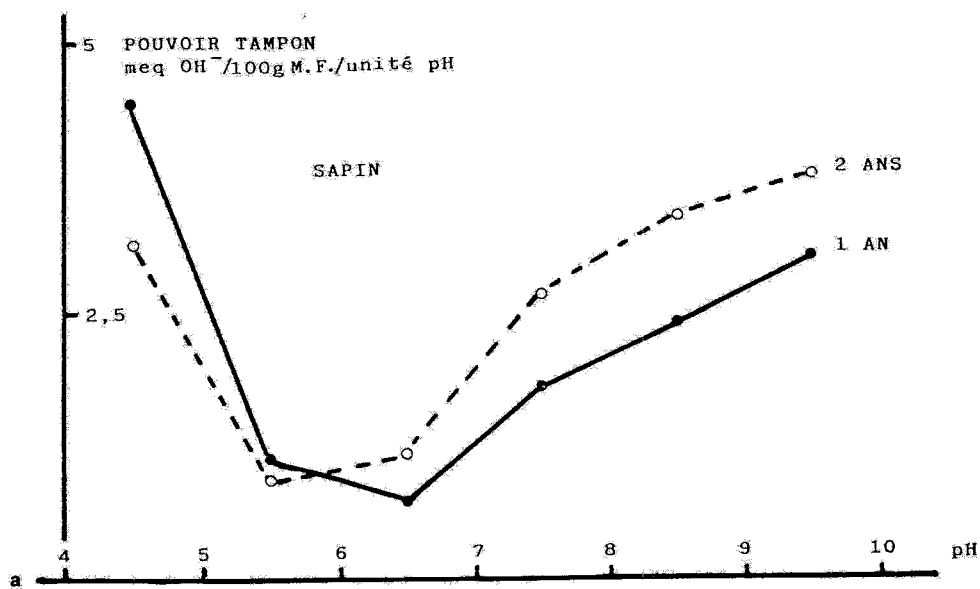


Fig. 3a et b. Variations du pouvoir tampon des aiguilles de un et 2 ans chez le sapin (a) et l'épicéa (b) sains.

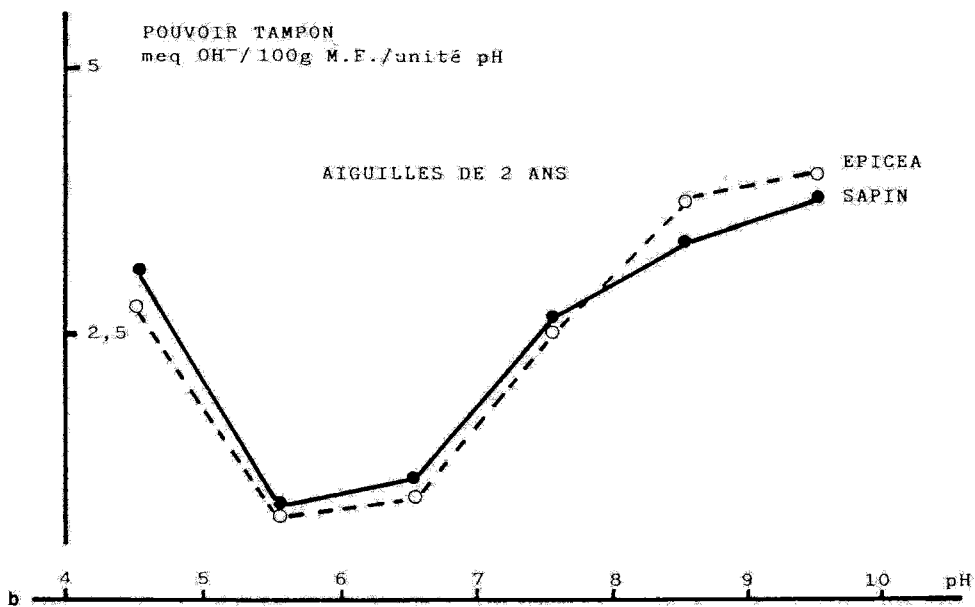
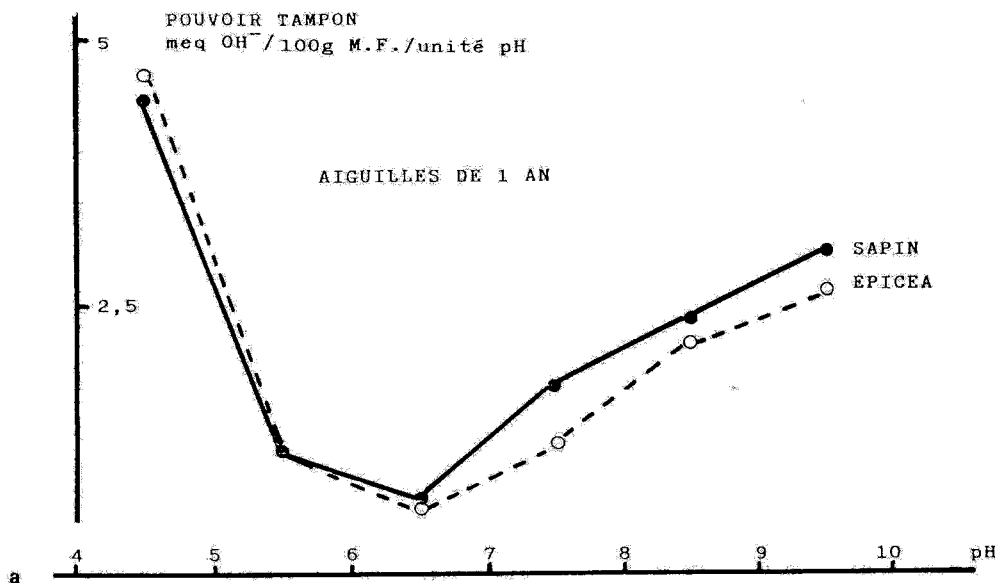


Fig. 4a et b. Variations du pouvoir tampon chez le sapin et l'épicéa sains dans les aiguilles de un an (a) et de 2 ans (b).

de un an est plus grand que le pouvoir tampon des aiguilles de 2 ans; pour des pH > 6, nous observons l'inverse;

– en fonction de l'espèce, dans les aiguilles de un an : pour des pH < 6, le pouvoir tampon des aiguilles est identique

chez le sapin et l'épicéa; pour des pH > 6, le pouvoir tampon des aiguilles de sapin est supérieur à celui des aiguilles d'épicéa. Dans les aiguilles de 2 ans, il n'y a pratiquement pas de différences entre les aiguilles de sapin et d'épicéa, quel que soit le pH.

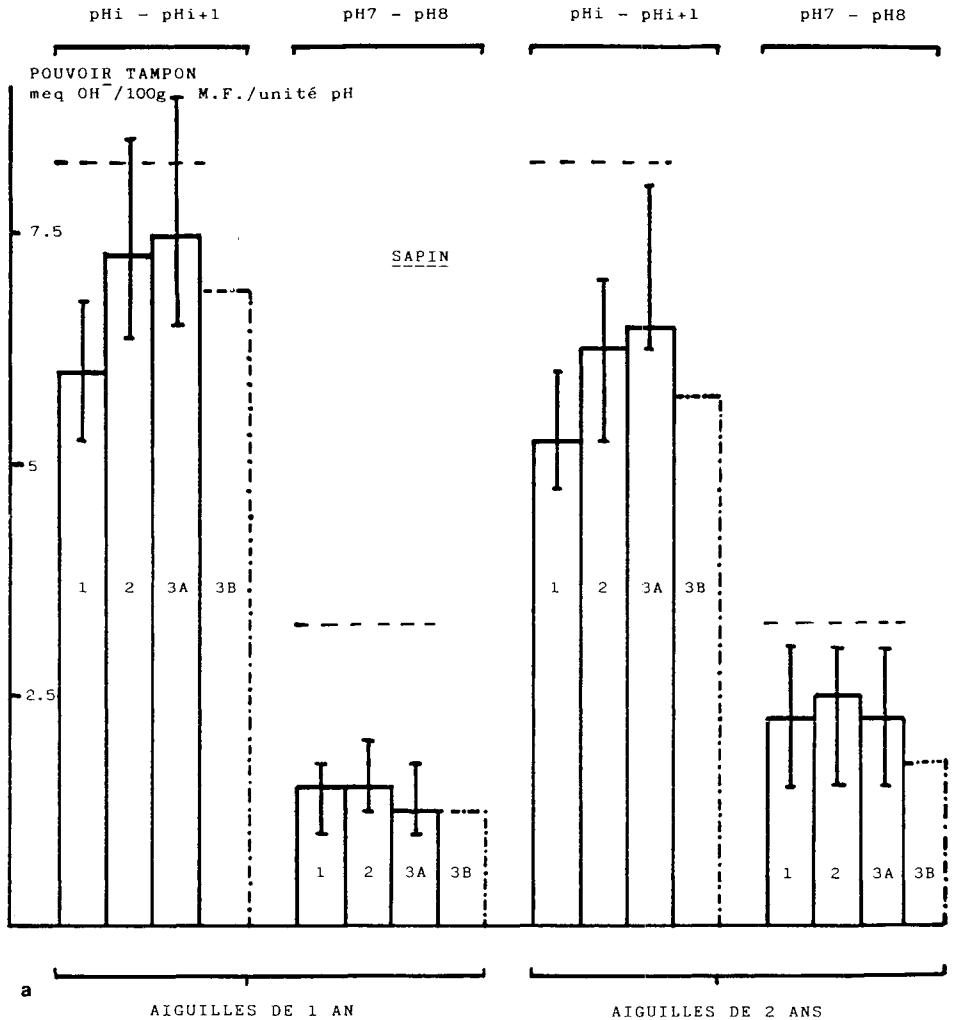


Fig. 5a et b. Variations du pouvoir tampon en fonction des classes de dépérissement de l'âge des aiguilles chez le sapin (a) et l'épicéa (b). Les résultats sous la même ligne pointillée ne sont pas significativement différents ($P > 0,05$).

Il apparaît, à partir de ces résultats, qu'il existe 2 zones intéressantes de pH de part et d'autre du pH 6 pour étudier le pouvoir tampon des aiguilles. Par la suite, nous considérons donc les variations du pouvoir tampon des aiguilles dans les zones : pH initial - $pH_i + 1$ et $pH_7 - pH_8$.

Pouvoir tampon des aiguilles d'arbres dépérissants

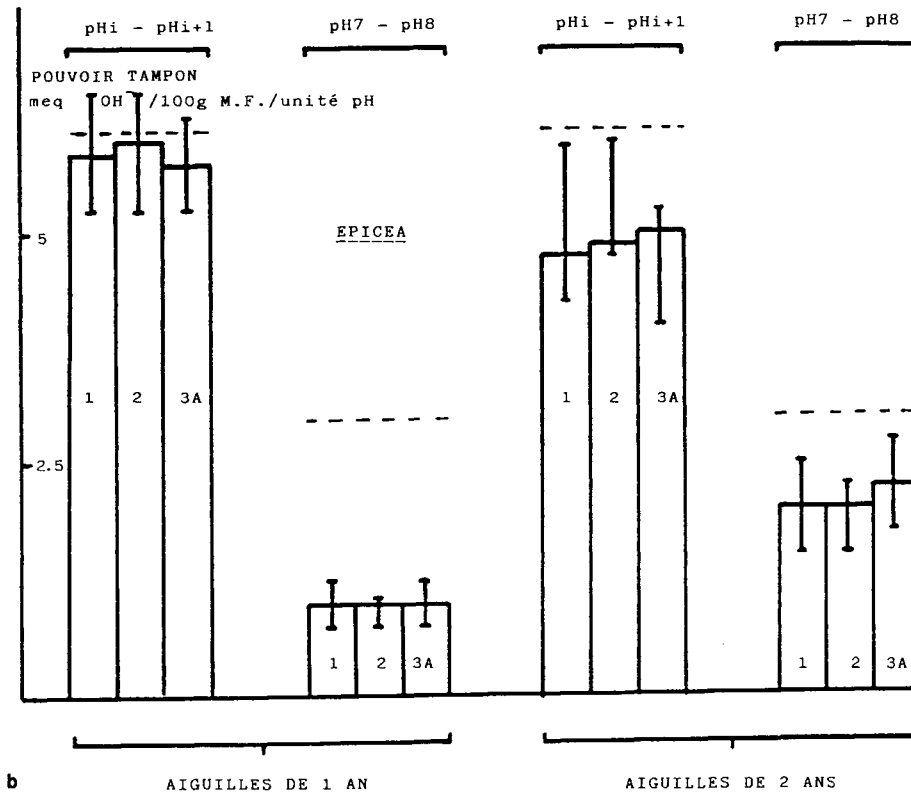
Sur les Figures 5a et 5b, nous avons reporté les variations du pouvoir tampon des aiguilles de un et 2 ans d'arbres de différentes classes de dépérissement, respectivement en fonction de l'espèce : sapin et épicéa.

Sur les Figures 6a et 6b, nous avons reporté les variations du pouvoir tampon

des aiguilles chez le sapin et l'épicéa de différentes classes de dépérissement, respectivement en fonction de l'âge de celles-ci : un et 2 ans.

Les résultats montrent que :

- au niveau des épicéas, aucune différence significative du pouvoir tampon des aiguilles n'apparaît en fonction des différentes classes de dépérissement, et ceci aussi bien dans les aiguilles de un ou 2 ans et quelle que soit la zone de pH prise en compte;
- au niveau des sapins au contraire, une augmentation significative du pouvoir tampon des aiguilles apparaît avec l'accentuation, du dépérissement. Cette variation qui existe aussi bien dans les aiguilles de un



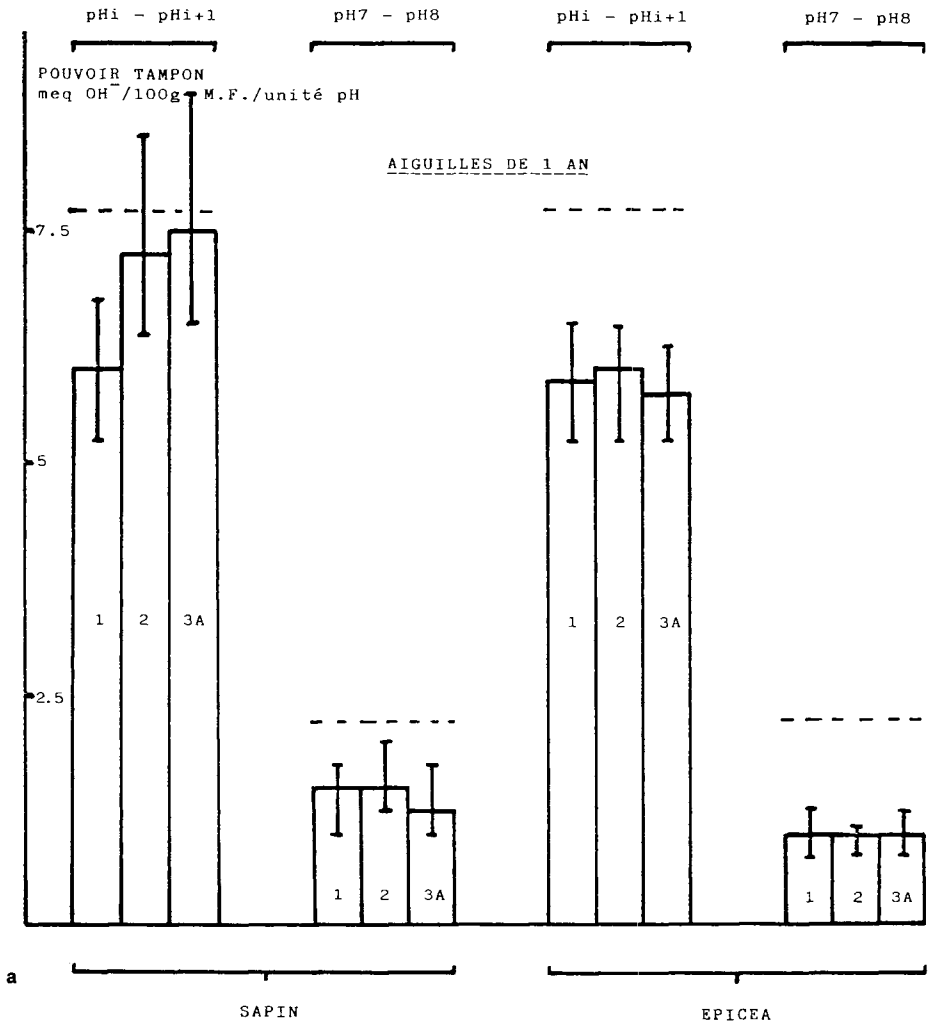


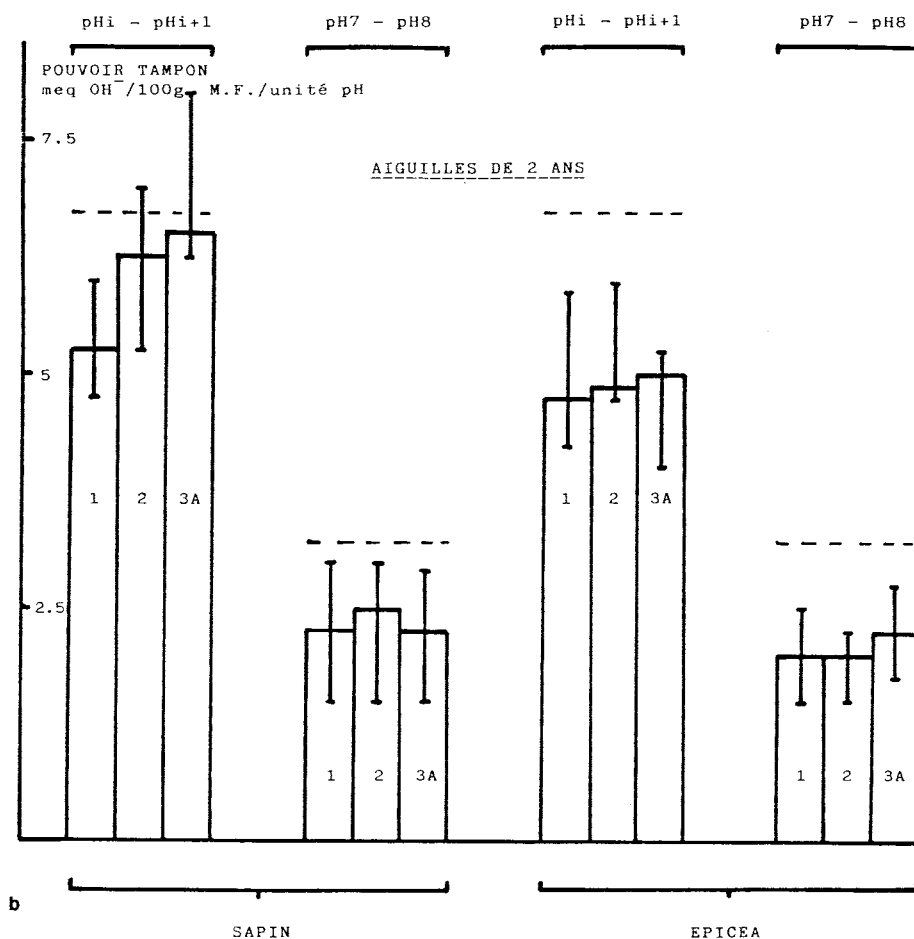
Fig. 6a et b. Variations du pouvoir tampon en fonction des classes de dépérissement et de l'espèce dans les aiguilles de un an (a) et de 2 ans (b). Les résultats sous la même ligne pointillée ne sont pas significativement différents ($P > 0,05$).

an que de 2 ans, n'apparaît que dans la zone des pH acides initiaux;

– le pouvoir tampon des aiguilles de sapin est toujours légèrement supérieur à celui des aiguilles d'épicéa.

Discussion

Cette étude met en évidence que dans les arbres dépérissants des forêts vosgiennes (tout au moins jusqu'à la classe 3A qui correspond à un maximum de 45% de



chute d'aiguilles), le pouvoir tampon des aiguilles d'épicéa ne présente aucune modification, alors que celui des aiguilles de sapin montre une légère augmentation. Parallèlement aucune modification du pH cellulaire n'a été détectée dans les aiguilles d'épicéa et de sapin.

Ces résultats ne correspondent pas à ceux obtenus précédemment dans le cas de pollution SO₂ aiguës (Jager et Klein, 1977) ou d'effets de pluies ou brouillards acides simulés (Wolfenden et Wellburn, 1986; Aussenac *et al.*, 1987), qui

indiquaient que tous ces agents acides entraînaient une diminution du pouvoir tampon des feuilles ou des aiguilles. En règle générale, il a été montré que dans les arbres agressés, que ce soit par des facteurs abiotiques (fluor, SO₂) ou par des facteurs biotiques (champignons) (Grill *et al.*, 1980), le pouvoir tampon a tendance à diminuer. Cependant, Aussenac *et al.* (1987) ont montré que dans les épicéas en état de sécheresse, cet effet se manifeste par un renforcement du pouvoir tampon des tissus foliaires.

Cette diminution du pouvoir tampon est souvent interprétée comme un phénomène de sénescence précoce sous l'effet du stress (Grill et Hartel, 1972). En effet, il a été constaté, comme dans nos expériences, que dans les aiguilles d'arbres sains, le pouvoir tampon diminuait au cours du vieillissement.

Par comparaison avec les études effectuées dans le cadre des pollutions acides (SO_2 , pluies acides), nos résultats qui montrent une stabilité ou une légère augmentation du pouvoir tampon des aiguilles vers les pH alcalins, dans les arbres dépérissants des forêts vosgiennes, laissent à penser que si l'acidité est impliquée dans le phénomène de dépérissement, son impact est faible. Eventuellement d'autres facteurs d'agression non acides pourraient être pris en considération, comme l'ozone, par exemple.

Mais surtout, cette augmentation du pouvoir tampon, sans pouvoir nous renseigner sur le stress à l'origine du dépérissement, montre qu'il y a eu dans les

arbres une stimulation de la capacité des tissus foliaires à résister à ce stress.

Selon les travaux de Pierre (1984), qui concernaient les effets sur les végétaux de doses subnécrotiques de SO_2 , cette augmentation des capacités métaboliques des feuilles est caractéristique de stress qui agissent à des niveaux très faibles. Cette augmentation constituerait un processus général d'adaptation des plantes aux contraintes de l'environnement, tout au moins lorsque celles-ci agissent à des niveaux faibles. Pierre signale en particulier que l'accélération du fonctionnement enzymatique induite par le SO_2 aurait pour conséquence une accumulation simultanée de composés basiques (polyamines) et acides (acides organiques), ce qui aurait pour résultat de maintenir le pH intracellulaire en contrebalançant l'acidification consécutive à la présence de dérivés du SO_2 .

De cette augmentation des capacités métaboliques des feuilles, il résulterait :

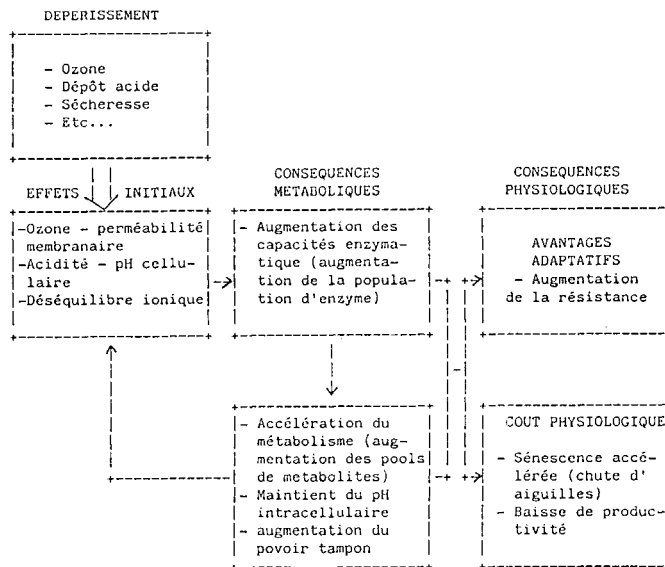


Fig. 7. Schéma de la réponse métabolique et physiologique des arbres au «dépérissement», adapté de Pierre (1984).

- l'acquisition d'une certaine résistance à des stress plus importants;
- une sénescence accélérée des plantes, détectable dans le cas du dépérissement par la chute précoce des aiguilles;
- à plus long terme, une diminution de la productivité des plantes.

L'ensemble des travaux de Pierre a permis d'élaborer un modèle possible de la mise en place et des conséquences des processus d'adaptation d'une plante à un stress agissant à un faible niveau. A partir de nos résultats, nous pensons que ce modèle s'adapte particulièrement bien au problème du dépérissement et en s'inspirant de celui de Pierre nous avons défini le schéma représenté sur la Figure 7.

Pour compléter nos résultats, nous avons indiqué en pointillé sur la Figure 5a, les valeurs du pouvoir tampon d'aiguilles de un et 2 ans de sapin appartenant à la classe 3B. Ces valeurs sont données à titre indicatif car nous n'avons pas un nombre suffisant de prélèvements dans cette classe.

Nous constatons que le pouvoir tampon des aiguilles d'arbres de la classe 3B se caractérise par une baisse comparative à la classe 3A. Nous interprétons cette diminution comme l'indication qu'à ce niveau de dépérissement, les contraintes de l'environnement sont devenues telles que les mécanismes adaptatifs ne sont plus suffisants. Nous pensons qu'à partir de la classe 3B, le stress doit être suffisamment important pour que les aiguilles s'acheminent rapidement vers un état pathologique, qui se caractérise alors par une diminution des capacités enzymatiques et métaboliques, et donc du pouvoir tampon des tissus foliaires.

Dans la seule étude effectuée sur le pouvoir tampon d'aiguilles d'épicéas dépérissants (Cape *et al.*, 1987; Wolfenden *et al.*, 1988), ces auteurs indiquent une baisse du pouvoir tampon des aiguilles de un an avec le dépérissement dans la zone des pH alcalins (pH 7–10), mais pas de variation significative dans la zone des pH acides. Nous pensons que ces résultats qui montrent une baisse du pouvoir tampon, mais également une baisse du pH des aiguilles, sont dus à des niveaux de dépérissement et de pollution beaucoup plus importants que les nôtres.

Au cours de ce travail (Cape *et al.*, 1987), il est signalé que des résultats plus significatifs peuvent être obtenus sur la relation dépérissement-pouvoir tampon des aiguilles, en étudiant les variations du pouvoir tampon au cours du vieillissement, c'est-à-dire l'évolution de la différence entre les aiguilles de un an et celles de 2 ans.

Dans le Tableau I, nous avons reporté l'évolution de la baisse du pouvoir tampon dans la zone des pH acides initiaux entre les aiguilles de sapin de un et 2 ans, ceci en fonction des différentes classes de dépérissement.

Nous mettons en évidence que malgré l'augmentation concomitante du pouvoir tampon dans les aiguilles de un et 2 ans avec le dépérissement, l'écart des pouvoirs tampons au cours du vieillissement va en augmentant.

A partir de ces résultats, nous pensons que dans les sapins dépérissants, la stimulation des capacités métaboliques provoque l'apparition d'un processus de sénescence précoce qui accentue la baisse du pouvoir tampon avec l'âge.

Tableau I. Relation classe de dépérissement – baisse du pouvoir tampon entre les aiguilles de sapins de un et 2 ans.

Classe de dépérissement	1	2	3A	3B
Baisse du pouvoir tampon meq OH ⁻ /100 g MF	0,75	1	1	1,25

Conclusion

L'étude du pH et du pouvoir tampon d'aiguilles d'épicéa et de sapin dépérissants prélevées dans les forêts vosgiennes montre que dans la majorité des arbres :

- le pH des aiguilles ne subit aucune modification;
- le pouvoir tampon des tissus foliaires reste sensiblement constant (épicéa) ou présente une légère augmentation (sapin).

Ces résultats, qui mettent en évidence une stimulation des capacités métaboliques des tissus foliaires, ne renseignent pas sur les stress à l'origine du dépérissement, mais suggèrent fortement que ceux-ci agissent à des niveaux faibles.

Alors que dans le cas des pollutions marquées (SO₂, pluies acides, fluor), la baisse du pouvoir tampon dans les aiguilles a pu être utilisée avec succès pour le diagnostic précoce et la quantification de ces pollutions, nos résultats indiquent que, dans le cas du dépérissement des forêts, l'utilisation en symptomatologie du pouvoir tampon des aiguilles apparaît beaucoup plus difficile.

Cependant, il semble que l'étude de l'évolution du pouvoir tampon des aiguilles au cours de leur vieillissement donne des résultats beaucoup mieux reliés aux différents niveaux de dépérissement des arbres, et pourrait être utilisée en symptomatologie.

Références

Aussenac G., Clément A. & Ghehl J.M. (1987) Influence d'une application combinée de brouillards acides et d'une sécheresse édaphique sur la capacité photosynthétique, la régulation stomatique et le pool anionique des tissus foliaires de l'épicéa commun. DEFORPA, Comptes Rendus Scientifiques 1984-1986, vol. 3, 41-58

- Becker M. (1985) Le dépérissement du sapin dans les Vosges. Quelques facteurs liés au dépérissement des cimes. *Rev. For. Fr.* 37 (4), 281-287
- Bonneau M. & Fricker C. (1985) Le dépérissement des forêts dans le massif vosgien : relations possibles avec la pollution atmosphérique. *Rev. For. Fr.* 37s, 105-126
- Bytnerowicz A., Temple P.J. & Taylor O.C. (1986) Effects of simulated acid fog on leaf acidification and injury development of pinto beans. *Can. J. Bot.* 64, 918-922
- Cape J.N., Paterson I.S., Wellburn A.R., Wolfenden J., Mehlhorn H., Freer-Smith P. & Fink S. (1987) Early diagnosis of forest decline. Report of a pilot study. (In press)
- CEC (1987) Direct effects of dry and wet deposition on forest ecosystems – in particular canopy interactions. In : *Air Pollution Research Report 4*
- Cramer H.H. (1984) Forest damage factors. *Pflanzenschutz Nachr.* 37 (55), 97-334
- DEFORPA (1986) Dépérissement des forêts attribué à la pollution atmosphérique. Réunion de travail, 22-24 janvier 1986, Nancy
- Grill D. & Hartel O. (1972) Zellphysiologische und biochemische Untersuchungen an SO₂ – begasten Fichtennadeln. Resistenz und Pufferkapazität. *Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanst. Wien* 97, 367-386
- Grill D., Linder W. & Jager H.J. (1980) Säuren in SO₂-belasteten und von *Chrysomyxa abietis* befallenen Fichtennadeln. *Phyton* 20 (1-2), 65-72
- Guehl J.M. (1985) Etude comparée des potentialités hivernales d'assimilation carbonée de trois conifères de la zone tempérée (*Pseudotsuga menziesii* Mirb., *Abies alba* Mill. et *Picea excelsa* Link.). *Ann. Sci. For.* 42 (1), 23-38
- Huttunen S., Karenlampi L. & Kolari K. (1981) Changes in osmotic potential and some related physiological variables in needles of polluted Norway spruce (*Picea abies*). *Ann. Bot. Fennici* 18, 63-71
- Jager H.J. & Klein H. (1977) Biochemical and physiological detection of sulfur dioxide injury to pea plants (*Pisum sativum*). *J. Air Pollut. Contr. Ass.* 27 (5), 464-466
- Jager H.J., Bender J. & Grunhage L. (1985) Metabolic responses of plants differing in SO₂ sensitivity towards SO₂ fumigation. *Environ. Pollut.* 39, 317-335

- Nieboer E. & Mac Farlane J.D. (1984) Modification of plant cell buffering capacities by gaseous air pollutants. In : *Gaseous Air Pollutants and Plant Metabolism*. (M.J. Koziol & F.R. Whatley, eds.), Butterworths, pp. 313-330
- Pfanz H. & Heber U. (1986) Buffer capacities of leaves, leaf cells and leaf cell organelles in relation to fluxes of potentially acidic gases. *Plant Physiol.* 81, 597-602
- Pierre M. (1984). *Effets non visibles de la pollution des végétaux par le SO₂ : modifications du métabolisme et coût physiologique chez le haricot (Phaseolus vulgaris)*. Thèse d'Etat, Université Paris 6
- Prinz B., Krause G.H.M. & Jung K.D. (1984) Neuere Untersuchungen der LIS zu den neuartigen Waldschäden. Düsseldorf Geobotanische Kolloquium 1, 25-36
- Rehfuess K.E. (1987) Perceptions of forest diseases in central Europe. *Forestry* 60 (1), 1-11
- Scholz F. (1974) Biochemische Untersuchungen zur Resistenz von Waldbäumen gegen Fluor-immissionen. IUFRO, IX Internationale Tagung über die Luftverunreinigung und Forstwirtschaft, Mariánské Lázně (Tchécoslovaquie), 15-18 octobre 1974, pp. 33-45
- Scholz F. & Knabe W. (1976) Investigations on buffering capacity in spruce clones of different resistance to air pollution. IUFRO XVI World Congress, Oslo 1976, pp. 1-10
- Scholz F. & Reck S. (1977) Effects of acids on forest trees as measured by titration *in vitro*, inheritance of buffering capacity in *Picea abies*. *Water Air Soil Pollut.* 8, 41-45
- Schutt P. & Cowling E.B. (1985) Waldsterben, a general decline of forests in central Europe : symptoms, development and possible causes. *Plant Dis.* 69 (7), 548-558
- Shaw R. (1987) La pollution par les particules atmosphériques. *Pour la Science* 120, 22-31
- Sidhu S.S. & Zakrevsky J.G. (1982) A standardized method for determining buffering capacity of plant foliage. *Plant Soil* 66, 173-179
- Skeffington R.A. & Roberts T.M. (1985) The effects of ozone and acid mist on Scots pine saplings. *Oecologia* 65, 201-206
- Smith F.A. & Raven J.A. (1979) Intracellular pH and its regulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30, 289-311
- Tuckey J.W. (1977) *Exploratory Data Analysis*. Addison-Wesley Publishing Co., Reading, MA
- Wellburn A.R. & Wolfenden J. (1987) Internal pH changes within vegetation in response to acidic precipitation as revealed by high-field ³¹P-NMR. In : *CEC Direct Effects of Dry and Wet Deposition on Forest Ecosystems - In Particular Canopy Interactions*. *Air Pollut. Res. Rep.* 4, 161-166
- Wind E. (1979) Pufferkapazität in Koniferennadeln. *Phyton* 19 (3-4), 197-215
- Wolfenden J., Robinson D.C., Cape J.N., Paterson I.S., Francis B.J., Mehlhorn H. & Wellburn A.R. (1988) Use of carotenoid ratios, ethylene emissions and buffer capacities for early diagnosis of forest decline. *New Phytol.* 109, 85-95
- Wolfenden J. & Wellburn A.R. (1986) Cellular readjustment of barley seedlings to simulated acid rain. *New Phytol.* 104, 97-109