Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss foresty journal = Journal forestier suisse

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 137 (1986)

Heft: 5

Artikel: Effets de la pollution atmosphérique sur le patrimoine génétique de nos essences forestières

Autor: Nanson, Alphonse

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-765155

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 09.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen
Journal forestier suisse

137. Jahrgang Mai 1986 Nummer 5

Effets de la pollution atmosphérique sur le patrimoine génétique de nos essences forestières[1]

Par *Alphonse Nanson*
(Station de Recherches forestières et hydrobiologiques,
B-1990 Groenendaal-Hoeilaart/Belgique)

Oxf.: 425:165

1. Introduction

Cet article constitue dans une certaine mesure une gageure tant il est vrai que les causes du dépérissement des forêts n'apparaissent pas encore clairement; n'a-t-on pas recensé jusqu'à présent plus de 160 hypothèses différentes pour expliquer ce dépérissement (*Impens,* 1985)!

Il semble néanmoins que la pollution atmosphérique y joue un rôle déterminant: soit directement, soit indirectement en affaiblissant les arbres et en les rendant sensibles à d'autres facteurs.

Cette imprécision dans l'identification des causes et dans les mécanismes d'action de celles-ci rend difficile l'interprétation des observations macroscopiques, notamment à divers niveaux de variation génétique.

Par exemple, on peut concevoir à priori que l'ordre de classement de la résistance de divers éléments génétiques (espèces, provenances, familles, individus) puisse ne pas être le même suivant que la pollution s'exerce via SO_2, O_3, NO_X, HF, Cl_2, ou par différentes combinaisons de ceux-ci. Dans ce cas, il ne serait pas illogique que des observations réalisées dans différents milieux où les causes sont différentes s'avèrent incohérentes ou contradictoires entre elles.

L'expérimentation en laboratoire ou en chambre à gaz sur de jeunes plants se heurte aussi à diverses difficultés dont les moindres ne sont pas le problème des relations juvéniles-adultes pour la résistance et le fait que ces plants sont isolés de leur écosystème et des interactions complexes qui s'y exercent.

Finalement, l'étude de l'impact de la pollution sur le patrimoine et la structure génétique des populations des essences forestières nécessite l'étude préalable des différences de résistance aux divers niveaux de variation génétique. A

[1] Conférence présentée dans le cadre du cours de perfectionnement SANASILVA des 10/11 décembre 1985 à l'EPF Zurich.

cet égard, les résultats expérimentaux et même de simples observations systématiques sont encore assez rares et une synthèse à ce sujet est sans doute encore quelque peu prématurée.

2. Effets observés

Sur le plan génétique, plusieurs niveaux d'observation peuvent être distingués: tout d'abord le niveau des espèces, ensuite le niveau des provenances (populations) dans les espèces et finalement le niveau des individus dans les provenances.

2.1 Niveau des espèces

Au cours des années 1970, le sapin pectiné a le premier manifesté des signes de dépérissement au point qu'on a parlé d'abord du mystérieux «Tannensterben». Ensuite, l'épicéa, le pin sylvestre et puis même le hêtre et le chêne ont été visiblement touchés. Actuellement, un grand nombre d'espèces sont affectées au point que le vocable «Waldsterben» a remplacé celui de «Tannensterben».

A l'heure actuelle cependant, ces essences forestières ne sont pas affectées de la même façon.

Divers auteurs ont relaté incidemment leurs observations à ce sujet. Parmi ceux-ci, citons: *Rohmeder* et *von Schönborn* (1965) qui établissent un classement de sensibilité au HF en chambres à gaz d'espèces forestières, *Van Haut* et *Stratmann* (1967) cités par *Bucher* (1975) qui font de même avec le NO_2 sur diverses espèces végétales, dont des essences forestières. *Last et al.* (1984) ont publié un tableau à 5 niveaux de sensibilité à la pollution, surtout au SO_2, de diverses espèces forestières. *Schmid-Haas* (1985) et *Anon.* (1985b) donnent aussi des degrés de dégâts par espèces en 1984 et 1985 pour la Suisse; comme en Allemagne du Sud, l'accroissement des dégâts de 1982 à 1984 y a été hallucinant mais en 1985, l'état sanitaire est resté stationnaire avec une légère aggravation pour les feuillus.

Nous avons nous-mêmes effectué des observations macroscopiques *in situ* dans divers arboretums et forêts belges depuis 1984. Bien que réalisées en des lieux et moments différents, ces observations paraissent relativement concordantes, surtout pour les espèces à sensibilité (ou insensibilité) extrême; elles concordent aussi assez bien avec les résultats de la littérature.

Les symptômes de pollution globale sont encore peu marqués en Belgique, sauf sur les plateaux tourbeux acides orientaux (500–700 m) près de la frontière allemande. Nous ignorons quels sont les polluants les plus actifs mais nous croyons que NO_X/O_3 et éventuellement SO_2 jouent un rôle important. Compte

tenu des réserves émises dans l'introduction, le classement de la centaine d'espèces figurant au *tableau 1* doit être considéré seulement comme une base de travail à perfectionner par la suite.

Les observations y sont purement phénotypiques et sont basées sur la symptomatologie allemande, à savoir principalement le jaunissement des aiguilles et feuilles et/ou la chute de celles-ci (Anon., 1985).

Nos observations en Belgique ont porté presque exclusivement sur les résineux. Pour ces derniers, nous avons remanié quelque peu le classement de Last *et al.* (1948) et nous l'avons surtout largement complété. Pour les feuillus, nous nous en sommes remis presque entièrement au classement proposé par Last *et al.* (1984), Bucher (1975) et Schmid-Haas (1985).

A l'intérieur de chaque catégorie, les espèces sont citées sans ordre de classement; les feuillus sont cependant en moyenne moins sensibles que les résineux de la même catégorie.

Tableau 1. Classement provisoire d'espèces forestières suivant leur degré de sensibilité à la pollution globale (d'après divers auteurs et nos propres observations en Belgique).

	1) Sensibles	
a) Résineux	Abies alba	Picea sitchensis
	Picea abies	Pinus silvestris
	Picea omorika	
b) feuillus	Crataegus oxyacantha	Pyrus communis
	Malus acerba	Quercus ilex
	Populus nigra var. italica	
	2) Assez sensibles	
a) résineux	Abies amabilis	Picea glauca
	Abies cephalonica	Picea jezoensis
	Abies concolor	Picea orientalis
	Abies firma	Picea polita
	Abies grandis	Picea pungens
	Abies nordmanniana	Pinus banksiana
	Abies pinsapo	Pinus excelsa
	Larix decidua	Pinus strobus
	Picea engelmanni	Tsuga canadensis
b) feuillus	Alnus incana	Salix alba
	Betula pendula	Salix caprea
	Corylus avellana	Salix fragilis
	Crataegus monogyna	Salix viminalis
	Fagus silvatica	Sorbus aucuparia
	Juglans regia	Tilia cordata
	Populus tremula	Tilia platyphyllos
	3) Moyennes	
a) résineux	Abies homolepis	Cedrus atlantica
	Abies koreana	Cedrus deodara
	Abies lasiocarpa	Juniperus communis
	Abies procera	Larix leptolepis
	Abies veitchii	Pinus contorta
	Pinus monticola	Pinus pinaster
	Pinus ponderosa	Tsuga heterophylla

b) feuillus	Acer palmatum	Fraxinus excelsior
	Acer pseudoplatanus	Laburnum anagyroides
	Aesculus hippocastanum	Prunus avium
	Alnus glutinosa	Prunus padus
	Carpinus betulus	Quercus petraea
	Castanea sativa	Quercus robur
	4) Assez résistantes	
a) résineux	Chamaecyparis lawsoniana	Pinus nigra var. corsicana
	Chamaecyparis pisifera	Pseudotsuga menziesii
	Cryptomeria japonica	Sequoiadendron giganteum
	Ginkgo biloba	
b) feuillus	Acer campestre	Robinia pseudoacacia
	Acer platanoïdes	Salix alba
	Euonymus europaea	Sambucus nigra
	Populus alba	Viburnum opulus
	Populus sp. (hybrides)	Ulmus sp.
	5) Résistantes (jusqu'à un certain point)	
a) résineux	Araucaria araucana	Pinus nigra CV Koekelare
	Libocedrus decurrens	Sciadopitys verticillata
	Pinus mugo	Taxus baccata
	Pinus nigra var. calabrica	Thuya plicata
	Pinus nigra var. nigra	
b) feuillus	Buxus sempervirens	Platanus sp.
	Ilex aquifolium	Prunus spinosa
	Ligustrum vulgare	Quercus rubra

2.2 Niveau des provenances (populations)

Les informations à ce niveau sont encore rares, sans doute parce que les dégâts de pollution non ponctuels ne prennent de l'importance que depuis 1982/83 dans beaucoup de pays.

Tzschacksch et al. (1969) trouvent un comportement différent et une relation positive entre résistance au SO_2 en chambre, et xéricité du lieu d'origine de provenances de *Pinus contorta*. Ils suggèrent la plantation de ces provenances les plus résistantes dans les Monts Métalliques (DDR) pour remplacer l'épicéa qui y est décimé par une pollution massive à base de SO_2. Sur la base des chiffres publiés (4 blocs complets), nous avons refait une analyse de la variance et dérivé les paramètres génétiques suivant notre méthode (*Nanson*, 1970): l'héritabilité génotypique sur les moyennes par provenance s'élève à $h^2_G = 0{,}76^{***}$[1] ce qui est élevé; le coefficient de variation phénotypique entre provenances s'élève à

[1] *** = résultat significatif au niveau a = 1/1000
** = résultat significatif au niveau a = 1/100
* = résultat significatif au niveau a = 5/100
NS = résultat non significatif. (a inférieur à 5/100)

CV_P = 12,4 %, ce qui correspond à un «gain conventionnel» de $DG_c = h^2_G$ CV_P = 0,76 x 12,4 = 9,4 % (voir explications plus loin).

Tzschacksch et *Weiss* (1972) ont montré que des provenances de *Picea abies* réagissent différemment au SO_2.

Kral et *Mayer* (1985) effectuent des essais en vase de végétation sur plants de sapins pectinés *(Abies alba)* de 4 origines différentes: il existe des différences de résistance entre origines vis-à-vis de la sécheresse et de l'acidité (SO_2) de l'eau d'arrosage. Curieusement, les symptômes de l'action de ces deux agents sont similaires et ce sont les origines des milieux les plus secs qui résistent le mieux: non seulement à la sécheresse mais aussi à l'acidité.

Nous avons nous-même effectué des observations systématiques suivant l'échelle allemande (Anon., 1985) de 6 arbres par parcelle dans un dispositif belge de l'Expérience internationale de provenances d'épicéa (1937) à Saint-Hubert (525 m) dans les Ardennes Belges; les dégâts moyens par parcelle figurent au *tableau 2*. La moyenne générale des dégâts est très basse: 0,235 sur une échelle de 0 à 3: les dégâts sont en effet encore peu marqués dans la région.

Tableau 2. Dégats de pollution moyens par parcelle, dans l'Expérience internationale de provenances d'épicéa (1937) à Saint-Hubert (525 m, Ardennes Belges) — Observations suivant l'échelle allemande sur 6 arbres par parcelle le 7-8/10/1985.

No Intern.	*Provenance, Altitude (pays)*	*Bloc A*	*Bloc B*	*Bloc C*	*Bloc D*	*Bloc E*	*Moyen.*
(2	Vilppula, 120 m (SF)	(0,25)	(0,21)	(0,38)	—	—	(0,280)
4	Nes, 300 m (N)	0,29	0,46	0,10	0,13	0,08	0,212
5	Follafoss, 80 m (N)	0,46	0,33	0,54	0,21	0,08	0,324
6	Drängsered, 165 m (S)	0,33	0,38	0,63	0,42	0,13	0,378
7	Wesmoku, 80 m (SU)	0,25	0,17	0,21	0,38	0,21	0,244
8	Pförten, 70 m (DDR)	0,50	0,38	0,25	0,33	0,25	0,342
9	Stolpce, 170 m (SU)	0,29	0,30	0,17	0,04	0,21	0,202
10	Istebna, 620 m (PL)	0,21	0,13	0,04	0,21	0,08	0,134
12	Murat, 900 m (F)	0,29	0,08	0,08	0,21	0,04	0,140
13	Winterthur, 500 m (CH)	0,25	0,67	0,21	0,08	0,29	0,300
14	Val di Fiemme, 1100 m (I)	0,29	0,17	0,04	0,0	0,21	0,142
15	Planice, 750 m (CS)	0,04	0,08	0,21	0,13	0,025	0,115
16	Lankowitz, 530 m (A)	0,25	0,67	0,13	0,33	0,04	0,284
17	Obervellach, 1800 m (A)	0,29	0,46	0,0	0,08	0,04	0,174
18	Obervellach, 900 m (A)	0,38	0,38	0,13	0,13	0,08	0,220
19	Sarajevo, 1200 m (YU)	0,79	0,17	0,19	0,04	0,33	0,304
20	Crucea, 720 m (R)	0,33	0,46	0,33	0,0	0,45	0,314
21	Vadul Rau, 1050 m (R)	0,38	0,29	0,29	0,08	0,170	0,260
(22	Petschiera, 1000 m (BG)	(0,04)	(0,21)	—	—	—	(0,125)
35	Radom, 155 m (PL)	0,21	0,42	0,13	0,04	0,04	0,168
(3	Tyldalen, 550 m (N)	(0,08)	—	—	—	—	(0,08)
	Moyenne:	0,324	0,333	0,204	0,158	0,153	0,235

(...) = Hors analyse statistique.

Tableau 3. Analyse de la variance des dégâts de pollution dans l'Expérience internationale de provenances d'épicéa à Saint-Hubert.

Source de Variation	*D.L.*	*CM*	*F calc.*
Provenance	17	0,003369	1,667 NS (presque *)
Blocs	4	0,140316	6,942***
Résidu	68	0,020213	
Total	89		

$$CV_P = 35{,}0\% \,,\; h^2_G = 0{,}4000 \,,\; \Delta\, G_c = 14\%$$

NS = résultat non significatif.
* = résultat significatif au niveau a = 5%
*** = résultat significatif au niveau a = 1‰

Ainsi que le montre le *tableau 3*, les différences entre blocs sont cependant très hautement significatives (a = 1/1000), le bloc E situé sur le sol le plus superficiel et le plus sec étant le moins touché, ce qui est à l'inverse de notre attente!

Les différences entre provenances sont presque significatives au niveau a = 5/100. L'héritabilité sur les moyennes des dégâts par provenance (dernière colonne du *tableau 2*) est de $h^2_G = 0{,}40$, ce qui signifie que 40 % de la variance entre ces moyennes est attribuable à un effet génotypique (ici provenance). Cette valeur n'est cependant pas tellement élevée par rapport à celles d'autres caractéristiques dans la même expérience (ex. $h^2_G = 0{,}84$ pour la hauteur à 35 ans, Nanson, 1985b).

L'effet provenance n'est donc pas très net dans notre cas, peut-être par suite du faible niveau des dégâts. Le «gain conventionnel» attendu en sélectionnant les 38 meilleures provenances sur cent serait cependant de:

$$DG_c = h^2_G\, CV_P = 0{,}40 \times 35{,}0 = 14\ \%,$$

c'est-à-dire qu'on diminuerait les dégâts de 14 % (suivant l'échelle) en sélectionnant en vue de l'afforestation les 38 % provenances les plus résistantes plutôt qu'en les prenant au hasard.

Les provenances les plus touchées seraient Drängsered (Suède), Follafoss (N), Pförten (DDR), Crucea (R), Sarajevo (YU) et Winterthur (CH) tandis que les moins atteintes seraient: Planice (CS), Istebna (PL), Murat (F), Radom (PL), Obervellach 1800 m (A). Il n'est pas impossible que les origines à climat plus sec soient en moyenne plus résistantes comme l'ont observé les auteurs précédemment cités.

En dehors de cette tendance, aucune variation suivant un cline géographique n'apparaît au contraire de nombreux autres caractères: résistance au froid, débourrement, croissance.

2.3 Niveau des individus

A ce niveau, les informations sont déjà plus fournies. Tout d'abord, la simple observation des peuplements affectés par la pollution montre que les arbres réagissent différemment et que certains d'entre eux résistent relativement bien.

La question principale est de savoir, pour un niveau de pollution déterminé, quelle est l'héritabilité de cette sensibilité, c'est-à-dire quel est le pourcentage de la variabilité observée qui est attribuable à des facteurs génétiques: est-elle négligeable, faible, moyenne ou importante?

Cependant, par raisonnement, on doit s'attendre à ce que cette héritabilité dépende elle-même de l'importance moyenne des dégâts de pollution: de nulle pour 0 % ou pour 100 % de dégâts (avec mort de tous les arbres), cette héritabilité doit passer par un maximum pour des dégâts situés entre ces deux extrêmes.

Rohmeder *et al.* (1962), puis Rohmeder et von Schönborn (1965), soumettent des milliers de greffes d'épicéa et de pin sylvestre récoltées dans des peuplements souffrant de pollution atmosphérique dans la Rhur ou en Bavière à l'action du SO_2 ou du HF dans des chambres à gaz. Ils observent que les clones les plus résistants au gazage proviennent des arbres-mères les plus résistants en forêt; en outre, les clones les plus résistants au SO_2 sont aussi plus résistants au HF. Les résultats sont donc déjà très concordants et laissent supposer une héritabilité génotypique élevée. La multiplication par boutures de vieux arbres résistants est préconisée; on sait maintenant qu'elle se heurte à de grandes difficultés physiologiques et économiques. Des résultats très semblables sont obtenus par *Pollanschütz* (1983) avec des épicéas de Carinthie (A).

Börlitz et *Vogl* (1965) prélèvent des rameaux de mélèze de divers clones, les placent dans des récipients d'eau et les soumettent à l'action du SO_2: les dégâts sont différents d'un clone à l'autre. Les auteurs proposent cette méthode facile et rapide comme test précoce pour la sélection de clones résistants.

Scholz et al. (1979) soumettent des clones d'épicéa de familles de demi-frères à l'action de HF; tenant compte des liens de parenté ils en déduisent au niveau individuel une héritabilité génotypique (transmission par multiplication végétative) de 0,59 et une héritabilité génétique (transmission par graine) de 0,34. Ces valeurs peuvent être considérées comme élevées par rapport à celles d'autres caractères, telles que la croissance par exemple.

Tzschacksch (1972), *Houston* et *Stairs* (1973), Scholz et Knabe (1976) *Karnosky* et Houston (1978) montrent que les différences de résistance à la pollution par SO_2, O_3, des individus de diverses espèces forestières telles que *Picea abies, Pinus strobus*, sont en grande partie attribuables à des facteurs génétiques. L'héritabilité génotypique au niveau individuel serait aussi de l'ordre de 0,60 (60 %).

Braun (1977, 1978) étudie l'action du SO_2 sur des clones d'épicéa; les plus résistants se distinguent par une structure des aiguilles plus xérophytique: rap-

port surface/volume plus faible, stomates plus nombreux et à fermeture plus sensible et plus rapide dès l'apparition des polluants. Une relation entre résistance à la pollution et à la sécheresse semble très probable.

Klein (1980) montre que le classement de clones greffés de *Picea abies* reste sensiblement le même que ce soit vis-à-vis de la résistance à la pollution ou vis-à-vis de la résistance à la sécheresse. On retrouve ainsi une corrélation déjà souvent mise en évidence au niveau des provenances.

Kriebel et *Leben* (1981) montrent chez *Pinus strobus* aux USA, que le pourcentage d'arbres endommagés dans 3 lieux différents est en relation inverse avec le pH des précipitations. Des différences souvent significatives existent aussi au niveau provenances, familles et individus de la même famille; dans ce dernier cas, il n'est pas rare d'observer dans la même parcelle un individu chlorotique et nanifié voisin d'un autre, vert et vigoureux. Des récoltes de graines faites à dix ans d'intervalle dans les mêmes localités montrent que là où il y a eu pollution entretemps (surtout SO_2 et O_3), la nouvelle population issue de graines récoltées sur les arbres plus résistants est beaucoup plus résistante à la pollution: 94 % d'individus sains pour une récolte en 1966 dans 3 zones polluées, contre 76 % pour une récolte en 1955 dans les mêmes zones et 24 % pour une récolte en 1955 dans une zone non polluée. La pression de sélection de la pollution a donc des effets puissants et immédiats sur la structure génétique de la population, entraînant ici comme effet visible et positif un accroissement rapide de la résistance. Parallèlement, cependant, il y aurait perte d'une partie du «pool génétique» de la population mais on ignore ici si beaucoup de gènes valables ont été perdus.

Mejnartowicz (1983), *Müller-Starck* (1985), *Bergmann* et Scholz (1985) montrent aussi par des méthodes biochimiques (isoenzymes) que la structure génétique des populations de *Pinus sylvestris, Fagus silvatica* et *Picea abies* est affectée par la pollution à base de SO_2 ou de composés fluorés.

Cette pollution tend à éliminer certains allèles homozygotes mais surtout à favoriser un degré d'hétérozygotie élevé; c'est-à-dire que les individus résistants se caractérisent surtout par l'état hétérozygotes pour un grand nombre de loci. Une «surdominance» des loci hétérozygotes semble aussi avoir lieu pour un certain nombre d'entre eux.

Tzschacksch (1983) met en évidence des différences dans le degré de résistance au SO_2 de divers clones de pin sylvestre et de douglas. Il en conclut de récolter les graines sur les arbres les plus résistants des peuplements pollués.

Scholz (1981, 1983, 1984, 1985) exprime de nombreuses considérations générales au sujet des effets de la pollution sur la structure génétique des populations. Par exemple, les arbres dominants étant les plus exposés et les plus touchés, leur vitalité et leur capacité de reproduction sont davantage diminuées notamment par suite d'une certaine stérilité du pollen en présence de SO_2.

Il s'ensuit une pression de sélection qui favorise les individus les plus résistants mais sans doute aussi ceux de croissance moindre.

Certains gènes pouvant être propres à certains génotypes sensibles seraient même voués à la disparition.

La pollution, surtout si elle est sévère, doit donc modifier la structure des populations et entraîner un rétrécissement de la variabilité génétique de celles-ci. Cet auteur pense aussi que le problème du dépérissement des forêts ne pourra pas être résolu par la seule action de l'amélioration génétique.

Dans notre expérience internationale de provenances d'épicéa de St-Hubert (1937) l'analyse de la variance de dégâts de pollution portée jusqu'au niveau individuel montre la partition de la variance totale suivante:

2 %:	entre provenances
4 %:	entre blocs
0 %:	pour l'interaction provenances x blocs
94 %:	entre individus dans les provenances!
100 %:	total

La variabilité au niveau individuel est donc énorme, notamment par rapport à celle entre provenances. On ne peut oublier cependant que l'erreur d'observation, qui n'est pas connue mais qui est certainement très importante pour de faibles valeurs observées, est comprise dans la variance individuelle. La «vraie» variance individuelle est donc sûrement sensiblement inférieure. Il n'en reste cependant pas moins vrai que la variabilité au niveau individuel doit être très supérieure à celle au niveau interprovenances.

L'absence d'interaction provenances x blocs signifie notamment que l'ordre de sensibilité des provenances est le même d'un bloc à l'autre quel que soit sa profondeur de sol, sa fertilité et son bilan d'eau. Ce résultat tendrait à donner une grande généralité à l'ordre de classement des provenances.

3. Discussion

3.1 Niveau des espèces

Il apparaît donc que les espèces répondent différemment à la pollution globale.

Bien sûr le classement proposé n'est encore que provisoire et il est encore susceptible de changer suivant la nature des pollutions, leur intensité et même leur durée d'action.

On peut maintenant se demander quel est l'impact de cette sensibilité spécifique différentielle sur nos forêts dans le cas où la pollution continuerait à s'amplifier ou même se maintiendrait au niveau actuel.

Pour les forêts mélangées naturelles ou subnaturelles (forêts jardinées), l'équilibre des espèces va être modifié au détriment des plus sensibles. L'ennui est que les espèces les moins sensibles (voir *tableau 1*) ne sont pas nécessairement les plus désirables pour l'homme et sont souvent représentées par des petits-arbres, arbrisseaux ou buissons: *Taxus baccata, Ligustrum vulgare, Prunus spinosa, Buxus sempervirens, Ilex aquifolium.* Cela veut dire qu'à la limite la forêt peut être détruite et remplacée par des formations arbustives dégradées, elles-mêmes peu capables de maintenir la stabilité des sols (érosion) et celle du régime des eaux (alternance d'inondations et d'étiages très bas).

A l'autre extrême de la sylviculture, c'est-à-dire les forêts pures artificielles, souvent très productives, il semble bien que certaines essences forestières doivent être partiellement ou totalement abandonnées dans les régions les plus touchées au profit d'essences moins sensibles. Le même problème de valeur des espèces résistantes se pose toutefois comme pour les forêts naturelles, bien que dans le cas présent l'appel à des essences exotiques puisse poser moins de difficultés. Au mieux il y aura de toutes façons une forte baisse de la production.

Une révision déchirante des aménagements devra s'ensuivre.

Par exemple, en Belgique, l'épicéa représente un tiers des boisements (200.000 ha) et constitue l'essence économique principale avec un accroissement annuel moyen d'environ 12 m^3 ha^{-1} an^{-1}. Les symptômes de pollution sont encore faibles mais ils s'accroissent régulièrement et paraissent se développer surtout d'est vers l'ouest. Si cette évolution devait se poursuivre et atteindre des niveaux critiques, la sylviculture de cette essence devrait être reconsidérée et sa substitution partielle ou totale par des essences plus résistantes envisagée: par exemple sur des sols filtrants par le Douglas, le Chêne rouge d'Amérique ou le Hêtre, sur des sols à drainage entravé par *Thuja plicata*...

La stratégie d'amélioration génétique des essences forestières devra elle aussi s'adapter et consacrer plus d'efforts à la fois aux espèces résistantes et à l'introduction du critère de résistance à la pollution pour les grandes espèces économiques sensibles. Ce travail d'adaptation sera cependant long et coûteux et il devra probablement se faire au détriment de caractères intéressants comme la croissance par exemple.

A l'échelle globale d'un pays, il est nécessaire de bien peser les pertes, le coût et la durée de réponse des efforts d'adaptation à la pollution vis-à-vis de ceux d'une diminution de celle-ci. Sans compter qu'il ne servirait à rien de créer des arbres résistants à la pollution si la santé de l'Homme devait néanmoins succomber à cette dernière!

3.2 Niveau des provenances

Les résultats à ce niveau sont encore peu nombreux et les différences ne sont pas encore toujours très nettes. Il semble cependant que la résistance à la pollution soit liée à la résistance à la sécheresse.

Des recherches plus étendues et plus approfondies seraient nécessaires avec le maximum d'espèces possibles, surtout dans les régions les plus polluées. Le réseau d'expériences de provenances déjà mis en place sur le terrain par les généticiens forestiers pourrait fournir assez rapidement des résultats à cet égard.

Avec les provenances les plus résistantes et les plus intéressantes à d'autres points de vue (croissance, etc.) des peuplements de conservation génétique pourraient être établis dans divers pays, européens par exemple, dans le cadre d'une coopération internationale. Nos collègues allemands envisagent même le concept d'«évacuation» de provenances intéressantes menacées via des plantations de conservation dans des pays de l'ouest européen peu touchés par la pollution, de façon à pouvoir réutiliser ce matériel dès que la pollution aura diminué en Europe Centrale!

3.3 Niveau des individus

Les résultats existant déjà pour plusieurs espèces montrent que l'héritabilité de la résistance à une pollution modérée est élevée. Cela a pour conséquence que la pression de sélection exercée par une pollution modérée sur les populations d'arbres va se traduire par une évolution rapide de ces populations vers une résistance accrue déjà bien perceptible à la première génération. Ceci n'est bien entendu valable que pour un degré de pollution assez modéré, un degré trop élevé pouvant entraîner la mort de toute la population.

Par exemple, si seulement 5 % (d'où i = 2,06, Nanson, 1967) des arbres les plus résistants peuvent s'interféconder, fructifier et assurer la régénération naturelle, que l'héritabilité génétique est de $h^2_A = 0{,}34$ (Scholz *et al.*, 1979) et que le coefficient de variation phénotypique des dégâts entre arbres est de $CV_P = 25\%$, le gain attendu par génération (à paramètres constants) sera:

$$DG = i\, h^2_A\, CV_P = 2{,}06 \cdot 0{,}34 \cdot 25 = 17{,}5\%$$

S'il était possible de multiplier végétativement ces arbres sans problème et créer ainsi un peuplement artificiel par plantation, sachant que l'héritabilité génotypique est de $h^2_G = 0{,}59$ (Id.), le gain attendu correspondant serait de :

$$DG = i\, h^2_G\, CV_P = 2{,}06 \cdot 0{,}59 \cdot 25 = 30{,}4\,\%$$ [2]

Cette évolution rapide vers une résistance accrue peut cependant ne pas se faire sans mal.

Tout d'abord, certains caractères intéressants pour l'homme (croissance, rectitude de la tige, qualité du bois, etc.) peuvent très bien être génétiquement

[2] Ces estimations ne sont pas parfaitement exactes car elles supposent un seuil de sélection parfaitement tranché, ce qui n'est qu'imparfaitement réalisé en cas de sélection naturelle; les valeurs estimées ne doivent donc être considérées que comme ordres de grandeur.

corrélés négativement avec la résistance à la pollution. Dans ce cas, toute sélection en faveur de la résistance se traduirait par un gain corrélé négatif sur les caractères intéressants. Malheureusement, les quelques résultats expérimentaux obtenus suggèrent plutôt l'existence de ces corrélations négatives.

Ensuite, une contraction rapide des populations suite à l'action d'un facteur sélectif, nouveau et brutal, est de nature à entraîner un appauvrissement prononcé de la diversité de ces populations. Or la vigueur et la capacité d'adaptation des populations dépendent directement de cette diversité génétique.

Divers généticiens des populations allemands insistent beaucoup sur ce point, dont *Gregorius et al.,* qui font une synthèse à ce sujet. Selon eux, une trop grande restriction de la diversité génétique d'une population en réduisant sa capacité d'adaptation peut amener à terme sa disparition pure et simple, accompagnée d'une déstabilisation de l'écosystème. Si les populations disparaissent de la sorte les unes après les autres, c'est l'existence de l'espèce elle-même qui peut finalement être mise en jeu. C'est ainsi que disparaîtrait de la planète, en moyenne, une espèce végétale ou animale par jour!

La pollution est aussi de nature à accroître considérablement le taux de mutations géniques et de mutations chromosomiques (délétions, duplications, translocations, inversions, aneuploïdie). Une partie importante de ces mutations peut aussi avoir lieu à l'haplophase (grains de pollen très sensibles au SO_2) suivant un processus encore mal connu. Comme l'expérimentation l'a démontré, l'énorme majorité des mutations est défavorable: environ 999/1000! Le danger d'incorporation de gènes aberrants ou néfastes dans les populations soumises à la pollution est donc considérable malgré que la pression de sélection puisse en principe en éliminer une grande partie. Ce danger est d'autant plus prononcé chez les essences forestières que beaucoup de gènes ne s'y expriment qu'au cours de phases de développement tardives et qu'ils échappent donc à la pression de sélection dans les premières phases.

Finalement, la pollution semble agir d'une façon différentielle au niveau des processus de reproduction (ex. pollen de certains individus rendus inviables par SO_2, graines malformées et plus petites) et dès lors affecter les fréquences géniques et la structure des populations d'une façon difficilement prévisible.

3.4 Mesures éventuelles à prendre

3.4.1 Réduction sensible de la pollution

Bien que toutes les causes et leurs interactions ne soient pas encore entièrement élucidées, la réduction de la pollution apparaît à la réflexion comme la mesure à la fois la plus nécessaire et la plus radicale. En comparaison, les autres mesures n'apparaissent guère que comme des palliatifs longs, coûteux et incertains.

Cette réduction de la pollution se heurte cependant à des habitudes de laxisme et à des enjeux économiques importants.

Néanmoins, si la pollution continue à augmenter, on peut se demander si au dépérissement des forêts ne succédera pas celui de l'homme. En effet, dès maintenant l'Organisation Mondiale de la Santé signale un arrêt de l'accroissement de l'espérance de vie et même une décroissance de celle-ci dans divers pays industrialisés concomitante d'une hausse continue des allergies, affections respiratoires et cardiovasculaires, leucémies et cancers. Dès lors, le combat pour le sauvetage des forêts est aussi en fait un combat pour la santé de l'homme. S'il se solde par une défaite, un «day after» écologique n'est plus impensable.

Du point de vue économique, il conviendrait de respecter le principe de droit qui est que celui qui porte préjudice à autrui doit le réparer, c'est-à-dire que le «pollueur doit être le payeur».

Des dispositions législatives d'indemnisation rapide devraient être créées et rendues efficaces de sorte que «la peur de payer» devienne le début de la sagesse et de la réduction de la pollution. Toute activité polluante devrait être sévèrement taxée et de manière plus que proportionnelle au volume des émissions polluantes; en revanche les activités non polluantes devraient être détaxées. En outre, toute firme industrielle polluante devrait être tenue d'engager un programme de dépollution (exemple: réduction de moitié); il est juste et d'ailleurs conforme à la vérité économique des prix que ces frais soient répercutés dans le prix de vente final. De la sorte les produits engendrant plus de pollutions seraient plus chers et moins compétitifs alors qu'actuellement ils sont artificiellement soutenus et moins chers et que la différence représente les coûts sociaux supportés injustement par la Société ou des tiers.

3.4.2. Mesures génétiques transitoires

En attendant qu'on s'attaque aux causes premières, des mesures génétiques transitoires peuvent être envisagées, surtout dans les pays les plus sévèrement touchés.

1) Recherches sur les composants génétiques de la résistance

Ces recherches peuvent être développées au niveau des espèces, des provenances et des individus, *in situ* et en laboratoire. Le réseau d'arboretums et d'expériences comparatives *in situ* installé depuis longtemps notamment dans le cadre des programmes d'amélioration génétique peut être observé, mesuré et analysé assez rapidement si des moyens suffisants sont alloués.

Des expériences en laboratoire de résistance à divers polluants peuvent aussi être mises en route. Le but général est de mieux comprendre les causes et d'évaluer l'efficacité de contre-mesures génétiques éventuelles.

2) Amélioration pour la résistance

A partir des acquis scientifiques du point précédent, l'amélioration pour la résistance pourrait être éventuellement envisagée au niveau des espèces, provenances, individus. Il convient de répéter qu'il s'agit là d'un processus lent, coûteux et incertain, et qu'il se ferait probablement au détriment d'autres caractères économiquement très importants, tels que la croissance.

De toutes façons, les variétés améliorées produites, qu'il s'agisse des «variétés synthétiques» issues des vergers à graines ou des «variétés multiclonales» multipliées végétativement, doivent dorénavant présenter une richesse et une diversité génétique suffisantes. Elles doivent donc être issues d'un nombre de clones suffisant, eux-mêmes suffisamment diversifiés, et combinés de façon à conférer un degré d'hétérozygotie maximum à la variété produite. A cet égard, nos nouveaux vergers à graines évolutifs (Nanson,1985a) ont été conçus dans cette optique et répondent à ces nouvelles exigences.

La production d'hybrides doit aussi être encouragée.

3) Sélection de nouveaux peuplements à graines résistants

Dans les régions touchées, le critère de résistance peut passer exceptionnellement en premier lieu. Cela n'est d'ailleurs pas exclu par les Directives CEE de 1966 et 1975.

Une campagne de re-sélection avec inscription au Catalogue officiel devrait être lancée dans les régions touchées.

4) Préservation de la diversité génétique

a) *In situ*

La regénération naturelle des peuplements naturels et même artificiels s'ils sont de bonne provenance est un des moyens les plus efficaces de conserver la diversité génétique dans le maximum de son ampleur.

b) *Ex situ*

Des stocks importants de graines et des peuplements de conservation génétique pourraient être constitués dans divers pays à partir de:

– peuplements résistants;

– bons peuplements menacés à installer dans des régions non polluées («évacuation»);

– bonnes provenances d'espèces assez résistantes (douglas, *thuja plicata,* etc.).

Des banques de génotypes représentés par des clones ou de petits lots de graines de familles, variétés ou provenances pourraient aussi être établies dans le cadre de programme d'amélioration via parcs à clones, vergers à graines évolutifs, conservation *in vitro* , conservation des graines à long terme au congélateur, etc.

Des mesures de conservation prises hors de ce cadre risquent de s'avérer très coûteuses ou irréalisables.

4. Conclusions

1) Les résultats expérimentaux concernant les effets de la pollution sur le patrimoine génétique des essences forestières sont encore peu nombreux. Diverses difficultés expérimentales doivent encore être surmontées.

2) Néanmoins, des différences génétiques plus ou moins bien marquées apparaissent dans la sensibilité à la pollution au niveau des:
– espèces
– provenances
– individus.

3) Un classement provisoire de sensibilité des espèces à la pollution globale est proposé (*tableau 1*).

4) Les différences entre provenances sont encore peu étudiées et n'apparaissent pas toujours très clairement. Une relation avec la résistance à la sécheresse se dessine.

5) La variation individuelle paraît considérable et son héritabilité élevée. Il s'ensuit que la pression de sélection de la pollution s'y exerce puissamment, modifie les fréquences géniques et la structure des populations qui évoluent rapidement dans le sens d'une résistance accrue. Cette évolution s'accompagne vraisemblablement d'effets secondaires défavorables dont notamment: gains indirects négatifs sur d'autres caractères (croissance), diminution de la diversité génétique et donc du pouvoir d'adaptation des populations.

6) Des mutations délétères engendrées par la pollution sont susceptibles de s'incorporer dans les populations et d'altérer leur patrimoine génétique.

7) Bien que quelques incertitudes subsistent, la réduction de la pollution apparaît comme la seule mesure réellement efficace. Cette réduction de la pollution apporterait d'ailleurs une solution à de graves problèmes de santé publique et de cadre de vie.

8) En attendant certaines mesures génétiques pourraient être envisagées: recherches sur les composants génétiques de la résistance, amélioration pour la résistance, sélection de peuplements à graines résistants, préservation de la diversité génétique par des mesures *in situ* et *ex situ*. Cependant, vis-à-vis de la réduction de la pollution, ces mesures n'apparaissent guère que comme des palliatifs longs, coûteux et incertains.

Zusammenfassung

Auswirkungen der Luftverschmutzung auf das Erbgut unserer Waldbäume

Der Einfluss der Luftverschmutzung auf das forstliche Erbgut ist noch wenig erforscht.

Genetisch bedingte Unterschiede in der Empfindlichkeit gibt es aber sowohl zwischen den Baumarten wie auch zwischen Provenienzen und Einzelindividuen.

Auf Stufe Individuum scheint die Vererbbarkeit der unterschiedlichen Empfindlichkeiten hoch zu sein. Bei starkem Selektionsdruck ist es daher möglich, dass der Genpool sich im Sinne einer gesteigerten Immissionstoleranz schnell ändern kann. Dieser Effekt könnte von negativen Sekundäreffekten begleitet sein; so durch verringertes Wachstum, verkleinerte genetische Vielfalt und geringere Anpassungsfähigkeit.

Die durch die Luftverschmutzung erzeugten ungünstigen Mutationen führen möglicherweise zur Verschlechterung des Erbgutes.

Die Verminderung der Luftverschmutzung scheint die einzige wirkungsvolle Massnahme für unsere Wälder, für die Volksgesundheit und für die Umwelt zu sein. Die übrigen Massnahmen sind eher unsichere und kostspielige Notbehelfe.

Übersetzung: *B. Wasser*

Bibliographie

Annon. (1985a) Zum Erkennen von Immissions-Schäden an Waldbäumen 1983. Allg. Forst Z., Sonderdruck, 16 p.

Annon. (1985b) Résultats de l'inventaire Sanasilva des dégâts aux forêts. Off. féd. for. Berne; Inst. féd. Rech. for. Birmensdorf, déc. 1985, 47 p.

Bergmann, F., Scholz, F. (1985) Effects of selection pressure by SO^2 pollution on genetic structures of Norway Spruce (*Picea abies*) in: Gregorius, H. (ed.): Population Genetics in forestry, Springer, Berlin, 267-275.

Börtitz, S., Vogl, M. (1965) Physiologische und biochemische Beiträge zur Rauchschadenforschung. Versuche zur Erarbeitung eines Schnelltestes für die züchterrische Vorselektion auf Rauchhärte bei Lärchen. Züchter, *35*, 7, 307-311.

Braun, G. (1977) Über Ursachen der Immissionsresistenz bei Fichte und Folgerungen für die Resistenzzüchtung. Fortw. Cbl., *96*, 62-67.

Braun, G. (1978) Über die Ursachen und Kriterien der Immissionsresistenz bei Fichte, *Picea abies* (L.) Karst. IV. Eur. J. For. Path., *8*, 83-96.

Bucher, J.B. (1975) Zur Phytotoxizität der nitrosen Gase: eine Literaturübersicht. Schweiz. Z. Forstwes., *126*, 5, 373-391.

Gregorius, H., Hattemer, H., Bergmann, F., Müller-Starck, G. (1986?) Umweltbelastung und Anpassungsfähigkeit von Baumpopulationen. Sous presse.

Houston, D.B., Stairs, G.R. (1973) Genetic control of sulfur dioxide and ozone tolerance in eastern white pine. For. Sci., *19,4, 267-271.*

Impens, R. (1985) Comm. pers., Gembloux.

Impens, R., Laitat, E., Jurisse (1985) Une menace pour l'environnement: les pluies acides. Min. Région Wallonne, Note technique No 6, 18 p.

Karnosky, D. F.; Houston, D.B. (1978) Genetics of air pollution tolerance of trees in the Northeastern United States. Proc. 26 N-E For. Tree Impr. Cf., Penn. Sta. Univ., 161-178.

Klein, B. (1980) Zusammenhänge zwischen Immissions- und Trockenresistenz bei Fichte, *Picea abies* (L) Karst. Eur. J. For. Path., *10*, 186-190.

Knabe, W. (1985) Resistenzversuche — ein wichtiges Projekt, aber kein Wundermittel gegen Waldschäden. Forst. u. Holzw., 40, 249-254.

Kral, F., Mayer, H. (1985) Ergebnisse vergleichender Resistenzuntersuchungen an Tannenherkünften. Schweiz. Z. Forstwes., *136,* 1, 41-48.

Kriebel, H., Leben, C. (1981) The impact of SO^2 air pollution on the gene pool of Eastern white pine. XVII IUFRO World Congress, Japan, Div.2, 185-189.

Last, F., Fowler, D., Freer-Smith P. H. (1984) Die Postulate von Koch und die Luftverschmutzung. Forstw. Cbl., *103,* 1, 28-48.

Mejnartowicz, L. E. (1983) Changes in genetic structure of Scots pine (*Pinus silvestris* L.) population affected by industrial emission of fluoride and sulfur dioxide. Genetica Polonica, *24,* 41-50.

Müller-Starck, G. (1985) Genetic differences between «tolerant» and «sensitive» beeches (*Fagus silvatica* L.) in an air-polluted adult forest stand. (Sous presse).

Nanson, A. (1967) Tables de la différentielle de sélection dans la distribution normale (0,1). Biométrie-Praximétrie, *8,* 1, 40-51.

Nanson, A. (1970) L'héritabilité et le gain d'origine génétique dans divers types d'expériences. Silvae Genetica, *19,* 4, 113-121.

Nanson, A. (1985a) The Evolving Seed Orchard: a new type. IUFRO Meet. Norway Spruce / Douglas fir, Vienna, June 1985, 11 p.

Nanson, A. (1985b) Juvenile-mature correlations based on Norway spruce provenances and progeny tests. Meet. Nordic Gr. For. Tree Breed., Copenhagen, Aug. 1985, 7 p.

Pollanschütz, J. (1983) Immissionsresistente Kärntner Fichte? Allg. Forstz., *37,* 954-956.

Rohmeder, E., Merz, W., Schönborn, A. (von) (1962) Züchtung von gegen Industrieabgase resistenten Fichten- und Kiefernsorten. Forstw. Cbl., *81,* 11/12, 320-321.

Rohmeder, E., Schönborn, A. (von) (1965) Der Einfluss von Umwelt und Erbgut auf die Widerstandsfähigkeit der Waldbäume gegenüber Luftverunreinigungen durch Industrieabgase. Forstw. Cbl., *84,* 1-13.

Schmid-Haas, P. (1985) Der Gesundheitszustand der Schweizerwaldes 1984. Schweiz. Z. Forstwes., *136,* 4, 251-273.

Scholz, F. (1981) Genökologische Wirkungen von Luftverunreinigungen aufgrund von Expositionsunterschieden in Bestand. Forstarchiv, *52,* 1, 58-61.

Scholz, F. (1983) Kann Züchtung auf Immissions-Resistenz zur Lösung des Problems «Waldsterben» beitragen? Allg. Forstz., *38,* 12, 281-283.

Scholz, F. (1984) Wirken Luftverunreinigungen auf die genetische Struktur von Waldpopulationen? Forstarchiv, *55,* 2, 43-45.

Scholz, F. (1985) Waldschäden durch Luftverunreinigungen als Herausforderung für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung. Forst. u. Holzw., *40,* 9, 238-247.

Scholz, F., Timmann, T., Krusche, D. (1979) Untersuchungen zur Variation der Resistenz gegen HF-Begasung bei *Picea abies*-Familien. IUFRO S2.O9, Ljubljana, 1978, Com. Rech. For. Inst. 249-258.

Scholz, F., Knabe, W. (1976) Investigations in buffering capacity in spruce clones of different resistance to air pollution. XVI IUFRO World congress, Oslo, S.20904, 1-6.

Schwarzenbach, F. H. (1985) Das Waldsterben als politische Herausforderung Europas. Allg. Forstzeitung, *96,* 9, 221-225.

Stutz, H.P. (1985) Forstpflanzenzüchtung im Kampf gegen das Waldsterben. Schweiz. Z. Forstwes., *136,* 3, 235-238.

Swinnen, L. (1986) Het Bossterven in Europa. Landbouwtijdschrift, (in voorbereiding).

Tzschacksch, O. (1972) Die Häufigkeitsverteilung der individuellen SO_2-Resistenz in Populationen und ihre Bedeutung für die Forstpflanzenzüchtung. Beitr. f. d. Forstw., *6,* 17-20.

Tzschacksch, O. (1983) Zur Immissions-Resistenz von Kiefer und Douglasie. Allg. Forstz., *38,* 14, 342.

Tzschacksch, O., Vogl, M., Thummler, K. (1969) Vorselektion geeigneter Provenienzen von *Pinus contorta* für den Anbau in den Rauchschadgebieten der oberen Erzgebirge. Arch. Forstw., *18,* 979-982.

Tzschacksch, O. Weiss, M. (1972) Die Variation der SO_2-Resistenz von Provenienzen der Baumart Fichte (*Picea abies* L. «Karst») Beitr. f. d. Forstw., *6,* 21-23.

Van Haut, H., Stratmann, H. (1967) Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung von Stickstoffdioxid auf Pflanzen. Schr. Landesanst. Immis. u. Bodennutz. Essen, 7, 50-70.