

Zeitschrift: Saussurea : journal de la Société botanique de Genève
Herausgeber: Société botanique de Genève
Band: 15 (1984)

Artikel: Approche microbiologique du problème du dépérissement des forêts
Autor: Turian, Gilbert
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1099219>

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: 17.04.2026

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

Approche microbiologique du problème du dépérissement des forêts

GILBERT TURIAN

RÉSUMÉ

TURIAN, G. (1984). Approche microbiologique du problème du dépérissement des forêts. *Saussurea* 15: 1-9. En français, résumé anglais.

Selon des indications préliminaires, la pollution acide naturelle et provoquée (surcharge H_2SO_4 , HNO_3) des sols de conifères entraîne un déséquilibre microbiologique défavorable à la digestion fermentaire des litières d'aiguilles, d'où désordres au niveau des racines et perturbation de la circulation acropète de la sève. En ce qui concerne la pollution oxydante, suggestion est faite que sa régulation destructrice d'ozone, paradoxalement effectuée la nuit en ville par le NO des autos elles-mêmes mais normalement assurée dans la nature par activité dénitrifiante de la microflore (essentiellement bactéries volatilisant N_2O et NO), est ralentie par les retombées acides, d'où possibilité de lésions oxydatives directes sur les arbres.

ABSTRACT

TURIAN, G. (1984). Microbiological approach to the problem of dieback of forests. *Saussurea* 15: 1-9. In French, English abstract.

According to preliminary data, the acid pollution, normal and provoked (overload of H_2SO_4 , HNO_3) in the conifers soils, provokes a microbiological unbalance unfavorable to the fermentative digestion of the needles litter, leading to disorders at the roots level and disturbance of the acropetal sieve circulation. As for the oxidative pollution, suggestion is made that its ozone destructive regulation, paradoxically insured at night in the cities by NO from the cars, but normally enforced in nature by the denitrifying activity of the microflora (essentially bacteria volatilizing N_2O and NO) is slowed down by the acidic falls, opening the way to direct oxidative lesions on the trees.

Introduction

Depuis son extension du centre-Europe aux forêts du nord de la Suisse, le dépérissement des arbres a fait l'objet de nombreuses et souvent contradictoires études tendant à élucider ses origines (BABICH & STOTZKY, 1978; ULRICH & PANKRATH, 1983; HOWELLS & KALLEND, 1984). Dans notre pays, l'enquête Sanasilva organisée par l'Institut suisse des recherches forestières à

Birmensdorf (ZH) a conclu à une prédominance des effets de la pollution oxydante (oxydes d'azote, ozone). En Allemagne, la théorie du Prof. Ulrich a accordé une prééminence aux effets de la pollution par pluies acides dérivées des oxydes de soufre (ULRICH & al., 1980). Cette théorie a généralement été admise bien qu'avec quelques oppositions (REHFUESS & al., 1982).

Lors de notre récente prise de position (*La Suisse*, mars 1984; *Le Sillon romand*, mai 1984) nous avons tenté de fonder nos arguments sur la théorie d'Ulrich du renforcement par les polluants de l'auto-acidification des sols, accroissant ainsi du même coup la vulnérabilité différentielle des forêts de conifères (sapins, épicéas, pins) surtout lorsqu'elles sont en monoculture.

Dans cette étude, nous tentons de montrer qu'en se fondant sur une large base écologique, il est possible de concilier les observations récentes de lésions attribuées aux polluants oxydants, en particulier l'ozone (BUCHER, 1984) avec l'action, considérée comme primaire, des pollutions acides.

Forêts de conifères

Pollution acide

L'enrésinement des forêts conduit à l'auto-acidification de leurs sols par suite de la fermentation acide des épaisses litières d'aiguilles incomplètement dégradées par une microflore freinée dans ses activités par les substances toxiques dérivées des résines telles que les corps terpéniques (BOULLARD & MOREAU, 1962). Ces sols intoxiqués et acidifiés seraient ainsi d'autant plus sensibles à l'acidification complémentaire (exogène) par les pluies acides (H_2SO_4 , HNO_3 , etc.). La source de ces pluies acides est essentiellement exogène ou *transfrontière*: $\frac{9}{10}$ des "sulphur deposits" donc potentiellement du SO_2 générateur de H_2SO_4 sont d'origine nord-est européenne (voir rapport Acid Rain, 1983). En d'autres termes, ces polluants "rabattus" sur le nord de la Suisse sont incontrôlables par des mesures uniquement endogènes, sauf pour le $\frac{1}{10}$ endogène; l'exemple d'une réduction opératoire est donné par la baisse du taux de pollution de SO_2 en ville de Genève (LANDRY, 1984) et confirmé par des observations sur la recolonisation de zones polluées par des Lichens indicateurs (TURIAN, 1984).

Les pluies fortement acides ainsi reçues par les sols peuvent les acidifier même et encore plus s'ils sont calcaires (VAN BREEMEN & al., 1984) car les charges en protons sont beaucoup plus efficaces après une chute de pH de 5 vers 4 que de 6 vers 5 entraînant un lessivage drastique des ions calcium du $CaCO_3$ (pK de $H_2CO_3 \sim 5.6$) vers les couches profondes (KRUG & FRINK, 1983). Cela expliquerait que des groupes de sapins isolés sur des crêtes et moraines alpines sur roches acides se portent mieux. Leurs ions calcaires et autres sont fixés dans des combinaisons silicatées qui ne sont pas aussi facilement dissociées et lavées que dans les couches d'humus mal digéré acide au contact de matières calcaires lixiviables. Les résineux, dans leurs niches écologiques normales des Alpes, gardent donc leur santé par le pouvoir régulateur intact de leur sol équilibré biologiquement et capable d'assimiler une surcharge acide. De plus, il faut rappeler que les résineux – épicéas surtout – font partie de la flore dite acidophile et sont donc bien adaptés à une acidité naturelle dans un milieu dont l'activité microbienne est normalement équilibrée.

Les épicéas ont un système racinaire à expansion horizontale. Les racines se développent donc surtout en subsurface au niveau auto-intoxiqué et acidifié

des sols. Dans ces conditions malsaines, leurs champignons des mycorrhizes, eux aussi acidophiles, échapperaient au contrôle des racines et exerceraient une action néfaste sur la microflore utile ainsi freinée dans ses actions de dégradation (cellulose, lignine) et de recyclage minéraux; leur vigueur accrue pourrait bien provoquer des transitions de leur état de symbiose à un état parasitaire des racines. L'on sait en effet que les sols dégénérés et acidifiés favorisent l'expansion des champignons des mycorrhizes des épicéas et des sapins blancs au détriment de la microflore normale des sols forestiers (ST JOHN & COLEMAN, 1983). Le déséquilibre microbien en résultant est néfaste au développement normal des racines et radicules des résineux, ainsi labilisés ("stressés"). Les racines des arbres intoxiqués sont raccourcies et boursouflées. Leurs translocations d'eau et de substances minérales sont sans doute perturbées. Il devrait en résulter un ralentissement de la montée de sève brute dû en particulier à un freinage de la force ascensionnelle de cette sève d'où, suite à des irrégularités de distribution, les dessèchements latéraux et les "nids de cigognes" sans doute dus à une perturbation de la dominance apicale des sommets des sapins.

Pollution oxydante

L'effet des oxydes d'azote (NO_x) et de l'ozone (O_3) est complexe car il s'inscrit dans un cycle naturel. L'on sait que les microbes du sol associés au cycle de l'azote par les processus de nitrification – dénitrification produisent 15 fois plus de N_2O -NO que tous les gaz d'échappement des véhicules motorisés (ALEXANDER, 1977; RAMADE, 1978). Le cycle de nitrification est générateur de 0.3 kg de N_2O et 0.02 kg de NO par hectare de terrain agricole (voir références dans ALEXANDER, 1977). Ces processus de nitrification à partir de l'ammoniaque par les bactéries du genre *Nitrosomonas* pour les étapes produisant les oxydes intermédiaires sont très sensibles à l'acidité des sols et sont fortement ralentis puis inhibés au-dessous du pH 6.0.

Dans les terrains cultivés, l'utilisation accrue des engrais nitrates minimise cependant le rôle de la nitrification naturelle. Par contre, cet usage exalte le processus inverse, celui de la dénitrification avec volatilisation d'oxydes d'azote. En fait, tous les sols ont un fort potentiel de dénitrification (ALEXANDER, 1977). Les champs arables proches des forêts peuvent compter jusqu'à 1 million de germes microbiens par gramme de terre et cette population est la plus abondante autour des racines des plantes. Le potentiel de volatilisation des interstices de terre vers l'air libre est donc énorme si les conditions de production sont favorables, à savoir une terre plutôt lourde et humide propre à la transition de l'aérobiose à une anaérobiose plus ou moins poussée. Ce sont des conditions favorables à l'activité d'une majorité de Bactéries plutôt que d'Actinomycètes ou de Moisissures et, parmi ces Bactéries, surtout celles appartenant aux genres *Pseudomonas* (*Ps. denitrificans*, etc.) et *Bacillus* (*B. licheniformis*, etc.). Un chimio-autotrophe facultatif, *Paracoccus denitrificans*, est aussi avide de nitrate comme accepteur d'électrons et l'oxydant du soufre, *Thiobacillus denitrificans*, peut aussi proliférer en anaérobiose aux dépens du NO_3 en libérant des NO_x .

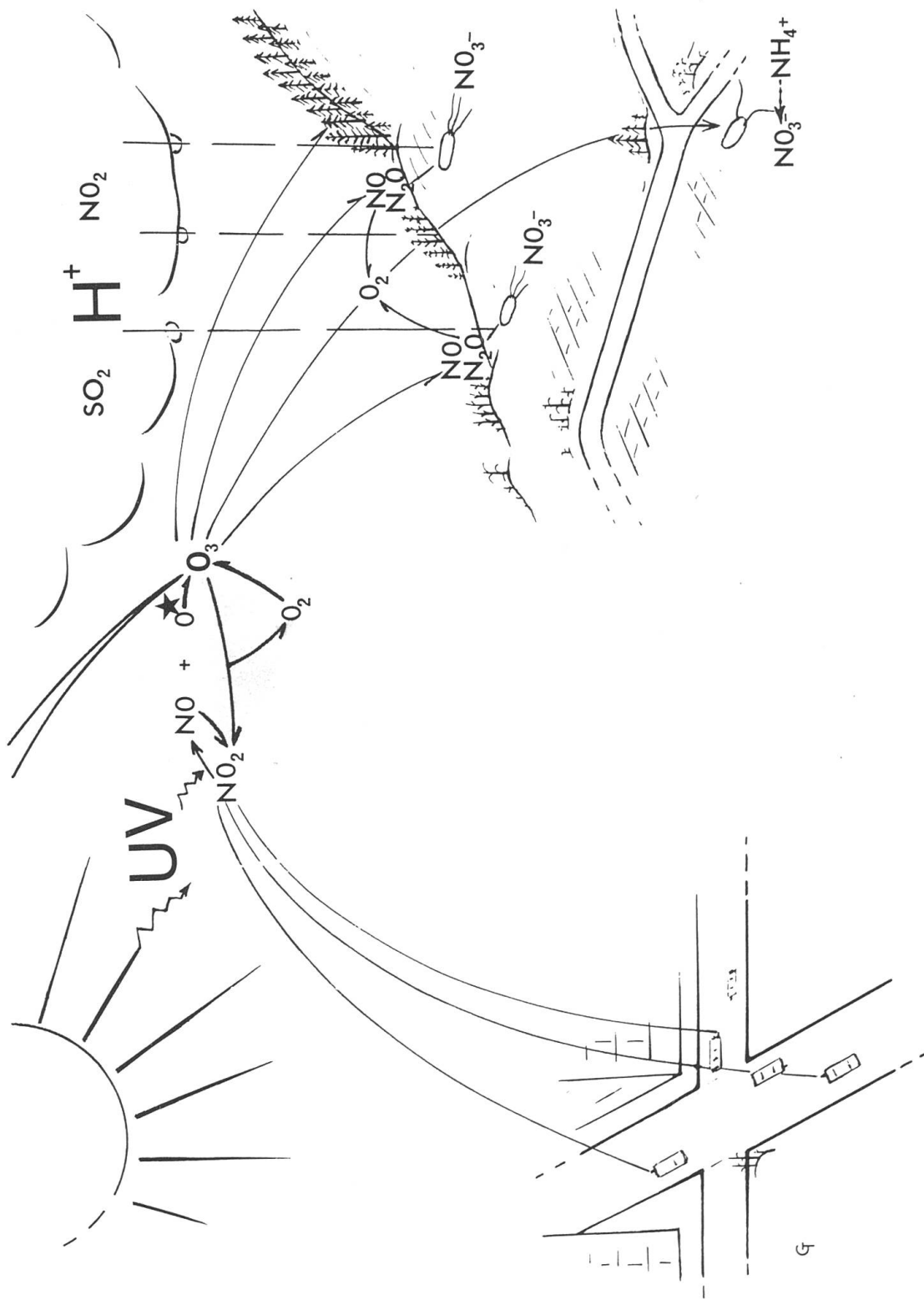
Ces activités dénitrifiantes, à l'exception de celles plus spécialisées des Thiobacilli, sont toutes fortement ralenties à pH 5.0 ou stoppées à pH 4.0 (tableau 17, dans ALEXANDER, 1977). Seuls certains types particuliers de sols peuvent permettre encore une activité dénitrifiante à pH < 5. Parmi les influences de l'environnement favorables à la dénitrification, il faut relever l'abondance

de matières organiques végétales fermentescibles (sources d'électrons réducteurs en milieu imbibé d'eau). L'inhibition de leur décomposition comme celle mentionnée plus haut dans les conditions d'acidification des litières d'aiguilles de conifères serait donc bien un facteur de prévention de la libération des oxydes d'azote destructeurs d'ozone. Comme pour les réactions nitrifiantes, la dénitrification produit, surtout aux pH plus élevé (6.0-6.5), plus de N_2 qu'à un pH plus bas où c'est le NO qui est favorisé (ALEXANDER, 1977). En présence d'ozone de source naturelle ou anthropogène, N_2O pourrait donc être le plus efficace détoxifiant par amplification du processus anti-ozone selon la formule:



C'est précisément cet effet anti-ozone du N_2O d'origine microbienne qui, lorsqu'il peut quitter le sol et les couches basses de l'air pour gagner la stratosphère, l'avait fait considérer dans les années 1950 comme néfaste à notre protection anti-UV! Paradoxalement, l'usage accru des engrais à base de nitrates, longtemps considéré comme dangereux par sa production de NO destructeur de l'ozone anti-UV, pourrait donc actuellement, suite à la ventilation accrue d'ozone anthropogène des villes vers les campagnes, être considéré comme bénéfique pour la protection contre l'ozone destructeur des forêts. Malheureusement, cet espoir est réduit par l'effet inhibiteur des pluies acides à SO_2 (voir p. 3). En conséquence, l'ozone se maintiendrait en concentration suffisante dans la phyllosphère campagnarde pour exercer son action toxique par oxydations nécrogènes sur les tissus végétaux. Dans notre nouvelle hypothèse intégrative, les pluies acides restent donc les responsables *primaires* du dépérissement des forêts en intervenant de manière dualiste: (a) par leur action directe sur le complexe sol-racines et (b) par action indirecte de protection de l'ozone. Dans les villes, les arbres ne souffrent que peu de l'ozone produit le jour à partir du NO_2 des gaz des voitures car ce gaz oxydant est détruit la nuit par le NO produit par ces mêmes voitures (voir GÄRTNER, 1984). Seul le reliquat d'ozone ventilé vers les campagnes et celui d'origine stratosphérique qui représenterait une majorité de l'ozone des milieux ruraux (LANDRY & CUPELIN, 1981; MIZUNO & YOSHIKADO, 1983) dépendrait donc pour sa destruction d'un partenaire N_2O -NO d'origine microbienne présumé de plus en plus déficient ces dernières années suite à la néfaste acidification progressive des sols forestiers (fig. 1).

Fig. 1. – Modèle d'interactions entre (1) les oxydes d'azote (NO_x) anthropogéniques dans les zones urbaines, (2) l'ozone produit photochimiquement (UV) dans la stratosphère ou dans les villes à partir du NO_2 et ventilé vers les forêts s'il échappe à la destruction nocturne par le NO, (3) les oxydes d'azote bactériogéniques volatilisés des sols dans les zones rurales et montagnardes. Ces N_2O et NO devraient détruire l' O_3 ... si les pluies acides (SO_2 , NO_2 , etc., convertibles en H_2SO_4 , HNO_3 , etc.) ne s'y opposaient pas, en inhibant les activités bactériennes surtout dénitrifiantes (*Pseudomonas* spp. à ciliation monopolaire-polytriche, etc.) dans les sols fermentatifs.



Forêts mixtes (résineux et feuillus)

Des dégâts ont été relevés dans ce type de forêts, plus particulièrement dans les régions bâloise et argovienne. Ils se manifestent par des chloroses et des taches nécrotiques sur les feuilles des hêtres dont les troncs présentent des écorces fissurées. Ces troncs ne paraissent plus porter que des "lèpres vertes" d'algues pleurocoques, indices d'une teneur trop élevée de l'air en SO_2 , probablement par l'apport des vents d'Europe du nord-est et d'émissions locales (industries de cellulose, etc.). Les symptômes foliaire et corticole pourraient résulter de concentrations de NO_x et O_3 trop élevées ventilées des grandes villes proches (Zürich, Bâle, etc.) contre les pentes boisées du Jura où les conditions de dégradation naturelle seraient aussi ralenties par inhibition acide de l'activité régénératrice des bactéries dénitrifiantes.

Paradoxe des forêts romandes

Celles-ci ne présenteraient qu'un dépérissement limité dans les forêts jurassiennes de résineux, voire pratiquement nul dans nos forêts de feuillus. Et pourtant, Genève rassemble la plus grande densité de voitures de Suisse (voir statistiques récentes) et son taux de pollution, exprimé par des bio-indicateurs lichéniques est encore relativement bas. Seul le centre-ville se comporte en "désert lichénique" (TURIAN & DESBAUMES, 1975) et une recolonisation périphérique (lichen jaune, *Xanthoria parietina*) corrobore les mesures du Service de toxicologie et hygiène de l'air (LANDRY, 1984) indiquant un abaissement des concentrations urbaines en SO_2 à des seuils compatibles avec une santé satisfaisante des arbres de nos parcs. Reste le paradoxe des taux élevés de NO_x et O_3 produits de jour par le trafic automobile et sans effets apparents sur les arbres. Celui-ci pourrait s'expliquer par la destruction chimique nocturne de l'ozone (voir p. 4). Cependant, ces gaz oxydants devraient être partiellement ventilés le jour vers les forêts périphériques (Bernex, Jussy, etc.) et les pentes boisées du Jura français. Au vu de la faible pollution acidifiante à SO_2 de la région genevoise – reflétée dans la qualité des populations lichéniques – on peut présumer que les oxydes d'azote d'origine microbienne sont là en taux anti-ozone suffisants d'où l'absence de dégâts sur les arbres. A cette régulation anti-oxydante peut s'ajouter le fait que nos forêts locales de chênes-charmes correspondent au climax genevois et sont donc biologiquement adaptées à leur sol microbiologiquement équilibré; moins "stressées" elles sont en conséquence plus aptes à résister à la pollution atmosphérique.

Les pluies acides tombant occasionnellement sur Genève et ses environs (pH moyen 4.8 mesuré au Grand-Lancy) sont donc encore "assimilables" par nos sols forestiers non étouffés par des litières indigestes mais abritant une microflore régénératrice. En preuve par le contraire, nous pouvons citer les réactions négatives constatées dans le peuplement d'épicéas en monoculture dans le Bois du Château (versant route de Peney) à environ 8 km de Genève: épicéas efflanqués "en manches à balais" s'élevant à partir d'un sol à litière superficielle dense, à aiguilles mal digérées et humus noir à exsudation aqueuse acide (pH moyen 4.5); racines en sub-surface, parfois épaissies et porteuses de filaments ecto-mycorrhiziens en extension apparemment exagérée dans le sol environnant (fig. 2). L'aspect débilite, "en voie de dépérissement", de ce petit bois peut servir de modèle démontrant que la vulnérabilité d'un tel peuplement découle

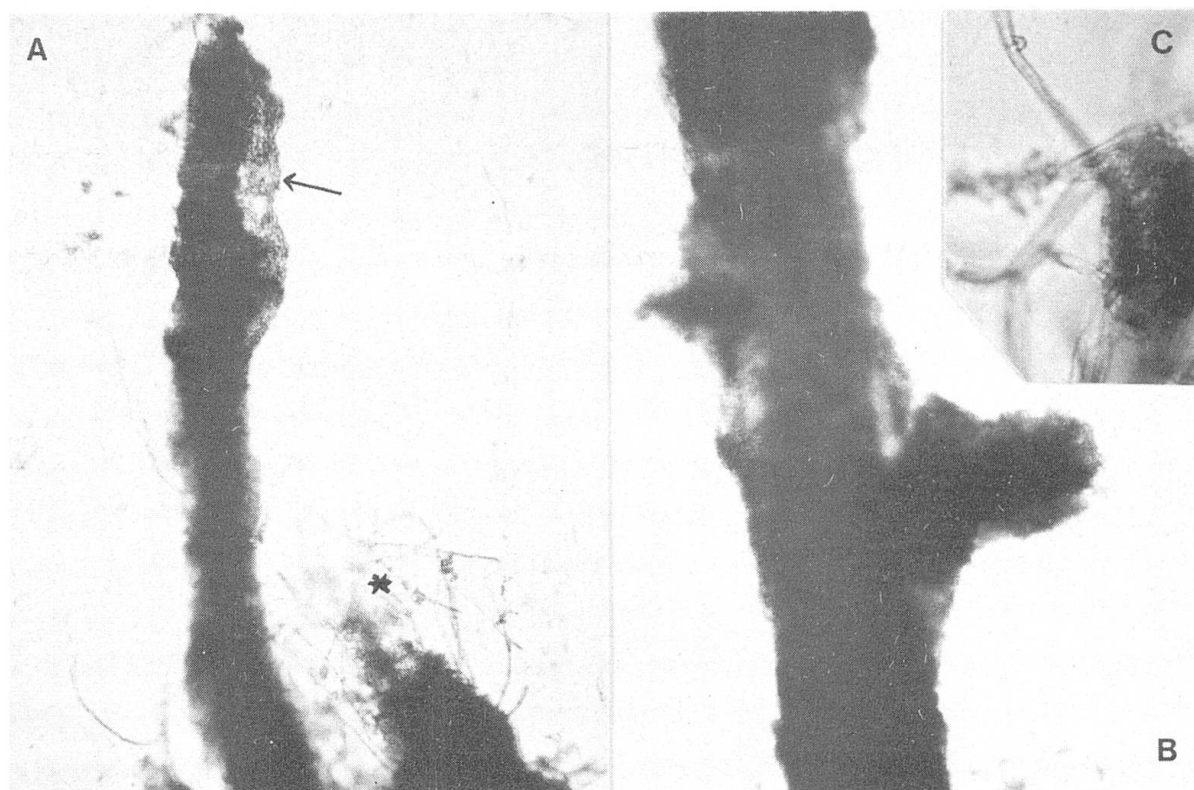


Fig. 2. – Pointes obtuses de racines d'épicéa (*Picea excelsa* Link) débilité, raccourcies par prolifération de leur manteau mycorrhizien contracté jaune foncé (flèche): A ($\times 100$), B ($\times 150$). Hyphes en expansion périphérique dans l'humus acide (pH moyen 4,5); leur nature basidiomycétienne est indiquée par des anses d'anastomose: C ($\times 200$).

Arbre	Conditions	Lieu de prélèvement	Réaction nitrite
Pin noir	Sain, jardin	Grand-Lancy (GE)	++
Epicéa	Sain, jardin	Grand-Lancy (GE)	++
Epicéa	Débilité, monoculture	Bois du Château (versant route de Peney), Satigny (GE)	-
Epicéa	Débilité, monoculture	Bois du Château (versant route de Peney), Satigny (GE)	-
Epicéa	Sain, forêt mixte	Bois du Château (centre)	+
Epicéa	Sain, groupe "aéré"	Bois du Château (lisière nord)	+
Hêtre	Sain, groupe "aéré"	Bois du Château (lisière nord)	++
Chêne	Sain, groupe "aéré"	Bord de l'Aire, Confignon (GE)	++
Epicéas	± sains, forêt	Crans sur Sierre (VS)	-
Mélèze	± sain, forêt	Crans sur Sierre (VS)	++
Arolle	Sain	Arolla (VS)	++
Epicéa	Mort (cause inconnue + bostryches), isolé	Ecoteaux (FR)	++
Epicéa	± sain, monoculture, forêt dense	Remaufens (FR)	(+)
Epicéa	± sain, monoculture, litière aiguilles	Remaufens (FR)	-
Epicéa	Forêt mixte	Les Diablerets (VD)	++

de causes naturelles – par auto-oxydation acidogène – et provoquées – par retombées de polluants acides et oxydants. A cette labilité localisée de la plantation d'épicéas s'oppose la résistance par régulation biologique des bois de feuillus environnants, à sols recouverts d'une végétation variée. Les hêtres, en particulier, résistent fort bien aux atteintes des retombées acides et oxydantes accrues par la proximité de l'aéroport et révélées par les nécroses des lichens verts sensibles (*Parmelia caperata*) qu'ils portent sur leurs troncs.

Expérimentation préliminaire

Les nitrites étant le produit de la première étape – par nitrate réductase – des réactions de dénitrification, nous avons pu procéder à une vérification préliminaire de nos prévisions (fig. 1), en testant le potentiel réducteur de divers sols prélevés à 5-10 cm de profondeur, à 1,5 m des troncs des arbres. Les échantillons de sols (environ 10 g frais) ont été immergés en semi-anaérobiose (petites bouteilles à col étroit) sous 20 ml de solution nitratée (KNO_3 2 g; KH_2PO_4 0,1 g; amidon soluble 2,5 g; H_2O distillée 1 l). Après incubation à 25°C pendant une période critique de 48 h (au-delà de 96 h toutes les incubations deviennent positives par développement de moisissures dénitrifiantes), 1 ml de surnageant a été prélevé et les nitrites éventuellement produits détectés au réactif de Griess: 2 gouttes de solution A (acide sulfanilique 8 g; solution d'acide acétique 5 N 1 l) puis 2 gouttes de solution B (α -naphthylamine 5 g; solution d'acide acétique 5 N 1 l) ont suffi en 1 minute à développer dans les puits d'une plaque de porcelaine blanche une réaction positive, rose foncé (++) , faible, rose pâle (+) ou négative, incolore (-). Nos premières réactions évaluées par cette échelle visuelle après 48 h d'incubation sont groupées dans le tableau ci-joint.

La réaction nitrite-négative dans le bois d'épicéas genevois, à racines anormalement mycorrhizées (fig. 2), a été vérifiée sur divers extraits de la dense litière superficielle d'aiguilles. Nos premières conclusions confirment donc bien que seuls les sols de résineux en *monoculture* présentent une réaction négative et sont par conséquent moins aptes à se défendre contre les oxydants.

REMERCIEMENTS

Nous remercions M^{lle} A. Fehr de la préparation des réactifs et les familles Raymond Chatillon et Robert Cottet de leurs récoltes en Valais et Fribourg.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Acid Rain (1983). *A review of the phenomenon in the EEC and Europe*. Published by Graham & Trotman for the Commission of the European Communities.
- ALEXANDER, M. (1977). *Introduction to Soil Microbiology* (second edition). John Wiley & Sons, New York.
- BABICH, H. & STOTZKY (1978). Atmospheric pollution and microorganisms. *ASM News* 44(10): 547-550.
- BOULLARD, B. & R. MOREAU (1962). *Sol, microflore et végétation*. Masson, Paris.
- BUCHER, J. B. (1984). Waldsterben und Immissionen – Überblick. *Bull. Soc. Suisse Phytologie* 1: 1.

- GÄRTNER, E. (1984). La maladie des forêts gagne la France. *Science et Vie* 799: 72-85.
- HOWELLS, G. D. & A. S. KALLEND (1984). Acid rain – the CEGB view. *Chemistry in Britain*, May 1984: 407-412.
- KRUG, E. C. & C. R. FRINK (1983). Acid rain on acid soil: a new perspective. *Science* 221: 520-525.
- LANDRY, J. C. (1984). Mesure de la qualité de l'air (1982-1983). *Rapport Service de toxicologie industrielle, d'analyse de l'air et de protection contre le bruit*.
- LANDRY, J. C. & F. CUPELIN (1981). The monitoring of ozone immissions in rural and urban areas. *Intern. J. Environ. Anal. Chem.* 9: 169-187.
- MIZUNO, T. & H. YOSHIKADO (1983). On some characteristics of the diurnal variation of O₃ observed in island, urban and rural areas. *Atmospheric Environment* 17(12): 2575-2582.
- RAMADE, F. (1978). *Eléments d'écologie appliquée: action de l'homme sur la biosphère*, 2^e édition. Ediscience, Paris.
- REHFUESS, K. E., C. BOSCH & E. PFANNKUCH (1982). *Int. workshop on growth disturbances of forest and trees*. Jyväskylä, Finland: IUFRO. Cités par HOWELLS & KALLEND (1984).
- ST JOHN, T. V. & D. C. COLEMAN (1983). The role of mycorrhizae in plant ecology. *Canad. J. Bot.* 61: 1005-1014.
- TURIAN, G. (1984). Lichens indicateurs de la pollution atmosphérique. Congrès Soc. suisse de microbiologie, Lugano. *Experientia* (sous presse).
- TURIAN, G. & P. DESBAUMES (1975). Cartographie de quelques lichens indicateurs de la pollution atmosphérique à Genève. *Saussurea* 6: 317-324 + 1 carte.
- ULRICH, B., R. MAYER & P. K. KHANNA (1980). *Soil Sci.* 130: 193. Cités par HOWELLS & KALLEND (1984).
- ULRICH, B. & J. PANKRATH (1983). *Effects of the accumulation of air pollutants in forest ecosystems*. Reidel, Boston.
- VAN BREEMEN, N., C. T. DRISCOLL & J. MULDER (1984). Acidic deposition and internal proton sources in acidification of soils and waters. *Nature* 307: 599-604.

