

CONCEPTS, DÉFINITIONS ET CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DES DÉPÉRISSEMENTS FORESTIERS

G. LANDMANN

Les dépérissements forestiers et plus particulièrement ce qu'on a appelé le « dépérissement des forêts » ont constitué un thème environnemental de premier ordre au cours des années 1980. Si l'orchestration médiatique a été sans précédent, ce n'est pas la première fois que l'on observe un engouement des scientifiques pour de tels phénomènes. Pour ne prendre que deux exemples, aux USA, les années 1950-1960 ont constitué une période intense de travaux et de polémiques sur les dépérissements feuillus ; en France, la fin des années 1970 a vu se développer les études pluridisciplinaires sur le dépérissement du Chêne.

Lorsqu'on parle de dépérissement forestier, il s'avère indispensable d'adopter certaines références communes, tant sur le plan des concepts que sur celui du vocabulaire, faute de quoi on risque de propager des idées fausses ou de créer la confusion. C'est pourquoi, en introduction d'une série de contributions sur divers dépérissements, cet article s'intéresse principalement aux concepts de base et aux définitions des dépérissements forestiers. Secondairement, un ensemble de symptômes et de dénominateurs communs à de nombreux cas de dépérissements est présenté. La notion de « dépérissement des forêts » telle que récemment discutée dans la littérature scientifique n'est pas abordée ici ⁽¹⁾.

LES CONCEPTS DE DÉPÉRISSEMENT FORESTIER : UNE PERSPECTIVE HISTORIQUE

Les dépérissements forestiers ne sont pas des phénomènes nouveaux ; les littératures allemande (Schütt, 1977 ; Wachter, 1978 ; Cramer et Cramer-Middendorf, 1984) et nord-américaine (Walker et Auclair, 1989 ; Millers *et al.*, 1988) en rapportent depuis plus d'un siècle. La littérature française est relativement moins riche mais fournit quelques descriptions pour le Sapin pectiné (Landmann, 1993), le Chêne (Delatour, 1983) et le Hêtre (De Lempis, 1955 ; Schaeffer, 1955).

Depuis plus d'un siècle également, les pathologistes se sont efforcés, avec un succès inégal, d'élucider les causes des divers dépérissements d'arbres et de peuplements. Le besoin de formalisation des concepts est cependant relativement récent, puisque les concepts auxquels on fait actuellement référence, explicitement ou implicitement, datent des années 1960. Les dépérissements forestiers n'ont jamais été des sujets consensuels ; les connaissances et concepts développés au cours des décennies récentes ne font pas l'unanimité au sein des pathologistes et ne sont pas nécessairement compris ou acceptés par les scientifiques des autres disciplines.

(1) Cette notion n'a pas, en tant que telle, été au centre des débats lors des Journées scientifiques et techniques de juin 1993 et fera ultérieurement l'objet d'un article dans la *Revue forestière française*.

Les concepts de base actuels ont été définis par Sinclair (1964, 1967) et Houston (1967). Ces auteurs ont travaillé principalement sur divers dépérissements feuillus, dans le Nord-Est des USA. D'autres dépérissements étaient cependant décrits dans le Sud et dans l'Ouest sur des résineux. Toutes ces maladies avaient en commun un certain nombre de symptômes, en particulier des réductions de croissance, un dépérissement graduel de la cime, se soldant occasionnellement par la mort d'arbres.

Houston (1967) développa le concept de **maladie déclenchée par un stress** (« stress-triggered disease »), selon lequel un arbre soumis à un stress répété finit par être endommagé et devient susceptible à l'attaque d'organismes secondaires le conduisant éventuellement à la mort. Ce concept, développé et affiné depuis lors (Houston, 1973, 1981, 1984, 1992), considère le dépérissement comme une « maladie ordinaire », en référence au « triangle de la maladie » constitué par la plante, le pathogène et l'environnement (voir plus loin définition du terme « maladie »). Si toutefois on considère une « maladie ordinaire » comme un phénomène dans lequel l'influence de l'environnement s'exerce uniquement sur le pathogène et le processus infectieux (« pathogen-based disease »), le dépérissement selon Houston n'apparaît plus comme une maladie typique. Houston (1992) insiste particulièrement sur les attaques d'organismes secondaires qui, selon lui, déterminent souvent si l'arbre va survivre ou succomber aux stress qui l'ont affecté.

Sinclair (1964, 1967) développa un concept selon lequel un dépérissement met en jeu un **système de trois échelons successifs de facteurs**, les facteurs prédisposants, les facteurs déclenchants et les facteurs aggravants. Les facteurs prédisposants seraient, d'après Sinclair, responsables des variations locales d'intensité du dépérissement. Par exemple, le dépérissement du Chêne causé par les sécheresses dans le Nord-Est des USA est particulièrement prononcé sur les crêtes où les conditions édaphiques et, de façon générale, environnementales sont défavorables.

Ces modèles ont été considérés par leurs auteurs, lors de leur élaboration, comme des modèles provisoires permettant de hiérarchiser l'analyse d'un phénomène apparemment complexe. Les pathologistes les espéraient néanmoins en fin de compte réductibles à un schéma classique de relation de cause à effet mettant en jeu un pathogène principal. On sait aujourd'hui que **ces phénomènes sont intrinsèquement complexes** et qu'il ne s'agit pas uniquement (mais dans certains cas sans aucun doute) d'un défaut de capacité d'analyse.

Un des apports de Manion (1981) est d'avoir avancé que **les facteurs impliqués** dans un dépérissement ne sont pas obligatoirement les mêmes d'un endroit à l'autre (ce qui complique leur analyse), mais **sont en partie au moins interchangeables**. Cette absence de constance spatiale des facteurs fait des dépérissements d'arbres un phénomène sensiblement différent de la plupart des autres maladies. En effet, les fondements de l'étiologie de la maladie (= étude des causes de la maladie) sont basés sur les postulats de Koch de preuve du caractère pathogène. Le premier de ces postulats veut qu'il y ait une association constante entre l'agent causal suspecté et l'hôte malade. L'interchangeabilité des facteurs est également un des principaux messages contenus dans la spirale de Manion (1981) (figure 1, p. 410). Une autre particularité de cette représentation est qu'elle admet que **certaines facteurs**, par exemple la sécheresse (coup de chaleur/sécheresses prolongées) ou la pollution atmosphérique (aiguë/chronique), **peuvent jouer plusieurs rôles**, et notamment être prédisposants ou déclenchants selon leur intensité. Par contre, c'est à tort que l'on attribue souvent à Manion la distinction des trois types de facteurs, prédisposants, déclenchants et aggravants, laquelle revient, comme vu plus haut, à Sinclair.

Mueller-Dombois (1983, 1986) a décrit le dépérissement de la canopée forestière (sur *Metrosideros polymorpha* en particulier) sur l'île de Hawaï et d'autres îles du Pacifique à l'aide d'un modèle de **senescence collective synchrone** (« synchronous cohort senescence model »). D'après ce modèle, les individus se développent, deviennent adultes et entrent dans un processus de dépérissement de façon synchrone. C'est une perturbation soudaine qui est censée entraîner cette détérioration synchrone. La composante spécifique du modèle de Mueller-Dombois est sa dimension « démogra-

phique », qui n'est pas réductible à une notion d'âge commun comme on le suggère parfois (par exemple, comme suite à un incendie ou à une autre perturbation majeure). Comme l'a montré par exemple Lorimer (1980) dans son étude des forêts vierges des Appalaches, il s'agirait en réalité de **groupes d'arbres** qui ont **une histoire commune**, relativement aux divers stress qu'ils ont connus au cours de leur vie. En Europe, les travaux de Becker et Lévy (1988) et Spiecker (1991) sur Sapin pectiné et de Abetz (1988) sur Hêtre confortent cette perception.

Le concept de Mueller-Dombois s'appuie donc largement sur la dynamique à l'échelle de la population (peuplements), de la communauté (la forêt) ou de l'écosystème. En cela, il est très différent des concepts élaborés par Sinclair, Houston et Manion. De fait, ces trois auteurs sont des pathologistes et leur conception des dépérissements, même si elle se veut équilibrée, fait la part belle aux agents biotiques, alors que Mueller-Dombois (1992) défend l'idée que les dépérissements peuvent être considérés comme des phénomènes naturels par opposition à des phénomènes pathologiques proprement dits. Il est clair que les concepts classiques de dépérissement accordent peu de place aux notions de dynamique de peuplement dont on vient de souligner l'importance dans les dépérissements étudiés en Europe (Landmann, 1994), et particulièrement en France (1994 ; Becker *et al.*, 1994). Le concept de Mueller-Dombois peut être interprété comme une variante du modèle de Sinclair dans lequel une population commencerait à décliner à un endroit où les facteurs prédisposants auraient atteint un niveau suffisant. Plus précisément, Mueller-Dombois (1992) distingue les étapes suivantes :

- 1) structure forestière simplifiée,
- 2) stations extrêmes sur le plan édaphique,
- 3) perturbations périodiques, et
- 4) agents biotiques.

Cette conception rejoint bien les résultats établis pour les dépérissements du Sapin pectiné et de l'Épicéa commun étudiés récemment en France (Landmann et Bonneau, 1994).

DÉFINITIONS ET TERMINOLOGIE

Trente ans d'investigations dans divers contextes forestiers ont suscité diverses conceptions de dépérissement qui, sans être profondément contradictoires, peuvent engendrer des confusions sur le fond comme sur la forme. Il est donc important de définir le mieux possible ces concepts et la terminologie afférente.

En préambule, il faut rappeler ici la définition de la **maladie** (en anglais « disease ») d'un végétal (Agrios, 1988) : « *Chaque fois que des plantes sont perturbées par des pathogènes ou des conditions d'environnement, et qu'une ou plusieurs de leurs fonctions sont déviées au-delà d'un certain seuil, alors ces plantes deviennent malades* ».

La notion de maladie implique une action continue (ou du moins durable) d'un agent pathogène ou environnemental par opposition à une blessure causée, par exemple, par une pollution aiguë.

En accord avec cette définition généralement acceptée, Manion (1981) distingue des maladies d'origine biotique (« biotic plant diseases »), des maladies d'origine abiotique (« abiotic plant diseases »), et érige les dépérissements au rang d'une troisième catégorie de maladies (« decline plant diseases »).

La définition la plus couramment retenue dans la littérature pour les dépérissements est celle de Manion (1981). **Les dépérissements** sont définis comme des phénomènes causés par **un ensemble de facteurs interagissant et se succédant d'une façon particulière, et qui entraînent une détérioration générale (portant notamment sur l'aspect et la croissance) et graduelle, se terminant souvent par la mort de l'arbre**.

Un dépérissement se définit ainsi par opposition aux maladies causées par un seul agent causal, qu'il soit biotique ou abiotique.

Selon Manion, un dépérissement comporte au moins un facteur dans chacun des trois groupes de facteurs (prédisposants, déclenchant et aggravants). L'ensemble des facteurs impliqués et des manifestations visibles constitue un **syndrome**. Lorsque les recherches montrent qu'en réalité, derrière un aspect complexe, un facteur principal est en cause, la maladie perd généralement son appellation de dépérissement pour être désignée par son agent causal (par exemple : « graphiose de l'Orme » au lieu de « dépérissement de l'Orme »).

La définition de Manion peut paraître un peu maximaliste. De fait, tous les auteurs anglo-saxons ne l'adoptent pas au pied de la lettre. Ainsi Mueller-Dombois (1988) définit-il « forest decline » comme une réduction notable de la vigueur d'un grand nombre d'arbres vivant côte à côte dans de mêmes conditions stationnelles.

En France, les tentatives de formalisation du concept de dépérissement sont récentes et peu nombreuses, et la référence aux concepts anglo-saxons est souvent implicite. La seule définition précise revient à Delatour (1990). Pour cet auteur, « dépérissement » est : « *Un terme de **symptomatologie**, c'est-à-dire qu'il caractérise un ensemble d'anomalies perceptibles à l'œil sur le terrain. Ces anomalies correspondraient à l'idée que l'on se fait d'une **détérioration globale de la santé de l'arbre** : réduction de la qualité et de la quantité de feuillage ou des pousses mais surtout **mortalité d'organes existants** (rameaux en particulier). Le terme inclut aussi une certaine idée d'**évolution au cours du temps** qui traduit le fait que l'issue naturelle pour l'arbre dépérissant est jugée problématique mais pas obligatoirement fatale. Le dépérissement, dont le constat est en fait basé sur un ensemble de symptômes variables selon les cas, ne suppose pas en lui-même de causes particulières et ne doit donc pas a priori être considéré comme une maladie. Ainsi, le terme de dépérissement correspond aussi à l'idée d'une **cause non identifiée ou non immédiatement identifiable avec certitude** ».*

Les différences entre les définitions de Manion et Delatour sont moindres qu'il n'y paraît à première vue. Elles portent principalement sur la conception même de maladie, et sur l'importance relative donnée à l'analyse symptomatologique et l'analyse causale. Elles se rejoignent sur l'essentiel, à savoir la notion de perte de vigueur visible et progressive, et sur le caractère complexe (ou apparemment complexe) des phénomènes. À noter que les auteurs français font parfois référence à la notion de « dépérissements complexes » par opposition aux dépérissements plus « simples », causés par un ou un petit nombre de facteurs. Cette notion est également présente dans la littérature allemande. Schütt (1977) parlait ainsi de « Komplexkrankheit » à propos du dépérissement du Sapin pectiné en Europe.

Outre la notion de « decline », on trouve dans la littérature anglo-saxonne de nombreuses références à la notion de « **dieback** ». Ce terme est, comme celui de « decline », employé pour une essence particulière (« birch dieback », « ash dieback ») ou, plus généralement, pour une forêt (« forest dieback »). Ce terme semble être utilisé comme synonyme de « decline » par de nombreux auteurs (par exemple Houston, 1992). Mueller-Dombois (1988, 1992) a défini « dieback » comme une perte anormale, désaisonnalisée, partielle ou totale de feuillage de beaucoup d'arbres dans une même forêt, ou en d'autres termes, comme une forme extrême de « decline ». Manion (1989) a tenté de distinguer les deux notions, et préfère employer « dieback » pour désigner une réponse adaptative à un stress environnemental (par exemple ajustement de la masse foliaire en cas de baisse de nappe) pouvant déboucher sur un rétablissement ou à un dépérissement (« decline ») si l'équilibre n'est pas rétabli. En bref, aucun consensus ne semble exister et le terme de « dieback » est souvent utilisé dans la littérature pour désigner des phénomènes à progression lente, causés par divers facteurs, parmi lesquels les stress hydriques jouent un rôle particulier (Innes, 1993).

La **terminologie** relative aux phénomènes de dépérissement ne semble pas avoir fait l'objet d'analyses approfondies, ce qui peut étonner eu égard à l'importance du sujet dans la littérature.

La terminologie française a l'avantage de la simplicité puisque le terme de **dépérissement** n'a guère de synonymes. On parle de dépérissement du Chêne, du Sapin, du Hêtre, etc. depuis plusieurs décennies, les phénomènes ainsi désignés étant le plus souvent de nature complexe, mais désignant parfois des dépérissements supposés causés principalement par un agent biotique [par exemple : le dépérissement du Hêtre en Normandie au cours des années 1970 (Perrin, 1977, 1994)]. L'utilisation de l'expression « dépérissement complexe » supposée éliminer cette ambiguïté a été signalée plus haut.

L'équivalent anglais de dépérissement le plus courant est « **decline** ». Ce terme s'applique à une essence particulière (« oak decline », « maple decline », etc.), est utilisé comme terme générique pour tout type de dépérissement (« forest decline ») et, comme vu plus haut, est considéré comme un type particulier de « maladie » (« decline plant diseases »). Il faut insister sur le fait que « forest decline » doit bien être traduit par dépérissement forestier et non comme « dépérissement des forêts » qui fait écho au « Waldsterben », plus tard adouci en « neuartige Waldschäden » (littéralement : nouveaux types de dommages forestiers) de la littérature allemande. « Forest decline » est une expression qui a une signification bien établie dans la littérature écologique (Manion, 1981, 1989 ; Mueller-Dombois, 1988).

Le terme de **dieback**, évoqué plus haut, et dont les contours ne sont pas très clairs, n'a pas à proprement parler d'équivalent français.

Dans la langue allemande, le terme de dépérissement s'appliquait jusqu'à récemment préférentiellement à une essence : « Tannensterben » (dépérissement du Sapin), « Eichensterben » (dépérissement du Chêne), etc. L'utilisation du terme « **Waldsterben** » est récente. Ce terme peut être considéré comme l'équivalent parfait de « forest decline » ou « dépérissement forestier » dans la mesure où il désigne aussi bien le processus de dépérissement que son issue finale, la mort. Il a le plus souvent été traduit à l'étranger par des expressions sinistres telles « la mort des forêts » ou « forest death », en écho au caractère morbide et globalisant de certaines descriptions faites en Allemagne : c'est la forêt allemande dans son ensemble qui était perçue comme dépérissante. De façon paradoxale, on a continué en France à employer le terme « objectivement » morbide de dépérissement des forêts sans connotation morbide forte, alors qu'en Allemagne les scientifiques ont proposé des formules plus ou moins édulcorées, parmi lesquelles « neuartige Waldschäden » sur laquelle on a beaucoup épilogué (voir par exemple Cowling, 1989 ; Innes, 1993 ; Landmann, 1993).

À noter deux termes qui sont des variantes de « Waldsterben », traduisant mieux que ce terme le caractère progressif du phénomène : celui de « **Absterben** » (processus de dépérissement), d'utilisation ancienne mais limitée, et celui, apparemment uniquement utilisé par les auteurs autrichiens — et qui aurait peut-être mérité un meilleur sort — de « **Waldniedergang** », terme qui suggère un déclin plus qu'un dépérissement au sens strict du terme.

Enfin, on peut rappeler la définition des trois grands types de facteurs intervenant dans les dépérissements :

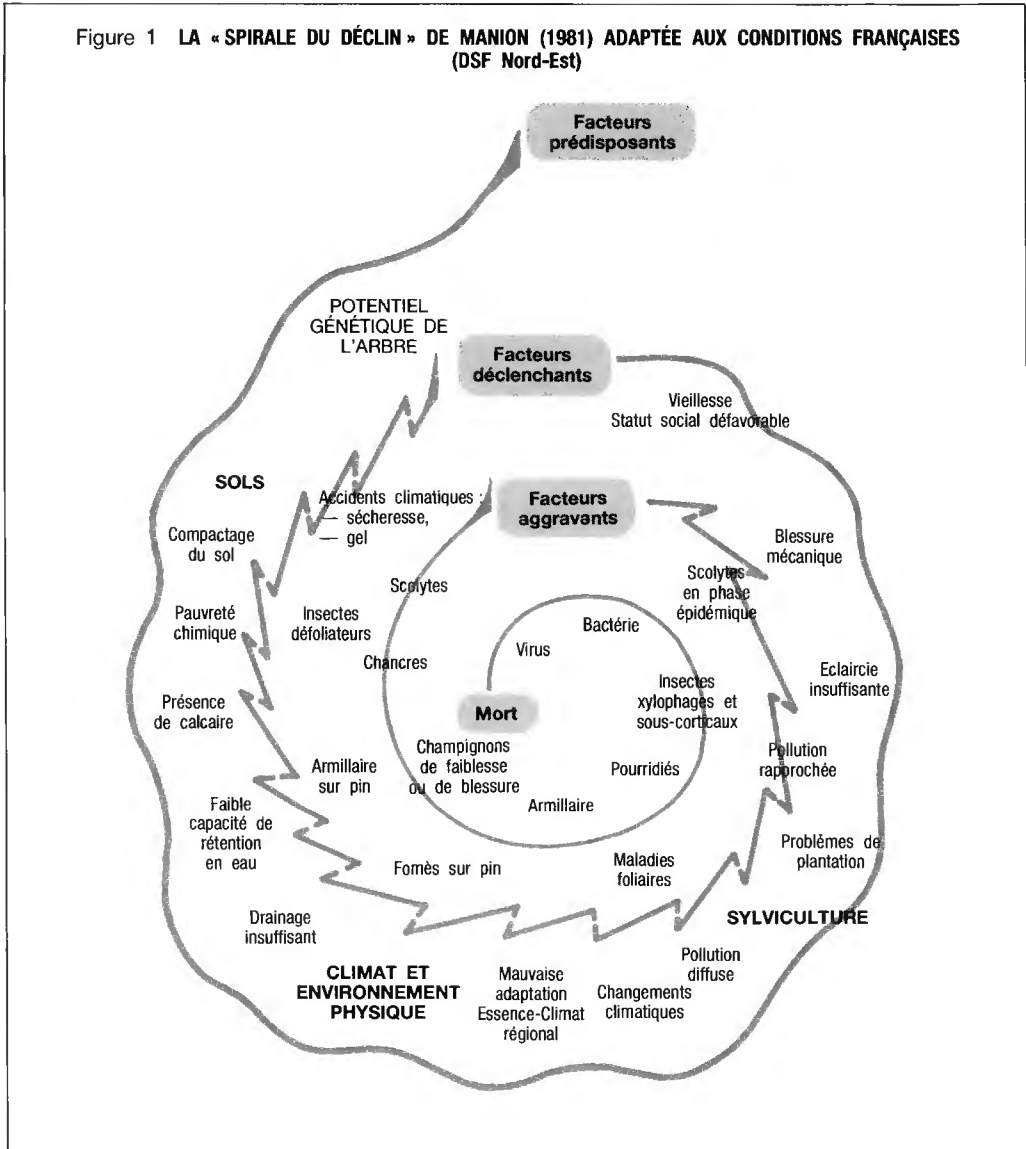
— facteurs prédisposants : facteurs permanents contribuant à l'affaiblissement général de l'arbre (changements climatiques à long terme, pollution chronique, réduction de vigueur liée à l'âge, etc.) ;

— facteurs déclenchants : facteurs agissant de façon intense sur une relativement courte période (exemples : sécheresse, insectes défoliateurs) ;

— facteurs aggravants : facteurs accentuant la perturbation (le plus souvent, facteurs biotiques, champignons ou insectes).

À noter que l'on utilise parfois l'expression de facteur aggravant dans le sens général de « circonstance aggravante » sans référence à une séquence précise d'événements comme le fait le concept de Sinclair, d'où des confusions fréquentes dans certains écrits sur les dépérissements.

Figure 1 LA « SPIRALE DU DÉCLIN » DE MANION (1981) ADAPTÉE AUX CONDITIONS FRANÇAISES (DSF Nord-Est)



SYMPTÔMES ET CARACTÉRISTIQUES COMMUNES AUX DÉPÉRISSEMENTS FORESTIERS

Les symptômes de dépérissement les plus souvent cités sont :

- au niveau de la cime :
 - modification de la structure du houppier : défauts de ramification, croissance faible des rameaux d'où, chez les feuillus, apparence de feuilles disposées en rosettes ;
 - microphyllie (feuilles ou aiguilles de petite taille) ;
 - pertes d'aiguilles anciennes chez les résineux et pertes de rameaux, surtout chez certains feuillus (d'où aggravation possible par des champignons parasites facultatifs) ;

Concepts, définitions et caractéristiques générales des dépérissements forestiers

- mort de portions de la couronne, conférant aux cimes une allure irrégulière ;
- descente de cime par développement de bourgeons dormants ;
- jaunissements automnaux précoces ou liés à des carences minérales ;
- au niveau racinaire :
 - dégénérescence fréquente des racines fines et mycorhizes ;
 - baisse des réserves d'amidon ;
- en ce qui concerne la croissance :
 - réduction de la croissance de quelques années à plusieurs décennies avant l'apparition des symptômes visibles ;
- en ce qui concerne leurs caractéristiques spatio-temporelles :
 - dispersion au hasard (localement) des individus dépérissants (par opposition à l'action de certains pathogènes, dont l'action s'exerce de proche en proche) ;
 - persistance et aggravation des symptômes durant plusieurs années.

Tous ces symptômes ne sont pas observés dans tous les cas de dépérissement, et les études intensives du dépérissement des résineux ont montré que certains étaient moins systématiques qu'on ne l'a cru. Cela vaut en particulier pour la dégradation des racines fines (nourricières) et des mycorhizes qui constituent des processus continus pour faire face aux microorganismes parasites et à la demande de croissance des couronnes. Classiquement, on considère que celle-ci se produit avant même l'apparition de symptômes visibles, mais certaines études ont montré peu de différences entre arbres relativement dépérissants et arbres sains (voir références dans Landmann, 1994). Il en va de même pour le stock de sucres de réserve (amidon) qui sont utilisés au printemps pour démarrer la croissance ou pour régénérer les mycorhizes ou le feuillage mangé par les défoliateurs. Alors que certaines études montrent une baisse de ces réserves, aucune différence n'a été trouvée dans d'autres (voir références dans Landmann, 1994). En l'absence de différences, faut-il conclure qu'il ne s'agit pas de « vrais » dépérissements ? Cela supposerait que nous sachions définir un « vrai » dépérissement, ce qui n'est pas le cas. En fait, le moment où les études ont été réalisées (phase de dépérissement ou de rétablissement) peut certainement expliquer certaines contradictions. Et plus généralement, il faut en conclure que nous connaissons relativement peu de choses sur les mécanismes régulateurs des processus en question.

Un certain nombre de caractéristiques générales communes à beaucoup de dépérissements peuvent également être citées :

- des **facteurs climatiques et stationnels** sont presque toujours impliqués comme facteurs prédisposants ou déclenchants. Les facteurs climatiques les plus souvent invoqués sont les sécheresses et, dans les zones tempérées et surtout nordiques, les dégâts liés au froid. Les facteurs stationnels les plus souvent cités sont les caractéristiques physiques (plutôt que chimiques) du sol (Landmann, 1994 ; Landmann et Bonneau, 1994) ;
- l'importance exacte de la **dynamique des peuplements**, de la sylviculture qui la module, et plus généralement de l'histoire des forêts, est encore incertaine, car ces aspects ont souvent été ignorés dans l'étude des dépérissements. Cependant, dans la plupart des situations où ces aspects ont été étudiés, leur rôle est apparu déterminant (Landmann, 1993, 1994 ; Innes, 1993) ;
- l'**âge de l'hôte** est un facteur commun à de nombreux dépérissements. Ces derniers affectent le plus souvent préférentiellement des arbres physiologiquement adultes. D'une certaine façon, un dépérissement peut être considéré, dans le contexte de dynamique de peuplement évoqué ci-dessus, comme la première étape normale du renouvellement des peuplements ;
- des **champignons et insectes opportunistes** (ou de faiblesse) sont souvent impliqués comme facteurs aggravants, globalement davantage dans les dépérissements de feuillus que dans les

dépérissements de résineux (du moins ceux étudiés récemment). On leur a parfois prêté un rôle plus important qu'ils n'ont peut-être, mais cette question est controversée ;

— l'**armillaire** est un pourridié racinaire étroitement associé à de nombreux dépérissements (Delatour et Guillaumin, 1993 ; Guillaumin *et al.*, 1983). Certaines espèces constituent des ravageurs primaires mais la plupart nécessitent un affaiblissement préalable des arbres pour s'installer ;

— les **virus**, relativement peu étudiés en France, pourraient constituer un dénominateur commun de plusieurs dépérissements de feuillus, aussi bien en Amérique du Nord (Manion, 1991) qu'en Europe (Nienhaus, 1985). De façon générale, on comprend très mal le rôle des virus dans les dépérissements. Les virus sont détectés à la fois dans des arbres sains et des arbres dépérissants. On ignore s'ils prédisposent les arbres à des maladies ou s'ils fonctionnent comme des facteurs aggravants pour arbres stressés.

Récemment, certains auteurs ont suggéré que la **pollution atmosphérique** pouvait être un dénominateur commun à la plupart des dépérissements qui s'étaient apparemment développés de façon synchrone en Europe et en Amérique du Nord. Cette hypothèse, qui a rencontré beaucoup d'échos dans certains milieux scientifiques et dans le grand public, faisait peu de cas des acquis malgré tout importants des études antérieures sur divers cas de dépérissement, se fondait sur un certain nombre de « coïncidences » douteuses et reflétait surtout une conviction générée par l'émotion. Peu vraisemblable au moment où elle a été énoncée, cette hypothèse apparaît aujourd'hui peu crédible. Au contraire, on s'accorde de plus en plus à considérer que la pollution atmosphérique diffuse explique, au mieux, une (petite) partie des nombreux cas de dépérissements forestiers recensés de par le monde, et qui ne sont en aucun cas limités à l'Europe et à l'Amérique du Nord (Cowling, 1985 ; Huettl et Mueller-Dombois, 1993 ; Innes, 1993 ; Manion, 1988).

Certains auteurs ont cherché à classer les dépérissements selon leur degré de complexité. Sinclair et Hudler (1988) considèrent ainsi que tous les dépérissements peuvent se ramener à l'une des quatre situations suivantes (les exemples cités entre parenthèses sont choisis parmi des cas étudiés en Europe et ne correspondent pas à ceux mentionnés par Sinclair et Hudler) :

— un arbre peut dépérir car il est soumis de façon chronique à un agent simple : sel en bord de route, surfactant en zone littorale, carence en magnésium sur sol très appauvri ;

— un arbre peut dépérir en raison de l'infection par des pathogènes secondaires suite à un accident majeur : infection suivant une défoliation par des insectes ou une blessure majeure ;

— l'action chronique d'un ou plusieurs facteurs peut diminuer la tolérance ou la résistance d'un arbre à un autre agent qui va déclencher le dépérissement. Le phénomène peut être aggravé par divers facteurs, y compris les mêmes que ceux qui l'ont prédisposé et déclenché : dépérissements périodiques du Chêne et du Sapin en Europe ;

— en réponse à des stress, les arbres d'âge proche ont tendance à montrer des comportements similaires, y compris leur sénescence.

Cette classification a le mérite de distinguer les dépérissements complexes — les seuls à mériter l'appellation de dépérissement pour beaucoup d'auteurs (Manion et Lachance, 1992a) — des dépérissements plus simples. La dernière classe de dépérissement apparaît comme une concession inutile au modèle de Mueller-Dombois dans la mesure où la dimension démographique existe probablement dans la plupart des dépérissements.

CONCLUSIONS

Au terme de ce bref exposé des concepts et définitions des dépérissements, une certaine unité de vue se dégage sur la notion de dépérissement forestier. Ce terme est ainsi généralement réservé à des phénomènes complexes faisant intervenir des facteurs de plusieurs types (prédisposants,

Concepts, définitions et caractéristiques générales des dépérissements forestiers

déclenchants, et aggravants), en partie interchangeables, et entraînant une altération durable de l'aspect extérieur et de la croissance des arbres, la mort étant une issue probable mais non certaine du processus. Si le dépérissement constaté peut être attribué principalement à un agent biotique, ou éventuellement abiotique, il paraît judicieux soit de remplacer le vocable de dépérissement par un terme se référant explicitement à l'agent causal, soit, au minimum, d'associer systématiquement le nom de l'agent causal à l'énoncé du dépérissement en question.

La terminologie des phénomènes de dépérissement reste sûrement perfectible, et l'internationalisation croissante des débats sur les dépérissements justifierait un effort dans ce domaine, en particulier pour éviter les traductions approximatives entre les langues les plus courantes.

La recherche d'un affinement conceptuel ou de définitions plus précises est un objectif louable, et même indispensable si l'on en juge par l'importance des divergences qui subsistent à l'heure actuelle. Ces divergences, bien reflétées dans l'ouvrage collectif édité par Manion et Lachance (1992b), et qui n'ont pas pu être discutées en détail dans le volume imparti à cet article, portent notamment sur :

— le « dépérissement des forêts » souvent associé à la pollution atmosphérique ; phénomène réel ou reflet d'une « paranoïa renforcée et perpétuée de façon involontaire par les commentaires introductifs de scientifiques bien intentionnés » (Manion et Lachance, 1992a) ? ;

— l'importance relative des facteurs biotiques (essentiels pour Houston), des stress climatiques (essentiels pour Auclair *et al.*, 1992 et certains auteurs français), et des facteurs génétiques et de vieillissement (essentiels pour Mueller-Dombois) dans les dépérissements ;

— les séquences selon lesquelles les différents stress interviennent ;

— le rôle écologique des dépérissements : faut-il voir ces derniers comme faisant partie d'un processus de sélection naturelle, et donc d'un processus stabilisateur ?

Comprendre pourquoi, en l'absence d'agents pathogènes spécifiques, certains arbres, le plus souvent d'âge mûr, perdent progressivement leur vitalité et meurent, alors que d'autres, en première analyse situés dans des conditions de croissance similaires, restent vigoureux, tel est le défi auquel se sont souvent trouvés confrontés forestiers et scientifiques depuis des décennies. Rien n'indique que l'avenir forestier sera exempt de dépérissements forestiers. Moins qu'auparavant, on se satisfait de réponses approximatives. Les inquiétudes relatives aux changements globaux nous interrogent actuellement sur la prévision d'éventuels dépérissements : quels écosystèmes, quels types de peuplements, quelles essences seront (ou seraient) les plus susceptibles ? Une compréhension fine de ce que nous observons est une condition nécessaire, pas forcément suffisante, pour faire de telles prédictions.

G. LANDMANN
Département de la Santé des Forêts
Antenne spécialisée
Ministère de l'Agriculture et de la Pêche
INRA - Centre de Nancy
F-54280 CHAMPENOUX

Remerciements

Mes remerciements vont à Michèle Kaennel pour l'édition de ce document.

BIBLIOGRAPHIE

- ABETZ (P.). — Untersuchungen zum Wachstum von Buchen auf der Schwäbischen Alb. — *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, n° 159, 1988, pp. 215-223.
- AGRIOS (G.N.). — Plant Pathology. — Third Edition. — San Diego-New York : Academic Press, 1988. — 803 p.
- AUCLAIR (A.N.D.), WORREST (R.C.), LACHANCE (D.), MARTIN (H.C.). — Climatic perturbation as a general mechanism of forest dieback. In : Forest decline concepts / P.D. Manion, D. Lachance Eds. . — Saint-Paul (Minn.) : American Phytopathological Society, 1992. — pp. 38-58.
- BECKER (M.), LÉVY (G.). — À propos du dépérissement des forêts : climat, sylviculture et vitalité de la sapinière vosgienne. — *Revue forestière française*, vol. XL, n° 5, 1988, pp. 345-358.
- BECKER (M.), LE TACON (F.), LÉVY (G.). — Conjonction des facteurs naturels et des pratiques sylvicoles dans le dysfonctionnement des écosystèmes forestiers. — *Revue forestière française*, vol. XLVI, n° 5, 1994, pp. 572-578.
- COWLING (E.B.). — Comparison of regional declines of forests in Europe and North America : the possible role of airborne chemical. In : Air Pollutants : Effects on Forest Ecosystems. Acid Rain Foundation. Saint Paul, Minn., USA, 1985/05/08-09. — Saint-Paul (Minn.) : Acid Rain Foundation, 1985. — pp. 217-234.
- COWLING (E.B.). — Comments of rapporteurs (peer reviewers). In : Forest decline research : state of knowledge and perspectives / B. Ulrich Ed., International Congress, Friedrichshafen (FRG), 1989/10/02-06. — Karlsruhe : Kernforschungszentrum, 1989. — pp. 935-944.
- CRAMER (H.H.), CRAMER-MIDDENDORF (M.). — Untersuchungen über Zusammenhänge zwischen Schadensperioden und Klimafaktoren in mitteleuropäischen Forsten seit 1851. — *Pflanzenschutz-Nachrichten Bayer*, vol. 37, n° 2, 1984, pp. 208-334.
- DELATOUR (C.). — Les Dépérissements de chênes en Europe. — *Revue forestière française*, vol. XXXV, n° 4, 1983, pp. 265-282.
- DELATOUR (C.). — Dépérissement des chênes et pathogènes. — *Revue forestière française*, vol. XLII, n° 2, 1990, pp. 182-185.
- DELATOUR (C.), GUILLAUMIN (J.-J.). — Dépérissement et attaques d'Armillaire. In : Pollution atmosphérique et dépérissement des forêts dans les montagnes françaises. Programme Deforpa, Rapport 1992/ M. Bonneau, G. Landmann Eds. . — Nancy : INRA, 1993. — pp. 79-84.
- GUILLAUMIN (J.-J.), BERNARD (Ch.), DELATOUR (C.), BELGRAND (M.). — Le Dépérissement du Chêne à Tronçais : pathologie racinaire. — *Revue forestière française*, vol. XXXV, n° 6, 1983, pp. 415-424.
- HOUSTON (D.R.). — A host-stress-saprogen model for forest dieback-decline diseases. In : Forest decline concepts / P.D. Manion, D. Lachance Eds. . — Saint-Paul (Minn.) : American Phytopathological Society, 1992. — pp. 3-25.
- HOUSTON (D.R.). — Dieback and decline of northeastern hardwoods. — *Trees*, vol. 26, 1967, pp. 12-14.
- HOUSTON (D.R.). — Dieback and declines : diseases initiated by stress, including defoliation. — International Shade Tree Conference Proceedings, 49, 1973, pp. 73-76.
- HOUSTON (D.R.). — Stress related to diseases. — *Journal of Arboriculture*, vol. 8, 1984, pp. 137-149.
- HOUSTON (D.R.). — Stress triggered tree diseases : the diebacks and declines. — *USDA Forest Service, NE-INF-41*, 1981, 36 p.
- HUETTL (R.F.), MUELLER-DOMBOIS (D.) Eds. . — Forest decline in the Atlantic and Pacific region. — Berlin : Springer Verlag, 1993. — 366 p.
- INNES (J.L.). — Forest health : its assessment and status. — Wallingford (UK) : CAB International, 1993. — 677 p.
- LANDMANN (G.). — Effects of air pollution on terrestrial and aquatic ecosystems (cost project 612) - 1984-1990 - Final scientific report. — Brussels : EEC (sous presse).
- LANDMANN (G.). — Role of climate, stand dynamics and past management in forest decline : a review of ten years of field ecology in France. In : Forest decline in the Atlantic and Pacific region / R.F. Huettl, D. Mueller-Dombois Eds. . — Berlin : Springer Verlag, 1993. — pp. 18-39.
- LANDMANN (G.), BONNEAU (M.). — Le Dépérissement du Sapin pectiné et de l'Épicéa commun dans les montagnes françaises au cours des années 1980. — *Revue forestière française*, vol. XLVI, n° 5, 1994, pp. 522-537.
- LEMPS (F. de). — Dépérissement du Hêtre et pluviosité sur le plateau de Langres. — *Bulletin de la Société forestière de Franche-Comté et des Provinces de l'Est*, vol. XXVIII, n° 5, 1955, pp. 241-248.
- LORIMER (C.G.). — Age structure and disturbance history of a southern Appalachian virgin forest. — *Ecology*, vol. 61, 1980, pp. 1169-1184.
- MANION (P.D.). — Hardwood forest declines - concepts and management. — Society of American Foresters National Convention « Healthy forests, healthy world », Rochester, NY, USA, 1988/10/16-19. — Rochester : Society of American Foresters, 1989. — pp. 127-130.
- MANION (P.D.). — Tree disease concepts. — Englewood Cliffs (N.J.) : Prentice Hall, 1981. — 324 p.
- MANION (P.D.). — Tree disease concepts. — 2nd edition. — Englewood Cliffs (N.J.) : Prentice Hall, 1991. — 402 p.
- MANION (P.D.). — Pollution and forest ecosystems. In : Proceedings 14th International Botany Congress, Berlin (FRG) / W. Greuter, B. Zimmer Eds. . — Königstein : Koeltz Scientific Books, 1988. — pp. 405-421.
- MANION (P.D.), LACHANCE (D.). — Forest decline concepts : an overview. In : Forest decline concepts / P.D. Manion, D. Lachance Eds. . — Saint-Paul (Minn.) : American Phytopathological Society, 1992a. — pp. 181-190.

Concepts, définitions et caractéristiques générales des dépérissements forestiers

- MANION (P.D.), LACHANCE (D.) Eds. . — Forest decline concepts. — Saint-Paul (Minn.) : American Phytopathological Society, 1992b. — 235 p.
- MILLERS (I.), SHRINER (D.S.), RIZZO (D.). — History of hardwood decline in the eastern United States. — United States Department of Agriculture. Forest Service. Northeastern Forest Experiment Station, 1988, pp. 1-75.
- MUELLER-DOMBOIS (D.). — A natural dieback theory, cohort senescence as an alternative to the decline disease theory. In : Forest decline concepts / P.D. Manion, D. Lachance Eds. . — Saint-Paul (Minn.) : American Phytopathological Society, 1992. — pp. 26-37.
- MUELLER-DOMBOIS (D.). — Canopy dieback and successional processes in Pacific forests. — *Pacific Scientist*, vol. 37, 1983, pp. 317-325.
- MUELLER-DOMBOIS (D.). — Forest decline and dieback - a global perspective. — *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 3, 1988, pp. 310-312.
- MUELLER-DOMBOIS (D.). — Perspectives for an etiology of stand-level dieback. — *Annual Review of Ecological Systems*, vol. 17, 1986, pp. 221-243.
- NIENHAUS (F.). — Infectious diseases in forest trees caused by viruses, mycoplasma-like organisms and primitive bacteria. — *Experientia*, vol. 41, 1985, pp. 597-603.
- PERRIN (R.). — Le Dépérissement du Hêtre. — *Revue forestière française*, vol. XXIV, n° 2, 1977, pp. 101-126.
- SCHAEFFER (A.). — Le Dépérissement du Hêtre dans le département du Doubs. — *Bulletin de la Société forestière de Franche-Comté et des Provinces de l'Est*, vol. XXVIII, n° 6, 1955, pp. 290-291.
- SCHÜTT (P.). — Das Tannensterben. Der Stand unseres Wissens über eine aktuelle und gefährliche Komplexkrankheit der Weisstanne (*Abies alba* Mill.). — *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, vol. 96, 1977, pp. 177-186.
- SINCLAIR (W.A.). — Comparisons of recent declines of white ash, oak, and sugar maple in northeastern woodlands. — *Cornell Plant.*, vol. 20, 1964, pp. 62-67.
- SINCLAIR (W.A.). — Decline of hardwoods : possible causes. — *International Shade Tree Conference Proceedings*, 42, 1967, pp. 17-32.
- SINCLAIR (W.A.), HUDLER (G.W.). — Tree declines : four concepts of causality. — *Journal of Arboriculture*, vol. 14, 1988, pp. 29-35.
- SPIECKER (H.). — Zur Dynamik des Wachstums von Tannen und Fichten auf Plenterwald-Versuchsflächen im Schwarzwald. — *Allgemeine Forstzeitschrift*, 21, 1991, pp. 1076-1080.
- WACHTER (A.). — Deutschsprachige Literatur zum Weisstannensterben (1830 bis 1978). — *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz*, vol. 85, 1978, pp. 361-381.
- WALKER (S.L.), AUCLAIR (A.N.D.). — Forest declines in western Canada and the adjacent United States. — Downsview (Ontario) : Atmospheric Environment Service, 1989. — 150 p.