

UNIVERSITÉ LAVAL

Faculté de Foresterie et de Géomatique
Département des Sciences du Bois et de la Forêt

Groupe de Coordination sur les Bois Raméaux

**«Une revue bibliographique des principaux
mécanismes pédogénétiques pour caractériser le
rôle du bois raméal fragmenté (BRF) dans le
processus d'humification»**

texte présenté comme mémoire de fin d'étude par

Jean-Claude Tissaux

juin 1996

Publication n° 60

édité par le

Groupe de Coordination sur les Bois Raméaux

UNIVERSITÉ LAVAL

Département des Sciences du Bois et de la Forêt

Québec G1K 7P4

QUÉBEC Canada

TABLE DES MATIÈRES

Introduction	5
1 Humification et pédogenèse en milieu forestier	6
1.1 Matière organique, litière et humus	6
1.1.1 Matière organique	7
1.1.2 Litière	7
1.1.3 Humus	8
1.2 Dynamique et évolution de la matière organique	9
1.3 L'évolution des sols et le rôle de l'humus	10
2 Les Bois Raméaux Fragmentés (BRF)	11
2.1 Définition	11
2.2 Les constituants du bois raméal	12
2.2.1 Concentration en nutriments	12
2.2.2 La lignine	14
2.2.2.1 Variation et concentration	14
2.2.2.2 Structure de la lignine	14
2.2.3 Les polyphénols	16
2.2.3.1 Variation et concentration	16
2.2.3.2 Structure des polyphénols	17
3 Biodégradation des BRF et humification	18
3.1 Le rôle des champignons	18
3.1.1 Les types de champignons décomposeurs du bois	19
3.1.2 Conditions d'installation (facteurs environnementaux)	20
3.1.2.1 Température	20
3.1.2.2 Aération	20
3.1.2.3 Humidité	21
3.1.2.4 pH	22
3.2 Le rôle de l'azote	22
3.2.1 Le ratio C:N	22
3.2.2 Incidence de l'azote sur l'activité ligninolytique	23

3.3 La dépolymérisation de la lignine	26
3.4 Le devenir des composés phénoliques	28
3.5 Le rôle de la pédofaune	29
3.5.1 La microfaune	30
3.5.2 La mésofaune	30
3.5.3 La macrofaune	31
Conclusion	33
Bibliographie	34

AVANT-PROPOS

Nous avons jugé ce travail, quoique succinct, d'une qualité exceptionnelle dans son approche synthétique qui fait bien le tour de la question à ce jour. C'est la raison pour laquelle nous avons décidé de le publier, sans en altérer le contenu, mais uniquement en lui offrant une nouvelle mise en page. Nous souhaitons vivement que les lecteurs en prennent connaissance, ce qui les conduira à mieux comprendre le sens des travaux de notre groupe. Ceci mènera dans les années qui viennent à des modifications fondamentales dans la connaissance et la perception que nous avons de l'agriculture et de la foresterie. Déjà, nous pouvons interpréter nos efforts, tant en milieux tempérés que tropicaux; dans les forêts, l'aménagement de la faune, la régénération, le contrôle des incendies, etc., tout comme en agriculture sur la productivité, le contrôle de l'érosion, l'économie de l'eau etc...

Ce travail est un pas fait dans la direction d'une ouverture nouvelle vers la connaissance des équilibres biologiques dont le sol est à la fois la cause et l'effet. Beaucoup de chercheurs actuels travaillant sur la productivité, en particulier par les nouvelles biotechnologies, la génétique et la combinaison des deux, auraient avantage à regarder du côté du sol et des mécanismes pédogénétiques. Il nous semble évident qu'il nous faudra comprendre les véritables mécanismes responsables de la productivité dont le sol a la gestion depuis des millions d'années, avant de proposer des modifications génétiques aux végétaux pour faire toujours plus avec de moins en moins. Il y a là un illogisme qui devrait susciter des questions fondamentales.

Professeur Gilles Lemieux
Département des Sciences du Bois et de la Forêt
Université Laval
Québec G1K 7P4
QUÉBEC
Canada

L'adresse actuelle de M. Tissaux est: 125, allée des Cades, Les Vallons, Valescure, 83700 Saint-Raphaël, FRANCE.

Introduction

L'humus joue un rôle primordial dans la dynamique des écosystèmes (**Swift *et al.*, 1979; Tate, [1987]**). À cause d'une pression anthropique et d'un productivisme sans cesse croissant, notre habilité technologique à perturber le sol a progressé plus rapidement que notre connaissance sur ses impacts vis-à-vis de ce dernier (**Powers *et al.*, [1990]**). Les nouvelles technologies de l'après guerre ont profondément modifié le paysage agricole. Amélioration génétique, fertilisation, pesticides et machinerie lourde forment un cercle vicieux faisant complètement abstraction du monde vivant : le système humique. Les effets n'ont pas tardé à se faire sentir et la productivité agricole décroît avec la diminution de l'humus, et ce, malgré l'utilisation grandissante des fertilisants (**Martel et Mackenzie, [1980]**). La foresterie a, elle aussi, suivi le modèle agricole, mis à part un laps de temps plus important. L'intensification de la sylviculture, la monoculture d'essences très performantes, la récolte par arbres entiers peuvent affecter la fertilité des sols forestiers (**Ranger et Bonneau, [1984; 1986]**). Il est cependant difficile de quantifier les pertes de nutriments à cause du manque de connaissances à propos des effets cumulés des modes de récolte, des dépositions atmosphériques et de l'altération des minéraux (**Ranger et Bonneau, [1986]; Hornbeck, [1990]; Zabowski, [1990]**). Il semble donc y avoir un mécanisme très efficace dans l'écosystème forestier non perturbé qui permet de conserver les nutriments et de prévenir les pertes (**Gosz *et al.*, [1973]**).

Au début des années 70, M. Edgar Guay, alors sous-ministre adjoint au ministère des forêts, associé avec messieurs Lachance et Lapointe, expérimentèrent à petite échelle l'amendement des sols agricoles avec des drêches de conifères après extraction des huiles essentielles. La production de ces dernières laisse à l'usine une masse considérable de résidus fragmentés riche en nutriments mais sans débouchés. Suite à une rencontre avec un agriculteur aux prises avec des problèmes de sécheresse dans son champ de blé, M. Guay obtient d'Hydro-Québec des copeaux de bois raméal à l'état frais, qu'il fait appliquer en paillis sur une partie du champs.

Non seulement le blé échappe-t-il à la sécheresse, mais la production double. Pour sa part, la partie non traitée sèche sur place (**Camiré et al., non publié**). À partir de ce moment là, plusieurs personnes, curieuses du phénomène, se montrent intéressées à entreprendre des recherches plus approfondies sur ce sujet. C'est ici que M. Gilles Lemieux, professeur à la Faculté de foresterie et de géomatique de l'Université Laval, décide de mettre en place, de 1983 à 1989, plusieurs sites d'expérience (plus de 300 parcelles) afin de vérifier l'effet des différents copeaux de bois sur l'amendement des sols. Après quelques années, il remarque que la pédogenèse est régie par la biologie du sol, et il formule pour la première fois une description de cette nouvelle matière première que sont les petites branches et les rameaux et leur donne le nom de Bois Raméaux Fragmentés (BRF) (Lemieux, [1986]).

Des résultats surprenants sont obtenus tant en agriculture qu'en foresterie (**Lemieux, [1990]; Pagé, [1993]; Seck, [1993]**). Ce document a donc pour but de tenter d'esquisser les mécanismes en cause qui permettent une telle restructuration humique des sols. La première partie traite de l'humification en milieu forestier. La seconde partie traite des BRF et insiste sur les constituants de ces derniers. Leur biodégradation est décrite dans un troisième volet, où l'on voit que la lignine et les polyphénols sont à la base des processus d'humification.

1 Humification et pédogenèse en milieu forestier

Cette partie se veut être en fait une sorte d'introduction générale des processus naturels, afin de mieux cerner le rôle des BRF et leur devenir suite aux invasions des micro-organismes. De ce fait, il ne sera traité ici, que des aspects généraux du rôle des litières et des humus.

1.1 Matière organique, litière et humus

Dans le langage courant, on a tendance à faire un amalgame des termes matière organique, litière et humus. Cette confusion glossologique se doit d'être éclaircie dans le présent texte.

1.1.1 Matière organique

Ce terme est de loin le plus largement répandu dans la littérature. Il est très général et beaucoup trop vague. En effet, on ne fait pas la distinction entre matière organique vivante (biomasse) ou morte (nécromasse). On ne fait pas non plus la distinction entre les différentes strates de l'humus et des adjectifs sont donc nécessaires pour les définir (matière organique fraîche, matière organique humifiée...). Pour les besoins du texte, le terme matière organique employé seul englobe la litière, l'humus au sens large et l'ensemble des micro-organismes qui y vivent.

1.1.2 Litière

Les végétaux (producteurs), organismes majoritairement autotrophes, font la synthèse de la matière vivante à partir du CO₂ et d'éléments biogènes (N, P, K...). Ce processus est connu sous le nom de photosynthèse. Cela conduit à la formation de chaînes de carbone, liée à divers groupements. Cette matière vivante, selon une échelle de temps variable, retourne au sol sous forme d'exsudats racinaires et foliaires ainsi que de débris (feuilles, rameaux, fruits, graines...). L'ensemble constitue la litière (**Mangenot, [1980]**). Elle est essentiellement végétale en rapport avec la proportion de la masse animale que l'on y retrouve (**Frontier et Pichot-Viale, [1993]**). La litière est constituée de deux fractions (**Dommergues et Mangenot, [1970]**) :

- La fraction hydrosoluble, rapidement entraînée vers les horizons minéraux après la chute des feuilles et riche en substances complexantes (processus de chéluviation).
- La fraction non-hydrosoluble, décomposée par la microflore et la pédofaune.

La litière prend aussi l'appellation de matière organique fraîche (**Duchaufour, [1991]**). C'est elle qui engendre l'humus (**Duchaufour, [1991]**). De sa qualité (teneur en nutriments, teneur en polyphénols) dépend la formation de chaînes trophiques plus ou moins complexes (**Swift**

et al., 1979; Heal et Dighton, [1985]). Associée aux facteurs abiotiques du milieu dont le pH, la quantité d'argile et la teneur en fer libre (**Duchaufour et Jacquin, [1975]**), la qualité de la litière oriente donc le type d'humification, donnant des humus de type mull, moder ou mor. Il est difficile de généraliser l'équation *litière = nécromasse*, puisque, débris organiques morts et micro-organismes vivants se côtoient et sont intimement liés pour assurer la transformation de cette litière.

1.1.3 Humus

L'humus, au sens large, est constitué d'humus libre (= matière organique non-humifiée) et d'humus lié (matière organique humifiée) (**Dommergues et Mangenot, [1970]**). L'humus libre est une fraction légère à C : N élevé, facilement biodégradable et faiblement liée aux argiles (litière en cours de décomposition). L'humus lié est l'humus au sens strict. Il est constitué d'une fraction dense à C : N voisin de 10, difficilement biodégradable et fortement liée aux argiles. L'humus lié est composé de trois fractions humiques dont le poids moléculaire varie entre 1 000 et 300 000 daltons (Visser, 1987) :

- Les acides fulviques :

Ils possèdent un taux de carbone relativement faible. L'oxygène, présent sous forme de groupes fonctionnels responsables d'une acidité élevée, est abondant (**Dommergues et Mangenot, [1970]; Flaig, [1970]**). Ils sont formés de composés phénoliques à faible poids moléculaire, liés à des polysaccharides (**Allison, [1973]; Duchaufour, [1991]**). Les acides fulviques seraient considérés à la fois comme précurseurs et produits des acides humiques (**Tate, [1987]**).

- Les acides humiques :

Ce sont des polymères à haut poids moléculaire, chargés négativement, de couleur noire à brun foncé, résultant d'un processus de condensation oxydative des composés phénoliques (**Allison, [1973]; Visser, [1987]**) et liés à des acides aminés, des peptides et des polysaccharides (**Martin et Haider, [1971]**). Ils sont riches en carbone mais moins riches en oxygène (**Dommergues et Mangenot, [1970]; Flaig, [1970]**).

- Les humines :

Les humines ressemblent beaucoup aux acides humiques mais diffèrent seulement par le fait qu'elles se trouvent en association très étroite avec les matériaux inorganiques (**Allison, [1973]; Swift *et al.*, [1979]**). Les humines correspondent donc à la partie non-extractible de la fraction humifiée (**Duchaufour, [1991]**).

La structure des acides fulviques, des acides humiques et des humines est analogue. Elle présente des noyaux aromatiques reliés par des chaînes aliphatiques et des groupements fonctionnels à caractère acide (**Swift *et al.*, [1979]; Duchaufour, [1991]**). Sous certaines conditions, il y a polymérisation progressive des noyaux et diminution de l'importance des chaînes aliphatiques et des groupements fonctionnels, ce qui permet d'affirmer que l'évolution des substances humiques peut être représentée par ce schéma : acides fulviques ---> acides humiques ---> humines (**Duchaufour, [1991]**).

1.2 Dynamique et évolution de la matière organique

De la litière, une foule de micro-organismes vont, selon les chaînes trophiques, transformer ce matériel et deux phénomènes se produisent en concomitance soient (**Mangenot, [1980]; Duchaufour, [1991]**) :

- La minéralisation :

Elle permet le retour du carbone et des autres éléments sous forme inorganique et donc à nouveau utilisables par les végétaux.

- L'humification.

Pour les pédologues, c'est la transformation de l'humus libre en humus lié. Pour les biochimistes, c'est un phénomène de polycondensation oxydative conduisant à des substances brunes, présentes aussi bien dans l'humus libre que dans l'humus lié (**Mangenot, [1975]**). Les phénols semblent être le matériel de base pour la synthèse de l'humus (**Flaig, [1970]; Haider, [1992]**).

1.3 L'évolution des sols et le rôle de l'humus

Depuis la dernière glaciation, les sols des régions tempérées et froides ont constamment évolué, pour aboutir, dans les endroits peu anthropisés, à un équilibre stable entre sol et végétation (**Duchaufour, [1980]**). Cette évolution est conditionnée, en premier lieu, par deux facteurs écologiques principaux, qui sont d'ailleurs interdépendants, soit le climat et la végétation. En second lieu, les facteurs stationnels (matériau, topographie, hydrologie) peuvent jouer un rôle non négligeable (**Duchaufour, [1974]; [1980]; Swift *et al.*, [1979]**).

L'humus, clef de voûte de l'écosystème forestier, exprime l'action de la végétation sur le sol et oriente la pédogenèse (Duchaufour, [1980]; Duchaufour et Toutain, [1985]). L'humus joue un rôle d'interface obligatoire entre le sol minéral et la végétation, ce qui amène Duchaufour et Toutain [1985] à représenter ce complexe par le schéma suivant :

Végétation ---> Humus ---> Sol

On peut donc déduire que toute modification de la végétation aura, via l'intermédiaire de l'humus, des répercussions sur le sol, avec un temps de latence plus ou moins grand dépendant de l'inertie du système (**Duchaufour et Toutain [1985]**).

L'humus au sens large joue d'abord un rôle biologique important dans la nutrition des végétaux grâce au processus de minéralisation (**Satchell, [1974]; Tate, [1987]**). Il joue aussi deux rôles majeurs sur les propriétés physico-chimiques du sol soit la capacité d'échange cationique et la rétention en eau (**Satchell, [1974]; Tate, [1987]**). En effet, la matière organique affecte le taux d'infiltration, la quantité d'eau totale dans le sol et son évaporation à la surface (**Tate, [1987]**). L'humus peut contenir jusqu'à vingt fois son poids en eau (**Stevenson, 1982, in Tate, [1987]**). La rétention en eau s'accroît donc quand le contenu en colloïdes organiques augmente (**Tate, [1987]**). La formation d'agrégats stables à l'eau, issus des complexes organo-minéraux, est fortement corrélée à la teneur en matière

organique du sol (**Tisdall et Oades, [1982]; Tate, [1987]**). L'insuffisance de cette dernière entraîne donc une perturbation importante du sol, conduisant à une perte de la macro-agrégation (>250 µm de diamètre) et donc au tassement et à l'érosion (**Allison, [1973]; Tisdall et Oades, [1982]; Powers *et al.*, [1990]; Haider, [1992]**). Les polysaccharides, les mucilages d'origine bactérienne, les hyphes et les radicelles favorisent grandement la macro-agrégation (**Bachelier, [1978]; Kilbertus et Mangenot, [1981]; Tisdall et Oades, [1982]**). L'agrégation, en plus de favoriser la stabilité structurale des sols, joue un rôle important relativement à la stabilité des nutriments et à leur régulation (**Dommergues et Mangenot, [1970]**). En effet, elle exerce un effet protecteur vis-à-vis de la minéralisation du carbone organique et de l'azote organique évitant ainsi une biodégradation rapide et donc une perte possible de nutriments.

2 Les Bois Raméaux Fragmentés (BRF)

2.1 Définition

On entend par BRF, les rameaux et les petites branches vivantes (incluant ou non le feuillage) dont le diamètre ne dépasse pas 7 cm et obtenu par fragmentation (**Lemieux, [1986]**). Pour plus de précision dans les termes utilisés, on entend par rameau la partie de l'arbre dont le diamètre est inférieur à 3 cm. De même, le terme de petite branche s'emploie pour des diamètres compris entre 3 et 7 cm. Le terme branche englobe, quant à lui, tous les diamètres supérieurs à 7 cm.

Afin d'obtenir de meilleurs résultats, les expériences actuelles nous recommandent d'utiliser le bois dormant des Dicotylédones ligneuses (Angiospermes). On peut cependant y ajouter jusqu'à 20% de copeaux de Gymnospermes (Lemieux, comm. pers.).

La fragmentation peut être exécutée par une fragmenteuse à couteau(x) pour produire ce qu'il est communément convenu d'appeler copeaux, dont la taille a une importance significative. Le volume d'un copeau devrait en effet être compris entre 2 et 5 cm³.

La fragmentation a pour but de détruire les barrières physico-chimiques constituées par l'écorce et à accroître la superficie colonisable par les micro-organismes. Ceci permet, grâce à la dépolymérisation de la lignine et selon les chaînes trophiques, de transformer ce matériau en fractions humiques stables, en intégrant l'ensemble des nutriments et de l'énergie au système édaphique. Les BRF sont avant tout un apport à la structuration du système humique (**Lemieux et Tétreault, [1994]**).

2.2 Les constituants du bois raméal

Les BRF sont principalement constitués de cellulose, d'hémicelluloses, de lignine, de protéines, de sucres et d'acides aminés ainsi que de métabolites secondaires comme les polyphénols (**Fengel et Wegener, [1984]**; **Lemieux, [1986]**; **Haider, [1992]**). Cependant, leur composition, ainsi que leur concentration en nutriments, varie considérablement par rapport au bois caulinaire (**Miller, [1984]**; **Lemieux, [1986]**; **Larochelle, [1993]**).

2.2.1 Concentration en nutriments

La concentration en nutriments (bois + écorce) décroît de façon exponentielle avec l'accroissement du diamètre (Hendrickson, 1987). De plus, le contenu total en nutriments dans les rameaux est plus élevé chez les Angiospermes que chez les Gymnospermes, notamment en ce qui concerne la teneur en azote (**Williams et Gray, [1974]**; **Hendrickson, [1987]**).

La teneur en nutriments des BRF varie selon les saisons (**Grigal et al., [1976]**; **Chapin, [1980]**; **van den Driessche, [1984]**; **Alban, [1985]**; **Hendrickson, [1987]**). Les petits rameaux servent en quelque sorte de réservoir où les éléments nutritifs sont stockés pour être rapidement transportés et utilisés au printemps, permettant ainsi à l'arbre d'être temporairement indépendant de l'alimentation dans le sol via les racines (**van den Driessche, [1984]**). L'absorption des nutriments dans le sol ne se fait que quelques semaines plus tard (**Luxmoore et al., [1981]**). C'est à cette saison que la demande est la plus forte car ils servent à la croissance des différentes parties de l'arbre (pousse de l'année, feuilles, fleurs...) (**Luxmoore et al., [1981]**; **Hendrickson, [1987]**). À l'inverse, trois ou

quatre semaines avant l'abscission des feuilles, le phénomène de translocation intervient (**Miller, 1984; van den Driessche, [1984]**). Les éléments les plus mobiles, K, N, Mg, P et S, sont en partie récupérés et stockés dans les rameaux, l'autre partie ayant été perdue soit par lessivage (K et Mg surtout) ou soit par pertes gazeuses (N) (**Swift et al., [1979]; Luxmoore et al., [1981]; van den Driessche, [1984]; Alban, [1985]**). Le calcium, élément peu mobile, dont la concentration dans les feuilles s'accroît tout au long de la période de croissance, ne subit pas de translocation et est perdu lors de l'**abscission** (**Miller, [1984]; van den Driessche, [1984]; Alban, [1985]**). De plus, la concentration en nutriments dépend de la fertilité du site. En effet, plus ce dernier est riche, plus grande sera la concentration en nutriments (**Miller, [1984]**).

La teneur en nutriments (en % de poids sec) des pousses de l'année courante de cinq espèces du nord-est de l'Amérique du Nord (*Acer spicatum*, *Alnus crispa*, *Amelanchier* spp., *Corylus cornuta* et *Salix* spp.) peut être estimée en moyenne à 0,25-2,5% pour N; 0,05-0,5% pour P; 0,1-2% pour K; 0,2-1,5% pour Ca et 0,05-0,15% pour Mg, selon que l'arbre est en croissance active ou en dormance et selon l'espèce considérée (**Grigal et al., [1976]**). La concentration en nutriments dans le tronc varie, selon les espèces, entre 0,39-0,66 pour N; 0,04-0,08 pour P; 0,14-0,22 pour K; 0,34-0,61 pour Ca et 0,05-0,06 pour Mg (**Grigal et al., [1976]**). On peut noter que les variations les plus importantes sont relatives à la teneur en azote, l'aulne ayant le plus haut pourcentage, ainsi que pour le calcium, le noisetier ayant le taux le plus élevé. La teneur en nutriments des BRF doit donc se situer au-dessus de ces dernières valeurs.

C'est donc pendant l'automne et l'hiver que les variations en nutriments sont minimales et que les concentrations sont maximales dans les rameaux (**Millar, [1974]; Hendrickson, [1987]; Larochelle, [1993]**). C'est ce que l'on appelle bois dormant (**Lemieux, [1990]**). Il est recommandé d'utiliser préférentiellement le bois dormant pour la fragmentation, car la présence de feuilles peut affecter les populations de micro-organismes, favorisant les populations glucophiles (bactéries, actinomycètes...) au dépend des organismes plus efficaces pour l'humification (Basidiomycètes) (**Lemieux, comm. pers.**). De plus, la

concentration en polyphénols ou en quinones pourrait se trouver augmentée (**Harborne, [1995]**). Cependant ces faits demeurent encore hypothétiques.

2.2.2 La lignine

2.2.2.1 Variation et concentration

La lignine est un composant majeur des tissus des plantes vasculaires et représente en moyenne 18 à 35 % de leur poids total (**Dommergues et Mangenot, [1970]**; **Käärrik, [1974]**; **Kirk et Fenn, [1982]**). La concentration en lignine est plus élevée chez les Gymnospermes que chez les Angiospermes (**Eriksson *et al.*, [1990]**). De même, cette concentration varie selon les espèces (**Muller *et al.*, [1987]**) et est moindre dans les branches que dans les rameaux (**Edmonds, [1987]**; **Larochelle, [1993]**). De plus, la lignine des rameaux est peu polymérisée comparativement à celle des branches ou à celle du bois caulinair (**Lemieux et Tétreault, [1994]**). Contrairement aux polyphénols, la concentration en lignine dans les tissus végétaux n'est pas corrélée à la fertilité du site (sauf conditions extrêmes de disponibilité en nutriments) et montre peu de variations au sein d'une même espèce (**Muller *et al.*, [1987]**).

2.2.2.2 Structure de la lignine

La lignine est le nom générique donné à un complexe de polymères aromatiques de poids moléculaire élevé (entre 10 000 et 20 000 daltons, dépendant de son degré de polymérisation) celui-ci étant composé d'unités phényl-propane (C6-C3) diversement substituées (**Dommergues et Mangenot, [1970]**; **Satchell, [1974]**; **Swift *et al.* [1979]**; **Kirk et Fenn, [1982]**; **Haider, [1992]**). Dans son état naturel, elle est représentée par un polymère amorphe nommé protolignine. La formation de la protolignine a lieu dans la zone cambiale par activation des précurseurs de lignine (formation de radicaux libres) qui sont alors polymérisés au hasard dans la paroi cellulaire pour former un polymère tridimensionnel : la lignine (**Panshin et de Zeeuw, [1980]**; **Kirk et Fenn, [1982]**).

La lignine est distribuée tout autour de la paroi secondaire qui compose la lamelle moyenne. La grande majorité (environ 70 à 80%) de la lignine est comprise dans cette région (**Eriksson *et al.*, [1990]**). Elle exerce un effet protecteur vis-à-vis de la cellulose et des hémicelluloses en empêchant l'attaque des enzymes (cellulase et hémicellulase), réduisant ainsi la susceptibilité aux pathogènes (**Scheffer et Cowling, [1966]**; **Dommergues et Mangenot, [1970]**; **Kirk et Fenn, [1982]**).

La lignine des Gymnospermes n'est pas la même que celle des Angiospermes. Cela s'explique par le fait que l'unité structurale de base de la lignine peut être substituée en deux ou trois positions (**Flaig, [1970]**; **Panshin et de Zeeuw, [1980]**; **Kirk et Farrell, [1987]**; **Eriksson *et al.*, [1990]**) :

- L'addition d'un groupe méthoxyle sur le cycle aromatique donne la lignine de type gaïacyle des Gymnospermes (annexe I). Leur lignine contient principalement de l'alcool coniférylique, un peu d'alcool coumarylique, mais pas d'alcool sinapylique;
- L'addition de deux groupes méthoxyles donne la lignine de type syringyle des Angiospermes (annexe II). La lignine des Angiospermes ligneuses contient autant d'alcool coniférylique que d'alcool sinapylique (46%) et un peu d'alcool coumarylique (8%). La lignine des plantes herbacées (ex : Graminées), quant à elle, est un polymérisât contenant les trois monomères.

Ceci a une importance considérable pour expliquer la dépolymérisation de la lignine et le devenir de ses groupements dans les processus pédogénétiques (Chapitre 3).

2.2.3 Les polyphénols

2.2.3.1 Variation et concentration

La concentration en polyphénols varie selon la taille et l'âge de l'arbre (**Scheffer et Cowling, [1966]**) ainsi que selon les espèces (**Käärrik, [1974]**). Effectivement, les plus hautes teneurs se retrouvent dans le bois de coeur à la base du tronc. Elles diminuent en fonction de la grosseur des parties de l'arbre considérées (**Scheffer et Cowling, [1966]**). Ainsi, la concentration en polyphénols dans les rameaux est la moins élevée (**Larochelle, [1993]**).

De même, la teneur en composés phénoliques dans les tissus végétaux est corrélée avec la fertilité du site. En effet, la concentration en polyphénols s'accroît avec la pauvreté du site (**Davies, [1971]**; **McKey, [1978]**; **Swift et al., [1979]**; **Muller et al., [1987]**). On explique ce phénomène par un excès de carbone fixé par rapport à la disponibilité des nutriments. Il en résulte une accumulation des composés phénoliques dans les tissus (**Muller et al., [1987]**).

La teneur en composés phénoliques peut affecter la décomposition et le turn-over de la matière organique (**Swift et al., [1979]**; **Muller et al., [1987]**). Les composés secondaires (résines, gommes, composés phénoliques) peuvent inhiber l'action des micro-organismes (**Scheffer et Cowling, [1966]**), voire même avoir des effets toxiques, fongicides et antibiotiques (**McKey, [1978]**), ceci étant particulièrement vrai pour le bois des Gymnospermes (**Millar, [1974]**). Les phénols sont enfermés dans la vacuole où ils se combinent à des sucres pour former des glycosides inactifs. Quand des organismes (champignons, insectes, herbivores) attaquent le bois ou le feuillage, les glycosides sont hydrolysés, libérant ainsi les phénols sous leur forme active. Ces derniers peuvent être oxydés en quinones, devenant alors beaucoup plus toxiques permettant ainsi à l'arbre de se défendre (**Harborne, [1995]**). Néanmoins, pour **Scheffer et Cowling ([1966])**, l'influence fortement inhibitrice des tannins sur les phénoloxydases extracellulaires serait plus importante que leur toxicité à l'égard des micro-organismes du bois.

La relation *qualité de site - polyphénols* implique donc un feed-back positif, qui, dans les sites pauvres, accroît la production de polyphénols, qui à leur tour, réduisent la qualité du site par réduction de la minéralisation des nutriments (Muller *et al.*, [1987]).

À l'instar de la lignine, les polyphénols jouent un rôle primordial dans le sol quant aux processus pédogénétiques (Chapitre 3).

2.2.3.2 Structure des polyphénols

Les métabolites secondaires du bois peuvent être classifiés en quatre grandes classes principales (**Fengel et Wegener, [1984]**) :

- Les terpènes et terpénoïdes ;
- Les composés phénoliques ;
- Les graisses, les cires ainsi que leurs divers composants ;
- Les composés divers comme les alcanes, les éthènes...

Ces métabolites sont concentrés dans les canaux résinifères et dans les cellules des parenchymes de rayon mais aussi, en quantité moindre dans la lamelle moyenne et dans les parois cellulaires (**Panshin et de Zeeuw, [1980]**; **Fengel et Wegener, [1984]**).

De toutes ces classes, celle des composés phénoliques est de loin la plus répandue (**McKey, [1978]**; **Panshin et de Zeeuw, [1980]**; **Harborne, [1995]**). On distingue en effet diverses sous-classes comme les phénols simples (vanilline, aldéhyde p-hydroxybenzoïque, aldéhyde coniférylique...) et les polyphénols (flavonoïdes, quinones, tannins) (**McKey, [1978]**; **Panshin et de Zeeuw, [1980]**; **Fengel et Wegener, [1984]**). Tous ces composés ont comme caractéristique commune d'avoir un contenu en méthoxyles élevé (**Fengel et Wegener, [1984]**).

Les polyphénols sont pour la plupart solubles dans l'eau, ont un poids moléculaire comprise entre 500 et 3 000 daltons et peuvent se complexer avec des protéines (**Haslam, [1995]**). Parmi eux, les tannins méritent une certaine attention à cause du rôle qu'ils peuvent jouer dans la pédogenèse. On caractérise ces composés plus par leur action tannante sur les protéines que par leur structure chimique. Tous les tannins sont des

composés phénoliques (des phénols simples aux flavonoïdes condensés) (**Fengel et Wegener, [1984]**). Deux catégories se distinguent (**Fengel et Wegener, [1984]**) :

- Les tannins hydrolysables, qui sont des éthers de l'acide gallique et de ses dimères ;
- Les tannins condensés ou phlobaphènes, qui sont constitués de 3 à 8 unités flavonoïdes disposées sur la structure de base.

3 Biodégradation des BRF et humification

La décomposition est un phénomène complexe influencé par l'activité et la demande en nutriments des hétérotrophes, par les conditions environnementales régulant ces activités et par des différences dans la sapidité et le contenu en nutriments des tissus selon les espèces, ainsi que par la mobilité des éléments nutritifs (**Gosz et al., [1973]**).

3.1 Le rôle des champignons

Comme il a été vu précédemment, l'écorce des branches et des rameaux, à cause de sa teneur en polyphénols et de la présence de cire et de résine, est une barrière efficace contre l'invasion des micro-organismes. Dès que l'écorce est enlevée (ex: fragmentation), une foule de micro-organismes envahit rapidement le bois selon des étapes de succession particulières (**Käärrik, [1974]**).

Parmi ces micro-organismes, les champignons jouent un rôle majeur (**Swift, [1982]**). Les champignons sont des eucaryotes filamenteux à croissance axiale et apicale, et leurs hyphes sont équipés d'enzymes sur toute leur longueur ou seulement à l'apex de ces derniers (**Reisinger et Kilbertus, [1980]**). La fragmentation du bois permet donc une meilleure pénétration des hyphes fongiques (**Allison, [1973]**). L'invasion a lieu d'abord dans les cellules des parenchymes de rayon (**Käärrik, [1974]**; **Eriksson et al., [1990]**). Certains champignons ne se nourrissent que du contenu des cellules, alors que d'autres, après avoir épuisés les réserves des

parenchymes de rayon, attaquent les constituants de la paroi cellulaire (Käärik, [1974]).

3.1.1 Les types de champignons décomposeurs du bois

On peut classer les champignons décomposeurs du bois en trois types:

- Les champignons de pourriture molle:

Ce sont surtout des Ascomycètes et des Champignons Imparfaits (**Dommergues et Mangenot, [1970]; Käärik, [1974]; Kirk et Farrell, [1987]; Eriksson *et al.*, [1990]**). Ils sont plus communs chez les feuillus que chez les résineux (**Käärik, [1974] Eriksson *et al.*, [1990]**) et attaquent le bois en conditions d'humidité élevée (**Eriksson *et al.*, [1990]**). La dégradation du bois est lente et se fait d'abord par dégradation progressive des polysaccharides et de la cellulose. La lignine, quant à elle, est peu modifiée et se transforme en une masse noirâtre et inorganisée, sans perte de poids importante (**Dommergues et Mangenot, [1970]**). Cependant, certaines pourritures molles peuvent modifier la lignine de façon plus importante que les pourritures brunes (**Seifert, [1966], in Eriksson *et al.*, [1990]; Kirk et Farrell, [1987]**).

- Les champignons de pourriture brune :

Ce sont généralement des Basidiomycètes et le mode d'attaque est caractérisé par une importante dégradation de la cellulose et des hémicelluloses qui sont métabolisées. La lignine subit des altérations partielles et le restant est un résidu amorphe et friable composé essentiellement de lignine (**Dommergues et Mangenot, [1970]; Käärik, [1974]; Kirk et Fenn, [1982]**). Les champignons de pourriture brune sont essentiellement associés aux Gymnospermes et sont largement minoritaires comparativement aux pourritures blanches (**Eriksson *et al.*, [1990]**).

- Les champignons de pourriture blanche :

Ce sont surtout des Basidiomycètes et ce sont les organismes les plus efficaces pour dépolymériser la lignine (**Toutain *et al.*, [1981]; Eriksson *et al.*, [1990]; Haider, [1992]**). Les pourritures blanches colonisent rapidement le bois et s'établissent dans toutes les cellules du xylème

(**Eriksson et al., [1990]**). Ces champignons dégradent simultanément la cellulose et les hémicelluloses ainsi que la lignine qui sont alors métabolisées (**Dommergues et Mangenot, [1970]**; **Kirk et Fenn, [1982]**; **Eriksson et al., [1990]**). Ce type de champignon est surtout associé aux Angiospermes (**Eriksson et al., [1990]**).

Les Basidiomycètes, et surtout les pourritures blanches, sont donc reconnus comme étant les principaux organismes responsables de la dégradation du bois (**Scheffer et Cowling, [1966]**; **Martin et Haider, [1971]**; **Dommergues et Mangenot, [1970]**; **Jensen, [1974]**; **Käärik, [1974]**; **Swift et al., [1979]**; **Reisinger et Kilbertus, [1980]**; **Kirk et Fenn, [1982]**; **Rayner et Boddy, [1988]**; **Eriksson et al., [1990]**).

3.1.2 Conditions d'installation (facteurs environnementaux)

3.1.2.1 Température

Les champignons de pourriture brune et blanche sont des mésophiles et l'optimum se situe autour de 25-30 °C (**Dommergues et Mangenot, [1970]**; **Käärik, [1974]**; **Rayner et Boddy, [1988]**). Les pourritures molles, quant à elles, sont un peu plus thermophiles et se développent surtout entre 28 et 38 °C (**Dommergues et Mangenot, [1970]**) et certains Actinomycètes peuvent croître entre 45-60 °C (**Allison, [1973]**). Tous sont grandement tolérants au froid et peuvent encore croître près ou en dessous du point de congélation (**Käärik, [1974]**). L'activité peut d'ailleurs se continuer l'hiver sous le manteau neigeux (**Williams et Gray, [1974]**; **Hintikka, [1964]**, *in* **Rayner et Boddy, [1988]**). D'ailleurs, leur croissance peut se trouver stimulée par les fluctuations des températures (**Jensen, [1969]**, *in* **Rayner et Boddy, [1988]**).

3.1.2.2 Aération

Les conditions aérobies sont essentielles pour maintenir la présence des pourritures blanches (**Kirk et Farrell, [1987]**). En effet, ces dernières ne peuvent dégrader la lignine en dessous de 37 mm de pression partielle d'oxygène (**Cartwright et Findlay, [1946]**, *in* **Dommergues et Mangenot, [1970]**). En conséquent, plus la teneur en O₂ est élevée, plus l'activité ligninolytique est efficace (**Kirk et Fenn, [1982]**; **Kirk et Farrell, [1987]**; **Haider, [1992]**).

En anaérobiose, la lignine est altérée par les bactéries et subit une très faible dégradation (**Dommergues et Mangenot, [1970]**; **Kirk et Farrell, [1987]**). Il s'en suit une déméthoxylation intense et un enrichissement en azote. Il n'y a alors aucune solubilisation, mais plutôt une sorte de carbonisation et une accumulation des débris végétaux, conduisant à la formation de tourbe, voire même de charbon (**Dommergues et Mangenot, [1970]**; **Haider, [1992]**).

Concernant le CO₂, les moyennes sont de 1,6% pour les bois de conifères et de 3,5% pour ceux de feuillus (**Käärik, [1974]**). L'accumulation de CO₂ cause une croissance rapide du mycélium dans le bois, qui, quand il arrive à l'air libre à la surface du bois, produit ses fructifications (**Käärik, [1974]**).

3.1.2.3 Humidité

L'humidité joue un rôle important dans la dégradation de la litière (**Williams et Gray, [1974]**) et du bois (**Käärik, [1974]**) puisque, en bonne condition, elle favorise le clivage de la lignine (**Dommergues et Mangenot, [1970]**). De plus, l'eau est essentielle au transport des nutriments, dans et à l'extérieur du mycélium du champignon, et joue un rôle clef dans son extension (**Rayner et Boddy, [1988]**). Le bois, qui a une humidité comprise entre 60 et 100% de son poids sec, sera décomposé rapidement, tandis qu'en dessous de 25-30% et au dessus de 120%, il ne sera pas attaqué (**Käärik, 1974**; **Swift et al., [1979]**). Une teneur de 25-30% correspond au point d'équilibre, selon les espèces de bois, du contenu

en humidité. Dans ce cas, les parois cellulaires sont saturées mais il n'y a pas d'eau libre dans le lumen des cellules. Or, il semblerait que la présence d'eau libre soit essentielle pour vraiment activer la décomposition du bois (**Scheffer et Cowling, [1966]**).

3.1.2.4 Le pH

Le pH du bois influe sur la dominance d'une espèce de champignon (**Käärik, [1974]**). La valeur optimale du pH d'un substrat serait comprise entre 5 et 6 pour le développement des Basidiomycètes, mais ils peuvent croître sur des substrats dont le pH se situe entre 2 et 8 (**Dommergues et Mangenot, [1970]**; **Rayner et Boddy, [1988]**). De plus, ces derniers peuvent modifier le pH dans leur environnement immédiat (**Swift et al., [1979]**). Le pH du bois des conifères est moins élevé que celui des feuillus (**Swift et al., [1979]**). De même, le pH des tissus de la plante varie selon les réserves en cations du sol. Si le site est pauvre en composés basiques, la litière est elle aussi pauvre en composés basiques et son acidité est plus marquée (**Swift et al., [1979]**). Les champignons de pourriture du bois tendent à acidifier leur milieu et ceux de pourriture brune le font plus que ceux de pourriture blanche (**Rayner et Boddy, [1988]**). Ceci est dû à une absorption sélective des cations ou à la production d'acide organique et de CO₂ (**Swift et al [1979]**). Les champignons de pourriture brune tolèrent des milieux très acides mais se montrent sensibles à une augmentation de pH (**Käärik, [1974]**, **Rayner et Boddy, [1988]**).

3.2 Le rôle de l'azote

3.2.1 Le ratio C:N

Le ratio C:N (carbone total : azote total) permet de prévoir l'importance de l'immobilisation nette ou de la minéralisation nette lors de l'incorporation au sol d'un substrat organique (**Dommergues et Mangenot, [1970]**; **Swift et al., [1979]**). Ce ratio existe aussi pour d'autres

éléments (P, K, Ca, Mg) (**Swift et al., [1979]**), mais l'azote est l'élément le plus souvent déficient (**Allison, [1973]**).

Après un apport de matière organique, le processus de décomposition est enclenché. Il en résulte une explosion biologique et les besoins en azote sont très importants pendant les premiers jours (**Allison, [1973]**). Le ratio C:N diminue en fonction du temps. Le carbone est perdu continuellement (CO₂) mais l'azote est immobilisé dans les tissus des micro-organismes. Si le ratio C:N est trop élevé, les micro-organismes puisent alors dans les réserves en azote du sol, rentrant ainsi en compétition avec les plantes, car cet élément n'est plus disponible pour leur croissance. Suivant l'évolution, la communauté initiale meurt et l'azote ainsi libéré est assimilé par les populations subséquentes ou par les plantes (**Allison, [1973]**). La minéralisation nette apparaît quand le ratio C:N de la matière organique chute à un niveau pour lequel la concentration en azote n'est pas limitée, c'est-à-dire au niveau du ratio C:N des micro-organismes (**Swift et al., [1979]**). Le ratio critique C:N se situe autour de 20-25 (**Dommergues et Mangenot, [1970]**; **Swift et al., [1979]**). Un substrat à C:N faible favorise donc la minéralisation nette alors qu'un autre à C:N élevé favorise l'immobilisation nette (**Dommergues et Mangenot, [1970]**).

Cependant, cet indice n'est valable que si le carbone et l'azote du substrat sont minéralisés à la même vitesse (**Dommergues et Mangenot, [1970]**). Or, lors de l'apport d'un matériau à forte teneur en lignine, le carbone est libéré beaucoup plus lentement. De ce fait, le ratio C:N est un bon indice seulement quand la matière organique est pauvre en lignine (**Taylor et al., [1989]**). Pour des substrats où la teneur en lignine est élevée, le ratio lignine : N est un meilleur indicateur (**Taylor et al., [1989]**). Pour **Edmonds (1987)**, le ratio C:N critique permettant la libération de l'azote est supérieur à 100:1 pour les ramilles. Mais le ratio critique n'est pas constant et augmente avec l'accroissement du taux de décomposition du substrat (**Edmonds, [1987]**).

Le ratio C:N du bois caulinnaire est de l'ordre de 350-500 : 1 et peut même atteindre 1250:1 dans le bois de coeur de *Picea sitchensis* (**Scheffer et Cowling, [1966]**). D'après **Lemieux (1986)**, le bois raméal, à cause de

sa teneur élevée en acides aminés et en protéines, aurait plutôt un ratio C:N de 50-175:1.

3.2.2 Incidence de l'azote sur l'activité ligninolytique

La vitesse de décomposition du bois est, pour une espèce donnée, proportionnelle à la richesse en azote du milieu (**Dommergues et Mangenot, [1970]**), l'azote étant indispensable à la croissance et au développement du champignon ainsi que des autres organismes (**Cowling et Merrill, [1966]**). Les champignons ligninolytiques sont plus aptes que les autres micro-organismes à décomposer le bois malgré sa faible teneur en azote (**Cowling et Merrill, [1966]**; **Dommergues et Mangenot, [1970]**; **Rayner et Boddy, [1988]**). Ils doivent, pour ce faire, utiliser une grande quantité de bois afin d'obtenir suffisamment d'azote pour la croissance du mycélium, la fructification et la production de spores (**Cowling et Merrill, [1966]**). Les champignons satisfont d'abord leurs besoins en azote à partir du bois lui-même. Cependant, des études montrent qu'il n'y a pas de changement de la quantité d'azote concernant le bois détérioré plus le mycélium en comparaison avec le bois sain uniquement (**Cowling et Merrill, [1966]**). Les champignons décomposeurs du bois ont donc dû développer des mécanismes très efficaces d'assimilation, d'utilisation et de conservation de l'azote durant la décomposition du matériel ligneux (**Cowling et Merrill, [1966]**; **Dommergues et Mangenot, [1970]**; **Rayner et Boddy, [1988]**).

Les champignons peuvent utiliser l'azote sous forme d'ammonium et d'acides aminés mais très rares sont ceux qui l'utilisent sous forme de nitrates (**Kirk et Fenn, [1982]**; **Rayner et Boddy, [1988]**). La quantité optimale d'azote pour la croissance de plusieurs Basidiomycètes en milieu synthétique a été évalué à 0,07-0,11% en poids pour 11-12% de carbone sous forme de glucose. Cela donne un ratio C:N de 100-170 : 1 (**Cowling et Merrill, [1966]**).

Sans trop entrer dans les détails, on peut affirmer que trois stratégies ont été élaborées par les champignons décomposeurs du bois en vue de pallier au déficit azoté (**Cowling et Merrill, [1966]**; **Rayner et Boddy, [1988]**) :

- Les champignons sont physiologiquement adaptés à des ratios C:N très élevés survenant généralement dans le bois. Ceci remet donc en question la pertinence du ratio C:N pour mesurer la quantité de nourriture disponible et ses effets sur la croissance du champignon (**Rayner et Boddy, [1988]**).

- Ils peuvent, par autolyse de leur mycélium âgé, réutiliser l'azote pour leur mycélium plus récent. De même, ils peuvent établir une stratégie d'allocation des ressources entre les phases d'exploitation et d'exploration du mycélium (**Rayner et Boddy, [1988]**).

- Ils peuvent utiliser une source d'azote externe au bois comme par exemple l'utilisation de l'azote du sol si le bois est en contact avec ce dernier.

Ces trois stratégies ne s'excluent pas mutuellement et peuvent même se compléter.

Kirk et Fenn (1982) suggèrent que la dépolymérisation de la lignine est un processus de métabolisme secondaire. En effet, quand un champignon de pourriture blanche envahit le bois, la croissance primaire n'est qu'un stade de transition permettant l'établissement des hyphes. Les composants non-structuraux du bois servent alors de substrat pour cette phase de croissance. L'azote devenant rapidement un facteur limitant, le métabolisme secondaire, incluant la dépolymérisation de la lignine, commence (**Kirk et Fenn, [1982]**; **Eriksson *et al.*, [1990]**). La disparition de la lignine expose ainsi la cellulose et les hémicelluloses, ce qui permet la dégradation de tous les composants du bois (**Kirk et Fenn, [1982]**).

La concentration en azote exerce une forte influence sur le métabolisme des pourritures blanches (**Reid, [1979]**; **Kirk et Fenn, [1982]**; **Rayner et Boddy, [1988]**; **Eriksson *et al.*, [1990]**). De l'azote en quantité abondante accroît la quantité de carbone incorporé dans les constituants cellulaires et de ce fait augmente le taux de respiration (Reid, 1979). Il en résulte que l'accroissement de la quantité d'azote inhibe la dépolymérisation de la lignine (**Reid, [1979]**). Cependant, toutes les sources d'azote n'exercent pas le même effet. L'addition d'acides aminés et d'ammonium réduit l'activité ligninolytique (**Kirk et Fenn, [1982]**).

D'après **Dommergues et Mangenot (1970)**, une forte teneur en acides aminés rend les Basidiomycètes de pourritures blanches moins compétitifs à l'égard d'autres micro-organismes du sol, pouvant ainsi entraîner leur disparition. Une autre explication possible est qu'une forte concentration en azote favorise le métabolisme primaire, inhibant le métabolisme secondaire du champignon et donc l'activité ligninolytique. Cela peut être confirmé par le fait que l'augmentation en nitrates exerce un effet peu prononcé vis-à-vis du champignon (**Kirk et Fenn, [1982]**), ce dernier n'utilisant pas l'azote sous cette forme (**Rayner et Boddy, [1988]**).

Un point important est à retenir. L'activité ligninolytique n'est pas induite par la lignine. La synthèse des protéines est requise et intervient préalablement à l'activité ligninolytique. Par conséquent, le développement des activités essentielles pour la dépolymérisation de la lignine ne requiert pas une nouvelle synthèse de protéines suite à une nouvelle addition du polymère (**Keyser et al., [1978]**, *in* **Kirk et Fenn, [1982]**). Ceci peut expliquer pourquoi **N'dayegamiye et Dubé (1986)** et **Beauchemin et al. (1990)** ont constaté que l'immobilisation de l'azote devient beaucoup moins intense lors de la deuxième incorporation de copeaux de bois.

3.3 La dépolymérisation de la lignine

La dépolymérisation de la lignine joue un rôle majeur dans le cycle du carbone, et ce, même si la cellulose est plus abondante, car la lignine protège physiquement les polyosides de l'hydrolyse enzymatique (**Dommergues et Mangenot, [1970]**; **Kirk et Farrell, [1987]**; **Meyer, [1993]**). De plus, de par sa nature chimique, la lignine joue un rôle important comme source de substances humiques (**Dommergues et Mangenot, [1970]**; **Haider et al., [1975]**).

Aucun organisme ne peut utiliser la lignine comme seule source de carbone (**Reid, [1979]**; **Kirk et Farrell, [1987]**; **Rayner et Boddy, [1988]**; **Haider, [1992]**). Une source de carbone supplémentaire pour les besoins énergétiques est nécessaire à la dégradation. Par conséquent, il s'agit d'une dégradation co-métabolique (**Haider, [1992]**; **Kirk et Farrell ([1987])**) parlent de combustion enzymatique pour expliquer ce phénomène. En effet, les organismes ligninolytiques ne peuvent bénéficier d'aucune

énergie ni de métabolites, tirés de la lignine, pour leur croissance. **Reid (1979)** remarqua qu'un accroissement en hydrates de carbone stimule la dépolymérisation de la lignine par les pourritures blanches. La réduction de la quantité de polyosides provoqua, chez *Phanerochaete chrysosporium*, l'arrêt de l'activité ligninolytique.

Pour que l'attaque enzymatique puisse s'effectuer, les structures cristallines et les autres structures ordonnées doivent être préalablement soumises à un conditionnement (**Swift et al., [1979]; Eriksson et al., [1990]**). La première étape catabolique entraîne la réduction du degré de polymérisation par clivage des liens intermonomériques (**Swift et al., [1979]**). À la fin de cette étape, il y a production de monomères et de dimères (sucres, di-saccharides, acides aminés...) qui sont assimilés et minéralisés par les micro-organismes. Alors que les réactions initiales sont extra-cellulaires, les réactions subséquentes peuvent être soit extra- ou intra-cellulaires (**Swift et al., [1979]**). Les polysaccharides ainsi libérés sont, à leur tour, dépolymérisés par hydrolyse enzymatique des liens glycosidiques (**Swift et al., [1979]**). En ce qui a trait à la lignine, sa structure particulière fait en sorte que le système de dégradation doit être extra-cellulaire, non-spécifique et non-hydrolytique, les molécules de lignine étant trop grosses pour entrer dans la cellule (**Kirk et Farrell, [1987]**). Les enzymes impliquées dans la dépolymérisation de la lignine sont les ligninases (lignine-péroxydases) (**Kirk et Farrel, [1987]; Eriksson et al., [1990]**).

Le mode d'action et le résultat de la dépolymérisation ne sont pas les mêmes selon les types de pourritures. Les pourritures brunes font fortement décroître le contenu en méthoxyle de la lignine (**Haider et al., [1975]; Eriksson et al., [1990]**). Pendant cette déméthylation, des groupes hydroxyles aromatiques sont formés et de nouveaux groupes hydroxyles peuvent aussi être introduits par hydroxylation directe du cycle aromatique en position ortho par rapport à la chaîne propyle principale (**Haider et al., [1975]; Eriksson et al., [1990]**). En plus de l'accroissement de la quantité des groupes hydroxyles phénoliques, il y a aussi un accroissement du contenu en oxygène dû à la formation simultanée de groupes carboxyles et carbonyles conjugués. Des groupes hydroxyles phénoliques persistants ne

sont pas obtenus après dégradation par les pourritures blanches (**Eriksson et al., [1990]**). La forte augmentation du pourcentage en carboxyle total de la lignine attaquée par les pourritures blanches est certainement dû au clivage du cycle aromatique, qui est probablement limité pendant l'action des pourritures brunes (**Eriksson et al., [1990]**).

3.4 Le devenir des composés phénoliques

Les composés phénoliques dérivent de plusieurs sources : de la dégradation du matériel végétal (i.e. lors de la dépolymérisation de la lignine), de biosynthèses microbiennes et d'exsudations racinaires ou foliaires (**Flaig, [1970]**; **Stout et al., [1981]**; **Tate, [1987]**; **Haider, [1992]**). Ils sont, de plus, impliqués dans plusieurs processus pédogénétiques comme la formation d'humus (**Dommergues et Manganot, [1970]**; **Flaig, [1970]**; **Davies, [1970]**; **Stout et al., [1981]**; **Haider, [1992]**), la complexation avec les métaux ou minéraux argileux (**Davies, [1971]**; **Stout et al., [1981]**; **Vance et al., [1986]**) et dans les cas d'allélopathie.

Quatre étapes permettent d'expliquer la formation de phénols à partir de la dépolymérisation de la lignine et de leur rôle comme précurseurs de substances humiques (**Stout et al., [1981]**). Pendant la décomposition des débris végétaux, la lignine est libérée de ses liens avec les polyosides. En second lieu, la lignine subit alors une attaque oxydative et subit un clivage la réduisant en unités structurales de base. Troisièmement, ces unités sont oxydées et déméthylées se transformant alors en polyphénols. Ces polyphénols sont à leur tour oxydés en quinones par les phénoloxydases. Enfin, les quinones sont polymérisées durant l'oxydation avec des composés azotés pour former des polymères de couleur sombre.

La synthèse des composés phénoliques par les micro-organismes peut s'expliquer comme suit en prenant comme exemple *Epicoccum nigrum* (**Flaig, [1970]** **Martin et Haider, [1971]**). Ce champignon fabrique à partir de composés aliphatiques (glucose et asparagine), de l'acide orsellique et de l'acide crésorsellique. Ces composés sont ensuite transformés en polyphénols par oxydation des groupements méthyles en

groupements carboxyles ou par décarboxylation puis formation de groupements hydroxyles.

D'après **Martin et Haider (1971)**, les substances phénoliques sont transformées par hydroxylation enzymatique, déméthylation des groupes méthoxyles, oxydation des chaînes latérales, décarboxylation et oxydation des groupes méthyles pour former de nombreux mono-, di-, et trihydroxyphénols et acides benzoïques. Une partie des phénols est ensuite dégradée par plusieurs organismes et utilisée comme énergie ainsi que pour les synthèses cellulaires. L'autre partie peut, par le biais des activités enzymatiques ou de réactions auto-oxydatives, former des radicaux hautement réactifs ou hydroxybenzoquinones qui se lient avec d'autres unités phénoliques, des peptides et des acides aminés pour former une grosse molécule d'acide humique. Ceci expliquerait le processus d'humification.

3.5 Le rôle de la pédofaune

La pédofaune n'est pas indispensable à la minéralisation complète des débris végétaux qui est surtout l'oeuvre de la microflore, mais contribue fortement à accélérer le processus de biodégradation (**Ghilgarov, [1971]; Reisinger et Kilbertus, [1980]; Seastedt, [1984] Persson, [1989]**). En effet, les animaux déstructurent le milieu de façon mécanique par fragmentation de la litière (augmentation des surfaces colonisables par les champignons et les bactéries) et par forage (**Ghilgarov, [1971]; Bouché, [1975]; Bachelier, [1978]**). La déstructuration se fait aussi de façon biochimique suite à l'action de leurs enzymes (exoenzymes de leur vivant, endoenzymes à leur mort) ainsi que par leur microflore intestinale (**Ghilgarov, [1971]; Bouché, [1975]**). Tous ces processus concourent à une meilleure minéralisation de la litière (**Ghilgarov, [1971]; Persson, [1989]**). Sans la présence de la pédofaune, les faits suivants pourraient se produire (**Hole, [1981]**) :

- L'accumulation de la litière en forêt serait assez importante pour altérer la régénération des arbres ;
- Le cycle des nutriments serait ralenti, perturbant ainsi la nutrition des arbres ;

- La porosité du sol serait diminuée, ce qui modifierait les mouvements de l'air et de l'eau ;
- La matière organique ne serait plus mélangée au sol minéral ;

Bouché (1975), qualifie la pédofaune de phagotrophe mobile, cette dernière dépensant son énergie d'une part pour se nourrir et d'autre part pour se déplacer. La classification de la pédofaune se fait par la taille des animaux et plus précisément par le diamètre de leur corps. On peut, de ce fait, distinguer trois grands types principaux (**Swift et al., [1979]**) .

3.5.1 La microfaune (1-100 µm)

La microfaune est composée de protozoaires, de nématodes, de rotifères, de tardigrades ainsi que de certains acariens et collemboles aux limites les plus élevées. Elle participe peu au processus de décomposition, et dans ce groupe, aucun animal n'est apte à dégrader la litière par comminution. Aussi, cette partie ne sera pas traitée plus en détails.

3.5.2 La mésofaune (100 µm- 2mm)

La mésofaune est composée surtout de collemboles, d'acariens, d'enchytreïdes, de larves de diptères. Leur rôle dans les processus de décomposition est de réguler les populations microbiennes et de se nourrir des fèces de la macrofaune (**Swift et al., [1979]**). On attirera surtout l'attention sur les microarthropodes (acariens et collemboles), qui, par leur capacité de fragmentation et de comminution de la litière, jouent un rôle important dans les processus de décomposition et de minéralisation (**Swift et al., [1979]**; **Seastedt, [1984]**). Rappelons que la comminution est la fragmentation et la restructuration physique de la matière organique par la mastication (**Larochelle et al., [1993]**). La mastication expose des composés résistants qui deviennent concentrés dans les pelotes fécales. Ces pelotes ont un statut nutritionnel important et deviennent potentiellement utilisables par d'autres micro-organismes (**Harding et Stuttard, [1974]**). En effet, la litière ingérée par la faune du sol est en partie non-assimilée et ressort fortement modifiée d'un point de vue microbien, permettant ainsi à chaque organisme de la chaîne trophique d'intervenir (**Bachelier, [1978]**).

Les microarthropodes sont généralement mycophages (**Harding et Stuttard, [1974]; Parkinson et al., [1979]; Hanlon, [1981]; Seastedt, [1984]**). En effet, les collemboles ne digèrent pas l'holocellulose et la lignine et se nourrissent de mycéliums dans lesquels les éléments sont déjà transformés (**Bachelier, [1978]**). De plus, la pédofaune ne s'attaque qu'aux mycéliums sénescents à cause de la répulsion exercée par les mycéliums actifs (**Parkinson et al., [1979]; Mangenot, [1980]**). L'intensité du broutage sur la population fongique joue un rôle important dans le cyclage des nutriments (**Hanlon, [1981]**). Elle peut, si elle est trop intense, donner un avantage compétitif aux bactéries par rapport aux champignons (**Hanlon et Anderson, [1979]**) avec les conséquences qui peuvent suivre, par exemple la diminution du pouvoir ligninolytique. Le broutage affecte aussi la structure des communautés fongiques. **Parkinson et al. (1979)** ont montré que le broutage sélectif par *Onychiurus subtenuis* change les règles du jeu concernant la compétition entre deux champignons, conférant ainsi l'avantage à un Basidiomycète. Les microarthropodes jouent aussi un rôle important dans la minéralisation de l'azote, spécialement dans les sols où le ratio C:N est élevé (**Persson, [1989]**). De plus, ils permettent de maintenir une minéralisation nette de l'azote sous des conditions sèches, alors que la microflore et la microfaune sont peu actives (**Persson, [1989]**).

La qualité de la ressource alimentaire (teneur en polyphénols, teneur en N et autres éléments...) joue un rôle important dans les processus subséquents. Si le mycélium est pauvre en nutriments (conséquence directe d'un substrat pauvre en nutriments) il sera alors très peu brouté par la faune. De ce fait, les nutriments vont s'accumuler et être immobilisés dans les mycéliums sénescents. Ceci provoquera la stagnation du turn-over des nutriments et le ralentissement du cycle des minéraux dans l'écosystème (**Hanlon, [1981]**), affectant ainsi le type d'humus en place. Au contraire, quand la ressource est riche en nutriments, le broutage du mycélium par la mésofaune stimule l'activité fongique et rend les nutriments plus facilement disponibles, accélérant ainsi la minéralisation et l'humification (**Hanlon, [1981]; Larochelle et al., [1993]**).

3.5.3 La macrofaune (2mm- 20mm)

La macrofaune est composée d'arthropodes, d'isopodes, d'amphipodes et de vers de terre. Leur présence peut affecter significativement les processus de décomposition et contribue à la structuration du sol (**Swift et al., [1979]**). Cette partie portera exclusivement sur le rôle des vers de terre car ces derniers exercent une action très importante sur les propriétés physico-chimiques du sol (**Bachelier, [1978]**; **Bouché, [1981]**; **Stout, [1983]**). Cependant, la géodrilologie étant une science complexe, le sujet ne sera qu'effleuré et de nombreuses lacunes apparaîtront.

Bouché (1981) distingue trois catégories de lombriciens :

- Les épigés, qui ne vivent que dans la litière, sont incapables de fouir le sol minéral ;
- Les endogés, consommant la matière minérale et la matière organique incorporée à celle-ci, ne montent pas à la surface et ne font pas de turricules ;
- Les anéciques, consomment les litières et rejettent les turricules en surface tout en brassant la matière organique avec les horizons profonds. C'est sur cette dernière catégorie que l'on insistera plus précisément et dont le représentant le plus connu est *Lumbricus terrestris*.

Les lombriciens exercent deux actions principales (**Bouché, [1981]**; **Stout, [1983]**) :

- Une action physique qui comprend un brassage-dilacération, des mouvements d'ascension et des mouvements enfouissants ;
- Une action via le métabolisme où les mouvements d'éléments s'effectuent après une assimilation puis après une émanation qui libère dans le milieu les éléments plus ou moins modifiés ou recombinaés.

La sapidité de la litière est déterminante sur l'action des vers de terre et ces derniers marquent d'ailleurs leur préférence (**Satchell, [1983]**). La sapidité des litières dépend surtout de la teneur en polyphénols ainsi que de l'abondance en nutriments (**Swift et al., [1979]**; **Satchell, [1983]**). Sous

climat tempéré, les litières sapides disparaissent durant l'hiver et le printemps suivant la chute des feuilles, alors que les moins sapides, distribuées de façon éparse, demeurent une seconde année et disparaissent au printemps, période où l'activité des vers de terre est maximale (**Satchell, [1983]**). D'après **Satchell (1983)**, les enzymes peroxydases de certains vers de terre peuvent accroître l'humification par polymérisation des composés aromatiques. Pour **Toutain (1993)**, ce sont les seuls animaux capables de digérer les pigments bruns (polyphénols-proteïnes), permettant ainsi la minéralisation de l'azote dans le milieu. Il semble que les anéciques soient tous inféodés aux humus de type mull, mais les interprétations cause-effet (i.e. les anéciques ne se développent qu'en présence de mull ou que les anéciques, par leur activité, sont la cause de la formation d'un mull) sont erronées (**Bouché, [1981]**). Il s'agit plutôt d'une interaction complexe entre différents facteurs (minéralogiques, floristiques, climatiques, historiques, microbiologiques et faunistiques) (**Bouché, [1981]**).

D'après **Pagé (1993)**, l'apport des BRF stimule l'activité des lombriciens plus encore que l'apport de fumier ou de compost. Ceci prouve donc que la qualité de ce substrat est supérieure aux autres amendements.

Conclusion

À la lumière des faits précédents, il semble que l'utilisation des BRF soit un moyen privilégié permettant la restauration du système humique.

La structure de la lignine, lignine de type gäiacyle ou syringyle, a une importance considérable car elle est à la base du premier maillon de la dégradation des litières. Une structure différente amène des organismes décomposeurs différents (pourritures brunes ou blanches) et donne, par conséquent, des produits différents (mull ou mor), dépendant de l'influence exercée par les facteurs abiotiques (climat, teneur en argile...). De plus, mis à part le feuillage et les radicelles, les rameaux sont les parties les plus riches de l'arbre (N, P, K...), contiennent peu de polyphénols et possèdent une lignine peu polymérisée, ce qui fait des BRF un substrat de qualité. Cela permet de stimuler les chaînes trophiques, notamment la mésofaune,

qui, par broutage de mycéliums sapides, permet une minéralisation rapide, même à un ratio C:N élevé, favorisant le cyclage des nutriments. Les BRF favorisent donc la formation d'humus de type mull.

Ce qui distingue les BRF des amendements agricoles (engrais, fumier, composts), c'est leur teneur en lignine et leur qualité en tant que substrat. La dépolymérisation de la lignine par les Basidiomycètes de pourriture blanche est le facteur le plus important, qui, via les polyphénols et leur polycondensation oxydative, permet la formation d'acides fulviques et d'acides humiques. Ce système, contrairement aux activités agricoles et forestières actuelles, est essentiellement basé sur l'humification. L'humus étant un interface entre le sol minéral et la végétation, sa restauration favorisera l'aggradation du système dans son entier.

Il semblerait que les polyphénols, dérivés de la dépolymérisation de la lignine, de biosynthèses microbiennes ou d'exsudations racinaires ou foliaires, soient à la base de la stabilité et de l'effet régulateur du système humique. Ils sont fortement impliqués dans la conservation et dans la prévention des pertes de nutriments, puisqu'ils empêchent la minéralisation des litières à l'automne, évitant ainsi une décharge de nitrates dans le milieu à une période où aucun organisme n'en nécessite, ce qui limite les pertes par lessivage.

Bibliographie

- ALBAN, D. H.**, (1985). «Seasonal changes in nutrient concentration and content of aspen suckers in Minnesota». *Forest Science* 31 (3): 785-794.
- ALDER, E.**, (1977). «Lignin chemistry : past, present and future». *Wood Sci. Technol.* 11: 169-218.
- ALLISON, F.E.**, (1973). «Soil organic matter and its role in crop production». *Development in soil science* 3. Elsevier Scientific Publishing Compagny, Amsterdam, 637 p.
- BACHELIER, G.**, (1978). «La faune des sols, son écologie et son action». *Initiation-Documentations Techniques n° 38*. O.R.S.T.O.M. Paris, 391 p.
- BAUCHEMIN S., N'DAYEGAMIYE A., LAVERDIÈRE M.R.**, (1990). «Effet d'apports d'amendements ligneux frais et humifiés sur la production de pomme de terre et sur la disponibilité de l'azote en sol sableux». *Can. J. Soil Sci.* 70: 555-564.

- BOUCHÉ M.B.**, (1975). «Action de la faune sur les états de la matière organique dans les écosystèmes». *In* : Biodégradation et humification, Rapport du premier colloque international, Nancy 1974, Édition Pierron, pp. 157-167.
- BOUCHÉ M.B.**, (1981). «Contribution des Lombriciens aux migrations d'éléments dans les sols tempérés». *In* : Migrations organo-minérales dans les sols tempérés, Colloques internationaux du C.N.R.S. n° 303, Nancy 24-28 septembre 1979. Éditions du C.N.R.S., Paris, pp. 145-154.
- CHAPIN F.S.**, (1980). «The mineral nutrition of wild plants». *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 233-260.
- COWLING, E.B., MERRIL, W.**, (1966). «Nitrogen in wood and its role in wood deterioration». *Can. J. Bot.* 44: 1539-1554.
- DAVIES, R.I.**, (1971). «Relation of polyphenols to decomposition of organic matter and to pedogenetic processes». *Soil Science* 111 (1): 80-85.
- DOMMERGUE, S. Y., MANGENOT, F.**, (1970). «Écologie microbienne du sol». Masson & Cie, Paris, 796 p.
- DUCHAUFOR, P.**, (1974). «Le climax du sol forestier». *In* : P. Pesson (éd.), Écologie Forestière, Gauthier-Villars, Paris, pp. 129-134.
- DUCHAUFOR, P.**, (1980). «Écologie de l'humification et pédogénèse des sols forestiers». *In* : P. Pesson (éd.), Actualités d'Écologie Forestière, Gauthier-Villars Paris, pp. 177-201.
- DUCHAUFOR, P.**, (1991). «Pédologie : sol, végétation, environnement». Troisième édition. Masson, Paris, 189 p.
- DUCHAUFOR, P., JACQUIN, F.**, (1975). «Comparaison des processus d'humification dans les principaux types d'humus forestiers». *Science du Sol* 1: 29-36.
- DUCHAUFOR, P., TOUTAIN, F.**, (1985). «Apport de la pédologie à l'étude des écosystèmes». *Bull. Écol.* 17 (1): 1-9.
- EDMONDS, R.L.**, (1987). «Decomposition rates and nutrients dynamics in small-diameter woody litter in four forest ecosystems in Washington, USA». *Can. J. For. Res.* 17: 499-509.
- ERIKSSON, K.E., BLANCHETTE, R.A., ANDERSON, P.**, (1990). «Microbial and enzymatic degradation of wood and wood components.» Springer-Verlag, Berlin, 407 p.
- FENGEL, D., WEGENER, G.**, (1984). «Wood : chemistry, ultrastructure, reactions». Walter de Gruyter, Berlin, 613 p.
- FLAIG, W.**, (1970). «Contribution à la connaissance de la constitution et de la synthèse des acides humiques». *Science du Sol* 2: 39-78.
- FRONTIER, S., PICHOT-VIALE, D.**, (1993). «Écosystèmes : structure, fonctionnement, évolution». Deuxième édition revue et augmentée. Masson, Paris, 447 p.
- GHILGAROV, M.S.**, (1971). «Invertebrates which destroy the forest litter and ways to increase their activity». *In* : Productivité des écosystèmes forestiers, Actes Coll. Bruxelles 1969. UNESCO 1971. (Écologie et Conservation 4) pp. 433-441.
- GOSZ, J.R., LIKENS, G.E., BORMAN, F.H.**, (1973). «Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook Forest, New Hampshire». *Ecol. Monograph* 43: 173-191.

- GRIGAL, D.F., OHMANN, L.F., BRANDER, R.B.,** (1976). «Seasonal dynamics of tall shrubs in Northeastern Minnesota: biomass and nutrients element changes». *Forest Science* 22 (2): 195-208.
- HAIDER, K.,** (1992). «Problems related to the humification processes in soils of temperate climates». *In* : G. Stotzky & J.M. Bollag (éds.), *Soil Biochemistry* vol. 7. Marcel Dekker, New York, pp. 55-94.
- HAIDER, K., MARTIN, J.P., FILIP, Z.,** (1975). «Humus biochemistry». *In* : E.A. Paul & A.D. McLaren (éds.), *Soil Biochemistry* vol. 4. Marcel Dekker, New York, pp. 195-244.
- HANLON, R.D.G.,** (1981). «Influence of grazing by collembola on activity of senescent fungal colonies grown on media of different nutrient concentration». *Oikos* 36: 362-367.
- HANLON, R.D.G., ANDERSON, L.M.,** (1979). «The effect of collembola grazing on microbial activity in decomposing leaf litter». *Oecologia* 38: 93-99.
- HARBORNE, J.B.,** (1995). «Plant polyphenols and their rôle in plant defence mechanisms» *In* : A. Scalbert (éd.), *Polyphenols* 94. Palma de Mallorca (Spain), May 23-27, les colloques de l'INRA n° 69, pp. 19-26.
- HARDING, J.L., STUTTARD, R.A.,** (1974). «Microarthropods.» *In* : C.H. Dickinson & G.J.F. Pugh (eds.), *Biology of plant litter decomposition, Volume II*, Academic Press, London, pp. 489-532.
- HASLAM, E.,** (1995). «Complexation and oxidative transformation of polyphenols». *In* : A. Scalbert (éd.), *Polyphenols* 94. Palma de Mallorca (Spain), May 23-27, les colloques de l'INRA n° 69, pp.45-55.
- HEAL, O.W., DIGHTON, J.,** (1985). «Resource quality and trophic structure in the soil system». *In* : A.H. Fitter, D. Atkinson, D.J. Read & M.B. Usher (éds.), *Ecological interactions in soil : plants, microbes and animals*. Blackwell Scientific Publications, London, pp. 339-354.
- HENDRICKSON, O.,** (1987). «Winter-branch nutrients in the northern conifers and hardwoods». *Forest Science* 33 (4): 1068-1074.
- HOLE, F.D.,** (1981). «Effects of animals on soil.» *Geoderma* 25: 75-112.
- HORNBECK, J.W.,** (1990). «Cumulative effects of intensive harvest, atmospheric deposition, and other land use activities». *In* : W.J. Dyck & C.A. Mees (eds.), *Impact of intensive harvesting on forest site productivity. Proceedings, IEA/BE A3 workshop, South Island, New Zealand, march 1989, FRI bulletin n° 159*, pp. 147-154.
- JENSEN, V.,** (1974). «Decomposition of angiosperm tree leaf litter». *In* : C.H. Dickinson & G.J.F. Pugh (eds.), *Biology of plant litter decomposition, Volume I*, Academic Press, London, pp. 69-104.
- KÄÄRIK, A.A.,** (1974). «Decomposition of wood». *In* : C.H. Dickinson & G.J.F. Pugh (eds.), *Biology of plant litter decomposition, Volume I*, Academic Press, London, pp. 129-174.
- KIRK, T.K., FARRELL, R.L.,** (1987). «Enzymatic "combustion" : the microbial degradation of lignin». *Ann. Rev. Microbiol.* 41: 465-505.
- KIRK, T.K., FENN, P.,** (1982). «Formation and action of the ligninolytic system in basidiomycetes». *In* : J.C. Frankland, J.N. Hedger & M.J. Swift (éds.), *Decomposer basidiomycetes : their biology and ecology*. Cambridge University Press, London, pp. 67-90.

- LAROCHELLE, L.**, (1993). «L'influence de la qualité des Bois Raméaux Fragmentés (BRF) appliqués au sol : effets sur la dynamique de leur transformation». *In* : G. Lemieux & J.P. Tétreault (éds.), Les BRF : une alternative aux dégradations. Actes du 4ème coll. int. sur les Bois Raméaux Fragmentés, Amqui-Val d'Irène 2-3-4 sep. 1993. Ministère des Ressources Naturelles, Québec, pp. 77-84.
- LAROCHELLE, L., PAGÉ, F., BEAUCHAMP, C., LEMIEUX G.**, (1993). «Rôle de la mésofaune dans la dynamique de transformation de la matière ligneuse appliquée au sol». *Agrosol* 6 (2): 36-43.
- LEMIEUX, G.**, (1986). «Le bois raméal et les mécanismes de fertilité du sol». Publié par le Ministère de l'Énergie et des Ressources et la Faculté de Foresterie de l'Université Laval, Québec, 20 p.
- LEMIEUX, G.**, (1990). «Le bois raméal et la pédogenèse : une influence agricole et forestière directe». Publié par le Ministère de l'Énergie et des Ressources et la Faculté de Foresterie de l'Université Laval, Québec, 34 p.
- LEMIEUX, G., TÉTREAULT, J.P.**, (1994). «Seule la vie du sol est le siège de la fertilité: le bois raméal en est la clef». Faculté de Foresterie et Géomatique, UNIVERSITÉ LAVAL, Québec, 37 p.
- LUXMOORE, R.J., GRIZZARD, T., STRAND, R.H.**, (1981). «Nutrients translocation in the outer canopy and understory of an eastern deciduous forest». *Forest Science* 27 (3): 505-518.
- MANGENOT, F.**, (1975). «Propos préliminaires sur l'humification». *In* : G. Kilbertus, O. Reisinger, A. Mourey et J.A. Cancela da Fonsca (éds.), Biodégradation et humification. Rapport du 1^{er} Colloque International, Nancy 1974, Édition Pierron, pp. 1-14.
- MANGENOT, F.**, (1980). «Les litières forestières, signification écologique et pédologique». *Rev. For. Fr.* 4: 339-355.
- MARTEL, Y.A., MACKENZIE, A.F.**, (1980). «Long-term effects of cultivation and land use on soil quality in Quebec». *Can. J. Soil Sci.* 60: 411-420.
- MARTIN, J.D., HAIDER, K.**, (1971). «Microbial activity in relation to soil humus formation». *Soil Science* 111 (1): 54-62.
- McKEY, D.**, (1978). «Phenolic content of vegetation in two African rain forests : ecological implications». *Science* 202: 61-64.
- MEYER, O.**, (1993). «Functionnal groups of micoorganisms». *In* : E.D. Schulze & H.A. Mooney (éds.), Biodiversity and ecosystem function. Springer-Verlag, Berlin, pp. 67-96.
- MILLAR, C.S.**, (1974). «Decomposition of coniferous leaf litter». *In* : C.H. Dickinson & G.J.F. Pugh (eds.), *Biology of plant litter decomposition*, Volume I, Academic Press, London, pp. 105-128.
- MILLER, H. G.**, (1984). «Dynamics of nutrient cycling in plantation ecosystems» *In* : G.D. Bowen & E.K.S. Nambiar (éds.), *Nutrition of plantation forests*. Academic Press, London, pp. 53-78.
- MULLER, R.N., KALISZ, P.J., KIMMERER, T.W.**, (1987). «Intraspecific variation in production of astringent phenolics over a vegetation-ressource avaiability gradient». *Oecologia* 72: 211-215.

- N'DAYEGAMIYE, A., DUBÉ, A.,** (1986). «L'effet de l'incorporation de matières ligneuses sur l'évolution des propriétés chimiques du sol et sur la croissance des plantes». *Can. J. Soil Sci.* 66: 623-631.
- NIMZ, H. H.,** (1974). «Beech lignin : proposal of a constitutional scheme». *Angew. Chem. Int. Ed.* 13: 313-321.
- PAGÉ, F.,** (1993). «L'apport des bois rameaux en sols cultivés : Le rôle de la pédofaune sur la transformation de la matière ligneuse». *In* : G. Lemieux & J.P. Tétrault (éds.), *Les BRF : une alternative aux dégradations. Actes du 4ème coll. int. sur les Bois Raméaux Fragmentés, Amqui-Val d'Irène 2-3-4 sep. 1993.* Ministère des Ressources Naturelles, Québec, pp. 68-76.
- PANSHIN, A.J., de ZEEUW, C.,** (1980). «Textbook of wood technology». Fourth edition. McGraw-Hill Publishing Company, New York, 722 p.
- PARKINSON, D., VISSER, S., WHITTAKER, J. B.,** (1979). «Effects of collembolan grazing on fungal colonization of leaf litter». *Soil Biol. Biochem.* 11: 529-535.
- PERSSON, T.,** (1989). «Role of soil animals in C and N mineralization». *Plant and Soil* 115: 241-245.
- POWERS, R. F., ALBAN, D. H., RUARK, G. A., TIARKS, A. E.,** (1990). «A soil research approach to evaluating management impacts on long-term productivity» *In* : W.J. Dyck & C.A. Mees (eds.), *Impact of intensive harvesting on forest site productivity. Proceedings, IEA/BE A3 workshop, South Island, New Zealand, march 1989, FRI bulletin n° 159,* pp. 127-145.
- RANGER, J., BONNEAU, M.,** (1984). «Effets prévisibles de l'intensification de la production et des récoltes sur la fertilité des sols de forêt. I- Le cycle biologique en forêt». *Rev. For. Fr.* 2: 93-112.
- RANGER, J., BONNEAU, M.,** (1986). «Effets prévisibles de l'intensification de la production et des récoltes sur la fertilité des sols de forêt. II- Les effets de la sylviculture». *Rev. For. Fr.* 2: 105-122.
- RAYNER, A. D. M., BODDY, L.,** (1988). «Fungal decomposition of wood : its biology and ecology». John Wiley & Sons, Chichester, 587 p.
- REID, I.D.,** (1979). «The influence of nutrient balance on lignin degradation by the white-root fungus *Phanerochaete chrysosporium.*» *Can. J. Bot.* 57: 2050-2058.
- REISINGER, O., KILBERTUS, G.,** (1980). «Mécanismes et facteurs de biodégradarion en milieu forestier». *In* : P. Pesson (éd.), *Actualités d'Écologie Forestière, Gauthier-Villars, Paris,* pp. 61-86.
- SATCHELL, J.E.,** (1974) «Litter - interface of animate / inanimate matter». *In* : C.H. Dickinson & G.J.F. Pugh (eds.), *Biology of plant litter decomposition, Volume I, Academic Press, London,* pp. xiii-xliv.
- SATCHELL, J.E.,** (1983). «Earthworm ecology in forest soil». *In* : J.E. Satchell (ed.), *Earthworm ecology from Darwin to vermiculture. Chapman & Hall, London,* pp. 161-170.
- SCHEFFER, T., COWLING, E. B.,** (1966). «Natural resistance of wood to microbial deterioration». *Annu. Rev. Phytopatho.* 4: 147-170.
- SEASTEDT, T.R.,** (1984). «The role of microathropods in decomposition and mineralization processes». *Ann. Rev. Entomol.* 29: 25-46.

- SECK, M. A.,** (1993). «Essais de fertilisation organique avec les bois raméaux fragmentés de filao (*Casuarina equisetifolia*) dans les cuvettes maraichères des Niayes (Sénégal)». *In* : G. Lemieux & J.P. Tétreault (éds.), Les BRF : une alternative aux dégradations. Actes du 4ème coll. int. sur les Bois Raméaux Fragmentés, Amqui-Val d'Irène 2-3-4 sep. 1993. Ministère des Ressources Naturelles, Québec, pp. 36-41.
- STOUT, J.D.,** (1983). «Organic matter turnover by earthworms. *In* : J.E. Satchell (ed.), Earthworm ecology from Darwin to vermiculture». Chapman & Hall, London, pp. 35-48.
- STOUT, J. D., GOH, K. M., RAFTER, T. A.,** (1981). «Chemistry and turnover of naturally occurring resistant organic compounds in soil». *In* : E.A. Paul & J.M. Ladd (éds.), Soil Biochemistry, volume 5, Marcel Dekker, New York, pp. 1-73.
- SWIFT, M.J.,** (1982). «Basidiomycetes as components of ecosystems». *In* : J.C. Frankland, J.N. Hedger & M.J. Swift (éds.), Decomposer basidiomycetes : their biology and ecology. Cambridge University Press, London, pp. 307-337.
- SWIFT, M.J., HEAL, O.W., ANDERSON, J.M.,** (1979). «Decomposition in terrestrial ecosystems». Studies in ecology, volume 5, University of California Press, Berkeley, 372 p.
- TATE, R.L.,** (1987). «Soil organic matter : biological and ecological effects». John Wiley & Sons, New York, 291 p.
- TAYLOR, B.R., PARKINSON, D., PARSONS, W.F.J.,** (1989). «Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates : a microcosm test». Ecology 70 (1): 97-104.
- TOUTAIN, F.,** (1981). «Les humus forestiers, structures et modes de fonctionnement». Rev. For. Fr. 6: 449-464.
- TOUTAIN, F.,** (1993). «Biodégradation et humification des résidus végétaux dans le sol : évolution des bois raméaux». *In* : G. Lemieux & J.P. Tétreault (éds.), Les BRF : une alternative aux dégradations. Actes du 4ème coll. int. sur les Bois Raméaux Fragmentés, Amqui-Val d'Irène 2-3-4 sep. 1993. Ministère des Ressources Naturelles, Québec, pp. 103-111.
- TOUTAIN, F., BRISSON, M., BRUN, J.P., JANEL, P., VILLEMIN, G.,** (1981). «Transfert et diagnose organique dans les sols». *In* : Migrations organo-minérales dans les sols tempérés, Colloques internationaux du C.N.R.S. n° 303, Nancy 24-28 septembre 1979. Éditions du C.N.R.S., Paris, pp. 95-102.
- VAN DEN DRIESSCHE, R.,** (1984). «Nutrient storage, retranslocation and relationship of stress to nutrition». *In* : G.D. Bowen & E.K.S. Nambiar (éds.), Nutrition of plantation forests. Academic Press, London, pp. 181-209.
- VANCE, G. F., MOKMA, D. L., BOYD, S. A.,** (1986). «Phenolic compounds in soils of hydrosequences and developmental sequences of Spodosols». Soil Sci. Am. J. 50: 992-996.
- VISSER, S.A.,** (1987). «Rôle de l'humus dans un sol». *In* : Comptes rendus du colloque : amendement des sols, perspectives d'avenir. ITAA de St^e Hyacinthe, 12 Nov. 1986, Gouvernement du Québec, pp. 11-33.
- WILLIAMS, S. T., GRAY, T. R. G.,** (1974). «Decomposition of litter on the soil surface». *In* : C.H. Dickinson & G.J.F. Pugh (eds.), Biology of plant litter decomposition, Volume II, Academic Press, London, pp. 611-632.

ZABOWSKI, D., (1990). «Role of mineral weathering in long-term site productivity». *In* : W.J. Dyck & C.A. Mees (eds.), Impact of intensive harvesting on forest site productivity. Proceedings, IEA/BE A3 workshop, South Island, New Zealand, march 1989, FRI bulletin n° 159, pp. 55-71.

ISBN 2-921728-18-4

Dépôt légal: Bibliothèque nationale du Québec, 1996

publication n° 60

juin 1996

Le Groupe de Coordination sur les Bois Raméaux

Département des Sciences du Bois et de la Forêt

Faculté de Foresterie et de Géomatique

Université Laval

Québec G1K 7P4

QUÉBEC

Canada

courriel: gilles.lemieux@sbf.ulaval.ca

<http://forestgeomat.ffg.ulaval.ca/brf/>

FAX 418-656-5262

tel., (418) 656-2131 poste 2837

ISBN 2-921728-18-4