

UNIVERSITÉ LAVAL

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

Groupe de Coordination sur les Bois Raméaux

«Le bois raméal et la pédogénèse: une influence agricole et forestière directe»

par le
Professeur Gilles Lemieux

octobre 1990
(deuxième édition 1992)

Publication n° 15

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

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

AVANT-PROPOS

Nous avons trouvé à propos de faire une seconde édition de ce travail publié il y aura bientôt 7 années. en y faisant quelques corrections de mise en page. Toutefois, le financement ayant été brusquement supprimé tant de la part de l'industrie que de l'Université, il nous apparaît évident que l'État s'en retire également en 1996.

Néanmoins, les résultats obtenus ont une telle portée qu'il nous est apparu nécessaire de remettre ces chiffres, idées et réflexions en circulation d'autant plus qu'ils se vérifient sous les tropiques et dans d'autres pays plus au nord.

Nous passons fréquemment devant les dispositifs abandonnés mais qui sont encore la source de nombreuses observations et réflexions supplémentaires. La plus importante est certainement celle qui nous montre que les mécanismes induits ont atteint différents niveaux de diversité, certains bloqués mais d'autres en pleine évolution. Il va de soi que nous sommes plus convaincus que jamais d'être en face de mécanismes fondamentaux qui sont bien différents que ceux que nous supposions au début il y aura 20 ans bientôt.

SOMMAIRE

	page
INTRODUCTION.....	1
L'APPROCHE DE GUAY, LACHANCE ET LAPOINTE.....	1
Jean Pain: l'expérience	2
Vers la gestion des nutriments	3
Les cultures: l'avoine.....	4
Les pommes de terre.....	4
Les fraisiers.....	5
Interrogation et réflexions.....	5
Les nutriments	6
L'azote	7
Le phosphore	7
Les lisiers	9
Le pH.....	10
La matière organique.....	11
Structure et couleur.....	13
UNE DÉFINITION DU MATÉRIAU DE BASE: LE BOIS RAMÉAL.....	14
Origine, structure et rôle de l'humus	15
L'EXPÉRIMENTATION FORESTIÈRE	17
Dispositif «A»	18
Dispositif «B»	18
Dispositif «C».....	18
Dispositif «D».....	18
Dispositif «E»	18
Dispositif «F»	19
Dispositif «G».....	19
Dispositif «H»	19
Dispositif «I»	19
L'approche interprétative.....	19
UNE PREMIÈRE ÉVALUATION DE L'EXPÉRIMENTATION FORESTIÈRE.....	21
Dispositif «A»	21
Dispositif «B»	23
Tableau n° 1 (dispositif «A»).....	23
Tableau n° 2 (dispositif «B»)	24
Tableau n° 3 (dispositif «A»).....	26
Tableau n° 4 (dispositif «B»)	27
Quelques commentaires sur le pH	27
Quelques réflexions.....	28
Conclusions	29
Bibliographie.....	30
Annexe n° 1	33

Le bois raméal et la pédogénèse: une influence agricole et forestière directe.

Professeur Gilles Lemieux
Département des Sciences Forestières
Université Laval
Québec G1K 7P4

INTRODUCTION

Nous avons estimé la production annuelle de bois raméal à environ 100,000,000 de m³ dont la totalité est considérée comme étant un "déchet" ou une nuisance. L'état actuel de la condition des sols agricoles et de la régénération forestière nous ont incités, après d'autres chercheurs, à en connaître plus long sur la question. L'une de nos premières observations a été de constater à travers la littérature scientifique que la presque totalité des recherches sur les mécanismes fondamentaux portant sur la connaissance et l'harmonisation des différents paramètres biologiques dans le cadre de notre monde vivant, avaient cessé d'être dynamiques depuis le début des années 50.

A cette époque, toutes les recherches ont basculé dans la productivité à mesure que nous mettions en lumière tel ou tel mécanisme et que nos connaissances rendaient possible d'imaginer d'autres approches artificielles, évitant les "pièges" naturels pour apporter d'autres "trucs" bien plus "chouettes" et bien plus payants pour les producteurs. C'est cette "philosophie" seule qui est responsable de la mise en veilleuse de l'étude des mécanismes naturels et du gaspillage qui s'en suit à tous les niveaux, ne sachant plus intégrer les différentes techniques de production et de consommation à notre vie actuelle. Nous avons généré la crise économique et environnementale pour la société urbaine ainsi que la pauvreté et l'abandon pour la société rurale.

L'approche de Guay, Lachance et Lapointe.

C'est en ce contexte de paupérisation et d'abandon des communautés rurales que, dès 1978 en pleine crise énergétique, **Guay, Lachance et Lapointe** eurent l'idée d'utiliser des "déchets" tant forestiers qu'agricoles pour requinquer les productions, la qualité et la rentabilité de l'agriculture. Ils le firent en pleine contestation et en pleine contradiction avec les critères de "rentabilité" du jour.

Jean Pain: l'expérience .

Jean Pain, empila les "broussailles" en tas après les avoir fragmentées. Il obtint ainsi de la chaleur par élévation de la température lors de la fermentation et un terreau noir, qu'il mit sur le marché avec succès.

Si cette méthode a l'avantage d'utiliser un matériau abondant dans les régions forestières et tout à fait méconnu pour des fins agricoles, il n'en reste pas moins qu'il y a quelques observations à faire. Ainsi la fermentation thermophile, principalement à base de bactéries et d'actinomycètes, provoque une perte d'énergie importante par la dégradation des sucres, polysaccharides de toutes sortes et plus encore des nombreuses protéines et acides aminés présents dans la partie des arbres et arbustes où se fait la photosynthèse et où s'élaborent les produits les plus complexes du métabolisme. Il faut ici reconnaître des pertes de l'ordre de 50% et plus lors de la fermentation. Toutefois, comme l'ont démontré certains, il est possible de récupérer une partie de l'énergie thermique ainsi produite. Il faut aussi ajouter la nécessité de retourner mécaniquement les empilements pour en assurer l'homogénéité du processus d'humification, ajoutant ainsi aux coûts de fabrication. Il faut aussi ajouter un autre facteur qui se révèle de plus en plus important qui est celui de la non-participation au processus de la pédogénèse, la "poudre noire" qui est l'humus, n'étant pas incorporée au substrat le mélange mécanique.

Ces observations faites par **Guay, Lachance et Lapointe** lors de tournées européennes menèrent ces derniers à imaginer une autre stratégie pour utiliser à bon escient l'abondance de matière que nous possédons au Québec. Ainsi, mirent-ils au point ce qu'il est convenu d'appeler la méthode "**SYLVAGRAIRE**". Il s'agit d'une méthode qui en combine deux plus anciennes soit celle de **Jean Pain** et une autre connue sous le nom de **compost de surface**. Le but de l'exercice est d'obtenir les résultats de **Jean Pain** en évitant les pertes et les frais encourus par les travaux mécaniques de retournement des empilements.

Ainsi les "copeaux de broussaille" sont épandus sur le sol à des épaisseurs variables dont seule l'expérimentation donnera la juste mesure par après. Ce faisant, **Guay, Lachance et Lapointe** reconstituaient artificiellement la méthode naturelle de fabrication de mull dans tous les peuplements climaciques feuillus du sud du Québec. Ils allaient donc devoir aboutir à former des sols forestiers pour des fins agricoles, ce qui laisse déjà poindre une petite révolution à l'horizon qui pourrait en devenir une grande.

Durant les années 30, des essais avaient été tentés pour utiliser à des fins d'amendements agricoles des sciures et des copeaux de rabotage. Ces essais furent de véritables catastrophes en provoquant une rétention de l'azote disponible par les bactéries, une baisse du pH, causant une acidification marquée et l'apparition, durant plusieurs années, de nombreux carpophores de champignons. Dans ces conditions, non seulement la culture devenait impossible mais la germination même des plantules l'était et pour plusieurs années.

Pour éviter un tel échec, **Guay, Lachance et Lapointe**, imaginèrent différentes stratégies susceptibles d'éviter ou de contrôler les excès provoqués par les sciures. Ils optèrent pour l'utilisation de lisiers de porc qui devenaient presque nuisibles à cause de leur abondance et de leur concentration géographique, comme source d'azote afin d'éviter la carence due à l'humification. Pour les autres effets secondaires, ils imaginèrent d'appliquer de faibles quantités de copeaux, quitte à répéter les traitements. Ils en vinrent à la conclusion que l'application de 150m³/ha de copeaux et 50,000 litres/ha de lisiers donnaient les meilleurs résultats dans des essais préliminaires.

Pour ce qui est de la matière première, les copeaux, c'est Hydro-Québec qui les fournit à bas prix, matériaux qui proviennent de l'entretien du réseau de distribution électrique dans les villes et des campagnes. L'une des grandes qualités reconnues dès l'abord fut le grand nombre d'essences qui composaient les arrivages, une recommandation de **Jean Pain** pour assurer qu'aucune essence dominante n'introduise d'inhibitions chimiques ou biologiques. A ce stade-ci, la coopération d'Hydro-Québec fut déterminante et sans elle, cette longue expérience n'aurait pu être enclenchée.

Vers la gestion des nutriments

L'orientation des observations et des mesures effectuées par **Guay, Lachance et Lapointe** fut largement inspirée par la nécessité d'apporter des nutriments aux cultures avec une emphase toute particulière sur la disponibilité de l'azote. Du côté physique, l'amendement de la structure et de la texture des sols devait toucher l'économie de l'eau tout en permettant une meilleure aération du sol. Inspirés par la méthode du compostage de surface, ils éliminèrent les labours pour remplacer le travail du sol par le hersage à l'aide de la herse de Graham, largement utilisée dans les plaines de l'ouest canadien. Ainsi, toutes les conditions étaient réunies pour la métabolisation rapide des bois raméaux en humus jeune et actif, dont nous verrons les caractéristiques plus loin. Notons ici que tous les critères visés étaient d'ordre chimique ou physique, ne laissant aucune place aux critères d'ordre biologique du sol mise à part la "peur" des

champignons. Les interprétations des résultats par la suite seront d'un tout autre ordre, et seuls des critères et des paramètres d'ordre biologique peuvent être invoqués avec réalisme. Mise à part les techniques de culture, les mesures ont porté sur plusieurs facteurs dont la productivité fut la principale. Toutefois, les coûts de traitement du sol n'ont pas été négligés non plus que les aspects phytosanitaires, résistance au gel, qualité gustative, économies de carburant, etc...

Les cultures: l'avoine.

L'une des premières cultures à être testée fut l'avoine à Lauzon, comté Lévis sur la ferme **Carrier**, dès 1979. Après l'application de 150m³/ha de copeaux provenant d'Hydro-Québec et de 50,000 litres/ha de lisier de porc, l'avoine a été semée dans les jours qui ont suivi après épandage de NPK de façon identique tant dans la parcelle que dans le témoin. A la mi-juillet la parcelle traitée était de densité sensiblement plus forte que le témoin avec une couleur glauque du feuillage en opposition avec un aspect vert-jaunâtre du témoin. Après quelques semaines, non seulement tout le bois raméal était métabolisé, mais le sol était complètement mélanisé, passant d'un brun jaunâtre à un brun chocolat foncé. A l'analyse, les deux parcelles s'avérèrent avoir le même taux de matière organique mais montraient bien une productivité fort différente. L'année qui suivit, la teinte "chocolat foncé" fit son apparition dans la parcelle témoin à la suite de l'utilisation des mêmes instruments aratoires et d'un même traitement cultural pour les deux parcelles.

Pour ce qui est des rendements, ils se montrèrent d'environ 25% plus élevés dans la parcelle que dans le témoin. Le nombre de grains à l'épi était plus élevé et plus lourds. Le contenu en nutriments des pailles était plus élevé chez le témoin que dans la parcelle.

Les pommes de terre

Ici, deux expériences méritent d'être relatées, la deuxième ayant été faite par le groupe Transforêt de Saint-Ambroise, dans la région du Saguenay (**Tremblay et alii [1985]**). La première expérience eut lieu au début des années 80 et montra une croissance des tiges hors du commun tant en hauteur qu'en diamètre au niveau du sol. Cette luxuriance de la végétation devait théoriquement ne montrer que de maigres résultats quant au nombre de tubercules produits; ce fut l'inverse et malgré la luxuriance des tiges, le nombre de tubercules et leurs qualités furent remarquables et exceptionnels. Les expériences de Transforêt évaluées par **Tremblay et alii [1985]** montrent que pour une quantité équivalente d'engrais, l'apport d'écorce de tremble et de

rameaux d'aulne fragmentés donnait une augmentation significative en matière sèche des tubercules de même qu'une réduction remarquable des sclérotés de rhizoctonie (*Rhizoctonia sclerotinum*) avec l'épandage de 150m³/ha et 50,000 litres/ha de lisier. Des essais avec des quantités supérieures et inférieures de copeaux donnèrent des résultats moindres. Il faut quand même souligner ici que la diversité biologique apportée par des écorces de tremble uniquement, est nettement moindre que celle apportée par les rameaux de plusieurs essences, ne serait-ce que du point de vue des nutriments.

Nous essaierons plus loin de tirer quelques leçons de ces expériences, mais nous désirons ici attirer l'attention sur les expériences de **Khristeva & Manoilova [1950]** qui obtinrent des résultats apparentés au niveau de la productivité par l'application d'acide humique extrait des charbons.

Les fraisiers.

Ici, les effets sont encore plus nombreux et plus diversifiés que chez l'avoine ou la pomme de terre. Ils sont multiples et variés; ainsi il a été possible de prolonger d'une année, c'est-à-dire de deux à trois ans une plantation en particulier en réduisant la virulence de la concurrence des plantes vivaces comme la marguerite des champs (*Chrysanthemum leucanthemum*). La résistance au gel l'hiver a été considérablement augmentée. La productivité en fruits a augmenté jusqu'à 300%. La résistance aux pucerons a été remarquable. Il en va de même pour la rétention en eau qui n'a pas nécessité d'irrigation alors que les témoins ont dû l'être.

Réflexions et interrogations

Toutes ces observations effectuées sur une période de dix ans inspirent de profondes réflexions sur notre connaissance des mécanismes de croissance et surtout du fonctionnement de l'écosystème pédologique que certains appellent les écosystèmes hypogés. Il faut avouer que la question ne se pose plus guère depuis plusieurs décennies "puisque la chimie est venue tout expliquer et tout guérir." Tous les aspects trophiques du sol ont été mis en équations, les mécanismes de régulation n'étant pas considérés comme pertinents dans ce monde bien connu et bien contrôlé. Toutefois, il est intéressant de constater que, bien que le sol soit avant tout le résultat de la biologie de transformation des végétaux par des voies uniquement biologiques, ces aspects ne sont plus considérés même si nos connaissances ont progressé. Nous pensons qu'il est opportun et intéressant de réfléchir et de s'interroger sur cet ensemble de

phénomènes que nous observons depuis plusieurs années et que nous contrôlons au même titre que les fertilisants, mais à une échelle de temps différente.

Les nutriments

Depuis plus d'un siècle, l'importance des nutriments ne fait plus de doute non plus que leur équilibre dans la croissance tant animale que végétale. Toutefois, il est à noter que toute l'interprétation que nous faisons de la croissance et du développement passe uniquement par l'interprétation chimique, physique et physico-chimique de la nature, en particulier comme si tout se passait avec des nutriments solubilisés dans l'eau, immobilisés par des réactions réversibles ou non, adsorbés sur des micelles argileuses ou cellulosiques, régulés par la dissociation de H^+ et OH^- . Bien que l'on reconnaisse l'importance de la fraction humique et argilo-humique du sol, c'est à travers les mêmes concepts qu'on en interprète le rôle et la fonction, mais cette fois avec une emphase particulière sur la physique du sol, son atmosphère, sa capacité physique de rétention de l'eau, le maintien de sa structure, etc...

Il faut également reconnaître que peu de choses ont été dites sur les mécanismes de formation de l'humus bien que l'on sache maintenant son origine biochimique (**Visser [1986]**) et que l'on reconnaisse ses caractéristiques physico-chimiques et physiques de première importance. Il reste cependant plusieurs zones grises, voire même franchement obscures qui n'ont fait l'objet que de peu de réflexions, de recherches et de publications, hormis de longues descriptions ponctuelles. Nous pensons plus précisément à la gestion de ces mêmes nutriments ainsi que de celle des macromolécules d'origines animale et végétale présentes dans toute la couche de sol influencée par la biologie à tous les niveaux.

D'aucuns verront ici que nous nous attaquons à un domaine bien vaste, fluide et évanescent, mais en même temps ne pourrions s'empêcher de reconnaître qu'il y a là un domaine d'une extrême importance et dont nous avons tous les jours des manifestations qui ne laissent aucun doute sur leur réalité. Douze années de travaux nous amènent à conclure que nous sommes en présence de **mécanismes de gestion**, plutôt que d'une source de nutriments pour la végétation, avec l'utilisation des bois raméaux fragmentés. Le seul endroit dans nos expériences où nous avons noté des perturbations dans la venue de nouvelles espèces allochtones ou encore où la croissance était anarchique, fut dans les parcelles où nous avons introduit de grandes quantités d'azote sous forme de protéines animales. Partout ailleurs nous avons généré des équilibres dont il est possible d'évaluer la stabilité.

L'azote

Comme le mentionne **Tremblay [1985]** «*De nombreux chercheurs rapportent des diminutions de matières sèches dans les produits végétaux lorsque des quantités croissantes d'azote sont appliquées au sol. Par ailleurs, plusieurs autres références mentionnent un accroissement de la sensibilité aux maladies, par les végétaux, proportionnel à l'usage des engrais azotés* ». Nous avons ici une bonne indication sur le rôle que peut jouer l'azote sous la forme NO , NO_3 ou NH_4 , tant sur la microflore, la flore que sur les animaux supérieurs, en particulier les mammifères par les nitrites. Sans en connaître les mécanismes intimes dans toutes leurs nuances, nous savons depuis fort longtemps que, malgré la présence de 80% d'azote dans l'atmosphère, il est le plus souvent déficient au niveau des nutriments ou encore toxique. N'y a-t-il pas là un mécanisme de régulation qui intervient ou pas dans les écosystèmes pédologiques en équilibre? Dans nos expériences débutées en 1987 nous avons utilisé justement des chutes de poisson, en particulier de morues, parce qu'elles contiennent plus de 60% de protéines. Nous espérons que cette source d'azote "naturelle" puisse être mieux cyclée dans le sol et dans les tissus végétaux. Bien que nous n'ayons pas d'analyses chimiques sur le parcours effectué par cette source d'azote, les perturbations de la végétation, par rapport aux témoins, nous semblent éloquentes comme la présence d'Aphidés, d'espèces végétales étrangères à l'écosystème, la luxuriance des tiges, leur hauteur excessive, les dégâts par le gel.....

En 1989, plusieurs auteurs ont mis en évidence le rôle de la lignine dans la production d'acides humique et fulvique par l'action de la lignoperoxydase Mn^{++} dépendante, mais **Jones et O'Carroll [1989]** ont mis en évidence que le mécanisme de production de l'enzyme était réversible et intimement lié à la présence d'azote sous forme organique dans le milieu.

Le phosphore

La théorie veut que, lorsque le pH s'élève, le phosphore forme un précipité avec les ions Ca^{++} sous la forme d'apatite, composé insoluble. Par contre, en milieu acide, c'est avec Fe_2O_3 que le phosphore forme des complexes non-solubles et non-assimilables par la plante. Dans toutes nos expériences, malgré de fortes variations du pH à la hausse, puis à la baisse, nous n'avons noté la moindre déficience en phosphore, même dans nos parcelles les plus pauvres. Il en va de même dans la nature où nous n'avons jamais noté de déficiences en phosphore significatives dans les écosystèmes forestiers, mis à part les peuplements qui s'installent sur des sables appauvris par la mise en culture excessive, puis abandonnés.

Ces observations, provenant à la fois de l'expérimentation agricole et forestière, nous ont menés au fil des ans, à concevoir un rôle de **gestionnaire** à la partie "organique" du sol dans un premier temps, puis à partir de 1988, **Lemieux [1988]** à la partie proprement vivante du sol, c'est-à-dire aux aspects biologiques de la pédogénèse. Cette façon de voir le sol dans son origine, sa structure et sa fonction, nous oblige à revoir plusieurs concepts fondamentaux pris pour acquis depuis des décennies.

Nos moyens ne nous ont pas permis de suivre à la trace le mouvement des nutriments tout au long des années, mais un fait demeure: il y a eu gain appréciable de productivité et de qualité des productions végétales. Ce que nous sommes en mesure de faire actuellement est le bilan de différents paramètres au niveau des actes posés et des résultats obtenus au niveau du sol. Depuis peu, nous commençons à mieux comprendre. Ce qui nous échappait depuis le début, ce sont les mécanismes intimes de la formation des fractions humiques, avec les travaux de **Tien & Kirk [1983]** et ceux de **Leisola & Garcia [1989]** portant sur la dégradation de la lignine. Nous sommes maintenant à même de mettre le doigt sur le mécanisme, mais toutes ces subtilités d'adaptation nous échappent et nous échapperont longtemps encore dans le dédale de la compétition et de l'adaptation.

Il devient maintenant intéressant de raisonner sur un autre plan que celui des nutriments, bien qu'ils soient essentiels et sans quoi la vie n'existerait pas. La gestion, la mise en disponibilité ou en non disponibilité des nutriments ne pourrait-elle pas être soumise à des règles qui nous ont échappé jusqu'ici soit partiellement, soit totalement? Ce sont ces questions que nous nous sommes posées (**Lemieux [1985]**) et dont la vraisemblance nous semble de plus en plus évidente. Nous pouvons en suivre l'ébauche par les travaux de **Bachelier [1978]**, **Reisinger & Kilbertus [1980]**, **Ponge [1988]**, **Cervena & Rypacek [1988]**, **Tien & Kirk [1983]**, **Leisola & Garcia [1989]**, **Harvey Gilardi & Palmer [1989]**, etc. Tous sont à l'affût de la découverte et de la compréhension des mécanismes de formation de l'humus, de la fertilité, du passage de la mort à la vie; soit des tissus végétaux morts qui, à travers les mécanismes de transformation du sol, redonnent de nouveaux tissus à d'autres individus avec les mêmes nutriments. C'est la "réincarnation" de Bouddha telle que vue par les orientaux. En 1985, nous avons associé cet ensemble de processus à celui de la digestion. Cinq ans plus tard, nous devons lui ajouter le processus de la gestion biologique qui me semble bien plus importante que la gestion chimique à laquelle nous sommes si fortement liés dans notre monde de haute productivité. La digestion et la gestion sont à la base de la fertilité naturelle. La connaissance intime de cette fertilité

naturelle pourrait sans doute nous amener à y contribuer plutôt qu'à y contrevenir.

Les lisiers

Deux raisons fondamentales ont amené **Guay, Lachance et Lapointe** à utiliser les lisiers de porc. Ce furent la peur d'un déficit azoté lors de la transformation des copeaux et, d'autre part, un désir de contribuer à éliminer une nuisance sur toutes les fermes porcines qu'est le lisier et pour lequel il y a peu de moyen de se défaire à bon compte. Une bonne partie de la réussite des traitements de 1978 à 1982, en milieu agricole, a été attribuée à l'apport azoté de ces lisiers, sans quoi la transformation n'aurait pas été bénéfique. Il en a été donné comme exemple la prolifération de carpophores de lactaires lorsque les quantités de copeaux étaient trop abondantes soit de l'ordre de 300m³/ha.

Lors de mon passage à l'Université de Nancy en 1989, le Professeur **Reisinger** m'a fait part d'un effet particulier du lisier sur la microbiologie du sol. Le lisier de porc soumis à la fermentation méthanique, agit, lors de son épandage, comme inhibiteur de la croissance des fungus dits pathogènes comme *Phytophthora*, *Rhizotocnia*, etc. Notre raisonnement nous amène à conclure que l'intervention du lisier aurait probablement une influence aussi grande sur la composition de la flore fongique que par son apport d'azote.

Récemment, le Professeur **Kilbertus** me faisait part de ses observations par rapport à la formation de substances humiques: la matière organique fraîche était toujours d'abord soumise à une attaque fongique après laquelle survenait l'attaque bactérienne. Les travaux de **Leisola et Garcia [1989]** montrent le rôle des fungus dans la formation de substances humiques, qui sont le préalable à l'attaque bactérienne. Nous reconnaissons tous que cette attaque fongique ne va pas de soi, ce qui permet au bois de persister très longtemps sans être dégradé. Il faut reconnaître ici que l'attaque des copeaux se fait par de larges blessures, en présence de nombreux sucres et protéines dans un milieu riche en oxygène et où la température est la plus élevée. Nous sommes portés à penser que les fungus lignicoles sont favorisés dans le cas qui nous occupe, donnant rapidement des substances humiques utilisées par les bactéries qui à leur tour, sont utilisées, par les bactériophages, faisant ainsi passer la plupart des nutriments dans la grande chaîne biologique sous des formes complexes, avec des taux de dégradabilité variables.

Hormis le lisier, plusieurs variables sont ici en cause dont nous verrons les effets plus loin. Ainsi, nous verrons que dans l'expérimentation en milieu

forestier, la période de l'année dans laquelle sont prélevés les rameaux à être fragmentés joue un rôle important, tout au moins sur la germination de plusieurs essences forestières. L'utilisation de drêches de thuya ou de sapin, après avoir été chauffées à 100 C° pendant plusieurs heures sont surtout attaquées par des moisissures ou sont extrêmement lentes à se dégrader avec très peu d'influence sur la pédogénèse. Ces observations, liées aux propos du Professeur Kilbertus par rapport à la nécessité d'utiliser des matières fraîches pour qu'il y ait formation de fractions humiques susceptibles d'amorcer le processus pédogénétique, nous laissent à penser que le processus est complexe et délicat dans sa mise en oeuvre; **Jones et O'Carroll [1989]** apportent quelques précisions à cet égard.

Le pH

Le pH est l'un des paramètres les plus suivis à cause de sa résonance sur les mécanismes nutritionnels de pédogénèse ainsi que des incidences pathologiques. Nous admettons une large responsabilité à l'affaissement du pH sur la présence de nombreuses mauvaises herbes, une réduction de la croissance d'un très grand nombre de plantes cultivées du côté des cultures vivrières ainsi qu'une diminution de la qualité de la structure du sol.

En agriculture, quelles que soient les causes, la correction de ce paramètre physico-chimique se fait par l'application de calcium sous la forme de chaux hydratée ou de chaux magnésienne, etc... Plusieurs raisonnements peuvent être tenus pour amener à effectuer un contrôle. Il est évident que l'application de Ca^{++} , Mg^{++} aura pour effet de corriger la dissociation des ions H^+ et OH^{-} et de ramener le tout vers la neutralité dans la solution du sol. Toutefois, il faut reconnaître que l'affaissement du pH peut avoir des causes avant tout biologiques comme l'attaque de la matière organique en anaérobiose, une réduction du taux d'humus ou encore une insolubilisation du calcium sous la forme de tests calcaires comme chez les Radiolaires tel que démontré par **Stout [1968]** dans la formation du mull sous la hêtraie. Si la première cause semble liée à l'exportation de calcium, la seconde est avant tout liée à des mécanismes et des phénomènes d'ordre biologique. Il existe également une troisième cause, mais cette fois strictement d'ordre physico-chimique liée à la structure de l'humus qui comme le démontre **Visser [1986]**, tient au fait que la structure argilo-organique de l'humus est capable d'adsorber les ions H^+ et ainsi provoquer une remontée du pH sans l'apport d'éléments alcalino-terreux.

La remontée du pH en expérimentation agricole de l'ordre de 0,50 des deux ou trois premières années, sans l'application de chaux, nous semble remarquable. Toutefois, ce dernier chute après deux récoltes. Nous avons donc

conclus à l'exportation de Ca^{++} et à un affaissement de la qualité de la structure du sol. Toutefois, sans exportation et pour des essences n'ayant pas de contenu particulièrement élevé de Ca^{++} , notons le même phénomène mais sans exportation de nutriments, **Lemieux [1988]**. Nous en concluons provisoirement que le phénomène de l'affaissement du pH, après l'humification des bois raméaux, est lié avant tout au processus de pédogénèse d'ordre biologique, physico-chimique, et finalement chimique. Dans un travail en préparation sur l'expérimentation forestière, nous apportons d'autres précisions sur les effets particuliers de chacune des 50 essences testées, tant sur un milieu dégradé que sous couvert forestier d'un peuplement climacique. Les conifères de la famille des Pinacées forment un groupe homogène, suivi de ceux de la famille des Cupressacées. Chez les feuillus, ce sont les essences pionnières qui forment un premier groupe tandis que les climaciques en forment un second assez homogène.

La matière organique

Depuis des décennies, il nous semble évident que la matière organique est avant tout perçue comme un amendement physique du sol visant, d'une part à régulariser la disponibilité de l'eau et d'autre part à assouplir la texture du sol afin d'y maintenir une atmosphère riche en oxygène ainsi qu'une bonne régie de CO_2 . Son évaluation se fait donc en pourcentage par rapport au sol mesuré par la perte au feu. A partir de ce mode d'évaluation, la tendance est passée à l'évaluation du carbone, critère qui combine plusieurs paramètres depuis la matière fraîche en passant par l'humus et les protéines.

L'évaluation que font **Guay, Lachance et Lapointe [1982]** de la matière organique dans les expériences de Beaumont et de Lauzon indique que le taux passe de 3% à 6% en deux années alors qu'une fumure normale, par engrais vert ou épandage de fumier, met généralement 10 années pour que le taux soit rehaussé de 1%. Il faut remarquer ici qu'il n'est pas fait de différence entre la matière organique humifiée ou non, pas plus qu'il y a de différence dans la mesure entre humus et complexe argilo-organique.

Un tel mode d'évaluation permet d'éviter bien des conflits en négligeant, en particulier, tout l'aspect de la pédogénèse qui réside surtout dans le processus d'humification. Jusqu'à ce jour, il nous semble assez évident, à travers la littérature que l'apport de matière organique sous la forme de fumiers n'a que pour but d'apporter de l'azote et en dernier lieu de maintenir ou améliorer le processus d'humification. Depuis quelques décennies, ce matériau n'est même plus évalué de cette manière. Il est plutôt perçu comme une nuisance

à se défaire au plus bas coût possible. Comme l'apport n'est plus perçu au niveau d'un processus fondamental de maintien de la fertilité il nous semble évident que le processus de pédogénèse ne l'est pas également; sa valeur et son implication à long terme encore bien moins.

Si les aspects fondamentaux de la pédogénèse ne sont pas perçus comme des actifs, il devient évident que l'arrivée des bois raméaux dans la panoplie des matériaux "nouveaux" destinés au sol, n'ait pas suscité beaucoup d'enthousiasme ou de réactions.

L'évaluation de la "matière organique" nous semble de plus en plus avoir été le maillon faible de la chaîne du processus d'évaluation de l'apport des copeaux ou BRF par sa globalité d'une part, et son apport en nutriments d'autre part. Si **Visser [1986]** apporte un regard neuf sur la structure de l'humus en indiquant l'importance de la "condensation" des substances aromatiques pour former les fractions humiques et fulviques responsables de la vie bactérienne et surtout de la formation de l'humus et des fractions argilo-humiques, il en va de même pour les travaux de **Bachelier [1978]** sur les apports de la micro et de la mésofaune du sol, dans la gestion des nutriments et de la structure. De son côté, **Ponge [1988]** nous apporte beaucoup sur le rôle alimentaire et la compétition au niveau de la microflore et de la microfaune des sols forestiers, tandis que **Gosz, Holmes, Likens & Bormann [1978]** nous en apporte autant sur le rôle de l'énergie stockée dans le profil des sols forestiers, facteur aussi important par extension dans les sols agricoles. Finalement, ce sont les américains **Tien et Kirk [1983]**, le Finlandais et le Français **Leisola & Garcia [1989]** de même que les Anglais **Harvey, Gilardi & Palmer [1989]** qui nous apportent les réponses à une énigme séculaire: qui est la dégradation de la lignine et la formation *in situ* des fractions humiques et fulviques à partir du bois.

Nous avons maintenant une bonne idée générale du mécanisme et de l'effet des bois raméaux sur le sol. Toutefois, nous sommes loin de connaître les mécanismes qui régissent toutes les subtilités du système comme nous le montrent les observations de plusieurs années sur les écosystèmes forestiers. Il en va de même du comportement des différentes espèces de fungus responsables des premières attaques de la lignine et de la cellulose, de la température de leur composition génétique, de leur aptitude à produire des peroxydases, de la disponibilité de fer, de manganèse, de cuivre etc., si importante pour les transferts d'électrons. Nous serons à même plus loin de discuter un autre paramètre dont nous venons tout juste d'apprécier l'importance: soit le comportement du processus de dégradation de la lignine par rapport à l'azote du milieu dont la teneur est fonction d'un grand nombre de facteurs, saisonniers ou autres.

Ces récentes découvertes rendent nécessaire la qualification des différents types de matière organique par rapport à la pédogénèse en milieu agricole. Si toutes les matières organiques se dégradent avec le temps, nous ne savons rien sur leur contribution spécifique à une pédogénèse positive permettant le maintien ou l'accumulation d'énergie dans le profil utilisable par la microfaune, la forme sous laquelle elle est disponible, contribuant à la dynamique de la structure du sol. Il en va de même pour la fertilité tributaire de la diversité biologique et des systèmes de transferts de nutriments à travers les espèces animales et végétales d'un site à l'autre et de même qu'au niveau des générations.

Structure et couleur

Dans tous les cas où les copeaux de bois raméaux ont été appliqués, il y a eu mélanisation du sol et apparition d'une structure s'apparentant au mull. Toutefois, il faut reconnaître que cette mélanisation ne s'est pas toujours produite rapidement et spontanément. Dans un cas en particulier, la mélanisation s'est faite très rapidement en quelques semaines (Carrier à Lauzon), alors qu'elle a été beaucoup plus lente ailleurs, mais avec toujours des résultats hors du commun sur la qualité et la quantité des récoltes.

Les remarques du Professeur **Kilbertus** auxquelles il nous faut ajouter les expériences tentées par les chercheurs albertains **Jones et O'Carroll**, tendent à soulever l'hypothèse de l'importance du contenu en azote, tant des copeaux que du substrat, dans la régulation du processus de dégradation de la lignine par la lignoperoxydase (Mn^{++}) dépendante, donc de la formation des fractions humiques et fulviques. Deux expériences différentes nous portent à penser que c'est en présence de faibles quantités d'azote assimilable que le processus de dégradation est le plus actif.

Du côté agricole, la mélanisation subite d'un vieux friche en 1980 chez Marcoux à Beaumont (**Lemieux [1987]**) et la propagation du processus en dehors de la parcelle traitée, mais travaillée avec les mêmes instruments, correspond aux observations de **Janshekar, Brown, Haltmeier, Leisola & Fiechter [1982]**. Ici la couleur de la lignine passe du jaune au chocolat foncé lorsque la fraction à haut poids moléculaire s'attache à la paroi du fungus après dépolymérisation. Concernant la coloration de la parcelle non traitée, nous pensons que les instruments ont transporté du mycélium et des spores de champignons dont la dissémination aurait été décuplée par des collemboles phytophages comme c'est le cas dans la production de compost avec la méthode Kilbro.

Pour sa part, l'expérience forestière utilisant des copeaux de bois dormants, en petite quantité sur un sol particulièrement pauvre, donne également d'excellents résultats mais, cette fois, portant sur la régénération forestière, alors que les parcelles traitées avec des copeaux plus riches en protéines prélevés en pleine saison de croissance, donnent des résultats nettement moins intéressants. Nous retraiterons de cette question plus loin après avoir pris connaissance de toutes les subtilités de l'expérimentation forestière.

Avant de clore ce chapitre, il est bon de souligner que l'application de BRF (copeaux) dans l'expérience Carrier de Lauzon en culture maraîchère, avec un volume variant de 150 à 200m³/ha, donne des sols d'une profondeur bien mélanisée de plus de 35cm à partir de graviers presque stériles et dont la production et la résistance à la sécheresse sont tout à fait remarquables en particulier avec des haricots et des fraises à l'été 1989.

Une définition du matériau de base; le bois raméal.

Dès que les premières expériences de **Guay, Lachance & Lapointe** furent connues, plusieurs se montrèrent et se montrent encore sceptiques par rapport à l'effet des copeaux sur le sol, en particulier au sujet des rendements. Un bon nombre de réticences venaient de ce que des résidus de bois ont déjà été utilisés et provoquent invariablement une déficience en azote, une baisse du pH, une baisse des rendements et une apparition de carpophores de nombreux champignons. Devant les résultats obtenus sur le terrain et les appréhensions manifestées et surtout la méfiance du "bois" en agriculture, il nous a fallu retraiter un moment et songer à la raison principale de cet imbroglio invraisemblable mais bien réel.

Les deux termes utilisés pour dénoncer nos travaux étaient les **sciures** et les **copeaux de rabotage**. Il nous est venu rapidement à l'esprit que la définition que nous donnions des matériaux employés n'était ni exacte, ni appropriée. Nous avons donc cherché, dans la littérature scientifique, une description du bois raméal par rapport au bois caulinaire; nous n'en avons trouvé aucune à ce jour, d'où la nécessité de faire la distinction et la description des deux. Nous la fîmes (**Lemieux [1986]**); ce qui nous mena à chercher réponse à des observations que nous qualifions de fondamentales.

La principale distinction entre le bois raméal et le bois caulinaire réside dans le ratio carbone sur azote ou polysaccharides sur protéines (C/N) qui

est beaucoup plus faible chez le bois caulinaire (500/1) que chez le bois raméal (50/1); les deux pouvant varier d'une essence à l'autre. L'autre réalité nous montre que seul le bois raméal réunit cellulose, hémicellulose, lignine, acides aminés et protéines, les deux dernières composantes étant absentes du bois caulinaire à toute fin pratique.

Nous devons reconnaître que, même s'il n'y a pas de description claire dans la littérature entre les bois caulinaires et raméaux dans son ensemble, la faune fait cette différence depuis toujours. Il faut admettre que la plupart des animaux, insectes, oiseaux et mammifères utilisent les rameaux comme nourriture mais très rarement le tronc. Il faut donc en conclure à la "digestibilité" de cette partie des plantes ligneuses et qu'un processus analogue pouvait être exploré pour comprendre le phénomène qui nous confond dans l'action positive du bois raméal sur le sol.

Origine, structure et rôle de l'humus.

La persistance et l'importance des changements apportés par les bois raméaux fragmentés (BRF) nous poussa à regarder de près les mécanismes autres que ceux des nutriments dans la productivité par rapport au sol. Ainsi, **Visser ([1986])** nous montre que la fraction humique est composée principalement de macromolécules aromatiques très stables lorsqu'elles sont associées à l'argile. Ce nouvel "hybride" minéro-organique se forme à partir des composés aromatiques dérivés de la décomposition des déchets végétaux et animaux par "condensation". Cet énoncé nous amène à penser que la lignine des BRF est elle-même largement faite de polymères aromatiques et de composés polyphénoliques variables et variés. Malheureusement, jusqu'à tout récemment, toutes les tentatives d'analyser et de comprendre les mécanismes de dégradation de la lignine et de ses mécanismes de dépolymérisation, pour en libérer de l'énergie et des macromolécules, étaient inconnus malgré tous les efforts. Ce sont les travaux de **Tien & Kirk [1983]**, de **Janshekar, Brown, Altmeier, Leisola & Fiechter [1982]**, de **Haemmerli, Leisola & Fiechter [1986]**, ainsi que **Leisola et Garcia [1989]**, qui nous ont mis sur la piste "lignine" d'une façon formelle avec leurs travaux en enzymologie sur *Phanerochaete chrysosporium*.

Il n'est pas de notre intention ici de poursuivre la discussion, ce que nous ferons plus loin. Il faut reconnaître que si ce mécanisme était puissant et constant par rapport à la source que représente la lignine dans le bois, tous les sols devraient être à la fois fertiles et bien pourvus en humus, ce qui n'est évidemment pas le cas. C'est ici que nous pensons que les chercheurs **Jones et O'Carroll [1989]** nous apportent indirectement un élément de réponse par rapport aux sources

azotées et les rendements en enzymes capables de dégrader la lignine. Ce serait donc, dans ce cas, le rendement d'enzymes nouvellement reconnues qui serait responsable de l'humification dans le sens pédogénétique du terme, mécanisme réversible comme l'ont démontré *in vitro* **Haemmerli, Leisola & Fiechter [1986]**. Ceci pose l'hypothèse d'un mécanisme ou plutôt d'un ensemble de mécanismes dynamiques qui sont à la base d'un processus réversible ou non de maintien de la fertilité basée sur la dynamique de la production d'humus ou de sa résorption éventuelle, où le taux d'azote et la forme sous laquelle il est présent seraient les deux pôles de l'ensemble des mécanismes de gestion des nutriments à l'extérieur des cycles biologiques. Il est également nécessaire ici de souligner l'importance que peut avoir le comportement de la microflore et de la microfaune en sus des mécanismes enzymatiques et auxquels ils sont appelés à participer en utilisant des macromolécules humiques comme source d'énergie et de nourriture en période de dégradation du substrat.

Les produits de la dégradation de la lignine, associés à des particules minérales ou encore à certaines protéines particulièrement résistantes, ne devraient pas être sensibles à la réversibilité du mécanisme de dépolymérisation; ce qui assurerait une très grande stabilité au complexe en fonction du temps, mais éventuellement à des niveaux de fertilité décroissant de rajeunissement du complexe par des apports extérieurs. Il est facile d'imaginer que nos sols agricoles, dont l'origine forestière antérieure est incontestable depuis la dernière glaciation, ne puissent être sensibles tant à la dégradation qu'à l'apport de sources nouvelles compatibles avec les phénomènes fondamentaux de la pédogénèse locale.

Dans son exposé de 1986, **Visser** nous montre la structure complexe et aléatoire, un peu comme la disposition des monomères de lignine (**Leisola & Garcia [1989]**), le tout associé avec des micelles argileuses ayant des propriétés électriques propres, capables d'être oxydantes et réductrices tout en ayant un certain nombre de radicaux libres, tantôt conférant des propriétés acides ou alcalines comme COO^- , CH_3^+ , H^+ , OH^- , etc... Cette structure et ces propriétés physico-chimiques confèrent plusieurs propriétés comme un pouvoir tampon, la capacité de "piéger" des macromolécules autres qu'aromatiques comme certains acides aminés, des protéines, des polysaccharides etc, voire même des pesticides, herbicides, fongicides etc... Il faut ajouter ici des propriétés tensio-actives remarquables qui permettent la formation d'agrégats stables à l'eau, assurant ainsi l'évacuation des produits de la respiration tout en permettant un approvisionnement en eau et en oxygène constant.

Il ne faudrait pas passer sous silence l'ensemble des effets parahormonaux voisins et du même ordre que l'acide gibberliques (**Visser [1986]**)

en particulier sur la germination des graines. A ce chapitre, nous discuterons plus loin dans l'expérimentation de cet effet en fonction de la provenance des BRF, ce qui tendrait à prouver que la même essence de BRF peut avoir une influence différente sur la germination en fonction du milieu duquel elle provient.

Comme nous l'avons déjà mentionné, l'humus a beaucoup plus qu'un simple rôle mécanique à jouer. En particulier, à partir du moment où les fractions humiques s'associent aux micelles argileuses. C'est la gestion même du milieu qui est assurée, tant du point de vue chimique que physique. Ce système d'autogestion assure également la nourriture au monde microbiologique qui, à son tour, cycle les nutriments hors circuits chimiques en les accumulant dans des endroits privilégiés pour les redistribuer en pleine période de croissance. Toutefois, en agriculture ce système est perturbé par les radiations solaires intenses, les hautes températures de surface et le travail mécanique de mélange causé par les appareils aratoires, d'où l'importance de l'apport de matière organique efficace pédogénétiquement par opposition aux fractions humiques compostées à l'extérieur et importées sur le site. L'importance de la compatibilité pédogénétique devrait se manifester par la constitution de sols ayant des caractéristiques forestières et une grande diversité biologique et biochimique dans des milieux où la monoculture et l'absence de diversité sont la règle, ce que notre expérimentation agricole semble nous indiquer.

L'EXPÉRIMENTATION FORESTIÈRE.

Après les premières expériences en milieu agricole, il nous a semblé intéressant, voire même impératif, de tester ce matériau forestier en forêt même. A notre grand étonnement, non seulement le bois raméal n'avait jamais été décrit, mais il n'avait jamais été considéré comme une valeur en soi, toujours comme un "déchet", une "nuisance", un danger de feu, etc., et j'en passe et des meilleurs. Tout comme **Guay, Lachance & Lapointe**, nous avons constaté que seuls ces bois étaient utilisés dans l'extraction d'huiles essentielles, mais dont les drêches étaient évaluées en "déchets", c'est-à-dire négativement par rapport au coût de revient.

De 1983 à 1989, nous avons mis sur pied plusieurs dispositifs expérimentaux comprenant plus de 300 parcelles ainsi que plusieurs hectares en forêt modifiée. Le plus grand nombre de parcelles expérimentales touchent une essence en particulier, quelques-unes des essences multiples, ou encore avec des surcharges soient de protéines animales, soient d'argile pour essayer d'évaluer le potentiel des BRF à constituer rapidement un complexe argilo-humique. Nos observations sont aussi variées que multiples, mais répondent assez bien positivement ou négativement aux découvertes récentes en ce qui regarde la

génèse des fractions humiques et aux propos sur la pédofaune dont la synthèse a été faite par **Bachelier [1978]** ou encore aux travaux de **Ponge [1988]**, **Vannier [1988]** et particulièrement ceux de **Bauer [1985]** qui portent sur la relation champignons-insectes dans la minéralisation de la matière organique.

Dispositif "A" 1983 (site Moulin)

En 1983, nous avons établi une trentaine de parcelles de 3m² touchant 25 essences différentes, fragmentées en copeaux de 2cm à 5cm de longueur. Trois variables furent retenues soient: l'époque de récolte des rameaux, le type de peuplement d'origine et le mélange en surface des copeaux.

Dispositif "B" 1984 (site Moulin)

En 1984, nous avons installé 53 parcelles avec 25 essences différentes auxquelles se joignent 2 espèces herbacées vivaces. Ici aussi l'époque de récolte fut retenue, le type de peuplement d'origine, mais nous avons systématiquement doublé les parcelles, l'une étant en mélange avec le sol et la seconde où les copeaux étaient déposés en litière sans autre intervention.

Le site d'expérimentation choisi est le même pour les années **83** et **84**, c'est à dire un site complètement dégradé sans aucune régénération depuis le début des années 40, soit plus de 40 ans.

Dispositif "C" 1985 (sites Érablière et sapinière)

En 1985, nous choisîmes d'installer un autre dispositif, mais cette fois, sous couvert forestier dans une érablière climacique. Les mêmes paramètres prévalent comme pour les deux premiers dispositifs, sauf que les BRF furent déposés uniquement en surface sur la litière existante. Nous ajoutons ici, pour la première fois, une expérimentation un peu plus large sur une superficie de 1 ha dans l'érablière et de 30 ares dans la sapinière avec 100m³ de copeaux d'aulne rugueux (*Alnus rugosa*). En 1987 nous ajouterons à ces sites deux parcelles de 75m² chacune lesquelles recevront 300 grammes de farine de poisson dosant 60% de protéine.

Dispositifs "D"1986 (site Sainte-Christine), "E" (site Saint- Sylvestre), et "F" (site Fortierville).

L'année 1986, avec les travaux que nous faisons en particulier avec **Dunnigan (1987)**, permet d'ajouter les sites de Sainte-Christine, 3,5 ha, Saint-

Sylvestre, 0,50 ha, et Fortierville, 0,84 ha. Les jeunes arbres de ces sites furent tous abattus, fragmentés et épandus sur le sol. Pour la première fois, nous entrons dans le monde des techniques sylvicoles.

Dispositif "F" 1986 (site Huitième Rang)

En outre, nous mîmes sur pied un autre site expérimental cette fois-ci sur de vieilles prairies abandonnées 30 années plus tôt, mais sans régénération forestière significative. Nous y avons établi 31 parcelles pour un nombre égal d'essences. Les BRF ici ont été déposés en couche de 10cm sous la forme d'une litière.

Dispositif "G" 1987 (site Huitième Rang)

En 1987, nous établissons un autre dispositif. Cette fois les BRF sont "composites" c'est-à-dire qu'ils sont composés de nombreuses essences provenant de l'entretien du réseau de distribution d'Hydro-Québec, ce qui correspond au matériau utilisé lors des premières expériences agricoles de **Guay, Lachance & Lapointe**. Le dispositif comprend 58 parcelles de 4m².

Dispositif "H" 1988 (site Moulin)

En 1988, le nombre de parcelles établies est limité à 10. Nous avons repris à titre de témoins les mêmes expériences avec les mêmes essences que celles de 1983 provenant de l'érablière à tilleul pour des fins de comparaison.

Dispositif "I" 1989 (site Séminaire)

L'année 1989 sera marquée par les premières parcelles établies par "ensemencement biologique" à partir de mull bien humifié de l'érablière à tilleul et de copeaux de BRF de résineux provenant de la région de La Tuque. En outre, l'automne 89 verra la première expérience menée de concert avec l'industrie, soit la société REXFOR dans le bassin de la rivière Montmorency.

L'approche interprétative

L'une des grandes leçons que nous avons tirées de l'expérience agricole et forestière, est la façon de "lire" les événements qui se produisent par les spécialistes et les proches intéressés à la question. Ainsi, avons-nous été en mesure de constater combien l'aspect nutrimental était important dans tous les systèmes d'évaluation basés sur des critères de santé (pathologie), de rendement

(biomasse) et finalement esthétiques (couleur, saveur, etc...). Les processus biologiques et physiologiques n'ont pas ou peu de place dans l'évaluation, le tout étant la préoccupation des "spécialistes" (l'université) ou du gouvernement (l'État)..... Deux facteurs majeurs nous ont frappé dans tout ce dédale: ce sont le sol, sa genèse, sa dégradation et le temps qui intervient dans le processus.

Comme il nous a semblé évident par l'expérimentation agricole que l'apport des BRF n'était pas d'ordre nutrimental, nous avons donc choisi d'essayer l'évaluation par l'autre bout du processus soit par la végétation, sa diversité, son conformisme ou son aberration par rapport à l'établissement du système forestier climacique. Nous savons d'expérience que rien n'est plus difficile et insolite, dans l'état actuel de nos connaissances que de provoquer et contrôler le processus naturel de régénération et de modification d'un écosystème forestier. Cette inconsistance dans nos connaissances nous force à recourir aux plantations avec un horizon économique pour guide. Bien pauvre performance intellectuelle avec d'immenses coûts sociaux et économiques!

Voici les paramètres que nous avons mesurés; le **comptage annuel** à période fixe de toutes les plantes apparaissant dans les parcelles en distinguant les **allochtones**, c'est-à-dire les plantes étrangères aux écosystèmes naturels régionaux, les **forestières**, c'est-à-dire toutes les plantes appartenant aux écosystèmes naturels régionaux, hormis les plantes ligneuses appartenant aux écosystèmes forestiers. En troisième lieu, nous avons compté annuellement tous les semis d'arbres ou d'arbustes appartenant aux écosystèmes naturels régionaux indiquant un retour au stade forestier (**Lemieux 1989**).

Comme l'aspect nutrimental n'était pas le centre de nos préoccupations, il ne reste pas moins qu'il y a une relation directe entre la flore épigée et le métabolisme hypogé du sol. Nous avons donc choisi de mesurer les variations du pH dans les cinq premiers centimètres du sol sous la litière artificielle pour les parcelles ainsi que pour les témoins. Les premiers chiffres que nous avons publiés à ce chapitre (**Lemieux [1988]**) sont éloquentes et montrent bien l'influence des BRF sur le processus pédogénétique.

Comme nous l'avons indiqué à plusieurs reprises, cette approche préliminaire à la reconnaissance d'un processus fondamental ne pouvait se faire de façon régulière en recherche pratique, c'est-à-dire faire un grand nombre de répétitions, mesurer avec précision un certain nombre de paramètres dans des conditions contrôlées et en faire l'étude statistique la plus poussée possible. Nous avons donc opté pour de simples parcelles doublées d'une parcelle témoin pour chaque essence fragmentée, sur lesquelles nous ferions de multiples mesures en

fonction du temps sur un nombre de paramètres, limités comme nous venons de l'expliquer. La répétition de la même mesure faite dans les mêmes conditions, plusieurs années de suite pourrait nous permettre une certaine approche statistique, ne serait-ce qu'une simple étude de corrélation de la dynamique de tel ou tel paramètre ou facteur.

Bien qu'inconnu au départ, nous avons misé sur le mécanisme naturel de dégradation de la lignine capable de donner directement les fractions humiques essentielles à la pédogénèse. Nous avons présumé, dès l'abord de l'existence d'un tel processus, de son efficacité plus grande que celle des fumiers ou engrais verts en ce qu'il s'effectue à température ambiante sans dégradation des protéines et sans apport de mauvaises herbes.

Plusieurs recoupements avec des collègues africains ou québécois, travaillant en Afrique ou en Asie, nous montrent que la fertilité des sols forestiers utilisés en agriculture ne dépassent guère de 5 à 7 ans; après quoi il faut abandonner, recommencer sur de nouveaux sols. Il en va de même pour les expériences de colonisation du début du siècle au Québec. Les sols forestiers nouvellement essouchés et mis en culture donnaient de très bonnes récoltes; ensuite les rendements tombaient dramatiquement pour conduire à l'abandon de la terre quelques années plus tard. La lecture que nous avons faite et que nous faisons encore de ces événements est strictement nutritive à laquelle nous accrochons quelques considérations physiques. A la suite de nos observations et des récentes découvertes, nous sommes portés à faire une autre lecture de ces phénomènes de dégradation des sols et de la fertilité.

Une première évaluation de l'expérimentation forestière.

Dans un premier temps nous verrons les principales observations sur chacun des dispositifs, puis nous les comparerons entre-eux. Puis nous ferons la synthèse de ces observations pour enfin essayer d'en tirer les conséquences et les lois qui s'imposent à la lumière des récentes découvertes dans le domaine et d'en montrer l'importance sous tous les climats.

Dispositif "A"

C'est le premier de nos dispositifs établi au printemps 1983, et le seul pour lequel nous avons une étude la plus rigoureuse possible (**Lemieux 1989**) à la suite d'une première, **Lemieux 1985**, portant sur la régénération des cinq premières années. Il est bon de rappeler ici que les rameaux ont été récoltés dans la région immédiate de Saint-Damien et dans la région montréalaise, fragmentés

dans les 24 heures et épandus directement sur les parcelles à un stade équivalent au débourrement des bourgeons, c'est-à-dire avant la mise en fonctionnement de tout le mécanisme fondamental de la photosynthèse. Voici donc les principales observations que nous avons faites et qui formeront la base de notre raisonnement pour les autres dispositifs.

- 1) La première et la seconde année qui suit l'épandage des BRF, on ne remarque pas de carence azotée ou autre...
- 2) La stimulation de la végétation préforestière autochtone est particulièrement remarquable chez *Sambucus pubens*.
- 3) Les essences climaciques locales sont particulièrement statique comme *Acer rubrum*, *Betula alleghaniensis*, concernant la modification de la végétation et du pH.
- 4) Les résineux apportent une réduction sensible du pH mis à part *Thuja occidentalis*. Par contre la stimulation de la régénération est variable.
- 5) L'origine des BRF influence l'orientation et la qualité des plantes qui apparaissent dans les parcelles, en particulier la troisième année après l'épandage des BRF.
- 6) Les essences qui sont privilégiées sont dans l'ordre décroissant: *Picea glauca*, *Populus tremuloides*, *Betula X coerulea*, *Betula alleghaniensis*, *Larix laricina*, *Abies balsamea*, *Prunus pensylvanica*, *Salix bebbiana*, *Amelanchier bartramiana*, *Cornus stolonifera*.
- 7) Le pH augmente les trois premières années, puis régresse par la suite. Toutefois, après 6 ans, le bilan est largement positif dans la plupart des essences fragmentées comme le montre le tableau qui suit. Les coefficients de corrélation indiquent également la tendance pour chaque essence en fonction du temps.
- 8) Même si la parcelle témoin et la parcelle traitée sont contiguës, le pH ne varie pas chez les témoins en fonction du temps.
- 9) Toutes les essences provenant de l'érablière à tilleul et caryer de la région de Châteauguay stimulent la régénération forestière sans provoquer de remontée du pH avec une tendance à éliminer les espèces allochtones, tout en réduisant l'agressivité des espèces préforestières locales. Pour sa part, *Alnus rugosa*, de provenance locale, stimule également la régénération.

Dispositif "B"

Deux modifications fondamentales sont ici présentes, dont la première est l'époque de récolte des BRF qui se situe cette fois en pleine période de croissance, soit du 15 juin au 15 août 1984. La seconde réside dans le fait que, pour chaque essence, deux parcelles seront établies, la première scarifiée avec les 2 premiers centimètres du sol et la seconde recevra les copeaux sous forme de litière. La parcelle témoin sera entre les deux parcelles avec frontière commune. Comme pour le dispositif "A" les rameaux sont fragmentés le jour de leur récolte et épandus le lendemain. Cette fois toutes les essences sont d'origine locale.

- 1) Après cinq ans, on doit constater que le bois raméal d'été est plus efficace dans son effort pour favoriser l'établissement de la régénération forestière.
- 2) La principale différence entre le dispositif A et le dispositif B réside dans le fait que la régénération de la végétation se manifeste dès la première année alors que nous observons la venue de la régénération forestière que la troisième année dans le dispositif A.
- 3) Par contre, le comportement des essences climaciques locales est analogue à ce qui se passe dans le dispositif "A" et même se confirme avec l'addition d'*Acer saccharum* qui ne montre aucune aptitude à modifier ni le pH, ni la composition de la flore et de la régénération.
- 4) Il en va de même pour ce qui est du comportement des résineux qui ne stimulent ni la végétation ni la remontée du pH. Le sapin (*Abies balsamea*) montre une bonne germination au printemps, mais un taux de survie des plantules presque nul en août.

Tableau N° 1

Tableau comparatif des coefficients de corrélation des parcelles et des témoins de même que des gains et des pertes de la valeur du pH du dispositif "A"*.

N° R BRF	Essence pH 87-89	Témoin 87-89	R substrat		
1	Betula populifolia	0,52+	0,96-	+0,30	0,20
2	Pinus strobus	0,14+	0,95-	+0,10	-0,30
3	Prunus serotina	0,47+	0,66-	+0,20	-0,10
4	Populus grandidentata	0,70+	0,52-	+0,80	0,00
5	Juglans cinerea	0,88+	0,00	+0,90	+0,10
6	Acer rubrum	0,48+	0,87-	+0,10	-0,30

7	<i>Pinus resinosa</i>	0,38+	0,87-	+0,10	-0,30
8	<i>Prunus pensylvanica</i>	0,59+	0,87-	+0,30	-0,10
9	<i>Fraxinus americana</i>	0,24+	0,97-	+0,10	+0,10
10	<i>Larix laricina</i>	0,27+	0,98-	+0,10	+0,10
11	<i>Ulmus americana</i>	0,46+	0,46-	+0,20	-0,10
12	<i>Populus tremuloides</i>	0,55+	0,63-	+0,40	-0,10
13	<i>Tilia americana</i>	0,49+	0,98-	+0,40	-0,10
14	<i>Alnus rugosa</i>	0,26+	1,00-	+0,10	-0,20
15	<i>Carpinus caroliniana</i>	0,39+	1,00-	+0,30	0,00
16	<i>Quercus rubra</i>	0,25+	0,99-	+0,10	0,00
17	<i>Cornus rugosa</i>	0,44+	0,98-	+0,20	+0,10
18	<i>Salix bebbiana</i>	0,52+	0,96-	+0,30	0,00
19	<i>Acer spicatum</i>	0,31+	0,96-	+0,10	-0,10
20	<i>Betula alleghaniensis</i>	0,19+	0,87-	0,00	-0,20
21	<i>Salix lucida</i>	0,33+	0,25-	0,00	-0,10
22	<i>Thuja occidentalis</i>	0,84+	0,00	+0,90	-0,10
23	<i>Amelan. Bartramiana</i>	0,55+	0,63-	+0,40	+0,10
24	<i>Populus balsamifera</i>	0,68+	0,25-	+0,30	-0,20
25	<i>Sambucus pubens</i>	0,32+	0,34-	0,00	+0,20

*La première colonne concerne la croissance de R par rapport au témoin. Le signe + indique que la courbe est positive et le signe - que la courbe est négative. La seconde colonne indique l'évolution de R cette fois sans tenir compte du substrat, mais uniquement en tenant compte de l'évolution des BRF par rapport à eux-mêmes. La troisième colonne montre les gains ou les pertes du pH depuis 1987 tandis que la quatrième montre les fluctuations du témoin.

Tableau N° 2

Tableau comparatif des coefficients de corrélation en fonction du temps des parcelles et des témoins de même que des gains et des pertes de la valeur du pH du dispositif "B"*.

N° "R "BR F	Essence		"R" substrat	
	pH 87-89	Témoin 87-89		
35a <i>Sambucus pubens</i>	0,64+	0,51-	+0,30	+0,10
35b <i>Sambucus pubens</i>	0,75+	0,61+	+0,30	+0,10
36a <i>Picea glauca</i>	0,90+	0,50+	+0,80	+0,40
36b <i>Picea glauca</i>	0,67+	0,41-	+0,40	+0,40
38a <i>Sambucus canadensis</i>	----	----	+0,20	+0,20

38b Sambucus canadensis	0,52+	0,49-	+0,40	+0,20
39a Acer pensylvanicum	0,70+	0,39+	+0,60	+0,10
39b Acer pensylvanicum	0,65+	0,50-	+0,30	+0,10
40a Rubus idaeus	0,75+	0,00	+0,60	0,00
40b Rubus idaeus	0,26+	0,72-	+0,20	0,00
41a Spiraea latifolia	0,81+	0,50+	+0,30	+0,20
41b Spiraea latifolia	0,94+	0,57+	+0,20	+0,20
42a Acer spicatum	0,79+	0,32+	+0,50	+0,20
42b Acer spicatum	0,75+	0,00	+0,40	+0,20
43a Salix lucida	0,85+	0,32+	+0,70	+0,40
43b Salix lucida	0,88+	0,00	+0,30	+0,40
45a Alnus rugosa	0,70+	0,39+	+0,60	+0,20
45b Alnus rugosa	0,09+	0,58+	+0,20	+0,20
46a Larix laricina	0,74-	0,00	-0,30	-0,50
46b Larix laricina	0,74-	0,32+	-0,40	-0,50
47a Populus grandidentata	0,87+	0,77+	+0,90	+0,10
47b Populus grandidentata	0,85+	0,64+	+0,90	+0,10
50a Populus balsamifera	0,88+	0,87-	+0,20	0,00
50b Populus balsamifera	0,36+	0,65-	+0,20	0,00
51a Prunus pensylvanica	0,36-	0,87-	-0,10	-0,30
51b Prunus pensylvanica	0,83-	0,00	-0,20	-0,30
52a Fraxinus americana	0,99-	0,98-	-0,50	-0,50
52b Fraxinus americana	0,88-	0,96-	-0,40	-0,50
53a Populus tremuloides	0,11-	0,23+	+0,10	-0,40
53b Populus tremuloides	0,59-	0,32-	-0,10	-0,40
54a Acer saccharum	0,32+	0,59-	+0,30	0,00
54b Acer saccharum	0,40+	0,49-	+0,30	0,00
56a Picea mariana	0,56-	0,65-	-0,10	+0,10
56b Picea mariana	0,86-	0,87-	-0,10	+0,10
57 Solidago rugosa	0,11-	0,87-	0,00	-0,20
59b Abies balsamea	0,81+	0,49+	+0,60	+0,20
60a Acer rubrum	0,52+	0,50-	+0,20	+0,10
60b Acer rubrum	0,11-	0,87-	0,00	+0,10
61a Betula alleghaniensis	0,14+	0,23+	+0,20	+0,10
61b Betula alleghaniensis	0,87+	0,65+	+0,50	+0,10

*La lettre "a " indique que la parcelle a été scarifiée tandis que la lettre "b" indique que les BRF ont été épandus sous la forme d'une litière. La première colonne concerne la croissance de R par rapport au témoin. Le signe (+) indique que la courbe est positive et le signe (-) que la courbe est négative. La seconde

colonne indique l'évolution de R cette fois sans tenir compte du substrat, mais uniquement en tenant compte de l'évolution des BRF par rapport à eux-mêmes. La troisième colonne montre les gains ou les pertes du pH depuis 1987 tandis que la quatrième montre les fluctuations du témoin.

- 5) Il est évident que le fait que les parcelles soient scarifiées donne une flore allochtone plus abondante et retarde quelque peu la venue de la régénération des plantes ligneuses. Par contre, les parcelles non scarifiées où les BRF sont disposés en litière artificielle montrent une plus grande stabilité dans la croissance de la flore forestière et surtout de la régénération des plantes ligneuses.
- 6) Une comparaison entre les parcelles (a) des dispositifs A et B montre très nettement que le temps de latence est beaucoup plus grand chez le dispositif A que chez le dispositif B, mais en revanche l'importance relative de la flore allochtone est nettement moins grande, suggérant ainsi une accélération dans l'établissement du stade forestier.
- 7) Si on compare l'indice de permisivité général (IPG), soit le nombre total de plantes au mètre carré, toutes espèces confondues des dispositifs A et B, on constate pour les mêmes 12 essences (tableaux 3 et 4) une différence très remarquable des coefficients de corrélation en fonction du temps de cet indice; il est de 0,97 pour le dispositif A alors qu'il n'est que de 0,90 pour le dispositif B, alors que toutes les parcelles ont été scarifiées de la même manière. Ceci suggère donc une bien plus grande stabilité de l'écosystème en formation à partir de bois d'hiver que de bois d'été. Tous ces points seront discutés en profondeur lors d'une prochaine publication dès cette année.

Tableau N° 3

Évolution du nombre de plantes au m² (IPG)* de 1984 à 1988 ainsi que du coefficient de corrélation (R) du dispositif "A".

Essence	1984	1985	1986	1987	1988	R
4- Populus grandidentata	3,0	7,6	17,0	43,0	62,3	0,99
6- Acer rubrum	0,25	4,0	7,75	13,0	18,75	1,00
8- Prunus pensylvanica	6,0	26,0	37,3	35,6	58,6	0,97
9- Fraxinus americana	13,6	18,0	32,6	48,3	74,6	0,99
10- Larix laricina	6,3	18,0	41,0	131,0	130,3	0,95
12- Populus tremuloides	1,0	7,3	9,3	7,3	11,6	0,93

14- <i>Alnus rugosa</i>	5,3	19,0	31,6	60,3	80,0	1,00
19- <i>Acer spicatum</i>	0,0	7,3	8,6	10,6	10,0	0,92
20- <i>Betula alleghaniensis</i>	2,0	13,3	28,0	66,6	95,3	1,00
21- <i>Salix lucida</i>	4,6	20,6	42,6	59,3	98,6	1,00
24- <i>Populus balsamifera</i>	1,3	8,0	16,6	18,0	48,6	0,96
25- <i>Sambucus pubens</i>	10,6	21,3	44,0	88,6	148,6	1,00

*Indice de Permissivité Général

Tableau N° 4

Évolution du nombre de plantes au m² (IPG)* de 1985 à 1989 ainsi que du coefficient de corrélation (R) du dispositif "B".

Essence 1988	1984	1985 R	1986	1987	1988	1989
35a <i>Sambucus pubens</i>	32,5	71,2	110,4	261,6	230,0	0,94
42a <i>Acer spicatum</i>	6,1	8,4	13,0	22,5	31,5	0,99
43a <i>Salix lucida</i>	17,4	32,5	84,1	151,2	103,5	0,90
45a <i>Alnus rugosa</i>	29,6	73,5	91,0	220,0	128,2	0,86
46a <i>Larix laricina</i>	33,1	61,7	48,9	80,6	61,0	0,83
47a <i>P. grandidentata</i>	31,1	61,1	30,0	51,1	53,3	0,81
50a <i>Populus balsamifera</i>	10,0	23,9	44,8	86,8	65,0	0,92
51a <i>Pru. pennsylvanica</i>	31,6	54,5	57,5	147,5	217,0	0,98
52a <i>Fraxinus americana</i>	43,7	55,1	64,8	122,5	77,4	0,90
53a <i>Populus tremuloides</i>	11,5	21,1	26,9	39,2	40,0	0,99
60a <i>Acer rubrum</i>	27,8	40,0	38,4	97,2	45,7	0,80
61a <i>Betula alleghaniensis</i>	13,8	46,9	36,1	101,6	80,3	0,90

*Indice de Permissivité Général

Quelques commentaires sur le pH

Nous avons fait mention plus haut de l'effet de l'humus sur le pH. Nous avons également fait allusion aux mécanismes délicats de la formation des fractions humiques à la base même du processus d'humification avant tout d'ordre biologique. Les tableaux 1 et 2 nous montrent, à travers le coefficient de corrélation, les tendances de l'évolution du pH donc de la disponibilité des nutriments pour les plantes et la faune du sol.

Si on mesure (R) par rapport au substrat, on note dans le tableau 1 (dispositif **A**), qu'il est positif avec une moyenne de +0,38. Si on exclut le substrat et que l'on compare l'évolution de R de 87 à 89, la courbe est complètement inversée et (R) est de -0,68. Cette tendance nous montre que nous allons vers une acidification naturelle du milieu et que le processus biologique est encore en marche, n'ayant pas encore atteint son équilibre. Pour ce qui est des valeurs réelles du pH, elles ont augmentées de 0,27 par rapport aux témoins avec des écarts considérables; on note une augmentation de 0,90 chez *Juglans cinerea* et de 0,00 chez *Sambucus pubens*.

Il est utile de comparer les mêmes essences, traitées de la même façon, en regardant de plus près le dispositif "**B**" pour les années 85 à 89. Si on mesure R par rapport au substrat, on note dans le tableau 2 (dispositif **B**) qu'il est positif avec une moyenne de +0,26. Si on exclut le substrat et que l'on compare l'évolution de R de 87 à 89, la courbe est complètement inversée et R est de -0,12. Cette tendance nous montre que nous allons vers une acidification naturelle du milieu et que le processus biologique est en marche, mais d'une façon nettement moins active que pour le dispositif **A**. Pour ce qui est des valeurs réelles du pH, elles ont augmentées de 0,23 par rapport aux témoins avec des écarts considérables; on note une augmentation de 0,90 chez *Populus grandidentata* et une diminution de 0,50 chez *Fraxinus americana*.

Quelques réflexions

Si nous regardons, à titre d'exemple, le comportement général des BRF de bois d'été, toutes essences confondues (**a** et **b** du dispositif **B**), ils montrent une stimulation de la germination plus rapide mais moins discriminée en favorisant la flore allochtone aux dépens de la flore forestière ou ligneuse. Par contre l'importance de la flore forestière et surtout de la flore ligneuse est plus grande chez la parcelle non scarifiée, la parcelle **b**. Si on compare les parcelles scarifiées des dispositifs **A** (bois d'hiver) par opposition au dispositif **B** (bois d'été), la stabilité et surtout l'importance de la régénération des essences ligneuses est nettement meilleure dans la parcelle **A** que dans la parcelle **B**, mais comme nous l'avons déjà souligné, avec un temps de latence plus long d'au moins une année.

Ces petites différences, qui nous semblent minimes au départ, peuvent avoir des répercussions incommensurables économiquement en particulier dans la sélection des essences résineuses qui prendront la dominance. Nous remarquons une plus grande persistance et une meilleur santé des semis de *Picea*

glauca que de ceux d'*Abies balsamea*. Nous tenons à souligner également qu'à ce jour il semble que la transformation des BRF se fasse mieux sur des sols "pauvres" que sur des sols "riches". Nous sommes enclin à penser que l'azote disponible dans le milieu pourrait avoir une influence remarquable sur le contrôle des mécanismes de dépolymérisation de la lignine pour donner les fractions humiques et ainsi activer non seulement le processus pédogénétique, mais également les effets parahormonaux notés par **Visser (1985,1986)**, **Phuong & Tichy (1976)** de même que **Khristeva (1953)**.

Conclusions

Nous ne pensons pas avoir réponse à toutes nos questions, tant du point de vue agricole que du point de vue forestier, mais certaines avenues se dessinent avec de plus en plus de précision dont la principale nous semble être la pédogénèse à partir des composés humiques, qu'ils dérivent de la dépolymérisation de la lignine ou de la condensation des composés aromatiques à partir des fumiers. Du point de vue agricole, la transformation des BRF nous semble d'une très grande importance économique en donnant des équilibres biologiques, physiques, chimiques et physico-chimiques contrôlables et prévisibles. La connaissance qu'apporte la perception du sol sous l'angle pédogénétique me semble incommensurable, aussi bien pour les régions tempérées que pour celles des tropiques.

Il faut reconnaître cependant que le mode de transformation de toute matière organique est sujet à un "protocole" biologique de transformation, ce qui rapidement devrait nous amener à les distinguer les unes des autres, selon que nous faisons du compostage, du terreau à partir de matières vertes sèches de bois ou de plantes herbacées, de la fermentation primaire etc. Il faut faire la différence entre les sols et les tourbes. Il faut également reconnaître que, sans suite pédogénétique, les nutriments et les substances humiques ne peuvent engendrer la fertilité tant recherchée et que l'on remplace toujours par des substances chimiques plus ou moins corrosives et fort coûteuses. Nous désirons également ici attirer l'attention sur les aspects énergétiques du sol comme l'ont étudié **Gosz, Holmes, Likens & Bormann, (1978)** et qui semble faire l'objet de peu ou pas d'attention du côté agricole, mais qui, de toute évidence, engendre de faux équilibres biologiques porteurs de maladies, insectes et mauvaises herbes.

Enfin du point de vue forestier, il est intéressant de noter que de petites quantités de BRF aient une aussi grande influence sur la venue d'une régénération forestière inhibée durant près d'un demi-siècle, mais cette fois en moins de cinq ans. Qu'il nous soit permis d'espérer que les aspects biologiques du

sol forestier soient enfin pris en compte dans la compréhension des mécanismes de régénération et qu'on y voit autre chose que des phénomènes physiques ou chimiques. Il nous semble que le temps est venu de cesser d'être simpliste sous le faux argument que "ça coûte trop cher".

BIBLIOGRAPHIE

- Bachelier, G (1978)** «La faune des sols, son écologie et son action». Document technique no.38, Office de la Recherche Scientifique et Technique Outremer (ORSTOM) 70-74 route d'Aulnay, 93140 Bondy, France 391 pages.
- Bauer, C. (1985)** «Étude de la qualité des litières forestières à l'aide de l'association: micro-organismes/microarthropodes». Université de Nancy 1, France. 165 pages photocopiées
- Cervena, M. & Rypacek, V. (1988)** «Formation of humus substances in the course of wood decomposition by fungi». *Drevarsky viskum*, Prague, 33:1-14.
- Coughlan, M.P. (1990)** «Enzyme systems for lignocellulose degradation» Commission des communautés européennes, édité par M.P. Coughlan, Elsevier Applied Science 408 p.
- Dunnigan, Jean (1987)** «La fragmentation à la souche des résidus de coupe». Département des Sciences Forestières, Université Laval, Québec. 154 photocopiées.
- Gosz, J.R., Holmes, R.T., Likens, G.E. & Bormann, F.H. (1978)** «Le flux d'énergie dans un écosystème forestier». *Pour la Science*, juin 1978, pp. 101-110.
- Guay, E., Lachance, L. & Lapointe, R.A. (1981)** «Observations sur l'emploi des résidus forestiers et des lisiers en agriculture». Ministère de l'Énergie et des Ressources (Forêts), Québec. Rapport interne. 25 pages photocopiées.
- Guay, E., Lachance, L. & Lapointe, R.A. (1981)** «Observations sur l'emploi de résidus forestiers et de lisiers chez trois agriculteurs, Carrier, Fournier et Marcoux». Ministère de l'Énergie et des Ressources (Forêts). Québec. Rapport technique «o.1, 34 pages photocopiées.
- Guay, E., Lachance, L. & Lapointe R.A. (1982)** "Observations sur l'emploi de résidus forestiers et de lisiers chez trois agriculteurs, Carrier, Fournier et Marcoux». Ministère de l'Énergie et des Ressources (Forêts). Québec. Rapport technique no.2, 41 pages photocopiées.
- Haemmerli, S.D., Leisola, M.S.A. & Fiechter A. (1986)** «Polymerisation of lignins by ligninases from *Phanerochaete chrysosporium*». *FEMS Microbiol. Lett.* **35**, 33-36.

- Harvey, P.J., Gilardi, G.F. & Palmer J.M. (1989)** «Importance of charge transfer reactions in lignin degradation». in "Enzyme systems for lignocellulose degradation" Atelier tenu à Galway, Irlande, 12 au 18 avril 1989. Publié par Elsevier Applied Science, Londres et New-York pp 111-119.
- Janshekar, H., Brown, C., Haltmeier, M., Leisola M.S.A. & Fiechter, A. (1982)** «Bioalteration of Kraft pine lignin by *Phanerochaete chrysosporium* .» Arch. Microbiol. **132**, 14-21.
- Jones, A. & O'Carroll L. (1989)** «Biotechnological modification of lignin» Alberta Research Council technical report, Edmonton, Canada 18 pages photocopiées.
- Khristeva, L.A. (1953)** «The participation of humic acids and other organic substances in the nutrition of higher plants». Pochvivedenie 10: 464-69.
- Leisola, M.S.A. & Garcia S. (1989)** «The mechanism of lignin degradation» in «Enzyme systems for lignocellulose degradation» Atelier tenu à Galway, Irlande, 12 au 18 avril 1989. Publié par Elsevier Applied Science, Londres et New-York pp 89-99.
- Lemieux, G. (1985)** «Essais d'induction de la végétation forestière vasculaire par le bois raméal fragmenté». Groupe de Coordination sur les Bois Raméaux publication n°. 3 Département des Sciences Forestières, Université Laval, Québec, 109 pages photocopiées.
- Lemieux, G. (1986)** «Le bois raméal et les mécanismes de fertilité du sol» Groupe de Coordination sur les Bois Raméaux publication n°.6 Département des Sciences Forestières Université Laval, Québec 17 pages photocopiées ISBN2-550-21338-1.
- Lemieux, G. (1988)** «L'importance du bois raméal dans la "synthèse" de l'humus» Groupe de Coordination sur les Bois Raméaux publication n°. 11 Département des Sciences Forestières, Université Laval, Québec, 29 pages photocopiées. ISBN 2-550-21341-6
- Lemieux, G. (1989)** «La régénération forestière et les bois raméaux fragmentés: observations et hypothèses». Groupe de Coordination sur les Bois Raméaux publication n°. Département des Sciences Forestières de l'Université Laval, Québec, 223 pages photocopiées. ISBN 2-550-21342-4.
- Ponge, J.F. (1988)** «Étude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume. III. La couche F₁ d'un moder sous *Pinus sylvestris*». Pedobiologia **31**:1-64.
- Phuong, H.K. & Tichy, V. (1976)** «Activity of humus acids from peat as studied by means of some growth regulator bioassays» Bio. Plant. (Prague) **18**: 195-199.

- Reisinger, O & Kilbertus G. (1980)** «Mécanismes et facteurs de biodégradation en milieu forestier» in Actualités d'écologie forestière, D. Persson édit. Gauthier-Villars Paris 61-86.
- Stout, J.D. (1968)** «The significance of the protozoan fauna in distinguishing mull and mor of beech (*Fagus sylvatica*)» *Pedobiologia* **8**:387-700.
- Tien, M. & Kirk, T.K. (1983)** «Lignin-degrading enzyme from hymenomycete *Phanerochaete chrysosporium*». *Burds. Science.* **221**: 661-663
- Tremblay, Y. (1985)** «Essais comparatifs de l'utilisation de la biomasse forestière et du lisier de porc dans la culture des pommes de terre, par le compostage de surface avec apports variables d'engrais de synthèse». Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation, Québec, rapport interne 8 pages.
- Vannier, G. (1988)** «Étude expérimentale de la consommation des litières forestières par la faune du sol: une méthode pour distinguer les litières dites améliorantes.» C.N.R.S. Muséum National, Brunoy, France 67 pages.
- Visser, S.A. (1986)** «Effects of humic substances on plant growth» REDA, Rome pp. 89-135.
- Visser, S.A. (1986)** «Rôle de l'humus dans le sol». in Amendements des sols, perspective d'avenir. Ministère de l'Énergie et des Ressources, Québec pp. 11-33.

Annexe N° I.

Le mécanisme de dégradation de la lignine¹.

M.S.A. Leisola et S. Garcia
Centre de Recherche de la Finnish Sugar Co. Ltd.
SF-02460 Kantvik, Finlande
et
Unité de Mycologie
Institut Pasteur
F-75724
Paris CEDEX 15 France

Les mécanismes fondamentaux de dégradation de la lignine par *Phanerochaete chrysosporium* sont discutés. Le rôle et les réactions catalysées par les lignoperoxydase, la nécessité de réactions réductrices ainsi qu'une voie possible de la dégradation de la lignine sont présentées.

INTRODUCTION

Dans la nature la production de bois par la photosynthèse se voit équilibrée par l'ensemble des processus de dégradation du bois principalement par les microorganismes. Le bois est constitué de trois éléments fondamentaux, la viz. cellulose, l'hémicellulose et la lignine. A l'inverse de la majorité de polymères naturels, ceux-ci sont difficilement dégradables. Même si un polysaccharide de base peut l'être facilement dégradé par certaines enzymes ou microorganismes, l'insertion de ce même polysaccharide dans le bois rend le problème difficilement soluble. Chaque fibre et chaque cellule du bois est efficacement protégée contre les attaques microbiologiques. Toutefois certains microorganismes sont capables de dégrader ce polymère aromatique qu'est la lignine.

La biodégradation de la lignine est inusitée dans son déroulement. Il faut d'abord souligner que parmi tous les biopolymères, seule la lignine a une structure vraisemblablement tridimensionnelle et qui n'a pas de liens répétitifs entre chaque bloc de monomères. Le second élément inusité réside dans le fait que bien que son potentiel énergétique soit élevé, il n'est utilisé par aucun

¹Texte publié dans "Enzyme systems for lignocellulose degradation" Galway, Irlande. 1989 pp. 89-99.
Traduit de l'anglais par Gilles Lemieux, 1990, département des Sciences Forestières, Université Laval, Québec.

microorganisme vivant actuellement. Enfin, les organismes et les mécanismes par lesquels les macromolécules de lignine se dégradent sont tout à fait exceptionnels.

Bien que des études microbiologiques portant sur la biodégradation de la lignine se poursuivent depuis de nombreuses années, l'année **1983** doit être considérée comme une année charnière dans ce domaine. Pour la première fois, on met en évidence le rôle des peroxydases fongiques dans la dégradation de la lignine. L'histoire et la signification de cette découverte a été largement analysée par **Kirk et Farrell [1987]**. Depuis peu, la dégradation de la lignine par les bactéries attire de plus en plus l'attention des chercheurs (**Vicuna [1988]**) et on rapporte l'activité de peroxydase chez *Streptomyces viridisporus* (**Ramachandra et alli [1988]**). Toutefois, les bactéries décomposent la lignine incomplètement et lentement si on les compare aux pourritures blanches (Basidiomycètes). **Ici les mécanismes de dégradation de la lignine sont très différents de ceux de l'attaque fongique; le principal effet réside dans la mise en solution des hydrocarbures complexes à poids moléculaire élevé** (fraction humique). La majorité des progrès de la connaissance ont été réalisés par l'étude d'un fungus responsable de la pourriture blanche, *Phanerochaete chrysosporium* (Hyménomycète).

Les enzymes qui dégradent la lignine

Deux groupes de recherche indépendants rapportèrent presque simultanément la découverte d'une enzyme capable de dégrader la lignine, soit **Glenn et alli [1983]** ainsi que **Tien & Kirk [1983]**. Cette découverte a été précédée par une étude de réaction de rupture du noyau Ca-C β d'un modèle dimétrique par cultures lignolytiques. L'activité responsable de cette réaction fut identifiée comme provenant d'une seule protéine avec un poids moléculaire de 42,000 Daltons et un pI de 3,5. Il a été noté que l'enzyme en question dépolymérisait la lignine de bouleau en présence de H₂O₂. L'enzyme a été identifiée comme une peroxydase (**Harvey et alli [1985]; Kuila et alli ([1985])**). La production, la purification, la caractérisation physique et cinétique, de même que la cristallisation et l'activité catalytique de ces lignoperoxydases, ont été étudiés en profondeur (**Kirk et Farrell [1987]**).

Un an plus tard, c'est au tour de **Kuwahara et alli [1984]** de découvrir une autre peroxydase dans un milieu extracellulaire de culture de *Phanerochaete chrysosporium*. Cette peroxydase montra une dépendance absolue aux ions de manganèse. L'enzyme fut appelée **peroxydase Mn(II)-dépendante** dans la mesure où elle oxyde Mn(II) en Mn(III) qui, à son tour oxyde divers substrats par les mécanismes d'oxydation à un électron. Le rôle que joue cette enzyme demeure

encore obscur, mais l'on croit qu'il s'agit d'un mécanisme d'oxydation des structures phénoliques de la lignine. La laccase, une enzyme dépendante du cuivre présente dans plusieurs organismes dégradant la lignine, semble avoir un effet similaire (**Kawai et alii [1988]**).

La catalyse des lignoperoxydases

La découverte des lignoperoxydases doit être perçue comme une percée dans la connaissance des mécanismes de dégradation de la lignine. On peut maintenant raisonner d'une façon satisfaisante les réactions d'oxydation. Ainsi, l'oxydation des phénols par le concept 1-électron (avec laccase ou la peroxydase Mn(II)-dépendante) mène à des phénoxy-radicaux ou la lignoperoxydase mène à son tour à des radicaux cationiques intermédiaires. Certaines évidences montrent que le mécanisme des radicaux cationiques est en cause dans la rupture du noyau C δ -C β ou dans la déméthoxylation et autres réactions éther sur les ruptures de liens. Il en va de même pour les hydroxylations aromatiques, les ruptures de noyaux aromatiques, les oxydations benzyliques, les oxygénations spécifiques, découplages phénoliques, etc. (**Palmer et alii [1987]**). La rupture du lien C δ -C β dans la chaîne propane latérale des composés modèles dimères de la lignine de l'éther β -0-4-aryl et des types β -1-diarylpropane a été la source de notre compréhension du mécanisme de dépolymérisation qui peut être catalysée par les lignoperoxydases (**Schoemaker et alii [1985]**). Les liens β -éther et les sous structures 1,2-diarylpropanes forment plus de la moitié du total des liens intermonomères de la lignine. Cet aspect de la dégradation de la lignine a été discuté dans plusieurs récents articles (**Kirk & Farrell [1987]**). La formation d'acide aromatique carboxylique, une réaction caractéristique de la dégradation de la lignine, a également été observée récemment dans les réactions catalysées de la lignoperoxydase d'un modèle de lignine δ -0-éther (**Schmidtdt et alii [1989]**).

Nos efforts ont porté sur l'étude de l'oxydation de la lignoperoxydase-catalysée par l'alcool vératrylique et son éther méthyle. Ces études nous ont grandement aidé à comprendre plusieurs réactions maîtresses dans la dégradation de la lignine, comme la rupture des noyaux aromatiques, la formation des quinones, la formation d'acides et le rôle de l'oxygène dans les réactions de la lignoperoxydase-catalysée (**Haemmerli et alii [1987]**; **Schmidt et alii [1989]**).

Bien plus, l'alcool vératrylique semble jouer un rôle médiateur de tranfert d'électron comme l'avait déjà suggéré **Harvey et alii [1986]**. Toutefois, ce concept de médiateur n'est pas généralement accepté. **Kirk & Farrell [1987]**, suggèrent plutôt, qu'il est plus vraisemblable que l'alcool vératrylique protège

l'enzyme de l'inactivation par des composés anisyles. Ces auteurs basent leurs arguments sur les résultats de **Tien et alii [1986]**. Ils ont étudié la cinétique de l'oxydation de la lignoperoxydase-catalysée de l'alcool vératrylique. Ils furent incapables de détecter le radical cation de l'alcool vératrylique et conclurent à l'oxydation de l'alcool vératrylique par une phase à deux électrons sans l'intermédiaire de radicaux cationiques.

Toutefois sans l'intermédiaire d'un radical cationique, nos résultats trouvent difficilement explication. Il est tout à fait possible que le radical ait une vie très courte et de ce fait ne puisse diffuser loin de l'enzyme; ceci rendrait sa détection difficile. **Kirk & Farrell [1987]** ont également suggéré que l'alcool vératrylique puisse fonctionner comme un relais d'électrons sans jamais quitter l'enzyme elle-même, tout en pouvant altérer sa conformation.

Les réactions de réduction

Pour mieux comprendre les réactions qui suivent l'oxydation initiale par la lignoperoxydase, nous avons étudié la suite du métabolisme suivant l'oxydation initiale de l'alcool vératrylique et de ses méthyles éthers. La phase suivante montre la réduction de plusieurs produits à l'exception des composés issus de la rupture des noyaux. Nous avons précédemment démontré que lorsque les lactones sont formés, ils sont lentement dégradés en CO₂ par *Phanerochaete chrysosporium* (**Leisola et alii [1988]**) alors que les quinones sont dégradés initialement au même rythme que l'alcool vératrylique.

Nous avons des évidences préliminaires de la présence de plusieurs aldéhydes NADPH/NADH-dépendantes, ainsi que des acides et oxydoréductases de quinones chez *Phanerochaete chrysosporium* (**Leisola et alii 1988**). Toutes ces enzymes sont soit intracellulaires ou liées à la membrane. Leurs fonctions ne sont pas définies dans la dégradation de la lignine.

lignoperoxydases		
oxygène actif	fragments de C1,C2,C3	CO ₂
médiateurs		
LIGNINE		
rupture des noyaux aromatiques		CO ₂
Phénols-oxydases		
laccase	quinones	
peroxydase Mn-dépendante		
acides et aldéhydes aromatiques		

alcools aromatiques
acides et aldéhydes
oxydoréductases
hydroquinones
quinone-oxydoréductase
rupture des noyaux aromatiques
CO₂
dioxygénases?

Schéma hypothétique de la dégradation de la lignine par *Phanerochaete chrysosporium*.

Comme hypothèse de travail, nous postulons que la lignine est biodégradée par un ensemble combiné de conversions à la fois oxydantes et réductrices. Nous assumons que le complexe quinones/hydroquinones est au centre du processus et associé aux produits de la rupture des noyaux aromatiques. Les lignoperoxydases et les phénols-oxydases, (laccase, peroxydases (Mn(II)-dépendante) travaillent conjointement avec des enzymes réductrices capables de réduire des acides et aldéhydes aromatiques de même que des quinones mono. di. tri. et tétramères

L'action de *Phanerochaete chrysosporium*

Malgré les connaissances nouvellement acquises des mécanismes de dégradation de la lignine nous sommes toujours confrontés à un problème important: **les enzymes isolées ne dépolymérisent pas la lignine.** Actuellement nous observons l'inverse dans l'oxydation catalysée de la lignoperoxydase (**Haemmerli et alii [1986]**). Lorsque l'enzyme est ajoutée aux cultures fongiques la dégradation s'accroît. Ceci signifie que le fungus possède un ou des mécanismes réversibles passant de la polymérisation spontanée à la dégradation. Une façon de faire une telle réversion serait d'introduire les produits de la dégradation dans les membranes cellulaires du fungus.

Pour enlever les produits de dégradation à faible poids moléculaire, le processus doit avoir lieu près de la surface du fungus. C'est exactement ce qui est observé lorsque la lignine est ajoutée à une culture active. **Janshekar et alii [1982]** observent une liaison très étroite de la lignine au mycélium durant le processus de dégradation. Lorsqu'on ajoute de la lignine insoluble à une culture, les particules sont rapidement liées au fungus et après quelques heures semblent s'être incrustées dans la structure même du fungus.

Le microscope électronique nous montre clairement comment la lignine logée à l'origine sur la surface visqueuse du mycélium l'est sur la paroi cellulaire même, 24 heures plus tard. La lignine semble ainsi se trouver à l'intérieur de la couche visqueuse de polysaccharides. **En même temps que la lignine s'attache à la paroi cellulaire, elle passe d'un brun clair à un brun foncé.** *In vitro*, nous assistons au même phénomène durant l'oxydation de diverses lignines par la lignoperoxydase ou la peroxydase Mn(II)-dépendante catalysée. Il est vraisemblable, étant donné l'impossibilité de mettre en solution la lignine ainsi liée par des solvants, que des liens covalents se soient formés entre la lignine et les polysaccharides de la paroi cellulaire. Si tel est le cas, il y a ressemblance avec les liens qui existent entre la lignine et les sucres de l'hémicellulose dans le bois. Il se pourrait bien que le processus soit similaire.

Le lien actif de la lignine avec le mycélium pourrait être une façon d'immobiliser la lignine sur la paroi cellulaire. Cette réaction pourrait déclencher spontanément une polymérisation, réaction partiellement impossible. Ainsi la lignine fortement liée pourrait être dépolymérisée par l'oxydation de la peroxydase-catalysée. La résultante de cette réaction serait la production de lignine-hydrates de carbone-glycosides qui seraient tous solubles et de **faibles poids moléculaires**. La dégradation de ces glycosides se ferait sous l'attaque combinée de réactions hydrolytiques et oxydantes. Jusqu'ici, nous n'avons pas d'évidence directe de ce type de mécanisme dans la dégradation de la lignine par les pourritures blanches, et nous les considérons comme hypothétiques. Pour étudier cette hypothèse plus en détail nous avons choisi un glycoside fait à partir de glucose et d'alcool vératrylique. Il est intéressant ici de noter que **Kondo & Imamura [1987]** ont rapporté la présence de glycosides d'alcool vératrylique-glucose dans des cultures lignolytiques de *Coriolus versicolor*. Ils ont noté des quantités nettement supérieures de glycosides lorsque la culture se faisait sur cellobiose plutôt que de glucose. Ceci fut occasionné par le mécanisme de réaction de la transférase β -glucosidase-catalysée.

Nous tentons actuellement d'identifier ces glycosides dans les cultures lignolytiques de *Phanerochaete chrysosporium* ainsi que les différentes étapes de leur formation. Est-il possible que ce type de glucoside soit un substrat pour la peroxydase de *Phanerochaete chrysosporium*? Ces glycosides peuvent-ils migrer à l'intérieur des cellules du fungus comme de semblables glycosides précurseurs de la lignine, qui migrent de la cellule vers l'environnement extracellulaire? Si ce phénomène est possible, nous aurions une similarité évidente et certaine entre la dégradation et la biosynthèse de la lignine. Est-il possible que les enzymes cellulolytiques et hémicellulolytiques agissent en synergie avec les enzymes lignolytiques? Les réponses à ces questions devraient nous aider à comprendre les

mécanismes de la dépolymérisation de la lignine et comment on peut utiliser les systèmes biolignolytiques à différentes fins techniques.

Des publications récentes montrent que présentement la lignine peut être dépolymérisée par des systèmes extracellulaires. Le premier à rapporter le fait fut **Gold et alii [1983]** qui montra que divers systèmes générant OH⁻ pouvaient dépolymériser la lignine d'une façon plus ou moins efficace. **Lobarzewski & Paszczyński [1985]** ont démontré que la cellulose immobilisée, l'oxydase-glucose et la peroxydase fongique donnent des composés phénoliques à **faibles poids moléculaires à partir des lignosulfonates**. **Dordick et alii [1986]** ont dépolymérisé la lignine à partir de la peroxydase du raifort (*Armoracia lapathifolia*) dans un solvant organique. Toutefois, ceci a été contredit par **Lewis et alii [1987]**. Il faut noter cependant que l'expérimentation a été menée d'une façon différente. Récemment **Paszczyński et alii [1988]** ont obtenu une dépolymerisation de la lignine du bois à l'aide de porphyrines qui miment la réaction d'une peroxydase.

Dans plusieurs cas rapportés ici la conversion catalytique du matériel lignocellulosique a été effectuée par des enzymes immobilisées, la lignine se trouvant à l'intérieur d'une matrice de polysaccharides, ou par des enzymes dans un solvant organique, dans lequel cas la polymérisation de la lignine peut être entravée par le faible contenu en eau de la préparation. La couche visqueuse du fungus peut être la matrice dans laquelle la polymérisation est entravée, les radicaux ainsi formés réagissent avec les groupes hydroxyles des sucres.

Nous avons également mené des expériences préliminaires d'oxydation dans des solutions concentrées de glucose. Dans une solution de glucose à 30% , la rupture du noyau benzénique de l'alcool vératrylique n'est pas entravée, mais la formation de quinone est inhibée. Ceci nous indique que le mécanisme de rupture des noyaux diffère de la formation de quinone. Lorsque nous avons procédé à l'oxydation en solution de glucose concentrée, la polymérisation a été entravée comme lors de nos premières analyses. Ces expériences nous montrent que l'environnement de l'oxydation de la lignoperoxydase-catalysée peut dans certaines circonstances, avoir un effet marqué sur la formation des produits. Ceci était déjà évident par la dépendance marquée de la rupture des noyaux au pH ainsi que de la formation de quinone et d'aldéhyde dans l'oxydation de l'alcool vératrylique (**Haemmerli et alii [1987]**). L'effet du pH a également été remarqué dans la formation de l'ester méthylique dans l'oxydation de la lignoperoxydase catalysée, du 3,4-diméthoxybenzyle méthyle éther (**Schmidt et alii 1989**). En outre, des expériences cinétiques ont montré des effets sur la force ionique et le solvant organique sur les différentes

formes d'isoenzymes de la lignoperoxydase. Tout ceci montre l'incroyable complexité des réactions déclenchées par les peroxydases de *Phanerochaete chrysosporium* partiellement contrôlées par le milieu où elles se déroulent.

Bibliographie

- Dordick, J.S., Marletta, M.A. & Kilbanov, A.M. (1986)** «Peroxidases depolymerize lignin in organic media but not water». Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **83**,6255-6257.
- Garcia, S., Latge, J.P., Prévost, M.C. & Leisola, M.S.A. (1987)**. «Wood degradation by white-rot fungi: cytochemical studies using lignin peroxidase-immunoglobulin-gold-complexes». Appl. Environ. Microbiol. **53**, 2384-2387.
- Glenn, J.K., Morgan, M.A., Mayfield, M.B., Kuwahara, M. & Gold, M.H. (1983)**. «An extracellular H₂O₂-requiring enzyme preparation involved in lignin biodegradation by the white-rot basidiomycete *Phanerochaete chrysosporium* ». Biochem. Biophys. Res. Comm. **114**,1077-1083.
- Gold, M.H., Kutsuki, H. & Morgan, M. (1983)** «Oxidative degradation of lignin by photochemical and chemical radical generating systems». Photochem. Photobiol. **28**, 647-651.
- Haemmerli, S.D., Leisola, M.S.A. & Fiechter, A. (1986)** «Polymerisation of lignins by ligninases from *Phanerochaete chrysosporium* ». FEMS Microbiol. Lett. **35**,33-36.
- Haemmerli, S.D., Schoemaker, H.E. Schmidt, H.W.H. & Leisola M.S.A. (1987)** «Oxidation of veratryl alcohol by the lignin peroxidase of *Phanerochaete chrysosporium*» Involvement of activated oxygen». FEBS Lett. **220**, 149-154.
- Harvey, P.J., Schoemaker, H.E., Bowen, R.H. & Palmer J.M. (1985)** «Single electron transfer processes and the reaction mechanism of enzymatic degradation of lignin». FEBS Lett. **183**. 13-16.
- Janshekar, H., Brown, C. Haltmeier, Leisola, M.S.A. & Fiechter, A. (1982)** «Bioalteration of Kraft pine lignin by *Phanerochaete chrysosporium*.» Arch. Microbiol. **132**, 14-21
- Kawai, S. Umezawa, T. & Higushi, T. (1988)** «Degradation mechanisms of phenolic β-1 lignin structure model compounds by laccase of *Coriolus versicolor*» . Arch. Biochem. Biophys. **262**, 99-110.
- Kirk, T.K. & Farrell R.L. (1987)**. «"Enzymatic combustion": The microbial degradation of lignin». Ann. Rev. Microbiol. **41**, 465-505.
- Kondo, R. & Imamura, H. (1987)** «The formation of model lignin glycosides by wood rotting fungi». In Proc. Int. Seminar Lignin: Enzymatic and Microbial Degradation. Ed. E. Odier. Les colloques de l'INRA Paris **40**, 237-242.

- Kuila, D. Tien, M. Fee, J.A. & Ondrias M.R. (1985)** «Resonance raman spectra of extracellular ligninase: evidence for a heme active site similar to those of peroxidase». *Biochem.* **24**, 3394-3397.
- Kuwahara, M., Glenn, J.K., Morgan, M.A. & Gold, M.H. (1984)** «Separation and characterization of two extracellular H₂O₂-dependant oxidases from lignolytic cultures of *Phanerochaete chrysosporium* » *FEBS Lett.* **169**, 247-250.
- Leisola, M.S.A., Haemmerli, S.D. Waldner, R., Schoemaker, H.E., Schmidt, H.W.H. & Fiechter, A. (1988)** «Metabolism of a lignin model compound, of 3,4-dimethoxybenzyl alcohol by *Phanerochaete chrysosporium*» *Cellulose Chem. Technol.* **22**, 267-277.
- Lewis, N.G., Razal, R.A. & Yamamoto, E. (1987)** «Lignin degradation by peroxidase in organic media: A reassessment». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **84**, 7925-7927.
- Lobarzewski, J. & Paszczynski, A. (1985)** «Lignocellulose biotransformation with immobilized cellulase, D-glucose oxidase and fungal peroxidase». *Enzyme Microb. Technol.* **7**, 564-566.
- Palmer, J.M., Harvey, P.Y. & Schoemaker, H.E. (1987)** «The role of peroxidase radical cations and oxygen in the degradation of lignin». *Phil. Trans. Roy. Soc.* **A321**, 494-505.
- Paszczynski, A., Crawford, R.L. & Blanchette, R.A. (1988)** «Delignification of wood chips and pulps by using natural and synthetic porphyrins: models of fungi decay». *Appl. Environ. Microbiol.* **54**, 62-68.
- Ramachandra, M., Crawford, D.L. & Hereiel, G. (1988)** «Characterization of an extracellular lignin peroxidase in the lignocellulolytic actinomycete *Streptomyces viridisporus*» *Appl. Environ. Microb.* **54**, 3057-3063.
- Schmidt, H.W.H., Haemmerli, S.D., Schoemaker, H.E. & Leisola M.S.A. (1989)** «Oxidative degradation of 3,4-dimethoxybenzyl alcohol and its methyl ether by the lignin peroxidase of *Phanerochaete chrysosporium*.» *Biochemistry*, sous presse.
- Schoemaker, H.E., Harvey, P.J., Bowen, R.M. & Palmer, J.M. (1985)** «On the mechanism of enzymatic lignin breakdown». *FEBS Lett.* **183**, 7-12
- Tien, M. & Kirk, T.K. (1983)** «Lignin-degrading enzyme from hymenomycete *Phanerochaete chrysosporium* ». *Burds. Science* **221**, 661-663.
- Tien, M. & Kirk, T.K., Bull, C. & Free, J.A. (1986)** «Steady-state and transient-state kinetic studies on the oxidation of 3,4-dimethoxybenzyl alcohol catalyzed by the ligninase of *Phanerochaete chrysosporium* » *Burds. J. Biol. Chem.* **261**, 1687-1693.
- Vicuna, R. (1988)** «Bacterial degradation of lignin». *Enzyme Microb. Technol.* **10**, 646-655.

ISBN 2-550-21267-3

Dépôt légal: Bibliothèque nationale du Québec. 1990

octobre1990

(deuxième édition 1992)

édité par

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

publication n° 15

courriel:

gilles.lemieux@sbf.ulaval.ca

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

FAX 418-656-3177

tel. 418-656-2131 poste 2837

ISBN 2-550-21267-3