

Jean-Claude TISSAUX

**CARACTÉRISATION DE BOIS RAMÉAUX FRAGMENTÉS
ET INDICES DE DÉCOMPOSITION**

Mémoire
présenté
à la Faculté des études supérieures
de l'Université Laval
pour l'obtention
du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

Département des sciences du bois et de la forêt
FACULTÉ DE FORESTERIE ET DE GÉOMATIQUE
UNIVERSITÉ LAVAL

MARS 2001



**National Library
of Canada**

**Acquisitions and
Bibliographic Services**

**395 Wellington Street
Ottawa ON K1A 0N4
Canada**

**Bibliothèque nationale
du Canada**

**Acquisitions et
services bibliographiques**

**395, rue Wellington
Ottawa ON K1A 0N4
Canada**

Your file Votre référence

Our file Notre référence

The author has granted a non-exclusive licence allowing the National Library of Canada to reproduce, loan, distribute or sell copies of this thesis in microform, paper or electronic formats.

The author retains ownership of the copyright in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque nationale du Canada de reproduire, prêter, distribuer ou vendre des copies de cette thèse sous la forme de microfiche/film, de reproduction sur papier ou sur format électronique.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur qui protège cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

0-612-60754-2

Canada

RÉSUMÉ COURT

Une expérience *in-situ* d'application en paillis de Bois Raméaux Fragmentés (BRF) sur une friche agricole, n'a pas montré de différences significatives comparativement au témoin pour différentes propriétés du sol (acides humiques, enzymes, carbone et azote microbiens). Une expérience *in-vitro* d'incubation a montré que la décomposition des BRF a suivi deux phases distinctes, à savoir une première phase où les composés facilement dégradables et lessivables induisent des pertes de masse importantes. À ce stade, le ratio C:N est un bon indice de décomposition, expliquant 79% de la variation de la perte de masse. Durant la seconde phase, les pertes de masse diminuent, le carbone résiduel étant sous forme de composés récalcitrants (lignine et polyphénols condensés). Les ratios lignine:N et lignine+polyphénols:N sont de meilleurs indices pour cette phase, expliquant respectivement 67% et 70% de la variation de la perte de masse; pour sa part, le ratio C:N n'en explique que 48%. Les mélanges d'espèces induisent une décomposition plus rapide, par contre, les mélanges d'aiguilles induisent un effet antagoniste marqué sur la décomposition.

Jean-Claude Tissaux
Étudiant

Claude Camiré
Directeur de recherche

Alison D. Munson
Co-directrice de recherche

SHORT ABSTRACT

Mulch application of Ramial Chipped Wood (RCW) on a fallow soil did not show any significant differences between control and treatment for different soil properties (humic acids, enzymes, microbial carbon and nitrogen). An *in vitro* incubation showed that RCW decomposition follows two distinct stages. During the first stage, an important mass loss was observed for easily degradable and leachable organic compounds. For this stage, C:N ratio is a good indicator of decomposition and explains 79% of the variation of the mass loss. During the second stage, the role of mass loss decreases, due to the presence of recalcitrant residual organic compounds (lignin and condensed polyphenols). Lignin:N and lignin+polyphenols:N ratios explain respectively 67% and 70% of the variation of the total mass loss, while C:N ratio explains no more than 48%. Mixing of chipped wood from different tree species accelerates decomposition. Mixing of various coniferous needles, however, exerts an antagonistic effect on decomposition.

RÉSUMÉ LONG

Une expérience *in situ* d'application en paillis de Bois Raméaux Fragmentés (BRF) sur une friche agricole, perturbée par l'extraction de matériel graveleux il y a une trentaine d'années, a permis de déterminer, au bout de deux ans, l'impact des BRF sur les propriétés chimiques et biologiques du sol (acides humiques, enzymes, carbone et azote microbiens), ainsi que sur l'évolution de la biomasse et de la minéralomasse végétales. Par la suite, une étude a porté sur la caractérisation (macronutriments, lignine, polyphénols, extractibles, cendres) des principales espèces forestières du Québec, à savoir le bouleau jaune, le chêne rouge, l'épinette noire, l'érable à sucre, le frêne blanc, le hêtre à grandes feuilles, le sapin baumier et le tilleul d'Amérique. Une comparaison avec les parties matures de l'arbre (écorce et bois) a été également effectuée au niveau des macronutriments. Enfin, une expérience en incubation (six mois) a permis de suivre l'évolution des pertes de masse des BRF, ainsi que la minéralisation des espèces seules et des mélanges.

Après deux ans, les propriétés chimiques et biologiques du sol n'ont pas montré de différence significative avec le témoin. Par contre, au niveau de la biomasse et de la minéralomasse végétales, l'application de BRF a induit une diminution de la biomasse par rapport au témoin la première et la seconde années. En incubation, la décomposition des BRF a suivi deux phases distinctes, à savoir une première phase où les composés facilement dégradables et lessivables induisent des pertes de masse importantes et une seconde phase où les pertes de masse diminuent, le carbone résiduel étant sous forme de composés récalcitrants tels que la lignine ou les polyphénols condensés. La décomposition des BRF suit une courbe d'allure exponentielle négative. Les mélanges d'espèces induisent une décomposition plus rapide que les espèces seules présentant la moins bonne qualité de ressource initiale. La minéralomasse révèle que, mis à part une immobilisation parfois importante de certains nutriments provenant de source exogène (sol), les mélanges d'espèces induisent un transfert de nutriments par l'intermédiaire des hyphes fongiques, favorisant ainsi la décomposition d'espèces plus récalcitrantes. Cependant, le mélange d'aiguilles de sapin et d'épinette se décompose moins rapidement que les deux espèces seules, présentant ainsi un effet antagoniste assez marqué. Le ratio C:N est un bon indice de décomposition lors de la phase initiale (2 mois), expliquant 79% de la variation de la perte de masse, alors que les ratios lignine:N et lignine+polyphénols:N sont de meilleurs indices pour les phases suivantes (6 mois), expliquant respectivement 67% et 70% de la variation de la perte de masse; pour sa part, le ratio C:N n'en explique que 48%.

Mots clés : bois raméaux fragmentés, lignine, extractibles, polyphénols, pertes de masse, décomposition, minéralisation, écorce, biomasse, *Betula alleghaniensis*, *Quercus rubra*, *Picea mariana*, *Acer saccharum*, *Fraxinus americana*, *Fagus grandifolia*, *Abies balsamea*, *Tilia americana*.

AVANT PROPOS

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur et ma co-directrice, Monsieur Claude Camiré et Madame Alison Munson, pour leur encadrement et pour les conseils judicieux qu'ils m'ont prodigués tout au long de ma maîtrise.

Je remercie Monsieur Gilles Lemieux qui a suscité mon intérêt pour les BRF et qui m'a apporté une aide importante lors de la mise en place des dispositifs.

Je remercie également Madame Tatjana Stevanovic-Janezic pour ses conseils et son suivi relatifs à la chimie du bois.

Je remercie enfin Messieurs Yves Bédard, Alain Brousseau et Réal Mercier qui ont assuré l'assistance technique avec compétence et bonne humeur.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ COURT	i
SHORT ABSTRACT	ii
RÉSUMÉ LONG	iii
AVANT PROPOS	iv
LISTE DES TABLEAUX ET ANNEXES	ix
LISTE DES FIGURES	xi
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 1 : REVUE DE LITTÉRATURE	3
1.1 L'HUMUS OU LA MATIÈRE ORGANIQUE	3
<i>1.1.1 Définition et composition</i>	3
<i>1.1.2 Rôle</i>	4
1.2 DÉGRADATION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE	6
<i>1.2.1 Facteurs affectant la décomposition</i>	6
1.2.1.1 Climat.....	6
1.2.1.2 Composition chimique de la litière.....	6
1.2.1.3 Rôle des champignons dans la dégradation du bois et des litières.....	8
1.2.1.3.1 Principaux types de champignons s'attaquant à la paroi cellulaire	8
1.2.1.3.2 Facteurs influençant l'attaque microbienne.....	9
1.2.1.4 Indices de décomposition	11
1.2.1.4.1 Indices reliés au climat.....	11
1.2.1.4.2 Indices reliés à la qualité du substrat.....	11
1.3 SYNTHÈSE DE L'HUMUS	14
<i>1.3.1 Théories relatives aux mécanismes de formation des acides humiques</i>	14
<i>1.3.2 Théorie des polyphénols</i>	14
1.3.2.1 Polyphénols issus de la dégradation de la lignine.....	14
1.3.2.1.1 Mécanisme de dégradation de la lignine	14
1.3.2.1.2 Formation des polyphénols et leur transformation en quinones	16
1.3.2.1.3 Incidence de l'azote sur l'activité ligninolytique.....	17
1.3.2.2 Polyphénols issus de biosynthèses microbiennes	19
1.3.2.3 Polyphénols issus directement des végétaux	19

1.4 RÔLE DES POLYPHÉNOLS DANS LES ÉCOSYSTÈMES	20
<i>1.4.1 Défense des plantes</i>	20
<i>1.4.2 Importance des polyphénols dans les processus pédogénétiques</i>	21
1.4.2.1 Interactions sol – plantes	21
1.4.2.2 Interactions polyphénols – détritivores.....	21
1.4.2.3 Interaction polyphénols – N.....	22
1.4.2.4 Allélopathie et rôle des polyphénols dans les successions.....	22
1.5 LES BOIS RAMÉAUX FRAGMENTÉS (BRF)	23
<i>1.5.1 Définition</i>	23
<i>1.5.2 Expérimentations antérieures relatives à l'application de BRF</i>	24
<i>1.5.3 Constituants du bois raméal</i>	26
1.5.3.1 Nutriments.....	26
1.5.3.1.1 Concentrations en nutriments.....	26
1.5.3.1.2 Variation des concentrations en nutriments.....	26
1.5.3.2 Polyphénols.....	29
1.5.3.2.1 Définition et structure.....	29
1.5.3.2.2 Variation de la concentration en polyphénols	30
1.5.3.3 Lignine	31
1.5.3.3.1 Structure.....	31
1.5.3.3.2 Variation de la concentration en lignine.....	32
CHAPITRE 2 : IMPACT DE L'APPLICATION DE BOIS RAMÉAUX FRAGMENTÉS (BRF) SUR LES PARAMÈTRES CHIMIQUES ET BIOLOGIQUES D'UN SOL DE FRICHE AINSI QUE SUR LA BIOMASSE ET LA MINÉRALOMASSE VÉGÉTALES	34
RÉSUMÉ	34
2.1 INTRODUCTION	35
2.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES	36
<i>2.2.1 Description du site</i>	36
<i>2.2.2 Collecte et fragmentation des rameaux</i>	36
<i>2.2.3 Préparation du site et dispositif expérimental</i>	37
<i>2.2.4 Mesures effectuées</i>	37
2.2.4.1 Caractérisation du sol	37
2.2.4.2 Biomasse et minéralomasse de la végétation.....	38
2.2.4.3 Carbone et azote microbiens du sol	38
2.2.4.4 Enzymes du sol (uréase et phosphatases)	38
2.2.4.5 Dosage des fractions lourdes (acides humiques et humine).....	38
<i>2.2.5 Analyses statistiques</i>	39

2.3 RÉSULTATS ET DISCUSSION.....	39
2.3.1 <i>Caractérisation du sol.....</i>	39
2.3.2 <i>Carbone et azote microbiens.....</i>	39
2.3.3 <i>Enzymes</i>	40
2.3.3.1 <i>Phosphatases.....</i>	40
2.3.3.2 <i>Uréase.....</i>	40
2.3.4 <i>Carbone total</i>	41
2.3.5 <i>Végétation : biomasse, concentrations en nutriments et minéralomasse</i>	41
2.3.5.1 <i>Biomasse</i>	41
2.3.5.2 <i>Concentrations en nutriments</i>	41
2.3.5.3 <i>Minéralomasse.....</i>	44
2.4 CONCLUSION	44
CHAPITRE 3 : CARACTÉRISATION DES BOIS RAMÉAUX FRAGMENTÉS (BRF) DE QUELQUES ESPÈCES FEUILLUES ET RÉSINEUSES ET ÉTUDE <i>IN VITRO</i> DE LEUR DÉCOMPOSITION.....	47
RÉSUMÉ.....	47
3.1 INTRODUCTION	48
3.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES	50
3.2.1 <i>Récolte et fragmentation des rameaux.....</i>	50
3.2.2 <i>Mise en place du dispositif.....</i>	50
3.2.3 <i>Mesures effectuées</i>	53
3.2.3.1 <i>Caractérisation du sol</i>	53
3.2.3.2 <i>Caractérisation des BRF</i>	53
3.2.4 <i>Analyses statistiques</i>	55
3.3 RÉSULTATS ET DISCUSSION.....	56
3.3.1 <i>Caractérisation du sol.....</i>	56
3.3.2 <i>Caractérisation des BRF.....</i>	56
3.3.2.1 <i>Humidité.....</i>	56
3.3.2.2 <i>Masse volumique apparente</i>	56
3.3.2.3 <i>Ratio C:N.....</i>	57
3.3.2.4 <i>Extractibles et lignine</i>	57
3.3.2.5 <i>Concentrations en nutriments</i>	62
3.3.3 ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES.....	65
3.3.4 PERTES DE MASSE DES BRF	67

3.3.4.1 Temps 1 (2 mois).....	67
3.3.4.2 Temps 2 (4 mois).....	75
3.3.4.3 Temps 3 (6 mois).....	76
3.3.5 MINÉRALISATION ET IMMOBILISATION DES NUTRIMENTS.....	79
3.3.5.1 Temps 1 (2 mois).....	79
3.3.5.2 Temps 2 (4 mois).....	91
3.3.5.3 Temps 3 (6 mois).....	96
3.4 Conclusion.....	102
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	104
BIBLIOGRAPHIE.....	106
ANNEXES.....	116

Liste des tableaux et annexes

Tableau 2.1	Biomasse végétale par traitement (g m ⁻²) pour les saisons 1998 et 1999.....	42
Tableau 2.2	Concentrations en nutriments (mg kg ⁻¹) dans la biomasse végétale pour les saisons 1998 et 1999	43
Tableau 2.3	Minéralomasse végétale (g m ⁻²) pour les saisons 1998 et 1999	45
Tableau 3.1	Description des traitements pour l'expérience <i>in vitro</i>	52
Tableau 3.2	Composition chimique du bois mature (tiré de Pettersen, 1984).....	58
Tableau 3.3	Concentration (%) en lignine, extractibles, polyphénols et cendres pour les différents traitements.....	60
Tableau 3.4	Composition chimique de l'écorce d'arbres matures	61
Tableau 3.5	Teneurs en nutriments (mg kg ⁻¹), en cendres (%) et ratio C:N du bois caulinare, de l'écorce et des bois raméaux du bouleau jaune (BJ), du chêne rouge (CHR), de l'épinette noire (EPN), de l'érable à sucre (ERS), du frêne blanc (FRA), du hêtre à grandes feuilles (HEG), du sapin baumier (SAB) et du tilleul d'Amérique. Les bois raméaux de l'épinette et du sapin n'incluent pas les aiguilles (SA).....	63
Tableau 3.6	Résultats de l'analyse en composantes principales	66
Tableau 3.7	Matrice des coefficients de corrélation pour les pertes de masse	74
Tableau 3.8	Matrice des coefficients de corrélation pour la minéralomasse après 2 mois d'incubation	86
Tableau 3.9	Matrice des coefficients de corrélation pour la minéralomasse après 4 mois d'incubation	93
Tableau 3.10	Matrice des coefficients de corrélation pour la minéralomasse après 6 mois d'incubation	97
Annexe 1	Perte de masse (%) et valeurs des coefficients de régression de la perte de masse selon le modèle $Y = 100 - b0X^{b1}$ où X est le temps (mois)	117
Annexe 2	Tableaux d'ANOVA pour la perte de masse	118

Annexe 3	Tableaux d'ANOVA pour la variation de minéralomasse de N	119
Annexe 4	Tableaux d'ANOVA pour la variation de minéralomasse de P	120
Annexe 5	Tableaux d'ANOVA pour la variation de minéralomasse de K	121
Annexe 6	Tableaux d'ANOVA pour la variation de minéralomasse de Ca	122
Annexe 7	Tableaux d'ANOVA pour la variation de minéralomasse de Mg.....	123

Liste des figures

Figure 1.1	Mécanismes de formation des substances humiques : les composés aminés synthétisés par les microorganismes réagissent avec les sucres réduits (1), les quinones (2, 3) et la lignine modifiée (4) pour former un polymère de couleur foncé (adapté de Stevenson, 1994).....	15
Figure 1.2	Constituants des lignines (tiré de Flaig, 1970).....	33
Figure 3.1	Pertes de masse après 2 et 6 mois d'incubation	68
Figure 3.2	Pertes de masse après 2 et 6 mois d'incubation	69
Figure 3.3	Pertes de masse après 2 et 6 mois d'incubation	70
Figure 3.4	Pertes de masse après 2 et 6 mois d'incubation	71
Figure 3.5	Pertes de masse après 2 et 6 mois d'incubation	72
Figure 3.6	Pertes de masse après 2 et 6 mois d'incubation	73
Figure 3.7	Perte de masse en fonction du temps	80
Figure 3.8	Libération (% positifs) ou immobilisation (% négatifs) en % du contenu initial en nutriments pour chaque espèce, après 2 mois (temps 1) et 6 mois (temps 3) d'incubation	81

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les activités humaines ont constamment été associées, à plus ou moins grande échelle, à la destruction ou à la dégradation des écosystèmes. Notre habileté technologique nous a permis d'exploiter les forêts, les mines, de défricher, de cultiver, bref, d'induire d'importantes perturbations et modifications au niveau du sol. On retrouve aujourd'hui, dans le paysage, les cicatrices de ces activités, à savoir, les friches, les bancs d'emprunt, les carrières... Dans tous les cas, l'humus a disparu ou a considérablement diminué et, en l'absence d'une telle substance, l'évolution de la végétation dans le temps est fortement ralentie. Ceci peut donc poser un certain problème quand on veut restaurer ou réhabiliter de tels sites, de façon à réduire les points noirs paysagers ou les problèmes environnementaux qui en résultent (érosion, ruissellement intempestif...).

Les études sur les substances humiques ont grandement amélioré nos connaissances sur leur origine et sur leur formation. Waksman a émis, en 1932, l'hypothèse que les acides humiques seraient issus de la dégradation incomplète de la lignine. Plus récemment, plusieurs auteurs ont considéré la théorie de la lignine comme obsolète et lui ont préféré la théorie des polyphénols selon laquelle les acides humiques seraient synthétisés à la fois par les polyphénols issus d'une dégradation plus poussée de la lignine, par les polyphénols issus de biosynthèses microbiennes (mélánines) et par les polyphénols issus directement des végétaux, résultant du pluviollessivage (Flaig, 1978; Stout et al., 1981; Haynes, 1986; Haider, 1994; Stevenson, 1994).

Certains auteurs ont également pris conscience de l'importance des polyphénols au niveau des processus pédogénétiques (Muller et al., 1987; Horner et al., 1988; Kuiters, 1990, 1991; Siqueira et al., 1991; Hobbie, 1992; Northup et al., 1995, 1998; Schimel et al., 1996, 1998). Les polyphénols seraient à la base même de ces processus. Ils seraient responsables, sous un climat donné, de l'orientation du type d'humification, et joueraient ainsi un rôle capital dans le cyclage des nutriments durant les différents stades de succession. Sans leur présence, les écosystèmes subiraient des pertes considérables de nutriments, notamment d'azote, ce qui pourrait remettre en question leur intégrité.

En théorie, donc, des matériaux riches en lignine devraient pouvoir, à la suite de leur dégradation, augmenter le taux d'acides humiques des sols. L'utilisation de Bois Raméaux Fragmentés (BRF) pourrait être un moyen privilégié d'améliorer le contenu en humus du sol. D'un point de vue agronomique, ce matériau est considéré de mauvaise qualité à cause d'une faible concentration en azote et de la présence de composés récalcitrants à la décomposition, comme les polyphénols et la lignine, ce qui induit une forte immobilisation de l'azote la première année de son épandage (Beauchemin et al., 1990, 1992a; Larochelle, 1994; Pettigrew, 1998). Néanmoins, N'Dayegamiye et Angers (1993) ont observé une augmentation de la teneur en carbone du sol de 16 à 37% par rapport au témoin, neuf ans après l'application de BRF.

L'objectif général du présent travail est premièrement d'effectuer une expérience *in situ*, sur un terrain perturbé par l'exploitation de graviers, afin de mesurer les changements survenus au niveau du sol, deux ans après l'application de BRF en paillis (enzymes, acides humiques, carbone et azote microbiens, biomasse et minéralomasse végétales). En second lieu, une caractérisation physico-chimique de six espèces feuillues et deux espèces résineuses sera établie. Et troisièmement, une expérience *in vitro*, menée en serre, va mesurer les changements survenus au niveau des BRF, à savoir les pertes de masse et les changements dans la minéralomasse. Un intérêt particulier sera porté à l'effet des mélanges par rapport aux espèces seules. Différents indices de décomposition seront évalués afin de déterminer lesquels seront les plus adaptés aux BRF.

CHAPITRE 1 : REVUE DE LITTÉRATURE

1.1 L'HUMUS OU LA MATIÈRE ORGANIQUE

1.1.1 DÉFINITION ET COMPOSITION

La définition des termes humus et matière organique est loin d'être claire et concise. Pour certains auteurs, l'humus est utilisé dans un sens très large, englobant toute la matière organique du sol, c'est-à-dire aussi bien les débris végétaux que les organismes du sol, vivants ou morts (Schnitzer, 1991). Pour d'autres, c'est la partie stable de la matière organique dont l'âge moyen de résidence, daté à partir du ^{14}C , peut atteindre entre 200 et 2200 ans selon les types de sol. Cette partie stable, définie comme humus par Swift et al. (1979), est composée de matière organique polymérique amorphe contenant les éléments suivants : C, H, O, N, P et S. Pour d'autres encore, matière organique et humus sont synonymes et sont définis comme étant la totalité des composés organiques présents dans le sol, à l'exclusion des tissus végétaux et animaux non décomposés ou de leur produit partiel de décomposition ainsi que de la biomasse du sol (Stevenson, 1994). Enfin, d'autres proposent une définition basée sur les propriétés physico-chimiques. L'humus est ainsi défini comme étant formé d'un ensemble de composés organiques colloïdaux de couleur foncée, résultant le plus souvent de néoformations microbiennes et ayant contracté des liaisons plus ou moins stables avec les éléments minéraux du sol (argiles, hydroxydes de fer et d'aluminium) (Duchaufour, 1994). La définition la plus claire et la plus précise pouvant être retenue concernant la litière, l'humus et la matière organique, est celle proposée par Dommergues et Mangenot (1970) :

La litière (= matière organique fraîche) est constituée de débris végétaux ou animaux de toute nature (feuilles, rameaux...) et non décomposés, reposant à la surface du sol.

L'humus, au sens large, est constitué d'humus libre (= matière organique non humifiée) et d'humus lié (= matière organique humifiée).

- L'humus libre est composé d'une fraction légère à C:N élevé, facilement biodégradable et pouvant être séparée des argiles par des moyens physiques. Cette fraction s'identifie pratiquement aux litières en cours de décomposition.
- L'humus lié est l'humus au sens strict. Il est composé d'une fraction dense à C:N voisin de 10, résistant plus ou moins à la biodégradation et liée aux argiles et non séparable de celles-ci par des moyens physiques. L'humus lié est composé de trois fractions humiques distinctes : les acides fulviques, les acides humiques et les humines.

Les acides fulviques - C'est la fraction qui reste en solution quand l'extrait alcalin est acidifié, et elle est soluble à la fois dans les bases diluées et dans les acides dilués (Schnitzer, 1991). Les acides fulviques possèdent un taux de carbone relativement faible et sont pauvres en composés azotés. L'oxygène, présent sous forme de groupes fonctionnels responsables d'une acidité élevée, y est abondant (Dommergues et Mangenot, 1970; Flaig, 1970; Stevenson, 1994). Ils sont formés de composés phénoliques à faible poids moléculaire, liés à des polysaccharides (Allison, 1973; Varadachari et Ghosh, 1984; Stevenson, 1994).

Les acides humiques - Ils sont solubles dans les bases diluées, mais sont précipités par acidification de l'extrait alcalin (Schnitzer, 1991). Ce sont des polymères à haut poids moléculaire, chargés négativement, de couleur noire à brun foncé, résultant d'un processus de condensation oxydative des composés phénoliques, et ils sont liés à des acides aminés, des peptides et des polysaccharides (Martin et Haider, 1971; Allison, 1973). Ils sont riches en carbone et en composés azotés, mais moins riches en oxygène (Dommergues et Mangenot, 1970; Flaig, 1970). La différence entre les acides fulviques et les acides humiques est surtout due à leur degré de polymérisation, les acides fulviques n'étant pas nécessairement plus aliphatiques que les acides humiques (Varadachari et Ghosh, 1984).

Les humines - Ce sont les résidus non extractibles aussi bien par l'intermédiaire des bases que des acides (Schnitzer, 1991). Les humines ressemblent beaucoup aux acides humiques, mais diffèrent seulement par le fait qu'elles se trouvent en association très étroite avec les matériaux inorganiques (Allison, 1973; Swift et al., 1979). Selon Stevenson (1994), les humines sont composées:

- D'acides humiques si intimement liés aux matériaux inorganiques qu'ils ne peuvent être séparés,
- De matières humiques fortement condensées possédant un taux élevé de carbone (> 60%) et de ce fait insolubles dans les bases,
- De mélanines fongiques,
- De substances « paraffiniques ».

À noter que la notion de substances humiques est essentiellement chimique et ne fait pas référence au rôle pédogénétique de l'humus (Dommergues et Mangenot, 1970).

1.1.2 RÔLE

Par ses effets sur les propriétés physiques, chimiques et biologiques du sol, L'humus contribue à la croissance des plantes (Stevenson, 1994). Il contribue également à la conservation des sols (Piccolo, 1996).

L'humus est un réservoir de nutriments devenant disponibles par minéralisation et prévient le lessivage des éléments essentiels pour la croissance des plantes (Vaughan et Ord, 1985; Stevenson, 1994).

D'ailleurs, la capacité d'échange cationique (CEC) de l'humus est très importante, de l'ordre de 300 cmol.kg^{-1} . Entre 20 et 70% de la CEC de la majorité des sols minéraux est due aux colloïdes humiques (Stevenson, 1994). L'effet tampon induit par l'humus est important. Cette propriété résulte majoritairement de l'interaction des substances humiques et des argiles, produisant des complexes colloïdaux possédant des charges négatives sur leur surface et retenant les cations tels que H^+ , Al^{3+} , Fe^{3+} ... (Vaughan et Ord, 1985).

L'humus joue un rôle majeur dans le devenir des micronutriments du sol (Chen, 1996). En effet, des complexes solubles et insolubles sont formés et il semblerait que les agents complexants (substances humiques) jouent un rôle important dans la dissolution des micronutriments et dans leur transport jusqu'aux racines des plantes (Chen, 1996).

L'humus joue aussi un rôle très important au niveau des propriétés physico-chimiques du sol. En effet, il favorise la formation d'agrégats stables à l'eau par formation de complexes organo-minéraux (Vaughan et Ord, 1985; Stevenson, 1994). Or, cette formation d'agrégats est fortement corrélée à la teneur en matière organique du sol (Tisdall et Oades, 1982). L'insuffisance de cette dernière entraîne donc une perturbation importante du sol, conduisant à une perte de la macro-agrégation ($> 250 \mu\text{m}$ de diamètre) et donc au tassement et à l'érosion. Les polysaccharides, les mucilages d'origine bactérienne, les hyphes et les radicelles favorisent grandement la macro-agrégation (Dommergues et Mangenot, 1970; Tisdall et Oades, 1982; Stevenson, 1994). L'agrégation, en plus de favoriser la stabilité structurale du sol, joue un rôle important sur la stabilité des nutriments et leur régulation (Dommergues et Mangenot, 1970). En effet, l'agrégation exerce un effet protecteur vis-à-vis de la minéralisation du carbone et de l'azote organique, évitant ainsi une biodégradation trop rapide. D'après Piccolo (1996), les substances humiques seraient bénéfiques à la stabilisation de la structure du sol: 1) en accroissant la résistance au délitement quand le sol est rapidement mouillé, 2) en favorisant la floculation des minéraux argileux en complexes argilo-humiques et 3) en contribuant à l'hydrophobicité du sol. En effet, les propriétés hydrophobiques permettent d'accroître la stabilité des agrégats contre l'impact des gouttes de pluie.

La teinte sombre de la partie supérieure du sol, induite par une forte teneur en humus, facilite le réchauffement du sol et favorise ainsi une croissance plus hâtive des plantes (Vaughan et Ord, 1985; Stevenson, 1994).

La présence d'humus améliore la rétention en eau du sol, car l'humus affecte le taux d'infiltration, la quantité d'eau totale dans le sol et son évaporation à la surface (Stevenson, 1994).

Enfin, l'humus joue un rôle important quant au devenir des pesticides dans le sol (Vaughan et Ord, 1985; Stevenson, 1994). En effet, les substances humiques sont capables d'adsorber les molécules chimiques et de les rendre inopérantes, permettant ainsi leur détoxification à long terme.

1.2 DÉGRADATION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE

1.2.1 FACTEURS AFFECTANT LA DÉCOMPOSITION

La vitesse de décomposition de la litière est principalement affectée par les conditions environnementales, la composition chimique de la litière et les organismes décomposeurs (Swift et al., 1979; Aerts, 1997; Moore et al., 1999). De façon simplifiée, il existe trois niveaux contrôlant la décomposition des litières opérant selon l'ordre suivant : climat > composition chimique de la litière > organismes décomposeurs (Swift et al., 1979). La composition chimique de la litière, connue sous plusieurs noms tels que qualité du substrat, qualité de la litière ou qualité de la ressource, ainsi que les champignons feront ici l'objet d'une attention particulière vu leur importance dans le processus de décomposition à l'intérieur d'un ensemble bioclimatique donné.

1.2.1.1 Climat

Au niveau du climat, la décomposition de la litière est surtout affectée par la température et l'humidité (Facelli et Pickett, 1991; Berg et al., 1993; Moore et al., 1999). Murphy et al. (1998) ont observé que la décomposition est limitée par le régime d'humidité dans les écosystèmes semi-arides. En effet, une faible humidité induit une diminution de l'activité métabolique (Coûteaux et al., 1995). Aussi, le régime d'humidité joue un rôle important dans le lessivage des feuilles, de même que les alternances de gel-dégel qui brisent les cellules, augmentant le taux de lessivage (Swift et al., 1979). À l'échelle macroclimatique, le taux de décomposition diminue des écosystèmes tropicaux vers les écosystèmes subalpins (Facelli et Pickett, 1991).

1.2.1.2 Composition chimique de la litière

Swift et al. (1979) préfèrent utiliser le terme « qualité de la ressource » qui, de façon plus large, est définie comme étant tout constituant issu de détritux entrant dans le système de décomposition. On peut définir la qualité de la ressource comme la valeur d'une ressource servant de nourriture à un organisme, incluant à la fois des critères chimiques et physiques (Swift et al., 1979). En effet, la nourriture doit satisfaire à des besoins physiques (propriétés de surface, texture...) et chimiques (phagostimulants, facteurs nutritionnels) pour que l'ingestion ou la colonisation ait lieu. Swift et al. (1979) distinguent donc trois groupes de composés permettant de définir la qualité de la ressource :

- Le carbone et les sources d'énergie (lipides, polysaccharides, protéines, polymères aromatiques tels que la lignine),
- Les sources de nutriments (autres que le carbone, c'est-à-dire N, P, K, Ca...),

- Les agents modificateurs (composants chimiques présents dans la ressource). À cause de leur structure moléculaire, ils influencent l'activité ou le comportement des organismes décomposeurs. Il s'agit essentiellement des polyphénols.

La qualité de la ressource est une notion très importante puisqu'elle influence tous les processus de décomposition subséquents (Heal et Dighton, 1985; Haynes, 1986; Northup et al., 1998). En effet, quand la qualité de la ressource est bonne, il y a une colonisation rapide par la microflore avec des cellules de petite taille ou un mycélium diffus et avec une production et une dispersion maximales des propagules. Les taux de croissance sont élevés sur les substrats à faible poids moléculaire avec une conversion très efficace pour la production de biomasse. La croissance de la population est rapide et est souvent suivie d'un déclin brutal à la suite de la disparition du substrat disponible ou à la suite de l'exploitation de ce substrat par la pédofaune. La minéralisation est donc rapide.

Quand la qualité de la ressource est mauvaise, c'est que la ressource est généralement composée surtout de substrats possédant un poids moléculaire élevé et une faible concentration en nutriments et renfermant des composés inhibants que seule une microflore spécialisée, à croissance lente, peut coloniser. Les mécanismes de conservation des nutriments, tels que la translocation, permettent à ces organismes de croître sur de tels substrats. Cette microflore à croissance lente tend à développer des défenses physiques ou chimiques contre le broutage. La minéralisation est donc fortement ralentie puisque le broutage du mycélium par la pédofaune, notamment les microarthropodes, joue un rôle très important dans les processus de décomposition (Swift et al., 1979; Hanlon, 1981; Heal et Dighton, 1985; Visser, 1985). Plusieurs auteurs ont montré, en conditions de laboratoire, que le broutage est sélectif, les collemboles préférant se nourrir de champignons pigmentés, classés comme saprophytes primaires, présents dans les premiers stades de succession, plutôt que de basidiomycètes, classés comme saprophytes secondaires, présents dans les derniers stades de succession et capables de dégrader des polymères récalcitrants (Parkinson et al., 1979; Klironomos et al., 1992). Le broutage permet donc, en premier lieu, d'accélérer les stades de succession (Parkinson et al., 1979; Visser, 1985; Klironomos et al., 1992).

En second lieu, le broutage favorise la minéralisation, car il permet la remise en circulation de nutriments facilement disponibles par l'intermédiaire des fèces ou des cadavres de microarthropodes (Hanlon, 1981). En effet, le broutage du mycélium, colonisant une ressource de bonne qualité (riche en nutriments), par les microarthropodes stimule la respiration fongique. Au contraire, cette même action sur un mycélium colonisant une ressource de mauvaise qualité (faible en nutriments) provoque un déclin de l'activité fongique (Hanlon, 1981). L'immobilisation des nutriments par les microorganismes peut causer une accumulation de ces nutriments dans les tissus microbiens sénescents, entraînant la stagnation du cyclage des nutriments dans l'écosystème. L'intensité du broutage sur les colonies fongiques sénescents détermine le taux de minéralisation à l'intérieur de l'écosystème (Hanlon, 1981).

Mais aussi, la pédofaune joue un rôle primaire important, car la comminution de la litière, qui a pour effet d'augmenter les surfaces, facilite la colonisation du substrat par les microorganismes et, de ce fait, favorise la minéralisation (Edwards et al., 1970; Ghilarov, 1971; Hole, 1981). Or, une forte concentration en polyphénols dans les litières tend à réduire l'activité de la pédofaune et donc à favoriser un type d'humus plutôt qu'un autre (Northup et al., 1998).

1.2.1.3 Rôle des champignons dans la dégradation du bois et des litières

Par sa teneur élevée en extractibles, l'écorce protège efficacement le bois contre les attaques des microorganismes. Mais dès que cette barrière est altérée, le bois est attaqué par une foule de microorganismes selon des étapes de succession particulières (Käärik, 1974). Parmi ces microorganismes, les champignons jouent un rôle majeur (Swift, 1982). Leur appareil végétatif est le plus souvent filamenteux, à croissance axiale et apicale. C'est un mycélium (ou ensemble d'hyphes) plurinucléé, équipé d'enzymes sur toute sa longueur ou seulement à son apex (Reisinger et Kilbertus, 1980). La fragmentation du bois permet donc une meilleure pénétration des hyphes fongiques (Allison, 1973). L'invasion a lieu d'abord dans les cellules des parenchymes de rayon (Käärik, 1974; Eriksson et al., 1990). Certains champignons (moisissures, agents de bleuissement) ne se nourrissent que du contenu des cellules, alors que d'autres, après avoir épuisé les réserves des parenchymes de rayon, attaquent les constituants de la paroi cellulaire (Käärik, 1974).

1.2.1.3.1 Principaux types de champignons s'attaquant à la paroi cellulaire

On peut classer les champignons décomposeurs du bois en trois types, soit les champignons de pourriture molle, les champignons de pourriture brune et les champignons de pourriture blanche.

Les champignons de pourriture molle – Ce sont surtout des ascomycètes et des champignons imparfaits (Dommergues et Manganot, 1970; Käärik, 1974; Kirk et Farrell, 1987; Eriksson et al., 1990). Ils sont plus communs chez les feuillus que chez les résineux, ces derniers étant plus résistants à leur attaque (Käärik, 1974; Eriksson et al., 1990), et ils attaquent le bois en conditions d'humidité élevée (Eriksson et al., 1990). La dégradation du bois est lente et se fait d'abord par dégradation progressive des polysaccharides et de la cellulose. La lignine, quant à elle, est peu modifiée et se transforme en une masse noirâtre et inorganisée, sans perte de poids importante (Dommergues et Manganot, 1970). La dégradation est restreinte aux environs immédiats des hyphes (Käärik, 1974). Cependant, certaines pourritures molles peuvent modifier la lignine de façon plus importante que les pourritures brunes (Seifert, 1966, *in* Eriksson et al., 1990; Kirk et Farrell, 1987).

Les champignons de pourriture brune – Ce sont généralement des basidiomycètes et leur mode d'attaque est caractérisé par une importante dégradation de la cellulose et des hémicelluloses qui sont métabolisées. La lignine subit des altérations partielles et le restant est un résidu amorphe et friable

composé essentiellement de lignine (Dommergues et Mangenot, 1970; Käärik, 1974; Kirk et Fenn, 1982; Berthelin et al., 1994). Contrairement aux pourritures molles, la dégradation s'effectue à une distance beaucoup plus éloignée des hyphes et intervient de façon diffuse sur toute la paroi cellulaire (Käärik, 1974). Les champignons de pourriture brune sont essentiellement associés aux gymnospermes et sont largement minoritaires, en terme de nombre d'espèces, comparativement aux pourritures blanches (Eriksson et al., 1990). Eriksson et al. (1990) suggèrent que leur absence chez les angiospermes serait due à une faible compétitivité vis-à-vis des pourritures blanches.

Les champignons de pourriture blanche – Ce sont surtout des basidiomycètes et ce sont les organismes les plus efficaces pour dégrader la lignine (Toutain, 1981; Eriksson et al., 1990; Haider, 1992). Le terme de pourriture blanche est employé pour décrire la décoloration de la litière brunâtre de feuilles ou d'aiguilles induite par la dégradation des produits bruns, d'origine complexe, formés lors de la sénescence et de la décomposition (Berthelin et al., 1994). Les pourritures blanches colonisent rapidement le bois et s'établissent dans toutes les cellules du xylème (Eriksson et al., 1990). Ces champignons dégradent simultanément la cellulose et les hémicelluloses ainsi que la lignine qui sont alors métabolisées (Dommergues et Mangenot, 1970; Kirk et Fenn, 1982; Eriksson et al., 1990). La dégradation s'effectue au voisinage immédiat des hyphes (Käärik, 1974). Bien qu'on puisse les retrouver chez les gymnospermes, ces types de champignon sont surtout associés aux angiospermes (Eriksson et al., 1990). Cependant, bien qu'étant d'excellents agents de dégradation du bois, les pourritures blanches sont rares dans les sols cultivés. Dans ce type de sol, la lignine est dégradée de manière synergique par plusieurs organismes tels que les champignons imparfaits et les bactéries, incluant les actinomycètes et les streptomycètes (Haider, 1994).

Les basidiomycètes, et surtout les pourritures blanches, sont donc reconnus comme étant les principaux organismes responsables de la dégradation du bois (Scheffer et Cowling, 1966; Dommergues et Mangenot, 1970; Martin et Haider, 1971; Jensen, 1974; Käärik, 1974; Swift et al., 1979; Reisinger et Kilbertus, 1980; Kirk et Fenn, 1982; Rayner et Boddy, 1988; Eriksson et al., 1990; Berthelin et al., 1994; Haider, 1994; Stevenson, 1994).

1.2.1.3.2 Facteurs influençant l'attaque microbienne

L'environnement physico-chimique, tel que la température, l'aération, l'humidité et le pH, influence grandement la décomposition (Swift et al., 1979; Rayner et Boddy, 1988).

La température – Les champignons de pourriture brune et blanche sont des mésophiles et l'optimum d'activité se situe autour de 25-30°C (Dommergues et Mangenot, 1970; Käärik, 1974; Rayner et Boddy, 1988). Les pourritures molles, quant à elles, sont un peu plus thermophiles et se développent surtout entre 28 et 38°C (Dommergues et Mangenot, 1970) et certains actinomycètes peuvent croître entre 45 et 60°C (Allison, 1973). Tous sont grandement tolérants au froid et peuvent encore croître près ou en

dessous du point de congélation (Käärik, 1974). L'activité peut d'ailleurs se continuer l'hiver sous le manteau neigeux (Hintikka, 1964; Williams et Gray, 1974). D'ailleurs, leur croissance peut se trouver stimulée par les fluctuations des températures (Jensen, 1969).

L'aération – Les conditions aérobies sont essentielles pour maintenir la présence des pourritures blanches (Kirk et Farrell, 1987). Par conséquent, plus la teneur en O₂ est élevée, plus l'activité ligninolytique est efficace (Kirk et Fenn, 1982; Kirk et Farrell, 1987; Haider, 1992).

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

Concernant le CO₂, les concentrations moyennes sont de 1,6% pour les bois de conifères et de 3,5% pour ceux de feuillus (Käärik, 1974). L'accumulation de CO₂ cause, dans le bois, une croissance rapide du mycélium qui, quand il arrive à l'air libre à la surface du bois, produit ses fructifications (Käärik, 1974). Les basidiomycètes du bois montrent une plus grande tolérance à la concentration en CO₂ que ceux des litières (Käärik, 1974).

L'humidité – L'humidité joue un rôle important dans la dégradation de la litière (Williams et Gray, 1974) et du bois (Käärik, 1974) puisque, en bonne condition, elle favorise le clivage de la lignine (Dommergues et Mangenot, 1970). De plus, l'eau est essentielle au transport des nutriments, dans et à l'extérieur du mycélium du champignon, et joue un rôle clef dans son extension (Rayner et Boddy, 1988). À une humidité comprise entre 60 et 100% de sa masse anhydre, le bois sera décomposé rapidement tandis que, en dessous de 25-30% et au dessus de 120%, il ne sera pas attaqué (Käärik, 1974; Swift et al., 1979). Une teneur de 25-30% correspond au point d'équilibre du contenu en humidité selon les espèces de bois. Dans ce cas, les parois cellulaires sont saturées, mais il n'y a pas d'eau libre dans le lumen des cellules. Or, il semblerait que la présence d'eau libre soit essentielle pour vraiment activer la décomposition du bois (Scheffer et Cowling, 1966).

Le pH – Le pH du bois influe sur la dominance d'une espèce de champignon (Käärik, 1974). La valeur optimale du pH d'un substrat serait comprise entre 5 et 6 pour le développement des basidiomycètes, mais ceux-ci peuvent croître sur des substrats dont le pH se situe entre 2 et 8 (Dommergues et Mangenot, 1970; Rayner et Boddy, 1988). De plus, ces derniers peuvent modifier le pH de leur environnement immédiat (Swift et al., 1979). Le pH du bois des conifères est moins élevé que celui des feuillus (Swift et al., 1979). De même, le pH des tissus de la plante varie selon les réserves en cations du sol. Si le site est pauvre en cations basiques, la litière est elle aussi pauvre en cations basiques et son acidité est plus marquée (Swift et al., 1979). Les champignons de pourriture du bois tendent à acidifier leur milieu et ceux de pourriture brune le font plus que ceux de pourriture blanche (Rayner et Boddy,

1988). Ceci est dû à une absorption sélective des cations ou à la production d'acide organique et de CO₂ (Swift et al., 1979). Les champignons de pourriture brune tolèrent des milieux très acides, mais se montrent sensibles à une augmentation de pH (Käärik, 1974; Rayner et Boddy, 1988).

1.2.1.4 Indices de décomposition

Plusieurs indices ont été utilisés afin de pouvoir modéliser et ainsi prédire la vitesse de décomposition des litières suivant une région biogéographique et une végétation données. Il est souvent difficile d'isoler le meilleur indice dans un contexte général. C'est pourquoi, le climat et la composition chimique de la litière sont souvent interreliés (Meentemeyer, 1978; Berg et al., 1993; Coûteaux et al., 1995; Aerts, 1997; Moore et al., 1999).

1.2.1.4.1 Indices reliés au climat

Le climat est le premier facteur contrôlant le processus de décomposition, car il est le principal régulateur du métabolisme des champignons et des bactéries (Swift et al., 1979, Aerts, 1997). D'après Meentemeyer (1978), la décomposition est surtout contrôlée, à grande échelle, par le climat et, plus précisément, par l'évapotranspiration actuelle (ETA). Néanmoins, pour des conditions de site et de macroclimat uniformes, le taux de lignine devient un excellent indice pour l'estimation du taux de décomposition de diverses litières. Plusieurs autres auteurs sont, par la suite, arrivés aux mêmes conclusions, à savoir que le climat, exprimé par l'ETA, exerce, à grande échelle, une très forte influence sur la décomposition des litières (Berg et al., 1993; Coûteaux et al., 1995; Aerts, 1997). Cependant, l'ETA n'est pas un bon indice de prédiction lorsqu'utilisée pour certains biomes comme les régions subarctiques, semi-arides et arides (Coûteaux et al., 1995). À l'échelle régionale, ces mêmes auteurs ont aussi trouvé que la décomposition est contrôlée principalement par la composition chimique de la litière, à savoir le ratio lignine:N (Berg et al., 1993; Coûteaux et al., 1995; Aerts, 1997).

Cependant, Moore et al. (1999) ont trouvé que le climat (température annuelle moyenne et précipitation annuelle moyenne) explique 72-87% de la variance observée relative à la masse résiduelle et l'ETA annuelle moyenne ne procure aucune explication additionnelle. Ceci serait dû au fait que la majorité des sites d'expérimentation ont un faible déficit hydrique durant l'été. Ces auteurs ont trouvé qu'une régression multiple utilisant les variables climatiques et le ratio lignine Klason:N explique 73% de la variance observée relative à la masse résiduelle.

1.2.1.4.2 Indices reliés à la qualité du substrat

De nombreux indices relatifs à la qualité du substrat ont été développés selon la nature du matériel étudié, soit les ratios C:N, lignine:N, polyphénols:N, lignine+polyphénols:N et cutine:N.

Le ratio C:N – Le ratio C:N (carbone total:azote total) permet de prévoir l'importance de l'immobilisation nette ou de la minéralisation nette lors de l'incorporation au sol d'un substrat organique (Dommergues et Mangenot, 1970; Swift et al., 1979). Ce ratio existe aussi pour d'autres éléments (P, K, Ca, Mg) (Swift et al., 1979), mais l'azote est l'élément le plus souvent déficient (Allison, 1973).

Après un apport de matière organique, le processus de décomposition est enclenché. Il en résulte une explosion biologique et les besoins en azote sont très importants pendant les premiers jours (Allison, 1973). Le ratio C:N diminue en fonction du temps. Le carbone est perdu continuellement (CO_2), mais l'azote est immobilisé dans les tissus des microorganismes. Si le ratio C:N est trop élevé, les microorganismes puisent alors dans les réserves en azote du sol, entrant ainsi en compétition avec les plantes, car cet élément n'est plus disponible pour la croissance de ces dernières. Par la suite, la communauté initiale meurt et l'azote ainsi libéré est assimilé par les populations subséquentes ou par les plantes (Allison, 1973). La minéralisation nette apparaît quand le ratio C:N de la matière organique chute à un niveau pour lequel la concentration en azote n'est pas limitée, c'est-à-dire au niveau du ratio C:N des microorganismes (Swift et al., 1979). Le ratio critique C:N se situe autour de 20-25 (Dommergues et Mangenot, 1970; Swift et al., 1979). Un substrat à C:N faible favorise donc la minéralisation nette alors qu'un autre à C:N élevé favorise l'immobilisation nette (Dommergues et Mangenot, 1970).

Cependant, cet indice n'est valable que si le carbone et l'azote du substrat sont minéralisés à la même vitesse (Dommergues et Mangenot, 1970). Or, lors de l'apport d'un matériau à forte teneur en lignine, le carbone est libéré beaucoup plus lentement. Le ratio C:N serait un bon indice tant que le taux de lignine du substrat demeure peu élevé (Taylor et al., 1989a). Pour Fog (1988), l'indice C:N est inadéquat. En effet, une grande partie des études ont été effectuées avec des additions d'azote sur de la paille et en prédisant que, pour tout ratio C:N > 30, l'azote sera immobilisé. Or, on ne tient pas compte que les microorganismes décomposeurs puissent immobiliser plus d'azote que leurs besoins réels et puissent, de ce fait, avoir une consommation de luxe (Fog, 1988).

Le ratio lignine:N – Pour pallier au problème posé par la présence de composés difficilement dégradables, plusieurs auteurs ont essayé de trouver de meilleurs indices capables de prédire plus efficacement le taux de décomposition suivant le substrat considéré. Fogel et Cromack (1977), étudiant la décomposition de la litière de Douglas (*Pseudotsuga mensiezi*), ont démontré que le taux annuel de perte de masse est plus influencé par la teneur en lignine qu'il ne l'est par le simple ratio C:N. La complexité structurale du matériel découlant du contenu en lignine et en cellulose exercerait, sur la décomposition, un contrôle plus important que ne le ferait la quantité totale d'azote (Fogel et Cromack, 1977). Melillo et al. (1982) et Moore et al. (1999) ont remarqué que, à la suite du processus de décomposition, la masse résiduelle est fortement corrélée au ratio lignine:N du matériel d'origine; par conséquent, une teneur en lignine élevée ralentit le taux de décomposition. Berg et McLaugherty (1987) précisent que les mauvaises prédictions liées à l'utilisation du ratio C:N seraient probablement dues au

fait que ce ratio ne considère pas la qualité du carbone et de l'azote du substrat. La lignine exerce un contrôle sur le taux de décomposition à la fois par sa résistance aux attaques enzymatiques, et par la protection physique des constituants cellulaires contre la dégradation (Taylor et al., 1989a). Edmonds (1987) prétend que le ratio C:N critique permettant la minéralisation nette de l'azote serait supérieur à 100:1 pour les rameaux et à 300:1 pour les branches. D'après cet auteur, l'utilisation du ratio C:N pour des substrats ligneux ne serait pas valable.

Les ratios polyphénols:N et lignine + polyphénols:N –En étudiant la décomposition des feuilles et des rameaux de légumineuses tropicales, Fox et al. (1990) ont trouvé que le ratio lignine + polyphénols:N était négativement corrélé avec la minéralisation nette de l'azote durant tout le temps de l'expérience. Ce ratio semble donc être un meilleur indice pour ce type de végétaux possédant des teneurs initiales en polyphénols élevées ($> 25 \text{ g kg}^{-1}$) (Fox et al., 1990). Palm et Sanchez (1991) et Kalburtji et al. (1999), à la suite d'une étude sur la décomposition de la litière de légumineuses tropicales, ont trouvé que le contenu en azote n'est pas le principal facteur affectant la décomposition et que le contenu en polyphénols exerce une influence majeure. De même, Oglesby et Fownes (1992) affirment que le contenu initial en polyphénols solubles et le ratio polyphénols:N sont plus fortement corrélés à la minéralisation de l'azote de légumineuses tropicales, utilisées comme engrais vert, que ne le sont le contenu en azote, en lignine ou le ratio lignine:N. Cependant, le contrôle exercé par le ratio polyphénols:N ne serait pas constant dans le temps. Ce ratio ne contrôlerait la minéralisation de l'azote qu'à court terme et le ratio lignine:N prendrait le relais sur le long terme (Palm et Sanchez, 1991; Oglesby et Fownes, 1992; Constantinides et Fownes, 1994). Ceci pourrait être expliqué par une diminution de la concentration en polyphénols dans le temps à la suite de leur dégradation ou de leur lessivage (Constantinides et Fownes, 1994). Les polyphénols pourraient se lier à l'azote sous forme organique (acides aminés ou protéines) dans les feuilles rendant ainsi l'azote non disponible, ou se lier aux formes solubles d'azote organique libéré du feuillage, formant alors des complexes résistants à la décomposition au niveau du sol (Palm et Sanchez, 1991). Constantinides et Fownes (1994) suggèrent que la fraction des polyphénols solubles dans le méthanol chaud immobiliserait l'azote labile dans les feuilles fraîches. Pour Palm et Sanchez (1991), bien que les légumineuses aient été considérées comme procurant des sources d'azote aisément disponibles, cette affirmation est incorrecte si le ratio polyphénols:N est supérieur à 0,5.

Le ratio cutine:N – Gallardo et Merino (1993) ont trouvé que, pour la végétation sclérophylle méditerranéenne, le ratio cutine:N est un bon indice permettant de prédire la décomposition après la phase de lessivage. La cutine est un polymère semblable à la lignine, conférant aux feuilles l'imperméabilité et la résistance aux pathogènes (Gallardo et Merino, 1993).

1.3 SYNTHÈSE DE L'HUMUS

1.3.1 THÉORIES RELATIVES AUX MÉCANISMES DE FORMATION DES ACIDES HUMIQUES

À ce jour, la formation des substances humiques est encore mal comprise et plusieurs théories tentent de l'expliquer. Stevenson (1994) a synthétisé les avenues possibles permettant de mieux comprendre leur formation (Fig. 1.1).

La théorie de la lignine, émise par Waksman (1932), se base sur les similitudes de comportement de la lignine et des acides humiques. D'après cet auteur, la lignine est incomplètement métabolisée par les microorganismes du sol et les résidus deviennent partie intégrante de l'humus. Il conclut que l'azote contenu dans les acides humiques résulte de la condensation de la lignine modifiée avec les protéines. Cependant, plusieurs chercheurs considèrent désormais la théorie de la lignine comme obsolète. Un nouveau concept se base sur le rôle des polyphénols, issus à la fois de la transformation de la lignine, de biosynthèses microbiennes et de polyphénols végétaux, comme constituants principaux des substances humiques (Flaig, 1978; Stout et al., 1981; Haynes, 1986; Haider, 1994; Stevenson, 1994). Néanmoins, la lignine doit être considérée comme un important précurseur de la partie carbonée stable présente dans le sol (Haider, 1994). D'un autre côté, Saiz-Jimenez (1996) note que les découvertes récentes sur les acides humiques ont montré que la partie la plus résistante de certains acides humiques est constituée par des biopolymères aliphatiques. Pour cet auteur, ces nouvelles données, confirmant l'aliphaticité des fractions humiques, démontre que le rôle de la lignine comme précurseur des substances humiques est surestimé, et qu'une plus grande proportion de matériaux végétaux autres que la lignine doit être prise en considération.

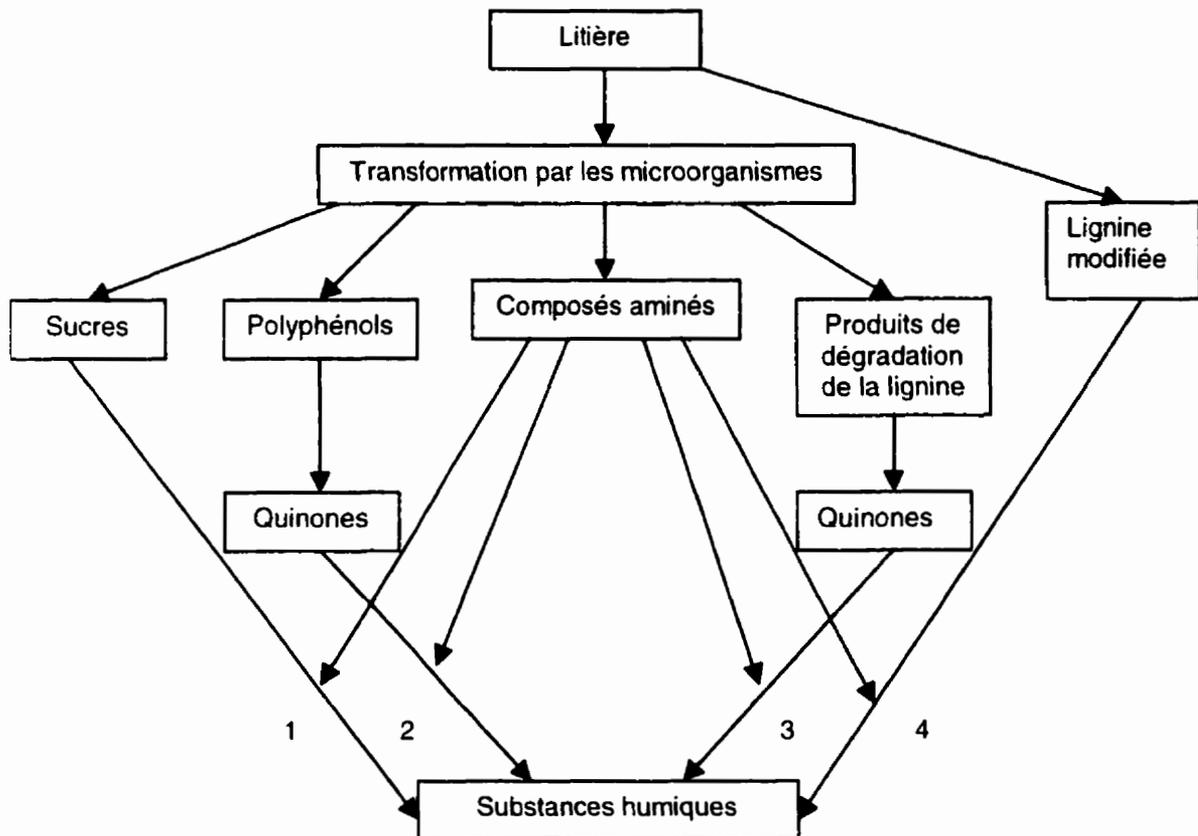
1.3.2 THÉORIE DES POLYPHÉNOLS

1.3.2.1 Polyphénols issus de la dégradation de la lignine

1.3.2.1.1 Mécanisme de dégradation de la lignine

La lignine ne peut être utilisée par les microorganismes comme source unique de carbone (Dommergues et Mangenot, 1970; Reid, 1979; Kirk et Farrell, 1987; Rayner et Boddy, 1988; Haider, 1992). Une source supplémentaire (cellulose, hémicelluloses...) est nécessaire pour combler leurs besoins énergétiques pour procéder à la dégradation. Par conséquent, il s'agit d'une dégradation co-métabolique (Haider, 1992). Kirk et Farrell (1987) parlent de combustion enzymatique pour expliquer ce phénomène, car les organismes ligninolytiques ne bénéficient d'aucune énergie ni d'aucun métabolite, tirés de la lignine, pour leur croissance.

Figure 1.1 : Mécanismes de formation des substances humiques : les composés aminés synthétisés par les microorganismes réagissent avec les sucres réduits (1), les quinones (2, 3) et la lignine modifiée (4) pour former un polymère de couleur foncée (adapté de Stevenson, 1994).



Reid (1979) a remarqué qu'un accroissement en glucides stimule la dépolymérisation de la lignine par les pourritures blanches. Au contraire, la réduction de la quantité de polysides provoque, chez *Phanerochaete chrysosporium*, l'arrêt de l'activité ligninolytique.

La biodégradation de la lignine est un processus oxydatif, d'autant plus rapide qu'il a lieu en conditions de bonne aération (Kirk et Fenn, 1982; Eriksson et al., 1990; Haider, 1994). De plus, le système de biodégradation doit être extra-cellulaire, non spécifique et non hydrolytique, les molécules de lignine étant trop grosses pour entrer dans la cellule (Kirk et Farrell, 1987). Les enzymes impliquées dans la dépolymérisation de la lignine sont principalement les ligninases (= lignines-péroxydases) (Kirk et Farrell, 1987; Eriksson et al., 1990; Haider, 1994) et les laccases (Ishihara, 1980). L'étude de la dégradation de la lignine a été rendue possible en utilisant de la lignine synthétique marquée au ^{14}C (Flaig, 1978) ou isolée à partir du bois dégradé par les champignons (Eriksson et al., 1990).

Le mode d'action et le résultat de la dégradation de la lignine ne sont pas les mêmes selon les types de pourritures. Les pourritures brunes font fortement décroître le contenu en méthoxyle de la lignine (Haider et al., 1975; Flaig, 1978; Eriksson et al., 1990). Ensuite, il y a une déméthylation, entraînant la formation de groupements hydroxyles aromatiques, et de nouveaux groupements hydroxyles peuvent aussi être introduits par hydroxylation directe du cycle aromatique en position ortho par rapport à la chaîne propanoïde principale (Haider et al., 1975; Eriksson et al., 1990). En plus de l'accroissement de la quantité des groupements hydroxyles phénoliques, il y a aussi un accroissement du contenu en oxygène dû à la formation simultanée de groupements carboxyles et carbonyles conjugués. Le clivage du noyau aromatique, lors de l'action des pourritures brunes, est probablement limité (Eriksson et al., 1990).

Les pourritures blanches entraînent aussi une diminution des groupements méthoxyles, mais, contrairement à l'action des pourritures brunes, il n'y a pas de formation de groupements hydroxyles phénoliques persistants, remplaçant les groupements méthoxyles (Eriksson et al., 1990). Pour le bois attaqué par les pourritures blanches, il y a, en plus de l'oxydation de la chaîne latérale, une déméthylation, suivie d'un clivage du noyau aromatique du polymère (Flaig, 1978; Cain, 1980; Eriksson et al., 1990; Haider, 1994). Ce clivage peut être expliqué par l'abondance des groupes carboxyles (aromatiques et aliphatiques) que l'on retrouve comparativement au faible nombre initial de groupements carboxyles aromatiques. Le clivage de la chaîne latérale par les ligninases est le principal mode de dépolymérisation de la lignine par les pourritures blanches (Eriksson et al., 1990).

1.3.2.1.2 Formation des polyphénols et leur transformation en quinones

On retrouve alors des produits de dégradation de la lignine de faible poids moléculaire comme, entre autres, les acides phénol-acrylique et phénol-carboxylique (Flaig, 1978). Les polyphénols ainsi formés sont instables et peuvent soit subir une nouvelle décomposition par les champignons, les actinomycètes

et les bactéries ou soit subir une oxydation par l'intermédiaire des phénoloxydases, les transformant ainsi en quinones (Martin et Haider, 1980; Andreux et Munier-Lamy, 1994; Stevenson, 1994). D'après Martin et Haider (1971), les substances phénoliques sont transformées par hydroxylation enzymatique, déméthylation des groupes méthoxyles, oxydation des chaînes latérales, décarboxylation et hydrolyse des groupes méthyles pour former de nombreux mono-, di-, et trihydroxyphénols et acides benzoïques. Une partie des phénols est ensuite dégradée par plusieurs organismes et utilisée comme énergie ainsi que pour les synthèses cellulaires. L'autre partie peut, par le biais des activités enzymatiques ou de réactions auto-oxydatives, former des radicaux hautement réactifs ou hydroxybenzoquinones qui se lient avec d'autres unités phénoliques, des peptides et des acides aminés pour former une grosse molécule d'acide humique.

1.3.2.1.3 Incidence de l'azote sur l'activité ligninolytique

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

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

Trois stratégies non exclusives ont été élaborées par les champignons décomposeurs du bois en vue de pallier au déficit azoté (Cowling et Merrill, 1966; Rayner et Boddy, 1988) :

- Les champignons sont physiologiquement adaptés à des ratios C:N très élevés survenant généralement dans le bois. Ceci remet donc en question la pertinence du ratio C:N pour mesurer

la quantité de nourriture disponible et ses effets sur la croissance du champignon (Rayner et Boddy, 1988).

- Ils peuvent, par autolyse de leur mycélium âgé, réutiliser l'azote pour leur mycélium plus récent. De même, ils peuvent établir une stratégie d'allocation des ressources entre les phases d'exploitation et d'exploration du mycélium (Rayner et Boddy, 1988).
- Ils peuvent utiliser une source d'azote externe au bois, comme par exemple l'utilisation de l'azote du sol si le bois est en contact avec ce dernier.

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

La concentration en azote exerce une forte influence sur le métabolisme des pourritures blanches (Reid, 1979; Kirk et Fenn, 1982; Rayner et Boddy, 1988; Eriksson et al., 1990). De l'azote en quantité abondante accroît la quantité de carbone incorporé dans les constituants cellulaires et, de ce fait, augmente le taux de respiration (Reid, 1979). Il en résulte que l'accroissement de la quantité d'azote inhibe la dépolymérisation de la lignine (Reid, 1979). Cet effet négatif de l'addition d'azote a été largement revu par Fog (1988). Cependant, toutes les sources d'azote n'exercent pas le même effet. L'addition d'acides aminés et d'ammonium réduit l'activité ligninolytique (Kirk et Fenn, 1982). D'après Dommergues et Mangenot (1970), une forte teneur en acides aminés rend les basidiomycètes de pourritures blanches moins compétitifs à l'égard d'autres microorganismes du sol, pouvant ainsi entraîner leur disparition. Une autre explication possible est qu'une forte concentration en azote favorise le métabolisme primaire, inhibant le métabolisme secondaire du champignon et donc l'activité ligninolytique. Cela peut être confirmé par le fait que l'augmentation en nitrates exerce un effet peu prononcé vis-à-vis du champignon (Kirk et Fenn, 1982), ce dernier n'utilisant pas l'azote sous cette forme (Rayner et Boddy, 1988).

L'activité ligninolytique n'est pas induite par la lignine. La synthèse des protéines est requise et intervient préalablement à l'activité ligninolytique (Kirk et Fenn, 1982). Par conséquent, le développement des activités essentielles pour la dépolymérisation de la lignine ne requiert pas une nouvelle synthèse de protéines à la suite d'une nouvelle addition du polymère (Keyser et al., 1978).

1.3.2.2 Polyphénols issus de biosynthèses microbiennes

Plusieurs champignons du sol produisent des polymères phénoliques, nommés mélanines, aussi bien dans leur paroi cellulaire que dans leur substrat de croissance (Martin et Haider, 1980; Berthelin et al., 1994). Or, ces mélanines ont des propriétés similaires aux acides humiques (Martin et Haider, 1980). La caractérisation de la plupart des mélanines fongiques intra- et extra-cellulaires a montré une grande variété de matériel macromoléculaire tels que des polysaccharides, des protéines, des acides nucléiques, des lipides ainsi que des dérivés phénoliques, qui sont reconnus comme étant des composants des cellules fongiques (Saiz-Jimenez, 1996). Ceci amène à considérer ces mélanines comme un mélange de composés macromoléculaires présents dans les cellules des champignons ou libérés dans le substrat par autolyse (Saiz-Jimenez, 1996). Ces mélanines peuvent être synthétisées en l'absence de lignine (Vaughan et Ord, 1985). Cette capacité à synthétiser ces composés phénoliques ainsi que des acides hydroxyaromatiques à partir de sources de C non aromatiques est surtout une caractéristique des actinomycètes et des champignons plutôt que des bactéries (Stevenson, 1994).

Par exemple, le champignon *Epicoccum nigrum* synthétise à partir de composés aliphatiques (glucose et asparagine) de l'acide orsellique, crésorsellique et p-coumarique (Flaig, 1970). Ces composés sont ensuite transformés en substances phénoliques par décarboxylation, oxydation des groupements méthyles, β -oxydation des chaînes latérales et introduction de groupements hydroxyles additionnels sur le noyau pour former de nombreuses substances phénoliques (Flaig, 1970; Martin et Haider, 1980).

Cette production de mélanines par les microorganismes est partiellement un processus extra-cellulaire (Stevenson, 1994). À la suite de leur synthèse, les polyphénols sont, par voies enzymatiques, oxydés en quinones, ces derniers se combinant avec les autres métabolites afin de former les polymères humiques (Stevenson, 1994).

1.3.2.3 Polyphénols issus directement des végétaux

Des substances polyphénoliques solubles sont lessivées par les pluies et se retrouvent ainsi au niveau du sol (Williams et Gray, 1974; Kuiters, 1990). Les quantités libérées lors de la décomposition de la litière sont généralement plus élevées que celles produites par le lessivage des cimes et les quantités de phénols solubles sont plus faibles chez les litières résineuses que chez les litières feuillues (Kuiters, 1990). Une faible quantité de phénols libres peut être extraite du sol, ce qui indique qu'ils sont rapidement dégradés par les microorganismes ou qu'ils sont transformés en composés humiques (Martin et Haider, 1980). En conditions oxydantes, la transformation de ces polyphénols conduit à la formation de dérivés condensés plus stables (biflavonoïdes) ou de polycondensats amorphes, notamment à partir des catéchines (tannins condensés) (Andreux et Munier-Lamy, 1994). L'azote soluble, présent dans la litière fraîche, est alors transformé en forme insoluble par l'intermédiaire de ces polycondensats (Kuiters, 1990).

1.4 RÔLE DES POLYPHÉNOLS DANS LES ÉCOSYSTÈMES

1.4.1 DÉFENSE DES PLANTES

Les polyphénols ont d'abord été vus comme jouant un rôle clef dans la défense des plantes contre les pathogènes et les herbivores (Scheffer et Cowling, 1966; Levin, 1976; McKey et al., 1978; Bryant et al., 1983; Tuomi et al., 1984; Hagerman et Butler, 1991; Harborne, 1995; 1997). En effet, la plupart d'entre eux ont une action bactériostatique, fongistatique et voire même toxique vis-à-vis de plusieurs organismes (Levin, 1976; McKey et al., 1978; Hagerman et Butler, 1991; Harborne, 1997).

Étant donné que les polyphénols ont la capacité de se complexer avec les protéines, empêchant ainsi la protéolyse, l'ingestion de végétaux à forte teneur en tannins par les mammifères conduit à une excrétion très importante d'azote dans les fèces, et entraîne donc la malnutrition ou la mort de ces animaux (McKey et al., 1978). Cependant, Hagerman et Butler (1991) rapportent plusieurs cas où une partie des tannins est métabolisée sans provoquer de problèmes particuliers et, dans certains cas, la digestion est plus favorisée qu'inhibée. En effet, plusieurs adaptations physiologiques aux tannins existent chez tous les organismes, mais, chez les mammifères, les carnivores et les omnivores sont plus exposés aux effets délétères des polyphénols (Levin, 1976; Hagerman et Butler, 1991).

La théorie de la balance C:nutriments proposée par Bryant et al. (1983) constituerait une défense passive à la suite des attaques des défoliateurs. Tuomi et al. (1984) expliquent en détail le processus : (1) la défoliation accroît le stress nutritionnel, (2) ce stress nutritionnel entraîne une accumulation de carbone non convertible en nouveaux tissus, (3) cet excès de carbone sert à la production de polyphénols et (4) les concentrations en carbone et en polyphénols reviennent graduellement à leurs niveaux d'origine pour autant que le stress causé par les défoliateurs ait cessé.

D'autre part, la théorie de la phytoalexine a démontré que les plantes pouvaient directement répondre aux attaques induites par des pathogènes (Harborne, 1995). En effet, les phénols sont séquestrés dans la vacuole des cellules, et sont toujours présents sous forme conjuguée, généralement avec des liens glycosidiques. Lors d'une attaque (champignons, insectes), les glycosides sont hydrolysés, libérant ainsi les phénols sous leur forme active, devenant alors toxiques envers les organismes envahisseurs. Certains diphenols libérés durant l'infection fongique peuvent être oxydés en quinones, composés d'une toxicité bien supérieure aux simples phénols.

Cependant, Laine et Henttonen (1987) ont rapporté qu'il n'y avait pas de variation de la concentration en polyphénols à la suite du broutage par les herbivores. D'ailleurs, Haukioja et al. (1985) mettent en doute que les phénols totaux dans le feuillage du bouleau (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*) soient une mesure quantitative de la capacité défensive des arbres contre les défoliateurs. De plus, ces auteurs ne trouvent aucune corrélation négative entre la concentration en phénols du feuillage et les dommages causés par

les insectes pour les comparaisons entre les sites. Shure et Wilson (1993) notent également que les corrélations entre le degré de défoliation et la teneur en polyphénols ne s'applique pas à toutes les espèces.

1.4.2 IMPORTANCE DES POLYPHÉNOLS DANS LES PROCESSUS PÉDOGÉNÉTIQUES

Plusieurs auteurs pensent que les polyphénols joueraient un rôle très important au niveau des processus pédogénétiques (Davies, 1971; Muller et al., 1987; Horner et al., 1988; Kuiters, 1990, 1991; Siqueira et al., 1991; Hobbie, 1992; Northup et al., 1995, 1998; Schimel et al., 1996, 1998). D'après Northup et al. (1998) la production de polyphénols permet aux plantes d'influencer le destin de leurs litières à la suite de diverses interactions.

1.4.2.1 Interactions sol – plantes

La différence entre le feuillage frais et le feuillage sénescant résulte du phénomène de translocation initié avant l'abscission. En effet, une grande quantité de sucres, d'azote et d'autres nutriments subissent une translocation des feuilles vers les rameaux et, pour les plantes croissant sur des sites pauvres, une plus grande proportion de l'azote foliaire est retournée vers les rameaux durant la sénescence. Ceci entraîne une forte diminution de la qualité du substrat comparativement au feuillage frais (Northup et al., 1998). De plus, comme on l'a vu précédemment, la concentration en polyphénols dans le feuillage est plus importante pour les plantes croissant sur des sites pauvres. De ce fait, les espèces croissant sur des sites peu fertiles produisent une litière de faible qualité se décomposant lentement, réduisant ainsi la disponibilité des nutriments (Muller et al., 1987; Hobbie, 1992). La relation [qualité de site - polyphénols] implique donc une rétroaction positive qui, dans les sites pauvres, accroît la production de polyphénols, qui, à leur tour, réduisent la qualité du site par réduction de la minéralisation des litières (Muller et al., 1987). À l'inverse, dans les sites fertiles la disponibilité des nutriments est accrue (Hobbie, 1992).

1.4.2.2 Interactions polyphénols – détritivores

Bien qu'il soit difficile de démontrer que les fortes teneurs en polyphénols réduisent l'action des défoliateurs, l'impact des polyphénols sur l'activité des détritivores est indéniable (Kuiters, 1990; Northup et al., 1998). Plusieurs auteurs notent qu'une phase d'attente est indispensable avant que la litière fraîche soit attaquée par la pédofaune, c'est-à-dire qu'il doit y avoir un lessivage préalable ou une dégradation des polyphénols durant quelques temps pour que cette litière devienne sapide (Edwards et al., 1970; Jensen, 1974; Lofty, 1974). Or, les détritivores ont une importance capitale dans la comminution des litières, facilitant l'invasion par les microorganismes et permettant une décomposition plus rapide de ces dernières (Edwards et al., 1970; Northup et al., 1998).

De ce fait, la suppression ou la diminution de l'activité des détritivores due à une importante quantité de polyphénols dans la litière entraîne une stratification distincte du profil de sol et contribue à la formation d'un humus de type Mor (Northup et al., 1998). L'action des microorganismes décomposeurs tels que les champignons peut être inhibée par désactivation de leurs enzymes extra-cellulaires induite par complexation avec les polyphénols (Kuiters, 1990; Northup et al., 1998).

1.4.2.3 Interaction polyphénols – N

Les feuilles et les aiguilles qui tombent au sol sont de couleur brune à cause de la présence de pigments bruns (Toutain, 1987). Ces derniers sont causés par la formation de complexes insolubles appelés complexes polyphénols-protéines (Toutain, 1987; Kuiters, 1990). Toutain (1987) rapporte que, chez le hêtre (*Fagus sylvatica*), les pigments bruns représentent environ 25% du poids des feuilles et renferment plus des deux tiers de l'azote des feuilles. Ces pigments bruns sont difficilement biodégradables et seuls deux groupes d'organismes possèdent les enzymes capables de les métaboliser : les champignons de pourriture blanche et les vers de terre (Toutain, 1987; Kuiters, 1990). Les vers de terre peuvent directement utiliser une grande partie de l'azote contenu dans le complexe polyphénol-protéines (Kuiters, 1990). Des particules organo-minérales bien structurées avec des agrégats bactériens sont formés dans le tube digestif des vers et sont rejetés sous forme de turricules (Kuiters, 1990). Au contraire, chez les enchytréides et les microarthropodes, l'azote du complexe polyphénol-protéines reste intouché et reste bloqué sous cette forme pendant plusieurs dizaines d'années dans les déjections de ces animaux (Toutain, 1987). Le phénomène de brunissement des feuilles permet de différer l'apport d'azote, en bloquant la minéralisation, à des périodes plus intéressantes pour les plantes, c'est-à-dire au printemps et à l'été, périodes de forte activité des organismes du sol, pour autant que ces derniers aient un potentiel enzymatique susceptible de transformer les pigments bruns (Toutain, 1987). Sur des sites pauvres, Northup et al. (1995) ont noté que les polyphénols minimisent la libération d'azote (NH_4^+) et par conséquent minimisent la production de nitrates. Ces fortes concentrations de polyphénols conduisent à une libération de l'azote des litières sous formes organiques dissoutes plutôt que sous forme d'ammonium. De ce fait, des complexes polyphénols-protéines peu solubles s'accumulent dans la zone d'enracinement. Comme ces complexes ne peuvent être métabolisés que par très peu de microorganismes, cela entraîne chez les plantes, à la suite d'une rétroaction relative aux conditions de sol, une adaptation aux limitations d'azote, permettant ainsi à la plante de maximiser l'azote récupéré en minimisant les pertes par lessivage ou par dénitrification et en maintenant l'azote de la litière sous une forme que les champignons mycorrhiziens peuvent utiliser (Northup et al., 1998).

1.4.2.4 Allélopathie et rôle des polyphénols dans les successions

On définit comme allélopathie l'utilisation d'une substance toxique par une plante afin d'inhiber ou de tuer les autres espèces compétitrices (Waterman et Mole, 1994). Néanmoins, même si ce phénomène a été

démontré hors de tout doute en conditions de laboratoire, il est possible que ces effets phytotoxiques soient annulés sur le terrain (Facelli et Pickett, 1991). D'ailleurs, la majorité des expérimentations sur le terrain ne se sont pas révélées concluantes (Waterman et Mole, 1994). Cependant, certaines évidences permettraient de penser qu'il puisse s'agir d'un phénomène réel, l'exemple le plus connu étant celui de l'action de la juglone sécrétée par le noyer (*Juglans* sp.) (Waterman et Mole, 1994).

Par contre, l'allélopathie pourrait jouer un rôle indirect en limitant la disponibilité en nutriments pour les autres espèces compétitrices (Northup et al., 1998). Schimel et al. (1998) ont étudié la succession végétale entre l'aulne (*Alnus tenuifolia*) et le peuplier (*Populus balsamifera*) sur les platières de rivières en Alaska. Le peuplier réduit la disponibilité en azote pour l'aulne par l'intermédiaire des polyphénols, à la fois en inhibant la capacité de l'aulne à fixer l'azote atmosphérique et en réduisant l'azote disponible du sol que l'aulne pourrait potentiellement utiliser comme substitut à l'azote atmosphérique. De ce fait, le peuplier réduit la croissance de l'aulne, devient dominant et ombrage ce dernier, le faisant ainsi disparaître. Bien que ce phénomène pourrait simplement s'expliquer par la tolérance à l'ombre des deux espèces, le peuplier étant plus tolérant, il semblerait que les changements survenus dans le cyclage de l'azote soient dus aux métabolites secondaires du peuplier. Le cycle de l'azote durant la présence de l'aulne est basé sur une acquisition importante de l'azote, mais, également, sur d'importantes pertes. Quand le peuplier remplace l'aulne, les intrants en azote issus de la fixation diminuent. Si, à cette étape, les pertes sont aussi importantes que précédemment, le pool d'azote disponible serait fortement réduit lors des derniers stades de succession, ce qui pourrait affecter, dans le temps, la structure et la fonction de ces écosystèmes de platières. Donc, la décharge de polyphénols dans l'écosystème par le peuplier lors de la succession permet d'accroître l'immobilisation de l'azote et ainsi de réduire les pertes, afin de préserver le pool d'azote pour les espèces de fin de succession (Schimel et al., 1998). Dans les sites très peu fertiles, où les espèces riches en polyphénols dominent, ces mêmes mécanismes ont pour fonction de maximiser la récupération des nutriments de la litière et de minimiser les pertes hors de l'écosystème (Northup et al., 1998).

1.5 LES BOIS RAMÉAUX FRAGMENTÉS (BRF)

1.5.1 DÉFINITION

On entend par BRF les rameaux et les petites branches vivantes (incluant ou non le feuillage) dont le diamètre ne dépasse pas 7 cm et qui ont été fragmentés (Lemieux, 1986). Pour plus de précision dans les termes utilisés, on définit, arbitrairement, le rameau comme étant la partie de l'arbre dont le diamètre est inférieur à 3 cm et la petite branche, la partie de diamètres compris entre 3 et 7 cm. Le terme branche englobe, quant à lui, tous les diamètres supérieurs à 7 cm.

La fragmentation peut être exécutée par une fragmenteuse à couteaux pour produire ce qu'il est communément convenu d'appeler copeaux, dont la taille a une importance significative.

1.5.2 EXPÉRIMENTATIONS ANTÉRIEURES RELATIVES À L'APPLICATION DE BRF

Plusieurs expérimentations relatives à l'application de BRF ont été effectuées en agriculture (N'Dayegamiye et Dubé, 1986; Beauchemin et al., 1990, 1992a, 1992b; N'Dayegamiye et Angers, 1993; Larochelle, 1994; Gasser et al., 1995; Tremblay et Beauchamp, 1998) ainsi qu'en foresterie (St-Amand et Lauzon, 1995; Pettigrew, 1998).

En appliquant des BRF de feuillus (principalement érable (*Acer saccharum*), bouleau (*Betula* sp.) et frêne (*Fraxinus* sp)) tous les deux ans, sur un loam graveleux appartenant au sous-groupe génétique des podzols à gley acides (pH 4,9), N'Dayegamiye et Dubé (1986) ont noté une forte immobilisation de l'azote dans le sol, entraînant une baisse de rendement des végétaux cultivés. Des résultats semblables ont également été notés par d'autres auteurs (Beauchemin et al., 1990, 1992a; Larochelle, 1994; Pettigrew, 1998). Mais l'immobilisation de l'azote devient de moins en moins intense lors de la deuxième incorporation de copeaux et les rendements deviennent alors significativement plus élevés que chez le témoin (N'Dayegamiye et Dubé, 1986). Beauchemin et al. (1990) notent également que l'immobilisation ne persiste pas l'année suivant l'application des BRF. Ceci serait probablement dû à une reminéralisation de l'azote du sol durant la deuxième année, ainsi qu'à un début de minéralisation nette des copeaux à la fin de cette période (N'Dayegamiye et Dubé, 1986; Beauchemin et al., 1990).

Pour pallier au déficit azoté lors de la première année, plusieurs auteurs suggèrent d'ajouter une source d'azote (lisier ou engrais chimique) lors de l'épandage des BRF (N'Dayegamiye et Dubé, 1986; Beauchemin et al., 1990, 1992a; Larochelle, 1994; Gasser et al., 1995; Tremblay et Beauchamp, 1998). D'après Larochelle (1994), une deuxième solution pour minimiser l'immobilisation de l'azote serait d'augmenter la taille des fragments et le diamètre des branches. N'Dayegamiye et Dubé (1986), quant à eux, ont noté que l'introduction d'une légumineuse dans l'assolement peut contribuer à diminuer l'effet d'immobilisation de l'azote. Dès lors que l'on ajoute l'azote nécessaire, les rendements dans les parcelles avec BRF sont identiques ou supérieurs à ceux du témoin (Beauchemin et al., 1990). Cependant, N'Dayegamiye et Dubé (1986) précisent que, la première année, malgré l'incorporation combinée de BRF et de lisier annulant l'effet dépressif de l'azote, les rendements restent inférieurs à ceux du témoin.

Tremblay et Beauchamp (1998), étudiant l'impact de l'incorporation des BRF sur un loam sableux initialement pauvre en phosphore, ont observé une immobilisation du phosphore par les microorganismes du sol. Pettigrew (1998) note également une immobilisation du phosphore à la suite d'une application de BRF en paillis sur un sol forestier.

Gasser et al. (1995) et Tremblay et Beauchamp (1998) notent, à court terme, une augmentation significative du niveau de carbone organique du sol à la suite de l'application de BRF. N'Dayegamiye et Angers (1993) ont observé, après 9 ans, une augmentation de la teneur en C du sol de 16 à 24% par rapport au témoin à la suite de l'application de BRF seuls, et de 16 à 37% par rapport au témoin à la suite de l'application de BRF complétés d'azote. N'Dayegamiye et Angers (1993) ont noté que l'action des BRF à long terme porte majoritairement sur les fractions stables de la matière organique (fractions lourdes et humines), mais aussi sur la fraction légère, plus labile. En effet, ces auteurs ont calculé des teneurs en humine de 25 à 60% plus élevées par rapport au témoin, alors que les quantités d'acides humiques n'ont pas été modifiées. De même, les fractions lourdes, constituées de matière organique humifiée associée aux particules d'argile, ont augmenté de 17% par rapport au témoin. Les fractions légères, quant à elles, constituées de résidus de végétaux, de biomasse microbienne et de composés aliphatiques, étaient 68% plus élevées.

À court terme, l'application de BRF a significativement amélioré le contenu en eau du sol (Beauchemin et al., 1990; Gasser et al., 1995; Pettigrew, 1998; Tremblay et Beauchamp, 1998).

D'après Tremblay et Beauchamp (1998), l'incorporation de BRF a stimulé temporairement le développement des populations de champignons alors que les populations de bactéries et d'actinomycètes sont demeurées stables. L'ajout de BRF au sol provoque aussi une augmentation des populations de la mésofaune du sol (Larochelle, 1994).

Beauchemin et al. (1992b) ont observé que les BRF inhibent significativement la germination du cresson (*Lepidium sativum*). Bien que les extraits d'émondage frais présentaient un pH acide, leur niveau d'acidité ne semble pas être la cause de la phytotoxicité observée. L'existence de substances toxiques, notamment les constituants hydrosolubles tels que les polyphénols, serait probablement à l'origine de cette phytotoxicité (Beauchemin et al., 1992b). Cependant, en conditions au champ, aucune phytotoxicité n'a été observée sur la culture de la pomme de terre (*Solanum tuberosum*) (Beauchemin et al., 1992a). Sur parterre forestier, St-Amand et Lauzon (1995) notent que, lorsque l'épaisseur d'épandage des BRF dépasse 7 cm, le développement des plantes herbacées et des semis ligneux est fortement inhibé.

À court terme et à long terme respectivement, Gasser et al. (1995) et N'Dayegamiye et Angers (1993) n'ont observé aucun changement significatif dans la distribution granulométrique des agrégats stables à l'eau (> 250 μm). Tremblay et Beauchamp (1998) ne notent aucune augmentation du pH du sol. Après 3 ans et 4 ans respectivement, Gasser et al. (1995) et N'Dayegamiye et Dubé (1986) ont noté que l'application de BRF n'a pas modifié la CEC du sol, ce qui démontre une humification lente des copeaux dans le sol (N'Dayegamiye et Dubé, 1986).

1.5.3 CONSTITUANTS DU BOIS RAMÉAL

Tout comme le bois caulinaire, le bois raméal est principalement constitué de cellulose, d'hémicelluloses, de lignine, de protéines, d'acides aminés, de sucres et d'amidon, ainsi que de métabolites secondaires comme les polyphénols, les alcaloïdes, les pigments et les régulateurs de croissance (Fengel et Wegener, 1984; Waring et Schlesinger, 1985; Lemieux, 1986; Haider, 1992). Cependant, la composition chimique ainsi que la concentration en nutriments du bois raméal varient considérablement par rapport à celles du bois caulinaire (Miller, 1984; Lemieux, 1986).

1.5.3.1 Nutriments

1.5.3.1.1 Concentrations en nutriments

Les branches excèdent rarement 1/5^{ème} de la biomasse totale de l'arbre et les rameaux en représentent une très petite partie (Cole et Rapp, 1981; van den Driessche, 1984). Par conséquent, par rapport au contenu de l'arbre total, la fraction des nutriments dans les branches, et particulièrement dans les rameaux, est petite. Néanmoins, les rameaux (surtout la partie écorce) sont des réservoirs importants de nutriments, ces derniers devant être rapidement transportés et utilisés au printemps pour assurer la feuillaison, permettant ainsi à l'arbre d'être temporairement indépendant de l'alimentation par le sol via les racines (van den Driessche, 1984; Alban, 1985).

1.5.3.1.2 Variation des concentrations en nutriments

Les concentrations en nutriments, aussi bien dans le bois que dans l'écorce des branches, décroissent de façon exponentielle avec l'accroissement du diamètre, exception faite pour le calcium contenu dans l'écorce et dont la concentration reste stable (Hendrickson, 1987; Hendrickson et al., 1987; O'Connell, 1997). D'après Hendrickson (1987), cette diminution peut être liée au processus de conservation des nutriments au sein de l'arbre, une partie de ces derniers étant recyclés pour la fabrication de nouvelles pousses, entraînant ainsi une forte baisse de la teneur en nutriments dans le bois et l'écorce des plus grosses branches. Ce même auteur rapporte que la concentration en azote du bois selon le diamètre décroît plus rapidement chez les feuillus que chez les conifères. Toujours selon le diamètre, la concentration en nutriments diminue plus fortement dans le bois que dans l'écorce.

Les concentrations en nutriments varient selon les parties de l'arbre considérées. Les teneurs en N, K, et Mg varient selon cet ordre : feuillage > écorce > bois. Le calcium, quant à lui, varie différemment : écorce > feuillage > bois (Abbott et Crossley, 1982; Hendrickson, 1987). À la suite de l'étude d'un peuplement de Douglas, Ranger et al. (1996) ont trouvé que, quel que soit l'âge du peuplement, la concentration en nutriments suit toujours ce modèle : jeunes aiguilles > vieilles

aiguilles > jeunes rameaux > vieilles branches > écorce de tronc > bois de tronc, sauf pour Ca, dont les concentrations sont plus élevées dans les organes plus âgés.

Les concentrations en nutriments varient également selon les espèces. Ainsi, dans les branches, elles sont plus élevées chez les feuillus que chez les conifères (Williams et Gray, 1974; van den Driessche, 1984; Hendrickson, 1987). Ces concentrations moindres retrouvées dans les branches des conifères sont dues au fait que le feuillage, qui peut persister plusieurs années, est un important organe de stockage des nutriments (Chapin, 1980; Chapin et Kedrowski, 1983; Nambiar et Fife, 1991). Le feuillage des conifères représente, en effet, une plus grande proportion de la biomasse totale de l'arbre comparativement aux feuillus. Par conséquent, une plus grande proportion du contenu total en nutriments de l'arbre se retrouve dans le feuillage des conifères (20-25%) que dans celui des feuillus (8-10%), même si la concentration en nutriments dans le feuillage des conifères est plus faible que dans celui des feuillus (Cole et Rapp, 1981; van den Driessche, 1984). Le feuillage des conifères peut persister longtemps (jusqu'à 25 ans pour l'épinette noire (*Picea mariana*)), ce qui leur permet de s'établir dans des conditions de fertilité faible (Cole et Rapp, 1981). Les concentrations en nutriments varient également au niveau des différentes parties de l'arbre selon les espèces (Hendrickson et al., 1987; Maliondo et al., 1990). Ainsi, chez les feuillus, le bouleau à papier (*Betula papyrifera*) possède de faibles teneurs en cations comparativement aux autres feuillus, mais sa concentration en N est relativement élevée, surtout dans le bois. Pour sa part, le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) possède les concentrations en nutriments les plus élevées, particulièrement dans l'écorce ainsi que dans les composants de petits diamètres. Par contre, chez les conifères, le pin rouge (*Pinus resinosa*) est l'espèce où la concentration en nutriments est la plus faible alors que chez le sapin baumier (*Abies balsamea*) c'est l'inverse (Hendrickson et al., 1987).

Les teneurs en nutriments dans les rameaux varient selon les saisons, les variations étant les plus importantes au printemps et à l'automne (Grigal et al., 1976; Chapin, 1980; van den Driessche, 1984; Alban, 1985; Hendrickson, 1987).

Au printemps, chez les feuillus, on assiste à une translocation très rapide des éléments N, P, K, Ca et Mg des rameaux vers les feuilles, alors que chez les résineux cette translocation est beaucoup plus lente (Luxmoore et al., 1981). De ce fait, les concentrations des nutriments N, P et K dans les feuilles sont les plus importantes à cette période et tendent à diminuer au cours de la saison (Woodwell, 1974; Grigal et al., 1976; Bowersox et Ward, 1977; Chapin et Kedrowski, 1983; Alban, 1985), contrairement aux éléments Ca, S et Fe (Woodwell, 1974). Le magnésium, quant à lui, tend à fluctuer au cours de la saison de croissance sans vraiment suivre de modèle général (Woodwell, 1974; Bowersox et Ward, 1977; Alban, 1985) et sa concentration varie selon les espèces, bien qu'elle soit presque la même à la fin de la saison de végétation, indépendamment des espèces étudiées (Grigal et al., 1976). Luxmoore et al. (1981) ont observé, chez les feuillus, une translocation d'une partie du phosphore des feuilles vers les

rameaux à la fin du mois de mai. D'après ces auteurs, ce cyclage interne du phosphore serait une stratégie importante pour augmenter l'efficacité d'utilisation d'une ressource limitante.

À l'automne, trois ou quatre semaines avant l'abscission des feuilles, le processus de translocation des nutriments du feuillage vers les rameaux intervient (Miller, 1984; van den Driessche, 1984; Alban, 1985; Waring et Schlesinger, 1985; Koslowski et Pallardy, 1997). En terme de quantité, un peu plus de la moitié des éléments les plus mobiles (K, N, P, Mg, et S) sont récupérés et stockés dans les rameaux. Le calcium, élément peu mobile dont la concentration dans les feuilles s'accroît tout au long de la période de croissance, ne subit pas de translocation et est perdu lors de l'abscission (Chapin, 1980; Cole et Rapp, 1981; Luxmoore et al., 1981; Staaf, 1982; Chapin et Kedrowski, 1983; Miller, 1984; van den Driessche, 1984; Alban, 1985; Waring et Schlesinger, 1985). Cet accroissement de la concentration en Ca dans les feuilles âgées résulte à la fois d'un épaississement secondaire, incluant la déposition de pectate de calcium sur la paroi cellulaire, et de l'augmentation du stockage d'oxalate de calcium dans la vacuole des cellules (Waring et Schlesinger, 1985). Chez les résineux, contrairement aux feuillus où les racines et le tronc sont des réservoirs nutritionnels importants, la plus grande partie des nutriments est stockée dans les aiguilles (Bryant et al., 1983; Chapin et Kedrowski, 1983) sans qu'il y n'ait de translocation annuelle vers les rameaux (Chapin et Kedrowski, 1983). Cependant, à la sénescence des aiguilles, cette translocation se produit (Luxmoore et al., 1981; Miller, 1984). La croissance de nouvelles pousses chez les résineux entraîne une diminution de la concentration en nutriments dans les plus vieilles aiguilles (Nambiar et Fife, 1991).

Le lessivage des feuilles au cours de la saison de végétation cause une perte de nutriments significative. Le lessivage est défini comme étant l'enlèvement des substances organiques ou inorganiques des plantes par l'action de solutions aqueuses (pluie, brouillard...) (Tukey, 1970). Les éléments tels que K, Ca, Mg et Mn sont généralement lessivés en grande quantité, alors que N et P sont des éléments peu affectés par le lessivage (Tukey, 1970; Luxmoore et al., 1981; Chapin et Kedrowski, 1983; Miller, 1984). Le lessivage est généralement plus important durant l'automne quant la cuticule des feuilles est altérée et craquelée (Luxmoore et al., 1981).

C'est donc pendant l'automne et l'hiver que les variations en nutriments sont minimales et que les concentrations sont maximales dans les rameaux (Millar, 1974; Hendrickson, 1987). C'est ce que l'on appelle « bois dormant » (Lemieux, 1990).

La richesse du sol influence l'absorption des nutriments par les végétaux et les concentrations en nutriments dans les tissus dépendent de la fertilité du site (Staaf, 1982; Nicolai, 1988; Maliondo et al., 1990; Pâques, 1994; Bauer et al., 1997). Pâques (1994) a étudié le comportement de 15 peuplements artificiels de mélèzes hybrides (*Larix x eurolepis*) provenant de la même origine et plantés sur des sites à géologie très variable (grès, granites, gneiss...) dont le pH varie de neutre à très acide. Il a observé que les concentrations en nutriments dans les aiguilles varient fortement selon le site considéré, surtout pour

Ca, Mg et P. Nicolai (1988) et Bauer et al. (1997) ont trouvé que les concentrations en Ca, Mg et K reflètent les conditions locales de sol. Staaf (1982) a trouvé que la concentration en N dans le feuillage du hêtre (*Fagus sylvatica*) était significativement plus élevée sur les sites à humus de type Mull que sur les sites à humus de type Mor. De même, Maliondo et al. (1990) ont observé que diverses espèces croissant sur des sites riches ont de plus fortes concentrations en N, P, K, Ca et Mg dans les constituants aériens que les même espèces croissant sur des sites pauvres.

1.5.3.2 Polyphénols

1.5.3.2.1 Définition et structure

Le terme phénol est défini comme toute substance possédant au moins un groupement hydroxyle (OH) lié au cycle aromatique. Les composés formés de plusieurs hydroxyles phénoliques sont appelés polyphénols (Waterman et Mole, 1994).

Les polyphénols ont autrefois été considérés comme déchets et, de ce fait, classifiés comme métabolites secondaires car ils n'avaient pas de rôle particulier dans le métabolisme primaire (Northup et al., 1998). Ces métabolites secondaires, définis comme constituants non-structuraux, peuvent être extraits avec des solvants organiques neutres ou à l'eau. Ils incluent : cires, acides gras, alcaloïdes, huiles essentielles, résines, terpènes, tannins et autres substances phénoliques, et pigments (Scheffer et Cowling, 1966).

Les polyphénols sont largement distribués dans tout le règne végétal (Hagerman et Butler, 1991; Waterman et Mole, 1994; Haslam, 1998) et toutes les plantes possèdent une fraction phénolique (Harborne, 1997). Le terme tannin a longtemps été appliqué aux extraits végétaux riches en phénols et capables de transformer les peaux animales en cuir (Waterman et Mole, 1994; Haslam, 1998). Ces composés ont donc été caractérisés plus par leur action tannante vis-à-vis des protéines que par leur structure chimique. Cependant, ce terme s'est généralisé et une certaine confusion sur son emploi est apparue. En effet, beaucoup de ces composés que l'on nomme maintenant tannins n'ont pas d'action tannante sur les peaux (Hagerman et Butler, 1991). Haslam (1998) suggère donc le terme de polyphénols végétaux en remplacement du terme tannins et il propose la définition suivante :

« Composés phénoliques solubles à l'eau, ayant un poids moléculaire compris entre 500 et 3000 daltons et, outre les réactions phénoliques courantes, ayant des propriétés spéciales comme la capacité de précipiter les alcaloïdes, la gélatine et les autres protéines ».

Les polyphénols végétaux peuvent être classifiés en deux catégories (Harborne, 1997) :

- ceux à faible poids moléculaire,

- ceux étant oligomériques ou polymériques, donc de poids moléculaire élevé, nommés tannins (syn. polyphénols végétaux).

Parmi les tannins, on distingue (Hagerman et Butler, 1991; Waterman et Mole, 1994; Harborne, 1997) :

- Les phlorotannins, les moins complexes, mais les moins connus car découverts il y a une dizaine d'années seulement. Ces substances sont issues de la polymérisation du phloroglucinol ou d'unités de phloroglucinol substituées par la suite par des halogènes. Les monomères de phloroglucinol sont liés par un mélange de liens carbone-carbone ou carbone-oxygène formant ainsi un gros polymère (Waterman et Mole, 1994). Cependant, cette classe de polyphénols végétaux ne présente pas d'intérêt ici car elle se retrouve essentiellement chez les algues brunes.
- Les tannins non-hydrolysables, ou tannins condensés ou encore proanthocyanidines. Ces composés sont des oligomères ou des polymères d'unités flavonoïdes liés par des liens carbone-carbone résistant à l'hydrolyse (Hagerman et Butler, 1991). Les proanthocyanidines ont la plus large distribution et se retrouvent chez toutes les fougères et chez toutes les gymnospermes ainsi que chez la moitié des familles d'angiospermes (espèces ligneuses) (Harborne, 1997).
- Les tannins hydrolysables sont les esters de l'acide gallique et de ses dérivés avec les sucres simples (Waterman et Mole, 1994). Ils sont liés par des liens ester carboxyliques, facilement hydrolysables en conditions basiques ou acides, mais aussi par les enzymes de type estérase (Hagerman et Butler, 1991). Les tannins hydrolysables ont une distribution plus réduite. On ne les retrouve que chez les dicotylédones, dans 15 des 40 ordres (Harborne, 1997).

1.5.3.2.2 Variation de la concentration en polyphénols

La concentration en composés phénoliques chez les plantes est très variable et dépend à la fois de l'espèce et des conditions environnementales (Muller et al., 1987; Hagerman et Butler, 1991; Harborne, 1995.). De même, la quantité de polyphénols varie fortement selon les différents organes et selon le stade de développement de la plante (Hagerman et Butler, 1991; Harborne, 1995). De plus, les groupes de polyphénols diffèrent suivant les espèces (Shure et Wilson, 1993). En effet, Shure et Wilson (1993) ont montré que les espèces pionnières à croissance rapide (*Robinia*, *Liriodendron*) possèdent des concentrations plus faibles en tannins hydrolysables et en polyphénols totaux, mais des concentrations plus importantes en tannins condensés que les espèces à croissance lente et tolérantes à l'ombre (*Acer*, *Cornus*). La concentration varie selon la quantité de radiation solaire, une quantité plus importante de polyphénols étant retrouvée chez les plantes croissant en conditions ensoleillées plutôt qu'en conditions ombragées (Waterman et Mole, 1994).

Plusieurs auteurs ont démontré que la teneur en composés phénoliques est corrélée à la fertilité du site (McKey et al., 1978; Muller et al., 1987; Nicolai, 1988; Balsberg Pahlsson, 1989). En forêt tropicale, McKey et al. (1978) ont trouvé que la teneur en polyphénols dans le feuillage était presque deux fois supérieure chez les arbres croissant sur des sites peu fertiles que chez ceux croissant sur des sites riches. De même, en forêt tempérée, Muller et al. (1987), Nicolai (1988) et Balsberg Pahlsson (1989) ont trouvé que la concentration en polyphénols dans le feuillage s'accroît avec la diminution de la fertilité du site. Williams et Gray (1974) rapportent qu'il y a une plus grande diversité et une plus grande quantité de polyphénols dans le feuillage d'une même plante quand celle-ci croît sur des sites à humus de type Mor plutôt que sur des sites à humus de type Mull. Ce mécanisme serait basé sur la balance carbone:nutriments des plantes (Bryant et al., 1983). En effet, d'après ces auteurs, les plantes allouent une plus grande proportion de photosynthats à la production de polyphénols quand la faible disponibilité en nutriments limite la production de nouveaux tissus.

1.5.3.3 Lignine

1.5.3.3.1 Structure

La lignine occupe, parmi les constituants végétaux, la deuxième place en importance après la cellulose (Dommergues et Manganot, 1971; Fengel et Wegener, 1984). Elle ne se retrouve que chez les plantes vasculaires (ptéridophytes et spermatophytes) (Fengel et Wegener, 1984).

La lignine, ou plutôt les lignines, car elles diffèrent d'un groupe systématique à l'autre, sont constituées d'un complexe de polymères aromatiques de poids moléculaire élevé (entre 10 000 et 20 000 daltons, selon le degré de polymérisation), composé d'unités phényl-propane (C6-C3) diversement substituées (Dommergues et Manganot, 1971; Higuchi, 1980; Kirk et Fenn, 1982; Haider, 1992). Dans son état naturel, la lignine, telle qu'on la retrouve chez les végétaux, est représentée par un polymère amorphe nommé protolignine (Panshin et de Zeeuw, 1980). La formation de la protolignine aurait lieu dans la zone cambiale par activation des précurseurs de la lignine, qui sont alors polymérisés dans la paroi cellulaire pour former un très gros polymère tridimensionnel (Panshin et de Zeeuw, 1980).

La cellulose de la paroi cellulaire est physiquement agrégée en très longs brins que l'on nomme microfibrilles (Panshin et de Zeeuw, 1980). La lignine et les hémicelluloses s'accumulent entre les mailles du réseau cellulosique et à la surface des microfibrilles, exerçant ainsi un effet protecteur à l'égard de la cellulose (Kirk et Fenn, 1982). Cet agencement, semblable à celui d'un matériau composite, confère au bois sa rigidité et sa résistance vis-à-vis des microorganismes (Scheffer et Cowling, 1966; Dommergues et Manganot, 1971; Higuchi, 1980; Panshin et de Zeeuw, 1980; Kirk et Fenn, 1982; Hagerman et Butler, 1991).

Les lignines sont classifiées en trois groupes majeurs, basés sur la distribution de leurs précurseurs, soit les alcools coniférylique, sinapique et p-coumarique (Fig. 1.2) (Flaig, 1970; Higuchi, 1980; Kirk et Fenn, 1982; Eriksson et al., 1990; Hagerman et Butler, 1991) :

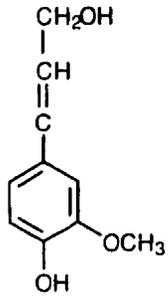
- La lignine des gymnospermes, appelée lignine guaïacyle, est composée principalement d'alcool coniférylique, d'un peu d'alcool p-coumarique, mais pas d'alcool sinapique.
- La lignine des angiospermes ligneuses, appelée lignine guaïacyle-syringyle, est composée de parts égales d'alcool coniférylique et d'alcool sinapique (46%) et à un moindre degré d'alcool p-coumarique (8%).
- La lignine des angiospermes herbacées est un polymérisat d'alcool coniférylique, sinapique et p-coumarique.

Eriksson et al. (1990) rapportent que la lignine guaïacyle-syringyle contient environ 20-21% de groupes méthoxyles comparativement à 15% pour la lignine guaïacyle.

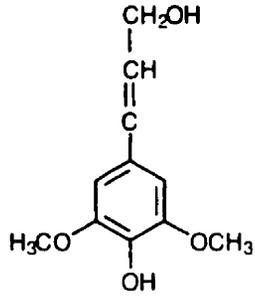
1.5.3.3.2 Variation de la concentration en lignine

Environ 18 à 35% du bois est composé de lignine (Dommergues et Mangenot, 1970; Higuchi, 1980; Kirk et Fenn, 1982). La concentration en lignine est plus élevée chez les gymnospermes que chez les angiospermes (Fengel et Wegener, 1984; Eriksson et al., 1990). De même, cette concentration varie selon les espèces (Melillo et al., 1982; Fengel et Wegener, 1984; Muller et al., 1987; Eriksson et al., 1990). Elle est également moindre dans les branches que dans les rameaux (Edmonds, 1987). Contrairement aux polyphénols, la concentration en lignine dans les tissus végétaux n'est pas corrélée à la fertilité du site (à moins de conditions extrêmes de disponibilité en nutriments) et montre peu de variations au sein d'une même espèce (Muller et al., 1987).

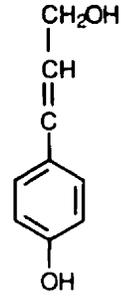
Figure 1.2 : Constituants des lignines (tiré de Flaig, 1970).



Alcool coniférylique



Alcool sinapique



Alcool p.-coumarique

CHAPITRE 2 : IMPACT DE L'APPLICATION DE BOIS RAMÉAUX FRAGMENTÉS (BRF) SUR LES PARAMÈTRES CHIMIQUES ET BIOLOGIQUES D'UN SOL DE FRICHE AINSI QUE SUR LA BIOMASSE ET LA MINÉRALOMASSE VÉGÉTALES

RÉSUMÉ

L'application de Bois Raméaux Fragmentés (BRF), du fait de leur concentration élevée en lignine, serait un moyen intéressant pour augmenter le taux de matière organique des sols. Déjà utilisés en agriculture avec des résultats appréciables, les BRF pourraient être également utilisés pour la restauration du système humique des sols dégradés tels que les friches ou les bancs d'emprunt.

Cette étude a porté sur l'effet des BRF appliqués en paillis sur un sol (sable grossier) perturbé par l'exploitation de matériel graveleux, il y a une trentaine d'années. Quatre traitements ont été mis en place, soit un témoin, un traitement avec de BRF de résineux et deux traitements avec BRF de feuillus. La biomasse microbienne (carbone et azote), les enzymes (phosphatases acide et alcaline, uréase), la biomasse et la minéralomasse végétales, ainsi que les acides fulviques et humiques ont été mesurés après deux ans.

Les résultats relatifs aux biomasses végétales sont confirmés par la littérature, à savoir que l'on observe une diminution de la biomasse pour les traitements soumis à l'application de BRF comparativement au témoin. Par contre, contrairement à la littérature, cet effet se poursuit durant la seconde année. Les autres paramètres ne présentent aucune différence significative. Un meilleur agencement du dispositif et, surtout, des analyses pré-traitement auraient sans doute permis une meilleure détermination des différences, la variation des unités expérimentales étant très élevée.

2.1 INTRODUCTION

Les techniques de restauration des sols dégradés sont orientées vers des processus de végétalisation afin de stabiliser ces sols et de réduire ainsi l'impact de l'érosion (Schiechl et Stern, 1996). Or, dans certains cas, la végétalisation s'avère délicate car le taux de matière organique est faible ou inexistant. Il faut alors importer des amendements organiques, tels que des tourbes, des composts, des résidus d'usines de désencrage, des boues d'épuration...

L'utilisation d'amendements ligneux, tels que les Bois Raméaux Fragmentés (BRF), pourrait donc être une voie intéressante pour rehausser le taux de matière organique de ces sols. En effet, la forte teneur en lignine de ces matériaux pourrait contribuer, lors de sa décomposition, à l'augmentation des substances humiques dont la formation est expliquée par plusieurs auteurs par la théorie des polyphénols (Flaig, 1978; Stout et al., 1981; Haynes, 1986; Haider, 1994; Stevenson, 1994). Selon cette théorie, les acides humiques seraient synthétisés à la fois par les polyphénols issus d'une dégradation plus poussée de la lignine, par les polyphénols issus de biosynthèses microbiennes (mélanines) et par les polyphénols issus directement des végétaux, résultant du pluviollessivage. Ainsi, l'effet des BRF après application pourrait s'avérer moins passager que celui d'autres amendements (N'Dayegamiye et Dubé, 1986).

Les BRF ont déjà suscité un certain intérêt en agriculture (N'Dayegamiye et Dubé, 1986; Beauchemin et al., 1990, 1992a, 1992b; N'Dayegamiye et Angers, 1993; Larochelle, 1994; Gasser et al., 1995; Tremblay et Beauchamp, 1998) et en foresterie (St-Amand et Lauzon, 1995; Pettigrew, 1998). Le principal problème rencontré, à la suite de l'application de BRF, est la forte immobilisation d'azote durant la première année, ce qui peut induire une réduction de la croissance et du rendement des espèces cultivées (Beauchemin et al., 1990, 1992a; Larochelle, 1994; Pettigrew, 1998). Cependant, lors de la seconde année, cet effet s'estompe à cause d'une reminéralisation de l'azote du sol et d'un début de minéralisation nette des BRF (N'Dayegamiye et Dubé, 1986; Beauchemin et al., 1990). N'Dayegamiye et Angers (1993) notent que, à long terme (9 ans), le carbone du sol a augmenté de 16 à 37% par rapport au témoin.

L'objectif de la présente étude est de déterminer si l'application de BRF pourrait rehausser le niveau de matière organique d'un sol (sable grossier) de friche agricole fortement perturbé par l'extraction de gravier et, également, de déterminer quels changements pourraient survenir au niveau de la biomasse de toute la végétation croissant sur ce site et de l'activité microbienne dans le sol (biomasse microbienne, enzymes). L'hypothèse de départ concernant la biomasse végétale est que l'application de BRF devrait influencer négativement la biomasse végétale la première année à cause d'une forte immobilisation initiale de l'azote, mais que cet effet se résorberait durant la seconde année. Concernant le sol,

l'application de BRF devrait induire une augmentation de l'activité microbienne et une augmentation de la matière organique du sol, notamment au niveau des fractions lourdes.

2.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.2.1 DESCRIPTION DU SITE

L'expérimentation a débuté en octobre 1997 à Beaumont (Québec) (70°57'00" N, 46°50'40" O, altitude 50 m). Elle s'est poursuivie sur deux saisons de végétation. Le site de l'expérience a été fortement perturbé il y a une trentaine d'années. Terrain agricole à l'origine, il a servi, par la suite, à l'excavation de matériel graveleux pour la construction de routes. La couche arable a été enlevée et mise en longs talus avec, au milieu, un ruisseau artificiel servant de canal de drainage. C'est sur un de ces talus que le dispositif expérimental a été établi. La végétation, constituée d'espèces pionnières en phase de succession secondaire, est restée intouchée depuis lors.

La végétation environnante est surtout composée de peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.), de cerisier de Pennsylvanie (*Prunus pensylvanica* L.f.) et de sorbier (*Sorbus americana* Marsh.) possédant un faible taux de croissance, ainsi que de framboisiers (*Rubus* sp.), d'épilobe (*Epilobium angustifolium* L.) et de verge d'or (*Solidago rugosa* Ait.) dans les trouées.

Le substratum géologique est classifié comme formation non différenciée composée de shales, de grès et de calcaires (Globensky, 1985). Le sol, sans horizons humiques distincts, peut être classifié comme un régosol orthique. Le site d'expérimentation présente une pente moyenne de l'ordre de 5%.

2.2.2 COLLECTE ET FRAGMENTATION DES RAMEAUX

Huit essences constituent la base des traitements, soit : le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.), l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP.), l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.), le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton), le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrh.), le tilleul d'Amérique (*Tilia americana* L.), le frêne blanc (*Fraxinus americana* L.) et le chêne rouge (*Quercus rubra* L.). Des rameaux ont été récoltés sur des sites différents à partir de la mi-octobre, après la chute des feuilles et en période de dormance de la végétation. À noter qu'à cause d'un phénomène de marcescence des feuilles relatif à ces espèces, le chêne rouge et le hêtre à grandes feuilles possédaient toujours une partie de leurs feuilles. Le diamètre maximal à la base des rameaux était de 5 cm pour l'érable à sucre, le bouleau jaune, le tilleul et le frêne blanc, de 4 cm pour le chêne rouge, de 3 cm pour le hêtre et de 2 cm pour le sapin baumier et l'épinette noire.

La fragmentation des rameaux, effectuée à l'aide d'une fourragère à maïs, a commencé durant la première semaine de novembre et l'épandage a fini avant la mi-novembre, juste avant la première neige

persistante. La taille des fragments était relativement variable, et les essences ne réagissaient pas toutes de la même façon à la fragmentation, notamment le tilleul, dont l'écorce avait plutôt tendance à produire de fines lanières défibrées.

2.2.3 PRÉPARATION DU SITE ET DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL

Le dispositif a été installé sur une surface occupée majoritairement par le framboisier (*Rubus idaeus* L.) et le mûrier (*Rubus alleghaniensis* Porter). Le site a été préalablement débroussaillé et les résidus ont été laissés sur place. Afin d'homogénéiser les surfaces, un broyage des résidus a été effectué à l'aide d'une tondeuse à gazon. Une fois le piquetage des blocs terminé, ces résidus ont été répartis uniformément au râteau sur une épaisseur d'environ 0,5 cm ($50 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$).

Le dispositif comprend six blocs complets aléatoires composés chacun de quatre parcelles correspondant à quatre traitements. Les parcelles forment un carré de 2 m par 2 m (4 m^2). Le premier traitement (T1) est le témoin (aucun apport de BRF), et les trois autres portent sur différents mélanges d'essences. Ces mélanges correspondent grossièrement à la proportion des essences retrouvées dans les différents types de forêt selon un gradient bioclimatique, soit dans le domaine de la forêt résineuse (pessière à sapin) et dans le domaine de la forêt feuillue (érablière à bouleau jaune et érablière à tilleul). Les mélanges ont été effectués sur une base volumétrique. Le deuxième traitement (T2) comprend une proportion de 50% de sapin et 50% d'épinette. Le troisième (T3) comprend une proportion de 50% d'érable, 33% de bouleau et 17% de hêtre. Enfin, le quatrième (T4) comprend une proportion de 49 % d'érable, 17% de tilleul, 17% de frêne et 17% de chêne. Les BRF ont été disposés en paillis sur chaque parcelle à raison de $200 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, soit une épaisseur de 2 cm.

2.2.4 MESURES EFFECTUÉES

2.2.4.1 Caractérisation du sol

Préalablement aux analyses, une aliquote du sol tamisé humide à 5 mm a été séchée à l'air, puis tamisée à 2 mm. L'analyse granulométrique a été effectuée par la méthode de l'hydromètre selon le protocole proposé par Boyoucos (1962). Le fractionnement des sables a été effectué avec des tamis pour les particules supérieures à 50 μm .

L'azote Kjeldahl a été dosé par titrage à l'aide d'un appareil Kjeltac Auto 1030 Analyser après digestion dans une solution de $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-K}_2\text{SO}_4\text{-Se}$ (Bremner et Mulvaney, 1982). L'azote inorganique (NH_4^+ et NO_3^-) a été extrait au KCl 1M (Keeney et Nelson, 1982) et dosé par colorimétrie à l'aide d'un appareil Lachat Quickchem 8000. La capacité d'échange cationique (CEC) a été déterminée avec 0,1M $\text{NH}_4\text{Cl-BaCl}_2$ (Amacher et al., 1990). Le phosphore assimilable a été déterminé par Mehlich-3 (Mehlich, 1984). Le

carbone organique du sol a été mesuré par la méthode de Walkley-Black (Heanes, 1984). Le pH du sol a été déterminé au CaCl₂ (1:2).

2.2.4.2 Biomasse et minéralomasse de la végétation

La biomasse de la végétation, composée surtout de framboisiers, de graminées ainsi que de diverses herbacées, a été récoltée à trois reprises au cours de chaque saison de végétation (derniers jours de mai, premiers jours d'août et derniers jours de septembre des saisons 1998 et 1999). La récolte s'est faite manuellement au sécateur en coupant la végétation au ras du sol. Cette végétation a été séchée au four à 65°C pendant une semaine, puis pesée et broyée à 1 mm à l'aide d'un appareil Tecator Cyclotec. Les éléments majeurs (P, K, Ca, Mg) ont été analysés par spectrométrie d'émission au plasma (ICP, Perkin Elmer Plasma Model 40) après digestion dans un mélange de H₂SO₄-H₂O₂-Se (Parkinson et Allen, 1975). L'azote total a été déterminé par colorimétrie à l'aide d'un appareil Lachat Quickchem 8000 sur le même digestat.

2.2.4.3 Carbone et azote microbiens du sol

À l'automne de la seconde année, la partie supérieure du sol, immédiatement sous les BRF, a été échantillonnée sur une profondeur d'environ 10 cm. Cinq échantillons de sol ont été récoltés dans chaque unité expérimentale, puis mélangés. La méthode de fumigation des sols sous vide au chloroforme a été réalisée en suivant le protocole proposé par Horwath et Paul (1994). Une aliquote de chaque échantillon de sol a été fumigée sous vide dans un dessiccateur avec du chloroforme pendant 24 h, alors qu'une autre aliquote a aussi été placée dans un dessiccateur, mais non fumigée. Le dosage de C a été effectué par la méthode de Walkley-Black (Heanes, 1984). L'azote Kjeldahl a été dosé par titrage à l'aide d'un appareil Kjeltac Auto 1030 Analyser (Bremner et Mulvaney, 1982). Les échantillons non-fumigés servent à rendre compte de C et de N extractibles n'appartenant pas à la biomasse du sol.

2.2.4.4 Enzymes du sol (uréase et phosphatases)

L'uréase a été déterminée au moyen de l'urée résiduelle selon la méthode proposée par Tabatabai (1994). Les phosphatases acides (EC 3.1.3.2) et alcalines (EC 3.1.3.1) ont été déterminées au moyen du *p*-nitrophényl-phosphate (Tabatabai et Bremner, 1969).

2.2.4.5 Dosage des fractions lourdes (acides humiques et humine)

L'extraction des fractions lourdes a été faite selon le protocole suivant :

Dans un Erlenmeyer de 250 mL, 10 g de sol ont été mélangés à 100 mL d'une solution de pyrophosphate de sodium (0,1 M) et soumis à une agitation circulaire à 180 tours min⁻¹ pendant 24 h. La solution a ensuite été filtrée sous vide à l'aide d'un papier Whatman n° 3.

Puis, 10 mL de cette solution ont servi au dosage de C total (fractions lourdes et légères) selon la méthode Wakley-Black (Heanes, 1984), après ajustement du pH à 1 par ajout de HCl 4N. Les fractions lourdes ont alors été précipitées, et les fractions légères sont demeurées en solution. Après centrifugation à 12 000 tours min⁻¹ pendant 30 min, on a récupéré 10 mL du liquide (fractions légères) à partir duquel on a dosé C. Les fractions lourdes ont alors été calculées en soustrayant les fraction légères de C total.

2.2.5 ANALYSES STATISTIQUES

Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du progiciel SAS (SAS Institute, 1996). L'homogénéité de la variance a été vérifiée par le test de Bartlett (Steel et Torrie, 1980). La biomasse et la minéralomasse végétales ont été analysées selon un plan en split-bloc afin de vérifier l'interaction traitement x temps. Le carbone et N microbiens, les enzymes et les acides humiques ont été analysés selon un plan en blocs complets. Les traitements ont été comparés par contrastes orthogonaux : T1 vs T2, T3 et T4; T2 vs T3 et T4; T3 vs T4. Le niveau de probabilité a été fixé à 0,05.

2.3 RÉSULTATS ET DISCUSSION

2.3.1 CARACTÉRISATION DU SOL

L'analyse granulométrique de l'horizon Ah (0-10 cm) révèle les proportions suivantes : sable 86,4%, limon 13,9% et argile 0,0%. Les sables présentent les proportions suivantes : très grossier 13,1%, grossier 31,6%, moyen 28,9%, fin 5,6% et très fin 7,2%. La texture du sol est un sable grossier.

Le sol possède un pH de 4,33, une CEC effective de 4,70 cmol(+) kg⁻¹ et un contenu en C organique de 3,13%. La teneur en N total est de 0,234%. La teneur en N-NO₃⁻ est de 43,7 mg kg⁻¹ et la teneur en N-NH₄⁺ est de 6,44 mg kg⁻¹. La teneur en P disponible est de 50,6 mg kg⁻¹. Les teneurs en K, Ca, et Mg échangeables sont respectivement de 2,16, 0,389 et 0,233 cmol(+) kg⁻¹. La saturation en bases est de 59,2%.

2.3.2 CARBONE ET AZOTE MICROBIENS

Aucune différence significative n'a été observée entre les traitements. Pour le carbone microbien, les valeurs moyennes sont : 418,6 µg g⁻¹ pour T1, 505,1 µg g⁻¹ pour T2, 481,5 µg g⁻¹ pour T3 et 432,2 µg g⁻¹ pour T4. Pour l'azote microbien, les concentrations sont faibles, ce qui a rendu le dosage difficile. Dans

certain cas, on obtient des valeurs négatives reflétant à la fois les variations et les faibles différences observées.

2.3.3 ENZYMES

Toutes les activités biochimiques du sol sont réalisées par des processus enzymatiques (Tabatabai, 1994). De ce fait, l'apport de matière organique au sol devrait résulter en un accroissement de l'activité enzymatique (Dommergues et Mangenot, 1970). Les enzymes du sol sont présentes sous plusieurs formes (Tabatabai, 1994; Dommergues et Mangenot, 1970): (1) libres, telles que les exoenzymes libérées des cellules vivantes et les endoenzymes libérées lors de la dégradation des cellules et (2) liées, telles que celles liées aux constituants cellulaires.

2.3.3.1 Phosphatases

Les phosphatases sont importantes dans la minéralisation du phosphore organique et dans la nutrition des plantes (Tabatabai, 1994). Une large proportion du phosphore total du sol est liée sous forme d'esters phosphates complexés aux composés organiques (Rojo et al., 1990).

D'après les résultats, d'un point de vue quantitatif, les phosphatases acides sont plus élevées que les phosphatases alcalines, ce qui est confirmé par la nature acide du sol. En effet, les phosphatases acides sont prédominantes dans les sols acides, tandis que les phosphatases alcalines le sont dans les sols alcalins (Tabatabai, 1994).

L'analyse des contrastes ne révèle aucune différence significative pour tous les contrastes étudiés, aussi bien pour les phosphatases acides que pour les phosphatases alcalines.

Rojo et al. (1990) ont trouvé que l'activité des phosphatases est liée aux plus grosses fractions du sol (2000-100 µm de diamètre) et est probablement associée aux débris végétaux et à la matière organique la moins humifiée. Dans ces conditions, il est surprenant de ne trouver aucune différence significative entre le témoin (T1) et les autres traitements. Néanmoins, lors de la mise en place du dispositif, la biomasse constituée majoritairement de framboisiers a été broyée sur place aussi bien sur le témoin que sur les autres parcelles. L'activité des phosphatases ne serait donc pas influencée par la quantité et la qualité du matériel appliqué. Également, lors de la mise en place du dispositif, des mesures pré-traitement auraient été nécessaires afin de diminuer la variabilité des traitements, étant donné que, pour cette expérience, la somme des carrés des blocs est importante.

2.3.3.2 Uréase

L'analyse des contrastes ne révèle aucune différence significative entre les traitements.

Pour la biomasse microbienne, les enzymes et les acides humiques, l'absence de différence significative peut être également due au dispositif expérimental. En effet, la somme des carrés des blocs est importante, ce qui est représentatif d'une forte hétérogénéité du sol où repose l'expérimentation. Il aurait été nécessaire d'entreprendre une prise de mesures pré-traitement et ces valeurs auraient ensuite été analysées comme covariables. L'augmentation du nombre de blocs aurait été également une solution envisageable, mais plus contraignante au niveau de la récolte d'échantillons.

2.3.4 CARBONE TOTAL

Aucune différence significative n'a été observée relativement au taux de C du sol. Les valeurs moyennes pour le C total sont de 3,2% pour le témoin, de 3,3% pour le traitement avec résineux, de 3,6% pour l'un des traitements avec feuillus (érable, bouleau et hêtre) et de 3,3% pour l'autre traitement avec feuillus (érable, chêne, frêne et tilleul). Le temps relativement court, à la suite de l'application des BRF, pourrait expliquer ce résultat. Au bout de 2 ans, les BRF n'étaient pas encore complètement décomposés et, de ce fait, n'ont pas contribué à l'augmentation du taux de C du sol. Sur une période plus longue, des auteurs ont noté une augmentation significative du taux de matière organique après 4 ans (N'Dayegamiye et Dubé, 1986) et cette augmentation était encore plus importante après 9 ans (N'Dayegamiyé et Angers, 1993). Des mesures pré-traitement auraient sans doute permis de diminuer la variation observée dans la présente étude.

2.3.5 VÉGÉTATION : BIOMASSE, CONCENTRATIONS EN NUTRIMENTS ET MINÉRALOMASSE

2.3.5.1 Biomasse

Saison 98 - Les contrastes révèlent une différence très significative ($P < 0,01$) entre le témoin et les autres traitements, le témoin ayant une biomasse supérieure aux autres traitements (Tableau 2.1). Il n'y a pas de différence significative entre les autres traitements.

Saison 99 - Les contrastes révèlent une différence très significative ($P < 0,01$) entre le témoin et les autres traitements, le témoin ayant une biomasse supérieure aux autres traitements (Tableau 2.1). Il n'y a pas de différence significative entre les autres traitements.

2.3.5.2 Concentrations en nutriments

Saison 98 - Les contrastes révèlent une différence très significative ($P < 0,01$) pour Ca, le témoin ayant une concentration supérieure à celle des autres traitements (Tableau 2.2). Il n'y a pas de différence significative entre les autres traitements.

Tableau 2.1 : Biomasse végétale par traitement (g m⁻²) pour les saisons 1998 et 1999.

Traitement	Saison 98	Saison 99
T1	429.9	417.2
T2	351.3	357.4
T3	356.0	348.6
T4	343.7	328.4

Tableau 2.2 : Concentrations en nutriments (mg kg^{-1}) dans la biomasse végétale pour les saisons 1998 et 1999.

Saison 98

Traitement	N	P	K	Ca	Mg
T1	72637	9518	79664	23785	6288
T2	68652	9856	83181	21201	6098
T3	68590	9404	79609	22220	6287
T4	69832	9434	81706	21167	6262

Saison 99

Traitement	N	P	K	Ca	Mg
T1	68811	8622	61480	21624	5341
T2	64659	8458	61817	20064	4813
T3	65355	8332	57601	22444	5454
T4	65408	8564	61889	20253	5351

Saison 99 - Les contrastes révèlent une différence significative ($P < 0,05$) pour N, le témoin ayant une concentration supérieure à celle des autres traitements (Tableau 2.2). Il n'y a pas de différence significative entre les autres traitements.

2.3.5.3 Minéralomasse

Saison 98 - Les contrastes révèlent une différence très significative ($P < 0,01$) pour N, P, K, Ca et Mg, le témoin ayant les contenus les plus élevés par rapport aux autres traitements (Tableau 2.3). Il n'y a pas de différence significative entre les autres traitements.

Saison 99 - Les contrastes révèlent une différence très significative ($P < 0,01$) pour N, Ca et Mg et une différence significative ($P < 0,05$) pour P et K, le témoin ayant les contenus les plus élevés par rapport aux autres traitements (Tableau 2.3). Il n'y a pas de différence significative entre les autres traitements.

De telles différences peuvent être attribuées à la fois à l'effet de paillis et à l'effet d'immobilisation de N par les microorganismes du sol à la suite de l'application de BRF. Cependant, l'épaisseur moyenne d'application (2 cm) ne devrait pas affecter physiquement la croissance de la végétation herbacée si l'on se fie aux études de St-Amand et Lauzon (1995). En effet, ces chercheurs notent que le développement des semis ligneux et des plantes herbacées est fortement inhibé lorsque l'épaisseur d'épandage dépasse 7 cm. Dans ce cas, les végétaux se reproduisant par stolons ou par rhizomes sont plus avantagés que ceux se reproduisant par graines. Pourtant, la concentration en nutriments ne présente pas de différence significative la première année sauf pour Ca. Pour cette saison, l'immobilisation de N ne semble donc pas être le facteur limitant. Par contre, la seconde année, on note une différence significative relativement à la concentration en N, ce qui a pu induire une baisse de rendement pour les parcelles amendées avec les BRF. La diminution persistante de la biomasse la seconde année contredit les travaux de N'Dayegamiye et Dubé (1986) et de Beauchemin et al. (1990).

2.4 CONCLUSION

L'expérience n'a révélé aucune modification significative concernant les paramètres autres que les concentrations en nutriments dans la végétation ainsi que les biomasses et les minéralomasses végétales, ce qui contredit les hypothèses de départ.

Les substances humiques n'ont pas subi d'augmentation au bout de deux ans. Ceci est probablement dû à une trop courte durée de l'expérience, si on se base sur les travaux de N'Dayegamiye, Dubé et Angers qui ont noté une augmentation significative du taux de matière organique après 4 ans (N'Dayegamiye et Dubé, 1986), mais surtout après 9 ans (N'Dayegamiyé et Angers, 1993). Ceci signifie que les BRF se décomposent lentement.

Tableau 2.3 : Minéralomasse végétale (g m⁻²) pour les saisons 1998 et 1999.

Saison 98

Traitement	N	P	K	Ca	Mg
T1	9,707	1,311	10,699	3,491	0,864
T2	7,437	1,094	9,182	2,568	0,676
T3	7,298	1,032	8,743	2,804	0,705
T4	7,238	1,008	8,571	2,502	0,675

Saison 99

Traitement	N	P	K	Ca	Mg
T1	2,648	0,378	2,710	1,055	0,242
T2	2,217	0,326	2,405	0,815	0,187
T3	2,214	0,302	2,126	0,916	0,207
T4	2,066	0,296	2,196	0,778	0,194

Pour la biomasse végétale, les différences avec le témoin s'observent la première année mais également la seconde, les BRF induisant une diminution de la biomasse.

Des recherches sur une plus longue période de temps auraient sans doute permis d'observer des différences au niveau de la teneur en matière organique des sols. Au niveau du dispositif, un plus grand nombre de blocs et surtout des analyses pré-traitement auraient été nécessaires afin d'identifier des différences réelles entre les traitements, car la variabilité du terrain était trop importante dans la présente expérience.

CHAPITRE 3 : CARACTÉRISATION DES BOIS RAMÉAUX FRAGMENTÉS (BRF) DE QUELQUES ESPÈCES FEUILLUES ET RÉSINEUSES ET ÉTUDE *IN VITRO* DE LEUR DÉCOMPOSITION

RÉSUMÉ

L'application de Bois Raméaux Fragmentés (BRF) peut être une avenue intéressante pour la reconstitution du système humique des sols dégradés. Plusieurs expériences ont été effectuées tant en agriculture qu'en foresterie. Cependant, les BRF sont des matériaux très hétérogènes, issus principalement des résidus d'émondage de lignes hydroélectriques, ainsi que de la taille et de l'élagage des arbres urbains, et peu d'études de caractérisation en ont été faites. En agriculture, les études sur les BRF ont porté essentiellement sur la mise en disponibilité des nutriments (minéralisation), avec ou sans fertilisation d'appoint, ainsi que sur les effets phytotoxiques potentiels chez les plantes de culture, mais peu sur la décomposition (perte de masse).

La présente étude a porté, en premier lieu, sur la caractérisation (macronutriments, lignine, polyphénols, extractibles, cendres) des principales espèces forestières du Québec, à savoir le bouleau jaune, le chêne rouge, l'épinette noire, l'érable à sucre, le frêne blanc, le hêtre à grandes feuilles, le sapin baumier et le tilleul d'Amérique. Une comparaison avec les parties matures de l'arbre (écorce et bois) a été également effectuée au niveau des macronutriments. En second lieu, une expérience en incubation (six mois) a permis de suivre l'évolution des pertes de masse, ainsi que la minéralisation des espèces seules et des mélanges. Des contrastes non-orthogonaux ont permis de déterminer les effets potentiellement synergiques ou antagonistes des mélanges par rapport aux espèces seules. Des analyses de corrélation et de régression orthogonale ont été effectuées afin de déterminer les facteurs influençant le plus la décomposition.

Les résultats trouvés dans cette étude sont, pour la plupart, en accord avec la littérature, c'est-à-dire que des mélanges d'espèces se décomposent plus rapidement que ne le fait l'espèce de ces mélanges qui, seule, présente la moins bonne qualité de ressource initiale. L'exception observée est que le mélange d'aiguilles de sapin et d'épinette se décompose moins rapidement que les deux espèces seules, présentant ainsi un effet antagoniste assez marqué. L'étude des minéralomasses révèle que, mise à part une immobilisation parfois importante de certains nutriments de source exogène (sol), les mélanges d'espèces induisent un transfert de nutriments par l'intermédiaire des hyphes fongiques, favorisant ainsi la décomposition d'espèces plus récalcitrantes. La décomposition initiale est expliquée par les composés facilement dégradables ou lessivables (nutriments, extractibles et polyphénols), alors que les phases subséquentes sont surtout expliquées par les ratios lignine:N et lignine+polyphénols:N. Le ratio C:N est un bon indice de décomposition lors de la phase initiale (2 mois), expliquant 79% de la variation de la perte de masse, alors que les ratios lignine:N et lignine+polyphénols:N sont de meilleurs indices pour les phases suivantes (6 mois), expliquant respectivement 67% et 70% de la variation de la perte de masse; pour sa part, le ratio C:N n'en explique que 48%.

3.1 INTRODUCTION

Les Bois Raméaux Fragmentés (BRF) sont définis comme étant le produit de la fragmentation de rameaux et de petites branches vivantes (incluant ou non le feuillage) ne dépassant pas 7 cm de diamètre (Lemieux, 1986). Ce matériau est très hétérogène puisqu'il comprend différents constituants (bois, écorce, feuilles, fruits...) et se retrouve souvent sous forme de mélange d'espèces. Il provient principalement des résidus d'émondage de lignes hydroélectriques, ainsi que de la taille et de l'élagage des arbres urbains. Bien qu'étant de faible valeur fertilisante, il peut présenter un certain avantage pour la restructuration humique des sols étant donné son taux élevé en lignine. En effet, plusieurs auteurs expliquent la formation de substances humiques par la théorie des polyphénols (Flaig, 1978; Stout et al., 1981; Haynes, 1986; Haider, 1994; Stevenson, 1994). Les acides humiques seraient synthétisés à la fois à partir des polyphénols issus d'une dégradation plus poussée de la lignine, des polyphénols issus de biosynthèses microbiennes (mélanines) et à partir des polyphénols issus directement des végétaux, résultant du pluviollessivage.

De ce fait, plusieurs expériences relatives à l'application de BRF ont été effectuées en agriculture (N'Dayegamiye et Dubé, 1986; Beauchemin et al., 1990, 1992a, 1992b; N'Dayegamiye et Angers, 1993; Larochelle, 1994; Gasser et al., 1995; Tremblay et Beauchamp, 1998) ainsi qu'en foresterie (St-Amand et Lauzon, 1995; Pettigrew, 1998). Mais le problème majeur, rencontré lors de l'utilisation des BRF, est la faible qualité de cette ressource (C:N élevé), ce qui entraîne, lors de sa décomposition, une forte immobilisation de N la première année, et, par conséquent, réduit la croissance et les rendements des végétaux cultivés (Beauchemin et al., 1990, 1992a; Larochelle, 1994; Pettigrew, 1998).

Pour un macroclimat donné, la décomposition résulte d'interactions complexes entre les organismes du sol, le microclimat (température et humidité), la qualité du substrat et les propriétés physiques de la litière (Swift et al., 1979; Edmonds, 1987; Coûteaux et al., 1995; Aerts, 1997; Moore et al., 1999). La perte de masse est utilisée pour mesurer la décomposition. Elle est due au catabolisme, au lessivage et à la désagrégation du matériau à la suite de la comminution par la pédofaune (Swift et al., 1979; Seastedt, 1984). Sous conditions de macroclimat uniforme, la qualité de la ressource détermine le degré d'immobilisation de N et, par conséquent, la vitesse de décomposition (Aber et Melillo, 1982; McClaugherty et al., 1985; Edmonds, 1987; Coûteaux et al., 1995). On peut schématiquement diviser la décomposition en deux phases en se basant sur la litière d'aiguilles de pin sylvestre (*Pinus silvestris*) (Berg, 1986) : (1) dans la première phase, des concentrations élevées en nutriments tels que N, P et S exercent une forte influence sur la perte de masse des composés plus facilement biodégradables que la lignine (glucides, composés solubles); de même, de fortes concentrations en composés facilement dégradables (composés hydrolysables et cellulose) induisent une forte perte de masse; et (2) dans la seconde phase, le substrat résiduel étant essentiellement constitué de composés lignifiés, la dégradation de ce substrat est alors régulée par la perte de masse de la lignine. Or, la dégradation de la lignine est

négativement affectée par des concentrations élevées en N et est positivement affectée par des concentrations élevées en cellulose dans le matériau lignifié (Kirk et Fenn, 1982; Eriksson et al., 1990; Coûteaux et al., 1995). Berg et McClaugherty (1987) précisent que plus la concentration initiale en lignine est faible, plus la décomposition de la lignine se fait tardivement, car les microorganismes ont une plus grande quantité de sources de carbone facilement disponible.

Plusieurs auteurs ont noté que la décomposition des litières est généralement favorisée par les mélanges d'espèces (Chapman et al., 1988; Taylor et al., 1989b; Fyles et Fyles, 1993; McTiernan et al., 1997; Salamanca et al., 1998; Finzi et Canham, 1998). Cependant, Blair et al. (1990) n'ont observé aucune différence relativement aux taux de décomposition, mais ils ont noté des effets significatifs sur la dynamique de N et sur l'activité de la pédofaune en comparant des litières seules et des mélanges. Les composés récalcitrants, tels que les tannins, peuvent induire une réduction du taux de décomposition des mélanges (Swift et al., 1979). Seastedt (1984), Taylor et al. (1989b) et Salamanca et al. (1998) ont émis l'hypothèse que les nutriments libérés lors de la décomposition de litières de bonne qualité stimulent la décomposition de litières de moins bonne qualité. Cependant, dans ce genre d'étude, il est possible qu'un composant se dégrade plus rapidement qu'un autre sans qu'il y ait forcément interaction (Salamanca et al., 1998). Un environnement physique plus varié, résultant d'un mélange d'espèces, peut aussi expliquer la plus grande vitesse de décomposition des mélanges comparativement aux espèces seules, car il influe sur les populations de décomposeurs (Rustad et Cronan, 1988; Blair et al., 1990) et sur les conditions micro-climatiques (Salamanca et al., 1998). Il ressort également de ces études que l'estimation de la dynamique de N chez les peuplements forestiers mélangés en utilisant les données issues d'espèces seules est inappropriée (Kelly et Beauchamp, 1987; Blair et al., 1990; Salamanca et al., 1998).

L'objectif de la présente étude est, premièrement, de caractériser les rameaux (< 5 cm de diamètre) des principales espèces du nord-est de l'Amérique du Nord quant à leur composition chimique (nutriments, lignine, carbone, extractibles, polyphénols, cendres). En second lieu, une expérience *in vitro* (six mois) a permis de suivre l'évolution de la décomposition (perte de masse) des BRF, ainsi que la minéralisation des espèces seules et des mélanges. Des contrastes non-orthogonaux ont permis de déterminer les effets potentiellement synergiques ou antagonistes des mélanges par rapport aux espèces seules. Des analyses de corrélation et de régression orthogonale ont été effectuées afin de déterminer les facteurs influençant le plus la décomposition.

Les hypothèses de recherche sont :

- Que la décomposition des BRF suivra deux phases distinctes telles que décrites par Berg (1986).

- Que le ratio lignine:N sera un meilleur indice de décomposition que le ratio C:N, ce dernier étant un mauvais indicateur du taux de décomposition pour ce type de matériau, étant donné la nature fortement lignifiée des BRF,
- Qu'il y aura un effet de synergie des mélanges au niveau de la décomposition, ce qui résultera en une meilleure décomposition des mélanges comparativement aux espèces seules.

3.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

3.2.1 RÉCOLTE ET FRAGMENTATION DES RAMEAUX

Les rameaux ont été récoltés sur différents sites mésiques (région de Québec et Saint-Damien) après la chute des feuilles, à la fin du mois d'octobre 1999, et réduits en copeaux à l'aide d'une fourragère à maïs. Le diamètre maximal des branches, toutes espèces confondues, était de 5 cm. Les copeaux ont été mis à sécher en serre à l'air libre à 28°C. Afin de les homogénéiser, les BRF ont été tamisés et les portions comprises entre 3,35 mm et 25 mm ont été conservées. Les espèces étudiées étaient : le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton), le chêne rouge (*Quercus rubra* L.), l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP.), l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.), le frêne blanc (*Fraxinus americana* L.), le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrh.), le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et le tilleul d'Amérique (*Tilia americana* L.).

Afin d'effectuer des comparaisons, le bois mature a été prélevé, sur le même site, à l'aide d'une perceuse à hauteur de poitrine (1,30 m) sur une profondeur de 15 à 20 cm selon le diamètre de l'arbre. Les arbres échantillonnés possédaient un diamètre compris entre 30 et 45 cm. L'écorce a également été prélevée du rhytidome jusqu'au cambium, exclu. Les lichens ont été enlevés.

Pour les conifères, un ratio aiguilles:rameaux, sur une base de masse anhydre, a été déterminé en faisant sécher, à l'air libre dans une serre à 28°C, les rameaux entiers pendant 10 jours. Le ratio obtenu est de 0,66 pour l'épinette noire et de 0,73 pour le sapin baumier. Les aiguilles et les rameaux ont été séparés et pesés. Ensuite, les rameaux ont été fragmentés et appliqués comme base de traitement. Les aiguilles ont également été appliquées comme base de traitement.

3.2.2 MISE EN PLACE DU DISPOSITIF

La récolte du sol a été effectuée sur un ancien terrain agricole, de la région de Beaumont, fortement perturbé par l'exploitation de gravier. Ce sol est sans horizons humiques distincts, peut être classifié comme un régosol orthique et repose sur un substratum géologique classifié comme formation non différenciée et composé de shales, de grès et de calcaires (Globensky, 1985). Seuls les 10 premiers cm

de sol ont été récoltés et tamisés à 5 mm. Les racines et autres résidus végétaux grossiers ainsi que les vers de terre ont été enlevés. Bien que Taylor et Parkinson (1988) préconisent de garder le sol intact pour effectuer des expériences en incubation, le sol a été ici bien homogénéisé à l'aide d'un mélangeur à ciment puisqu'il ne présentait pas d'horizons caractéristiques et que l'étude portait essentiellement sur le devenir des BRF.

Le sol a été disposé dans des pots en plastique de 1 L ayant la forme d'un cône tronqué ($D = 13$ cm, $d = 10$ cm et $h = 9,5$ cm). Le fond des pots a été garni d'un filet de nylon d'un maillage de 1 mm afin d'éviter les pertes de sol par les trous de drainage. Les trous de drainage latéraux ont été bouchés à l'aide de ruban adhésif.

Un filet de nylon de mailles de 1 mm a été déposé à la surface du sol afin de mettre les BRF. D'après Taylor et Parkinson (1988), le diamètre des mailles ne gêne ni l'établissement des hyphes fongiques dans le substrat, ni l'activité de la pédofaune. Ces auteurs ne notent donc aucune inhibition induite par le filet et précisent que son influence n'induit qu'une erreur minime dans l'estimé du taux de décomposition.

Le dispositif se présente comme un plan complètement aléatoire. Il comprend 17 traitements et 18 répétitions (Tableau 3.1). Ce dispositif a été conçu pour une durée de 6 mois avec une récolte de pots tous les 60 jours. Le nombre de pots récoltés (répétitions) a augmenté avec le temps : 5 pots de chaque traitement pour la première récolte, 6 pour la seconde et 7 pour la troisième. Toutes les deux semaines, les pots ont été changés de place de façon aléatoire à l'intérieur de la serre.

La température a été maintenue aux alentours de 26°C, mais n'était pas constante et présentait des variations d'une amplitude de 3°C en cours de journée. Elle a été enregistrée continuellement à l'aide d'un thermomètre à rouleau. L'humidité a varié beaucoup dans la serre. Afin de maintenir une humidité relativement constante, une bâche de polyéthylène blanche a été disposée sur les pots. Un arrosage à l'eau déminéralisée tous les deux jours a évité un assèchement excessif et a permis de garder l'humidité du sol près de la capacité au champ.

La masse anhydre appliquée a été de 22,6-23,7 g de matériau pour les différents traitements (Tableau 3.1). Ceci représente un épandage anhydre de $4,3 \text{ t ha}^{-1}$. Les traitements 13 à 17 correspondent à des mélanges effectués sur une base pondérale. Ces mélanges ont été choisis arbitrairement en fonction de la proportion des essences retrouvées dans les différents types de forêt selon un gradient bioclimatique, soit dans le domaine de la forêt résineuse (pessière à sapin) et dans le domaine de la forêt feuillue (érablière à bouleau jaune et érablière à tilleul).

Tableau 3.1 : Description des traitements pour l'expérience *in vitro*.

Traitement	Description	Code
BJ	Bouleau jaune	1
CHR	Chêne rouge	2
EPN	Épinette noire	3
EPN(SA)	Épinette noire (sans aiguilles)	4
ERS	Érable à sucre	5
FRA	Frêne blanc	6
HEG	Hêtre à grandes feuilles	7
SAB	Sapin baumier	8
SAB(SA)	Sapin baumier (sans aiguilles)	9
TIL	Tilleul d'Amérique	10
EPN(AIG)	Épinette noire (aiguilles seules)	11
SAB(AIG)	Sapin baumier (aiguilles seules)	12
ERS+BJ+HEG	Mélange 50% - 33% - 17%	13
ERS+CHR+FRA+TIL	Mélange 49% - 17% - 17% - 17%	14
EPN+SAB	Mélange 50% - 50%	15
EPN(SA)+SAB(SA)	Mélange 50% - 50%	16
EPN(AIG)+SAB(AIG)	Mélange 50% - 50%	17

3.2.3 MESURES EFFECTUÉES

3.2.3.1 Caractérisation du sol

Préalablement aux analyses, une aliquote du sol tamisé humide à 5 mm a été séchée à l'air, puis tamisée à 2 mm. L'analyse granulométrique a été effectuée par la méthode de l'hydromètre selon le protocole proposé par Boyoucos (1962). Le fractionnement des sables a été effectué avec des tamis pour les particules supérieures à 50 µm.

L'azote Kjeldahl a été dosé par titrage à l'aide d'un appareil Kjeltex Auto 1030 Analyser après digestion dans une solution de H₂SO₄-K₂SO₄-Se (Bremner et Mulvaney, 1982). Le N inorganique (NH₄⁺ et NO₃⁻) a été extrait au KCl 1M (Keeney et Nelson, 1982) et dosé par colorimétrie à l'aide d'un appareil Lachat Quickchem 8000. La capacité d'échange cationique (CEC) a été déterminée avec 0,1M NH₄Cl-BaCl₂ (Amacher et al., 1990). Le phosphore assimilable a été déterminé par Mehlich-3 (Mehlich, 1984). Le dosage de C du sol a été effectué par la méthode de Walkley-Black (Heanes, 1984). Le pH du sol a été déterminé au CaCl₂ (1:2).

3.2.3.2 Caractérisation des BRF

Humidité - L'humidité des copeaux a été déterminée par séchage au four à 65°C pendant 48 h. L'humidité des sciures, pour l'analyse de la lignine, a été déterminée par séchage au four à 103°C pendant 24 h.

Masse volumique - La masse volumique anhydre des BRF (copeaux séchés à 65°C) a été calculée à l'aide d'un contenant de 25 L à partir des copeaux séchés à l'air (5% d'humidité relative). Le retrait est considéré comme négligeable.

Analyses chimiques - Les matériaux (copeaux et aiguilles) ont été analysés par espèce et par traitement. Cependant, pour les analyses de départ relatives aux mélanges, les concentrations en nutriments ont été pondérées selon le pourcentage de distribution des espèces présentes dans le mélange.

Les BRF ont été séchés au four à 65°C pendant 48 h et broyés à 1 mm à l'aide d'un appareil Tecator Cyclotec. Une aliquote a été digérée dans un mélange de H₂SO₄-H₂O₂-Se (Parkinson et Allen, 1975) et les éléments P, K, Ca et Mg ont été dosés par spectrométrie d'émission au plasma (ICP, Perkin Elmer Plasma Model 40). L'azote total a été déterminé sur le même digestat par colorimétrie à l'aide d'un appareil Lachat Quickchem 8000.

Dosage de la lignine - Les copeaux ont été broyés à 2 mm à l'aide d'un appareil Wiley-Mill (model 4) et tamisés. Seule la partie comprise entre 30 et 70 mailles a été conservée, la limite inférieure permettant d'éviter les problèmes relatifs à la filtration et la limite supérieure permettant d'éviter les problèmes relatifs à l'extraction (suffisamment petite pour pouvoir tout extraire). Afin de ne pas surestimer le pourcentage final de lignine, les extractibles du bois ont été préalablement extraits en séquence :

- 1) à l'aide de la méthode standard à l'éthanol-toluène (norme G.13 et G.20) (ACPP, 1997) modifiée au niveau des proportions : v/v 1 éthanol 95%, 2 toluène.
- 2) à l'eau chaude selon la norme G.4 et G.5 (ACPP, 1997).
- 3) à 1% NaOH selon la norme G.6 et G.7 (ACPP, 1997).

La lignine a été déterminée à l'aide d'une procédure modifiée de la lignine Klason. Pour ce faire on a déterminé à la fois la lignine insoluble à l'acide et la lignine soluble à l'acide. Environ 250 mg de sciure extraite ont été pesés dans une éprouvette, puis on y a ajouté 3 mL de H₂SO₄ 72%. L'éprouvette a ensuite été mise au bain-marie à 30°C pendant 1 h. Par la suite, le contenu de l'éprouvette a été transféré dans un Erlenmeyer de 500 mL en utilisant 84 mL d'eau déminéralisée. La concentration de H₂SO₄ était ainsi de 3%. L'Erlenmeyer a été recouvert d'un Erlenmeyer de 50 mL et mis dans l'autoclave à 125°C durant 1 h. La lignine a été filtrée sur un creuset de porosité F et lavée à l'eau déminéralisée jusqu'à l'obtention d'un pH neutre. Le creuset a ensuite été mis au four à 103°C pendant 24 h afin de déterminer la masse résiduelle de lignine d'après la formule suivante :

$$\text{Lignine (\%)} = (\text{masse de la lignine} / \text{masse anhydre de sciure}) \times 100$$

Pour la partie soluble, on a récupéré 1 mL du filtrat auquel on a ajouté 15 mL de H₂SO₄ 3%. L'absorbance a été mesurée à l'aide d'un spectrophotomètre à 205 nm. La solution de H₂SO₄ a été utilisée comme solution de référence. La lignine soluble a alors été déterminée d'après le calcul suivant :

$$L \text{ a.s.} = [(C.V) / 1000((M_o)(100/100-e))]$$

où :

- L a.s. = concentration de la lignine soluble à l'acide dans la sciure sèche non extraite (%);
- C = concentration de la lignine dans le filtrat (g L⁻¹);
- V = volume total du filtrat (87 mL) (mL);
- M_o = masse anhydre de la sciure extraite (g);
- e = extraits contenus dans la sciure (%).

Dosage des polyphénols totaux - Les polyphénols ont été dosés en utilisant la méthode proposée par Swain et Hillis (1959). L'analyse a été faite à partir de copeaux séchés à l'air et broyés à 2 mm.

L'extraction a été effectuée dans un soxhlet avec du dichlorométhane pendant 4 h. Ensuite les sciures ont été extraites à l'eau chaude sous reflux pendant 3 h. Par la suite, le réactif Folin-Denis a été ajouté. Les polyphénols totaux ont alors été dosés par colorimétrie sur un spectrophotomètre en mesurant l'absorption à 760 nm. La courbe de référence a été étalonnée à l'aide d'un standard d'acide tannique.

Teneur en cendres - La teneur en cendres a été déterminée par perte au feu, selon la norme G.10 (ACPP, 1997), à une température de 575°C pendant 5 h. Le carbone organique a été déduit selon la formule :

$$C.O. = M.O. / 2.$$

où :

C.O. = carbone organique total (%);

M.O. = matière organique du substrat déduite d'après les cendres résiduelles (%).

À noter que toutes les masses et les minéralomasses présentées dans ce travail ont été corrigées en enlevant les cendres, ceci afin d'éviter les erreurs dues à la contamination possible avec le sol.

3.2.4 ANALYSES STATISTIQUES

Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du progiciel SAS (SAS Institute, 1996). L'homogénéité de la variance a été vérifiée par le test de Bartlett (Steel et Torrie, 1980). Pour certains paramètres, une transformation logarithmique s'est avérée nécessaire afin de rendre les variances homogènes et de permettre ainsi les analyses subséquentes. Les comparaisons de traitements ont été faites par des contrastes non-orthogonaux et, de ce fait, un niveau de probabilité de 1% a été retenu.

Également, les facteurs de la matrice (N, P, K, Ca, Mg, extractibles, lignine, polyphénols, C:N, lignine:N et lignine+polyphénols:N) ont été analysés en composantes principales selon la procédure FACTOR de SAS. L'analyse en composantes principales suit les étapes proposées par Manly (1986) et la méthode VARIMAX, laquelle simplifie les colonnes de la matrice et maintient l'orthogonalité des facteurs. Les scores factoriels, un composite de toutes les variables originelles qui sont importantes à la contribution du facteur, ont été calculés pour les 3 composantes principales retenues dans l'analyse.

Le coefficient de corrélation de Pearson a été calculé en utilisant la procédure CORR de SAS. La régression orthogonale a été réalisée par la procédure REG de SAS, à partir des scores factoriels obtenus de l'analyse en composantes principales.

3.3 RÉSULTATS ET DISCUSSION

3.3.1 CARACTÉRISATION DU SOL

L'analyse granulométrique de l'horizon Ah (0-10 cm) révèle les proportions suivantes : sable 86,4%, limon 13,9% et argile 0,0%. Les sables présentent les proportions suivantes : très grossier 13,1%, grossier 31,6%, moyen 28,9%, fin 5,6% et très fin 7,2%. La texture du sol est un sable grossier.

Le sol possède un pH de 4,33, une CEC effective de 4,70 cmol(+) kg⁻¹ et un contenu en C organique de 3,13%. La teneur en N total est de 0,234%. La teneur en N-NO₃⁻ est de 43,7 mg kg⁻¹ et la teneur en N-NH₄⁺ est de 6,44 mg kg⁻¹. La teneur en P disponible est de 50,6 mg kg⁻¹. Les teneurs en K, Ca, et Mg échangeables sont respectivement de 2,16, 0,389 et 0,233 cmol(+) kg⁻¹. La saturation en bases est de 59,2%.

3.3.2 CARACTÉRISATION DES BRF

3.3.2.1 Humidité

Le taux d'humidité des BRF frais est de 57,7% pour le bouleau, de 56,4% pour le chêne, de 56,6% pour l'érable, de 51,9% pour le frêne, de 57,9% pour le hêtre, de 117% pour le tilleul, de 97,4% pour l'épinette (bois+aiguilles) et de 95,3% pour le sapin (bois+aiguilles). La valeur élevée, observée chez le tilleul, est expliquée par Rayner et Boddy (1988) et est due au pourcentage élevé d'éléments de vaisseaux chez cette espèce (55,6%) par rapport aux fibres (36,1%). En comparaison, le bouleau jaune possède 21,4% et 63,8% d'éléments de vaisseaux et de fibres respectivement (Rayner et Boddy, 1988). Chez les feuillus, la teneur en humidité est moins élevée dans le bois d'aubier (83%) comparativement à celui des conifères (149%) (Rayner et Boddy, 1988). L'humidité des BRF de feuillus rapportée par Tremblay (1995) est en moyenne de 43%.

3.3.2.2 Masse volumique apparente

La masse volumique apparente varie beaucoup en fonction de l'espèce. Elle est de 140 kg m⁻³ pour le bouleau, de 120 kg m⁻³ pour le chêne, de 130 kg m⁻³ pour l'érable, de 150 kg m⁻³ pour le frêne, de 120 kg m⁻³ pour le hêtre, de 80 kg m⁻³ pour le tilleul, de 160 kg m⁻³ pour l'épinette et de 170 kg m⁻³ pour le sapin. Ceci est dû avant tout à l'indice de foisonnement, c'est-à-dire au volume d'air résiduel, et la variation est importante selon la taille et la forme des copeaux. La répartition des fragments est très variable selon les espèces. La masse volumique des résineux avec aiguilles est plus importante à la fois à cause d'une plus grande homogénéité du matériel et d'une taille plus petite des fragments (forte proportion d'aiguilles). C'est pourquoi on retrouve de telles variations dans la littérature. Tremblay (1995) trouve une masse volumique apparente humide comprise entre 129 et 159 kg m⁻³ et une masse volumique apparente

anhydre comprise entre 69,9 et 82,3 kg m⁻³, et ce, pour une dimension de copeaux de 3,62 cm³. Beauchemin et al. (1990) rapportent une masse volumique apparente de 270 kg m⁻³.

3.3.2.3 Ratio C:N

Le ratio C:N calculé ici (82-212 pour les feuillus et 291-299 pour les résineux sans aiguilles) est généralement plus élevé que celui retrouvé dans la littérature : 84 pour Beauchemin et al. (1990), 86 pour N'Dayegamiye et Angers (1993), 47-117 pour Tremblay (1995), et 94 pour Gasser et al. (1995). Ceci est dû au fait que certains de ces auteurs ont employé des branches en feuillaison ainsi que des diamètres de plus petites dimensions, ce qui fait baisser le ratio C:N étant donné que les concentrations en nutriments décroissent de façon exponentielle avec l'augmentation du diamètre (Hendrickson, 1987). Par contre, le ratio C:N observé par Larochelle (1994) (80-221) est du même ordre de grandeur que celui retrouvé dans la présente expérience et celui observé par Pettigrew (1998) est plus élevé (233). La méthode de dosage de C et de N peut expliquer de telles différences. Tremblay (1995) rapporte une valeur moyenne de 53% pour C (méthode directe par combustion sèche de C et de N au CNS-1000) contre 49% trouvé ici (méthode indirecte par perte au feu avec un facteur de correction de 2). Mais les différences sont essentiellement au niveau de la concentration en N avec une concentration moyenne de 0,419% (aiguilles seules et bois sans aiguilles exclus) trouvée ici contre 0,790%, en moyenne, pour les valeurs rapportées par Tremblay (1995), ce qui dépeint bien la qualité (présence de feuilles, espèce et petit diamètre) du matériau utilisé. Le site exerce aussi une influence non négligeable, car plus le sol est riche, plus la teneur en N dans les feuilles et les rameaux est élevée (StAAF, 1982; Nicolai, 1988; Maliondo et al., 1990; Pâques, 1994; Bauer et al., 1997).

3.3.2.4 Extractibles et lignine

Les extractibles sont définis comme constituants non-structuraux et peuvent être extraits avec des solvants organiques neutres ou à l'eau. Ils incluent : cires, acides gras, alcaloïdes, huiles essentielles, résines, terpènes, tannins et autres substances phénoliques, et pigments (Scheffer et Cowling, 1966). Leur concentration est plus élevée dans les tissus autres que le bois, comme l'écorce et les racines. Les comparaisons entre les valeurs trouvées ici pour les BRF et celles relevées dans la littérature pour le bois mature et l'écorce doivent se faire avec prudence, surtout en ce qui a trait aux extractibles. En effet, pour le bois mature, Pettersen (1984) n'a pas déterminé les extractibles en séquence, et chaque étape d'extraction se base sur la masse anhydre initiale des sciures non extraites (Tableau 3.2). Ceci peut expliquer pourquoi les valeurs retrouvées dans le bois pour l'extraction à 1% NaOH sont si élevées. Les valeurs plus élevées que la littérature retrouvées dans la présente étude concernant l'extraction à l'éthanol-toluène sont dues à la première extraction, qui enlève plus de composés que les extractions suivantes.

Tableau 3.2 : Composition chimique du bois mature (tiré de Pettersen, 1984).

Espèce	Lignine Klason (%)	Extractibles (%)			Total extr. (%)	Cendres (%)
		1% NaOH	Eau chaude	EtOH/benzène		
BJ	21	16	2	2	20	0,7
CHR	24	22	6	5	33	0,4
ERS	22	15	3	3	21	0,2
FRA	26	16	7	5	28	no
HEG	22	14	2	2	18	0,4
TIL	20	20	2	4	26	0,7
EPN	27	11	3	2	16	0,3
SAB	29	11	4	3	18	0,4

Les extractibles totaux montrent des différences marquées si l'on considère les aiguilles des conifères (Tableau 3.3). En effet, les extractibles sont très élevés pour les aiguilles (42,5% chez l'épinette et 56,2% chez le sapin), ce qui se reflète dans le mélange bois+aiguilles des résineux. Dans ce cas, les concentrations en extractibles des conifères avec aiguilles sont plus élevées que celles des feuillus. Pour les rameaux sans aiguilles, les différences sont moins évidentes, sauf pour le sapin qui possède une concentration plus élevée que les autres espèces (23,8%). Dans le bois mature, les concentrations en extractibles sont plus importantes chez les feuillus que chez les conifères (Pettersen, 1984) alors que c'est l'inverse dans l'écorce (Chang et Mitchell, 1955).

La concentration en lignine, trouvée par Chang et Mitchell (1955), dans l'écorce des conifères est faible (14,4% pour l'épinette et 15,0% pour le sapin) comparativement aux concentrations trouvées par Harun et Labosky (1985) pour d'autres conifères (42,2% pour le pin rouge (*Pinus resinosa*) et 50,0% pour le pin blanc (*Pinus strobus*)) (Tableau 3.4). Pourtant, dans les deux cas, le dosage de la lignine a été précédé par l'extraction des extractibles.

La comparaison des lignines doit être ramenée à la méthode utilisant la lignine Klason, donc, la partie soluble de la lignine trouvée dans la présente étude n'est pas considérée ici. Edmonds (1987) a déterminé, pour le Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) et la pruche de l'Ouest (*Tsuga heterophylla*), que la concentration en lignine décroît en fonction du diamètre, la concentration étant plus forte dans les rameaux (32,8-35,0%) que dans les branches (15,9-25,2%). Ce modèle est confirmé ici pour les résineux. En effet, chez les rameaux de conifères sans les aiguilles, la concentration est de 36,3-37,4% comparativement au bois mature où elle est de 27,0-29,0%. Par contre, ce modèle ne semble pas s'appliquer chez les feuillus, les différences demeurant faibles.

Pour les BRF, la concentration en lignine totale est plus élevée chez les conifères que chez les feuillus (Tableau 3.3). Ceci est confirmé par la littérature relative au bois mature (Fengel et Wegener, 1984; Pettersen, 1984; Eriksson et al., 1990) et aux écorces (Harun et Labosky, 1985). Les faibles concentrations en lignine soluble trouvées pour le bois des conifères sont également confirmées (Stevanovic-Janezic et al., 1995). Parmi les feuillus, le bouleau et le hêtre ont les concentrations les plus élevées (respectivement 30,4% et 29,9%) alors que le tilleul possède la concentration la plus faible (24,8%).

La comparaison des concentrations en lignine mesurées ici à celles trouvées par N'dayegamiyé et Dubé (1986), Larochelle (1994) et Tremblay et Beauchamp (1998) n'est pas possible, étant donné que ces auteurs ont utilisé la méthode van Soest qui sous-estime beaucoup trop la teneur en lignine réelle comparativement à la méthode Klason.

Tableau 3.3 : Concentration (%) en lignine, extractibles, polyphénols et cendres pour les différents traitements.

Espèce	Lignine			Extractibles			Polyphénols	Cendres	
	Klason	Soluble	Total	ETOH-Tol.	Eau chaude	1% NaOH			Total
BJ	25,5	4,99	30,4	5,77	3,10	9,82	18,7	1,95	1,29
CHR	22,9	4,50	27,4	5,84	4,29	8,76	18,9	2,06	1,96
EPN	37,4	1,87	39,2	24,4	6,08	5,01	35,5	2,76	2,78
EPN(SA)	34,2	0,95	35,1	9,03	5,34	5,51	19,9	1,58	1,68
ERS	24,7	3,75	28,5	5,18	2,70	7,53	15,4	1,20	1,99
FRA	22,3	4,53	26,8	11,1	3,09	6,88	21,1	1,21	1,82
HEG	25,5	4,39	29,9	4,51	3,05	8,18	15,7	1,45	1,11
SAB	40,2	2,07	42,3	26,5	7,67	5,62	39,7	2,64	2,58
SAB(SA)	36,3	0,96	37,3	8,74	9,56	5,48	23,8	0,86	1,37
TIL	20,5	4,24	24,8	7,52	4,00	9,65	21,2	1,93	2,11
EPN(AIG)	35,6	2,86	38,4	30,9	5,49	6,08	42,5	4,91	3,47
SAB(AIG)	42,4	6,44	48,9	43,6	7,20	5,40	56,2	5,11	3,67
ERS+BJ+HEG	25,1	4,27	29,4	5,26	2,89	8,40	16,6	1,49	1,61
ERS+CHR+FRA+TIL	23,3	4,09	27,4	6,70	3,26	7,99	17,9	1,47	1,98
EPN+SAB	38,8	1,97	40,8	25,4	6,88	5,32	37,6	2,70	2,68
EPN(SA)+SAB(SA)	35,3	0,96	36,2	8,88	7,45	5,50	21,8	1,22	1,52
EPN(AIG)+SAB(AIG)	39,0	4,65	43,6	37,3	6,34	5,74	49,3	5,01	3,57

Tableau 3.4 : Composition chimique de l'écorce d'arbres matures.

Espèce	Lignine (%)	Extractibles (%) ¹			Total extr. (%)	Cendres (%)
		1% NaOH	Eau chaude	95% EtOH		
BJ	26,3 ¹	28,4	2,3	2,3	33	2,9 ²
CHR	23,3 ¹	22,3	3,6	7,9	33,8	8,2 ³
ERS	27,4 ¹	19,2	2,4	3,9	25,5	4,3 ²
HEG	37,0 ²	-	-	-	-	8,3 ²
EPN	14,4 ¹	28	4,4	14,6	47	2,1 ²
SAB	15,0 ¹	30,6	2,7	3,3	36,6	3,1 ²

¹ Chang et Mitchell (1955)

² Risi (1963)

³ Harun et Labosky (1985)

3.3.2.5 Concentrations en nutriments

La comparaison entre le bois mature, l'écorce et les rameaux doit prendre en compte que les rameaux possèdent une certaine proportion d'écorce. D'après Chornet et Overend (1988), l'écorce constitue entre 5 et 15% de la masse du bois et plus les rameaux sont de faible diamètre, plus la proportion d'écorce par rapport au bois est importante. De plus, étant donné que les espèces ont été récoltées sur des sites différents, bien que mésiques, la comparaison relative aux concentrations en nutriments entre les espèces doit être effectuée avec prudence. Les différences marquées chez le tilleul sont dues à la présence de nombreux gros bourgeons, caractéristiques de cette espèce, et, de ce fait, ils induisent des concentrations élevées en nutriments. À noter également que les valeurs relatives aux concentrations en nutriments pour les résineux (bois+aiguilles) qui sont rapportées dans le texte sont uniquement citées à titre de comparaisons avec les valeurs trouvées par les autres auteurs et ne peuvent être comparées avec les autres espèces et les autres parties de l'arbre (écorce et bois) étant donné la présence des aiguilles.

Azote (N) – La concentration en N est généralement plus importante dans l'écorce que dans les rameaux et demeure très faible dans le bois de tronc (Tableau 3.5). Seul le tilleul montre une concentration plus élevée dans les rameaux. Le chêne et le frêne, contrairement aux autres espèces, montrent un faible écart de concentrations entre l'écorce et les rameaux.

Les concentrations trouvées ici (0,209-0,578% pour les feuillus, 0,165-0,169% pour les résineux sans aiguilles et 0,629-0,702% pour les résineux avec aiguilles) sont plus faibles que celles trouvées par Tremblay (1995) et Tremblay et Beauchamp (1998) (0,72% pour un mélange composé de 86% de feuillus et de 14% de conifères, et récolté à l'automne dans la région de Québec). Par contre, les concentrations sont du même ordre de grandeur que celles trouvées par Larochelle (1994) pour l'érable à sucre (0,36%). Pettigrew (1998), pour le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), rapporte une valeur de 0,21%.

Phosphore (P) – La concentration en P est généralement plus importante dans les rameaux que dans l'écorce et dans le bois, exception faite pour l'érable et le sapin. Le phosphore étant une ressource limitée, les arbres ont développé une stratégie efficace de cyclage pour éviter les pertes (Luxmoore et al., 1981), ce qui pourrait expliquer pourquoi sa concentration est plus importante dans les rameaux.

Les concentrations (252-917 mg kg⁻¹ pour les feuillus, 337-458 mg kg⁻¹ pour les résineux sans aiguilles et 995-1099 mg kg⁻¹ pour les résineux avec aiguilles) sont proches des valeurs trouvées par Tremblay et Beauchamp (1998) (450-1030 mg kg⁻¹), mais sont supérieures à celles trouvées par Pettigrew (1998) (300 mg kg⁻¹).

Tableau 3.5 : Teneurs en nutriments (mg kg⁻¹), en cendres (%) et ratio C:N du bois caulinaire, de l'écorce et des bois raméaux du bouleau jaune (BJ), du chêne rouge (CHR), de l'épinette noire (EPN), de l'érable à sucre (ERS), du frêne blanc (FRA), du hêtre à grandes feuilles (HEG), du sapin baumier (SAB) et du tilleul d'Amérique (TIL).

Bois caulinaire

Espèce	N	P	K	Ca	Mg	Cendres	C:N
BJ	650	57	333	533	78	0,221	768
CHR	940	39	736	1052	41	0,451	530
EPN	290	20	229	855	108	0,212	1720
ERS	665	77	538	834	170	0,337	749
FRA	1040	129	1077	1185	145	0,633	478
HEG	1080	69	921	807	187	0,481	461
SAB	675	40	1246	800	153	0,478	737
TIL	1260	128	742	1478	244	0,551	395

Écorce

Espèce	N	P	K	Ca	Mg	Cendres	C:N
BJ	4400	282	859	8526	294	2,56	111
CHR	3425	162	820	29962	234	9,78	132
EPN	1965	233	1026	9813	397	3,17	246
ERS	4205	265	1744	28679	724	7,67	110
FRA	3865	349	2530	24380	1279	7,74	119
HEG	4355	232	1018	20915	433	7,27	106
SAB	3130	487	2728	5557	490	2,14	156
TIL	5560	329	844	16619	978	4,74	86

Bois Raméaux

Espèce	N	P	K	Ca	Mg	Cendres	C:N
BJ	3362	338	1116	3429	356	1,29	147
CHR	3228	410	1794	5620	443	1,96	152
EPN(SA)	1690	337	952	3692	331	1,68	291
ERS	2092	230	1443	6544	308	1,99	234
FRA	3793	472	1809	4478	576	1,82	129
HEG	2880	252	1217	2560	392	1,11	172
SAB(SA)	1650	458	1974	2938	350	1,37	299
TIL	5776	917	2854	5213	887	2,11	85

Potassium (K) – La concentration en K ne montre pas de patron vraiment défini pour les différentes espèces étudiées. Le bouleau, le chêne, le hêtre et le tilleul ont des concentrations plus élevées dans les rameaux que dans l'écorce. Au contraire, l'épinette, l'érable, le frêne et le sapin présentent des concentrations plus élevées dans l'écorce. La concentration dans le bois est assez élevée si on la compare aux autres nutriments.

Tremblay et Beauchamp (1998) ont trouvé des concentrations supérieures ($2300-6350 \text{ mg kg}^{-1}$) à celles trouvées dans la présente étude ($1116-2854 \text{ mg kg}^{-1}$ pour les feuillus, $952-1974 \text{ mg kg}^{-1}$ pour les résineux sans aiguilles et $2161-3802 \text{ mg kg}^{-1}$ pour les résineux avec aiguilles). Par contre, ces résultats sont semblables à ceux trouvés par Pettigrew (1998) (1900 mg kg^{-1}).

Calcium (Ca) – La concentration en Ca varie grandement selon le type de tissus. Elle est en effet très élevée dans l'écorce, et ce pour toutes les espèces étudiées. Elle est beaucoup plus faible dans les rameaux et demeure très faible dans le bois. Ceci confirme les travaux de Abbott et Crossley (1982) et de Hendrickson (1987). À cause de sa faible mobilité, Ca ne subit pas de translocation des feuilles vers les rameaux et tend à s'accumuler dans les tissus vivants et pérennes de l'arbre (= écorce) (Chapin, 1980; Cole et Rapp, 1981; Luxmoore, 1981; Staaf, 1982; Chapin et Kedrowski, 1983; Miller, 1984; van den Driessche, 1984; Alban, 1985; Waring et Schlesinger, 1985). Ceci explique l'écart entre la concentration retrouvée dans l'écorce et celles retrouvées dans les rameaux et le bois. On peut donc généraliser le modèle suivant quant à la concentration en Ca selon les parties de l'arbre : écorce >>> rameaux > bois.

Les concentrations trouvées ici ($2560-6544 \text{ mg kg}^{-1}$ pour les feuillus, $2938-3692 \text{ mg kg}^{-1}$ pour les résineux sans aiguilles et $4172-5528 \text{ mg kg}^{-1}$ pour les résineux avec aiguilles) sont inférieures à celles rapportées par Tremblay et Beauchamp (1998) ($5700-8042 \text{ mg kg}^{-1}$) et Pettigrew (1998) (8000 mg kg^{-1}).

Magnésium (Mg) – La concentration en magnésium est généralement plus élevée dans l'écorce que dans les rameaux, sauf pour le bouleau et le chêne, et demeure faible dans le bois de tronc.

Les concentrations trouvées ici ($308-887 \text{ mg kg}^{-1}$ pour les feuillus, $331-350 \text{ mg kg}^{-1}$ pour les résineux sans aiguilles et $538-562 \text{ mg kg}^{-1}$ pour les résineux avec aiguilles) sont plus faibles que celles retrouvées par Tremblay et Beauchamp (1998) ($470-1270 \text{ mg kg}^{-1}$) et par Pettigrew (1998) (600 mg kg^{-1}).

Les concentrations élevées trouvées dans l'écorce sont dues à la présence du phloème, où passe la sève élaborée, riche en nutriments. Les variations trouvées en comparant les valeurs de la littérature peuvent être en partie expliquées par la grosseur du diamètre des rameaux qui est plus faible (2,7 cm en moyenne) pour l'expérience de Tremblay (1995) et plus important (moins de 9 cm) pour l'expérience de Pettigrew, la concentration en nutriments décroissant de façon exponentielle en fonction du diamètre (Hendrickson, 1987). Mais aussi, la concentration en nutriments dans les tissus dépend de la fertilité du site (Staaf, 1982; Nicolai, 1988; Maliondo et al., 1990; Pâques, 1994; Bauer et al., 1997). La différence de

fertilité des stations où a été récolté le matériel pourrait être la différence majeure qui explique de telles variations. En effet, d'après Nicolai (1988) et Bauer et al. (1997), les concentrations en Ca, Mg et K reflètent les conditions locales de sol. Or, dans le cas présent, ce sont justement ces concentrations qui représentent un écart important. Également, dans le cas des données fournies par Pettigrew (1998), le peuplier faux-tremble est une espèce qui contient une concentration en Ca élevée dans sa biomasse (notamment au niveau des branches et du feuillage) comparativement aux autres espèces (Perala et Alban, 1982).

3.3.3 ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES

Les trois facteurs issus de l'analyse en composantes principales expliquent 92% de la variance totale (Tableau 3.6). Les valeurs élevées de communalité pour les variables indiquent que la majorité de la variance des variables d'origine est prise en compte par ces facteurs.

Le facteur 1 est composé de N, P, K, de la lignine, des extractibles et des polyphénols. Le facteur 2 est composé des ratios polyphénols:N, lignine+polyphénols:N, lignine:N, C:N, et de Mg. Le facteur 3 est composé de Ca.

Étant donné l'autocorrélation entre les différentes variables, l'interprétation des résultats doit se faire avec prudence. Pour le facteur 1, les nutriments (N, P, K) et les extractibles sont positivement corrélés aux pertes de masses ($P < 0,01$). Ceci est en accord avec la littérature (Berg, 1986, Coûteaux et al., 1995), les nutriments exerçant une forte influence sur la décomposition initiale, alors que les extractibles sont en partie dégradés ou lessivés. Néanmoins, pour ce même facteur, on retrouve une corrélation positive avec la lignine et les polyphénols, ce qui n'est pas représentatif de la réalité, du moins pour la lignine. D'ailleurs, l'analyse de corrélation révèle que la lignine est moins significativement corrélée aux pertes de masse initiales ($P < 0,05$). La corrélation avec les polyphénols peut s'expliquer par le fait qu'il sont fortement corrélés aux extractibles totaux ($r = 0,91$), l'extraction ayant enlevé la grande majorité des phénols simples et des polyphénols hydrolysables ou condensés. De plus, la corrélation a été effectuée avec des espèces présentant des natures polyphénoliques très variées (polyphénols hydrolysables pour le chêne et certains autres feuillus, condensés pour les résineux). Or ces composés sont plus ou moins lessivables selon leur nature et, de ce fait, influencent différemment la décomposition. Également, le graphique de distribution des polyphénols en fonction du temps 1 ne montre pas une distribution linéaire. Donc, la lignine, malgré sa présence dans le facteur 1, ne doit pas être considérée pour expliquer la décomposition initiale des BRF. De même, pour le facteur 2, on retrouve le magnésium négativement corrélé à la décomposition, à l'instar des ratios C:N, lignine:N, polyphénols:N et lignine+polyphénols:N, alors qu'il est positivement corrélé dans l'analyse de corrélation. De toute manière, le magnésium influence peu la décomposition et, par conséquent, ne doit pas être considéré dans ce facteur.

Tableau 3.6 : Résultats de l'analyse en composantes principales.

Variable	Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Communalité
N	0,731	-0,522	0,433	0,995
P	0,791	-0,490	0,234	0,920
K	0,788	-0,439	0,338	0,928
Ca	0,405	-0,213	0,784	0,824
Mg	0,374	-0,765	0,234	0,779
Lignine	0,966	0,100	0,052	0,946
Extractibles	0,917	-0,251	0,291	0,988
Polyphénols	0,746	-0,251	0,578	0,953
C:N	-0,414	0,789	-0,400	0,955
Lignine:N	-0,174	0,837	-0,479	0,961
Polyphénols:N	-0,043	0,905	0,159	0,847
Lig+Pol:N	-0,152	0,846	-0,475	0,965
Valeur propre	4,64	4,33	2,09	(92,2%)

3.3.4 PERTES DE MASSE DES BRF

La perte de masse d'un matériel donné, résultant de la décomposition, est due au catabolisme, au lessivage et à la désagrégation du matériel à la suite de la comminution par la pédofaune (Swift et al., 1979; Seastedt, 1984). Les pertes de masse enregistrées à la fin des trois périodes d'incubation sont présentées à l'Annexe 1 et les résultats des analyses de variance, à l'Annexe 2.

3.3.4.1 TEMPS 1 (2 MOIS)

Le mélange ERS-BJ-HEG a perdu 13,5% de sa masse initiale (Fig. 3.1). Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL a perdu 17,2% de sa masse initiale (Fig. 3.2). Le tilleul a perdu significativement plus de masse (21,8%) que le mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL a perdu significativement plus de masse (17,2%) que le mélange ERS-BJ-HEG (13,5%) (Fig. 3.3).

Le mélange EPN-SAB a perdu 24,1% de sa masse initiale (Fig. 3.4). Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(SA)-SAB(SA) a perdu 12,5% de sa masse initiale (Fig. 3.5). Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG) a perdu 22,2% de sa masse initiale (Fig. 3.6). Les aiguilles de sapin ont perdu significativement plus de masse (26,0%) que le mélange.

L'analyse de corrélation a révélé que, après 2 mois, la perte de masse est corrélée positivement aux teneurs initiales en composés facilement dégradables ou lessivables (N, P, K, Ca, Mg, extractibles et polyphénols) ($P < 0,01$), de même qu'à la teneur initiale en lignine et au facteur 1 ($P < 0,05$), alors qu'elle est corrélée négativement aux valeurs initiales des ratios C:N, lignine:N, lignine+polyphénols:N, et au facteur 2 ($P < 0,01$) (Tableau 3.7).

Quant à elle, la régression orthogonale montre que cette perte de masse est corrélée positivement aux facteurs 1 (N, P, K, lignine, extractibles et polyphénols) et 3 (Ca) ($P < 0,01$), alors qu'elle est corrélée négativement au facteur 2 (polyphénols:N, lignine+polyphénols:N, lignine:N, C:N, et Mg) ($P < 0,01$), ces facteurs expliquant 88,6% de la variation de la perte de masse observée.

La décomposition initiale est surtout due au lessivage des composés solubles tels que les sucres et les acides organiques, ainsi qu'à la dégradation de composés facilement accessibles, mais, également, au

Figure 3.1 : Pertes de masse après 2 et 6 mois d'incubation.

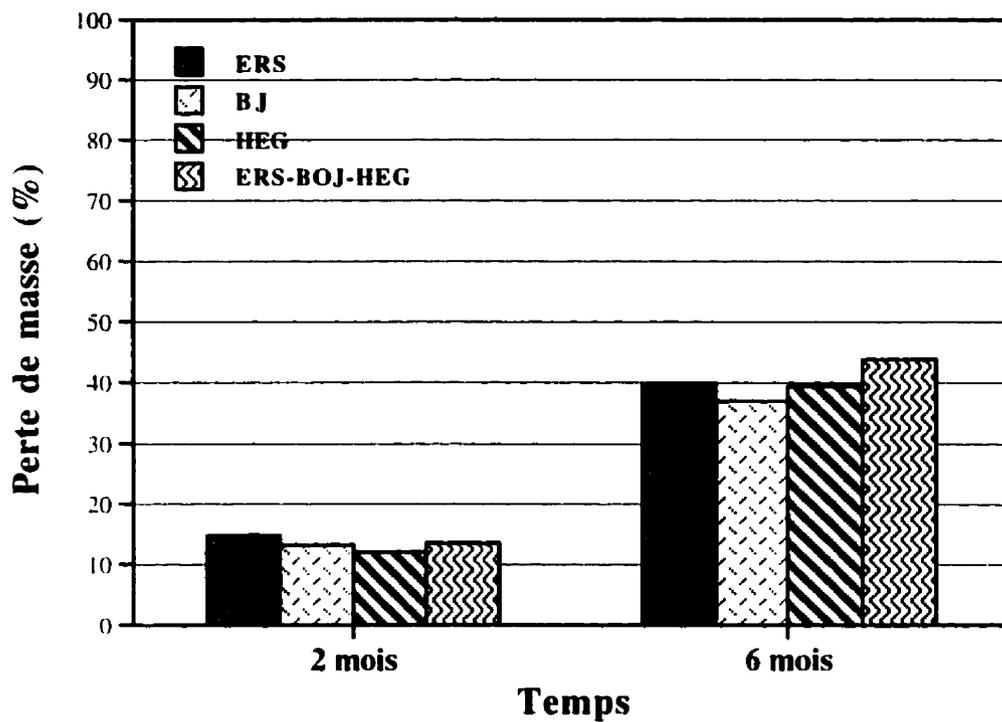


Figure 3.2 : Pertes de masse après 2 et 6 mois d'incubation.

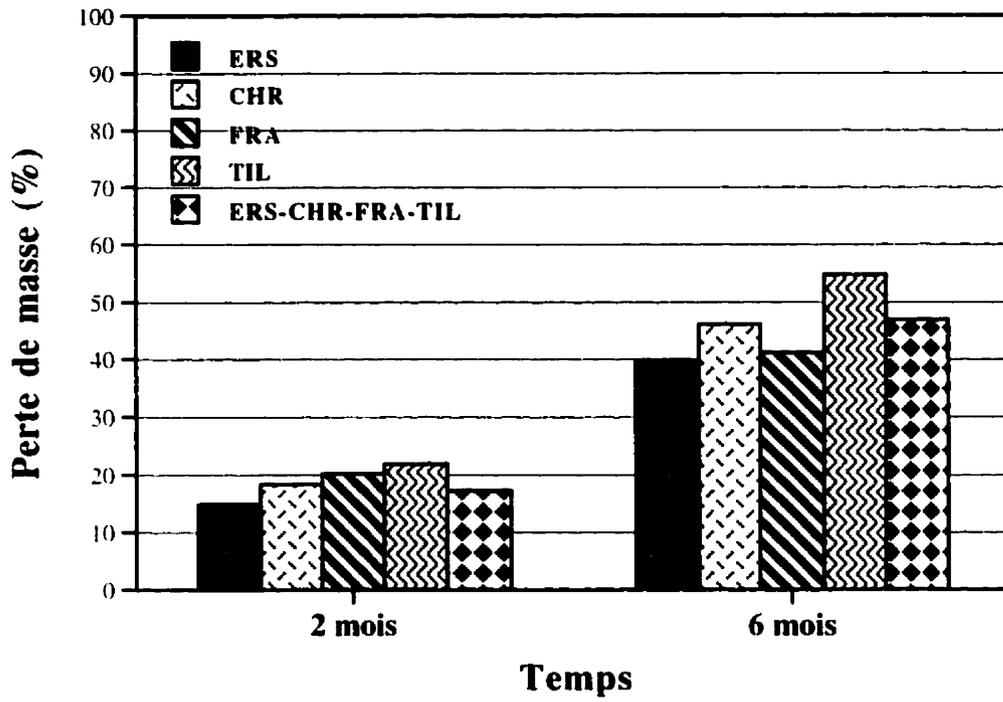


Figure 3.3 : Pertes de masse après 2 et 6 mois d'incubation.

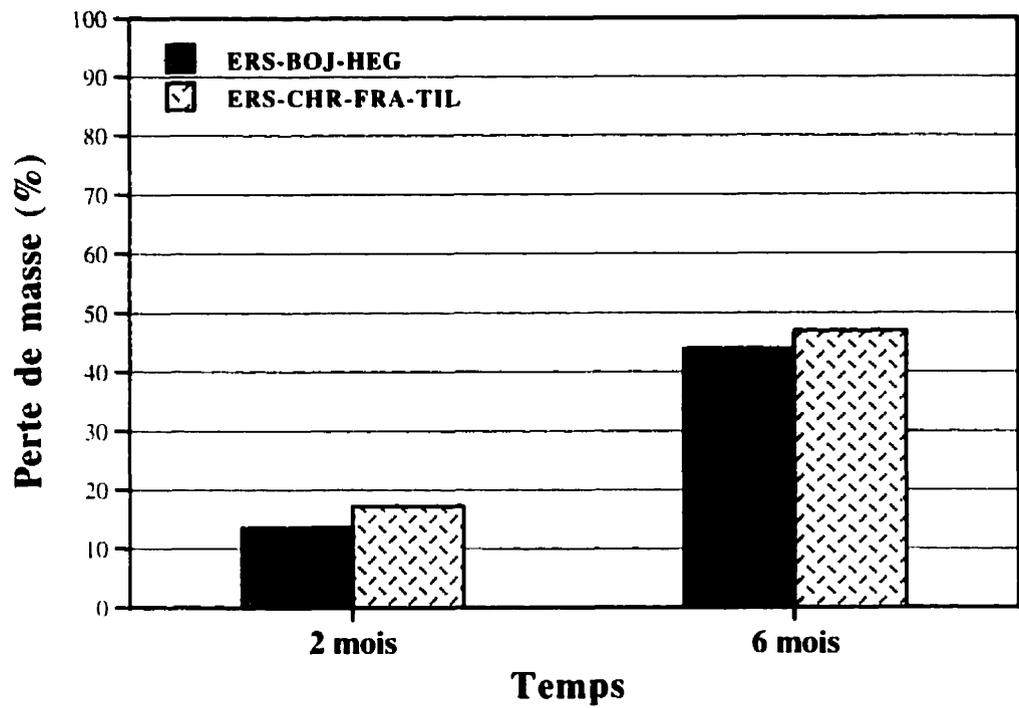


Figure 3.4 : Pertes de masse après 2 et 6 mois d'incubation.

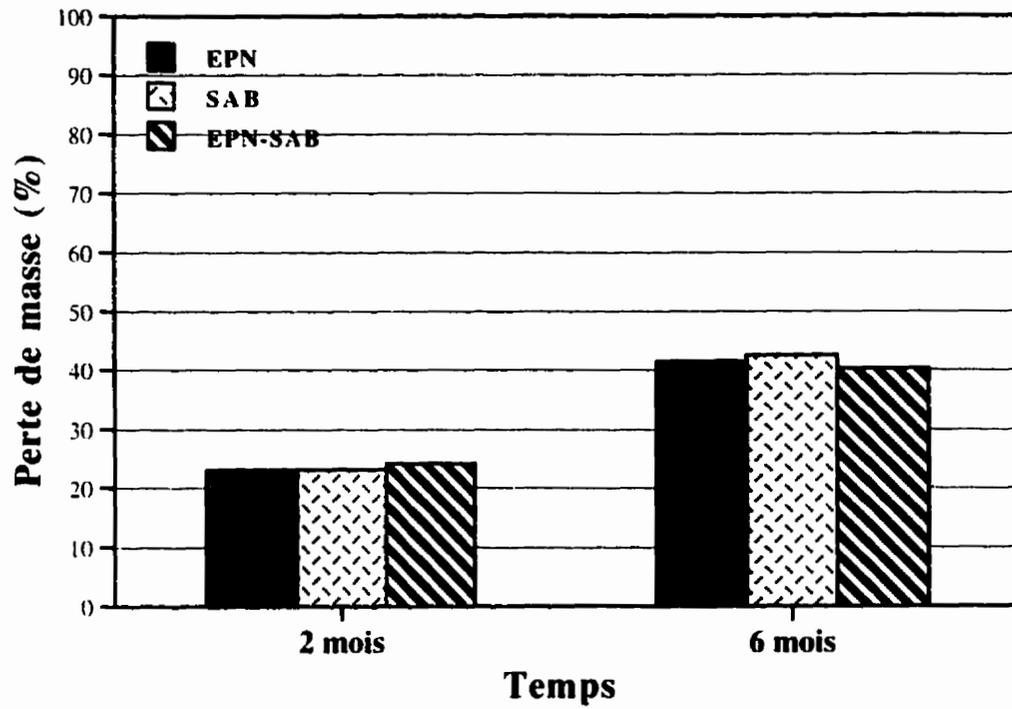


Figure 3.5 : Pertes de masse après 2 et 6 mois d'incubation.

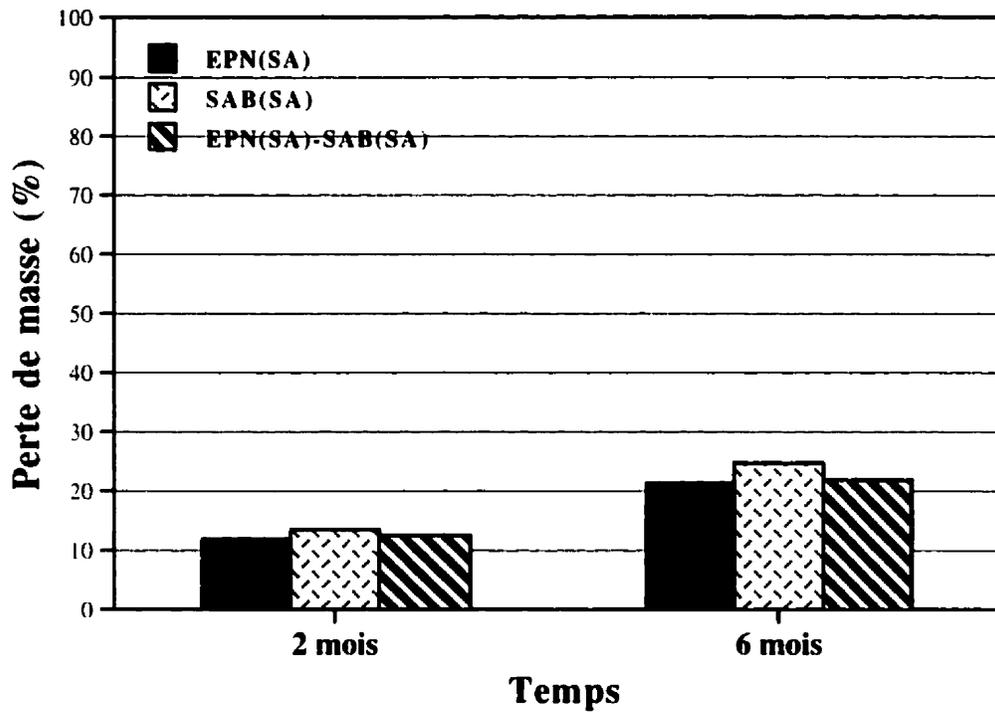


Figure 3.6 : Pertes de masse après 2 et 6 mois d'incubation.

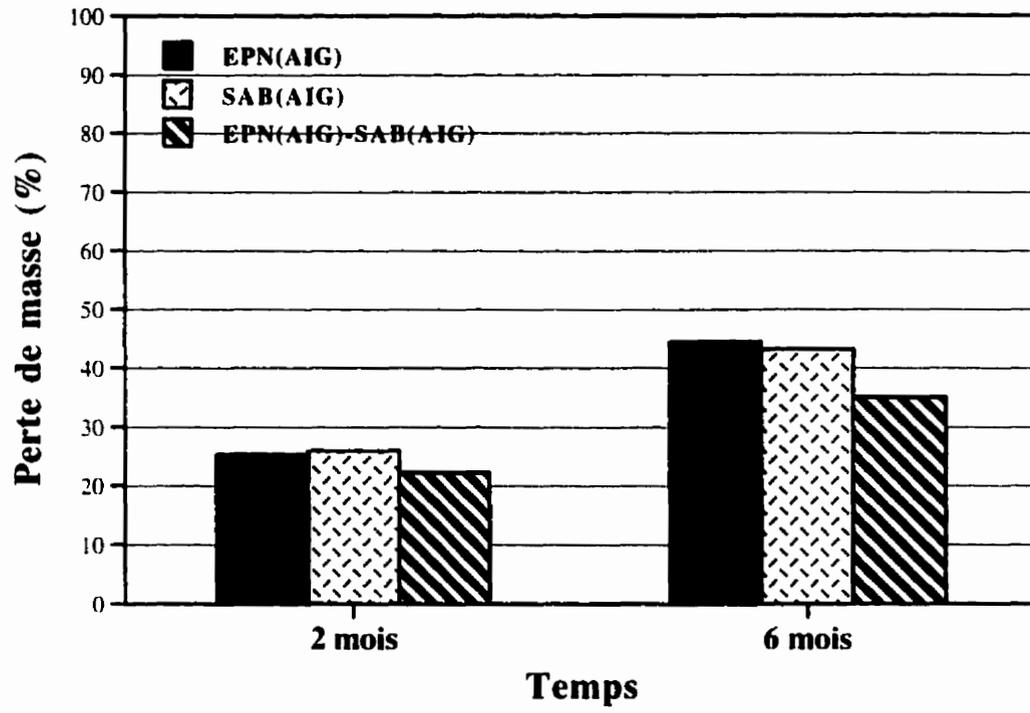


Tableau 3.7 : Matrice des coefficients de corrélation pour les pertes de masse.

	T1	T2	T3	T2T1	T3T2	T3T1	N0	P0	K0	CA0	MG0	L	E1	E2	E3	ET	PO	CN	LN	PN	LPN	F1	F2	F3
T1	1,00	0,86	0,55	0,18	-0,14	-0,02	0,90	0,90	0,87	0,67	0,82	0,52	0,81	0,30	-0,34	0,81	0,76	-0,89	-0,80	-0,58	-0,79	0,59	-0,66	0,32
T2	0,86	1,00	0,78	0,65	0,06	0,35	0,78	0,71	0,70	0,62	0,75	0,20	0,58	-0,07	0,05	0,57	0,68	-0,91	-0,92	-0,58	-0,91	0,25	-0,73	0,52
T3	0,55	0,78	1,00	0,70	0,67	0,82	0,42	0,30	0,33	0,45	0,61	-0,28	0,11	-0,46	0,51	0,10	0,25	-0,69	-0,82	-0,68	-0,84	-0,24	-0,79	0,42
T2T1	0,18	0,65	0,70	1,00	0,34	0,71	0,18	0,04	0,06	0,20	0,23	-0,39	-0,09	-0,58	0,61	-0,10	0,19	-0,44	-0,59	-0,26	-0,59	-0,40	-0,42	0,53
T3T2	-0,14	0,06	0,67	0,34	1,00	0,90	-0,27	-0,36	-0,30	-0,02	0,08	-0,69	-0,52	-0,66	0,76	-0,53	-0,42	-0,03	-0,23	-0,40	-0,26	-0,68	-0,41	0,06
T3T1	-0,02	0,35	0,82	0,71	0,90	1,00	-0,12	-0,26	-0,20	0,08	0,17	-0,69	-0,43	-0,76	0,84	-0,44	-0,23	-0,22	-0,44	-0,41	-0,46	-0,69	-0,50	0,29
N0	0,90	0,78	0,42	0,18	-0,27	-0,12	1,00	0,94	0,94	0,72	0,77	0,68	0,93	0,32	-0,34	0,93	0,94	-0,90	-0,78	-0,42	-0,76	0,73	-0,52	0,43
P0	0,90	0,71	0,30	0,04	-0,36	-0,26	0,94	1,00	0,92	0,57	0,78	0,69	0,89	0,48	-0,47	0,90	0,86	-0,80	-0,65	-0,39	-0,64	0,79	-0,49	0,23
K0	0,87	0,70	0,33	0,06	-0,30	-0,20	0,94	0,92	1,00	0,75	0,75	0,72	0,91	0,50	-0,42	0,93	0,86	-0,77	-0,63	-0,42	-0,62	0,79	-0,44	0,34
CA0	0,67	0,62	0,45	0,20	-0,02	0,08	0,72	0,57	0,75	1,00	0,51	0,41	0,68	0,05	-0,14	0,66	0,74	-0,59	-0,57	-0,20	-0,57	0,40	-0,21	0,79
MG0	0,82	0,75	0,61	0,23	0,08	0,17	0,77	0,78	0,75	0,51	1,00	0,21	0,56	0,12	-0,02	0,57	0,60	-0,79	-0,75	-0,60	-0,75	0,37	-0,77	0,23
L	0,52	0,20	-0,28	-0,39	-0,69	-0,69	0,68	0,69	0,72	0,41	0,21	1,00	0,88	0,78	-0,80	0,89	0,71	-0,37	-0,14	0,03	-0,12	0,97	0,10	0,05
E1	0,81	0,58	0,11	-0,09	-0,52	-0,43	0,93	0,89	0,91	0,68	0,56	0,88	1,00	0,54	-0,64	0,99	0,92	-0,71	-0,54	-0,23	-0,52	0,89	-0,25	0,34
E2	0,30	-0,07	-0,46	-0,58	-0,66	-0,76	0,32	0,48	0,50	0,05	0,12	0,78	0,54	1,00	-0,78	0,59	0,31	-0,01	0,23	0,04	0,25	0,83	0,19	-0,40
E3	-0,34	0,05	0,51	0,61	0,76	0,84	-0,34	-0,47	-0,42	-0,14	-0,02	-0,80	-0,64	-0,78	1,00	-0,63	-0,36	0,04	-0,18	-0,11	-0,19	-0,78	-0,25	0,19
ET	0,81	0,57	0,10	-0,10	-0,53	-0,44	0,93	0,90	0,93	0,66	0,57	0,89	0,99	0,59	-0,63	1,00	0,91	-0,70	-0,52	-0,24	-0,50	0,92	-0,25	0,29
PO	0,76	0,68	0,25	0,19	-0,42	-0,23	0,94	0,86	0,86	0,74	0,60	0,71	0,92	0,31	-0,36	0,91	1,00	-0,76	-0,63	-0,12	-0,61	0,75	-0,25	0,58
CN	-0,89	-0,91	-0,69	-0,44	-0,03	-0,22	-0,90	-0,80	-0,77	-0,59	-0,79	-0,37	-0,71	-0,01	0,04	-0,70	-0,76	1,00	0,97	0,64	0,96	-0,41	0,79	-0,40
LN	-0,80	-0,92	-0,82	-0,59	-0,23	-0,44	-0,78	-0,65	-0,63	-0,57	-0,75	-0,14	-0,54	0,23	-0,18	-0,52	-0,63	0,97	1,00	0,67	1,00	-0,17	0,84	-0,48
PN	-0,58	-0,58	-0,68	-0,26	-0,40	-0,41	-0,42	-0,39	-0,42	-0,20	-0,60	0,03	-0,23	0,04	-0,11	-0,24	-0,12	0,64	0,67	1,00	0,68	-0,04	0,91	0,16
LPN	-0,79	-0,91	-0,84	-0,59	-0,26	-0,46	-0,76	-0,64	-0,62	-0,57	-0,75	-0,12	-0,52	0,25	-0,19	-0,50	-0,61	0,96	1,00	0,68	1,00	-0,15	0,85	-0,48
F1	0,59	0,25	-0,24	-0,40	-0,68	-0,69	0,73	0,79	0,79	0,40	0,37	0,97	0,89	0,83	-0,78	0,92	0,75	-0,41	-0,17	-0,04	-0,15	1,00	0,00	0,00
F2	-0,66	-0,73	-0,79	-0,42	-0,41	-0,50	-0,52	-0,49	-0,44	-0,21	-0,77	0,10	-0,25	0,19	-0,25	-0,25	-0,25	0,79	0,84	0,91	0,85	0,00	1,00	-0,01
F3	0,32	0,52	0,42	0,53	0,06	0,29	0,43	0,23	0,34	0,79	0,23	0,05	0,34	-0,40	0,19	0,29	0,58	-0,40	-0,48	0,16	-0,48	0,00	-0,01	1,00

Temps de décomposition : 2 mois (T1), 4 mois (T2) et 6 mois (T3). Différence de perte entre les temps T2 et T1 (T2T1), les temps T3 et T2 (T3T2) et les temps T3 et T1 (T3T1). Teneurs initiales en N (N0), P (P0), K (K0), Ca (CA0), Mg (MG0), lignine (L), extractibles à l'éthanol-toluène (E1), extractibles à l'eau chaude (E2), extractibles à NaOH (E3), extractibles totaux (ET), polyphénols (PO). Valeurs initiales des ratios C:N (CN), lignine :N (LN), polyphénols:N (PN), lignine+polyphénols:N (LPN). Facteurs de l'analyse en composantes principales : facteur 1 (F1), facteur 2 (F2) et facteur 3 (F3).

lessivage des polyphénols, ce qui entraîne une perte de masse élevée. Le lessivage des polyphénols est indispensable à l'attaque du substrat par les microorganismes selon des phases de succession bien définies (Edwards et al., 1970; Seastedt, 1984). Effectivement, ces substances diminuent la sapidité des litières et, de ce fait, empêchent leur fragmentation par la pédofaune, et donc, les surfaces accessibles par les microorganismes sont réduites (Edwards et al., 1970; Anderson, 1973). En étudiant la décomposition de petites branches sur le terrain, Gosz et al. (1973) n'ont observé de différences significatives qu'à partir du 10^{ième} mois, les feuillus ayant significativement perdu plus de masse que les conifères. Le faible taux de décomposition initial, observé pour certains traitements (résineux sans aiguilles), est associé à la mauvaise qualité de la ressource (Swift et al., 1979).

Donc, après deux mois d'incubation, le tilleul présente une masse résiduelle moins élevée (78,2%) que le mélange ERS-CHR-FRA-TIL (82,8%). Ceci semble normal, puisque l'on compare une espèce présentant la meilleure qualité de substrat (au sens de Swift et al., 1979) à un mélange dont la qualité est moins bonne, même si le tilleul y est présent. Ceci se vérifie également pour la comparaison des deux mélanges, soit celui-ci et le mélange ERS-BJ-HEG qui possède une masse résiduelle de 86,5% et qui est de moins bonne qualité que le mélange ERS-CHR-FRA-TIL. Par contre, les aiguilles de sapin se sont décomposées plus vite que le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG). Pourtant, quand on compare les deux espèces séparément, la qualité du substrat des aiguilles d'épinette est meilleure (moins de lignine, moins de polyphénols, plus faibles ratios C:N et lignine:N). La masse résiduelle des aiguilles est semblable (74,8% pour l'épinette et 74,0% pour le sapin) et diffère pour le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG) (77,8%). Il y aurait donc dans le mélange d'aiguilles un effet antagoniste.

3.3.4.2 TEMPS 2 (4 MOIS)

Le mélange ERS-BJ-HEG a perdu 26,5% de sa masse initiale. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL a perdu 31,8% de sa masse initiale. Le chêne a perdu significativement plus de masse (38,0%) que le mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL ne présente pas de différence significative de perte de masse avec le mélange ERS-BJ-HEG.

Le mélange EPN-SAB a perdu 35,8% de sa masse initiale. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(SA)-SAB(SA) a perdu 19,5% de sa masse initiale. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG) a perdu 34,4% de sa masse initiale. Les aiguilles d'épinette ont perdu significativement plus de masse (42,5%) que le mélange.

L'analyse de corrélation a révélé que, après 4 mois, la perte de masse est corrélée positivement aux teneurs initiales en N, P, K, Ca et Mg et en polyphénols ($P < 0,01$), de même qu'en extractibles ($P < 0,05$), alors qu'elle est corrélée négativement aux valeurs initiales des ratios C:N, lignine:N, lignine+polyphénols:N et au facteur 2 ($P < 0,01$), de même qu'aux valeurs initiales du ratio polyphénols:N ($P < 0,05$) (Tableau 3.7).

La régression orthogonale montre que la perte de masse est corrélée positivement au facteur 1 (N, P, K, lignine, extractibles et polyphénols) ($P < 0,05$) de même qu'au facteur 3 (Ca) ($P < 0,01$), alors qu'elle est corrélée négativement au facteur 2 (polyphénols:N, lignine+polyphénols:N, lignine:N, C:N, et Mg) ($P < 0,01$). Ces trois facteurs expliquent 85,5% de la perte de masse observée.

Donc, après 4 mois d'incubation, le chêne présente une masse résiduelle plus faible (62,0%) que le mélange dans lequel il se retrouve (68,2%). Une explication possible de ce phénomène est la quantité de composés hydrolysables présents chez cette espèce. La caractérisation des BRF de chêne rouge a démontré une forte teneur en extractibles à l'eau chaude (4,29%) comparativement aux autres espèces étudiées, mais également une forte teneur en polyphénols totaux (2,06%). Or, chez le chêne en général, les polyphénols du bois sont majoritairement sous forme hydrolysable plutôt que sous forme condensée alors que les polyphénols de l'écorce sont sous forme condensée (Rowe et Conner, 1979). De plus, les polyphénols sont reconnus comme étant des substances fongistatiques et contribuant également à rendre les litières moins sapides pour la pédofaune (Edwards et al., 1970; Anderson, 1973; Levin, 1976; Swift et al., 1979; Hagerman et Butler, 1991; Harborne, 1997). Une fois ces substances lessivées, l'attaque par les organismes du sol devient alors beaucoup plus facile. En ce qui a trait aux traitements résineux, les aiguilles d'épinette présentent une masse résiduelle plus faible (57,5%) que le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG) (65,6%). Aussi, la masse résiduelle des aiguilles de sapin est de 61,8%, également inférieure au mélange. D'ailleurs, si l'on compare la masse résiduelle pondérée des espèces seules avec la masse résiduelle du mélange initial, on obtient une différence de 9,9%. Cela signifie que la perte de masse plus faible du mélange n'est pas due à la moins bonne qualité de substrat induite par les aiguilles de sapin, et de ce fait, il pourrait exister un effet antagoniste pour ce mélange.

3.3.4.3 TEMPS 3 (6 MOIS)

Le mélange ERS-BJ-HEG a perdu 43,8% de sa masse initiale (Fig. 3.1). Le bouleau a perdu significativement moins de masse (37,0%) que le mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL a perdu 46,9% de sa masse initiale (Fig. 3.2). L'érable a perdu significativement moins de masse (39,7%) que le mélange. Le tilleul a perdu significativement plus de masse (54,7%) que le mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL ne présente pas de différence significative de perte de masse avec le mélange ERS-BJ-HEG (Fig. 3.3).

Le mélange EPN-SAB a perdu 40,3% de sa masse initiale (Fig. 3.4). Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(SA)-SAB(SA) a perdu 21,9% de sa masse initiale (Fig. 3.5). Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG) a perdu 35,0% de sa masse initiale (Fig. 3.6). Les aiguilles d'épinette et de sapin ont perdu significativement plus de masse (44,5% et 43,2% respectivement) que le mélange.

L'analyse de corrélation a révélé que, après 4 mois, la perte de masse est corrélée positivement à la valeur initiale en Mg ($P < 0,01$) alors qu'elle l'est négativement aux ratios C:N, lignine:N, polyphénols:N, lignine+polyphénols:N et au facteur 2 ($P < 0,01$) (Tableau 3.7).

Pour sa part, la régression orthogonale montre que la perte de masse est corrélée positivement au facteur 3 (Ca) ($P < 0,01$) alors qu'elle l'est négativement au facteur 2 (polyphénols:N, lignine+polyphénols:N, lignine:N, C:N, et Mg) ($P < 0,01$) et au facteur 1 (N, P, K, lignine, extractibles et polyphénols) ($P < 0,05$). Ces trois facteurs expliquent 86,3% de la perte de masse observée.

Une fois que les composés solubles et facilement dégradables ont été lessivés ou métabolisés par les microorganismes, les composés récalcitrants, tels que la lignine, nécessitent des enzymes spéciales pour être dégradés. La dégradation de ces composés est généralement effectuée par des basidiomycètes de pourriture blanche possédant des enzymes du type laccase et ligninase (Ishihara, 1980; Kirk et Farrel, 1987; Eriksson et al., 1990; Haider, 1994). La perte de masse du substrat devient alors régulée par la lignine (Berg, 1986). La perte de masse diminue, ce qui donne à la courbe générale de décomposition une allure d'exponentielle négative (Howard et Howard, 1974; Swift et al., 1979; Berg, 1986).

Une partie des résultats trouvés à la fin de la période d'incubation sont en contradiction avec la littérature en ce qui concerne les pertes de masse (Kelly et Beauchamp, 1987; Rustad et Cronan, 1988; Taylor et al., 1989b; Fyles et Fyles, 1993; Salamanca et al., 1998). En effet, si le mélange ERS-CHR-FRA-TIL correspond à un comportement décrit par plusieurs auteurs, c'est-à-dire qu'il se décompose plus vite que l'espèce seule présentant la moins bonne qualité de substrat (érable), mais moins vite que l'espèce présentant la meilleure qualité de substrat (tilleul), les autres mélanges ne suivent pas ce patron. Pour le mélange ERS-BJ-HEG, l'érable et le hêtre sont les espèces présentant les moins bonnes qualités de

substrat alors que le bouleau présente la meilleure. Pourtant, le mélange ERS-BJ-HEG s'est décomposé plus rapidement ($P < 0,01$) que le bouleau. Mais dans ce cas, le bouleau est l'espèce qui possède la masse résiduelle la plus élevée de tous les traitements feuillus. Il reste à savoir pourquoi cette espèce, qui théoriquement devrait se décomposer plus rapidement, ne s'est pas comportée de cette manière. L'hypothèse pouvant expliquer ce phénomène pourrait être l'aspect qualitatif des polyphénols comme le rapportent Heath et King (1964) en comparant les feuilles de hêtre (*Fagus sylvatica*) et de châtaignier (*Castanea sativa*). D'un point de vue quantitatif, le bouleau jaune est l'espèce possédant le plus de polyphénols après le chêne (1,95%). Mais l'écorce du bouleau jaune est surtout reconnue comme contenant du salicylate de méthyle et surtout des triterpènes (bétuline, lupénone et procyanidine) responsables d'une hydrophobicité marquée (Rowe et Conner, 1979), rendant ainsi les BRF plus difficilement dégradables par les microorganismes.

Règle générale, si l'on compare la masse résiduelle pondérée des trois espèces seules au mélange ERS-BJ-HEG, on obtient une différence de 8,25%, le mélange s'étant décomposé plus rapidement. De même, si l'on compare la masse résiduelle pondérée des espèces seules contribuant au mélange ERS-CHR-FRA-TIL avec la masse résiduelle de ce mélange, on obtient une différence de 5,25%, le mélange s'étant décomposé plus rapidement. Cette tendance, bien que plus faible dans le second cas, montre un effet synergique potentiel des espèces en mélange sur la décomposition. Cependant, la structure des traitements feuillus ne permet pas de déterminer quelle espèce a contribué à cet effet.

Mais la totale contradiction avec la littérature provient de la décomposition des aiguilles de résineux. D'ailleurs, si l'on compare la masse résiduelle pondérée des espèces seules par rapport au mélange initial, on obtient une différence de 15,7%. Il y aurait donc, dans le mélange des aiguilles de sapin et d'épinette, un effet antagoniste assez marqué.

La comparaison avec la littérature des résultats relatifs à la décomposition obtenus ici est difficile étant donné que la majorité des auteurs ont travaillé avec des litières ou des feuilles. Parmi les auteurs ayant étudié la décomposition des branches citons Gosz et al. (1973), Swift (1977), Abbott et Crossley (1982), Miller (1984), Edmonds (1987) et O'Connell (1997). Cependant, aucun d'entre eux n'a utilisé des branches fragmentées. Ce sont les travaux de Gosz et al. (1973) qui se rapprochent le plus de la présente étude, étant donné que ces auteurs ont étudié sensiblement les mêmes espèces (bouleau jaune, hêtre à grandes feuilles, érable à sucre, épinette rouge (*Picea rubens*), sapin baumier). Néanmoins, leur étude n'a porté que sur la décomposition de petits rameaux (< 5 mm) en conditions naturelles. Or, pour de si petites branches, la composition chimique peut varier énormément étant donné la forte proportion de bourgeons et d'écorce et la faible proportion de bois. Les résultats trouvés par ces auteurs diffèrent, la vitesse de décomposition étant la suivante : bouleau jaune > érable à sucre > hêtre > épinette rouge > sapin, alors que dans la présente étude, la vitesse de décomposition a présenté cette tendance : érable à sucre > hêtre > bouleau jaune > sapin > épinette noire.

Les courbes de décomposition, en fonction du temps, pour chacun des traitements étudiés dans la présente étude ont été établies suivant le modèle [masse résiduelle = $100 - (b_0 \times \text{temps}^{b_1})$] et les valeurs des coefficients b_0 et b_1 dans la régression pour chacun des traitements sont présentées à l'annexe 1. Trois de ces courbes sont présentées à la figure 3.7, soit celles des traitements qui présentent les limites extrêmes de décomposition au cours de la période de 6 mois, soit le traitement EPN(SA) dont la décomposition est la plus lente et le traitement EPN(AIG) dont la décomposition est la plus rapide ainsi que celle du traitement ERS-CHR-FRA-TIL dont la courbe est la plus intermédiaire, c'est-à-dire que sa décomposition est d'abord lente, mais elle devient aussi importante que celle du traitement EPN(AIG) à 6 mois.

3.3.5 MINÉRALISATION ET IMMOBILISATION DES NUTRIMENTS

La décomposition de la matière organique et l'altération des minéraux sont les aspects vitaux du cyclage des nutriments dans les écosystèmes permettant à ces nutriments de devenir disponibles pour la croissance des plantes (Cole et Rapp, 1981).

Les pourcentages de variation des contenus en nutriments pour les différents traitements sont présentés à la figure 3.8 et les résultats des analyses de variance, aux annexes 3 à 7.

3.3.5.1 TEMPS 1 (2 MOIS)

Azote (N) :

Le mélange ERS-BJ-HEG a augmenté, par immobilisation, son contenu initial en N de 19,3%. L'érable a augmenté le sien (35,2%) significativement plus que le mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL a augmenté, par immobilisation, son contenu initial en N de 5,4%. L'érable a, ici aussi, augmenté le sien (35,2%) significativement plus que le mélange. Le frêne et le tilleul sont significativement différents du mélange et ont, pour leur part, libéré respectivement 11,5% et 13,3% de leur N initial.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL ne présente pas de différence significative de contenu en N avec le mélange ERS-BJ-HEG.

Le mélange EPN-SAB a libéré 17,0% de son contenu initial en N. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(SA)-SAB(SA) a augmenté, par immobilisation, son contenu initial en N de 18,9%. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Figure 3.7 : Perte de masse en fonction du temps.

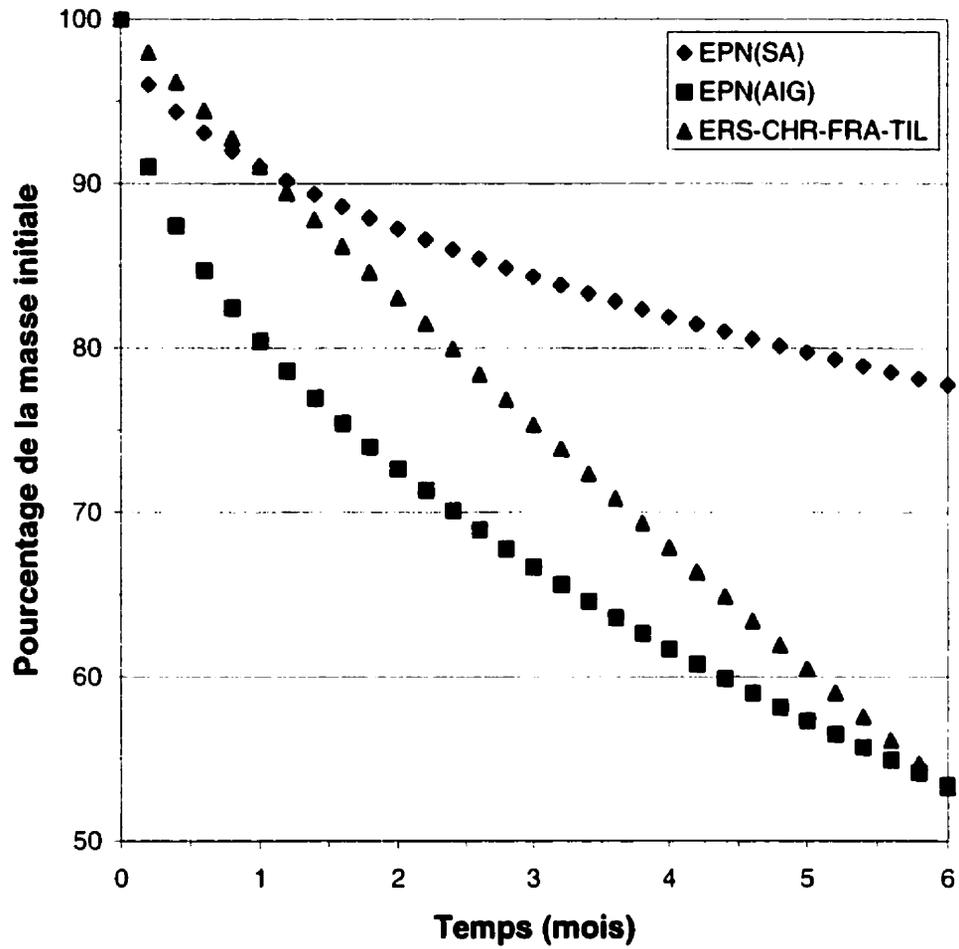


Figure 3.8 : Libération (% positifs) ou immobilisation (% négatifs) en % du contenu initial en nutriments pour chaque espèce, après 2 mois (temps 1) et 6 mois (temps 3) d'incubation.

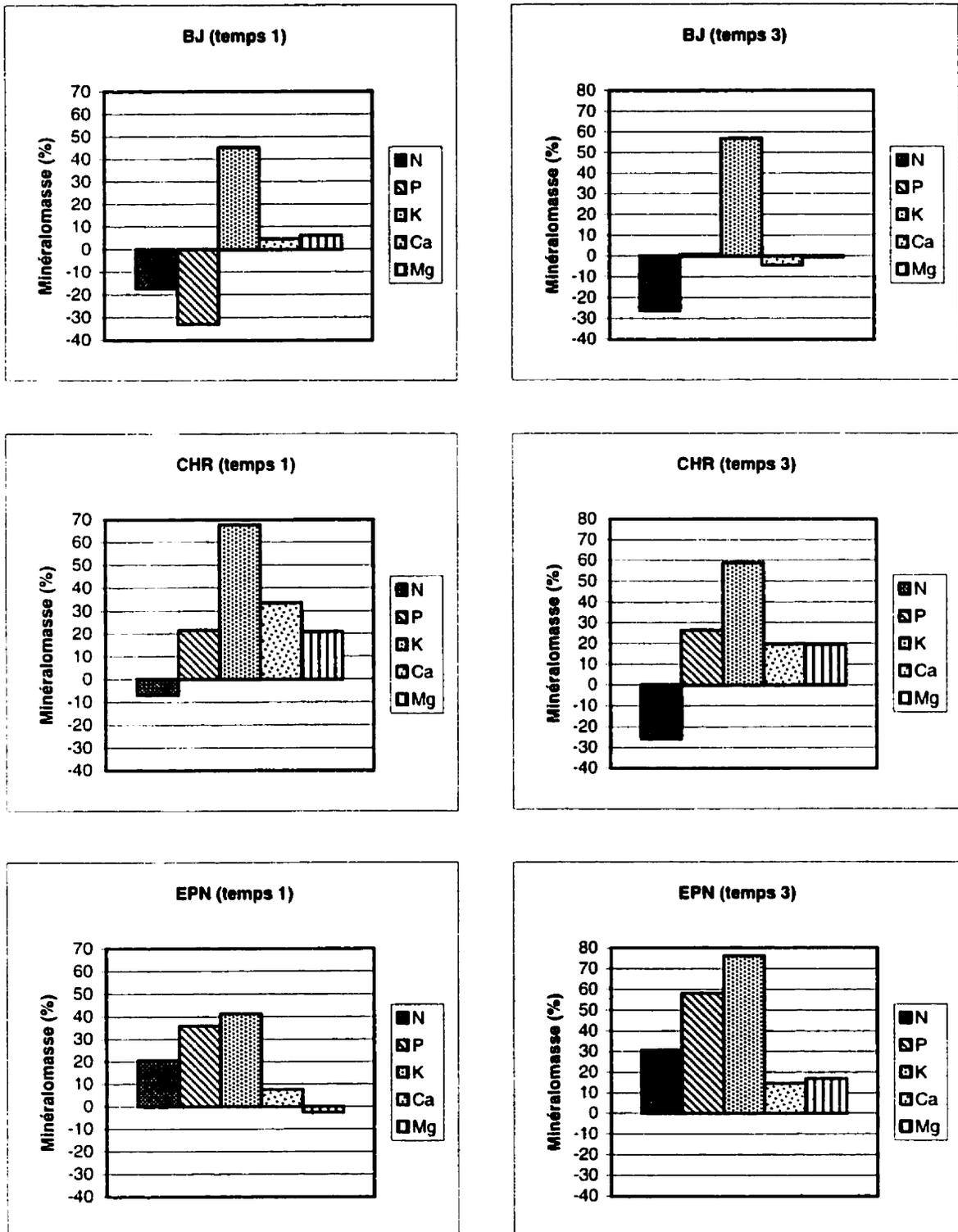


Figure 3.8 (suite 1)

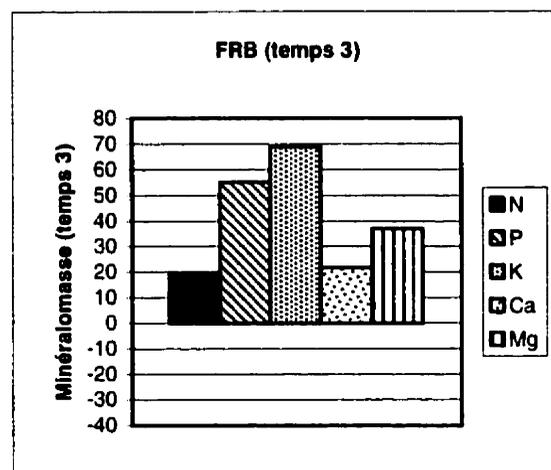
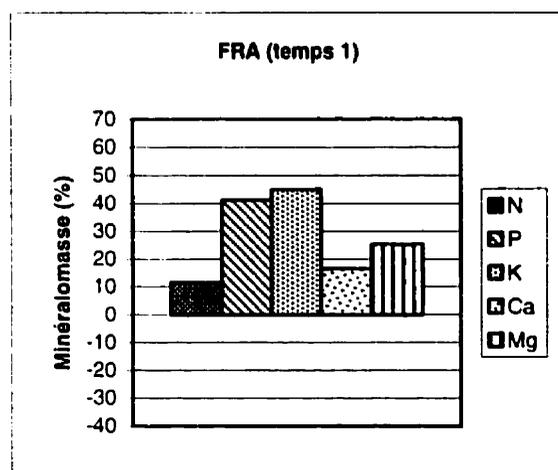
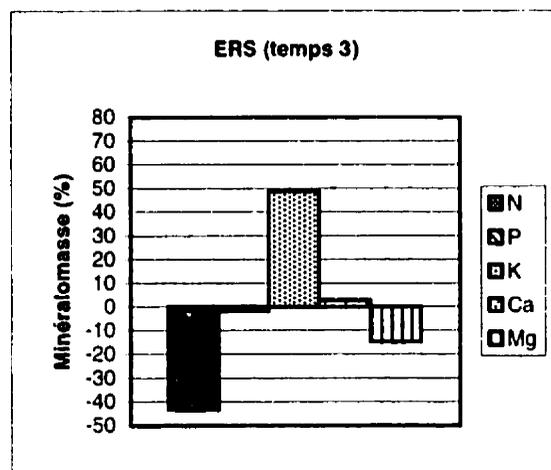
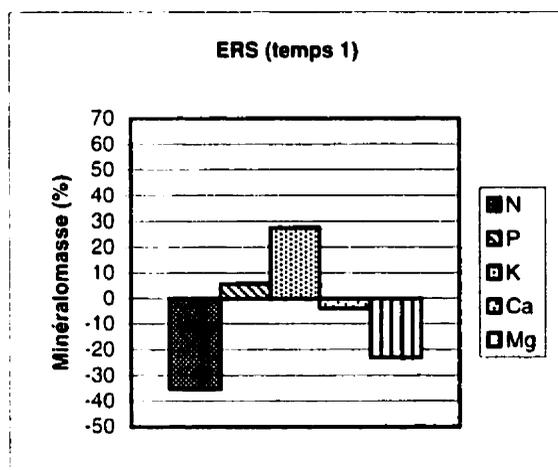
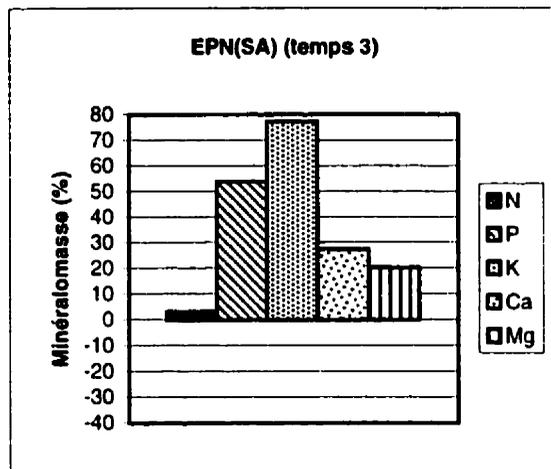
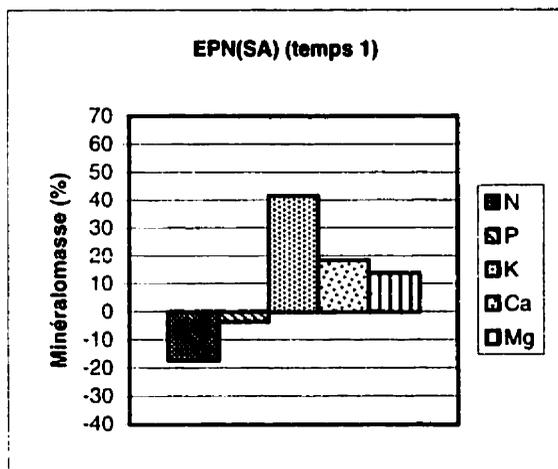


Figure 3.8 (suite 2)

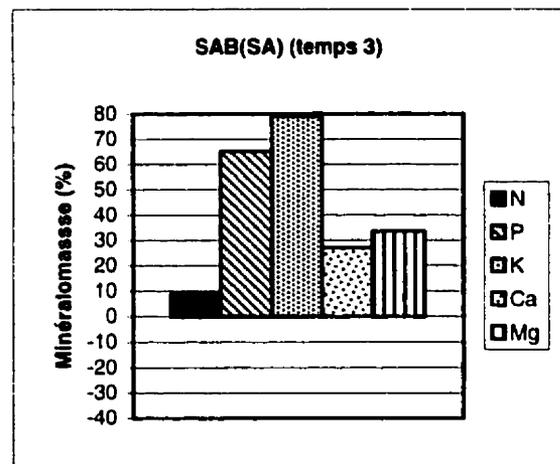
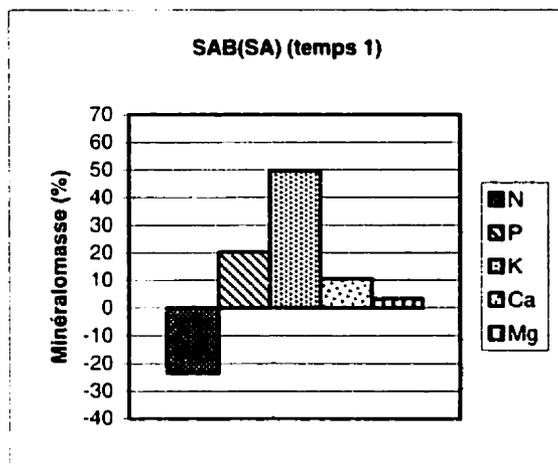
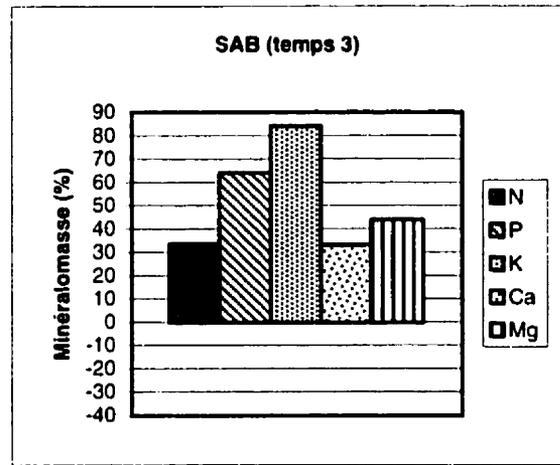
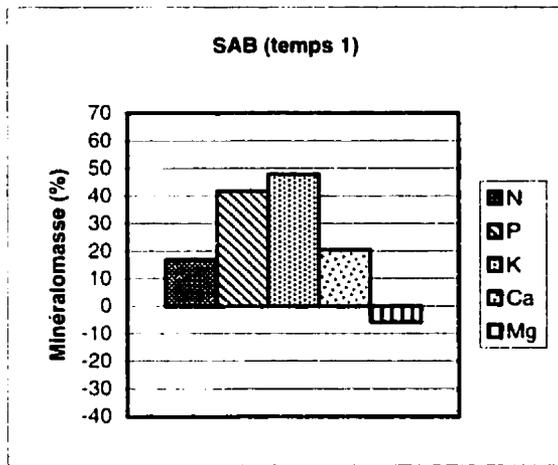
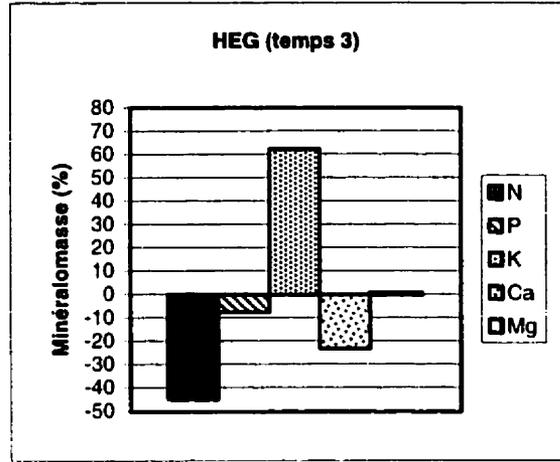
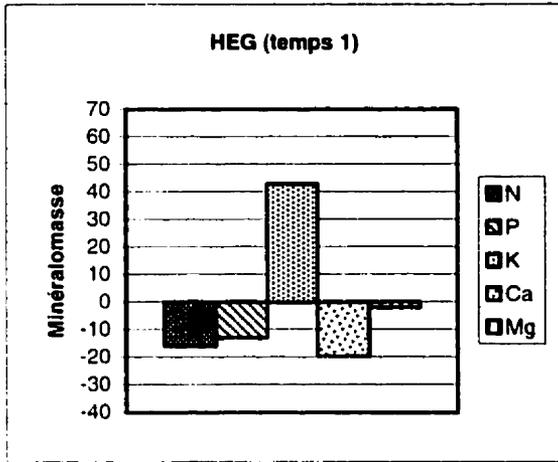


Figure 3.8 (suite 3)

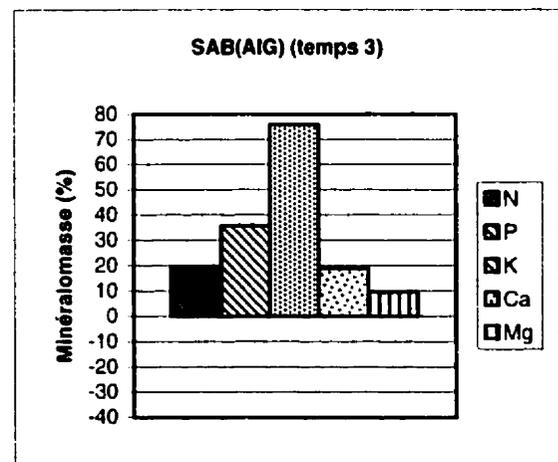
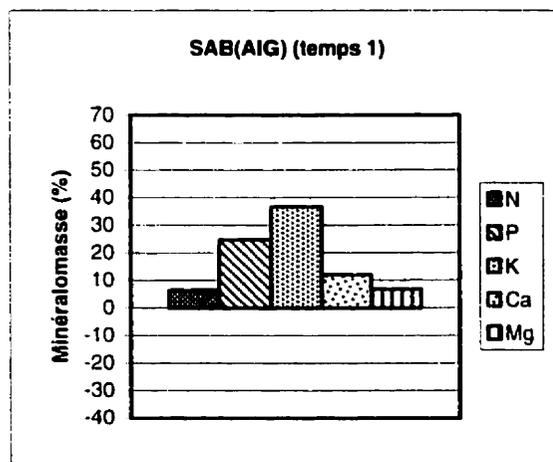
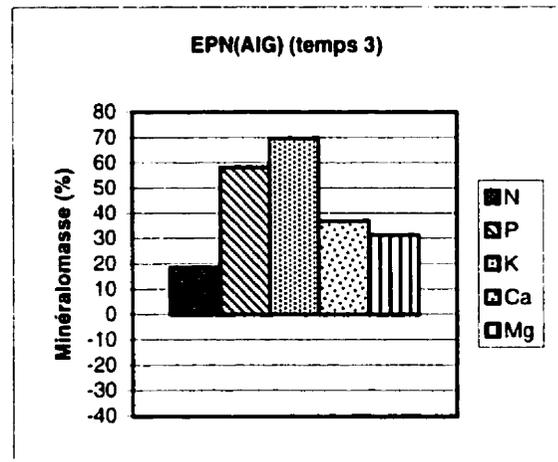
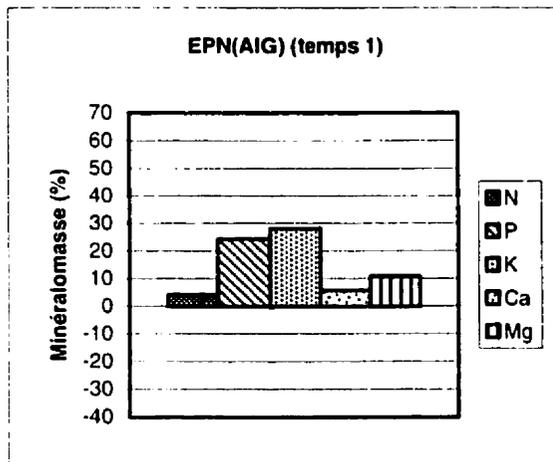
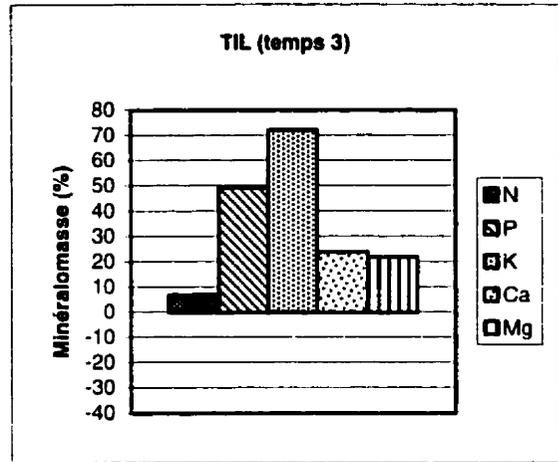
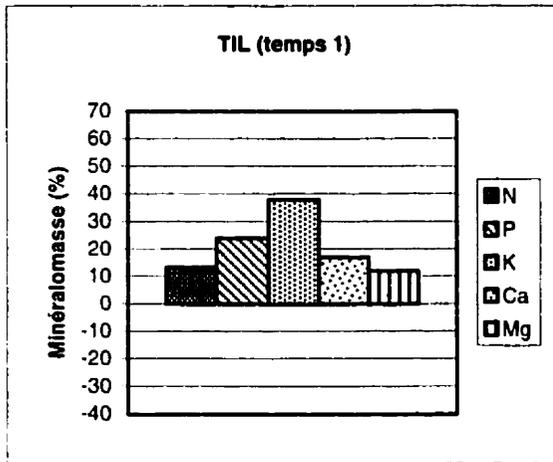


Figure 3.8 (suite 4)

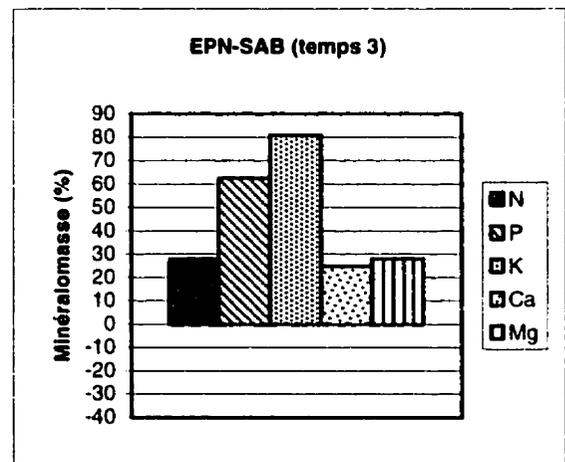
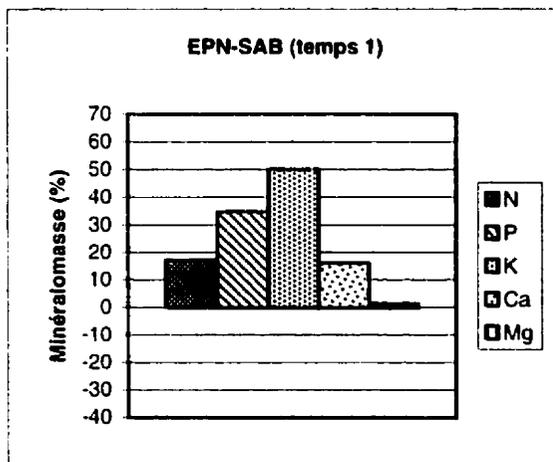
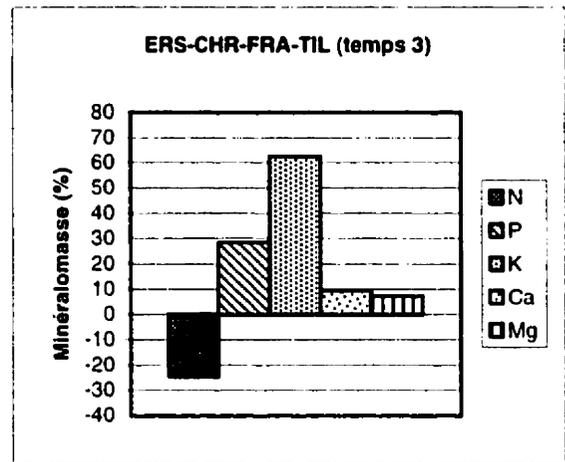
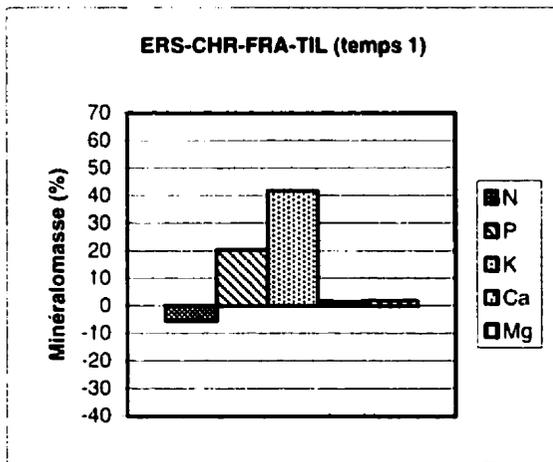
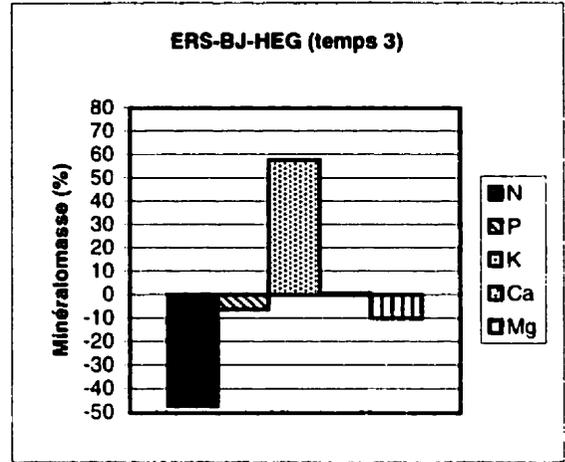
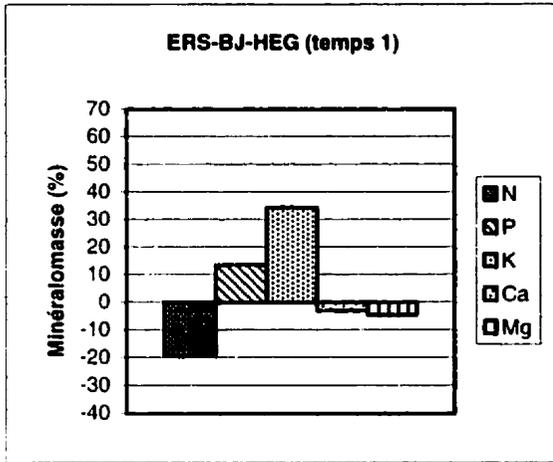
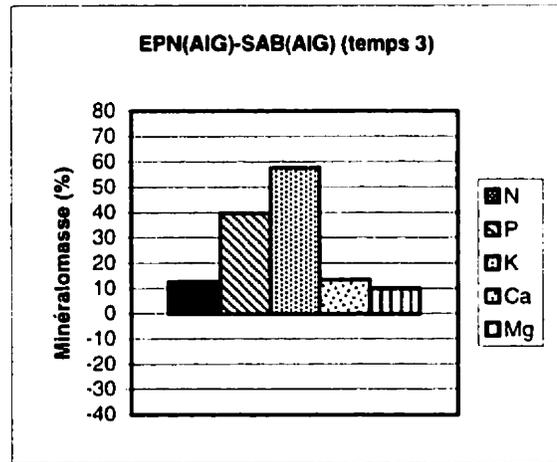
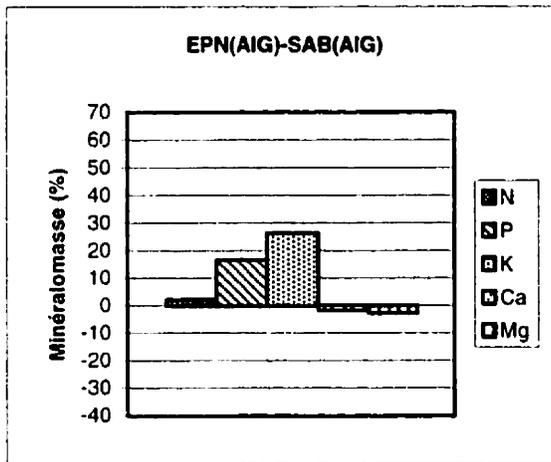
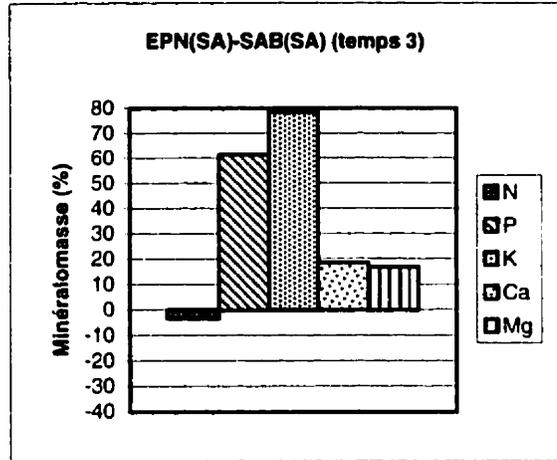
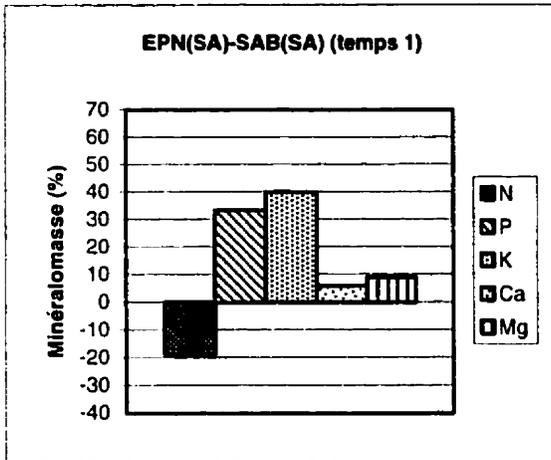


Figure 3.8 (suite 5)



Le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG) a libéré 2,27% de son contenu initial en N. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

L'analyse de corrélation a révélé que, après 2 mois d'incubation, le contenu en N est corrélé positivement aux concentrations initiales en N, P, K et Mg et en extractibles totaux ($P < 0,01$) de même qu'en polyphénols ($P < 0,05$) alors qu'il est corrélé négativement aux valeurs initiales des ratios C:N, lignine:N, polyphénols:N, lignine+polyphénols:N ainsi que au facteur 2 (polyphénols:N, lignine+polyphénols:N, lignine:N, C:N, et Mg) ($P < 0,01$) (Tableau 3.8).

Pour sa part, la régression orthogonale montre que ce contenu en N est positivement corrélé au facteur 1 (N, P, K, lignine, extractibles et polyphénols) ($P < 0,01$), alors qu'il est négativement corrélé au facteur 2 (polyphénols:N, lignine+polyphénols:N, lignine:N, C:N, et Mg) ($P < 0,01$), ces deux facteurs expliquant 77,5% de la variation du contenu en N.

Il y aurait donc pour les mélanges feuillus le même phénomène rapporté par certains auteurs (Chapman et al., 1988; Taylor et Parkinson 1988; McTiernan et al., 1997; Finzi et Canham, 1998; Salamanca et al., 1998), c'est-à-dire un transfert de N des espèces facilement décomposables vers les espèces plus difficilement décomposables (*i.e.* moins bonne qualité de ressource). McTiernan et al. (1997) suggèrent que cette translocation de N est effectuée par les champignons, dont les hyphes forment des ponts entre les différentes espèces du mélange. Ceci contredit les travaux de Rustad et Cronan (1988), qui expliquent les pertes de masse plus rapides des mélanges par des conditions plus variées de micro-environnement pour les décomposeurs, car la structure des différentes espèces dans la présente expérience était sensiblement identique, ce qui n'est pas le cas avec des feuilles.

Phosphore (P) :

Le mélange ERS-BJ-HEG a libéré 13,6% de son contenu initial en P. Le bouleau et le hêtre sont significativement différents du mélange et ont, par immobilisation, augmenté leur contenu en P de 32,8% et 12,9% respectivement .

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL a libéré 20,4% de son contenu initial en P. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL ne présente pas de différence significative de contenu en P avec le mélange ERS-BJ-HEG.

Le mélange EPN-SAB a libéré 34,7% de son contenu initial en P. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Tableau 3.8 : Matrice des coefficients de corrélation pour la minéralomasse après 2 mois d'incubation.

	N1	P1	K1	CA1	MG1	N0	P0	K0	CA0	MG0	L	E1	E2	E3	ET	PO	CN	LN	PN	LPN	F1	F2	F3
N1	1,00	0,63	0,12	0,42	0,29	0,72	0,75	0,64	0,29	0,79	0,36	0,61	0,24	-0,28	0,61	0,50	-0,82	-0,74	-0,63	-0,73	0,44	-0,77	0,00
P1	0,63	1,00	0,10	0,46	0,16	0,36	0,49	0,48	0,28	0,45	0,30	0,41	0,46	-0,53	0,41	0,18	-0,31	-0,22	-0,45	-0,23	0,37	-0,35	-0,13
K1	0,12	0,10	1,00	0,62	0,46	-0,32	-0,28	-0,27	-0,39	-0,20	-0,19	-0,31	0,13	0,14	-0,27	-0,38	0,13	0,12	-0,01	0,12	-0,24	-0,02	-0,32
CA1	0,42	0,46	0,62	1,00	0,59	0,11	0,21	0,20	0,12	0,27	0,07	0,11	0,32	-0,12	0,15	0,04	-0,13	-0,08	0,01	-0,07	0,13	-0,11	-0,02
MG1	0,29	0,16	0,46	0,59	1,00	-0,01	0,02	-0,03	-0,15	0,27	-0,18	-0,06	0,01	0,09	-0,05	0,01	-0,04	-0,03	0,09	-0,02	-0,07	-0,11	-0,03
N0	0,72	0,36	-0,32	0,11	-0,01	1,00	0,94	0,94	0,72	0,77	0,68	0,93	0,32	-0,34	0,93	0,94	-0,90	-0,78	-0,42	-0,76	0,73	-0,52	0,43
P0	0,75	0,49	-0,28	0,21	0,02	0,94	1,00	0,92	0,57	0,78	0,69	0,89	0,48	-0,47	0,90	0,86	-0,80	-0,65	-0,39	-0,64	0,79	-0,49	0,23
K0	0,64	0,48	-0,27	0,20	-0,03	0,94	0,92	1,00	0,75	0,75	0,72	0,91	0,50	-0,42	0,93	0,86	-0,77	-0,63	-0,42	-0,62	0,79	-0,44	0,34
CA0	0,29	0,28	-0,39	0,12	-0,15	0,72	0,57	0,75	1,00	0,51	0,41	0,68	0,05	-0,14	0,66	0,74	-0,59	-0,57	-0,20	-0,57	0,40	-0,21	0,79
MG0	0,79	0,45	-0,20	0,27	0,27	0,77	0,78	0,75	0,51	1,00	0,21	0,56	0,12	-0,02	0,57	0,60	-0,79	-0,75	-0,60	-0,75	0,37	-0,77	0,23
L	0,36	0,30	-0,19	0,07	-0,18	0,68	0,69	0,72	0,41	0,21	1,00	0,88	0,78	-0,80	0,89	0,71	-0,37	-0,14	0,03	-0,12	0,97	0,10	0,05
E1	0,61	0,41	-0,31	0,11	-0,06	0,93	0,89	0,91	0,68	0,56	0,88	1,00	0,54	-0,64	0,99	0,92	-0,71	-0,54	-0,23	-0,52	0,89	-0,25	0,34
E2	0,24	0,46	0,13	0,32	0,01	0,32	0,48	0,50	0,05	0,12	0,78	0,54	1,00	-0,78	0,59	0,31	-0,01	0,23	0,04	0,25	0,83	0,19	-0,40
E3	-0,28	-0,53	0,14	-0,12	0,09	-0,34	-0,47	-0,42	-0,14	-0,02	-0,80	-0,64	-0,78	1,00	-0,63	-0,36	0,04	-0,18	-0,11	-0,19	-0,78	-0,25	0,19
ET	0,61	0,41	-0,27	0,15	-0,05	0,93	0,90	0,93	0,66	0,57	0,89	0,99	0,59	-0,63	1,00	0,91	-0,70	-0,52	-0,24	-0,50	0,92	-0,25	0,29
PO	0,50	0,18	-0,38	0,04	0,01	0,94	0,86	0,86	0,74	0,60	0,71	0,92	0,31	-0,36	0,91	1,00	-0,76	-0,63	-0,12	-0,61	0,75	-0,25	0,58
CN	-0,82	-0,31	0,13	-0,13	-0,04	-0,90	-0,80	-0,77	-0,59	-0,79	-0,37	-0,71	-0,01	0,04	-0,70	-0,76	1,00	0,97	0,64	0,96	-0,41	0,79	-0,40
LN	-0,74	-0,22	0,12	-0,08	-0,03	-0,78	-0,65	-0,63	-0,57	-0,75	-0,14	-0,54	0,23	-0,18	-0,52	-0,63	0,97	1,00	0,67	1,00	-0,17	0,84	-0,48
PN	-0,63	-0,45	-0,01	0,01	0,09	-0,42	-0,39	-0,42	-0,20	-0,60	0,03	-0,23	0,04	-0,11	-0,24	-0,12	0,64	0,67	1,00	0,68	-0,04	0,91	0,16
LPN	-0,73	-0,23	0,12	-0,07	-0,02	-0,76	-0,64	-0,62	-0,57	-0,75	-0,12	-0,52	0,25	-0,19	-0,50	-0,61	0,96	1,00	0,68	1,00	-0,15	0,85	-0,48
F1	0,44	0,37	-0,24	0,13	-0,07	0,73	0,79	0,79	0,40	0,37	0,97	0,89	0,83	-0,78	0,92	0,75	-0,41	-0,17	-0,04	-0,15	1,00	0,00	0,00
F2	-0,77	-0,35	-0,02	-0,11	-0,11	-0,52	-0,49	-0,44	-0,21	-0,77	0,10	-0,25	0,19	-0,25	-0,25	-0,25	0,79	0,84	0,91	0,85	0,00	1,00	-0,01
F3	0,00	-0,13	-0,32	-0,02	-0,03	0,43	0,23	0,34	0,79	0,23	0,05	0,34	-0,40	0,19	0,29	0,58	-0,40	-0,48	0,16	-0,48	0,00	-0,01	1,00

Teneurs en N (N1), P (P1), K (K1), Ca (CA1) et Mg (MG1) à 2 mois d'incubation. Teneurs initiales en N (N0), P (P0), K (K0), Ca (CA0), Mg (MG0), lignine (L), extractibles à l'éthanol-toluène (E1), extractibles à l'eau chaude (E2), extractibles à NaOH (E3), extractibles totaux (ET), polyphénols (P0). Valeurs initiales des ratios C:N (CN), lignine :N (LN), polyphénols:N (PN), lignine+polyphénols:N (LPN). Facteurs de l'analyse en composantes principales : facteur 1 (F1), facteur 2 (F2) et facteur 3 (F3).

Le mélange EPN(SA)-SAB(SA) a libéré 33,3% de son contenu initial en P. Le traitement EPN(SA) est significativement différent du mélange et a, par immobilisation, augmenté son contenu en P de 3,3%.

Le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG) a libéré 16,7% de son contenu initial en P. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

L'analyse de corrélation a révélé que, après 2 mois d'incubation, le contenu en P est positivement corrélé aux contenus initiaux en P et K ($P < 0,05$) (Tableau 3.8).

Par contre, aucune régression orthogonale significative n'a été observée pour le contenu en P.

Dans le cas du mélange ERS-BJ-HEG et du mélange EPN(SA)-SAB(SA), il semblerait y avoir un effet synergique quant à la libération de P. En effet, la moyenne pondérée des trois espèces seules représenterait une immobilisation de 10,2% alors que le mélange a libéré 13,6% de son contenu en P. Il est surprenant cependant de voir que le bouleau a immobilisé autant de P.

Potassium (K) :

Le mélange ERS-BJ-HEG a libéré 34,3% de son contenu initial en K. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL a libéré 41,6% de son contenu initial en K. Le chêne a significativement libéré plus de K (67,8%) que le mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL ne présente pas de différence significative avec le mélange ERS-BJ-HEG.

Le mélange EPN-SAB a libéré 50,0% de son contenu initial en K. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(SA)-SAB(SA) a libéré 39,9% de son contenu initial en K. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG) a libéré 26,4% de son contenu initial en K. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Aucune corrélation significative n'a été observée pour le contenu en K (Tableau 3.8). Il n'y a pas eu non plus de régression orthogonale significative.

La minéralisation de K est en accord avec la littérature (Gosz et al., 1973; Swift, 1977; Abbott et Crossley, 1982), à savoir que cet élément subit un important lessivage durant la phase initiale de décomposition.

Calcium (Ca) :

Le mélange ERS-BJ-HEG a augmenté, par immobilisation, son contenu initial en Ca de 2,9%. Le hêtre a augmenté le sien (19,6%) significativement plus que le mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL a libéré 1,5% de son contenu initial en Ca. Le chêne, le frêne et le tilleul ont libéré significativement plus de Ca que le mélange, soit 33,6%, 16,5% et 16,9% respectivement.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL ne présente pas de différence significative avec le mélange ERS-BJ-HEG.

Le mélange EPN-SAB a libéré 16,0% de son contenu initial en Ca. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(SA)-SAB(SA) a libéré 5,9% de son contenu initial en Ca. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG) a augmenté, par immobilisation, son contenu initial en Ca de 1,6%. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Aucune corrélation significative n'a été observée pour le contenu en Ca (Tableau 3.8). Il n'y a pas eu non plus de régression orthogonale significative.

McTiernan et al. (1997) suggèrent que Ca peut être un important facteur affectant la qualité de la ressource. Or, le hêtre présente la concentration initiale la plus faible de toutes les espèces étudiées et présente également la plus forte immobilisation. Au contraire, le chêne possède une des concentrations initiales les plus élevées, et présente également la plus forte libération. Ces deux phénomènes ont été aussi observés par Rustad et Cronan (1988). Par contre, l'érable, qui présente la plus forte concentration initiale en Ca, tend à immobiliser cet élément (3,8%).

Magnésium (Mg) :

Le mélange ERS-BJ-HEG a augmenté, par immobilisation, son contenu initial en Mg de 4,4%. L'érable a augmenté le sien (23,0%) significativement plus que le mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL a libéré 1,7% de son contenu initial en Mg. Le chêne et le frêne ont libéré significativement plus de Mg, respectivement 21,0% et 25,2%, que le mélange. L'érable est, aussi, significativement différent du mélange et a augmenté, par immobilisation, de 23,0% son contenu initial en Mg.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL ne présente pas de différence significative avec le mélange ERS-BJ-HEG.

Le mélange EPN-SAB a libéré 1,3% de son contenu initial en Mg. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(SA)-SAB(SA) a libéré 9,1% de son contenu initial en Mg. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG) a augmenté, par immobilisation, son contenu initial en Mg de 2,6%. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Aucune corrélation significative n'a été observée pour le contenu en Mg (Tableau 3.8). Il n'y a pas eu non plus de régression orthogonale significative.

Un transfert de nutriments pourrait expliquer le phénomène observé dans le cas des mélanges de feuillus, l'érable ayant la concentration initiale en Mg la plus faible.

3.3.5.2 TEMPS 2 (4 MOIS)

Azote (N) :

Le mélange ERS-BJ-HEG a augmenté, par immobilisation, son contenu initial en N de 46,4%. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL a augmenté, par immobilisation, son contenu initial en N de 21,9%. Pour sa part, l'érable seul l'a augmenté significativement plus, soit 54,2%. Le frêne et le tilleul sont significativement différents du mélange et ont, pour leur part, libéré respectivement 14,1% et 13,7% de leur contenu initial en N.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL est significativement différent du mélange ERS-BJ-HEG.

Le mélange EPN-SAB a libéré 25,5% de son contenu initial en N. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(SA)-SAB(SA) a libéré 0,9% de son contenu initial en N. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG) a libéré 3,5% de son contenu initial en N. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

L'analyse de corrélation a révélé que, après 4 mois d'incubation, le contenu en N est positivement corrélé aux teneurs initiales en P, K et Mg ainsi qu'en extractibles totaux et au facteur 1 (N, P, K, lignine, extractibles et polyphénols) ($P < 0,01$) de même qu'aux valeurs initiales en N et en lignine ($P < 0,05$) (Tableau 3.9).

Pour sa part, la régression orthogonale montre que ce contenu en N est corrélé positivement au facteur 1 (N, P, K, lignine, extractibles et polyphénols) ($P < 0,01$), et négativement au facteur 2 (polyphénols:N, lignine+polyphénols:N, lignine:N, C:N, et Mg) ($P < 0,05$), ces deux facteurs expliquant ensemble 60,0% de la variation du contenu en N.

L'immobilisation de N s'est accrue pour les mélanges de feuillus, mais le phénomène de transfert de N est le même qu'au temps 1. Les espèces les moins riches en N (érable, hêtre, chêne et bouleau) ont, par immobilisation, augmenté très fortement leur contenu en N, alors que les plus riches (frêne et tilleul) ont peu évolué quant à la libération de ce nutriment. Ceci se retrouve au niveau de la comparaison des deux mélanges, le mélange ERS-BJ-HEG ayant une moins bonne qualité de substrat que le mélange ERS-CHR-FRA-TIL.

Phosphore (P) :

Le mélange ERS-BJ-HEG a augmenté, par immobilisation, son contenu initial en P de 14,6%. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL a libéré 21,6% de son contenu initial en P. Le frêne a libéré significativement plus de P (38,3%) que le mélange. L'érable est significativement différent du mélange et a augmenté, par immobilisation, son contenu initial en P de 11,1%.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL est significativement différent du mélange ERS-BJ-HEG.

Le mélange EPN-SAB a libéré 55,8% de son contenu initial en P. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(SA)-SAB(SA) a libéré 46,4% de son contenu initial en P. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG) a libéré 31,4% de son contenu initial en P. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

L'analyse de corrélation a révélé que, après 4 mois d'incubation, le contenu en P est positivement corrélé au facteur 1 (N, P, K, lignine, extractibles et polyphénols) ($P < 0,01$), de même qu'aux teneurs initiales en P et en lignine ($P < 0,05$) (Tableau 3.9).

Tableau 3.9 : Matrice des coefficients de corrélation pour la minéralomasse après 4 mois d'incubation.

	N2	P2	K2	CA2	MG2	N0	P0	K0	CA0	MG0	L	E1	E2	E3	ET	PO	CN	LN	PN	LPN	F1	F2	F3
N2	1,00	0,91	0,63	0,75	0,52	0,57	0,74	0,61	0,15	0,62	0,56	0,62	0,65	-0,63	0,64	0,42	-0,45	-0,27	-0,30	-0,26	0,68	-0,37	-0,26
P2	0,91	1,00	0,76	0,90	0,58	0,29	0,52	0,40	0,00	0,34	0,52	0,44	0,76	-0,75	0,47	0,21	-0,10	0,09	-0,02	0,10	0,62	-0,02	-0,35
K2	0,63	0,76	1,00	0,77	0,75	0,23	0,34	0,31	0,00	0,11	0,58	0,43	0,69	-0,71	0,45	0,26	-0,03	0,14	0,24	0,17	0,57	0,22	-0,14
CA2	0,75	0,90	0,77	1,00	0,57	0,07	0,28	0,25	-0,03	0,20	0,38	0,24	0,70	-0,60	0,27	0,04	0,15	0,31	0,22	0,32	0,46	0,20	-0,32
MG2	0,52	0,58	0,75	0,57	1,00	0,06	0,13	0,06	-0,15	0,07	0,20	0,18	0,29	-0,41	0,17	0,06	-0,04	0,04	0,15	0,08	0,20	0,05	-0,13
N0	0,57	0,29	0,23	0,07	0,06	1,00	0,94	0,94	0,72	0,77	0,68	0,93	0,32	-0,34	0,93	0,94	-0,90	-0,78	-0,42	-0,76	0,73	-0,52	0,43
P0	0,74	0,52	0,34	0,28	0,13	0,94	1,00	0,92	0,57	0,78	0,69	0,89	0,48	-0,47	0,90	0,86	-0,80	-0,65	-0,39	-0,64	0,79	-0,49	0,23
K0	0,61	0,40	0,31	0,25	0,06	0,94	0,92	1,00	0,75	0,75	0,72	0,91	0,50	-0,42	0,93	0,86	-0,77	-0,63	-0,42	-0,62	0,79	-0,44	0,34
CA0	0,15	0,00	0,00	-0,03	-0,15	0,72	0,57	0,75	1,00	0,51	0,41	0,68	0,05	-0,14	0,66	0,74	-0,59	-0,57	-0,20	-0,57	0,40	-0,21	0,79
MG0	0,62	0,34	0,11	0,20	0,07	0,77	0,78	0,75	0,51	1,00	0,21	0,56	0,12	-0,02	0,57	0,60	-0,79	-0,75	-0,60	-0,75	0,37	-0,77	0,23
L	0,56	0,52	0,58	0,38	0,20	0,68	0,69	0,72	0,41	0,21	1,00	0,88	0,78	-0,80	0,89	0,71	-0,37	-0,14	0,03	-0,12	0,97	0,10	0,05
E1	0,62	0,44	0,43	0,24	0,18	0,93	0,89	0,91	0,68	0,56	0,88	1,00	0,54	-0,64	0,99	0,92	-0,71	-0,54	-0,23	-0,52	0,89	-0,25	0,34
E2	0,65	0,76	0,69	0,70	0,29	0,32	0,48	0,50	0,05	0,12	0,78	0,54	1,00	-0,78	0,59	0,31	-0,01	0,23	0,04	0,25	0,83	0,19	-0,40
E3	-0,63	-0,75	-0,71	-0,60	-0,41	-0,34	-0,47	-0,42	-0,14	-0,02	-0,80	-0,64	-0,78	1,00	-0,63	-0,36	0,04	-0,18	-0,11	-0,19	-0,78	-0,25	0,19
ET	0,64	0,47	0,45	0,27	0,17	0,93	0,90	0,93	0,66	0,57	0,89	0,99	0,59	-0,63	1,00	0,91	-0,70	-0,52	-0,24	-0,50	0,92	-0,25	0,29
PO	0,42	0,21	0,26	0,04	0,06	0,94	0,86	0,86	0,74	0,60	0,71	0,92	0,31	-0,36	0,91	1,00	-0,76	-0,63	-0,12	-0,61	0,75	-0,25	0,58
CN	-0,45	-0,10	-0,03	0,15	-0,04	-0,90	-0,80	-0,77	-0,59	-0,79	-0,37	-0,71	-0,01	0,04	-0,70	-0,76	1,00	0,97	0,64	0,96	-0,41	0,79	-0,40
LN	-0,27	0,09	0,14	0,31	0,04	-0,78	-0,65	-0,63	-0,57	-0,75	-0,14	-0,54	0,23	-0,18	-0,52	-0,63	0,97	1,00	0,67	1,00	-0,17	0,84	-0,48
PN	-0,30	-0,02	0,24	0,22	0,15	-0,42	-0,39	-0,42	-0,20	-0,60	0,03	-0,23	0,04	-0,11	-0,24	-0,12	0,64	0,67	1,00	0,68	-0,04	0,91	0,16
LPN	-0,26	0,10	0,17	0,32	0,08	-0,76	-0,64	-0,62	-0,57	-0,75	-0,12	-0,52	0,25	-0,19	-0,50	-0,61	0,96	1,00	0,68	1,00	-0,15	0,85	-0,48
F1	0,68	0,62	0,57	0,46	0,20	0,73	0,79	0,79	0,40	0,37	0,97	0,89	0,83	-0,78	0,92	0,75	-0,41	-0,17	-0,04	-0,15	1,00	0,00	0,00
F2	-0,37	-0,02	0,22	0,20	0,05	-0,52	-0,49	-0,44	-0,21	-0,77	0,10	-0,25	0,19	-0,25	-0,25	-0,25	0,79	0,84	0,91	0,85	0,00	1,00	-0,01
F3	-0,26	-0,35	-0,14	-0,32	-0,13	0,43	0,23	0,34	0,79	0,23	0,05	0,34	-0,40	0,19	0,29	0,58	-0,40	-0,48	0,16	-0,48	0,00	-0,01	1,00

Teneurs en N (N2), P (P2), K (K2), Ca (CA2) et Mg (MG2) à 4 mois d'incubation. Teneurs initiales en N (N0), P (P0), K (K0), Ca (CA0), Mg (MG0), lignine (L), extractibles à l'éthanol-toluène (E1), extractibles à l'eau chaude (E2), extractibles à NaOH (E3), extractibles totaux (ET), polyphénols (PO). Valeurs initiales des ratios C:N (CN), lignine :N (LN), polyphénols:N (PN), lignine+polyphénols:N (LPN). Facteurs de l'analyse en composantes principales : facteur 1 (F1), facteur 2 (F2) et facteur 3 (F3).

La régression orthogonale montre que ce contenu en P est positivement corrélé au facteur 1 (N, P, K, lignine, extractibles et polyphénols) ($P < 0,01$), ce facteur expliquant 37,9% de la variation du contenu en P.

Pour le mélange ERS-CHR-FRA-TIL, on observe un comportement identique à celui de N, c'est-à-dire un transfert de P des espèces les plus facilement dégradables vers celles qui le sont moins. L'augmentation, par immobilisation, du contenu en P dans le mélange ERS-BJ-HEG provient probablement de la faible concentration initiale en P pour ces espèces, comparativement au mélange ERS-CHR-FRA-TIL beaucoup plus riche, ce qui explique la différence significative observée entre ces deux mélanges.

Potassium (K) :

Le mélange ERS-BJ-HEG a libéré 36,0% de son contenu initial en K. Le hêtre a libéré significativement plus de potassium (56,1%) que le mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL a libéré 43,6% de son contenu initial en K. Individuellement, le chêne et le frêne ont libéré significativement plus de K que le mélange, soit respectivement 68,6% et 57,2%.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL ne présente pas de différence significative avec le mélange ERS-BJ-HEG.

Le mélange EPN-SAB a libéré 70,0% de son contenu initial en K. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(SA)-SAB(SA) a libéré 67,1% de son contenu initial en K. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG) a libéré 57,7% de son contenu initial en K. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

L'analyse de corrélation a révélé que, après 4 mois d'incubation, le contenu en K est positivement corrélé à la teneur initiale en lignine et au facteur 1 ($P < 0,05$) (Tableau 3.9).

La régression orthogonale révèle que le contenu en K est positivement corrélé au facteur 1 (N, P, K, lignine, extractibles et polyphénols) ($P < 0,05$), ce facteur expliquant 32,1% de la variation de ce contenu en K.

Calcium (Ca) :

Le mélange ERS-BJ-HEG a augmenté, par immobilisation, son contenu initial en Ca de 10,4%. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL a libéré 0,2% de son contenu initial en Ca. Individuellement, le chêne, le frêne et le tilleul ont libéré significativement plus de Ca que ne l'a fait le mélange, soit respectivement 12,7%, 14,4% et 19,3%.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL ne présente pas de différence significative de contenu en Ca avec le mélange ERS-BJ-HEG.

Le mélange EPN-SAB a libéré 20,1% de son contenu initial en Ca. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(SA)-SAB(SA) a libéré 30,7% de son contenu initial en Ca. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG) a libéré 4,7% de son contenu initial en Ca. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Aucune corrélation significative n'a été observée pour le contenu en Ca après 4 mois d'incubation (Tableau 3.9). Il n'y a pas eu non plus de régression orthogonale significative.

Dans le cas du mélange ERS-CHR-FRA-TIL il semblerait qu'il y ait, à l'instar de N et de P, un transfert de nutriments, l'érable seul ayant augmenté, par immobilisation, son contenu en Ca (8,2%) alors que les autres espèces ont plutôt libéré une partie de leur contenu en ce nutriment.

Magnésium (Mg) :

Le mélange ERS-BJ-HEG a augmenté, par immobilisation, son contenu initial en Mg de 21,2%. L'érable, le bouleau et le hêtre sont significativement différents du mélange et ont plutôt libéré respectivement 0,2%, 7,8% et 12,0% de leur contenu initial en Mg.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL a augmenté, par immobilisation, son contenu initial en Mg de 5,8%. Le chêne et le frêne sont significativement différents du mélange et ont libéré respectivement 28,3% et 37,7%, de leur contenu initial en Mg.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL est significativement différent du mélange ERS-BJ-HEG.

Le mélange EPN-SAB a libéré 15,1% de son contenu initial en Mg. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(SA)-SAB(SA) a libéré 10,7% de son contenu initial en Mg. L'épinette sans aiguilles a libéré significativement plus de Mg (37,0%) que le mélange.

Le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG) a libéré 7,8% de son contenu en Mg. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Aucune corrélation significative n'a été observée pour le contenu en Mg après 4 mois d'incubation (Tableau 3.9). Il n'y a pas eu non plus de régression orthogonale significative.

Dans le cas des mélanges de feuillus, il semblerait y avoir un certain effet antagoniste, les mélanges ayant augmenté, par immobilisation, leur contenu en Mg alors que les espèces seules ont plutôt libéré une certaine proportion de ce nutriment. Une différence s'observe également pour les résineux sans aiguilles, le mélange EPN(SA)-SAB(SA) ayant libéré moins de Mg que les espèces seules.

3.3.5.3 TEMPS 3 (6 MOIS)

Azote (N) :

Le mélange ERS-BJ-HEG a augmenté, par immobilisation, son contenu initial en N de 47,2%. Pour le bouleau seul, l'augmentation (26,1%) a été significativement inférieure à celle du mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL a augmenté, par immobilisation, son contenu initial en N de 24,4%. L'érable l'a aussi augmenté, et significativement plus que le mélange (43,3%). Le frêne et le tilleul sont significativement différents du mélange et ont plutôt libéré respectivement 18,9% et 6,8% de leur N initial.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL est significativement différent du mélange ERS-BJ-HEG quant à son contenu en N après 6 mois d'incubation.

Le mélange EPN-SAB a libéré 27,9% de son contenu initial en N. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(SA)-SAB(SA) a augmenté, par immobilisation, son contenu initial en N de 3,3%. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG) a libéré 12,7% de son contenu initial en N. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

L'analyse de corrélation a révélé que, après 6 mois d'incubation, le contenu en N est positivement corrélé aux teneurs initiales en N, P, K, extractibles totaux et lignine et au facteur 1 (N, P, K, lignine, extractibles et polyphénols) ($P < 0,01$), de même qu'aux teneurs initiales en Mg et polyphénols ($P < 0,05$) (Tableau 3.10). Par contre, la corrélation est négative avec le ratio C:N ($P < 0,05$).

Pour sa part, la régression orthogonale montre que ce contenu en N est positivement corrélé au facteur 1 (N, P, K, lignine, extractibles et polyphénols) ($P < 0,01$), alors qu'il l'est négativement au facteur 2

Tableau 3.10 : Matrice des coefficients de corrélation pour la minéralomasse après 6 mois d'incubation.

	N3	P3	K3	CA3	MG3	N0	P0	K0	CA0	MG0	L	E1	E2	E3	ET	PO	CN	LN	PN	LPN	F1	F2	F3
N3	1,00	0,89	0,78	0,77	0,80	0,62	0,77	0,66	0,21	0,59	0,65	0,70	0,69	-0,70	0,72	0,49	-0,49	-0,29	-0,32	-0,28	0,75	-0,35	-0,23
P3	0,89	1,00	0,84	0,87	0,87	0,30	0,55	0,42	-0,01	0,41	0,46	0,43	0,74	-0,69	0,45	0,21	-0,14	0,04	-0,12	0,05	0,59	-0,12	-0,39
K3	0,78	0,84	1,00	0,65	0,76	0,21	0,40	0,32	-0,19	0,25	0,53	0,36	0,76	-0,66	0,39	0,09	-0,06	0,13	-0,09	0,14	0,59	-0,06	-0,56
CA3	0,77	0,87	0,65	1,00	0,80	0,35	0,57	0,50	0,25	0,43	0,38	0,43	0,61	-0,53	0,45	0,30	-0,18	-0,04	-0,03	-0,03	0,52	-0,08	-0,08
MG3	0,80	0,87	0,76	0,80	1,00	0,26	0,47	0,38	-0,11	0,42	0,29	0,30	0,58	-0,46	0,34	0,12	-0,22	-0,09	-0,27	-0,08	0,41	-0,30	-0,41
N0	0,62	0,30	0,21	0,35	0,26	1,00	0,94	0,94	0,72	0,77	0,68	0,93	0,32	-0,34	0,93	0,94	-0,90	-0,78	-0,42	-0,76	0,73	-0,52	0,43
P0	0,77	0,55	0,40	0,57	0,47	0,94	1,00	0,92	0,57	0,78	0,69	0,89	0,48	-0,47	0,90	0,86	-0,80	-0,65	-0,39	-0,64	0,79	-0,49	0,23
K0	0,66	0,42	0,32	0,50	0,38	0,94	0,92	1,00	0,75	0,75	0,72	0,91	0,50	-0,42	0,93	0,86	-0,77	-0,63	-0,42	-0,62	0,79	-0,44	0,34
CA0	0,21	-0,01	-0,19	0,25	-0,11	0,72	0,57	0,75	1,00	0,51	0,41	0,68	0,05	-0,14	0,66	0,74	-0,59	-0,57	-0,20	-0,57	0,40	-0,21	0,79
MG0	0,59	0,41	0,25	0,43	0,42	0,77	0,78	0,75	0,51	1,00	0,21	0,56	0,12	-0,02	0,57	0,60	-0,79	-0,75	-0,60	-0,75	0,37	-0,77	0,23
L	0,65	0,46	0,53	0,38	0,29	0,68	0,69	0,72	0,41	0,21	1,00	0,88	0,78	-0,80	0,89	0,71	-0,37	-0,14	0,03	-0,12	0,97	0,10	0,05
E1	0,70	0,43	0,36	0,43	0,30	0,93	0,89	0,91	0,68	0,56	0,88	1,00	0,54	-0,64	0,99	0,92	-0,71	-0,54	-0,23	-0,52	0,89	-0,25	0,34
E2	0,69	0,74	0,76	0,61	0,58	0,32	0,48	0,50	0,05	0,12	0,78	0,54	1,00	-0,78	0,59	0,31	-0,01	0,23	0,04	0,25	0,83	0,19	-0,40
E3	-0,70	-0,69	-0,66	-0,53	-0,46	-0,34	-0,47	-0,42	-0,14	-0,02	-0,80	-0,64	-0,78	1,00	-0,63	-0,36	0,04	-0,18	-0,11	-0,19	-0,78	-0,25	0,19
ET	0,72	0,45	0,39	0,45	0,34	0,93	0,90	0,93	0,66	0,57	0,89	0,99	0,59	-0,63	1,00	0,91	-0,70	-0,52	-0,24	-0,50	0,92	-0,25	0,29
PO	0,49	0,21	0,09	0,30	0,12	0,94	0,86	0,86	0,74	0,60	0,71	0,92	0,31	-0,36	0,91	1,00	-0,76	-0,63	-0,12	-0,61	0,75	-0,25	0,58
CN	-0,49	-0,14	-0,06	-0,18	-0,22	-0,90	-0,80	-0,77	-0,59	-0,79	-0,37	-0,71	-0,01	0,04	-0,70	-0,76	1,00	0,97	0,64	0,96	-0,41	0,79	-0,40
LN	-0,29	0,04	0,13	-0,04	-0,09	-0,78	-0,65	-0,63	-0,57	-0,75	-0,14	-0,54	0,23	-0,18	-0,52	-0,63	0,97	1,00	0,67	1,00	-0,17	0,84	-0,48
PN	-0,32	-0,12	-0,09	-0,03	-0,27	-0,42	-0,39	-0,42	-0,20	-0,60	0,03	-0,23	0,04	-0,11	-0,24	-0,12	0,64	0,67	1,00	0,68	-0,04	0,91	0,16
LPN	-0,28	0,05	0,14	-0,03	-0,08	-0,76	-0,64	-0,62	-0,57	-0,75	-0,12	-0,52	0,25	-0,19	-0,50	-0,61	0,96	1,00	0,68	1,00	-0,15	0,85	-0,48
F1	0,75	0,59	0,59	0,52	0,41	0,73	0,79	0,79	0,40	0,37	0,97	0,89	0,83	-0,78	0,92	0,75	-0,41	-0,17	-0,04	-0,15	1,00	0,00	0,00
F2	-0,35	-0,12	-0,06	-0,08	-0,30	-0,52	-0,49	-0,44	-0,21	-0,77	0,10	-0,25	0,19	-0,25	-0,25	-0,25	0,79	0,84	0,91	0,85	0,00	1,00	-0,01
F3	-0,23	-0,39	-0,56	-0,08	-0,41	0,43	0,23	0,34	0,79	0,23	0,05	0,34	-0,40	0,19	0,29	0,58	-0,40	-0,48	0,16	-0,48	0,00	-0,01	1,00

Teneurs en N (N3), P (P3), K (K3), Ca (CA3) et Mg (MG3) à 6 mois d'incubation. Teneurs initiales en N (N0), P (P0), K (K0), Ca (CA0), Mg (MG0), lignine (L), extractibles à l'éthanol-toluène (E1), extractibles à l'eau chaude (E2), extractibles à NaOH (E3), extractibles totaux (ET), polyphénols (PO). Valeurs initiales des ratios C:N (CN), lignine :N (LN), polyphénols:N (PN), lignine+polyphénols:N (LPN). Facteurs de l'analyse en composantes principales : facteur 1 (F1), facteur 2 (F2) et facteur 3 (F3).

(polyphénols:N, lignine+polyphénols:N, lignine:N, C:N, et Mg) ($P < 0,05$), ces deux facteurs expliquant 69,0% de la variation de N après 6 mois d'incubation.

Contrairement au temps 1 pour le mélange ERS-BJ-HEG, N présente un comportement plutôt antagoniste. En effet, l'érable et le hêtre ont immobilisé respectivement 43,3% et 44,7% alors que le bouleau n'a immobilisé que 26,1%, ce qui est inférieur à l'immobilisation du mélange. Au contraire, le mélange ERS-CHR-FRA-TIL se comporte d'une manière identique au temps 1 et au temps 2, c'est-à-dire qu'il présente un transfert d'azote des espèces de meilleure qualité (frêne, tilleul) vers les moins bonnes (érable, chêne). Cela se vérifie également au niveau de la comparaison des mélanges, le mélange ERS-BJ-HEG étant de moins bonne qualité a immobilisé significativement plus d'azote que celui de meilleure qualité (ERS-CHR-FRA-TIL).

Phosphore (P) :

Le mélange ERS-BJ-HEG a augmenté, par immobilisation, son contenu initial en P de 6,0%. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL a libéré 28,6% de son contenu initial en P. Individuellement, le frêne et le tilleul ont libéré significativement plus de P que le mélange, soit respectivement 55,1% et 49,2%. L'érable est significativement différent du mélange, ayant augmenté, par immobilisation, de 1,5% son contenu initial en P.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL est significativement différent du mélange ERS-BJ-HEG quant à son contenu en P après 6 mois d'incubation.

Le mélange EPN-SAB a libéré 62,4% de son contenu initial en P. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(SA)-SAB(SA) a libéré 61,4% de son contenu initial en P. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG) a libéré 39,8% de son contenu initial en P. Les aiguilles d'épinette ont libéré significativement plus de P (58,3%) que le mélange.

L'analyse de corrélation a révélé que, après 6 mois d'incubation, le contenu en P est positivement corrélé à la teneur initiale en P et au facteur 1 ($P < 0,05$) (Tableau 3.10).

La régression orthogonale, quant à elle, montre que ce contenu en P est positivement corrélé au facteur 1 (N, P, K, lignine, extractibles et polyphénols) ($P < 0,01$), ce facteur expliquant 34,9% de la variation du contenu en P après 6 mois d'incubation

Pour le mélange ERS-CHR-FRA-TIL, on observe un comportement identique à celui de N, c'est-à-dire un transfert de P des espèces les plus facilement dégradables vers celles qui le sont moins.

Par contre, pour le mélange des aiguilles, on observe un effet antagoniste, le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG) ayant libéré moins de P que la moyenne pondérée des espèces seules (47,0%). Cet effet antagoniste pourrait peut-être être mis en parallèle avec l'effet antagoniste du mélange sur les pertes de masse.

Potassium (K) :

Le mélange ERS-BJ-HEG a libéré 57,8% de son contenu initial en K. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL a libéré 62,5% de son contenu initial en K. L'érable a libéré significativement moins de potassium (48,9%) que le mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL ne présente pas de différence significative avec le mélange ERS-BJ-HEG.

Le mélange EPN-SAB a libéré 80,8% de son contenu initial en K. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(SA)-SAB(SA) a libéré 78,6% de son contenu initial en K. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG) a libéré 57,6% de son contenu initial en K. Les aiguilles de sapin ont libéré significativement plus de K (75,8%) que le mélange.

L'analyse de corrélation a révélé que, après 6 mois d'incubation, le contenu en K est positivement corrélé à la teneur initiale en lignine et au facteur 1 ($P < 0,05$) (Tableau 3.10).

Pour sa part, la régression orthogonale révèle que ce contenu en K est positivement corrélé au facteur 1 (N, P, K, lignine, extractibles et polyphénols) ($P < 0,01$), ce facteur expliquant 35,2% de la variation du contenu en K.

Calcium (Ca) :

Le mélange ERS-BJ-HEG a libéré 0,6% de son contenu initial en Ca. Le hêtre est significativement différent du mélange et a augmenté, par immobilisation, son contenu initial en Ca de 23,0%.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL a libéré 9,5% de son contenu initial en Ca. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL ne présente pas de différence significative de contenu en Ca avec le mélange ERS-BJ-HEG.

Le mélange EPN-SAB a libéré 24,8% de son contenu initial en Ca. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(SA)-SAB(SA) a libéré 18,7% de son contenu initial en Ca. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG) a libéré 13,4% de son contenu initial en Ca. Les aiguilles d'épinette ont libéré significativement plus de Ca (36,8%) que le mélange.

L'analyse de corrélation a révélé que, après 6 mois d'incubation, le contenu en Ca est positivement corrélé aux teneurs initiales en P et K ainsi qu'au facteur 1 ($P < 0,05$) (Tableau 3.10).

La régression orthogonale révèle que le facteur 1 (N, P, K, lignine, extractibles et polyphénols) est positivement corrélé ($P < 0,01$) au contenu en Ca, ce facteur expliquant 35,2% de la variation du contenu en Ca.

Le hêtre est l'espèce possédant la plus faible concentration en Ca, ce qui peut expliquer son immobilisation, comparativement à un mélange où les autres espèces ayant une pondération supérieure l'immobilisent beaucoup moins.

Magnésium (Mg) :

Le mélange ERS-BJ-HEG a augmenté, par immobilisation, son contenu initial en Mg de 9,8%. Les espèces individuelles ne présentent pas de différence significative avec le mélange.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL a libéré 7,3% de son contenu initial en Mg. Le frêne a libéré significativement plus de Mg (37,0%) que le mélange. L'érable est significativement différent du mélange et a augmenté, par immobilisation, son contenu initial en Mg de 14,6%.

Le mélange ERS-CHR-FRA-TIL ne présente pas de différence significative de contenu en Mg avec le mélange ERS-BJ-HEG.

Le mélange EPN-SAB a libéré 28,0% de son contenu initial en Mg. Le sapin a libéré significativement plus de Mg (44,0%) que le mélange.

Le mélange EPN(SA)-SAB(SA) a libéré 16,8% de son contenu initial en Mg. Le sapin sans aiguilles a libéré significativement plus de Mg (33,6%) que le mélange.

Le mélange EPN(AIG)-SAB(AIG) a libéré 9,9% de son contenu initial en Mg. Les aiguilles d'épinette ont libéré significativement plus de Mg (31,3%) que le mélange.

Aucune corrélation significative n'a été observée pour le contenu en Mg (Tableau 3.10). Il n'y a pas eu non plus de régression orthogonale significative.

Plusieurs études ont montré que N a tendance à s'accumuler durant la phase initiale de décomposition de la litière (Gosz et al., 1973; Swift, 1977; Louisier et Parkinson, 1978; Melillo et al., 1982; Seastedt, 1984; Rustad et Cronan, 1988; Salamanca et al., 1998). L'accumulation de N est expliquée par l'incorporation de N provenant de sources exogènes dans la biomasse microbienne et dans les sous-produits (Blair et al., 1990). Melillo et al. (1982) expliquent cette accumulation par différents mécanismes : fixation, absorption de l'ammonium atmosphérique, pluviollessivage, dépôts secs, litière verte, translocation fongique ou immobilisation par les microorganismes. Dans le cas d'une expérience en serre, l'accumulation de N est surtout expliquée par ce dernier mécanisme.

Le phosphore se retrouve en faible concentration chez les végétaux (Louisier et Parkinson, 1978). Gosz et al. (1973) ont trouvé que la concentration et la quantité de P s'accroissent durant les premiers stades de décomposition et que les pertes observées par la suite résulteraient du lessivage de cet élément. Louisier et Parkinson (1978) notent également que P est sujet au lessivage mais ils n'observent aucune augmentation de son contenu en début de décomposition. Néanmoins, Kelly et Beauchamp (1987) ont observé que la quantité de P s'accroissait sous peuplement pur de chêne alors qu'elle diminuait en forêt feuillue mélangée.

Le mécanisme dominant de libération de K, élément très mobile, est le lessivage (Gosz et al., 1973; Swift, 1977; Abbott et Crossley, 1982). Un tel phénomène est expliqué par le fait que K n'est pas lié fortement aux molécules organiques des tissus végétaux de sorte que l'activité microbienne n'est pas requise pour libérer cet élément des litières (Seastedt, 1984).

Le calcium est un élément peu mobile, car c'est un composant structural plus important et, de ce fait, il est moins sujet au lessivage (Gosz et al., 1973; Abbott et Crossley, 1982). Souvent la concentration en Ca du sol s'accroît quand la matrice organique, dans laquelle il se retrouve, se décompose (Abbott et Crossley, 1982). La teneur en Ca peut s'accroître à la suite de l'invasion par les hyphes fongiques des basidiomycètes, ces organismes étant capables d'accumuler des concentrations plus grandes que celles de la litière sur laquelle ils croissent (Swift, 1977). Rustad et Cronan (1988) ont trouvé que cet élément s'accumulait durant les premiers stades de décomposition pour les litières ayant de faibles concentrations

initiales en Ca. Au contraire, pour les litières riches en Ca, cet élément montrait une perte initiale rapide, puis une perte plus graduelle par la suite.

Le magnésium est un élément plus mobile que Ca et son accumulation observée durant les premiers stades de décomposition est très rapidement suivie par une perte (Louisier et Parkinson, 1978). Mais, malgré sa relative sensibilité au lessivage, il est beaucoup moins lessivable que K et, de ce fait, il n'est pas libéré aussi rapidement. Rustad et Cronan (1988) notent une perte rapide de Mg dès les premiers mois de décomposition. Kelly et Beauchamp (1987) rapportent un état stable de Mg sous peuplement pur de chêne, alors qu'il y a perte rapide sous peuplement mélangé de feuillus.

Ayant étudié la dégradation du bois par le basidiomycète *Stereum hirsutum*, Swift (1977) explique la dynamique des nutriments en faisant le parallèle avec la dynamique du mycélium. La masse du mycélium s'accroît rapidement jusqu'à un maximum, équivalant à 30% de la perte de masse du substrat, et décline à la suite de la digestion autolytique du mycélium. Durant la décomposition par ce champignon, le statut nutritionnel du bois demeure relativement constant, bien qu'il y ait une perte progressive de N et de Ca durant les derniers stades. La majorité des nutriments est immobilisée par le mycélium durant la décomposition du bois. Les pertes nettes des nutriments, provenant du mycélium, interviennent durant l'autolyse et correspondent donc aux pertes provenant du bois. Cependant, pour N et P, les fractions majeures sont contenues dans le mycélium au moment où la pédofaune commence à consommer le bois. Cette invasion par la pédofaune résulte en une perte nette des nutriments du bois en décomposition.

3.4 CONCLUSION

La caractérisation des BRF a montré qu'ils possèdent une faible concentration en nutriments, une forte concentration en lignine et en extractibles et une concentration relativement modérée en polyphénols, mise à part une importante concentration dans les aiguilles de conifères, si on les compare aux feuilles ou à d'autres amendements organiques. Dans un sens agronomique, ce type de matériau est considéré de mauvaise qualité car, lors de sa décomposition, il tend à immobiliser, par l'intermédiaire des microorganismes, les nutriments du sol. Une partie des nutriments est alors indisponible pour la croissance des plantes, ce qui peut entraîner des baisses de rendement. Cependant, la décomposition des débris ligneux est une partie très importante du cycle de C et des nutriments dans les écosystèmes forestiers (Gosz et al., 1973; Swift, 1977). La décomposition de débris ligneux peut jouer le rôle d'un puits de nutriments où les conditions sont favorables à l'activité microbienne et peut aider à réduire les pertes potentielles de nutriments du système (Abbott et Crossley, 1982).

La décomposition des BRF a suivi les phases décrites par Berg (1986), à savoir une première phase où la perte de masse est importante, résultant à la fois de la dégradation de composés facilement accessibles ou lessivables, tels que les sucres simples et les polyphénols, et d'une influence exercée par

les nutriments sur les composés non-lignifiés, et une seconde phase où la perte de masse décroît, les composés récalcitrants, tels que la lignine, déterminant désormais la perte de masse. Ceci se traduit par une courbe ayant l'allure d'une exponentielle négative. Les mélanges d'espèces feuillues ont montré, au terme de l'expérience, un certain effet synergique, alors que les mélanges d'aiguilles ont montré un effet antagoniste. Une des hypothèses de départ est ainsi contredite concernant ce type de mélange résineux. Cette étude a également montré que les indices de décomposition ne sont pas les mêmes suivant le temps de décomposition. Dans la phase initiale (2 mois), le ratio C:N s'avère un bon indice de décomposition, expliquant 79% de la perte de masse, alors que le ratio lignine:N n'en explique que 64%. Mais, durant la dernière phase (6 mois), le ratio polyphénol+lignine:N et le ratio lignine:N expliquent respectivement 70% et 67% des variations de la perte de masse, contrairement à 48% pour le ratio C:N. Ceci signifie que, lors de la première phase de décomposition, C et N sont minéralisés sensiblement à la même vitesse, alors que, dans les phases subséquentes, C est libéré beaucoup plus lentement, la lignine, composé résiduel majoritaire, étant plus difficilement dégradable.

L'évolution des teneurs en nutriments diffère selon les espèces, montrant un gain net pour certaines et une perte nette pour d'autres. Les espèces ayant les concentrations en nutriments les plus faibles (érable, hêtre, chêne et bouleau) ont accumulé plus d'éléments que les autres. En règle générale, les mélanges d'espèces ont tendance à minimiser les contrastes entre les espèces seules présentant des qualités différentes, comme par exemple l'érable par rapport au frêne ou au tilleul. Malgré une accumulation parfois importante de certains nutriments provenant du sol, le phénomène de transfert de nutriments, surtout décrit pour N par plusieurs auteurs (Chapman et al., 1988; Taylor et Parkinson 1988; McTiernan et al., 1997; Finzi et Canham, 1998; Salamanca et al., 1998), peut en fait s'appliquer à tous les nutriments sauf à K qui, à cause de son excessive mobilité, est fortement lessivé.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Le temps de décomposition des BRF appliqués en paillis semble assez long, du moins pour des sols peu riches comme des friches agricoles. L'effet des BRF à court terme est donc peu marqué, comme le notent N'Dayegamiyé et Angers (1993). Même si l'effet de paillis, résultant d'un épandage de 2 cm d'épaisseur, est faible, l'immobilisation potentielle (non mesurée dans la première expérience) induit une diminution de la biomasse végétale la première et la seconde années. La pauvreté initiale du sol peut expliquer en partie le prolongement dans le temps de ce phénomène.

Les BRF possèdent des concentrations en nutriments relativement faibles, des concentrations en lignine et en extractibles élevées et des teneurs en polyphénols modérées si on les compare au feuillage ou à d'autres amendements organiques tels que les engrais verts ou les engrais jaunes. Cependant, on peut noter de grandes différences dans la composition selon les espèces utilisées.

Le mode de décomposition des BRF est caractérisé par deux phases distinctes. La première phase montre une perte de masse importante, résultant de la décomposition et du lessivage de composés carbonés facilement dégradables ou lessivables, tels que les sucres et les polyphénols hydrolysables, tandis que la seconde phase montre une forte diminution de la perte de masse résultant de la présence de composés carbonés résiduels récalcitrants, tels que les polyphénols condensés et la lignine. La décomposition des BRF peut être représentée par une courbe ayant l'allure d'une exponentielle négative.

Les mélanges d'espèces feuillues semblent se décomposer plus rapidement que les espèces seules, montrant ainsi un certain effet synergique. Cependant, la structure des traitements ne permettait pas de déterminer avec précision quelle composante du mélange induisait une telle interaction. Par contre, pour les mélanges résineux, le dispositif permet d'affirmer que les aiguilles seules se décomposent plus rapidement que leur mélange, montrant ainsi un effet antagoniste marqué.

Les meilleurs indices de décomposition attribuables aux BRF dépendent du temps de décomposition. En effet, en début de décomposition (2 mois), C et N sont minéralisés à peu près à la même vitesse et, de ce fait, le ratio C:N est un bon indice, expliquant 79% des variations de la perte de masse observée. Par contre, plus le temps avance, plus C se minéralise lentement par rapport à N, à cause de la présence majoritaire de composés récalcitrants tels que la lignine ou les polyphénols condensés, et, de ce fait, les ratios lignine:N et lignine+polyphénols:N expliquent respectivement 67% et 70% des variations de la perte de masse observée. En comparaison, le ratio C:N n'en explique que 48% des variations de la perte de masse observée.

Cette recherche, en partie exploratoire, a permis d'ouvrir des voies intéressantes pour les recherches futures concernant les BRF. Un meilleur dispositif *in-situ* aurait certainement permis d'observer certaines

différences qui n'ont pas été révélées dans la présente étude. De même, une période de temps plus longue aurait été préférable, afin de permettre une décomposition plus complète des BRF.

Pour la partie *in-vitro*, une étude plus approfondie au niveau des polyphénols (qualitative) permettrait d'affiner la compréhension du mécanisme de décomposition, car ces composés réagissent différemment selon leur nature. Un meilleur agencement du dispositif expérimental devrait permettre de déterminer, avec plus de précision, les effets additifs, synergiques ou antagonistes liés aux mélanges. Un temps de décomposition plus long aurait également été nécessaire à une meilleure évaluation des courbes de décomposition.

BIBLIOGRAPHIE

- Abbott D.T., et D.A. Jr. Crossley, 1982. Woody litter decomposition following clear-cutting. *Ecology* **63** : 35-42.
- Aber J.D., et J.M. Melillo, 1982. Nitrogen immobilization in decaying hardwood leaf litter as a function of initial nitrogen and lignin content. *Can. J. Bot.* **60** : 2263-2269.
- ACPP, 1997. Méthodes d'essai normalisées. Association Canadienne des Pâtes et Papiers, Montréal.
- Aerts R., 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems : a triangular relationship. *Oikos*, **79** : 439-449.
- Alban D.H., 1985. Seasonal changes in nutrient concentration and content of aspen suckers in Minnesota. *For. Sci.* **31** : 785-794.
- Allison F.E., 1973. Soil Organic Matter and its Role in Crop Production. Development in Soil Science 3. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, 673 p.
- Amacher M.C., R.E. Henderson, M.D. Breithaupt, C.L. Seale, et J.M. LaBauve, 1990. Unbuffered and buffered salt methods for exchangeable cations and effective cation-exchange capacity. *Soil. Sci. Am. J.* **54** : 1036-1042.
- Anderson J.M., 1973. The breakdown and decomposition of sweet chesnut (*Castanea sativa* Mill.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) leaf litter in two deciduous woodland soils – II. Changes in the carbon, hydrogen, nitrogen and polyphenol content. *Oecologia* **12** : 275-288.
- Andreux F., et C. Munier-Lamy, 1994. Genèse et propriétés des molécules humiques. *In* : M. Bonneau et B. Souchier (éds.), *Pédologie. 2- Constituants et Propriétés du Sol*. 2^e édition. Masson, Paris, pp. 109-142.
- Balsberg Pålsson A.M., 1989. Mineral nutrients, carbohydrates and phenolic compounds in leaves of beech (*Fagus sylvatica* L.) in southern Sweden as related to environmental factors. *Tree Physiol.* **5** : 485-495.
- Bauer G., E.D. Schulze, et M. Mund, 1997. Nutrient contents and concentrations in relation to growth of *Picea abies* and *Fagus sylvatica* along an European transect. *Tree Physiol.* **17** : 777-786.
- Beauchemin S., A. N'Dayegamiye, et M.R. Laverdière, 1990. Effets d'apport d'amendements ligneux frais et humifiés sur la production de pomme de terre et sur la disponibilité de l'azote en sol sableux. *Can. J. Soil Sci.* **70** : 555-564.
- Beauchemin S., A. N'Dayegamiye, et M.R. Laverdière, 1992a. Effets d'amendements ligneux sur la disponibilité d'azote dans un sol sableux cultivé en pomme de terre. *Can. J. Soil Sci.* **72** : 89-95.
- Beauchemin S., A. N'Dayegamiye, et M.R. Laverdière, 1992b. Phytotoxicité des matériaux ligneux frais et compostés utilisés comme amendements organiques des sols. *Can. J. Soil Sci.* **72** : 177-181.
- Berg B., 1986. Nutrient release from litter and humus in coniferous forest soils – a mini review. *Scand. J. For. Res.* **1** : 359-369.
- Berg B., M.P. Berg, P. Bottner, E. Box, A. Breymeyer, R. Calvo de Anta, M. Coûteaux, A. Escudero, A. Gallardo, W. Kratz, M. Madeira, E. Mälkonén, C. McClaugherty, V. Meentemeyer, F. Muñoz, P. Piussi, J. Remacle, et A. Virzo de Santo, 1993. Litter mass loss rates in pine forests of Europe and Eastern United States : some relationships with climate and litter quality. *Biogeochemistry* **20** : 127-159.
- Berg B., et C. McClaugherty, 1987. Nitrogen release from litter in relation to the disappearance of lignin. *Biogeochemistry* **4** : 219-224.

- Berthelin J., C. Leyval, et F. Toutain. 1994. Biologie des sols : Rôle des organismes dans l'altération et l'humification. *In* : M. Bonneau et B. Souchier (éds.), *Pédologie. 2- Constituants et Propriétés du Sol.* 2^e édition. Masson, Paris, pp. 143-238.
- Blair J.M., R.W. Parmelee, et M.H. Beare, 1990. Decay rates, nitrogen fluxes, and decomposer communities of single- and mixed-species foliar litter. *Ecology* **71** : 1976-1985
- Bowersox T.W., et W.W. Ward, 1977. Seasonal variation in foliar nutrient concentrations of black cherry. *For. Sci.* **23** : 429-432.
- Boyucos G.V., 1962. Hydrometer method improved for making particle-size analysis of soils. *Agron. J.* **54** : 464-465.
- Bremner J.M., et C.S. Mulvaney, 1982. Nitrogen-total. *In* : A.L. Page, R.H. Miller et D.R. Keeney (éds.), *Methods of Soil Analysis, part. 2.* Am. Soc. Agron, Soil Sci. Soc. Am., Madison, pp. 595-624.
- Bryant J.P., F.S. Chapin III, et D.R. Klein, 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* **40** : 357-368.
- Cain R.B., 1980. The uptake and catabolism of lignin-related aromatic compounds and their regulation in microorganisms. *In* : T.K. Kirk, T. Higuchi et H.M. Chang (éds.), *Lignin Biodegradation : Microbiology, Chemistry and Potential Application.* CRC Press 77, Boca Raton, pp. 21-60.
- Chang Y.P., et R.L. Mitchell, 1955. Chemical composition of common north american pulpwood barks. *TAPPI* **38** : 315-320.
- Chapin F.S.III, 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **11** : 233-260.
- Chapin F.S.III, et R.A., Kedrowski, 1983. Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees. *Ecology* **64** : 376-391.
- Chapman K., J.B. Whittaker, et O.W. Heal, 1988. Metabolic and faunal activity in litters of tree mixtures compared with pure stands. *Agric. Ecosyst. Environ.* **24** : 33-40.
- Chen Y., 1996. Organic matter reactions involving micronutrients in soils and their effect on plants. *In* : A. Piccolo (éd.), *Humic Substances in Terrestrial Ecosystems.* Elsevier Science, pp. 507-529.
- Chornet E., et R.P. Overend, 1988. Le fractionnement des matières cellulosiques. Centre Québécois de Valorisation de la Biomasse, Sainte-Foy, 153 p.
- Cole D.W., et M. Rapp, 1981. Elemental cycling in forest ecosystems. *In* : D.E. Reichle (éd), *Dynamics Properties of Forest Ecosystems, IBP 23,* Cambridge University Press, Cambridge, pp. 341-409.
- Constantinides M., et J.H. Fownes, 1994. Nitrogen mineralization from leaves and litter of tropical plants : relationship to nitrogen, lignin and soluble polyphenol concentrations. *Soil Biol. Biochem.* **26** : 49-55.
- Coûteaux M., P. Bottner, et B. Berg, 1995. Litter decomposition climate and litter quality. *Trends Ecol. Evol.* **10** : 63-66.
- Cowling E.B., et W. Merrill, 1966. Nitrogen in wood and its role in wood deterioration. *Can. J. Bot.* **44** : 1539-1554.
- Davies R.I., 1971. Relation of polyphénols to decomposition of organic matter and to pedogenetic processes. *Soil Sci.* **111** : 80-85.
- Dommergues Y., et F. Manganot, 1970. *Écologie Microbienne du Sol.* Masson, Paris, 796 p.
- Duchaufour P., 1994. *Pédologie. 1- Pédogenèse et Classification.* 2^e édition. Masson, Paris, 491 p.
- Edmonds R.L., 1987. Decomposition rates and nutrients dynamics in small-diameter woody litter in four forest ecosystems in Washington, USA. *Can. J. For. Res.* **17** : 499-509.

- Edwards C.A., D.E. Reichle, et D.A. Crossley, 1970. The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. *In* : D.E. Reichle (éd.), *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*. Springer Verlag, Heidelberg, pp. 147-172.
- Eriksson K.E., R.A. Blanchette, et P. Anderson, 1990. *Microbial and Enzymatic Degradation of Wood and Wood Component*. Springer-Verlag, Berlin, 407 p.
- Facelli J.M., et S.T.A. Pickett, 1991. Plant litter : dynamics and effects on plant community structure. *Bot. Rev.* **57** : 1-32.
- Fengel D., et G. Wegener. 1984. *Wood : Chemistry, Ultrastructure, Reactions*. Walter de Gruyter, Berlin, 613 p.
- Finzi A.C., et C.D. Canham, 1998. Non-additive effects of leaf mixtures on net N mineralization in a southern New England forest. *For. Ecol. Manage.* **105** : 129-136.
- Flaig W., 1970. Contribution à la connaissance de la constitution et de la synthèse des acides humiques. *Sci. Sol* **2** : 39-78.
- Flaig W., 1978. Biochimie de la matière organique du sol. *In* : *L'emploi des matières organiques comme engrais*. FAO n° 27, Rome, Italie, pp. 34-76.
- Fog K., 1988. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. *Biol. Rev.* **63** : 433-462.
- Fogel R., et K. Jr. Cromack, 1977. Effect of habitat and substrate quality on Douglas fir litter decomposition in western Oregon. *Can. J. Bot.* **55** : 1632-1640.
- Fox R.H., R.J.K. Myers, et I. Vallis, 1990. The nitrogen mineralization rate of legume residues in soil as influenced by their polyphenol, lignin, and nitrogen contents. *Plant Soil* **129** : 251-259.
- Fyles J.W., et I.H. Fyles, 1993. Interaction of Douglas-fir with red alder and salal foliage litter during decomposition. *Can. J. For. Res.* **23** : 358-361.
- Gallardo A., et J. Merino, 1993. Leaf decomposition in two mediterranean ecosystems of southwest Spain : Influence of substrate quality. *Ecology* **74** : 152-161.
- Gasser M.O., A. N'Dayegamiye, et M.R. Laverdière, 1995. Short-term effects of crop rotations and wood-residue amendments on potato yields and soil properties of a sandy loam soil. *Can. J. Soil. Sci.* **75** : 385-390.
- Ghilarov M.S., 1971. Invertebrates which destroy the forest litter and ways to increase their activity. *In* : *Productivité des Écosystèmes Forestiers*, Actes Coll. Bruxelles 1969. UNESCO, Écologie et Conservation 4, pp. 433-442.
- Globensky Y., 1985. *Géologie des Basses-Terres du Saint-Laurent*. Ministère de l'Énergie, Mines et Ressources, Ottawa. Carte au 1 : 250 000, n° 1999, cote 615 CAQ.
- Gosz J.R., G.E. Likens, et F.H. Bormann, 1973. Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire, *Ecol. Monogr.* **43** : 173-191.
- Grigal D.F., L.F. Ohmann, et R.B. Brander, 1976. Seasonal dynamics of tall shrubs in Northeastern Minnesota : biomass and nutrients element changes. *For. Sci.* **22** : 195-208.
- Hagerman A.E., et L.G. Butler, 1991. Tannins and lignins. *In* : *Herbivores : Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*, Vol. 1 : *The Chemical Participants*. Academic Press, pp. 355-388.
- Haider K., 1992. Problems related to the humification processes in soils of temperate climates, *In* : G. Stozky et J.M. Bollag (éds.), *Soil Biochemistry* vol. 7. Marcel Dekker, New York, pp. 55-94.

- Haider K., 1994. Advances in the basic research of the biochemistry of humic substances. *In* : N. Senesi et T.M. Miano (éds.), *Humic Substances in the Global Environment and Implications on Human Health*. Elsevier Science B.V., pp. 91-107.
- Haider K., J.P. Martin, et Z. Filip, 1975. Humus biochemistry. *In* : E.A. Paul et A.D. McLaren (éds.), *Soil Biochemistry* vol. 4. Marcel Dekker, New York, pp. 195-244.
- Hanlon R.D.G., 1981. Influence of grazing by collembola on activity of senescent fungal colonies grown on media of different nutrient concentrations. *Oikos* **36** : 362-367.
- Harborne J.B., 1995. Plant polyphenols and their role in plant defense mechanisms. *In* : A. Scalbert (éd.), *Polyphenols 94*. Palma de Majorqua (Spain), May 23-27. Les Colloques de l'INRA n° 69, pp. 19-26.
- Harborne J.B., 1997. Role of phenolic secondary metabolites in plants and their degradation in nature. *In* : G. Cadisch et K.E. Giller (éds.), *Driven by Nature : Plant Litter Quality and Decomposition*. CAB International, pp. 67-74.
- Harun J., et P. Labosky, 1985. Chemical constituents of five northeastern barks. *Wood Fib. Sci.* **17** : 274-280.
- Haslam E., 1998. *Practical Polyphenolics*. Cambridge University Press, Cambridge, 422 p.
- Haukioja E., P. Niemelä, et S. Sirén, 1985. Foliage phenols and nitrogen in relation to growth, insect damage, and ability to recover after defoliation, in the mountain birch *Betula pubescens* ssp. *tortuosa*. *Oecologia* **65** : 214-222.
- Haynes R.J., 1986. The decomposition process : mineralization, immobilization, humus formation and degradation. *In* : R.J. Haynes (éd.), *Mineral Nitrogen in the Plant-Soil System.*, Academic Press, Orlando, Fl., pp. 52-176.
- Heal O.W., et J. Dighton, 1985. Resource quality and trophic structure in the soil system. *In* : A.H. Fitter, D. Atkinson, D.J. Read et M.B. Usher (éds.), *Ecological Interactions in Soil, Plants, Microbes and Animals*. Blackwell Scientific Publications, London, pp. 339-354.
- Heanes D.L., 1984. Determination of total organic C in soils by an improved chromic acid digestion and spectrophotometric procedure. *Comm. Soil. Sci. Plant Anal.* **15** : 1191-1213.
- Heath G.W., et H.G.C. King, 1964. Litter breakdown in deciduous forest soils. 8th Int. Congr. Soil Sci. **3** : 979-987.
- Hendrickson O.Q., 1987. Winter-branch nutrients in the northern conifers and hardwoods. *For. Sci.* **33** : 1068-1074.
- Hendrickson O.Q., D.M. Burgess, et L. Chatarpaul, 1987. Biomass and nutrients in Great Lakes - St. Lawrence forest species : implications for whole-tree and conventional harvest. *Can. J. For. Res.* **17** : 210-218.
- Higuchi T., 1980. Lignin structure and morphological distribution in plant cell walls. *In* : T.K. Kirk, T. Higuchi et H.M. Chang (éds.), *Lignin Biodegradation : Microbiology, Chemistry and Potential Applications*. CRC Press, Boca Raton, FL. pp. 1-19.
- Hintikka V., 1964. Psychrophilic basidiomycetes decomposing forest litter under winter conditions. *Comm. Inst. For. Fenn.* **29** : 1-20.
- Hobbie S.E., 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Tree* **7** : 336-339.
- Hole F.D., 1981. Effects of animals on soil. *Geoderma* **25** : 75-112.
- Horner J.D., J.R. Gosz, et R.G. Cates, 1988. The role of carbon-based plant secondary metabolites in decomposition in terrestrial ecosystems. *Am. Nat.* **132** : 869-883.

- Horwath W.R., et E.A. Paul, 1994. Microbial biomass. *In* : Methods of soil analysis, Part 2 - Microbiological and Biochemical Properties. Soil Science Society of America, 677 S. Book Series 5. Madisson, pp. 753-773.
- Howard P.J.A., et D.M. Howard, 1974. Microbial decomposition of tree and shrub leaf litter. 1 – Weight loss and chemical composition of decomposing litter. *Oikos* **25** : 341-352.
- Ishihara T., 1980. The role of laccase in lignin biodegradation. *In* : T.K. Kirk, T. Higuchi et H.M. Chang (éds.), Lignin Biodegradation : Microbiology, Chemistry and Potential Applications. CRC Press, Boca Raton, FL. pp. 17-31.
- Jensen F.K., 1969. Effect of constant and fluctuating temperature on growth of four wood-decaying fungi. *Phytopathology* **15** : 246-251.
- Jensen V., 1974. Decomposition of angiosperm tree leaf litter. *In* : C.H. Dickinson et G.J.F. Pugh (éds.), Biology of Plant Litter Decomposition, Vol. 1. Academic Press, London, pp. 69-104.
- Käärik A.A., 1974. Decomposition of wood. *In* : C.H. Dickinson et G.J.F. Pugh (éds.), Biology of Plant Litter Decomposition, Vol. 1. Academic Press, London, pp. 129-174.
- Kalburtti K.L., J.A. Mosjidis, et A.P. Mamolos, 1999. Litter dynamics of low and high tannin *Sericea lespedeza* plants under field conditions. *Plant Soil* **208** : 271-281.
- Keeney D.R., et D.W. Nelson, 1982. Nitrogen-inorganic forms. *In* : A.L. Page, R.H. Miller et D.R. Keeney (éds.), Methods of Soil Analysis, part. 2. Am. Soc. Agron., Soil Sci. Soc Am., Madison, pp. 643-698.
- Kelly J.M., et J.J. Beauchamp, 1987. Mass loss and nutrient changes in decomposing upland oak and mesic mixed-hardwood leaf litter. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **51** : 1616-1622.
- Keyser P., T.K. Kirk, et J.G. Zeikus, 1978. Ligninolytic enzyme system of *Phanerochaete chrysosporium* : synthesised in the absence of lignin in response to nitrogen starvation. *J. Bacteriol.* **135** : 790-797.
- Kirk T.K., et R.L. Farrell, 1987. Enzymatic "combustion" : the microbial degradation of lignin. *Ann. Rev. Microbiol.* **41** : 465-505.
- Kirk T.K., et P. Fenn, 1982. Formation and action of the ligninolytic system in basidiomycètes. *In* : J.C. Frankland, J.N. Hedger et M.J. Swift (éds.), Decomposer Basidiomycetes : Their Biology and Ecology. Cambridge University Press, London, pp. 67-90.
- Klironomos J.N., P. Widden, et I. Deslandes, 1992. Feeding preferences of the collembolan *Folsomia candida* in relation to microfungal succession on decaying litter. *Soil Biol. Biochem.* **24** : 685-692.
- Kozlowski T.T., et S.G. Pallardy, 1997. Growth Control in Woody Plants. Academic Press, San Diego, California, USA. 641 p.
- Kuiters A.T., 1990. Role of phenolic substances from decomposing forest litter in plant-soil interactions. *Acta Bot. Neerl.* **39** : 329-348.
- Kuiters A.T., 1991. Phenolic substances in forest leaf litter and their impact on plant growth in forest vegetations. *In* : G. Cadisch et K.E. Giller (éds.), Driven by Nature : Plant Litter Quality and Decomposition. CAB International, pp. 252-260.
- Laine K.M., et H. Henttonen, 1987. Phenolic/nitrogen ratios in the blueberry *Vaccinium myrtillus* in relation to temperature and microtine density in Finnish Lapland. *Oikos* **50** : 389-395.
- Larochelle L., 1994. L'impact du bois raméal fragmenté sur la dynamique de la mésofaune du sol. Mémoire de maîtrise. Université Laval, Ste-Foy.
- Lemieux G., 1986. Le bois raméal et les mécanismes de fertilité du sol. Publié par le Ministère de l'Énergie et des Ressources et la Faculté de foresterie et de géomatique de l'Université Laval. Québec, 20 p.

- Lemieux G., 1990. Le bois raméal et la pédogenèse : une influence agricole et forestière directe. Publié par le Ministère de l'Énergie et des Ressources et la Faculté de foresterie et de géomatique de l'Université Laval, Québec, 34 p.
- Levin D.A., 1976. The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **7** : 121-159.
- Lofty J.R., 1974. Oligochaetes. *In* : C.H. Dickinson et G.J.F. Pugh (éds.), *Biology of Plant Litter Decomposition*, Vol. 2. Academic Press, London, pp. 467-488.
- Louisier J.D., et D. Parkinson, 1978. Chemical element dynamics in decomposing leaf litter. *Can. J. Bot.* **56** : 2795-2812.
- Luxmoore R.J., T. Grizzard, et R.H. Strand, 1981. Nutrient translocation in the outer canopy and understory of an eastern deciduous forest. *For. Sci.* **27** : 505-518.
- Maliondo S.M., M.K. Mahendrappa, et G.D. van Raalte, 1990. Distribution of biomass and nutrients in some New-Brunswick forest stands : possible implications of whole-tree harvesting. *Forestry Canada - Maritimes region. Information report M-X-170E/F*, 40 p.
- Manly B. F. J., 1986. *Multivariate Statistical Methods – A Primer*. Chapman & Hall, London.
- Martin J.P., et K. Haider, 1971. Microbial activity in relation to soil humus formation. *Soil Sci.* **111** : 54-62.
- Martin J.P., et K. Haider, 1980. Microbial degradation and stabilization of ¹⁴C-labelled lignins, phenols, and phenolic polymers in relation to soil humus formation. *In* : T.K. Kirk, T. Higuchi et H.M. Chang (éds.), *Lignin Biodegradation : Microbiology, Chemistry and Potential Applications*. CRC Press, Boca Raton, FL. pp. 77-100.
- McClagherty C.A., J. Pastor, J.D. Aber, et J.M. Melillo, 1985. Forest litter decomposition in relation to nitrogen dynamics and litter quality. *Ecology* **66** : 266-275.
- McKey D., P.G. Waterman, J.S. Gartlan, et T.T. Strushsaker, 1978. Phenolic content of vegetation in two african rain forests : ecological implications. *Science* **202** : 61-64.
- McTiernan K.B., P. Ineson, et P.A. Coward, 1997. Respiration and nutrient release from tree leaf litter mixtures. *Oikos* **78** : 527-538.
- Meentemeyer V., 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* **59** : 465-472.
- Mehlich A., 1984. Melich n° 3 extractant : a modification of Melich n° 2 extractant. *Commun. Soil. Sci. Plant. Anal.* **15** : 1409-1416.
- Melillo J., J.D. Aber, et J.F. Muratore, 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* **63** : 621-626.
- Millar C.S., 1974. Decomposition of coniferous leaf litter. *In* : C.H. Dickinson et G.J.F. Pugh (éds.), *Biology of Plant Litter Decomposition*, Vol. 1. Academic Press, London, pp. 105-128.
- Miller H.G., 1984. Dynamics of nutrient cycling in plantation ecosystems. *In* : G.D. Bowen et E.K.S. Nambiar (éds.), *Nutrition of Plantation Forests*. Academic Press, London, pp. 53-78.
- Moore T.R., J.A. Trofymow, B. Taylor, C. Camiré, L. Duchesne, J. Fyles, L. Kozak, M. Kranabetter, I. Morrison, M. Siltanen, S. Smith, B. Titus, S. Visser, R. Wein, et S. Zoltai, 1999. Litter decomposition rates in canadian forests. *Global Change Biol.* **5** : 75-82.
- Muller R.N., P.J. Kalisz, et T.W. Kimmerer, 1987. Intraspecific variation in production of astringent phenolics over a vegetation-resource availability gradient. *Oecologia* **72** : 211-215.
- Murphy K.L., J.M. Klopatek, et C.C. Klopatek, 1998. The effects of litter quality and climate on decomposition along an elevational gradient. *Ecol. Appl.* **8** : 1061-1071.

- N'Dayegamiye A., et A. Dubé, 1986. L'effet de l'incorporation de matières ligneuses sur l'évolution des propriétés chimiques du sol et sur la croissance des plantes. *Can. J. Soil Sci.* **66** : 623-631.
- N'Dayegamiye A., et D.A. Angers, 1993. Organic matter characteristics and water-stable aggregation of a sandy loam soil after 9 years of wood-residues applications. *Can. J. Soil Sci.* **73** : 115-122.
- Nambiar E.K.S., et D.N. Fife, 1991. Nutrient retranslocation in temperate conifers. *Tree Physiol.* **9** : 185-207.
- Nicolai V., 1988. Phenolic and mineral content of leaves influences decomposition in European forest ecosystems. *Oecologia* **75** : 575-579.
- Northup R.R., R.A. Dahlgren, et J.G. McColl, 1998. Polyphenols as regulators of plant-litter-soil interactions in northern California's pygmy forest : A positive feedback? *Biogeochemistry* **42** : 189-220.
- Northup R.R., R.A. Dahlgren, et Z. Yu, 1995. Intraspecific variation of conifer phenolic concentration on a marine terrace soil acidity gradient : a new interpretation. *Plant Soil* **171** : 255-262.
- O'Connell A.M., 1997. Decomposition of slash residues in thinned regrowth eucalypt forest in Western Australia. *J. Appl. Ecol.* **34** : 111-122.
- Oglesby K.A., et J.H. Fownes, 1992. Effects of chemical composition on nitrogen mineralization from green manure of seven tropical leguminous trees. *Plant Soil* **143** : 127-132.
- Palm C.A., et P.A. Sanchez, 1991. Nitrogen release from the leaves of some tropical legumes as affected by their lignin and polyphenolic contents. *Soil Biol. Biochem.* **23** : 83-88.
- Panshin A.J., et C. de Zeeuw, 1980. *Textbook of Wood Technology*, 4^e éd. McGraw-Hill Publishing Company, New York, 722 p.
- Pâques L.E., 1994. Relationship between foliar nutrient concentrations and growth of hybrid larch (*Larix x eurolepis* Henry). *For. Ecol. Manage.* **63** : 153-167.
- Parkinson D., S. Visser, et J.B. Whittaker, 1979. Effects of collembolan grazing on fungal colonization of leaf litter. *Soil Biol. Biochem.* **11** : 529-535.
- Parkinson J.A., et S.E. Allen, 1975. A wet oxydation procedure for the determination of nitrogen and mineral elements in biological materials. *Com. Soil Sci. Plant Anal.* **6** : 1-11.
- Perala D.A., et Alban D.H., 1982. Biomass, nutrient distribution and litterfall in *Populus*, *Pinus*, and *Picea* stands on two different soils in Minnesota. *Plant Soil* **64** : 177-192.
- Pettersen R.C., 1984. The chemical composition of wood. *In* : R.M. Rowell (éd.), *The Chemistry of Solid Wood*. Advances in Chemistry Series 207. American Chemical Society, Washington, DC, pp. 57-126.
- Pettigrew D., 1998. Perte de masse anhydre et dynamique des éléments chimiques du bois raméal fragmenté de tremble. *Mémoire de maîtrise*. Université Laval, Ste-Foy, 94 p. + annexes.
- Piccolo A., 1996. Humus and soil conservation. *In* : A. Piccolo (éd.), *Humic Substances in Terrestrial Ecosystems*. Elsevier Science, pp. 225-264.
- Ranger J., R. Marques, M. Colin-Belgrand, N. Flammang, et D. Gelhaye, 1996. La dynamique de l'incorporation d'éléments nutritifs dans un peuplement de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Franco). Conséquences pour la gestion sylvicole. *Rev. For. Fr.* **3** : 217-231.
- Rayner A.D.M., et L. Boddy, 1988. *Fungal Decomposition of Wood : its Biology and Ecology*. John Wiley and Sons, Chichester, 587 p.
- Reid I.D., 1979. The influence of nutrient balance on lignin degradation by the white-rot fungus *Phanerochaete chrysosporium*. *Can. J. Bot.* **57** : 2050-2058.

- Reisinger O., et G. Kilbertus, 1980. Mécanismes et facteurs de biodégradation en milieu forestier. *In* : P. Pesson (éd.), *Actualité d'Écologie Forestière*. Gauthier-Villars, Paris, pp. 61-86.
- Risi J., 1963. Chimie du bois, cours F5-330. Faculté d'arpentage et de génie forestier, Université laval. 86 p.
- Rojo M.J., S.G. Carcedo, et M.P. Pateos, 1990. Distribution and characterization of phosphatase and organic phosphorus in soil fractions. *Soil. Biol. Biochem.* **22** : 169-174.
- Rowe J.W., et A.H. Conner, 1979. Extractives in Eastern Hardwoods – A Review. Gen. Tech. Rep. FLP 18, For. Prod. Lab., For. Serv., USDA, Madison, Wisc., 67 p.
- Rustad, L.E., et C.S. Cronan, 1988. Element loss and retention during litter decay in a red spruce stand in Maine. *Can. J. For. Res.* **18** : 947-953.
- Saiz-Jimenez C., 1996. The chemical structure of humic substances : recent advances. *In* : A. Piccolo (éd.), *Humic Substances in Terrestrial Ecosystems*. Elsevier Science, pp. 1-44.
- Salamanca E.F., N. Kaneko, et S. Katagiri, 1998. Effects of leaf litter mixtures on the decomposition of *Quercus serrata* and *Pinus densiflora* using field and laboratory microcosm methods. *Ecol. Engineering* **10** : 53-73.
- SAS Institute Inc., 1996. GLM-VARCOMP Version 6.12. SAS/STAT User's Guide Volume 2. SAS Institute Inc., Cary, N.C.
- Scheffer T., et E.B. Cowling, 1966. Natural resistance of wood to microbial deterioration. *Ann. Rev. Phytopatho.* **4** : 147-170.
- Schiechtl H.M., et R. Stern, 1996. Ground Bioengineering Techniques for Slope Protection and Erosion Control. Blackwell Science, Oxford, 146 p.
- Schimel J.P., R.G. Cates, et R. Ruess, 1998. The role of balsam poplar secondary soil nutrient dynamics through succession in the Alaskan taiga. *Biogeochemistry* **42** : 221-234.
- Schimel J.P., K. van Cleve, R.G. Cates, T.P. Clausen, et P.B. Reichardt, 1996. Effects of balsam poplar (*Populus balsamifera*) tannins and low molecular weight phenolics on microbial activity in taiga floodplain soil : implication for changes in N cycling during succession. *Can. J. Bot.* **74** : 84-90.
- Schnitzer M., 1991. Soil organic matter - the next 75 years. *Soil Science* **151** : 41-58.
- Seastedt T.R., 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Ann. Rev. Entomol.* **29** : 25-46.
- Shure D.J., et L.A. Wilson, 1993. Patch-size effects on plant phenolics in successional openings of the southern Appalachians. *Ecology* **74** : 55-67.
- Siqueira J.O., M.G. Nair., R. Hammerschmidt, et G.R. Safir, 1991. Significance of phenolic compounds in plant-soil-microbial systems. *Crit. Rev. Plant Sci.* **10** : 63-121.
- StAAF H., 1982. Plant nutrient changes in beech leaves during senescence as influenced by site characteristics. *Oecol. Plant.* **17** : 161-170.
- St-Amand D., et M. Lauzon, 1995. Fragmentation en Bois Raméaux Fragmentés (BRF) de biosurplus forestiers. Projet n° 1051. Essais, expérimentations et transfert technologique en foresterie. Service canadien des forêts, 61 p.
- Steel R.G.D., et J.H. Torrie, 1980. Principles and Procedures of Statistics (2^e éd.). McGraw-Hill, New York, 633 p.
- Stevanovic-Janezic, T., D. Vilotic, et B. Bujanovic, 1995. Chemical and anatomical properties of xylems and barks of major industrial wood species in Serbia. *In* : T. Stevanovic-Janezic, B. Kolin, G. Danon et M. Jaic (éds), *Enhancement of Wood Technologies in Correlation with the Properties of*

Chemical Components of Wood. Faculté de Foresterie, Belgrade, pp 5-40 (en serbe, résumés en anglais).

- Stevenson F.J., 1994. Humus Chemistry : Genesis, Composition, Reactions. 2^e édition. John Wiley and Sons, New York, 496 p.
- Stout J.D., K.M. Goh, et T.A. Rafter, 1981. Chemistry and turnover of naturally occurring resistant organic compounds in soil. *In* : E.A. Paul et J.M. Ladd (éds.), Soil Biochemistry, vol. 5. Marcel Dekker, New York, pp. 1-73.
- Swain T., et W.E. Hillis, 1959. The phenolic constituents of *Prunus domestica* – I. The quantitative analysis of phenolic constituents. *J. Sci. Food Agric.* **10** : 63-68.
- Swift M.J., 1977. The roles of fungi and animals in the immobilisation and release of nutrient elements from decomposing branch-wood. *Ecol. Bull.* **25** : 193-202.
- Swift M.J., 1982. Basidiomycetes as components of ecosystems. *In* : J.C. Frankland, J.N. Hedger et M.J. Swift (éds.), Decomposer Basidiomycetes : Their Biology and Ecology. Cambridge University Press, London, pp. 307-337.
- Swift M.J., O.W. Heal, et J.M. Anderson, 1979. Decomposition in Terrestrial Ecosystems. Studies in Ecology, Vol. 5. University of California Press, Berkeley, 372 p.
- Tabatabai M.A., 1994. Soil enzymes. *In* : Methods of soil analysis, Part 2 - Microbiological and Biochemical Properties. Soil Science Society of America, 677 S. Book Series 5. Madisson, pp. 775-833.
- Tabatabai M.A., et J.M. Bremner, 1969. Use of *p*-nitrophenyl phosphate for assay of soil phosphatase activity. *Soil. Biol. Biochem.* **1** : 301-307.
- Taylor B., et D. Parkinson, 1988. A new microcosm approach to litter decomposition studies. *Can. J. Bot.* **66** : 1933-1939.
- Taylor B.R., D. Parkinson, et W.F.J. Parsons, 1989a. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates : a microcosm test. *Ecology* **70** : 97-104.
- Taylor B.R., W.F.J. Parsons, et D. Parkinson, 1989b. Decomposition of *Populus tremuloides* leaf litter accelerated by addition of *Alnus crispa* litter. *Can. J. For. Res.* **19** : 674-679.
- Tisdall J.M., et J.M. Oades, 1982. Organic matter and water-stable aggregates in soils. *J. Soil Sci.* **34** : 141-163.
- Toutain F., 1981. Les humus forestiers, structures et modes de fonctionnement. *Rev. For. Fr.* **33** : 449-478.
- Toutain F., 1987. Les litières : sièges de systèmes interactifs et moteur de ces interactions. *Rev. Écol. Biol. Sol* **24** : 231-242.
- Tremblay J., 1995. Caractérisation physico-chimique des bois raméaux fragmentés et leur effet sur la croissance des plantes. Mémoire de maîtrise, Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation, Université Laval, Québec, 173p.
- Tremblay J., et C.J. Beauchamp, 1998. Fractionnement de la fertilisation azotée d'appoint à la suite de l'incorporation au sol de bois raméaux fragmentés : modifications de certaines propriétés biologiques et chimiques d'un sol cultivé en pomme de terre. *Can. J. Soil Sci.* **78** : 275-282.
- Tukey H.B., 1970. The leaching of substances from plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **21** : 305-324.
- Tuomi J., P. Niemelä, E. Haukioja, S. Sirén, et S. Neunoven, 1984. Nutrient stress : an explanation for plant anti-herbivore responses to defoliation. *Oecologia* **61** : 208-210.

- van den Driessche R., 1984. Nutrient storage, retranslocation and relationship of stress to nutrition. *In* : G.D. Bowen et E.K.S Nambiar (éds.), *Nutrition of Plantation Forests*. Academic Press, London, pp. 181-209.
- Varadachari C., et K. Ghosh, 1984. On humus formation. *Pant Soil* **77** : 305-313.
- Vaughan D., et B.G. Ord, 1985. Soil organic matter - a perspective on its nature, extraction, turnover and role in soil fertility. *In* : D. Vaughan et R.E. Malcom (éds), *Soil Organic Matter and Biological Activity*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 1-35.
- Visser S., 1985. Role of the soil invertebrates in determining the composition of soil microbial communities. *In* : A.H. Fitter, D. Atkinson, D.J. Read et M.B. Usher (éds.), *Ecological Interactions in Soil, Plants, Microbes and Animals*. Blackwell Scientific Publications, London, pp. 297-317.
- Waksman S.A., 1932. *Humus*. William et Wilkins, Baltimore.
- Waring R.H., et W.H. Schlesinger, 1985. *Forest Ecosystems, Concepts and Management*. Academic Press, 340 p.
- Waterman P.G., et S. Mole, 1994. *Analysis of Phenolic Plant Metabolites*. Methods in Ecology, Blackwell Scientific Publications, 238 p.
- Williams S.T., et T.R.G. Gray, 1974. Decomposition of litter on the soil surface. *In* : C.H. Dickinson et G.J.F. Pugh (éds.), *Biology of Plant Litter Decomposition*, Vol. 1. Academic Press, London, pp. 611-632.
- Woodwell G.M., 1974. Variation in the nutrient content of leaves of *Quercus alba*, *Quercus coccinea*, and *Pinus rigida* in the Brookhaven forest from bud-break to abscission. *Am. J. Bot.* **61** : 749-753.

ANNEXES

..

Annexe 1. Perte de masse (%) et valeurs des coefficients de régression de la perte de masse selon le modèle $Y = 100 - b_0X^{b_1}$ où X est le temps (mois).

Traitement	Temps	Perte de masse	b0	b1
BJ	2	13,21		
BJ	4	27,34		
BJ	6	37,03	7.548	0.896
CHR	2	18,29		
CHR	4	37,95		
CHR	6	46,14	11.864	0.775
EPN	2	23,08		
EPN	4	33,77		
EPN	6	41,41	16.085	0.529
EPN(SA)	2	11,85		
EPN(SA)	4	19,83		
EPN(SA)	6	21,34	8.980	0.506
ERS	2	14,74		
ERS	4	26,97		
ERS	6	39,73	7.691	0.914
FRA	2	20,18		
FRA	4	33,17		
FRA	6	41,13	13.369	0.634
HEG	2	12,01		
HEG	4	30,00		
HEG	6	39,46	7.093	0.974
SAB	2	23,16		
SAB	4	34,66		
SAB	6	42,54	15.996	0.549
SAB(SA)	2	13,47		
SAB(SA)	4	21,52		
SAB(SA)	6	24,73	9.724	0.534
TIL	2	21,82		
TIL	4	35,52		
TIL	6	54,74	11.057	0.883
EPN(AIG)	2	25,23		
EPN(AIG)	4	42,47		
EPN(AIG)	6	44,46	19.573	0.484
SAB(AIG)	2	25,99		
SAB(AIG)	4	38,15		
SAB(AIG)	6	43,24	19.533	0.454
ERS-BJ-HEG	2	13,48		
ERS-BJ-HEG	4	26,53		
ERS-BJ-HEG	6	43,84	5.813	1.122
ERS-CHR-FRA-TIL	2	17,20		
ERS-CHR-FRA-TIL	4	31,80		
ERS-CHR-FRA-TIL	6	46,91	8.938	0.923
EPN-SAB	2	24,14		
EPN-SAB	4	35,83		
EPN-SAB	6	40,27	18.220	0.454
EPN(SA)-SAB(SA)	2	12,50		
EPN(SA)-SAB(SA)	4	19,53		
EPN(SA)-SAB(SA)	6	21,90	9.293	0.493
EPN(AIG)-SAB(AIG)	2	22,21		
EPN(AIG)-SAB(AIG)	4	34,44		
EPN(AIG)-SAB(AIG)	6	35,03	18.033	0.397

Annexe 2. Tableaux d'ANOVA pour la perte de masse.

Temps 1

Sources de variation	d.l.	SC écarts	MC écarts	F calc.	Prob.
Traitements	16	2100,85	131,30	33,90	<0,001
Erreur	68	263,36	3,87		
Total	84	2364,21			

CONTRASTES	d.l.	MC cont.	F calc.	Prob.
ERS-BJ-HEG vs ERS	1	4,00	1,03	0,313
ERS-BJ-HEG vs BJ	1	0,18	0,05	0,830
ERS-BJ-HEG vs HEG	1	5,37	1,39	0,243
ERS-CHR-FRA-TIL vs ERS	1	15,13	3,91	0,052
ERS-CHR-FRA-TIL vs CHR	1	2,98	0,77	0,383
ERS-CHR-FRA-TIL vs FRA	1	22,15	5,72	0,020
ERS-CHR-FRA-TIL vs TIL	1	53,41	13,79	<0,001
ERS-BJ-HEG vs ERS-CHR-FRA-TIL	1	34,69	8,96	0,004
EPN-SAB vs EPN	1	2,82	0,73	0,397
EPN-SAB vs SAB	1	2,39	0,62	0,434
EPN(SA)-SAB(SA) vs EPN(SA)	1	1,05	0,27	0,604
EPN(SA)-SAB(SA) vs SAB(SA)	1	2,36	0,61	0,438
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs EPN(AIG)	1	22,85	5,90	0,018
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs SAB(AIG)	1	35,69	9,21	0,003

Temps 2

Sources de variation	d.l.	SC écarts	MC écarts	F calc.	Prob.
Traitements	16	4255,68	265,98	20,07	<0,001
Erreur	85	1126,41	13,25		
Total	101	5382,09			

CONTRASTES	d.l.	MC cont.	F calc.	Prob.
ERS-BJ-HEG vs ERS	1	0,57	0,04	0,836
ERS-BJ-HEG vs BJ	1	1,97	0,15	0,701
ERS-BJ-HEG vs HEG	1	36,02	2,72	0,103
ERS-CHR-FRA-TIL vs ERS	1	70,01	5,28	0,024
ERS-CHR-FRA-TIL vs CHR	1	113,62	8,57	0,004
ERS-CHR-FRA-TIL vs FRA	1	5,67	0,43	0,515
ERS-CHR-FRA-TIL vs TIL	1	41,50	3,13	0,080
ERS-BJ-HEG vs ERS-CHR-FRA-TIL	1	83,19	6,28	0,014
EPN-SAB vs EPN	1	12,73	0,96	0,330
EPN-SAB vs SAB	1	4,08	0,31	0,581
EPN(SA)-SAB(SA) vs EPN(SA)	1	0,26	0,02	0,888
EPN(SA)-SAB(SA) vs SAB(SA)	1	11,89	0,90	0,346
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs EPN(AIG)	1	193,53	14,60	<0,001
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs SAB(AIG)	1	41,44	3,13	0,081

Temps 3

Sources de variation	d.l.	SC écarts	MC écarts	F calc.	Prob.
Traitements	16	8996,17	562,26	29,64	<0,001
Erreur	102	1935,05	18,97		
Total	118	10931,22			

CONTRASTES	d.l.	MC cont.	F calc.	Prob.
ERS-BJ-HEG vs ERS	1	59,06	3,11	0,081
ERS-BJ-HEG vs BJ	1	162,22	8,55	0,004
ERS-BJ-HEG vs HEG	1	67,07	3,54	0,063
ERS-CHR-FRA-TIL vs ERS	1	180,26	9,50	0,003
ERS-CHR-FRA-TIL vs CHR	1	2,08	0,11	0,741
ERS-CHR-FRA-TIL vs FRA	1	116,79	6,16	0,015
ERS-CHR-FRA-TIL vs TIL	1	214,53	11,31	0,001
ERS-BJ-HEG vs ERS-CHR-FRA-TIL	1	32,96	1,74	0,190
EPN-SAB vs EPN	1	4,53	0,24	0,626
EPN-SAB vs SAB	1	17,98	0,95	0,333
EPN(SA)-SAB(SA) vs EPN(SA)	1	1,12	0,06	0,808
EPN(SA)-SAB(SA) vs SAB(SA)	1	27,87	1,47	0,228
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs EPN(AIG)	1	310,78	16,38	<0,001
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs SAB(AIG)	1	235,95	12,44	0,001

Annexe 3. Tableaux d'ANOVA pour la variation de minéralomasse de N.

Temps 1

Sources de variation	d.l.	SC écarts	MC écarts	F calc.	Prob.
Traitements	16	22681,38	1417,59	17,08	<0,001
Erreur	68	5644,34	83,00		
Total	84	28325,72			

CONTRASTES	d.l.	MC cont.	F calc.	Prob.
ERS-BJ-HEG vs ERS	1	632,25	7,62	0,007
ERS-BJ-HEG vs BJ	1	12,37	0,15	0,701
ERS-BJ-HEG vs HEG	1	29,80	0,36	0,551
ERS-CHR-FRA-TIL vs ERS	1	2229,97	26,87	<0,001
ERS-CHR-FRA-TIL vs CHR	1	5,81	0,07	0,792
ERS-CHR-FRA-TIL vs FRA	1	707,82	8,53	0,005
ERS-CHR-FRA-TIL vs TIL	1	867,54	10,45	0,002
ERS-BJ-HEG vs ERS-CHR-FRA-TIL	1	487,44	5,87	0,018
EPN-SAB vs EPN	1	31,12	0,37	0,542
EPN-SAB vs SAB	1	0,02	0,00	0,988
EPN(SA)-SAB(SA) vs EPN(SA)	1	7,49	0,09	0,765
EPN(SA)-SAB(SA) vs SAB(SA)	1	47,53	0,57	0,452
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs EPN(AIG)	1	8,98	0,11	0,743
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs SAB(AIG)	1	41,59	0,50	0,481

Temps 2

Sources de variation	d.l.	SC écarts	MC écarts	F calc.	Prob.
Traitements	16	68964,25	4310,27	34,02	<0,001
Erreur	85	10770,49	126,71		
Total	101	79734,74			

CONTRASTES	d.l.	MC cont.	F calc.	Prob.
ERS-BJ-HEG vs ERS	1	184,98	1,46	0,230
ERS-BJ-HEG vs BJ	1	666,54	5,26	0,024
ERS-BJ-HEG vs HEG	1	0,48	0,00	0,951
ERS-CHR-FRA-TIL vs ERS	1	3124,45	24,66	<0,001
ERS-CHR-FRA-TIL vs CHR	1	40,62	0,32	0,573
ERS-CHR-FRA-TIL vs FRA	1	3893,22	30,73	<0,001
ERS-CHR-FRA-TIL vs TIL	1	3813,05	30,09	<0,001
ERS-BJ-HEG vs ERS-CHR-FRA-TIL	1	1788,96	14,12	<0,001
EPN-SAB vs EPN	1	73,68	0,58	0,448
EPN-SAB vs SAB	1	39,12	0,31	0,580
EPN(SA)-SAB(SA) vs EPN(SA)	1	25,72	0,20	0,653
EPN(SA)-SAB(SA) vs SAB(SA)	1	8,28	0,07	0,799
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs EPN(AIG)	1	367,88	2,90	0,092
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs SAB(AIG)	1	68,63	0,54	0,464

Temps 3

Sources de variation	d.l.	SC écarts	MC écarts	F calc.	Prob.
Traitements	16	85222,01	5326,37	49,40	<0,001
Erreur	102	10997,43	107,82		
Total	118	96219,43			

CONTRASTES	d.l.	MC cont.	F calc.	Prob.
ERS-BJ-HEG vs ERS	1	53,27	0,49	0,484
ERS-BJ-HEG vs BJ	1	1558,83	14,46	<0,001
ERS-BJ-HEG vs HEG	1	21,87	0,20	0,653
ERS-CHR-FRA-TIL vs ERS	1	1242,18	11,52	0,001
ERS-CHR-FRA-TIL vs CHR	1	4,28	0,04	0,842
ERS-CHR-FRA-TIL vs FRA	1	6579,92	61,03	<0,001
ERS-CHR-FRA-TIL vs TIL	1	3417,41	31,70	<0,001
ERS-BJ-HEG vs ERS-CHR-FRA-TIL	1	1809,92	16,79	<0,001
EPN-SAB vs EPN	1	26,53	0,25	0,621
EPN-SAB vs SAB	1	115,56	1,07	0,303
EPN(SA)-SAB(SA) vs EPN(SA)	1	141,63	1,31	0,254
EPN(SA)-SAB(SA) vs SAB(SA)	1	503,54	4,67	0,033
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs EPN(AIG)	1	121,80	1,13	0,290
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs SAB(AIG)	1	159,91	1,48	0,226

Annexe 4. Tableaux d'ANOVA pour la variation de minéralomasse de P.

Temps 1

Sources de variation	d.l.	SC écarts	MC écarts	F calc.	Prob.
Traitements	16	31199,19	1949,95	11,11	<0,001
Erreur	68	11930,38	175,45		
Total	84	43129,56			

CONTRASTES	d.l.	MC cont.	F calc.	Prob.
ERS-BJ-HEG vs ERS	1	153,82	0,88	0,352
ERS-BJ-HEG vs BJ	1	5370,16	30,61	<0,001
ERS-BJ-HEG vs HEG	1	1745,09	9,95	0,002
ERS-CHR-FRA-TIL vs ERS	1	541,46	3,09	0,083
ERS-CHR-FRA-TIL vs CHR	1	3,71	0,02	0,885
ERS-CHR-FRA-TIL vs FRA	1	1081,91	6,17	0,015
ERS-CHR-FRA-TIL vs TIL	1	31,98	0,18	0,671
ERS-BJ-HEG vs ERS-CHR-FRA-TIL	1	118,09	0,67	0,415
EPN-SAB vs EPN	1	3,01	0,02	0,896
EPN-SAB vs SAB	1	127,11	0,72	0,398
EPN(SA)-SAB(SA) vs EPN(SA)	1	3346,05	19,07	<0,001
EPN(SA)-SAB(SA) vs SAB(SA)	1	433,24	2,47	0,121
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs EPN(AIG)	1	145,23	0,83	0,366
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs SAB(AIG)	1	155,75	0,89	0,349

Temps 2

Sources de variation	d.l.	SC écarts	MC écarts	F calc.	Prob.
Traitements	16	69983,88	4373,99	33,56	<0,001
Erreur	85	11076,76	130,31		
Total	101	81060,64			

CONTRASTES	d.l.	MC cont.	F calc.	Prob.
ERS-BJ-HEG vs ERS	1	38,05	0,29	0,590
ERS-BJ-HEG vs BJ	1	13,72	0,11	0,746
ERS-BJ-HEG vs HEG	1	0,04	0,00	0,985
ERS-CHR-FRA-TIL vs ERS	1	3193,66	24,51	<0,001
ERS-CHR-FRA-TIL vs CHR	1	27,26	0,21	0,648
ERS-CHR-FRA-TIL vs FRA	1	842,79	6,47	0,013
ERS-CHR-FRA-TIL vs TIL	1	483,72	3,71	0,057
ERS-BJ-HEG vs ERS-CHR-FRA-TIL	1	3928,89	30,15	<0,001
EPN-SAB vs EPN	1	4,47	0,03	0,853
EPN-SAB vs SAB	1	0,86	0,01	0,935
EPN(SA)-SAB(SA) vs EPN(SA)	1	612,70	4,70	0,033
EPN(SA)-SAB(SA) vs SAB(SA)	1	252,29	1,94	0,168
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs EPN(AIG)	1	311,98	2,39	0,125
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs SAB(AIG)	1	1,76	0,01	0,908

Temps 3

Sources de variation	d.l.	SC écarts	MC écarts	F calc.	Prob.
Traitements	16	78523,89	4907,74	48,77	<0,001
Erreur	102	10264,25	100,63		
Total	118	88788,14			

CONTRASTES	d.l.	MC cont.	F calc.	Prob.
ERS-BJ-HEG vs ERS	1	71,00	0,71	0,403
ERS-BJ-HEG vs BJ	1	164,40	1,63	0,204
ERS-BJ-HEG vs HEG	1	6,08	0,06	0,806
ERS-CHR-FRA-TIL vs ERS	1	3164,69	31,45	<0,001
ERS-CHR-FRA-TIL vs CHR	1	14,14	0,14	0,709
ERS-CHR-FRA-TIL vs FRA	1	2466,52	24,51	<0,001
ERS-CHR-FRA-TIL vs TIL	1	1493,18	14,84	<0,001
ERS-BJ-HEG vs ERS-CHR-FRA-TIL	1	4183,73	41,58	<0,001
EPN-SAB vs EPN	1	61,05	0,61	0,438
EPN-SAB vs SAB	1	9,99	0,10	0,753
EPN(SA)-SAB(SA) vs EPN(SA)	1	197,85	1,97	0,164
EPN(SA)-SAB(SA) vs SAB(SA)	1	47,22	0,47	0,495
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs EPN(AIG)	1	1201,17	11,94	<0,001
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs SAB(AIG)	1	59,69	0,59	0,443

Annexe 5. Tableaux d'ANOVA pour la variation de minéralomasse de K.

Temps 1

Sources de variation	d.l.	SC écarts	MC écarts	F calc.	Prob.
Traitements	16	7952,93	497,06	6,00	<0,001
Erreur	68	5630,93	82,81		
Total	84	13583,86			

CONTRASTES	d.l.	MC cont.	F calc.	Prob.
ERS-BJ-HEG vs ERS	1	115,42	1,39	0,242
ERS-BJ-HEG vs BJ	1	301,44	3,64	0,061
ERS-BJ-HEG vs HEG	1	179,95	2,17	0,145
ERS-CHR-FRA-TIL vs ERS	1	498,79	6,02	0,017
ERS-CHR-FRA-TIL vs CHR	1	1707,99	20,63	<0,001
ERS-CHR-FRA-TIL vs FRA	1	26,00	0,31	0,577
ERS-CHR-FRA-TIL vs TIL	1	34,11	0,41	0,523
ERS-BJ-HEG vs ERS-CHR-FRA-TIL	1	134,33	1,62	0,207
EPN-SAB vs EPN	1	194,69	2,35	0,130
EPN-SAB vs SAB	1	10,81	0,13	0,719
EPN(SA)-SAB(SA) vs EPN(SA)	1	6,79	0,08	0,775
EPN(SA)-SAB(SA) vs SAB(SA)	1	231,72	2,80	0,099
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs EPN(AIG)	1	6,81	0,08	0,775
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs SAB(AIG)	1	260,45	3,15	0,081

Temps 2

Sources de variation	d.l.	SC écarts	MC écarts	F calc.	Prob.
Traitements	16	13011,95	813,25	9,33	<0,001
Erreur	85	7409,95	87,18		
Total	101	20421,89			

CONTRASTES	d.l.	MC cont.	F calc.	Prob.
ERS-BJ-HEG vs ERS	1	112,14	1,29	0,260
ERS-BJ-HEG vs BJ	1	29,07	0,33	0,565
ERS-BJ-HEG vs HEG	1	1209,48	13,87	<0,001
ERS-CHR-FRA-TIL vs ERS	1	6,40	0,07	0,787
ERS-CHR-FRA-TIL vs CHR	1	1875,90	21,52	<0,001
ERS-CHR-FRA-TIL vs FRA	1	553,93	6,35	0,014
ERS-CHR-FRA-TIL vs TIL	1	81,08	0,93	0,338
ERS-BJ-HEG vs ERS-CHR-FRA-TIL	1	172,10	1,97	0,164
EPN-SAB vs EPN	1	146,42	1,68	0,198
EPN-SAB vs SAB	1	118,42	1,36	0,247
EPN(SA)-SAB(SA) vs EPN(SA)	1	128,31	1,47	0,228
EPN(SA)-SAB(SA) vs SAB(SA)	1	42,59	0,49	0,486
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs EPN(AIG)	1	0,64	0,01	0,932
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs SAB(AIG)	1	372,73	4,28	0,042

Temps 3

Sources de variation	d.l.	SC écarts	MC écarts	F calc.	Prob.
Traitements	16	12092,28	755,77	8,91	<0,001
Erreur	102	8655,98	84,86		
Total	118	20748,26			

CONTRASTES	d.l.	MC cont.	F calc.	Prob.
ERS-BJ-HEG vs ERS	1	281,27	3,31	0,072
ERS-BJ-HEG vs BJ	1	2,17	0,03	0,873
ERS-BJ-HEG vs HEG	1	65,53	0,77	0,382
ERS-CHR-FRA-TIL vs ERS	1	653,04	7,70	0,007
ERS-CHR-FRA-TIL vs CHR	1	47,67	0,56	0,455
ERS-CHR-FRA-TIL vs FRA	1	139,46	1,64	0,203
ERS-CHR-FRA-TIL vs TIL	1	321,08	3,78	0,054
ERS-BJ-HEG vs ERS-CHR-FRA-TIL	1	77,15	0,91	0,343
EPN-SAB vs EPN	1	74,65	0,88	0,350
EPN-SAB vs SAB	1	38,98	0,46	0,499
EPN(SA)-SAB(SA) vs EPN(SA)	1	5,17	0,06	0,805
EPN(SA)-SAB(SA) vs SAB(SA)	1	0,78	0,01	0,924
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs EPN(AIG)	1	516,55	6,09	0,015
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs SAB(AIG)	1	1161,60	13,69	<0,001

Annexe 6. Tableaux d'ANOVA pour la variation de minéralomasse de Ca.

Temps 1

Sources de variation	d.l.	SC écarts	MC écarts	F calc.	Prob.
Traitements	16	11627,52	726,72	9,55	<0,001
Erreur	68	5174,88	76,10		
Total	84	16802,39			

CONTRASTES	d.l.	MC cont.	F calc.	Prob.
ERS-BJ-HEG vs ERS	1	2,11	0,03	0,868
ERS-BJ-HEG vs BJ	1	140,85	1,85	0,178
ERS-BJ-HEG vs HEG	1	693,32	9,11	0,004
ERS-CHR-FRA-TIL vs ERS	1	71,39	0,94	0,336
ERS-CHR-FRA-TIL vs CHR	1	2568,71	33,75	<0,001
ERS-CHR-FRA-TIL vs FRA	1	559,89	7,36	0,008
ERS-CHR-FRA-TIL vs TIL	1	593,79	7,80	0,007
ERS-BJ-HEG vs ERS-CHR-FRA-TIL	1	48,97	0,64	0,425
EPN-SAB vs EPN	1	182,52	2,40	0,126
EPN-SAB vs SAB	1	48,41	0,64	0,428
EPN(SA)-SAB(SA) vs EPN(SA)	1	394,92	5,19	0,026
EPN(SA)-SAB(SA) vs SAB(SA)	1	50,36	0,66	0,419
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs EPN(AIG)	1	136,55	1,79	0,185
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs SAB(AIG)	1	449,69	5,91	0,018

Temps 2

Sources de variation	d.l.	SC écarts	MC écarts	F calc.	Prob.
Traitements	16	25005,43	1562,84	23,01	<0,001
Erreur	85	5773,54	67,92		
Total	101	30778,98			

CONTRASTES	d.l.	MC cont.	F calc.	Prob.
ERS-BJ-HEG vs ERS	1	14,21	0,21	0,648
ERS-BJ-HEG vs BJ	1	20,25	0,30	0,586
ERS-BJ-HEG vs HEG	1	155,93	2,30	0,133
ERS-CHR-FRA-TIL vs ERS	1	214,07	3,15	0,079
ERS-CHR-FRA-TIL vs CHR	1	467,40	6,88	0,010
ERS-CHR-FRA-TIL vs FRA	1	600,77	8,84	0,004
ERS-CHR-FRA-TIL vs TIL	1	1085,93	15,99	<0,001
ERS-BJ-HEG vs ERS-CHR-FRA-TIL	1	338,60	4,98	0,028
EPN-SAB vs EPN	1	409,29	6,03	0,016
EPN-SAB vs SAB	1	104,75	1,54	0,218
EPN(SA)-SAB(SA) vs EPN(SA)	1	191,97	2,83	0,096
EPN(SA)-SAB(SA) vs SAB(SA)	1	67,46	0,99	0,322
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs EPN(AIG)	1	106,73	1,57	0,213
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs SAB(AIG)	1	394,84	5,81	0,018

Temps 3

Sources de variation	d.l.	SC écarts	MC écarts	F calc.	Prob.
Traitements	16	25015,03	1563,44	11,93	<0,001
Erreur	102	13365,62	131,04		
Total	118	38380,65			

CONTRASTES	d.l.	MC cont.	F calc.	Prob.
ERS-BJ-HEG vs ERS	1	16,01	0,12	0,727
ERS-BJ-HEG vs BJ	1	82,72	0,63	0,429
ERS-BJ-HEG vs HEG	1	1950,35	14,88	<0,001
ERS-CHR-FRA-TIL vs ERS	1	158,05	1,21	0,275
ERS-CHR-FRA-TIL vs CHR	1	367,31	2,80	0,097
ERS-CHR-FRA-TIL vs FRA	1	513,25	3,92	0,050
ERS-CHR-FRA-TIL vs TIL	1	718,74	5,49	0,021
ERS-BJ-HEG vs ERS-CHR-FRA-TIL	1	274,67	2,10	0,151
EPN-SAB vs EPN	1	369,57	2,82	0,096
EPN-SAB vs SAB	1	245,79	1,88	0,174
EPN(SA)-SAB(SA) vs EPN(SA)	1	270,52	2,06	0,154
EPN(SA)-SAB(SA) vs SAB(SA)	1	244,33	1,86	0,175
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs EPN(AIG)	1	1920,18	14,65	<0,001
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs SAB(AIG)	1	104,76	0,80	0,373

Annexe 7. Tableaux d'ANOVA pour la variation de minéralomasse de Mg.

Temps 1

Sources de variation	d.l.	SC écarts	MC écarts	F calc.	Prob.
Traitements	16	10066,53	629,16	6,09	<0,001
Erreur	68	7025,80	103,32		
Total	84	17092,34			

CONTRASTES	d.l.		MC cont.	F calc.	Prob.
ERS-BJ-HEG vs ERS	1		867,34	8,39	0,005
ERS-BJ-HEG vs BJ	1		281,11	2,72	0,104
ERS-BJ-HEG vs HEG	1		17,58	0,17	0,681
ERS-CHR-FRA-TIL vs ERS	1		1536,11	14,87	<0,001
ERS-CHR-FRA-TIL vs CHR	1		924,92	8,95	0,004
ERS-CHR-FRA-TIL vs FRA	1		1375,74	13,32	<0,001
ERS-CHR-FRA-TIL vs TIL	1		261,88	2,53	0,116
ERS-BJ-HEG vs ERS-CHR-FRA-TIL	1		94,92	0,92	0,341
EPN-SAB vs EPN	1		39,26	0,38	0,540
EPN-SAB vs SAB	1		123,40	1,19	0,278
EPN(SA)-SAB(SA) vs EPN(SA)	1		56,54	0,55	0,462
EPN(SA)-SAB(SA) vs SAB(SA)	1		85,07	0,82	0,367
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs EPN(AIG)	1		453,66	4,39	0,040
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs SAB(AIG)	1		216,69	2,10	0,152

Temps 2

Sources de variation	d.l.	SC écarts	MC écarts	F calc.	Prob.
Traitements	16	20556,35	1284,77	15,03	<0,001
Erreur	85	7265,62	85,48		
Total	101	27821,97			

CONTRASTES	d.l.		MC cont.	F calc.	Prob.
ERS-BJ-HEG vs ERS	1		1373,49	16,07	<0,001
ERS-BJ-HEG vs BJ	1		2521,81	29,50	<0,001
ERS-BJ-HEG vs HEG	1		3301,97	38,63	<0,001
ERS-CHR-FRA-TIL vs ERS	1		108,93	1,27	0,262
ERS-CHR-FRA-TIL vs CHR	1		3482,36	40,74	<0,001
ERS-CHR-FRA-TIL vs FRA	1		5685,24	66,51	<0,001
ERS-CHR-FRA-TIL vs TIL	1		176,64	2,07	0,154
ERS-BJ-HEG vs ERS-CHR-FRA-TIL	1		708,83	8,29	0,005
EPN-SAB vs EPN	1		59,62	0,70	0,406
EPN-SAB vs SAB	1		140,00	1,64	0,204
EPN(SA)-SAB(SA) vs EPN(SA)	1		2086,84	24,41	<0,001
EPN(SA)-SAB(SA) vs SAB(SA)	1		45,07	0,53	0,470
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs EPN(AIG)	1		170,80	2,00	0,161
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs SAB(AIG)	1		133,53	1,56	0,215

Temps 3

Sources de variation	d.l.	SC écarts	MC écarts	F calc.	Prob.
Traitements	16	29589,28	1849,33	13,54	<0,001
Erreur	102	13928,09	136,55		
Total	118	43517,37			

CONTRASTES	d.l.		MC cont.	F calc.	Prob.
ERS-BJ-HEG vs ERS	1		78,59	0,58	0,450
ERS-BJ-HEG vs BJ	1		313,36	2,29	0,133
ERS-BJ-HEG vs HEG	1		401,61	2,94	0,089
ERS-CHR-FRA-TIL vs ERS	1		1672,57	12,25	<0,001
ERS-CHR-FRA-TIL vs CHR	1		523,87	3,84	0,053
ERS-CHR-FRA-TIL vs FRA	1		3084,79	22,59	<0,001
ERS-CHR-FRA-TIL vs TIL	1		744,53	5,45	0,021
ERS-BJ-HEG vs ERS-CHR-FRA-TIL	1		1026,04	7,51	0,007
EPN-SAB vs EPN	1		441,32	3,23	0,075
EPN-SAB vs SAB	1		896,43	6,56	0,012
EPN(SA)-SAB(SA) vs EPN(SA)	1		42,21	0,31	0,579
EPN(SA)-SAB(SA) vs SAB(SA)	1		978,05	7,16	0,009
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs EPN(AIG)	1		1589,26	11,64	<0,001
EPN(AIG)-SAB(AIG) vs SAB(AIG)	1		0,69	0,01	0,943