

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	v
LISTE DES TABLEAUX.....	vi
RÉSUMÉ.....	vii
CHAPITRE I	
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 Problématique.....	1
1.2 État de connaissances.....	3
1.2.1 La couverture morte des sols boréaux : un milieu hétérogène.....	3
1.2.2 La décomposition des litières et agents décomposeurs.....	6
1.2.3 La croissance mycélienne.....	8
1.2.4 La dégradation enzymatique.....	9
1.2.5 La dynamique du C et de N lors de la décomposition des litières.....	10
1.3 Objectif général.....	12
CHAPITRE II	
EFFET DE LA JUXTAPOSITION DES LITIÈRES SUR LA DYNAMIQUE MICROBIENNE AU COURS DE LA DÉCOMPOSITION : ÉTUDE EN MICROCOSMES.....	13
2.1 Résumé.....	13
2.2 Introduction.....	14
2.3 Méthodologie.....	17
2.3.1 Région d'étude.....	17
2.3.2 Collecte des litières.....	18
2.3.3 Établissement des microcosmes.....	19
2.3.4 Analyses de l'activité microbienne.....	21
2.3.5 Analyses statistiques.....	25

2.4	Résultats	26
2.4.1	Propriétés chimiques	26
2.4.2	Dynamique microbienne des litières incubées seules ou juxtaposées	29
2.4.3	Modification de l'activité microbienne occasionnée par la juxtaposition des litières fraîches et bien décomposées.....	36
2.4.4	Autres interactions entre les principaux facteurs.....	40
2.5	Discussion.....	51
2.5.1	Effet de l'état de décomposition sur la dynamique microbienne	52
2.5.2	Effet de l'origine des litières sur la dynamique microbienne	55
2.5.3	Effet de l'essence des litières sur la dynamique microbienne.....	56
2.5.4	Effet de la juxtaposition des litières sur la dynamique microbienne.....	57
2.6	Conclusion.....	60
CHAPITRE III		
	CONCLUSION GÉNÉRALE	61
	ANNEXES	63
	ANNEXE A- Représentation d'un microcosme avec un seul sac à litière.	64
	ANNEXE B - Composition des communautés fongiques des litières.	65
	ANNEXE C - Résultats additionnels.....	68
	ANNEXE C 1- Interaction entre la juxtaposition et l'origine des litières	69
	ANNEXE C 2- Interaction entre la juxtaposition, l'origine et l'état de décomposition des litières des litières	70
	ANNEXE C 3- Interaction entre la juxtaposition, l'essence et l'état de décomposition des litières	71
	ANNEXE C 4- Interaction entre la juxtaposition, l'origine et l'essence des litières .	72
	BIBLIOGRAPHIE.....	73

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
2.1	Interaction entre la juxtaposition et l'état de décomposition des litières sur la dynamique microbienne après 15 semaines.....	44
2.2	Interaction entre la juxtaposition et l'état de décomposition des litières sur la dynamique microbienne après 30 semaines.....	45
2.3	Origine et état de décomposition des litières sur leur dynamique microbienne après 15 semaines d'incubation.	46
2.4	Origine et état de décomposition des litières sur la dynamique microbienne après 30 semaines d'incubation.	47
2.5	Essence et état de décomposition des litières sur la dynamique microbienne A) après 15 semaines.	48
2.6	Essence et l'état de décomposition des litières sur la dynamique microbienne après 30 semaines d'incubation.	49
2.7	Origine et état de décomposition des litières sur la dynamique microbienne après A)15 semaines et B) 30 semaines d'incubation.....	50

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
2.1	Représentation des huit combinaisons des sacs à litières dans chaque microcosme pour une essence, un seul emplacement et une période d'incubation	21
2.2	Propriétés chimiques initiales du feuillage et du bois frais et bien décomposés de peuplier faux-tremble et de pin gris mis à décomposer dans les microcosmes.....	28
2.3	Effets de la juxtaposition (J), de l'état de décomposition (D), de l'origine (O), et de l'essence (E) des litières ainsi que de leurs interactions sur la dynamique microbienne après 15 semaines et 30 semaines d'incubation dans des microcosmes.	32
2.4	Indicateurs (moyenne \pm erreur type) de la dynamique microbienne en fonction de l'état de décomposition, l'origine et l'essence des litières après 15 et 30 semaines d'incubation dans des microcosmes.	34

RÉSUMÉ

La couverture morte des écosystèmes forestiers boréaux est le siège de nombreux processus soutenant le fonctionnement de l'écosystème. Elle constitue un milieu hétérogène où des litières aux traits chimiques, structuraux et énergétiques contrastants se côtoient. À l'intérieur de la couverture morte, la distribution du carbone (C) et l'azote (N) est donc spatialement découplée. Par ailleurs, les champignons sont les principaux décomposeurs des litières forestières. Parmi ceux-ci, les Basidiomycètes ont la capacité de tirer parti d'environnements hétérogènes par la translocation mycélienne de nutriments ou de C. Cette stratégie leur permet ainsi de combler des carences locales et d'optimiser leur croissance mycélienne.

La présente étude vise à mieux cerner les processus fins par lesquels le changement dans la disponibilité du C facilement assimilable et du N affecte la dynamique fongique et les taux de décomposition des litières. L'activité microbienne a été caractérisée en fonction du stade de décomposition (frais, bien décomposé), de l'origine (feuilles, bois) et de l'essence des litières (*Pinus banksiana* Lamb) et (*Populus tremuloides* Michx)). L'hypothèse principale de ce mémoire est que la juxtaposition de litières fraîches (C/N élevé) et de litières bien décomposées (C/N faible) augmenterait l'activité microbienne et les taux de décomposition par rapport aux litières incubées seules.

Pour chacune des deux essences, du bois et des feuilles frais et bien décomposés ont été incubés seuls ou juxtaposés dans des microcosmes (n = 96) incubés sous des conditions de température et d'humidité contrôlées. La perte de masse, les concentrations de C et N des litières, la minéralisation du C, la biomasse fongique, sa respiration spécifique et son activité enzymatique ont été mesurées après 15 et 30 semaines d'incubation.

À court terme, la juxtaposition des litières engendrait un transfert de la biomasse fongique des litières bien décomposées vers les litières fraîches et une augmentation de 30 % de l'activité des cellulases dans les litières fraîches. À plus long terme, la juxtaposition entraînait un transfert de N des litières bien décomposées vers les litières fraîches. La juxtaposition des litières menait également une augmentation du taux de minéralisation des litières bien décomposées de l'ordre de 113 % alors que la minéralisation des litières fraîches était réduite de 24 %. Indépendamment du type de litière, le C/N des litières juxtaposées était moins élevé ($p = 0,091$) que celui des

litières incubées seules, indiquant une décomposition accrue ou une meilleure rétention du N.

Nos résultats confirment l'influence de la qualité des litières (l'état de décomposition, l'origine et l'essence) sur l'activité microbienne, mais démontrent aussi que la juxtaposition de litières aux caractéristiques chimiques contrastées modifie la dynamique microbienne de ces substrats. Nos résultats soulignent la diversité fonctionnelle de la couverture morte de la forêt boréale et ses implications pour les cycles de l'azote et du carbone.

Ce mémoire comprend un premier chapitre constitué d'une introduction générale et d'une revue de la littérature pertinente. Le second chapitre constitue le corps de la thèse et est présenté sous forme d'article scientifique rédigé en français. Il reprend les éléments les plus pertinents de la problématique et l'ensemble de la méthodologie, des résultats et de la discussion. Enfin, le dernier chapitre est une conclusion générale faisant état des implications potentielles de nos résultats.

Mots clé : forêt boréale, couverture morte, décomposition, activité microbienne, microcosme.

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Problématique

La décomposition des litières c'est-à-dire la dégradation physique et chimique de la matière végétale morte est un processus clé des écosystèmes terrestres (Prescott *et al.*, 2000b). Elle régule l'accumulation de la matière organique du sol, libère des nutriments pour la croissance des plantes, fournit de l'énergie pour la croissance microbienne et influence le stockage du carbone (C) dans les écosystèmes (Prescott *et al.*, 2000b). Trois facteurs majeurs influencent la décomposition des litières incluant (i) le climat, (ii) les propriétés chimiques des litières, en particulier la concentration initiale en azote (N), le ratio C/N, le ratio lignine/N et (iii) la communauté d'organismes décomposeurs (Gartner et Cardon, 2004; Hättenschwiler *et al.*, 2005).

Les sols de la forêt boréale se caractérisent par une accumulation progressive de matière organique à leur surface (Deluca et Boisvenue, 2012) conduisant ainsi à la formation de la «couverture morte» ou de l'horizon «LFH» (Ponge, 2003; Prescott *et al.*, 2000b). Outre les litières de feuilles et de mousses plus ou moins décomposées, la couverture morte est parsemée de billes de bois à différents stades de décomposition qui avec le temps sont enfouies au sein des horizons LFH (Brais et Drouin, 2012; Kayahara *et al.*, 1996). L'ensemble constitue un milieu hétérogène du point de vue de l'état de décomposition et de la qualité chimique des matériaux qui se côtoient (Brais et Drouin, 2012; Deluca et Boisvenue, 2012; Kayahara *et al.*, 1996; Strukelj *et al.*, 2013).

En raison de l'acidité des sols boréaux, la communauté microbienne y est dominée par les champignons saprophytes, notamment les Basidiomycètes et les Ascomycètes

(Baldrian, 2008; Boddy et Heilmann-Clausen, 2008; Boer *et al.*, 2005; Rousk *et al.*, 2010). Ces champignons ont la capacité de pénétrer les cellules des litières (Money, 1995) et de les dégrader grâce à la production d'enzymes extracellulaires (Baldrian, 2008). De plus, les Basidiomycètes ont la capacité de transloquer des nutriments (glucides, azote, phosphore) via leurs cordons mycéliens (Lindahl et Olsson, 2004; Tlalka *et al.*, 2008). Cette capacité leur permet d'exploiter des environnements hétérogènes (Boddy, 1999; Lindahl *et al.*, 2002) du point de vue de la valeur énergétique et nutritive des substrats qui les composent. Il est donc possible pour certains Basidiomycètes d'obtenir le N nécessaire à leur croissance à partir de substrats riches en N (C/N faible), mais pauvres en C labile, tout en obtenant leur énergie à partir de substrats pauvres en N, mais riches en C labile (C/N élevé) (Lindahl *et al.*, 2002). Ces champignons jouent un rôle majeur dans la mobilisation et la relocalisation des nutriments dans les écosystèmes forestiers (Boddy, 1999; Boddy et Watkinson, 1995).

Il existe une abondante littérature décrivant la décomposition des litières de feuilles et du bois, à la fois sur le terrain et en laboratoire (Boberg *et al.*, 2014; Laiho et Prescott, 2004; Strukelj *et al.*, 2012). De nombreux travaux ont porté sur l'effet de la présence de la litière d'une espèce sur la décomposition de la litière d'une autre espèce (Gartner et Cardon, 2004; Prescott *et al.*, 2000a). Par contre, peu d'études se sont attardées sur les mélanges de substrats ayant des valeurs C/N contrastés (litière de feuille, bois mort et horizons organiques à la surface) tels qu'on les retrouve dans la couverture morte des forêts boréales. Les incidences de l'hétérogénéité des litières de la couverture morte sur la dynamique microbienne, la rétention des nutriments et la séquestration du carbone demeurent donc peu documentées.

En plus d'une meilleure compréhension de la dynamique microbienne au cours de la décomposition, la présente étude, conduite en milieu contrôlé, permettra de tester les effets de la juxtaposition des litières contrastées sur les changements de la dynamique

microbienne au cours de la décomposition. Nos résultats contribueront à mieux circonscrire les processus qui affectent la décomposition de la matière organique et la rétention du C à l'échelle de l'écosystème.

1.2 État de connaissances

1.2.1 La couverture morte des sols boréaux : un milieu hétérogène

1.2.1.1 Hétérogénéité structurelle

En forêt naturelle, l'accumulation de litière est relativement continue et causée par la chute des feuilles ainsi que, de manière plus sporadique, par la chute des arbres et des branches. De plus, les racines fines et le mycélium de leurs champignons mycorhiziens contribuent aussi à l'accumulation de matière organique dans la couverture morte et le sol minéral (Clemmensen *et al.*, 2013).

En forêt boréale, les conditions climatiques et la nature de la litière favorisent une accumulation lente de la matière organique à la surface du sol minéral (Deluca et Boisvenue, 2012). Cette caractéristique se traduit par un profil vertical stratifié de l'horizon organique de surface (Ponge, 2003; Prescott *et al.*, 2000b). La partie supérieure se compose d'une litière fraîchement tombée (L) partiellement décomposée et de mousses. Sous celle-ci on retrouve une couche de litière fragmentée (F) suivie d'une couche bien décomposée. Cette dernière couche inclut des débris ligneux complètement enfouis, enchevêtrée de mycéliums fongiques et de racines fines, constituant ainsi la couche d'humus (H) recouvrant le sol minéral. On trouve donc à la surface une litière fraîchement déposée riche en C labile et plus en profondeur une litière plus décomposée pauvre en C labile, mais riche en N (Brais et Drouin, 2012; Kayahara *et al.*, 1996).

1.2.1.2 Hétérogénéité chimique

Les litières contiennent une grande diversité de composés carbonés en proportions variables selon les espèces et les structures des plantes (Yadav et Malanson, 2007). On retrouve différents types d'hydrates de carbone tels les monosaccharides (le C labile) qui sont facilement métabolisables et rapidement dégradables par les microorganismes décomposeurs. Les polysaccharides constituent la forme principale des glucides dans la matière organique en décomposition. Parmi ces polysaccharides on note la cellulose et les hémicelluloses.

La cellulose est le polymère principal de la paroi cellulaire des végétaux (Schwarze, 2007). Sa composition chimique est simple, elle consiste en résidus de D-glucose liés par des liaisons β -1,4-glycosidiques qui forment des chaînes polymères linéaires de plus de 10 000 résidus de glucose (Baldrian et Šnajdr, 2011).

Les hémicelluloses sont des hétéropolymères de faible poids moléculaire, linéaires ou ramifiés, contenant généralement différentes unités de sucre et des chaînes latérales de substitution (Schwarze, 2007). Le xylène (constitué d'unités de xylose) et le glucomannane (constitué d'unités de glucose et de mannose) sont les principaux éléments des hémicelluloses des angiospermes et des conifères, respectivement (Schmidt, 2006). Les hémicelluloses se lient étroitement à la surface des microfibrilles de cellulose, accompagnant la cellulose dans la constitution des parois cellulaires.

Après les polysaccharides, le biopolymère le plus abondant dans la nature est la lignine (Schmidt, 2006). C'est un polymère aromatique ramifié, de poids moléculaire élevé, et constitué d'unités de phénylpropane reliées par des liaisons C-C et éther (Schmidt, 2006; Schwarze, 2007). La lignine est très résistante à la dégradation chimique et biologique et confère une résistance mécanique au bois. La plus forte concentration de ce polymère récalcitrant se trouve dans la lamelle moyenne. Il agit

comme un ciment entre les fibres de bois (Schmidt, 2006). Il est également présent dans les couches de la paroi cellulaire (en particulier la paroi cellulaire secondaire) formant avec les hémicelluloses, une matrice amorphe, dans laquelle les fibrilles de cellulose sont protégées contre les attaques des microorganismes (Martínez *et al.*, 2005).

1.2.1.3 Qualité des litières : feuilles vs bois

La variété des structures végétales (feuilles, branches, racines, écorce) représente un autre facteur à l'origine de l'hétérogénéité de la couverture morte. Ces structures sont produites en quantité variable en fonction des saisons et de la dynamique interne des peuplements. Les litières de feuilles présentent des ratios C/N beaucoup plus faibles que le bois. Aussi, les litières de feuilles renferment plus de nutriments labiles que les litières de bois (Taylor *et al.*, 1991). Par contre, le bois est plus riche en cellulose et en lignine (Strukelj *et al.*, 2012). La décomposition du bois conduirait à une gamme plus étendue de composés organiques stables (Strukelj *et al.*, 2013) ce qui contribue aussi à l'hétérogénéité de la couverture morte.

1.2.1.4 Qualité des litières : feuillus vs résineux

Les propriétés physiques, chimiques et structurales du bois et du feuillage varient selon les espèces d'arbres. Une telle variation dans les caractéristiques du bois est bien illustrée par les différences entre le bois des angiospermes (feuillus) et des gymnospermes (résineux) qui représentent les deux grands clades existants des espèces ligneuses (Cornwell *et al.*, 2009). Le bois des résineux contient plus de lignine; environ 25-33 % (du poids sec) par rapport aux feuillus qui contiennent environ 20-25 % (Stokland *et al.*, 2012). La lignine des angiospermes est chimiquement différente de celle des gymnospermes. La lignine des feuillues est constituée de sous unité de syringyle et de guaïacyle alors que la lignine des résineux est formée par des sous unités de guaïacyle (Cornwell *et al.*, 2009; Osono, 2007).

Cette dernière est très résistante à la dégradation microbienne. Le bois des gymnospermes est moins riche en nutriments, entre autres N, K et Ca que le bois des angiospermes (Cornwell *et al.*, 2009). Ces différences peuvent expliquer en partie pourquoi le bois des gymnospermes se décompose plus lentement que celui des angiospermes dans les mêmes conditions environnementales (Weedon *et al.*, 2009).

1.2.2 La décomposition des litières et agents décomposeurs

La décomposition est l'ensemble des processus par lesquels la structure organique complexe du matériel biologique est réduite à sa forme minérale. Cette décomposition résulte de processus biologiques et physiques qui fonctionnent de manière synergique incluant la respiration microbienne, le lessivage et la fragmentation (Harmon *et al.*, 1986; Zhou *et al.*, 2007). En forêt boréale, la décomposition des litières est principalement le résultat de l'activité fongique, principalement celles des Basidiomycètes et des Ascomycètes (Baldrian, 2008; Boddy et Heilmann-Clausen, 2008; Boer *et al.*, 2005; Větrovský *et al.*, 2011) en raison de leur capacité à produire des enzymes oxydatives extracellulaires (Baldrian, 2008) et à pénétrer des matériaux solides (Money, 1995). Leur tolérance à l'acidité (Rousk *et al.*, 2010) les rend particulièrement bien adaptés aux conditions de la forêt boréale. De plus, les Basidiomycètes ont la capacité de tirer parti d'environnements hétérogènes (Boddy, 1999; Lindahl *et al.*, 2002) grâce à leurs cordons mycéliens qui permettent la translocation à l'intérieur du mycélium de nutriments ou de carbone (Boberg *et al.*, 2014; Boberg *et al.*, 2011; Philpott *et al.*, 2014). De plus, la capacité de dégrader les lignines est limitée aux champignons principalement des Basidiomycètes ainsi que des Ascomycètes de la famille des Xylariaceae (Baldrian, 2008; Osono, 2007).

Chez les Basidiomycètes du bois (saproxyliques), on distingue deux types de carie (altération chimique du bois provoquée par les champignons) : la carie brune et la carie blanche. La carie brune résulte de la dégradation des hémicelluloses du bois

suivi de celle de la cellulose. La coloration brune du bois pourri provient de la lignine résiduelle ayant résisté à ces champignons (Schmidt, 2006). Néanmoins, les champignons de carie blanche s'attaquent aussi bien à la lignine, qu'à la cellulose et l'hémicellulose. La coloration blanchâtre du bois carié provient des microfibrilles de cellulose qui se sont dissociées de la lignine en partie dissoute (Schmidt, 2006). Par conséquent les champignons à carie blanche réussissent à décomposer presque toutes les composantes du bois et ne laissent finalement que très peu de résidus organiques à la surface du sol (Guillén *et al.*, 2005; Zavarzina *et al.*, 2010).

Par ailleurs, les Ascomycètes produisent une carie molle dite «soft» (Schmidt, 2006). Ils sont actifs dans les couches extérieures du bois modifiant ainsi les propriétés mécaniques et provoquant un affaiblissement du bois, ce qui entraîne une texture spongieuse de la surface du bois (Schwarze, 2007). Bien que les Ascomycètes préfèrent décomposer la cellulose et l'hémicellulose, certaines espèces ont la capacité de dégrader partiellement la lignine en raison de l'activité enzymatique des laccases qu'ils produisent (Zavarzina *et al.*, 2010).

Les connaissances relativement à l'écologie et au fonctionnement des champignons décomposant les litières de feuilles sont moins avancées que pour les champignons saproxyliques (Osono 2007). Cependant, les mêmes grands groupes sont impliqués et certaines espèces sont capables de dégrader les deux types de litières (Osono 2007; Tanesaka *et al.* 1997).

Les communautés fongiques saprophytes sont en constant changement à la fois dans l'espace et le temps (Boddy, 2001; Treseder *et al.*, 2014). En effet, il existe une hiérarchie et une compétition entre les espèces impliquées dans la décomposition. Sur les matériaux frais non colonisés, on assiste d'abord à la capture primaire des ressources par les champignons pionniers. Par la suite, les interactions entre champignons visent à sécuriser des ressources déjà colonisées par d'autres champignons (Boddy, 2001; Woodward et Boddy, 2008). Ces interactions varient

selon les conditions microclimatiques, la localisation, la dimension du domaine occupé par les espèces présentes et la nature des champignons (Woodward et Boddy, 2008).

Ces interactions interspécifiques peuvent débuter avant même le contact physique des mycéliums par la production de composants organiques volatiles et /ou diffusables entraînant l'inhibition ou la stimulation des organismes compétiteurs. Ces interactions peuvent aussi impliquer le contact et la reconnaissance entre les hyphes ou le contact entre mycéliums impliquant des changements structuraux et morphologiques (Heilmann-Clausen et Boddy, 2005; Šnajdr *et al.*, 2011b). Certains champignons exercent un contrôle sur le contenu en eau du bois et réduisent ainsi la compétitivité des espèces moins adaptées aux stress hydriques (Heilmann-Clausen et Boddy, 2005).

1.2.3 La croissance mycélienne

On distingue deux modes de colonisation fongiques. Certains champignons (resource-unit-restricted) sont restreints au substrat colonisé (feuille ou morceaux de bois). Ces derniers se dispersent via leurs spores. Le deuxième mode implique la capacité du mycélium de s'étendre à l'extérieur (foraging) du substrat (non-resource-unit-restricted). Les champignons peuvent alors coloniser de nouveaux substrats via la dispersion des spores et la croissance mycélienne (Boddy et Heilmann-Clausen, 2008; Osono, 2007).

La croissance mycélienne est fortement influencée par l'hétérogénéité du milieu, en particulier la distribution inégale des substrats organiques et des nutriments minéraux. En d'autres termes, les mycéliums sont dynamiques et se développent en réaction à la disponibilité des éléments nutritifs, des substrats riches en C, des interactions intra et inter spécifiques ainsi que de l'état et de l'âge du système mycélien (Boddy *et al.*, 2009; Cairney, 2005). Les réseaux mycéliens sont en permanence remodelés grâce à une combinaison complexe de croissance, branchement, fusion des hyphes et régression de différentes régions du mycélium (Boddy *et al.*, 2009). Lorsque de

nouvelles ressources deviennent disponibles, les mycéliums peuvent se reconfigurer afin de faire le lien entre le substrat déjà occupé et la nouvelle ressource formant ainsi des cordons mycéliens (Boddy *et al.*, 2009).

1.2.4 La dégradation enzymatique

La dégradation enzymatique des biopolymères des litières est un processus biochimique complexe. Ceci est en partie dû à la structure de ces polymères (Schmidt, 2006). Les enzymes extracellulaires dégradent les polymères de la litière en sous-unités solubles assimilables par les microorganismes. En général, la dégradation de la cellulose peut être réalisée par de nombreuses espèces de champignons notamment les Zygomycètes, les Ascomycètes et les Basidiomycètes (Baldrian, 2008). Mais ce ne sont pas toutes ces espèces qui contiennent l'ensemble des types d'enzymes cellulolytiques. En effet, la biodégradation de la cellulose se produit par l'intermédiaire d'un système enzymatique impliquant les exoglucanases, endoglucanases et les β -glucosidases. Toutefois la 1,4- β -glucosidase est l'enzyme produite le plus souvent (Baldrian, 2008). Les endoglucanases commencent le processus en perturbant la structure cristalline par l'hydrolyse des unités de D-glucane en courtes chaînes de cellulose. Suite à cela, les cellobiohydrolases hydrolysent les liens de type β -1,4 pour produire la cellobiose et le glucose. Ces derniers sont dégradés par les β -glucosidases, qui peuvent ensuite être repris par des hyphes fongiques (Baldrian, 2008; Schmidt, 2006; Zavarzina *et al.*, 2010).

Contrairement à la dégradation des polysaccharides, la production d'enzymes lignolytiques (laccases et peroxydases) est limitée à certains champignons (Baldrian, 2008; Zavarzina *et al.*, 2010). En effet, les laccases sont omniprésentes chez les Basidiomycètes de pourriture blanche, très répandues chez les Ascomycètes et peuvent être retrouvées chez certains lichens (Baldrian, 2008; Zavarzina *et al.*, 2010). Les laccases oxydent leurs substrats (phénols, polyphénols, différents substitués phénoliques et acides aminés) par un mécanisme d'oxydation utilisant des électrons et

elles utilisent l'O₂ comme accepteur d'électrons. En revanche, la production des Mn-peroxydases (MnP) est limitée aux Basidiomycètes de pourriture blanche (Baldrian, 2008; Zavarzina *et al.*, 2010). Les MnP oxydent le Mn⁺² en Mn⁺³. Ce dernier est diffus et peut par la suite oxyder une large gamme de substrats, y compris les phénols, les composés aromatiques non phénoliques, des acides carboxyliques et des thiols (Baldrian, 2008; Zavarzina *et al.*, 2010). Quant à la production des lignine peroxydases (LiP), elles ne sont retrouvées que dans les sols où on retrouve des Basidiomycètes de pourriture blanche (Baldrian, 2008). Leur mode d'action est unique grâce à leur capacité d'oxyder directement la structure non phénolique dans la lignine (Zavarzina *et al.*, 2010)

1.2.5 La dynamique du C et de N lors de la décomposition des litières

Le C et le N sont des ressources essentielles pour les différentes fonctions vitales des champignons. Pour survivre, les champignons doivent être capables d'accéder à ces deux ressources simultanément. Cependant, à l'intérieur de la couverture morte, la distribution de C et de N est spatialement découplée (Boddy et Watkinson, 1995).

L'azote est un élément intégral de la synthèse des protéines, et est donc essentiel pour la production et le bon fonctionnement des enzymes de dégradation des litières (Tlalka *et al.*, 2008). Au cours de la décomposition des litières fraîches, les champignons sont souvent limités en N. Afin de surmonter ce déficit, ces champignons peuvent transférer le N à partir d'une autre partie du mycélium par un mécanisme appelé translocation (Boberg *et al.*, 2011). De nombreuses études (Frey *et al.*, 2003; Lindahl *et al.*, 2002) ont démontré ce transfert bidirectionnel du N, des hydrates de carbone et de phosphore. En effet, la translocation permet aux champignons de relier les zones d'approvisionnement (Boddy *et al.*, 2009), telles que les substrats riches en nutriments, vers des zones de la demande, telles que les substrats plus pauvres en nutriments (Watkinson *et al.*, 2006).

La décomposition des biopolymères (cellulose et hémicellulose) contenus dans la paroi cellulaire des végétaux fournit une source de C et donc d'énergie nécessaire à la croissance des microorganismes décomposeurs. La cellulose représente la source principale d'énergie, alors que la lignine est dégradée seulement pour permettre aux champignons d'accéder aux autres substrats (Baldrian, 2008). Ainsi la biodégradation de la lignocellulose est une étape centrale pour le cyclage du C dans ce type d'écosystème (Guillén *et al.*, 2005).

Les litières fraîches sont caractérisées par des concentrations faibles en N et un ratio C/N élevé. Avec la décomposition on observe une augmentation de la teneur en N des litières (Busse, 1994; Laiho et Prescott, 2004) résultant d'une fixation biologique du N (Raymond *et al.*, 2004) ou de la translocation de N par le mycélium des champignons saprophytes (Boddy et Watkinson, 1995; Lindahl *et al.*, 2002). Une partie du N se lie à des composés issus de la dégradation de la lignine, la cellulose et l'hémicellulose tels que les groupements phénoliques, des quinones et des hydrates de carbone (Berg et McClaugherty, 2008). Une autre partie demeure immobilisée dans les tissus microbiens. Le N demeure ainsi immobilisé dans les litières décomposées pour une longue durée avant d'être libéré par minéralisation (Busse, 1994). Au fur et à mesure de la décomposition, le N étant immobilisé et le C étant libéré sous forme de CO₂ par la respiration microbienne, le ratio C/N diminue.

On a longtemps cru que la libération du N provenant de la décomposition microbienne se produisait lorsque le rapport C/N des litières approchait celui des microorganismes impliqués dans la décomposition (Swift *et al.*, 1979). Cependant pour le bois, la libération du N se produit à des ratios plus élevés que ceux de la biomasse microbienne (Brais *et al.*, 2006; Hart, 1999). Hart (1999) suggère qu'une diminution de la disponibilité en C dans le bois bien décomposé (ou une augmentation de la proportion relative des formes stables de C) serait la cause probable de la libération du N dans les litières à ratios C/N relativement élevé. Dans

ce contexte, l'absence de sources riches en C accessible limiterait la croissance des champignons et l'immobilisation du N dans la biomasse microbienne et entrainerait la sénescence du mycélium.

1.3 Objectif général

L'objectif général du mémoire est de mieux cerner les processus fins par lesquels le changement dans la disponibilité du C facilement assimilable et du N affecte la dynamique fongique et les taux de décomposition des litières. Plus spécifiquement, nous avons quantifié comment trois facteurs contribuant à l'hétérogénéité de la couverture morte – l'état de décomposition (frais *vs* bien décomposé), l'origine (bois *vs* feuilles) et l'essence des litières (pin gris *vs* peuplier faux-tremble) – affectent individuellement la dynamique microbienne au cours de la décomposition. Nous avons aussi émis l'hypothèse selon laquelle l'hétérogénéité chimique et structurale de la couverture morte favorise l'activité microbienne au sein des différents substrats qui la composent.

Les éléments de l'étude sont présentés sous forme d'article pour publication dans un journal scientifique (chapitre 2). Compte tenu de l'ampleur des résultats, certaines figures résultant des analyses statistiques n'ont pas été intégrées au chapitre 2 mais sont présentées dans l'annexe C (C 1 à C 4). Par ailleurs, afin de connaître la composition de la communauté fongique des substrats étudiés, une analyse de la diversité moléculaire des champignons par la technique de métagénomique a été réalisé sur la moitié de ces substrats. Certains résultats de cette analyse de la diversité fongique sont aussi présentés en annexe (Annexe B).

CHAPITRE II

EFFET DE LA JUXTAPOSITION DES LITIÈRES SUR LA DYNAMIQUE MICROBIENNE AU COURS DE LA DÉCOMPOSITION : ÉTUDE EN MICROCOSME

2.1 Résumé

Dans la couverture morte des forêts boréales, des litières aux caractéristiques chimiques, structurales et énergétiques variées se côtoient. La décomposition des litières y est dominée par les champignons saprophytes, dont des Basidiomycètes. Ces derniers utilisent leurs cordons mycéliens pour transférer le C et les nutriments entre litières de qualité contrastante. Peu d'études se sont attardées sur l'effet du mélange des litières de statut énergétique (C/N) contrasté sur l'activité microbienne de ces litières. Cette étude visait à mieux comprendre la dynamique microbienne des litières en fonction du stade de décomposition (frais, bien décomposé), de l'origine (feuilles, bois) et de l'essence des litières (*Pinus banksiana* Lamb. et *Populus tremuloides* Michx.). Nous avons aussi testé l'hypothèse suivante : la juxtaposition de litières fraîches (C/N élevé) et de litières bien décomposées (C/N faible) augmenterait leur activité microbienne et leur taux de décomposition relativement aux litières incubées seules. Pour chacune des deux essences, du bois et des feuilles frais et bien décomposés ont été incubés seuls ou juxtaposés dans des microcosmes ($n = 96$) dans des conditions de température et d'humidité contrôlées. La perte de masse, la minéralisation du C, la respiration spécifique, la biomasse fongique, les concentrations de C et N et l'activité enzymatique ont été mesurées après 15 et 30 semaines d'incubation.

Nos résultats confirment l'influence de l'hétérogénéité des litières sur la dynamique microbienne des substrats individuels. La juxtaposition des litières engendrait initialement un transfert de la biomasse fongique des litières bien décomposées vers les litières fraîches et menait à une augmentation de 30 % de l'activité des cellulases dans les litières fraîches. À plus long terme, la juxtaposition entraînait un transfert de N des litières bien décomposées vers les litières fraîches. La juxtaposition engendrerait également une augmentation du taux de minéralisation des litières bien décomposées de l'ordre de 113 % alors que la minéralisation des litières fraîches était réduite de 24 %. Comparativement aux litières fraîches incubées seules qui avaient perdu 21% de leur contenu en N au cours des 30 semaines d'incubation, les litières fraîches juxtaposées avaient fait un gain de 5 %. Indépendamment de leur état de

décomposition, le ratio C/N des litières juxtaposées était moins élevé que celui des litières incubées seules indiquant une décomposition accrue. Nos résultats soulignent la diversité fonctionnelle de la couverture morte de la forêt boréale et ses implications pour les cycles de l'azote et du carbone.

Mots clés : forêt boréale, couverture morte, décomposition, Basidiomycètes, Ascomycètes, activité microbienne, microcosme.

2.2 Introduction

La couverture morte des écosystèmes forestiers est le siège de nombreux processus soutenant le fonctionnement de l'écosystème (Prescott *et al.*, 2000b). Elle agit comme un lit de germination (Robert *et al.*, 2012), intervient dans le cycle de l'eau en retenant l'eau des précipitations protégeant ainsi le sol minéral contre l'érosion (Walsh et Voigt, 1977) et constitue un réservoir et une source de nutriments et de carbone (Prescott *et al.*, 2000b). La couverture morte soutient aussi une partie importante de la biodiversité spécifique des écosystèmes forestiers (Buee *et al.*, 2009; Niemelä *et al.*, 1996).

En raison des conditions de température limitantes et acides de la couverture morte de la forêt boréale, la matière organique s'y accumule progressivement (Deluca et Boisvenue, 2012) sous forme d'horizons (LFH ou MOR) selon un gradient vertical de décomposition (Ponge, 2003; Prescott *et al.*, 2000b). Outre les litières de feuilles et de mousses plus ou moins décomposées, la couverture morte est jonchée de billes de bois à différents stades de décomposition qui avec le temps s'enfouissent au sein des horizons LFH (Brais et Drouin, 2012; Kayahara *et al.*, 1996). La couverture morte boréale constitue donc un milieu hétérogène où des litières aux traits chimiques, structuraux et énergétiques contrastants se côtoient (Brais et Drouin, 2012; Kayahara *et al.*, 1996; Strukelj *et al.*, 2013).

Par ailleurs, les champignons sont les principaux décomposeurs des litières forestières (Baldrian, 2008; Boddy et Heilmann-Clausen, 2008; Boer *et al.*, 2005) en

raison de leur capacité à produire des enzymes oxydatives extracellulaires (Baldrian, 2008) et à pénétrer des matériaux solides (Money, 1995). Leur tolérance à l'acidité (Rousk *et al.*, 2010) les rend particulièrement bien adaptés aux conditions de la forêt boréale. De plus, les Basidiomycètes en particulier ont la capacité de tirer parti d'environnements hétérogènes (Boddy, 1999; Lindahl *et al.*, 2002) grâce à leurs cordons mycéliens qui permettent la translocation à l'intérieur du mycélium de nutriments ou de carbone (Boberg *et al.*, 2014; Boberg *et al.*, 2011; Philpott *et al.*, 2014).

À l'intérieur de la couverture morte, la distribution du carbone (C) et l'azote (N) est spatialement découplée (Boddy et Watkinson, 1995). Les litières au stade initial de décomposition sont riches en C, donc en énergie, mais sont souvent limitées en N. En revanche, à des stades de décomposition plus avancée, les litières sont riches en N et pauvres en énergie. La translocation mycélienne permet de réconcilier ces deux ressources essentielles (Tlalka *et al.*, 2008). Les champignons priorisent la capture de C comme source d'énergie. Cependant, une fois que le C est disponible, le N est nécessaire pour la croissance mycélienne et la production d'enzymes en particulier des enzymes lignolytiques (Tlalka *et al.*, 2008).

De nombreuses études ont fait état de la translocation mycélienne des nutriments et des formes simples de C, aussi bien sur le terrain (Frey *et al.*, 2000) qu'en laboratoires (Boberg *et al.*, 2008; Boberg *et al.*, 2014; Dowson *et al.*, 1986; Philpott *et al.*, 2014) et ont rapporté les effets de cette translocation sur les taux de décomposition (Bonanomi *et al.*, 2014) ou sur l'activité microbienne (Boberg *et al.*, 2014; Schimel et Hättenschwiler, 2007). Cependant, une large part de ces études a été réalisée dans des environnements simplifiés tels des milieux de culture (Boberg *et al.*, 2008), utilisaient un seul type de litière (Boberg *et al.*, 2008; Boyle, 1998; Philpott *et al.*, 2014), une seule forme de N ou de C (Allison *et al.*, 2009; Boberg *et al.*, 2011; Philpott *et al.*, 2014) ou encore une seule espèce de champignon (Boberg *et al.*,

2008). En milieu naturel, les litières se décomposent rarement en isolation. Plus récemment Boberg *et al.*, (2014) ont démontré que la juxtaposition d'aiguilles bien décomposées et d'aiguilles fraîches de *Pinus sylvestris* menait à la réallocation du N de la biomasse fongique du matériel bien décomposé vers le matériel frais et à une diminution de la décomposition des feuilles bien décomposées. Les incidences de l'hétérogénéité des litières de la couverture morte sur la dynamique microbienne, la rétention des nutriments et la séquestration du C demeurent peu documentées.

Notre premier objectif était de quantifier comment trois facteurs contribuant à l'hétérogénéité de la couverture morte – l'état de décomposition (frais *vs* bien décomposé), l'origine (bois *vs* feuilles) et l'essence des litières (pin gris *vs* peuplier faux-tremble) – affectent individuellement la dynamique microbienne au cours de la décomposition. Nous avons émis l'hypothèse que les litières fraîches, plus riches en C facilement accessible (C/N élevé), se décomposent plus rapidement que les litières bien décomposées plus pauvres en C (C/N faible). Par ailleurs, Strukelj *et al.* (2012) ont montré une décomposition plus rapide des litières de feuilles que les litières de bois incubées en forêt dans des conditions identiques. Le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) et le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) sont deux espèces boréales qui se distinguent par leurs propriétés chimiques et le taux de décomposition de leur litière (Brais *et al.*, 2006). En raison des différences de composition chimique et de différences anatomiques à l'échelle fine entre les feuillus et les résineux (Cornwell *et al.*, 2009), nous nous attendons à ce que les litières de peuplier faux-trembles se décomposent plus rapidement que les litières de pin gris.

Le second objectif visait à évaluer dans quelle mesure la juxtaposition des litières fraîches et de litières bien décomposées stimulerait l'activité microbienne et la décomposition des litières. Nous avons émis l'hypothèse que la juxtaposition se traduirait par une réallocation de la biomasse fongique et un transfert de N des litières bien décomposées vers les litières fraîches (Boberg *et al.*, 2014). Nous nous

attendions, également à une augmentation de l'activité enzymatique et des taux de décomposition des deux types de litières.

Afin de répondre à nos objectifs, nous avons réalisé une expérience en microcosmes représentant des conditions de complexité intermédiaires entre les études impliquant un seul type de litière ou un seul organisme et les écosystèmes naturels. Des litières fraîches et bien décomposées de feuille et de bois de pin gris et de peuplier faux-tremble ont été incubées seules ou juxtaposées à une litière de ratio C/N contrastant. L'activité microbienne ainsi que l'état de décomposition des litières ont été caractérisés après 15 et 30 semaines d'incubation équivalant à une exposition de 1 et 2 ans en milieu naturel.

2.3 Méthodologie

2.3.1 Région d'étude

Les litières ont été prélevées dans la Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet (FERLD) (Harvey, 1999), localisée à 45 km au nord-ouest de Rouyn-Noranda, dans la région de l'Abitibi-Témiscamingue (Québec, Canada) (48° 30'N – 48 ° 32'N, 79 ° 19 'W-79 ° 30'W). La région est située dans la forêt boréale mixte de la zone du bouclier canadien. Le climat est continental avec des températures annuelles moyennes de 1,2°C et des précipitations totales moyennes de 918 mm (Environnement Canada 2012). La succession forestière sur les sites riches et mésiques commence généralement par l'établissement de peuplements purs ou mixtes de bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.), de peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) et de pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.). En l'absence d'une perturbation majeure, ces espèces sont progressivement remplacées par un mélange d'espèces tolérantes à l'ombre comme l'épinette blanche (*Picea glauca* Voss), l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill) B.S.P.), et le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) (Bergeron et Dubue, 1988).

2.3.2 Collecte des litières

Le matériel requis pour la construction des microcosmes a été récolté au printemps dans un peuplement de pin gris et de peuplier faux-tremble issu d'un feu datant de 1923 (Dansereau et Bergeron, 1993). Ce peuplement forme une mosaïque forestière où la matrice de pin gris est parsemée de bouquet de tremble (Brais et Drouin, 2012). Le matériel a été récolté dans trois parcelles d'un secteur expérimental de la FERLD. Dans chacune des parcelles, on retrouvait une zone sous couvert de pin gris et une autre zone sous couvert de peuplier faux-tremble.

Des échantillons de bois et du matériel d'origine foliaire frais et bien décomposés (litières) ont été récoltés sous les deux types de couverts dans chacune des trois parcelles (répétition) au printemps immédiatement après la fonte des neiges. Le bois frais a été obtenu à partir de chicots. Ceux-ci ont été abattus à l'aide d'une scie manuelle et des disques ont été découpés (2 – 5 cm d'épaisseur), puis ramenés au laboratoire où ils ont été découpés en morceaux de 10×2×4 cm. Les feuilles de peuplier faux-tremble ainsi que des ramilles de pin gris fraîchement tombées ont été recueillies à la surface de la couverture morte (horizon L). Les aiguilles et les feuilles ont été fragmentées en morceaux de 2 à 4 cm. Des échantillons de bois ont été prélevés sur des billes en état avancé de décomposition et partiellement enfouies dans la couverture morte (> 50 % de la hauteur sous la surface de la couverture morte, horizon FH – lignique). Après avoir enlevé les mousses et gratté la surface de la bille, des morceaux de bois ont été prélevés manuellement. Finalement, l'horizon FH d'origine foliaire (horizon FH – alignique) a été échantillonné. Ce dernier ne contenait aucune fibre de bois visible à l'œil nu. Le matériel a été prélevé à l'aide d'une truelle jusqu'à une profondeur de 5 à 7 cm. Les litières ont été ramenées au laboratoire et mises au réfrigérateur (environ 3 semaines) en attendant le montage des microcosmes.

2.3.2.1 Caractérisation initiale des litières

Une caractérisation initiale des litières a été réalisée pour chaque type de litière et chaque emplacement ($n= 8 \times 3 = 24$). La teneur en N total a été déterminée par la méthode N-Kejdahl (Bremner et Mulvaney, 1982) et la teneur en C par oxydation par voie humide (Yeomans et Bremner, 1988). La teneur en cellulose et en hémicellulose a été estimée par la méthode AFD et NDF (acid- and- neutral detergent fiber) (Goering et Van Soest, 1970). La lignine correspond au résidu non hydrolysable à l'acide (AUR) (Brinkmann *et al.*, 2002). La fraction des hémicelluloses (hémicelluloses et certains produits de la décomposition microbienne) correspond à NDF-ADF. La fraction des celluloses (cellulose et produits de la décomposition microbienne) a été calculée selon l'équation ADF-AUR. La fraction non structurale (contenu de la cellule) correspond à 100-NDF.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MEMOIRE 

2.3.3 Établissement des microcosmes

Entre 20 et 30 g de litière bien décomposée et 10 g de litière fraîche ont été placés dans des sacs de fibre de verre de 10 x 8 cm, avec des mailles de 1 mm. Un total de 96 sacs de litière (2 essences x 2 origines x 2 états de décomposition x 3 répétitions x 2 périodes d'incubation x 2 traitements (incubé seul ou juxtaposé)) a été ainsi préparé (Tableau 2.1). Les microcosmes (Annexe A) ont été construits à l'aide de contenants en polyéthylène de 14 cm de hauteur et de 9 cm de diamètre. Le fond de chaque microcosme a été recouvert d'une couche de sable stérile de 5 cm d'épaisseur. Cette couche a été maintenue à saturation en eau pendant toute la période d'incubation afin de maintenir un taux constant d'humidité dans les microcosmes. Dans chaque microcosme, un (litières incubées seules) ou deux sacs de litière (juxtaposition de litière) ont été placés au-dessus de la couche de sable. Les sacs de litières ont été placés à la verticale sur la couche de sable de manière à ce que les parois des sacs se touchent tout en s'assurant la bonne circulation de l'air entre les deux sacs. Enfin

chaque microcosme était recouvert d'un couvercle perforé de petits trous afin de permettre les échanges gazeux.

Les microcosmes ont été regroupés dans un incubateur (Électronique M.A., inc) selon l'emplacement du prélèvement (parcelles), mais distribués de manière aléatoire à l'intérieur des parcelles. Les microcosmes ont été incubés à l'obscurité et à une température constante de 20°C. Aucun ajustement de la teneur initiale en eau des litières n'a été fait. Par contre afin de conserver le même taux d'humidité pendant l'expérience, les microcosmes ont été pesés au début de l'incubation et sur une base régulière. Toute perte de poids était compensée par l'ajout d'eau à la couche de sable stérile. La moitié des microcosmes ont été récoltés après 15 semaines d'incubation et l'autre moitié après 30 semaines. Deux périodes d'incubation ont été choisies afin de vérifier si les relations observées perdurent au fur et à mesure de la décomposition des litières fraîches.

Tableau 2.1 Combinaisons des sacs à litières mises à incuber dans les microcosmes pour une essence donnée (n= 8 combinaisons x 2 essences x 3 répétitions (parcelles) x 2 périodes).

Litières fraîches (F)	Feuilles	Bois	Aucun
Litières bien décomposées (D)			
Feuilles	DF	DF	D
Bois	DF	DF	D
Aucun	F	F	

2.3.4 Analyses de l'activité microbienne

À la fin de chacune des périodes d'incubation, les sacs de litière de chaque microcosme ont été séparés, pesés (poids frais), homogénéisés et soumis individuellement aux analyses.

2.3.4.1 Taux de minéralisation du C

Immédiatement après leur retrait des microcosmes, la respiration microbienne a été mesurée sur les litières par la méthode de la chaux sodée (soda lime) (Keith et Wong, 2006). Les sacs de litière ont incubé individuellement pendant 24 heures dans des bocaux en polyéthylène fermés hermétiquement. Chaque bocal contenait un petit plat de chaux sodée préalablement séchée et pesée. À la fin de l'incubation, les granules de chaux sodée ont été séchés au four à 105°C pendant 14 heures puis pesés, de sorte que les différences de teneur en eau de la charge initiale de la chaux sodée et

l'absorption d'eau pendant l'exposition n'interfèrent pas avec la prise de poids de CO₂. Des plats de chaux sodée seuls (sans sac à litière) ont également été incubés à titre de contrôles.

Le calcul de CO₂ (g) fixé sur la chaux a été obtenu à partir de l'équation suivante:

$$\begin{aligned} & \text{CO}_2 \text{ (g C g}^{-1} \text{ 24 h}^{-1}\text{)} \\ &= \left\{ \frac{(\text{gain de poids d'échantillon (g)} - \text{moyenne de gain de poids des blancs (g)}) \times 1,69}{\text{poids sec d'échantillon (g)}} \right\} \times \\ & \left(\frac{24 \text{ (h)}}{\text{temps d'exposition (h)}} \right) \times \left(\frac{12}{44} \right) \end{aligned}$$

Suite à la mesure du dégagement de CO₂, le contenu de chaque sac de litière a été divisé en 10 sous-échantillons pour les analyses subséquentes (taux d'humidité, biomasse fongique, activité enzymatique et analyses chimiques).

Un premier sous-échantillon a été mis à sécher au four (65°C, 48 heures). Le taux d'humidité a été utilisé pour convertir le résultat des analyses réalisées sur des échantillons frais.

2.3.4.2 Estimation de la biomasse fongique

La biomasse fongique a été estimée à partir de la teneur en ergostérol (Bååth, 2001). Celui-ci est le stérol principal de la membrane cellulaire des champignons supérieurs (Joergensen et Wichern, 2008). L'ergostérol est un bon indicateur de la biomasse fongique vivante et de l'activité métabolique des champignons (Mille-Lindblom *et al.*, 2004).

Un sous-échantillon (0,25 g frais broyé) de chaque sac de litière a été extrait avec 1 ml de cyclohexane et 4 ml de KOH (10 % dans du méthanol). Les tubes à essai ont été exposés 15 minutes à un traitement par ultrason (47 kHz), puis placés dans un

bloc chauffant à 70°C pendant 90 minutes. Par la suite, 1 ml d'eau distillée et 2 ml de cyclohexane ont été ajoutés au mélange. Après agitation (30 secondes) et centrifugation des tubes, la phase supérieure était retirée. Cette étape a été répétée à trois reprises. Les phases récupérées ont été combinées et mises à évaporer sous azote gazeux à 40°C. Le culot restant de l'évaporation par l'azote a été analysé par chromatographie en phase liquide à haute performance (Galaxie Chromatography Data System), en phase inverse (colonne C18, Grace Davison Discovery) et munie d'un détecteur UV réglé à 282 nm. Le système était étalonné à l'aide d'un extrait commercial d'ergostérol pur de concentration connue (Sigma-Aldrich).

2.3.4.3 Extraction et dosage de l'activité enzymatique

L'activité des enzymes cellulolytiques et ligninolytiques suivantes : 3-1,4-glucosidases (CE 3.2.1.21), cellobiohydrolases (EC 3.2.1.91), laccases (EC 1.10.3.2) et Mn-péroxydases (CE 1.11.1.7) a été mesurée.

L'activité des 1,4-β-glucosidases et des cellobiohydrolases a été mesurée en utilisant respectivement des substrats suivants : p-nitrophényl-β-D-glucopyranoside (PNG 25mM) et p-nitrophényl-β-cellobioside (PNC 25mM). Le mélange réactionnel contenait 1 g d'échantillon frais broyé, 0,25 ml de toluène, 4 ml de la solution de tampon universel modifié (pH 6) et 1 ml de la solution de substrat. Après incubation, 1 heure à 37 °C, 1 ml de la solution CaCl₂ et 4 ml de tampon Tris (0,1 M, pH 12) ont été ajoutés au mélange. Ce dernier a été filtré sur papier-filtre Whatman 2V (Tabatabai, 1994). Pour les blancs, la même procédure a été suivie sauf que le substrat a été ajouté après le CaCl₂. Une lecture de la densité optique a été prise au spectrophotomètre (UNICO-SQ 2800) à 400 nm. Le calcul de l'activité de ces enzymes a été effectué d'après l'équation :

$$\rho\text{-nitrophénol } (\mu\text{g g}^{-1} \text{ h}^{-1}) = \frac{C \times v}{p_1 \times p_2 \times t}$$

où C représente la concentration de p-nitrophénol ($\mu\text{g ml}^{-1}$), v est le volume total de la suspension (ml), p1 est le poids sec de 1 g de sol humide (g), p2 est le poids de l'échantillon utilisé (g) et t est le temps d'incubation (heure).

Pour l'extraction des laccases et des Mn-peroxydases, chaque échantillon (0,5 g) a été mélangé dans 10 ml de tampon d'acétate de sodium (50 mM, pH 5) puis homogénéisé pendant 2 heures dans un agitateur (100 rpm) et conservé à 4 °C (Šnajdr *et al.*, 2011b). Le dosage de l'activité des laccases a été mesuré par spectrophotométrie à 420 nm après oxydation au 2,2'-Azino-bis-(3-ethyBenz-ThiazolinSulphonate) (ABTS). Le mélange réactionnel était composé de 1,5 ml du tampon d'acétate de sodium (1 mM, pH de 5), 1,5 ml d'ABTS (0,5 mM) et 1,5 ml de l'extrait d'échantillon. Les blancs ont été réalisés à partir du mélange sans addition d'ABTS. L'absorbance à 420 nm a été notée (Li *et al.*, 2008).

L'activité des Mn-peroxydases a été dosée en utilisant le mélange réactionnel suivant : 0,3 tampon de succinate de sodium (0,5M pH 4,5), 0,3 ml de guaiacol (4 mM), 0,6 ml de tampon de sulfate de manganèse (1 mM), 0,3 ml de la suspension d'extrait d'enzyme et 1200 ml d'eau distillée. Après incubation (2 minutes, 30°C), 0,3 ml H₂O₂ à 1 % a été ajouté au mélange réactionnel. Les blancs ont été réalisés à partir du mélange réactionnel à l'exception de l'addition du guaiacol. L'absorbance à 465 nm a été notée (Godliving et Rose, 2008).

$$\text{Activité enzymatique (U g}^{-1}\text{)} = \frac{C \times v \times f}{p1 \times p2 \times t}$$

où C est la concentration du substrat (C = absorbance/coefficient d'extinction du substrat) ($\mu\text{g ml}^{-1}$), v est le volume total de la suspension (ml), f est le facteur de dilution, p1 est le poids sec de 1 g de sol humide (g), p2 est le poids de l'échantillon utilisé (g) et t est le temps d'incubation (minute).

Une unité d'activité enzymatique correspond à la quantité d'enzyme libérant 1 μmol du substrat réduit par minute.

2.3.4.4 Calculs

Toutes les mesures sont exprimées par gramme de masse sèche de l'échantillon. Les équations suivantes ont été utilisées afin de calculer les différentes variables utilisées.

$$\text{Index lignocellulosique (LCI)} = \frac{\text{lignine}}{[\text{lignine} + \text{cellulose} + \text{hémicellulose}]}$$

Perte de masse (%) =

$$\left[\frac{\text{poids sec de la litière avant incubation (g)} - \text{poids sec de la litière après incubation (g)}}{\text{poids sec de la litière avant incubation (g)}} \right] \times 100$$

Contenu en N (g) = % N \times masse sèche de la litière

Changement du contenu en N (Δ N) (%) =

$$\left[\frac{\text{contenu N après incubation} - \text{contenu N avant incubation}}{\text{contenu N avant incubation}} \right] \times 100$$

Respiration spécifique (mg C-CO₂ mg⁻¹ ergostérol. 24 h⁻¹) =

$$\frac{\text{taux de minéralisation (mg C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ 24 h}^{-1})}{\text{biomasse fongique (mg ergostérol g}^{-1})}$$

2.3.5 Analyses statistiques

Les données ont été analysées selon un dispositif expérimental en bloc complet aléatoire, le bloc correspondant à la parcelle où le matériel avait été récolté, position

respectée dans le positionnement des microcosmes dans l'incubateur (blocage). Des analyses statistiques séparées ont été réalisées pour les deux périodes d'incubation. Les données ont été traitées à l'aide des modèles linéaires mixtes en utilisant la procédure mixte de SAS (Littell *et al.*, 2006). Les estimations de la variance ont été basées sur le maximum de vraisemblance restreint et l'importance des effets fixes sur le test de l'hypothèse de type 1.

L'expérience comprenait les facteurs fixes suivants : l'état de décomposition (frais *vs* bien décomposé), l'origine (bois *vs* feuilles), l'essence (pin gris *vs* peuplier faux-tremble) des litières, la juxtaposition (seul *vs* juxtaposée) et les interactions doubles et triples entre ces différents facteurs. Les interactions triples entre les facteurs fixes ont été retirées des modèles lorsqu'elles étaient jugées non significatives ($p > 0,10$). Les variables expliquées étaient: la biomasse fongique, l'activité des quatre enzymes, la minéralisation du C, la respiration spécifique de la biomasse fongique, la perte de masse sèche, le changement du contenu en N et le ratio C/N.

Pour l'ensemble des modèles, la normalité et l'homogénéité des résidus ont été vérifiées par une évaluation visuelle de ces derniers. Lorsque les résidus n'étaient pas conformes à une distribution normale ou présentaient un modèle en forme d'entonnoir, des transformations logarithmiques ou racines carrées ont été appliquées. Toutes les variables, pour les deux périodes d'incubation, ont été transformées à l'exception du changement du contenu en N.

2.4 Résultats

2.4.1 Propriétés chimiques

Les litières fraîches (Tableau 2.2) présentaient initialement des concentrations de cellulose et d'hémicellulose plus élevées et des concentrations de lignine et d'éléments non structuraux plus faibles que les litières bien décomposées. L'indice lignocellulosique (LCI) augmentait et le C/N diminuait avec le degré de

décomposition des litières. Ces tendances étaient plus marquées dans le bois que dans les feuilles. Ainsi, le C/N du bois bien décomposé était de 4,3 et 3,8 fois plus élevé que celui du bois frais de peuplier faux-tremble et de pin gris respectivement alors que pour les feuilles ces ratios étaient respectivement 2,3 et 1,8. Le bois frais présentait les ratios C/N les plus élevés et les litières de feuilles bien décomposées (horizon FH- alignique) les ratios C/N les plus faibles. Les concentrations en hémicellulose du bois étaient plus élevées que pour les feuilles, mais cette différence était plus marquée pour les litières fraîches. Les concentrations en éléments non structuraux du bois étaient plus faibles que celles des feuilles, en particulier pour les litières de peuplier faux-tremble.

Tableau 2.2 Propriétés chimiques initiales du feuillage et du bois frais et bien décomposés de peuplier faux-tremble et de pin gris mis à décomposer dans les microcosmes (n=3, \pm erreur type).

Essence	Origine	État de décomposition	Lignine (%)	Cellulose (%)	Hémicellulose (%)	ENS (%)	LCI	C/N
Tremble	Bois	Frais	12 \pm 2	58 \pm 2	19 \pm 2	11 \pm 0	0,14 \pm 0,03	246 \pm 40
		Bien décomposé	42 \pm 9	16 \pm 3	5 \pm 3	37 \pm 5	0,66 \pm 0,10	57 \pm 14
	Feuilles	Frais	32 \pm 4	17 \pm 2	5 \pm 2	46 \pm 1	0,59 \pm 0,08	50 \pm 6
		Bien décomposé	38 \pm 4	14 \pm 3	3 \pm 2	45 \pm 1	0,69 \pm 0,06	22 \pm 3
Pin gris	Bois	Frais	30 \pm 6	46 \pm 1	14 \pm 5	11 \pm 2	0,33 \pm 0,07	303 \pm 22
		Bien décomposé	39 \pm 6	20 \pm 6	3 \pm 1	38 \pm 0	0,63 \pm 0,09	80 \pm 21
	Feuilles	Frais	25 \pm 2	23 \pm 2	4 \pm 2	48 \pm 2	0,48 \pm 0,06	43 \pm 3
		Bien décomposé	40 \pm 4	12 \pm 8	5 \pm 4	44 \pm 1	0,71 \pm 0,09	24 \pm 2

ENS : éléments non structuraux, LCI : indice lignocellulosique = lignine / (lignine + cellulose + hémicellulose)

2.4.2 Dynamique microbienne des litières incubées seules ou juxtaposées

2.4.2.1 Généralités

Les résultats obtenus après 15 et 30 semaines d'incubation pour l'ensemble des variables-réponses ont été analysés et présentés séparément afin de simplifier les modèles statistiques. Malgré les nombreuses interactions doubles et triples entre les facteurs de l'étude, les effets de l'état de décomposition (frais vs bien décomposé), de l'origine (bois vs feuille) et de l'essence (pin gris vs peuplier faux-tremble) des litières sont présentés en premier lieu, car ils sont souvent hautement significatifs (Tableau 2.3). La deuxième partie des résultats présente les effets de la juxtaposition des litières fraîches et bien décomposées sur la dynamique microbiennes. Les interactions doubles entre l'état de décomposition, l'origine et l'essence sont présentées en tout dernier lieu.

2.4.2.2 Effet de l'état de décomposition des litières sur la dynamique microbienne

Après les 15 premières semaines d'incubation, l'état de décomposition avait des effets significatifs sur l'ensemble des variables-réponses à l'exception de la perte de masse sèche (Tableau 2.3). Les litières bien décomposées étaient caractérisées par une biomasse fongique (2,6 fois), une activité des cellulases (des β -glucosidases (BG)) et des cellobiohydrolase (CBH)) (2,8 fois), une activité des laccases (2,0 fois) et une activité des Mn-peroxydases (MnP) (2,6 fois) plus importante que celles des litières fraîches (Tableau 2.4). En revanche, le taux de minéralisation du C (dégagement de CO₂ mesuré sur 24 heures) des litières fraîches était plus élevé que celui des litières bien décomposées. La respiration spécifique de la biomasse fongique était également plus élevée dans les litières fraîches que dans les litières bien décomposées (2,9 fois). Après 15 semaines d'incubation, ces dernières avaient perdu 17% (ET=4) de leur contenu initial en N (Δ N), en revanche les litières fraîches faisaient un gain de 21 % (ET=4) en N.

Après 30 semaines d'incubation, toutes les variables-réponses étaient affectées par l'état de décomposition des litières à l'exception de l'activité des laccases (Tableau 2.3). La biomasse fongique ainsi que l'activité des cellulases et des Mn-peroxydases suivaient les mêmes tendances que celles observées après les 15 premières semaines. Cependant la différence entre les litières bien décomposées et fraîches s'était atténuée alors que ces variables présentaient dans les litières fraîches des valeurs sensiblement plus proches de celles des litières bien décomposées (Tableau 2.4).

Après 30 semaines d'incubation, la minéralisation du C des litières et la respiration spécifique de la biomasse fongique demeuraient plus élevées dans les litières fraîches que dans les litières bien décomposées, respectivement par des facteurs de 2,5 et 2,9. Similairement, les litières fraîches avaient perdu 25,3 % (ET=3,1) de leur masse sèche comparativement à 11,9% (ET=2,2) pour les litières bien décomposées. Le contenu en N des deux types de litières avait diminué. Après 30 semaines, la diminution du contenu en N était plus importante (-21 %, ET=4) pour les litières bien décomposées que celle mesurée après 15 semaines d'incubation (Tableau 2.4).

2.4.2.3 Effet de l'origine des litières sur la dynamique microbienne (bois vs feuilles)

Après 15 semaines d'incubation, l'origine des litières n'avait pas d'effet significatif sur la biomasse fongique, l'activité des quatre enzymes testées et le taux de minéralisation des litières (Tableau 2.3). La respiration spécifique de la biomasse fongique des feuilles était plus élevée que celle du bois (Tableau 2.4). Les feuilles avaient également perdu plus de matière sèche (15,6 %, ET=3,1) que le bois (9,9 %, ET=2,5). Le contenu en N du bois avait fait un gain de 7 % (ET=4), en revanche celui des feuilles avait diminué légèrement, mais l'effet n'était pas significatif (-3%, ET=4).

Après 30 semaines d'incubation, la biomasse fongique était devenue plus abondante dans le bois que dans le feuillage (Tableau 2.4). Par contre, l'origine des litières n'avait toujours pas d'effet significatif sur l'activité des cellulases ni de la Mn-peroxydase (Tableau 2.3). Cependant, l'activité des laccases était plus importante dans les feuilles que dans le bois (Tableau 2.4). Les feuilles étaient aussi caractérisées par une minéralisation de C (2,4 fois) et une respiration spécifique (3,8 fois) plus élevée que celles du bois. Aussi, les feuilles avaient perdu plus de masse sèche (24,7 %, ET =3,0) que le bois (12,3 %, ET =2,3). Le contenu en N des deux types de litières avait diminué, de 20 % (ET=4) dans le bois et de 9 % dans les feuilles (ET=4).

2.4.2.4 Effet de l'essence des litières sur la dynamique microbienne

Après 15 semaines d'incubation, la biomasse fongique et l'activité des cellulases étaient plus élevées dans les litières de tremble que dans les litières de pin gris (Tableaux 2.3 et 2.4). Cependant, l'essence des litières n'avait pas d'effet significatif sur l'activité des laccases ni sur l'activité des Mn-peroxydases (Tableau 2.4). De même, aucun effet significatif de l'essence n'a été observé pour la minéralisation des litières, la respiration spécifique de la biomasse fongique, la perte de masse sèche et le changement du contenu en N.

Après 30 semaines d'incubation, la biomasse fongique et l'activité enzymatique étaient plus élevées dans les litières de tremble que celles du pin gris. Cependant, l'effet n'était significatif que pour la biomasse fongique et l'activité des laccases alors qu'il était marginalement significatif pour l'activité des CBH et des Mn-peroxydases et non significatif pour les β -glucosidases (Tableau 2.3). L'essence des litières n'avait aucun effet significatif sur leur taux de minéralisation (Tableau 2.3). Les litières de tremble affichaient une respiration spécifique plus élevée ($p=0,076$) que celle du pin gris (Tableau 2.4). Aucun effet significatif de l'essence n'était observé pour la perte de masse et le changement du contenu en N (Tableau 2.3).

Tableau 2.3 : Effets de la juxtaposition (J), de l'état de décomposition (D), de l'origine (O), et de l'essence (E) des litières ainsi que de leurs interactions sur la dynamique microbienne après 15 semaines et 30 semaines d'incubation dans des microcosmes. Les seuils de signification des tests de F ont été établis à l'aide de modèles linéaires généralisés mixtes.

Effets	Biomasse fongique	BG	CBH	Laccase	MnP	Minéralisation de C	Respiration spécifique	Perte de masse	ΔN	C/N
15 semaines d'incubation										
J	NS	NS	NS	NS	0,023	NS	NS	NS	NS	NS
D	<0,001	<0,001	<0,001	0,027	<0,001	0,009	<0,001	NS	<0,001	<0,001
O	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,001	0,070	0,033	<0,001
E	0,002	0,006	0,006	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,023
D*O	0,076	0,013	0,012	NS	0,017	NS	NS	NS	0,005	<0,001
D*E	0,032	0,016	0,018	NS	<0,001	NS	0,075	NS	NS	0,073
O*E	NS	NS	NS	NS	NS	0,023	0,006	NS	NS	<0,001
J*D	0,026	0,008	0,008	0,079	NS	NS	NS	NS	NS	NS
J*O	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,067	NS
J*E	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
J*D*O	NS	NS	NS	0,035	NS	NS	NS	NS	NS	NS
J*D*E	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,094	NS	NS
J*O*E	0,072	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
30 semaines d'incubation										
J	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,072	0,090

Tableau 2.3 : Effets de la juxtaposition (J), de l'état de décomposition (D), de l'origine (O), et de l'essence (E) des litières ainsi que de leurs interactions sur la dynamique microbienne après 15 semaines et 30 semaines d'incubation dans des microcosmes. Les seuils de signification des tests de F ont été établis à l'aide de modèles linéaires généralisés mixtes.

Effets	Biomasse fongique	BG	CBH	Laccase	MnP	Minéralisation de C	Respiration spécifique	Perte de masse	ΔN	C/N
D	0,010	<0,001	<0,001	NS	<,0001	0,004	0,001	0,001	0,005	<0,001
O	<0,001	NS	NS	0,045	NS	0,004	<0,001	0,004	0,090	<0,001
E	<0,001	NS	0,068	<0,001	0,055	NS	0,076	NS	NS	0,010
D*O	NS	NS	NS	0,029	0,001	NS	NS	0,100	NS	<0,001
D*E	0,039	0,002	0,002	<0,001	NS	NS	NS	NS	NS	0,008
O*E	NS	NS	NS	0,057	0,006	NS	NS	NS	NS	0,025
J*D	NS	NS	NS	NS	NS	0,042	0,055	NS	0,024	NS
J*O	NS	NS	NS	NS	NS	0,098	0,069	NS	NS	NS
J*E	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
J*D*O	NS	NS	NS	NS	NS	0,099	0,095	NS	0,090	NS
J*D*E	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
J*O*E	0,098	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,085	NS ¹

¹ BG : B-glucosidases CBH : Cellobiohydrolases MnP : Mn-peroxydases ΔN changement du contenu en N

Tableau 2.4 Indicateurs (moyenne \pm erreur type) de la dynamique microbienne en fonction de l'état de décomposition, l'origine et essence des litières après 15 et 30 semaines d'incubation dans des microcosmes. Les moyennes ont été estimées à l'aide de modèles linéaires généralisés à effets mixtes.

	Biomasse fongique mg ergo. g ⁻¹	BG $\mu\text{mol PNP}$ h ⁻¹	CBH $\mu\text{mol PNP}$ h ⁻¹	Laccase U g ⁻¹	MnP U g ⁻¹	Minéralisation de C mg C-CO ₂ g ⁻¹ 24 h ⁻¹	Respiration spécifique mg C-CO ₂ mg ⁻¹ ergo. 24 h ⁻¹	Perte de masse %	Δ N %	C/N
15 semaines										
État de décomposition										
Frais	0,25 0,02-0,01	2,90 0,13 0,13	2,92 0,13-0,13	0,11 0,02-0,02	0,32 0,03- 0,03	0,547 0,062-0,056	7,43 0,94-0,83	13 2,8-2,5	21 4,4	75 3-3
Bien décomposé	0,66 0,04-0,04	8,06 0,37-0,36	8,12 0,37-0,36	0,22 0,04-0,04	0,83 0,09-0,08	0,386 0,044-0,039	2,54 0,32-0,29	12 2,8-2,5	-17 4,4	38 1-1
Origine										
Bois	0,43 0,03-0,03	5,05 0,24-0,23	5,06 0,24-0,23	0,13 0,03-0,02	0,53 0,06-0,05	0,441 0,051-0,046	3,29 0,42-0,37	10 2,5-2,2	7 4,4	110 4,4
Feuilles	0,39 0,02-0,02	4,63 0,22-0,21	4,68 0,22-0,21	0,18 0,04-0,03	0,49 0,05-0,05	0,479 0,055-0,050	5,75 0,74-0,66	16 3,1-2,8	-3 4,4	26 1-1
Essence										
Tremble	0,48 0,03-0,03	5,39 0,26-0,25	5,41 0,26-0,25	0,14 0,03-0,03	0,53 0,06-0,05	0,441 0,052-0,047	3,81 0,51-0,45	13 2,9-2,6	1 4,4	50 2-2
Pin gris	0,34 0,02-0,02	4,34 0,21-0,20	4,38 0,21-0,20	0,18 0,04-0,03	0,49 0,05-0,05	0,479 0,057-0,051	4,96 0,66-0,58	13 2,9-2,6	3 4,4	57 2-2
30 semaines										
État de décomposition										

Tableau 2.4 Indicateurs (moyenne \pm erreur type) de la dynamique microbienne en fonction de l'état de décomposition, l'origine et essence des litières après 15 et 30 semaines d'incubation dans des microcosmes. Les moyennes ont été estimées à l'aide de modèles linéaires généralisés à effets mixtes.

	Biomasse fongique	BG	CBH	Laccase	MnP	Minéralisation de C	Respiration spécifique	Perte de masse	Δ N	C/N
	mg ergo. g ⁻¹	μ mol PNP h ⁻¹	μ mol PNP h ⁻¹	U g ⁻¹	U g ⁻¹	mg C-CO ₂ g ⁻¹ 24 h ⁻¹	mg C-CO ₂ mg ⁻¹ ergo. 24 h ⁻¹	%	%	
Frais	1,89	4,42	4,23	0,24	1,86	1,039	1,20	25	-8	81
	0,13-0,12	0,32-0,30	0,30-0,28	0,04-0,03	0,46-0,37	0,189-0,160	0,26-0,21	3,1-2,9	4-4	4-4
Bien décomposé	2,32	7,25	7,06	0,23	9,73	0,421	0,41	12	-21	40
	0,16-0,15	0,53-0,50	0,50-0,47	0,04-0,03	2,40-1,92	0,077-0,065	0,09-0,07	2,2-2,0	4-4	2-2
Origine										
Bois	2,59	5,58	5,33	0,19	4,88	0,427	0,36	12,3	-20	137
	0,18-0,17	0,42-0,39	0,39-0,36	0,03-0,03	1,22-0,98	0,078-0,066	0,08-0,06	2,3-2,1	4-4	6-6
Feuilles	1,70	5,74	5,60	0,29	3,70	1,025	1,37	24,7	-9	23
	0,12-0,11	0,43-0,40	0,40-0,38	0,04-0,04	0,93-0,74	0,187-0,158	0,30-0,25	3,0-2,8	4-4	1-1
Essence										
Tremble	1,71	6,14	6,05	0,38	6,34	0,700	0,93	16,9	-9	50
	0,13-0,12	0,49-0,46	0,47-0,43	0,06-0,05	1,76-1,38	0,128-0,108	0,21-0,17	2,6-2,4	4-4	2-2
Pin gris	2,56	5,21	4,93	0,15	2,85	0,625	0,52	19,1	-20	63
	0,19-0,18	0,42-0,39	0,38-0,35	0,02-0,02	0,79-0,62	0,114-0,096	0,12-0,10	2,7-2,5	4-4	3-3

²

² ergo: ergostérol PNP : *p*-nitrophénol

2.4.3 Modification de l'activité microbienne occasionnée par la juxtaposition des litières fraîches et bien décomposées

La juxtaposition des litières à elle seule avait peu d'effet significatif sur la majorité des variables-réponses (Tableau 2.3) alors que les effets de la juxtaposition des litières se concrétisaient à travers des interactions significatives entre les autres facteurs de l'étude. Néanmoins, après 15 semaines d'incubation, l'activité des Mn-peroxydases était significativement plus élevée de 40 % dans les litières juxtaposées (0,61 U g⁻¹, ET=0,05) que dans les litières incubées seules (0,43 U g⁻¹, ET=0,05) et ce indépendamment des autres facteurs étudiés. Après 30 semaines d'incubation, la juxtaposition des litières avait des effets marginalement significatifs sur le changement du contenu en N et sur le ratio C/N. Les litières juxtaposées (tous autres facteurs confondus) avaient perdu une proportion moins forte de leur contenu en N (9 %, ET=3) que les litières incubées seules (20 % ET=5). Cependant le changement du contenu en N était modulé par les trois autres facteurs. Pour le ratio C/N, cet effet était indépendant des autres facteurs alors que le ratio C/N moyen des litières juxtaposées était moins élevé (53, ET=2) que celui des litières incubées seules (60, ET=3).

2.4.3.1 Interaction entre la juxtaposition et l'état de décomposition des litières (J*D)

Après 15 semaines d'incubation, la juxtaposition des litières engendrait, comparativement aux litières incubées seules, une augmentation de 22 % de la biomasse fongique dans les litières fraîches alors que la biomasse fongique dans les litières bien décomposées diminuait de 16 % (Figure 2.1, Tableau 2.3). La juxtaposition des litières menait aussi à une augmentation de 30 % de l'activité des β -glucosidases et des CBH dans les litières fraîches alors que l'activité de ces deux cellulases diminuait de 10 % dans les litières bien décomposées (Figure 4 A). Toujours comparativement aux litières incubées seules, la juxtaposition des litières entraînait une augmentation marginalement significative ($p=0,079$) de l'activité des

laccases de 74 % dans les litières fraîches et une baisse 31 % dans les litières bien décomposées (Figure 2.1).

À la fin des 30 semaines d'incubation, la juxtaposition entraînait, une augmentation du taux de minéralisation de C des litières bien décomposées de l'ordre de 113 % comparativement aux litières incubées seules alors que la minéralisation des litières fraîches était réduite de 24 % (Figure 2.2). La juxtaposition des litières engendrait aussi une augmentation marginalement significative ($p=0,055$) de 134 % de la respiration spécifique dans les litières bien décomposées alors que la respiration spécifique diminuait de 21% dans les litières fraîches (Figure 2.7). L'interaction n'était pas significative pour la perte de masse sèche et le ratio C/N.

À la fin des 30 semaines d'incubation, les litières fraîches incubées seules avaient perdu 21% (ET=7) de leur contenu en N, alors que les litières fraîches juxtaposées avaient fait un gain de 5 % (ET=5). Cependant, les litières bien décomposées juxtaposées enregistraient une perte additionnelle, mais non significative, en N comparativement aux mêmes litières incubées seules (Figure 2.2 Tableau 2.3).

2.4.3.2 Interaction entre la juxtaposition et l'origine des litières (J*O)

Au cours des 15 premières semaines d'incubation, aucune interaction significative entre la juxtaposition et l'origine des litières n'était observée pour l'ensemble des variables réponses (Tableau 2.3) à l'exception du changement du contenu en N pour lequel une interaction marginalement significative était observée (Tableau 2.3). La juxtaposition menait à un gain de 16 % (ET=5) du contenu initial en N pour le bois juxtaposé alors que le bois incubé seul ne faisait ni perte, ni gain significatif (-3 %, ET=7) en N. Ni les feuilles juxtaposées (5 %, ET=5), ni les feuilles incubées seules (3 %, ET=7) ne faisaient de gain ou de perte en N significatifs.

À la fin des 30 semaines d'incubation, la juxtaposition occasionnait une augmentation marginalement significative ($p=0,098$) (Annexe C 1, Tableau 2.3) du taux de minéralisation de C de 92 % dans le bois ($0,591 \text{ mg C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ poids sec } 24 \text{ h}^{-1}$, $ET=0,126$) comparativement au bois incubé seul ($0,308 \text{ mg C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ poids sec } 24 \text{ h}^{-1}$, $ET=0,097$) alors que ce taux demeurait similaire entre les feuilles juxtaposées ($0,940 \text{ mg C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ poids sec } 24 \text{ h}^{-1}$, $ET=0,201$) et les feuilles incubées seules ($1,118 \text{ mg C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ poids sec } 24 \text{ h}^{-1}$, $ET=0,352$). Similairement, la respiration spécifique de la biomasse fongique augmentait de 130 % dans le bois juxtaposé ($0,54 \text{ mg C-CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ ergostérol } 24 \text{ h}^{-1}$, $ET =0,14$) comparativement au bois incubé seul ($0,23 \text{ mg C-CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ ergostérol } 24 \text{ h}^{-1}$, $ET=0,09$) alors qu'elle était comparable entre les feuilles juxtaposées ($1,22 \text{ mg C-CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ ergostérol } 24 \text{ h}^{-1}$, $ET =0,33$) et les feuilles incubées seules ($1,53 \text{ mg C-CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ ergostérol } 24 \text{ h}^{-1}$, $ET =0,58$).

2.4.3.3 Interaction entre la juxtaposition et l'essence des litières (J*E)

L'interaction entre la juxtaposition des litières et l'essence n'était pas significative pour l'ensemble des variables testées de l'étude et cela pour les deux périodes d'incubation (Tableau 2.3).

2.4.3.4 Interaction entre la juxtaposition, l'origine et l'état de décomposition (J*O*D)

À la fin des 15 premières semaines d'incubation, l'activité des laccases augmentait de 237 % dans le bois frais juxtaposé ($0,13 \text{ U g}^{-1}$, $ET=0,05$) comparativement au bois frais incubé seul ($0,04 \text{ U g}^{-1}$, $ET=0,02$) alors qu'elle diminuait de 58 % dans le bois bien décomposé juxtaposé ($0,16 \text{ U g}^{-1}$, $ET=0,05$) comparativement au bois bien décomposé incubé seul ($0,37 \text{ U g}^{-1}$, $ET=0,19$) (Annexe C 2, Tableau 2.3). Cependant l'activité des laccases était similaire dans les feuilles incubées seules et juxtaposées, et ce, pour tout état de décomposition confondu (Annexe B).

À la fin des 30 semaines d'incubation, la minéralisation de C du bois bien décomposé augmentait de 385 % lorsqu'il était juxtaposé ($0,603 \text{ mg C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ poids sec } 24 \text{ h}^{-1}$, $ET=0,019$) comparativement au bois bien décomposé incubé seul ($0,124 \text{ mg C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ poids sec } 24 \text{ h}^{-1}$, $ET=0,124$) (Annexe C 2, Tableau 2.3). Parallèlement, la respiration spécifique de la biomasse fongique du bois bien décomposé augmentait de 547 % lorsqu'il était juxtaposé ($0,47 \text{ mg C-CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ ergostérol } 24 \text{ h}^{-1}$, $ET=0,17$) comparativement au bois bien décomposé incubé seul ($0,07 \text{ mg C-CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ ergostérol } 24 \text{ h}^{-1}$, $ET=0,04$).

À la fin de 30 semaines d'incubation, le bois frais (+6 %, $ET=7$), les feuilles fraîches (+4 %, $ET=7$) juxtaposées ainsi que les feuilles fraîches incubées seules (-6,0 %, $ET=10$) n'avaient fait ni gains ni pertes significatifs en N, alors que toutes les autres combinaisons des facteurs avaient enregistré des pertes (Annexe C 2). Les pertes du contenu en N maximales étaient observées pour le bois frais incubé seul (-36 %, $ET=10$) et le bois bien décomposé juxtaposé (-30 %, $ET=7$).

2.4.3.5 Interaction entre la juxtaposition, l'état de décomposition et l'essence des litières (J*D*E)

Après les 15 premières semaines d'incubation, la perte de masse des litières de pin gris bien décomposées juxtaposées (7,3 %, $ET=3,7$) était inférieure de 60 % à la perte de masse lorsque ces litières étaient incubées seules (18,1 %, $ET=8,1$) (Annexe C 3, Tableau 2.3). Inversement, les litières de pin gris fraîches juxtaposées (17,6 %, $ET=5,5$) avaient perdu 82 % de leur masse sèche de plus que les litières fraîches incubées seules (9,7 %, $ET=6,1$). En revanche, la juxtaposition n'affectait pas la perte de masse des litières du peuplier faux-tremble, peu importe leur état de décomposition (Annexe C 3).

2.4.3.6 Interaction entre la juxtaposition, l'origine et l'essence des litières (J*O*E)

Après les 15 premières semaines d'incubation, la biomasse fongique du bois de peuplier faux-tremble juxtaposé (0,44 mg ergostérol g⁻¹, ET=0,05) était inférieure de 27 % à celle du bois de tremble incubé seul (0,60 mg ergostérol g⁻¹, ET=0,09) (Annexe C 4, Tableau 2.3). Inversement, la biomasse fongique du bois de pin gris juxtaposé (0,40 mg ergostérol g⁻¹, ET=0,04) était plus élevée de 29 % comparativement à celle du bois de pin gris incubé seul (0,31 mg ergostérol g⁻¹, ET=0,05). La juxtaposition n'avait pas d'effet significatif sur la biomasse fongique des feuilles, quelle que soit l'essence.

À la fin des 30 semaines d'incubation, le bois de peuplier faux-tremble juxtaposé présentait une baisse de 32% de sa biomasse fongique comparativement au bois incubé seul (Annexe C 4). La juxtaposition n'avait pas d'effet sur la biomasse fongique des feuilles de peuplier faux-tremble ni sur celle des deux types de litières de pin gris (Tableau 2.3). La perte de N pour le bois du pin gris incubé seul (-41 %, ET=10) était 2,9 plus importante que celle du bois juxtaposé (-11 %, ET=7) alors que la juxtaposition n'avait d'effet ni sur les litières de feuilles ni sur bois de peuplier faux-tremble (Annexe C 4).

2.4.4 Autres interactions entre les principaux facteurs

2.4.4.1 État de décomposition et origine des litières (D*O)

Après les 15 premières semaines d'incubation, la biomasse fongique et l'activité des cellulases et des Mn-péroxydases (Figure 2.3, Tableau 2.3) étaient similaires dans les feuilles fraîches et le bois frais alors que le bois bien décomposé présentait des valeurs plus élevées pour ces variables que les feuilles bien décomposées. À la fin des 15 semaines d'incubation, le bois frais avait fait un gain en N de 33 % (ET=6) comparativement à 9 % (ET=6) pour les feuilles fraîches alors que des diminutions similaires du contenu en N étaient observées pour le bois et les feuilles bien

décomposés (Figure 2.3). L'interaction D*O n'était pas significative pour les autres variables-réponses (Tableau 2.3).

Après 30 semaines d'incubation, l'activité des laccases était 2,5 fois supérieure dans les litières de feuilles fraîches ($0,38 \text{ U g}^{-1}$, $ET=0,03$) que dans le bois frais ($0,15 \text{ U g}^{-1}$, $ET=0,09$) (Tableau 2.3). Toutefois, l'activité des laccases était similaire entre les feuilles ($0,22 \text{ U g}^{-1}$, $ET =0,06$) et le bois ($0,25 \text{ U g}^{-1}$, $ET=0,05$) bien décomposés (Figure 2.4). Après 30 semaines d'incubation, l'activité des Mn-péroxydases était 3,7 fois plus élevée dans le bois bien décomposé que dans le bois frais alors que ce ratio était 1,8 pour les feuilles.

À la fin des 30 semaines d'incubation, l'interaction D*O n'était pas significative pour les taux de minéralisation, la respiration spécifique et le changement du contenu en N (Tableau 2.3). En contrepartie, l'interaction était marginalement significative pour la perte de masse sèche les feuilles fraîches avaient perdu 36,2 % ($ET=5,2$) de leur masse sèche soit 2,4 fois plus que les feuilles bien décomposées (15,4%, $ET=3,4$) et le bois frais (16,4 %, $ET =3,6$) avait perdu 1,9 fois plus de sa masse sèche que le bois bien décomposé (8,8 %, $ET=2,8$) (Figure 2.4, Tableau 2.3).

2.4.4.2 État de décomposition et essence des litières (D*E)

Après les 15 premières semaines d'incubation, la biomasse fongique des litières bien décomposées de peuplier faux-tremble était 2,3 fois plus élevée que celle des litières fraîches alors que ce ratio était 3,1 pour le pin gris (Figure 2.5, Tableau 2.3). L'activité des deux cellulases était plus importante dans les litières bien décomposées que les litières fraîches, par un facteur de 2,4 pour le peuplier faux-tremble et un facteur de 3,1 pour le pin gris. Similairement, l'activité des Mn-péroxydases des litières de peuplier faux-tremble bien décomposées était 1,3 plus élevée que celle des litières fraîches. Le ratio correspondant était 5,1 pour le pin gris. À l'inverse, la respiration spécifique des litières fraîches de tremble était 2,3 plus élevée que celle des litières bien décomposées de peuplier faux-tremble et la respiration spécifique des

litières de pin gris fraîches était 3,8 fois plus élevée que celle des litières bien décomposées.

Après 30 semaines d'incubation, la biomasse fongique des litières fraîches (1,66 mg ergostérol g^{-1} , ET=0,15) et bien décomposées (1,77 mg ergostérol g^{-1} , ET=0,16) de peuplier faux-tremble présentait des valeurs similaires alors que la biomasse fongique des litières de pin gris bien décomposées était toujours plus élevée que celle des litières fraîches (Figure 2.6, Tableau 2.3). Similairement, les différences entre l'activité des cellulases des litières fraîches et des litières bien décomposées de peuplier faux-tremble s'étaient atténuées alors que ces différences demeuraient plus prononcées pour les litières de pin gris. En parallèle, l'activité des laccases dans les litières fraîches de peupliers faux-tremble (0,61 U g^{-1} , ET =0,14) était 2,6 plus élevée dans les litières bien décomposées (0,23 U g^{-1} , ET=0,05) alors que l'inverse était observé pour le pin gris (Figure 2.6). Cependant, l'interaction n'était plus significative pour l'activité des Mn-peroxydases (Tableau 2.3).

2.4.4.3 Origine et essence des litières (O*E)

Après les 15 premières semaines d'incubation, le bois de peuplier faux-tremble présentait un taux de minéralisation de C (0,503 mg C-CO₂ g^{-1} poids sec 24 h⁻¹, ET=0,082) plus élevé que celui de ses feuilles (0,387 mg C-CO₂ g^{-1} poids sec 24 h⁻¹, ET=0,063) alors que l'inverse était observé pour le pin gris. En revanche, la respiration spécifique était similaire entre le bois et les feuilles de peuplier faux-tremble alors que pour le pin gris, la respiration spécifique était plus élevée dans le bois que dans le feuillage (Figure 2.7, Tableau 2.3).

Après 30 semaines d'incubation, l'activité des laccases était similaire entre le bois et les feuilles de peuplier faux-tremble, elle était 2,2 fois plus élevée dans le feuillage que dans le bois de pin gris. À l'inverse, l'activité des Mn-peroxydases était 2,7 fois plus active dans le bois de peuplier faux-tremble que dans les feuilles alors qu'elle

n'était pas significativement différente entre le bois et le feuillage de pin gris (Tableau 2.3, Figure 2.7). À la fin des 30 semaines d'incubation, il n'y avait plus de différences significatives entre les feuilles et le bois des deux essences pour la minéralisation de C ni pour la respiration spécifique (Tableau 2.3).

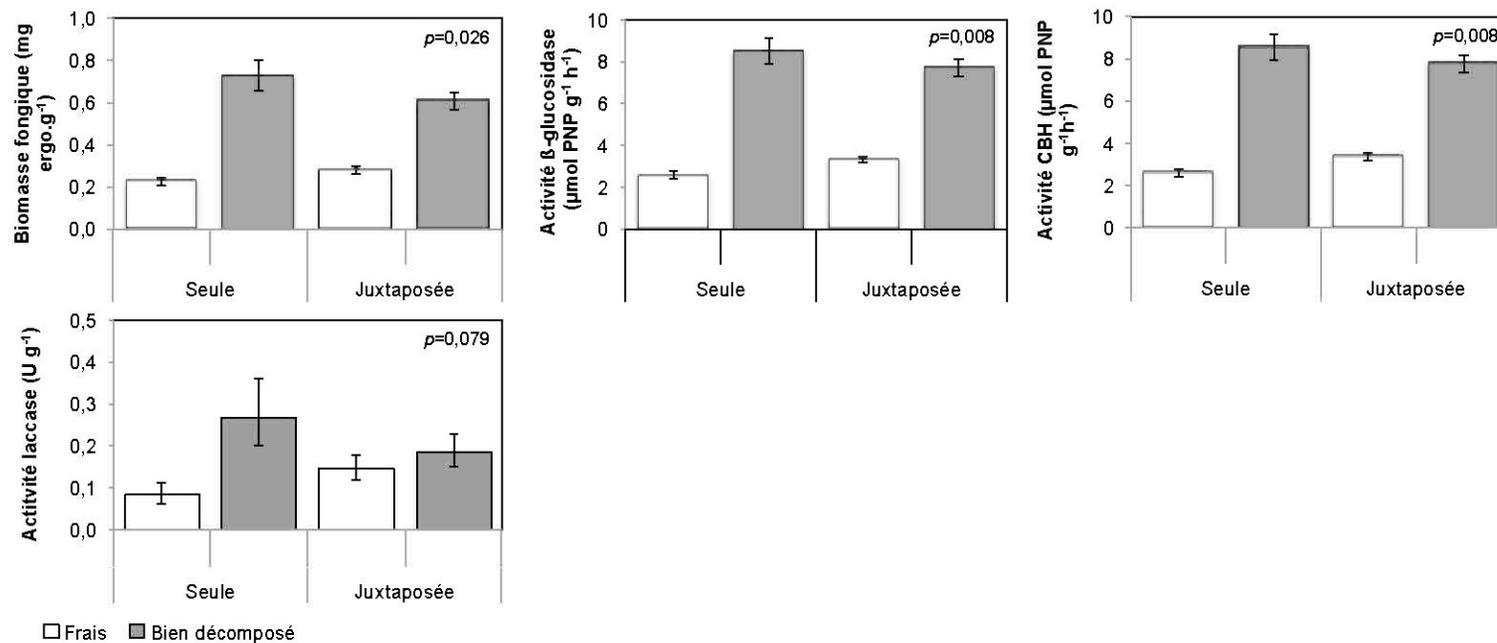


Figure 2.1 Dynamique microbienne après 15 semaines d'incubation en fonction de la juxtaposition et de l'état de décomposition des litières. Les données représentent les moyennes ± ET résultants de modèles linéaires mixtes (n=48 pour les litières seules et n=96 pour les litières juxtaposées). Seuils de signification de l'interaction selon le Tableau 2.3

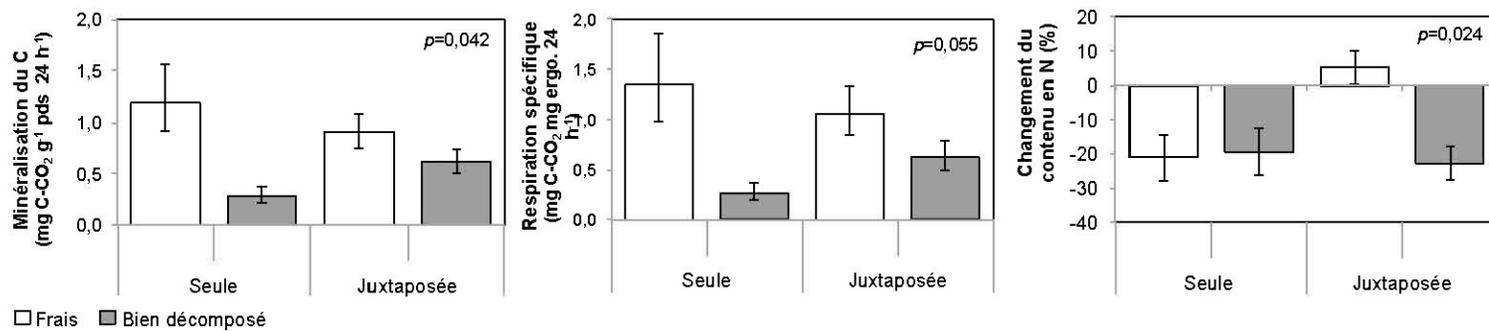


Figure 2.2 Dynamique microbienne après 30 semaines d'incubation en fonction de la juxtaposition et de l'état de décomposition des litières. Les données représentent les moyennes \pm ET résultants de modèles linéaires mixtes ($n=48$ pour les litières seules et $n=96$ pour les litières juxtaposées). Seuils de signification de l'interaction selon le Tableau 2.3.

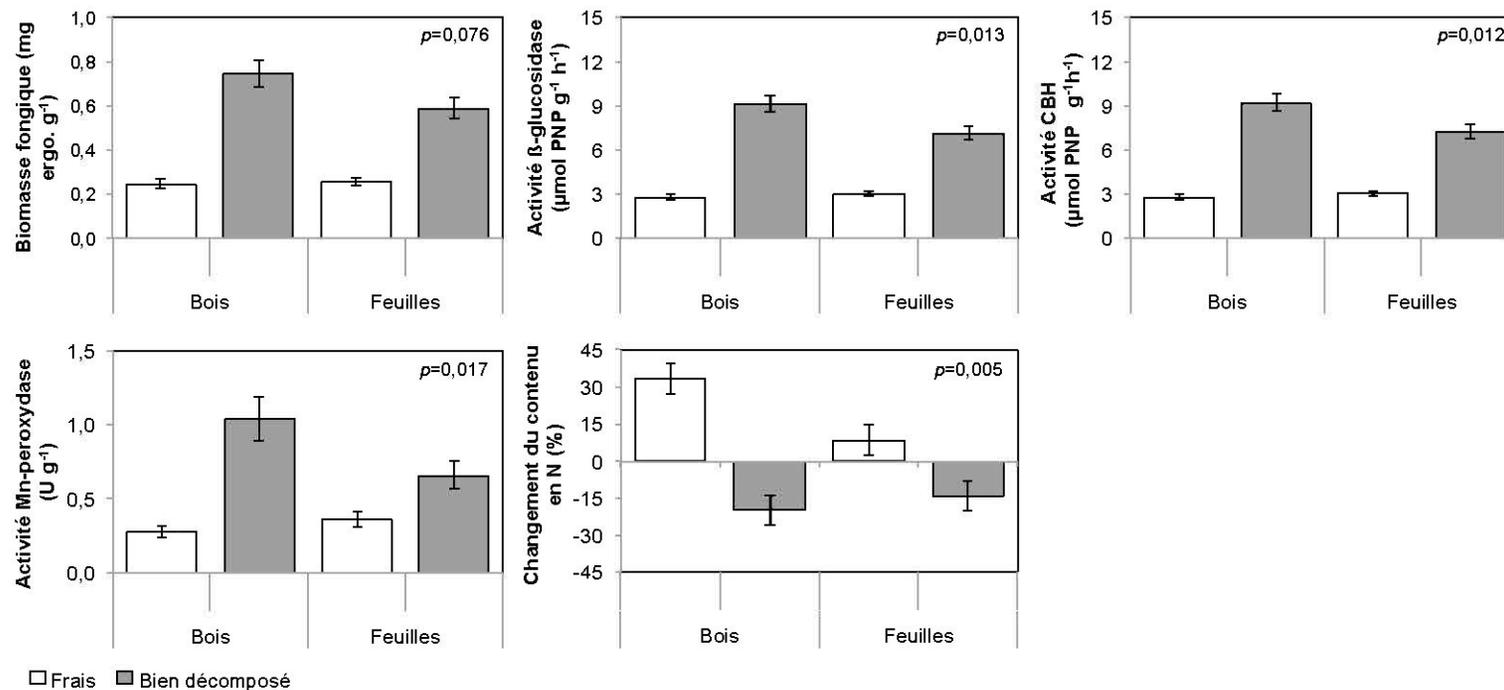


Figure 2.3 Dynamique microbienne après 15 semaines d'incubation en fonction de l'origine des litières et de leur état de décomposition. Moyennes \pm ET estimées à l'aide de modèles linéaires à effets mixtes ($n = 72$). Seuils de signification de l'interaction selon le Tableau 2.3.

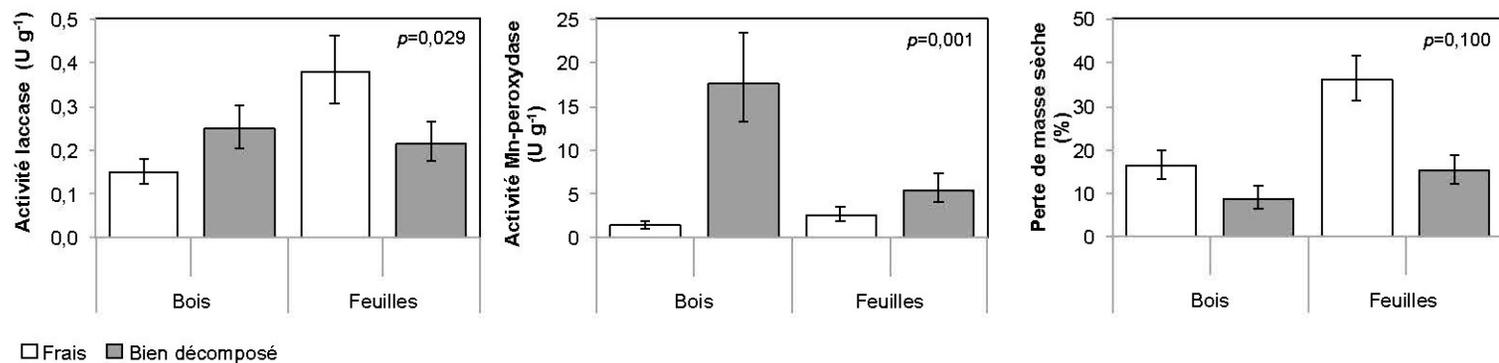


Figure 2.4 Dynamique microbienne après 30 semaines d'incubation en fonction de l'origine des litières et de leur état de décomposition. Moyennes \pm ET estimées à l'aide de modèles linéaires à effets mixtes (n =72). Seuils de signification de l'interaction selon le Tableau 2.3.

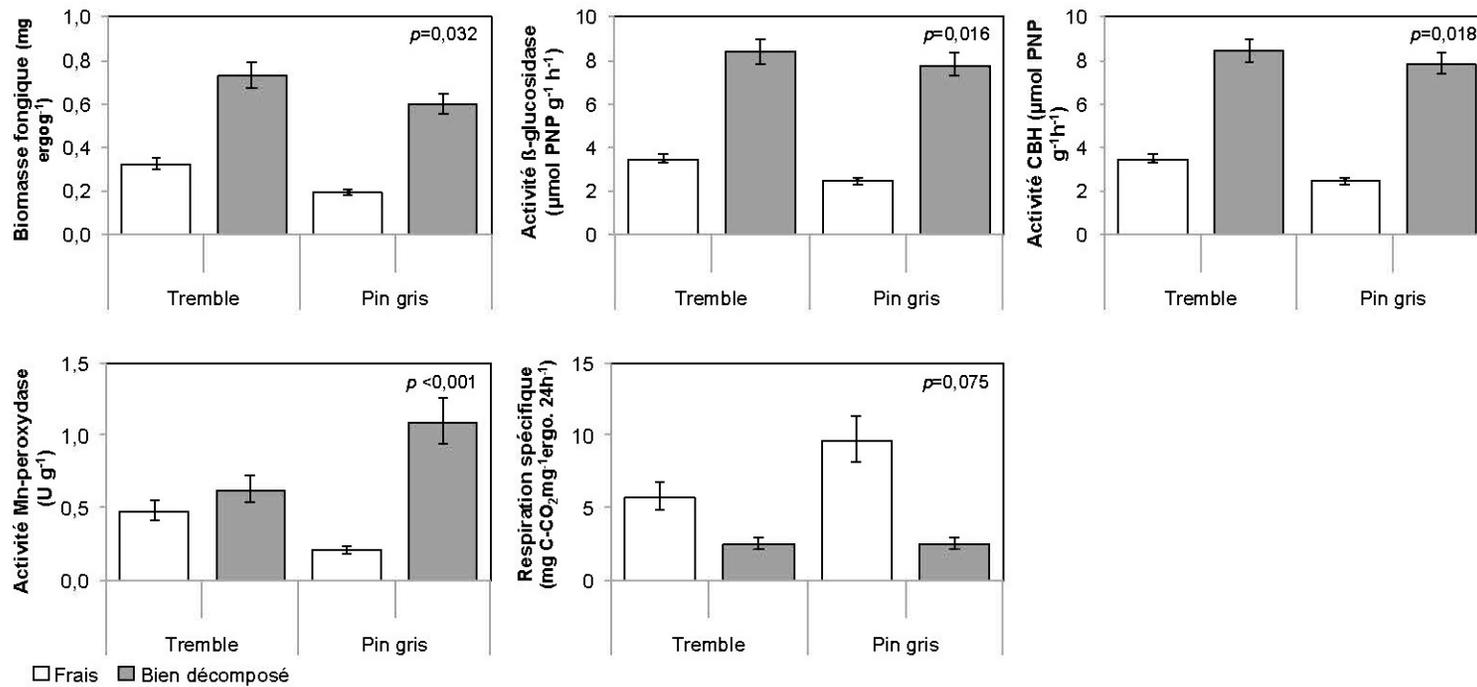


Figure 2.5 Dynamique microbienne après 15 semaines d'incubation en fonction de l'essence et de l'état de décomposition des litières. Moyennes \pm ET estimées à l'aide de modèles linéaires à effets mixtes ($n = 72$). Seuils de signification de l'interaction selon le Tableau 2.3.

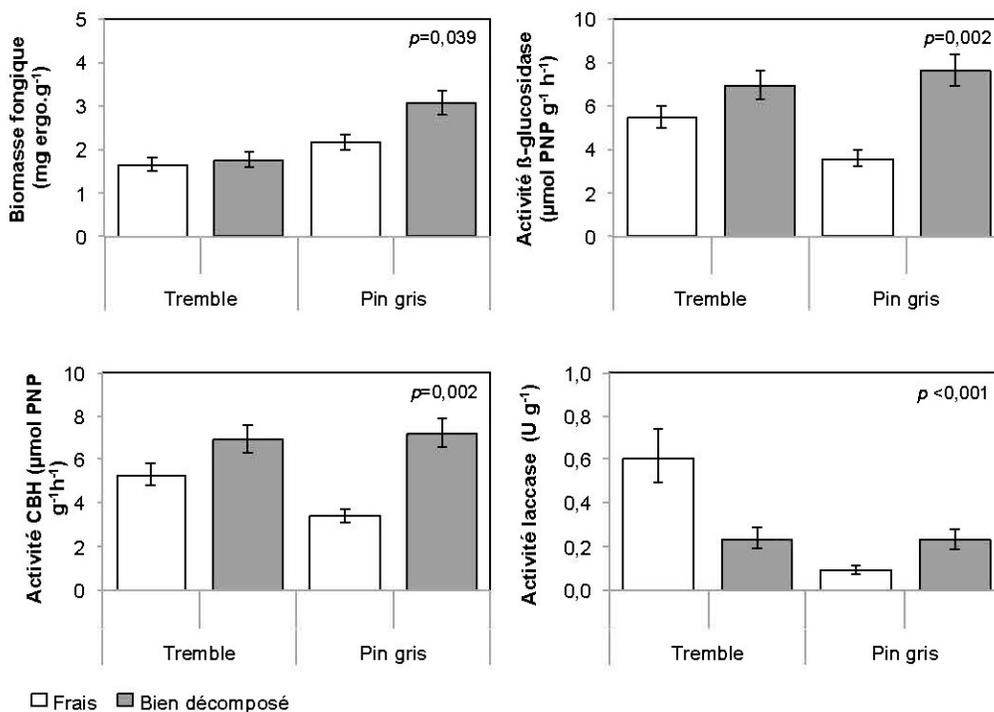


Figure 2.6 Dynamique microbienne après 30 semaines d'incubation en fonction de l'essence et de l'état de décomposition des litières. Moyennes \pm ET estimées à l'aide de modèles linéaires à effets mixtes ($n = 72$). Seuils de signification de l'interaction selon le Tableau 2.3.

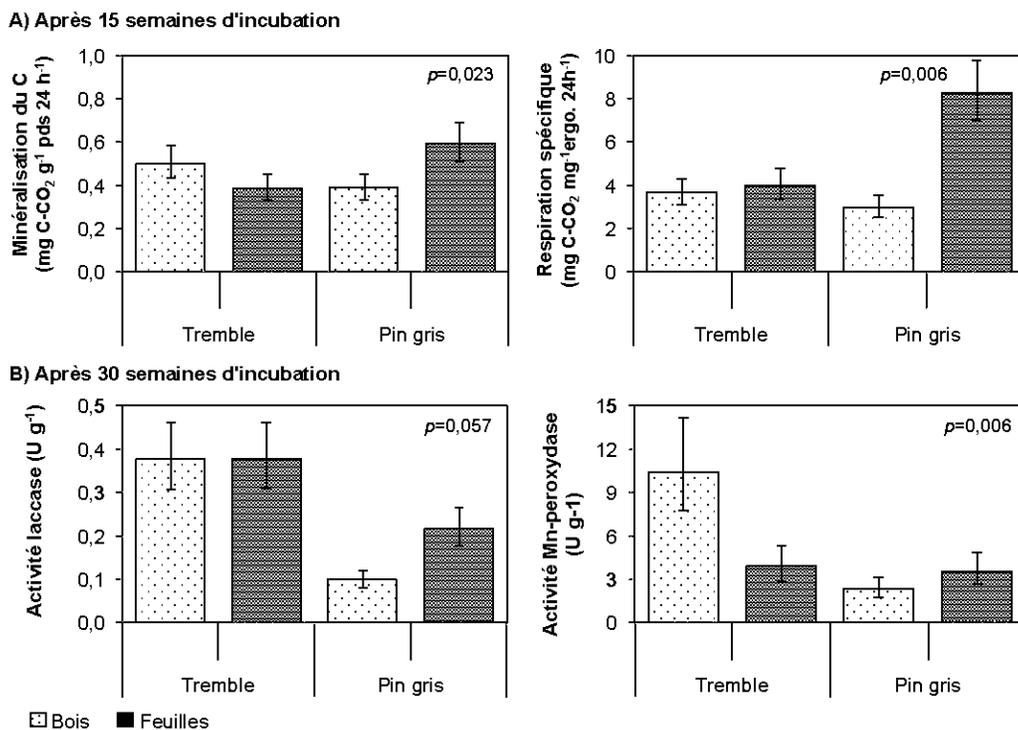


Figure 2.7 Dynamique microbienne en fonction de l'essence des litières et de leur origine A) après 15 semaines et B) 30 semaines d'incubation. Les données représentent les moyennes \pm ET résultants de modèles linéaires mixtes ($n=36$ pour le bois et $n=36$ pour les feuilles). Seuils de signification de l'interaction selon le Tableau 2.3.

2.5 Discussion

L'hétérogénéité de la couverture morte est causée par la coexistence dans la canopée d'essences aux traits contrastants, par la diversité des origines (feuilles, bois, racines) et des états de décomposition des litières qui s'y côtoient. L'étude confirme l'influence de ces trois facteurs sur la dynamique microbienne des substrats individuels, mais démontre aussi que la juxtaposition de litières aux caractéristiques chimiques contrastantes modifie la dynamique microbienne de ces substrats. À l'échelle des microcosmes tout au moins, l'hétérogénéité des litières favorise la rétention du N.

Les litières utilisées pour la construction de microcosmes présentaient des caractéristiques chimiques contrastantes tout au moins en ce qui concerne leur ratio C/N et LCI, tous deux des indicateurs de l'état de décomposition (Linkins *et al.*, 1990; Moorhead *et al.*, 2013a). Les litières de feuilles fraîches provenaient de la surface de l'horizon L de la couverture morte et étaient composées de feuilles ou d'aiguilles tombées au cours des mois précédant l'échantillonnage. Les échantillons de bois frais provenaient de chicots susceptibles de tomber incessamment. Les concentrations de composés lignocellulosiques de ces chicots étaient très similaires aux valeurs rapportées par Strukelj *et al.* (2013) pour des pins gris et peupliers faux-trembles fraîchement morts. L'ensemble des litières fraîches avait sans aucun doute été exposé à l'activité microbienne au moment où elles ont été récoltées (Rinkes *et al.*, 2014; Strukelj *et al.*, 2012). La phase initiale de décomposition qui a précédé l'étude toucherait principalement les composés labiles, impliquerait des microorganismes opportunistes et ferait peu appel à la synthèse enzymatique (Rinkes *et al.*, 2014).

Par ailleurs, les litières bien décomposées issues de bois et de feuilles provenaient de l'horizon FH de la couverture morte. À des stades avancés de décomposition, les litières de feuilles se distinguent de celles issues de bois par leur contenu élevé en

composés alkyles et carbonyles et leur contenu plus faible en composés aromatiques et phénoliques (Strukelj *et al.*, 2013).

Bien qu'aucune analyse statistique n'ait été faite afin de comparer les valeurs des variables obtenues après 15 et 30 semaines d'incubation, les données indiquent que la biomasse fongique et l'activité enzymatique de l'ensemble des substrats se sont accrues avec le temps d'incubation alors que la respiration spécifique diminuait. Ces tendances peuvent refléter une période d'acclimatation des organismes suite à la construction de microcosmes. Les conditions de température et d'humidité constante auraient favorisé la croissance microbienne après le premier choc de la transplantation. Les valeurs de biomasse et d'activité enzymatique se comparent à celles de Allison *et al.* (2009); Allison et Vitousek (2004); (2005); Baldrian et Lindahl (2011) et Větrovský *et al.* (2011).

Bien que des bactéries soient aussi impliquées dans la décomposition des litières forestières (Dilly *et al.*, 2001), il est généralement reconnu qu'en forêt boréale (Lindahl *et al.*, 2002) et dans les litières de bois (Boddy et Watkinson, 1995), les champignons filamenteux demeurent les principaux décomposeurs. Notamment, la capacité de dégrader la lignine serait limitée aux Basidiomycètes et certains Ascomycètes (Baldrian, 2008). La discussion qui suit est donc axée sur la dynamique fongique dans ces environnements.

2.5.1 Effet de l'état de décomposition sur la dynamique microbienne

L'activité des enzymes hydrolytiques associées à la dégradation de la cellulose, telles que les β -glucosidases, augmente généralement au cours de la décomposition (Šnajdr *et al.*, 2011a; Šnajdr *et al.*, 2008) et atteindrait un maximum lorsque la perte de masse de la litière est de l'ordre de 40-80 % (Sinsabaugh *et al.*, 2002; 2008). Après 30 semaines d'incubation, les litières fraîches avaient perdu 25 % de leur masse sèche soit deux fois plus que les litières bien décomposées et les taux de minéralisation du C y demeuraient plus élevés. Par contre, la biomasse fongique et l'activité des

enzymes cellulolytiques et ligninolytiques y demeureraient inférieures à celles des litières bien décomposées. Il est probable que même après 30 semaines, soit l'équivalent de deux ans de décomposition en forêt, les champignons actifs des litières fraîches métabolisaient principalement des composés labiles. Ce phénomène était indépendant de l'origine des litières bien que les différences entre les stades de décomposition aient été plus marquées dans le bois que dans les feuilles. De nombreuses souches d'Ascomycètes cellulolytiques peuvent aussi absorber des formes simples de carbone (Baldrian *et al.*, 2011) sans faire appel à la production d'exoenzymes (Boberg *et al.*, 2008; Linkins *et al.*, 1990).

Par ailleurs, aucune relation entre l'activité des enzymes cellulolytiques et ligninolytiques et les stades de décomposition d'aiguilles de *Picea abies* (Větrovský *et al.*, 2011), de feuilles de *Myrtus communis* et de *Quercus ilex* (Fioretto *et al.*, 2007) ou entre l'activité enzymatique des horizons L, F et H d'un peuplement de *Fagus sylvatica* (Papa *et al.*, 2014) n'a pu être établi. Il est reconnu que les champignons saprophytes généralistes sont capables de synthétiser une large gamme d'enzymes (Baldrian *et al.*, 2013; Valášková *et al.*, 2007). Les litières fraîches étaient probablement dominées par des organismes opportunistes (Moore *et al.*, 2006) ou généralistes caractérisés par des taux de respiration spécifiques plus élevés, indiquant une efficacité énergétique moindre (C-use efficiency) (Hart, 1999) que celle des champignons des litières décomposées.

La régulation de l'efficacité énergétique via un «métabolisme de trop plein» (overflow metabolism), (Schimel et Weintraub, 2003; Boberg *et al.* 2008) permettrait théoriquement aux organismes décomposeurs de maintenir leur équilibre stœchiométrique en excréant le C en excès de leurs besoins (Mooshammer *et al.*, 2014). Alternativement, dans des conditions limitantes en N, les microorganismes métaboliseraient rapidement les holocelluloses afin d'accéder aux éléments minéraux, ce qui les amènerait aussi à métaboliser rapidement les sucres simples afin de limiter

la compétition par les organismes non-cellulolytiques (Boyle, 1998; Hart, 1999). Même à des degrés plus bas que celui des litières bien décomposées, l'activité cellulolytique et ligninolytique des litières fraîches suggère une dégradation des holocelluloses et de la lignine dans les litières fraîches. Ces résultats seraient conformes avec la dégradation simultanée des holocelluloses et des lignines observée à des stades initiaux de la décomposition de chicots et de billes (Fukasawa *et al.*, 2009; Strukelj *et al.*, 2013) et de litières de feuilles (Fioretto *et al.*, 2005; Osono *et al.*, 2009).

Aux stades avancés de décomposition des litières, les carences énergétiques stimuleraient la production des enzymes permettant ainsi de libérer le C issu des molécules complexes telles que la cellobiose, les polyphénols et les acides solubles (Glanville *et al.*, 2012; Rinkes *et al.*, 2011). L'activité des phénols oxydases augmentent donc à ces stades de décomposition (Sinsabaugh *et al.*, 2002; Šnajdr *et al.*, 2008) et l'activité enzymatique y est souvent corrélée à une biomasse fongique importante (Fioretto *et al.*, 2007; Papa *et al.*, 2008). Dans des litières bien décomposées, une part plus importante du C métabolisé était allouée à la synthèse enzymatique et à la production de biomasse réduisant ainsi la respiration spécifique (Schimel et Weintraub, 2003). Des différences similaires entre substrats peu et bien décomposés relativement à l'efficacité énergétique microbienne ont été rapportées par Dilly et Munch (1996) et Hart (1999) alors que Dilly *et al.* (2001), rapportent qu'une efficacité énergétique plus élevée serait associée à l'activité des peroxydases.

Comme nous l'avons observé ici, il existe généralement une même tendance entre la biomasse fongique et l'activité enzymatique (Fioretto *et al.*, 2000; Papa *et al.*, 2014). Toutefois il est important de mentionner que l'examen visuel des microcosmes contenant les litières fraîches révélait une agrégation du mycélium le long de la paroi du microcosme. Ces agrégats n'étaient pas inclus dans l'estimation de la biomasse fongique qui pourrait avoir été sous-estimée.

Tout comme nous l'avons observé ici après 15 et 30 semaines d'incubation, il est généralement admis que durant les premiers stades de décomposition des litières, le contenu en N augmente pour diminuer lentement à des stades plus avancés (Coûteaux *et al.*, 1998; Fukasawa *et al.*, 2009; Laiho et Prescott, 2004). Ce gain en N peut être dû soit à la translocation de N à travers le mycélium des champignons (Boberg *et al.*, 2011), soit au recyclage des matériaux de la paroi cellulaire dans le mycélium (Lindahl et Finlay, 2006) ou dans une moindre mesure à la fixation de N atmosphérique par des procaryotes (Raymond *et al.*, 2004). Cette perte d'azote observée coïncide avec des indications visuelles dans les microcosmes de deux phénomènes : la sénescence fongique (jaunissement des cordons mycéliens) et la formation d'agrégats dits «scléroïdes» (Willetts et Bullock, 1992) sur les parois des microcosmes. Le premier phénomène pourrait indiquer que le N est libéré par les champignons dans le milieu environnant lorsque le C devient limitant pour le maintien de la biomasse fongique (Hart, 1999). Par contre, le second pourrait indiquer que ces scléroïdes peuvent jouer le rôle de puits externes pour l'azote (Lindahl et Finlay, 2006).

2.5.2 Effet de l'origine des litières sur la dynamique microbienne

Malgré la convergence observée au cours de la décomposition des caractéristiques chimiques des litières de feuilles et de bois bien décomposées, les litières de feuilles se différenciaient des litières de bois par leur taux de minéralisation, de respiration spécifique et de perte de masse plus élevées et ce peu importe l'état de décomposition des litières. Ces résultats confirment notre hypothèse selon laquelle les feuilles décomposeront plus vite que le bois. Une perte de masse plus rapide au stade peu avancé de la décomposition pourrait résulter du lessivage des composés non structuraux (McTiernan *et al.*, 2003). Elle pourrait aussi résulter de la minéralisation du C labile et du lessivage des tanins solubles (Lorenz *et al.*, 2000; Preston *et al.*, 2009) plus abondants dans les feuilles que dans le bois (Strukelj *et al.*, 2012). De

plus, le fait que les feuilles des microcosmes aient été fragmentées a pu faciliter l'accès au C soluble et stimuler l'activité microbienne.

Cependant, ces mécanismes n'expliquent pas les pertes de masses plus élevées des feuilles comparativement au bois à des stades de décomposition plus avancés. Avec la décomposition, les litières de feuilles s'enrichissent en composés alkyles, phénoliques et carbonyles générant une matière organique résiduelle récalcitrante (Strukelj *et al.*, 2012). Par ailleurs, les litières de bois étaient caractérisées par une biomasse fongique plus élevée et une respiration spécifique plus faible que celles des feuilles, indiquant une meilleure efficacité de croissance des champignons dans le bois que dans les feuilles. De manière générale, on reconnaît que les communautés saprophytes des litières de feuilles se distinguent de celles du bois (Liers *et al.*, 2011), par contre très peu d'études ont comparé systématiquement la composition et l'activité de ces communautés alors qu'il a été démontré que certaines espèces peuvent dégrader efficacement les deux types de substrat (Tanesaka *et al.*, 1993; Worrall *et al.*, 1997).

2.5.3 Effet de l'essence des litières sur la dynamique microbienne

Il est généralement établi que les litières de résineux décomposent plus lentement que les litières de feuillus (Cornwell *et al.*, 2009; Prescott *et al.*, 2000a; Strukelj *et al.*, 2013). Cependant, cette différence s'atténue avec la décomposition (Prescott *et al.*, 2000a; Strukelj *et al.*, 2013). Cette différence peut s'expliquer par la nature des lignines, celle des feuillus étant composée de syringyle et de guaïacyle alors que la lignine des résineux composée uniquement de guaïacyle est plus récalcitrante à la décomposition (Schwarze, 2007; Weedon *et al.*, 2009). Des différences anatomiques, à l'échelle fine, entre le bois des résineux et des feuillus peuvent aussi influencer l'activité des champignons (Cornwell *et al.*, 2009).

Nos résultats démontrent que la décomposition du pin gris et du peuplier faux-tremble se différenciaient avant tout par l'activité enzymatique plus élevée dans les litières du peuplier faux-tremble. Les différences initiales affectaient les cellulases,

mais avec la décomposition, les différences entre les essences devenaient plus marquées pour l'activité des laccases et des Mn-péroxydases. Les litières de feuillus sont riches en nutriments (Cornwell *et al.*, 2009) ce qui pourrait favoriser la production enzymatique, un processus coûteux en énergie et en N (Schimel et Weintraub, 2003).

Les interactions significatives entre l'essence et l'état de décomposition des litières ne changeaient pas cette relation, mais indiquaient que pour le tremble, la plupart des différences entre les litières fraîches et bien décomposées étaient moins marquées que pour le pin gris et s'atténuaient avec le temps. En se décomposant, les feuilles (Strukelj *et al.*, 2012) et le bois (Strukelj *et al.*, 2013) de tremble s'enrichissent plus rapidement en composés récalcitrants que ne le font les résineux, ce qui pourrait expliquer la convergence entre l'activité enzymatique des feuilles et du bois de tremble avec la décomposition.

Les taux d'activité enzymatique plus élevés dans les litières de tremble n'ont cependant pas eu de répercussions sur leur décomposition. Entre la quinzième et trentième semaine de l'expérience, la biomasse fongique augmentait plus rapidement dans les litières de pin gris que les litières de tremble alors que la respiration spécifique suivait la tendance inverse. Les champignons actifs dans les litières de tremble affectaient une plus grande proportion du C à la respiration d'entretien et à la synthèse enzymatique alors que les champignons actifs dans les litières de pin gris allouaient donc une part plus importante du C métabolisé à leur biomasse. Selon (Schimel et Weintraub, 2003) cette différence refléterait un meilleur équilibre énergétique dans les litières de pin gris.

2.5.4 Effet de la juxtaposition des litières sur la dynamique microbienne

Le C et N sont tous deux indispensables à l'activité fongique notamment pour la production des exoenzymes leur permettant de métaboliser les composés organiques complexes (Allison et Vitousek, 2005). Seulement, ces ressources sont distribuées

inégalement dans la couverture morte (Lindahl et Olsson, 2004) comme le reflète l'étendue des ratios C/N des litières récoltées. Entre autres, la faible disponibilité en N des litières fraîches y limite la synthèse enzymatique et la croissance de la biomasse fongique (Moorhead *et al.*, 2013b; Sinsabaugh et Moorhead, 1994). Conformément à notre hypothèse la juxtaposition de litières fraîches, riches en C, mais pauvres en N, et de litières bien décomposées, pauvres en C, mais riches en N, a conduit dans un premier temps à la redistribution de la biomasse fongique des litières bien décomposées vers les litières fraîches plutôt que de soutenir la croissance du mycélium dans la litière bien décomposée. Boberg *et al.* (2014) ont également constaté la redistribution de la biomasse fongique des aiguilles bien décomposées vers les aiguilles fraîches au cours d'une expérience similaire.

L'activité des cellulases et, de manière moins significative, des laccases augmentaient parallèlement avec la biomasse fongique dans les litières fraîches juxtaposées suggérant que la translocation mycélienne des nutriments (Boberg *et al.*, 2008) en provenance des litières bien décomposées notamment du N stimulait la synthèse enzymatique. Il a été démontré que l'enrichissement de litières en N pouvait se traduire par l'augmentation de l'activité des β -glucosidases (Allison *et al.*, 2009; Allison et Vitousek, 2005). Par ailleurs, l'activité de la Mn-péroxydase a augmenté dans toutes les litières juxtaposées relativement aux litières incubées seules indiquant une possible augmentation de la dégradation de la lignine dans les litières juxtaposées. La dégradation de la lignine offre peu de bénéfices énergétiques directs, mais favorise l'accès aux hollocelluloses riches en énergie (Šnajdr *et al.*, 2010).

À plus long terme dans les litières fraîches, la juxtaposition se traduisait par la rétention du N et une diminution de la minéralisation et de la respiration spécifique. Assumant que les litières fraîches juxtaposées répondaient ici à une augmentation du N via la translocation mycélienne (Boberg *et al.*, 2010). Ces diminutions refléteraient une réaffectation de C à la production de biomasse microbienne ou à la production

d'enzymes (Schimel et Weintraub, 2003), tel que mesurée à la fin des quinze premières semaines d'incubation. Cependant ces résultats sont contraires à ceux rapportés par Boberg *et al.* (2008) qui ont observé une augmentation de la minéralisation des aiguilles fraîches de pin sylvestre suite la translocation du N vers les aiguilles. Par ailleurs, Berglund et Ågren (2012) ont démontré que des modifications de l'efficacité de l'utilisation de carbone des décomposeurs pourraient expliquer les changements observés dans les taux de décomposition de mélanges de litière de qualité contrastante.

Dans les litières bien décomposées, la juxtaposition des litières fraîches a entraîné le phénomène contraire de celui observé dans les litières fraîches, soit une augmentation de la minéralisation et de la respiration spécifique. Assumant que ces litières aient été limitées en C, la translocation mycélienne du C y aurait favorisé la décomposition et une diminution de l'efficacité énergétique alors qu'une plus faible proportion du C métabolisé était allouée à la synthèse enzymatique. Ainsi nos résultats suggèrent que les champignons sont encore capables d'utiliser la litière bien décomposée en augmentant les taux de minéralisation du C, mais réaffectent leur croissance et leur activité vers les litières fraîches.

Après trente semaines d'incubation, la diminution du ratio C/N des litières juxtaposées conjointement à des pertes en N moindre relativement aux litières incubées seules indique une meilleure rétention du N dans les litières juxtaposées. Outre la translocation mycélienne des litières bien décomposées vers les litières fraîches, la rétention du N résulte probablement d'une diminution de la sénescence ou du butinage (foraging) du mycélium à l'extérieur des litières. Malgré les changements induits dans la dynamique microbienne par la juxtaposition, nous n'avons trouvé aucun effet significatif sur la perte de masse et ce indépendamment de l'état de décomposition. En ce sens, nos résultats sont similaires à ce qui a été rapporté par Boberg *et al.* (2014).

2.6 Conclusion

L'expérience conduite en laboratoire a permis de démontrer les effets de la qualité des litières (l'état de décomposition, l'origine et l'essence) sur l'activité microbienne, en particulier celle des champignons saprophytes dans la couverture morte de sols boréaux. De plus, nos résultats montrent que la juxtaposition de litières à ratio C/N contrasté modifie la dynamique microbienne. La capacité des champignons à transférer des ressources peut avoir une influence majeure sur le stockage et la libération de C et de N dans les écosystèmes. En outre ces champignons redistribuent plutôt que de libérer le N dans les forêts boréales. La compréhension des processus de décomposition et l'élaboration des modèles de prédiction doivent nécessairement prendre en considération le rôle important des microorganismes et les interactions entre ces microorganismes et les litières. Enfin, nos résultats soulèvent de nouvelles hypothèses qui appellent à une exploration plus poussée dans des conditions de terrain à plus grande échelle.

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

La présente étude établit les relations entre la nature des litières qui composent la couverture morte des sols boréaux et l'activité et la dynamique fongique. La couverture morte est constituée de litières qui varient de par leur origine, l'essence des arbres et leur état de décomposition. Ces litières demeurent des unités relativement discrètes dans la couverture morte des sols boréaux faute de bioturbation importante. L'étude démontre que ces unités de litières discrètes sont caractérisées par une activité microbienne qui leur est propre. Par ailleurs, cette hétérogénéité influence la dynamique microbienne au-delà même des substrats qui la composent. Au sein de la couverture morte, les champignons jouent un rôle majeur dans la mobilisation et la relocalisation des nutriments dans les écosystèmes forestiers.

Nos résultats suggèrent aussi que les champignons sont encore capables d'utiliser la litière bien décomposée et récalcitrante lorsque des sources de C facilement assimilable deviennent disponibles. De telles situations se produisent annuellement avec la chute des feuilles, plus sporadiquement et localement avec la chute des arbres et de manière plus dramatique à la suite de perturbations majeures. Les pratiques sylvicoles entraînent des changements dans la taille et la distribution des litières (Fraver *et al.*, 2002; Harvey et Brais, 2007) et par conséquent modifient l'équilibre entre l'apport en litières fraîches et les litières bien décomposées préexistantes. Ces traitements sylvicoles pourraient avoir un impact considérable sur le cycle de C et des nutriments via leurs effets sur la dynamique des communautés microbiennes saprophytes.

La caractérisation de la diversité spécifique et fonctionnelle des communautés de champignons décomposeurs constitue une perspective de recherche intéressante pour de futures études. De plus, il serait intéressant de lier la production enzymatique à des groupes spécifiques de décomposeurs afin de comprendre l'influence des communautés microbiennes sur le devenir de la matière organique et notamment sur les différentes formes de C. L'étude des relations entre la disponibilité du N et l'activité enzymatique permettrait également d'améliorer notre compréhension des mécanismes de rétention et d'acquisition de N. Une meilleure connaissance et compréhension des mécanismes qui influent sur l'activité des champignons saprophytes contribuerait à mieux cerner les effets des changements environnementaux sur les cycles du C et du N en milieu forestier.

La plupart des modèles empiriques traditionnels de décomposition de la matière organique sont largement basés sur la qualité de la litière et les conditions environnementales (Gholz *et al.*, 2000) et souvent basés sur une «conception bactérienne» de la décomposition. De plus, ces modèles accordent peu d'attention aux interactions complexes entre la communauté microbienne et l'évolution du substrat. Les microorganismes jouent un rôle fondamental dans le cycle du C et des nutriments dans tous les écosystèmes, mais le rôle des champignons en particulier est central dans les écosystèmes de la forêt boréale. Nos résultats contribuent à mieux circonscrire les processus qui affectent la décomposition de la matière organique et la rétention du C à l'échelle de l'écosystème.

ANNEXES

ANNEXE A- REPRÉSENTATION D'UN MICROCOSME AVEC UN SEUL SAC À LITIÈRE



ANNEXE B – COMPOSITION DES COMMUNAUTÉS FONGIQUES DES LITIÈRES

Afin de déterminer la composition de la communauté fongique dans chaque type de litière et de s'assurer de la présence de Basidiomycète, un pyroséquençage a été réalisé sur la moitié des échantillons.

Environ 1g d'un sous-échantillon de chaque litière (n=12) issu de la collecte des litières a été prélevé puis mis au congélateur (-20 °C) jusqu'à l'extraction d'ADN. L'ADN isolé a été amplifié à l'aide des amorces ITS1 et ITS4 par le centre de service MRDNA Lab (www.mrdnalab.com, Shallowater, TX). L'amplification a été effectuée en une seule étape de 30 cycles avec le kit HotStarTaq Plus Master Mix (Qiagen, Valencia, CA) selon les conditions suivantes: 94 °C pendant 3 minutes, suivies de 28 cycles de 30 secondes à 94 °C; 40 secondes à 53 °C et 60 secondes à 72 °C. L'amplification s'est terminée par une étape d'élongation de 5 minutes à 72 °C. Suite à la PCR, tous les produits d'amplification de différents échantillons ont été mélangés à des concentrations égales et purifiés en utilisant des billes Agencourt (Ampure Bioscience Corporation, MA, USA). Les échantillons ont été séquencés selon la technologie Roche 454 FLX (Roche USA).

Les données de séquence d'Q25 ont été traitées à l'aide des routines (pipeline) de MRDNA Lab. Les unités taxonomiques opérationnelles (OTU) ont été définies après le retrait de séquences uniques, le regroupement à 3% de divergence (97% de similarité) (Dowd *et al.*, 2008a ; Dowd *et al.*, 2008b ; Edgar 2010; Capone *et al.*, 2011; Dowd *et al.*, 2011; Eren *et al.*, 2011; Swanson *et al.*, 2011). Chaque OTU a été classifiée en utilisant l'algorithme BLASTn contre une base de données GreenGenes (DeSantis *et al.*, 2006). Le pyroséquençage a permis l'identification de 3 embranchements et de 16 ordres du règne fongique. Cependant l'embranchement de

certain champignons, une proportion qui varie de 0 à 24 % n'a pas pu être identifié et ces derniers ont été classifiés comme champignons non identifiés.³

À partir du tableau A, on remarque que les deux principaux embranchements soit les Ascomycètes et les Basidiomycètes sont présents dans tous nos sous-échantillons testés. Toutefois, les Ascomycètes sont majoritaires avec un total de 12 à 98 % des OTU par rapport aux Basidiomycètes (1 à 36%). Par ailleurs, on remarque que la proportion des Zygomycètes (Mortierellales) était très élevée dans certains échantillons bien décomposés.

L'embranchement des Ascomycètes regroupe 9 ordres identifiés et une proportion d'OTU (0 à 28%) dont l'ordre n'a pas pu être identifié. On remarque que l'ordre le plus répondu dans nos échantillons est celui des Héliotales qui représente 85 % des OTU présents dans le bois frais de tremble. Pour l'embranchement des Basidiomycètes, 6 ordres ont été identifiés alors qu'entre 0 et 23% des séquences n'ont pas été identifiées. On remarque également que l'ordre des Cystofilobasidiales se retrouve limité au feuillage bien décomposé. Notons aussi que l'ordre des Atheliales se retrouve limité aux litières bien décomposées.

Enfin, l'analyse du pyroséquençage a permis de confirmer nos suppositions concernant la présence des Basidiomycètes dans tous les échantillons et cela malgré les faibles proportions. Cependant, l'analyse n'a pas pu permettre une identification optimale des genres et les espèces. Par conséquent nous n'avons pu identifier les espèces de Basidiomycètes susceptibles de former des cordons mycéliens.

³ Les références citées dans l'annexe B sont indexées à la section bibliographie

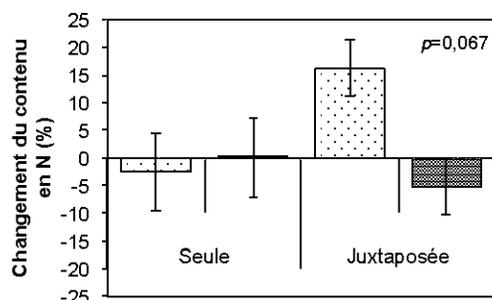
Tableau A. Composition (embranchement et ordre) initiale de la communauté fongique des litières (n=12) de tremble (PET) et de pin gris (PIG) ayant été incubées dans les microcosmes. Les valeurs représentent la proportion (%) des unités taxonomiques opérationnelles observées dans chaque échantillon relativement au total des OTU.

Origine de la litière		Feuillage						Bois					
État de décomposition		Frais		Décomposé				Frais		Décomposé			
Essence		PET	PIG										
Embranchement	Ordre												
Fungi	Non identifié	20	1	12	0	2	1	0	24	6	18	1	11
Ascomycètes	Non Identifié	0	0	17	20	3	4	0	8	28	16	5	10
Ascomycètes	Pezizomycotina	9	2	2	2	1	0	0	0	2	3	0	0
Ascomycètes	Chaetosphaeriales	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0
Ascomycètes	Chaetothyriales	0	0	4	2	0	0	0	16	2	16	32	6
Ascomycètes	Dothideales	32	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ascomycètes	Eurotiales	0	0	0	0	0	0	0	23	0	0	0	1
Ascomycètes	Helotiales	1	10	12	42	18	2	85	8	7	11	29	24
Ascomycètes	Hypocreales	0	0	2	4	5	5	0	0	1	1	1	2
Ascomycètes	Leotiomycetes	34	43	2	1	2	0	0	4	3	3	15	9
Ascomycètes	Pleosporales	1	37	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ascomycètes	Total	75	98	41	71	29	12	85	60	44	51	84	52
Basidiomycètes	Non Identifié	4	1	23	8	10	20	0	10	3	1	1	4
Basidiomycètes	Agaricales	0	0	6	10	0	0	0	0	2	2	2	3
Basidiomycètes	Agaricostilbales	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Basidiomycètes	Atheliales	0	0	1	0	2	6	0	0	6	0	0	0
Basidiomycètes	Cystofilobasidiales	0	0	6	2	0	1	0	0	0	0	0	0
Basidiomycètes	Hymenochaetales	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0
Basidiomycètes	Malasseziales	0	0	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0
Basidiomycètes	Total	4	1	36	20	12	27	15	10	11	13	3	7
Zygomycètes	Mortierellales	0	0	5	2	51	46	0	0	35	1	3	17

ANNEXE C – RÉSULTATS ADDITIONNELS

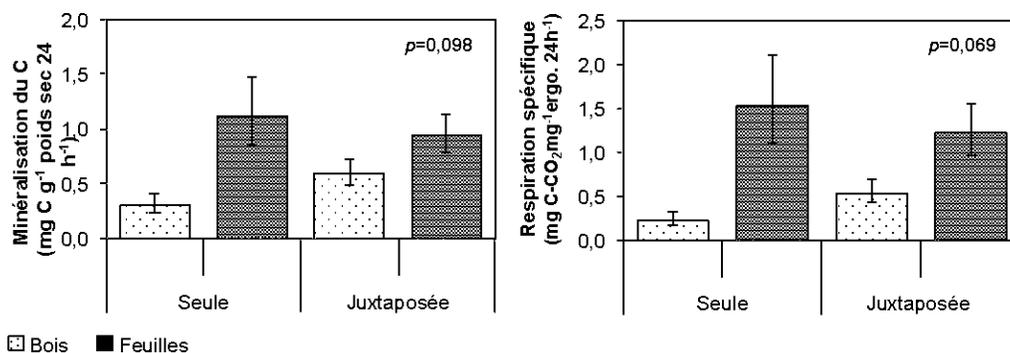
ANNEXE C 1- INTERACTION ENTRE LA JUXTAPOSITION ET L'ORIGINE DES LITIÈRES

A) Après 15 semaines d'incubation



Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

B) Après 30 semaines d'incubation

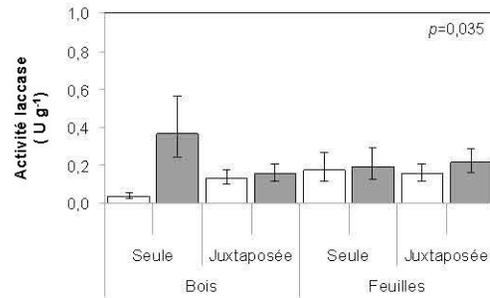


□ Bois ■ Feuilles

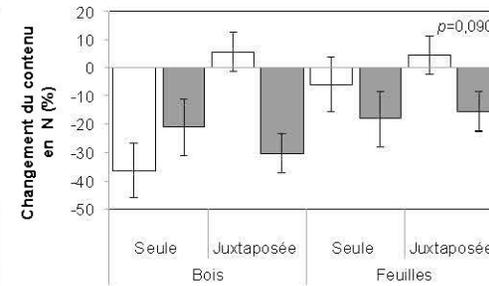
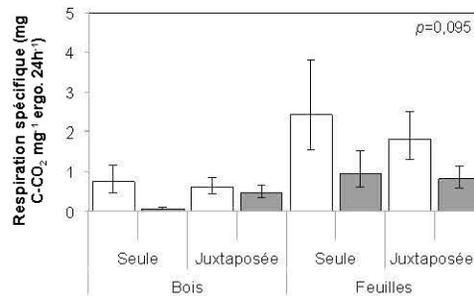
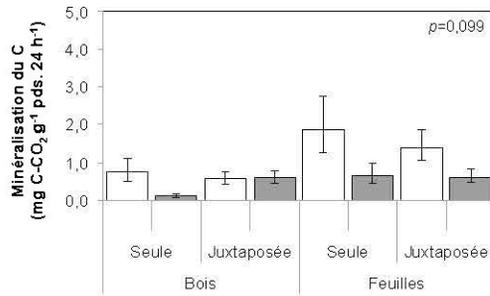
Dynamique microbienne en fonction de la juxtaposition et l'origine des litières après a) 15 semaines et b) 30 semaines d'incubation. Les données représentent les moyennes \pm ET résultant de modèles linéaires mixtes ($n=48$ pour les litières seules et $n=96$ pour les litières juxtaposées). Seuils de signification selon le Tableau 2.3.

ANNEXE C 2- INTERACTION ENTRE LA JUXTAPOSITION, L'ORIGINE ET L'ÉTAT DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

A) Après 15 semaines d'incubation



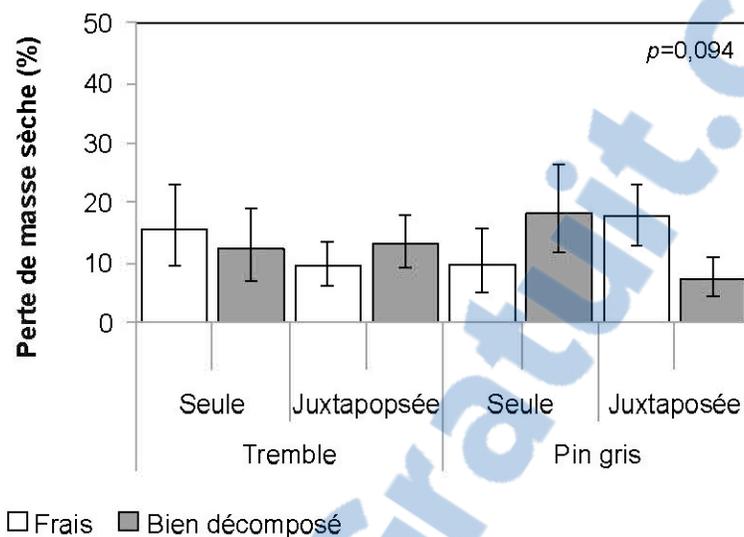
B) Après 30 semaines d'incubation



□ Frais ■ Bien décomposé

Dynamique microbienne en fonction de la juxtaposition, l'origine et l'état de décomposition des litières après a) 15 semaines et b) 30 semaines d'incubation. Les données représentent les moyennes ± ET résultant de modèles linéaires mixtes (n =24 pour les litières seules et n=48 pour les litières juxtaposées). Seuils de signification selon le Tableau 2.3.

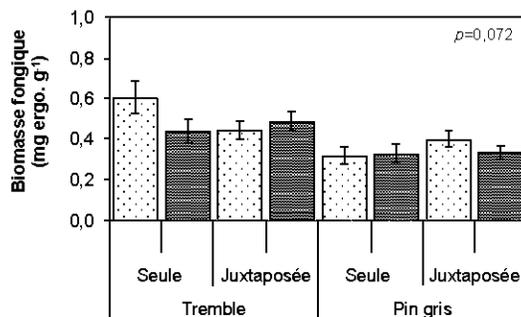
ANNEXE C 3- INTERACTION ENTRE LA JUXTAPOSITION, L'ESSENCE ET L'ÉTAT DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES



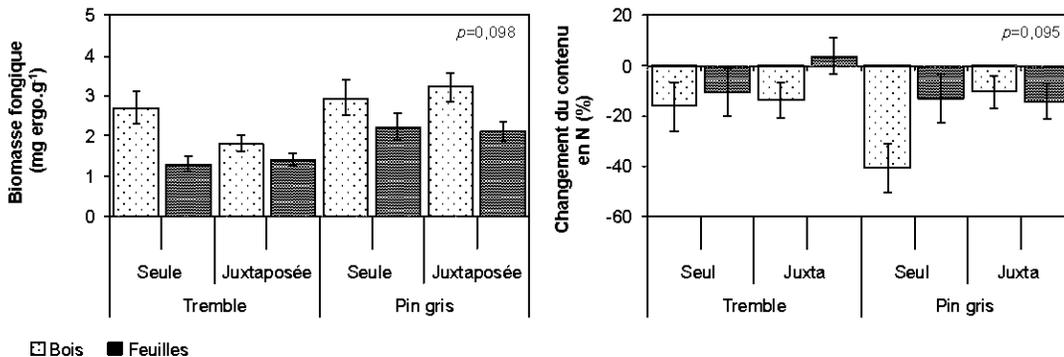
Dynamique microbienne en fonction de la juxtaposition, l'essence et l'état de décomposition des litières après 15 semaines d'incubation. Les données représentent les moyennes \pm ET résultant de modèles linéaires mixtes ($n=24$ pour les litières seules et $n=48$ pour les litières juxtaposées). Seuils de signification selon le Tableau 2.3

ANNEXE C 4- INTERACTION ENTRE LA JUXTAPOSITION, L'ORIGINE ET L'ESSENCE DES LITIÈRES

A) Après 15 semaines d'incubation



B) Après 30 semaines d'incubation



Dynamique microbienne en fonction de la juxtaposition, l'origine et l'essence des litières après a) 15 semaines et b) 30 semaines d'incubation. Les données représentent les moyennes \pm et résultant de modèles linéaires mixtes ($n = 24$ pour les litières seules et $n = 48$ pour les litières juxtaposées). Seuils de signification selon le tableau 2.3.

BIBLIOGRAPHIE

- Allison, S. D., LeBauer, D. S., Ofrecio, M. R., Reyes, R., Ta, A.-M. et Tran, T. M. (2009). Low levels of nitrogen addition stimulate decomposition by boreal forest fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 41 (2), 293-302.
- Allison, S. D. et Vitousek, P. M. (2004). Extracellular enzyme activities and carbon chemistry as drivers of tropical plant litter decomposition. *Biotropica*, 36 (3), 285-296.
- Allison, S. D. et Vitousek, P. M. (2005). Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs. *Soil Biology and Biochemistry*, 37 (5), 937-944.
- Bååth, E. (2001). Estimation of fungal growth rates in soil using ¹⁴C-acetate incorporation into ergosterol. *Soil Biology and Biochemistry*, 33 (14), 2011-2018.
- Baldrian, P. (2008). Enzymes of saprotrophic basidiomycetes. Dans Boddy L, Frankland J et vanWest P (Éd.), *Ecology of saprotrophic basidiomycetes* (Vol. 28, pp. 19-41):Academic Press, New York.
- Baldrian, P. et Lindahl, B. (2011). Decomposition in forest ecosystems: after decades of research still novel findings. *Fungal Ecology*, 4 (6), 359-361.
- Baldrian, P. et Šnajdr, J. (2011). Lignocellulose-degrading enzymes in soils. Dans *Soil Enzymology* (pp. 167-186): Springer, Berlin.
- Baldrian, P., Šnajdr, J., Merhautová, V., Dobiášová, P., Cajthaml, T. et Valášková, V. (2013). Responses of the extracellular enzyme activities in hardwood forest to soil temperature and seasonality and the potential effects of climate change. *Soil Biology and Biochemistry*, 56, 60-68.

- Baldrian, P., Voříšková, J., Dobiášová, P., Merhautová, V., Lisá, L. et Valášková, V. (2011). Production of extracellular enzymes and degradation of biopolymers by saprotrophic microfungi from the upper layers of forest soil. *Plant and soil*, 338 (1-2), 111-125.
- Berg, B. et McClaugherty, C. (2003). *Plant Litter-décomposition, humus formation and carbon sequestration*: Springer, Berlin.
- Bergeron, Y. et Dubue, M. (1988). Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio*, 79 (1-2), 51-63.
- Berglund, S. L. et Ågren, G. I. (2012). When will litter mixtures decompose faster or slower than individual litters? A model for two litters. *Oikos*, 121 (7), 1112-1120.
- Boberg, J., Finlay, R. D., Stenlid, J., Näsholm, T. et Lindahl, B. D. (2008). Glucose and ammonium additions affect needle decomposition and carbon allocation by the litter degrading fungus *Mycena epipterygia*. *Soil Biology and Biochemistry*, 40 (4), 995-999.
- Boberg, J. B., Finlay, R. D., Stenlid, J., Ekblad, A. et Lindahl, B. D. (2014). Nitrogen and Carbon Reallocation in Fungal Mycelia during Decomposition of Boreal Forest Litter. *PloS one*, 9 (3), e92897.
- Boberg, J. B., Finlay, R. D., Stenlid, J. et Lindahl, B. D. (2010). Fungal C translocation restricts N-mineralization in heterogeneous environments. *Functional Ecology*, 24 (2), 454-459.
- Boberg, J. B., Näsholm, T., Finlay, R. D., Stenlid, J. et Lindahl, B. D. (2011). Nitrogen availability affects saprotrophic basidiomycetes decomposing pine needles in a long term laboratory study. *Fungal Ecology*, 4 (6), 408-416.
- Boddy, L. (1999). Saprotrophic cord-forming fungi: meeting the challenge of heterogeneous environments. *Mycologia*, 91 (1), 13-32.

- Boddy, L. (2001). Fungal community ecology and wood decomposition processes in angiosperms: from standing tree to complete decay of coarse woody debris. *Ecological Bulletins*, 49, 43-56.
- Boddy, L. et Heilmann-Clausen, J. (2008). Basidiomycete community development in temperate angiosperm wood. Dans F. J. Boddy L, van West P (Éd.), *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes* (Vol. 28, pp. 211-237): Academic Press, Londre.
- Boddy, L., Hynes, J., Bebbler, D. P. et Fricker, M. D. (2009). Saprotrophic cord systems: dispersal mechanisms in space and time. *Mycoscience*, 50 (1), 9-19.
- Boddy, L. et Watkinson, S. C. (1995). Wood decomposition, higher fungi, and their role in nutrient redistribution. *Canadian Journal of Botany*, 73 (S1), 1377-1383.
- Boer, W. d., Folman, L. B., Summerbell, R. C. et Boddy, L. (2005). Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development. *FEMS Microbiology Reviews*, 29 (4), 795-811.
- Bonanomi, G., Capodilupo, M., Incerti, G. et Mazzoleni, S. (2014). Nitrogen transfer in litter mixture enhances decomposition rate, temperature sensitivity, and C quality changes. *Plant and Soil*, 381 (1-2), 307-321.
- Boyle, D. (1998). Nutritional factors limiting the growth of *Lentinula edodes* and other white-rot fungi in wood. *Soil Biology and Biochemistry*, 30 (6), 817-823.
- Brais, S. et Drouin, P. (2012). Interactions between deadwood and soil characteristics in a natural boreal trembling aspen–jack pine stand. *Canadian Journal of Forest Research*, 42 (8), 1456-1466.

- Brais, S., Paré, D. et Lierman, C. (2006). Tree bole mineralization rates of four species of the Canadian eastern boreal forest: implications for nutrient dynamics following stand-replacing disturbances. *Canadian Journal of Forest Research*, 36 (9), 2331-2340.
- Bremner, J. M. et Mulvaney, C. (1982). Nitrogen—total. Dans Miller R et Keeney D (Éd.), *Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties* (pp. 595-624). American Society of Agronomy, Madison.
- Brinkmann, K., Blaschke, L. et Polle, A. (2002). Comparison of different methods for lignin determination as a basis for calibration of near-infrared reflectance spectroscopy and implications of lignoproteins. *Journal of Chemical Ecology*, 28 (12), 2483-2501.
- Buee, M., Reich, M., Murat, C., Morin, E., Nilsson, R. H., Uroz, S. et Martin, F. (2009). 454 Pyrosequencing analyses of forest soils reveal an unexpectedly high fungal diversity. *New Phytologist*, 184 (2), 449-456.
- Busse, M. D. (1994). Downed bole-wood decomposition in lodgepole pine forests of central Oregon. *Soil Science Society of America Journal*, 58 (1), 221-227.
- Cairney, J. W. (2005). Basidiomycete mycelia in forest soils: dimensions, dynamics and roles in nutrient distribution. *Mycological Research*, 109 (1), 7-20.
- Capone, K. A., Dowd, S. E., Stamatias, G. N. et Nikolovski, J. (2011). Diversity of the human skin microbiome early in life. *Journal of Investigative Dermatology*, 131 (10), 2026-2032.
- Clemmensen K.E., Bahr, A., Ovaskainen, o., Dahlberg, A., Ekblad, A., Wallander, H., Stenlid, J., Finaly, R. D., Wardle, D .E. et Lindahl, B. D. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*, 339: 1615-1618.

- Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H., Allison, S. D., Bauhus, J., Eggleton, P., Preston, C. M., Scarff, F., Weedon, J. T., Wirth, C. et Zanne, A. E. (2009). Plant traits and wood fates across the globe: rotted, burned, or consumed?. *Global Change Biology*, 15 (10), 2431-2449.
- Coûteaux, M., McTiernan, K., Berg, B., Szuberla, D., Dardenne, P. et Bottner, P. (1998). Chemical composition and carbon mineralisation potential of Scots pine needles at different stages of decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 30 (5), 583-595.
- Dansereau, P.-R. et Bergeron, Y. (1993). Fire history in the southern boreal forest of northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 23 (1), 25-32.
- Deluca, T. H. et Boisvenue, C. (2012). Boreal forest soil carbon: distribution, function and modelling. *Forestry*, 85, 161-184.
- DeSantis, T. Z., Hugenholtz, P., Larsen, N., Rojas, M., Brodie, E. L., Keller, K., Huber, T., Dalevi, D., Hu, P. et Andersen, G. L. (2006). Greengenes, a chimera-checked 16S rRNA gene database and workbench compatible with ARB. *Applied and Environmental Microbiology*, 72 (7), 5069-5072.
- Dilly, O., Bartsch, S., Rosenbrock, P., Buscot, F. et Munch, J. C. (2001). Shifts in physiological capabilities of the microbiota during the decomposition of leaf litter in a black alder (*Alnus glutinosa* (Gaertn.) L.) forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 33 (7), 921-930.
- Dilly, O. et Munch, J.-C. (1996). Microbial biomass content, basal respiration and enzyme activities during the course of decomposition of leaf litter in a black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 28 (8), 1073-1081.
- Dowd, S., Delton Hanson, J., Rees, E., Wolcott, R., Zischau, A., Sun, Y. et White, J. (2011). Survey of fungi and yeast in polymicrobial 496 infections in chronic wounds. *Journal Wound Care*, 20, 40-47.

- Dowd, S. E., Callaway, T. R., Wolcott, R. D., Sun, Y., McKeehan, T., Hagevoort, R. G. et Edrington, T. S. (2008a). Evaluation of the bacterial diversity in the feces of cattle using 16S rDNA bacterial tag-encoded FLX amplicon pyrosequencing (bTEFAP). *BMC Microbiology*, 8 (1), 125.
- Dowd, S. E., Sun, Y., Wolcott, R. D., Domingo, A. et Carroll, J. A. (2008b). Bacterial tag-encoded FLX amplicon pyrosequencing (bTEFAP) for microbiome studies: bacterial diversity in the ileum of newly weaned Salmonella-infected pigs. *Foodborne Pathogens and Disease*, 5 (4), 459-472.
- Dowson, C. G., Rayner, A. D. et Boddy, L. (1986). Outgrowth patterns of mycelial cord-forming basidiomycetes from and between woody resource units in soil. *Journal of General Microbiology*, 132 (1), 203-211.
- Edgar, R. C. (2010). Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST. *Bioinformatics*, 26 (19), 2460-2461.
- Eren, A. M., Zozaya, M., Taylor, C. M., Dowd, S. E., Martin, D. H. et Ferris, M. J. (2011). Exploring the diversity of Gardnerella vaginalis in the genitourinary tract microbiota of monogamous couples through subtle nucleotide variation. *PLOS ONE*, 6 (10), e26732.
- Fioretto, A., Di Nardo, C., Papa, S. et Fuggi, A. (2005). Lignin and cellulose degradation and nitrogen dynamics during decomposition of three leaf litter species in a Mediterranean ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 37 (6), 1083-1091.
- Fioretto, A., Papa, S., Curcio, E., Sorrentino, G. et Fuggi, A. (2000). Enzyme dynamics on decomposing leaf litter of *Cistus incanus* and *Myrtus communis* in a Mediterranean ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 32 (13), 1847-1855.
- Fioretto, A., Papa, S., Pellegrino, A. et Fuggi, A. (2007). Decomposition dynamics of *Myrtus communis* and *Quercus ilex* leaf litter: Mass loss, microbial activity and quality change. *Applied Soil Ecology*, 36 (1), 32-40.

- Fraver, S., Wagner, R. G. et Day, M. (2002). Dynamics of coarse woody debris following gap harvesting in the Acadian forest of central Maine, USA. *Canadian Journal of Forest Research*, 32 (12), 2094-2105.
- Frey, S., Elliott, E., Paustian, K. et Peterson, G. (2000). Fungal translocation as a mechanism for soil nitrogen inputs to surface residue decomposition in a no-tillage agroecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 32 (5), 689-698.
- Frey, S., Six, J. et Elliott, E. (2003). Reciprocal transfer of carbon and nitrogen by decomposer fungi at the soil-litter interface. *Soil Biology and Biochemistry*, 35 (7), 1001-1004.
- Fukasawa, Y., Osono, T. et Takeda, H. (2009). Dynamics of physicochemical properties and occurrence of fungal fruit bodies during decomposition of coarse woody debris of *Fagus crenata*. *Journal of Forest Research*, 14 (1), 20-29.
- Gartner, T. B. et Cardon, Z. G. (2004). Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos*, 104 (2), 230-246.
- Gholz, H. L., Wedin, D. A., Smitherman, S. M., Harmon, M. E. et Parton, W. J. (2000). Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: toward a global model of decomposition. *Global Change Biology*, 6 (7), 751-765.
- Glanville, H., Rousk, J., Golyshin, P. et Jones, D. (2012). Mineralization of low molecular weight carbon substrates in soil solution under laboratory and field conditions. *Soil Biology and Biochemistry*, 48, 88-95.
- Godliving, M. et Rose, M. (2008). Extracellular enzymes from brown-rot fungus *Laetiporus sulphureus* isolated from mangrove forests of coastal Tanzania. *Scientific Research and Essays*, 3 (4), 154-161.
- Goering, H. et Van Soest, P. (1970). *Forage fiber analysis (apparatus, reagents, procedures and some applications)* (Vol. 379): USDA Agricultural Handbook, Washington.

- Guillén, F., Martínez, M. J. et Gutiérrez, A. (2005). Biodegradation of lignocelluloses: microbial, chemical, and enzymatic aspects of the fungal attack of lignin. *International Microbiology*, 8, 195-204.
- Harmon, M. E., Franklin, J. F., Swanson, F. J., Sollins, P., Gregory, S., Lattin, J., Anderson, N., Cline, S., Aumen, N. et Sedell, J. (1986). Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 15 (133), 302.
- Hart, S. C. (1999). Nitrogen transformations in fallen tree boles and mineral soil of an old-growth forest. *Ecology*, 80 (4), 1385-1394.
- Harvey, B. (1999). The Lake Duparquet research and teaching forest: building a foundation for ecosystem management. *The Forestry Chronicle*, 75 (3), 389-393.
- Harvey, B. H. B. et Brais, S. B. S. (2007). Partial cutting as an analogue to stem exclusion and dieback in trembling aspen (*Populus tremuloides*) dominated boreal mixedwoods: implications for deadwood dynamics. *Canadian Journal of Forest Research*, 37 (9), 1525-1533.
- Hättenschwiler, S., Tiunov, A. V. et Scheu, S. (2005). Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 191-218.
- Heilmann-Clausen, J. et Boddy, L. (2005). Inhibition and stimulation effects in communities of wood decay fungi: exudates from colonized wood influence growth by other species. *Microbial Ecology*, 49 (3), 399-406.
- Joergensen, R. G. et Wichern, F. (2008). Quantitative assessment of the fungal contribution to microbial tissue in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 40 (12), 2977-2991.

- Kayahara, G., Klinka, K. et Lavkulich, L. (1996). Effects of decaying wood on eluviation, podzolization, acidification, and nutrition in soils with different moisture regimes. *Environmental Monitoring and Assessment*, 39 (1-3), 485-492.
- Keith, H. et Wong, S. (2006). Measurement of soil CO₂ efflux using soda lime absorption: both quantitative and reliable. *Soil Biology and Biochemistry*, 38 (5), 1121-1131.
- Laiho, R. et Prescott, C. E. (2004). Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis. *Canadian Journal of Forest Research*, 34 (4), 763-777.
- Li, A., Zhu, Y., Xu, L., Zhu, W. et Tian, X. (2008). Comparative study on the determination of assay for laccase of *Trametes* sp. *African Journal of Biochemistry Research*, 2 (8), 181-183.
- Liers, C., Arnstadt, T., Ullrich, R. et Hofrichter, M. (2011). Patterns of lignin degradation and oxidative enzyme secretion by different wood-and litter-colonizing basidiomycetes and ascomycetes grown on beech-wood. *FEMS Microbiology Ecology*, 78 (1), 91-102.
- Lindahl, B. D. et Finlay, R. D. (2006). Activities of chitinolytic enzymes during primary and secondary colonization of wood by basidiomycetous fungi. *New Phytologist*, 169 (2), 389-397.
- Lindahl, B. D. et Olsson, S. (2004). Fungal translocation-creating and responding to environmental heterogeneity. *Mycologist*, 18 (2), 79-88.
- Lindahl, B. O., Taylor, A. F. et Finlay, R. D. (2002). Defining nutritional constraints on carbon cycling in boreal forests—towards a lessphytcentric'perspective. *Plant and Soil*, 242 (1), 123-135.
- Linkins, A., Sinsabaugh, R., McLaugherty, C. et Melills, J. (1990). Cellulase activity on decomposing leaf litter in microcosms. *Plant and Soil*, 123 (1), 17-25.

- Littell, R. C., Stroup, W. W., Milliken, G. A., Wolfinger, R. D. et Schabenberger, O. (2006). *SAS for mixed models*: SAS institute.
- Lorenz, K., Preston, C. M., Raspe, S., Morrison, I. K. et Feger, K. H. (2000). Litter decomposition and humus characteristics in Canadian and German spruce ecosystems: information from tannin analysis and ^{13}C CPMAS NMR. *Soil Biology and Biochemistry*, 32 (6), 779-792.
- Martínez, Á. T., Speranza, M., Ruiz-Dueñas, F. J., Ferreira, P., Camarero, S., Guillén, F., Martínez, M. J., Gutiérrez, A. et Río, J. C. (2005). Biodegradation of lignocellulosics: microbial, chemical, and enzymatic aspects of the fungal attack of lignin. *International Microbiology*, 8 (3), 195-204.
- McTiernan, K. B., Coûteaux, M.-M., Berg, B., Berg, M. P., Calvo de Anta, R., Gallardo, A., Kratz, W., Piussi, P., Remacle, J. et Virzo De Santo, A. (2003). Changes in chemical composition of *Pinus sylvestris* needle litter during decomposition along a European coniferous forest climatic transect. *Soil Biology and Biochemistry*, 35 (6), 801-812.
- Mille-Lindblom, C., von Wachenfeldt, E. et Tranvik, L. J. (2004). Ergosterol as a measure of living fungal biomass: persistence in environmental samples after fungal death. *Journal of Microbiological Methods*, 59 (2), 253-262.
- Money, N. P. (1995). Turgor pressure and the mechanics of fungal penetration. *Canadian Journal of Botany*, 73 (S1), 96-102.
- Moore, T., Trofymow, J., Prescott, C., Fyles, J. et Titus, B. (2006). Patterns of carbon, nitrogen and phosphorus dynamics in decomposing foliar litter in Canadian forests. *Ecosystems*, 9 (1), 46-62.
- Moorhead, D. L., Lashermes, G., Sinsabaugh, R. L. et Weintraub, M. N. (2013a). Calculating co-metabolic costs of lignin decay and their impacts on carbon use efficiency. *Soil Biology and Biochemistry*, 66, 17-19.

- Moorhead, D. L., Rinkes, Z. L., Sinsabaugh, R. L. et Weintraub, M. N. (2013b). Dynamic relationships between microbial biomass, respiration, inorganic nutrients and enzyme activities: informing enzyme-based decomposition models. *Frontiers in Microbiology*, 4:233. doi:10.3389/fmicb.2013.00223.
- Mooshammer, M., Wanek, W., Zechmeister-Boltenstern, S. et Richter, A. (2014). Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *Frontiers in Microbiology*, 5:22 10.3389/fmicb.2014.00022.
- Niemelä, J., Haila, Y. et Punttila, P. (1996). The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient. *Ecography*, 19 (3), 352-368.
- Osono, T. (2007). Ecology of ligninolytic fungi associated with leaf litter decomposition. *Ecological Research*, 22 (6), 955-974.
- Osono, T., Ishii, Y., Takeda, H., Seramethakun, T., Khamyong, S., To-Anun, C., Hirose, D., Tokumasu, S. et Kakishima, M. (2009). Fungal succession and lignin decomposition on *Shorea obtusa* leaves in a tropical seasonal forest in northern Thailand. *Fungal Diversity*, 36, 101.
- Papa, S., Cembrola, E., Pellegrino, A., Fuggi, A. et Fioretto, A. (2014). Microbial enzyme activities, fungal biomass and quality of the litter and upper soil layer in a beech forest of south Italy. *European Journal of Soil Science*, 65 (2), 274-285.
- Papa, S., Pellegrino, A. et Fioretto, A. (2008). Microbial activity and quality changes during decomposition of *Quercus ilex* leaf litter in three Mediterranean woods. *Applied Soil Ecology*, 40 (3), 401-410.
- Philpott, T., Prescott, C., Chapman, W. et Grayston, S. (2014). Nitrogen translocation and accumulation by a cord-forming fungus *Hypholoma fasciculare* into simulated woody debris. *Forest Ecology and Management*, 315, 121-128.

- Ponge, J.-F. (2003). Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. *Soil Biology and Biochemistry*, 35 (7), 935-945.
- Prescott, C., Zabek, L., Staley, C. et Kabzems, R. (2000a). Decomposition of broadleaf and needle litter in forests of British Columbia: influences of litter type, forest type, and litter mixtures. *Canadian Journal of Forest Research*, 30 (11), 1742-1750.
- Prescott, C. E., Maynard, D. G. et Laiho, R. (2000b). Humus in northern forests: friend or foe? *Forest Ecology and Management*, 133 (1), 23-36.
- Preston, C. M., Nault, J. R., Trofymow, J. et Smyth, C. (2009). Chemical changes during 6 years of decomposition of 11 litters in some Canadian forest sites. Part 1. Elemental composition, tannins, phenolics, and proximate fractions. *Ecosystems*, 12 (7), 1053-1077.
- Raymond, J., Siefert, J. L., Staples, C. R. et Blankenship, R. E. (2004). The natural history of nitrogen fixation. *Molecular Biology and Evolution*, 21 (3), 541-554.
- Rinkes, Z. L., DeForest, J. L., Grandy, A. S., Moorhead, D. L. et Weintraub, M. N. (2014). Interactions between leaf litter quality, particle size, and microbial community during the earliest stage of decay. *Biogeochemistry*, 117 (1), 153-168.
- Rinkes, Z. L., Weintraub, M. N., DeForest, J. L. et Moorhead, D. L. (2011). Microbial substrate preference and community dynamics during decomposition of *Acer saccharum*. *Fungal Ecology*, 4 (6), 396-407.
- Robert, E., Brais, S., Harvey, B. D. et Greene, D. (2012). Seedling establishment and survival on decaying logs in boreal mixedwood stands following a mast year. *Canadian Journal of Forest Research*, 42 (8), 1446-1455.
- Rousk, J., Brookes, P. C. et Bååth, E. (2010). Investigating the mechanisms for the opposing pH relationships of fungal and bacterial growth in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 42 (6), 926-934.

- Schimel, J. P. et Hättenschwiler, S. (2007). Nitrogen transfer between decomposing leaves of different N status. *Soil Biology and Biochemistry*, 39 (7), 1428-1436.
- Schimel, J. P. et Weintraub, M. N. (2003). The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biology and Biochemistry*, 35 (4), 549-563.
- Schmidt, O. (2006). Wood and tree fungi- biology, Damage, protection, and use. Springer Berlin.
- Schwarze, F. W. (2007). Wood decay under the microscope. *Fungal Biology Reviews*, 21 (4), 133-170.
- Sinsabaugh, R. et Moorhead, D. (1994). Resource allocation to extracellular enzyme production: a model for nitrogen and phosphorus control of litter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 26 (10), 1305-1311.
- Sinsabaugh, R. L., Carreiro, M. M. et Alvarez, S. (2002). Enzyme and microbial dynamics of litter decomposition. Dans D. R. Burns RG (Éd.), *Enzymes in the environment: activity, ecology and applications* (pp. 249-265): Marcel Dekker.
- Sinsabaugh, R. L., Lauber, C. L., Weintraub, M. N., Ahmed, B., Allison, S. D., Crenshaw, C., Contosta, A. R., Cusack, D., Frey, S. et Gallo, M. E. (2008). Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecology Letters*, 11 (11), 1252-1264.
- Šnajdr, J., Cajthaml, T., Valášková, V., Merhautová, V., Petránková, M., Spetz, P., Leppänen, K. et Baldrian, P. (2011a). Transformation of *Quercus petraea* litter: successive changes in litter chemistry are reflected in differential enzyme activity and changes in the microbial community composition. *FEMS Microbiology Ecology*, 75 (2), 291-303.

- Šnajdr, J., Dobiášová, P., Větrovský, T., Valášková, V., Alawi, A., Boddy, L. et Baldrian, P. (2011b). Saprotrophic basidiomycete mycelia and their interspecific interactions affect the spatial distribution of extracellular enzymes in soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 78 (1), 80-90.
- Šnajdr, J., Steffen, K. T., Hofrichter, M. et Baldrian, P. (2010). Transformation of ¹⁴C-labelled lignin and humic substances in forest soil by the saprobic basidiomycetes *Gymnopus erythropus* and *Hypholoma fasciculare*. *Soil Biology and Biochemistry*, 42 (9), 1541-1548.
- Šnajdr, J., Valášková, V., Merhautová, V. r., Herinková, J., Cajthaml, T. et Baldrian, P. (2008). Spatial variability of enzyme activities and microbial biomass in the upper layers of *Quercus petraea* forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 40 (9), 2068-2075.
- Stokland, J. N., Siitonen, J. et Jonsson, B. G. (2012). *Biodiversity in dead wood*: Cambridge University Press.
- Strukelj, M., Brais, S., Quideau, S. A., Angers, V. A., Kebli, H., Drapeau, P. et Oh, S.-W. (2013). Chemical transformations in downed logs and snags of mixed boreal species during decomposition. *Canadian Journal of Forest Research*, 43 (9), 785-798.
- Strukelj, M., Brais, S., Quideau, S. A. et Oh, S.-W. (2012). Chemical transformations of deadwood and foliar litter of mixed boreal species during decomposition. *Canadian Journal of Forest Research*, 42 (4), 772-788.
- Swanson, K. S., Dowd, S. E., Suchodolski, J. S., Middelbos, I. S., Vester, B. M., Barry, K. A., Nelson, K. E., Torralba, M., Henrissat, B. et Coutinho, P. M. (2010). Phylogenetic and gene-centric metagenomics of the canine intestinal microbiome reveals similarities with humans and mice. *The ISME journal*, 5 (4), 639-649.
- Swift, M. J., Heal, O. W. et Anderson, J. M. (1979). *Decomposition in terrestrial ecosystems* (Vol. 5): University of California Press.

- Tabatabai, M. (1994). Soil enzymes. Dans Weaver R. W., Angel J. S. et Bottomley, P.S. (Éd.), *Methods of Soil Analysis. Part 2: Microbiological and Biochemical Properties* (pp. 775-833): Soil Science Society of America, Madison.
- Tanesaka, E., Masuda, H. et Kinugawa, K. (1993). Wood degrading ability of basidiomycetes that are wood decomposers, litter decomposers, or mycorrhizal symbionts. *Mycologia*, 85 (3), 347-354.
- Taylor, B., Prescott, C., Parsons, W. et Parkinson, D. (1991). Substrate control of litter decomposition in four Rocky Mountain coniferous forests. *Canadian Journal of Botany*, 69 (10), 2242-2250.
- Tlalka, M., Bebber, D., Darrah, P. R. et Watkinson, S. C. (2008). Mycelial networks: nutrient uptake, translocation and role in ecosystems. Dans Boddy L, Frankland J et vanWest P (Éd.), *Ecology of saprotrophic basidiomycetes* (Vol. 28, pp. 43-62):Academic Presse, New York.
- Treseder, K. K., Bent, E., Borneman, J. et McGuire, K. L. (2014). Shifts in fungal communities during decomposition of boreal forest litter. *Fungal Ecology*, 10, 58-69.
- Valášková, V., Šnajdr, J., Bittner, B., Cajthaml, T., Merhautová, V., Hofrichter, M. et Baldrian, P. (2007). Production of lignocellulose-degrading enzymes and degradation of leaf litter by saprotrophic basidiomycetes isolated from a *Quercus petraea* forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 39 (10), 2651-2660.
- Větrovský, T., Voříšková, J., Šnajdr, J., Gabriel, J. et Baldrian, P. (2011). Ecology of coarse wood decomposition by the saprotrophic fungus *Fomes fomentarius*. *Biodegradation*, 22 (4), 709-718.
- Walsh, R. et Voigt, P. (1977). Vegetation litter: an underestimated variable in hydrology and geomorphology. *Journal of Biogeography*, 4 (3), 253-274.
- Watkinson, S., Bebber, D., Darrah, P., Fricker, M., Tlalka, M. et Boddy, L. (2006). The role of wood decay fungi in the carbon and nitrogen dynamics of the

forest floor. Dans Gaad G.M (Éd.), *Fungi in biogeochemical cycles*. (pp. 151-181). Cambridge University Press, Cambridge.

Weedon, J. T., Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H., Zanne, A. E., Wirth, C. et Coomes, D. A. (2009). Global meta-analysis of wood decomposition rates: a role for trait variation among tree species?. *Ecology Letters*, 12 (1), 45-56.

Willetts, H. et Bullock, S. (1992). Developmental biology of sclerotia. *Mycological Research*, 96 (10), 801-816.

Woodward, S. et Boddy, L. (2008). Interactions between saprotrophic fungi. Dans Boddy L, Frankland J et vanWest P (Éd.), *Ecology of saprotrophic basidiomycetes* (Vol. 28, pp. 125-141): Academic Press, New York.

Worrall, J. J., Anagnost, S. E. et Zabel, R. A. (1997). Comparison of wood decay among diverse lignicolous fungi. *Mycologia*, 89 (2), 199-219.

Yadav, V. et Malanson, G. (2007). Progress in soil organic matter research litter decomposition, modelling, monitoring and sequestration. *Progress in Physical Geography*, 31 (2), 131-154.

Yeomans, J. et Bremner, J. M. (1988). A rapid and precise method for routine determination of organic carbon in soil 1. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 19 (13), 1467-1476.

Zavarzina, A., Lisov, A., Zavarzin, A. et Leontievsky, A. (2010). Fungal Oxidoreductases and Humification in Forest Soils. Dans Shukla G et Varma A (Éd.), *Soil Enzymology* (Vol. 22, pp. 207): Springer-Verlag, Berlin.

Zhou, L., Dai, L.-m., Gu, H.-y. et Zhong, L. (2007). Review on the decomposition and influence factors of coarse woody debris in forest ecosystem. *Journal of Forestry Research*, 18 (1), 48-54.