

Università Laval

Facoltà di silvicoltura e geomática

Dipartimento scienze forestali

Gruppo di coordinazione sui BRF

***“Rivista bibliografica dei principi meccanismi
pedogenetici per caratterizzare il ruolo del cippato di rami
nel processo di umificazione”***

Testo presentato come tesi di laurea da Jean-Claude Tissaux

Giugno 1996

Pubblicazione n°60

Pubblicato dal

Groupe de Coordination sur les Bois Raméaux

Università Laval

Faculté de Foresterie et de Géomatique

Département des Sciences du Bois et de la Forêt -

Québec, Canada

Traduzione italiana a cura del gruppo di divulgazione sul BRF e in particolare di Sylvain Coquet

Coordinamento: P. Lemoussu - mail: brf@quarantina.it

con il contributo economico del **WWOOF italia** - www.woof.it

membro della **Rete Semi Rurali**



Nota bene: La traduzione di questo testo potrebbe eventualmente richiedere ulteriori miglioramenti in alcuni punti. I contributi in tal senso sono benvenuti.

Indice generale

Premessa.....	3
Introduzione.....	4
1 Umificazione e pedogenesi in ambito forestale.....	5
1.1 Sostanza organica, lettiera e humus.....	5
1.1.1 Sostanza organica.....	5
1.1.2 Lettiera.....	5
1.1.3 Humus.....	6
1.2 Dinamica ed evoluzione della sostanza organica.....	7
1.3 Evoluzione dei suoli e ruolo dell'humus.....	7
2 Les bois raméaux fragmentés (BRF).....	8
2.1 Definizione.....	8
2.2 I costituenti del legno ramoso.....	9
2.2.1 Concentrazione in nutrienti.....	9
2.2.2 La lignina.....	10
2.2.2.1 Variazione e concentrazione.....	10
2.2.2.2 Struttura della lignina.....	11
2.2.3 I polifenoli.....	11
2.2.3.1 Variazione e concentrazione.....	11
2.2.3.2 Struttura dei polifenoli.....	12
3 Biodegradazione dei BRF e umificazione.....	13
3.1 Il ruolo dei funghi.....	14
3.1.1 I diversi tipi di funghi decompositori del legno.....	14
3.1.2 Condizioni di installazione (fattori ambientali).....	15
3.1.2.1 Temperatura.....	15
3.1.2.2 Aerazione.....	15
3.1.2.3 Umidità.....	16
3.1.2.4 Il pH.....	16
3.2 Il ruolo dell'azoto.....	16
3.2.1 Il rapporto C/N.....	16
3.2.2 Incidenza dell'azoto sull'attività ligninolitica	17
3.3 La depolimerizzazione della lignina.....	19
3.4 Il divenire dei composti fenolici.....	21
3.5 Il ruolo della pedofauna.....	22
3.5.1 La microfauna (1-100µm).....	22
3.5.2 La mesofauna (100µm-2mm).....	22
3.5.3 La macrofauna (2mm-20mm).....	24
Conclusione.....	25
Bibliografia.....	26

Premessa

Anche se conciso, abbiamo attribuito a questo lavoro una qualità eccezionale a causa del suo approccio sintetico e aggiornato. Perciò, abbiamo deciso di pubblicarlo. Auguriamo che i lettori ne prendano conoscenza per capire il senso dei lavori del nostro gruppo. Ciò porterà nei prossimi anni verso modificazioni fondamentali nella conoscenza e la percezione che abbiamo dell'agricoltura e della silvicoltura. Già oggi possiamo interpretare i nostri sforzi sia negli ambienti temperati che in quelli tropicali; nei boschi, la sistemazione della fauna, la rigenerazione, il controllo degli incendi, ecc., e in agricoltura sulla produttività, il controllo dell'erosione, il risparmio idrico, ecc.

Questo lavoro è un passo fatto nella direzione di una nuova apertura verso la conoscenza degli equilibri biologici di cui il suolo è causa ed effetto. Numerosi ricercatori che lavorano attualmente sulla produttività, in particolare sulle nuove biotecnologie, la genetica e la combinazione di entrambe, avrebbero vantaggi a guardare verso il suolo e i meccanismi pedogenetici. Ci sembra evidente che la necessità di capire i veri meccanismi responsabili della produttività di cui il suolo ha la gestione da milioni di anni debba venire prima delle proposte di modificazioni genetiche sulle piante per fare sempre di più con sempre di meno. Siamo davanti a un ragionamento illogico che dovrebbe suscitare questioni fondamentali.

Professore Gilles Lemieux

Università Laval

Département des Sciences du Bois et de la Forêt

Québec Canada

Introduzione

L'humus gioca un ruolo primordiale nella dinamica degli ecosistemi (Swift *et al.*, 1979; Tate, 1987). Con una pressione antropica e un produttivismo sempre crescenti, la nostra abilità tecnologica a perturbare il suolo si è evoluta più velocemente rispetto alla nostra conoscenza degli effetti che provochiamo su di esso (Powers *et al.*, 1990). Le nuove tecnologie del dopo guerra hanno profondamente modificato il paesaggio agrario. Miglioramento genetico, fertilizzazione, pesticidi e macchinari pesanti formano un circolo vizioso che non fa caso del mondo vivente: il sistema unico. Gli effetti appaiono presto e la produttività agricola decresce con la diminuzione dell'humus, e ciò, anche con un uso massiccio di fertilizzanti (Martel et Mackenzie, 1980). La gestione forestale ha, anche lei, seguito il modello agricolo. L'intensificazione della silvicoltura, la monocoltura di specie molto competitive, la raccolta di alberi interi possono danneggiare la fertilità dei suoli forestali (Ranger et Bonneau, 1984; 1986). Però rimane complicato stimare le perdite di nutrienti per mancanza di conoscenze sugli effetti cumulati dei modi di raccolta, delle deposizioni atmosferiche e dell'alterazione degli minerali (Ranger et Bonneau, 1986; Hornbeck, 1990; Zabowski, 1990). Un meccanismo molto efficace nell'ecosistema forestale non perturbato sembra permettere di conservare i nutrienti e prevenire le perdite (Gosz *et al.*, 1973).

All'inizio degli anni 70, Edgar Guay, sotto ministro al ministero delle foreste, associato ai signori Lachance e Lapointe, sperimentarono a piccola scala l'ammendamento dei suoli agricoli con residui di conifere dopo estrazione di oli essenziali. Questa produzione lascia presso la fabbrica una grossa quantità di residui tritati ricchi di nutrienti però senza uso. Dopo un incontro con un agricoltore che aveva problemi di siccità nel suo campo di grano, il signore Guay ottenne da Hydro-Quebec dei trucioli freschi di rami che fece applicare in pacciamatura su una parte del campo. Il grano non soffrì della siccità e per di più, la produzione raddoppiò. La parte non trattata seccò (Camiré *et al.*, non pubblicato). Da quel momento, diverse persone, curiose dal fenomeno, si mostrarono interessate a iniziare ricerche sul tema. Il professore Gilles Lemieux alla "Faculté de foresterie et de géomatique de l'université Laval" (*Facoltà di silvicoltura e geomatica - gestione dell'informazione geografica-*) decise di iniziare diversi esperimenti (più di 300 da 1983 a 1989) nello scopo di verificare l'effetto del cippato sull'ammendamento dei suoli. Dopo alcuni anni, notò che la pedogenesi è condotta dalla biologia del suolo e formulò per la prima volta una descrizione di questa nuova materia costituita di questi piccoli rami e questa ramaglia tritati che chiamò "Bois Raméaux Fragmentés" (BRF) (Lemieux, 1986).

Dei risultati sorprendenti sono ottenuti sia in agricoltura sia in silvicoltura (Lemieux, 1990; Pagé, 1993; Seck 1993). Questo documento ha quindi come scopo di abbozzare i diversi

meccanismi che permettono una tale ristrutturazione unica dei suoli. La prima parte tratta dell'umificazione in ambiente forestale. La seconda parte tratta dei BRF e insiste sulla loro composizione. La loro biodegradazione è descritta nella terza parte dove è sottolineata l'importanza della lignina e dei polifenoli nel processo di umificazione.

1 Umificazione e pedogenesi in ambito forestale

Questa parte vuole essere come un'introduzione generale ai processi naturali per permettere di capire meglio il ruolo del cippato e il suo divenire dopo essere stato invaso dai microrganismi. Quindi saranno trattati solo aspetti generali del ruolo delle lettiera e degli humus.

1.1 Sostanza organica, lettiera e humus

Nella lingua quotidiana, abbiamo tendenza ad amalgamare i termini sostanza organica, lettiera e humus. Questa confusione deve essere chiarita nel presente testo.

1.1.1 Sostanza organica

Questo termine è molto usato nella letteratura. È molto generale e troppo vago. Non si fa la differenza tra sostanza organica vivente (biomassa) e morta (necromassa). Non si distingue nemmeno i diversi strati dell'humus e degli aggettivi sono necessari per definirli (sostanza organica fresca, sostanza organica umificata...). Per quanto riguarda questo testo, il termine sostanza organica usato solo comprende la lettiera, l'humus e l'insieme degli microrganismi che vivono dentro.

1.1.2 Lettiera

I vegetali (produttori), organismi principalmente autotrofi, fanno la sintesi della sostanza organica a partire dal CO₂ e da elementi biogeni (N, P, K...). Questo processo è conosciuto sotto il nome di fotosintesi. Ciò conduce alla formazione di catene di carbonio, legate a diversi gruppi. Questa sostanza organica, secondo una scala di tempo variabile, ritorna al suolo sotto forma di essudati radicali e fogliari e diversi residui (foglie, ramaglia, frutti, semi...). L'insieme costituisce la lettiera (Mangenot, 1980). È essenzialmente vegetale in rapporto alla massa animale (Frontier et Pichot-Viale, 1993). La lettiera è costituita di due frazioni (Dommergues et Mangenot, 1970):

- La frazione solubile, rapidamente portata verso gli orizzonti minerali dopo la caduta delle foglie e ricca in sostanze complessante (processi di cheluviazione).

- La frazione non solubile, decomposta dalla microflora e dalla pedofauna.

La lettiera prende anche il nome di sostanza organica fresca (Duchaufour, 1991). È essa che genera l'humus (Duchaufour, 1991). Dalla sua qualità (tasso in nutrienti, in polifenoli) dipende la formazione di catene trofiche più o meno complesse (Swift et al., 1979; Heal et Dighton, 1985). Associata ai fattori abiotici dell'ambiente tra cui il pH, la quantità d'argilla e la concentrazione in ferro libero (Duchaufour et Jacquin, 1975), la qualità della lettiera orienta il tipo di umificazione, producendo degli humus di tipo mull, moder o mor. È difficile generalizzare l'equazione lettiera = necromassa perché residui organici morti e microrganismi vivi si affiancano e sono intimamente legati per assicurare la trasformazione della lettiera.

1.1.3 Humus

L'humus, nel senso lato, è costituito d'humus libero (sostanza organica non umificata) e d'humus legato (sostanza organica umificata) (Dommergues et Mangenot, 1970). L'humus libero è una frazione leggera con un rapporto C/N elevato, facilmente biodegradabile e poco legato alle argille (lettiera in corso di decomposizione). L'humus legato è l'humus nel senso stretto. È costituito di una frazione densa con un rapporto C/N vicino a 10, difficilmente biodegradabile e fortemente legato alle argille. L'humus legato è composto di tre frazioni umiche di cui il peso molecolare varia tra 1 000 e 300 000 dalton (Visser, 1987):

- Gli acidi fulvici: Possiedono un tasso di carbonio basso. L'ossigeno, presente sotto forma di gruppi funzionali responsabili di una acidità elevata, è abbondante (Dommergues et Mangenot, 1970; Flaig, 1970). Sono formati di composti fenolici a basso peso molecolare, legati a polisaccaridi (Allison, 1973; Duchaufour, 1991). Gli acidi fulvici sarebbero considerati al stesso tempo come precursori e prodotti degli acidi umici (Tate, 1987).

- Gli acidi umici: sono polimeri con un peso molecolare alto, caricati negativamente, di colore nero, bruno scuro, risultando da un processo di condensazione ossidativa degli composti fenolici (Allison, 1973; Visser, 1987) e legati a degli amminoacidi, peptidi e polisaccaridi (Martin et Haider, 1971). Sono ricchi in carbonio ma meno ricchi in ossigeno (Dommergues et Mangenot, 1970; Flaig, 1970).

- Le umine: Le umine somigliano molto agli acidi umici però differiscono per il fatto che si trovano in associazione molto stretta con i materiali inorganici (Allison, 1973; Swift et al., 1979). Le umine corrispondono alla parte non estraibile della frazione umificata (Duchaufour, 1991).

La struttura degli acidi fulvici, umici e delle umine è analoga. Presenta nuclei aromatici

collegati con delle catene alifatiche e dei gruppi funzionali a carattere acido (Swift et al., 1979; Duchaufour, 1991). Sotto certe condizioni, c'è una polimerizzazione progressiva dei nuclei e diminuzione dell'importanza delle catene alifatiche e dei gruppi funzionali, ciò permette d'affermare che l'evoluzione delle sostanze umiche può essere rappresentata con questo schema: Acidi fulvici → acidi umici → umine (Duchaufour, 1991).

1.2 Dinamica ed evoluzione della sostanza organica

La lettiera è trasformata da molti microrganismi secondo le catene trofiche. Due fenomeni si producono allo stesso tempo (Mangenot, 1980; Duchaufour, 1991):

- La mineralizzazione: Permette il ritorno del carbonio e degli altri elementi sotto forma inorganica e dunque assimilabili dai vegetali.

- L'umificazione. Per i pedologi, è la trasformazione dell'humus libero in humus legato. Per i biochimici è un fenomeno di policondensazione ossidativa conducendo a sostanze brune presente sia nell'humus libero sia nell'humus legato (Mangenot, 1975). I fenoli sembrano essere il materiale di base per la sintesi dell'humus (Flaig, 1970; Haider, 1992).

1.3 Evoluzione dei suoli e ruolo dell'humus

Dall'ultima glaciazione, i suoli delle regioni temperate e fredde si sono evoluti in modo costante, per sfociare, nei posti poco antropizzati, in un equilibrio stabile tra suolo e vegetazione (Duchaufour, 1980). Questa evoluzione è condizionata, in primo luogo, dai due fattori ecologici principali, anche interdipendenti, il clima e la vegetazione. In secondo luogo, i fattori stazionali (materiale, topografia, idrologia) possono giocare un ruolo non trascurabile (Duchaufour, 1974; Swift et al., 1979).

L'humus, pietra angolare dell'ecosistema forestale, esprime l'azione della vegetazione sul suolo e orienta la pedogenesi (Duchaufour, 1980; Duchaufour et Toutain, 1985). L'humus gioca un ruolo di interfaccia obbligatoria tra il suolo minerale e la vegetazione, ciò conduce Duchaufour e Toutain (1985) a rappresentare questo complesso con lo schema seguente:

Vegetazione → Humus → Suolo

Quindi si può dedurre che ogni modificazione della vegetazione avrà, via l'intermediario dell'humus, delle ripercussioni sul suolo, con un tempo di latenza più o meno grande in funzione dell'inerzia del sistema (Duchaufour et Toutain, 1985).

L'humus nel senso lato gioca prima un ruolo biologico importante nella nutrizione delle piante grazie al processo di mineralizzazione (Satchell, 1974; Tate, 1987). Gioca anche due ruoli maggiori sulle proprietà fisico-chimiche del suolo che sono la capacità di scambio di cationi e la ritenzione idrica (Satchell, 1974; Tate, 1987). In effetti, la sostanza organica cambia il tasso di infiltrazione, la quantità d'acqua totale nel suolo e la sua evaporazione dalla superficie (Tate, 1987). L'humus può contenere fino a venti volte il suo peso in acqua (Stevenson, 1982, in Tate, 1987). Dunque, la ritenzione idrica cresce quando aumenta il contenuto in colloidali organici (Tate, 1987). La formazione di aggregati stabile all'acqua, provenendo dai complessi organo-minerali, è fortemente correlato al contenuto in sostanza organica del suolo (Tisdall et Oades, 1982; Tate, 1987). L'insufficienza di quest'ultima provoca una perturbazione importante del suolo, conducendo a una perdita della macro-aggregazione (>250µm di diametro) e quindi alla compattazione e all'erosione (Allison, 1973; Tisdall et Oades, 1982; Powers et al., 1990; Haider, 1992). I polisaccaridi, le mucillagini d'origine batterico, le ife e le radicele favoriscono molto la macro-aggregazione (Bachelier, 1978; Kilbertus et Mangenot, 1981; Tisdall et Oades, 1982). L'aggregazione che favorisce la stabilità strutturale dei suoli gioca anche un ruolo importante relativo alla stabilità dei nutrienti e alla loro regolazione (Dommergues et Mangenot, 1970). In effetti esercita un effetto protettore di fronte alla mineralizzazione del carbonio e dell'azoto organico evitando così una biodegradazione veloce e quindi una perdita possibile di nutrienti.

2 Les bois raméaux fragmentés (BRF)

2.1 Definizione

Si intende per BRF, il cippato di ramaglia e di piccoli rami viventi (sia foglie incluse che no), che hanno un diametro minore di 7cm, (Lemieux, 1986). Per essere più precisi nei termini, includiamo nella ramaglia le parti dell'albero con un diametro inferiore a 3cm. Il termine piccolo ramo è riservato a diametri compresi tra 3 e 7cm. Il termine ramo corrisponde a tutti i diametri superiori a 7cm.

Alla fine di ottenere migliori risultati, le esperienze attuali ci consigliano di utilizzare il legno dormiente dei dicotiledoni legnosi (angiosperme). Però si può aggiungere fino a 20% di cippato di gimnosperme.

La frammentazione può essere fatta con una macchina a coltelli per produrre quello che è comunemente chiamato cippato, in cui la misura ha un'importanza significativa. Il volume di un pezzettino di legno dovrebbe essere compreso tra 2 e 5 cm³.

La frammentazione ha come scopo di distruggere le barriere fisico-chimiche costituite dalla corteccia e di accrescere la superficie che i microrganismi possono colonizzare. Ciò permette, grazie alla depolimerizzazione della lignina e secondo le catene trofiche, di trasformare questo materiale in frazioni umiche stabile integrando l'insieme dei nutrienti e dell'energia al sistema edafico. I *BRF* sono innanzitutto un apporto alla strutturazione del sistema umico (Lemieux et Tétrault, 1994).

2.2 I costituenti del legno ramoso

I *BRF* sono principalmente costituiti di cellulosa, di emicellulosa, di lignina, di proteine, di zuccheri e amino-acidi e anche di metaboliti secondari come i polifenoli (Fengel et Wegener, 1984; Haider, 1992). Però la loro composizione e la loro concentrazione in nutrienti variano considerevolmente in rapporto al legno del tronco (Miller, 1984; Lemieux, 1986; Larochelle, 1993).

2.2.1 Concentrazione in nutrienti

La concentrazione in nutrienti (legno e corteccia) decresce in modo esponenziale con l'aumento del diametro (Hendrickson, 1987). Per di più il contenuto totale in nutrienti nella ramaglia è più elevata nelle angiosperme che nelle gimnosperme, particolarmente in quanto riguarda il tasso in azoto (Williams et Gray, 1974; Hendrickson, 1987).

Il tasso in nutrienti degli *BRF* varia a secondo delle stagioni (Grical et al., 1976; Van den Driessche, 1984; Alban, 1985; Hendrickson, 1987). I piccoli rami servono come serbatoio dove gli elementi nutritivi sono stoccati per essere rapidamente trasportati e utilizzati in primavera, permettendo all'albero di essere temporaneamente indipendente dell'alimentazione dal suolo per mezzo delle radici (Van den Driessche, 1984). L'assorbimento dei nutrienti nel suolo inizia qualche settimana dopo (Luxmore et al., 1981). A questa stagione la richiesta di nutrienti è la più forte perché servono alla crescita delle diverse parti dell'albero (crescita dell'anno, foglie, fiori, ecc.) (Luxmore et al., 1981; Hendrickson, 1987). Invece, tre o quattro settimane prima dell'abscissione delle foglie, il fenomeno di traslocazione interviene (Miller, 1984; Van den Driessche, 1984). Gli elementi più mobili, K, N, Mg, P e S sono in parte recuperati e stoccati nella ramaglia, l'altra parte è persa sia per dilavamento (K e Mg soprattutto) sia per perdite gazzose (N) (Swift et al., 1979; Luxmoore et al., 1981; Van den Driessche, 1984; Alban, 1985). Il calcio, elemento poco mobile, di cui la concentrazione nelle foglie si accresce nel corso della crescita, non subisce di traslocazione ed è persa al momento dell'abscissione delle foglie (Miller, 1984; Van den Driessche, 1984; Alban, 1985). Inoltre la concentrazione in nutrienti dipende della fertilità del posto. In effetti, più il suolo è fertile, più la concentrazione in nutrienti è grande (Miller, 1984).

Il tasso in nutrienti (in % del peso secco) dei getti dell'anno di cinque specie del nord-est dell'America del Nord (*Acer spicatum*, *Alnus crispa*, *Amelanchier* spp., *Corylus cornuta* e *Salix* spp.) può essere stimata in media a 0,25-2,5% per N, 0,05-0,5% per P, 0,1-2% per K, 0,2-1,5% per Ca e 0,05-0,15% per Mg, a seconda che l'albero sia in crescita attiva o in quiescenza e a seconda della specie (Grigal e al, 1976). La concentrazione in nutrienti nel tronco varia, a seconda delle specie, tra 0,39-0,66 per N; 0,04-0,08 per P; 0,14-0,22 per K; 0,34-0,61 per Ca e 0,05-0,06 per Mg (Grigal et al., 1976). Si può notare che le variazioni più alte sono relative al tasso in azoto e in calcio; la maggior concentrazione d'azoto si trova nell'ontano e di calcio nel nocciolo. Il tasso in nutrienti degli BRF deve dunque essere superiore a questi ultimi valori.

Quindi è durante l'autunno e l'inverno che le variazioni in nutrienti sono minime e che le concentrazioni sono massime nella ramaglia (Millar, 1974; Hendrickson, 1987; Larochelle, 1993). Ciò è chiamato legno dormente (Lemieux, 1990). È consigliato di utilizzare in preferenza il legno dormente per la frammentazione perché la presenza di foglie può modificare le popolazioni di microrganismi favorendo i glicofili (batteri, attinomiceti, ecc.) a scapito degli organismi più efficaci per l'umificazione (basidiomiceti). Inoltre, la concentrazione di polifenoli o di chinoni potrebbe aumentare (Harborne, 1995). Però questi fatti restano ipotetici.

2.2.2 La lignina

2.2.2.1 Variazione e concentrazione

La lignina è un componente maggiore dei tessuti vascolari delle piante e rappresenta in media da 18% a 35% del loro peso totale (Dommergues et Mangenot, 1970; Käärik, 1974; Kirk et Fenn, 1982). La concentrazione in lignina è più elevata nei gimnosperme che nei angiosperme (Eriksson et al., 1990). La concentrazione varia anche a seconda delle specie (Muller et al., 1987) ed è minore nei rami rispetto alla ramaglia (Edmonds, 1987; Larochelle, 1993). In più la lignina della ramaglia è poca polimerizzata rispetto a quella dei rami o del tronco (Lemieux e Trétreault, 1994). Al contrario dei polifenoli, la concentrazione in lignina dei tessuti vegetali non è correlata alla fertilità del posto (tranne condizioni estreme di disponibilità in nutrienti) e varia poco all'interno di una stessa specie (Muller et al., 1987).

2.2.2.2 Struttura della lignina

La lignina è il nome generico dato a un complesso di polimeri aromatici di peso molecolare elevato (tra 10000 e 20000 dalton dipendenti dal grado di polimerizzazione) composti di unità fenol-propano (C6-C3) (Dommergues e Mangenot, 1970; Satchell, 1974; Swift et al., 1979;

Kirk et Fenn, 1982; Haider, 1992). Nel suo stato naturale, è rappresentata da un polimero amorfo chiamato protolignina. La formazione della protolignina prende spunto dalla zona cambiale per attivazione dei precursori della lignina (formazione di radicali liberi) che sono polimerizzati a caso nella parete cellulare per formare un polimero tridimensionale: la lignina (Panshin et de Zeeuw, 1980; Kirk et Fenn, 1982).

La lignina è distribuita attorno alle pareti secondarie che compongono la lamella media. La maggior parte (circa 70 a 80%) della lignina è compresa in questa zona (Eriksson et al., 1990). Esercita un effetto protettore per la cellulosa e le emicellulose impedendo l'attacco dalle enzimi (cellulasi e emicellulasi), riducendo così la sensibilità ai patogeni (Scheffer et Cowling, 1966; Dommergues et Mangenot, 1970; Kirk et Fenn, 1982).

La lignina delle gimnosperme non è identica a quella delle angiosperme. Ciò si spiega con il fatto che l'unità strutturale di base della lignina può essere sostituita in due o tre posizioni (Flaig, 1970; Panshin et de Zeeuw, 1980; Kirk et Farrell, 1987; Eriksson et al., 1990):

- Dall'aggiunta di un gruppo metossile al ciclo aromatico si ottiene la lignina di tipo guaiacolo delle gimnosperme. La loro lignina contiene principalmente dell'alcool coniferilico, un po' d'alcool cumarilico, ma nessun alcool sinapilico.

- Dall'aggiunta di due gruppi metossile si ottiene la lignina di tipo siringilo delle angiosperme. La lignina delle angiosperme legnose contiene la stessa quantità di alcool coniferilico e di alcool sinapilico (46%) e un po' di alcool cumarilico (8%). Per quanto riguarda la lignina delle piante erbacee (ad esempio le graminacee) è un polimerisa contenendo i tre monomeri.

Tutto ciò ha un'importanza considerevole per spiegare la depolimerizzazione della lignina e il divenire dei suoi gruppi nei processi pedogenetici.

2.2.3 I polifenoli

2.2.3.1 Variazione e concentrazione

La concentrazione in polifenoli varia a seconda della dimensione e dell'età dell'albero (Scheffer et Cowling, 1966) e anche a seconda delle specie (Käärik, 1974). In effetti le concentrazioni più alte si trovano nel legno alla base del tronco. Diminuiscono con la dimensione delle sezioni studiate dell'albero (Scheffer et Cowling, 1966). Così la concentrazione in polifenoli nella ramaglia è la meno elevata (Larochelle, 1993).

D'altra parte il tasso in composti fenolici nei tessuti vegetali è correlata alla fertilità del posto. Difatti la concentrazione in polifenoli aumenta con la povertà del posto (Davies, 1971; McKey, 1978; Swift et al., 1979; Muller et al., 1987). Questo fenomeno è spiegato con un eccesso di carbonio fissato in rapporto alla disponibilità dei nutrienti. Ne risulta un accumulo di composti fenolici nei tessuti (Muller et al., 1987).

Il tasso in composti fenolici può colpire la decomposizione e il ciclo della sostanza organica (Swift et al., 1979; Muller et al., 1987). I composti secondari (resine, gomme, composti fenolici) possono inibire l'azione dei microrganismi (Scheffer et Cowling, 1966), anche avere effetti tossici, fungicidi e antibiotici (McKey, 1978), ciò è particolarmente verificabile per il legno delle gimnosperme (Millar, 1974). I fenoli sono racchiusi nel vacuolo dove si combinano agli zuccheri per formare glicosidi inattivi. Quando degli organismi (funghi, insetti, erbivori) attaccano il legno o il fogliame, i glicosidi sono idrolizzati liberando i fenoli con la loro forma attiva. Questi ultimi possono essere ossidati in chinoni e diventano allora molto più tossici permettendo così all'albero di difendersi (Harborne, 1995). Però, per Scheffer e Cowling (1966), l'influenza fortemente inibitrice dei tannini sulle fenolossidasi extra-cellulare sarebbe più importante che la loro tossicità sui microrganismi decompositori del legno.

La relazione qualità della stazione – polifenoli genera un feedback positivo che accresce, nelle stazioni povere, la produzione di polifenoli responsabili della riduzione della qualità della stazione per mineralizzazione ridotta dei nutrimenti (Muller et al., 1987).

Come la lignina, i polifenoli hanno un ruolo primordiale nei processi pedogenetici (Capitolo 3).

2.2.3.2 *Struttura dei polifenoli*

I metaboliti secondari del legno possono essere classificati in quattro classe principale (Fengel et Wegener, 1984):

- I terpeni e i terpenoidi;
- I composti fenolici;
- I grassi, le cere e i loro diversi composti;
- I diversi composti come alcani, eteni...

Questi metaboliti sono concentrati nei canali resiniferi e nelle cellule dei parenchimi di

raggio ma anche, in quantità minore nella lamella media e nelle pareti cellulari (Panshin et de Zeeuw, 1980; Fengel et Wegener, 1984).

Tra queste classi, quella dei composti fenolici è la più estesa (McKey, 1978; Panshin et de Zeeuw, 1980; Harborne, 1995). Si distinguono diverse sottoclassi come i fenoli semplici (vanillina, aldeidi p-idrossibenzoico, aldeidi coniferilici...) e i polifenoli (flavonoidi, chinoni, tannini) (McKey, 1978; Panshin et de Zeeuw, 1980; Fengel et Wegener, 1984). Tutti questi composti hanno come caratteristica comune di avere un contenuto in metossile elevato (Fengel et Wegener, 1984).

I polifenoli sono per la maggior parte solubili nell'acqua, hanno un peso molecolare compreso tra 500 e 3000 dalton e possono complessarsi con proteine (Haslam, 1995). Tra di loro, i tannini possono avere un ruolo particolare nella pedogenesi. Caratterizziamo questi composti piuttosto con la loro azione tannante sulle proteine che per la loro struttura chimica. Tutti i tannini sono dei composti fenolici (dai fenoli semplici ai flavonoidi condensati) (Fengel et Wegener, 1984). Differenziamo due categorie:

- I tannini idrolabili, sono eteri dell'acido gallico e dei suoi dimeri;

- I tannini condensati o flobafeni, sono costituiti di 3 a 8 unità flavonoidi disposte sulla struttura di base.

3 Biodegradazione dei BRF e umificazione

La decomposizione è un fenomeno complesso influenzato dall'attività e dalla richiesta di nutrienti da parte degli eterotrofi, dalle condizioni ambientali regolando queste attività e dalle differenze nella sapidità e nel contenuto in nutrienti dei tessuti a seconda delle specie, e anche dalla mobilità degli elementi nutritivi (Gosz et al., 1973).

3.1 Il ruolo dei funghi

Come visto precedentemente la corteccia dei rami e della ramaglia, in conseguenza al loro tasso in polifenoli e alla presenza di cera e di resina, è una protezione contro l'invasione dei microrganismi. Dal momento che la corteccia è tolta (ad esempio con la frammentazione), numerosi microrganismi invadono velocemente il legno seguendo diverse tappe particolari (Käärik, 1974).

Tra questi microrganismi i funghi giocano un ruolo maggiore (Swift, 1982). I funghi sono

eucarioti filamentosi a crescita assiale e apicale e le loro ife contengono enzimi su tutta la lunghezza o solamente al loro apex (Reisinger et Kilbertus, 1980). La frammentazione del legno permette una migliore penetrazione delle ife dei funghi (Allison, 1973). L'invasione comincia nelle cellule dei parenchimi di raggio (Käärik, 1974; Eriksson et al., 1990). Alcuni funghi si nutrono solo del contenuto delle cellule e invece altri, dopo aver consumato le riserve dei parenchimi di raggio, attaccano i costituenti della parete cellulare (Käärik, 1974).

3.1.1 I diversi tipi di funghi decompositori del legno

Possiamo classificare i funghi decompositori del legno in tre gruppi:

- I funghi di muffa molla: Sono innanzitutto ascomiceti e funghi imperfetti (Dommergues et Mangenot, 1970; Käärik, 1974; Kirk et Farrell, 1987; Eriksson et al., 1990). Sono più comuni nelle latifoglie che nelle specie resinose (Käärik, 1974; Eriksson et al., 1990) e attaccano il legno in condizioni di umidità elevata (Eriksson et al., 1990). La degradazione del legno è lenta e inizia con la degradazione progressiva dei polisaccaridi e della cellulosa. Per quanto riguarda la lignina, è poco modificata e si trasforma in una massa nerastra e disorganizzata senza perdita di peso importante (Dommergues et Mangenot, 1970). Però alcune muffe molle possono modificare la lignina di modo più importante che le muffe brune (Seifert, 1966 in Eriksson et al., 1990; Kirk et Farrell, 1987).

- I funghi di muffa bruna: Sono spesso basidiomiceti e il loro modo di attacco è caratterizzato da un'importante degradazione della cellulosa e delle emicellulose che sono metabolizzate. La lignina subisce delle alterazioni parziali e il resto è un residuo amorfo e friabile (Dommergues et Mangenot, 1970; Käärik, 1974; Kirk et Fenn, 1982). I funghi di muffe brune sono principalmente associate alle gimnosperme e sono meno importanti che le muffe bianche (Eriksson et al., 1990).

- I funghi di muffa bianca: Sono innanzitutto basidiomiceti che rappresentano gli organismi più efficaci per depolimerizzare la lignina (Toutain et al., 1981; Eriksson et al., 1990; Haider, 1992). Le muffe bianche colonizzano velocemente il legno installandosi nelle cellule del xilema (Eriksson et al., 1990). Questi funghi degradano al stesso tempo cellulosa, emicellulosa e lignina che sono metabolizzate (Dommergues et Mangenot, 1970; Kirk et Fenn, 1982; Eriksson et al., 1990). Questo tipo di fungo è innanzitutto associato alle angiosperme (Eriksson et al., 1990).

I basidiomiceti e soprattutto le muffe bianche sono riconosciuti come i principali organismi responsabili della degradazione del legno (Scheffer et Cowling, 1966; Martin et Haider, 1971;

Dommergues et Mangenot, 1970; Jensen, 1974; Käärik, 1974; Swift et al., 1979; Reisinger et Kilbertus, 1980; Kirk et Fenn, 1982; Rayner et Boddy, 1988; Eriksson et al., 1990).

3.1.2 Condizioni di installazione (fattori ambientali)

3.1.2.1 Temperatura

I funghi di muffa bruna e bianca sono mesofili e la temperatura ottima si trova attorno a 25-30°C (Dommergues e Mangenot, 1970; Käärik, 1974; Rayner e Boddy, 1988). Per quanto riguarda le muffe molle sono più termofile e si sviluppano soprattutto tra 28 e 38°C (Dommergues e Mangenot, 1970) e certi attinomiceti possono crescere tra 45 e 60°C (Allison, 1973). Tutti tollerano il freddo e possono ancora crescere vicino al punto di congelazione (Käärik, 1974). Inoltre l'attività può proseguire d'inverno sotto la neve (Williams e Gray, 1974; Hintikka, 1964, in Rayner e Boddy, 1988). E la loro crescita può essere stimolata dalle fluttuazione di temperatura (Jensen, 1969, in, Rayner e Boddy, 1988).

3.1.2.2 Aerazione

Le condizioni aerobiche sono essenziali per mantenere la presenza delle muffe bianche (Kirk e Farell, 1987). In effetti, essi non possono degradare la lignina al di sotto di 37mm di pressione parziale di ossigeno (Cartwright e Findlay, 1946, in Dommergues e Mangenot, 1970). In conseguenza, più il tasso in ossigeno è elevato, più l'attività ligninolitica è efficace (Kirk e Fenn, 1982; Kirk e Farell, 1987; Haider, 1992).

In condizioni anaerobiche, la lignina è alterata dai batteri con una degradazione poca importante (Dommergues e Mangenot, 1970; Kirk e Farell, 1987). Ne prosegue una demetossilazione intensa e un arricchimento in azoto. Non c'è allora nessuna solubilizzazione ma piuttosto una specie di carbonizzazione e un accumulo di scarti vegetali, conducendo alla formazione della torba e anche di carbonio (Dommergues e Mangenot, 1970; Haider, 1992).

Per l'anidride carbonica (CO₂), le medie sono di 1,6% per i legni di conifere e di 3,5% per quelli di latifoglie (Käärik, 1974). L'accumulo di CO₂ provoca una crescita veloce del micelio nel legno e esso quando arriva alla superficie del legno produce le sue fruttificazioni (Käärik, 1974).

3.1.2.3 Umidità

L'umidità gioca un ruolo importante nella degradazione della lettiera (Williams e Gray, 1974) e del legno (Käärik, 1974) perché, in buone condizioni, favorisce lo sfaldamento della lignina

(Dommergues e Mangenot, 1970). In più l'acqua è essenziale al trasporto dei nutrienti all'interno e all'esterno del micelio del fungo e gioca un ruolo chiave nella sua estensione (Rayner e Boddy, 1988). Il legno contenendo un'umidità compresa tra 60% e 100% del suo peso secco sarà decomposto velocemente mentre non lo sarà con un'umidità al di sotto di 25-30% e al di sopra di 120% (Käärik, 1974; Swift et al., 1979). Un tasso di 25-30% corrisponde al punto di equilibrio del contenuto in umidità in funzione della specie. In questo caso, le pareti cellulari sono saturate ma non c'è acqua libera nel lumen delle cellule. Però sembrerebbe che la presenza di acqua libera sia essenziale per attivare la decomposizione del legno (Scheffer e Cowling, 1966).

3.1.2.4 Il pH

Il pH del legno influisce sulla predominanza di una specie di fungo (Käärik, 1974). Il valore ottimale del pH di un substrato sarebbe compreso tra 5 e 6 per lo sviluppo dei basidiomiceti ma possono crescere su substrati con un pH tra 2 e 8 (Dommergues e Mangenot, 1970; Rayner e Boddy, 1988). Inoltre i basidiomiceti possono modificare il pH nel loro ambiente vicino (Swift et al., 1979). Il pH del legno delle conifere è meno elevato rispetto a quello delle latifoglie (Swift et al., 1979). E il pH dei tessuti della pianta varia in funzione delle riserve in cationi del suolo. Se il posto è povero in composti basici, la lettiera è anche lei povera in composti basici e la sua acidità è più marcata (Swift et al., 1979). I funghi che decompongono il legno tendono ad acidificare il loro ambiente ed è più accentuato per quelli di muffa bruna che per quelli di muffa bianca (Rayner e Boddy, 1988). Ciò è dovuto a un assorbimento selettivo dei cationi o alla produzione di acido organico e di CO₂ (Swift et al., 1979). I funghi di muffa bruna tollerano degli ambienti molto acidi però si mostrano sensibili a un aumento di pH (Käärik, 1974; Rayner e Boddy, 1988).

3.2 Il ruolo dell'azoto

3.2.1 Il rapporto C/N

Il rapporto C/N (carbonio totale/azoto totale) permette di prevedere l'importanza dell'immobilizzazione netta o della mineralizzazione netta al momento dell'incorporazione al suolo di uno substrato organico (Dommergues e Mangenot, 1970; Swift et al., 1979). Questo rapporto esiste anche per altri elementi (P, K, Ca, Mg) (Swift et al., 1979), però l'azoto è spesso l'elemento deficiente (Allison, 1973).

Dopo un apporto di sostanza organica, inizia il processo di decomposizione. Ne risulta un'esplosione biologica e il fabbisogno d'azoto è molto importante nei primi giorni (Allison, 1973). Il rapporto C/N diminuisce in funzione del tempo. Il carbonio è perso continuamente (CO₂), invece

l'azoto è immobilizzato nei tessuti dei microrganismi. Quando il rapporto C/N è troppo elevato, i microrganismi prelevano azoto nelle riserve del suolo, entrando così in competizione con le piante perché l'azoto diventa non disponibile per la loro crescita. Seguendo l'evoluzione dell'apporto di sostanza organica, la comunità di decompositori iniziale muore e l'azoto liberato è assimilato dalle popolazioni seguenti o dalle piante (Allison, 1973). La mineralizzazione netta apparisce quando il rapporto C/N della sostanza organica scende a un livello per il quale la concentrazione in azoto non è limitata, cioè al livello del rapporto C/N dei microrganismi (Swift et al., 1979). Il rapporto limite C/N corrisponde a un rapporto tra 20 e 25 (Dommergues e Mangenot, 1979; Swift et al., 1979). Quindi, un substrato con un rapporto C/N poco importante favorisce la mineralizzazione netta allorché uno con un rapporto C/N elevato favorisce l'immobilizzazione netta (Dommergues e Mangenot, 1970).

Però quest'indicatore è valido solo se il carbonio e l'azoto dello substrato sono mineralizzati alla stessa velocità (Dommergues e Mangenot, 1970). Con un apporto di un materiale a forte concentrazione in lignina, il carbonio è liberato molto più lentamente. Da questo fatto si ritiene che il rapporto C/N è un indicatore valido per le sostanze organiche povere in lignina (Taylor et al., 1989). Per substrati con una concentrazione elevata, il rapporto lignina/N è un migliore indicatore (Taylor et al., 1989). Per Edmonds (1987), il rapporto C/N limite permettendo la liberazione dell'azoto è superiore a 100/1 per la ramaglia. Ma il rapporto limite non è costante e aumenta con l'accrescimento del tasso di decomposizione dello substrato (Edmonds, 1987).

Il rapporto C/N del legno dei tronchi ha un valore medio compreso tra 350-500/1 e può raggiungere un valore di 1250/1 nel legno di cuore di *Picea sitchensis* (Scheffer e Cowling, 1966). Secondo Lemieux (1986), il legno ramoso avrebbe un rapporto C/N compreso tra 50-175/1 perché la sua concentrazione in proteine e amminoacidi è elevata.

3.2.2 Incidenza dell'azoto sull'attività ligninolitica

La velocità di decomposizione del legno è, per una specie specifica, proporzionale alla ricchezza in azoto dell'ambiente (Dommergues e Mangenot, 1970), l'azoto essendo indispensabile alla crescita e allo sviluppo dei funghi e degli altri organismi (Cowling e Merrill, 1966). I funghi ligninolitici hanno una capacità più elevata rispetto agli altri microrganismi a decomporre il legno nonostante la scarsa concentrazione in azoto (Cowling e Merrill, 1966; Dommergues e Mangenot, 1970; Rayner e Boddy, 1988). Per compiere questa decomposizione, devono utilizzare una grande quantità di legno per ottenere abbastanza azoto per la crescita del micelio, la fruttificazione e la produzione di spore (Cowling e Merrill, 1966). I funghi soddisfano prima i loro bisogni in azoto a partire dal legno stesso. Degli studi mostrano che la quantità d'azoto non cambia tra il legno

decomposto dal micelio e il legno sano (Cowling e Merrill, 1966). Dunque i funghi decompositori del legno hanno dovuto sviluppare dei meccanismi molto efficaci di assimilazione, di utilizzo e di conservazione dell'azoto durante la decomposizione del materiale legnoso (Cowling e Merrill, 1966; Dommergues e Mangenot, 1970; Rayner e Boddy, 1988).

I funghi possono utilizzare l'azoto sotto forma di ammonio e di amminoacidi e invece sono pochi quelli che utilizzano l'azoto sotto forma di nitrati (Kirk e Fenn, 1982; Rayner e Boddy, 1988). La quantità ottimale d'azoto per la crescita di diversi basidiomiceti in ambiente sintetico è stata valutata a 0,07-0,11% in peso per 11-12% di carbonio sotto forma di glucosio. Corrisponde a un rapporto C/N di 100-170/1 (Cowling e Merrill, 1966).

Senza dare tutti i dettagli, possiamo affermare che tre strategie sono state elaborate dai funghi decompositori del legno per compensare il deficit azotato (Cowling e Merrill, 1966; Rayner e Boddy, 1988):

- I funghi sono fisiologicamente adattati ai rapporti C/N molto elevati corrispondendo all'ambiente del legno. Ciò interroga la pertinenza del rapporto C/N per misurare la quantità di nutrienti disponibili e gli effetti sulla crescita del fungo (Rayner e Boddy, 1988).

- Possono, per autolisi del loro micelio vecchio, riutilizzare l'azoto per il loro micelio giovane. Allo stesso modo, possono sviluppare una strategia di allocazione delle risorse tra le fasi di sfruttamento e di esplorazione del micelio (Rayner e Boddy, 1988).

- Possono utilizzare una fonte d'azoto esterna al legno come ad esempio l'azoto del suolo nel caso in cui il legno sia in contatto con esso.

Queste tre strategie non si escludono mutualmente e possono completarsi.

Kirk e Fenn (1982) suggeriscono che la depolimerizzazione della lignina è un processo di metabolismo secondario. Difatti quando un fungo di muffa bianca invade il legno, la crescita primaria è solo uno stato di transizione permettendo lo sviluppo delle ife. I componenti non strutturali del legno servono allora di substrati a questa fase di crescita. L'azoto diventando rapidamente un fattore limitante, il metabolismo secondario con la depolimerizzazione della lignina inizia (Kirk et Fenn, 1982; Eriksson et al., 1990). La scomparsa della lignina espone la cellulosa e l'emicellulosa permettendo la degradazione di tutti gli elementi del legno (Kirk e Fenn, 1982).

La concentrazione in azoto esercita una forte influenza sul metabolismo delle muffe bianche (Reid, 1979; Kirk e Fenn, 1982; Rayner e Boddy, 1988; Eriksson et al., 1990). L'azoto in

quantità abbondante accresce la quantità di carbonio incorporato nelle costituenti cellulari e da quest'ultimo fatto, aumenta il tasso di respirazione (Reid, 1979). Ne risulta che l'accrescimento della quantità d'azoto inibisce la depolimerizzazione della lignina (Reid, 1979). Però tutte le riserve in azoto non esercitano lo stesso effetto. L'aggiunta di amminoacidi o di ammonio riduce l'attività ligninolitica (Kirk e Fenn, 1982). Secondo Dommergues e Mangenot (1970), una forte concentrazione di amminoacidi rende i basidiomiceti di muffa bianca meno competitivi di fronte ad altri microrganismi del suolo, potendo così generare la loro scomparsa. Un'altra spiegazione possibile è la predominanza del metabolismo primario favorita dalla forte concentrazione di azoto davanti al metabolismo secondario del fungo e all'attività ligninolitica. Ciò può essere confermato dal fatto che l'aumento di nitrati ha un effetto poco marcato sullo sviluppo del fungo (Kirk e Fenn, 1982), esso non utilizza l'azoto sotto questa forma (Rayner e Boddy, 1988).

Un punto importante da ricordare. L'attività ligninolitica non è indotta dalla lignina. La sintesi delle proteine è richiesta e interviene prima dall'attività ligninolitica. Quindi lo sviluppo delle attività essenziale per la depolimerizzazione della lignina non richiede una nuova sintesi di proteine di seguito a una nuova aggiunta del polimero (Keyser et al., 1978, in Kirk e Fenn, 1982). Questo può spiegare perché N'dayegamiye e Dubé (1986) e Beauchemin et al. (1990) hanno constatato che l'immobilizzazione dell'azoto è molto meno intensa alla seconda incorporazione di cippato.

3.3 La depolimerizzazione della lignina

La depolimerizzazione della lignina ha un ruolo maggiore nel ciclo del carbonio, benché la cellulosa sia più abbondante, perché la lignina protegge fisicamente i polisaccaridi dell'idrolasi enzimatica (Dommergues e Mangenot, 1970; Kirk e Farrell, 1987; Meyer, 1993). In più, dalla sua natura chimica, la lignina ha un ruolo importante come fonte di sostanze umiche (Dommergues e Mangenot, 1970; Haider et al., 1975).

Nessun organismo può utilizzare la lignina come unica fonte di carbonio (Reid, 1979; Kirk e Farrell, 1987; Rayner e Boddy, 1988; Haider, 1992). Una fonte di carbonio supplementare per i bisogni energetici è necessaria alla degradazione. Quindi è una degradazione co-metabolica. Haider (1992) e Kirk e Farrell (1987) parlano di combustione enzimatica per spiegare questo fenomeno. Difatti gli organismi ligninolitici non possono ricavare nessuna energia né metaboliti dalla lignina per la loro crescita. Reid (1979) notò che un accrescimento di idrati di carbonio stimola la depolimerizzazione della lignina dalle muffe bianche. La riduzione della quantità di poliosidi ferma l'attività ligninolitica di *phanerochaete chrysosporium*.

Per permettere l'attacco enzimatico, le strutture cristalline e le altre strutture ordinate

devono essere inizialmente sottomesse a un condizionamento (Swift et al., 1979; Eriksson et al., 1990). La prima tappa catabolica provoca la riduzione del grado di polimerizzazione per Sfaldamento dei legami monomérici (Swift et al., 1979). Alla fine di questa tappa, sono prodotti monomeri e dimeri (zuccheri, di-saccaridi, amminoacidi, ecc.) che sono assimilati e mineralizzati dai microrganismi. Le reazioni iniziali sono extra-cellulari e, invece le reazioni seguenti possono essere sia extra-cellulari sia intra-cellulari (Swift et al., 1979). I polisaccaridi liberati da questo modo sono depolimerizzati per idrolisi enzimatica dei legami glicosidi (Swift et al., 1979). Per quanto riguarda la lignina, la sua struttura particolare impone un sistema di degradazione extra-cellulare, non specifico e non idrolitico; le molecole di lignina sono troppo grosse per entrare nella cellula (Kirk e Farrell, 1987). Le enzimi implicate nella depolimerizzazione della lignina sono le ligninasi (lignina-peroxidase) (Kirk e Farrell, 1987; Eriksson et al., 1990).

Il modo di azione e il risultato della depolimerizzazione non sono uguali a seconda del tipo di muffe. Le muffe brune fanno decrescere il contenuto di metossile della lignina (Haider et al., 1975; Eriksson et al., 1990). Durante questa demetossilazione dei gruppi idrossili aromatici sono formati e introdotti anche dei nuovi gruppi idrossile per idrossilazione diretta del ciclo aromatico in posizione orto rispetto alla catena propile principale (Haider et al., 1975; Eriksson et al., 1990). Oltre l'accrescimento della quantità dei gruppi idrossili fenolici, c'è anche un accrescimento del contenuto in ossigeno dovuto alla formazione simultanea dei gruppi carbossile et carbonile coniugate. Gruppi idrossili fenolici persistenti non sono ottenuti dopo degradazione per mezzo delle muffe bianche (Eriksson et al., 1990). L'aumento forte del percentuale di carbossile totale della lignina attaccata dalle muffe bianche è sicuramente dovuto al sfaldamento del ciclo aromatico che è probabilmente limitato durante l'azione delle muffe brune (Eriksson et al., 1990).

3.4 Il divenire dei composti fenolici

I composti fenolici provengono di diverse fonte: dalla degradazione del materiale vegetale (cioè della depolimerizzazione della lignina), di biosintesi microbiche e di essudazioni radicali o fogliari (Flaig, 1970; Stout et al., 1981; Tate, 1987; Haider, 1992). Sono implicati in diversi processi pedogenetici come la formazione di humus (Dommergues et Mangenot, 1970; Flaig, 1970; Davies, 1970; Stout et al., 1981; Haider, 1992), la complessazione con metalli o minerali argillosi (Davies, 1971; Stout et al., 1981; Vance et al., 1986) e nei casi di allelopatia.

Quattro tappe permettono di spiegare la formazione di fenoli a partire dalla depolimerizzazione della lignina e del loro ruolo come precursori delle sostanze umiche (Stout et al., 1981). Durante la decomposizione dei residui vegetali, la lignina è liberata dai suoi legami con i polisaccaridi. Poi la lignina subisce un attacco ossidativo che la riduce in unità strutturale di base. In

terzo, queste unità sono ossidate e demetilizzate trasformandosi in polifenoli. Questi polifenoli sono ossidati in chinoni dalle fenolossidasi. Per ultimo, i chinoni sono polimerizzati durante l'ossidazione con dei composti azotati per formare dei polimeri di colore scuro.

Spieghiamo la sintesi dei composti fenolici dai microrganismi con l'esempio di *Epicoccum nigrum* (Flaig, 1970; Martin et Haider, 1971). Questo fungo fabbrica a partire di composti alifatici (glucosio e asparagina), dell'acido orsellico e dell'acido cresorsellico. Questi composti sono trasformati in polifenoli per ossidazione dei gruppi metossile in gruppi carbossilici o per decarbossilazione e poi formazione di gruppi idrossili.

Secondo Martin e Haider (1971), le sostanze fenoliche sono trasformate per idrossilazione enzimatica dei gruppi metossile, ossidazione delle catene laterali, decarbossilazione e ossidazione dei gruppi metili per formare numerosi mono-, di- e tri-idrossifenoli e acidi benzoici. Poi una parte dei fenoli è degradata da diversi organismi e utilizzata come energia e per le sintesi cellulari. L'altra parte può, via attività enzimatica o reazioni auto-ossidativa, formare dei radicali fortemente reattivi o idrossibenzoichinone che si legano con altre unità fenoliche, dei peptidi e dei amminoacidi per formare una grossa molecola di acido umico. Ciò spiegherebbe il processo di umificazione.

3.5 Il ruolo della pedofauna

La pedofauna non è indispensabile alla mineralizzazione completa dei residui vegetali che è innanzitutto l'opera della microflora, però contribuisce molto ad accelerare il processo di biodegradazione (Ghilgarov, 1971; Reisinger e Kilbertus, 1980; Seastedt, 1984, Persson, 1989). Difatti gli animali destrutturano l'ambiente in modo meccanico con la frammentazione della lettiera (aumento della superficie colonizzabile dai funghi e dai batteri) e con la perforazione (Ghilgarov, 1971; Bouché, 1975; Bachelier, 1978). La destrutturazione è anche biochimica con l'azione delle loro enzimi (exoenzimi quando sono vivi e endoenzimi quando sono morti) e con la loro microflora intestinale (Ghilgarov, 1971; Bouché, 1975). Tutti questi processi favoriscono una migliore mineralizzazione della lettiera (Ghilgarov, 1971; Persson, 1989). Senza la presenza della pedofauna, si potrebbe produrre (Hole, 1981):

- L'accumulo della lettiera nel bosco che potrebbe alterare la rigenerazione degli alberi.
- Il rallentamento del ciclo dei nutrienti, disturbando la nutrizione delle piante
- La diminuzione della porosità del suolo, modificando i movimenti dell'aria e dell'acqua
- Il non mescolamento della sostanza organica con la frazione minerale.

Bouché (1975) qualifica la pedofauna di fagotropa mobile, cioè che consuma la sua energia a nutrirsi e a spostarsi. La classificazione della pedofauna è realizzata mediante la misura degli animali e più precisamente il diametro del loro corpo. Possiamo distinguere tre tipi principali (Swift et al., 1979).

3.5.1 La microfauna (1-100µm)

La microfauna è composta di protozoi, di nematodi, di rotiferi, di tardigradi e di alcuni acari e collemboli di dimensioni ridotte. Partecipa poco al processo di decomposizione e in questo gruppo, nessun animale è capace di degradare la lettiera per sminuzzamento. Quindi questo gruppo non sarà studiato più in dettaglio.

3.5.2 La mesofauna (100µm-2mm)

La mesofauna è composta innanzitutto di collemboli, di acari, di enchitreidi, di larve di ditteri. Il loro ruolo nei processi di decomposizione è di regolare le popolazioni microbiche e di nutrirsi delle feci della macrofauna (Swift et al., 1979). Particolarmente gli artropodi (acari e collemboli) con la loro capacità di frammentazione e di sminuzzamento della lettiera hanno un ruolo importante nei processi di decomposizione e di mineralizzazione (Swift et al., 1979; Seastedt, 1984). Lo sminuzzamento corrisponde alla frammentazione e alla ristrutturazione fisica della sostanza organica per masticazione (Larochelle et al., 1993). La masticazione espone i composti resistenti che diventano concentrati nelle feci. Esse hanno uno statuto nutrizionale importante e diventano utilizzabile da altri microrganismi (Harding et Stuttard, 1974). Difatti la lettiera ingerita dalla fauna del suolo è in parte non assimilata ma si ritrova nelle feci molto modificata dal punto di vista microbico, permettendo così ad ogni organismo della catena trofica di intervenire (Bachelier, 1978).

I microartropodi sono generalmente micofagi (Harding et Stuttard, 1974; Parkinson et al., 1979; Hanlon, 1981; Seastedt, 1984). Difatti i collemboli non digeriscono l'olocellulosa e la lignina però si nutrono di miceli nei quali gli elementi sono già trasformati (Bachelier, 1978). Per di più, la pedofauna mangia solo i miceli senescenti perché quelli attivi esercitano una repulsione (Parkinson et al., 1979; Mangenot, 1980). L'intensità del pascolo della popolazione fungina ha un ruolo importante nel ciclo dei nutrienti (Hanlon, 1981). Nel caso di un pascolo molto intenso, ne risulta un vantaggio competitivo dei batteri di fronte ai funghi (Hanlon et Anderson, 1979) con diverse conseguenze, ad esempio la diminuzione del potere ligninotico. Il pascolo modifica anche la struttura delle comunità fungine. Parkinson et al. (1979) hanno mostrato che il pascolo selettivo da *Onychiurus subtenuis* cambia il livello di competizione tra due funghi dando vantaggio ai

basidiomiceti. I microartropodi hanno anche un ruolo importante nella mineralizzazione dell'azoto, specificamente nei suoli dove il ratio C/N è elevato (Persson, 1989). Inoltre permettono di mantenere una mineralizzazione netta dell'azoto sotto condizioni secche quando microflora e microfauna sono poco attive (Persson, 1989).

La qualità delle risorse alimentare (concentrazione di polifenoli, d'azoto e di altri elementi, ecc.) ha un ruolo importante nei diversi processi consequenziali della catena trofica. Quando il micelio è povero di nutrienti (conseguenza diretta di un substrato povero di nutrienti), sarà poco pascolato dalla fauna. Da questo fatto, i nutrienti si accumuleranno e saranno immobilizzati nei miceli senescenti. Ciò provocherà la stagnazione del turn-over dei nutrienti e il rallentamento del ciclo dei minerali nell'ecosistema (Hanlon, 1981), modificando il tipo di humus. Al contrario, quando c'è una grande ricchezza di nutrienti, il pascolo del micelio dalla mesofauna stimola l'attività fungina e rende i nutrienti più facilmente disponibili, accelerando mineralizzazione e umificazione (Hanlon, 1981; Larochelle et al., 1993).

3.5.3 La macrofauna (2mm-20mm)

La macrofauna è composta di artropodi, di isopodi, di anfipodi e di lombrichi. La loro presenza può colpire significativamente i processi di decomposizione e contribuisce alla strutturazione del suolo (Swift et al., 1979). Questa parte tratterà esclusivamente del ruolo dei lombrichi perché essi esercitano un'azione molto importante sulle proprietà fisico-chimiche del suolo (Bachelier, 1978; Bouché, 1981; Stout, 1983). Però la 'géodrilogie' essendo una scienza complessa, il soggetto sarà solo sfiorato e numerose lacune appariranno.

Bouché (1981) distingue tre categorie di lombrichi:

- gli epigei vivono solo nella lettiera e sono incapaci di muoversi nel suolo minerale;
- gli endogei, consumando sostanza minerale e sostanza organica che viene integrata alla prima, non giungono alla superficie e non fanno turricoli;
- gli anecici consumano la lettiera e lasciano le loro feci (turricoli) alla superficie del suolo mescolando sostanza organica con gli orizzonti profondi. Su quest'ultima categoria di cui il rappresentante più conosciuto è *Lumbricus terrestris*, insisteremo particolarmente.

I lombrichi esercitano due azioni principali (Bouché, 1981; Stout, 1983):

- un'azione fisica che include un mescolamento-dilacerazione, dei movimenti di

ascendenza e di discesa;

- un'azione attraverso il metabolismo. I movimenti di elementi si effettuano con una prima assimilazione e dopo con un'emanazione che libera nell'ambiente gli elementi più o meno modificati e ricombinati.

La sapidità della lettiera è determinante sull'azione dei lombrichi (Satchell, 1983). La sapidità delle lettiere dipende innanzitutto della concentrazione di polifenoli e dell'abbondanza di nutrienti (Swift et al., 1979; Satchell, 1983). Sotto un clima temperato, le lettiere sapide spariscono durante l'inverno e la primavera dopo la caduta delle foglie allorché le meno sapide, distribuite in modo sparso, rimangono un secondo anno e spariscono alla primavera, stagione in cui l'attività dei lombrichi è massima (Satchell, 1983). Secondo Satchell, le enzimi peroxydase di alcuni lombrichi possono aumentare l'umificazione per polimerizzazione dei composti aromatici. Per Toutain (1993), i lombrichi sono gli unici animali capaci di digerire i pigmenti bruni (polifenoli-proteine), permettendo così la mineralizzazione dell'azoto nell'ambiente. Sembra che i lombrichi anecici siano tutti infeudati agli humus di tipo mull però le interpretazioni causa-conseguenze (cioè gli anecici si sviluppano solo in presenza di mull o gli anecici grazie alla loro attività sono la causa della formazione di un mull) sono sbagliate (Bouché, 1981). E' piuttosto un'interazione complessa tra diversi fattori (mineralogici, floristici, climatici, storici, microbiologici e faunistici) (Bouché, 1981).

Secondo Pagé (1993), l'apporto di BRF stimola l'attività dei lombrichi ancora di più che l'apporto di letame o di compost. Ciò dimostra che la qualità di questo substrato è superiore agli altri ammendamenti.

Conclusione

Dai fatti esplicitati in precedenza sembra che l'utilizzazione dei BRF sia un modo privilegiato che permette la restaurazione del sistema umico.

La struttura della lignina, di tipo guaiacolo o siringilo, ha un'importanza considerevole perché è alla base della degradazione delle lettiere. Una struttura diversa porta degli organismi decompositori diversi (muffe bianche o brune) e produce, in conseguenza, dei prodotti diversi (humus mull o mor), dipendente dell'influenza esercitata dai fattori abiotici (clima, concentrazione in argilla, ecc.). Inoltre, salvo il fogliame e le radicele, la ramaglia è la parte più ricca dell'albero (N, P, K...), contiene pochi polifenoli e possiede una lignina poco polimerizzata, perciò i BRF sono un

substrato di qualità. Ciò permette di stimolare le catene trofiche, specialmente la mesofauna che pascola i miceli sapidi, permettendo una mineralizzazione veloce, anche con un ratio C/N elevato, favorendo il ciclo dei nutrienti. I BRF favoriscono la formazione di humus di tipo mull.

Ciò che distingue i BRF dagli ammendamenti agricoli (concime, letame, compost) è la concentrazione in lignina e la loro qualità come substrato. La depolimerizzazione della lignina dai basidiomiceti di muffe bianche è il fattore più importante che, attraverso i polifenoli e la loro policondensazione ossidativa, permette la formazione di acidi fulvici e di acidi umici. Questo sistema, al contrario delle attività agricole e forestale attuali, funziona essenzialmente con l'umificazione. L'humus essendo una interfaccia tra suolo minerale e vegetazione, la sua restaurazione favorirà *'l'aggradazione'* del sistema intero.

Sembrerebbe che i polifenoli, derivati dalla depolimerizzazione della lignina, di biosintesi microbiche o di essudazione radicale o fogliare, siano alla base della stabilità e dell'effetto regolatore del sistema umico. Sono fortemente implicati nella conservazione dei nutrienti e nella prevenzione delle perdite di nutrienti perché impediscono la mineralizzazione delle lettiere all'autunno, evitando una perdita di nitrati nell'ambiente durante una stagione in cui nessun organismo ne ha bisogno, ciò limita le perdite per dilavamento.

Bibliografia

ALBAN, D. H., (1985). «Seasonal changes in nutrient concentration and content of aspen suckers in Minnesota». Forest Science 31 (3): 785-794.

ALDER, E., (1977). «Lignin chemistry : past, present and future». Wood Sci. Technol. 11: 169-218.

ALLISON, F.E., (1973). «Soil organic matter and its role in crop production». Development in soil science 3. Elsevier Scientific Publishing Compagny, Amsterdam, 637 p.

BACHELIER, G., (1978). «La faune des sols, son écologie et son action». Initiation-Documentations Techniques n° 38. O.R.S.T.O.M. Paris, 391 p.

BAUCHEMIN S., N'DAYEGAMIYE A., LAVERDIÈRE M.R., (1990). «Effet d'apports d'amendements ligneux frais et humifiés sur la production de pomme de terre et sur la disponibilité de l'azote en sol sableux». Can. J. Soil Sci. 70: 555-564.

BOUCHÉ M.B., (1975). «Action de la faune sur les états de la matière organique dans les

écosystèmes». *In* : Biodégradation et humification, Rapport du premier colloque international, Nancy 1974, Édition Pierron, pp. 157-167.

BOUCHÉ M.B., (1981). «Contribution des Lombriciens aux migrations d'éléments dans les sols tempérés». *In* : Migrations organo-minérales dans les sols tempérés, Colloques internationaux du C.N.R.S. n° 303, Nancy 24-28 septembre 1979. Éditions du C.N.R.S., Paris, pp. 145-154.

CHAPIN F.S., (1980). «The mineral nutrition of wild plants». *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 233-260.

COWLING, E.B., MERRIL, W., (1966). «Nitrogen in wood and its role in wood deterioration». *Can. J. Bot.* 44: 1539-1554.

DAVIES, R.I., (1971). «Relation of polyphenols to decomposition of organic matter and to pedogenetic processes». *Soil Science* 111 (1): 80-85.

DOMMERGUE, S. Y., MANGENOT, F., (1970). «Écologie microbienne du sol». Masson & Cie, Paris, 796 p.

DUCHAUFOR, P., (1974). «Le climax du sol forestier». *In* : P. Pesson (éd.), *Écologie Forestière*, Gauthier-Villars, Paris, pp. 129-134.

DUCHAUFOR, P., (1980). «Écologie de l'humification et pédogénèse des sols forestiers». *In* : P. Pesson (éd.), *Actualités d'Écologie Forestière*, Gauthier-Villars Paris, pp. 177-201.

DUCHAUFOR, P., (1991). «Pédologie : sol, végétation, environnement». Troisième édition. Masson, Paris, 189 p.

DUCHAUFOR, P., JACQUIN, F., (1975). «Comparaison des processus d'humification dans les principaux types d'humus forestiers». *Science du Sol* 1: 29-36.

DUCHAUFOR, P., TOUTAIN, F., (1985). «Apport de la pédologie à l'étude des écosystèmes». *Bull. Écol.* 17 (1): 1-9.

EDMONDS, R.L., (1987). «Decomposition rates and nutrients dynamics in small-diameter woody litter in four forest ecosystems in Washington, USA». *Can. J. For. Res.* 17: 499-509.

ERIKSSON, K.E., BLANCHETTE, R.A., ANDERSON, P., (1990). «Microbial and enzymatic degradation of wood and wood components.» Springer-Verlag, Berlin, 407 p.

FENGEL, D., WEGENER, G., (1984). «Wood : chemistry, ultrastructure, reactions». Walter de Gruyter, Berlin, 613 p.

FLAIG, W., (1970). «Contribution à la connaissance de la constitution et de la synthèse des acides humiques». *Science du Sol* 2: 39-78.

FRONTIER, S., PICHOT-VIALE, D., (1993). «Écosystèmes : structure, fonctionnement, évolution». Deuxième édition revue et augmentée. Masson, Paris, 447 p.

GHILGAROV, M.S., (1971). «Invertebrates which destroy the forest litter and ways to increase their activity». *In* : Productivité des écosystèmes forestiers, Actes Coll. Bruxelles 1969. UNESCO 1971. (Écologie et Conservation 4) pp. 433-441.

GOSZ, J.R., LIKENS, G.E., BORMAN, F.H., (1973). «Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook Forest, New Hampshire». *Ecol. Monograph* 43: 173-191.

GRIGAL, D.F., OHMANN, L.F., BRANDER, R.B., (1976). «Seasonal dynamics of tall shrubs in Northeastern Minnesota: biomass and nutrients element changes». *Forest Science* 22 (2): 195-208.

HAIDER, K., (1992). «Problems related to the humification processes in soils of temperate climates». *In* : G. Stotzky & J.M. Bollag (éds.), *Soil Biochemistry* vol. 7. Marcel Dekker, New York, pp. 55-94.

HAIDER, K., MARTIN, J.P., FILIP, Z., (1975). «Humus biochemistry». *In* : E.A. Paul & A.D. McLaren (éds.), *Soil Biochemistry* vol. 4. Marcel Dekker, New York, pp. 195-244.

HANLON, R.D.G., (1981). «Influence of grazing by collembola on activity of senescent fungal colonies grown on media of different nutrient concentration». *Oikos* 36: 362-367.

HANLON, R.D.G., ANDERSON, L.M., (1979). «The effect of collembola grazing on microbial activity in decomposing leaf litter». *Oecologia* 38: 93-99.

HARBORNE, J.B., (1995). «Plant polyphenols and their rôle in plant defence mechanisms» *In* : A. Scalbert (éd.), *Polyphenols* 94. Palma de Mallorca (Spain), May 23-27, les colloques de l'INRA n° 69, pp. 19-26.

HARDING, J.L., STUTTARD, R.A., (1974). «Microarthropods.» *In* : C.H. Dickinson & G.J.F. Pugh (eds.), *Biology of plant litter decomposition, Volume II*, Academic Press, London, pp. 489-532.

HASLAM, E., (1995). «Complexation and oxidative transformation of polyphenols». *In* : A. Scalbert (éd.), *Polyphenols* 94. Palma de Mallorca (Spain), May 23-27, les colloques de l'INRA n° 69, pp.45-55.

HEAL, O.W., DIGHTON, J., (1985). «Resource quality and trophic structure in the soil system». *In* : A.H. Fitter, D. Atkinson, D.J. Read & M.B. Usher (éds.), *Ecological interactions in soil : plants,*

microbes and animals. Blackwell Scientific Publications, London, pp. 339-354.

HENDRICKSON, O., (1987). «Winter-branch nutrients in the northern conifers and hardwoods». *Forest Science* 33 (4): 1068-1074.

HOLE, F.D., (1981). «Effects of animals on soil.» *Geoderma* 25: 75-112.

HORNBECK, J.W., (1990). «Cumulative effects of intensive harvest, atmospheric deposition, and other land use activities». *In* : W.J. Dyck & C.A. Mees (eds.), *Impact of intensive harvesting on forest site productivity. Proceedings, IEA/BE A3 workshop, South Island, New Zealand, march 1989, FRI bulletin n° 159*, pp. 147-154.

JENSEN, V., (1974). «Decomposition of angiosperm tree leaf litter». *In* : C.H. Dickinson & G.J.F. Pugh (eds.), *Biology of plant litter decomposition, Volume I*, Academic Press, London, pp. 69-104.

KÄÄRIK, A.A., (1974). «Decomposition of wood». *In* : C.H. Dickinson & G.J.F. Pugh (eds.), *Biology of plant litter decomposition, Volume I*, Academic Press, London, pp. 129-174.

KIRK, T.K., FARRELL, R.L., (1987). «Enzymatic “combustion” : the microbial degradation of lignin». *Ann. Rev. Microbiol.* 41: 465-505.

KIRK, T.K., FENN, P., (1982). «Formation and action of the ligninolytic system in basidiomycetes». *In* : J.C. Frankland, J.N. Hedger & M.J. Swift (éds.), *Decomposer basidiomycetes : their biology and ecology*. Cambridge University Press, London, pp. 67-90.

LAROCHELLE, L., (1993). «L'influence de la qualité des Bois Raméaux Fragmentés (BRF) appliqués au sol : effets sur la dynamique de leur transformation». *In* : G. Lemieux & J.P. Tétreault (éds.), *Les BRF : une alternative aux dégradations. Actes du 4ème coll. int. sur les Bois Raméaux Fragmentés, Amqui-Val d'Irène 2-3-4 sep. 1993. Ministère des Ressources Naturelles, Québec*, pp. 77-84.

LAROCHELLE, L., PAGÉ, F., BEAUCHAMP, C., LEMIEUX G., (1993). «Rôle de la mésofaune dans la dynamique de transformation de la matière ligneuse appliquée au sol». *Agrosol* 6 (2): 36-43.

LEMIEUX, G., (1986). «Le bois raméal et les mécanismes de fertilité du sol». Publié par le Ministère de l'Énergie et des Ressources et la Faculté de Foresterie de l'Université Laval, Québec, 20 p.

LEMIEUX, G., (1990). «Le bois raméal et la pédogenèse : une influence agricole et forestière directe». Publié par le Ministère de l'Énergie et des Ressources et la Faculté de Foresterie de l'Université Laval, Québec, 34 p.

- LEMIEUX, G., TÉTREAULT, J.P.,** (1994). «Seule la vie du sol est le siège de la fertilité: le bois raméal en est la clef». Faculté de Foresterie et Géomatique, UNIVERSITÉ LAVAL, Québec, 37 p.
- LUXMOORE, R.J., GRIZZARD, T., STRAND, R.H.,** (1981). «Nutrients translocation in the outer canopy and understorey of an eastern deciduous forest». *Forest Science* 27 (3): 505-518.
- MANGENOT, F.,** (1975). «Propos préliminaires sur l'humification». *In* : G. Kilbertus, O. Reisinger, A. Mourey et J.A. Cancela da Fonsca (éds.), Biodégradation et humification. Rapport du 1er Colloque International, Nancy 1974, Édition Pierron, pp. 1-14.
- MANGENOT, F.,** (1980). «Les litières forestières, signification écologique et pédologique». *Rev. For. Fr.* 4: 339-355.
- MARTEL, Y.A., MACKENZIE, A.F.,** (1980). «Long-term effects of cultivation and land use on soil quality in Quebec». *Can. J. Soil Sci.* 60: 411-420.
- MARTIN, J.D., HAIDER, K.,** (1971). «Microbial activity in relation to soil humus formation». *Soil Science* 111 (1): 54-62.
- McKEY, D.,** (1978). «Phenolic content of vegetation in two African rain forests : ecological implications». *Science* 202: 61-64.
- MEYER, O.,** (1993). «Functionnal groups of micoorganisms». *In* : E.D. Schulze & H.A. Mooney (éds.), Biodiversity and ecosystem function. Springer-Verlag, Berlin, pp. 67-96.
- MILLAR, C.S.,** (1974). «Decomposition of coniferous leaf litter». *In* : C.H. Dickinson & G.J.F. Pugh (eds.), *Biology of plant litter decomposition, Volume I*, Academic Press, London, pp. 105-128.
- MILLER, H. G.,** (1984). «Dynamics of nutrient cycling in plantation ecosystems» *In* : G.D. Bowen & E.K.S. Nambiar (éds.), *Nutrition of plantation forests*. Academic Press, London, pp. 53-78.
- MULLER, R.N., KALISZ, P.J., KIMMERER, T.W.,** (1987). «Intraspecific variation in production of astringent phenolics over a vegetation-ressource availability gradient». *Oecologia* 72: 211-215.
- N'DAYEGAMIYE, A., DUBÉ, A.,** (1986). «L'effet de l'incorporation de matières ligneuses sur l'évolution des propriétés chimiques du sol et sur la croissance des plantes». *Can. J. Soil Sci.* 66: 623-631.
- NIMZ, H. H.,** (1974). «Beech lignin : proposal of a constitutional scheme». *Angew. Chem. Int. Ed.* 13: 313-321.

PAGÉ, F., (1993). «L'apport des bois rameaux en sols cultivés : Le rôle de la pédofaune sur la transformation de la matière ligneuse». In : G. Lemieux & J.P. Tétrault (éds.), Les BRF : une alternative aux dégradations. Actes du 4ème coll. int. sur les Bois Raméaux Fragmentés, Amqui-Val d'Irène 2-3-4 sep. 1993. Ministère des Ressources Naturelles, Québec, pp. 68-76.

PANSHIN, A.J., de ZEEUW, C., (1980). «Textbook of wood technology». Fourth edition. McGraw-Hill Publishing Company, New York, 722 p.

PARKINSON, D., VISSER, S., WHITTAKER, J. B., (1979). «Effects of collembolan grazing on fungal colonization of leaf litter». Soil Biol. Biochem. 11: 529-535.

PERSSON, T., (1989). «Role of soil animals in C and N mineralization». Plant and Soil 115: 241-245.

POWERS, R. F., ALBAN, D. H., RUARK, G. A., TIARKS, A. E., (1990). «A soil research approach to evaluating management impacts on long-term productivity» In : W.J. Dyck & C.A. Mees (eds.), Impact of intensive harvesting on forest site productivity. Proceedings, IEA/BE A3 workshop, South Island, New Zealand, march 1989, FRI bulletin n° 159, pp. 127-145.

RANGER, J., BONNEAU, M., (1984). «Effets prévisibles de l'intensification de la production et des récoltes sur la fertilité des sols de forêt. I- Le cycle biologique en forêt». Rev. For. Fr. 2: 93-112.

RANGER, J., BONNEAU, M., (1986). «Effets prévisibles de l'intensification de la production et des récoltes sur la fertilité des sols de forêt. II- Les effets de la sylviculture». Rev. For. Fr. 2: 105-122.

RAYNER, A. D. M., BODDY, L., (1988). «Fungal decomposition of wood : its biology and ecology». John Wiley & Sons, Chichester, 587 p.

REID, I.D., (1979). «The influence of nutrient balance on lignin degradation by the white-root fungus *Phanerochaete chrysosporium*.» Can. J. Bot. 57: 2050-2058.

REISINGER, O., KILBERTUS, G., (1980). «Mécanismes et facteurs de biodégradation en milieu forestier». In : P. Pesson (éd.), Actualités d'Écologie Forestière, Gauthier-Villars, Paris, pp. 61-86.

SATCHELL, J.E., (1974) «Litter - interface of animate / inanimate matter». In : C.H. Dickinson & G.J.F. Pugh (eds.), Biology of plant litter decomposition, Volume I, Academic Press, London, pp. xiii-xliv.

SATCHELL, J.E., (1983). «Earthworm ecology in forest soil». In : J.E. Satchell (ed.), Earthworm ecology from Darwin to vermiculture. Chapman & Hall, London, pp. 161-170.

SCHEFFER, T., COWLING, E. B., (1966). «Natural resistance of wood to microbial deterioration». *Annu. Rev. Phytopatho.* 4: 147-170.

SEASTEDT, T.R., (1984). «The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes». *Ann. Rev. Entomol.* 29: 25-46.

SECK, M. A., (1993). «Essais de fertilisation organique avec les bois raméaux fragmentés de filao (*Casuarina equisetifolia*) dans les cuvettes maraichères des Niayes (Sénégal)». *In* : G. Lemieux & J.P. Tétrault (éds.), *Les BRF : une alternative aux dégradations. Actes du 4ème coll. int. sur les Bois Raméaux Fragmentés, Amqui-Val d'Irène 2-3-4 sep. 1993.* Ministère des Ressources Naturelles, Québec, pp. 36-41.

STOUT, J.D., (1983). «Organic matter turnover by earthworms. *In* : J.E. Satchell (ed.), *Earthworm ecology from Darwin to vermiculture*». Chapman & Hall, London, pp. 35-48.

STOUT, J. D., GOH, K. M., RAFTER, T. A., (1981). «Chemistry and turnover of naturally occurring resistant organic compounds in soil». *In* : E.A. Paul & J.M. Ladd (éds.), *Soil Biochemistry, volume 5*, Marcel Dekker, New York, pp. 1-73.

SWIFT, M.J., (1982). «Basidiomycetes as components of ecosystems». *In* : J.C. Frankland, J.N. Hedger & M.J. Swift (éds.), *Decomposer basidiomycetes : their biology and ecology.* Cambridge University Press, London, pp. 307-337.

SWIFT, M.J., HEAL, O.W., ANDERSON, J.M., (1979). «Decomposition in terrestrial ecosystems». *Studies in ecology, volume 5*, University of California Press, Berkeley, 372 p.

TATE, R.L., (1987). «Soil organic matter : biological and ecological effects». John Wiley & Sons, New York, 291 p.

TAYLOR, B.R., PARKINSON, D., PARSONS, W.F.J., (1989). «Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates : a microcosm test». *Ecology* 70 (1): 97-104.

TOUTAIN, F., (1981). «Les humus forestiers, structures et modes de fonctionnement». *Rev. For. Fr.* 6: 449-464.

TOUTAIN, F., (1993). «Biodégradation et humification des résidus végétaux dans le sol : évolution des bois raméaux». *In* : G. Lemieux & J.P. Tétrault (éds.), *Les BRF : une alternative aux dégradations. Actes du 4ème coll. int. sur les Bois Raméaux Fragmentés, Amqui-Val d'Irène 2-3-4 sep. 1993.* Ministère des Ressources Naturelles, Québec, pp. 103-111.

TOUTAIN, F., BRISSON, M., BRUN, J.P., JANEL, P., VILLEMIN, G., (1981). «Transfert et diagenèse organique dans les sols». *In* : Migrations organo-minérales dans les sols tempérés, Colloques internationaux du C.N.R.S. n° 303, Nancy 24-28 septembre 1979. Éditions du C.N.R.S., Paris, pp. 95-102.

VAN DEN DRIESSCHE, R., (1984). «Nutrient storage, retranslocation and relationship of stress to nutrition». *In* : G.D. Bowen & E.K.S. Nambiar (éds.), Nutrition of plantation forests. Academic Press, London, pp. 181-209.

VANCE, G. F., MOKMA, D. L., BOYD, S. A., (1986). «Phenolic compounds in soils of hydrosequences and developmental sequences of Spodosols». *Soil Sci. Am. J.* 50: 992-996.

VISSER, S.A., (1987). «Rôle de l'humus dans un sol». *In* : Comptes rendus du colloque : amendement des sols, perspectives d'avenir. ITAA de Ste Hyacinthe, 12 Nov. 1986, Gouvernement du Québec, pp. 11-33.

WILLIAMS, S. T., GRAY, T. R. G., (1974). «Decomposition of litter on the soil surface». *In* : C.H. Dickinson & G.J.F. Pugh (eds.), Biology of plant litter decomposition, Volume II, Academic Press, London, pp. 611-632.

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