

## Evolution du rapport C/N dans les feuilles et au cours de la décomposition des litières sous climat atlantique. Le hêtre et quelques conifères

J.C. GLOAGUEN et J. TOUFFET

Laboratoire d'Ecologie végétale,  
Complexe scientifique de Beaulieu,  
F 35042 Rennes Cedex

### Résumé

L'évolution du rapport C/N a été suivie dans les feuilles en place, au cours de la décomposition des litières (dans des sachets en filet de nylon à mailles carrées) et dans l'humus (couche H et horizon A<sub>1</sub>) chez le hêtre, *Fagus sylvatica*, et quelques conifères : *Pseudotsuga menziesii*, *Picea abies*, *Picea sitchensis*, *Tsuga heterophylla*, *Pinus sylvestris*, *Pinus murrayana* et *Pinus nigra laricio*.

### 1. - Introduction

L'intensification du reboisement en Bretagne, essentiellement en essences résineuses, soulève quelques inquiétudes. Certaines essences peuvent avoir, sous le climat pluvieux de notre région, un rôle néfaste sur les processus de pédogenèse. On connaît par ailleurs l'importance du rapport C/N pour la caractérisation des types d'humus mais on possède peu de connaissances sur l'évolution de ce rapport dans les litières. Il nous a paru intéressant de suivre cette évolution dans divers peuplements de résineux et dans la hêtraie et de la situer par rapport aux C/N des feuilles en place et des horizons humifères.

Notre étude a été réalisée sur la commune de Bazouges-la-Pérouse (Ille-et-Vilaine), soit en forêt de Villecartier (pour *Fagus sylvatica*, *Picea abies* et *Tsuga heterophylla*), soit au lieu-dit le Bois-Robert, à quelques kilomètres au sud-ouest de la forêt, pour les autres conifères.

Rappelons brièvement les caractéristiques générales de cette région située au fond de la baie du Mont-Saint-Michel, à une cinquantaine de kilomètres au nord de Rennes. Le climat est tempéré océanique, de type breton, à hiver doux et été frais. A Antrain (Ille-et-Vilaine), à 4 km de la forêt, les précipitations annuelles moyennes atteignent 896 mm répartis sur 140 jours de pluie.

Le substrat géologique est le massif granitique d'âge cadomien, dit de Bonnemain, généralement altéré en surface en un sable jaunâtre et localement recouvert de limons.

Les sols (ESTEOULE *et al.*, 1971) sont généralement des sols bruns acides à humus de type moder. Au Bois-Robert ils présentent un horizon supérieur homogène de 25 à 30 cm, témoin d'anciennes cultures, qui repose sur un horizon B de 30 à 50 cm, légèrement hydromorphe dans le peuplement de *Picea sitchensis*. Une hydromorphie encore plus accusée se manifeste dans les reboisements de *Picea abies* et de *Tsuga heterophylla* par la présence d'horizons à pseudogley.

Nous ne reviendrons pas sur les caractéristiques des peuplements (voir GLOAGUEN & TOUFFET, 1980). Signalons simplement qu'il s'agit, pour la hêtraie, d'une vieille futaie, et pour les conifères, de jeunes peuplements d'une vingtaine à une trentaine d'années.

## 2. - Méthodes

### 2.1. Feuilles

Les rameaux des conifères ont été prélevés au mois de décembre. Les feuilles, triées en fonction de leur âge, sont mises à sécher à l'étuve à 65° ainsi que les feuilles de hêtre, récoltées en septembre.

### 2.2. Litières

La litière est placée sur le terrain, au début du mois de février 1973, dans des sachets en filet de nylon à mailles carrées. La récolte des feuilles a été faite, pour le hêtre, en plaçant des cagettes sous les arbres pendant la chute des feuilles ; pour les conifères, les aiguilles ont été récoltées en décembre, dans un filet, en frappant légèrement les branches avec un bâton. La litière, séchée à l'air, est ensuite mise dans des sachets dont la taille varie avec les espèces : 20 × 14 cm pour le hêtre, 12 × 7 cm pour les pins et 7 × 7 cm pour les autres conifères. Alors que pour les conifères les mailles étaient toutes de 0,3 mm nous avons, pour le hêtre, mis en place deux séries, l'une à maille de 0,3 mm également et l'autre de 2 mm. Les sacs sont placés dans les peuplements correspondants, sur la couche de fermentation (F) et recouverts de la couche de litière (L). Le rythme des récoltes varie avec les espèces : pour le hêtre, trois sachets ont été prélevés tous les 3 mois pendant 3 ans et demi et pour les conifères trois sachets tous les 6 mois pendant 5 ans. Ils sont alors mis à sécher dans une étuve sur chlorure de calcium.

Les feuilles et les litières séchées sont broyées au « Dangoumeau ». Sur les poudres ainsi obtenues sont directement dosés, l'azote à l'analyseur « Coleman » et le carbone au « Carmhograph 8 » (ESPIAU & LARGUIER, 1970 a et b).

Il est bien évident que l'utilisation de tels sachets présente des avantages mais aussi des inconvénients (GLOAGUEN & TOUFFET, 1980 ; MANGENOT & TOUTAIN, 1980). Parmi ces derniers rappelons la modification des conditions pédoclimatiques et surtout l'absence d'intervention de la quasi-totalité de la mésofaune avec les mailles de 0,3 mm, ce qui exclut le passage par la phase coprogène caractéristique des moder.

### 2.3. Humus

La couche H et la partie supérieure (3 cm) de l'horizon A<sub>1</sub> ont été prélevés au mois de décembre et tamisés à 2 mm. Le carbone est dosé au « Carmhograph 8 » et l'azote par la technique de Parnas et Wagner après minéralisation au micro-Kjeldahl.

## 3. - Résultats et discussion

### 3.1. Au niveau des feuilles en place

#### Carbone (tableau 1)

Dans l'ensemble les valeurs obtenues sont de l'ordre de 40 p. 100. Les teneurs des feuilles de 2 ans sont toujours plus élevées que celles de 1 an, ce qui indique une accumulation de carbone. Celle-ci doit se faire principalement sous forme de lignine et peut-être aussi de protéines, ces dernières étant plus riches en carbone que les glucides. Les différences entre les aiguilles de 3 et 2 ans sont moins importantes : la teneur en carbone tend à se stabiliser ; elle augmente encore parfois ou au contraire diminue, mais en restant toujours supérieure à celle des aiguilles de 1 an.

#### Azote (tableau 1)

Sauf exception (*Pseudotsuga menziesii*), la teneur des aiguilles de 3 ans est toujours inférieure à celle des aiguilles de 1 an, ce qu'observait aussi HOHNE (1964) sur l'épicéa. Pour certaines espèces, une augmentation de la teneur en azote la seconde année indique une plus grande richesse en protéines, peut-être en partie sous forme de réserves azotées. Les feuilles de *Fagus sylvatica*, dont la teneur atteint presque 1,9 p. 100, sont nettement plus riches que celles des conifères.

#### Rapport C/N (figure 1)

Il traduit grossièrement le rapport glucides/protéines (HELLER, 1969) ; pour les aiguilles lignifiées il traduit plutôt le rapport (glucides + lignine)/protéines. Il a tendance à augmenter avec l'âge des aiguilles (avec parfois une légère diminution à 2 ans), ce qui correspond bien à l'appauvrissement en azote et à l'enrichissement en lignine. Comme pour l'azote, *Pseudotsuga menziesii* fait exception, le rapport diminuant progressivement de 1 à 3 ans. Le C/N des feuilles de 1 an varie peu avec les espèces : il est de l'ordre de 25 pour les conifères (de 22,7 chez *Tsuga heterophylla* à 26,6 chez *Pinus murrayana*), il est voisin de 20 (19,5) chez *Fagus sylvatica*.

### 3.2. Au niveau des litières

#### Carbone (tableau 1)

Les teneurs initiales, relativement élevées (les feuilles sèches sont riches en lignine), varient, selon l'espèce, de 45 à 49 p. 100. Globalement, en dépit des fluctuations, les teneurs ont tendance à diminuer légèrement avec le temps (avec cependant une

TABLEAU 1

Teneurs en carbone et azote (p. 100) dans les feuilles, les litières et l'humus  
Carbon and nitrogen contents (p. 100) in the leaves, the litters and the humus

	<i>Fagus sylvatica</i> 2 mm		<i>Fagus sylvatica</i> 0,3 mm		<i>Pseudotsuga menziesii</i>		<i>Picea abies</i>		<i>Picea sitchensis</i>		<i>Tsuga heterophylla</i>		<i>Pinus sylvestris</i>		<i>Pinus murrayana</i>		<i>Pinus nigra laricio</i>		
	C	N	C	N	C	N	C	N	C	N	C	N	C	N	C	N	C	N	
Feuilles en place (1)	1 an	36,8	1,89	36,8	1,89	37,0	1,40	39,2	1,61	36,2	1,40	38,2	1,68	37,8	1,54	38,6	1,45	36,5	1,58
	2 ans	—	—	—	—	38,6	1,62	40,4	1,62	39,5	1,57	41,2	1,65	38,0	1,72	41,2	1,37	39,0	1,33
	3 ans	—	—	—	—	39,0	1,75	40,0	1,53	38,0	1,26	39,0	1,51	—	—	42,6	1,29	38,0	1,16
Litière	0	45,4	1,62	45,4	1,62	47,0	1,88	45,2	1,25	46,0	1,17	48,6	1,39	45,0	1,37	49,0	0,99	48,0	1,18
	6 mois	43,0	1,78	44,0	1,84	45,0	2,16	46,0	1,54	46,4	1,45	49,4	1,60	46,2	1,63	50,2	1,11	48,0	1,19
	1 an	42,4	1,83	44,0	1,70	42,6	2,21	43,0	1,60	45,0	1,63	46,6	1,80	48,6	1,67	48,6	1,22	48,0	1,43
	1 an 1/2	43,0	1,99	43,0	1,69	46,4	2,08	43,0	1,71	45,4	1,81	47,0	1,89	49,0	1,64	47,0	1,18	46,6	1,69
	2 ans	43,0	1,84	42,0	1,75	45,0	1,99	43,0	1,71	46,0	1,74	47,2	1,71	49,0	1,81	47,4	1,27	47,4	1,71
	2 ans 1/2	44,0	1,85	43,0	1,71	43,0	2,08	43,0	1,69	45,0	1,83	47,0	1,75	49,6	1,68	47,0	1,27	47,0	1,64
	3 ans	43,0	1,98	43,0	1,97	44,0	2,09	45,0	1,86	47,0	1,82	48,0	1,72	49,0	1,68	48,0	1,28	47,0	1,74
	3 ans 1/2	42,0	1,97	41,0	1,92	45,0	2,05	44,0	1,77	48,0	1,86	47,0	1,80	47,0	1,73	48,0	1,30	47,0	1,86
	4 ans	—	—	—	—	45,0	2,16	45,4	1,70	45,0	1,84	48,0	1,74	48,0	1,71	48,0	1,37	48,0	1,81
	4 ans 1/2	—	—	—	—	43,0	2,19	44,6	1,65	44,6	1,76	46,6	1,72	48,6	1,77	48,0	1,28	47,0	1,67
5 ans	—	—	—	—	44,0	2,05	44,0	1,66	44,6	1,77	48,0	1,79	48,6	1,72	47,0	1,25	46,0	1,72	
Couche H	43,5	2,12	43,5	2,12	24,6	1,25	45,0	1,62	33,2	1,41	44,6	1,86	29,2	1,39	43,0	1,35	33,0	1,50	
Horizon A <sub>1</sub>	11,6	0,60	11,6	0,60	5,2	0,38	12,2	0,50	8,5	0,47	38,2	1,78	10,0	0,57	5,0	0,29	7,2	0,50	

(1) Quelques aiguilles de 4 ans peuvent subsister chez certaines espèces.

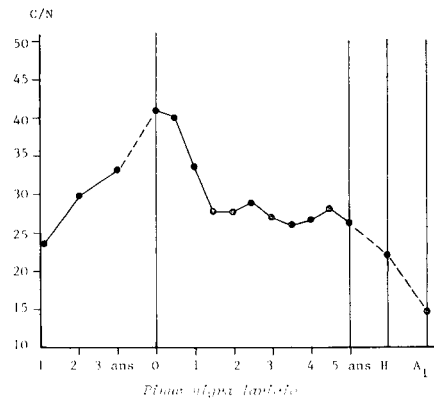
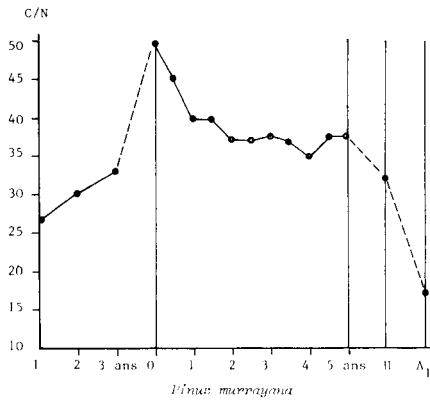
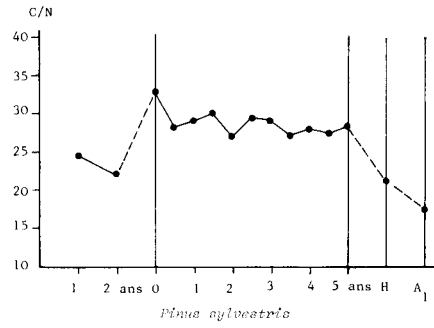
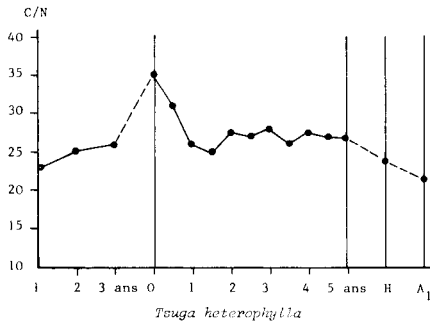
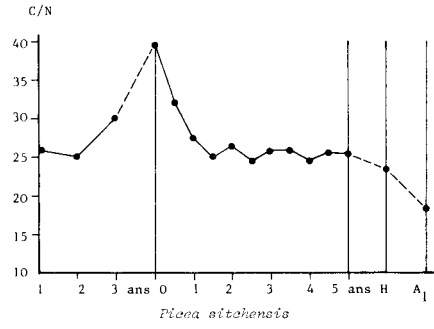
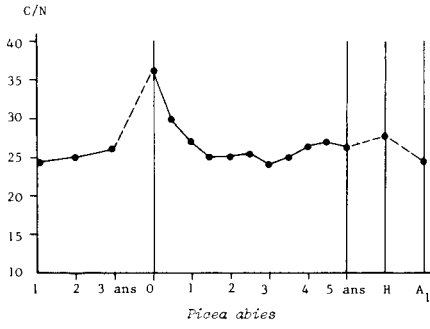
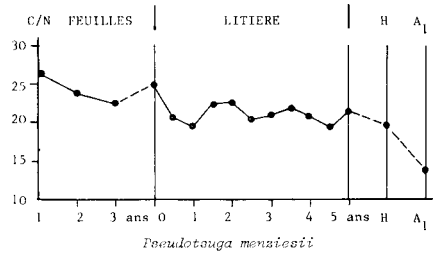
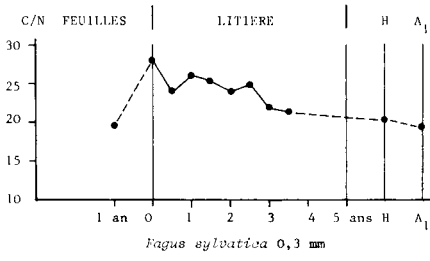


FIG. 1

Evolution du rapport C/N dans les feuilles, les litières et l'humus  
 C/N evolution in the leaves, the litters and the humus

exception pour *Pinus sylvestris*). Il semble qu'en milieu peu actif la lignine disparaisse en premier sous l'action des lignivores (DUCHAUFOR, 1965). Dans l'ensemble, les teneurs sont plus faibles chez le hêtre (41 à 42 p. 100 en fin d'expérience) que chez les conifères (encore 44 à 48,6 p. 100 en fin d'expérience également), plus lignifiés.

#### Azote (tableau 1)

Les teneurs initiales varient de 0,99 p. 100 pour *Pinus murrayana* à 1,88 p. 100 pour *Pseudotsuga menziesii*. Chez toutes les espèces, les teneurs augmentent plus ou moins au cours de la décomposition, bien que le contenu en azote total des litières diminue (GLOAGUEN & TOUFFET, 1980). En fin d'expérience, *Pseudotsuga menziesii* est encore l'espèce la plus riche en azote avec un taux de 2,05 p. 100 alors que *Pinus murrayana* est toujours la plus pauvre (1,25 p. 100). Remarquons enfin que pour *Fagus sylvatica* les teneurs sont généralement plus élevées dans les sachets à grandes mailles (2 mm), ce qui ne peut s'expliquer que par l'action de la mésofaune.

#### Rapport C/N (figure 1)

Quelle que soit l'espèce le rapport C/N diminue avec le temps. Un tel phénomène a déjà été constaté par de nombreux auteurs (GILBERT & BOCOCK, 1960 ; BOCOCK, 1964 ; HAYES, 1965 ; RAPP, 1971 ; ANDERSON, 1973 ; GOSZ *et al.*, 1973 ; FRANKLAND, 1974 ; HOWARD & HOWARD, 1974). La diminution du rapport est plus ou moins importante et plus ou moins régulière, les différences observées paraissant en relation avec le C/N initial (ou la teneur en azote). Pour des rapports relativement bas (25 pour *Pseudotsuga menziesii*, 28 pour *Fagus sylvatica* et même 32,8 pour *Pinus sylvestris*) la diminution est faible et assez régulière alors que pour des rapports plus élevés (de 35 à 49,5) la diminution est plus importante et particulièrement rapide les deux premières années. Les espèces dont les feuilles sont relativement riches en azote libèrent sensiblement au même rythme le gaz carbonique et l'azote minéralisés (le C/N baisse peu) alors que pour des C/N plus élevés la libération d'azote diminue par rapport à celle du gaz carbonique (DUCHAUFOR, 1965 et 1977). Ainsi les différences entre les espèces s'atténuent au cours de la décomposition : les C/N extrêmes (25 pour *Pseudotsuga menziesii* et 49,5 pour *Pinus murrayana* en début d'expérience) ne varient plus, en fin d'expérience, que de 21,3 pour *Fagus sylvatica* à 37,6 pour *Pinus murrayana* qui fait exception par sa valeur très élevée. En ce qui concerne *Fagus sylvatica*, le rapport est généralement plus faible dans les sachets à grandes mailles (2 mm), ce qui est probablement une manifestation de l'action de la mésofaune. On peut donc penser que les C/N observés sont légèrement surestimés et ceci d'autant plus que les teneurs en azote sont élevées. En effet, il semble (MANGENOT & TOUTAIN, 1980) que la faune recherche les litières les plus riches en azote et néglige les plus pauvres.

En fonction du rapport initial les espèces étudiées peuvent être classées en quatre groupes :

- 1 - C/N compris entre 25 et 30 : *Fagus sylvatica* et *Pseudotsuga menziesii*,
- 2 - C/N compris entre 30 et 35 : *Pinus sylvestris* et *Tsuga heterophylla*,
- 3 - C/N compris entre 35 et 40 : *Picea abies* et *P. sitchensis*,
- 4 - C/N supérieur à 40 : *Pinus murrayana* et *P. nigra laricio*.

En fonction du rapport final il est possible de distinguer aussi quatre groupes :

- 1 - C/N compris entre 20 et 25 : *Fagus sylvatica* et *Pseudotsuga menziesii*,
- 2 - C/N de l'ordre de 25 : *Picea abies* et *P. sitchensis*,
- 3 - C/N compris entre 25 et 30 : *Tsuga heterophylla*, *Pinus sylvestris* et *P. nigra laricio*,
- 4 - C/N supérieur à 30 : *Pinus murrayana*.

### 3.3. Au niveau des humus

Il est plus difficile de comparer les teneurs en carbone et en azote qui varient beaucoup avec le niveau de prélèvement (tableau 1), aussi ne tiendrons-nous compte que du rapport C/N (figure 1).

#### Couche H

Le rapport varie de 19,7 pour *Pseudotsuga menziesii* à 31,9 pour *Pinus murrayana*. Les espèces peuvent être classées en quatre groupes :

- 1 - C/N voisin de 20 : *Fagus sylvatica* et *Pseudotsuga menziesii*,
- 2 - C/N compris entre 20 et 25 : *Pinus nigra laricio*, *P. sylvestris*, *Tsuga heterophylla* et *Picea sitchensis*,
- 3 - C/N compris entre 25 et 30 : *Picea abies*,
- 4 - C/N supérieur à 30 : *Pinus murrayana*.

La comparaison de ces trois classements concernant les horizons holograniques montre une certaine stabilité notamment au niveau des extrêmes : *Fagus sylvatica* et *Pseudotsuga menziesii* sont toujours dans le groupe 1 et *Pinus murrayana* dans le 4. Les autres espèces oscillent entre les groupes 2 et 3, à l'exception de *Pinus nigra laricio* qui passe progressivement du groupe 4 au groupe 2.

#### Horizon A<sub>1</sub>

Le rapport varie de 13,7 pour *Pseudotsuga menziesii* à 24,4 pour *Picea abies*. Il est possible de distinguer trois groupes d'espèces :

- 1 - C/N inférieur à 15 : *Pseudotsuga menziesii* et *Pinus nigra laricio*,
- 2 - C/N compris entre 15 et 20 : *Picea sitchensis*, *Pinus sylvestris*, *P. murrayana* et *Fagus sylvatica*,
- 3 - C/N supérieur à 20 : *Picea abies* et *Tsuga heterophylla*.

Le classement est cette fois très différent des trois précédents, sauf pour *Pseudotsuga menziesii* qui reste dans le groupe 1. Les C/N les plus bas sont observés au Bois-Robert, les plus élevés (*Fagus sylvatica*, *Picea abies* et *Tsuga heterophylla*) en forêt de Villecartier. Les sols du Bois-Robert sont d'anciens sols cultivés sur lesquels l'action des jeunes plantations de conifères datant de 1956 commence à peine à se manifester. En hêtraie par contre, le C/N est proche de 20, il a tendance à s'élever légèrement sous *Tsuga heterophylla* planté en 1952 et plus nettement sous *Picea abies* dont le peuplement est le plus âgé (plantation en 1943).

L'action du sol initial, sur lequel se fait la plantation, semble donc se manifester pendant de nombreuses années. Pour éviter de faire intervenir ce facteur dans la comparaison des espèces, elles ont été séparées en deux groupes, l'un installé sur sol forestier, l'autre sur sol agricole. Nous les avons ensuite ordonnées, des C/N les plus bas aux plus élevés, au cours des divers stades de la décomposition.

— Sur sol forestier :

- Litière (rapport initial) :

*Fagus sylvatica* < *Tsuga heterophylla* < *Picea abies*

- Litière (rapport final) :

*Fagus sylvatica* < *Picea abies* < *Tsuga heterophylla*

- Couche H :

*Fagus sylvatica* < *Tsuga heterophylla* < *Picea abies*

- Horizon A<sub>1</sub> :

*Fagus sylvatica* < *Tsuga heterophylla* < *Picea abies*

— Sur sol agricole :

- Litière (rapport initial) :

*Pseudotsuga menziesii* < *Pinus sylvestris* < *Picea sitchensis*  
< *Pinus nigra laricio* < *Pinus murrayana*

- Litière (rapport final) :

*Pseudotsuga menziesii* < *Picea sitchensis* < *Pinus nigra laricio*  
< *Pinus sylvestris* < *Pinus murrayana*

- Couche H :

*Pseudotsuga menziesii* < *Pinus sylvestris* < *Pinus nigra laricio*  
< *Picea sitchensis* < *Pinus murrayana*

- Horizon A<sub>1</sub> :

*Pseudotsuga menziesii* < *Pinus nigra laricio* < *Pinus murrayana*  
< *Pinus sylvestris* < *Picea sitchensis*

Alors que les séries varient à peine sur sol forestier, elles sont moins homogènes sur sol agricole : *Pseudotsuga menziesii* a toujours les C/N les plus bas et *Pinus murrayana* les plus élevés (sauf dans la dernière série, où l'ordination est plus sujette à caution, les valeurs des rapports étant très proches), les autres espèces occupant des places intermédiaires variables. On peut penser que ces mêmes espèces installées sur un sol forestier se classeraient de façon identique mais avec des C/N légèrement plus élevés.

Les facteurs qui influencent la vitesse de décomposition de la litière sont très nombreux (JENSEN, 1974 ; MILLAR, 1974 ; WILLIAMS & GRAY, 1974). Parmi ceux-ci le rapport C/N des feuilles au moment de leur chute a souvent été donné comme primordial (WITTICH, 1939 ; REICHLER, 1971 ; ZIMKA & STACHURSKI, 1976). WIT-



KAMP (1966) constate aussi que l'activité microbiologique est inversement proportionnelle au rapport C/N. Par contre, pour d'autres auteurs comme ANDERSON (1973), LEMEE & BICHAUT (1973), ce rapport n'explique pas toujours les différences observées entre les diverses espèces.

Nous avons donc calculé les coefficients de corrélation entre les C/N des litières en début d'expérience et diverses données relatives à leurs vitesses de décomposition (GLOAGUEN & TOUFFET, 1980) : nombre de jours nécessaires pour une perte de poids de 25 et 50 p. 100, perte de poids de la litière après un an de décomposition, constante de perte de poids annuelle de JENNY *et al.* (1949). Les coefficients ne sont jamais significatifs. Cependant, certaines relations entre C/N et vitesse de décomposition peuvent être mises en évidence. Rappelons (GLOAGUEN & TOUFFET, 1980) que les espèces peuvent être, en fin d'expérience, classées en trois groupes :

1 - *Pinus nigra laricio* et *Picea sitchensis* ont la vitesse de décomposition la plus rapide,

2 - *Pseudotsuga menziesii*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *P. murrayana* et *Fagus sylvatica* viennent ensuite, cette dernière espèce pouvant d'ailleurs, par extrapolation, être rattachée au groupe précédent,

3 - *Tsuga heterophylla* a la vitesse la plus lente.

*Pseudotsuga menziesii*, qui a dans l'ensemble les C/N les plus bas, est dans le groupe 2, mais elle est parmi les espèces dont les litières se décomposent le plus rapidement dans les premiers mois qui suivent leur chute.

*Fagus sylvatica*, qui a des C/N voisins de ceux de l'espèce précédente, a une vitesse de décomposition plus lente au début, mais plus régulière, ce qui peut l'amener dans le groupe 1 en fin d'expérience.

*Picea sitchensis* a une litière qui se décompose relativement rapidement malgré un C/N initial de 39,3, mais le rapport tombe rapidement aux environs de 25 (comme celui de *Picea abies*).

*Pinus nigra laricio* fait exception : malgré un C/N initial de 40,7, qui reste ensuite entre 25 et 30, sa litière est parmi celles qui se décomposent le plus rapidement.

*Tsuga heterophylla*, à l'inverse, malgré des C/N moyens, a une vitesse de décomposition très lente, alors que *Pinus sylvestris*, pour des C/N voisins ou même légèrement supérieurs, a une litière qui se décompose assez rapidement, surtout au début.

*Pinus murrayana* enfin a les C/N les plus élevés ; c'est, après *Tsuga heterophylla*, l'espèce dont la vitesse de décomposition est la plus lente.

Les rapports C/N ne suffisent donc pas à interpréter les différences observées. Pour FOGEL & CROMACK (1977), la vitesse de décomposition est plus liée au contenu en lignine qu'au rapport C/N. Pour DAUBENMIRE & PRUSSO (1963), en plus des propriétés chimiques classiques de la litière (N, P, K, Ca, cendres, substances solubles, cellulose, lignine, protéines, pH) il faudrait aussi tenir compte des autres éléments minéraux, de la présence de composés toxiques, de la structure anatomique des tissus, sans oublier les conditions du milieu, notamment les conditions de température et d'humidité.

Il est bien évident que dans les expériences *in situ* tous ces facteurs (auxquels il faut bien sûr ajouter l'action de la mésofaune) interviennent plus ou moins, individuellement ou en synergie. Les propriétés intrinsèques des litières sont importantes mais les facteurs écologiques stationnels semblent jouer un rôle primordial (GLOAGUEN *et al.*, 1980).

#### 4. - Conclusion

Le rapport C/N traduit grossièrement le rapport glucides/protéines. Pour les aiguilles lignifiées des conifères il traduit plutôt le rapport (glucides + lignine)/protéines. Il a tendance à augmenter avec l'âge des aiguilles en place, ce qui correspond à l'appauvrissement en azote et à l'enrichissement en lignine.

Il est maximum lors de leur chute et diminue ensuite plus ou moins régulièrement dans les litières. Il atteint ses valeurs les plus faibles en A<sub>1</sub> où il varie de 13,7 dans un jeune peuplement de *Pseudotsuga menziesii* à 24,4 dans un peuplement plus âgé de *Picea abies*. *Fagus sylvatica* et *Pseudotsuga menziesii* ont dans l'ensemble les C/N les plus bas, *Pinus murrayana* les plus élevés.

Il n'y a pas de corrélations significatives entre le rapport C/N et la vitesse de décomposition des litières. Néanmoins certaines relations peuvent être mises en évidence, les C/N les plus bas correspondant grossièrement aux vitesses les plus élevées et inversement ; mais les exceptions sont nombreuses, le C/N étant seulement un des nombreux facteurs qui interviennent dans les processus de décomposition des litières.

*Reçu pour publication le 20 octobre 1981.*

#### Summary

##### *C/N evolution in the leaves and during litter decomposition under atlantic climate. The beech and some conifers*

The C/N evolution has been followed in the tree leaves, during the litter decomposition (in square mesh nylon net bags), and in the H and A<sub>1</sub> humus for the beech, *Fagus sylvatica*, and some conifers : *Pseudotsuga menziesii*, *Picea abies*, *Picea sitchensis*, *Tsuga heterophylla*, *Pinus sylvestris*, *Pinus murrayana* and *Pinus nigra larico*.

The C/N ratio roughly expresses the carbo-hydrates/proteins ratio. For the lignified needles of the conifers, it rather expresses the (carbo-hydrates + lignin)/proteins ratio. It tends to increase with the needle age on the tree, which agree with the nitrogen impoverishment and with the lignin enriching.

It reaches its maximum at the time of their fall and then decreases more or less regularly in the litters. The lower values are observed in A<sub>1</sub> where it varies from 13.7 in a young stand of *Pseudotsuga menziesii* to 24.4 in an older stand of *Picea abies*. *Fagus sylvatica* and *Pseudotsuga menziesii* have, on the whole, the lowest C/N, *Pinus murrayana* the highest.

There is no significant correlations between the C/N ratio and the decomposition rate of the litters. Nevertheless some obvious relations can be observed, the lowest C/N roughly correspond to the highest rates and inversely, but the exceptions are numerous.

## Références bibliographiques

- ANDERSON J.M., 1973. The breakdown and decomposition of sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) leaf litter in two deciduous woodland soils. II. Changes in the carbon, hydrogen, nitrogen and polyphenol content. *Oecologia*, **12**, 275-288.
- BOCOCK K.L., 1964. Changes in the amounts of dry matter, nitrogen, carbon and energy in decomposing woodland leaf litter in relation to the activities of the soil fauna. *J. Ecol.*, **52**, 273-284.
- DAUBENMIRE R., PRUSSO D.C., 1963. Studies of the decomposition rates of tree litter. *Ecology*, **44**, 589-592.
- DUCHAUFOUR Ph., 1965. *Précis de pédologie*. Masson et C<sup>ie</sup>, Paris, 1 vol., 481 p.
- DUCHAUFOUR Ph., 1977. *Pédologie. 1. Pédogenèse et classification*. Masson, Paris, 1 vol., 477 p.
- ESPIAU P., LARGUIER M., 1970 a. Utilisation du Carmhograph 8 dans les dosages du carbone organique et du carbone minéral des sols. *Bull. Assoc. fr. Etude Sol*, **4**, 5-15.
- ESPIAU P., LARGUIER M., 1970 b. Utilisation du Carmhograph 8 dans le dosage du carbone des composés humiques des sols. *Bull. Assoc. fr. Etude Sol*, **4**, 17-26.
- ESTEIOULE J., GUYADER J., TOUFFET J., 1971. Les sols de la forêt de Villecartier. *Bull. Assoc. fr. Etude Sol*, **2**, 29-46.
- FOGEL R., CROMACK K. Jr., 1977. Effect of habitat and substrate quality on Douglas fir litter decomposition in western Oregon. *Can. J. Bot.*, **55**, 1632-1640.
- FRANKLAND J.C., 1974. Decomposition of lower plants. In : DICKINSON C.H. and PUGH G.J.F., ed., *Biology of plant litter decomposition*. Academic Press, London and New York, vol. 1, 3-36.
- GILBERT O., BOCOCK K.L., 1960. Changes in leaf litter when placed on the surface of soils with contrasting humus types. II. Changes in the nitrogen content of oak and ash leaf litter. *J. Soil Sci.*, **11**, 10-19.
- GLOAGUEN J.C., TOUFFET J., 1980. Vitesse de décomposition et évolution minérale des litières sous climat atlantique. I. Le hêtre et quelques conifères. *Acta Œcol./Œcol. Plant.*, **1**, 3-25.
- GLOAGUEN J.C., TOUFFET J., FORGEARD F., 1980. Vitesse de décomposition et évolution minérale des litières sous climat atlantique. II. Les principales espèces des landes de Bretagne (France). *Acta Œcol./Œcol. Plant.*, **1**, 257-273.
- GOSZ J.R., LIKENS G.E., BORMANN F.H., 1973. Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook Forest, New Hampshire. *Ecol. Monogr.*, **43**, 173-191.
- HAYES A.J., 1965. Studies on the decomposition of coniferous leaf litter. I. Physical and chemical changes. *J. Soil Sci.*, **16**, 121-140.
- HELLER R., 1969. *Biologie végétale. II. Nutrition et métabolisme*. Masson et Cie, Paris, 1 vol., 578 p.
- HÖHNE H., 1964. The influence of tree age on weight and element contents of 1-4 year old Spruce needles. *Archiv. Forstwes.*, **13**, 247-265.
- HOWARD P.J.A., HOWARD D.M., 1974. Microbial decomposition of tree and shrub leaf litter. 1. Weight loss and chemical composition of decomposing litter. *Oikos*, **25**, 341-352.
- JENNY H., GESSEL S.P., BINGHAM F.T., 1949. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil. Sci.*, **68**, 419-432.
- JENSEN V., 1974. Decomposition of angiosperm tree leaf litter. In : DICKINSON C.H. and PUGH G.J.F., ed., *Biology of plant litter decomposition*. Academic Press, London and New York, vol. 1, 69-104.
- LEMÉE G., BICHAUT N., 1973. Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. II. Décomposition de la litière de feuilles des arbres et libération des bioéléments. *Œcol. Plant.*, **8**, 153-173.

- MANGENOT F., TOUTAIN F., 1980. Les litières. In : PESSON P., ed., *Actualités d'écologie forestière. Sol, flore, faune*. Gauthier-Villars, Paris, 3-59.
- MILLAR C.S., 1974. Decomposition of coniferous leaf litter. In : DICKINSON C.H. and PUGH G.J.F., ed., *Biology of plant litter decomposition*. Academic Press, London and New York, vol. 1, 105-128.
- RAPP M., 1971. Cycle de la matière organique et des éléments minéraux dans quelques écosystèmes méditerranéens. In : *Caractéristiques pédologiques en climat méditerranéen et tempéré*. Editions du C.N.R.S., Paris, 19-177.
- REICHLÉ D.E., 1971. Energy and nutrient metabolism of soil and litter invertebrates. In : DUVIGNEAUD P., ed., *Productivity of forest ecosystems. Proc. Brussels Symp., 1969*. U.N.E.S.C.O., Paris, 465-477.
- WILLIAMS S.T., GRAY T.R., 1974. Decomposition of litter on the soil surface. In : DICKINSON C.H. and PUGH G.J.F., ed., *Biology of plant litter decomposition*. Academic Press, London and New York, vol. 2, 611-632.
- WITKAMP M., 1966. Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora, and microbial respiration. *Ecology*, **47**, 194-201.
- WITTICH W., 1939. Untersuchungen über den Verlauf der Streuzersetzung auf einem Boden mit Mullzustand. *Forstarchiv*, **15**, 96-111.
- ZIMKA J.R., STACHURSKY A., 1976. Regulation of C and N transfer to the soil of forest ecosystems and the rate of litter decomposition. *Bull. Acad. pol. Sci., Ser. Sci. biol.*, cl 2, **24**, 127-132.