



UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL
INSTITUT DE BIOLOGIE
LABORATOIRE SOL & VÉGÉTATION
-
LABORATOIRE D'ÉCOLOGIE FONCTIONNELLE

DES FORMES D'HUMUS AU BOIS MORT
ET
DU BOIS MORT AUX FORMES D'HUMUS

-
CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DES FORMES D'HUMUS ET DES COMMUNAUTÉS LOMBRICIENNES EN
ZONE FORESTIÈRE SUBALPINE, AVEC UNE EMPHASE PARTICULIÈRE SUR LE BOIS MORT

THÈSE

Présentée pour l'obtention du grade de Docteur ès Sciences

par

DYLAN TATTI

Jury :

Professeur Jean-Michel Gobat, directeur de thèse (UniNe, Neuchâtel)
Dr Claire Le Bayon, co-directrice de thèse (UniNe, Neuchâtel)
Dr Giacomo Sartori (Museo Tridentino di Scienze Naturali, Trento I)
Professeur Markus Egli (UniZH, Zurich)
Dr Saskia Bindschedler (UniNe, Neuchâtel)

Saint-Romain – Ayent (VS), le 19 septembre 2016



IMPRIMATUR POUR THESE DE DOCTORAT

**La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel
autorise l'impression de la présente thèse soutenue par**

Monsieur Dylan Tatti

Titre:

**“Des formes d’humus au bois mort et
du bois mort aux formes d’humus”**

sur le rapport des membres du jury composé comme suit:

- Prof. hon. Jean-Michel Gobat, directeur de thèse, Université de Neuchâtel, Suisse
- Dr Claire Le Bayon, Université de Neuchâtel, Suisse
- Dr Saskia Bindschedler, Université de Neuchâtel, Suisse
- Prof. Markus Egli, Université de Zürich, Suisse
- Dr Giacomo Sartori, Museo delle Scienze, Trento, Italie

Neuchâtel, le 20 septembre 2016

Le Doyen, Prof. R. Bshary

ABSTRACT

This thesis is part of a larger research, the DecAlp project. This latter is conducted in the Italian Alps (Trentino, I) and involved numerous researchers with the shared goal of elaborating a model for wood decomposition and its incorporation into the soil. This thesis focuses mainly on the humus forms. They occupy a key role in the DecAlp project as they allow linking the aerial and the underground parts of the studied system.

A first part is devoted to the description of humus forms. Two complementary methodologies are developed at two different spatial scales and are complemented by many practical documents. These two spatial scales allow linking more easily the different research topics of the DecAlp project (ranging from watersheds and forest stands to the soil microbial communities). These methods are then applied to the study sites in order to collect data useful for the whole project.

The research tools developed for the study of humus forms can then be used to understand the ecosystem and its processes. This is illustrated throughout the manuscript by including various articles prepared for scientific publications as well as chapters accepted for a forthcoming book.

Another part of the manuscript is devoted to the lignoforms, humus forms linked to the dead wood. The proper way to describe them is explained and followed by a synthesis of the literature showing the various possible origins of lignoforms and their roles in ecosystems. A new system of classification for the lignoforms is developed and presented (including a dichotomous key). This system includes new horizons and new references. This part is completed by a database (photos, descriptions and physicochemical characteristics) for future research in this original and promising topic.

The last part of the manuscript concerns the relationships between environmental conditions (humus forms, indicator ecological values revealed by the study of vegetation, woody debris accumulations) and the earthworm communities. The various types of identified humus forms are significantly different according to their physicochemical properties. They shelter different earthworm communities which can also be influenced by the presence or absence of fine woody debris accumulations. This part demonstrates the importance of adequate descriptions of an environment and its heterogeneity in order to understand, protect and preserve ecosystem services which are useful to social, economic and cultural human well-being.

The numerous new data acquired will be useful to all the members of the DecAlp project to write a synthesis paper concerning the overall functional aspects of the studied system, including the effects of a possible global warming. The results obtained here could then be transposed to a larger scale, since the various ecosystem features described are also generally applicable to many other types of ecosystems.

Keywords: humus forms, earthworm communities, deadwood, lignoforms, woody debris, subalpine forested area, Trentino

RÉSUMÉ

Cette thèse s'inscrit dans une recherche plus vaste, le projet DecAlp. Celui-ci se déroule dans les Alpes italiennes (province de Trente) et est mené conjointement par de nombreux chercheurs. Il a pour principal objectif l'élaboration d'un modèle de décomposition et d'intégration du bois mort au sol. Cette thèse y occupe une place centrale en se concentrant sur les formes d'humus qui jouent un rôle charnière entre les parties aériennes et souterraines du système étudié.

Une première partie est consacrée à la description des formes d'humus. Deux méthodologies complémentaires sont développées à deux échelles spatiales différentes et agrémentées de nombreux documents pratiques. Ces deux échelles spatiales permettent d'effectuer plus aisément le lien entre les différentes thématiques de recherche du projet DecAlp (allant par exemple du bassin versant et du peuplement forestier aux communautés microbiennes du sol). Ces méthodes sont ensuite appliquées aux sites d'étude afin d'y collecter des données utiles à l'ensemble du projet.

Les outils de recherche ainsi développés pour l'étude des formes d'humus permettent de passer, schématiquement, du descriptif au fonctionnel. Cela est illustré tout au long du manuscrit, notamment par différents articles préparés pour publications scientifiques ainsi que par des chapitres acceptés pour un livre à paraître prochainement.

Une autre partie du manuscrit est consacrée aux lignoformes, les formes d'humus inféodées au bois mort. La manière adéquate de les décrire est développée, ainsi qu'une synthèse de la littérature expliquant les différentes origines possibles des lignoformes et leurs rôles dans les écosystèmes. Un nouveau système de classification des lignoformes est élaboré et présenté, accompagné d'une clé dichotomique. Il inclut de nouveaux horizons caractéristiques et de nouvelles références. Cette partie est complétée par une base de données (photos, descriptions et caractéristiques physico-chimiques) destinées à de futures recherches dans ce domaine original et prometteur.

La dernière partie du manuscrit concerne les relations entre les conditions environnementales (formes d'humus, valeurs écologiques indicatrices révélées par l'étude de la végétation, accumulations de débris ligneux) et les communautés de vers de terre. Les différents types de formes d'humus identifiés se distinguent significativement entre eux par leurs propriétés physico-chimiques et les communautés lombriciennes qu'ils abritent. Ces dernières sont également influencées par la présence ou non d'accumulations de débris ligneux fins. Cette partie démontre l'importance de descriptions adéquates d'un milieu et de son hétérogénéité afin de pouvoir comprendre, protéger et conserver des prestations écosystémiques essentielles à l'homme pour son bien-être social, économique et culturel.

Les nombreuses données inédites acquises permettront à l'ensemble des membres du projet DecAlp de réaliser prochainement un ou plusieurs articles de synthèse générale concernant les aspects fonctionnels globaux du système étudié, notamment le rapport à un éventuel réchauffement climatique. Les résultats obtenus pourront alors être transposés à une échelle plus large, étant donné que les différents processus et entités écosystémiques documentés et décrits ici sont également généralisables à de nombreux autres types d'écosystèmes.

Mots-clés : formes d'humus, communautés lombriciennes, bois mort, lignoformes, débris ligneux, milieu forestier subalpin, Trentino

AVANT-PROPOS

Moment particulier d'un parcours académique, la réalisation d'une thèse demande une certaine flexibilité afin de pouvoir jongler de manière adéquate entre vie personnelle, famille et amis et les aspects purement liés au doctorat qui, au cours de certaines périodes, peuvent allègrement empiéter sur tous les autres aspects. Fort heureusement, ces deux univers peuvent également marcher de manière commune, conduisant ainsi à faire participer plus ou moins activement ses proches à certains processus de la thèse ou encore à l'établissement d'un réel réseau de nouvelles connaissances et amis au sein même du monde académique.

Cette dualité est également bien présente dans le manuscrit dont il est ici question. La thèse réalisée et présentée ici est à la fois une petite brique au sein d'un projet international bien plus vaste, mais aussi et surtout un accomplissement personnel effectué sur un peu plus de 3 ans et demi de ma vie. Ces deux aspects se concrétisent notamment dans le présent manuscrit par l'utilisation de deux langues, l'anglais et le français, ma langue maternelle. L'anglais sera essentiellement employé pour la rédaction de certains passages, articles ou autres posters destinés à être publiés, partagés et repris par d'autres chercheurs, notamment ceux du projet DecAlp (voir § 1.1.4 ci-dessous). L'utilisation du français sera, elle, un peu plus personnelle, privilégiée lors de certaines discussions, ainsi que pour le développement de méthodologies ou autres notices plus techniques. Ces dernières parties pourront bien entendu aisément être traduites en anglais si nécessaire. Le choix partiel de la langue française permettra également aux personnes de ma famille ainsi qu'à de nombreux amis ne parlant pas l'anglais d'avoir un aperçu concret du travail réalisé ces trois dernières années d'absence.

Enfin, des encadrés, présentés en tant que tels, seront insérés entre les principaux chapitres de ce manuscrit et rédigés de manière moins formelle que le reste de celui-ci. Ils permettront notamment de résumer les différents points et concepts importants développés au fil du texte, ainsi que de faciliter la lecture générale du manuscrit en établissant un véritable fil rouge tout au long de celui-ci.

TABLE DES MATIÈRES

1. Introduction générale	1
1.1 Le projet DecAlp	5
1.1.1. Résumé du projet	5
1.1.2 Questions de recherche	6
1.1.3 Résultats escomptés et perspectives	7
1.1.4 Subdivision du travail	8
1.1.4.1 WP1 : faune du sol et formes d'humus	8
1.1.4.2 WP2 : microbiologie du sol	9
1.1.4.3 WP3 : débris ligneux grossiers	9
1.1.4.4 WP4 : modélisation	9
1.2 Zone d'étude	9
1.3 Positionnement de la présente thèse au sein du projet DecAlp	10
 2. Sites, sous-sites et composition floristique	 13
2.1 Introduction	17
2.2 Sites et sous-sites	17
2.2.1 Design expérimental général	17
2.2.2 Compositions floristiques	17
2.3 Publications et communications orales	20
 3. Les formes d'humus de type « terroformes » et leur description	 45
3.1 Introduction	49
3.1.1 Identification des formes d'humus	49
3.1.2 De la classification des formes d'humus aux fonctions de l'écosystème	51
3.1.3 De l'importance d'une bonne description	51
3.2. Description sur le terrain	52
3.2.1 Fiche pratique de description	52
3.2.2 Application aux formes d'humus du projet DecAlp	55
3.2.3 Publications et communications orales	55
3.3 Description par la méthode des petits volumes	57
3.3.1 Introduction	57
3.3.2 Matériel et méthodes	59
3.3.2.1 Design expérimental	59
3.3.2.2 Identification macromorphologique des formes d'humus	59
3.3.2.3 Échantillonnage par la méthode des petits volumes	59
3.3.2.4 Identification et quantification des macrorestes	59
3.3.2.5 Statistiques	60
3.3.3 Résultats	61
3.3.3.1 Descriptions macromorphologiques des formes d'humus	61
3.3.3.2 Fiches pratiques et photos concernant les macrorestes	61
3.3.3.3 Profils obtenus par l'application de la méthode des petits volumes ...	61
3.3.3.4 Comparaison entre les types d'horizons et leurs compositions (macrorestes)	64
3.3.3.5 Relation entre la composition d'un horizon et son appartenance à un type de forme d'humus ou à un site d'étude	65

3.3.4 Discussion	66
3.3.4.1 Nouvelles données	66
3.3.4.2 Lien entre couches analysées et horizons identifiés	66
3.3.4.3 Lien entre couches analysées et types de formes d'humus	67
3.3.4.4 Lien entre couches analysées et sites d'études	68
3.3.4.5 Représentations graphiques	68
3.3.5 Conclusion et perspectives	69
 4. What does « lignoform » really mean ?	73
Summary	75
Résumé	75
4.1 Introduction	77
4.2 Characterisation of deadwood on the field	79
4.2.1 Categories of deadwood	79
4.2.2 States of decomposition	81
4.3 Deadwood in ecosystems	83
4.3.1 From the falling tree to the integration into the soil	83
4.3.1.1 The three stages model	83
4.3.1.2 Influencing factors	83
4.3.2 Roles of deadwood in ecosystems	84
4.4 Deadwood and humus forms	85
4.4.1 What is it all about ?	85
4.4.2 Field description	85
4.4.2.1 General consideration	85
4.4.2.2 Ecological conditions	85
4.4.2.3 How to open a lignoform profile ?	85
4.4.2.4 Sampling	86
4.4.2.5 Examples of freshly opened lignoform profiles	86
4.4.3 Diagnostic horizons	88
4.4.3.1 Woody horizons	88
4.4.3.2 Prefixes and suffixes	88
4.4.4 Lignoforms classification	91
4.4.4.1 A brand new topic	91
4.4.4.2 Distinction between lignoforms and other humus forms	91
4.4.4.3 Non-lignoform humus form with a WLSu and/or WLb horizon ...	92
4.4.4.4 Lignoforms	93
4.4.4.4.1 Epiceno(-lignoform)	93
4.4.4.4.2 Epihebe and Epipresby(-lignoform)	94
4.4.4.4.3 Endodryo(-lignoform)	95
4.4.4.4.4 Endoglypho(-lignoform)	96
4.4.4.4.5 Endomalaco(-lignoform)	97
4.4.4.4.6 Bothrio(-lignoform)	98
4.4.4.5 Overview of the different humus forms linked to deadwood	99
4.5 Conclusion and perspectives	101
4.6 Identification key for the lignoforms	103

5. Earthworm communities and relationships with their environment, through the study of humus forms and woody debris in a subalpine forested area (Trentino, I) .. 107

Abstract	109
Résumé	110

5.1 Introduction	111
5.2 Material and methods	113
5.2.1 Study area	113
5.2.2 Sampling design	113
5.2.3 Earthworms sampling	114
5.2.4 Humus forms identification	115
5.2.5 Ecological indicator values	115
5.2.6 Soil temperature measurements	115
5.2.7 Statistics	116
5.3 Results	117
5.3.1 Earthworms	117
5.3.2 Humus forms	119
5.3.3 Ecological indicator values	120
5.3.4 Humus forms and ecological indicator values	121
5.3.5 Earthworms and fine woody debris	122
5.3.6 Earthworms and humus forms	123
5.4 Discussion	125
5.4.1 New data	125
5.4.2 Ecological indicator values and humus forms	125
5.4.3 Earthworm populations	126
5.4.4 Accumulations of fine woody debris and earthworms' behaviour	128
5.5 Highlights, conclusions and perspectives	130
5.5.1 Earthworms and humus forms	130
5.5.2 Earthworms, woody debris and spatial heterogeneity – ecosystem services	130
5.5.3 Earthworms and global change	131
5.5.4 Conclusions and perspectives	132

6. Discussion, synthèse générale, conclusions et perspectives 133

6.1 Introduction	135
6.2 Limites	135
6.2.1 Délimitation du cadre et des objets d'étude	135
6.2.2 Limites méthodologiques	136
6.2.3 Ouverture et redéfinition des limites	137
6.3 Approche multiscalaire	138
6.3.1 Approche spatiale multiscalaire	138
6.3.2 Approche temporelle multiscalaire	139
6.4 Dynamiques	140
6.4.1 Approche spatio-temporelle multiscalaire et dynamiques de l'écosystème	140
6.4.2 Attracteurs	141
6.4.3 Un exemple de dynamique particulière liée aux lignoformes	141
6.4.4 Quelques considérations concernant l'effet des changements climatiques	142
6.5 Mot(s) de la fin	143

Remerciements	145
---------------------	-----

Bibliographie	147
---------------------	-----

1. INTRODUCTION GÉNÉRALE



D. Tatti, 2012

Ce premier chapitre est consacré à la présentation du projet DecAlp. Ce projet international rassemblant des chercheurs de domaines variés, au sein d'une équipe composée de quatre groupes de travail, a pour vocation première l'élaboration d'un modèle de décomposition du bois et de son incorporation au sol.

Afin de pouvoir rassembler l'ensemble des données nécessaires à la réalisation de cet objectif, le projet DecAlp compte sur la participation et la coopération de nombreux chercheurs étudiant des thématiques à la fois variées et précises.

La subdivision des tâches et les spécificités de chaque groupe de travail sont présentées ci-dessous, ainsi que les principales questions de recherche, les résultats escomptés et les perspectives.

La zone d'étude où se déroule ce projet est également rapidement exposée et sera détaillée davantage plus en avant dans le texte.

Enfin, ce chapitre se termine sur la présentation de la thèse dont il est ici question, ses objectifs et son intégration dans l'ensemble du projet DecAlp.

1.1 LE PROJET DECALP

La structure générale du § 1.1 ainsi que de nombreuses informations y figurant proviennent du document de travail de Gobat et al. (2011). Les principales lignes de ce document ont ici été reprises et incrémentées.

1.1.1 RÉSUMÉ DU PROJET

La présente thèse s'inscrit dans le contexte d'un projet financé en partie par le Fonds National de la Recherche Scientifique Suisse (FNS) et intitulé « *Effect of climate on coarse woody debris decay dynamics and incorporation into the soils of forested Alpine areas* » (DecAlp), pouvant se traduire en français par « Effet du climat sur la dynamique de décomposition et d'intégration des débris ligneux grossiers au sol en zone forestière subalpine ». Le projet DecAlp est réalisé dans le cadre du programme international FNS-DACH (Allemagne, Autriche, Italie et Suisse). La figure 1 en présente le logo officiel.



Figure 1. Logo officiel du projet DecAlp.

Le bois mort est depuis longtemps considéré comme jouant un rôle primordial dans la majorité des écosystèmes terrestres (lieu de stockage du carbone, haut lieu de biodiversité, stabilisation des pentes, ...) (Graham, 1925; Savely, 1939 ; Maser & Trappe, 1984). Bien que maillon essentiel du cycle du carbone en forêt (Malmsheimer et al., 2011), les processus d'intégration du bois mort au sol demeurent cependant très peu étudiés (Brändli, 2010; Russell et al., 2014) (voir § 4.)

En combinant approche empirique et approche expérimentale *in situ*, ce projet s'intéresse aux processus de décomposition et d'intégration des débris ligneux grossiers (ou CWD, *coarse woody debris*) au sol *via* l'épisolum humifère, par l'action des organismes vivants et en tant que fonction du climat.

L'objectif global du projet DecAlp consiste ainsi en l'élaboration d'un **modèle de décomposition du bois mort et de son incorporation au sol**.

En vue de mieux comprendre les différentes échelles spatiales impliquées (étages de végétation, phytocénose, épisolum humifère), les activités de recherche incluses dans ce projet peuvent être groupées selon quatre « compartiments » distincts (fig. 2) : (I) débris ligneux grossiers (CWD, principalement d'Épicéa (*Picea abies* (L.) H. Karst) et de Mélèze (*Larix decidua* Mill.)), (II) formes d'humus, (III) matière organique du sol (ou SOM, *soil organic matter*) et (IV) faune du sol.

Le « cœur » de la recherche DecAlp est représenté par les formes d'humus, notamment les lignoformes - formes d'humus inféodées au bois mort (Zanella et al., 2011) – qui sont encore très peu connues et jouent un rôle de charnière entre l'apport de matière organique (sous la forme de débris ligneux) et son stockage à plus ou moins long terme dans le sol (Russell et al., 2015) (fig. 2).

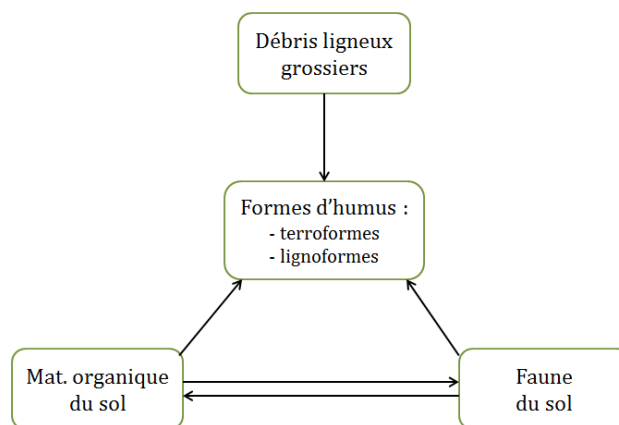


Figure 2. Présentation simplifiée du compartiment « formes d’humus » en tant que charnière essentielle entre les parties aériennes (apports de débris ligneux grossiers) et souterraines (matière organique et faune du sol) du système étudié.

Le poster « *DecAlp: an international story about woody debris, soil and climate in the Italian Alps (Trentino, Italy)* » en Annexes C résume l’ensemble de ce projet ainsi que la thématique des lignoformes. Le site Internet <http://www.decalp.org/> permet également d’obtenir davantage d’informations concernant ce projet (publications, nouvelles, adresses de contact, ...).

1.1.2 QUESTIONS DE RECHERCHE

Les principales questions de recherche du projet DecAlp sont les suivantes :

Climat

- Quel est l’effet du climat sur la décomposition et l’intégration des débris ligneux grossiers dans les sols en milieux subalpin et alpin ?

Échelles spatio-temporelles

- Quelles sont les échelles temporelles impliquées dans les mécanismes de décomposition et d’intégration dans le sol en tant que fonction du climat ?
- À quelle vitesse les débris ligneux grossiers sont-ils incorporés dans les différentes fractions de la matière organique du sol ?

Formes d’humus, matière organique et faune du sol

- De quelle manière les produits résultant de la décomposition des débris ligneux grossiers sont-ils stabilisés ?
- Quels sont les liens entre les mécanismes de décomposition de la matière organique et la distribution spatiale des formes d’humus ?
- Dans quelle mesure les formes d’humus peuvent-elles être corrélées aux organismes du sol (mésafaune et microbiologie), permettant de la sorte une extrapolation spatiale à différentes échelles ?

1.1.3 RÉSULTATS ESCOMPTÉS ET PERSPECTIVES

Les nombreuses données préexistant pour la zone étudiée (voir § 1.2) (profils de sols et caractérisation des propriétés chimiques et minéralogiques de leurs horizons, cartes topographiques, météorologiques et floristiques (peuplements forestiers) (Egli et al., 2006 ; Aberegg et al., 2009)), et servant de base à la présente étude, seront complétées en combinant une approche empirique descriptive et des expérimentations *in situ* (par l'utilisation de mésocosmes disposés sur chaque station). Les différentes données collectées sur le terrain ou en laboratoire auront trait à une vaste gamme de thématiques et correspondront à différentes échelles spatio-temporelles : analyses physico-chimiques de la matière organique, isotopes stables, microbiologie, faune du sol (épigée et endogée), formes d'humus (incluant les lignoformes), pédologie, phytosociologie, dendrochronologie, foresterie, télédétection, cartographie, modélisation.

Ainsi, pour le système « décomposition et intégration du bois mort » (fig. 3), les données collectées permettront d'approfondir la connaissance :

- des différents éléments de ce système (bois mort, formes d'humus, matière organique du sol, ...),
- des processus dynamiques intra-compartiments,
- des processus dynamiques inter-compartiments.

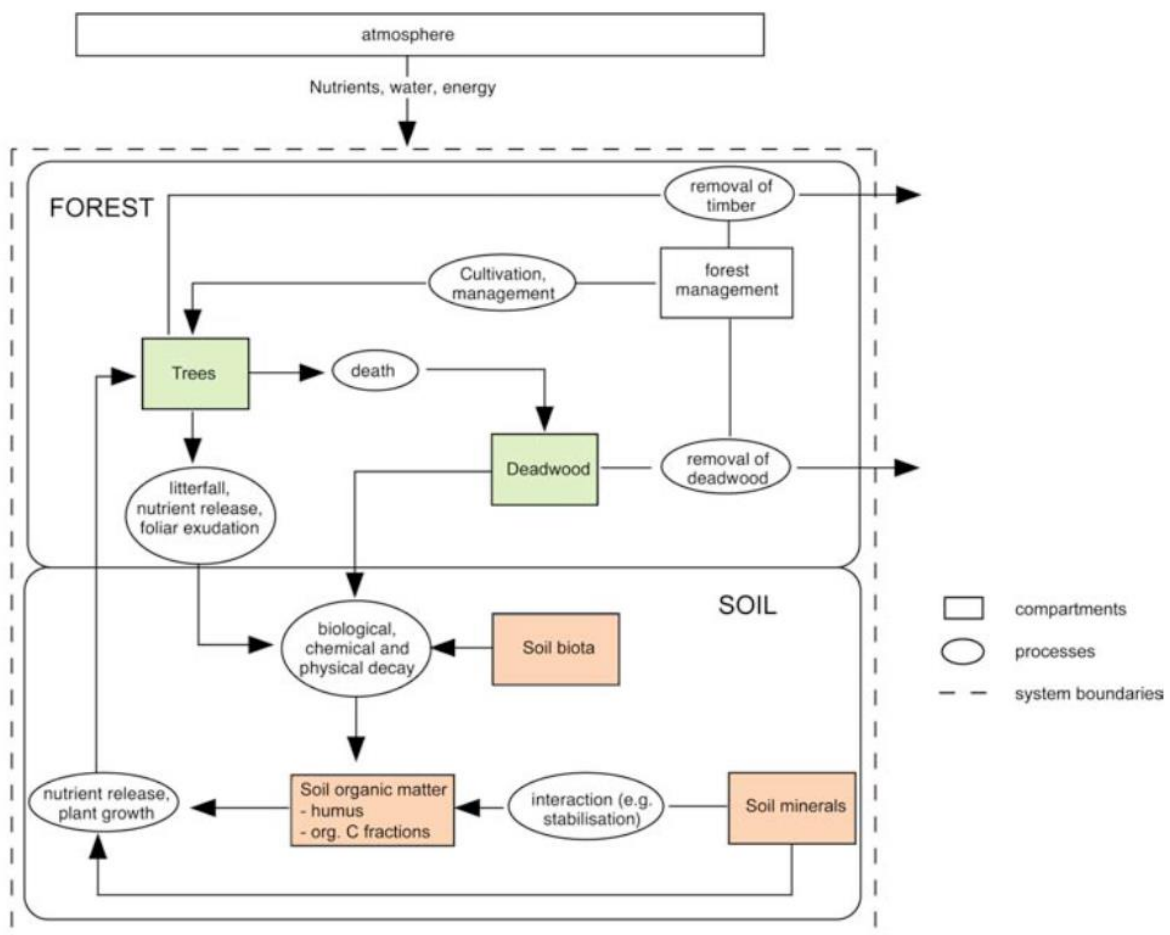


Figure 3. Schéma simplifié du système étudié, d'après Gobat et al. (2011). Le compartiment « formes d'humus », présenté dans la figure 2 comme charnière essentielle entre la partie aérienne et souterraine du système étudié, peut ici se placer schématiquement sur la ligne séparant ces deux compartiments.

Enfin, les nouvelles connaissances systémiques acquises permettront la création d'un modèle global des processus étudiés, fondé lui-même sur trois sous-modèles :

- sous-modèle du fonctionnement à l'échelle de chaque station,
- sous-modèle régional de la distribution des formes d'humus.
- sous-modèle régional concernant les débris ligneux grossiers,

Le but de cette modélisation est de mettre en évidence les lois générales de la décomposition des débris ligneux grossiers, en lien avec le changement climatique.

Les résultats escomptés et perspectives de ce projet sont notamment les suivants :

- Obtenir une meilleure compréhension des processus de décomposition des débris ligneux grossiers, de leur intégration et de la stabilisation de la matière organique à plus ou moins long terme dans les sols. Tout cela en relation avec les changements climatiques, permettant ainsi d'approfondir les connaissances liées au cycle du carbone en milieu terrestre.
- Augmenter les connaissances sur la réponse de la biodiversité aux facteurs climatiques et autres perturbations environnementales.
- Comblar les lacunes actuelles dans la connaissance du fonctionnement combiné du sol et de l'épisolum humifère, notamment en vue de renforcer les bases politiques dans ce domaine (conservation, prestations écosystémiques, ...).
- Améliorer les connaissances et concepts établis liés aux changements pouvant survenir en paysage montagneux (de type méditerranéen jusqu'en haute montagne), suite aux changements climatiques.
- Obtenir de nouvelles connaissances concernant les formes d'humus (micro- et macromorphologie), notamment pour les lignoformes, des formes d'humus inféodées au bois mort et encore très peu étudiées jusqu'à aujourd'hui.
- Acquérir de nombreuses données de base dans des domaines scientifiques variés (formes d'humus, pédologie, microbiologie, faune du sol, phytosociologie, ...), majoritairement en milieu forestier subalpin.

1.1.4 SUBDIVISION DU TRAVAIL

Afin de pouvoir couvrir efficacement les différentes thématiques traitées et répondre aux questions de recherche, l'ensemble du projet DecAlp est subdivisé en différents « work packages » (WPs) représentant des unités fonctionnelles de travail. Ils sont présentés succinctement ci-dessous avec les principaux instituts en charge de chacun d'entre eux.

1.1.4.1 WP1 : FAUNE DU SOL ET FORMES D'HUMUS

Ce WP est mené par le Laboratoire d'Écologie Fonctionnelle (précédemment appelé Laboratoire Sol & Végétation) de l'Université de Neuchâtel (Suisse), en collaboration avec l'Institut de Biologie Appliquée du Sol (*Institute for Applied Soil Biology*) à Hambourg (Allemagne) et le Musée des sciences naturelles du Trentin (MUSE) à Trente (Italie).

Il se concentre essentiellement sur l'acquisition de données concernant les formes d'humus et la faune du sol. Une fois combinées avec les autres WPs, les données acquises permettront

d'apporter de nouvelles connaissances concernant les relations entre le sol et la végétation (échelle « macro »), les formes d'humus (échelle « méso » et principal carrefour de l'écosystème) et l'activité microbienne (échelle « micro ») en fonction du climat.

1.1.4.2 WP2 : Microbiologie du sol

Ce WP est mené par l'Institut de Microbiologie de l'Université d'Innsbruck (Autriche) en collaboration avec le Département d'Agroalimentaire et de Sciences Environnementales (DiSPAA) de l'Université de Florence (Italie).

Le principal but de ce WP est d'approfondir qualitativement et quantitativement les connaissances concernant la structure et la fonction des communautés microbiennes impliquées dans la décomposition du bois mort le long des climoséquences étudiées (§ 1.2).

1.1.4.3 WP3 : DÉBRIS LIGNEUX GROSSIERS

Ce WP est dirigé conjointement par l'Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage (WSL, Suisse) et par le Département de Géographie de l'Université de Zurich (Suisse).

Le principal but de ce WP est d'étudier les mécanismes de décomposition des débris ligneux grossiers (également appelés CWD, pour *coarse woody debris*) et leur incorporation dans l'épisolum humifère au sein des différentes stations étudiées.

1.1.4.4 WP4 MODÉLISATION

Ce WP est dirigé par l'Institut de Géographie de l'Université d'Osnabrück (Allemagne).

Le principal but de ce WP est d'utiliser les données fournies par les différents WPs afin de pouvoir modéliser et prédire les processus de décomposition se déroulant à différentes échelles spatio-temporelles.

Cela permet ainsi de pouvoir mieux comprendre les effets du climat, de la topographie, des propriétés du sol et de la végétation sur les processus de décomposition, ainsi que les relations existant entre ces différents compartiments. Les corrélations existant entre la pédofaune, les propriétés du sol, les formes d'humus et les processus de décomposition seront aussi examinées.

1.2 ZONE D'ÉTUDE

Les sites étudiés sont localisés dans la province de Trente au nord de l'Italie, au sein de deux vallées sèches intra-alpines (Val di Rabbi & Val di Sole) (fig. 4). Le climat de type tempéré continental à subcontinental (Costantini et al., 2013) y joue un rôle important, et évident (Gobat et al., 2011), sur les propriétés du sol et de la végétation.

Les sols s'y trouvant varient principalement en fonction de l'altitude, allant de *Haplic Cambisols* (*Dystric*) et *Umbric Podzols* jusqu'à des *Albic Podzols*, *Entic Podzols* et *Umbric Podzols* pour les sites situés au-delà de la limite supérieure de la forêt (Sartori & Mancabelli, 2009). Ils se sont développés à partir de roche et de matériel parental siliceux, constitués essentiellement de paragneiss, d'orthogneiss, de micaschistes et de phyllites (Aberegg et al., 2009).

Les sites, au nombre de dix, possèdent une forêt naturelle de conifères dominée principalement par *Picea abies* (L.) H. Karst. et *Larix decidua* Mill. Ils ont été sélectionnés le long d'une

toposéquence s'étalant de 1000 à 2200 mètres d'altitude, en face Nord et en face Sud. Cela permet ainsi de refléter un certain gradient climatique (**climoséquence**, approche synchronique), particulièrement utile pour les projets de modélisation réalisés par le WP4 (§ 1.1.4.4).

Plusieurs études ont déjà été conduites entièrement ou en partie sur ces sites considérés comme globalement comparables du point de vue de leur matériel parental, de leur sols, ainsi que par leur végétation et leur topographie (voir par exemple Egli et al., 2006, 2008, 2009; Petrillo et al., 2015, 2016). Ces stations et leur végétation sont présentées de manière plus détaillée au § 2.

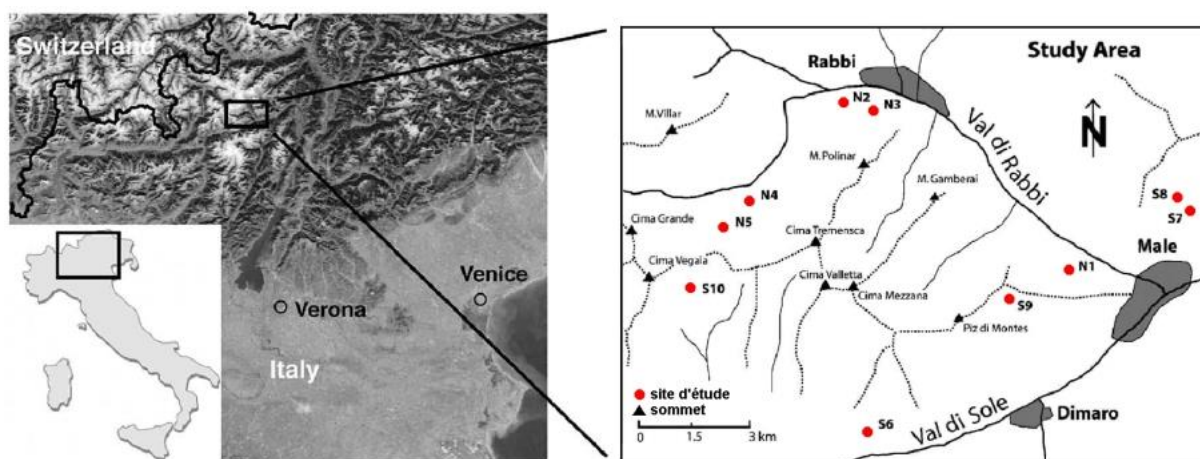


Figure 4. Situation générale des sites d'étude et vue plus détaillée. Chacun des dix sites est indiqué par un point rouge (1 à 10). Les sites exposés au nord sont signalés par la lettre « N », ceux au Sud par la lettre « S ». Modifié depuis Egli et al., 2006.

1.3 POSITIONNEMENT DE LA PRÉSENTE THÈSE AU SEIN DU PROJET DECALP

Cette thèse constitue la base du WP1 (voir § 1.1.4.1) et la forme d'humus est au cœur du système étudié par le projet DecAlp (fig. 2). Le principal but de cette thèse par rapport à ce projet est donc de décrire sur chacune des stations étudiées : (i) Les différentes formes d'humus, ceci à plusieurs échelles de description, de la description « classique » de terrain (voir § 3.2) jusqu'à une description plus fine par l'application de la « méthode des petits volumes » (voir § 3.3.), permettant ainsi d'effectuer plus aisément le lien entre les différentes échelles spatiales considérées au sein de ce projet ; (ii) Les communautés lombriciennes (qualitativement et quantitativement) (voir § 5.), celles-ci étant d'une importance particulière pour la compréhension de la dynamique des sites étudiés ; (iii) La végétation (voir § 2.2.2), celle-ci agissant à la fois en tant que cadre d'étude, notamment par son importante contribution à la structuration du milieu, et comme source essentielle de matière organique.

Les nombreuses données ainsi générées sont essentielles pour l'ensemble du projet car elles permettront : (i) d'avoir une base de travail commune pour l'ensemble des différents travaux liés au projet DecAlp (description du cadre d'étude) et (ii) d'alimenter les différents modèles réalisés pour l'ensemble de la zone d'étude (WP4).

A cet objectif principal s'ajoutent également des questions de recherche, développées au fil des chapitres telles que : (i) Les valeurs écologiques indicatrices obtenues par l'étude de la végétation permettent-elles de mieux appréhender certains processus et témoins de la décomposition *in*

situ, tels que par exemple la présence et l'épaisseur des horizons OH dans les formes d'humus ? ; (ii) Est-il possible d'établir un lien entre les horizons décrits de manière morpho-fonctionnelle sur le terrain et la composition en macrorestes (décrite en laboratoire) des différentes couches présentes au sein de ces horizons ? Quels sont les liens et interactions existant potentiellement entre ces différentes échelles de description ? ; (iii) Est-il possible d'établir un système de classification à la fois pratique et flexible pour les formes d'humus inféodées au bois mort (les lignoformes) ? ; (iv) Existe-t-il un lien entre les formes d'humus, les propriétés du sol (valeurs écologiques indicatrices révélées par l'étude de la végétation) et les communautés de vers de terre ? Les accumulations de débris ligneux fins peuvent-ils également avoir une influence sur ces communautés ? Et quelles sont les interactions potentielles entre ces différentes entités de l'écosystème ?

Enfin, s'agissant d'un domaine récent et le projet DecAlp étant le contexte idéal pour approfondir cette thématique, une attention particulière (principalement qualitative) est également portée aux formes d'humus inféodées aux débris ligneux (les lignoformes, voir § 4.).

2. SITES, SOUS-SITES ET COMPOSITION FLORISTIQUE



D. Tatti, 2012

Après avoir défini à la fois les objectifs du projet DecAlp et ceux de la présente thèse, il est à présent nécessaire de délimiter et caractériser les sites sur lesquels l'ensemble des études et expérimentations seront menées au cours de ce projet.

Importante dans toute recherche, la définition rigoureuse du cadre de l'étude l'est d'autant plus dans un contexte comme celui-ci où de nombreux chercheurs travaillent conjointement sur les mêmes sites et placettes d'échantillonnage.

Ce chapitre présente le design expérimental établi et utilisé communément par l'ensemble des chercheurs du projet DecAlp.

Ce design conduit à un total de dix différents sites, eux-mêmes subdivisés en deux à trois sous-sites en fonction de la couverture herbacée et de la présence ou non de débris ligneux. Trois placettes d'échantillonnage « répliqués » ont ensuite été définies au sein des 24 sous-sites précédemment établis.

L'ensemble de cette procédure est ici clairement détaillée ainsi que la composition floristique des différentes sous-unités d'échantillonnage.

Les données récoltées et présentées agissent dès lors comme une véritable base de travail commune, pouvant être utilisée pour différentes publications.

Un exemple d'article préparé pour publication est finalement présenté (*Vegetation-based bioindication of decomposition in a high mountain environment*). Celui-ci utilise les descriptions de la végétation afin de pouvoir reconnaître et prédire certaines caractéristiques de l'écosystème considéré. Il s'agit d'un exemple concret où la réalisation de descriptions adéquates permet d'approfondir la connaissance d'un écosystème et des processus s'y déroulant.

2.1 INTRODUCTION

La délimitation et la reconnaissance précise du cadre et objet de l'étude est le premier pas indispensable à la réalisation d'un travail de recherche mené de front par de nombreux chercheurs et chercheuses d'horizons et de formations variés. Nous expliquons ci-dessous comment les différents sites (parfois aussi appelés *stations* pour les besoins relatifs à certaines publications) ont été divisés en différents sous-sites (ou *subsites*), incluant eux-mêmes différentes parcelles d'échantillonnage (ou *sampling plots*). Enfin, la composition floristique de ces différentes sous-unités est également présentée.

2.2 SITES ET SOUS-SITES

2.2.1 DESIGN EXPÉRIMENTAL GÉNÉRAL

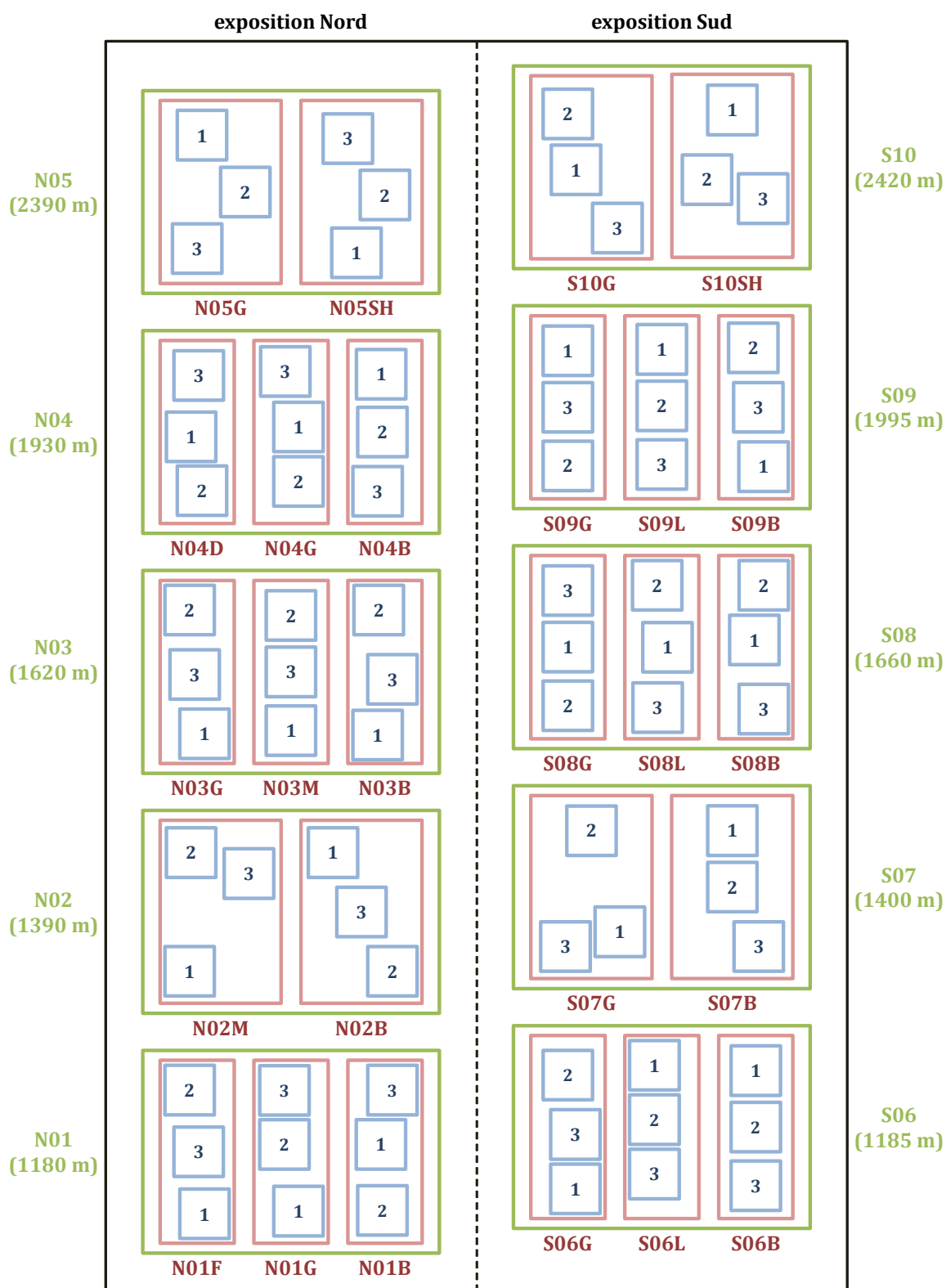
En raison de l'hétérogénéité constatée sur le terrain (par exemple topographie et strate herbacée ; voir ci-dessous), chacun des dix sites, d'une surface de 25 x 25 mètres, a été lui-même subdivisé en deux ou trois sous-sites selon les cas. Cette subdivision a été effectuée d'un commun accord entre les chercheurs du projet DecAlp lors de la campagne de terrain de l'été 2013. Les divisions ont été effectuées en fonction des principales caractéristiques visibles sur le terrain, à savoir le recouvrement et la composition de la strate herbacée, la topographie ainsi que la présence ou non d'accumulations de matériel ligneux (grossier ou fin). Ces observations prospectives ont également été complétées par quelques sondages à la pelle et/ou à la tarière lorsque cela était nécessaire. Finalement, trois parcelles d'échantillonnages similaires (agissant ici comme « répliqués ») ont été déterminées de manière aléatoire au sein de chaque sous-site.

La figure 5 présente le design expérimental général concernant les différentes unités et sous-unités d'échantillonnage utilisées communément dans le projet DecAlp. Ces dernières sont présentées en détails en Annexes A.1. Les lettres attribuées aux différents sous-sites (B, F, G, L, M et SH) ont été choisies par l'ensemble des chercheurs du projet DecAlp afin de pouvoir différencier les différents sous-sites entre eux au sein d'un même sous-site. Ainsi, les lettres correspondent à un élément abondant sur le site considéré et aisément identifiable ; B correspond à *branches* (branches), F à *ferns* (fougères), G à *grass* (herbes), L à *litter* (litière), M à *moss(es)* (mousse(s)) et SH à *shrubs* (buissons). Quelques exemples concrets sont donnés ci-dessous (figures 6 à 11).

Il est à noter que : (i) les sites N05 et S10 se situent au-dessus de la limite de la forêt et ne comprennent donc pas de sous-stations avec d'importantes accumulations de débris ligneux, (ii) les sites N02 et S07 présentent une couverture herbacée relativement homogène et ne comprennent donc que deux différents types de sous-sites et (iii) l'attribution des sous-sites au sein du site N04 a également été effectuée en fonction de l'altitude ; ainsi, les sous-sites de type D présentent une végétation relativement comparable à ceux de type G (*grass*), mais se situent à une altitude légèrement moindre (D pour *down*).

2.2.2 COMPOSITIONS FLORISTIQUES

Un aperçu des différentes sous-unités d'échantillonnage ainsi que de la composition floristique de chaque site est présenté en Annexes A.1.1 et A.1.2.



préparés pour publication en raison des besoins éditoriaux spécifiques à chacun d'entre eux. En pareil cas, la nouvelle terminologie est indiquée dans le texte. Les dix sites (N01 à N05 et S06 à S10) sont encadrés en vert et leur altitude moyenne indiquée. Les sous-sites sont indiqués en rouge, les trois placettes d'échantillonnage au sein de chacun de ceux-ci sont indiquées en bleu.



Figure 6. Aperçu de la placette d'échantillonnage N03B2 présentant une accumulation de débris ligneux, le 20 juillet 2014. D. Tatti.



Figure 7. Aperçu de la placette d'échantillonnage N01F1 présentant de nombreuses fougères, le 1er juillet 2013. D. Tatti.



Figure 8. Aperçu de la placette d'échantillonnage N03G3 présentant une importante strate herbacée, le 13 août 2013. D. Tatti.



Figure 9. Aperçu de la placette d'échantillonnage S06L1 dominée par de la litière de conifères, le 2 juillet 2013. D. Tatti.



Figure 10. Aperçu de la placette d'échantillonnage N03M1 présentant une importante strate bryophytique, le 11 août 2013. D. Tatti.



Figure 11. Aperçu de la placette d'échantillonnage S10SH1 présentant de nombreux buissons, le 18 juillet 2014. D. Tatti.

2.3 PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS ORALES

Les données acquises concernant la végétation (et dans une moindre mesure également les données concernant les formes d'humus, voir § 3.) ont servi de base à l'élaboration de l'article présent en page 21 (*Vegetation-based bioindication of decomposition in a high mountain environment*, état du 15.07.2016) et à la communication orale effectuée à la 46^{ème} Réunion Annuelle de la Société Écologique d'Allemagne, d'Autriche et de Suisse (*46th Annual Meeting of the Ecological Society of Germany, Austria and Switzerland*). Le résumé de cette communication figure en Annexes D.1.

1 **Vegetation-based bioindication of decomposition in a high mountain environment**

2 Kerstin Anschlag^{a,*}, Dylan Tatti^b, Niels Hellwig^a, Giacomo Sartori^c, Jean-Michel Gobat^b, Gabriele Broll^a

3 ^a *Institute of Geography, University of Osnabrueck, Seminarstraße 19ab, 49074 Osnabrueck, Germany*

4 ^b *Functional Ecology Laboratory, University of Neuchâtel, Rue Emile-Argand 11, 2000 Neuchâtel,*
5 *Switzerland*

6 ^c *MUSE, Corso del Lavoro e della Scienza 3, 38122 Trento, Italy*

7 * Corresponding author. *E-mail address:* kerstin.anschlag@uni-osnabrueck.de (K. Anschlag).

8

9 **Abstract**

10 In high mountain forests, decomposition processes show a high spatial variability, expressed in
11 patterns of humus forms and reflected in the thickness of the OH horizon as part of humus forms.
12 Information on these patterns is often scarce, because field data on humus forms is difficult to obtain
13 in high mountains due to limited accessibility. Our aim is to identify robust and time-efficient
14 methods to use vegetation parameters as indicators of humus forms and thus of decomposition.

15 Forests dominated by *Picea abies* (L.) H. Karst. and *Larix decidua* Mill. were studied in the Province of
16 Trento, Italian Alps, between ca. 900 and 2200 m a.s.l.. Vegetation relevés and humus forms were
17 recorded at 152 plots. The vegetation parameters tested for their suitability as indicators of OH
18 thickness encompass mean Landolt indicator values of the herb layer (both unweighted and cover-
19 weighted) as well as parameters of vegetation structure derived from the relevés.

20 Relations between OH thickness and mean Landolt indicator values are strongest for the soil reaction
21 value, followed by the indicator values for humus and for nutrients. Generally, weighting with species
22 cover reduces the indicator quality of mean Landolt indicator values for OH thickness. The strongest

relationships between OH thickness and vegetation structure are found for the cover of forbs (excluding graminoids and ferns) and of Ericaceae in the herb layer.

Regression models predicting OH thickness based on vegetation structure have slightly less predictive power than models based on Landolt indicator values. However, when also including data on topography and on forest structure at an area scale (from vegetation maps and forest inventories) in the models, vegetation structure derived from relevés is an equally good predictor as Landolt indicator values.

We conclude that Landolt indicator value analysis can produce quick and fairly reliable information on thickness of the OH horizon and hence on decomposition. If no relevé data are available, a field estimation of the cover values of certain easily distinguishable herb layer species groups is much faster than a vegetation survey with consecutive indicator value analysis and might be a feasible way of quickly indicating decomposition.

Keywords: Landolt indicator values, Humus form, OH horizon, Forest ecosystem, Montane forest, Italian Alps

1. Introduction

Decomposition is one of the central components of terrestrial ecosystem functioning, being connected to producing, consuming and decomposing organisms likewise (Gessner et al., 2010). Decomposition conditions are expressed as humus forms (e.g. Ponge, 2013). In forest ecosystems, humus forms are distinguished by the occurrence of various organic layers (OL = unaltered litter, OF = fragmented residues, OH = humified residues) and by features of the uppermost mineral horizon (Ad-hoc Arbeitsgruppe Boden, 2005; Gobat et al., 2010). Especially the presence of an OH horizon is crucial in order to differentiate between humus forms (Broll et al., 2006). Mull humus forms are characterized by the incorporation of dead organic matter into the mineral soil, which indicates high soil biological activity. Hence, they do not have an OH horizon. In contrast, moder/mor humus forms

47 are characterized by the accumulation of humified organic matter as OH horizon above the mineral
48 soil, indicating low soil biological activity. Humus forms and hence decomposition are therefore
49 reflected in the thickness of the OH horizon, ranging from absent across discontinuous to continuous
50 OH horizons along a gradient of increasing mean OH thickness.

51 In high mountains, environmental conditions are highly heterogeneous. The influence of elevation
52 and slope aspect on humus forms has been demonstrated (e.g. Egli et al., 2006, 2009; Carletti et al.,
53 2009; Bonifacio et al., 2011; Ascher et al., 2012). Moreover, decomposition shows a high small-scale
54 variability related to microtopography (Bednorz et al., 2000; Hiller et al., 2002, 2005). Due to limited
55 accessibility of mountainous areas, data on humus forms are comparatively scarce. Therefore, the
56 use of proxies that have been mapped for a long time or that are more easily acquirable, like e.g.
57 vegetation features, can be helpful to assess decomposition conditions, particularly in mountains (Li
58 et al., 2010; Ponge et al., 2014). For example, Bednorz et al. (2000) have found a distinct small-scale
59 interrelationship of vegetation and humus forms in the forest-alpine ecotone in the Swiss Alps.

60 Species indicator values (e.g. Ellenberg et al., 1992) are frequently used to deduce environmental
61 conditions from vegetation data. Specific indicator values for the flora of the Alps have been
62 described by Landolt et al. (2010). Their overall applicability has been proven in many studies (e.g.
63 Scherrer and Körner, 2011; Küchler et al., 2015; Nieto-Lugilde et al., 2015). One of the Landolt
64 indicator values (LIVs) that Landolt et al. (2010) list is the humus value (LIVh), estimating the total
65 amount of dead organic material in or on the soil. Although Landolt et al. (2010) point out that these
66 humus values are not intended to distinguish between humus forms, our aim is to test for a
67 connection between them.

68 Moreover, previous research has shown that Ellenberg indicator values (Ellenberg et al., 1992) for
69 soil reaction and for nutrients have an indicator function for humus forms in forest ecosystems of
70 northern Germany (Möller, 1997). Another intention of the present study is therefore to investigate
71 the relation between Landolt indicator values for soil reaction (LIVr) and for nutrients (LIVn) and

72 humus forms in the study area. To our knowledge, the predictive power of Landolt indicator values
73 for humus forms has so far not been tested.

74 In spite of their ordinal scale, calculating mean indicator values of vegetation relevés is common
75 practice and has often provided valuable results (Diekmann, 2003). However, it depends on various
76 factors whether a qualitative (unweighted presence-absence data) or a quantitative (e.g. cover- or
77 abundance-weighted data) approach is useful when calculating mean values. For instance, while
78 weighting with quantitative data is recommended in species-poor habitats, it is advisable to use
79 qualitative data in case of observer-related or inter-annual variability within the data set (Schaffers
80 and Sýkora, 2000; Diekmann, 2003). As both of these criteria apply to our data, we aim to compare
81 both approaches.

82 The use of indicator values can be problematic in case of low species numbers or low cover values.
83 For instance, Landolt (1977) claims that a least 11 species and 10 % total cover in the respective
84 vegetation layer are needed for an indicator analysis. These criteria are frequently not met in
85 coniferous forests with a poorly developed herb layer, which is often found e.g. in our study area.
86 Moreover, indicator value analysis is normally performed exclusively on ground layer species, due to
87 frequent anthropogenic influence on tree species composition (Diekmann, 2003). In addition,
88 indicator value analysis requires relevé data which in some cases might not be available because of
89 lack of time and/or species knowledge. We hence also aim to identify parameters other than
90 indicator values (and preferably quickly to obtain) that enable a deduction of humus form from
91 vegetation. For instance, it is well known that litter quality differs between plant growth forms
92 (Dorrepaal, 2007; Cornwell et al., 2008), which has a major influence on the formation of humus
93 forms in mountain forests (e.g. Bernier and Ponge, 1994; Bernier and Gillet, 2012; Ponge, 2013).
94 Furthermore, humus form has been shown to be related to vegetation cover in general and shrub
95 and tree density in particular (Descheemaeker et al., 2009). We thus aim to test for the applicability

96 of structural vegetation parameters extracted from relevés (or quickly mapped in the field) as
97 indicators of humus forms.

98 Vegetation relevés are often available from large vegetation databases. Nonetheless, the data they
99 provide is at point scale (from now on called “relevé scale”). Where data at an area scale is available,
100 e.g. vegetation maps or forest inventory data, their use might help to predict humus forms. We
101 therefore aim to test the usefulness of exemplary area scale data for the study area.

102 Specifically, we address the following questions:

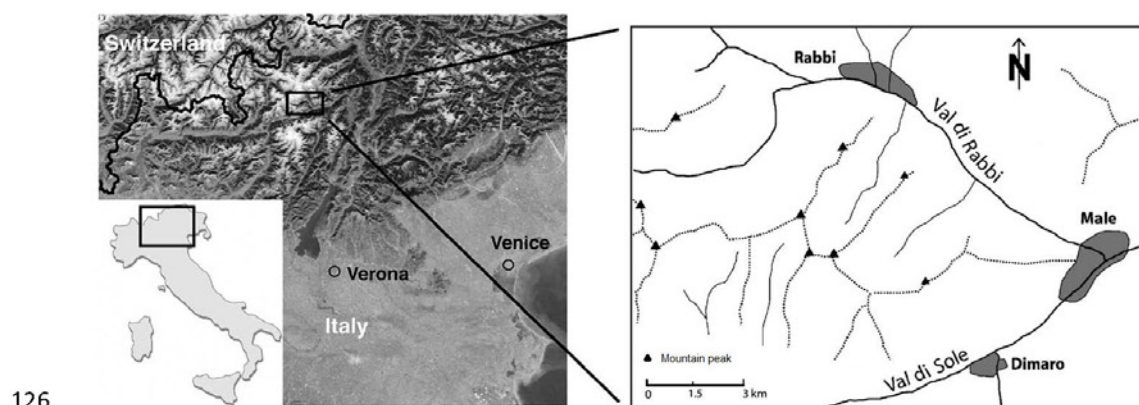
- 103 – Is the mean herb layer Landolt indicator value for humus (LIVh) applicable as indicator of OH
104 thickness in the study area?
- 105 – How well suited are other mean herb layer Landolt indicator values (LIVs), especially regarding soil
106 reaction (LIVr) and nutrients (LIVn), as indicators of OH thickness in the study area?
- 107 – Does weighting with species cover improve the indicator quality of the mean herb layer LIVs for
108 OH thickness?
- 109 – Can parameters of vegetation structure (extracted from relevés) serve as indicators of OH
110 thickness?
- 111 – Can area scale data on forest structure be used to indicate OH thickness?

112 2. Material and Methods

113 2.1. Study area

114 The study area is situated in the Autonomous Province of Trento in the northern Italian Alps. It
115 encompasses the forested mid-elevation areas (ca. 950 to 2200 m a.s.l.) of the Alpine valleys Val di
116 Sole and Val di Rabbi (Fig. 1). The climate in the study area is temperate continental to
117 subcontinental (Costantini et al., 2013), with local climatic conditions depending on elevation, slope
118 aspect and slope angle. Parent material is siliceous and dominated by paragneiss, schists, phyllites
119 and orthogneiss (Aberegg et al., 2009). Soil classes primarily differ with elevation. Below ca. 1900 m

120 a.s.l., Haplic Cambisols (Dystric) and Umbric Podzols prevail, while higher elevations are dominated
 121 by Entic Podzols, Albic Podzols and Umbric Podzols (Sartori and Mancabelli, 2009). Prevailing tree
 122 species are Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.) and European larch (*Larix decidua* Mill.).
 123 According to Blasi (2010), the study area is dominated by the Larici-Piceo sigmetum/Homogyno-Piceo
 124 sigmetum, the Luzulo nemorosae-Piceo excelsae sigmetum, the Calamintho grandiflorae-Aceri
 125 pseudoplatani sigmetum and the Luzulo niveae-Quercu petraeae sigmetum.



127 **Fig. 1.** Study area in the Autonomous Province of Trento (Italy) (modified from Egli et al., 2006).

128 2.2. Experimental design

129 90 investigation sites were chosen with conditioned latin hypercube sampling (cLHS) (Minasny and
 130 McBratney, 2006; Roudier et al., 2012) according to topography and forest type in order to
 131 adequately represent the range of environmental conditions in the study area. Topographical
 132 information (e.g. elevation) is taken from a digital terrain model (DTM) with a grid with of 10 m
 133 (Aberegg et al., 2009, compiled by the Provincia Autonoma di Trento on the basis of the topographic
 134 map 1:10,000). A model of slope aspect values is derived from this DTM with the slope method by
 135 Horn (1981). Information on forest type is taken from Wagener (2014). These 90 investigation sites
 136 were sampled during July and September 2015. Eight additional investigation sites were selected
 137 based on previous research (Egli et al., 2006). They represent typical site conditions at four different

138 elevations on south and north exposed slopes, respectively. These eight sites were sampled in June
139 and August 2013. All sites are well drained (no influence of stagnic water).

140 Investigation sites with homogeneous soil cover within an area of 100 m² around the predefined site
141 coordinates were assigned one sample plot. At investigation sites with a distinct mosaic of different
142 soil cover types (neighboring patches dominated by e.g. coniferous litter, graminoids, dwarf shrubs
143 or ferns), each soil cover type which covered at least 10 % of the area of the investigation site was
144 assigned an individual sample plot. The total number of plots amounts to 152.

145 2.3. Vegetation

146 At each plot, total vegetation cover [%] (intervals of 5 % if cover ≥ 10 %, intervals of 1 % if cover <
147 10 %) was estimated visually for each vegetation layer (upper tree layer = T1, lower tree layer = T2,
148 shrub layer, herb layer, moss layer). Plot size was 100 m² for the herb layer and moss layer (in case of
149 a soil cover mosaic, patches of each soil cover type were aggregated). For tree and shrub layers, plot
150 size was 400 m². Vegetation was recorded according to the method of Braun-Blanquet (1964) using a
151 modified 8-level dominance scale (Table 1) for a visual cover estimation of each species in each
152 vegetation layer. Due to their small height, the following shrub species (from now on called “small
153 shrubs”) were recorded as part of the herb layer: *Juniperus communis* subsp. *communis* L., *Juniperus*
154 *communis* subsp. *alpina* Čelak., *Lonicera caerulea* L., *Rhododendron ferrugineum* L., *Vaccinium*
155 *gaultherioides* Bigelow, *Vaccinium myrtillus* L.. Nomenclature follows Aeschimann et al. (2004).
156 Bryophytes were excluded from analyses.

157 Indicator values were taken from Landolt et al. (2010). For a list of considered indicator values (LIVs)
158 and their abbreviations, see Table 2. Mean LIVs were calculated for the herb layer of each relevé,
159 both without (presence-absence data) and with cover-weighting ($mL = \sum(x_i * W_i) / \sum W_i$, with mL =
160 mean LIV, x_i = LIV of species *i* and W_i = weighting factor). Weighting factors (Table 1) essentially
161 represent the central percentage cover values of the respective dominance class. Relevés with less
162 than five herb layer species with indicator value information were excluded from analyses (cf. Ewald

et al., 2013). Tree and shrub layers were omitted from indicator value analyses (cf. e.g. Diekmann 2003).

Table 1

Cover scale (modified from Braun-Blanquet, 1964) and weighting factors for the indicator value analyses.

Dominance scale	Abundance dominance	Weighting factor
r	1-2 individuals	0.01
+	<1 % cover	0.1
1	1-<5 % cover	3
2a	5-<15 % cover	10
2b	15-<25 % cover	20
3	25-<50 % cover	37.5
4	50-<75 % cover	62.5
5	75-100 % cover	87.5

Table 2

Abbreviations of considered Landolt indicator values (LIVs).

Abbreviation	Landolt indicator value
LIVt	temperature
LIVk	continentality
LIVl	light
LIVf	moisture
LIVw	moisture variability
LIVr	reaction
LIVn	nutrients
LIVh	humus
LIVd	aeration

Vegetation structure information is partly available directly from the relevés (e.g. total cover of the various vegetation layers). For an additional characterization, cover values [%] of various groups of herb layer species were aggregated per relevé. Species were grouped according to both life strategy (as listed in Landolt et al., 2010) and taxon (Table 3); young growth of tree species (listed as phanerophytes) was excluded. Further vegetation cover values [%] that were calculated at this relevé scale were total tree cover (T1 cover + T2 cover) as well as cover of *Larix decidua* and cover of *Picea*

178 *abies*, respectively, in each T1, T2, and T1+T2. To obtain the cover value [%] of individual species, the
 179 central percentage cover values (= weighting factors, Table 1) of the respective species' dominance
 180 class were used (and summed where required).

181 **Table 3**

182 Herb layer species groups and their defining criteria.

Species group	Life strategy (Landolt et al., 2010) and/or taxon
Small shrubs	woody chamaephytes, nanophanerophytes, nanophanerophyte-hemicryptophytes; including Ericaceae
Ericaceae	only Ericaceae
Graminoids	Poaceae, Juncaceae, Cyperaceae
Ferns	Polypodiaceae, Ophioglossaceae
Forbs	herbaceous chamaephytes, geophytes, hemicryptophytes, therophytes; excluding the abovementioned graminoid and fern taxa

183

184 Forest structure data is available for the study area at an area scale, regarding forest type as well as
 185 forest density. Forest types (Wagener, 2014; based on various vegetation maps dating from 1999 to
 186 2010) form a five-level gradient from pure *Picea abies* stands across mixed *Picea-Larix* stands to pure
 187 *Larix decidua* stands on a quasi-ordinal scale (forest type classes: 1 = only spruce, 2 = mainly spruce, 3
 188 = mix of spruce and larch, 4 = mainly larch, 5 = only larch). One investigation site which was located in
 189 an area classified as "mainly deciduous trees" was omitted from analysis. Data on forest density
 190 (dating from 2003) were provided by the Provincia Autonoma di Trento.

191 **2.4. Humus layer**

192 At each plot, the humus layer was described in the field at topsoil profiles with a width of 50-100 cm.
 193 Humus horizons were identified using classifications and determination keys from Germany (Ad-hoc
 194 Arbeitsgruppe Boden, 2005) and Switzerland (Gobat et al., 2014).

195 One of the determining criteria for humus forms, especially for the discrimination of mull-like and
 196 moder/mor-like humus forms, is the occurrence of an OH horizon (Broll et al., 2006). Hence, data

197 analyses were performed on metrically scaled data on mean OH thickness per plot, ranging from
198 absent (OH thickness = 0 mm) across discontinuous to continuous OH horizons with increasing OH
199 thickness.

200 2.5. Statistical analyses

201 Slope aspect values were cosine transformed before all analyses. Correlations are expressed as
202 Spearman's rank correlations, since many parameters (especially cover-weighted mean Landolt
203 indicator values) could not be transformed to obtain a normal distribution. Dependent correlation
204 coefficients are compared with Meng's z-test (Meng et al., 1992). This method is based on Fisher's Z
205 transformation which is normally used to compare Pearson correlation coefficients, but is also
206 applicable to Spearman rank correlation coefficients (e.g. Myers and Sirois, 2006). Stepwise multiple
207 regressions were used to find the best predictive models for OH thickness, considering unweighted
208 LIVs, variables of vegetation structure (at relevé scale), of forest structure (at area scale) and of
209 topography. If necessary, parameters were transformed before regression to obtain linear
210 relationships: OH thickness and all variables of vegetation structure at relevé scale were $\ln(x+1)$ -
211 transformed, LIVh was x^2 -transformed.

212 3. Results

213 Correlations between OH thickness and mean indicator values (Table 4) are strongest regarding soil
214 reaction (LIVr), followed by humus (LIVh) and nutrients (LIVn). Further indicator values that display a
215 significant relationship with OH thickness are those for temperature (LIVt) and, in case of unweighted
216 mean values only, light (LIVl). In those cases where differences between correlation coefficients are
217 significant, unweighted mean indicator values display a closer relationship with OH thickness than
218 cover-weighted values. Also for the other indicator values that are significantly related to OH
219 thickness, correlations are mostly somewhat stronger for unweighted means than for cover-
220 weighted means.

221 **Table 4**

222 Spearman rank correlation coefficients between OH thickness and both unweighted (u) and weighted
 223 (w) mean LIVs (n = 146), and *p* (two-tailed) from Meng's z-test, testing the hypothesis that the two
 224 correlation coefficients are equal. Entries in bold indicate a significant difference between the two
 225 correlation coefficients. For abbreviations of LIVs, see Table 2.

LIV	u	w	<i>p</i>
LIVt	-0.318 ***	-0.322 ***	0.957
LIVk	-0.130	-0.078	0.352
LIVl	-0.309 ***	-0.112	0.002
LIVf	0.023	0.060	0.534
LIVw	0.028	-0.163	0.053
LIVr	-0.558 ***	-0.335 ***	<0.001
LIVn	-0.365 ***	-0.324 ***	0.525
LIVh	0.390 ***	0.308 ***	0.132
LIVd	-0.152	-0.092	0.517

226 **p*<0.05; ***p*<0.01; ****p*<0.001

227 The strongest correlations between OH thickness and vegetation structure (Table 5) are found for
 228 forb cover and for Ericaceae cover in the herb layer. These relationships are considerably stronger
 229 than the correlation of OH thickness with elevation or slope aspect and of about the same magnitude
 230 as correlations between OH thickness and indicator values for humus (LIVh) or nutrients (LIVn) (cf.
 231 Table 4). There is no relationship between OH thickness and cover of graminoids or ferns. Vegetation
 232 structure of the tree and shrub layers at relevé scale shows practically no significant correlations with
 233 OH thickness, with the exception of larch cover in the lower tree layer. At an area scale, significant
 234 yet very weak relationships with OH thickness appear for both forest type and forest density.

235 Regression models (Table 6) show that the best predictor for OH thickness based on unweighted
 236 mean Landolt indicator values is the indicator value for soil reaction (LIVr) alone (adj. $R^2 = 0.30$).
 237 Including parameters of forest structure and topography in the regression model increases the
 238 explained variance further (adj. $R^2 = 0.37$). Regression based on variables of vegetation structure at
 239 relevé scale alone has slightly less predictive power (adj. $R^2 = 0.27$). However, the model is improved

by including variables of forest structure and topography up to an adj. $R^2 = 0.41$. This is about the same magnitude of explained variance as in the model taking into account all variables, including mean Landolt indicator values.

Table 5

Spearman rank correlation coefficients between OH thickness (OH), elevation (EI) and slope aspect (Sa) and variables of topography and vegetation structure. T1 = upper tree layer, T2 = lower tree layer.

Variable	<i>n</i>	OH	EI	Sa
Area scale data				
<i>Topography</i>				
Elevation	152	0.247 **	-	-0.181 *
Slope aspect	152	0.232 **	-0.181 *	-
<i>Forest structure</i>				
Forest type	151	-0.166 *	-0.116	-0.025
Forest density	152	0.160 *	-0.429 ***	0.205 *
Relevé scale data				
<i>Tree and shrub layer structure</i>				
T1 total cover	152	-0.011	-0.188 *	-0.043
T1 <i>Larix</i> cover	152	0.051	-0.015	-0.061
T1 <i>Picea</i> cover	152	0.036	-0.030	-0.090
T2 total cover	152	0.063	-0.021	0.065
T2 <i>Larix</i> cover	152	0.242 **	0.479 ***	0.068
T2 <i>Picea</i> cover	152	0.043	0.071	0.019
T1+T2 total cover	152	-0.039	-0.262 **	-0.022
T1+T2 <i>Larix</i> cover	152	0.097	0.056	-0.041
T1+T2 <i>Picea</i> cover	152	-0.005	-0.117	0.000
Total shrub layer cover	151	-0.080	-0.046	-0.100
<i>Herb and moss layer structure</i>				
Total herb layer cover	148	-0.053	0.312 ***	-0.011
Small shrub cover	151	0.227 **	0.443 ***	0.058
Ericaceae cover	152	0.348 ***	0.553 ***	0.057
Graminoid cover	152	-0.040	0.263 **	0.025
Fern cover	152	-0.029	-0.405 ***	0.507 ***
Forb cover	152	-0.379 ***	-0.202 *	-0.022
Total moss layer cover	142	0.274 **	-0.039	0.430 ***

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

248 **Table 6**

249 Results of stepwise multiple regressions of OH thickness (represented as y in the equations) using
 250 different groups of input variables, alone or in combination: (1) elevation and slope aspect; (2) forest
 251 structure (area scale); (3) unweighted LIVs; (4) vegetation structure (relevé scale). El = elevation, Sa =
 252 slope aspect, Fd = forest density, LIVr = LIV for reaction, Cf = forb cover, Cm = moss cover, Ce =
 253 Ericaceae cover, Cs = small shrub cover. All models: $p \leq 0.001$.

Input variables	Equation	R^2	Adj. R^2
(1)	$y = 0.53 + 0.48 \text{ Sa} + 0.001 \text{ El}$	0.133	0.121
(2)	$y = 1.31 + 1.96 \text{ Fd}$	0.071	0.064
(1), (2)	$y = -2.79 + 3.29 \text{ Fd} + 0.002 \text{ El} + 0.42 \text{ Sa}$	0.287	0.273
(3)	$y = 6.88 - 1.82 \text{ LIVr}$	0.302	0.297
(3), (1)	(same as for (3) only)		
(3), (2)	$y = 5.73 - 1.79 \text{ LIVr} + 1.85 \text{ Fd}$	0.365	0.356
(3), (1), (2)	$y = 3.38 - 1.50 \text{ LIVr} + 2.51 \text{ Fd} + 0.001 \text{ El}$	0.383	0.370
(4)	$y = 2.78 - 0.49 \text{ Cf} + 0.22 \text{ Cm} + 0.26 \text{ Ce}$	0.288	0.272
(4), (1)	$y = 2.93 - 0.48 \text{ Cf} + 0.14 \text{ Cm} + 0.29 \text{ Ce} + 0.29 \text{ Sa}$	0.310	0.290
(4), (2)	$y = 1.45 - 0.47 \text{ Cf} + 0.13 \text{ Cm} + 0.37 \text{ Ce} + 2.38 \text{ Fd}$	0.363	0.345
(4), (1), (2)	$y = -0.93 - 0.40 \text{ Cf} + 0.27 \text{ Ce} + 3.34 \text{ Fd} + 0.001 \text{ El} + 0.39 \text{ Sa}$	0.430	0.409
(1), (2), (3), (4)	$y = 4.16 - 1.45 \text{ LIVr} + 2.66 \text{ Fd} + 0.21 \text{ Cs}$	0.410	0.397

255 **4. Discussion**

256 The decline of decomposition mostly with increasing acidity and also with decreasing nutrient
 257 availability in our study area, as indicated by LIVr and LIVn, is in line with findings for Ellenberg
 258 indicator values in forest ecosystems in northern Germany and northern France (Möller, 1997;
 259 Lalanne et al., 2010). This corresponds to the general experience that forest humus forms are
 260 foremost influenced by soil pH and nutrient availability (e.g. Ponge, 2003). Nonetheless, LIVh is about
 261 as good an indicator for humus form as LIVn. The slightly less strong, but still significant correlation of
 262 LIVt with OH thickness is connected to the high interrelationship of both OH thickness and LIVt with
 263 elevation. Temperatures decreasing with elevation influence both decomposition as well as LIVts of
 264 the plant species. Species that typically grow under poor light conditions indicate poor
 265 decomposition only when unweighted indicator values are considered. These species usually occur
 266 only at low cover values in the study area, hence cover-weighting biases against them. In our study

267 area, moisture or the lack thereof does not seem to impede decomposition, as there is no relation of
268 OH thickness with LIVf. However, since all our study sites are well drained, decomposition was not
269 expected to be constrained by excess moisture in the first place.

270 Due to poor accessibility of some field sites and unequal amount of time available per relevé, species
271 lists may not be equally complete. However, indicator value analysis is quite robust with regard to
272 completeness of vegetation records (Ewald, 2003). Hence, our analyses can be expected to be
273 reliable in this respect. A more serious drawback is the occurrence of relevés that are very poor in
274 species and in ground layer cover at plots where the soil cover is dominated by coniferous litter. The
275 criteria that at least 11 species (Landolt, 1977; Landolt et al., 2010) and 10 % total cover (Landolt,
276 1977) in the respective vegetation layer are needed for an indicator value analysis are frequently not
277 met in our data set. Even with the criterion of using only at least five herb layer species with indicator
278 value information (Ewald et al., 2013), plots where the soil cover is dominated by litter and that are
279 almost devoid of ground vegetation are underrepresented in the data set. In our analyses, 11 % of
280 plots that are dominated by litter (4 % of the total data set) had to be omitted from analyses. While
281 other authors used even fewer species for indicator analyses (Dzwonko, 2001; Thimonier et al.,
282 2011), they also state that this may not be enough to obtain reliable results (Thimonier et al., 2011).
283 Other factors that can diminish the predictive power of indicator value analyses are differences in
284 land use history (cf. Szymura et al., 2014). Furthermore, stand age has an influence on humus form
285 (Bernier and Ponge, 1994). Our analyses could not consider land use history or stand age, but
286 influence of disturbance (e.g. time since reforestation, pasture intensity) is variable in the study area.
287 Another factor that can reduce the informative value of indicator value analyses is the very variable
288 knowledge of the ecology of the ca. 5500 individual vascular plant species considered by Landolt et
289 al. (2010). However, most of the species included in our analyses are not rare and have a large
290 distribution area. Hence, we expect their indicator values to reliably represent site conditions.

291 Unweighted mean LIVs were generally closer linked to OH thickness than cover-weighted values. This
292 is in line with former studies which concluded that cover values do not have to be considered in the
293 calculation of mean Ellenberg indicator values (Schaffers and Sýkora, 2000; Käfer and Witte, 2004;
294 Klaus et al., 2012; Szymura et al., 2014). It emphasizes that the mere presence of a species reveals
295 the realization of its ecological niche. In addition, there are the following methodical reasons. Cover-
296 weighting is problematic if species generally reach unequal maximum abundances (Ellenberg et al.,
297 1992), which is the case in our study area (e.g. solitary growth of some forbs vs. sward growth of
298 some graminoids). Moreover, our data were recorded by different observers in different years and at
299 different times within the growing season. The resulting observer-related, inter-annual and intra-
300 annual variability within our data set advocates the use of unweighted mean indicator values (cf.
301 Diekmann, 2003).

302 The strong negative relation of forb cover and the positive relation of both Ericaceae cover and moss
303 cover with OH thickness can be explained with the different litter palatability and digestibility of
304 these species groups and hence mineralization rate (Bernier and Ponge, 1994; Dorrepaal, 2007;
305 Wookey et al., 2009; Bernier and Gillet, 2012). The high content of phenolic compounds of
306 ericaceous and moss litter (e.g. Zackrisson et al., 1997 and literature therein) hampers decomposition
307 especially by bacteria. Correspondingly, Lalanne et al. (2008, 2010) found an increase of humus
308 accumulation with decreasing forb richness and increasing moss richness in French beech forests.
309 However, the connection between OH thickness and both Ericaceae cover and moss cover appears to
310 be partly attributable to their interrelationship with elevation or slope aspect. Besides, correlations
311 with topography can help to explain the lack of indicator quality of ferns. While high fern cover and
312 thick OH horizons both preferably occur at northern slope aspects, they display contrasting relations
313 with elevation: OH thickness increases with increasing elevation, whereas fern cover decreases.

314 Tree species diversity has been shown to have a major impact on humus form in Italian forests
315 (Andreetta et al., 2016). One might have expected tree species to also have a notable influence on

humus form in the study area, due to the especially poor decomposability of spruce litter (Bernier and Gillet, 2012; cf. different LIVh of *Picea abies* and *Larix decidua*, Landolt et al., 2010). However, the relationship between tree and shrub layer vegetation structure and OH thickness at relevé scale is generally weak. The only significant correlation is with *Larix decidua* cover in the lower tree layer, which can be explained as a pseudo-correlation: larch has been found to rejuvenate almost exclusively at high elevations (above 1800 m a.s.l.), where conditions for decomposition are poor and therefore thickness of OH horizons is high. Probably, tree and shrub layer structure at relevé scale (considering plots of 400 m²) vary at a scale too coarse to adequately describe the highly variable pattern of humus forms. This corresponds to findings of Ewald (2000) from the northern calcareous Alps, who found humus forms to be much closer related to properties of understory vegetation than of forest canopies.

At area scale, however, the pattern of tree species dominance appears to reflect decomposition to a certain extent. This is evident from decreasing OH thickness being related to an increasing overall proportion of larch (expressed both as increasing class within forest type and as decreasing forest density). This is especially interesting in the case of forest density, which is positively related with OH thickness, although dense forests are preferably found at low elevations, while OH thickness generally increases with elevation. This emphasizes the positive connection between *Picea abies* (which usually forms denser stands than *Larix decidua*) and the formation of thick OH horizons.

5. Conclusions

- We have demonstrated that the mean herb layer LIVh is applicable as indicator of OH thickness in the study area.
- However, of all mean herb layer LIVs, LIVr is the best indicator of OH thickness and thus decomposition. Also, the correlation of LIVn and LIVt with OH thickness is of about the same magnitude as of LIVh.

- 340 – In the majority of cases, weighting with species cover reduces the indicator quality of mean herb
341 layer LIVs for OH thickness.
- 342 – Cover values of certain groups of herb layer vegetation (especially forbs and Ericaceae, also
343 mosses) are about as closely correlated to OH thickness as e.g. LIVh or LIVn. Regression relying
344 solely on vegetation structure, however, explains OH thickness slightly less well than regression
345 from LIVs. Cover values of tree species as extracted from relevés are generally not suitable as
346 indicators of OH thickness.
- 347 – Relations of OH thickness with area scale data on forest structure are discernible, but
348 comparatively weak. However, including information on forest density and also on slope aspect
349 and elevation considerably improves regression models. Moreover, when also considering these
350 area scale data in the models, regression based on vegetation structure at relevé scale predicts
351 OH thickness equally well as regression based on LIVs.

352 On the whole, where vegetation relevé data is available, indicator value analysis can produce quick
353 and fairly reliable information on OH thickness and hence decomposition. Especially in areas where
354 no such detailed vegetation data is available, a field estimation of the cover values of certain easily
355 distinguishable herb layer species groups is much faster than a vegetation survey with consecutive
356 indicator value analysis and might be a feasible way of quickly indicating decomposition. This would
357 have to be checked in other study areas and also for other features of organic layers.

358 Acknowledgements

359 This study was realized in the context of the D.A.CH. project DecAlp and funded by the German
360 Research Foundation (DFG), the Swiss National Science Foundation (SNF) and the Austrian Science
361 Fund (FWF). The authors thank all colleagues in the project for excellent cooperation. We are also
362 grateful to Dott. Fabio Angeli (Ufficio Distrettuale Forestale di Malè) and the Stelvio National Park for
363 supporting the field work.

364 References

- 365 Abereg, I., Egli, M., Sartori, G., Purves, R., 2009. Modelling spatial distribution of soil types and
366 characteristics in a high Alpine valley (Val di Sole, Trentino, Italy). *Studi Trent. Sci. Nat.* 85, 39-50.
- 367 Ad-hoc Arbeitsgruppe Boden, 2005. *Bodenkundliche Kartieranleitung*, fifth ed. E. Schweizerbart'sche
368 Verlagsbuchhandlung, Hannover.
- 369 Aeschmann, D., Lauber, K., Moser, D.M., Theurillat, J.P., 2004. *Flora alpina*. Haupt Verlag, Bern.
- 370 Andreetta, A., Cecchini, G., Bonifacio, E., Comolli, R., Vingiani, S., Carnicelli, S., 2016. Tree or soil?
371 Factors influencing humus form differentiation in Italian forests. *Geoderma* 264, Part A, 195-204.
- 372 Ascher, J., Sartori, G., Graefe, U., Thornton, B., Ceccherini, M.T., Pietramellara, G., Egli, M., 2012. Are
373 humus forms, mesofauna and microflora in subalpine forest soils sensitive to thermal conditions?
374 *Biol. Fertil. Soils* 48, 709-725.
- 375 Bednorz, F., Reichstein, M., Broll, G., Holtmeier, F.K., Urfer, W., 2000. Humus forms in the forest-
376 alpine tundra ecotone at Stillberg (Dischmatal, Switzerland): Spatial heterogeneity and classification.
377 *Arct. Antarct. Alp. Res.* 32, 21-29.
- 378 Bernier, N., Ponge, J.F., 1994. Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain
379 spruce forest. *Soil Biol. Biochem.* 26, 183-220.
- 380 Bernier, N., Gillet, F., 2012. Structural relationships among vegetation, soil fauna and humus form in
381 a subalpine forest ecosystem: a Hierarchical Multiple Factor Analysis (HMFA). *Pedobiologia* 55, 321-
382 334.
- 383 Blasi, C., 2010. *La vegetazione d'Italia con carta delle Serie di Vegetazione in scala 1:500000*. Palombi,
384 Roma.

385 Bonifacio, E., Falsone, G., Petrillo, M., 2011. Humus forms, organic matter stocks and carbon fractions
 386 in forest soils of northwestern Italy. *Biol. Fertil. Soils* 47, 555-566.

387 Braun-Blanquet, J., 1964. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*, third ed. Springer,
 388 Wien, New York.

389 Broll, G., Brauckmann, H.J., Overesch, M., Junge, B., Erber, C., Milbert, G., Baize, D., Nachtergaele, F.,
 390 2006. Topsoil characterization – recommendations for revision and expansion of the FAO-Draft
 391 (1998) with emphasis on humus forms and biological features. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 169, 453-461.

392 Carletti, P., Vendramin, E., Pizzeghello, D., Concheri, G., Zanella, A., Nardi, S., Squartini, A., 2009. Soil
 393 humic compounds and microbial communities in six spruce forests as function of parent material,
 394 slope aspect and stand age. *Plant Soil* 315, 47-65.

395 Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V.T., Godoy, O., Hobbie,
 396 S.E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Perez-Harguindeguy, N., Quested, H.M., Santiago, L.S., Wardle, D.A.,
 397 Wright, I.J., Aerts, R., Allison, S.D., van Bodegom, P., Brovkin, V., Chatain, A., Callaghan, T.V., Diaz, S.,
 398 Garnier, E., Gurvich, D.E., Kazakou, E., Klein, J.A., Read, J., Reich, P.B., Soudzilovskaia, N.A., Vaieretti,
 399 M.V., Westoby, M., 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition
 400 rates within biomes worldwide. *Ecol. Lett.* 11, 1065-1071.

401 Costantini, E.A.C., Fantappiè, M., L'Abate, G., 2013. Climate and Pedoclimate of Italy, in: Costantini,
 402 E.A.C., Dazzi, C. (Eds.), *The Soils of Italy*. Springer, Dordrecht, Heidelberg, New York, pp. 19-37.

403 Descheemaeker, K., Muys, B., Nyssen, J., Sauwens, W., Haile, M., Poesen, J., Raes, D., Deckers, J.,
 404 2009. Humus form development during forest restoration in exclosures of the Tigray Highlands,
 405 northern Ethiopia. *Restor. Ecol.* 17, 280-289.

406 Diekmann, M., 2003. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology – a
 407 review. *Basic Appl. Ecol.* 4, 493-506.

408 Dorrepaal, E., 2007. Are plant growth-form-based classifications useful in predicting northern
 409 ecosystem carbon cycling feedbacks to climate change? *J. Ecol.* 95, 1167-1180.

410 Dzwonko, Z., 2001. Assessment of light and soil conditions in ancient and recent woodlands by
 411 Ellenberg indicator values. *J. Appl. Ecol.* 38, 942-951.

412 Egli, M., Mirabella, A., Sartori, G., Zanelli, R., Bischof, S., 2006. Effect of north and south exposure on
 413 weathering rates and clay mineral formation in Alpine soils. *Catena* 67, 155-174.

414 Egli, M., Sartori, G., Mirabella, A., Favilli, F., Giaccai, D., Delbos, E., 2009. Effect of north and south
 415 exposure on organic matter in high Alpine soils. *Geoderma* 149, 124-136.

416 Ellenberg, H., Weber, H.B., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulißen, D., 1992. Zeigerwerte von
 417 Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18, 258 pp.

418 Ewald, J., 2000. The influence of coniferous canopies on understorey vegetation and soils in
 419 mountain forests of the northern Calcareous Alps. *Appl. Veg. Sci.* 3, 123-134.

420 Ewald, J., 2003. The sensitivity of Ellenberg indicator values to the completeness of vegetation
 421 releves. *Basic Appl. Ecol.* 4, 507-513.

422 Ewald, J., Hennekens, S., Conrad, S., Wohlgemuth, T., Jansen, F., Jenssen, M., Cornelis, J., Michiels, H.-
 423 G., Kayser, J., Chytrý, M., Gégout, J.-C., Breuer, M., Abs, C., Walentowski, H., Starlinger, F., Godefroid,
 424 S., 2013. Spatial and temporal patterns of Ellenberg nutrient values in forests of Germany and
 425 adjacent regions – a survey based on phytosociological databases. *Tuexenia* 33, 93-109.

426 Gessner, M.O., Swan, C.M., Dang, C.K., McKie, B.G., Bardgett, R.D., Wall, D.H., Hättenschwiler, S.,
 427 2010. Diversity meets decomposition. *Trends Ecol. Evol.* 25, 372-380.

428 Gobat, J.-M., Aragno, M., Matthey, W., 2010. *Le sol vivant: bases de pédologie, biologie des sols*,
 429 third ed. PPUR Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne.

430 Gobat, J.M., Le Bayon, C., Tatti, D., 2014. Clé de Sol – Principaux sols de Suisse. Laboratoire Sol &
431 Végétation, Université de Neuchâtel, Switzerland.

432 Hiller, B., Mütterthies, A., Holtmeier, F.-K., Broll, G., 2002. Investigations on spatial heterogeneity of
433 humus forms and natural regeneration of Larch (*Larix decidua* Mill.) and Swiss Stone Pine (*Pinus*
434 *cembra* L.) in an alpine timberline ecotone (Upper Engadine, Central Alps, Switzerland). *Geogr. Helv.*
435 57, 81-90.

436 Hiller, B., Nuebel, A., Broll, G., Holtmeier, F.-K., 2005. Snowbeds on Silicate Rocks in the Upper
437 Engadine (Central Alps, Switzerland) – Pedogenesis and Interactions among Soil, Vegetation, and
438 Snow Cover. *Arct. Antarct. Alp. Res.* 37, 465-476.

439 Horn, B.K.P., 1981. Hill shading and the reflectance map. *Proc. IEEE* 69, 14-47.

440 Käfer, J., Witte, J.-P.M., 2004. Cover-weighted averaging of indicator values in vegetation analyses. *J.*
441 *Veg. Sci.* 15, 647-652.

442 Klaus, V.H., Kleinebecker, T., Boch, S., Müller, J., Socher, S.A., Prati, D., Fischer, M., Hölzel, N., 2012.
443 NIRS meets Ellenberg's indicator values: Prediction of moisture and nitrogen values of agricultural
444 grassland vegetation by means of near-infrared spectral characteristics. *Ecol. Indic.* 14, 82-86.

445 Küchler, M., Küchler, H., Bedolla, A., Wohlgemuth, T., 2015. Response of Swiss forests to
446 management and climate change in the last 60 years. *Ann. For. Sci.* 72, 311-320.

447 Lalanne, A., Bardat, J., Lalanne-Amara, F., Gautrot, T., Ponge, J.F. 2008. Opposite responses of
448 vascular plant and moss communities to changes in humus form, as expressed by the Humus Index. *J.*
449 *Veg. Sci.* 19, 645-652.

450 Lalanne, A., Bardat, J., Lalanne-Amara, F., Ponge, J.F., 2010. Local and regional trends in the ground
451 vegetation of beech forests. *Flora* 205, 484-498.

452 Landolt, E., 1977. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröffentlichungen des
 453 Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Heft 64, Zürich.

454 Landolt, E., Bäumler, B., Erhardt, A., Hegg, O., Klötzli, F., Lämmli, W., Nobis, M., Rudmann-Maurer,
 455 K., Schweingruber, F.H., Theurillat, J.P., Urmi, E., Vust, M., Wohlgemuth, T., 2010. Flora indicativa.
 456 Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen /
 457 Ecological indicator values and biological attributes of the flora of Switzerland and the Alps. Haupt,
 458 Bern.

459 Li, P., Wang, Q., Endo, T., Zhao, X., Kakubari, Y., 2010. Soil organic carbon stock is closely related to
 460 aboveground vegetation properties in cold-temperate mountainous forests. *Geoderma* 154, 407-415.

461 Meng, X.-L., Rosenthal, R., Rubin, D.B., 1992. Comparing correlated correlation coefficients. *Psychol.*
 462 *Bull.* 111, 172-175.

463 Minasny, B., McBratney, A.B., 2006. A conditioned Latin hypercube method for sampling in the
 464 presence of ancillary information. *Comput. Geosci.* 32, 1378-1388.

465 Möller, H., 1997. Reaktions-und Stickstoffzahlen nach Ellenberg als Indikatoren für die Humusform in
 466 terrestrischen Waldökosystemen im Raum Hannover. *Tuexenia* 17, 349-365.

467 Myers, L., Sirois, M.J., 2006. Spearman Correlation Coefficients, Differences between, *Encyclopedia of*
 468 *Statistical Sciences*. John Wiley & Sons, Inc.

469 Nieto-Lugilde, D., Lenoir, J., Abdulhak, S., Aeschmann, D., Dullinger, S., Gégout, J.-C., Guisan, A.,
 470 Pauli, H., Renaud, J., Theurillat, J.-P., Thuiller, W., Van Es, J., Vittoz, P., Willner, W., Wohlgemuth, T.,
 471 Zimmermann, N.E., Svenning, J.C., 2015. Tree cover at fine and coarse spatial grains interacts with
 472 shade tolerance to shape plant species distributions across the Alps. *Ecography* 38, 578-589.

473 Ponge, J.-F., 2003. Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. *Soil Biol.*
 474 *Biochem.* 35, 935-945

475 Ponge, J.-F., 2013. Plant-soil feedbacks mediated by humus forms: A review. *Soil Biol. Biochem.* 57,
476 1048-1060.

477 Ponge, J.F., Sartori, G., Garlato, A., Ungaro, F., Zanella, A., Jabiol, B., Obber, S., 2014. The impact of
478 parent material, climate, soil type and vegetation on Venetian forest humus forms: A direct gradient
479 approach. *Geoderma* 226-227, 290-299.

480 Roudier, P., Hewitt, A.E., Beaudette, D.E., 2012. A conditioned Latin hypercube sampling algorithm
481 incorporating operational constraints, in: Minasny, B., Malone, B.P., McBratney, A.B. (Eds.), *Digital*
482 *Soil Assessments and Beyond: Proceedings of the 5th Global Workshop on Digital Soil Mapping 2012*,
483 Sydney, Australia. CRC Press, London, pp. 227-231.

484 Sartori, G., Mancabelli, A., 2009. Carta dei suoli del Trentino: scala 1:250.000. Museo Tridentino di
485 Scienze Naturali di Trento, Centro di Ricerca per l'Agrobiologia e la Pedologia di Firenze.

486 Schaffers, A.P., Sýkora, K.V., 2000. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and
487 soil reaction: a comparison with field measurements. *J. Veg. Sci.* 11, 225-244.

488 Scherrer, D., Körner, C., 2011. Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers
489 alpine plant diversity against climate warming. *J. Biogeogr.* 38, 406-416.

490 Szymura, T.H., Szymura, M., Maciol, A., 2014. Bioindication with Ellenberg's indicator values: A
491 comparison with measured parameters in Central European oak forests. *Ecol. Indic.* 46, 495-503.

492 Thimonier, A., Kull, P., Keller, W., Moser, B., Wohlgemuth, T., 2011. Ground vegetation monitoring in
493 Swiss forests: comparison of survey methods and implications for trend assessments. *Environ. Monit.*
494 *Assess.* 174, 47-63.

495 Wagener, J., 2014. Die Vegetation der Region Val di Sole in den italienischen Alpen. Master thesis,
496 University of Osnabrueck, Germany.

497 Wookey, P.A., Aerts, R., Bardgett, R.D., Baptist, F., Brathen, K.A., Cornelissen, J.H.C., Gough, L.,
 498 Hartley, I.P., Hopkins, D.W., Lavorel, S., Shaver, G.R., 2009. Ecosystem feedbacks and cascade
 499 processes: understanding their role in the responses of Arctic and alpine ecosystems to
 500 environmental change. *Glob. Change Biol.* 15, 1153-1172.

501 Zackrisson, O., Nilsson, M.-C., Dahlberg, A., Jäderlund, A., 1997. Interference mechanisms in conifer-
 502 Ericaceae-feathermoss communities. *Oikos* 78, 209-220.

3. LES FORMES D'HUMUS DE TYPE « TERROFORMES » ET LEUR DESCRIPTION



Objet d'étude au sein même du cadre précédemment défini, l'épisolum humifère (soit grossièrement les premiers centimètres organiques et organo-minéraux du sol, appelés également *humipedon*), reflété par la forme d'humus, constitue à la fois le point central du projet DecAlp et une thématique récurrente tout au long de ce manuscrit.

Ce chapitre présente succinctement les formes d'humus et leur rôle prépondérant dans de nombreux écosystèmes, puis se concentre sur la manière de les identifier par une description adéquate de l'épisolum humifère.

Cette introduction est suivie de nombreuses considérations pratiques concernant leur description. Celles-ci conduisent à deux méthodologies détaillées ; la première a trait aux descriptions macromorphologiques réalisées sur le terrain, la deuxième, complémentaire, est effectuée en laboratoire à l'aide d'une loupe binoculaire. Ces points sont complétés par une abondante documentation pratique (en annexes), qui comble une vraie lacune dans la littérature actuelle.

Ces méthodes de description ont été ensuite appliquées dans le contexte du projet DecAlp afin de fournir de nombreuses données destinées à être utilisées par l'ensemble des chercheurs liés à ce projet. Les descriptions, réalisées à deux échelles spatiales différentes, permettent de pouvoir effectuer plus aisément les liens entre les sujets de prédilection des chercheurs (par exemple du bassin versant ou peuplement forestier aux communautés microbiennes du sol) lors des futurs travaux de modélisation.

Bien que les données ainsi obtenues soient importantes pour la caractérisation d'un milieu aussi hétérogène que l'environnement forestier subalpin ici considéré, elles le sont davantage pour appréhender le fonctionnement de cet écosystème, ses éléments et les processus s'y déroulant.

Les données ici acquises sont donc à la fois outils et charnière permettant de passer de la description au fonctionnel et à la compréhension de l'écosystème. Ce principe est concrètement illustré par un article soumis pour publication et présenté en annexes (*Upscaling the spatial distribution of enchytraeids and humus forms in a high mountain environment on the basis of GIS and fuzzy logic*).

3.1 INTRODUCTION

Le terme « forme d'humus » correspond à l'image acquise suite à la description morpho-fonctionnelle des horizons supérieurs d'un solum contenant de la matière organique, ces derniers pouvant également être regroupés sous le terme d' « épisolum humifère » (Gobat et al., 2010) ou *humipedon* (Zanella et al, in prep.).

Reflète de sa position spatiale particulière, l'épisolum humifère agit dans la plupart des cas comme un véritable carrefour entre les compartiments aériens et souterrains d'un écosystème donné. Autrement dit, il tient lieu de point de rencontre primordial entre le monde végétal et le monde minéral et/ou organo-minéral sous-jacent (Ponge, 2013).

Résultant de l'ensemble des facteurs d'un milieu agissant conjointement et de manière directe ou indirecte sur l'organique et/ou l'inorganique, l'épisolum humifère possède de ce fait des propriétés extrêmement intégratrices qui se reflètent sur des caractéristiques morpho-fonctionnelles pouvant être très variées (Jabiol et al., 2007 ; Ponge, 2013).

Dynamiquement, l'épisolum humifère est généralement sujet à des processus plus rapides que le reste du solum sous-jacent (Bernier & Ponge, 1994 ; Gobat et al., 2010). Les propriétés variées des formes d'humus sont donc aussi temporelles, une forme d'humus déterminée pouvant même légèrement changer au fil des saisons, soit en l'espace de quelques mois seulement (voir chapitre en Annexes B.2).

3.1.1 IDENTIFICATION DES FORMES D'HUMUS

Malgré ce caractère particulièrement dynamique, il est cependant aisément possible d'en acquérir une image à un moment donné au moyen d'une description réalisée sur le terrain. Celle-ci consiste en la reconnaissance d'une séquence verticale d'horizons, soit des couches grossièrement parallèles à la surface du sol, se distinguant les unes des autres par leurs constituants, leur organisation et leur comportement, et dont l'existence est reconnue par l'observateur (Mathieu & Lozet, 2011). Ces couches, ou horizons, sont définies au sein d'un profil creusé au préalable dans la partie supérieure du solum considéré (Baize & Jabiol, 2011). Pour rappel, les trois principaux types d'horizons des formes d'humus terrestres aérées sont d'après Jabiol et al. (2013) :

OL : Horizon caractérisé par l'accumulation de feuilles, d'aiguilles, de brindilles et de matériel ligneux. La plupart des composants originaux des plantes sont encore discernables à l'œil nu (matière organique fine < 10 %, restes reconnaissables ≥ 10 %). Une lettre en suffixe permet de faire la distinction entre un horizon OL présentant des feuilles et/ou des aiguilles ni fragmentées ou transformées /décolorées (OLn) et un horizon OL légèrement altéré, parfois même incluant des feuilles et/ou des aiguilles légèrement fragmentées (OLv).

OF : Horizon caractérisé par l'accumulation de litière partiellement décomposée, principalement issue de feuilles/aiguilles, brindilles et matériel ligneux transformé, mais sans organes de plante entier. Matière organique fine de 10 à 70 %. La décomposition est principalement accomplie par la faune du sol (OFzo) ou des champignons décomposant la cellulose-lignine (OFnoz).

OH : Horizon caractérisé par une accumulation de matériel transformé par la faune, principalement composé de déjections animales. Une large part des structures et matériels originaux ne sont plus discernables. Matière organique fine > 70 %.

La méthodologie générale de description des formes d'humus ainsi que de nombreuses considérations pratiques à ce sujet font l'objet d'un chapitre se trouvant en Annexes B.2.

Une fois la description effectuée, la séquence d'horizons décrite peut être rattachée à une forme d'humus « modèle » présente dans un système de classification établi au préalable. Il existe actuellement de nombreux systèmes de classification à travers le monde (voir par exemple Green et al., 1993 ; Nestroy et al., 2000 ; Brunner et al., 2002 ; Baritz 2003 ; AFES, 2009 ; Zanella et al., 2011, ou encore Jabiol et al., 2013). Ceux-ci ont en général le point commun d'être souvent fondés sur l'intensité de l'activité biologique (Gobat et al., 2010). La définition des différents horizons et des formes d'humus n'est cependant pas encore unifiée (Broll et al., 2006 ; Jabiol et al., 2013). De ce fait, les comparaisons directes entre les différents systèmes restent encore relativement compliquées. Un effort d'unification européen de ces différents concepts est en cours depuis quelques années (voir par exemple Zanella et al., in prep.).

Le tableau 1 présente les principales formes d'humus communes aux systèmes établis par Zanella et al. (2011) et Jabiol et al., (2013). Ces systèmes sont actuellement parmi les plus utilisés en Europe dans la littérature concernant les formes d'humus.

Tableau 1. Principales formes d'humus communes aux deux systèmes établis par Zanella et al (2011) et Jabiol et al. (2013). Les chiffres romains I, II et III correspondent aux principales subdivisions. I. sépare les formes d'humus en fonction de l'importance de l'engorgement (hydrique). II. subdivise les formes d'humus en fonction d'éléments les influençant fortement (minéral, bois et/ou racines) ou d'horizons distinctifs. III. correspond à différents types morpho-fonctionnels pouvant se retrouver dans plusieurs formes d'humus possibles. Ainsi, il est possible d'obtenir un terro(forme)-mull, ou un enti-mull, alors qu'un epihisto-tangel sera théoriquement impossible à retrouver sur le terrain selon ces systèmes de classification.

I.	II.	III.					
		Types biologiques (ou types morpho-fonctionnels)					
		Mull	Moder	Mor	Tangel	Amphi	Anmoor
<u>Terrestre</u> jamais submergés et/ou saturé en eau ou alors seulement quelques jours par année	TERROFORME	x	x	x	x	x	
	ENTIFORME	x	x	x	x	x	
	PARAFORME	x	x	x	x	x	
<u>Semi-terrestre</u> submergé ou totalement saturé en eau pendant plusieurs mois au cours de l'année	HYDROFORME	x	x	x	x	x	
	EPIHISTOFORME	x	x	x		x	x
	HISTOFORME	x	x	x		x	x

Ce type de classification, notamment grâce aux ajouts apportés par Jabiol et al. (2013) à Zanella et al. (2011), permet de s'adapter et de décrire de nombreuses situations rencontrées sur le terrain dans des environnements très variés.

Le présent chapitre ne se concentrant pas davantage sur la classification des formes d'humus, pour plus de détails il est conseillé de se référer aux divers ouvrages et articles de référence mentionnés dans le texte.

3.1.2 DE LA CLASSIFICATION DES FORMES D'HUMUS AUX FONCTIONS DE L'ÉCOSYSTÈME

La reconnaissance et la cartographie des différents types de formes d'humus permet d'obtenir de nombreux renseignements concernant un écosystème ; qu'ils soient du ressort de son histoire passée, de sa dynamique actuelle ou même de son potentiel devenir (van der Putten et al., 2009 ; Jabiou et al., 2013). L'étude des formes d'humus s'avère donc pertinente dans le contexte de l'étude des changements globaux, leur analyse pouvant notamment permettre de mieux comprendre les changements de dynamiques concernant le carbone stocké dans le sol (Egli et al., 2009 ; Ponge et al., 2011 ; Thum et al., 2011 ; Cicuzza et al., 2015), l'acidification et l'eutrophisation des sols (Pinto et al., 2007) ou encore la dynamique hydrique d'un environnement et ce, à différentes échelles spatio-temporelles (Bullinger-Weber et al., 2007 ; Li et al., 2016).

En tant que carrefour important et éléments intégrateurs de l'ensemble des propriétés d'un écosystème, les formes d'humus jouent de nombreux et importants rôles écosystémiques (voir par exemple Isbell et al. 2011, 2015 ; Adhikari & Hartemink, 2016) et peuvent abriter une faune et une flore spécialisée (Lalanne et al., 2010 ; Ponge, 2003, 2013). La reconnaissance des formes d'humus sur le terrain peut donc permettre de contribuer à une meilleure protection d'écosystèmes déterminés et aux nombreuses prestations fournis par ceux-ci.

3.1.3 DE L'IMPORTANCE D'UNE BONNE DESCRIPTION

Bien que l'étude des formes d'humus puisse se révéler être un puissant outil afin d'affiner la compréhension d'un écosystème déterminé et des différents processus s'y déroulant, il est cependant nécessaire de prêter une attention particulière à la collecte des données les concernant.

Ainsi, afin de pouvoir comparer les résultats de différentes études ou, comme dans le cadre du projet DecAlp, pour que différents chercheurs puissent exploiter au mieux les données, il est particulièrement important de prêter attention aux points suivants : (i) savoir de quelle manière les descriptions ont été réalisées, (ii) s'assurer que les différents résultats obtenus soient bien comparables entre eux et (iii) que la méthode de description employée puisse également être utilisée par d'autres personnes (principe de répliquabilité méthodologique ; voir par exemple Camerer et al., 2016).

Même si la classification des formes d'humus tend actuellement à être uniformisée (voir § 3.1.1), la littérature concernant la méthodologie à employer pour leur description demeure encore relativement pauvre et, en l'état actuel de nos connaissances, il n'y a actuellement pas de document permettant une description « standard » des formes d'humus.

Fort de ce constat, les prochains points ont comme principale vocation : (i) d'offrir aux chercheurs du projet DecAlp, ainsi qu'à toute personne intéressée, des outils standardisés pour la description des formes d'humus, agissant ainsi comme un véritable « langage commun » (§ 3.2.1 et § 3.3.3.2), (ii) fournir des données détaillées concernant les différentes formes d'humus présentes sur chaque site (§ 3.2.2 et § 3.3.3.3) et (iii) compléter et clarifier certains concepts relatifs aux formes d'humus, ceci avec une attention particulière portée aux lignoformes, les formes d'humus influencées par les débris ligneux. Par son côté extrêmement novateur et son rôle central dans le projet DecAlp, ce dernier aspect fait l'objet d'un chapitre entier (§ 4.), complété par la création d'une base de données y relative (voir Annexes A.4).

À l'exception du § 4. consacré aux lignoformes, ces différents points se concentrent essentiellement sur les terroformes, soit les formes d'humus habituellement considérées comme

les plus « typiques » (Zanella et al., 2011). Ces formes d'humus sont les plus abondantes sur les sites du projet DecAlp. Les méthodes de description et les données collectées considèrent deux échelles spatiales différentes mais complémentaires ; la première concerne les observations effectuées le long d'un profil d'humus ouvert sur le terrain et la deuxième une échelle plus fine, par l'application de la méthode des petits volumes ou « méthode Ponge » (§ 3.3).

3.2 DESCRIPTION SUR LE TERRAIN

Pour des informations complémentaires, voir également le chapitre se trouvant en Annexes B.2.

3.2.1 FICHE PRATIQUE DE DESCRIPTION

Une fiche pratique pour la description des formes d'humus a été réalisée. Présentée en figures 12 et 13, celle-ci permet de décrire un grand nombre de formes d'humus d'une manière comparable (voir § 3.1.3). Cette fiche de description présente un nombre maximum de catégories et critères et peut aisément être simplifiée en fonction du type et de l'objectif de l'étude pour laquelle elle est utilisée.

Cette fiche de description a été réalisée en se fondant sur et en regroupant les travaux précédemment effectués par GEPPA, 1981 ; United States Department of Agriculture; National Employee Development Staff, 1987; Gobat et al., 2007, 2010 ; AFES, 2009 ; Baize & Jabirol, 2011 ; Wolf et al., 2011 ; Zanella et al., 2011 ; Munsell Color Company, 2012 et Jabirol et al., 2013

Les détails et les explications concernant les différentes catégories et critères mentionnés sur cette feuille pratique sont présentés en Annexes A.2.1.

3.2.2 APPLICATION AUX FORMES D'HUMUS DU PROJET DECALP

La fiche pratique présentée au § 3.2.1.1 a été utilisée afin de décrire les formes d'humus présentes sur chaque site du projet DecAlp (voir § 1.2 et 2.2.1). Les descriptions réalisées ont ensuite été résumées et présentées de manière synthétique sous la forme de nouvelles fiches de présentation de descriptions. L'ensemble des descriptions effectuées se trouve en Annexes A.2.2, la figure 14 en montre un exemple.

Les descriptions des sites N01 à N04 et S06 à S08 ont été réalisées en août 2013, celles effectuées sur le site S09 en août 2014. Les formes d'humus ont été nommées d'après Jabiol et al. (2013). Ce système de classification a été retenu dans le cadre du projet DecAlp car étant considéré comme plus récent et surtout plus flexible que les systèmes établis par Green et al. (1993), AFES (2009) ou Zanella et al. (2011). Les noms attribués aux formes d'humus décrites ont été discutés et validés par l'ensemble des chercheurs du WP1 et du WP4 lors d'une séance commune à Osnabrück le 27 novembre 2015 (voir § 1.1.4).

La classification des formes d'humus ne permet pas de pouvoir toujours faire correspondre parfaitement une description réalisée sur le terrain avec une référence déterminée. Certaines légères différences peuvent donc survenir, comme cela est parfois le cas avec les valeurs limites concernant l'épaisseur et la transition entre les horizons holorganiques et les horizons organo-minéraux ou minéraux sous-jacents, ou encore avec certaines formes d'humus nommées ici MODER malgré l'absence d'horizon OH pourtant considéré comme caractéristique (concernant ce dernier point, voir le chapitre en Annexes B.2). Le but n'est cependant pas ici de discuter de la fiabilité ou de la pertinence des systèmes de classification actuels, mais avant tout de fournir un aperçu de l'ensemble des formes d'humus présentes sur les sites du projet DecAlp afin que les descriptions réalisées puissent être utilisées par l'ensemble des chercheurs y travaillant. Ainsi, lorsque l'attribution d'une référence à une forme d'humus a été difficile, le choix du nom a été effectué en considérant à la fois la référence la plus proche et les conditions environnementales générales dans lesquelles se trouvaient la forme d'humus considérée.

3.2.3 PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS ORALES

L'exemple de fiche pratique de description présentée en figures 12 et 13 a été inclus dans le chapitre pour publication présenté en Annexes B.2. Les données concernant les formes d'humus ont été utilisées dans plusieurs publications en cours de rédaction au sein du projet DecAlp, dont notamment l'article présenté en Annexes B.3 (*Upscaling the spatial distribution of enchytraeids and humus forms in a high mountain environment on the basis of GIS and fuzzy logic*, en l'état du 27.07.2016). Celui-ci a été soumis pour publication et a également été la base pour une présentation dont le résumé est présenté en Annexes D.2 (voir également le poster en Annexes C.2).

Roots (nbr for 100 cm²)		> 2 mm	0	Transition: 3-5 mm	0	Transition: 3-5 mm	2 – 5	Transition: 5-10 mm	Notes	• Limite with the next horizon: - shape: wavy - transition: 0-20 mm • Healthy roots			
		≤ 2 mm	0		1 – 9		25 – 200						
«catenatrophica»		mycelium, mite type feces		Transition: 3-5 mm	mycelium, mite type feces	Transition: 3-5 mm	mycelium, mite type feces	Transition: 5-10 mm	Hydro morphy		-		
pH lab		4.66			5.10		4.04		Compacity		1 / 3		
Mycelium abundance		1 / 2		2 / 2	1 / 2	flexible		flexible	Porosity	abundance	1.5 / 4		
Resistance		flexible to persistent		flexible	flexible					orientation	horizontal to oblique		
Humidity		0.5 / 6		1 / 6	2 / 6	median size	1.5 mm						
Munsell (hue / value / chroma)		7.5YR 6/3		7.5YR 5/3	7.5YR 2.5/2	spongy, lignous		Transition: 5-10 mm	Roots	> 5 mm	2 / 5		
Tactile sensations		rough, needle-like, lignous, crusty		spongy, needle-like, fibrous, (lignous), (crusty)	horizontal to oblique slightly heterogen. distribution								
Structure		-		-	2 – 5 mm	3 / 5							
Ratio recognisable remains / fine organic matter		100 – 90 / 0 – 10		70 – 30 / 30 – 70	70 – 30 / 30 – 70	oblique to vertical homogeneous distribution							
Cohesion		non coherent		glued	coherent	0 – 2 mm		3 / 5					
Fragmentation		fragmented		fragmented	atomised	vertical homogeneous distribution		Mineral coarse fraction					
Transformation		bleached		bleached	skeletonized								
Composed by	bud fragment, arthropod feces, lichen fragment, mineral particle, mycelium, intact needle, twig fragment (<i>P. abies</i>)		Limites shape: linear	bud fragment, cone fragment, arthropod feces, mineral particle, mycelium, needle fragment (<i>P. abies</i> , <i>L. decidua</i>), small root	Limites shape: wavy	arthropod feces, insect remains, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, seed	alteration				1 / 3		
							angularity				1.5 / 3		
							sphericity				0 / 2		
							hardness		1 / 2				
Horizon type	OL	OL		OF	OH	OH	Categories % (in mm)	> 200	8				
								50 – 200	19				
								20 – 50	48				
								2 – 20	25				
						Total (%)		10.5					

46°22.690' N
010°55.326' E
± 5 m

S08

ID: S08G1
Station: S08
Aspect: 200°N

DYSMODER



15	20	40	30
12	12	30	20
10	8	20	15

Max.	Thickness (mm)
Med.	
Min.	

Munsell	7.5YR 4/4	
HCl	0 / 4	
pH	lab	4.00
	field	4 to 5
Organic matter abundance		1 / 3
Texture		loam
Structure	type	granular to microgranular
		cohesion
	ma-	5
	me-	40
	mi-	55
	sg-	-
ms-	-	
Horizon type		A
Underlying soil horizon		

Figure 14. Exemple d'une fiche de présentation de description de formes d'humus (terroformes).
L'ensemble des fiches et la légende détaillée se trouve en Annexes A.2.1 et A.2.2.

3.3 DESCRIPTION PAR LA MÉTHODE DES PETITS VOLUMES

3.3.1 INTRODUCTION

Bien que de nombreuses publications aient été consacrées aux formes d'humus ces dernières années (voir par exemple : Labaz et al., 2014 ; De Nicola et al., 2015 ; Andreetta et al., 2016), peu d'entre elles se concentrent sur les macrorestes présents dans chaque horizon. La plupart de ces études considèrent effectivement les horizons comme les « briques » de base des formes d'humus mais ne s'attardent pas sur leur composition précise.

Même si la reconnaissance générale et l'étude de la disposition spatiale des horizons d'une forme d'humus permet de lui attribuer un nom précis et d'en appréhender le fonctionnement général (Gobat et al., 2010), il est possible d'en affiner encore davantage la compréhension par une méthode adéquate. Appelée « méthode des petits volumes », ou parfois également « méthode Ponge » en hommage à la personne l'ayant développée et popularisée (Ponge, 1984, 1990), cette méthode consiste en la reconnaissance et la quantification des composants, ou macrorestes, présents dans les différentes couches d'une forme d'humus déterminée (Bernier & Ponge, 1994).

Cette méthode a été appliquée et sa pertinence démontrée dans de nombreuses études (voir par exemple Loranger et al., 2003 ; Chauvat et al., 2007, ou encore Kounda-Kiki et al., 2008). Bien que particulièrement chronophage, l'utilisation de cette méthode en complémentarité aux descriptions macromorphologiques « classiques » (voir § 3.2) apporte plusieurs avantages. Elle permet notamment d'obtenir aisément des valeurs numériques, augmentant de ce fait les possibilités de comparaisons et autres traitements statistiques relatifs aux formes d'humus (Chauvat et al. 2007). La finesse de cette échelle d'étude permet également de déceler certaines propriétés et particularités difficilement identifiables par d'autres méthodes, telles que par exemple des traces de pollution ou le suivi d'éléments particuliers le long d'un profil d'humus (Gillet & Ponge, 2002, 2006). De plus, la représentation graphique des données obtenues permet de mettre plus facilement en exergue les transitions et gradients le long d'un même profil d'humus que par les méthodes de représentations graphiques « classiques » mettant, elles, plutôt l'accent sur les discontinuités entre les différents horizons (voir par exemple Jabiol et al., 2007).

Malgré le fait qu'il s'agisse d'une méthode puissante permettant de pouvoir potentiellement se départir de toute nomenclature concernant les horizons et les formes d'humus et pouvant être appliquée à de nombreux cas, cette méthode d'étude demeure encore relativement peu répandue. Cela est certainement en partie dû au fait qu'elle est relativement chronophage et nécessite une certaine expérience dans la reconnaissance des macrorestes, l'observateur ne devenant vraiment efficace qu'après de nombreux échantillons examinés. Cette méthode est de ce fait peu utilisée dans les cas où seules quelques formes d'humus sont à étudier. Il s'agit pourtant de cas où cette méthode peut se révéler particulièrement pertinente, étant donnée la précision de la description possible au sein même d'une seule et unique forme d'humus.

Fort de ce constat, l'objectif principal de ce bref chapitre est donc le suivant : documenter cette méthodologie de manière plus approfondie, notamment par la réalisation d'une fiche pratique pouvant être utilisée en laboratoire lors de la quantification des différents macrorestes, ainsi que par l'initialisation d'une base de données photographiques présentant les macrorestes communément identifiés dans le contact du projet DecAlp, en environnement forestier subalpin (voir § 1.2 et 2.2). Ces documents auront alors pour vocation de faciliter l'utilisation et

l'application de cette méthode, y compris par des personnes non expérimentées. Ce premier objectif essentiellement méthodologique est complété par celui agissant en véritable fil rouge de ce manuscrit (voir § 1.3), à savoir, fournir des informations précises concernant les formes d'humus présentes sur différents sites du projet DecAlp. De par son objectivité, la méthode des petits volumes s'avère judicieuse dans le contexte de ce projet où de nombreux chercheurs travaillent conjointement sur un même sujet et sur les mêmes sites d'études. L'étude de l'épisolum humifère par cette méthode permet effectivement de passer plus aisément d'une échelle spatiale à l'autre au sein des différents WPs du projet DecAlp (voir § 1.1.4). Ainsi, il est par exemple possible de lier l'arrivée de matière organique d'une essence forestière à un moment donné (échelle du peuplement forestier, WP1 et WP3, § 1.1.4.1 et § 1.1.4.3) à la composition en macrorestes d'une couche de l'épisolum humifère où vivent des communautés bactériennes étudiées spécifiquement par les chercheurs du WP2 (§ 1.1.4.2). Enfin, la méthode des petits volumes permet le passage concret du descriptif au fonctionnel et ce, à différentes échelles spatio-temporelles, notamment en donnant des informations sur le passé (Havlicek & Gobat, 1998) et le futur (Kounda-Kiki et al., 2008) de l'écosystème considéré. Les informations ainsi récoltées seront donc particulièrement utiles pour des processus de modélisation tels que ceux réalisés par les chercheurs du WP4 (§ 1.1.4.4).

Ce travail de fond est également complété et soutenu par les hypothèses de travail suivantes : (i) Les groupes créés par l'analyse statistiques de la composition des différentes couches analysées en laboratoire correspondent bien aux horizons décrits sur le terrain, validant de ce fait une méthodologie encore très peu documentée. (ii) La composition d'un type d'horizon déterminé (par exemple OL) ne varie pas en fonction du type (ou référence) de forme d'humus auquel il appartient.

3.3.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

3.3.2.1 DESIGN EXPÉRIMENTAL

Les sites N01, N03, S06 et S08 (voir § 2.2.1) ont été choisis afin d'y étudier les formes d'humus plus en détail par l'application de la méthode des petits volumes.

Parmi les dix sites du projet DecAlp, ces quatre sites ont été retenus afin d'y procéder à des études plus détaillées concernant les thématiques couvertes par l'ensemble des WPs (voir § 1.1.4). De par leurs deux altitudes et leurs deux expositions différentes, ces quatre sites (de 25 x 25 m) agissent comme véritable « clé de voûte » des données nécessaires pour les différents projets de modélisation réalisés par le WP4. Une attention particulière y est de ce fait portée par l'ensemble des chercheurs du projet DecAlp. Des connaissances concernant ces quatre sites sont aussi disponibles suite à de précédentes études qui y ont été effectuées (voir par exemple Egli et al., 2006 ; Petrillo et al., 2015, 2016 et § 1.2).

L'ensemble des parcelles d'échantillonnage définies au § 2.2.1 et sans accumulation de débris fins ligneux a été considéré, menant ainsi à un total de 24 surfaces de 30 x 30 cm réparties équitablement entre les quatre sites.

3.3.2.2 IDENTIFICATION MACROMORPHOLOGIQUE DES FORMES D'HUMUS

Sur chacune des 24 parcelles d'échantillonnage, un profil a été creusé, les différents horizons identifiés et leur séquence rattachée à l'une des formes d'humus de référence d'après les systèmes de classification de Zanella et al. (2011) et Jabiou et al. (2013).

Cette procédure est expliquée de manière plus détaillée au § 3.2.2.

3.3.2.3 ÉCHANTILLONNAGE PAR LA MÉTHODE DES PETITS VOLUMES

La méthode décrite ci-dessous est inspirée de celle développée et utilisée par Ponge (1984, 1990), Bernier et al. (1993) et Bernier & Ponge (1994).

À proximité immédiate de la forme d'humus décrite de manière macromorphologique, un bloc de sol d'une surface de 25 cm² a été dégagé jusqu'à atteindre au moins les premiers centimètres organo-minéraux sous-jacents. Les différents horizons ont ensuite été isolés et fixés immédiatement dans des récipients contenant de l'éthanol 95 % (v/v). La figure 15 présente un bloc de sol préparé sur le site S08 avant que les différentes couches soient collectées. Différentes couches sont parfois échantillonnées au sein d'un même horizon pédologique étant donné que cette méthode tient également compte des légères discontinuités pouvant survenir au sein d'un même horizon. Les échantillons ont ensuite été transportés au laboratoire pour la suite des analyses.

3.3.2.4 IDENTIFICATION ET QUANTIFICATION DES MACRORESTES

Les différentes couches échantillonnées ont été soigneusement étendues dans des boîtes de Petri, complétées si nécessaires avec de l'éthanol 95 % (v/v) et placées sous une loupe binoculaire (Leica M205 C) permettant également de prendre des photos avec le programme (Leica software). Les différents macrorestes ont ensuite été quantifiés par la méthode de comptage par point à l'aide d'une fine grille métallique comprenant 150 intersections (Galvan et al., 2008).

Une fiche incluant les principaux macrorestes identifiés a été réalisée et des photographies ont été prises afin de les illustrer (voir Annexes A.3.2).



Figure 15. Petite colonne de sol (surface 5 x 5 cm) préparée sur le site S08 pour la méthode des petits volumes, avant l'échantillonnage des différentes couches. D. Tatti, le 15 août 2013.

3.3.2.5 STATISTIQUES

Pour chaque couche échantillonnée et analysée, le volume relatif des différents macrorestes a été estimé en divisant le nombre d'occurrences d'un élément par le nombre total de points/intersections de la grille utilisée.

Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur l'ensemble des éléments identifiés dans chaque couche échantillonnée afin d'obtenir un aperçu global de la distribution des variables (les macrorestes). Des ellipses de confiance ont ensuite été ajoutées *a posteriori* en fonction de l'appartenance de la couche analysée à un horizon déterminé sur le terrain. Une analyse multivariée par permutation de la variance (utilisant les matrices de distance) (ou *permutational multivariate analysis of variance using distance matrices*) a ensuite été réalisée afin de déterminer si l'appartenance à un type d'horizon change significativement en fonction des gradients produits par l'ensemble des macrorestes.

Le même type de procédure a été appliqué afin d'établir si la composition d'un horizon déterminé est significativement différente en fonction du type de forme d'humus. Les couches appartenant aux types d'horizons OL (n=23), OF (n=41), OH (n=23), A (n=49), USH (pour *underlying soil horizon*, regroupant ici l'ensemble des horizons non holorganiques ou organo-minéraux ; n=18) ont été testées en fonction des types de formes d'humus suivants : amphi (n=26), mull (n=52), hemimoder (n=37) et eumoder + dysmoder (ici nommé « eudysmoder ») (n=48) (voir § 5.3.2 pour plus de détails concernant ces différentes catégories). Enfin, la même analyse a été effectuée, mais cette fois-ci en fonction du site considéré : N01 (n=38), N03 (n=49), S06 (n=40) et S08 (n=36)

Les calculs ont été effectués en utilisant le programme R (R development Core Team, 2013) avec RStudio (RStudio Team, 2015) et les packages FactoMineR (Husson et al., 2015) et vegan (Oksanen et al., 2015).

3.3.3 RÉSULTATS

3.3.3.1 DESCRIPTIONS MACROMORPHOLOGIQUES DES FORMES D'HUMUS

Les descriptions macromorphologiques des 24 formes d'humus étudiées sont présentées en Annexes A.2.2.

3.3.3.2 FICHES PRATIQUES ET PHOTOS CONCERNANT LES MACRORESTES

La fiche pratique réalisée pour l'annotation des différents éléments est présentée en Annexes A.3.1, l'ensemble des photos réalisées est présenté en Annexes A.3.2. Les figures (photos) 16 à 19 ci-dessous en présentent quelques exemples.

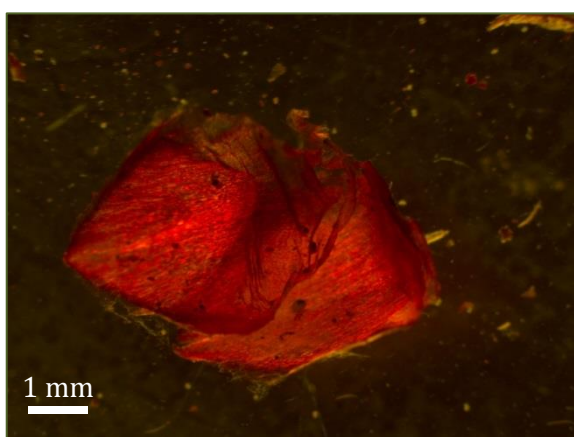


Figure 16. Fragment de bourgeon issu de la couche N03M3. Taille réelle de l'image : 9,50 x 7,13 mm.



Figure 17. Organisme présent dans la couche S06G3. Taille réelle de l'image : 11,70 x 8,77 mm.

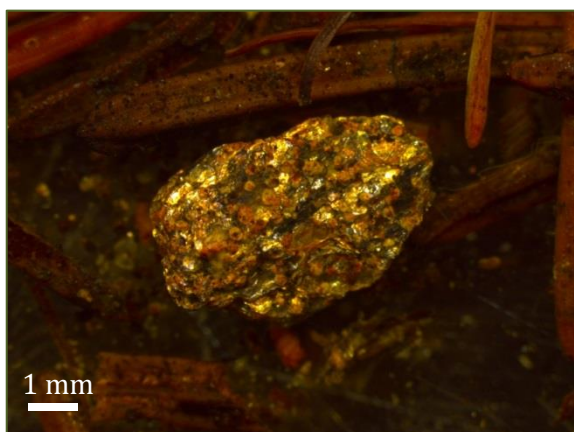


Figure 18. Fragment minéral issu de la couche S06L2. Taille réelle de l'image : 11,47 x 8,60 mm.

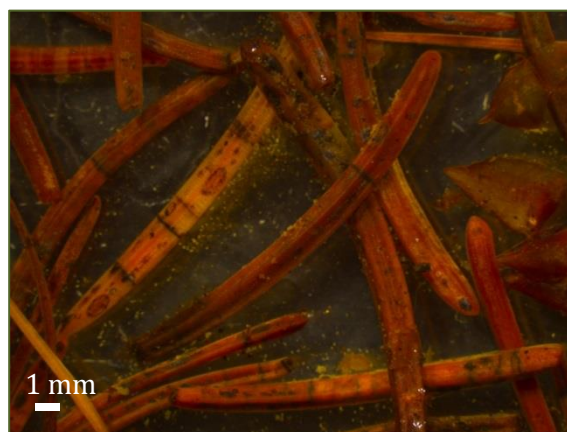
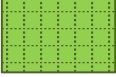
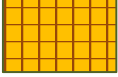
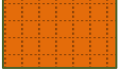


Figure 19. Aiguilles d'Épicéa (*Picea abies*) présentes dans la couche S06L3. Taille réelle de l'image : 22,55 x 16,91 mm.

3.3.3.3 PROFILS OBTENUS PAR L'APPLICATION DE LA MÉTHODE DES PETITS VOLUMES

Les représentations graphiques de différentes formes d'humus étudiées sont illustrées en Annexes A.3.3. La figure 20 ci-dessous en montre un exemple et est accompagnée de la légende concernant les 41 différents types d'éléments utilisés pour ces représentations graphiques. Il est à noter qu'en raison de l'agrandissement effectué pour des raisons de lisibilité, la taille des motifs présents sur les légendes peut légèrement être différente de celle sur les graphiques.

Légendes

	lea_dic_bg1 dicotyledonous leave > 1 cm ²		fau_org animal organism
	lea_dic_st1 dicotyledonous leave, < 1 cm ²		myc_und mycelium
	lea_mon_bt1 monocotyledonous leaf, > 1 cm ²		roo_uIl root, diameter 0-2 mm
	lea_mon_st1 monocotyledonous leaf, < 1 cm ²		roo_utV root, diameter]2[-5 mm
	lea_und_bt1 undetermined leaf, > 1cm ²		roo_btV root, diameter > 5 mm
	lea_und_st1 undetermined leaf, < 1cm ²		ste_fra fragment of stem
	nee_int intact needle		twi_uIl twig, diameter 0-2 mm
	nee_fra fragmented needle		twi_utV twig, diameter]2[-5 mm
	flo_und flower or fragment of flower		twi_mtV twig, diameter > 5 mm
	fru_und fruit or fragment of fruit		bra_VtX fragment of branch
	vvm_see seed or fragment of seed		vvm_coa coal or fragment of coal
	vvm_bul bulb or fragment of bulb		woo_uIl undetermined woody material, diameter 0-2 mm
	vvm_ger plant sprout		woo_uXX undet. woody material, diameter]2[-20 mm
	vvm_sto stolon		woo_utL undet. woody material, diameter]20[-50 mm
	bud_int intact bud		woo_con_fra fragment of conifere cone
	bud_fra fragmented bud		woo_con_int intact conifere cone
	lic_fra fragment of lichen		omi_und organomineral
	mos_int intact moss		min_uIl mineral, 0-2 mm
	mos_fra fragment of moss		min_uXX mineral,]2[-20 mm
	fau_fec fauna feces		min_utL mineral,]20[-50 mm
			min_uCC mineral, > 50 mm

S08G1

0-8 : OL

8-20 : OF

20-40 : OH

40-75 A

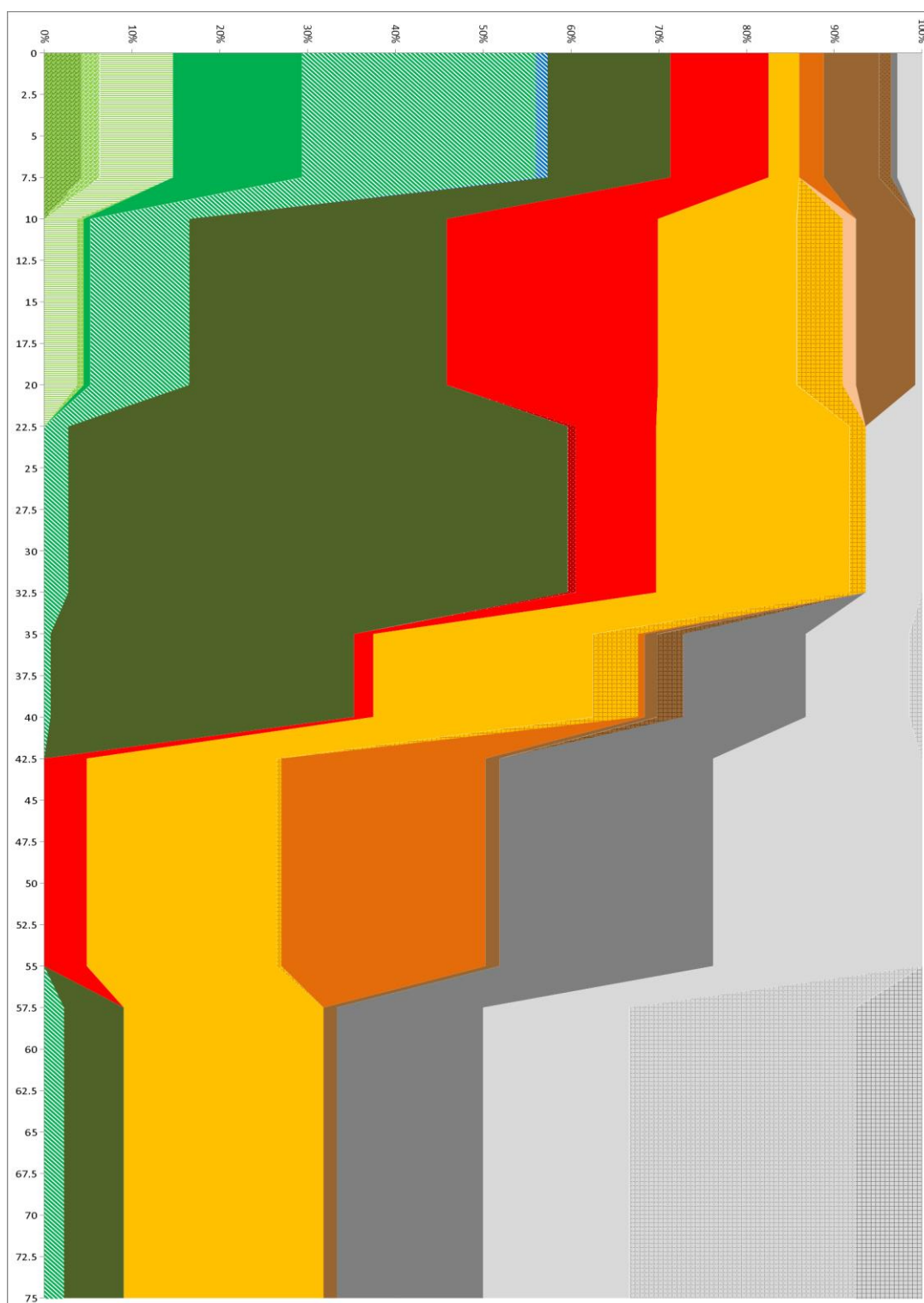
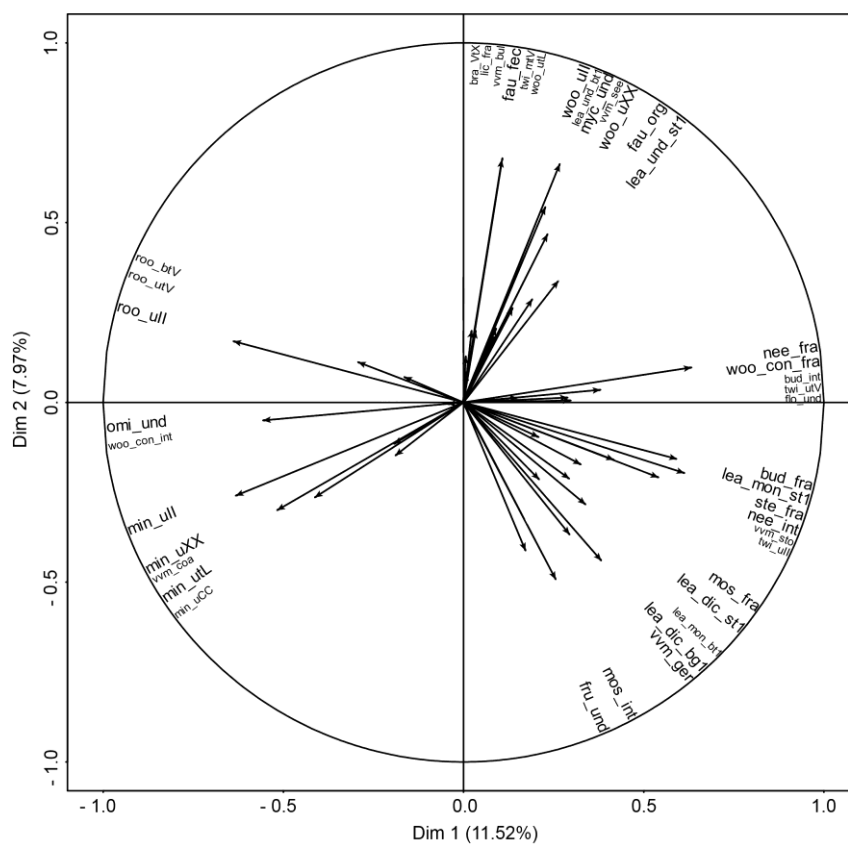
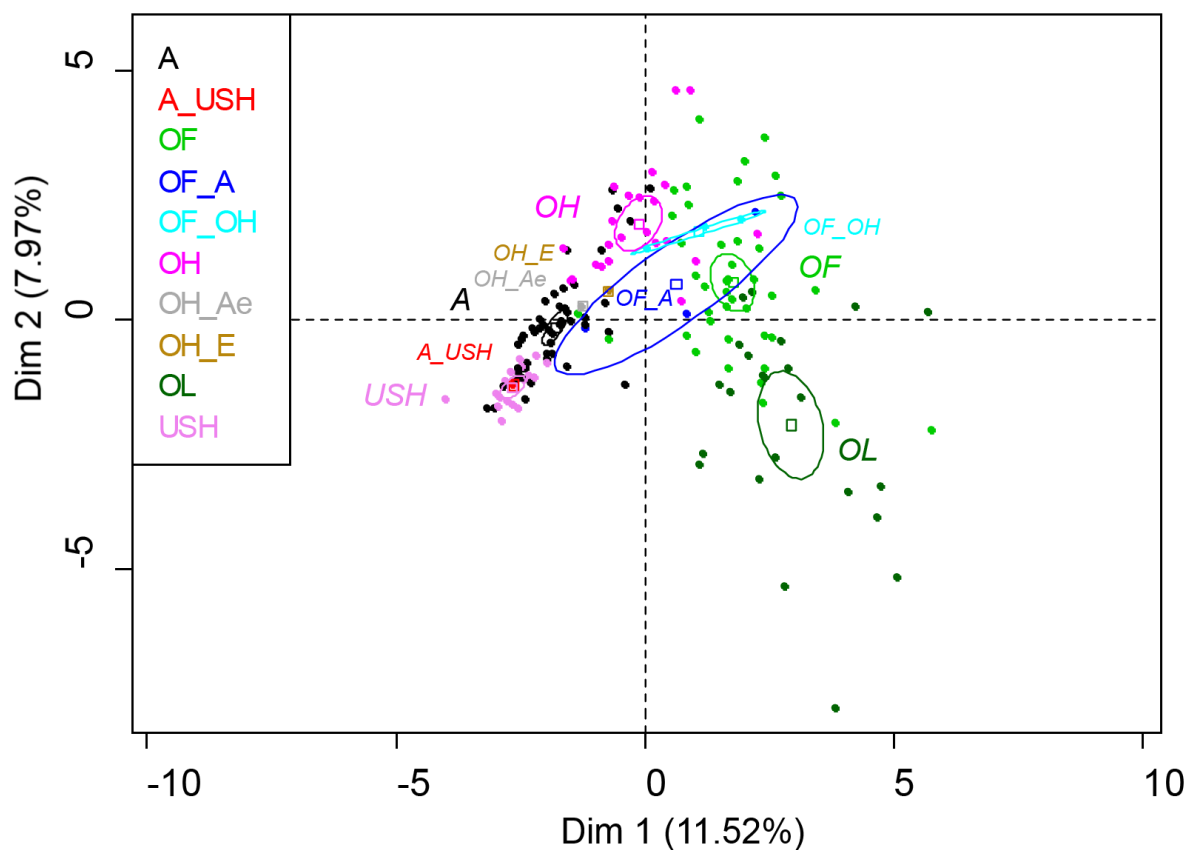


Figure 20. Exemple de la représentation graphique des données obtenues par l'application de la méthode des petits volumes En abscisse figurent les pourcentages des différents macrorestes identifiés, en ordonnée la profondeur en millimètres (parcelle d'échantillonnage S08G1, légendes des couleurs : voir page précédente).

3.3.3.4 COMPARAISON ENTRE LES TYPES D'HORIZONS LEURS COMPOSITIONS (MACRORESTES)



Figures 21 (haut) et 22 (bas). ACP des macrorestes identifiés parmi les différentes couches échantillonnées. Les points sont colorés en fonction de leur attribution à un type d'horizon identifié

macromorphologiquement sur le terrain. Ces différents types d'horizons ont été mis en évidence par des ellipses de confiance. USH (pour *underlying soil horizon*) correspond à tout type d'horizon non holorganique ou organo-minéral. Les couches prélevées à la transition entre deux horizons sont signalées par un double-rattachement (exemple : OF_OH pour une couche correspond à la transition entre un horizon OF et OH). La légende pour les différents macrorestes correspond à celle présentée pour la figure 20.

Les deux premiers axes expliquent 19,5 % de la variance totale. Le premier axe est corrélé de manière significative et positive à la présence de fragments d'aiguilles (*nee_fra*), de cônes (*woo_con_fra*), de feuilles (*lea_mon_st1*, *lea_dic_st1* et *lea_dic_bg1*), de bourgeons (*bud_fra*) et de mousses (*mos_fra*), ainsi qu'à la présence de petites brindilles (*twi_u11*, *twi_utV*) et d'aiguilles intactes (*nee_int*). Cet axe est corrélé négativement à la présence d'éléments minéraux (*min_u11*, *min_uXX*, *min_utL*) et organo-minéraux (*omi_und*) ainsi qu'à la présence de racines (*roo_u11*, *roo_utV*). Le deuxième axe est significativement et positivement corrélé à la présence de déjections holorganiques (*fau_fec*), de mycélium (*myc_und*), d'éléments ligneux (*woo_u11*, *woo_uXX*), ainsi qu'à la présence de restes d'organismes vivants (*fau_org*). Ce même axe est corrélé négativement à la présence de mousses (*mos_int*), germes (*vvm_ger*) et fruits intacts (*fru_int*), ainsi qu'à la présence de feuilles de dicotylédones (*lea_dic_bg1*, *lea_dic_st1*).

L'appartenance d'une couche échantillonnée à un horizon déterminé est significativement expliquée par les gradients formés par ces deux axes ($p=0,001$). Le premier axe permet de séparer de manière significative les groupe formés par les horizons de types OL et OF des groupes formés par les horizons organo-minéraux et minéraux. Le deuxième axe permet de séparer les horizons OH des horizons de type OL.

3.3.3.5 RELATION ENTRE LA COMPOSITION D'UN HORIZON ET SON APPARTENANCE À UN TYPE DE FORME D'HUMUS OU À UN SITE D'ÉTUDE

Au sein d'un même type d'horizon (OL, OF, OH, A ou USH), la composition globale des macrorestes ne diffère pas ($p=n.s.$) en fonction de son appartenance à un type de forme d'humus.

Par contre, les horizons OL se distinguent significativement entre eux ($p=0,003$) en fonction du site. Il en va de même avec les horizons OF ($p=0,001$). Ce n'est cependant pas le cas avec les horizons OH, A et USH ($p=n.s.$).

3.3.4 DISCUSSION

3.3.4.1 *Nouvelles données*

Une correspondance significative a pu être établie entre la composition précise d'une couche échantillonnée et son appartenance à un type d'horizon déterminé de manière macromorphologique sur le terrain. La description macromorphologique des horizons constituant les formes d'humus est couramment effectuée (voir le chapitre en Annexes B.2) et les avantages d'une approche multiscalaire sont reconnus pour les horizons organo-minéraux, notamment concernant les questions relatives à la fertilité (au sens large) et à la stabilité du sol (voir par exemple Dal Ferro et al., 2014 ; Zhou et al., 2016). Cependant, très peu d'études effectuant le lien de manière détaillée entre ces deux échelles observationnelles ont été effectuées jusqu'à aujourd'hui pour les horizons holorganiques. En cela, les données obtenues ici complètent partiellement une réelle lacune dans la littérature actuelle.

3.3.4.2 *Lien entre couches analysées et horizons identifiés*

Les résultats obtenus indiquent une transition très claire concernant la composition des différents types d'horizons identifiés. Ainsi, l'ACP réalisée et présentée en figures 20 et 21 montre clairement le passage des horizons OL aux horizons OF, suivis des horizons OH et enfin A puis USH. Les horizons décrits comme intermédiaires se placent bien à la rencontre des deux horizons considérés. Par exemple, les horizons OF_OH sont présents entre le groupe formé par les horizons OF et celui formé par les horizons OH. Il en va de même avec les horizons présentant à la fois des caractéristiques d'OH et des horizons sous-jacents, tels que potentiellement certains horizons A pouvant être qualifiés d'hémiorganiques de par leur teneurs plus élevées que la norme en carbone organique (voir AFES, 2009). La position des horizons OH au sein de cette transition se révèle également intéressante. Quand ceux-ci sont présents, ils ne sont pas agrégés avec les autres horizons holorganiques comme il aurait été possible de s'y attendre, mais ils jouent un véritable rôle charnière entre les autres horizons holorganiques et les horizons organo-minéraux. Ils agissent de ce fait bien comme véritables horizons de transition, ce qui, en l'état actuel de nos connaissances, n'avait pas encore été démontré de la sorte dans la littérature.

Les couches apparentées aux horizons OL sont ici principalement dominées par du matériel holorganique pas ou peu fragmenté (fruits, germes, feuilles et aiguilles) et par une importante présence de mousses intactes. Ces éléments ainsi que la quasi-absence de matériel fin sont caractéristiques de ce type d'horizons (Brêthes et al., 1995 ; Jabiol et al., 2007) et peuvent aisément être mis en relation avec leur position spatiale en surface de l'épisolum humifère ainsi que les caractéristiques de la végétation de la station considérée. L'abondance des mousses s'explique par le fait que les bryophytes sont généralement abondantes dans les forêts de conifères (Salmane & Brumelis, 2008 ; Delarze et al., 2015) agissant comme cadre de la présente recherche (§ 2.2.2).

Les couches issues d'horizons OF présentent des éléments globalement plus fragmentés (feuilles, aiguilles, tiges, bourgeons, mousses) que les précédentes. De plus, les fruits ainsi que les mousses intactes y disparaissent généralement. Ces éléments et leur niveau de fragmentation sont typiques de ce genre d'horizon (Jabiol et al., 2007) et sont, comme pour les OL, également fortement dépendant du type de végétation présent sur la station considérée. De manière intéressante, les restes issus de la végétation herbacée sont ici plus dominés par les espèces monocotylédones alors que les dicotylédones dominaient au sein des couches issues d'horizons OL. Cela semble

indiquer que, pour les sites considérés, les espèces monocotylédones sont plus difficilement décomposées et intégrées dans le reste du solum sous-jacent que les espèces dicotylédones. Cependant, très peu d'études semblent avoir été effectuées jusqu'à aujourd'hui afin de comparer, par exemple, les caractéristiques (vitesses, processus, etc.) de décomposition et d'intégration dans le sol de plantes monocotylédones avec celles des dicotylédones (par exemple en considérant certaines familles, certains types biologiques, etc.).

Les couches en lien avec les horizons OH succèdent aux horizons OF et s'opposent globalement aux couches issues d'horizons OL. Ce type de couches se caractérise par une dominance quasi-exclusive de fines déjections animales (regroupées ici dans une seule catégorie indépendamment du type d'organisme dont elles proviennent, voir exemples en Annexes A.3.2) et de mycélium, ainsi que par la présence récurrente d'éléments ligneux (incluant des branches et brindilles). Les déjections animales, caractéristiques des horizons OH (Zanella et al., 2011), sont ici dominantes et souvent mêlées étroitement à des entrelacs de mycélium (voir par exemple la photo *Mycelium from N03M1* en Annexes A.3.2). Il est également intéressant de constater l'abondance des éléments ligneux au sein de ces couches. Bien que ceci ne soit que très rarement mentionné dans la littérature concernant les formes d'humus et/ou le bois mort, il pourrait s'agir d'un facteur important à prendre en compte pour l'étude des processus de décomposition du bois mort et son intégration au sol, ainsi que pour la thématique de l'influence du bois mort sur le cycle du carbone (voir le § 4. à ce sujet).

Enfin, au sein des différents sites étudiés, les horizons organo-minéraux se caractérisent notamment par la dominance de particules organo-minérales et la présence de racines de toutes tailles. L'utilisation de la méthode des petits volumes pourrait s'avérer judicieuse pour approfondir les questions relatives à la distribution des racines au sein des différents horizons du sol, par exemple en détaillant davantage les catégories « racines » (tailles, origines, etc.) parmi les différents macrorestes identifiés. Très peu d'études semblent avoir été effectuées à ce sujet jusqu'à aujourd'hui et ce, malgré les bénéfices pouvant en être retirés (par exemple par rapport à l'amélioration de certaines pratiques agricoles) et une certaine demande pour davantage de connaissances à ce sujet (voir par exemple Adams & Moore, 1983 ; Ehrenfeld et al., 1997). Les horizons à tendance minérale se caractérisent par l'abondance de matériel minéral de différentes tailles ainsi que par la présence de charbons. La présence et position spatiale des charbons tels que trouvés ici témoignent assurément d'anciens incendies et/ou feux locaux (Kounda-Kiki et al., 2008), les horizons supérieurs s'étant développés postérieurement à ce (ou ces) épisode(s) de perturbations.

3.3.4.3 Lien entre couches analysées et types de formes d'humus

Dans le contexte de notre étude, il a été démontré que la composition en macrorestes d'un type d'horizon précis (par exemple OL) reste globalement invariante en fonction du type de forme d'humus au sein duquel il se trouve. Ainsi, l'analyse détaillée d'un seul horizon d'une forme d'humus, quel qu'il soit, ne permet pas de prédire le nom de la forme d'humus auquel il appartient. Cela confirme la nécessité de considérer l'ensemble des propriétés des horizons d'une forme d'humus, et leur séquence verticale, afin de pouvoir définir un nom de la manière la plus rigoureuse possible (Gobat et al., 2010 ; Zanella et al., 2011). Ainsi sont à considérer : (i) les propriétés « intra » horizon, comme effectué ici avec une analyse détaillée des macrorestes ; (ii) les propriétés « inter » horizons, soit les relations entre les différents horizons telles par exemple leurs positions respectives ou la netteté de leurs transitions (voir également le cas des sols ayant

subi les effets de la cryoturbation et/ou de la solifluxion et résultant parfois en une inversion de l'ordre précédent des horizons (Hutchinson, 1974 ; AFES, 2009)) (iii) les propriétés « extra » des horizons, soit l'ensemble des conditions biotiques et abiotiques de l'écosystème dans lequel ils se trouvent et pouvant potentiellement influencer leur comportement et évolution (Ponge, 2013).

3.3.4.4 *Lien entre couches analysées et sites d'étude*

A contrario, le site d'étude a une influence significative sur la composition des couches issues des horizons OL et OF. Cela n'est valable que pour ces deux types d'horizons, aucun effet significatif n'a été détecté pour les autres types d'horizons. Cela peut s'expliquer par le fait que les composants dominant de OL et OF, c'est-à-dire des éléments holorganiques, dépendent directement de la végétation présente sur le site en question, par la qualité et la quantité de sa litière (Ponge, 2013 ; voir également la publication en Annexes B.1 à ce sujet).

Cet effet est par contre atténué puis non détectable, lors du passage des horizons OL et OF aux horizons OH (lorsqu'ils sont présents), puis organo-minéraux et minéraux. L'ensemble des conditions biotiques et abiotiques influençant la dégradation de la matière organique et son éventuelle incorporation au sein du complexe organo-minéral (Gobat et al., 2010) agit donc comme une sorte d' « entonnoir », convergeant ainsi vers un attracteur commun, le sol. Autrement dit, concernant les horizons OL et OF, il y a un effet clair de la station et de la végétation y étant présente, puis dès l'horizon OH, intervient un processus de convergence et d'homogénéisation du reste du sol sous-jacent.

Enfin, les résultats concernant les horizons essentiellement minéraux (S, E, B, etc. ; ne faisant pas partie *sensu stricto* de la forme d'humus) indiquent qu'ils sont relativement comparables du point de vue des propriétés étudiées ici, à savoir principalement l'abondance relative des différents macrorestes ainsi que la distribution de la taille des particules et éléments minéraux. Cela confirme bien l'homogénéité du contexte géologique au sein des différents sites étudiés.

3.3.4.5 *Représentations graphiques*

Bien que non directement exploités ici, les graphiques réalisés permettent de résumer objectivement et rapidement la distribution de l'ensemble des éléments présents au sein d'une forme d'humus déterminée. Sur la base de ces représentations, il est ainsi possible d'obtenir des informations difficilement observables et représentables autrement telles que, par exemple, la transition entre les différentes couches et les éventuelles discontinuités. Cela peut être important afin de mieux comprendre les aspects fonctionnels et dynamiques des formes d'humus (Zanella et al., 2011). Enfin, ces graphiques permettent également d'étudier l'épisolum humifère en se départissant potentiellement de toute nomenclature relative aux horizons et aux formes d'humus, un effort d'uniformisation de cette dernière au niveau européen n'étant en cours que depuis quelques années (voir par exemple Zanella et al., in prep). La base de discussion ainsi créée peut donc se révéler particulièrement utile dans un contexte international ou pluridisciplinaire où les différents acteurs nomment parfois différemment des concepts et objets pourtant identiques.

3.3.5 CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Les points ci-dessus ont permis d'**approfondir les questions relatives à la méthode des petits volumes**, ceci particulièrement d'un point de vue technique. Les quelques documents relatifs à cette méthode se concentrent habituellement sur son utilisation et la considèrent avant tout comme un outil acquis, même si celui-ci restait jusqu'ici et dans une certaine mesure encore relativement mal défini. Les quelques points de ce chapitre permettent donc de **combler certains manques de la littérature** à propos de cette méthode et fournissent également quelques pistes de réflexion concernant son utilisation qui permet de passer **du descriptif à des considérations plus fonctionnelles**, telles que par exemples celles relatives à l'intégration des différentes échelles spatio-temporelles (voir § 6.3).

Il s'agit donc d'un **outil pertinent et complémentaire** aux méthodes de descriptions plus « classiques » de l'épisolum humifère et aux analyses physico-chimiques réalisées en laboratoire. La puissance et la précision de cette méthode ont été ici en partie démontrées grâce à la **correspondance existant entre les différents types d'horizons décrits sur le terrain et la composition précise d'une couche analysée sous la loupe binoculaire**.

La méthode des petits volumes permet de ce fait une **intégration concrète des différentes échelles d'observation** des formes d'humus, permettant ainsi d'établir plus facilement des liens entre ces différents niveaux et de pouvoir en extraire rapidement des données pertinentes pour une étude ciblée. L'échelle fine d'observation résultant de l'application de cette méthode se traduit également par un gain de précision supplémentaire permettant d'obtenir à la fois des données pouvant difficilement être obtenues autrement, ainsi qu'une **synthèse visuelle** de l'ensemble d'un profil réalisé dans un episolum humifère donné.

Même si non utilisée ici à cet escient, l'application de cette méthode peut également se révéler particulièrement pertinente dans des études précises, telles que le suivi sur le long terme d'un élément au sein d'une forme d'humus. De cette manière et à l'aide de réplicats, il serait relativement aisé de, par exemple, suivre l'évolution d'un débris ligneux au sein d'une forme d'humus, depuis son arrivé sur le substrat considéré, jusqu'à sa décomposition et son intégration dans le reste du sol sous-jacent. Un tel suivi pourrait également être combiné avec l'étude d'autres paramètres, tels que le rapport entre la taille des agrégats organo-minéraux identifiés et les valeurs physico-chimiques mesurées (CHN, pH, ...), ou encore en considérant par exemple la relation entre la composition d'une couche déterminée et les différents organismes y évoluant. Cela pourrait par exemple permettre d'approfondir davantage les connaissances relatives à la dynamique de matière organique et à la biochimie de l'humus.

Il est également à noter que les différentes catégories de macrorestes retenues ici peuvent également être regroupées ou détaillées davantage en fonction des objectifs de l'étude et du temps et des moyens à disposition. Il en va de même pour les agrégats organo-minéraux qui pourraient également être identifiés en fonction de leur taille et éventuellement de leur rapport minéral/matière organique en fonction du contexte et des besoins de l'étude. Ils pourraient ainsi par exemple être isolés du reste des macrorestes identifiés afin de procéder à des analyses physico-chimiques ou micromorphologiques supplémentaires (par exemple par l'étude de lames minces ; Mori et al. (2009), Jangorzo et al. (2014)).

Au final, le but premier de ce court chapitre était avant tout de **fournir des résultats pouvant être utilisés par l'ensemble des chercheurs du projet DecAlp**. Cet objectif a été atteint et

complété par quelques considérations pratiques et la réalisation d'aides techniques (fiche pratique, base photographique des différents éléments identifiés). Celles-ci permettront d'utiliser plus facilement la méthode des petits volumes lors de futures études de l'épisolum humifère.

L'approfondissement de cette méthodologie a également été l'occasion de montrer (i) que les horizons identifiés agissent bien comme des constituants de base, **tendant vers un attracteur commun**, le sol, au fur et à mesure de leur développement et de leur évolution, et que (ii) **les propriétés émergentes** résultant de leur mise en connexion et telles qu'appréciées par l'observateur permettent de faire de la forme d'humus **un milieu complexe**, ceci à différentes échelles spatio-temporelles. Cela permet finalement de pouvoir nommer correctement ces formes d'humus selon un système de classification préétabli.

L'étude des couches organo-minérales et minérales par la méthode des petits volumes a également permis de confirmer l'homogénéité du contexte géologique au sein des différents sites étudiés. Étant donné que ces sites présentent des sols ayant globalement le même âge, ainsi qu'une topographie et une utilisation du territoire comparables (Egli et al., 2006, 2008, 2009 ; Petrillo et al., 2015, 2016), cela donne de ce fait de l'importance à la litière et à la régulation climatique comme facteurs principaux influençant la différenciation des formes d'humus. Dans le cas présent, la litière étant dominée par des restes d'aiguilles de *Picea abies* et/ou de *Larix decidua*, le **climat ressort donc ici comme le facteur essentiel de cette différenciation**.

Au final, ce dernier point valorise bien, et également pour les formes d'humus, le choix de la climoséquence retenue pour le projet DecAlp (§ 1.2). Bien que cela n'était pas prévu, ni même connu, lors de l'élaboration de ce projet, **les formes d'humus apparaissent donc ici comme pouvant être utilisées pour le suivi de l'évolution forestière face à d'éventuels changements climatiques** et afin de mieux comprendre les effets de ceux-ci sur l'écosystème considéré.

Après un chapitre essentiellement dédié aux méthodes de description des formes d'humus les plus « classiques », le prochain chapitre (§ 4.) s'intéresse à des formes d'humus particulières, les lignoformes, plus spécifiquement étudiées dans le cadre de cette thèse.

Ces formes d'humus inféodées au bois mort sont abondantes dans de nombreux écosystèmes terrestres, mais encore très peu étudiées.

L'étude et la caractérisation des lignoformes dans les écosystèmes se révèlent pourtant très intéressantes, celles-ci y jouant d'importants rôles. Parmi ceux-ci, de nombreux sont directement utiles à l'homme et de ce fait appelés « services écosystémiques ».

Le chapitre 4 a été rédigé en anglais car soumis (et accepté, voir Zanella et al., in prep.) pour publication dans un livre à sortir prochainement. Les principaux points figurant dans ce chapitre sont :

- Une adaptation de la méthode de description des formes d'humus « classiques » aux lignoformes.
- Une synthèse de la littérature expliquant les différentes origines possibles des lignoformes, leur rapport à l'environnement et les nombreux rôles qu'elles jouent dans les écosystèmes.
- L'élaboration et la présentation d'un nouveau système de classification consacré aux lignoformes (accompagné d'une clé dichotomique), incluant de nouveaux horizons caractéristiques et de nouvelles références richement illustrées par de nombreux schémas.

Le chapitre 4 se clôt sur le rôle fonctionnel potentiel des références de lignoformes établies ainsi que par des perspectives de recherche pour ce domaine d'étude original et prometteur.

Cette section est complétée par l'initialisation d'une base de données (photos, mesures colorimétriques, descriptions, caractéristiques physico-chimiques) destinées à de futures recherches concernant les lignoformes (voir Annexes A.4).

Il est à noter que ce chapitre concernant les lignoformes a ici volontairement été laissé dans sa forme la plus proche possible de celle utilisée pour publication dans le livre de Zanella et al. (in prep.). Des éléments de discussion supplémentaires concernant ce chapitre sont donc présents dans le § 6.

4. WHAT DOES “LIGNOFORM” REALLY MEAN ?

Tatti Dylan^{1*}, Fatton Vincent², Gobat Jean-Michel¹, Sartori Luna³, Le Bayon Renée-Claire¹

¹ Functional ecology laboratory, University of Neuchâtel, Emile-Argand 11, CH-2007 Neuchâtel, Switzerland

² Rue de la Pontaise 14, CH-1018 Lausanne, Switzerland

³ Laboratory of soil biology, University of Neuchâtel, Emile-Argand 11, CH-2007 Neuchâtel, Switzerland

*dylan.tatti@unine.ch



D. Tatti, 2014

SUMMARY

Among the many studies devoted to deadwood, very few consider it in a broader ecosystemic context, especially when link to the underlying humiferous topsoil. In order to fill this gap, we detail here the concept of lignoforms; which are humus forms strongly linked to deadwood and left mostly apart by the specialists of humus forms. After presenting the main characteristics of deadwood on the field, the main actors involved in its life cycle and its important and various roles in many ecosystems, we explain how to study and describe lignoforms on the field. We also propose new horizons of references for these particular humus forms as well as a system of classification (including an identification key). Finally, we discuss some important issues to continue to improve the knowledge of these common but little studied humus forms.

Keywords: lignoforms, humus forms, deadwood, coarse woody debris, fine woody debris

RÉSUMÉ

Parmi les nombreuses études consacrées au bois mort, peu d'entre elles considèrent celui-ci dans un contexte écosystémique étendu ainsi que son lien avec le reste de l'épisolum humifère sous-jacent. Afin de combler cette lacune, nous présentons ici en détail le concept de lignoformes, des formes d'humus inféodées au bois mort et jusqu'à aujourd'hui trop souvent ignorées par les spécialistes. Après avoir présenté les principales caractéristiques du bois mort sur le terrain, les principaux acteurs impliqués dans son cycle de vie et son rôle primordial dans de nombreux écosystèmes, nous exposons comment étudier et décrire les lignoformes sur le terrain. Nous proposons également de nouveaux horizons de référence pour ces formes d'humus particulières ainsi qu'un système de classification, incluant une clé de détermination. Enfin, quelques pistes de recherche et questions sont également mises en exergue afin de pourvoir poursuivre l'approfondissement des connaissances de ces formes d'humus répandues mais mal connues.

Mots-clés : lignoformes, formes d'humus, bois mort, débris ligneux grossiers, débris ligneux fins.

4.1 INTRODUCTION

A growing number of studies about deadwood and its decomposition were published these last 30 years (Russell et al., 2015), most of them dealing with physicochemical properties of deadwood or guidelines for measurement of woody debris in ecosystems. However, study of deadwood in a broader ecosystemic context remains relatively unexplored (Brändli, 2010), especially when linked to humus forms made more or less of decaying wood. Such humus forms are currently called *lignoforms* or *hyperlignic parahumus* by the European humus forms classification (Zanella et al., 2011; Jabiol et al., 2013). The humus forms classification of British Columbia classified them as Lignomoder or Lignomor (Green et al., 1993; Klinka et al., 1997), depending on the key influence of fungi and/or bryophytes. More generally, these humus forms have also been referred as Lignic Folisol by the Canadian soil classification (Soil Classification Working Group, 1998).

The concept of *lignoforms* still remains broad, encompassing various situations and thus asking to be improved. This contribution is therefore a first attempt (i) to clarify different concepts evolving around the lignoforms, and (ii) to contribute to the system of classification of these atypical humus forms.

4.2 CHARACTERISATION OF DEADWOOD ON THE FIELD

4.2.1 CATEGORIES OF DEADWOOD

Deadwood constitutes an important part of the forest litter. Its annual input and the quantities lying on the ground have been the subject of many studies (see, e.g. Elton, 1966; Agee & Stuff, 1987; Kirby et al., 1991; Berg et al., 1993; Goodburn & Lorimer, 1998; MCPFE, 2007; Brändli, 2010). The photo on the very first page shows some deadwood on a subalpine forest floor and the underlying substrate.

In practical terms, deadwood can be subdivided on the field into different categories (Harmon & Sexton, 1996):

(i) **Woody debris** are trunks of dead trees, branches and other parts laying on the ground or raised up to an angle of 45° compared to the ground but no more supported by roots (Waddell, 2002). They are also called logs or lying deadwood (Harmon & Sexton, 1996; Rondeux & Sanchez, 2010). Woody debris can then be subdivided in (see, e.g. Brown, 1974; Harmon et al., 1986; Harmon & Sexton, 1996): (ia) **coarse woody debris** (CWD), with a diameter equal or greater than 10 cm and (ib) **fine woody debris** (FWD), with a diameter smaller than 10 cm.

(ii) **Snags** (or standing dead trees) are short to long vertical pieces of deadwood, raised up with an angle comprised between 45° and 90°, still attached to the ground with roots, and usually resulting from natural processes (Harmon & Sexton, 1996; Waddell, 2002).

(iii) **Stumps** are short vertical pieces of deadwood, still attached to the ground with roots and often resulting from an anthropogenic action of cutting (Harmon & Sexton, 1996; Melin et al., 2009).

In the two last cases, the root system has to be considered independently from the aboveground deadwood, because of a different decomposition dynamics (Melin et al., 2009).

These different deadwood types can be seen as an interconnected network, where a certain type can become another, resulting always at the end in a progressive incorporation into the soil and also eventually in a complete decomposition of deadwood (Bunnell & Houde, 2010; Moroni et al., 2015; Russell et al., 2015). This concept is summarized in the figure 22. The table 2 shows the actors involved in the links between the different compartments of the figure 22. Since almost each actor can be found in each link, only the main ones are here highlighted.

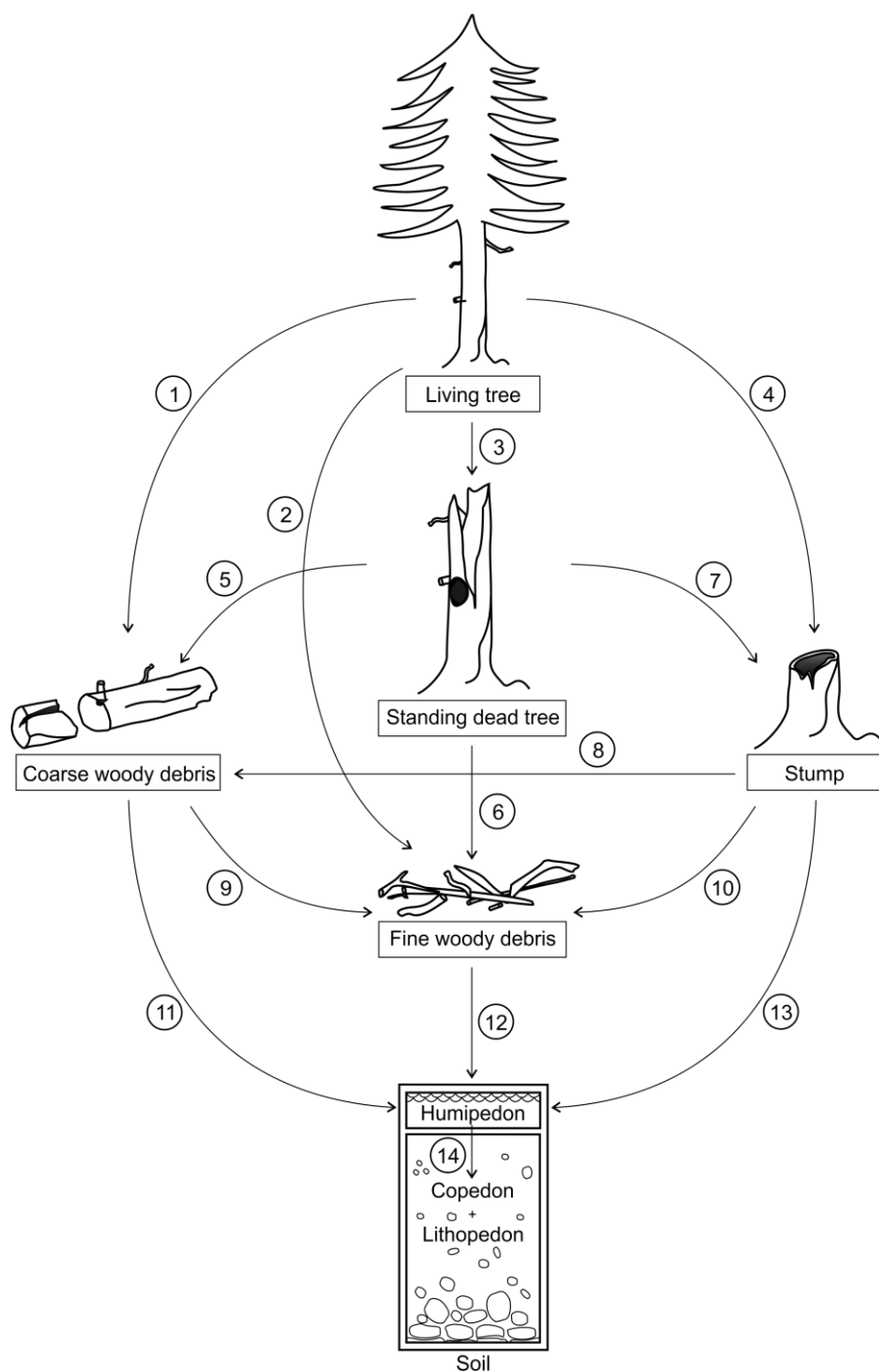


Figure 22. Links existing between the deadwood types and their convergent role in the formation of humus revealed by the humus forms and preceding the formation of soil. Numbers 1 to 14 are related to the numbers shown in table 2.

Table 2. Main actors involved in the links (1 to 14) showed in the figure 22.

arrows	senescence	gravity (force)	birds	mammals	natural elements ^a	anthropogenic activity	arthropods			fungi	protists & bacteria
							I ^b	II ^c	III ^d		
1											
2											
3											
4											
5											
6											
7											
8											
9											
10											
11-14											

^a storms, lightning, etc.
- Arthropods are subdivided into different categories (b, c and d) encompassing various taxonomical levels -
^b Buprestidae, Cerambycidae, Curculionidae, Scolytinae
^c Blattodea, Anobiidae, Lymexylidae, Zopheridae, Pantophthalmidae, Tipulidae (genus *Ctenophora*), ants (e.g. *Camponotus* ssp.), Megachilidae, Siricidae, Xiphydriidae, xylocopone apids, Cossidae, Hepialidae, Sesiidae
^d Collembola, Acari (Oribatida, Gamasida, ...), Diplura, Myriapoda, Isopoda, Lumbricidae, Gastropoda, Coleoptera and Diptera larvae, Termitoidae, Passalidae

Inspired from Maser et al., 1979; Ammer, 1991; Schiegg Pasinelli & Sutter, 2000; Siitonen, 2001; Bunnel & Houde, 2010; Stokland et al., 2012, Lachat et al., 2014 and Ulyshen, 2014.

4.2.2 STATES OF DECOMPOSITION

Deadwood can also be classified regarding its state of decomposition. Different systems were established in order to characterise quickly and as objectively as possible the state of decomposition of deadwood. All of them subdivided deadwood into different “decay classes”.

One of the most common systems seems to be the one established by Maser et al. (1979), inspired by the previous work of Fogel et al. (1973). This system, initially applied in coniferous forests in the United States, comprises five decay classes based on visual and physical criteria such as the presence or absence of bark or branches, the texture and colour of the wood or the general shape of the trunk. This system has been retaken and modified by different authors and also extended to hardwood (see, e.g. Maser & Trappe, 1984; Pyle & Brown, 1998; Ódor & van Hees, 2004; Keller, 2005; Woodall & Monleon, 2008). The table 3 shows the main characteristics of these five decay classes.

This common and practical decay class system is a very useful tool (Russell et al., 2015), which can also be used for lignoforms descriptions (see § 4.4.3).

Table 3. The five-decay class system used for the description of woody debris (mainly CWD).

Log characteristics	Decay class				
	1	2	3	4	5
Bark	intact	intact	trace	absent	absent
Twigs ($\emptyset < 3$ cm)	present	absent	absent	absent	absent
Texture	intact	intact to partly soft	very few softened portions, hard pieces remaining on large portions of the log	small soft portions of the log easily discernible	soft and powdery (very few portions of the log remain coherent)
Knife test	knife penetrates with great difficulty in the direction of the fibers	knife penetrates with great difficulty in the direction of the fibers	knife penetrates slightly, but only in the direction of the fibers	knife penetrates easily in all directions	(almost) no resistance
Shape	round	round	round	round to oval (elliptical)	oval or elliptical flattened
Color of wood	original color	original color	original color to faded	light brown to reddish brown or yellowish	faded to light yellow or gray, or red brown to dark brown
Portion of tree on ground	log elevated on support points	log elevated on support points but sagging slightly	log is sagging near ground	all of log on ground	all of log on ground

Adapted from Maser et al., 1979; Maser & Trappe, 1984 and Keller, 2005.

4.3 DEADWOOD IN ECOSYSTEMS

4.3.1 FROM THE FALLING TREE TO THE INTEGRATION INTO THE SOIL

4.3.1.1 THREE STAGES MODEL

The processes going from the arrival of deadwood on the ground until its incorporation into the soil can be roughly subdivided in three stages easily recognisable on the field (on the ground of terrestrial ecosystems) (Bunnell & Houde, 2010; Gobat et al., 2010).

- (i) a **colonisation stage** corresponding to the arrival and settlement of different pioneer organisms; this stage will extend throughout the whole processes with the successive arrivals of different cohorts (Ulyshen, 2014),
- (ii) a **decay stage** where deadwood begins to decompose, thus losing its shape, structure and others original features,
- (iii) a stage of **integration** into the soil (co-occurring with the humification processes), more or less rapid as it is driven by various environmental variables and the type of wood.

It can be noted that this three-stages model does not apply to aquatic ecosystems (e.g. estuaries or lakes) or more specifically, to the wet part of specific terrestrial ecosystems (e.g. black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) forests). These processes remain quite unknown in such ecosystems, even if in some cases the accumulation of deadwood can lead to huge amounts of peat partly made of woody material (Moroni et al., 2015).

4.3.1.2 INFLUENCING FACTORS

The duration and intensity of each of these three stages are driven by and may vary under various factors. Some of them are among the five “classical” factors of soils development (parent material, climate, topography, biological activity and time) (Jenny, 1941, 1980) and others are more related to woody material:

- (a) **Geological substrate, soil** (pH, CEC, ...) (Berg & McClaugherty, 2014) and **humus forms** (Bocock et al., 1960; Gilbert & Bocock, 1960; Howard & Howard, 1980), but very few studies have been done concerning the effect of these variables on deadwood.
- (b) **Climate**, at different spatial and time scales (Yin, 1999; Russell et al., 2015), even if this point stays relatively unknown (Russell et al., 2014).
- (c) **Topography** (Dwyer & Merriam, 1981; Beatty & Stone, 1986; McClellan et al., 1990) and **contact surface** between soil and deadwood (Bull et al., 1997).
- (d) Living **organisms** responsible for biological transformations, including microbial organisms (Bunnell & Houde, 2010; Ulyshen, 2014).
- (e) Type of surrounding **vegetation** (Zhang & Liang, 1995; Moroni et al., 2015).
- (f) **Tree/shrub species** and its potential features (age, presence of reaction wood, etc.) (Waddell, 2002; Harmon et al., 2008; Weedon et al., 2009).
- (g) Initial **decay stage** of the woody material (Russell et al., 2015).

- (h) **Quantity/volume, type, shape and size** of the initial woody material (coarse woody debris, fine woody debris, stumps, snags, etc.) (Mackensen et al., 2003; Zell et al., 2009; Harmon et al., 2011).

The diversity of these variables as well as the lack of specific data (especially concerning the point (iii) (§ 4.3.1.1) here above) justify such a simple and flexible “three stages” model, which can be applied to various situations.

4.3.2 ROLES OF DEADWOOD IN ECOSYSTEMS

Due to its abundance and the multitude of physicochemical changes occurring during its life cycle, deadwood has long been considered as playing important and various roles in many ecosystems (Graham, 1925; Savely, 1939; Elton & Miller, 1954; Elton, 1966; Maser et al., 1979; Ammer, 1991; Barnum et al., 1992; Harmon & Sexton, 1996; Berg & McClaugherty, 2014). Among them:

- (a) The contribution to the **structural diversity** of many environments as well as a **protective role for biodiversity** (Carey & Johnson, 1995; Bull et al., 1997; Goodburn & Lorimer, 1998; Pyle & Brown, 1998; Siitonen, 2001; Woodall & Monleon, 2008; Stokland et al., 2012; Lachat et al., 2014), since deadwood could be considered as an annexe of the soil (i.e. as a “soil dependency”) (Delamare-Deboutteville, 1951; Gobat et al., 2010).
- (b) The important role in the **nutrition of various species** (see table 2) (Sharitz, 1996; Schiegg Pasinelli & Suter, 2000; Cornwell et al., 2009; Stokland et al., 2012; Ulyshen, 2014) and the important **water reserve** provided by coarse woody debris, especially in decay classes 4 and 5 (Harvey et al., 1979; Lachat et al., 2014).
- (c) The stimulation of forests **regeneration**, through the creation of favourable environmental conditions (Brown, 1974; Harmon et al., 1986; Zielonka & Piatek, 2004; Brändli, 2010; Bolton & D’Amato, 2011), as well as the beneficial impact for **soil quality** (erosion, nutrient content, etc.) (Preston et al., 1990).
- (d) The role in **carbon cycle**, (especially concerning the middle-term sequestration of atmospheric carbon dioxide) (Waddell, 2002; Malmshheimer et al., 2011; Smith et al., 2013; Federici et al., 2015) and the coarse woody debris acting as preferential sites for **nitrogen fixation** (Larsen et al., 1978; Hendrickson, 1991; Matzek & Vitousek, 2003).
- (e) The role of **bioindication** provided by deadwood, especially in the context of conservation projects (Waddell, 2002; Bütler et al., 2004; Woodall & Nagel, 2006; Woodall & Monleon, 2008; Müller & Bütler, 2010; Kunttu et al., 2015).
- (f) The use of deadwood as fuel in **bioenergy production** (Sathre & Gustavsson, 2011).
- (g) The effect of deadwood in the **behaviour of forest fires** (Arno, 2000).

4.4 DEADWOOD AND HUMUS FORMS

4.4.1 WHAT IS IT ALL ABOUT?

Despite the importance and the omnipresence of deadwood in ecosystems, the links between deadwood and humiferous topsoil layers remains quite unknown (Russell et al., 2015). A better knowledge (morphology, classification, dynamics, etc.) of the humus forms linked to deadwood - the lignoforms - could lead to a better understanding and protection of the various ecosystem services mentioned above (§ 4.3.2), especially those related to the carbon dioxide cycle (Cotrufo et al., 2011; Federici et al., 2015).

To this end, we try here to complete the fundamental concepts of lignoforms recently laid down by the European humus research group (Zanella et al., 2011; Jabiol et al., 2013). This is of primary importance, regarding the research questions of the whole DecAlp project (see § 1.1.2).

4.4.2 FIELD DESCRIPTION

4.4.2.1 GENERAL CONSIDERATION

As for other humus forms, it is essential to describe as precisely as possible the different horizons in order to subsequently understand the essential operating principles of the studied system (Gobat et al., 2010). However, concerning the lignoforms, the usual method of soil description (see § 3.1 and 3.2) has to be slightly adapted, especially by taking into account the decay stage of the woody material (see table 3).

4.4.2.2 ECOLOGICAL CONDITIONS

In addition to the more “classical” ecological conditions (see chapter in Annexes B.2), the shape, dimension and orientation of the woody material have to be written down, as well as its angle and degree of contact with the underlying substrate. The wood species and the presence of possible marks, cavities, fire scars and other disturbances must also be taken into account. All the information that can help to better understand the functioning (present, past and future) of the considered humus form can also be written down (e.g. a stump in close proximity that can indicate the origin of the woody material, a pile of woody debris that can possibly further fuelled a buried lignoform, etc.).

A description of the adjacent humus has also to be performed, in order to better understand the spatio-temporal dynamic of the studied lignoform. A relevé of the surrounding vegetation (including mosses on the bark) should generally also be considered, given the potential influence of the vegetation on the dynamic of deadwood decomposition (Zhang & Liang, 1995; Moroni et al., 2015).

4.4.2.3 HOW TO OPEN A LIGNOFORM PROFILE?

As humus forms with peculiar characteristics (see § *inter alia* 4.4.3), a specific and adapted methodology is needed to investigate the lignoforms. Here below, we describe how to open a lignoform profile and describe it.

A saw, a wood chisel and different types of knives can be particularly helpful to open a lignoform profile. While handling with coarse woody debris, adhesive tape or any other tape should usually

be used in order to maintain the physical integrity of the woody material. A special attention will be paid to the personal protective equipment and to the safety of other present people. It is recommended to wear safety hand gloves, goggles and (steel-toe) boots. In some cases (e.g. huge accumulation of woody debris), the use of a safety helmet is also strongly recommended. In steep situations, the woody material has to be stabilised to the ground before starting to work. Figure 23 shows some tools used for lignoforms description.



Figure 23. Different tools used for lignoforms description (D. Tatti, 2016).

Once the profile done, all the debris resulting from the mechanical opening (sawdust, etc.) have to be carefully removed before starting the description. For the coarse woody debris, the description has to be performed at the centre of the cutting, on $1/3$ of the total diameter (see figures 36 to 49). This choice ($1/3$) allows, in most cases, to maximise the contact area between the woody material and the underlying substrate. Sewing pins could be useful to delimit the different horizons (e.g. when taking a photo). It can be noted that different woody horizons can be found in a single coarse woody debris.

4.4.2.4 SAMPLING

If necessary, samples can be taken by section of 5 cm. If more sample material is needed, check that the same horizons are still present. Samples have to be carried in resistant bags (considering that sharp pieces of wood can easily perforate them). Various analyses can then be performed on the sampling material: pH (Campbell & Bryant, 1941), CHN measurements, colourimetry, etc. On a different spatial scale, the study of thin sections (especially at the interface between deadwood and the underlying substrate) could also give new insights on the dynamic processes (Tian et al., 1997). In a near future, these collected data could be used to better understand these atypical humus forms (see § 4.5).

4.4.2.5 EXAMPLES OF FRESHLY OPENED LIGNOFORM PROFILES

Figures 24 to 27 show some examples of lignoforms profiles made of CWD and ready to be described.



Figure 24. Lignoform profile, *Picea abies* (L.) Karst wood (D. Tatti, 2013).



Figure 25. Lignoform profile, *Picea abies* wood (D. Tatti, 2013).



Figure 26. Lignoform profile, *Picea abies* wood (D. Tatti, 2013).



Figure 27. Lignoform profile, *Picea abies* wood (D. Tatti, 2014).

4.4.3 DIAGNOSTIC HORIZONS

4.4.3.1 WOODY HORIZONS

Establishing the definitions of the humus forms horizons linked to deadwood is a necessary first step for a better understanding and classification of these atypical humus forms, given that horizons are considered as the basic functional units of humus forms (Gobat et al., 2010). The decay classes are taken into account regarding essentially the knife test, the texture and the colour of the deadwood (see table 3). The threshold of 50 % used here below is inspired from the definition made by the Canadian soil classification (Soil Classification Working Group, 1998). The minimum thickness of any horizon is 3 mm, as previously defined for the “classical” horizons of humus forms (Zanella et al., 2011). The capital letter W was chosen to refer to the woody horizons. In the present state of our knowledge, this letter is not yet used by the different humus forms and soil classification systems.

WL is an organic horizon made of ≥ 50 % of recognizable woody material (visual cover) not or slightly decomposed (decay class I or II) and almost non-fragmented. The presence of sap is possible.

WF is an organic horizon made of ≥ 50 % of decomposed woody material (decay class III or IV). This woody material is fragmented or can easily be fragmented by fingers.

WH is an organic horizon made of ≥ 50 % of very decomposed woody material (decay class V). The aspect of this material ranges from a strongly fragmented to powdery and may still be coherent but can then be easily transformed into powder.

The figures 28 to 35 show some examples of different W horizons.

4.4.3.2 PREFIXES AND SUFFIXES

The prefix “**ω**” can be added to a “classical horizon” (OL, OF, OH, A, [...]) if it contains between 20 and 50 % of woody material. “**ω**” can also be used alone if the link with another horizon (OL, OF, OH, A, [...]) cannot easily be done. This type of horizon is present most of the time at the interface between a surface WF or WH horizon and the underlying substrate. A lower case omega “**ω**” was chosen instead of “w” in order to better distinguish it from the capital letter “W”.

The prefix “**p**” (for “pure”) can be added to a W horizon if it contains ≥ 90 % of woody material.

One of the specific features of the lignoforms is the presence of W horizons that can possibly be half-buried, half-exposed to open-air. If a W horizon is buried at ≥ 50 %, it can be considered as a **buried** W horizon. Conversely, if a W horizon is buried at < 50 %, it can be considered as a **surface** (or **unburied**) W horizon. This definition is inspired by the definition of buried wood made by Moroni et al. (2015). The suffix “**-b**” is added to indicate a buried W horizon. A W horizon without the “-b” suffix is considered as a surface/unburied horizon. The suffix “**-su**” can nevertheless be added to clearly indicate a surface W horizon.



Figures 28 (left) and 29 (right). pWL horizon, *Picea abies* (L.) H. Karst. wood (D. Tatti, 2014).



Figures 30 (left) and 31 (right). pWF horizon, *Picea abies* wood (D. Tatti, 2013 and 2014).



Figures 32 and 33. WF horizon, *Picea abies* wood (D. Tatti, 2013).



Figures 34 and 35. WH (left) and ω - horizons (right) *Picea abies* wood (D. Tatti. 2013).

Other suffixes can also be added to characterise more precisely the W horizons. Table 4 summarises the most common among them as well as the different woody horizons and the prefixes. These suffixes are mainly inspired from AFES (2009).

If the woody material clearly showed different physicochemical compositions between two horizons (due to different wood species and/or to an anthropic action; e.g. stained or varnished wood), Roman numerals can be used to indicate a discontinuity within the woody material. Example: (I)WL / IIWL / IIWF / [...] (see also figures 43 and 46).

Table 4. Woody horizons and their most commonly used prefixes and suffixes.

categories	meaning	
<u>horizons</u>		
WL	organic horizon made of ≥ 50 % of recognizable woody material (visual cover) not or slightly decomposed (decay class I or II) and almost non-fragmented, possible presence of sap	
WF	organic horizon made of ≥ 50 % of decomposed woody material (decay class III or IV), woody material fragmented or easily fragmented by fingers	
WH	organic horizon made of ≥ 50 % of very decomposed woody material (decay class V), aspect of the woody material ranges from strongly fragmented to powdery, may still be coherent but can be easily transformed into powder	
<u>prefixes</u>		
ω -	can be added to a “classical horizon” (OL, OF, OH, A, [...]) if it contains between 20 and 50 % of woody material, can also be used alone if the link with another horizon (OL, OF, OH, A, [...]) cannot easily be done, this type of horizon is present most of the time at the interface between a surface WF or WH horizon and the underlying substrate	
p-	pure	can be added to a W horizon if it contains ≥ 90 % of woody material
<u>suffixes</u>		
-b	buried	W horizon buried at ≥ 50 % (the remaining % are exposed to open air)
-c	indurated	indurated W horizon (e.g. calcite, silica)
-cry	cryoturbated	structure of the W horizon clearly affected by cryoturbation
-hr	hemimineral	presence of fossilized indurated wood within the W horizon
-su	surface	W horizon exposed at > 50 % to open air (the remaining % are buried)
-z	anthropic	woody material of the W horizon coming from old furniture, pieces of wood planks, sawdust, etc.

4.4.4 LIGNOFORMS CLASSIFICATION

4.4.4.1 A BRAND NEW TOPIC

Before trying to establish a system of classification for the lignoforms, it is important to keep in mind the two following points: (i) very few studies have been made concerning the relationships between humus forms and deadwood (McFee & Stone, 1966; Green et al., 1993; Klinka et al., 1995, 1997 ; Brais & Drouin, 2012; Strukelj et al., 2013), and (ii) the wood of each tree species may respond differently to the various environmental variables (Weedon et al., 2009). For example, *Larix decidua* Mill. is usually considered to decompose more slowly than *Picea abies* (L.) H. Karst. (Hobbie et al., 2006), while a recent study showed a similarity in the chemical composition during the overall decomposition process for both species (Petrillo et al., 2015).

Currently waiting for more data and a stronger background, the system used for lignoforms classification should therefore stay quite simple, but nevertheless should try to stay as close as possible to an ecological reality.

The classification of lignoforms is here mainly based on the buried W horizons. Such horizons are *a priori* more easily subject to horizontal transfers of material and energy with the surrounding environment than a surface W horizon. The system presented here is mainly built through the study of *Picea abies* wood.

Here below, we present some examples of humus forms with the presence of W horizons. These examples are summarised further in the table 5. Each description is followed by two figures (fig. 36 to 49). These figures are not exhaustive but show different possible cases.

These different types of lignoforms are intended to serve as a basis for the description and the diagnostic of humus forms linked to deadwood. In complex situations (e.g. with superimposed lignoforms) the diagnostic of the lignoform has to be done in the most logical way, depending on the context of the study.

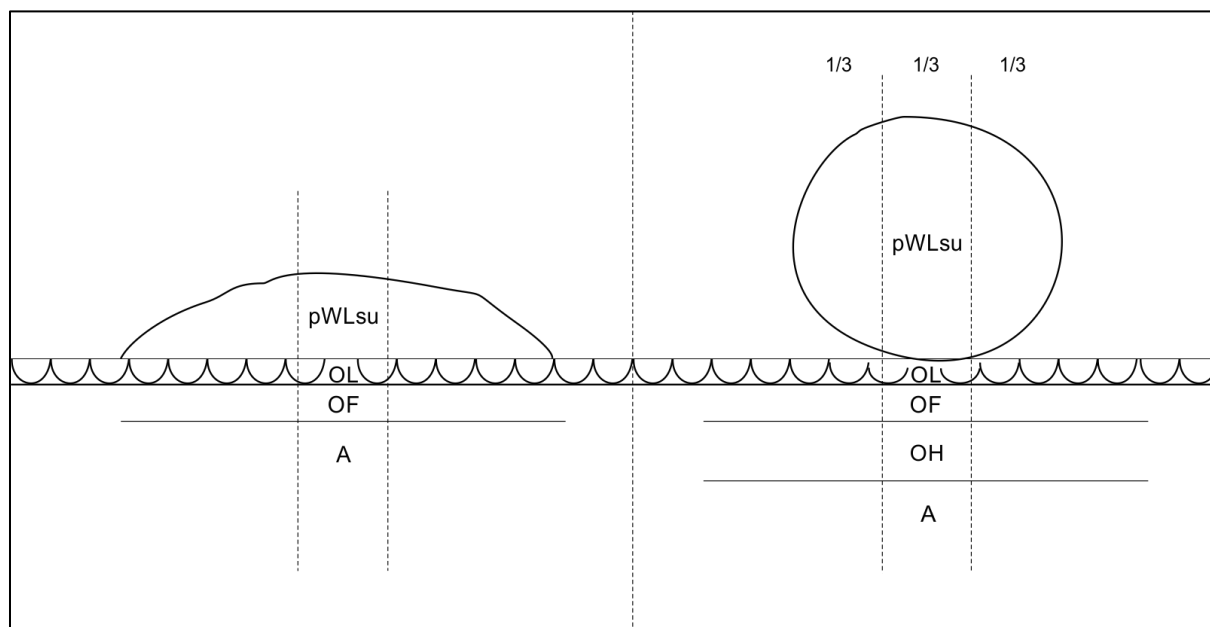
4.4.4.2 DISTINCTION BETWEEN LIGNOFORMS AND OTHER HUMUS FORMS

The distinction between a **lignoform** and another humus form can easily be made with the identification of at least a **WF** and/or **WH horizon**. As the decay progress in such a horizon, different components can be released into the surrounding environment (under the effect of the precipitations, fauna, flora, etc.) (Russell et al., 2015). These various components can induce strong modifications in the underlying substrate, which will finally lead to the structuration and presence of new horizons (roughly defined as “lignic forest floor” by Brais & Drouin (2012)), as well as the establishment of an adapted and specific flora and fauna (Bunnell & Houde, 2010; van der Wal et al., 2013).

4.4.4.3 NON-LIGNOFORM HUMUS FORM WITH A WLSu AND/OR WLb HORIZON

Humus form with the presence of a continuous WLSu and/or a WLb horizon and/or (more rarely) a “ω-” horizon. Absence of surface or buried WF and WH horizon. Sharp transition with the other horizons. The previous O horizons are still quite easily recognisable.

Such a humus form cannot be called a “true” lignoform, but rather a humus form (e.g. a MESOMULL) with a WLSu or WLb horizon.



Figures 36 and 37. Schematic section of fine (left) and coarse (right) woody debris freshly arrived on an already existing humus form (left: Dysmull; right: Eumacroamphi).

This situation is mainly related to woody material (i.e. WLp horizon) freshly arrived on an already existing humus form. In a general way, the presence of a buried WL horizon can also be mentioned in a lignoform description (for example; **Endodryo**(-lignoform) with a WLb horizon”).

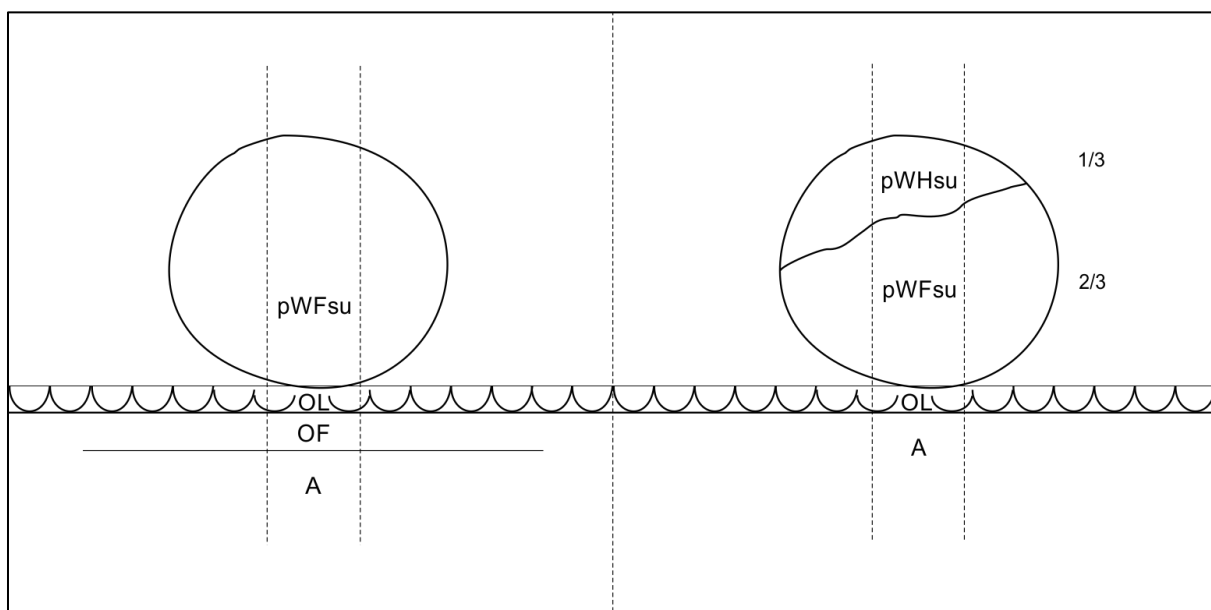
Woody material present in a WL horizon is non-enough altered to significantly release components directly into the soil. That kind of horizon will essentially have a physical influence on the underlying substrate.

4.4.4.4 LIGNOFORMS

Here below are shown the “true” lignoforms, corresponding at some real cases observed on the field. These lignoforms are mainly organised according to the position of the woody horizons (buried or surface horizons) as well as the presence and the ratio between the WF and WH horizons.

4.4.4.4.1 EPICENO(-LIGNOFORM)

Humus form with at least a WFs_u and/or WH_{su} horizon and without a buried W horizon. Clear and sharp transition between the W horizon and the other horizons. Absence of a “ω-” horizon at the interface between W horizon and the underlying substrate. The previous O horizons are still quite easily recognisable.



Figures 38 and 39. Schematic sections of two different Epiceno-lignoforms made of coarse woody debris.

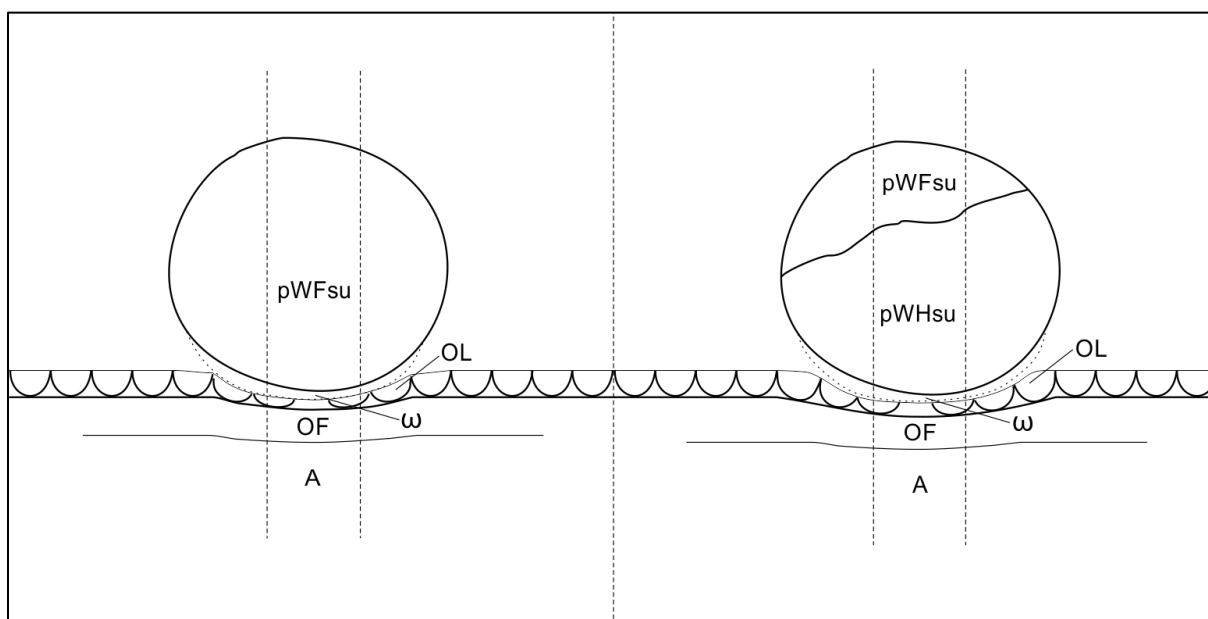
This situation is mainly linked to the arrival of some already decomposed woody material on a new substrate. The absence of “ω” horizon at the transition between the woody material and the underlying substrate, as well as the sharp transition with the other horizons are witnesses of the *ex situ* degradation of the woody material which has been moved afterwards.

By the special and specific physicochemical composition of wood, a single altered W horizon (WF and/or WH) is already enough to influence strongly the soil and the humus form features, and attracting it progressively into the direction of lignoforms.

4.4.4.4.2 EPIHEBE AND EPIPRESBY(-LIGNOFORM)

Humus form with at least a WFs_u and/or WHs_u horizon and without a buried W horizon. Transition between W horizon and the other horizons not as clear and sharp as in **Epiceno**(-lignoform). Presence of a “ω-” horizon located most of the time at the interface between the W horizon(s) and the underlying horizons. The absence of a “ω-” horizon is possible, but in such a case, the transition between WFs_u or WHs_u and the underlying substrate is progressive (not as sharp as in **Epiceno**(-lignoform)). The previous O horizons are still recognisable but not as easily as in **Epiceno**(-lignoform).

If the cumulated thickness of WHs_u horizon $\geq$ WFs_u, the lignoform is called **Epipresby**(-lignoform).



Figures 40 and 41. Schematic sections of an Epihebe-lignoform (left) and an Epipresby-lignoform made of coarse woody debris. A ω horizon is present, acting as a transition between the pWFsu horizon and the underlying (compacted) holorganic horizons.

The surface W horizons begin here to be enough altered *in situ* (in most cases) to establish a true connexion between themselves and the underlying substrate (through the presence of a ω horizon). This makes easier the potential exchanges and the movements of organisms between these two compartments (Bunnell & Houde, 2010).

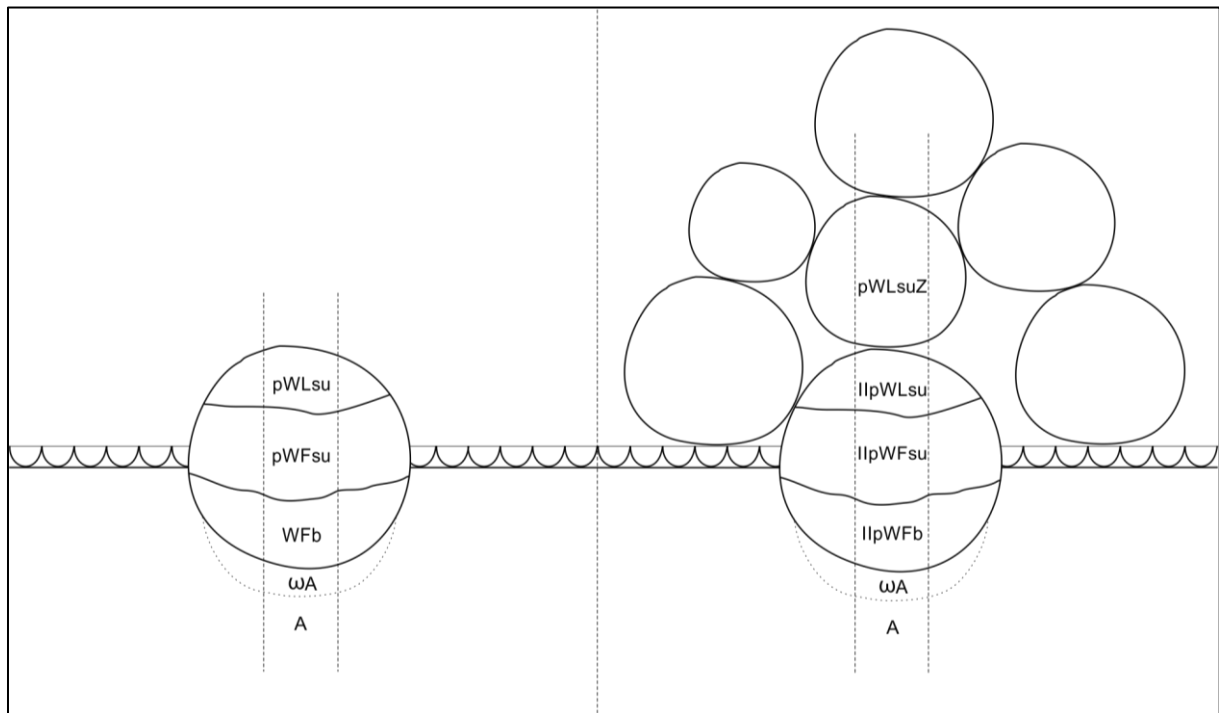
Epihebe(-lignoform) is often linked to a mainly *in situ* degradation of the woody material, whereas the **Epipresby**(-lignoform) corresponds rather to the following of the woody material decay, probably strongly decayed *ex situ* before its arrival on a new substrate.

Due to its surface to volume ratio and a generally quite low cohesion, a WHs_u horizon tended to be more easily leached than a WFs_u horizon and may thus influence more strongly its surrounding environment.

4.4.4.4.3 ENDODRYO(-LIGNOFORM)

Humus form with the presence of at least one WFb horizon. Absence of WHb horizon.

While the characteristic feature of these types of lignoforms is the presence of buried woody horizon, they could nonetheless have some quite thick surface woody horizons. As this system of classification is mainly based on buried horizons, such surface horizons are not always useful to give a name to the humus forms but they can, however, be written down during the description. Depending on the context of the study, the attribution of a “double name” to a single lignoform may also be considered.



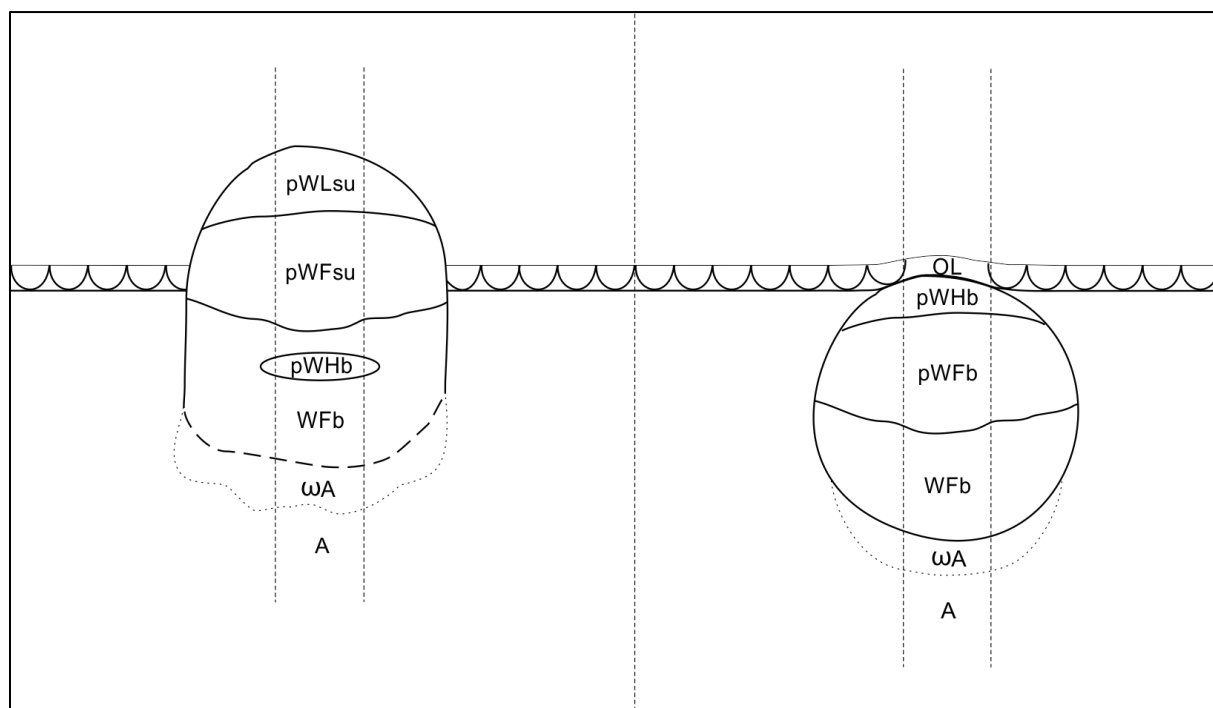
Figures 42 and 43. Schematic sections of two different Endodryo-lignoforms made of coarse woody debris. The right one presents an accumulation of anthropic woody material, creating thus a discontinuity with the underlying type of wood (signalled here by the Roman numeral “II”).

Although this humus form and **Endoglypho** and **Endomalaco**(-lignoforms) could be linked to a sudden burial of woody material, they are more likely to be the result of a progressive incorporation of woody material under the effect of various factors (see § 4.3.1.2).

Even if all these lignoforms have buried woody horizons, they probably have distinct but complementary ecosystemic roles, especially regarding specific flora and fauna, soil quality or even more roles in the carbon cycle (see § 4.3.2).

4.4.4.4.4 ENDOGLYPHO(-LIGNOFORM)

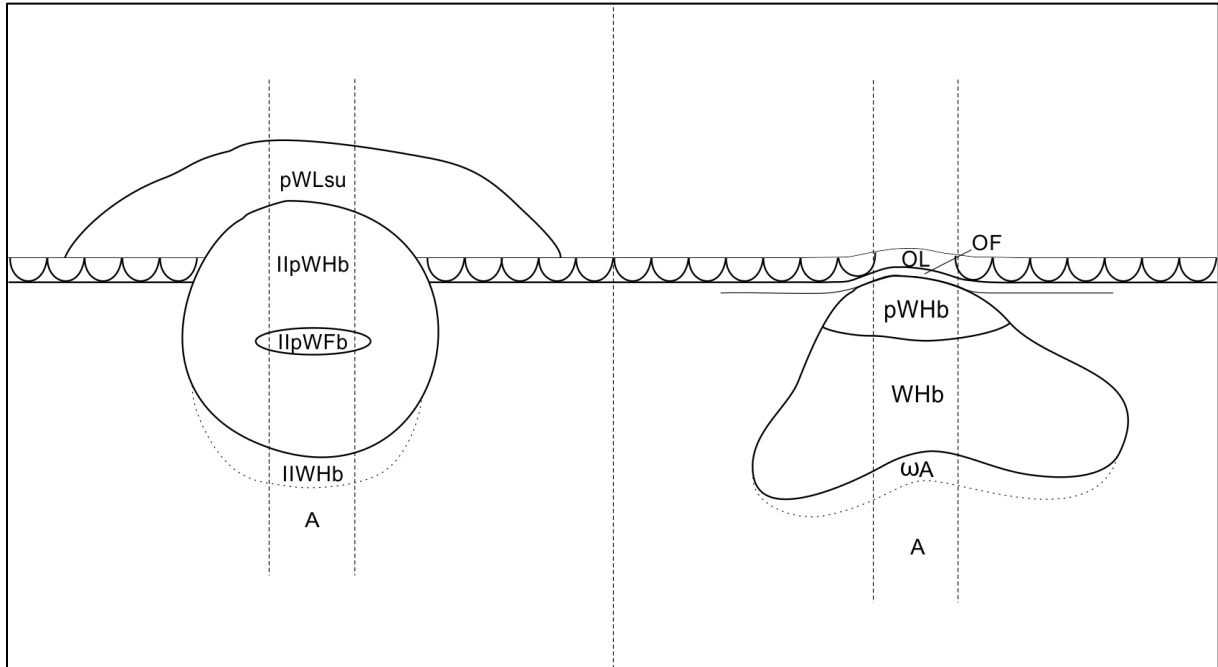
Humus form with the presence of continuous WFb and WHb horizons. Thickness of WFb horizon (or cumulated thicknesses, if several WFb horizons) > thickness of WHb horizon(s).



Figures 44 and 45. Schematic sections of two different Endoglypho-lignoforms. The left one originates mostly from fine woody debris, the right one is almost completely hidden by the arrival of fresh litter.

4.4.4.4.5 ENDOMALACO(-LIGNOFORM)

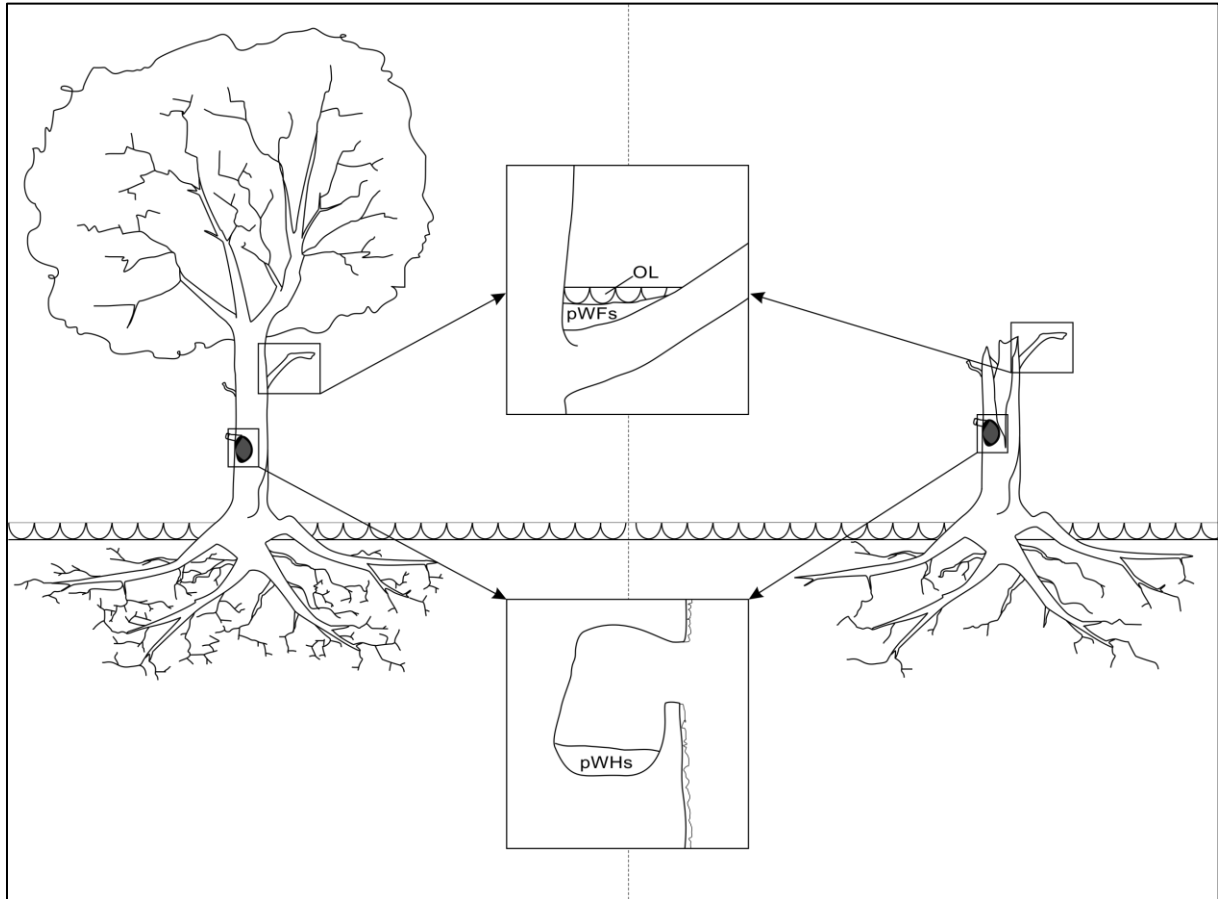
Humus form with the presence of at least one WHb horizon. If one or more WFb horizons are also present, the thickness of WHb horizon (or cumulated thicknesses of WHb horizons) $\geq$ thickness of WFb horizon(s).



Figures 46 and 47. Schematic sections of two different Endomalaco-lignoforms. The left one originates from a coarse woody debris and is cover by the arrival of new freshly material (a discontinuity between these two different types of wood is showed by the Roman numeral “II”). The right one originates from a coarse woody debris and a new OL and OF horizon are already developing on it.

4.4.4.4.6 BOTHRIO(-LIGNOFORM)

Humus form with WFs_{su} and/or WHs_{su} horizons linked to cavities in living tree or other snag (and thus distinct from **Epiceno**, **Epihebe** and **Epipresby**(-lignoforms)) and clearly delimited in space. Such humus forms are generally located higher than breast height (130 cm).



Figures 48 and 49. Schematic section of two different Bothrio-lignoforms and their position in a living (left) and dying (right) tree. They are located in the hollow of a branch and in the cavity of a tree dug by an animal.

Due to its special and protected position, such a lignoform is likely to host a very specific flora and fauna (vertebrates and invertebrates) (see e.g. Aubert de La Rüe et al., 1954; Lindo & Winchester, 2007). This type of humus forms could be easily related to the concept of suspended soils discussed for example by Paulian (1988) or Gobat et al. (2010).

4.4.4.5 OVERVIEW OF THE DIFFERENT HUMUS FORMS LINKED TO DEADWOOD

The table 5 summarises the different humus forms linked to deadwood and their horizons.

Table 5. Overview of the different humus forms linked to deadwood and their horizons.

horizons	non-lignoform with a W horizon	epiceno	epihebe	epipresby	endodryo	endoglypho	endomalaco	bothrio
W _{Lsu}	and/or W _{Lb}	possible	possible	possible	possible	possible	possible	-
W _{Fsu}	-	and/or W _{Hsu}	if present, thickness > W _{Hsu}	and/or W _{Hsu}	possible	possible	possible	and/or W _{Hsu} , in tree cavities, etc.
W _{Hsu}	-	and/or W _{Fsu}	and/or W _{Fsu}	if present, thickness ≥ W _{Hsu}	possible	possible	possible	and/or W _{Hsu} , in tree cavities, etc.
ω-	possible	-	possible; interface between W _{su} and underl. substrate	possible; interface between W _{su} and underl. substrate	possible	possible	possible	-
W _{Lb}	and/or W _{Lsu}	possible	possible	possible	possible	possible	possible	-
W _{Fb}	-	-	-	-	present	present, thickness > W _{Hb}	and/or W _{Hb}	-
W _{Hb}	-	-	-	-	-	present	present, thickness ≥ W _{Fb}	-
transition between W and other horizons	sharp	sharp	progressive	progressive	(very) progressive	very progressive	very progressive	sharp to very progressive
previous O horizons	quite easily recognisable	quite easily recognisable	recognisable	recognisable	hardly to non-recognisable	non-recognisable	non-recognisable	-

The vertical double-line separate || 0 || that is not a "true" lignoform (see in text) and other humus forms which are "true" lignoforms.
The lignoform || 6 || has also a special position as its diagnostic feature is to be linked to well delimited cavities in dead tree and other snags.

It can be observed that the notes concerning the “transition between W and other horizons” and the “previous O horizons” are indicative. Even if this information may reflect what is most of the time found on the field, many cases may differ considerably (e.g. buried woody material resulting from a fall from an elevated situation, from a landslide. etc.).

4.5 CONCLUSION AND PERSPECTIVES

Deadwood has already been the subject of many studies, but rarely taking also into account the humiferous topsoil (see § 4.1). Therefore, the way it is considered here – i.e. linked to the humus forms and more especially to the lignoforms – is **an open door to rather new fields of research**.

Although more data are needed to better understand the spatio-temporal dynamics of lignoforms, the classification established here may be seen as something quite universal from a static (non-dynamic) point of view. We believe that this classification provides a valuable and valid tool, particularly since: (i) it **can easily be integrated to the already existing habits of pedologists** (horizons, prefixes and suffixes, etc.), (ii) the description performed on the field is self-sufficient but can nevertheless (iii) be completed by laboratory analyses, and (iv) this system can be considered as **universal, since it can be applied and adapted to all cases encountered on the field**. Applying this methodology and classification will allow the beginning of a better understanding of these atypical humus forms and their dynamics. Better knowledges of the lignoforms will gradually lead to be able to place them in a broad and complex ecosystemic context. This will help to **protect the lignoforms and their various ecosystemic services**, especially those linked to the carbon cycle.

As fairly recent, the different concepts laid down here asked to be completed and clarified with new data acquired by observations and experiments on the field. Here are, grouped by main thematic, some research questions whose answers could be very informative:

Time related processes

- What are the dynamics in space and time (at different scales) of the different humus forms linked to the deadwood?
- Is it possible to link different residence time with the different types of lignoforms? Such knowledge could be acquired for example by following different CWD from their arrival on an already existing humus form to the establishment of a lignoform, with a progressive incorporation of the woody material into the soil (diachronic approach).

Environmental factors

- Is there main pathways concerning the creation and evolution of lignoforms? For example depending on the substrate (e.g. calcareous versus siliceous), on the type of tree (e.g. in temperate climate: hardwood versus coniferous softwood) or on the hardness of the wood?
- To what extent can an already existing humus form influence the establishment and evolution of a lignoform when new woody material arrives?
- What are really the effects of the various environmental factors mentioned in § 4.3.1.2 on the creation and evolution of lignoforms?

Applications and limitations

- What is the role of these different lignoforms in the carbon cycle in terrestrial ecosystem? Do the quantities of carbon stocked in the soil change significantly depending on the tree species, the type of lignoform, etc.?

- What are the specific flora and fauna linked to each different lignoform? This with a view to use the lignoforms in conservation and other monitoring projects of the biodiversity.

- How to deal with “limit cases”? For example lignoforms in terrestrial wet places, with arrival of deadwood on peat, charcoal, etc.

Another point not really considered here is the well-known visible characteristic decay structures of deadwood caused by fungi. They are generally distinguished in three types: white-rot, brown-rot and soft-rot (Baldrian, 2008; Kubicek, 2013; Kuhad et al., 2013). Only two of these types are of a great interest, for being able to deeply decompose the deadwood, from the sapwood to the heartwood (van der Wal et al., 2013). These two structures are quite easily recognizable, from bleached spongy fibres (white-rot; concerning mainly hardwood species) to brown brittle cube-shaped or powdery pieces of wood (brown-rot; concerning mainly softwood species) (Kubicek, 2013). Furthermore, a recent study highlighted a simple method to confirm the presence or absence of these structures, using dilute alkali solubility (DAS) and mass loss measurements (Schilling et al., 2015). Considering the predominant importance of fungi in wood decomposition (Boddy et al., 2008; Cornwell et al., 2009), taking into account these structures as proxies for a type of biotic decomposition process could greatly improve the description of lignoform horizons. For more information about fungi and deadwood, see also the Master thesis realised by V. Fatton (2015); “Comment les champignons contribuent-ils à l’intégration du bois mort au sol? Mise en place d’un contexte méthodologique.”

Many **data are needed to provide answers to these different points and to optimise the classification system of lignoforms**. To this purpose, the creation of a database would be appropriate. In addition to the macroscopic features observed on the field, that kind of database could also include elements such as pH of the different horizons, CHN contents, colorimetric data, isotopes measurements, pictures, results of thin sections, etc.

The first dataset that could be used for such a database is available in the Annexes A.4, concerning *inter alia* the ecological role of deadwood in subalpine forests. For more information, please see the website of the DACH-DecAlp project: <http://www.decalp.org/>.

4.6 IDENTIFICATION KEY FOR THE LIGNOFORMS

1. 1.1 • Absence of WF and/or WH horizons.
+ Presence of a continuous WL horizon and/or (more rarely) a “ω-” horizon.
+ Sharp transition with the other(s) horizon(s).
+ The previous O horizons are still quite easily recognisable.
- => **Non-lignoform humus form (e.g. Dysmull, Eumacroamphi; see fig. 36 and 37) with surface or buried WL horizon.**
- or
- 1.2 • Presence of WF and/or WH horizons. → 2
-
2. 2.1 • WFs_u and/or WH_{su} linked to cavities in living tree or other snag and clearly delimited in space.
- => || **Bothrio(-lignoform)** ||
- or
- 2.2 • ≠ 2.1 → 3
-
3. 3.1 • Absence of buried W horizons. → 4
- or
- 3.2 • Presence of WF_b and/or WH_b horizons. → 5
-
4. • At least one WFs_u or WH_{su} horizon (≥ 3 mm) and absence of buried W horizon.
- and
- 4.1 • Absence of “ω-” horizon at the interface between the W horizon and the underlying substrate.
+ Clear and sharp transition between the W horizon and the underlying substrate.
+ The previous O horizons are still quite easily recognisable.
- => || **Epiceno(-lignoform)** ||
- or
- 4.2 • Presence of a “ω-” horizon located most of the time at the interface between the W horizon(s) and the underlying substrate but no other buried W horizon.
+ Transition between the W horizon and the underlying substrate not as clear and sharp as in an **Epiceno(-lignoform)**.
+ The previous O horizons are still recognisable but not as easily as in **Epiceno(-lignoform)**.

+ The absence of a “ ω -” horizon is possible, but in such case: the transition between WF or WH and the underlying substrate is very progressive, not as sharp as in **Epiceno**(-lignoform).

and

4.2.1 • Total thickness of WFsu > WHsu.

=> || **Epihebe(-lignoform)** ||

or

4.2.2 • Total thickness of WHsu $\geq$ WFsu.

=> || **Epipresby(-lignoform)** ||

5. • At least one WFb or WHb horizon (≥ 3 mm).

and

5.1 • Absence of WHb horizons.

=> || **Endodryo(-lignoform)** ||

or

5.2 • Presence of WHb under the soil line.

and

5.2.1 • Total thickness of WFb > WHb.

=> || **Endoglypho(-lignoform)** ||

or

5.2.2 • Total thickness of WHb $\geq$ WFb.

=> || **Endomalaco(-lignoform)** ||

Les formes d'humus, influencées ou non par les accumulations de matériel ligneux, sont en relation étroite avec les organismes vivants. Ces derniers influencent la création et l'évolution des formes d'humus qui, en retour, peuvent leur servir d'abri ou encore de source d'énergie. Cette synergie est connue pour apporter directement ou indirectement de nombreux bienfaits à l'homme (services écosystémiques).

Le prochain chapitre (§ 5.) démontre que les formes d'humus identifiées ici diffèrent significativement entre elles par leurs propriétés physico-chimiques révélées par l'étude de la végétation.

Ainsi, même au sein d'un site d'étude relativement homogène, la mosaïque spatiale et temporelle formée par les formes d'humus, et reconnue en tant que telle par des descriptions adéquates, démontre une certaine hétérogénéité des méso- et micro-conditions environnementales.

Cette hétérogénéité, renforcée par la présence d'éléments structurants tels que les accumulations de débris ligneux, peut donc, même sur une aire relativement restreinte, abriter différentes communautés lombriciennes ayant des préférences et besoins écologiques variés. Cela contribue ainsi à une plus grande diversité et complémentarité des services écosystémiques ainsi qu'également à une meilleure résilience de l'écosystème considéré.

Au final, ce chapitre dédié principalement aux vers de terre démontre bien l'importance de la description adéquate d'un milieu et de son hétérogénéité afin de pouvoir non seulement comprendre mais également protéger et conserver des prestations écosystémiques essentielles à l'homme d'un point de vue social, économique et culturel.

Le chapitre 5 est rédigé en anglais et consiste en une version étoffée d'une version plus synthétique et en cours de préparation pour une publication sous forme d'un article scientifique.

5. EARTHWORM COMMUNITIES AND RELATIONSHIPS WITH THEIR ENVIRONMENT, THROUGH THE STUDY OF HUMUS FORMS AND WOODY DEBRIS IN A SUBALPINE FORESTED AREA (TRENTINO, I)

Tatti Dylan^{1*}, Gobat Jean-Michel¹, Le Bayon Renée-Claire¹

¹ *Functional Ecology Laboratory, University of Neuchâtel, Emile-Argand 11, CH-2000 Neuchâtel, Switzerland*

**dylan.tatti@unine.ch*



ABSTRACT

This study is conducted in a subalpine forested area on an acidic substrate (Trentino, I). The main aim is to study the earthworm communities and their relationships with the environmental conditions. These latter are considered through: (i) the humus forms, (ii) the ecological indicator values revealed by the study of the vegetation and (iii) the presence or absence of fine woody debris accumulations.

The abundance of earthworms (six species identified, mainly epigeic) on the study sites ranges from 3.7 to 233.3 ind.m⁻² (average: 38.0 ind.m⁻²) and the total biomass from 0.08 to 25.75 g.m⁻² (avg. 5.10 g.m⁻²). The identified humus forms (height references within three groups: mulls, amphis and moders) differs significantly according to their ecological indicator values and their earthworm communities. The accumulations of fine woody debris were shown to have an influence on the earthworm communities as well as on the ratio weight:length of *Dendrobaena octaedra*.

Our results emphasize the combined influence of humus forms, accumulations of fine woody debris and other environmental values (revealed by the study of ecological indicator values) on earthworm communities (and vice versa). Despite the relatively low values of abundance, biomass and diversity, our data show nevertheless a significant diversity since subalpine forests are generally considered as unfriendly for earthworm communities. This diversity is also strengthened by the presence of fine woody debris accumulations.

The study of humus forms appears as a powerful, practical and adequate tool for the monitoring and conservation of soil organisms and, subsequently, for the ecosystem services which are essential for the economic, social and cultural human well-being

Keywords: earthworms, humus forms, fine woody debris, ecological indicator values, subalpine forested area, Trentino

RÉSUMÉ

Cette étude effectuée en milieu forestier subalpin sur substrat acide (Italie, province de Trente) a pour principal objectif d'étudier les communautés lombriciennes et leurs relations avec les conditions environnementales. Ces dernières sont considérées du point de vue : (i) des formes d'humus (soit grossièrement les premiers centimètres organiques du sol), (ii) des valeurs écologiques indicatrices révélées par l'étude de la végétation et (iii) de la présence ou non d'accumulations de débris ligneux fins.

L'abondance des vers de terre (six espèces identifiées, dominées par les épigées) varie de 3,7 à 233,3 ind.m⁻² (moyenne 38,0 ind.m⁻²) et la biomasse totale de 0,08 à 25,75 g.m⁻² (moyenne 5,10 g.m⁻²). Les formes d'humus identifiées (huit références au sein de trois groupes : mulls, amphis et moders) se distinguent significativement en fonction des valeurs écologiques indicatrices et des communautés lombriciennes. Dans le contexte de notre étude, les accumulations de débris ligneux fins ont une influence sur les communautés de vers de terre ainsi que sur le rapport poids/longueur des individus de l'espèce *Dendrobaena octaedra*.

Nos résultats soulignent le rôle combiné des formes d'humus, des accumulations de débris ligneux fin et d'autres valeurs environnementales (révélées par l'étude des valeurs écologiques indicatrices) sur la distribution des communautés lombriciennes (et vice versa). Malgré des valeurs d'abondance, de biomasse et de diversité relativement faibles, nos données révèlent néanmoins une diversité non négligeable au sein d'un type d'environnement généralement considéré comme défavorable aux communautés lombriciennes. Cette diversité est notamment renforcée par la présence d'accumulations de débris ligneux fins.

Au final, l'étude des formes d'humus apparaît comme un outil puissant, pratique et adéquat pour le suivi et la conservation des organismes du sol comme les vers de terre et, subséquemment, des services écosystémiques en dépendant. Ceux-ci étant primordiaux pour le bien-être économique, social et culturel de l'homme, l'utilité d'une meilleure connaissance des formes d'humus apparaît donc comme une évidence.

Mots-clés : vers de terre, formes d'humus, débris ligneux fins, valeurs écologiques indicatrices, forêts subalpines, Trentino

5.1 INTRODUCTION

Ecosystem services, defined as benefits provided by ecosystems (Millennium Ecosystem Assessment, 2005), are currently recognised as playing important economic, social and political roles (Kremen & Ostfeld, 2005; Bateman et al., 2013; Wong et al., 2015). Such services, considered as very important for human well-being (Ringold et al., 2013), could only be maintained in long term through the conservation of specific, genetic and structural biodiversity (Perrings et al., 2010; Isbell et al., 2011, 2015).

In the terrestrial ecosystems, the soil and its fauna are of primary importance to ensure these different benefits (de Vries et al., 2013; Pascual et al., 2015; Adhikari & Hartemink, 2016). This is especially true for earthworms (Blouin et al., 2013) which are, in term of biomass, the dominating fraction of the soil organisms (Lavelle & Spain, 2001). Earthworms are moreover considered as essential ecosystems engineers due to their bioturbation activities, i.e. casting and burrowing (Jones et al., 1994; Edwards & Bohlen, 1996; Lavelle et al., 2004).

Among the many important roles played by earthworms in ecosystems are: (i) the help to the soil formation (Carpenter et al., 2007; Darwin, 1881), (ii) a strong impact on the physical and biological properties of the soil (Blanchart et al., 2009; Milleret et al., 2009a,b; Eisenhauer, 2010; Amossé et al., 2015), including possibly an influence on decreasing soil erosion (Valckx et al., 2010) and on improving soil water regime (Ernst et al., 2009; Capowiez et al., 2014), (iii) an influence on the dynamics of various nutrient cycles (Lavelle et al., 2004; Eriksen-Hamel & Wahlen, 2007; Butenschoen et al., 2009), possibly leading to a role in climate regulation – e.g. through their influence on the carbon cycle (Lavelle et al., 2006; Don et al., 2008; Bonifacio et al., 2011; Lubbers et al., 2013; Ponge et al., 2014; Hiltbold et al., 2016), (iv) strong positive effects on primary production (Scheu, 2003; Blouin et al., 2005; van Groenigen et al., 2014), (v) an use as bioindicators (Spurgeon et al., 2005; Jouquet et al., 2006) and (vi) the use of these organisms for bioremediation of contaminated areas (Singer et al., 2001; Schaefer & Filser, 2007; Contreras-Ramos et al., 2008; Sizmur et al., 2011).

Basic data concerning earthworm communities and characterisation of their environment could be very useful to improve the global understanding of the relationships between earthworms and ecosystem services in order to preserve them (Blouin et al., 2013). Moreover, basic studies linking earthworm communities and their environmental conditions are essential to obtain an overview of large spatial patterns that could then be applied at smaller, local scales (Rutgers et al., 2016).

However, despite the various and important ecosystemic roles played by earthworms, they are currently considered as under-recorded (Carpenter et al., 2012), especially in specific areas like mountain environments. Thus, among the 3838 earthworms samplings recorded and analysed by Rutgers et al. (2016) through Europe, none was explicitly done in subalpine forested areas.

Despite the sampling difficulties that might be encountered in such environmental conditions, the ecological study of these areas is currently of primary importance. Mountain environments and organisms living there have been shown as bringing numerous and specific ecosystem services such as: water purification (more than half of the consumed freshwater comes from mountain areas), climate regulation, slopes stabilisation by the enhancement of soils structure, or even more cultural and recreational functions (Grêt-Regamey et al., 2012; Rocca et al., 2014; Tomczyk et al., 2016). However, these environments and organisms are very sensitive to environmental changes (Theurillat et al., 1998; Körner, 2000; Schröter et al., 2005). Thus, an increase of the annual

averages of temperature and precipitation could strongly impact the soil biota, including earthworm communities, of these ecosystems and, by correlation, cause a radical change in ecosystem services provided by these organisms (Blankinship et al., 2011; Kardol et al., 2011).

The limited number of studies concerning earthworm communities and their environment focus in most cases on soil and/or vegetation (see e.g. Ponge, 2013), but very few have closely investigate the relationships between humus forms and earthworms communities.

In order to obtain reliable data that clearly link earthworms communities and their environment, we chose to focus here on the humus forms. Humus forms integrate properties of the whole environment and undergo quicker processes than the underlying soil, thus being especially sensitive to environmental changes (Zanella et al., 2011; Ponge, 2013). Moreover, humus forms are also known in subalpine environments to have the strongest effects on the composition of earthworm communities if compared to the rest of the underlying soil (Bullinger-Weber et al., 2012). We also investigate ecological indicator values (EIVs) given by vegetation, which represent integrated means of spatiotemporal fluctuating factors (Diekmann, 2003), as well as fine woody debris accumulation which are known to influence soil fauna (Harmon & Sexton, 1996).

Against this backdrop, the main aims of this study are (i) to bring new data concerning earthworm communities and their environmental conditions (humus forms, their related EIVs and the accumulations of fine woody debris) in a subalpine forested area and (ii) to investigate the influence of these environmental factors on the composition of earthworm communities.

The main hypotheses are the following: (i) there is a relationship between earthworm communities and humus forms as well as between humus forms and EIVs, some species being more linked to a type of humus forms than other species, (ii) accumulations of fine woody debris have an effect on the composition of earthworm communities and (iii) earthworms linked to these accumulations of woody material have specific morphological features (weight, length and/or ratio weight/length).

5.2 MATERIAL AND METHODS

5.2.1 STUDY AREA

The study area is located in the Province of Trento, in the northern Italian Alps. It encompasses a large part of two intra-alpine dry valleys, the Val di Rabbi and the Val di Sole (fig. 50). Climate conditions are temperate continental to subcontinental (Costantini et al., 2013).

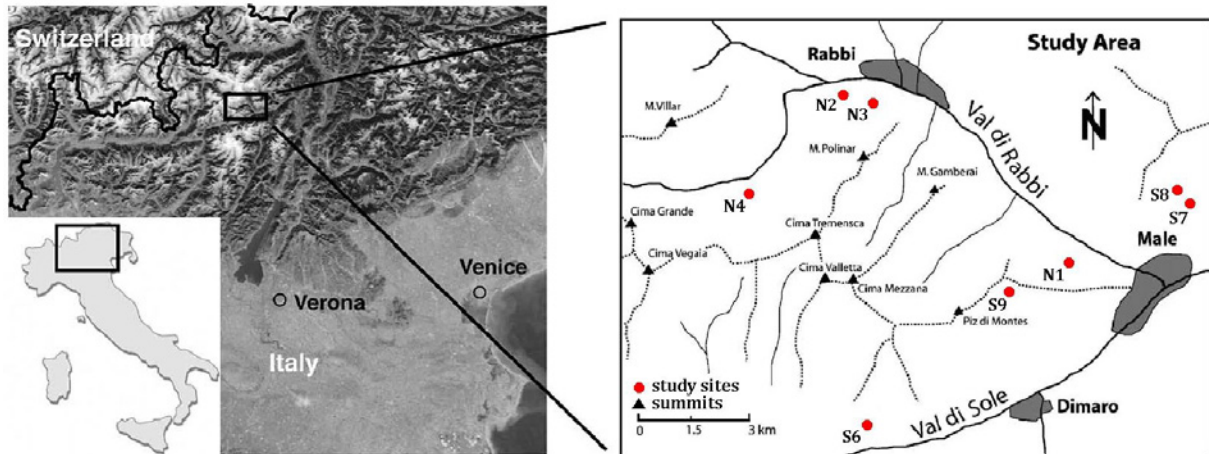


Figure 50. General situation of the study sites and detailed view. Each site is indicated by a red dot. The south-exposed sites are signalled by the letter “S”, the north-exposed by the letter “N”. Modified from Egli et al., 2006.

The parent material of the whole area is mainly siliceous, made of orthogneiss, paragneiss, micaschists and phyllites (Aberegg et al., 2009). The types of soils vary according to the elevation, ranging from *Haplic Cambisols (Dystric)* and *Umbric Podzols* up to *Albic Podzols*, *Entic Podzols* and *Umbric Podzols* for the zone above the tree line (Sartori & Mancabelli, 2009).

Our study focused on the subalpine forested area ranging from ca. 1180 to 1995 m a.s.l. These forests are mainly dominated by Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst) and European larch (*Larix decidua* Mill.).

5.2.2 SAMPLING DESIGN

8 sites (25 x 25 m) showing typical conditions were chosen along an altitudinal sequence, 4 north-faced and 4 south-faces. These sites, with the advantage of having similar parent material, soils, vegetation and topography, were already used for previous studies (Egli et al., 2006; Petrillo et al., 2015, 2016).

On each of these 8 sites, different plots (30 x 30 cm) were delimited as follows: 1 x 3 plots (a, b and c) showing homogeneous (as defined by Dierschke, 1994) vegetation cover (subsite VEG1) and 1 x 3 plots with an accumulation of fine woody debris (i.e. with a diameter smaller than 10 cm; Harmon & Sexton, 1996) (subsite WOOD). When 2 types of vegetation co-occurred on the same site, VEG1 was completed by 1 x 3 additional plots showing homogeneous vegetation cover (subsite VEG2). This sample design is summarised in table 6.

Table 6. Elevation, exposition, subsites and number of plots of the 8 study sites in Italy. Elevations according to Egli et al., 2006.

sites	elevation [m a.s.l.]	exposition	subsites and number of sampling plots by subsites			number of plots
N01	1180	north	VEG1 (n=3)	VEG2 (n=3)	WOOD (n=3)	n = 9
N02	1390	north	VEG1 (n=3)		WOOD (n=3)	n = 6
N03	1620	north	VEG1 (n=3)	VEG2 (n=3)	WOOD (n=3)	n = 9
N04	1930	north	VEG1 (n=3)	VEG2 (n=3)	WOOD (n=3)	n = 9
S06	1185	south	VEG1 (n=3)	VEG2 (n=3)	WOOD (n=3)	n = 9
S07	1400	south	VEG1 (n=3)		WOOD (n=3)	n = 6
S08	1660	south	VEG1 (n=3)	VEG2 (n=3)	WOOD (n=3)	n = 9
S09	1995	south	VEG1 (n=3)	VEG2 (n=3)	WOOD (n=3)	n = 9
			n = 24	n = 18	n = 24	n = 66

5.2.3 EARTHWORMS SAMPLING

Earthworms were collected in summer 2014 on each plot using the hand-sorting method (Bouché & Aliaga, 1986). Although being considered as extremely time-expensive (Martinucci & Sala, 1979; Springett 1981; Rushton & Luff 1984; Callaham & Hendrix 1997), this method consisting of excavating a determined volume of soil (here 30 x 30 x 30 cm; Bouché, 1969) is nevertheless considered as one of the most accurate earthworms sampling method (Martinucci & Sala, 1979; Lee 1985; Coja et al. 2008). Moreover, for a given volume this method avoids bias linked to a variation of efficiency in function of the species, as it may be the case when using the mustard method (Lawrence & Bowers, 2002) and is also more adapted to slopes in order to limit the solution runoff. Earthworms were then immediately stored in ethanol 70 % (v/v).

All earthworms were identified to species or subspecies (when possible) according to the Bouché (1972) and Sims & Gerard (1999) identification keys, named with the Blakemore's list (2008), and also classified according to their ecological categories (Bouché, 1977). Species attribution for the unidentified juveniles was done using a *pro rata* distribution according to morphological criteria of the juveniles combined to adult and subadult proportions (Salomé et al., 2011; Amossé et al., 2016). Each specimen was counted, measured and weighted without gut clearing. The ratio weight/length was measured for each intact adult earthworm.

5.2.4 HUMUS FORMS IDENTIFICATION

At each sampling plot a description of the humus forms was performed on a topsoil profile of 80 cm width and then classified according to the most recent European morpho-functional classifications of humus forms (Zanella et al., 2011; Jabiol et al., 2013). Subsites with large accumulation of woody debris (WOOD) were roughly classified as lignoforms (Zanella et al., 2011).

5.2.5 ECOLOGICAL INDICATOR VALUES

Environmental variables were acquired through the ecological indicator values (EIVs) linked to the vegetation; a method frequently used in studies devoted to alpine vegetation (see, e.g. Scherrer & Körner, 2011; Schei et al., 2015). By reflecting the environmental conditions, the vegetation can provide strong environmental information, this in a quicker and cheaper way than doing laboratory analyses (McGeoch & Chown, 1998; Carignan & Villard, 2002).

On each site, a vegetation relevé was performed (subsites VEG1 and VEG2) according to the method of Braun-Blanquet (1964). Mean Landolt's indicator values (Landolt 1977: Landolt et al., 2010) were then calculated on the herbaceous layer (generally known as a better soil indicator than the tree or shrubs layers), according to the percentage of coverage of each species (following Vittoz & Guisan, 2007).

The more relevant variables for this study were selected: D (soil aeration; porosity), F (moisture), L (light), N (nutrients), R (soil reaction; pH), T (temperature) and W (moisture variability) (Landolt et al., 2010). Table 7 shows these different ecological indicator values and their possible range.

Table 7. The different ecological indicator values (EIVs) used for this study and their meaning along their possible range (from 1 to 3 or 5). After Landolt et al., 2010.

EIV	1	1.5	2	2.5	3	3.5	4	4.5	5
D	bad aeration		-		moderate aeration		-		good aeration
F	very dry	dry	moderated dry	fresh	moderately moist	moist	very moist	wet	flooded
L	deep shade		shade		semi-shade		well lit places		full light
N	very infertile		infertile		medium infertile to medium		fertile		very fertile and over-
R	extremely acid		acid		weakly acid		neutral		alkaline
T	alpine and nivale	lower alpine, supra and upper subalpine	subalpine	lower subalpine and upper montane	montane	lower montane and upper colline	colline	warm colline	very warm colline
W	little varying		moderately varying		strongly varying		-		-

5.2.6 SOIL TEMPERATURE MEASUREMENTS

The soil temperature was measured on each site (n = 8) with data loggers (iButtons®, maxim integrated™) placed 10 cm below the soil surface. Temperatures were recorded every 3 hours from summer 2013 to summer 2014.

5.2.7 STATISTICS

Earthworms' biomass was used rather than the number of individuals. Although these two types of data were much close, we selected biomass because this unit "buffers" strong variances caused by a large number of juvenile earthworms and is not as selective as just taking into account the mature ones. For statistical reasons (enough data for each category), the humus forms "pachyamphi", "leptoamphi" and "eumesoamphi" were grouped together as "amphi". The humus forms "eumoder" and "dysmoder" were grouped as "eudysmoder" (these humus forms reference show a continue OH horizon, distinguishing them from the "hemimoders" having OH in pockets (Zanella et al., 2011)).

A Pearson product-moment correlation coefficient was computed to assess the relationship between the temperatures given by the ecological indicator values and the temperature values measured with the data loggers.

A Principal Component Analysis (PCA) was performed on EIVs (after Hellinger transformation) in order to obtain an overview of the variables behaviour. Confidence ellipses were plotted *a posteriori* according to the types of humus forms. A permutational multivariate analysis of variance using distance matrices was then performed in order to check if the different type of humus forms changed along the gradients provided by the EIVs. A PCA analysis was performed the same way on earthworm biomasses with confidence ellipses for sampling plots according to the presence (fwd) or absence (std) of fine woody debris. A two-sample Hotelling's T-squared test was then performed (number of permutations = 10000) to test the difference between presence and absence of fine woody debris along the multivariate means provided by the earthworm biomasses. A third PCA analysis was performed on earthworm biomasses regarding the different type of humus forms without fine woody debris (confidence ellipses). Proportions of the biomasses of epigeic, endogeic and epianecic earthworms were plotted *a posteriori*. A permutational multivariate analysis of variance using distance matrices was also performed in order to check if the different type of humus forms changed along the gradients provided by the earthworm biomasses. Finally, a Redundancy Analysis (RDA) was used for all the variables (earthworm biomasses, EIVs and the types of humus forms without fine woody debris).

Wilcoxon rank sum and signed rank tests, pairwise Wilcoxon rank sum tests, Kendall rank coefficient tests and PCA were performed to detect any effects of the temperature, EIVs, presence or absence of woody debris and type of humus forms on the morphological characteristics (length, weight and ratio weight / length) of each earthworm species and ecological category.

All calculations were performed using R (R development Core Team, 2013) with RStudio (RStudio Team, 2015) using the FactoMineR (Husson et al., 2015), Hotelling (Curran, 2013) and vegan (Oksanen et al., 2015) packages.

5.3 RESULTS

5.3.1 EARTHWORMS

For each subsite, the different species and subspecies of earthworms, their ecological categories, their abundances and biomasses are shown in tables 8 and 9. Six different species of earthworms were identified: 4 belonging to the ecological category of epigeic earthworms, 1 to the epianecic and 1 to the endogeic.

Earthworms were found on all subsites. A single species was found in N02VEG1 and N03VEG2 (*D. octaedra*) and in S06VEG1 (*O. tyrtaeum*). *A. eiseni* was only found in N01. When a species was present, its biomass and abundance could vary strongly from a plot type to another. The abundance of *A. eiseni* ranged from 14.8 to 44.4 ind. m⁻², *D. octaedra* from 3.7 to 22.2, *D. rubidus rubidus* from 3.7 to 63.0, *D. subrubicundus* from 3.7 to 81.5, *L. rubellus* from 3.7 to 18.5 and *O. tyrtaeum* from 3.7 to 44.4. The biomasses ranged from 0.82 to 5.55 grams m⁻² for *A. eiseni*, from 0.08 to 5.71 for *D. octaedra*, from 0.04 to 6.35 for *D. rubidus rubidus*, from 0.26 to 5.77 for *D. subrubicundus*, from 0.50 to 4.53 for *L. rubellus* and from 1.94 to 14.99 for *O. tyrtaeum*.

The total abundance can strongly vary within the different subsites, ranging from 3.7 (N03VEG2) to 233.3 ind. m⁻² (N01WOOD). The total biomass ranged from 0.08 (N03VEG2) to 25.75 (N03VEG1) grams m⁻².

Table 8. Earthworm species and subspecies (grouped by ecological categories) and their abundance (number of earthworms by square meter) in the different subsites.

Earthworms abundance (ind.m ⁻²)																					
SPECIES	STATION		N01		N02		N03		N04		S06		S07		S08		S09		mean S.E.		
	PLOT TYPE		VEG1	VEG2	WOOD	VEG1	WOOD	VEG1	VEG2	WOOD	VEG1	WOOD	VEG1	VEG2	WOOD	VEG1	VEG2	WOOD			
<i>Allobophoridella eiseni</i> (Savigny, 1826) [epi]			14.8		44.4														296 14.8		
<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826) [epi]			55.6	7.4	63.0	22.2	14.8	51.9	3.7	14.8	44.4	18.5	3.7						277 5.0		
<i>Dendrodrilus rubidus rubidus</i> (Savigny, 1826) [epi]			55.6		44.4			63.0			3.7			3.7				296	269 8.8		
<i>Dendrodrilus subrubicundus</i> (Eisen, 1874) [epi]					74.1	3.7		81.5	7.4		14.8					7.4			315 14.7		
<i>Lumbricus rubellus</i> ssp. [epi*]			11.1	11.1	7.4			18.5						11.1	3.7	3.7		14.8 14.8	98 1.6		
<i>Octolasion tytaeum</i> [endo]			81.5	14.8						29.6				44.4	16.7	3.7	11.1	3.7	250 7.4		
Number of taxa Total abundance (±S.E.)			5	3	5	1	2	4	1	2	2	2	2	1	3	2	3	2	2 3	2.6 0.2	
			218.5	33.3	233.3	22.2	18.5	214.8	3.7	22.2	48.1	48.1	18.5	44.4	33.3	22.2	74.1	103.7	29.6 14.8	63.0 33.3	37.0
			41.7	17.0	74.0	11.1	7.4	127.4	3.7	11.1	37.0	42.7	7.4	12.8	20.8	6.4	23.1	51.9	24.3 9.8	22.5 12.8	9.8
<i>Octolasion tytaeum</i> : <i>Octolasion tytaeum lacteum</i> (Oerley, 1885) et <i>Octolasion tytaeum tytaeum</i> (Savigny, 1826)																					

Table 9. Earthworms (grouped by ecological categories) and their biomass (grams by square meters) in the different subsites.

Earthworms biomass (g.m ⁻²)																			
SPECIES	STATION		N01		N02		N03		N04		S06		S07		S08		S09		mean S.E.
	PLOT TYPE		VEG1	VEG2	WOOD	VEG1	WOOD	VEG1	VEG2	WOOD	VEG1	VEG2	WOOD	VEG1	WOOD	VEG1	VEG2	WOOD	
<i>Allobophoridella eiseni</i> (Savigny, 1826) [epi]			0.82	5.55														3.19 2.37	
<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826) [epi]			2.91	0.87	5.71	1.27	1.88	4.26	0.08	1.56	0.80	0.49	0.32	2.38	3.93	1.25	0.43	1.12	5.00 1.51 0.36
<i>Dendrodriulus rubidus rubidus</i> (Savigny, 1826) [epi]			2.81	3.87				6.35			0.04			0.09					3.72 2.55 0.82
<i>Dendrodriulus subrubicundus</i> (Eisen, 1874) [epi]					5.15	0.79	0.26	5.77	0.26	1.06							0.81	2.31 1.01	
<i>Lumbricus rubellus</i> ssp. [epi*]			1.67	3.05	1.22			9.37					4.53	7.06	2.25	0.81	0.50	1.31	3.80 3.02 2.49 3.16 0.71
<i>Octolasion tyrtaeum</i> [endo]			14.59		5.68					5.44			14.99	4.40	8.23	1.94	2.54	8.42	2.00 6.82 1.51
Number of taxa			5	3	5	1	2	4	1	2	2	2	2	3	4	3	2	3	2 2 3
Total biomass			22.79	9.61	21.50	1.27	2.67	25.75	0.08	1.82	0.83	5.94	1.38	6.58	7.37	10.17	1.75	3.93	8.80 4.53 6.57 5.10 1.52
(±S.E.)			8.93	5.08	7.99	0.64	1.24	18.36	0.08	0.40	0.51	5.91	0.58	3.00	3.03	9.43	1.66	2.55	3.25 2.08 0.99
<i>Octolasion tyrtaeum</i> : <i>Octolasion tyrtaeum luteum</i> (Oerley, 1865) et <i>Octolasion tyrtaeum tyrtaeum</i> (Savigny, 1826)																			
Ecological categorie: [epi] epigeic ; [epi*] epianectic; [endo] endogaeic																			

5.3.2 HUMUS FORMS

The different humus forms are shown in table 10. Seven different types were identified (without lignoforms). Among these different types, the “moders” were the most common (n = 29), divided equally between the hemimoder (n = 14) and the dysmoder (n = 14), with a marginal presence of eumoder (n = 1). Humus forms “mulls” were less abundant than “moders” and represented only by dysmulls (n = 8). Humus forms “amphis” were also present, dominated by eumesoamphi (n = 4) and followed by pachyamphi (n = 1) and lepteamphi (n = 1).

Table 10. Humus forms in the different sampling plots. Letters a, b and c correspond to the three different sampling plots within each subsite. Names are given according to Zanella et al., 2011.

sites	subsites	pachyamphi	eumesoamphi	leptoamphi	dysmull	hemimoder	eumoder	dysmoder	lignoform
N01	VEG1 VEG2	a b			bc ac				
N02	VEG1					abc			
N03	VEG1 VEG2					abc a			
N04	VEG1 VEG2					abc abc			
S06	VEG1 VEG2	b c			abc a				
S07	VEG1	b c				a			
S08	VEG1 VEG2					bc a bc a			
S09	VEG1 VEG2					b a c abc			
N01-S09	WOOD								abc
n =		1	4	1	8	14	1	14	24

5.3.3 ECOLOGICAL INDICATOR VALUES

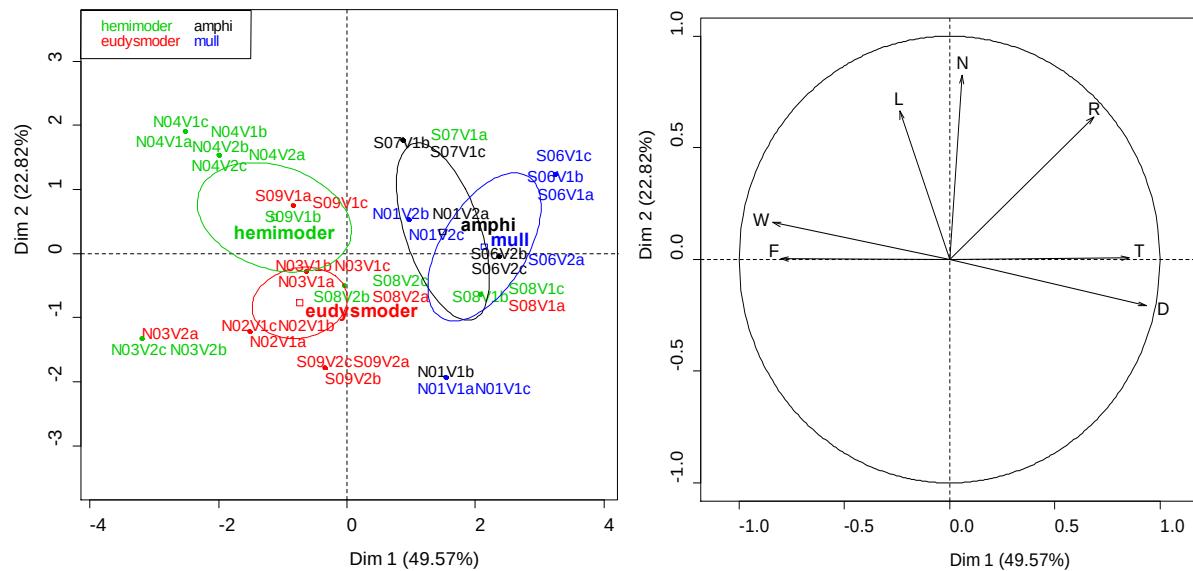
Ecological indicator values (EIVs) calculated from the herbaceous vegetation are shown in table 11. The soil aeration (porosity) values (D) witnessed badly aerated (compacted) (N03VEG2: 1.06) to moderately aerated (S06VEG1: 2.99) soils. The nutrient values (N) remained generally quite low, ranging from “medium infertile” (N03VEG2: 2.01) to “medium fertile” (N04VEG2: 2.97). Acidic conditions were shown by the reaction (pH) values (R), ranging from “weakly acid” (S06VEG1: 2.97) to “extremely acid” (S09VEG2: 1.25). According to the moisture values (F), the subsites were moderately dry (S06VEG1: 2.08) to moderately moist (N04VEG2: 3.30). This moisture varied (W) moderately during the year within the different subsites (from N01VEG2: 1.09 to N03VEG2: 2.46). The light values (L) ranged from “well lit places” (S09VEG1: 3.78) to “deeply shaded places” (N01VEG1: 1.17). The temperature values ranged from “upper montane” to “subalpine” (S07VEG1: 3.11 to S09VEG1: 2.32).

Temperatures calculated with the ecological indicator values (T) were strongly correlated with the ones measured with the data loggers (Pearson’s product-moment correlation: $r = 0.90$, $p = 0.002$).

Table 11. Ecological indicator values calculated from the herbaceous vegetation within each subsite. D: soil aeration (porosity), F: moisture, L: light, N: nutrients, R: soil reaction (pH), T: temperature, W: moisture variability. The meaning of each capital letter and their possible ranges of values are summarised in table 7.

sites	subsites	D	F	L	N	R	T	W
N01	VEG1	2.62	3.07	2.09	2.72	2.50	2.88	1.41
	VEG2	2.89	3.00	1.17	2.12	2.12	2.95	1.09
N02	VEG1	1.77	2.88	2.19	2.11	1.47	2.55	2.04
N03	VEG1	1.69	3.03	2.41	2.27	2.14	2.43	1.17
	VEG2	1.06	3.13	2.19	2.01	1.24	2.41	2.46
N04	VEG1	1.27	3.24	3.45	2.77	2.11	2.33	2.16
	VEG2	1.60	3.30	2.98	2.97	1.80	2.63	2.22
S06	VEG1	2.99	2.08	2.12	2.92	2.97	3.04	1.12
	VEG2	2.78	2.14	3.00	2.14	2.42	3.10	1.22
S07	VEG1	2.02	2.58	3.17	2.55	2.87	3.11	1.99
S08	VEG1	2.94	2.15	2.85	2.11	2.08	2.92	1.11
	VEG2	2.26	2.75	2.55	2.19	2.00	2.63	1.55
S09	VEG1	1.99	2.69	3.78	2.15	2.25	2.32	1.61
	VEG2	2.53	2.72	2.24	2.04	1.25	2.78	1.87
N01-S09	WOOD	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA

5.3.4 HUMUS FORMS AND ECOLOGICAL INDICATOR VALUES

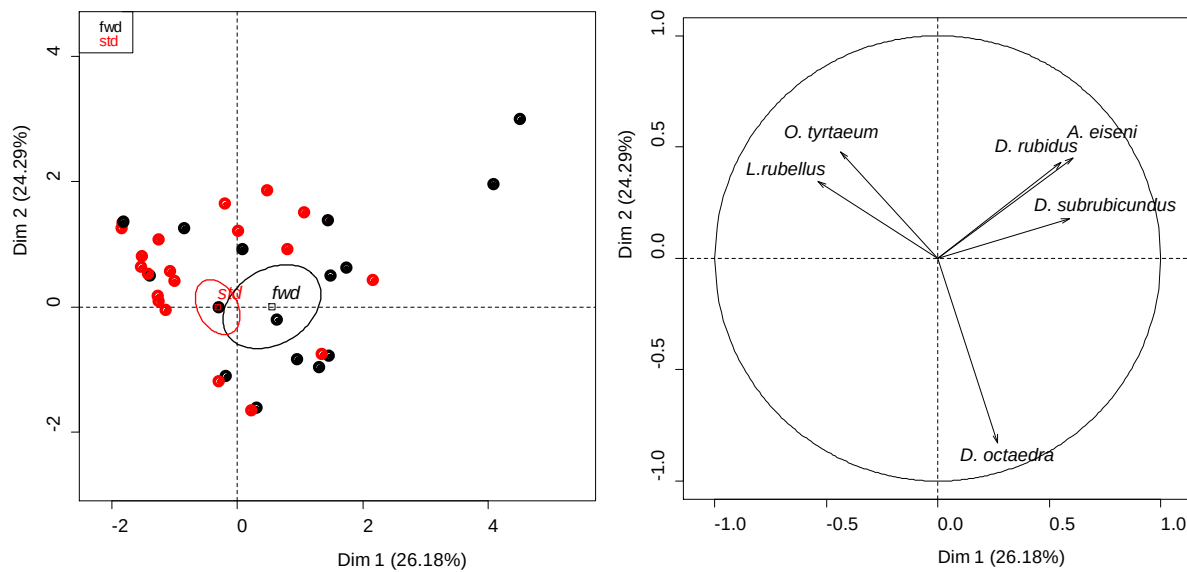


Figures 51 (left) and 52 (right). PCA of ecological indicator values (EIVs) (F, W, L, N, R, T, D) and the sampling plots according to the types of humus forms without fine woody debris. The different types of humus forms were enlightened by confidence ellipses. The percentage of variance explained by each axis is given in brackets. Subsites VEG1, VEG2 and WOOD were respectively abbreviated as “V1”, “V2” and “W”. Letters a, b and c corresponded to the three sampling plots within each subsite.

The 1st and 2nd axes explained 72.39 % of the total variance. The 1st axis was mainly linked to the soil aeration (porosity) (D), the temperature (T) and the moisture (F) and its variability (W). The 2nd axis was mainly linked to the nutrients (N) and the light (L). The soil reaction (pH) (R) contributed to both of these axes.

The types of humus forms changed along the gradient provided by the EIVs ($p = 0.001$). The first axis allowed separating “mulls”, “amphis” and hemimoders, while the second axis separated the hemimoders from the “eudysmoders”.

5.3.5 EARTHWORMS AND FINE WOODY DEBRIS

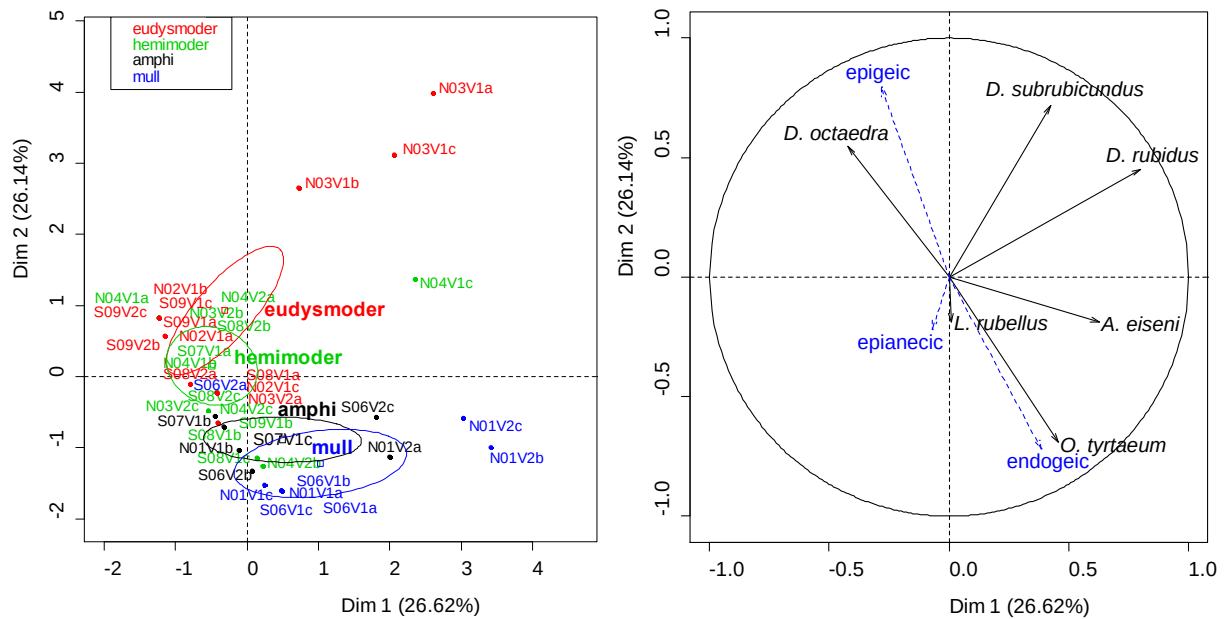


Figures 53 (left) and 54 (right). PCA of the species biomasses Hellinger-transformed matrix and the sampling plots according to their presence (fwd, in black) or absence (std, in red) of fine woody debris. Both categories were enlightened by confidence ellipses. The percentage of variance explained by each axis is given in brackets.

The 1st and 2nd axes explained 50.47 % of the total variance. The 1st axis is linked to the biomass of *A. eiseni*, *D. subrubicundus*, *D. rubidus*, *O. tyrtaeum* and *L. rubellus*, while the 2nd axis is mainly linked to *D. octaedra*. The first axis allows separating the sampling plots with fine woody debris (fwd) from the plots without fine woody debris (std). This distinction is confirmed by the performed two-sample Hotelling's T-squared test ($p = 0.0433$).

No clear pattern was found concerning the effect of environmental variables on earthworms morphological characteristics except concerning the presence or absence of fine woody debris for *D. octaedra*. A significant negative correlation was found between the ratio weight/length and temperature for *D. octaedra* earthworms identified in plots without fine woody debris ($n = 20$, $\tau = -0.38$, $p = 0.03$), while no correlation was found in presence of fine woody debris ($n = 17$).

5.3.6 EARTHWORMS AND HUMUS FORMS



Figures 55 (left) and 56 (right). PCA of the species biomasses Hellinger-transformed matrix and the different sampling plots according to the different types of humus forms without fine woody debris. The different types of humus forms were enlightened by confidence ellipses. Proportion of total biomasses of epigeic, endogeic and epianecic earthworms (figure 56, in blue) were plotted *a posteriori*. The percentage of variance explained by each axis is given in brackets. Subsites VEG1, VEG2 and WOOD were respectively abbreviated as “V1”, “V2” and “W”. Letters a, b and c corresponded to the 3 sampling plots within each subsite.

The first and second axes explained 52.76 % of the total variance. The first axis is mainly linked to *D. rubidus* and *A. eiseni*. The second axis is mainly linked to *D. subrubicundus*, *D. octaedra* and *O. tyrtaeum*. The types of humus forms change along the gradients provided by the earthworm biomasses ($p = 0.001$). The total biomass of epigeic and endogeic earthworms is also strongly linked to the second axis. The humus forms “mulls” are separated from the hemimoders according to the first axis, while the second axis allows separating “eudysmoders” and “mulls” and, to a certain extent, “amphis”.

5.4 DISCUSSION

5.4.1 *New data*

Despite their importance and compared with other biota, very few studies were conducted about measuring abundances and biomass of earthworms communities in subalpine forested environments. Most of these studies focused on open spaces in low altitudes (see e.g. Rutgers et al., 2016). Among the few studies performed in subalpine environments, most of them (i) were done in open spaces (e.g. Cuendet, 1984) and/or (ii) did generally not included biomass and abundances, but just looked for presence or absence of the different species (e.g. Cuendet, 1985) and/or (iii) were carried out on predominantly calcareous/carbonated substrate (e.g. Martinucci & Sala, 1979; Cuendet, 1984; Bullinger-Weber et al., 2012). Following our experience in the field, the earthworms sampling may be difficult in such environments, partly due to a quite heterogeneous topography as well as to the potential difficulties encountered to reach these areas. Moreover, the direct benefits provided by studying earthworm communities in mountain environments are not as obvious as, for example, in agricultural areas where earthworms played an evident and important role on the soil properties and can thus strongly influenced the primary production, as shown by van Groenigen et al. (2014). Considering the many authors asking directly or indirectly for such data (Martinucci & Sala, 1979; Edwards & Bohlen, 1996; Bednorz et al., 2000; Hendrix, 1996; Edwards, 2004; Galvan et al., 2008; Ponge et al., 2014; Drouin et al., 2016), our study provides therefore numerous and precious material currently missing in scientific databases concerning earthworms and the relationships to their environment, especially linked to humus forms, accumulations of woody debris and ecological indicators values given by vegetation. The data we gathered about the humus forms also answer a specific need of the humus forms experts community asking for more data collected in particular areas such as mountain environments.

5.4.2 *Ecological indicator values and humus forms*

The ecological indicators values (EIVs) calculated in our study were globally in line with the environmental conditions described through lab analyses by Egli et al. (2006, 2010) and Ascher et al. (2012) in the same study area, as well as with the temperatures measured by data loggers (thus also “validating” the other EIVs). EIVs acquired by the study of the herbaceous vegetation are frequently used in studies linked to alpine vegetation (see, e.g. Scherrer & Körner, 2011; Schei et al., 2015). Such data could provide an additional accuracy since EIVs represent integrated means of spatiotemporal fluctuating factors which cannot be easily measured by punctual observations (Zonneveld, 1983; Diekmann, 2003).

These environmental values are known to influence the composition and differentiation of the humus forms, but, to our knowledge, very few data are available about humus forms in subalpine forested environment on acidic substrate. The seven humus forms references (Zanella et al., 2011; Jabiol et al., 2013) identified in our study belong to three main groups; the moders (dominating), the mulls (only dysmulls) and the amphis.

Our observations were in accordance with other studies performed on humus forms in northern Italy and showing a presence of mulls linked to the warmer places with a dominance of dysmulls (Bonifacio et al., 2011), a dominance of the hemimoder among the moders (often co-occurring with dysmoders (Ponge et al., 2014)), amphis co-occurring with (dys)mulls (Bonifacio et al., 2011; Ponge et al., 2014) and the scarcity or absence of mors and tangels humus forms (these later

mainly linked to calcareous substrate) (Ponge et al., 2010, 2014). Moders are also known to be present in a wide range of environmental conditions: they are very common in coniferous forests, including in the Alps and the northern Italy (Bednorz et al., 2000; Galvan et al., 2008; Bonifacio et al., 2011; Ponge et al., 2014).

The humus forms we identified are clearly displayed along two main gradients provided by the EIVs. The first distinguished the moders (characterised by lower temperatures, higher moisture and compaction) from the mulls and the amphis present in the warmer and dryer places and being more aerated. Mulls and amphis were also distinguished from moders according to their R values; moders being usually considered as more acidic than mulls and amphis (Galvan et al., 2008; Ponge et al., 2014). The proximity between amphis and mulls testifies that amphis were previously also known as “amphimulls” as they were sharing close features (for example meso- and macroaggregates of the A horizon, pH of this horizon, etc. ; see e.g. Brêthes et al., 1995; Jabiol et al., 2007; Zanella et al., 2011). It is also noteworthy that the amphis which are known to have a kind of “double functioning” (e.g. different turnover rates and pH between holorganic and organo-mineral horizons; see e.g. Brêthes et al., 1995) were in a certain extent linked to *Lumbricus rubellus* which is also known to have a kind a “double-behaviour” due to its belonging to the category of “epianecic” earthworms (Lee, 1985). It would be interesting to look deeper after such interactions, since general knowledge about amphis is still lacking (Andretta et al., 2016).

The second gradient separated the moders humus forms in two main subgroups; eumoders+dysmoders (here called “eudysmoders”) and the hemimoders, these latter showing higher nutrients and luminosity values and being less acidic. Morphologically, these humus forms can be distinguished by the thickness of their OH horizon, continue and more or less thick for the eumoders and dysmoders and discontinue or in pockets for the hemimoders (Zanella et al., 2011; Jabiol et al., 2013). Higher N values for the hemimoders can be explained by a better nutrients availability, while a poorer nutrient availability can be linked to a slower mineralisation of the carbon, accumulated in thicker OH horizon. Recalcitrant litter, and thus a poor nutrient availability, is often coupled with lower pH values (Ponge et al., 2014), as it is the case in our study.

5.4.3 Earthworm populations

Concerning the earthworms living within these humus forms, the identified abundances (ranging from 3.7 to 233.3 ind.m⁻², this latter found in fine woody debris accumulation, with a mean of 38.0 ind.m⁻²) and biomasses (0.08 to 25.75 g.m⁻² with a mean of 5.10 g.m⁻²) were close to the results obtained by Bullinger-Weber et al. (2012) for relatively comparable altitudes, but were also considered as rather low compared to other studies realised e.g. in pastures or grasslands. In such environments, the abundance of earthworms do not generally exceed > 400 ind.m⁻² (Lee, 1985), but can reach up to 1333 ind.m⁻² (Cluzeau et al., 2012) or more exceptionally > 2000 ind.m⁻² (McColl & de Lautour, 1978).

The rather low values we obtained concerning earthworm abundance and biomass can *inter alia* be explained by the following factors: (i) the forests are usually not considered as the preferential habitats for most earthworm species (Lavelle, 1983), (ii) the latitude and elevation are known to have a negative effect on earthworms density (Mathieu & Davies, 2014), even if this general trend can vary under various factors (Willig et al., 2003), (iii) the pH is also known as affecting earthworm populations (Martinucci & Sala, 1979; Edwards, 2004; Drouin et al., 2016), these organisms living preferentially in substrate with a pH close to the neutrality (Edwards & Bohlen,

1996), (iv) the sampling date (in our study: summer 2014) could also influence soil invertebrates (Mulders et al., 2003), the abundance of earthworms reaching its maximum in late spring or early autumn (Rutgers et al., 2016) with an optimum in August-September in the Alps (Cuendet, 1984, 1985).

The number of different earthworm species found in our study was relatively low (a total of 6, ranging from 1 to 5 by plot type, with a mean of 2.6). However, it can be considered as “medium” regarding the type of ecosystem we sampled. The analyse of 35 studies cited by Lee (1985) and including various types of environments shows variations ranging from 1 to 15 different species by study with a mean of 6 species. These values are confirmed by Edwards & Bohlen (1996) who also generally recognise a remarkable consistency among different types of habitats and geographic regions. However, these values concern general pattern and does not consider subalpine forested area as special cases. Coniferous forests (including *Picea abies*) and subalpine areas are usually recognised as having few earthworm species (Nordström & Rundgren, 1973, 1974; Cuendet, 1985; Lee, 1985; Bullinger-Weber et al., 2012).

The different species we identified belong mainly to the ecological category of epigeic earthworms (4 on the 6 species). Epigeic species are known to be dominant in coniferous forests (Lavelle, 1983) and subalpine areas where epigeic supersede anecic and epianecic earthworms (Cuendet, 1985; Bullinger-Weber, 2012). Except for *A. eiseni*, all the identified species corresponded to the main acidophilous or acidic-tolerant species found in the Alps by Cuendet (1984, 1985). The same species and *A. eiseni* were also found in the northern Italian Alps by Martinucci & Sala (1979) in the warmer places. This echoes our results where *A. eiseni* was only found in one station, characterised by high temperatures and by the dominance of mulls and amphis humus forms.

With *O. tyrtaeum*, *A. eiseni* was the least acidophilous species among the 6 species identified. They are respectively considered as neutrophil-relatively acidic tolerant and acidic tolerant (Satchell, 1955), while all the other species are considered are rather acidophilous (Bornebusch, 1930; Graff, 1953; Satchell, 1955; Bouché, 1972; Phillipson et al., 1976). *O. tyrtaeum*, *L. rubellus* and *A. eiseni* were precisely rather linked to mulls and amphis humus forms, these humus forms being generally less acidic than the moders (Edwards & Bohlen, 1996; Ponge et al., 2014). Conversely, *D. octaedra* who shows a great tolerance to low soil acidity (Martinucci & Sala, 1979) was more linked to moders, also typical for epigeic species (Rusek, 1985). This species and *D. rubidus* are generally present in earthworm communities with few different species (Lee, 1985) and are also known to better tolerate high soil moisture values (Cuendet, 1985). At the opposite, *O. tyrtaeum* and *L. rubellus*, larger species, take the advantage on other species in dryer and warmer environments (Martinucci & Sala, 1979; Edwards, 2004). This corresponds to our data showing *D. octaedra* and *D. rubidus* more linked to the moders, characterised by higher moisture values, and *O. tyrtaeum* and *L. rubellus* more linked to the mulls, characterised by warmer and dryer conditions (in the context of our study, given that such relations can change depending on the macroclimate conditions). The species displayed along this gradient of temperature (here inversely related to the moisture) was in agreement with a theoretic gradient ranging from the colder places (dominating by the epigeic species) to the warmer (anecic and endogeic species) as follows: *D. octaedra* – *D. rubidus* – *L. rubellus* – *O. tyrtaeum* (Rosa, 1887; Christandl-Peskoller & Janetschek, 1976; Holmstrup, 1994; Edwards & Bohlen, 1996; Galvan et al., 2008).

Temperature has been shown to impact earthworms' distribution (Nordström & Rundgren, 1974) and strongly influence earthworms communities found in our study. Since the mountain

environments are known to be globally very heterogeneous (Bednorz et al., 2000; Bonifacio et al., 2011), the temperatures can vary strongly on relatively small distances. These variations of temperature can thus contribute to the distribution of different earthworm species co-occurring in the same area. This horizontal distribution of earthworms in the subalpine forested areas we studied is clearly different from the distribution happening in area with a more homogeneous topography (e.g. some tropical environments) where the distribution of the earthworms according to the temperature is mainly vertically made within the same soil profile (Lavelle, 1983).

The potential nutrient availability, through the C:N ratio is also known to possibly influence the earthworm populations (both abundance and diversity) (Drouin et al., 2016; Rutgers et al., 2016) but very few studies seem to have been performed concerning the effects on nutrients availability on specific composition of earthworm communities. However, epigeic species are generally considered as linked to higher C:N ratio, this is in agreement with our data showing earthworm communities dominated by epigeic species and most of the identified humus forms characterised by accumulation of organic matter.

Very few studies appear to have been carried out concerning the effects of the aeration/compaction of humus forms on the earthworm populations (Edwards & Bohlen, 1996). Our results showed that, in the context of subalpine forested areas, the more aerated humus forms (mulls and amphis) were linked to the bigger identified earthworms species (*L. rubellus* and *O. tyrtaeum*).

Even if the earthworms are generally known as avoiding the direct enlightening, the accurate effect of light on the density and diversity of earthworms appeared as still unclear in the literature and sometimes contradictory (e.g. Cuendet, 1984; Sagot et al., 1999). However, our data seemed in agreement with the study of Martinucci & Sala (1979) (performed in a coniferous forest in northern Italy) who have found *D. octaedra* to be more abundant in the shadier places.

5.4.4 Accumulations of fine woody debris and earthworms' behaviour

The accumulations of fine woody debris (FWD) are rarely considered as proper humus forms in the context of earthworm studies. Accumulations of FWD are however very abundant in wooded slopes due to natural accumulations of woody material between tree trunks and the slope. Such woody material is likely to be a preferential habitat for various flora and fauna (Bunnell & Houde, 2010; van der Wal et al., 2013), potentially including earthworms (Bellitürk et al., 2015). However, even if the annelids are known to contribute to the regulation of the mineralisation of deadwood in temperate climate (Ausmus, 1977), and are often used in vermicompost processes where woody material are generally rather abundant (see, e.g. Maji et al., 2015; Swarnam et al., 2016), very few studies have investigated the linked between earthworms and deadwood and there's a real need for more data about it (Hendrix, 1996).

In our study, earthworm communities differed significantly according to the presence or absence of FWD accumulations. Thus, *D. rubidus*, *A. eiseni* and *D. subrubicundus* were more linked to FWD, whereas *O. tyrtaeum*, *L. rubellus* and *D. octaedra* were more abundant in the subplots without FWD. *D. rubidus* was already observed between twigs and decaying leaves (Martinucci & Sala, 1979), while some earthworms of the genus *Bimastos* (*A. eiseni* was previously called *Bimastos eiseni*), like *B. paryus*, is known to be often found in woody substrate and is also called "the American bark worm" (Hendrix, 1996). The dominance of epigeic species linked to accumulations

of FWD could also be explained by the fact that some epigeic earthworms are known to feed on fungal hyphae (Lee, 1985; Spiers et al., 1986) which are known to be abundant in woody environments (Kubicek, 2013).

Among the various environmental factors tested, the accumulations of FWD were the only factor to have a significant impact on the morphological features of the mature earthworms of a determined species. The ratio weight:length (corresponding to the “stocky” aspect of the earthworm) did not change for the *D. octaedra* living in accumulations of fine woody debris, while it was negatively correlated with the temperatures values for those not living under accumulation of FWD. A possible explanation is an adaptation to the temperature values (by maximising the ratio surface:volume) who is not necessary for the *D. octaedra* living among the accumulations of fine woody debris. According to Ausmus (1977), such accumulation of FWD could “buffer” the variation of temperatures, creating thus favourable conditions for organisms living there. Conversely, the largest known earthworm species generally live in tropical and warmer climates (see, e.g. Lang et al., 2012; Genise et al., 2013; Drumond et al., 2015). But as rather no other studies were conduct on this topic (Lee, 1985), morphological features of earthworms living in accumulations of fine woody debris are surely linked to a combination of numerous factors (species, climate, type of soil, morphological needs to live among woody debris, etc.), such observations need more data to be confirmed.

5.5 HIGHLIGHTS, CONCLUSIONS AND PERSPECTIVES

This study provides numerous new data about a previously poorly documented topic: earthworm communities and the relationships with their environment in a subalpine forested area on acidic substrate. Despite the current ask for such data, very few studies were published recently on such topics, even in common and easily accessible ecosystems (meadows, grasslands, gardens, etc.). Our study helps therefore to **fill a gap in the modern knowledge of earthworms**.

5.5.1 *Earthworms and humus forms*

The activity of earthworms is known to be important for the humus formation (see, e.g. Ponge & Delhay, 1995; Sagot et al., 1999), the humiferous topsoil being itself a habitat for the earthworms. Our study showed clearly **an existing link between earthworm communities and the humus forms identified** and classified according to the most recent European classification of humus forms (Zanella et al., 2011; Jabiol et al., 2013). These **humus forms were shown themselves to be strongly linked to the ecological indicator values** calculated through the study of the herbaceous vegetation. To our knowledge, very few similar studies were already performed, most of them focusing rather on the underlying soil and did not fully take into account the humus forms as a proper ecosystem component.

The majority of the earthworms species identified in our study belongs to the ecological category of epigeic earthworms. Epigeic earthworms are known to be mainly linked to the first centimetres of the humiferous topsoil (Edwards, 2004). Even the non-strictly epigeic earthworms we found were more or less linked to this ecological category. Thus, *O. tyrtaeum* is sometimes also considered as an “epi-endogeic” earthworm, while *L. rubellus* is an “epi-anecic” earthworm (Lee, 1985). In the context of our study dominated by earthworms living preferentially in the humiferous topsoil, the study of the **humus forms**, rather than the entire soil, seems to be a **suitable and proper choice to identify and study the distribution of earthworm communities**.

Furthermore, numerous authors (see, e.g. Murchie, 1958; Cuendet, 1984; Edwards & Bohlen, 1996; Sagot et al., 1999; Edwards, 2004; Jänsch et al., 2013) suggest that only taking all environmental factors into consideration could allow **to explain and understand the distribution of earthworm communities**. This is in accordance with **the study of the humus forms**, since they can also be seen as the physicochemical integration of the whole environmental factors of a given area (Zanella et al., 2011; Ponge, 2013). Humus forms are also good indicators of the soil functionality, as they encompass biological, biochemical and chemical factors (Bednorz et al., 2000; Bonifacio et al., 2011) and are a convenient tool as their study on the field could be sufficient and are not necessary followed by laboratory analyses. Future more targeted studies (e.g. by comparing only two different types of humus forms, etc.) could therefore be realised to investigate deeper our first results.

5.5.2 *Earthworms, woody debris and spatial heterogeneity – ecosystem services*

Mountain areas are also characterised by a strong heterogeneity, including the humus forms, these latter being generally even more heterogeneous in space and time than the rest of the underlying soil (see, e.g. Havlicek & Gobat, 1998). This allows therefore different earthworm communities to **coexist on a relatively small area**, and subsequently **fulfil various - and**

possibly complementary - ecosystem services (e.g. stability of soil aggregate, water percolation).

This spatial mosaic of humus forms and earthworm communities can be enhanced by various **structural elements** such as **accumulations of fine woody debris**. Although currently still rarely considered as “true” humus forms, the lignoforms (i.e. the humus forms linked to the deadwood) are currently discussed amongst the European community of humus forms experts (see, Tatti et al., submitted) and will soon be more integrated with the other “classic” humus forms. Our results clearly show that **accumulations of FWD have an effect on the composition of earthworm communities**. Among the different roles played by earthworms evolving around accumulations of FWD, they participate indirectly to the decomposition and incorporation of deadwood into the soil. The main recognised processes are selective pressure on fungal hyphae, channelization, as well as transport of soil nutrients, microbial cells and spores (Ausmus, 1977; Hendrix, 1996). As for all identified humus forms, issues of management regarding these woody accumulations should be the subject of a special attention. Structural diversity and spatial heterogeneity of the environment is important for biodiversity, biogeochemical cycles and for the whole ecosystem services (Bednorz et al., 2000; Hendrix, 1996; Wong et al., 2015).

5.5.3 *Earthworms and global change*

In the perspective of the ongoing global changes, either linked to the climate and/or to the land use, due considerations must be given to humus forms and earthworms communities. Subalpine environments are considered as particularly sensitive to environmental perturbations (see, e.g. Körner, 2000). Similarly, the humus forms are also subject to quicker processes than the rest of the underlying soil (see, e.g. Havlicek & Gobat, 1998) and the **epigeic earthworms react usually more quickly to disturbances** and other environmental changes than the other ecological categories (see, e.g. Addison, 2009). The question of the disturbance of these earthworm communities and humus forms due to the arrival of new earthworm species and potential new predators (see, e.g. Crumsey et al., 2014; Eisenhauer et al., 2014) may also be asked. The type of ecosystem studied here and the earthworm communities therein showed a relative low biodiversity, thus also often coupled with a **greater sensitivity to disturbance and a smaller resilience than ecosystems with a higher biodiversity** (Frontier et al., 2008).

In addition to the arrival of new species due to higher temperatures, the effect of a potential increase of the acid rains might also affects earthworm populations (Beyer et al., 1991; Zhang et al., 2015), even for earthworms already living in relatively acidic environments such as forests dominated by spruce (Ammer & Makeschin, 1994). Moreover, nitrogen deposits due to acid rains may also have an influence on earthworm communities, e.g. by modifying the humus forms, soil and vegetation features (Greszta et al., 1992; Shevtsova & Neuvonen, 1997; Ouyang et al., 2008).

Strong and more or less sudden changes in earthworm communities can have many effects on the considered ecosystems, such as: (i) changes of the humus forms previously established (e.g. passing from moders to mull; see, e.g., Edwards & Bohlen, 1996; Wolters, 2000; Wetterstedt et al., 2010), (ii) perturbations of ecosystem services and biogeochemical cycles - including the carbon cycle (see, e.g. Snyders et al., 2009; Crumsey et al., 2013.; Dempsey et al., 2013.; Crumsey et al., 2015; Resner et al., 2015), or even more (iii) a strong impact on the overall biodiversity (see, e.g. McCormick et al., 2013; Drouin et al., 2014; Roth et al., 2015; Paudel et al., 2016).

5.5.4 *Conclusions and perspectives*

Finally, our study strongly underlines **the combined effects of humus forms and environmental conditions (this latter revealed by the EIVs) on the distribution of earthworm communities (and vice versa)**. Despite the rather low abundance, biomass and diversity values (compare to other environments) and the generally unfavourable conditions for earthworms (forested mountain environment, subalpine and acidic substrate), our data show nevertheless a significant diversity subsequently allowing various ecosystem services. **Accumulations of FWD has also to be considered as an important part of subalpine forested environment**, since it can shelter specific earthworm communities and even have an influence on their morphological features. Among the various factors influencing the distribution and organisation of earthworm communities, the temperatures can clearly be considered as important. It allows questioning ourselves about the becoming of these fragile and precious ecosystems, including the preservation of their **structural diversity**. Our first results deserve to be deeper investigate with complementary and targeted studies, potentially including field and laboratory experiments. However, the humus forms, by integrating all the main properties of a given ecosystem clearly, appear as a powerful, practical and suitable tool for the survey and conservation of soil organisms and subsequently ecosystem services.

6. DISCUSSION, SYNTHÈSE GÉNÉRALE, CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES



6.1 INTRODUCTION

Bien que tendant généralement à être la plus objective possible, l'étude d'un écosystème dépend en partie **des choix effectués par l'observateur**, tels que par exemple la délimitation du cadre de l'étude, les éléments et les dynamiques analysés à l'intérieur de celui-ci, ou encore les échelles spatiales et temporelles considérées (Frontier et al., 2008). Ces choix découlent notamment du fait que les écosystèmes sont ouverts les uns sur les autres, intégrés dans un tout bien plus vaste, et que les processus s'y déroulant sont majoritairement cycliques, rendant difficile l'établissement de points de référence.

Le choix effectué dans le cas de la présente thèse et dans le contexte du projet DecAlp est de placer les **formes d'humus au centre du système étudié** (voir figure 2, p. 6), en faisant de ce fait une thématique récurrente tout au long de ce manuscrit. Les différentes questions de recherche liées aux formes d'humus (développées au § 1.3 ainsi que tout au long du manuscrit) ont trouvées réponses et ont été discutées dans les précédents chapitres. Il a ainsi, entre autres, été démontré que : (i) L'étude des valeurs écologiques indicatrices révélées par l'étude de la végétation permet de mieux appréhender certains processus et témoins de la décomposition *in situ*, tels que par exemple la présence ou absence et l'épaisseur des horizons OH (§ 2.3) ; (ii) Il est possible d'établir un lien entre deux échelles de description des formes d'humus, la première effectuée macromorphologiquement sur le terrain et la deuxième par l'étude des macrorestes en laboratoire suite à l'application de la méthode des petits volumes (§ 3.3.4.2) ; (iii) Il est possible d'établir un système de classification pratique et flexible pour les formes d'humus inféodées au bois mort (§ 4.4.4) ; (iv) Il existe un lien entre les formes d'humus, les propriétés du sol (valeurs écologiques indicatrices révélées par l'étude de la végétation) et les communautés de vers de terre. (§ 5.4.2 et 5.4.3). De plus, les accumulations de débris ligneux fins peuvent elles aussi influencer significativement la composition des communautés lombriciennes (§ 5.4.4).

Après avoir développés les réponses à ces questions de recherche dans les différents chapitres concernés, nous proposons ici de reprendre trois des principaux éléments de l'étude des écosystèmes (limites, dynamiques et échelles spatiales ; Coquillard & Hill, 1997 ; Frontier et al., 2008) et, en les considérant dans le sens large de leur définition, de les confronter avec différents points présents dans les chapitres de ce manuscrit, essentiellement liés aux formes d'humus.

6.2 Limites

6.2.1 Délimitation du cadre et des objets d'étude

L'élaboration même du projet DecAlp a tout d'abord consisté en la délimitation de questions et d'objectifs de recherche précis (§ 1.1.2 et 1.1.3), puis en l'établissement d'hypothèses de travail. Ces points déterminés, l'ensemble du travail a ensuite pu être réparti entre les différents WPs (§ 1.1.4).

Une fois ces choix effectués, les limites physiques du projet DecAlp ont été établies ; la zone d'étude, une zone forestière subalpine liée à substrat minéral majoritairement acide, puis les différentes unités et sous-unités d'échantillonnage (sites, sous-sites et parcelles d'échantillonnages ; § 2.2) ont pu être définies sur le terrain. Les différentes surfaces circonscrites ont ensuite pu servir de cadre physique pour l'étude des différentes thématiques considérées dans le projet DecAlp. Elles concernent principalement les formes d'humus, les débris ligneux, la matière organique du sol et les organismes y évoluant. La mise en place d'un design expérimental

précis a été essentielle pour le bon déroulement d'un tel projet où de nombreux chercheurs travaillent conjointement sur des thématiques proches et au sein de la même zone d'étude.

Les différents objets d'étude (formes d'humus, débris ligneux, etc.) ont été eux-mêmes délimités. Ceci de manière **intrinsèque** (soit leur définition précise), mais également **extrinsèque** (c'est-à-dire leurs positions respectives au sein d'un ensemble plus grand). L'élément « formes d'humus », principal sujet d'étude de la présente thèse, a été décrit et placé au centre du système étudié. Cette position centrale reflète ainsi le caractère extrêmement intégrateur des formes d'humus, étant à la fois un lieu de rencontre des différents éléments de l'écosystème et, en retour, démontrant clairement des propriétés macromorphologiques et physico-chimiques résultant de l'intégration de ces propriétés (Jabiol et al., 2007 ; Ponge, 2013). Les descriptions ont été effectuées (i) de sorte que l'ensemble des chercheurs du projet DecAlp puissent directement les utiliser et (ii) à deux principales échelles de description ; la première macromorphologique (§ 3.2) et la deuxième par l'utilisation de la méthode des petits volumes (§ 3.3).

6.2.2 Limites méthodologiques

Des limites de différentes natures ont été rencontrées au cours de ce travail. Elles ont tout d'abord été méthodologiques, telles qu'elles apparaissent inexorablement inhérentes à tout projet de recherche. Ainsi, des limites **temporelles** ont été rencontrées ; s'agissant d'un projet se déroulant sur trois ans, il n'a par exemple pas été possible d'initier de projet de suivi à long terme de décomposition *in-situ* de débris ligneux grossiers. Il aurait été par exemple intéressant de mettre en place une approche diachronique, consistant en le suivi de débris ligneux grossiers depuis leur arrivée sur un substrat jusqu'à leur intégration complète dans le sol. Un design expérimental adéquat aurait par exemple permis d'approfondir certaines questions actuellement en suspens, telles que le temps des différents processus impliqués pour chaque type de lignoforme, les effets du type de sol et de forme d'humus initialement présents, ou encore l'effet du couvert végétal sur l'ensemble de ces processus. Certaines limites d'ordre **techniques** ont également pu être rencontrées, requérant certaines adaptations. En raison de la difficulté d'accès aux sites et de leur éloignement à un point d'eau, il n'a par exemple pas été possible d'extraire les vers de terre à l'aide d'une solution de moutarde (Lawrence & Bowers, 2002), mais uniquement par la méthode de l'extraction manuelle (ou *hand-sorting*, méthode pouvant finalement être considérée comme pratique et adéquate dans le présent contexte d'étude ; voir § 5.2.3) (Bouché & Aliaga, 1986). Enfin, certaines limitations **climatiques** et **météorologiques** ont également dû être prises en considération ; il n'a par exemple pas été possible d'accéder aux stations N05 et S10 (situées respectivement à 2390 et 2420 mètres d'altitude ; figure 5, p. 18) lors de certaines campagnes de terrain en raison de l'épaisseur de neige et des conditions y régnant. De manière semblable, de fortes précipitations en 2014 ont considérablement ralenti la collecte de données concernant les lignoformes.

Indépendamment des propres limitations méthodologiques « classiques » de notre étude (temps, argent, technique, etc.), force est de constater que ce travail a permis de « débloquer », voire de **dépasser, certaines limites méthodologiques existant jusque-là pour les différents sujets considérés**. Le développement de la méthode des petits volumes (et les documents réalisés en rapport avec celle-ci) permet par exemple de pouvoir appliquer plus facilement cette méthode à d'autres études. Cela rendra ainsi disponible des données inédites ouvrant de nouvelles pistes de recherche et de réflexion. De manière semblable, le développement de l'étude des lignoformes a jusqu'à aujourd'hui sans doute été limité en partie par le manque de connaissances de base à leur

sujet (§ 4.1) et par certaines lacunes terminologiques. L'approfondissement de leur connaissance (notamment par une méthode de description adéquate) a été ici réalisé parallèlement au développement d'une terminologie appropriée pour les différents horizons et références propres à ces formes d'humus particulières. Nous espérons ainsi que les nouveaux concepts établis concernant les lignoformes (qui sont à présent nommables d'une manière précise, donc pouvant être discutés d'une manière commune et sans équivoque), **ouvriront également de nouvelles pistes de recherche et de réflexion concernant ce domaine original et prometteur.**

6.2.3 Ouverture et redéfinition des limites

Les différents résultats obtenus et présentés dans ce manuscrit permettent à présent de considérer les limites (conceptuelles et physiques) de certains objets étudiés sous un nouvel angle et d'une manière critique. Certaines limites apparaissent pour lors comme n'étant **pas réellement figées spatialement**, ou du moins partiellement redéfinissable selon le contexte de l'étude. Les lignoformes telles qu'étudiées ici sont un exemple concret de cela, leur nature même possédant déjà une certaine ambivalence. Ces formes d'humus sont effectivement constituées essentiellement de « bois mort » qu'il n'est pas trivial de différencier de bois « vivant ». Cela est notamment dû au fait qu'une part importante des cellules d'un arbre encore « vivant » peuvent déjà être considérées comme « mortes », ne jouant qu'un rôle inerte de support physique et de transport de différents éléments (Raven et al., 2008). Il est également fréquent d'observer dans la nature des arbres possédant certaines parties (branches, sections du tronc) déjà « mortes » (et abritant de ce fait potentiellement des lignoformes, par exemple de type bothrio-lignoforme, voir § 4.4.4.4.6), alors que le restant de l'arbre est encore « vivant » (ici au sens de supportant des feuilles effectuant la photosynthèse). Les lignoformes, essentiellement constituées de matière inerte, « morte », sont cependant d'importants lieux de vie, fournissant abris et/ou nourriture à de nombreux organismes, animaux et/ou végétaux (§ 4.3.2) et tel que cela a également été démontré ici pour les vers de terre (§ 5.4.4).

Le chapitre consacré aux lignoformes (§ 4.) a permis d'**approfondir le concept de formes d'humus** en y incluant de nouveaux horizons et de nouvelles références. Les lignoformes ont ainsi été cernées plus précisément en les caractérisant notamment par l'état de décomposition et la position respective de leurs différents horizons, mais également en définissant une limite précise entre « un morceau de bois posé sur un substrat » et une véritable lignoforme. Cette distinction est effectuée en fonction de la présence ou non d'un horizon ligneux suffisamment altéré pour libérer des composants pouvant influencer assez fortement le substrat sous-jacent (incluant la mésofaune du sol, la texture, les microorganismes, etc.). Cela a pour effet de pouvoir attirer l'ensemble « débris ligneux + substrat sous-jacent » dans la direction et l'évolution des lignoformes (voir § 4.4.4.3 pour plus de détails à ce sujet).

L'étude des lignoformes est également le contexte propice pour **s'interroger sur la définition même du sol** (incluant les formes d'humus) et de **ses limites physiques au sein des écosystèmes**. Par exemple, lors de la description d'une forme d'humus « classique » (ici dans le sens, de « non inféodée à des débris ligneux »), il est relativement aisé de fixer la limite du « zéro », soit la limite supérieure du premier horizon rencontré lors de l'ouverture et la description du profil creusé (Baize & Jabiol, 2011). En terrain plat et relativement homogène, la limite supérieure de deux profils distants de seulement quelques mètres se trouve souvent à une hauteur (« élévation ») comparable. Mais qu'en est-il par exemple pour une lignoforme composée essentiellement d'un débris ligneux d'un large diamètre et « dépassant » largement du reste du

sol alentours ? Et comment considérer un tronc encore debout mais déjà mort et en cours de décomposition (appelé également « chicot » ; Strukelj et al., 2013) ? En pareil cas, nous avons constaté sur le terrain que les organismes présents dans le sol alentours (vers de terre, arthropodes) peuvent se déplacer à l'intérieur même de ce débris ligneux et donc former *in fine* des **communautés « d'organismes du sol » à parfois plusieurs mètres de hauteur**. Le même phénomène peut également se produire pour les cavités présents dans de vieux arbres ou au creux de certaines branches (lignoforme de type bothrio ; voir § 4.4.4.4.6).

Au vu de cela, les **lignoformes apparaissent comme de véritables ponts permettant de transcender les limites fixées habituellement pour le sol, en établissant une connexion entre les parties aériennes et souterraines des écosystèmes**. Les lignoformes, à la limite du vivant et de l'inerte, peuvent donc être considérées comme de véritables **écotones à la limite de l'aérien et du souterrain**. Cette réflexion peut encore être poussée davantage en considérant le cas d'un tronc tombant au sol à moitié sur la terre ferme et à moitié dans une mare ou autre étang. En pareil cas, il est probable que la potentielle lignoforme en découlant puisse agir non seulement comme un lieu physique de transition entre les compartiments aériens et souterrains de l'écosystème considéré, mais également entre les parties « terrestres » et « aquatiques », formant de ce fait un nouvel écotone, **point de rencontre de différents compartiments de l'écosystème** et possédant également ses organismes ainsi que ses processus et dynamiques propres.

6.3 Approche multiscalaire

6.3.1 Approche spatiale multiscalaire

Les différentes descriptions et délimitations ont été effectuées à **plusieurs échelles spatiales** tout au long de ce projet. Les formes d'humus ont notamment été étudiées à l'échelle des macrorestes, par l'application de la méthode des petits volumes (§ 3.3), et à celle des horizons, par les descriptions macromorphologiques réalisées sur le terrain (§ 3.2).

Il a été démontré que les différents horizons, décrits de manière détaillée à l'aide d'une loupe binoculaire, présentent une composition significativement différente en fonction de leur appartenance à un type d'horizon (par exemple OL ou OF) décrit de manière macromorphologique sur le terrain. Autrement dit, l'ensemble des macrorestes identifiés au sein d'une couche (prélevée le long d'un profil réalisé dans l'épisolum humifère) semble relativement hétérogène à sa propre échelle, mais peut être considéré comme homogène à l'échelle des différents horizons. Bien que d'apparence triviale, ce **lien entre ces deux échelles observationnelles** n'avait pourtant, en l'état actuel de nos connaissances, pas encore été démontré statistiquement de la sorte.

La combinaison d'une **séquence hétérogène** d'horizons résulte elle-même en l'expression d'une forme d'humus **homogène à sa propre échelle** et qui peut être nommée selon un système de classification préétabli (Zanella et al., 2011 ; Jabiol et al., 2013). Ces différentes formes d'humus présentent alors des propriétés physico-chimiques significativement différentes entre elles. Une approche comparable a également été effectuée lors de l'élaboration des concepts inhérents aux lignoformes ; de nouveaux horizons (et leurs potentiels suffixes et/ou préfixes) ont été définis, puis ceux-ci rassemblés en différentes séquences se traduisant par de nouvelles références possédant des caractéristiques propres.

A une échelle plus large encore, les différentes formes d'humus, qu'elles soient « classiques » ou plus particulières comme les lignoformes, ont été identifiées sur les sites d'études comme formant une véritable « mosaïque » spatialement hétérogène et reconnue comme caractéristique du type d'environnement ici considéré (Bednorz et al., 2000 ; Bonifacio et al., 2011). Dans ce cas également, **un motif spatial relativement hétérogène à l'échelle de la station peut apparaître comme homogène à l'échelle de l'ensemble de la zone étudiée**. Cela a notamment été le cas lors de différents travaux de modélisation réalisés par les membres du WP4 (§ 1.1.4.4). Le paradoxe apparent que les différentes unités étudiées sont hétérogènes mais pourtant homogènes découle donc du fait que **les concepts d'hétérogénéité et d'homogénéité sont directement tributaires de l'échelle à laquelle les objets d'étude (conceptuels ou physiques) sont considérés** (Auger et al., 1992 ; Frontier et al., 2008).

6.3.2 Approche temporelle multiscalaire

Les descriptions effectuées au sein du projet DecAlp concernent différentes échelles spatiales mais également **différentes échelles temporelles**. Les mesures effectuées au sein des différents WPs ont par exemple été ponctuelles (par exemple mesures du pH à un moment donné), ponctuelles répétées (par exemple suivi d'un isotope à l'intérieur d'un mésocosme) ou encore continues sur une durée plus ou moins longue (suivi de l'activité microbienne, enregistrement des températures tout au long de l'année). Ces mesures, quel que soit leur type, se rapportent également à des **processus se déroulant à des vitesses et sur des durées différentes** allant par exemple de la respiration bactérienne, telle qu'étudiée par le WP2 (§ 1.1.4.2), à l'échelle du cycle géologique ou forestier tel qu'étudié par le WP3 (§ 1.1.4.3).

Les descriptions effectuées, par exemple pour les formes d'humus, doivent elles-mêmes permettre de **passer aisément entre différentes échelles temporelles**. Ainsi, si une délimitation spatiale aux limites plus ou moins artificielles a dû être attribuée aux formes d'humus, celles-ci ont également été délimitées arbitrairement dans le temps. Les descriptions effectuées correspondent donc *sensu stricto* à une image valable au moment où la description a été effectuée (Gobat et al., 2010). Bien que « ponctuelles », les images ainsi acquises sont ensuite utilisées pour le reste des analyses statistiques et doivent également permettre aux membres du WP4 (§ 1.1.4.4) d'effectuer des extrapolations temporelles afin de modéliser des processus se déroulant sur une plus grande échelle que l'échelle temporelle « instantanée » utilisée lors de la description de ces formes d'humus.

Il est également à noter que, non seulement de concerner des processus de déroulant à des vitesses et sur des durées différentes, les mesures effectuées concernent également des processus présentant une **répartition temporelle hétérogène**. Ainsi, certaines activités sont concentrées sur des moments précis de l'année (par exemple le brassage effectué par les vers de terre préférentiellement au printemps et en automne (Lee, 1985 ; Edwards, 2004) ou encore l'effet de la neige en hiver), tandis que d'autres se font de manière plus ou moins continue ou de manière soudaine et difficilement prévisible (érosion par un éboulement, ouverture du couvert forestier par une tempête ou la chute de la foudre).

Au final, beaucoup de descriptions et d'observations ont été effectuées au cours de ce travail inscrit dans le WP1 (§ 1.1.4.1), mais il est bien important de garder à l'esprit que **chacun de ces différents niveaux d'observation (descriptif) correspond bien à un véritable niveau d'organisation (fonctionnel)** (Frontier et al., 2008).

6.4 Dynamiques

6.4.1 Approche spatio-temporelle multiscalaire et dynamiques de l'écosystème

L'**approche spatio-temporelle multiscalaire** telle qu'utilisée au cours de ce projet présente de nombreux avantages par rapport à une approche monoscaire. Elle permet notamment de mieux **appréhender l'organisation hiérarchique des différents compartiments de l'écosystème** étudié et pouvant être considérés comme **homogènes ou hétérogènes en fonction de l'échelle d'observation appréhendée** (Auger et al., 1992 ; Frontier et al., 2008). Chacun de ces **niveaux d'organisation** présente sa **dynamique propre**, pouvant elle-même influencer ou être influencée par les autres compartiments de l'écosystème. **La multiplicité des points de vue** permet ainsi de pouvoir mieux appréhender, comprendre, puis éventuellement modéliser l'ensemble de ces processus et les **propriétés émergentes** en résultant. L'étude détaillée des éléments présents dans les différents horizons identifiés a par exemple permis de mieux appréhender le fonctionnement propre de chaque horizon, notamment par l'apparition et la disparition conjointes de certains macrorestes qui devient observable (voir par exemple la figure 22, p. 64). Dans ce cas, les horizons ne sont dès lors plus simplement considérés comme de simples « briques » de base, mais bien comme **l'expression des propriétés émergentes de l'ensemble de ces composants**. Ces horizons sont eux-mêmes rassemblés et révélés par la forme d'humus pouvant abriter une faune et une flore spécialisée (§ 4.3.2). L'ensemble d'un site d'étude peut lui-même être considéré comme l'assemblage de différentes formes d'humus et résultant en des conditions stationnelles propres.

Chacun de ces **différents niveaux d'intégration** peut présenter différents types de dynamiques pouvant être d'ordre (i) « **intra** » ; en considérant le compartiment « horizon » il s'agirait par exemple de l'interaction entre le mycélium et les déjections présents au sein de celui-ci et pouvant résulter en un fin entrelacs relativement stable ; (ii) « **inter** », par exemple le passage d'une aiguille d'Épicéa d'un horizon OL à un horizon OF lors de sa dégradation et de son incorporation progressive, ou encore (iii) « **trans** », par exemple par la mise en évidence et discussion de différentes lois d'échelle.

L'hétérogénéité spatiale propre ou transversale à ces différents niveaux d'intégration est également prépondérante pour **l'apport et le maintien des différentes dynamiques impliquées** et débouchant sur des prestations écosystémiques variées et parfois complémentaires (Frontier, 2008 ; Isbell, 2011, 2015). Par exemple, la forte hétérogénéité spatiale des sites étudiés s'exprime notamment par la coexistence de nombreuses formes d'humus différentes (possédant des caractéristiques physico-chimiques et une végétation propre) au sein d'une même surface relativement restreinte. Chacune de ces formes d'humus peut abriter des communautés d'organismes différents (par exemple différentes communautés lombriciennes). Il résulte par exemple de cela que l'effet d'un ombrage adéquat apporté par une communauté végétale à larges feuilles peut potentiellement permettre d'abriter une population de vers de terre (dans le cas présent ne supportant pas l'ensoleillement direct) contribuant à la stabilisation de la matière organique du sol, à la formation du complexe argilo-humique et donc éventuellement à une meilleure résistance à l'érosion de la part du sol considéré.

Cette **hétérogénéité est encore renforcée par différents éléments structurants** comme les débris ligneux. Outre ce rôle structurant, par leurs propriétés physico-chimiques variées les

débris ligneux et les formes d'humus y étant liées contribuent également à des prestations écosystémiques supplémentaires et spécifiques (§ 4.3.2).

6.4.2 *Attracteurs*

Il a été démontré que **l'épisolum humifère et le restant du sol jouent un rôle de puissant attracteur**. Bien que l'image acquise lors de la description d'un sol et de sa forme d'humus soit ponctuelle « instantanée », celle-ci peut cependant être valable pour une longue période, la dynamique des formes d'humus, par exemple, ne résultant pas forcément toujours en des changements détectables sur le court terme, mais souvent en équilibre dynamique (Gobat et al., 2010). Par exemple, certains horizons OH, ou encore la composition du bois, ne peuvent être maintenus que grâce à des processus de stabilisation dynamique. Dans le cas du bois, un changement dans ces processus débouchera inexorablement sur une perte de stabilité structurelle et la mise en place de nouveaux processus effaçant et redéfinissant notamment les limites, les contours ou encore les différentes interactions jusque-là en place (§ 4.3.1). Concrètement, un morceau de bois mort se dirigera plus ou moins rapidement vers **l'attracteur « episolum humifère »** et divers processus y conduiront à la **dégradation du bois et à son incorporation à plus ou moins long terme dans le sol sous-jacent**. Un effet similaire a également été démontré lors de **l'homogénéisation progressive des différents macrorestes** sous l'effet de l'ensemble des conditions biotiques et abiotiques influençant la dégradation et l'incorporation de la matière organique (effet d'« entonnoir ») en direction de l'attracteur sol (§ 3.3.4.4).

Dans le contexte de l'étude des lignoformes, il serait également intéressant de mener des études expérimentales ou des observations sur des sites présentant des caractéristiques différentes afin de déterminer dans quelle mesure différents paramètres peuvent influencer l'évolution des lignoformes et le bassin d'attraction général de ces processus. Cela pourrait permettre de contribuer à donner des réponses à des questions actuellement en suspens telles que : Y a-t-il des voies préférentielles en fonction du type de substrat (notamment substrat calcaire vs substrat siliceux) ? Le type de bois (par exemple feuillus vs ligneux) joue-t-il un rôle prépondérant dans l'évolution et le devenir des lignoformes ? Ou encore, dans quelle mesure la forme d'humus initialement en place avant l'arrivée de matériel ligneux influence-t-il l'ensemble de ces processus ?

6.4.3 *Un exemple de dynamique particulière liée aux lignoformes*

Indépendamment des effets de « convergence » et d'homogénéisation observés pour le sol et discutés ci-dessus, **une dynamique particulière de « colonisation »** a été envisagée pour le bois mort et les lignoformes lors des nombreuses heures d'observation passées sur le terrain. Nous nous sommes interrogés sur une possible avancée physique de l'écosystème « forêt », au détriment d'autres écosystèmes, via certains processus liés au bois mort. Dans les endroits sans interventions majeures de l'homme ou sous l'égide d'une foresterie particulière, il est possible d'observer des troncs morts et encore debout (appelés chicots ou *snags* en anglais, § 4.2.1). Ils peuvent déjà commencer de se décomposer *in situ*, subir de nombreuses modifications physico-chimiques et être colonisés par une faune et une flore spécialisée (§ 4.3.2). Lorsque ceux-ci, constituant un élément typique des écosystèmes forestiers, tombent au sol, ils vont pouvoir influencer ce dernier par un effet physique, par l'apport de l'ensemble de la faune et de la flore qu'ils abritent, ou encore par leurs différents substances et propriétés physico-chimiques (§

4.4.4.3). Il a d'ailleurs été démontré que le bois mort, par exemple d'Épicéa, était lui-même un environnement propice à la germination et à l'installation d'espèces spécifiques, dont notamment d'autres jeunes pousses d'Épicéa (Brown, 1974; Harmon et al., 1986; Zielonka & Piatek, 2004; Brändli, 2010; Bolton & D'Amato, 2011). Au vu de ces différents processus, on peut dès lors imaginer un modèle d'avancée de la forêt alternatif à certains modèles de succession « classiques » de la végétation. Dans le cas d'une forêt en contact avec une prairie, par exemple, on considère potentiellement l'avancée de la forêt par l'établissement dans un premier temps d'une bande relativement étroite de hautes herbes (ou « ourlet »), suivi d'un embroussaillage plus ou moins dense, notamment par des espèces d'arbustes (« manteau »), suivi enfin par l'installation de la forêt elle-même (Vittoz, 2011). Dans le cas de la dynamique de colonisation liée au bois mort, la transition serait donc **moins progressive**, mais plus effectuée par **impulsions**, par succession d'événements influençant et **changeant soudainement drastiquement les conditions précédemment mises en place**. Cela par exemple par la chute de troncs morts et déjà en cours de décomposition, ou encore par l'arrivée d'importantes quantités de débris ligneux, notamment lors de tempêtes ou de dépérissement soudain de peuplements forestiers (attaque d'*Ips typographus* L., sécheresse, etc.). L'importance du bois mort pour la régénération des forêts était déjà bien connu, mais ce rôle dans une potentielle colonisation de nouveaux milieux semble un élément intéressant afin d'approfondir la compréhension du cycle forestier et la dynamique du bois mort dans son ensemble. Une comparaison de tels processus en fonction des débris ligneux grossiers ou des débris ligneux fins apparaît également comme intéressante étant donné que, si les débris ligneux fins influencent moins fortement le sol par fortes impulsions successives, ceux-ci peuvent néanmoins arriver de manière plus continue sur le sol (Brändli, 2010).

6.4.4 Quelques considérations concernant l'effet des changements climatiques

Les considérations concernant l'effet de changements climatiques sur l'écosystème considéré ne sont pas l'apanage du WP1 (§ 1.1.4.1) auquel appartient la présente thèse. Celles-ci seront plutôt effectuées dans le cadre des résultats obtenus par le WP4 ainsi que par la ou les publications finales intégrant l'ensemble des résultats fournis par les différents WPs. Voici néanmoins quelques remarques et considérations supplémentaires à celles déjà présentes tout au long de ce manuscrit et concernant les effets d'un éventuel réchauffement climatique sur l'ensemble du système considéré.

Comme tout système, celui étudié ici arbore des processus dynamiques continus dans, entre, et à travers l'ensemble des compartiments le constituant et à des échelles spatio-temporelles étroitement intriquées. Même si celui-ci peut donner l'impression d'une image « stable » dans le temps, on préférera le terme « persistant » (Frontier et al., 2008), car la seule véritable constante au sein des écosystèmes et de ses composants est paradoxalement le changement, le mouvement, révélés par des transferts de matière et d'énergie. Cette stabilité dynamique, ou homéostasie (Giordano, 2013), rend de tels systèmes particulièrement adaptatifs. Il est de plus admis que la stabilité d'un écosystème « réalisé » (ici, dans le sens de « pas simplement modélisé » mais existant bien « sur le terrain ») dépend en partie de sa diversité (Laliberté et al., 2010 ; Valencia et al., 2015).

Il a été démontré tout au long de ce manuscrit, ainsi que par l'ensemble des autres WPs, qu'un système forestier subalpin tel que celui considéré ici présente globalement une forte hétérogénéité, ce qui est également confirmé par la littérature (Bednorz et al., 2000; Bonifacio et al., 2011). Ces arguments nous conduisent donc logiquement à considérer le système étudié ici comme particulièrement stable de par son hétérogénéité. Il possède ainsi de nombreuses voies

interdépendantes, se renforçant mutuellement et permettant une forte résistance à toute perturbations potentielles. De plus, de tels écosystèmes possèdent de nombreuses zones « refuges » pouvant permettre de tamponner encore davantage certaines perturbations. Les accumulations de débris ligneux fins peuvent par exemple abriter certaines espèces en temps de sécheresse. Celles-ci pourront alors ensuite recoloniser l'ensemble de leur zone d'établissement précédente lorsque les conditions seront à nouveau plus favorables et clémentes.

Cependant, ce **système d'apparence très résistant, robuste et résilient aux perturbations présente paradoxalement une très grande sensibilité à tout éventuels changements climatiques**. De par sa position altitudinale élevée notamment, de telles perturbations risquent d'engendrer de fortes variations dans ce type de milieu et potentiellement des changements radicaux (Theurillat et al., 1998; Körner, 2000; Schröter et al., 2005).

Dans quelle mesure ces perturbations pourront-elles être « tamponnées », « absorbées » par l'écosystème avant d'atteindre un seuil critique entraînant la dynamique de l'écosystème vers un autre bassin d'attraction et changeant potentiellement de manière plus ou moins rapide l'organisation de celui-ci, jusqu'à éventuellement atteindre une nouvelle stabilité ? Ceci est difficile à définir et l'on ne peut émettre que des hypothèses à ce sujet. De plus de nombreux processus imprévisibles peuvent également intervenir et pouvant aussi potentiellement conduire à un emballement des processus au sein du système considéré.

Quoiqu'il en soit, il s'agira très certainement pour la nature uniquement de changements avant d'atteindre un nouvel équilibre dynamique. Les principales perturbations problématiques apparaîtront sans doute pour l'homme et son mode de vie tel qu'établi actuellement dans ces régions particulièrement sensibles (érosion, culture de certaines plantes, cycle de l'eau, foresterie, tourisme, etc. ; voir notamment les reviews de Nearing et al., 2004 ; Chatzidaki & Ventura, 2010 ; Kajan & Saarinen, 2013 ; Rose, 2014 ; Cai et al., 2015, ou encore Korres et al., 2016 à ce sujet).

6.5 Mot(s) de la fin

L'étude des **formes d'humus** apparaît comme un **outil puissant permettant d'approfondir la connaissance d'un environnement, des processus s'y déroulant et des organismes y évoluant**. Cela permet par exemple de mieux comprendre l'**autoécologie** d'une espèce (soit le rapport entre cette espèce et son environnement). Cela a été démontré ici, entre autres, par la mise en évidence de certaines espèces de vers de terre inféodées à différents types de formes d'humus possédant toutes des caractéristiques physico-chimiques propres. De par leur rôle d'habitat et de support pour des communautés d'organismes variées et à différentes échelles spatio-temporelles, l'étude des formes d'humus permet également de mieux appréhender la **synécologie** des espèces. Ainsi, différentes communautés de plantes inféodées à certaines formes d'humus ont été étudiées au cours du projet DecAlp, de même que certaines communautés bactériennes et/ou d'enchytréides propres à différents horizons, parfois au sein de la même forme d'humus. Les formes d'humus ont également pu être utilisées comme des **indicateurs** pouvant être utilisée à petite échelle jusqu'à l'échelle d'un versant entier afin de prédire ou prédire des processus bien précis (voir par exemple Annexes B.1, B.3 et C.2).

Ces formes d'humus sont également apparues comme un véritable **pont physique et fonctionnel entre les différents compartiments de l'écosystème**, révélés notamment par l'approche spatio-temporelle multiscalaire utilisée pour appréhender au mieux celles-ci. Cette caractéristique ainsi que l'approche utilisée et le choix de placer le compartiment « formes d'humus » au centre du

système étudié (§ 1.1.1) ont également été particulièrement propice à la réalisation du projet DecAlp où travaillent conjointement de nombreux chercheurs et où les **approches réductionnistes et holistiques apparaissent bien comme complémentaires**. Tout comme le système étudié, ce projet présente également une organisation hiérarchisée. Ainsi, un ensemble de compartiments constitue un système (par exemple forme d'humus ↔ WPs), composés eux-mêmes de sous-systèmes (horizons, macrorestes ↔ différents chercheurs affiliés à chaque WP), intégrés eux-mêmes dans un ou des systèmes (ensemble des sites d'étude ↔ projet DecAlp ; Alpes italiennes ↔ communauté scientifique européenne) encore plus vastes.

De nombreuses **perspectives de recherches** ont également été avancées au fil des différents chapitres. Parmi celles-ci figurent notamment : (i) Approfondir les questions relatives à l'utilisation de quelques groupes de plantes précis plutôt que de relevés de végétations complets afin de révéler certains processus et caractéristiques en lien avec les horizons OH (voir § 2.3, p. 37) ; (ii) Tester la viabilité de l'utilisation de la méthode des petits volumes afin de pouvoir, par exemple, suivre l'évolution d'un débris ligneux au sein d'une forme d'humus, depuis son arrivée sur le substrat considéré jusqu'à sa dégradation et son incorporation dans le reste du sol sous-jacent (voir § 3.3.5) ; (iii) Déterminer quelle est l'influence du substrat géologique sur l'évolution des lignoformes. Existe-t-il par exemple des voies d'évolution différentes en fonction de la présence de carbonates ou non ? Et qu'en est-il en fonction du matériel ligneux initial, par exemple résineux vs feuillus ? (voir § 4.5) ; (iv) Effectuer d'avantage d'études concernant les vers de terre et les formes d'humus en milieu forestier subalpin. Les résultats discutés dans le § 5.4 sont-ils par exemple également valables pour un autre type de substrat géologique ou au sein d'un autre type de peuplement forestier ? Et qu'en est-il des débris ligneux grossiers ? Dans quelles mesures peuvent-ils également, tout comme les débris ligneux fins, influencer les communautés lombriciennes ? Les nombreuses réponses et données présentes dans ce manuscrit pourront assurément être utilisées afin d'approfondir au mieux ces nouvelles questions de recherche et perspectives.

Au final, la présente thèse démontre bien l'**importance de descriptions adéquates afin de passer de considérations descriptives au fonctionnel** permettant une meilleure compréhension de l'écosystème considéré. Dans le cas présent, cela s'est traduit par la caractérisation et la définition d'un environnement fortement hétérogène, tant par ses différents éléments structurants que par les communautés végétales et animales présentes. Le passage véritable au fonctionnel se fera essentiellement lors des processus de modélisation réalisés par le WP4. Ces processus détermineront notamment dans quelle mesure l'hétérogénéité décrite ici et habituellement considérée comme importante pour résister aux différentes perturbations, dont notamment les changements globaux en cours (Laliberté et al., 2010 ; Valencia et al., 2015), joue un rôle écosystémique clé pour l'ensemble des sites considérés par le projet DecAlp.

Par l'apport de **nombreuses données inédites**, par la **caractérisation des formes d'humus** présentes sur les différents sites d'études du projet DecAlp, ainsi que par la **mise en évidence de nombreux aspects fonctionnels** plus ou moins sectoriels, l'objectif principal de cette thèse peut donc être considéré comme atteint. Les aspects fonctionnels globaux, notamment le rapport du système étudié à un éventuel réchauffement climatique seront réalisés par l'ensemble des membres du projet DecAlp et publiés prochainement sous la forme d'un ou de plusieurs articles de synthèse générale. Les résultats obtenus pour les sites étudiés pourront alors même être **transposés à une échelle plus large**, les différents processus et entités écosystémiques documentés et décrits ici grâce à une méthodologie adéquate étant également généralisables à de nombreux autres types d'écosystèmes.

REMERCIEMENTS

Un grand, immense et sincère merci à toutes ces personnes sans qui l'aventure de la thèse n'aurait pas vraiment été possible ; dans le désordre et en commençant par toutes les personnes dont le nom ne figure pas ici mais qui m'ont néanmoins aussi grandement aidé, supporté et inspiré ;

Vincent, Luna, Louis, Martin, Gauthier, Claire Le Bayon, Jean-Michel et Sylvette Gobat, Giacomo Sartori, Markus Egli, Saskia Bindschedler, Claire Guenat, Virginie Trieu, Niels Hellwig, Kerstin Anschlag, Gabriele Broll, Ulfert Graefe, Anneke Beylich, Augusto Zanella María Gómez Brandón, Judith Sacher, Tommaso Bardelli, Giulia Fravolini, Paolo Cherubini, Marta Petrillo, Heribert Insam, Janike Wagener, le Fonds national suisse de la recherche scientifique, Christophe Seppey, David Singer, Clément Duckert, Mostafa Baggar, Marie-Claude Santschi, Arnaud Vallat, Isabelle Koenig, Stéphane Burgos, Mélissa Stragiotti, Natalie Lemonis, Chloé Parmentier, Quentin Blandenier, Enrique Lara, René Amstutz, Yvan Matthey, Roxane Kohler, Pascal Vittoz, Vanessa Rion, Magalie Matteodo, Joël Amossé, Luc Scherrer, François Gillet, Bertrand Fournier, Olivier Liniger, Michel Juillard, François Marmy, Vincent Hervé, Anaële Simon, Lucrezia Comensoli, Matthieu Bueche, Jonas Durand, Solution Informatique à Porrentruy, AKG acoustics, Logitech Company, Gilles Duvoisin et Duvoisin guitars, James Borloz, Jazzy I et II, Vicky, Honda et le Garage du Sommet à Porrentruy, Pascal et Benoît Hentzi, Stéphane Barrois, Estelle Brüni, Léo Bürgi, Delphine Desvenoges, Bogdan Favre, Aline Rubeli, Olivia Rusconi, Lucie Darbellay, Sandrine Eberlé, Tatiana Tagli, Dalinda Bouraoui, Radu Slobodeanu, Jean-François Ponge, Debora Mendes, people from the Parco Nazionale dello Stelvio, Mario Sartori, Ruth Sartori, Julien, Julie et Nicole ainsi que Théo et Boumboum, Charly et Charlie (ou l'inverse), Peter Hayes, Robert Levon Been, Nick Jago, Leah Shapiro, Béatrice Martin, Gregory Deman, Hadrien Gullet, Sylvain Lanz, Edward Mitchell, Sergio Rasmann, l'ensemble des laboratoires LSV, LEF et Laboratoire de biologie du sol, l'ensemble des membres de l'AZYNE, beaucoup de personnes du CHYN, les personnes de l'U3A avec qui nous avons eu d'intéressantes discussion concernant le bois mort, Laure Mäder, Nadia Brodard, Émilie Carrera, Aurélie Widmer, Vanessa Farine, Laura Luiz, , Anne-Laure Maire, Éric Bougon, Lukas Burkhard, Germain Kuszli, Lucrezia Albertini, Maëlle Torné et Kauko, Christiane Bobillier, Christine Matile, Laurent Gonzalez, Christiane Bettinelli, Romain Bessire, Edith Joseph, Monica Albin, Federica Camin, Christian Hêche et le service technique de la Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel, Brigitte Cattin, Lianqiong Joanne Ren, l'ensemble des personnes avec qui je pratique la natation, les bibliothécaires de la Faculté des Sciences de l'UniNe et plus particulièrement Delphine Lab, Amandine Pillonel, Thibaud Goetschi, Andreas Schomburg, Arthur Conan Doyle, l'inventeur du jus de grenade, du chocolat et du café, mes deux mains (avec mention spéciale à la droite), Sofia Matos, Mirko d'Inverno, Fabio Oriani, Virginie Flury, Ophélie Fankhauser, la ferme et le domaine du Chat Noir, Gilles Tissier, Anita Froger Thouvenin, Gladys Pinard, Herbert Lengeler, Elsa, Noélie et Jane Carter-Lengeler, mes parents et mes grands-parents, Souad et Christine.

This research was supported by the Swiss National Science Foundation, DACH-Program, no 205321L_141186.

BIBLIOGRAPHIE

- Aberegg, I., Egli, M., Sartori, G., Purves, R. 2009. Modelling spatial distribution of soil types and characteristics in a high Alpine valley. *Studi Trentini di Scienze Naturali* 85, 39-50.
- Adams, F., Moore, B.L. 1983. Chemical factors affecting root-growth in subsoil horizons of coastal-plain soils. *Soil Science Society of America Journal* 47, 99-102.
- Addison, J. 2009. Distribution and impacts of invasive earthworms in Canadian forest ecosystems. *Biological Invasions* 11, 59-79.
- Adhikari, K., Hartemink, A.E. 2016. Linking soils to ecosystem services - A global review. *Geoderma* 262, 101-111.
- AFES (Association française pour l'étude du sol) 2009. Référentiel pédologique 2008. Versailles: Quae.
- Agee, J.K., Huff, M.H. 1987. Fuel Succession in a Western Hemlock Douglas-Fir Forest. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestière* 17, 697-704.
- Ammer, U. 1991. Konsequenzen aus den Ergebnissen der Totholzforchung flit die forstliche Praxis. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 110, 149-157.
- Ammer, S., Makeschin, F. 1994. Effects of Simulated Acid Precipitation and Liming on Earthworm Fauna (Lumbricidae, Oligochaeta) and Humus Type in a Mature Stand of Norway Spruce (Hoglwald Experiment). *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 113, 70-85.
- Amossé, J., Turberg, P., Kohler-Milleret, R., Gobat, J.M., Le Bayon, R.C. 2015. Effects of endogeic earthworms on the soil organic matter dynamics and the soil structure in urban and alluvial soil materials. *Geoderma* 243, 50-57.
- Amossé, J., Dozsa-Farkas, K., Boros, G., Rochat, G., Sandoz, G., Fournier, B., Mitchell, E. A. D., Le Bayon, R. C., 2016. Patterns of earthworm, enchytraeid and nematode diversity and community structure in urban soils of different ages. *European Journal of Soil Biology* 73, 46-58.
- Andreetta, A., Cecchini, G., Bonifacio, E., Comolli, R., Vingiani, S., Carnicelli, S. 2016. Tree or soil? Factors influencing humus form differentiation in Italian forests. *Geoderma* 264, 195-204.
- Arno, S.F. 2000. Fire regimes in western forest ecosystems, in: Brown, J.K., Smith, J.K. (Eds.) *Wildland Fire in Ecosystems: Effects of Fire on Flora*. Ogden: USDA Forest Service General Technical Report RMRS-42. pp. 97-120.
- Ascher, J., Sartori, G., Graefe, U., Thornton, B., Ceccherini, M.T., Pietramellara, G., Egli, M. 2012. Are humus forms, mesofauna and microflora in subalpine forest soils sensitive to thermal conditions? *Biology and Fertility of Soils* 48, 709-725.
- Aubert de La Rüe, E., Bourlière, F., Harroy, J.P. 1954. *Tropiques. Horizons de France*, Paris.
- Auger, P., Baudry, J., Fournier, F. (Eds.) 1992. *Hiérarchies et échelles en écologie*. Comité Français du SCOPE et Naturalia Publications, Ministère de l'Environnement, Paris.

- Ausmus, B.S. 1977. Regulation of wood decomposition rates by arthropod and annelid populations, in: Lohm, U.; Persson, T., eds. Soil organisms as components of ecosystems. Stockholm, Sweden: Ecological Bulletin 25, Swedish Natural Science Research Council, 180- 192.
- Baize, D., Jabiol, B. 2011. Guide pour la description des sols. Versailles: Éd. Quae.
- Baldrian, P. 2008. Enzymes of saprotrophic basidiomycetes, in: Boddy, L., Frankland, J.C., van West, P. (Eds.) Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes. London: Academic Press. pp. 19-41.
- Baritz, R. 2003. Humus Forms in Forests of the Northern German Lowlands. Schweizerbart, Stuttgart.
- Barnum, S.A., Manville, C.J., Tester, J.R., Carmen, W.J. 1992. Path Selection by *Peromyscus-Leucopus* in the Presence and Absence of Vegetative Cover. *Journal of Mammalogy* 73, 797-801.
- Bateman, I.J., Harwood, A.R., Mace, G.M., Watson, R.T., Abson, D.J., Andrews, B., Binner, A., Crowe, A., Day, B.H., Dugdale, S., Fezzi, C., Foden, Hadley, D., Haines-Young, R., Hulme, M., Kontoleon, A., Lovett, A. A., Munday, P., Pascual, U., Paterson, J., Perino, G., Sen, A., Siriwardena, G., van Soest, D., Termansen, M. 2013. Bringing Ecosystem Services into Economic Decision-Making: Land Use in the United Kingdom. *Science* 341, 45-5.
- Beatty, S.W., Stone, E.L. 1986. The Variety of Soil Microsites Created by Tree Falls. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestière* 16, 539-548.
- Bednorz, F., Reichstein, M., Broll, G., Holtmeier, F.K., Urfer, W. 2000. Humus forms in the forest-alpine tundra ecotone at Stillberg (Dischmatal, Switzerland): Spatial heterogeneity and classification. *Arctic Antarctic and Alpine Research* 32, 21-29.
- Bellitürk, K., Gorres, J.H., Kunkle, J., Melnichuk, R.D.S. 2015. Can commercial mulches be reservoirs of invasive earthworms? Promotion of ligninolytic enzyme activity and survival of *Amyntas agrestis* (Goto and Hatai, 1899). *Applied Soil Ecology* 87, 27-31.
- Berg, B., Berg, M., Flower-Ellis, J., Gallardo, A., Johansson, M., Lundmar, J.E., Madeira, M. 1993. Amounts of litterfall in some European Coniferous Forests, in: Breymeyer, A. (Ed.) Proceedings of SCOPE seminar. Conference Paper 18. Geography of Carbon Budget Processes in Terrestrial Ecosystems. Szymbark, 17-23 August 1991. pp. 123-146.
- Berg, B., McLaugherty, C. 2014. Plant litter decomposition, humus formation, carbon sequestration. Heidelberg: Springer.
- Bernier, N., Ponge, J.F. 1994. Humus Form Dynamics during the Sylvogenetic Cycle in a Mountain Spruce Forest. *Soil Biology & Biochemistry* 26, 183-220.
- Bernier, N., Ponge, J.F., André, J. 1993. Comparative-Study of Soil Organic Layers in 2 Bilberry Spruce Forest Stands (*Vaccinio-Piceetea*) - Relation to Forest Dynamics. *Geoderma* 59, 89-108.
- Beyer, L., Blume, H.P., Irmeler, U. 1991. The humus of 'parabraunerde' (Orthic Luvisol) under *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. and its modification in 25 years. *Ann Sci Forest* 48, 267-278.
- Blakemore, R.J. 2008. An updated list of valid, invalid and synonym names of Criodrioidea (Criodrilidae) and Lumbricoidea (Annelida: Oligochaeta: Sparganophilidae, Ailoscolecidae,

Hormogastridae, Lumbricidae, and Lutodrilidae). <http://bioeco.eis.ynu.ac.jp/eng/database/earthworm/Lumbricidae.pdf>.

Blanchart, E., Marilleau, N., Chotte, J.L., Drogoul, A., Perrier, E., Cambier, C. 2009. SWORM: an agent-based model to simulate the effect of earthworms on soil structure. *European Journal of Soil Science* 60, 13-21.

Blankinship, J.C., Niklaus, P.A., Hungate, B.A. 2011. A meta-analysis of responses of soil biota to global change. *Oecologia* 165, 553-565.

Blouin, M., Zuily-Fodil, Y., Pham-Thi, A.T., Laffray, D., Reversat, G., Pando, A. 2005. Belowground organism activities affect plant aboveground phenotype, inducing plant tolerance to parasites. *Ecology Letters*, 8, 202-208.

Blouin, M., Hodson, M.E., Delgado, E.A., Baker, G., Brussaard, L., Butt, K.R., Dai, J., Dendooven, L., Peres, G., Tondoh, J.E., Cluzeau, D., Brun, J.J. 2013. A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services. *European Journal of Soil Science* 64, 161-182.

Bocock, K.L., Gilbert, O., Capstick, C.K., Twinn, D.C., Waid, J.S., Woodman, M.J. 1960. Changes in Leaf Litter When Placed on the Surface of Soils with Contrasting Humus Types 1. Losses in Dry Weight of Oak and Ash Leaf Litter. *Journal of Soil Science* 11, 1-9.

Boddy, L., Frankland, J.C., van West, P. 2008. *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes*. London: Academic Press.

Bolton, N.W., D'Amato, A.W. 2011. Regeneration responses to gap size and coarse woody debris within natural disturbance-based silvicultural systems in northeastern Minnesota, USA. *Forest Ecology and Management* 262, 1215-1222.

Bonifacio, E., Falsone, G., Petrillo, M. 2011. Humus forms, organic matter stocks and carbon fractions in forest soils of northwestern Italy. *Biology and Fertility of Soils* 47, 555-566.

Bornebusch, C.H. 1930. The fauna of the forest soil. *Forstl Forsogsv Dan II*, 1-224.

Bouché, M.B. 1969. Critical Comparison of Methods for Estimation of Population Density of Lumbricids. *Pedobiologia* 9, 26-34.

Bouché M.B. 1972. *Lombriciens de France : écologie et systématique [Thèse]*. Paris: Institut National de la Recherche Agronomique.

Bouché, M.B. 1977. Stratégies lombriciennes. *Ecological Bulletins* 25, 122-132.

Bouché, M.B., Aliaga, R. 1986. Contre une dégradation physique et chimique des sols et pour leur optimisation économique, l'échantillonnage des Lombriciens: une urgente nécessité. *La défense des Végétaux* 242, 30-36.

Brais, S., Drouin, P. 2012. Interactions between deadwood and soil characteristics in a natural boreal trembling aspen - jack pine stand. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestière* 42, 1456-1466.

Brändli U.B. (Ed.) 2010. Inventaire forestier national suisse. Résultats du troisième inventaire 2004–2006. Birmensdorf, Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL. Berne, Office fédéral de l'environnement, OFEV.

Braun-Blanquet, J. 1964. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde, third ed. Springer, Wien, New-York.

Brêthes, A., Brun, J.J., Jabiol, B., Ponge, J.F., Toutain, F. 1995. Classification of Forest Humus Forms - a French Proposal. *Annales Des Sciences Forestieres* 52, 535-546.

Broll, G., Brauckmann, H.J., Overesch, M., Junge, B., Erber, C., Milbert, G., Baize, D., Nachtergaele, F. 2006. Topsoil characterization - recommendations for revision and expansion of the FAO-Draft (1998) with emphasis on humus forms and biological features. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 169, 453-461.

Brown, J.K. 1974. Handbook for inventorying downed woody material. Ogden: USDA Forest Service General Technical Report INT-16.

Brunner, H., Nievergelt, J., Preyer, K., Weisskopf, P., Zihlmann, U. 2002. Klassifikation der Böden der Schweiz - Bodenprofiluntersuchung, Klassifikationssystem, Definitionen der Begriffe, Anwendungsbeispiele. Zürich: FAL Reckenholz.

Bull, E.L., Parks, C.G., Torgersen, T.R. 1997. Trees and logs important to wildlife in the Interior Columbia River Basin. Portland: USDA Forest Service General Technical Report PNW-391.

Bullinger-Weber, G., Guenat, C., Salome, C., Gobat, J.M., Le Bayon, R.C. 2012. Impact of flood deposits on earthworm communities in alder forests from a subalpine floodplain (Kandersteg, Switzerland). *European Journal of Soil Biology* 49, 5-11.

Bullinger-Weber, G., Le Bayon, R.C., Guenat, C., Gobat, J.M. 2007. Influence of some physicochemical and biological parameters on soil structure for soil structure formation in alluvial soils. *European Journal of Soil Biology* 43, 57-70.

Bunnell, F.L., Houde, I. 2010. Down wood and biodiversity – implications to forest practices. *Environmental Reviews* 18, 397-421.

Butenschoen, O., Marhan, S., Langel, R., Scheu, S. 2009. Carbon and nitrogen mobilisation by earthworms of different functional groups as affected by soil sand content. *Pedobiologia*, 52, 263–272.

Bütler, R., Angelstam, P., Ekelund, P., Schlaeffer, R. 2004. Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. *Biological Conservation* 119, 305-318.

Cai, X.M., Zhang, X., Noel, P.H., Shafiee-Jood, M. 2015. Impacts of climate change on agricultural water management: a review. *Wiley Interdisciplinary Reviews-Water* 2, 439-455.

Callaham, M.A., Hendrix, P.F. 1997. Relative abundance and seasonal activity of earthworms (Lumbricidae and Megascolecidae) as determined by hand-sorting and formalin extraction in forest soils on the southern Appalachian Piedmont. *Soil Biology & Biochemistry* 29, 317-321.

- Camerer, C.F., Dreber, A., Forsell, E., Ho, T.H., Huber, J., Johannesson, M., Kirchler, M., Almenberg, J., Altmejd, A., Chan, T. Z., Heikensten, E., Holzmeister, F., Imai, T., Isaksson, S., Nave, G., Pfeiffer, T., Razen, M. 2016. Evaluating replicability of laboratory experiments in economics. *Science* 351, 1433-1436.
- Campbell, W.G., Bryant, S.A. 1941. Determination of pH in wood. *Nature* 147, 357-357.
- Capowiez, Y., Sammartino, S., Michel, E. 2014. Burrow systems of endogeic earthworms: Effects of earthworm abundance and consequences for soil water infiltration. *Pedobiologia* 57, 303-309.
- Carey, A.B., Johnson, M.L. 1995. Small Mammals in Managed, Naturally Young, and Old-Growth Forests. *Ecological Applications* 5, 336-352.
- Carignan, V., Villard, M.A. 2002. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: A review. *Environmental Monitoring and Assessment* 78, 45-61.
- Carpenter, D., Hodson, M.E., Eggleton, P., Kirk, C. 2007. Earthworm induced mineral weathering: Preliminary results. *European Journal of Soil Biology* 43, 176-183.
- Carpenter, D., Sherlock, E., Jones, D.T., Chiminoides, J., Writer, T., Neilson, R., Boag, B., Keith, A. M., Eggleton, P. 2012. Mapping of earthworm distribution for the British Isles and Eire highlights the under-recording of an ecologically important group. *Biodiversity and Conservation* 21, 475-485.
- Chatzidaki, E., Ventura, F. 2010. Adaptation to climate change and mitigation strategies in cultivated and natural environments. A review. *Italian Journal of Agrometeorology-Rivista Italiana Di Agrometeorologia* 15, 21-42.
- Chauvat, M., Ponge, J.F., Wolters, V. 2007. Humus structure during a spruce forest rotation: quantitative changes and relationship to soil biota. *European Journal of Soil Science* 58, 625-631.
- Christandl-Peskoller, H., Janetschek, H. 1976. Zur Faunistik und Zoozönotik der südlichen Zillertaler Hochalpen. *Alpin-Biol Studien Univ Innsbruck* 7, 1-134.
- Cicuzza, D., De Nicola, C., Testi, A., Pignatti, S., Zanella, A. 2015. Which is the contribution to the carbon sequestration of the forest ecosystems in the Castelporziano Reserve? Evidences from an integrated study on humus and vegetation. *Rendiconti Lincei-Scienze Fisiche E Naturali* 26, 403-411.
- Cluzeau, D., Guernion, M., Chaussod, R., Martin-Laurent, F., Villenave, C., Cortet, J., Ruiz-Camacho, N., Pernin, C., Mateille, T., Philippot, L., Bellido, A., Rouge, L., Arrouays, D., Bispo, A., Peres, G. 2012. Integration of biodiversity in soil quality monitoring: Baselines for microbial and soil fauna parameters for different land-use types. *European Journal of Soil Biology* 49, 63-72.
- Coja, T., Zehetner, K., Bruckner, A., Watzinger, A., Meyer, E. 2008. Efficacy and side effects of five sampling methods for soil earthworms (Annelida, Lumbricidae). *Ecotoxicology and Environmental Safety* 71, 552-565.
- Contreras-Ramos, S.M., Álvarez-Bernal, D., Dendooven, L. 2008. Removal of polycyclic aromatic hydrocarbons from soil amended with biosolid or vermicompost in the presence of earthworms (*Eisenia fetida*). *Soil Biology and Biochemistry*, 40, 1954–1959.

- Coquillard, P., Hill, D.R.C. 1997. *Modélisation et simulation d'écosystèmes*. Masson, Paris.
- Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Allison, S.D., Bauhus, J., Eggleton, P., Preston, C.M., Scarff, F., Weedon, J.T., Wirth, C., Zanne, A.E. 2009. Plant traits and wood fates across the globe: rotted, burned, or consumed? *Global Change Biology* 15, 2431-2449.
- Costantini, E.A.C., Fantappiè, M., L'Abate, G. 2013. Climate and Pedoclimate of Italy, in: *The Soils of Italy* Costantini, E.A.C., Dazzi, C. (Eds.), Springer, Dordrecht, Heidelberg, New York. pp. 19-37.
- Cotrufo, M.F., Conant, R.T., Paustian, K. 2011. Soil organic matter dynamics: land use, management and global change. *Plant and Soil* 338, 1-3.
- Crumsey, J.M., Le Moine, J.M., Capowiez, Y., Goodsitt, M.M., Larson, S.C., Kling, G. W., Nadelhoffer, K. J. 2013. Community-specific impacts of exotic earthworm invasions on soil carbon dynamics in a sandy temperate forest. *Ecology* 94, 2827-2837.
- Crumsey, J.M., Le Moine, J.M., Vogel, C.S., Nadelhoffer, K.J. 2014. Historical patterns of exotic earthworm distributions inform contemporary associations with soil physical and chemical factors across a northern temperate forest. *Soil Biology & Biochemistry* 68, 503-514.
- Crumsey, J.M., Capowiez, Y., Goodsitt, M.M., Larson, S., Le Moine, J.M., Bird, J. A., Kling, G. W., Nadelhoffer, K. J. 2015. Exotic earthworm community composition interacts with soil texture to affect redistribution and retention of litter-derived C and N in northern temperate forest soils. *Biogeochemistry* 126, 379-395.
- Cuendet, G. 1984. Les peuplements lombriciens des pelouses alpines du Munt La Schera (Parc national suisse). *Revue suisse de Zoologie* 91, 217-228.
- Cuendet, G. 1985. Earthworm Distribution in Low Engadin, Swiss-National-Park and Val-Mustair. *Revue suisse de Zoologie* 92, 145-163.
- Curran, J.M. 2013. Hotelling: Hotelling's T-squared test and variants. R package version 1.0-2. <http://CRAN.R-project.org/package=Hotelling>.
- Dal Ferro, N., Sartori, L., Simonetti, G., Berti, A., Morari, F. 2014. Soil macro- and microstructure as affected by different tillage systems and their effects on maize root growth. *Soil and Tillage Research* 140, 55-65.
- Darwin, C. 1881. *The Formation of Vegetable Mould through the Action of Worms, with Observations on their Habits*. John Murray, London.
- Delarze, R., Gonseth, Y., Eggenberg, S., Vust, M. 2015. *Guide des milieux naturels de Suisse*. Bussigny: Rossolis.
- Delamare-Deboutteville, C. 1951. *Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux*. Paris: Hermann.
- de Vries, F.T., Thebault, E., Liiri, M., Birkhofer, K., Tsiafouli, M.A., Bjornlund, L., Jorgensen, H. B., Brady, M. V., Christensen, S., de Ruiter, P. C., d'Hertefeldt, T., Frouz, J., Hedlund, K., Hemerik, L., Hol, W. H. G., Hotes, S., Mortimer, S. R., Setälä, H., Sgardelis, S. P., Uteseny, K., van der Putten, W. H., Wolters, V., Bardgett, R. D. 2013. Soil food web properties explain ecosystem services across

European land use systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110, 14296-14301.

Dempsey, M.A., Fisk, M.C., Yavitt, J.B., Fahey, T.J., Balser, T.C. 2013. Exotic earthworms alter soil microbial community composition and function. *Soil Biology & Biochemistry* 67, 263-270.

De Nicola, C., Testi, A., Crosti, R., Fanelli, G. 2015. Can the flora-based humus functionality index (RxN) predict humus forms in Mediterranean plant communities? A case study in Castelporziano State Natural Reserve. *Rendiconti Lincei-Scienze Fisiche E Naturali* 26, 451-460.

Diekmann, M. 2003. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology - a review. *Basic and Applied Ecology* 4, 493-506.

Dierschke, H. 1994. *Pflanzensoziologie : Grundlagen und Methoden*. Stuttgart: E. Ulmer.

Don, A., Steinberg, B., Schöning, I., Pritsch, K., Joschko, M., Gleixner, G. 2008. Organic carbon sequestration in earthworm burrows. *Soil Biology and Biochemistry*, 40, 1803–1812.

Drouin, M., Bradley, R., Lapointe, L., Whalen, J. 2014. Non-native anecic earthworms (*Lumbricus terrestris* L.) reduce seed germination and seedling survival of temperate and. boreal trees species. *Applied Soil Ecology* 75, 145-149.

Drouin, M., Bradley, R., Lapointe, L. 2016. Linkage between exotic earthworms, understory vegetation and soil properties in sugar maple forests. *Forest Ecology and Management* 364, 113-121.

Drumond, M.A., Guimaraes, A.Q., da Silva, R.H.P., 2015. The Role of Local Knowledge and Traditional Extraction Practices in the Management of Giant Earthworms in Brazil. *PLoS ONE* 10(4): e0123913. doi:10.1371/journal.pone.0123913.

Dwyer, L.M., Merriam, G. 1981. Influence of Topographic Heterogeneity on Deciduous Litter Decomposition. *Oikos* 37, 228-237.

Edwards, C.A. 2004. *Earthworm ecology*. Boca Raton: CRC Press.

Edwards C.A., Bohlen, P.J. 1996. *Biology and Ecology of Earthworms*, 3rd ed. Chapman and Hall, London, UK.

Egli, M., Mirabella, A., Sartori, G., Zanelli, R., Bischof, S. 2006. Effect of north and south exposure on weathering rates and clay mineral formation in Alpine soils. *Catena* 67, 155-174.

Egli, M., Mirabella, A., Sartori, G. 2008. The role of climate and vegetation in weathering and clay mineral formation in late Quaternary soils of the Swiss and Italian Alps. *Geomorphology* 102, 307-324.

Egli, M., Sartori, G., Mirabella, A., Favilli, F., Giaccai, D., Dekbos, E. 2009. Effect of north and south exposure on organic matter in high Alpine soils. *Geoderma* 149, 124-136.

Egli, M., Sartori, G., Mirabella, A., Giaccai, D., Favilli, F., Scherrer, D., Krebs, R. Delbos, E. 2010. The influence of weathering and organic matter on heavy metals lability in silicatic, Alpine soils. *Science of the Total Environment* 408, 931-946.

- Ehrenfeld, J.G., Parsons, W.F.J., Han, X.G., Parmelee, R.W., Zhu, W.X. 1997. Live and dead roots in forest soil horizons: Contrasting effects on nitrogen dynamics. *Ecology* 78, 348-362.
- Eisenhauer, N. 2010. The action of an animal ecosystem engineer: Identification of the main mechanisms of earthworm impacts on soil microarthropods. *Pedobiologia* 53, 343-352.
- Eisenhauer, N., Stefanski, A., Fisichelli, N.A., Rice, K., Rich, R., Reich, P. B. 2014. Warming shifts 'worming': effects of experimental warming on invasive earthworms in northern North America. *Scientific Reports* 4.
- Elton, C.S. 1966. Dying and dead wood, in: *The Pattern of Animal Communities*. London: Methuen. pp. 279-305.
- Elton, C.S., Miller, R.S. 1954. The Ecological Survey of Animal Communities - with a Practical System of Classifying Habitats by Structural Characters. *Journal of Ecology* 42, 460-496.
- Ernst, G., Felten, D., Vohland, M., Emmerling, C. 2009. Impact of ecologically different earthworm species on soil water characteristics. *European Journal of Soil Biology* 45, 207-213.
- Eriksen-Hamel, N.S. & Whalen, J.K. 2007. Impacts of earthworms on soil nutrients and plant growth in soybean and maize agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 120, 442-448.
- Fatton, V. 2015 [Travail de Master] Comment les champignons contribuent-ils à l'intégration du bois mort au sol ? Mise en place d'un contexte méthodologique. Laboratoire Sol & Végétation, Université de Neuchâtel.
- Federici, S., Tubiello, F.N., Salvatore, M., Jacobs, H., Schmidhuber, J., MacDicken, K. 2015. New estimates of CO₂ forest emissions and removals: 1990-2015. *Forest Ecology and Management* 352, 89-98.
- Fogel, R., Ogawa, M., Trappe, J.M. 1973. *Terrestrial decomposition: a synopsis*. University of Washington, Seattle: USIBP Coniferous Forest Biome Internal Report 135.
- Frontier, S., Pichod-Viale, D., Leprêtre, A., Davoult, D., Luczak, C. 2008. *Écosystèmes. Structure, Fonctionnement, Évolution*. Dunod, Paris.
- Galvan, P., Ponge, J.F., Chersich, S., Zanella, A. 2008. Humus components and soil biogenic structures in Norway spruce ecosystems. *Soil Science Society of America Journal* 72, 548-557.
- Genise, J.F., Cantil, L.F., Dinghi, P.A, Sanchez, M.V., Sarzetti, L. 2013. The Aestivation Chamber of the Giant Earthworm *Glossoscolex bergi* (Glossoscolecidae) in the Subtropical Rainforest of Misiones (Argentina). *Ichnos* 20 (3), 116-119.
- GEPPA (Groupe d'Étude des Problèmes de Pédologie Appliquée). 1981. Synthèse des travaux de la commission de cartographie 1970-1981.
- Gilbert, O., Bockock, 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. *Journal of Soil Science* 11, 10-19.

Gillet, S., Ponge, J.F. 2002. Humus forms and metal pollution in soil. *European Journal of Soil Science* 53, 529-539.

Gillet, S., Ponge, J.F. 2006. An optical analysis of the organic soil over an old petroleum tar deposit. *Geoderma* 134, 17-23.

Giordano, M. 2013. Homeostasis: An underestimated focal point of-ecology and evolution. *Plant Science* 211, 92-101.

Gobat, J.M., Vadi, G., Bullinger-Weber, G., Amstutz, R. 2007. Protocole de description des sols (inspiré de Legros (1992) et de Baize et Jabiol (1995)). Travaux pratique, Master de Biogéosciences. Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie, Institut de botanique: Université de Neuchâtel.

Gobat, J.M., Aragno, M., Matthey, W. 2010. Le sol vivant : bases de pédologie, biologie des sols. Lausanne: Presses polytechniques et universitaires romandes.

Gobat, J.M., Egli, M., Cherubini, P. 2011. Effect of climate on coarse woody debris decay dynamics and incorporation into the soils of forested Alpine areas (DecAlp). Projet soumis pour subsides aux FNS (Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique).

Goodburn, J.M., Lorimer, C.G. 1998. Cavity trees and coarse woody debris in old-growth and managed northern hardwood forests in Wisconsin and Michigan. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestière* 28, 427-438.

Graff, O. 1953. Die Regenwürmer Deutschlands. *Schrift Forsch Land Braunschweig-Volkenröde* 7.

Graham, S.A. 1925. The felled tree trunk as an ecological unit. *Ecology* 6, 397-411.

Green, R.N., Trowbridge, R.L., Klinka, K. 1993. Towards a Taxonomic Classification of Humus Forms. *Forest Science* 39, 1-48.

Greszta, J., Gruszka, A., Wachalewski, T. 1992. Humus degradation under the influence of simulated acid-rain. *Water, Air and Soil Pollution* 63, 51-66.

Grêt-Regamey, A., Brunner, S.H., Kienast, F. 2012. Mountain Ecosystem Services: Who Cares? *Mountain Research and Development* 32, 23-34.

Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Anderson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J.R., Lienkaemper, G.W., Cromack, K., Cummins, K.W. 1986. Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15, 133-302.

Harmon, M.E., Sexton, J. 1996. Guidelines for measurement of woody detritus in forest ecosystems. Albuquerque: US Long Term Ecological Research Network.

Harmon, M.E., Woodall, C.W., Fasth, B., Sexton, J. 2008. Woody detritus density and density reduction factors for tree species in the United States: a synthesis. Newtown Square: USDA Forest Service General Technical Report NRS-29.

Harmon, M.E., Woodall, C.W., Fasth, B., Sexton, J., Yatkov, M. 2011. Differences Between Standing and Downed Dead Tree Wood Density Reduction Factors: A Comparison Across Decay Classes and Tree Species. Newtown Square: USDA Forest Service Research Paper NRS-15.

- Havlicek, E., Gobat, J.M. 1998. Les formes d'humus, révélatrices du fonctionnement de l'écosystème. Un exemple des pâturages boisés du Jura suisse. *Écologie* 29 (1-2), 367-371.
- Harvey, A.E., Larsen, M.J., Jurgensen, M.F. 1979. Comparative Distribution of Ectomycorrhizae in Soils of 3 Western Montana Forest Habitat Types. *Forest Science* 25, 350-358.
- Hendrickson, O.Q. 1991. Abundance and Activity of N₂-Fixing Bacteria in Decaying Wood. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestière* 21, 1299-1304.
- Hendrix, P.F. 1996. Earthworms, biodiversity, and coarse woody debris in forest ecosystems of the southeastern USA, pages 43-48. In: *Biodiversity and coarse woody debris in southern forests* Proceedings of the workshop on coarse woody debris in southern forests: effects on biodiversity; 1993 October 18-20 Athens, GA: General Technical Report, SE-94 USDA Forest Service, Southern Res Sta, Asheville, North Carolina.
- Hiltbold, I., Johnson, S.N., Le Bayon, R.C., Nielsen, U.N. 2016. Climate change in the underworld: impacts for soil-dwelling invertebrates, in: *Global Climate Change and Terrestrial Invertebrates* (in press) (eds S.N. Johnson & T.H. Jones). Wiley Blackwell, Oxford, UK.
- Hobbie, S.E., Reich, P.B., Oleksyn, J., Ogdahl, M., Zytowskiak, R., Hale, C., Karolewski, P. 2006. Tree species effects on decomposition and forest floor dynamics in a common garden. *Ecology* 87, 2288-2297.
- Holmstrup, M. 1994. Physiology of cold hardiness in cocoons of five earthworm taxa (Lumbricidae: Oligochaeta). *J Comp Physiol B* 164, 222-228.
- Howard, D.M., Howard, P.J.A. 1980. Microbial Decomposition of Tree and Shrub Leaf Litter 3. Effect of Species, Source of Litter, Type of Soil, and Climate on Litter Decomposition. *Oikos* 34, 115-124.
- Husson F, Josse J, Le S, Mazet J (2015) FactoMineR: Multivariate Exploratory Data Analysis and Data Mining. R package version 1.29. <http://CRAN.R-project.org/package=FactoMineR>.
- Hutchinson, J.N. 1974. Periglacial solifluxion – approximate mechanism for clayey soils. *Geotechnique* 24, 438-443.
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W.S., Reich, P. B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B. J., Zavaleta, E. S., Loreau, M. 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477, 199-203.
- Isbell, F., Tilman, D., Polasky, S., Loreau, M. 2015. The biodiversity-dependent ecosystem service debt. *Ecology Letters* 18, 119-134.
- Jabiol, B., Brêthes, A., Ponge, J., Toutain, F., Brun, J. 2007. *L'humus sous toutes ses formes*. Nancy: Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts (ENGREF).
- Jabiol, B., Zanella, A., Ponge, J.F., Sartori, G., Englisch, M., van Delft, B., de Waal, R., Le Bayon, R.C. 2013. A proposal for including humus forms in the World Reference Base for Soil Resources (WRB-FAO). *Geoderma* 192, 286-294.

- Jangorzo, N.S., Schwartz, C., Watteau, F. 2014. Image analysis of soil thin sections for a non-destructive quantification of aggregation in the early stages of pedogenesis. *European Journal of Soil Science* 65, 485-498.
- Jänsch, S., Steffens, L., Höfer, H., Horak, F., Ross-Nickoll, M., Russel, D., Toschki, A., Römbke, J. 2013. State of knowledge of earthworm communities in German soils as a basis for biological soil quality assessment. *Soil Organ. Soil organisms* 85, 215-233.
- Jenny, H. 1941. *Factors of soil formation a system of quantitative pedology*. New York: McGraw-Hill.
- Jenny, H. 1980. *The soil resource: origin and behavior*. New York ; Heidelberg: Springer.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373-386.
- Jouquet, P., Dauber, J., Lagerlof, J., Lavelle, P., Lepage, M. 2006. Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops. *Applied Soil Ecology* 32, 153-164.
- Kajan, E., Saarinen, J. 2013. Tourism, climate change and adaptation: a review. *Current Issues in Tourism* 16, 167-195.
- Kardol, P., Reynolds, W.N., Norby, R.J., Classen, A.T. 2011. Climate change effects on soil microarthropod abundance and community structure. *Applied Soil Ecology* 47, 37-44.
- Keller, M. (Ed.). 2005. *Schweizerisches Landesforstinventar. Anleitung für die Feldaufnahmen der Erhebung 2004-2007*. Birmensdorf: Eidgenössische Forschungsanstalt WSL.
- Kirby, K.J., Webster, S.D., Antczack, A. 1991. Effects of forest management on stand structure and quality of fallen dead wood: some British and Polish examples. *Forest Ecology and Management* 43, 167-174.
- Klinka, K., Lavkulich, L.M., Wang, Q., Feller, M.C. 1995. Influence of Decaying Wood on Chemical-Properties of Forest Floors and Surface Mineral Soils – a Pilot-Study. *Annales Des Sciences Forestières* 52, 523-533.
- Klinka, K., Krestov, P., Fons, J., Choumouzis, C. 1997. Towards a taxonomic classification of humus forms: third approximation. *Scientia Silvica, Extension Series*, 9.
- Körner, C. 2000. The Alpine life zone under global change. *Gayana Botanica* 157.
- Korres, N.E., Norsworthy, J.K., Tehranchian, P., Gitsopoulos, T.K., Loka, D.A., Oosterhuis, D. M., Gealy, D. R., Moss, S. R., Burgos, N. R., Miller, M. R., Palhano, M. 2016. Cultivars to face climate change effects on crops and weeds: a review. *Agronomy for Sustainable Development* 36.
- Kounda-Kiki, C., Ponge, J.F., Mora, P., Sarthou, C. 2008. Humus profiles and successional development in a rock savanna (Nouragues inselberg, French Guiana): a micro-morphological approach infers fire as a disturbance event. *Pedobiologia* 52, 85-95.
- Kremen, C., Ostfeld, R.S. 2005. A call to ecologists: measuring, analysing, and managing ecosystem services. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3, 540-548.
- Kubicek, C.P. 2013. *Fungi and Lignocellulosic Biomass*. Ames: Wiley-Blackwell.

- Kuhad, R.C., Kuhar, S., Sharma, K.K., Shrivastava, B. 2013. Microorganisms and enzymes involved in lignin degradation vis-à-vis production of nutritionally rich animal feed: an overview, in: Kuhad, R.C., Singh, A. (Eds.) *Biotechnology for Environmental Management and Resource Recovery*. New Delhi: Springer. pp. 3-44.
- Kunttu, P., Junninen, K., Kouki, J. 2015. Dead wood as an indicator of forest naturalness: A comparison of methods. *Forest Ecology and Management* 353, 30-40.
- Ódor, P., van Hees, A.F.M. 2004. Preferences of dead wood inhabiting bryophytes for decay stage, log size and habitat types in Hungarian beech forests. *Journal of Bryology* 26, 79-95.
- Carey, A.B., Johnson, M.L. 1995. Small Mammals in Managed, Naturally Young, and Old-Growth Forests. *Ecological Applications* 5, 336-352.
- Labaz, B., Galka, B., Bogacz, A., Waroszewski, J., Kabala, C. 2014. Factors influencing humus forms and forest litter properties in the mid-mountains under temperate climate of southwestern Poland. *Geoderma* 230, 265-273.
- Lachat, T., Brang, P., Bolliger, M., Bollmann, K., Brändli, U.B., Bütler, R., Herrmann, S., Schneider, O., Wermelinger, B. 2014. "Bois mort en forêt – Formation, importance et conservation." Institut fédéral de recherche WSL. Notice pour le praticien n°52, 12.
- Lalanne, A., Bardat, J., Lalanne-Amara, F., Ponge, J.F. 2010. Local and regional trends in the ground vegetation of beech forests. *Flora* 205, 484-498.
- Laliberte, E., Wells, J.A., DeClerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., Aubin, I., Bonser, S. P., Ding, Y., Fraterrigo, J. M., McNamara, S., Morgan, J. W., Merlos, D. S., Vesik, P. A., Mayfield, M. M. 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters* 13, 76-86.
- Landolt, E. 1977. *Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora*. Zürich: Geobotanisches Institut der ETH Stiftung Rübel.
- Landolt, E., Bäumler, B., Erhardt, A., Hegg, O., Klötzli, F., Lämmler, W., Nobis, M., Rudmann-Maurer, K., Schweingruber, F.H., Theurillat, J.P., Urmi, E., Vust, M., Wolgemuth, T. 2010. *Flora indicativa : Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen - Ecological indicator values and biological attributes of the Flora of Switzerland and the Alps*. Genève - Bern: Ed. des Conservatoire et Jardin botaniques de la ville de Genève ; Haupt.
- Lang, S.A., Garcia, M.V., James, S.W., Sayers, C.W., Shain, D.H. 2012. Phylogeny and Clitellar Morphology of the Giant Amazonian Earthworm, *Rhinodrilus priollii* (Oligochaeta: Glossoscolecidae). *American Midland Naturalist* 167 (2), 284-395.
- Larsen, M.J., Jurgensen, M.F., Harvey, A.E. 1978. N₂ Fixation Associated with Wood Decayed by Some Common Fungi in Western Montana. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestière* 8, 341-345.
- Lavelle, P. 1983. The structure of earthworm communities, in: Satchell, J.E. (Ed.), *Earthworm Ecology: From Darwin to Vermiculture*. Chapman and Hall, London, pp. 449-466.
- Lavelle, P., Spain, A.V. 2001. *Soil ecology*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers Kluwer.

- Lavelle, P., Charpentier, F., Gilot, C., Rossi, J.P., Derouard, L., Pashanasi, B., André, J., Ponge J.F., Bernier, N. 2004. Effects of earthworms on soil organic matter and nutrient dynamics at a landscape scale over decades, in: Edward, C.A. (Ed.), *Earthworm Ecology*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Lavelle, P., Decaens, T., Aubert, M., Barot, S., Blouin, M., Bureau, F., Margerie, P., Mora, P., Rossi, J.P. 2006. Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology*, 42, 3-15.
- Lawrence, A.P., Bowers, M.A. 2002. A test of the 'hot' mustard extraction method of sampling earthworms. *Soil Biology & Biochemistry* 34, 549-552.
- Lee, K.E. 1985. *Earthworms: their ecology and relationships with soils and land use*. Academic Press.
- Li, C.L., Gao, S.Q., Zhang, J.J., Zhao, L.P., Wang, L.C. 2016. Moisture Effect on Soil Humus Characteristics in a Laboratory Incubation Experiment. *Soil and Water Research* 11, 37-43.
- Lindo, Z., Winchester, N.N. 2007. Oribatid mite communities and foliar litter decomposition in canopy suspended soils and forest floor habitats of western redcedar forests, Vancouver Island, Canada. *Soil Biology & Biochemistry* 39, 2957-2966.
- Loranger, G., Ponge, J.F., Lavelle, P. 2003. Humus forms in two secondary semi-evergreen tropical forests. *European Journal of Soil Science* 54, 17-24.
- Mathieu, C. & Lozet, J. 2011. *Dictionnaire de science du sol*. Coll. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- Lubbers, I.M., van Groenigen, K.J., Fonte, S.J., Six, J., Brussaard, L., van Groenigen, J.W. 2013. Greenhouse gas emissions from soils increased by earthworms. *Nature Climate Change* 3, 187-194.
- Mackensen, J., Bauhus, J., Webber, E. 2003. Decomposition rates of coarse woody debris - A review with particular emphasis on Australian tree species. *Australian Journal of Botany* 51, 27-37.
- Maji, D., Singh, M., Wasnik, K., Chanotiya, C.S., Kalra, A. 2015. The role of a novel fungal strain *Trichoderma atroviride* RVF3 in improving humic acid content in mature compost and vermicompost via ligninolytic and celluloxylanolytic activities. *Journal of Applied Microbiology* 119, 1584-1596.
- Malmsheimer, R.W., Bowyer, J.L., Fried, J.S., Gee, E., Izlar, R.L., Miner, R.A., Munn, I.A., Oneil, E., Stewart, W.C. 2011. Managing Forests because Carbon Matters: Integrating Energy, Products, and Land Management Policy. *Journal of Forestry* 109, 7-48.
- Martinucci, G., Sala, G. 1979. Lumbricids and soil types in prealpine and alpine woods. *Bolletino di zoologia* 46, 279-297.
- Maser, C., Anderson, R., Cromack, K., Williams, J.T., Martin, R.E. 1979. Dead and down woody material, in: Thomas, J.W. (Ed.) *Wildlife habitats in managed forests, the Blue Mountains of Oregon and Washington*. Portland: USDA Forest Service Agriculture Handbook 553. pp. 79-85.
- Maser, C., Trappe, J.M. (Eds.), 1984. *The seen and unseen world of the fallen tree*. Portland: USDA Forest Service General Technical Report PNW-164.

- Mathieu, J., Davies, T.J. 2014. Glaciation as an historical filter of below-ground biodiversity. *Journal of Biogeography* 41, 1204-1214.
- Matzek, V., Vitousek, P. 2003. Nitrogen fixation in bryophytes, lichens, and decaying wood along a soil-age gradient in Hawaiian montane rain forest. *Biotropica* 35, 12-19.
- McClellan, M.H., Bormann, B.T., Cromack, K. 1990. Cellulose Decomposition in Southeast Alaskan Forests - Effects of Pit and Mound Microrelief and Burial Depth. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestière* 20, 1242-1246.
- McFee, W.W., Stone, E.L. 1966. The persistence of decaying wood in the humus layers of northern forests. *Soil Science Society of America Journal* 30, 513-516.
- McColl, H.P., de Lautour, M.L. 1978. Earthworms and topsoil mining at Judgeford. *NZ Soil News* 26, 148-152.
- McCormick, M.K., Parker, K.L., Szlavecz, K., Whigham, D.F. 2013. Native and exotic earthworms affect orchid seed loss. *Aob Plants* 5.
- McGeoch, M.A., Chown, S.L. 1998. Scaling up the value of bioindicators. *Trends in Ecology & Evolution* 13, 46-47.
- MCPFE (Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe) (Ed.). 2007. State of Europe's forests 2007. The MCPFE report on sustainable forest management in Europe. Warsaw: MCPFE Liaison Unit.
- Melin, Y., Petersson, H., Nordfjell, T. 2009. Decomposition of stump and root systems of Norway spruce in Sweden-A modelling approach. *Forest Ecology and Management* 257, 1445-1451.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*. Island Press. Washington, DC.
- Milleret, R., Le Bayon R.C., Gobat, J.M. 2009a. Root, mycorrhiza and earthworm interactions: their effects on soil structuring processes, plant and soil nutrient concentration and plant biomass. *Plant and Soil* 316, 1-12.
- Milleret, R., Le Bayon, R.C., Lamy, F., Gobat, J.M., Boivin, P. 2009b. Impact of roots, mycorrhizas and earthworms on soil physical properties as assessed by shrinkage analysis. *Journal of Hydrology* 373, 499-507.
- Miriski, P. 2001. *Le livre du poney. Un merveilleux compagnon : son histoire, sa famille, toutes les disciplines à poney*. Éditions Rustica / FLER.
- Mori, K., Bernier, N., Kosaki, T., Ponge, J.F. 2009. Tree influence on soil biological activity: what can be inferred from the optical examination of humus profiles? *European Journal of Soil Biology* 45, 290-300.
- Moroni, M.T., Morris, D.M., Shaw, C., Stokland, J.N., Harmon, M.E., Fenton, N.J., Merganicova, K., Merganic, J., Okabe, K., Hagemann, U. 2015. Buried Wood: A Common Yet Poorly Documented Form of Deadwood. *Ecosystems* 18, 605-628.

- Mulder, C., De Zwart, D., Van Wijnen, H.J., Schouten, A.J., Breure, A.M. 2003. Observational and simulated evidence of ecological shifts within the soil nematode community of agroecosystems under conventional and organic farming. *Functional Ecology* 17, 516-525.
- Müller, J., Bütler, R. 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *European Journal of Forest Research* 129, 981-992.
- Munsell Color Company. 2009 Year Revised - 2012 Production. Munsell Soil-Color Charts (with genuine Munsell® color chips). Munsell Color Co., Baltimore, MD.
- Murchie, W.R. 1958. Biology of the oligochaete *Eisenia rosea* (Savigny) in an upland forest soil of Southern Michigan. *Am Midl Nat* 66(I), 113-131.
- Nearing, M.A., Pruski, F.F., O'Neal, M.R. 2004. Expected climate change impacts on soil erosion rates: A review. *Journal of Soil and Water Conservation* 59, 43-50.
- Nestroy, O., Danneberg, O.H., Englisch, M., Gessl, A., Hager, H., Herzberger, E., Kilian, W., Nelhiebel, P., Pecina, E., Pehamberger, A., Schneider, W., Wagner, J. 2000. Systematische Gliederung der Boden Österreichs (Österreichische Bodensystematik 2000). *Mitteilungen der Österreichischen Bodenkundlichen Gesellschaft* 60, 1-124.
- Nordström, S., Rundgren, S. 1973. Associations of lumbricids in southern Sweden. *Pedobiologia* 13, 301-326.
- Nordström, S., Rundgren, S. 1974. Environmental factors and lumbricid associations in southern Sweden. *Pedobiologia* 14, 1-27.
- Ódor, P., van Hees, A.F.M. 2004. Preferences of dead wood inhabiting bryophytes for decay stage, log size and habitat types in Hungarian beech forests. *Journal of Bryology* 26, 79-95.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, Gavin L., Solymos, Peter, Stevens, M. Henry H., Wagner, Helene 2015. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.2-1. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Ouyang, X.J., Zhou, G.Y., Huang, Z.L., Liu, J.X., Zhang, D.Q., Li, J. 2008. Effect of simulated acid rain on potential carbon and nitrogen mineralization in forest soils. *Pedosphere* 18 (4), 503-514.
- Pascual, U., Termansen, M., Hedlund, K., Brussaard, L., Faber, J.H., Foudi, S., Lemanceau, P., Jorgensen, S. L. 2015. On the value of soil biodiversity and ecosystem services. *Ecosystem Services* 15, 11-18.
- Paudel, S., Longcore, T., MacDonald, B., McCormick, M.K., Szlavecz, K., Wilson, G.W.T., Loss, S.R. 2016. Belowground interactions with aboveground consequences: Invasive earthworms and arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology* 97, 605-614.
- Paulian, R. 1988. *Biologie des Coléoptères*. Lechevalier, Paris.
- Perrings, C., Naeem, S., Ahrestani, F., Bunker, D.E., Burkill, P., Canziani, G., Elmqvist, T., Ferrati, R., Fuhrman, J. A., Jaksic, F., Kawabata, Z., Kinzig, A., Mace, G. M., Milano, F., Mooney, H., Prieur-Richard, A. H., Tschirhart, J., Weisser, W. 2010. Ecosystem Services for 2020. *Science* 330, 323-324.

- Petrillo, M., Cherubini, P., Fravolini, G., Marchetti, M., Ascher-Jenull, J., Schärer, M., Synal, H.A., Bertoldi, D., Camin, F., Larcher, R., Egli, M. 2016. Time since death and decay rate constants of Norway spruce and European larch deadwood in subalpine forests determined using dendrochronology and radiocarbon dating. *Biogeosciences* 13, 1537-1552.
- Petrillo, M., Cherubini, P., Sartori, G., Abiven, S., Ascher, J., Bertoldi, D., Camin, F., Barbero, A., Larcher, R., Egli, M. 2015. Decomposition of Norway spruce and European larch coarse woody debris (CWD) in relation to different elevation and exposure in an Alpine setting. *iForest* (early view) – doi: 10.3832/ifor1591-008 [online 2015-08-28].
- Petrillo, M., Cherubini, P., Sartori, G., Abiven, S., Ascher, J., Bertoldi, D., Camin, F., Bardero, A., Larcher, R., Egli, M. 2015. Decomposition of Norway spruce and European larch coarse woody debris (CWD) in relation to different elevation and exposure in an Alpine setting. *iForest* 9, 154-164.
- Phillipson, J., Abel, R., Steel, J., Woodell, S.R.J. 1976. Earthworms and the factors governing their distribution in an English beechwood. *Pedobiologia* 16, 258-285.
- Pinto, P.E., Gégout, J.C., Hervé, J.C., Dhôte, J.F. 2007. Changes in environmental controls on the growth of *Abies alba* Mill. In the Vosges Mountains, north-eastern France, during the 20th century. *Global Ecology and Biogeography* 16, 472–484.
- Ponge, J.F. 1984. Etude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume, premiers résultats. I : la couche L1 d'un moder sous Pin sylvestre". *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* 21, 161-187.
- Ponge, J.F. 1990. Ecological Study of a Forest Humus by Observing a Small Volume .1. Penetration of Pine Litter by Mycorrhizal Fungi. *European Journal of Forest Pathology* 20, 290-303.
- Ponge, J.F. 2003. Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. *Soil Biology & Biochemistry* 35, 935-945.
- Ponge, J.F. 2013. Plant-soil feedbacks mediated by humus forms: A review. *Soil Biology & Biochemistry* 57, 1048-1060.
- Ponge, J.F., Delhay, L. 1995. The Heterogeneity of Humus Profiles and Earthworm Communities in a Virgin Beech Forest. *Biology and Fertility of Soils* 20, 24-32.
- Ponge, J.F., Zanella, A., Sartori, G., Jabiol, B. 2010. Terrestrial humus forms: ecological relevance and classification. <hal-00521337>.
- Ponge, J.F., Jabiol, B., Gégout, J.C. 2011. Geology and climate conditions affect more humus forms than forest canopies at large scale in temperate forests. *Geoderma* 162, 187-195.
- Ponge, J.F., Sartori, G., Garlato, A., Ungaro, F., Zanella, A., Jabiol, B., Obber, S., 2014. The impact of parent material, global, soil type and vegetation on Venetian forest humus forms: A direct gradient approach. *Geoderma* 226, 290-299.
- Preston, C.M., Sollins, P., Sayer, B.G. 1990. Changes in Organic-Components for Fallen Logs in Old-Growth Douglas-Fir Forests Monitored by C-13 Nuclear-Magnetic-Resonance Spectroscopy. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestière* 20, 1382-1391.

Pyle, C., Brown, M.M. 1998. A rapid system of decay classification for hardwood logs of the eastern deciduous forest floor. *Journal of the Torrey Botanical Society* 125, 237-245.

R development Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

Raven, P.H., Evert, R.F., Eichhorn, S.E. 2008. *Biologie végétale*. Bruxelles: De Boeck.

Resner, K., Yoo, K., Sebestyen, S.D., Aufdenkampe, A., Hale, C., Lyttle, A., Blum, A. 2015. Invasive Earthworms Deplete Key Soil Inorganic Nutrients (Ca, Mg, K, and P) in a Northern Hardwood Forest. *Ecosystems* 18, 89-102.

Ringold, P.L., Boyd, J., Landers, D., Weber, M. 2013. What data should we collect? A framework for identifying indicators of ecosystem contributions to human well-being. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11, 98-105.

Rocca, M.E., Brown, P.M., MacDonald, L.H., Carrico, C.M. 2014. Climate change impacts on fire regimes and key ecosystem services in Rocky Mountain forests. *Forest Ecology and Management* 327, 290-305.

Rondeux, J., Sanchez, C. 2010. Review of indicators and field methods for monitoring biodiversity within national forest inventories. Core variable: Deadwood. *Environmental Monitoring and Assessment* 164, 617-630.

Rosa, D. 1887. La distribution verticale dei lombrichi sulle Alpi. *Boll Musei Zool Anat comparata R Univ Torino* 2, 31.

Rose, S.K. 2014. Integrated assessment modeling of climate change adaptation in forestry and pasture land use: A review. *Energy Economics* 46, 548-554.

Roth, A.M., Whitfeld, T.J.S., Lodge, A.G., Eisenhauer, N., Frelich, L.E., Reich, P. B. 2015. Invasive earthworms interact with abiotic conditions to influence the invasion of common buckthorn (*Rhamnus cathartica*). *Oecologia* 178, 219-230.

RStudio Team. 2015. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.

Rusek, J. 1985. Soil microstructures - contributions on specific soil organisms. *Quaestiones Entomol* 21, 497-514.

Rushton, S.P., Luff, M.L. 1984. A New Electrical Method for Sampling Earthworm Populations. *Pedobiologia* 27, 15-19.

Russell, M.B., Woodall, C.W., Fraver, S., D'Amato, A.W., Domke, G.M., Skog, K.E. 2014. Residence Times and Decay Rates of Downed Woody Debris Biomass/Carbon in Eastern US Forests. *Ecosystems* 17, 765-777.

Russell, M.B., Fraver, S., Aakala, T., Gove, J.H., Woodall, C.W., D'Amato, A. W., Ducey, M. J. 2015. Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: A review. *Forest Ecology and Management* 350, 107-128.

- Rutgers, M., Orgiazzi, A., Gardi, C., Rombke, J., Jansch, S., Keith, A. M., Neilson, R., Boag, B., Schmidt, O., Murchie, A. K., Blackshaw, R. P., Peres, G., Cluzeau, D., Guernion, M., Briones, M. J. I., Rodeiro, J., Pineiro, R., Cosin, D. J. D., Sousa, J. P., Suhadolc, M., Kos, I., Krogh, P. H., Faber, J. H., Mulder, C., Bogte, J. J., van Wijnen, H. J., Schouten, A. J., de Zwart, D. 2016. Mapping earthworm communities in Europe. *Applied Soil Ecology* 97, 98-111.
- Sagot, C., Brun, J.J., Grossi, J.L., Chauchat, J.H., Boudin, G. 1999. Earthworm distribution and humus forms in the development of a semi-natural alpine spruce forest. *European Journal of Soil Biology* 35, 163-169.
- Salmane, I., Brumelis, G. 2008. The importance of the moss layer in sustaining biological diversity of Gamasina mites in coniferous forest soil. *Pedobiologia* 52, 69-76.
- Salomé, C., Guenat, C., Bullinger-Weber, G., Gobat, J.M., Le Bayon, R.C. 2011. Earthworm communities in alluvial forests: Influence of altitude, vegetation stages and soil parameters. *Pedobiologia* 54, 89-98.
- Sartori, G., Mancabelli, A. 2009. Carta dei suoli del Trentino: scala 1:250.000. Museo Tridentino di Scienze Naturali di Trento, Centro di Ricerca per l'Agrobiologia e la Pedologia di Firenze.
- Satchell, J.E. 1955. Some aspects of earthworms ecology, in: "Soil Zoology" (D. K. McE. Kevan, ed.), Butterworth, London. pp. 356-364.
- Sathre, R. & Gustavsson, L. 2011. Time-dependent climate benefits of using forest residues to substitute fossil fuels. *Biomass & Bioenergy* 35, 2506-2516.
- Savely, H.E.J. 1939. Ecological relations of certain animals in dead pine and oak logs. *Ecological Monographs* 9, 322-385.
- Schaefer, M. & Filser, J. 2007. The influence of earthworms and organic additives on the biodegradation of oil contaminated soil. *Applied Soil Ecology*, 36, 53-62.
- Schei, F.H., Kapfer, J., Birks, H.J.B., Grytnes, J.A. 2015. Stability of alpine vegetation over 50 years in central Norway. *Folia Geobotanica* 50, 39-48.
- Scherrer, D., Körner, C. 2011. Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming. *Journal of Biogeography* 38, 406-416.
- Scheu, S. 2003. Effects of earthworms on plant growth: patterns and perspectives. *Pedobiologia*, 47, 846-856.
- Schiegg Pasinelli, K., Suter, W. 2000. Le bois mort – un habitat. Institut fédéral de recherche WSL. Notice pour le praticien n°33.
- Schilling, J.S., Kaffenberger, J.T., Liew, F.J., Song, Z.W. 2015. Signature wood modifications reveal decomposer community history. *PLoS One* 10, e0120679.
- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I.C., Araujo, M.B., Arnell, N. W., Bondeau, A., Bugmann, H., Carter, T. R., Gracia, C. A., de la Vega-Leinert, A. C., Erhard, M., Ewert, F., Glendining, M., House, J. I., Kankaanpää, S., Klein, R. J. T., Lavorel, S., Lindner, M., Metzger, M. J., Meyer, J., Mitchell, T.D., Reginster, I., Rounsevell, M., Sabate, S., Sitch, S., Smith, B., Smith, J., Smith, P., Sykes,

M. T., Thonicke, K., Thuiller, W., Tuck, G., Zaehle, S., Zierl, B. 2005. Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Science* 310, 1333-1337.

Sharitz, R.R. 1996. Coarse woody debris and woody seedling recruitment in southeastern forests, in: McMinn, J.W., Crossley, D.A. Jr. (Eds.) *Biodiversity and coarse woody debris in southern forests. Proceedings of the workshop on coarse woody debris in southern forests: effects on biodiversity*. Asheville: USDA Forest Service General Technical Report SE-94. pp. 29-34.

Shevtsova, A., Neuvonen, S. 1997. Responses of ground vegetation to prolonged simulated acid rain in sub-arctic pine-birch forest. *New phytologist* 136 (4), 613-625.

Siitonen, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletin* 49, 11-41.

Sims, R.W., Gerard, B.M. 1999. *Earthworms: notes for the identification of British species*. Shrewsbury: Field Studies Council.

Singer, A.C., Jury, W., Luepromchai, E., Yahng, C.S., Crowley, D.E. 2001. Contribution of earthworms to PCB bioremediation. *Soil Biology and Biochemistry*, 33, 765–776.

Sizmur, T., Watts, M.J., Brown, G.D., Palumbo-Roe, B., Hodson, M.E. 2011. Impact of gut passage and mucus secretion by the earthworm *Lumbricus terrestris* on mobility and speciation of arsenic in contaminated soil. *Journal of Hazardous Materials*, 197, 169–175.

Smith, J.E., Heath, L.S., Hoover, C.M. 2013. Carbon factors and models for forest carbon estimates for the 2005–2011 National Greenhouse Gas Inventories of the United States. *Forest Ecology and Management* 307, 7-19.

Snyder, B.A., Boots, B., Hendrix, P.F. 2009. Competition between invasive earthworms (*Amyntas corticis*, *Megascolecidae*) and native North American millipedes (*Pseudopolydesmus erasus*, *Polydesmidae*): Effects on carbon cycling and soil structure. *Soil Biology & Biochemistry* 41, 1442-1449.

Soil Classification Working Group. 1998. *The Canadian system of soil classification*, third ed. Ottawa: NRC Research Press.

Spiers, G.A., Gagnon, D., Nason, G.E., Packee, E.C., Lousier, J.D. 1986. Effects and Importance of Indigenous Earthworms on Decomposition and Nutrient Cycling in Coastal Forest Ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 16, 983-989.

Springett, J.A. 1981. A New Method for Extracting Earthworms from Soil Cores, with a Comparison of 4 Commonly Used Methods for Estimating Earthworm Populations. *Pedobiologia* 21, 217-222.

Spurgeon, D.J., Ricketts, H., Svendsen, C., Morgan, A.J., Kille, P. 2005. Hierarchical responses of soil invertebrates (earthworms) to toxic metal stress. *Environmental Science & Technology*, 39, 5327–5334.

Stokland, J.N., Siitonen, J., Jonsson, B.G. 2012. *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge: Cambridge University Press.

Strukelj, M., Brais, S., Quideau, S.A., Angers, V.A., Kebli H, Drapeau, P., Oh, S.W. 2013. Chemical transformations in downed logs and snags of mixed boreal species during decomposition. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestière* 43, 785-798.

Swarnam, T.P., Velmurugan, A., Pandey, S.K., Roy, S.D. 2016. Enhancing nutrient recovery and compost maturity of coconut husk by vermicomposting technology. *Bioresource Technology* 207, 76-84.

Tatti, D., Fatton, V., Sartori, L., J.M., Gobat, Le Bayon, R.C. (submitted) Lignoforms - description and classification, in: Zanella A. et al. (in prep.) *Humusica - On the biological classification of humus and soil, part 7: Special Reports or In-Depth Specific Studies*.

Theurillat, J.P., Felber, F., Geissler, P., Gobat, J.M., Fierz, M., Fischlin, A., Küpfer, P., Schlüssel, A., Velluti, C., Zhao, G-F., Williams, J. 1998. Sensitivity of plant and soil ecosystems of the Alps to climate change, in: P. Cebon, U. Dahinden, H.C. Davies, D., Imboden, C.C. Jaeger (Eds.), *Views from the Alps*. MIT Press, Massachusetts, pp. 225-308.

Thum, T., Raisanen, P., Sevanto, S., Tuomi, M., Reick, C., Vesala, T., Raddatz, T., Aalto, T., Jarvinen, H., Altimir, N., Pilegaard, K., Nagy, Z., Rambal, S., Liski, J. 2011. Soil carbon model alternatives for ECHAM5/JSBACH climate model: Evaluation and impacts on global carbon cycle estimates. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences* 116.

Tian, X.J., Takeda, H., Ando, T. 1997. Application of a rapid thin section method for observations on decomposing litter in mor humus form in a subalpine coniferous forest. *Ecological Research* 12, 289-300.

Tomczyk, A.M., White, P.C.L., Ewertowski, M.W. 2016. Effects of extreme natural events on the provision of ecosystem services in a mountain environment: The importance of trail design in delivering system resilience and ecosystem service co-benefits. *Journal of Environmental Management* 166, 156-167.

Ulyshen, M.D. 2014. Wood decomposition as influenced by invertebrates. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*.

United States Department of Agriculture; National Employee Development Staff. 1987. *Soil Mechanics Level I - Module 3 - USDA Textural Soil Classification - Study Guide*. Soil Conservation Service.

Valckx, J., Govers, G., Hermy, M., Muys, B. 2010. Manipulated earthworm populations decrease runoff and erosion rates in arable land with distinct soil tillage treatments. 9th International Symposium on Earthworm Ecology, Xalapa.

Valencia, E., Maestre, F.T., Le Bagousse-Pinguet, Y., Quero, J.L., Tamme, R., Borger, L., Garcia-Gomez, M., Gross, N. 2015. Functional diversity enhances the resistance of ecosystem multifunctionality to aridity in Mediterranean drylands. *New Phytologist* 206, 660-671.

van der Putten, W.H., Bardgett, R.D., de Ruiter, P.C., Hol, W.H.G., Meyer, K.M., Bezemer, T. M., Bradford, M. A., Christensen, S., Eppinga, M. B., Fukami, T., Hemerik, L., Molofsky, J., Schadler, M., Scherber, C., Strauss, S. Y., Vos, M., Wardle, D. A. 2009. Empirical and theoretical challenges in aboveground-belowground ecology. *Oecologia* 161, 1-14.

- Van der Wal, A., Geydan, T.D., Kuyper, T.W., de Boer, W. 2013. A thready affair: linking fungal diversity and community dynamics to terrestrial decomposition processes. *FEMS Microbiology Reviews* 37, 477-494.
- van Groenigen, J.W., Lubbers, I.M., Vos, H.M.J., Brown, G.G., De Deyn, G.B., van Groenigen, K.J. 2014. Earthworms increase plant production: a meta-analysis. *Scientific Reports* 4.
- Vittoz, P., Guisan, A. 2007. How reliable is the monitoring of permanent vegetation plots? A test with multiple observers. *Journal of Vegetation Science* 18, 413-422.
- Vittoz, P. 2011. *Phytosociologie*. Département d'écologie et évolution: Université de Lausanne.
- Waddell, K.L. 2002. Sampling coarse woody debris for multiple attributes in extensive resource inventories. *Ecological Indicators* 1, 139-153.
- Weedon, J.T., Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Zanne, A.E., Wirth, C., Coomes, D.A. 2009. Global meta-analysis of wood decomposition rates: a role for trait variation among tree species? *Ecology Letters* 12, 45-56.
- Wetterstedt, J.A.M., Persson, T., Agren, G.I. 2010. Temperature sensitivity and substrate quality in soil organic matter decomposition: results of an incubation study with three substrates. *Global Change Biology* 16, 1806-1819.
- Willig, M.R., Kaufman, D.M., Stevens, R.D. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34, 273-309.
- Wolf, U., Carnicelli, S. (Eds.) 2011. *Manuale per la descrizione del suolo: Regione del Veneto, ARPAV (Agenzia Regionale per la Prevenzione e Protezione Ambientale del Veneto) - Servizio Regionale Suoli*.
- Wolters, V. 2000. Invertebrate control of soil organic matter stability. *Biology and Fertility of Soils* 31, 1-19.
- Wong, C.P., Jiang, B., Kinzig, A.P., Lee, K.N., Ouyang, Z.Y. 2015. Linking ecosystem characteristics to final ecosystem services for public policy. *Ecology Letters* 18, 108-118.
- Woodall, C.W., Monleon, V.J. 2008. *Sampling Protocol, Estimation, and Analysis Procedures for the Down Woody Materials Indicators of the FIA Program*. Newtown Square: USDA Forest Service General Technical Report NRS-22.
- Woodall, C.W., Nagel, L.M. 2006. Coarse woody type: A new method for analyzing coarse woody debris and forest change. *Forest Ecology and Management* 227, 115-121.
- Yin, X.W. 1999. The decay of forest woody debris: numerical modelling and implications based on some 300 data cases from North America. *Oecologia* 121, 81-98.
- Zanella, A., Jabiol, B., Ponge, J.F., Sartori, G., de Waal, van Delft, B., Graefe, U., Cools, N., Katzensteiner, K., Hager, H., Englisch, M. 2011. A European morpho-functional classification of humus forms. *Geoderma* 164, 138-145.
- Zanella A. et al. (in prep.) *Humusica – On the biological classification of humus and soil: Basic vocabulary – Functional considerations – Quick look at the classification*.

- Zell, J., Kandler, G., Hanewinkel, M. 2009. Predicting constant decay rates of coarse woody debris- A meta-analysis approach with a mixed model. *Ecological Modelling* 220, 904-912.
- Zielonka, T., Piatek, G. 2004. The herb and dwarf shrubs colonization of decaying logs in subalpine forest in the Polish Tatra Mountains. *Plant Ecology* 172, 63-72.
- Zhang, Q., Liang, Y. 1995. Effects of Gap Size on Nutrient Release from Plant Litter Decomposition in a Natural Forest Ecosystem. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestière* 25, 1627-1638.
- Zhang, J.E., Yu, J.Y., Ouyang, Y. 2015. Activity of Earthworm in Latosol Under Simulated Acid Rain Stress. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 94, 108-111.
- Zhou, H., Fang, H., Mooney, S.J., Peng, X. 2016. Effects of long-term inorganic and organic fertilizations on the soil micro and macro structures of rice paddies. *Geoderma* 266, 66-74.
- Zonneveld, I.S. 1983. Principles of bioindication. *Environmental Monitoring and Assessment* 3, 207-217.



UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL
INSTITUT DE BIOLOGIE
LABORATOIRE SOL & VÉGÉTATION
-
LABORATOIRE D'ÉCOLOGIE FONCTIONNELLE

DES FORMES D'HUMUS AU BOIS MORT
ET
DU BOIS MORT AUX FORMES D'HUMUS

-
CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DES FORMES D'HUMUS ET DES COMMUNAUTÉS LOMBRICIENNES EN
ZONE FORESTIÈRE SUBALPINE, AVEC UNE EMPHASE PARTICULIÈRE SUR LE BOIS MORT

ANNEXES

THÈSE

Présentée pour l'obtention du grade de Docteur ès Sciences

par

DYLAN TATTI

Jury :

Professeur Jean-Michel Gobat, directeur de thèse (UniNe, Neuchâtel)
Dr Claire Le Bayon, co-directrice de thèse (UniNe, Neuchâtel)
Dr Giacomo Sartori (Museo Tridentino di Scienze Naturali, Trento I)
Professeur Markus Egli (UniZH, Zurich)
Dr Saskia Bindschedler (UniNe, Neuchâtel)

Saint-Romain – Ayent (VS), le 19 septembre 2016



ANNEXES



ANNEXES : TABLE DES MATIÈRES

A. Données et documents complémentaires	1
A.1 Sites, sous-sites et parcelles d'échantillonnage du projet DecAlp	
A.1.1 Aperçu des différentes unités d'échantillonnage	3
A.1.2 Compositions floristiques	21
A.2 Descriptions macromorphologiques des formes d'humus	
A.2.1 Fiche pratique	37
A.2.2 Les formes d'humus (terroformes) du projet DecAlp	49
A.3 Méthode des petits volumes	
A.3.1 Fiche pratique	95
A.3.2 Photographies des principaux types d'éléments identifiés	99
A.3.3 Profils d'humus (graphiques)	152
A.4 Lignoformes	
A.4.1 Base de données	177
B. Publications annexes	219
B.1 Dichotomous field keys for humus forms identification	221
B.2 Upscaling the spatial distribution of enchytraeids and humus forms in a high mountain environment on the basis of GIS and fuzzy logic	245
C. Posters	297
C.1 DecAlp: an international story about woody debris, soil and climate in the Italian Alps (Trentino, Italy)	299
C.2 Räumliche Modellierung von Humusformen und Enchyträen in zwei italienischen Alpentälern auf der Basis von GIS Fuzzy-Logik	301
D. Résumés de conférences	303
D.1 Vegetation as bioindicator of decomposition in a high mountain forest, Italian Alps ; 46th Annual Meeting of the Ecological Society of Germany, Austria and Switzerland	305
D.2 GIS-basierte Modellierung von Humusformen und Enchyträen in zwei italienischen Alpentälern ; Jahrestagung der DGB, AG Humusformen	307

A. DONNÉES ET DOCUMENTS COMPLÉMENTAIRES

Aperçu des différentes unités d'échantillonnage



**Aperçu général du site N01,
le 23 avril 2013. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
N01F1, le 1^{er} juillet 2013. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
N01F2, le 2 juillet 2013. D. Tatti.**

Aperçu des différentes unités d'échantillonnage



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
N01F3, le 2 juillet 2013. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
N01M2, le 1^{er} juillet 2013. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
N01M1, le 30 juin 2013. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
N01M3, le 30 juin 2013. D. Tatti.**

Aperçu des différentes unités d'échantillonnage



Aperçu général du site N02, le 21 août 2012. D. Tatti.



Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage N02M2, le 10 août 2013. D. Tatti.



Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage N02M1, le 10 août 2013. D. Tatti.



Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage N02M3, le 10 août 2013. D. Tatti.

Aperçu des différentes unités d'échantillonnage



Aperçu général du site N03, le 21 août 2012. D. Tatti.



Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage N03G1, le 13 août 2013. D. Tatti.



Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage N03G2, le 12 août 2013. D. Tatti.

Aperçu des différentes unités d'échantillonnage



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
N03G3, le 13 août 2013. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
N03M2, le 12 août 2013. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
N03M1, le 11 août 2013. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
N03M3, le 11 août 2013. D. Tatti.**

Aperçu des différentes unités d'échantillonnage



**Aperçu général du sous-site N04D,
le 5 juin 2013. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
N04D2, le 9 août 2013. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
N04D1, le 9 août 2013. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
N04D3, le 9 août 2013. D. Tatti.**

Aperçu des différentes unités d'échantillonnage



**Aperçu général du sous-site N04G,
le 8 août 2013. D. Tatti**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
N04G2, le 7 août 2013. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
N04G1, le 7 août 2013. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
N04G3, le 8 août 2013. D. Tatti.**

Aperçu des différentes unités d'échantillonnage



Aperçu général du site N05 en 2013. M. Egli.



Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage N05G2, le 16 juillet 2014. D. Tatti.



Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage N05G1, le 16 juillet 2014. D. Tatti.



Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage N05G3, le 16 juillet 2014. D. Tatti.

Aperçu des différentes unités d'échantillonnage



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
N05SH1, le 8 août 2014. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
N05SH3, le 8 août 2014. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
N05SH2, le 8 août 2014. D. Tatti.**

Aperçu des différentes unités d'échantillonnage



**Aperçu général du site S06,
le 4 juillet 2013. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
S06G1, le 4 juillet 2013. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
S06G2, le 3 juillet 2013. D. Tatti.**

Aperçu des différentes unités d'échantillonnage



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
S06G3, le 4 juillet 2013. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
S06L2, le 3 juillet 2013. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
S06L1, le 2 juillet 2013. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
S06L3, le 3 juillet 2013. D. Tatti.**

Aperçu des différentes unités d'échantillonnage



Aperçu général du site S07, le 29 juin 2013. D. Tatti.



Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage S07G2, le 29 juin 2013. D. Tatti.



Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage S07G1, le 29 juin 2013. D. Tatti.



Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage S07G3, le 29 juin 2013. D. Tatti.

Aperçu des différentes unités d'échantillonnage



Aperçu général du site S08, le 22 août 2012. D. Tatti.



Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage S08G2, le 14 août 2013. D. Tatti.



Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage S08G1, le 14 août 2013. D. Tatti.



Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage S08G3, le 14 août 2013. D. Tatti.

Aperçu des différentes unités d'échantillonnage



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
S08L1, le 15 août 2013. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
S08L3, le 15 août 2013. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
S08L2, le 15 août 2013. D. Tatti.**

Aperçu des différentes unités d'échantillonnage



Aperçu général du site S09, le 5 juin 2013. J.-M. Gobat.



Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
S09G1, le 5 juin 2013. J.-M- Gobat.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
S09G3, le 5 juin 2013. J.-M- Gobat.**

Aperçu des différentes unités d'échantillonnage



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
S09L1, le 6 août 2014. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
S09L3, le 6 août 2014. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
S09L2, le 6 août 2014. D. Tatti.**

Aperçu des différentes unités d'échantillonnage



Aperçu de l'environnement du site S10 en 2012. M. Egli.



Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage S10G2, le 18 juillet 2014. D. Tatti.



Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage S10G1, le 18 juillet 2014. D. Tatti.



Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage S10G3, le 18 juillet 2014. D. Tatti.

Aperçu des différentes unités d'échantillonnage



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
S10SH1, le 18 juillet 2014. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
S10SH3, le 18 juillet 2014. D. Tatti.**



**Aperçu de la situation de la placette d'échantillonnage
S10SH2, le 18 juillet 2014. D. Tatti.**

Compositions floristiques

• Sous-site N01F

Localisation

46°21.635' +/- 8 m

10°53.285'

Pente : 28°

Exposition : 343 °N

Date du relevé : 30 juin 2013

<i>Upper tree layer</i>	hauteur moy.	32.5 m	4	<i>Abies alba</i>
	hauteur max.	NA	4	<i>Picea abies</i>
	recouvrement	87.5 %	2	<i>Larix decidua</i>
<i>Herb layer</i>	hauteur moy.	0.25 m	3.4	<i>Athyrium filix-femina</i>
	hauteur max.	NA	2a.2	<i>Dryopteris filix-mas</i>
	recouvrement	65 %	2a.4	<i>Oxalis acetosella</i>
			2a.2	<i>Phegopteris connectilis</i>
			2a.2	<i>Veronica urticifolia</i>
			1.2	<i>Aquilegia atrata</i>
			1.2	<i>Clematis alpina</i>
			1.2	<i>Festuca altissima</i>
			1.2	<i>Fragaria vesca</i>
			1.2	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>
			1.2	<i>Hieracium murorum</i>
			1.2	<i>Luzula nivea</i>
			1.1	<i>Prenanthes purpurea</i>
			+	<i>Corylus avellana</i>
			+	<i>Laburnum alpinum</i>
			+	<i>Maianthemum bifolium</i>
			+.2	<i>Melampyrum sylvaticum</i>
			+.2	<i>Phyteuma betonicifolium</i>
			+	<i>Polypodium vulgare</i>
			+	<i>Rubus idaeus</i>
			+	<i>Stachys sylvatica</i>
			r	<i>Lonicera nigra</i>
			r	<i>Mycelis muralis</i>
			r	<i>Phyteuma ovatum</i>
			r	<i>Picea abies</i>
			r	<i>Solidago virgaurea</i>
			r	<i>Sorbus aucuparia</i>

Compositions floristiques

• Sous-site N01M

Localisation

46°21.620' +/- 9 m

10°53.294'

Pente : 30°

Exposition : 343 °N

Date du relevé : 30 juin 2013

<i>Upper tree layer</i>	hauteur moy.	32.5 m	4	<i>Abies alba</i>
	hauteur max.	NA	4	<i>Picea abies</i>
	recouvrement	87.5 %	2	<i>Larix decidua</i>
<i>Second tree layer</i>	hauteur moy.	10 m	1	<i>Abies alba</i>
	hauteur max.	NA	+	<i>Picea abies</i>
	recouvrement	2 %		
<i>Herb layer</i>	hauteur moy.	0.125 m	1.4	<i>Oxalis acetosella</i>
	hauteur max.	NA	+.2	<i>Festuca altissima</i>
	recouvrement	5 %	+.2	<i>Hieracium murorum</i>
			+.2	<i>Luzula nivea</i>
			+	<i>Abies alba</i>
			+	<i>Veronica urticifolia</i>
			r	<i>Festuca rubra</i> aggr.
			r	<i>Laburnum alpinum</i>
			r	<i>Polypodium vulgare</i>
			r	<i>Sorbus aucuparia</i>
			r	<i>Veronica officinalis</i>

Compositions floristiques

• Sous-site N02M

Localisation

46°24.321' +/- 3 m

10°48.507'

Pente : 20°

Exposition : 355 °N

Date du relevé : 10 août 2013

<i>Upper tree layer</i>	hauteur moy.	27.5 m	2a	<i>Picea abies</i>
	hauteur max.	35 m	1	<i>Abies alba</i>
	recouvrement	15 %	1	<i>Larix decidua</i>
<i>Second tree layer</i>	hauteur moy.	4.5 m	1	<i>Picea abies</i>
	hauteur max.	6 m		
	recouvrement	2.5 %		
<i>Shrub layer</i>	hauteur moy.	1.2 m	+	<i>Picea abies</i>
	hauteur max.	1.6 m		
	recouvrement	1 %		
<i>Herb layer</i>	hauteur moy.	0.225 m	3.4	<i>Vaccinium myrtillus</i>
	hauteur max.	1.3 m	2a.3	<i>Avenella flexuosa</i>
	recouvrement	60 %	2a.3	<i>Calamagrostis villosa</i>
			2a.3	<i>Luzula nivea</i>
			2a.3	<i>Melampyrum sylvaticum</i>
			2a.2	<i>Hieracium murorum</i>
			1.3	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>
			1.2	<i>Maianthemum bifolium</i>
			1.1	<i>Larix decidua</i>
			+.2	<i>Rubus idaeus</i>
			+	<i>Dactylorhiza maculata</i>
			+	<i>Luzula sylvatica</i>
			+	<i>Picea abies</i>
			+	<i>Salix caprea</i>
			+	<i>Solidago virgaurea</i>
			+	<i>Sorbus aucuparia</i>
			r	<i>Acer pseudoplatanus</i>
			r	<i>Athyrium filix-femina</i>
			r	<i>Betula pendula</i>
			r	<i>Carpinus betulus</i>
			r	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>
			r	<i>Lonicera nigra</i>
			r	<i>Oxalis acetosella</i>
			r	<i>Phyteuma betonicifolium</i>
			r	<i>Polypodium vulgare</i>
			r	<i>Viola biflora</i>

Compositions floristiques

• Sous-site N03G

Localisation

46°24.132 +/- 4 m

10°48.791'

Pente : 32°

Exposition : 9 °N

Date du relevé : 27 août 2013

<i>Upper tree layer</i>	hauteur moy.	32.5 m	2b	<i>Picea abies</i>
	hauteur max.	35 m	1	<i>Larix decidua</i>
	recouvrement	25 %		
<i>Second tree layer</i>	hauteur moy.	5 m	+	<i>Picea abies</i>
	hauteur max.	6 m		
	recouvrement	2.5 %		
<i>Shrub layer</i>	hauteur moy.	0.55 m	+	<i>Picea abies</i>
	hauteur max.	2 m		
	recouvrement	1.5 %		
<i>Herb layer</i>	hauteur moy.	0.3 m	3.5	<i>Calamagrostis villosa</i>
	hauteur max.	0.6 m	2b.3	<i>Hieracium murorum</i>
	recouvrement	60 %	2a.2	<i>Melampyrum sylvaticum</i>
			1.3	<i>Oxalis acetosella</i>
			1.2	<i>Luzula nivea</i>
			1.1	<i>Maianthemum bifolium</i>
			+2	<i>Vaccinium myrtillus</i>
			+	<i>Actaea spicata</i>
			+	<i>Avenella flexuosa</i>
			+	<i>Clematis alpina</i>
			+	<i>Homogyne alpina</i>
			+	<i>Prenanthes purpurea</i>
			+	<i>Solidago virgaurea</i>
			+	<i>Veronica urticifolia</i>
			r	<i>Alnus glutinosa</i>
			r	<i>Galeopsis tetrahit</i>
			r	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>
			r	<i>Lilium martagon</i>
			r	<i>Pteridium aquilinum</i>
			r	<i>Rubus idaeus</i>
			r	<i>Sorbus aucuparia</i>
			r	<i>Viola riviniana</i>

Compositions floristiques

• **Sous-site N03M****Localisation**

46°24.124 +/- 5 m

10°48.787

Pente : 30°

Exposition : 3 °N

Date du relevé : 27 août 2013

<i>Upper tree layer</i>	hauteur moy.	32.5 m	2b	<i>Picea abies</i>
	hauteur max.	35 m	1	<i>Larix decidua</i>
	recouvrement	22.5 %		
<i>Second tree layer</i>	hauteur moy.	3.75 m	+	<i>Picea abies</i>
	hauteur max.	4 m		
	recouvrement	1 %		
<i>Shrub layer</i>	hauteur moy.	NA	+	<i>Picea abies</i>
	hauteur max.	NA		
	recouvrement	NA		
<i>Herb layer</i>	hauteur moy.	0.125 m	2a.3	<i>Vaccinium myrtillus</i>
	hauteur max.	0.45 m	1.2	<i>Melampyrum sylvaticum</i>
	recouvrement	20 %	1.1	<i>Calamagrostis villosa</i>
			+2	<i>Avenella flexuosa</i>
			+	<i>Luzula nivea</i>
			+	<i>Maianthemum bifolium</i>
			+	<i>Picea abies</i>
			+	<i>Prenanthes purpurea</i>
			r	<i>Polypodium vulgare</i>
			r	<i>Sorbus aucuparia</i>

Compositions floristiques

• Sous-site N04D

Localisation

46°22.818' +/- 3 m

10°46.612

Pente : 13°

Exposition : 43 °N

Date du relevé : 9 août 2013

<i>Upper tree layer</i>	hauteur moy. 22.5 m hauteur max. NA recouvrement 1 %	+	<i>Larix decidua</i>
<i>Second tree layer</i>	hauteur moy. 3.2 m hauteur max. 3.2 m recouvrement 1.5 %	+	<i>Larix decidua</i>
<i>Shrub layer</i>	hauteur moy. NA hauteur max. NA recouvrement 5 %	1 + + +	<i>Larix decidua</i> <i>Juniperus communis</i> ssp. <i>nana</i> <i>Rhododendron ferrugineum</i> <i>Vaccinium myrtillus</i>
<i>Herb layer</i>	hauteur moy. NA hauteur max. 1.2 m recouvrement 77.5 %		
4.4	<i>Deschampsia cespitosa</i>	+2	<i>Hieracium lactucella</i>
2a.3	<i>Alchemilla vulgaris</i> aggr.	+2	<i>Lotus alpinus</i>
2a.3	<i>Alchemilla vulgaris</i> ssp. <i>monticola</i>	+2	<i>Minuartia verna</i>
2a.2	<i>Nardus stricta</i>	+2	<i>Poa alpina</i>
2a.3	<i>Peucedanum ostruthium</i>	+2	<i>Poa pratensis</i>
2a.3	<i>Solidago virgaurea</i>	+2	<i>Potentilla aurea</i>
1.3	<i>Viola biflora</i>	+2	<i>Rumex alpestris</i>
1.3	<i>Athyrium filix-femina</i>	+	<i>Aconitum napellus</i> aggr.
1.2	<i>Festuca varia</i> aggr.	+	<i>Agrostis rupestris</i>
1.2	<i>Homogyne alpina</i>	+	<i>Ajuga pyramidalis</i>
1.2	<i>Phleum alpinum rhaeticum</i>	+	<i>Calamagrostis arundinacea</i>
1.2	<i>Trifolium repens</i>	+	<i>Campanula scheuchzeri</i>
1.1	<i>Crocus albiflorus</i>	+	<i>Cerastium fontanum</i> ssp. <i>fontanum</i>
+3	<i>Aconitum neomontanum</i>	+	<i>Chaerophyllum villarsii</i>
+3	<i>Sempervivum montanum</i>	+	<i>Cirsium spinosissimum</i>
+3	<i>Senecio alpinus</i>	+	<i>Larix decidua</i>
+3	<i>Solanum dulcamara</i>	+	<i>Maianthemum bifolium</i>
+3	<i>Thymus pulegioides</i>	+	<i>Prunella vulgaris</i>
+3	<i>Trifolium pratense</i> ssp. <i>Nivale</i>	+	<i>Ranunculus acris</i> ssp. <i>acris</i>
+3	<i>Vaccinium myrtillus</i>	+	<i>Rubus idaeus</i>
+2	<i>Achillea millefolium</i>	+	<i>Veratrum album</i> ssp. <i>lobelianum</i>
+2	<i>Alchemilla coriacea</i> aggr.	r	<i>Gnaphalium norvegicum</i>
+2	<i>Carex leporina</i>	r	<i>Primula elatior</i>
+2	<i>Dryopteris dilatata</i>	r	<i>Salix caprea</i>
+2	<i>Dryopteris filix-mas</i>	r	<i>Sedum alpestre</i>
+2	<i>Geranium sylvaticum</i>	r	<i>Urtica dioica</i>

Compositions floristiques

• Sous-site N04G

Localisation

46°22.756' +/- 3 m

10°46.543

Pente : 18°

Exposition : 29 °N

Date du relevé : 8 août 2013

<i>Shrub layer</i>	hauteur moy.	0.3 m	+	<i>Rhododendron ferrugineum</i>
	hauteur max.	0.4 m	r	<i>Juniperus communis</i> ssp. <i>nana</i>
	recouvrement	1.5 %	r	<i>Larix decidua</i>
<i>Herb layer</i>	hauteur moy.	0.225 m		
	hauteur max.	1.2 m		
	recouvrement	77.5 %		
2b.3	<i>Deschampsia cespitosa</i>		+.	<i>Potentilla aurea</i>
2b.3	<i>Nardus stricta</i>		+.	<i>Prunella vulgaris</i>
1.3	<i>Alchemilla vulgaris</i> aggr.		+.	<i>Sibbaldia procumbens</i>
1.3	<i>Rumex alpestris</i>		+.	<i>Solidago virgaurea</i>
1.3	<i>Rumex alpinus</i>		+.	<i>Trifolium pratense</i>
1.3	<i>Vaccinium gaultherioides</i>		+.	<i>Trifolium pratense</i> ssp. <i>nivale</i>
1.2	<i>Anthoxanthum alpinum</i>		+.	<i>Trifolium repens</i>
1.2	<i>Festuca rubra</i> aggr.		+.	<i>Vaccinium myrtillus</i>
1.2	<i>Phleum alpinum rhaeticum</i>		+	<i>Ajuga pyramidalis</i>
1.2	<i>Poa alpina</i>		+	<i>Campanula scheuchzeri</i>
1.2	<i>Poa supina</i>		+	<i>Carex leporina</i>
1.2	<i>Ranunculus acris</i> ssp. <i>Acris</i>		+	<i>Cerastium fontanum</i> ssp. <i>fontanum</i>
1.1	<i>Crocus albiflorus</i>		+	<i>Coeloglossum viride</i>
1.1	<i>Homogyne alpina</i>		+	<i>Euphrasia minima</i>
1.1	<i>Veratrum album</i> ssp. <i>lobelianum</i>		+	<i>Luzula sudetica</i> aggr.
+.	<i>Chenopodium bonus-henricus</i>		+	<i>Pseudorchis albida</i>
+.	<i>Dianthus superbus</i>		+	<i>Selaginella selaginoides</i>
+.	<i>Hieracium lactucella</i>		+	<i>Silene rupestris</i>
+.	<i>Hieracium pilosella</i>		r.3	<i>Antennaria dioica</i>
+.	<i>Achillea millefolium</i>		r	<i>Aconitum napellus</i> aggr.
+.	<i>Agrostis capillaris</i>		r	<i>Cirsium spinosissimum</i>
+.	<i>Carex pallescens</i>		r	<i>Gnaphalium norvegicum</i>
+.	<i>Carex sempervirens</i>		r	<i>Leontodon helveticus</i>
+.	<i>Cerastium arvense</i> ssp. <i>strictum</i>		r	<i>Myosotis sylvatica</i>
+.	<i>Geum montanum</i>		r	<i>Phyteuma betonicifolium</i>
+.	<i>Maianthemum bifolium</i>		r	<i>Primula elatior</i>
+.	<i>Phleum alpinum</i> ssp. <i>alpinum</i>		r	<i>Veronica officinalis</i>

Compositions floristiques

• Sous-site N05G

Localisation

46°22.551' +/- 3 m

10°45.908'

Pente : 20°

Exposition : 55 °N

Date du relevé : 8 août 2014

<i>Shrub layer</i>	hauteur moy.	NA	2	<i>Rhododendron ferrugineum</i>
	hauteur max.	0.475 m	2	<i>Vaccinium gaultherioides</i>
	recouvrement	27.5 %	1	<i>Vaccinium myrtillus</i>
			+	<i>Larix decidua</i>
<i>Herb layer</i>	hauteur moy.	0.225 m	2b.4	<i>Agrostis rupestris</i>
	hauteur max.	0.5 m	2a.3	<i>Carex sempervirens</i>
	recouvrement	80 %	2a.2	<i>Anthoxanthum alpinum</i>
			2a.2	<i>Helictotrichon versicolor</i>
			2a.2	<i>Leontodon helveticus</i>
			1.2	<i>Arnica montana</i>
			1.2	<i>Bartzia alpina</i>
			1.2	<i>Juncus trifidus</i>
			1.2	<i>Nardus stricta</i>
			1.2	<i>Poa alpina</i>
			1.2	<i>Potentilla aurea</i>
			1.1	<i>Campanula barbata</i>
			1.1	<i>Geum montanum</i>
			+2	<i>Homogyne alpina</i>
			+2	<i>Pinguicula alpina</i>
			+	<i>Cirsium spinosissimum</i>
			+	<i>Coeloglossum viride</i>
			+	<i>Gentiana acaulis</i>
			+	<i>Larix decidua</i>
			+	<i>Ligusticum mutellina</i>
			+	<i>Luzula lutea</i>
			+	<i>Phyteuma hemisphaericum</i>
			+	<i>Polygonum viviparum</i>
			r	<i>Euphrasia minima</i>
			r	<i>Potentilla erecta</i>
			r	<i>Pulsatilla alpina</i> ssp. <i>apiifolia</i>
			(r)	<i>Pulsatilla vernalis</i>

Compositions floristiques

• Sous-site N05SH

Localisation

46°22.463' +/- 3 m

10°45.907'

Pente : 18°

Exposition : 51 °N

Date du relevé : 8 août 2014

<i>Shrub layer</i>	hauteur moy.	NA	2a.3	<i>Loiseleuria procumbens</i>
	hauteur max.	NA	2.3	<i>Vaccinium gaultherioides</i>
	recouvrement	60 %	1.3	<i>Empetrum nigrum</i> ssp. <i>hermaphroditum</i>
			1.3	<i>Juniperus communis</i> ssp. <i>alpina</i>
			+	<i>Rhododendron ferrugineum</i>
			r	<i>Vaccinium myrtillus</i>
<i>Herb layer</i>	hauteur moy.	0.125 m	2a.2	<i>Homogyne alpina</i>
	hauteur max.	0.3 m	2a.1	<i>Leontodon helveticus</i>
	recouvrement	60 %	1.3	<i>Juncus trifidus</i>
			1.3	<i>Larix decidua</i>
			1.2	<i>Festuca</i> sp.
			+ .2	<i>Anthoxanthum alpinum</i>
			+ .2	<i>Hieracium piliferum</i> aggr.
			+ .2	<i>Huperzia selago</i>
			+ .2	<i>Phyteuma hemisphaericum</i>
			+ .2	<i>Poa alpina</i>
			+ .2	<i>Potentilla erecta</i>
			+ .2	<i>Selaginella selaginoides</i>
			+ .2	<i>Sempervivum montanum</i>
			+ .2	<i>Thesium pyrenaicum</i>
			+	<i>Coeloglossum viride</i>
			+	<i>Euphrasia minima</i>
			+	<i>Polygonum vivipare</i>
			r	<i>Senecio incanus</i>
			r	<i>Soldanella pusilla</i>

Compositions floristiques

• Sous-site S06G

Localisation

46°19.450' +/- 5 m

10°48.860'

Pente : 33°

Exposition : 201 °N

Date du relevé : 4 juillet 2013

<i>Second tree layer</i>	hauteur moy.	1.5 m	1	<i>Corylus avellana</i>
	hauteur max.	NA	+	<i>Quercus petraea</i>
	recouvrement	2 %	r	<i>Fraxinus excelsior</i>
<i>Herb layer</i>	hauteur moy.	0.2 m	2b.3	<i>Veronica officinalis</i>
	hauteur max.	0.8 m	1.3	<i>Saponaria ocymoides</i>
	recouvrement	27.5 %	1.2	<i>Festuca heterophylla</i>
			1.2	<i>Hieracium murorum</i>
			+.2	<i>Fragaria vesca</i>
			+.2	<i>Galeopsis tetrahit</i>
			+.2	<i>Luzula nivea</i>
			+.2	<i>Melampyrum sylvaticum</i>
			+.2	<i>Phyteuma betonicifolium</i>
			+.2	<i>Phyteuma spicatum</i>
			+.2	<i>Rubus idaeus</i>
			+.2	<i>Sedum telephium</i>
			+.2	<i>Solidago virgaurea</i>
			+.2	<i>Stachys officinalis</i>
			+	<i>Poa nemoralis</i>
			+	<i>Lotus corniculatus</i> s.str.
			+	<i>Pteridium aquilinum</i>
			r	<i>Aegopodium podagraria</i>
			r	<i>Carex digitata</i>
			r	<i>Hypericum perforatum</i> ssp. <i>perforatum</i>
			r	<i>Polypodium vulgare</i>
			r	<i>Silene dioica</i>
			r	<i>Trifolium medium</i>

Compositions floristiques

• Sous-site S06L

Localisation

46°19.425 +/- 6 m

10°48.870'

Pente : 34°

Exposition : 207 °N

Date du relevé : 4 juillet 2013

<i>Upper tree layer</i>	hauteur moy.	32.5 m	5	<i>Picea abies</i>
	hauteur max.	NA	2a	<i>Larix decidua</i>
	recouvrement	85 %	1	<i>Pinus sylvestris</i>
<i>Second tree layer</i>	hauteur moy.	13.5 m	2a	<i>Picea abies</i>
	hauteur max.	NA		
	recouvrement	17.5 %		
<i>Shrub layer</i>	hauteur moy.	5 m	1	<i>Corylus avellana</i>
	hauteur max.	NA	+	<i>Quercus petraea</i>
	recouvrement	3 %		
<i>Herb layer</i>	hauteur moy.	0.075 m	1.1	<i>Hieracium murorum</i>
	hauteur max.	NA	+2	<i>Carex digitata</i>
	recouvrement	1.5 %	+2	<i>Sedum telephium</i>
			+2	<i>Veronica officinalis</i>
			+	<i>Solidago virgaurea</i>
			+	<i>Platanthera chlorantha</i>
			r	<i>Galeopsis tetrahit</i>
			r	<i>Pteridium aquilinum</i>
			r	<i>Trifolium medium</i>

Compositions floristiques

• Sous-site S07G

Localisation

46°22.451'

010°55.561'

Pente : 38°

Exposition : 149 °N

Date du relevé : 26 juin 2013

Upper tree layer hauteur moy. 37.5 m
 hauteur max. 40 m
 recouvrement 20 %

2b.4 *Larix decidua*

Second tree layer hauteur moy. 8.5 m
 hauteur max. 9 m
 recouvrement 2 %

2a *Corylus avellana*

Shrub layer hauteur moy. 2 m
 hauteur max. 4 m
 recouvrement 15 %

2a *Corylus avellana*
 1 *Juniperus communis* ssp. *nana*
 + *Crateagus monogyna*
 + *Picea abies*
 + *Sorbus aria*
 r *Berberis vulgaris*
 r *Quercus petraea*
 r *Prunus avium*

Herb layer hauteur moy. 0.35 m
 hauteur max. 1 m
 recouvrement 75 %

2b.4 *Brachypodium pinnatum*
 2b.3 *Festuca heterophylla*
 2b.4 *Pteridium aquilinum*
 2a.3 *Achillea millefolium*
 2a.3 *Fragaria vesca*
 1.3 *Hieracium murorum*
 1.3 *Saponaria ocymoides*
 1.3 *Thymus pulegioides*
 1.3 *Trifolium arvense*
 1.3 *Trifolium medium*
 1.3 *Veronica officinalis*
 1.2 *Avenella flexuosa*
 1.2 *Anthoxanthum odoratum*
 1.2 *Festuca ovina* aggr.
 1.2 *Genista germanica*
 1.2 *Phyteuma betonicifolium*
 1.2 *Silene dioica*
 1.2 *Vicia cracca* s.str.
 1.1 *Corylus avellana*
 1.1 *Peucedanum oreoselinum*
 1.1 *Poa pratensis*
 1.1 *Poa trivialis*
 1.1 *Pulmonaria australis*
 +.2 *Cerastium arvense* ssp. *strictum*
 +.2 *Chamaecytisus hirsutus* ssp. *hirsutus*
 +.2 *Cruciata laevipes*
 +.2 *Dactylis glomerata*

+.2 *Galium aparine*
 +.2 *Galium pumilum*
 +.2 *Luzula nivea*
 +.2 *Silene nutans nutans*
 + *Cardamine impatiens*
 + *Galeopsis tetrahit*
 + *Galium mollugo*
 + *Juniperus communis* ssp. *nana*
 + *Lathyrus pratensis*
 + *Myosotis arvensis*
 + *Polypodium vulgare*
 + *Veronica urticifolia*
 + *Viola riviniana*
 r *Berberis vulgaris*
 r *Fraxinus excelsior*
 r *Luzula campestris*
 r *Moehringia trinervia*
 r *Pimpinella saxifraga*
 r *Poa angustifolia*
 r *Populus tremula*
 r *Prunus avium*
 r *Ranunculus tuberosus*
 r *Solidago virgaurea*
 r *Sorbus aria*
 r *Sorbus aucuparia*
 r *Viola tricolor*

Compositions floristiques

• Sous-site S08G

Localisation

46°22.689' +/- 7 m

10°55.316'

Pente : 30°

Exposition : 211 °N

Date du relevé : 28 août 2013

<i>Upper tree layer</i>	hauteur moy.	32.5 m	2	<i>Larix decidua</i>
	hauteur max.	35 m	2	<i>Picea abies</i>
	recouvrement	25 %		
<i>Second tree layer</i>	hauteur moy.	6 m	r	<i>Picea abies</i>
	hauteur max.	6 m		
	recouvrement	1 %		
<i>Shrub layer</i>	hauteur moy.	0.75 m	+	<i>Corylus avellana</i>
	hauteur max.	1.2 m	+	<i>Picea abies</i>
	recouvrement	2 %		
<i>Herb layer</i>	hauteur moy.	0.175 m	2a.3	<i>Avenella flexuosa</i>
	hauteur max.	0.6 m	2a.3	<i>Calamagrostis villosa</i>
	recouvrement	22.5 %	1.2	<i>Fragaria vesca</i>
			1.2	<i>Hieracium murorum</i>
			1.2	<i>Polygala chamaebuxus</i>
			1.2	<i>Vaccinium myrtillus</i>
			1.2	<i>Veronica officinalis</i>
			+ .3	<i>Thymus pulegioides</i>
			+ .2	<i>Clematis alpina</i>
			+ .2	<i>Festuca heterophylla</i>
			+ .2	<i>Luzula nivea</i>
			+ .2	<i>Pteridium aquilinum</i>
			+ .2	<i>Viola reichenbachiana</i>
			+	<i>Campanula scheuchzeri</i>
			+	<i>Carex digitata</i>
			+	<i>Cirsium oleraceum</i>
			+	<i>Rubus idaeus</i>
			+	<i>Sorbus aucuparia</i>
			r	<i>Brachypodium pinnatum</i>
			r	<i>Campanula barbata</i>
			r	<i>Corylus avellana</i>
			r	<i>Festuca ovina</i> aggr.
			r	<i>Laserpitium latifolium</i>
			r	<i>Phyteuma betonicifolium</i>
			r	<i>Picea abies</i>
			r	<i>Solidago virgaurea</i>

Compositions floristiques

• Sous-site S08L

Localisation

46°22.706' +/- 5 m

10°55.330'

Pente : 33°

Exposition : 209 °N

Date du relevé : 28 août 2013

<i>Upper tree layer</i>	hauteur moy.	32.5 m	3	<i>Picea abies</i>
	hauteur max.	35 m	1	<i>Larix decidua</i>
	recouvrement	37.5 %	1	<i>Pinus sylvestris</i>
<i>Second tree layer</i>	hauteur moy.	10 m	1	<i>Picea abies</i>
	hauteur max.	12 m		
	recouvrement	7.5 %		
<i>Shrub layer</i>	hauteur moy.	1.6 m	r	<i>Picea abies</i>
	hauteur max.	1.6 m		
	recouvrement	1 %		
<i>Herb layer</i>	hauteur moy.	0.05 m	1.2	<i>Veronica officinalis</i>
	hauteur max.	0.2 m	+2	<i>Avenella flexuosa</i>
	recouvrement	5 %	+2	<i>Luzula nivea</i>
			+2	<i>Polygonatum verticillatum</i>
			+2	<i>Vaccinium myrtillus</i>
			+	<i>Carex digitata</i>
			+	<i>Campanula scheuchzeri</i>
			+	<i>Hieracium murorum</i>
			+	<i>Viola reichenbachiana</i>
			r	<i>Larix decidua</i>
			r	<i>Laserpitium halleri</i>
			r	<i>Peucedanum oreoselinum</i>
			r	<i>Pteridium aquilinum</i>
			r	<i>Sorbus aucuparia</i>

Compositions floristiques

• Sous-site S09G

Localisation

46°21.321' +/- 4 m

10°51.879'

Pente : 28°

Exposition : 147 °N

Date du relevé : 12 août 2014

<i>Upper tree layer</i>	hauteur moy. 9 m hauteur max. 12 m recouvrement 10 %	2b 1	<i>Larix decidua</i> <i>Picea abies</i>
<i>Shrub layer</i>	hauteur moy. 5.5 m hauteur max. 8 m recouvrement 7.5 %	2a 1 +	<i>Juniperus communis</i> ssp. <i>nana</i> <i>Larix decidua</i> <i>Picea abies</i>
<i>Herb layer</i>	hauteur moy. 0.175 m hauteur max. 0.1 m recouvrement 95 %		
4.4	<i>Nardus stricta</i>	+	<i>Cerastium arvense</i>
2a.3	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	+	<i>Dactylorhiza sambucina</i>
2a.2	<i>Carex sempervirens</i>	+	<i>Daphne striata</i>
2a.2	<i>Pulsatilla alpina</i> ssp. <i>apiifolia</i>	+	<i>Euphrasia minima</i>
2.2	<i>Pulsatilla vernalis</i>	+	<i>Gentiana acaulis</i>
1.3	<i>Thymus praecox</i>	+	<i>Geum montanum</i>
1.3	<i>Vaccinium gaultherioides</i>	+	<i>Hypochaeris uniflora</i>
1.3	<i>Vaccinium myrtillus</i>	+	<i>Larix decidua</i>
1.2	<i>Anthoxanthum alpinum</i>	+	<i>Luzula lutea</i>
1.2	<i>Arnica montana</i>	+	<i>Luzula sudetica</i> aggr.
1.2	<i>Avenella flexuosa</i>	+	<i>Nigritella nigra</i>
1.2	<i>Crocus albiflorus</i>	+	<i>Paradisea liliastrum</i>
1.2	<i>Festuca varia</i> aggr.	+	<i>Pedicularis tuberosa</i>
1.2	<i>Helianthemum nummularium</i>	+	<i>Phyteuma betonicifolium</i>
1.2	<i>Helictotrichon versicolor</i>	+	<i>Potentilla grandiflora</i>
1.2	<i>Hieracium pilosella</i>	+	<i>Pseudorchis albida</i>
1.2	<i>Laserpitium halleri</i>	+	<i>Ranunculus nemorosus</i> aggr.
1.2	<i>Poa alpina</i>	+	<i>Senecio abrotanifolius</i>
1.2	<i>Potentilla erecta</i>	+	<i>Silene nutans nutans</i>
+2	<i>Antennaria dioica</i>	r	<i>Ajuga pyramidalis</i>
+2	<i>Juniperus communis</i> ssp. <i>nana</i>	r	<i>Alchemilla alpina</i>
+2	<i>Polygala vulgaris</i>	r	<i>Botrychium lunaria</i>
+2	<i>Lotus corniculatus</i> aggr.	r	<i>Cirsium spinosissimum</i>
+2	<i>Silene rupestris</i>	r	<i>Erigeron neglectus</i>
+2	<i>Trifolium alpinum</i>	r	<i>Leontodon helveticus</i>
+2	<i>Veronica bellidioides</i>	r	<i>Plantago alpina</i>
+2	<i>Veronica officinalis</i>	r	<i>Potentilla aurea</i>
+	<i>Achillea millefolium</i>	r	<i>Pyrola minor</i>
+	<i>Agrostis rupestris</i>	r	<i>Solidago virgaurea</i> ssp. <i>minuta</i>
+	<i>Briza media</i>	r	<i>Thesium pyrenaicum</i>
+	<i>Campanula barbata</i>	r	<i>Trifolium pratense</i>
+	<i>Campanula scheuchzeri</i>		

Compositions floristiques

• Sous-site S09L

Localisation

46°21.308' +/- 3 m

10°51.881'

Pente : 21°

Exposition : 165 °N

Date du relevé : 12 août 2014

<i>Upper tree layer</i>	hauteur moy.	30 m	3	<i>Larix decidua</i>
	hauteur max.	35 m	3	<i>Picea abies</i>
	recouvrement	75 %		
<i>Shrub layer</i>	hauteur moy.	1.5 m	1	<i>Rhododendron ferrugineum</i>
	hauteur max.	8 m	+	<i>Juniperus communis</i> ssp. <i>nana</i>
	recouvrement	7.5 %	+	<i>Larix decidua</i>
			+	<i>Picea abies</i>
<i>Herb layer</i>	hauteur moy.	0.175 m	4.4	<i>Avenella flexuosa</i>
	hauteur max.	1.1 m	2a.3	<i>Luzula sylvatica</i>
	recouvrement	50 %	2a.3	<i>Vaccinium myrtillus</i>
			1.3	<i>Vaccinium gaultherioides</i>
			1.2	<i>Campanula barbata</i>
			1.2	<i>Geum montanum</i>
			1.2	<i>Pulsatilla alpina</i> ssp. <i>apiifolia</i>
			1.2	<i>Veronica officinalis</i>
			+3	<i>Senecio abrotanifolius</i>
			+3	<i>Senecio ovatus</i>
			+2	<i>Arnica montana</i>
			+2	<i>Campanula scheuchzeri</i>
			+2	<i>Luzula lutea</i>
			+2	<i>Pyrola minor</i>
			+2	<i>Solidago virgaurea</i> ssp. <i>minuta</i>
			+	<i>Cirsium spinosissimum</i>
			+	<i>Hieracium pilosella</i>
			+	<i>Poa chaixii</i>
			+	<i>Potentilla erecta</i>
			+	<i>Potentilla grandiflora</i>
			+	<i>Ranunculus nemorosus</i> aggr.
			+	<i>Rhododendron ferrugineum</i>
			+	<i>Veronica fruticans</i>
			r	<i>Achillea millefolium</i>
			r	<i>Clematis alpina</i>
			r	<i>Larix decidua</i>
			r	<i>Melampyrum sylvaticum</i>
			r	<i>Nardus stricta</i>
			r	<i>Phyteuma betonicifolium</i>
			r	<i>Picea abies</i>
			r	<i>Potentilla aurea</i>
			r	<i>Sorbus aucuparia</i>

Fiche pratique

[illegible]

Fiche pratique

horizon organo-mineral (from a to r)	a) thickness		b) limite				c) transition				d) org. matter		e) Munsell code		f) pH		g) HCl			h1) coarse fraction (CF)				h2) CF type, aspect																	
	min.		linear	wavy	irregular	broken	undet.	direct contact	< 20	20-40	40-80	> 80	undet.	0/3 : absence		e1) how		0 / 4	1 / 4	2 / 4	total		2 - 20 mm	20 - 50 mm																	
	median													1/3 : slightly detectable															3 / 4		4 / 4		undet.								
	max.													2/3 : easily detectable																											
	undet.													3/3 : very abundant																											
	h3) CF hardness				h4) CF sphericity				h5) CF angulosity												h6) CF coatings																				
	2 - 20 mm		20 - 50 mm		50 - 200 mm		> 200 mm		2 - 20 mm		20 - 50 mm		50 - 200 mm		> 200 mm		2 - 20 mm		20 - 50 mm		50 - 200 mm		> 200 mm																		
	0 / 2		0 / 2		0 / 2		0 / 2		0/2 : flatten. to flat		0/2 : flatten. to flat		0/2 : flatten. to flat		0/2 : flatten. to flat		0/3 : rounded		1/3 : subrounded		2/3 : subangular		3/3 : angular						undet.												
	1 / 2		1 / 2		1 / 2		1 / 2		1 / 2 : subspherical		1 / 2 : subspherical		1 / 2 : subspherical		1 / 2 : subspherical		1/3 : rounded		1/3 : subrounded		2/3 : subangular		3/3 : angular						undet.												
	2 / 2		2 / 2		2 / 2		2 / 2		2/2 : spherical		2/2 : spherical		2/2 : spherical		2/2 : spherical		0/3 : rounded		1/3 : subrounded		2/3 : subangular		3/3 : angular						undet.												
undet.		undet.		undet.		undet.		undet.		undet.		undet.		undet.		0/3 : rounded		1/3 : subrounded		2/3 : subangular		3/3 : angular		undet.																	
i1) porosity %		i2) porosity shape(s)		i3) porosity orientation(s)		j) roots		j1) roots abundance		j2) roots distrib.		j3) roots orientation		j4) roots localisation		j5) roots deviation																									
0/4 : < 2 %		undet.		undet.		undet.		0/5 : no roots		1/5 : very scarce		2/5 : scarce		3/5 : common		4 / 5 : abundant		5/5 : very abund.		undet.		regular		rather regular		irregular		undet.		horizontal		vertical		oblique		multidirectionn.		undet.		undet.	
1/4 : 2-5 %								0-2 mm																																	
2/4 : 5-15 %								2-5 mm																																	
3/4 : 15-40 %								> 5 mm																																	
4/4 : > 40 %																																									
i5) porosity distribution		i6) porosity connectivity																																							
k) living organisms and/or tracks		l1) structure type		sandy		grainy		indurated		cubic		undet.		l2) structure cohesion		m) structuration and proportions		n) other special features																							
		fibrous		granular		lamellar		nuciforme				0/3 : loose or unstable		biomacro: > 4 mm																											
		spongy		polyhedric		prismatic		fluffy				1/3 : friable or moderately stable		biomeso: 1-4 mm																											
		laminated		subpolyhedric		columnar		other				2/3 : coherent or stable		biomicro: < 1 mm																											
		coprogen		melted		wedge						3/3 : hard or highly stable		single grain				massive		undet.																					
o) texture		sand		silt		silty clay		p) adhesivity		q) compacity		r) plasticity		notes																											
loamy-sand		sandy clay loam		clay		0/3 : non sticky		0/3 : non compact		0/3 : non plastic																															
sandy-loam		sandy clay		sandy clay		1/3 : slightly sticky		1/3 : slightly compact		1/3 : slightly plastic																															
loam		clay loam		other		2/3 : sticky		2/3 : compact		2/3 : plastic																															
silt loam		silty clay loam				3/3 : very sticky		3/3 : very compact		3/3 : very plastic																															

Fiche pratique (légendes)

Humus forms description [terroforms] – captions

Hologenic horizons (1-20)

1) thickness

Horizon thickness, in millimeters [mm].

2) limit shape

Shape of the limit with the underlying horizon.

- linear Linear limit with few or no irregularities.
- wavy Wavy limit; width > depth.
- irregular Wavy limit; depth > width.
- broken (Or discontinuous) horizon consists of separates lens or pockets.
- undet. Undetermined.

3) transition

Transition with the underlying horizon, in millimetres [mm].

4) nature of the horizon

Description of the main components of the horizons.

5) OL age

Age of the OL horizon.

6) transfo.

Transformations of the recognisable remains.

- bleached Some recognisable remains are bleached.
- skel. Some recognisable remains are skeletonised.
- absence No bleaching or skeletonisation.

7) fragm.

Fragmentation of the recognisable remains.

- fragmented Some recognisable remains are fragmented.
- atomised Some recognisable remains are atomised (very fragmented).
- absence No atomised or fragmented.

8) cohesion

General cohesion of the hologenic horizon.

- coherent A dominant part of the horizon can be considered as coherent.
- glued A dominant part of the horizon can be considered as "glued".
- absence Absence of cohesion (non coherent).

9) org. m. nat.

Organic matter nature.

- feces Organic matter mainly composed of feces.
- veg. remains Organic matter mainly composed of vegetation remains.

10) rec. remains vol. [%]

Proportion of recognisable remains by volume (in percent, roots excluded).

11) hum. comp. vol. [%]

Proportion of humic components by volume (in percent, roots excluded).

Fiche pratique (légendes)

12) type

Horizon type

- OL "Horizon characterized by the accumulation of mainly leaves/needles, twigs and woody materials. Most of the original plant organs are easily discernible to the naked eye. Leaves and/or needles may be discoloured and slightly fragmented. Humic component amounts to less than 10% by volume; recognizable remains 10% and more, up to 100% in non-decomposed litter."
- OFzo "Horizon characterized by the accumulation of partly decomposed (i.e. fragmented, bleached, spotted, skeletonized) litter, mainly from transformed leaves/needles, twigs and woody materials, but without any entire plant organ. The proportion of humic component is 10% to 70% by volume. Decomposition is mainly accomplished by soil fauna (OFzo) ; Content in zoogenically transformed material: > 10% of the volume of the horizon, roots excluded. Slow decomposition is characterized by a partly decomposed matted layer, permeated by hyphae."
- OFnzo "Horizon characterized by the accumulation of partly decomposed (i.e. fragmented, bleached, spotted, skeletonized) litter, mainly from transformed leaves/needles, twigs and woody materials, but without any entire plant organ. The proportion of humic component is 10% to 70% by volume. Decomposition is mainly accomplished by cellulose-lignin decomposing fungi (OFnoz) ; Content in non-zoogenically transformed material: 90% or more of the volume of the horizon, roots excluded;. Slow decomposition is characterized by a partly decomposed matted layer, permeated by hyphae."
- OH "Horizon characterized by an accumulation of zoogenically transformed material, i.e. black, grey-brown, brown, reddish-brown well-decomposed litter, mainly comprised of aged animal droppings. A large part of the original structures and materials are not discernible, the humic component amounting to more than 70% by volume. OH differs from OF horizon by a more advanced transformation (fragmentation, humification, ...) due to the action of soil organisms."

13) structure

Horizon structure.

- hum. comp. vol. > - if humic component > recognizable remains
 - SP 0-2 "simili-poliedrica" < 2 millimeters
Flat faces, bounded by sharp edges and vertices.
Often well accommodated between them.
 - SP 2-20 "simili-poliedrica" 2-20 millimeters
Flat faces, bounded by sharp edges and vertices.
Often well accommodated between them.
 - SP 20+ "simili-poliedrica" > 20 millimeters
Flat faces, bounded by sharp edges and vertices.
Often well accommodated between them.
 - SG 0-2 "grumosa o similigrumosa" < 2 millimeters
Rounded faces, vertices and edges absent or very blunt.
Often large gaps separating partially vacuolar aggregates.
 - SG 2-20 "grumosa o similigrumosa" 2-20 millimeters
Rounded faces, vertices and edges absent or very blunt.
Often large gaps separating partially vacuolar aggregates.
 - SG 20+ "grumosa o similigrumosa" > 20 millimeters
Rounded faces, vertices and edges absent or very blunt.
Often large gaps separating partially vacuolar aggregates.

Fiche pratique (légendes)

• < rec. rem. - if recognizable remains > humic component

- MNO "simil-lamellare non compatta"
Plans are well separated and identified.
Material is not compact.
- MCO "simil-lamellare compatta"
Planes of separation are discontinuous.
Packed elements and very obvious compaction.

14) humidity

Humidity / visible moisture of the horizon.

- 0/6 : very dry Organic tissue break when bent or crushed.
- 1/6 : dry When wrung, material does not release color on the fingers.
- 2/6 : damp When wrung, material releases a little color on the palm of the hand.
- 3/6 : wet When wrung, material releases color on the palm.
- 4/6 : very wet When wrung, material releases color on the palm (~field capacity).
- 5/6 : bagnato Absence of visible free water, but wrung material released lot of water and colours the palm (above the field capacity).
- 6/6 : saturated Free water easily visible, even without wringing or rubbing the material.

15) resistance

Indicate the resistance to deformation (more rarely rupture) of a sample subjected to a compressive stress.

- Elastic Material deforms under stress, but returns to its original shape when pressure between the fingers ceases (resilience).
- Flexible Material deforms, does not break but doesn't return to its original shape when pressure between the fingers ceases.
- Persistent Material doesn't deform (or only under great pressure) and/or is brittle.

16) tactile sensation

- spongy Wet or saturated in water, is soft, resilient (elastic), and behaves like a sponge.
- muddy Wet, sticky and smooth, with the presence of very fine mineral particles.
- greasy Smooth and greasy, and (when wet or very humid) is easily worked, even if doesn't contain mineral particles.
- sandy Rough, scratch the fingers (presence of mineral granules larger than the very fine sand).
- leafy Characteristic feeling left by deciduous leaves in layers ("matted" aggregation).
- needle-like Characteristic feeling left by sharp materials such as conifer needles.
- mossy Feeling left by bryophytes with well-preserved tissue structure.
- fibrous Abundant vegetable waste from non-woody plants. Do not crumble when rubbed between the fingers.
- ligneous Residues of woody parts of plants (such as bark, large roots, etc.). Emits sape when very altered.
- crusty Rigid and brittle, usually when conditions are dry and very dry.
- silky Silky, air, light.

17) Munsell code

- how How it was measured on the field.
- value(s) Munsell Soil-Color Charts value(s): Hue, Value and Chroma.

18) mycelium

Abundance of mycelium.

- 0/2 Absence of mycelium.
- 1/2 Presence of mycelium.
- 2/2 Very abundant mycelium.

Fiche pratique (légendes)

19) roots

Approximate number of roots on a surface a 100 square centimeters.

- <1 & 1-2 mm - Concerning the roots with a diameter between 0 and 2 millimeters.
 - 0 or not visible No visible roots.
 - 1-9 From 1 to 9 roots.
 - 10-25 From 10 to 25 roots.
 - 25-200 From 25 to 200 roots.
 - > 200 More than 200 roots.
- 2-5, 5-10 & >10 mm - Concerning the roots with a diameter between 2 and more than 10 millimeters.
 - 0 or not visible No visible roots.
 - 1 One single visible root.
 - 2-5 From 2 to 5 roots.
 - > 5 More than 5 roots.

20) catena trofica

Concerning the visible tracks left by organisms in the horizon, when at least one specimen of the described "component" is identified.

- mycelium Presence of mycelium.
- acaro-tipo Presence of feces with a diameter < 1 millimeter; spherical or oval; well separated; no mineral elements embedded; rusty to brown (mites, springtails, Diptera larvae).
- enchitreide-tipo Presence of feces with a diameter between 0.05 and 0.2 millimeters; subspherical; well separated, wrinkled and generally well humified; with a certain amount of mineral granules of fine and very fine size; brown.
- artropode-tipo Presence of feces from 1 to 3 millimeters long (visible to the naked eye); oblong; well separated and well humified; presence of mineral granules; dark brown.
- lombrico-tipo Presence of feces in clusters of at least 3-5 millimeters or in chains of at least 5 millimeters, or feces in the soil surface ("turricules", vers anéciques) ; glomerular structure(s); spongy and wrinkled, well-humified; obvious mineral components, intimately linked to the organic components; brown or grayish-brown.
- rodents Presence of tunnel(s) dug by rodents.
- ants Presence of tunnel(s) and/or nest(s) of ants (or other social insects).
- earthworms Presence of earthworms tunnel(s).
- roots Presence of cavities left by roots, with roots remains.

Fiche pratique (légendes)

Organo-mineral horizons (a-r)**a) thickness**

Horizon thickness, in millimeters [mm].

b) limit

Shape of the limit with the underlying horizon.

- linear Linear limit with few or no irregularities.
- wavy Wavy limit, width > depth.
- irregular Wavy limit, depth > width.
- broken (Or discontinuous), horizon consists of separates lens or pockets.
- undet. Undetermined.

c) transition

Transition with the underlying horizon, in millimetres [mm].

d) org. matter

Organic matter abundance (using coloration and macroscopic features (naked eye)).

- 0/3 No detectable organic matter.
- 1/3 Organic matter slightly detectable.
- 2/3 Organic matter easily detectable.
- 3/3 Very abundant organic matter.

e) Munsell code

Measuring the horizon coloration using Munsell Soil-Color Charts (2009 Revision)

- e') How How it was measured on the field.
- e'') Value(s) Munsell Soil-Color Charts value(s): Hue, Value and Chroma.

f) pH

pH measured on the field (e.g. using the pH Hellige method).

g) HCl

Presence of carbonates detected in the soil, by using hydrochloric acid at a concentration of 10% and assesses the effervescence of the soil.

- 0/4 No reaction. Carbonates: ~ 0 %.
- 1/4 From indistinct to slightly audible. No reaction visible to the naked eye.
Carbonates: ~ 0.5 %.
- 2/4 From indistinct to moderately audible. From weak effervescence limited to individual grains to weak general effervescence visible under careful observation.
Carbonates: ~ 2 %.
- 3/4 Easily audible. Moderate effervescence, bubbles up to 3 mm in diameter.
Carbonates: ~ 5 %.
- 4/4 Easily audible. Strong general effervescence, bubbles everywhere, up to 7 mm in diameter, easily visible. Carbonates : ~ > 10 %.

h1) coarse fraction (CF)

Estimation of the visible coarse fraction (CF : mineral particles larger than 2 millimeters) in the horizon.

- total Total % of mineral particles larger than 2 millimetres within the horizon (visible surface).
- 2 – 20 mm % of total coarse fraction between 2 and 20 millimeters.
- 20 – 50 mm % of total coarse fraction between 20 and 50 millimeters.
- 50 – 200 mm % of total coarse fraction between 50 and 200 millimeters.
- > 200 mm % of total coarse fraction larger than 200 millimeters.

Fiche pratique (légendes)

h2) CF type, aspect

Type and/or aspect of the coarse fractions (origin(s), mineralogy, etc...).

h3) CF hardness

Hardness of the different coarse fractions.

- 0/2 Breakable with the hands.
- 1/2 Hammer needed, easily breakable.
- 2/2 Hammer needed, hardly breakable.

h4) CF sphericity

Level of sphericity of the different coarse fractions.

- 0/2 Flattened to flat.
- 1/2 Subspherical.
- 2/2 Spherical.

h5) CF angulosity

General shape of the different coarse fractions.

- 0/3 Rounded.
- 1/3 Subrounded.
- 2/3 Subangular.
- 3/3 Angular.

h6) CF coatings

If present, description of the coatings surrounding the coarse fractions.

i1) porosity %

Estimation of the visible porosity within the horizon.

- 0/4 : < 2% Very low porosity.
- 1/4 : 2-5 % Low porosity.
- 2/4 : 5-15 % Medium porosity.
- 3/4 : 15-40 % High porosity.
- 4/4 : > 40 % Very high porosity.

i2) porosity shape(s)

Description of the main shapes of the porosity.

i3) porosity orientation(s)

Description of the main orientation of the porosity (vertical, horizontal, multidirectional, ...).

i4) porosity mean diameter

Mean size of the visible pores, in millimetres.

i5) porosity distribution

Distribution type of the porosity (homogeneous, heterogeneous, in pockets, ...).

i6) porosity connectivity

Is there any connectivity within the porosity?

j) roots

Roots are considered differently according to their sizes (diameter).

Fiche pratique (légendes)

j1) roots abundance

Roots abundance class.

- 0/5 No roots.
- 1/5 Very scarce.
- 2/5 Scarce.
- 3/5 Common.
- 4/5 Abundant.
- 5/5 Very abundant.

j2) roots distribution

Roots distribution within the horizon.

- regular
- rather regular
- irregular

j3) roots orientation

Preferential orientation of the roots within the horizon.

- horizontal
- vertical
- oblique
- multidirectional

j4) roots localisation

Localisation of the roots within the horizon (homogeneous, heterogeneous, concentrated at a specific depth...).

j5) roots deviation

Is there any deviation of the roots? (deflected by rocks, dead wood, ...).

j6) roots health status

Are the roots healthy, necrotic, ...?

j7) roots nature/type

What's the nature and/or the type of the roots?

k) living organisms and/or tracks

Is there any living organisms and/or tracks or living organisms within the horizon?

l1) structure type

Structure type of the horizon.

- | | |
|-----------------|--------------------------|
| • sandy | • melted |
| • fibrous | • indurated |
| • spongy | • lamellar |
| • laminated | • prismatic |
| • coprogen | • columnar |
| • grainy | • wedge (or cuneiform) |
| • granular | • cubic |
| • polyhedric | • nuciforme |
| • subpolyhedric | • fluffy (microgranular) |

Fiche pratique (légendes)

l2) structure cohesion

Structure cohesion (dry state) within the horizon.

- | | |
|--------------------------------------|---|
| • 0/3 : loose or unstable | When isolated, structural units are reduced to elementary particles. |
| • 1/3 : friable or moderately stable | Structural units can be broken by pressure between the fingers (low-effort needed). |
| • 2/3 : coherent or stable | Structural units can be broken by pressure between the fingers (intermediate-effort needed). |
| • 3/3 : hard or highly stable | Structural units can be broken by pressure between the fingers (high-effort needed or no possible fragmentation). |

m) structuration and proportions

Relative proportions of different type of soil aggregates in the horizon (obtained by sieving on the field).

- | | |
|---------------------|---|
| • biomacro : > 4 mm | Proportion of biomacrostructured aggregates, in %. |
| • biomeso : 1-4 mm | Proportion of biomesostructured aggregates, in %. |
| • biomicro : < 1 mm | Proportion of biomicrostructured aggregates, in %. |
| • single grain | Horizon mainly composed of "single grain" particles (unbound loose consistence, presence of clean (uncoated) mineral grains). |
| • massive | Horizon with a massive structure. |

n) other special features

Is there any other special features within the horizon?

o) texture

Horizon texture.

- | | | |
|-------------------|--|---------------------------|
| • sand | sableux | sabbioso |
| • loamy-sand | sablo-limoneux | sabbioso franco |
| • sandy-loam | limono-sableux | franco sabbioso |
| • loam | limoneux | franco |
| • silt loam | limoneux fin
et limoneux fin argileux | franco limoso |
| • silt | limoneux très fin | limoso |
| • sandy clay loam | limono-argilo-sableux | franco sabbioso argilloso |
| • sandy clay | argilo-sableux | argilloso sabbioso |
| • clay loam | limono-argileux | franco argilloso |
| • silty clay loam | limono-argileux fin | franco limono argilloso |
| • silty clay | argilo-limoneux | argilloso limoso |
| • clay | argileux | argilloso |

p) adhesivity

Estimated by pressing a sample between thumb and index.

- | | |
|-------------------------|--|
| • 0/3 : non sticky | When pressure ceases, almost no material adheres to thumb or index. |
| • 1/3 : slightly sticky | When pressure ceases, the sample adheres to the fingers but can be detached with no trace. |
| • 2/3 : sticky | When pressure ceases, the sample adheres to the fingers, stretches slighter and tends to breaks instead than only be detached. |
| • 3/3 : very sticky | When pressure ceases, the sample strongly adheres to the fingers and stretch a lot. |

Fiche pratique (légendes)

q) compacity

Estimated by pressing a knife in the soil horizon.

- 0/3 : non compact Penetrates easily to the guard.
- 1/3 : slightly compact Slight effort required to move the knife to the desired depth.
- 2/3 : compact Incomplete knife penetration, even with considerable effort.
- 3/3 : very compact Penetration of the knife is only possible for a few millimetres.

r) plasticity

Plasticity is estimated by rolling a sample of moistened soil between the fingers into a cylindrical shape of about 3 millimeters of diameter.

- 0/3 : non plastic Not possible to form a cylindrical shape (diameter ~ 3 millimeters).
- 1/3 : slightly plastic Cylindrical shape breaks under its own weight.
- 2/3 : plastic Cylindrical shape breaks after a slight deformation.
- 3/3 : very plastic Cylindrical shape does not break, even with a strong deformation.

Roots (nbr for 100 cm²)		> 2 mm	0
		≤ 2 mm	0
«catenatrica»		mite type feces	
pH lab		4.54	
Mycellium abundance		0 / 2	
Resistance		elastic	
Humidity		1 / 6	
Munsell (hue / value / chroma)		7.5YR 5/3	
Tactile sensations		needle-like	
Structure		-	
Ratio recognisable remains / fine organic matter		100 – 90 / 0 – 10	
Cohesion		non-coherent	
Fragmentation		-	
Transformation		bleached	
Composed by		bark fragment, living moss, mycellium, twig fragment	
Horizon type	OL		

Transition: 3-5 mm		Transition: 5-10 mm	
Limite shape: wavy		Limite shape: wavy	
		arthropod feces, dry moss, mycellium, intact needles, small root, twig fragment, wood fragment	
		mycellium, mite type feces, enchytreid type feces, arthropod type feces	
		0	
		25 – 200	
		4.62	
		1 / 2	
		flexible	
		1 / 6	
		10YR 7/4	
		spongy, (sandy)	
		-	
		90 – 70 / 10 – 30	
		glued	
		fragmented to atomised	
		bleached to skeletonized	
		arthropod feces, dry moss, mycellium, intact needles, small root, twig fragment, wood fragment	
		OF	

Notes		Hydromorphy		Porosity		Roots		Mineral coarse fraction						
• Limite with the next horizon: - shape: irregular to wavy - transition: 0-20 mm • Healthy roots		-	Compacity	1 / 3	abundance	1 / 4	horizontal homogeneous distribution	oblique to vertical homogeneous distribution	alteration	angularity	sphericity	hardness	Categories % (in mm)	Total (%)
			orientation	-										
			median size	1.5 mm										
			> 5 mm	2 / 5										
2 – 5 mm	2 / 5													
0 – 2 mm	4 / 5													
														</



DYSMULL		46°21.630' N 010°53.279' E ± 7 m	SDG
Aspect: 334°N		Slope: 30°	
ID: N01F2 Station: N01			

Thickness (mm)	Max.	20	25	10
	Med.	12	15	7
Min.	10	10	5	

Horizon type	Structure				Underlying soil horizon
	ma-	me-	mi-	sg-	
A	40	50	10	-	

Roots (nbr for 100 cm ²)	> 2 mm	1
	≤ 2 mm	1 – 9
«catenatrotfica»	mycellum, mite type feces	
pH lab	4.46	
Mycellum abundance	1 / 2	
Resistance	elastic	
Humidity	1 / 6	
Munsell (hue / value / chroma)	7.5YR 7/4	
Tactile sensations	spongy, needle-like, moss	
Structure	-	
Ratio recognisable remains / fine organic matter	100 – 90 / 0 – 10	
Cohesion	coherent	
Fragmentation	-	
Transformation	-	
Composed by	cone fragment, herbaceous remains, living moss, mycellum intact needle, small root, large root, twig fragment (<i>L. decidua</i> , <i>P. abies</i>)	
Horizon type	10	
Transition: 3–5 mm		
Limite shape: wavy		
	0	
	10 – 25	
	mycellum, mite type feces, enchytreid type feces, arthropod type feces	
	4.70	
	1 / 2	
	elastic to flexible	
	1 / 6	
	10YR 7/4	
	spongy, mossy, fibrous	
	-	
	90 – 70 / 10 – 30	
	glued	
	fragmented to atomised	
	bleached to skeletonized	
	arthropod feces, mineral particle, dry moss, mycellum, needle fragment, small root, twig fragment	
	OF	
Transition: 0–3 mm		
Limite shape: wavy		
Notes		
• Limite with the next horizon: - shape: irregular to wavy • Transition: 0–20 mm • Many aggregates due to roots		
Hydromorphy		-
Compacity		1 / 3
abundance		1 / 4
orientation		-
median size		1.5 mm
> 5 mm		1 / 5
-		
2 – 5 mm		2 / 5
-		
0 – 2 mm		4 / 5
-		
Roots		
alteration		
-		
angularity		
2 / 3		
sphericity		
0 / 2		
hardness		
-		
Categories % (in mm)		
> 200		
22.5		
50 – 200		
27.5		
20 – 50		
36.5		
2 – 20		
13.5		
Total (%)		
11		
Mineral coarse fraction		
Munsell		
5YR 3/2		
HCl		
0 / 4		
pH		
lab		
4.71		
field		
4 to 5		
Organic matter abundance		
2 / 3		
Texture		
loam (+ sands)		
type		
granular		
cohesion		
-		
ma-		
20		
me-		
50		
mi-		
30		
sg-		
-		
ms-		
-		
Horizon type		
A		
Underlying soil horizon		



DYSMULL		46°21.640' N 010°53.273' E ± 6 m
ID: N01F3 Station: N01	Aspect: 344°N	Slope: 25°
SDG		

Thickness (mm)	Max.	20	30	90
	Med.	12	15	50
Min.	10	10	30	

Horizon type		A
Underlying soil horizon		

Roots (nbr for 100 cm²)	> 2 mm	0
	≤ 2 mm	0
«catenatrefica»		mite type feces
pH lab	4.87	
Mycellium abundance	0 / 2	
Resistance	elastic	
Humidity	1 / 6	
Munsell (hue / value / chroma)	10YR 5/3	
Tactile sensations	needle-like	
Structure	-	
Ratio recognisable remains / fine organic matter	100 – 90 / 0 – 10	
Cohesion	non-coherent	
Fragmentation	-	
Transformation	bleached	
Composed by	bark fragment, branch fragment, intact needle (<i>A. alba</i> , <i>P. abies</i> , <i>L. decidua</i>), stone	
Horizon type	OL	

Linite shape: wavy		Transition: 3-5 mm		
				mycellium, mite type feces, enchytrid type feces, lumbricidae type feces
				0
				0
				4.89
				2 / 2
				flexible
				1 / 6
				7.5YR 5/3
				spongy, needle like, fibrous
				-
				90 – 70 / 10 – 30
				coherent to glued
				fragmented
				bleached to skeletonized
				leaf fragment, mycellium, needle fragment (<i>A. alba</i> , <i>P. abies</i> , <i>L. decidua</i>)
				OF
Linite shape: wavy		Transition: 5-10 mm		

Mineral coarse fraction					Roots			Porosity		Notes																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																						
Categories % (in mm)					alteration	angularity	sphericity	hardness	abundance	orientation	median size	Hydromorphy	Compacity	Notes																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																		



DYSMULL		46°21.621' N 010°53.298' E ± 6 m
ID: N01M1 Station: N01	Aspect: 348°N	Slope: 30°

Thickness (mm)		Max.	Med.	Min.
		20	15	50
		10	5	42.5
		5	3	25

HCl		0 / 4		3/3	
pH	lab	5.26			
	field	4 to 5			
Organic matter abundance				2 / 3	
Texture		grainy to subpolyhedral			
type	cohesion	particular to loam	-		
ma-		30			
me-		50			
mi-		20			
sg-		-			
ms-		-			
Horizon type		A			
Underlying soil horizon					

Roots (nbr for 100 cm ²)	> 2 mm	0
	5-2 mm	0
«catena trofica» mites type feces	mycellum, mite type feces, enchytreid type feces	0
pH lab	5.56	5.12
Mycellium abundance	0/2	1/2
Resistance	elastic	elastic
Humidity	1/6	1/6
Munsell (hue / value / chroma)	7.5 YR 5/2	7.5 YR 7/3
Tactile sensations	needle- like, moss	spongy, needle-like, mossy
Structure	-	-
Ratio recognisable remains / fine organic matter	100 - 90 / 0 - 10	100 - 90 / 0 - 10
Cohesion	coherent	glued
Fragmentation	-	fragmented
Transformation	-	bleached
Composed by	cone fragment (P, abax), intact cone, flower fragment (coniferous), living moss, intact needle, twig fragment	flower fragment (coniferous), dry moss, mycellum, needle fragment
Horizo n type	OL	OL
Transition: 0-3 mm		
Limite shape: wavy		
Transition: 0-3 mm		
Limite shape: wavy		
Transition: 5-10 mm		
Limite shape: wavy		
Transition: 5-10 mm		
Limite shape: wavy		
Transition: 3-5 mm		
Limite shape: irregular (depth > width)		

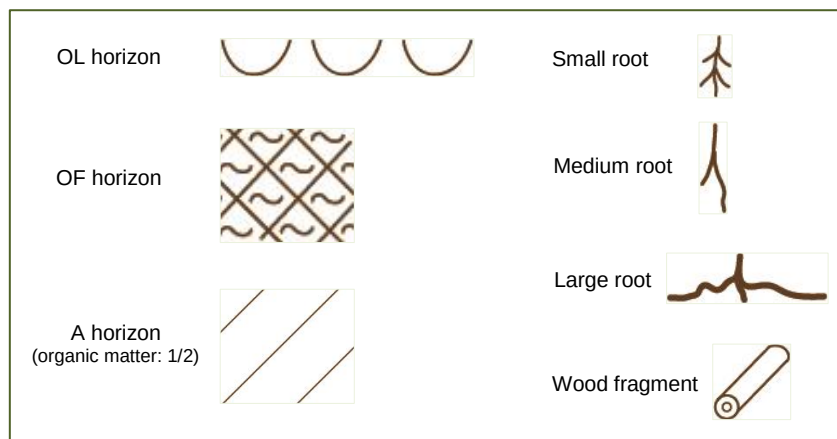
Notes	
• Limite with the next horizon: - shape: wavy - transition: 0-20 mm	
Hydromorphy	-
Compacity	1 / 3
Porosity	1 / 4
abundance	1 / 4
orientation	-
median size	1.5 mm
> 5 mm	0 / 5
Roots	2 / 5
2 - 5 mm	2 / 5
horizontal to oblique	3 / 5
0 - 2 mm	3 / 5
vertical	-
alteration	-
angularity	-
sphericity	-
hardness	-
Categories % (in mm)	-
> 200	-
50 - 200	-
20 - 50	-
2 - 20	-
Total (%)	< 1
Munsell	7.5 YR 3/4
HCl	0 / 4
pH	4.66
lab	4
field	4
Organic matter abundance	-
Texture	sandy to loam
type	granular to subpolyhedric
cohesion	-
ma-	-
me-	60
mi-	40
sg-	-
ms-	-
Horizon type	A
Underlying soil horizon	



EUMESOAMPHI	
46°21.618' N 010°53.298' E ± 7 m	SPG
Slope: 25°	Aspect: 356°N
ID: N01M2 Station: N01	

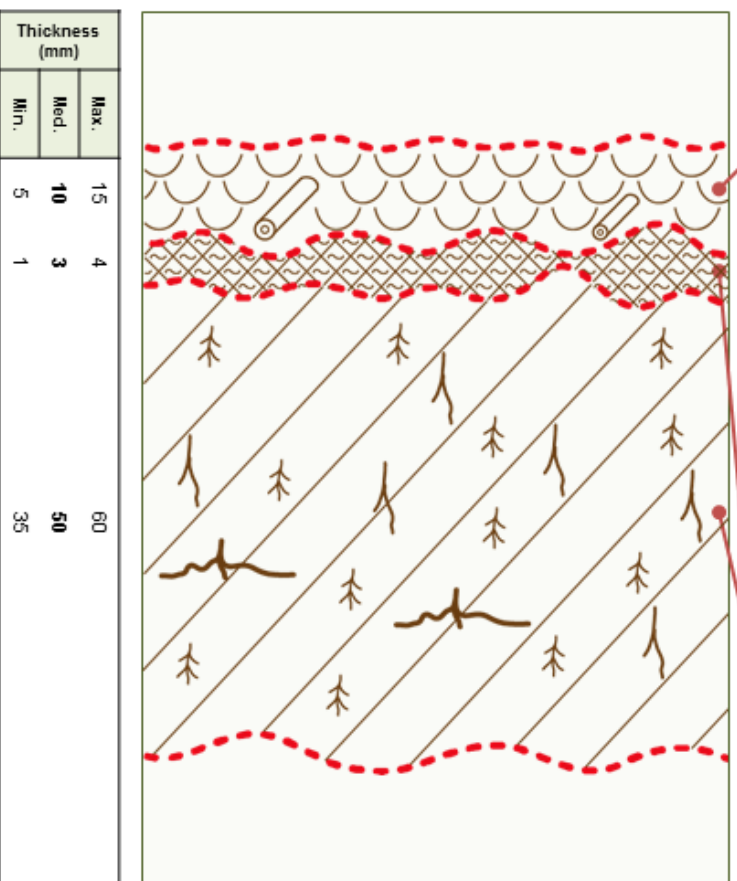
Thickness (mm)	
Max.	15
Med.	10
Min.	5
pockets	
Max.	60
Med.	25
Min.	20

Structure	
ma-	-
me-	60
mi-	40
sg-	-
ms-	-
Horizon type	A
Underlying soil horizon	



Roots (nbr for 100 cm ²)	> 2 mm	0	0
	≤ 2 mm	0	
«catenatrotrofica» mite type feces			mycelium, mite type feces, enchytrid type feces, arthropod type feces
pH lab	4.92	5.07	Transition: 0-3 mm
Mycelium abundance	0 / 2	1 / 2	flexible
Resistance	elastic	1 / 6	Transition: 5-10 mm
Humidity	1 / 6	7.5YR 2/2	Limite shape: wavy
Munsell (hue / value / chroma)	7.5YR 5/2	-	Mineral coarse fraction
Tactile sensations	needle-like, fibrous	spongy, fibrous	Roots
Structure	-	-	0 - 2 mm homogeneous distribution vertical 3 / 5
Ratio recognisable remains / fine organic matter	100 - 90 / 0 - 10	90 - 70 / 10 - 30	oblique to vertical homogeneous distribution
Cohesion	non-coherent	coherent to glued	alteration -
Fragmentation	-	fragmented	angularity 2 / 3
Transformation	bleached	bleached	sphericity 0 / 2
Composed by	living moss, dry moss, intact needle (<i>L. decidua</i> , <i>P. abies</i>), wood fragment	mineral particle, living moss, dry moss, needle fragment (<i>A. alba</i> , <i>P. abies</i> , <i>L. decidua</i>), intact needle (<i>A. alba</i> , <i>P. abies</i> , <i>L. decidua</i>), wood fragment	hardness 1.5 / 2
			Categories % (in mm)
Horizon type	OL	OF	> 200 -
		Total (%)	
		-	
		Munsell	
		7.5YR 4/3	
		HCl	
		0 / 4	
		pH	
		lab	
		5.05	
		field	
		4 to 5	
		Organic matter	
		abundance	
		1 / 3	
		Texture	
		sandy to loam	
		Structure	
		type	
		granular to sub-polyhedral	
		cohesion	
		-	
		ma-	
		10	
		me-	
		50	
		mi-	
		40	
		sg-	
		-	
		ms-	
		-	
		Horizon type	
		A	
		Underlying soil horizon	

ID: N01M3 Station: N01	46°21.622' N 010°53.285' E ± 15 m	DYSMULL
Aspect: 324°N	Slope: 35°	



Horizon type	A	Underlying soil horizon

Roots (nbr for 100 cm ²)	> 2 mm	0
	≤ 2 mm	0
«catenatrocica»		
pH lab	4.92	
Mycelium abundance	0 / 2	
Resistance	elastic to flexible to persistent	
Humidity	1 / 6	
Munsell (hue / value / chroma)	10 YR 6/3	
Tactile sensations	leafy, needle-like, lignous	
Structure	-	
Ratio recognisable remains / fine organic matter	100 / 0	
Cohesion	non-coherent	
Fragmentation	fragmented	
Transformation	bleached	
Composed by	bark fragment, intact cone (<i>L. decidua</i>), herbaceous remains (<i>V. myrtillus</i>), twig fragment (<i>L. decidua</i>)	
Horizon type	OL	
Limite shape: linear Transition: 0-3 mm 100 - 90 / 0 - 10 coherent fragmented bleached to skeletonized mycelium, mite type feces, arthropod type feces 5.16 1 / 2 elastic 2 / 6 7.5 YR 3/2 spongy, needle-like, fibrous 0 1 - 9		
Limite shape: wavy Transition: 3-5 mm 70 - 30 / 30 - 70 glued fragmented to atomised bleached to skeletonized mycelium 4.91 2 / 2 flexible 1 / 6 7.5 YR 5/2 spongy, fibrous 2 - 5 10 - 25		
Limite shape: wavy Transition: 3-5 mm		
Mineral coarse fraction alteration angularity sphericity hardness Categories % (in mm) > 200 50 - 200 20 - 50 2 - 20 Total (%) 1.5		
Roots 2 - 5 mm horizontal to oblique homogeneous distribution 0 - 2 mm horizontal to oblique homogeneous distribution		
Porosity abundance orientation median size 0.5 mm 0.5 mm		
Hydromorphy Compactivity abundance		
Notes • Limite with the next horizon: - shape: broken to wavy - transition: direct contact to 0-20 mm • Healthy roots		



ID: N02M3 Station: N02	46°24.318' N 010°48.511' E ± 3 m	DYSMODER
Aspect: 356°N	Slope: 20°	

Thickness (mm)	Max.	40	25	30	15
	Med.	10	8	20	6.5
Min.		5	5	15	5

Munsell	10YR3/2					
HCl	0 / 4					
pH	lab	-				
	field	4				
Organic matter abundance			1 / 3			
Texture	silt loam					
Structure	type	granular to grainy				
		cohesion	-			
	ma-		-			
	me-		-			
	mi-	100				
sg-	-					
ms-	-					
Horizon type	AE					
Underlying s oil horizon						

Horizon type	OL	Roots (nbr for 100 cm²)		0
		> 2 mm	≤ 2 mm	
		mycelium, mite type feces, arthropod type feces		
		pH lab 4.59		
		Mycelium abundance 1 / 2		
		Resistance elastic to persistent		
		Humidity 0.5 / 6		
		Munsell (hue / value / chroma) 2.5Y 7/3		
		Tactile sensations needle-like, mossy, fibrous, (lignous), (crusty)		
		Structure -		
		Ratio recognisable remains / fine organic matter 100 - 90 / 0 - 10		
		Cohesion non-coherent		
		Fragmentation -		
		Transformation bleached		
		Composed by bud fragment, flower fragment (coniferous), herbaceous remains, mineral particle, dry moss, mycelium, mycelial cord, intact needle (P. abies, L. decidua) seed, sporange, twig fragment		
		Transition: 3-5 mm		
		Limite shape: linear		
		1		
		> 200		
		mycelium, mite type feces, enchytrid type feces		
		4.76		
		1 / 2		
		flexible		
		1 / 6		
		10YR 4/3		
		spongy, fibrous		
		-		
		70 - 30 / 30 - 70		
		coherent to glued		
		atomised to fragmented		
		bleached to skeletonized		
		bud fragment, arthropod feces, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root		
		Transition: 5-10 mm		
		2 - 5		
		25 - 200		
		mycelium, mite type feces, enchytrid type feces		
		3.82		
		1 / 2		
		flexible		
		2 / 6		
		7.5YR 2.5/2		
		greasy, silky		
		(sub)rounded faces: > 2 mm		
		10 - 0 / 90 - 100		
		coherent		
		atomised		
		-		
		arthropod feces, mineral particle, mycelium, small root, large root, twig fragment (coniferous), wood fragment		
		Transition: 3-5 mm		
		Limite shape: irregular (depth > width) to wavy		
		Notes		
		• Limite with the next horizon: -shape: wavy -transition: 20-40 mm • healthy to necrosed roots (larger roots) • Presence of coil		
		Hydromorphy		
		-		
		Compacity		
		1 / 3		
		Porosity		
		abundance		
		1 / 4		
		orientation		
		-		
		median size		
		1 mm		
		> 5 mm		
		0 / 5		
		Roots		
		2 - 5 mm		
		1 / 5		
		horizontal to oblique homogeneous distribution		
		0 - 2 mm		
		2 / 5		
		horizontal to oblique homogeneous distribution		
		alteration		
		2 / 3		
		angularity		
		2 / 3		
		sphericity		
		0 / 2		
		hardness		
		0.5 / 2		
		Categories % (in mm)		
		> 200		
		-		
		50 - 200		
		-		
		20 - 50		
		25		
		2 - 20		
		75		
		Total (%)		
		11		
		Mineral coarse fraction		
		Munsell		
		7.5YR		



DYSMODER		46°24.136' N 010°48.783' E ± 4 m	SD
Aspect: 0°N		Slope: 30°	
ID: N03G1 Station: N03			

Thickness (mm)		Max.	Med.	Min.
30		30	20	10
50		50	30	20
60		60	50	30
50		50	30	20

Structure		Horizon type	Underlying soil horizon
ma-		-	AE
me-		40	
mi-		60	
sg-		-	
ms-		-	

Roots (nbr for 100 cm ²)	> 2 mm	0
	≤ 2 mm	0
«catena trofica» mycelium		
pH lab	4.01	
Mycelium abundance	1 / 2	
Resistance	elastic to persistent	
Humidity	0.5 / 6	
Munsell (hue / value / chroma)	10 YR 5/2	
Tactile sensations	needle-like, mossy, fibrous, lignous, crusty	
Structure	-	
Ratio recognisable remains / fine organic matter	100 / 0	
Cohesion	non-coherent	
Fragmentation	fragmented	
Transformation	bleached	
Composed by		
Horizon type	OL	OF
bark fragment, cone fragment, vertebrate feces, flower fragment (coniferous), herbaceous remains, dry moss, needle fragment, twig fragment (L. decidua)		
Transition: 3-5 mm		
mycelium, mite type feces		
4.20		
1 / 2		
flexible		
1 / 6		
10 YR 6/1		
spongy, needle-like, fibrous, (rough), (mossy)		
-		
90 - 70 / 10 - 30		
glued		
fragmented to atomised		
bleached to skeletonized		
bark fragment, bud fragment, arthropod feces, herbaceous remains, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root		
Transition: 3-5 mm		
mycelium, mite type feces		
3.44		
1 / 2		
flexible		
1 / 6		
10 YR 3/3		
spongy, fibrous, (lignous)		
(sub) rounded faces; > 2 mm		
70 - 30 / 30 - 70		
coherent		
fragmented to atomised		
bleached to skeletonized		
bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment (coniferous), herbaceous remains, dry moss, mycelium, small root, large root		
Transition: 3-5 mm		
Limites shape: irregular (depth > width)		
Limites shape: wavy		
Limites shape: linear		
OH		
OF		
OL		
Notes		
• Limite with the next horizon; - shape: linear to wavy - transition: 0-20 mm • Healthy to necrosed roots • Presence of coil		
Hydromorphy		
-		
Compacity		
0 / 3		
Porosity		
abundance		
1 / 4		
orientation		
-		
median size		
1 mm		
Roots		
> 5 mm		
2 / 5		
horizontal heterogeneous distribution		
2 - 5 mm		
2 / 5		
oblique homogeneous distribution		
0 - 2 mm		
3 / 5		
vertical homogeneous distribution		
alteration		
1 / 3		
angularity		
2 / 3		
sphericity		
0 / 2		
hardness		
1 / 2		
Categories % (in mm)		
> 200		
-		
50 - 200		
35		
20 - 50		
20		
2 - 20		
45		
Total (%)		
7.5		
Munsell		
10 YR 3/2		
HCl		
1 / 4		
pH		
lab		
3.65		
field		
4		
Organic matter abundance		
1 / 3		
Texture		
clay loam		
Structure		
type		
polyhedic to subpolyhedic		
cohesion		
1 / 3		
ma-		
10		
me-		
50		
mi-		
40		
sg-		
-		
ms-		
-		
Horizon type		
Ae		
Underlying soil horizon		



DYSMODER (folic)		46°24.126' N 010°48.786' E ± 5 m	SD
Aspect: 10°N		Slope: 30°	
ID: N03M1 Station: N03			

Thickness (mm)	Max.	30	35	160	50
	Med.	15	25	120	25
Min.	5	10	110	20	

Horizon type		Ae	
Underlying soil horizon			

Horizon type	OL	Roots (nbr for 100 cm ²)		> 2 mm	0	Transition: 0-3 mm									
		≤ 2 mm		0											
«catena trofica»		mycelium		mycelium, mite type feces											
pH lab		4.14		4.08											
Mycelium abundance		1 / 2		2 / 2											
Resistance		elastic to persistent		flexible											
Humidity		0.5 / 6		1 / 6											
Munsell (true / value / chroma)		10 YR 5/3		10 YR 6/3											
Tactile sensations		needle-like, mossy, fibrous, lignous, crusty		spongy, mossy, fibrous											
Structure		-		-											
Ratio recognisable remains / fine organic matter		100 % 0		90 – 70 % 10 – 30											
Cohesion		non-coherent		glued											
Fragmentation		fragmented		fragmented to atomised											
Transformation		bleached		bleached to skeletonized											
Composed by		bark fragment, bud fragment, cone fragment (<i>P. abies</i>), intact cone (<i>P. abies</i>), flower fragment (coniferous), leaf fragment (<i>N. myrtillus</i>), intact leaf (<i>N. myrtillus</i>), dry moss, mycelium, intact needle, twig fragment (<i>L. decidua</i>)													
		Limite shape: wavy													
OF	Transition: 0-3 mm														
	0														
	10 – 25														
	4.08														
	2 / 2														
	flexible														
	1 / 6														
	10 YR 6/3														
	spongy, mossy, fibrous														
	-														
OF	Transition: 3-5 mm														
	2 – 5														
	25 – 200														
	mycelium, mite type feces														
	3.49														
	1 / 2														
	flexible														
	1 / 6														
	5 YR 3/3														
	spongy, fibrous														
-															
OF	Transition: -														
	90 – 70 % 10 – 30														
	coherent														
	atomised														
	bleached to skeletonized														
	bud fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment (coniferous), mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root														
	Limite shape: wavy														
	OH	Transition: 5-10 mm													
		1													
		10 – 25													
mycelium, mite type feces															
3.45															
1 / 2															
flexible															
2 / 6															
10 YR 2/2															
rough, (spongy)															
(sub) rounded faces, 2-20 mm															
10 – 0 % 90 – 100															
coherent															
atomised															
skeletonized															
arthropod feces, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment															
Limite shape: broken to irregular (depth > width)															

Notes	
• Limite with the next horizon: - shape: wavy - transition: 0-20 mm	
Hydromorphy	
-	
Porosity	
Compacity	
1 / 3	
abundance	
0 / 4	
orientation	
-	
median size	
-	
Roots	
> 5 mm	
1 / 5	
horizontal heterogeneous distribution	
2 - 5 mm	
3 / 5	
oblique homogeneous distribution	
0 - 2 mm	
4 / 5	
Mineral coarse fraction	
Categories % (in mm)	
> 200	
-	
50 - 200	
5	
20 - 50	
25	
2 - 20	
70	
Total (%)	
32.5	
Munsell	
10YR 5.5/3	
HCl	
0 / 4	
pH	
lab	
3.70	
field	
4	
Organic matter abundance	
0 / 3	
Texture	
loam	
Structure	
type	
polyhedic to particular	
cohesion	
0 / 3	
ma-	
5	
me-	
42.5	
mi-	
52.5	
sg-	
-	
ms-	
-	
Horizon type	
u	
Underlying soil horizon	



HEMMODER	
46°24.119' N 010°48.786' E ± 5 m	SD
ID: N03M2 Station: N03	Aspect: 0°N
Slope: 25°	

Thickness (mm)	
Max.	25
Med.	10
Min.	6
Max.	25
Med.	15
Min.	10
Max.	40
Med.	30
Min.	0
Max.	55
Med.	0
Min.	15
Max.	20
Med.	15
Min.	10

Horizon type	
u	
Underlying soil horizon	

Roots (nbr for 100 cm ²)	> 2 mm	0
	≤ 2 mm	0
«catenatrotica» mycelium		
pH lab	4.53	
Mycelium abundance	1 / 2	
Resistance	elastic to persistent	
Humidity	0.5 / 6	
Munsell (hue / value / chroma)	10YR 6/3	
Tactile sensations	needle-like, mossy, fibrous, lignous, crusty	mycelium, mite type feces, arthropod type feces
Structure	-	90 – 70 / 10 – 30
Ratio recognisable remains / fine organic matter	100 / 0	coherent
Cohesion	non-coherent	fragmented to atomised
Fragmentation	fragmented	bleached
Transformation	bleached	
Composed by intact cone (<i>L. decidua</i> , <i>P. abies</i>), flower fragment (coniferous), herbaceous remains, mineral particle, dry moss, Mycelium, twig fragment (<i>L. decidua</i> , <i>P. abies</i>), wood fragment (<i>L. decidua</i>)		
Horizon type	OL	OF
Transition: 0-3 mm		Transition: 5-10 mm
Limite shape: wavy		Limite shape: wavy



HEMMODER		46°24.128' N 010°48.788' E ± 4 m	
ID: N03M3 Station: N03	Aspect: 0°N	Slope: 35°	
		SPD	
30	20	70	Max.
20	10	40	Med.
10	5	10	Min.
		Thickness (mm)	
		Horizon type	A
		Underlying soil horizon	
		Structure	
		pH	
		Munsell	
		HCl	
		pH	
		Organic matter abundance	
		Texture	
		Type	
		cohesion	
		ma-	
		me-	
		mi-	
		sg-	
		ms-	

Roots (nbr for 100 cm ²)		> 2 mm	0
		≤ 2 mm	0
«catenatrotrofica»			
pH lab		-	
Mycelium abundance		0 / 2	
Resistance		elastic	
Humidity		1 / 6	
Munsell (hue / value / chroma)		2.5YR 7/4	
Tactile sensations		fibrous	
Structure		-	
Ratio recognisable remains / fine organic matter		100 – 90 / 0 – 10	
Cohesion		non-coherent	
Fragmentation		-	
Transformation		bleached	
Composed by		branch fragment, intact cone (<i>L. decidue</i>), arthropod feces, herbaceous remains, mineral particle, intact needle, small root	
Horizon type	OL		
Transition: 3-5 mm		Transition: 5-10 mm	
Limite shape: wavy		Limite shape: wavy	
mite type feces		mite type feces	
-		-	
0 / 2		0 / 2	
elastic		elastic	
2 / 6		2 / 6	
7.5YR 2.5/3		7.5YR 2.5/3	
spongy, fibrous		spongy, fibrous	
-		-	
70 – 30 / 30 – 70		70 – 30 / 30 – 70	
coherent to glued		coherent to glued	
fragmented to atomised		fragmented to atomised	
bleached		bleached	
bud fragment, arthropod feces, herbaceous remains, mineral particle, needle fragment, small root		bud fragment, arthropod feces, herbaceous remains, mineral particle, needle fragment, small root	
OF		OF	
Transition: 5-10 mm		Transition: 5-10 mm	
Limite shape: wavy		Limite shape: wavy	
Notes		Notes	
Hydromorphy		-	
Compacity		1 / 3	
abundance		0 / 4	
orientation		-	
median size		0.5 mm	
> 5 mm		0 / 5	
-		-	
2 – 5 mm		1 / 5	
vertical		vertical	
homogeneous distribution		homogeneous distribution	
0 – 2 mm		4 / 5	
homogeneous distribution		homogeneous distribution	
alteration		1 / 3	
angularity		2 / 3	
sphericity		0 / 2	
hardness		1 / 2	
Categories % (in mm)		Categories % (in mm)	
> 200		20	
50 – 200		20	
20 – 50		20	
2 – 20		40	
Total		5	



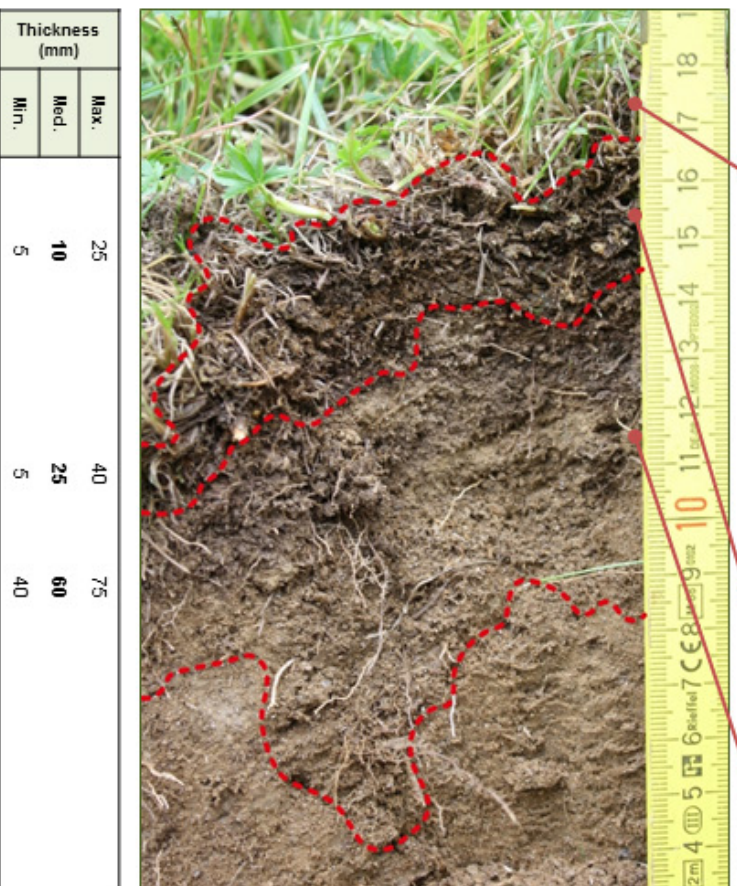
HEMMODER		46°22.817' N 010°46.609' E ± 3 m	SDG
Aspect: 40°N		Slope: 15°	
ID: N04D2 Station: N04			

30	55	40	Max.
15	25	25	Med.
10	12	15	Min.
Thickness (mm)			

Munsell		5YR2.5/1	
HCl		1 / 4	
pH	lab	-	
	field	4	
Organic matter abundance		2 / 3	
Texture		silt clay	
Structure		type	granular
		cohesion	2 / 3
		ma-	25
		me-	40
		mi-	35
		sg-	-
		ms-	-
Horizon type		A	
Underlying soil horizon			

Roots (nbr for 100 cm ²)		> 2 mm	0
		≤ 2 mm	0
«catenatrocica» -			
pH lab		-	
Mycelium abundance		0 / 2	
Resistance		elastic	
Humidity		1 / 6	
Munsell (hue / value / chroma)		10YR 5/3	
Tactile sensations		spongy, fibrous	
Structure		-	
Ratio recognisable remains / fine organic matter		100 – 90 / 0 – 10	
Cohesion		non-coherent	
Fragmentation		fragmented	
Transformation		bleached	
Composed by		bark fragment, branch fragment, arthropod feces, vertebrate feces, gravel, herbaceous remains, mineral particle, needle fragment, intact needle	
Horizon type	OL		
		Limite shape: wavy	
		Transition: 3-5 mm	
		mite type feces	
		-	
		0 / 2	
		elastic	
		1 / 6	
		10YR 6/3	
		spongy, fibrous	
		-	
		90 – 70 / 10 – 30	
		glued	
		fragmented	
		bleached	
		bud fragment, arthropod feces, herbaceous remains, mineral particle, small root	
		Limite shape: broken to wavy	
		Transition: 5-10 mm	
Notes			
• Limite with the next horizon: - shape: wavy - transition: 0-20 mm • Healthy roots			
Hydromorphy		-	
Compacity		1 / 3	
abundance		0 / 4	
orientation		-	
median size		0.5 mm	
> 5 mm		1 / 5	
homogeneous distribution		oblique	
2 – 5 mm		1 / 5	
homogeneous distribution		vertical	
0 – 2 mm		4 / 5	
homogeneous distribution		vertical	
alteration		1 / 3	
angularity		2 / 3	
sphericity		0 / 2	
hardness		1 / 2	
Categories % (in mm)		-	
> 200		20	
50 – 200		40	
20 – 50		40	
2 – 20		40	
Total		5	

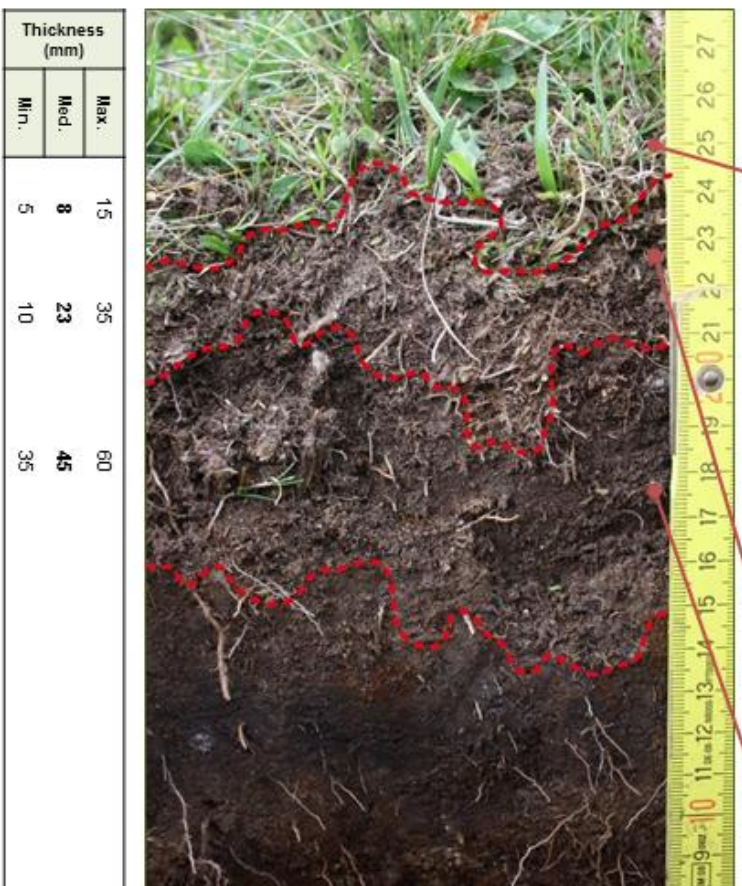
ID: N04D3 Station: N04	46°22.818' N 010°46.618' E ± 3 m	HEMMODER
Aspect: 52°N	Slope: 10°	



Thickness (mm)		Max.	Med.	Min.
		25	40	75
		10	25	60
		5	5	40

Roots (nbr for 100 cm ²)	> 2 mm	0
	≤ 2 mm	0
«catenatrotrofica»	-	mycelium, mite type feces, enchytreid type feces
pH lab	-	-
Mycelium abundance	0 / 2	1 / 2
Resistance	elastic	flexible
Humidity	1 / 6	2 / 6
Munsell (hue / value / chroma)	10YR 7/2	10YR 5/2
Tactile sensations	spongy, rough, mossy	spongy, rough, fibrous
Structure	-	-
Ratio recognisable remains / fine organic matter	100-90 / 0-10	90-70 / 10-30
Cohesion	coherent	coherent
Fragmentation	fragmented	fragmented to atomised
Transformation	bleached	bleached
Composed by	herbaceous remains, mineral particle, dry moss	arthropod feces, herbaceous remains, mineral particle, dry moss, mycelium needle fragment, small root, seed, twig fragment
Horizon type	OL	OF
Transition: 3-5 mm		Transition: 5-10 mm
Limite shape: wavy		Limite shape: wavy
0		25-200

HEMMODER	46°22.757' N 010°46.532' E ± 3 m	SPG
Aspect: 342°N	Slope: 15°	ID: N04G1 Station: N04



Munsell		7.5YR 3/2
HCl		1 / 4
pH		-
lab	field	4
Organic matter abundance		2 / 3
Texture		loam
type		(micro)granular
cohesion		1 / 3
ma-	me-	25
mi-	ms-	40
sg-	ms-	35
ms-	ms-	-
Horizon type		A
Underlying soil horizon		

Munsell		7.5YR3/2	
HCl		1 / 4	
pH			
lab		-	
field		4	
Organic matter abundance		2 / 3	
Texture		loam	
type		(micro)granular	
cohesion		1 / 3	
ma-		25	
me-		40	
mi-		35	
sg-		-	
ms-		-	
Horizon type	A		
Underlying soil horizon			

Roots (nbr for 100 cm ²)	> 2 mm	0
	≤ 2 mm	0
«catenatrefica»		
pH lab	-	-
Mycelium abundance	0 / 2	0 / 2
Resistance	flexible	flexible
Humidity	1 / 6	1 / 6
Munsell (hue / value / chroma)	7.5YR 7/2	2.5Y 7/3
Tactile sensations	fibrous	fibrous
Structure	-	-
Ratio recognisable remains / fine organic matter	100 – 90 / 0 – 10	90 – 70 / 10 – 30
Cohesion	non-coherent	coherent
Fragmentation	fragmented	fragmented to atomised
Transformation	bleached	bleached
Composed by		
herbaceous remains (<i>Nardus stricta</i>), dry moss, Mycelium, needle fragment, twig fragment		
arthropod feces, herbaceous remains, mineral particle, dry moss, needle fragment, seed		
mycelium, mite type feces, enchytreid type feces, arthropod type feces		
mycelium, mite type feces, enchytreid type feces, arthropod type feces		
7.5YR 5/3		
spongy, mossy, fibrous		
70 – 30 / 30 – 70		
glued		
fragmented to atomised		
bleached		
arthropod feces, herbaceous remains, leaf fragment, mineral particle, mycelium, small root, large root		
Limite shape: wavy		
Transition: 3-5 mm		
Limite shape: broken to wavy		
Transition: 3-5 mm		
Limite shape: wavy		
Transition: 10-20 mm		
Notes		
• Limite with the next horizon: - shape: wavy - transition: 0-20 mm • Healthy roots		
Hydromorphy		
-		
Compacity		
1 / 3		
Porosity		
abundance		
0 / 4		
orientation		
-		
median size		
0.5 mm		
> 5 mm		
0 / 5		
Roots		
2 – 5 mm		
1 / 5		
homogeneous distribution		
vertical		
0 – 2 mm		
4 / 5		
homogeneous distribution		
vertical		
alteration		
2 / 3		
angularity		
2 / 3		
sphericity		
0 / 2		
hardness		
0 / 2		
Categories % (in mm)		
> 200		
-		
50 – 200		
-		
20 – 50		
-		
2 – 20		
100		
Total		
1		
Mineral coarse fraction		
Munsell		
5YR 2.5/2		
HCl		
1 / 4		
pH		
lab		
-		
field		
4		
Organic matter abundance		
2 / 3		
Texture		
clay loam		
type		
granular		
cohesion		
2 / 3		
ma-		
10		
me-		
40		
mi-		
50		
sg-		
-		
ms-		
-		
Horizon type		
A		
Underlying soil horizon		

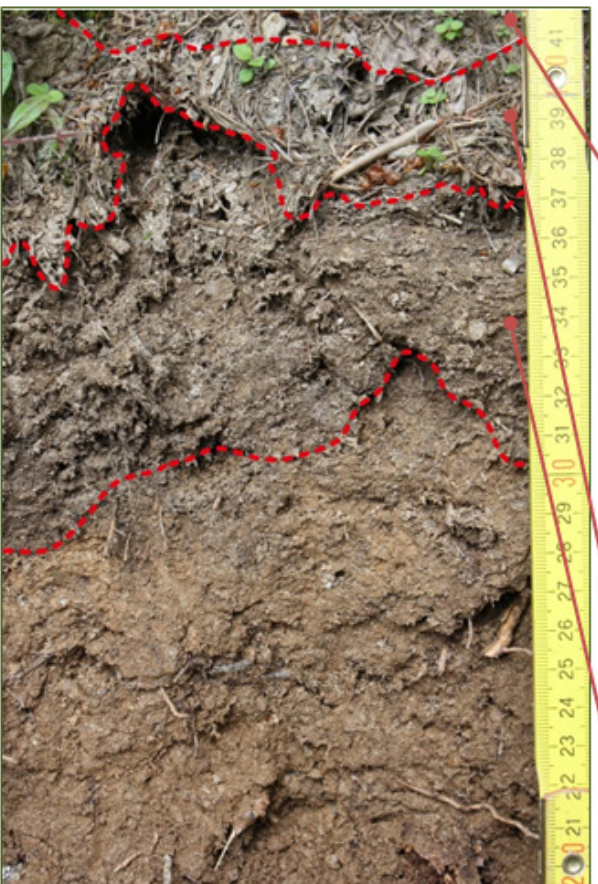


HEMMODER		46°22.752' N 010°46.551' E ± 3 m
ID: N04G3 Station: N04	Aspect: 46°N	Slope: 20°

Thickness (mm)		Max.	Med.	Min.
		30	25	10
		20	10	5
		30	20	10
		50	40	30

Structure		Horizon type
ma-		A
me-		
mi-		
sg-		
ms-		
Underlying soil horizon		

Roots (nbr for 100 cm²)		> 2 mm	0
		≤ 2 mm	0
«catenatrotfica»		-	mycellium, mite type feces, lumbricidae type feces
pH lab		5.66	
Mycellium abundance		0 / 2	
Resistance		persistant	
Humidity		0 / 6	
Munsell (true / value / chroma)		10YR 6/2	
Tactile sensations		rough, leafy, needle-like, crusty	
Structure		-	
Ratio recognisable remains / fine organic matter		100 – 90 / 0 – 10	
Cohesion		non-coherent	
Fragmentation		-	
Transformation		bleached	
Composed by		vertebrate feces, flower fragment (<i>C. avelanae</i>), leaf fragment (<i>C. avelanae</i>), mineral particle, intact needle, twig fragment	
Horizon type	OL		
		Transition: 0-3 mm	
Limite shape: linear			
		1	
		25 – 200	
		5.65	
		1 / 2	
		flexible	
		1 / 6	
		10YR 4/3	
		spongy, rough, fibrous	
		-	
		70 – 30 / 30 – 70	
		coherent	
		fragmented to atomised	
		bleached to skeletonized	
		bud fragment, arthropod feces, herbaceous remains, leaf fragment, mineral particle, alive moss, mycellium, needle fragment, small root, large root	
		OF	
		Transition: 10-20 mm	
Limite shape: irregular (depth > width)			
Notes			
• Limite with the next horizon: - transition: 20-40 mm			
Hydromorphy		-	
Compacity		-	
abundance		1 / 4	
orientation		oblique to vertical	
median size		2 mm	
> 5 mm		2 / 5	
horizontal to oblique homogeneous distribution			
2 – 5 mm		2 / 5	
oblique to vertical multidirectional			
0 – 2 mm		4 / 5	
oblique to vertical homogeneous distribution			
alteration		-	
angularity		2 / 3	
sphericity		0 / 2	
hardness		-	
> 200		-	
50 – 200		-	
20 – 50		-	
2 – 20		-	
Total (%)		-	

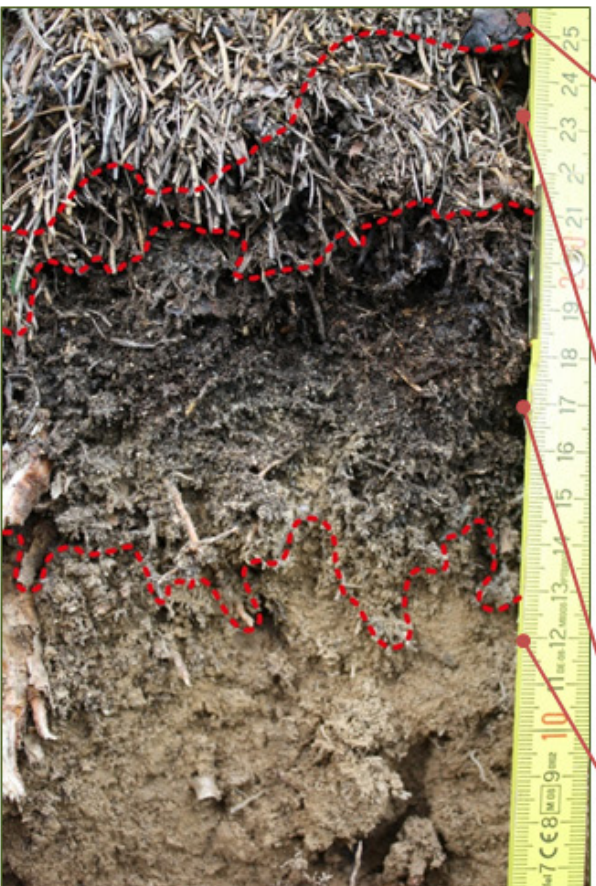


ID: S06G1 Station: S06	46°19.420' N 010°48.851' E ± 4 m	DYSMULL «colluvic»
Aspect: 194°N	Slope: 35°	

-	45	50	Max.
dis	15	27.5	Med.
-	8	20	Min.
Thickness (mm)			

Horizon type	Structure				Underlying soil horizon
	type	granular	cohesion	-	
	ma-	50			
	me-	30			
	mi-	20			
	sg-	-			
	ms-	-			

Roots (nbr for 100 cm²)	> 2 mm	0
	≤ 2 mm	0
«catenatrotica»	mycelium, mite type feces	
pH lab	5.00	
Mycelium abundance	1 / 2	
Resistance	elastic	
Humidity	1 / 6	
Munsell (hue / value / chroma)	6YR 7/4	
Tactile sensations	rough, needle-like	
Structure	-	
Ratio recognisable remains / fine organic matter	100 – 90 / 0 – 10	
Cohesion	non-coherent	
Fragmentation	fragmented	
Transformation	bleached	
Composed by	bark fragment, bud fragment, cone fragment (<i>P. abies</i>), intact cone (<i>P. abies</i>), flower fragment (coniferous), herbaceous remains, mineral particle, mycelium, intact needle (<i>P. abies</i>), twig fragment	
Horizon type	OL	
Transition: 0-3 mm		
Limite shape: wavy		
OF	0	
	1 – 9	mycelium, mite type feces, enchytreid type feces
OH	1	mycelium, mite type feces, arthropod type feces
	25 – 200	
Transition: 0-3 mm		
Limite shape: irregular (depth > width) to wavy		
OH	5.55	
	1 / 2	
OH	flexible	
	1 / 6	
OH	10YR 2/2	
	silky, (spongy) (sub)rounded faces > 2mm	
OH	10 – 0 / 90 – 100	
	coherent	
OH	atomised	
	-	
Transition: 3-5 mm		
Limite shape: irregular (depth > width)		
Notes		
-		
Hydro-morphy		
-		
Compacity		
1 / 3		
Porosity		
abundance		
orientation		
median size		
1.5 mm		
> 5 mm		
1 / 5		
Roots		
2 – 5 mm		
2 / 5		
0 – 2 mm		
4 / 5		
-		
Mineral coarse fraction		
Categories % (in mm)		
> 200		
50 – 200		
20 – 50		
2 – 20		
Total (%)		
-		
Munsell		
-		
HCl		
-		
pH		
lab		
field		
-		
Organic matter abundance		
0 / 3		
Texture		
loamy sand		
Structure		
type		
-		
cohesion		
-		
ma-		
-		
me-		
-		
mi-		
-		
Horizon type		
AE		
Underlying soil horizon		



ID: S06G2 Station: S06	SPG 46°19.416' N 010°48.863' E ± 7 m	PACHYAMPHI folic (albic)
Aspect: 200°N	Slope: 34°	

Thickness (mm)	Max.	Med.	Min.
	7	5	3
	12	5	3
	110	47.5	30

Horizon type	AE
Underlying soil horizon	

Roots (nbr for 100 cm ²)	> 2 mm	0
	≤ 2 mm	0
«catenatrotica»	mycelium, mite type feces	
pH lab	5.06	
Mycelium abundance	1 / 2	
Resistance	persistent	
Humidity	0 / 6	
Munsell (hue / value / chroma)	7.5YR 5/3	
Tactile sensations	rough, needle-like, crusty	
Structure	-	
Ratio recognisable remains / fine organic matter	100 – 90 / 0 – 10	
Cohesion	non-coherent	
Fragmentation	fragmented	
Transformation	-	
Composed by	bark fragment, intact cone (<i>P. abies</i>), gravel, herbaceous remains (<i>Luzula sylvatica</i>), insect remains, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, twig fragment	
Horizon type	OL	
Transition: 0-3 mm Limite shape: linear		
	0	
mycelium, mite type feces, arthropod type feces	1 – 9	
4.46		
2 / 2		
flexible		
1 / 6		
10YR 4/2		
rough, needle-like, fibrous		
-		
70 – 30 / 30 – 70		
glued		
fragmented to atomised		
skeletonized		
bud fragment, arthropod feces, herbaceous remains, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, wood fragment		
OF		
Transition: 3-5 mm Limite shape: wavy		
	1	
mycelium, mite type feces, arthropod type feces	25 – 200	
5.46		
1 / 2		
flexible		
1 / 6		
7.5YR 2.75/2		
silky		
sharp edges: < 2mm		
30 – 10 / 70 – 90		
coherent		
atomised		
-		
OH		
Transition: 3-5 mm Limite shape: irregular (depth > width) to wavy		
Notes		
-		
Hydromorphy		
-		
Compacity		
1 / 3		
Porosity		
abundance		
-		
orientation		
-		
median size		
1.5 mm		
> 5 mm		
1 / 5		
Roots		
2 – 5 mm		
2 / 5		
0 – 2 mm		
4 / 5		
Mineral coarse fraction		
alteration		
-		
angularity		
-		
sphericity		
-		
hardness		
-		
Categories % (in mm)		
> 200		
-		
50 – 200		
-		
20 – 50		
-		
2 – 20		
-		
Total (%)		
-		
Munsell		
-		
HCl		
-		
pH		
lab		
-		
field		
-		
Organic matter abundance		
0 / 3		
Texture		
loamy sand		
type		
-		
cohesion		
-		
ma-		
-		
me-		
-		
mi-		
-		
sg-		
-		
ms-		
-		
Horizon type		
AE		
Underlying soil horizon		



EUMESOAMPHI (albic)		46°19.422' N 010°48.865' E ± 3 m	SD
Aspect: 208°N		Slope: 30°	
ID: S06G3 Station: S06			

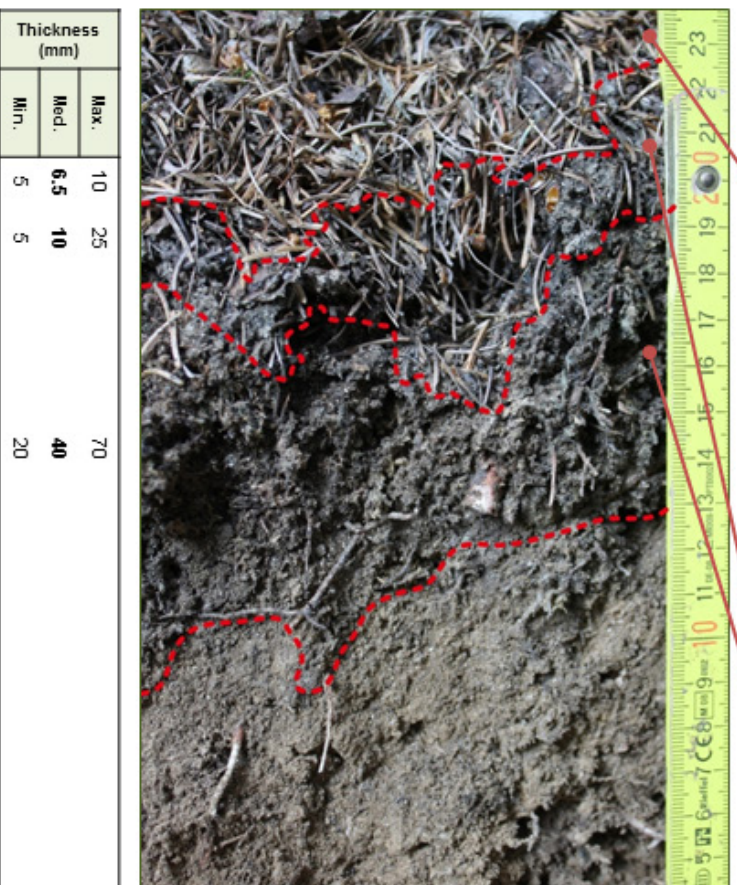
-	10	40	Max.
dis	5	12	Med.
-	3	10	Min.
Thickness (mm)			

Horizon type		AE	
Underlying soil horizon			

Roots (nbr for 100 cm²)		> 2 mm	0
		≤ 2 mm	0
«catenatrotfica»		mycelium, mite type feces, enchytrid type feces	
pH lab		4.87	
Mycelium abundance		1 / 2	
Resistance		persistant	
Humidity		0.5 / 6	
Munsell (hue / value / chroma)		10YR 6.5/4	
Tactile sensations		rough, needle-like, crusty	
Structure		-	
Ratio recognisable remains / fine organic matter		100 – 90 / 0 – 10	
Cohesion		non-coherent	
Fragmentation		fragmented	
Transformation		bleached	
Composed by		bark fragment, cone fragment, flower fragment, gravel, mineral particle, mycelium, intact needle (<i>P. abies</i>), twig fragment	
Horizon type	OL		

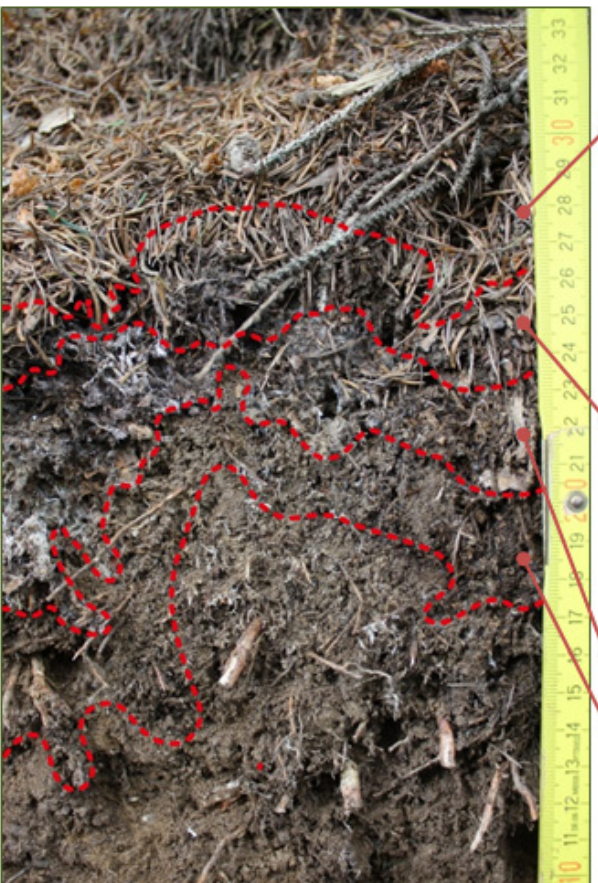
Transition: 3-5 mm		Transition: 3-5 mm	
		mycelium, mite type feces, enchytrid type feces	0
			0
		5.43	
		2 / 2	
		flexible	
		1 / 6	
		10YR 4/2	
		rough, needle-like, (fibrous)	
		-	
		90 – 70 / 10 – 30	
		glued	
		fragmented to atomised	
		bleached	
Limite shape: wavy		Transition: 3-5 mm	
Notes		• Limite with the next horizon: - shape: irregular to wavy - transition: 0-20 mm • Healthy roots	
Hydromorphy		-	
Compacity		1 / 3	
abundance		1 / 4	
orientation		vertical	
median size		-	
> 5 mm		1 / 5	
horizontal		homogeneous distribution	
2 – 5 mm		2 / 5	
vertical to oblique		homogeneous distribution	
0 – 2 mm		4 / 5	
vertical to oblique		homogeneous distribution	
alteration		-	
angularity		2 / 3	
sphericity		0 / 2	
hardness		1 / 2	
Categories % (in mm)			
> 200		-	
50 – 200		-	
20 – 50		5	
2 – 20		95	
Total (%)		8	

ID: S06L1 Station: S06	46°19.421' N 010°48.855' E ± 6 m	DYSMULL
Aspect: 210°N	Slope: 37°	



Thickness (mm)	Max.	10	25	70
	Med.	6.5	10	40
	Min.	5	5	20

Roots (nbr for 100 cm ²)	> 2 mm	0
	≤ 2 mm	0
«catenatrotica» mycelium, mite type feces		
pH lab	4.92	
Mycellum abundance	1 / 2	
Resistance	flexible	
Humidity	1 / 6	
Munsell (hue / value / chroma)	7.5YR 6/4	
Tactile sensations	rough, needle-like, crusty	
Structure	-	
Ratio recognisable remains / fine organic matter	100 – 90 / 0 – 10	
Cohesion	non-coherent	
Fragmentation	fragmented	
Transformation	bleached	
Composed by bark fragment, cone fragment, intact cone, leaf fragment (<i>Quercus</i> sp.), mineral particle, dry moss, mycelium, intact needle, twig fragment		
Horizon type	OL	
Limite shape: wavy Transition: 0-3 mm 0 0 mycelium, mite type feces		
Limite shape: wavy Transition: 3-5 mm 0 10 – 25 mycelium, mite type feces, arthropode type feces		
Limite shape: irregular (depth > width) to wavy Transition: 0-3 mm 0 8 arthropod feces, bud fragment, leaf fragment, mineral particle, mycelium, needle fragment, small root		
Mineral coarse fraction Categories % (in mm) > 200 50 – 200 20 – 50 2 – 20 8 95		
Roots > 5 mm 1 / 5 0 – 2 mm 4 / 5		
Porosity abundance 1 / 4 orientation vertical median size -		
Notes • Limite with the next horizon: - shape: irregular to wavy - Transition: 0-20 mm • Healthy roots		



D'YSMULL (AMPHI)		46°19.428' N 010°48.863' E ± 7 m
ID: S06L2 Station: S06	Aspect: 196°N	Slope: 30°

Thickness (mm)		Max.	Med.	Min.
		15	8	5
		20	8	5
		70	27.5	20
		50	20	10

Munsell		10YR 4/3
HCl		0 / 4
pH		6.56
pH		4 to 5
Organic matter abundance		2 / 3
Texture		sandy loam
Structure		granular to subpolyhedral
cohesion		-
ma-		25
me-		50
mi-		25
sg-		-
ms-		-
Horizon type		A
Underlying soil horizon		

Roots (nbr for 100 cm ³)		> 2 mm	0
		≤ 2 mm	0
«catena trofica»		mite type feces	
pH lab	-		
Mycellium abundance	0 / 2		
Resistance	elastic		
Humidity	1 / 6		
Munsell (hue / value / chroma)	7.5YR 6/4		
Tactile sensations	needle-like		
Structure	-		
Ratio recognisable remains / fine organic matter	100 – 90 / 0 – 10		
Cohesion	non-coherent		
Fragmentation	-		
Transformation	-		
Composed by			
	intact cone, leaf fragment (<i>Brachypodium</i> sp.), leaf intact (<i>Brachypodium</i> sp.), intact needle, twig fragment		
Horizon type	OL	OF	OH
		Transition: 0-3 mm	
		Transition: 3-5 mm	
		Transition: 3-5 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	
		Transition: 5-10 mm	



EUMESOAMPHI		46°22.446' N 010°55.556' E ± 4 m	SD
Aspect: 150°N		Slope: 40°	
ID: S07G2 Station: S07			

15	25	30	-	und.	Max.
10	20	25	dis.	und.	Med.
5	5	15	-	und.	Min.
Thickness (mm)					

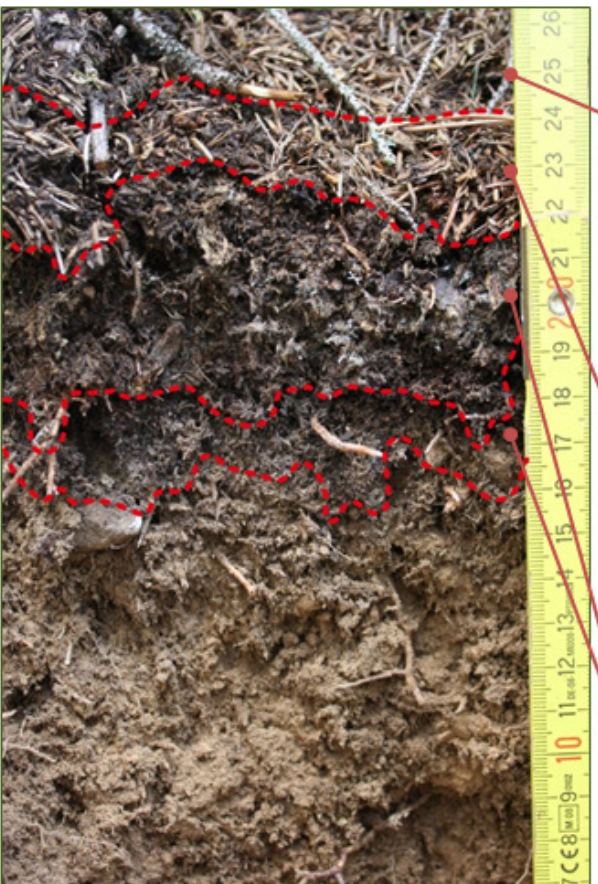
Horizon type	Structure				Horizon type
	ma-	me-	mi-	sg-	
Underlying soil horizon	20	50	30	-	A
	-	-	-	-	

Horizon type	Composed by	Roots (nbr for 100 cm ²)		Transition: 0-3 mm	mycelium, mite type feces	Transition: 3-5 mm	mycelium, mite type feces, enchytraeid type feces	Transition: 3-5 mm	mycelium, mite type feces	Transition: und.
		> 2 mm	≤ 2 mm							
OL	intact cone (<i>L. decidua</i>), herbaceous remains, mycelium, needle fragment (<i>L. decidua</i>), intact needle (<i>L. decidua</i>), twig fragment (<i>L. decidua</i>)	0	0							
OF	cone fragment (<i>L. decidua</i>), leaf fragment, mycelium, intact leaf, needle fragment, large root, twig fragment	1	10-25							
OF	mineral particle, mycelium, needle fragment, small root, large root	1	1-9							
OH	arthropod feces, mycelium, small root, large root	0	1-9							

Notes	• Limit with the next horizon: - shape: broken • Healthy roots									
	Hydromorphy		-							
	Compacity		1 / 3							
	abundance		1 / 4							
	orientation		vertical							
	median size		-							
	> 5 mm		0 / 5							
	horizontal									
	2 – 5 mm		2 / 5							
	0 – 2 mm		3 / 5							
multidirectional homogeneous distribution										
multidirectional homogeneous distribution										
alteration										
-										
angularity										
1 / 3										
sphericity										
0 / 2										
hardness										
0.5 / 2										
Categories % (in mm)										
- > 200										
- 50 – 200										
- 20 – 50										
50 2 – 20										
Total (%)										
9										

Horizon type	OL	Roots (nbr for 100 cm²)	> 2 mm	0
		≤ 2 mm	0	
«catenatrotica»				
pH lab			4.66	
Mycelium abundance			1 / 2	
Resistance			flexible to persistent	
Humidity			0.5 / 6	
Munsell (hue / value / chroma)			7.5YR 6/3	
Tactile sensations			rough, needle-like, lignous, crusty	
Structure			-	
Ratio recognisable remains / fine organic matter			100 – 90 / 0 – 10	
Cohesion			non coherent	
Fragmentation			fragmented	
Transformation			bleached	
Composed by				
bud fragment, arthropod feces, lichen fragment, mineral particle, mycelium, intact needle, twig fragment(<i>P. abies</i>)				
Limite shape: linear			Transition: 3-5 mm	
OF	0			
	1 – 9			
	mycelium, mite type feces			
	5 / 10			
	2 / 2			
flexible			1 / 6	
7.5YR 5/3				
spongy, needle-like, fibrous, (lignous), (crusty)				
70 – 30 / 30 – 70				
glued				
fragmented				
bleached				
bud fragment, cone fragment, arthropod feces, mineral particle, mycelium, needle fragment(<i>P. abies</i> , <i>L. decidua</i>), small root				
Limite shape: wavy			Transition: 3-5 mm	
OH	2 – 5			
	25 – 200			
	mycelium, mite type feces			
	4.04			
	1 / 2			
flexible			2 / 6	
7.5YR 2.5/2				
spongy, lignous				
70 – 30 / 30 – 70				
coherent				
atomised				
skeletonized				
arthropod feces, insect remains, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, seed				
Limite shape: irregular (depth > width)			Transition: 5-10 mm	
Notes				
• Limite with the next horizon: - shape: wavy - transition: 0-20 mm • Healthy roots				
Hydromorphy				
-				
Compacity				
1 / 3				
Porosity				
abundance				
1.5 / 4				
orientation				
horizontal to oblique				
median size				
1.5 mm				
> 5 mm				
2 / 5				
horizontal to oblique				
slightly heterogeneous distribution				
2 – 5 mm				
3 / 5				
oblique to vertical				
homogeneous distribution				
0 – 2 mm				
3 / 5				
vertical				
homogeneous distribution				
alteration				
1 / 3				
angularity				
1.5 / 3				
sphericity				
0 / 2				
hardness				
1 / 2				
%				
> 200				
8				
50 – 200				
19				
20 – 50				
48				
2 – 20				
25				
Mineral coarse fraction				
Total (%)				
10.5				
Munsell				
7.5YR				

ID: S08G1 Station: S08	46°22.690' N 010°55.326' E ± 5 m	DYSMODER
Aspect: 200°N	Slope: 30°	



15	20	40	30	Max.
12	12	30	20	Med.
10	8	20	15	Min.
Thickness (mm)				

Horizon type				A
Underlying soil horizon				

Roots (nbr for 100 cm²)		> 2 mm	0
		≤ 2 mm	0
«catenatrotrofica»		mycelium, mite type feces	
pH lab		4.39	
Mycelium abundance		1 / 2	
Resistance		flexible to persistent	
Humidity		1.5 / 6	
Munsell (hue / value / chroma)		7.5YR 4/3	
Tactile sensations		needle-like, lignous, (fibrous)	
Structure		-	
Ratio recognisable remains / fine organic matter		100 – 90 / 0 – 10	
Cohesion		non-coherent	
Fragmentation		fragmented	
Transformation		bleached	
Composed by		bark fragment, intact needle, arthropod feces, flower fragment (coniferous), mineral particle, dry moss, mycelium, intact needle (<i>P. abies</i> , <i>L. decidua</i>), twig fragment (<i>L. decidua</i> , <i>P. abies</i>), wood fragment	
Horizon type	OL		

Linite shape: linear		Transition: 3–5 mm	
		1	
		10 – 25	
		mycelium, mite type feces, enchyrid type feces	
		4.98	
		1 / 2	
		flexible	
		1.5 / 6	
		10YR 4/3	
		spongy, rough, fibrous	
		-	
		90 – 70 / 10 – 30	
		glued	
		fragmented	
		bleached to skeletonized	
		bark fragment, bud fragment, cone fragment, arthropod feces, mineral particle, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment, wood fragment	

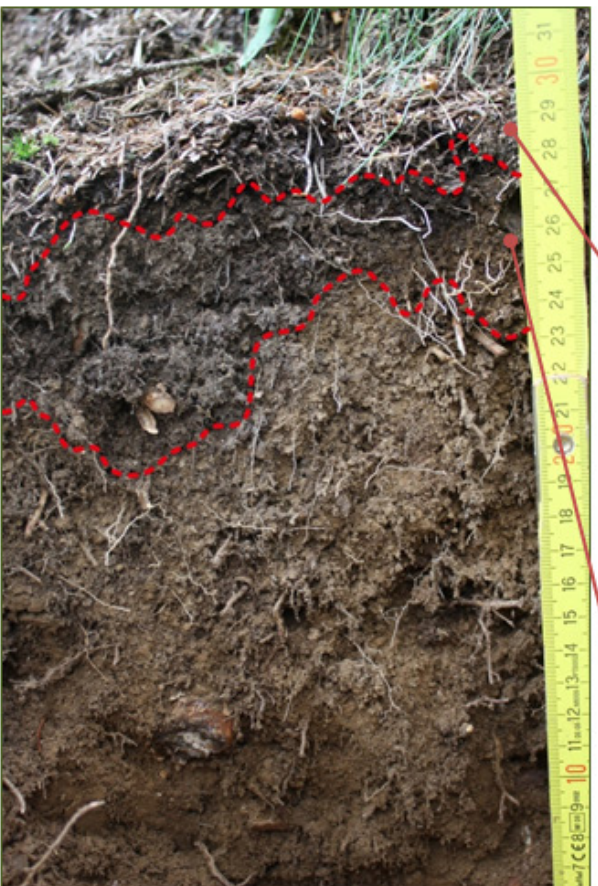


ID: S08G2 Station: S08	46°22.683' N 010°55.304' E ± 3 m	HEMMODER
Aspect: 224°N	Slope: 30°	

Thickness (mm)	Max.	25	30	80
	Med.	12	20	30
Min.		5	12	0

Structure	ma-	5
	me-	35
pH	mi-	60
	sg-	-
Texture	ms-	-
	loam	-
type	microgr	microgr
	nular to	nular to
cohesion	subpolyh	subpolyh
	edific	edific
Horizon type	Ae	Ae
	Underlying soil horizon	Underlying soil horizon

Roots (nbr for 100 cm²)	> 2 mm	0
	≤ 2 mm	
«catenatrotfica» mycellum, mite type feces, enchytrid type feces		
pH lab	4.81	
Mycellium abundance	1 / 2	
Resistance	flexible to persistent	
Humidity	2.5 / 6	
Munsell (hue / value / chroma)	5YR 2.5/2	
Tactile sensations	needle-like, lignous, (greasy), (rough)	
Structure	-	
Ratio recognisable remains / fine organic matter	70 – 30 / 30 – 70	
Cohesion	coherent	
Fragmentation	fragmented	
Transformation	bleached	
Composed by bud fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment (coniferous), mineral particle, mycellum, needle fragment (<i>P. abies</i> , <i>L. decidua</i>), small root, seed, twig fragment (<i>L. decidua</i>)		
Horizon type	OF	
Limite shape: wavy		Transition: 3-5 mm

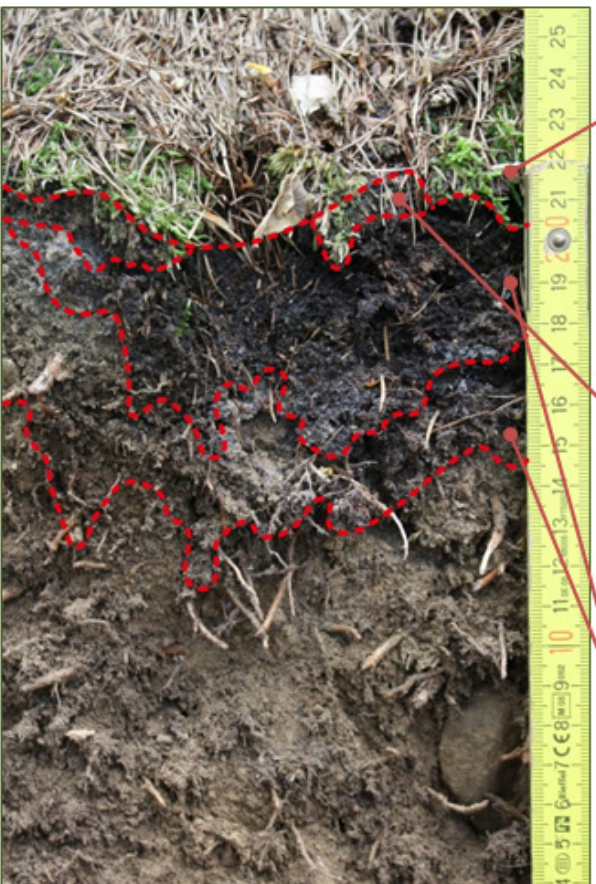


ID: S08G3 Station: S08	HEMIMODER (erodic)	
	46°22.699' N 010°55.314' E ± 6 m	S08
Aspect: 210°N		Slope: 30°

Thickness (mm)	Max.	60
	25	
	Med.	30
	20	
	Min.	20
	10	

Notes • Limite with the next horizon: - shape: broken to irregular to wavy - transition: 0-20 mm • Healthy roots		Hydromorphy		-
		Compacity		1 / 3
		Porosity		abundance 1 / 4 orientation oblique median size 1.5 mm
		Roots		> 5 mm 1 / 5 oblique homogeneous distribution 2 – 5 mm 2 / 5 oblique to vertical homogeneous distribution 0 – 2 mm 3 / 5
Mineral coarse fraction		vertical homogeneous distribution		alteration 2 / 3 angularity 2 / 3 sphericity 0 / 2 hardness 1 / 2
		Categories % (in mm)		> 200 10 50 – 200 17 20 – 50 17 2 – 20 56
		Total (%)		9
		Munsell		10YR 4/3
HCl		0 / 4		pH lab 4.47 field 4 to 5
Organic matter abundance		1 / 3		Texture sandy loam
Structure		microgria nular to subpolyh edic		type Cohesion 1 / 3 ma- 5 me- 25 mi- 70 sg- - ms- -
Horizon type		Ae		Underlying soil horizon

Roots (nbr for 100 cm ²)	> 2 mm	0
	≤ 2 mm	0
«catenatrotrofica» mycelium		
pH lab	4.39	
Mycelium abundance	1 / 2	
Resistance	flexible to persistent	
Humidity	1.5 / 6	
Munsell (hue / value / chroma)	7.5 YR 5/3	
Tactile sensations	rough, leafy, needle-like, lignous, fibrous)	
Structure	-	
Ratio recognisable remains / fine organic matter	100 - 90 / 0 - 10	
Cohesion	non coherent	
Fragmentation	-	
Transformation	bleached	
Composed by cone fragment, arthropod feces, flower fragment (coniferous, <i>Laburnum</i>), gravel, leaf intact, leaf intact, dry moss, mycelium intact needle (<i>P. abies</i> , <i>L. decidua</i> , <i>Pinus</i> sp.), seed, twig fragment (<i>L. decidua</i> , <i>P. abies</i>)		
Horizon type	OL	
Transition: 0-3 mm		
mycelium, mite type feces		
4.36		
1 / 2		
flexible		
2.5 / 6		
7.5 YR 3/3		
spongy, rough, fibrous		
90 - 70 / 10 - 30		
glued		
fragmented		
bleached to skeletonized		
arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, mycelium, needle fragment (<i>P. abies</i> , <i>L. decidua</i> , <i>Pinus</i> sp.)		
Transition: 0-3 mm		
mycelium, mite type feces, enchytraeid type feces, arthropod type feces		
4.08		
1 / 2		
flexible		
2.5 / 6		
2.5 YR 2.5/1		
spongy, greasy, (rough)		
(sub) rounded feces, 2-20 mm		
10 - 0 / 90 - 100		
coherent		
fragmented to atomised		
bleached to skeletonized		
cone fragment, arthropod feces, gravel, mineral particle, mycelium, needle fragment, small root, wood fragment		
Transition: 5-10 mm		
Limite shape: broken to irregular to wavy		
Limite shape: linear		
Limite shape: broken to wavy		
OF		
OH		
Mineral coarse fraction		
Categories % (in mm)		
Total (%)		
18.5		
10 YR 5/4		
HCl		
0 / 4		
pH		
lab		
4.53		
field		
4		
Organic matter abundance		
0 / 3		
Texture		
sandy loam to loam		
Structure		
cohesion		
1 / 3		
ma-		
2		
me-		
49		
mi-		
49		
sg-		
-		
ms-		
-		
Horizon type		
Ae		
Underlying soil horizon		



DYSMODER		46°22.705' N 010°55.339' E ± 6 m
ID: S08L1 Station: S08	Aspect: 200°N	Slope: 35°

12	10	60	und.
5	3	30	und.
0	0	2	und.

Max.	Thickness (mm)
Med.	
Min.	

Horizon type	Ae
Underlying soil horizon	

Horizon type	OL	Roots (nbr for 100 cm²)	> 2 mm	0
		≤ 2 mm	0	
		«catenatrotfica»		mycelium, mite type feces
		pH lab	4.69	
		Mycelium abundance	1 / 2	
		Resistance	flexible to persistent	
		Humidity	0.5 / 6	
		Munsell (hue / value / chroma)	7.5YR 6/4	
		Tactile sensations	rough, leafy, needle-like, lignous, crusty	
		Structure	-	
		Ratio recognisable remains / fine organic matter	100 – 90 / 0 – 10	
		Cohesion	non-coherent	
		Fragmentation	-	
		Transformation	bleached	
		Composed by	bark fragment, bud fragment, cone fragment, flower fragment (coniferous), gravel, insect remains, intact leaf, lichen fragment, mycelium, intact needle (<i>Russ</i> sp.), twig fragment (coniferous)	
		Transition: 0-3 mm		
		Transition: 5-10 mm		
		Limite shape: linear	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark fragment, cone fragment, arthropod feces, flower fragment, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, small root, large root, twig fragment	
		Limite shape: wavy	1	
		Limite shape: wavy	25 – 200	
		Limite shape: wavy	mycelium, mite type feces	
		Limite shape: wavy	5.14	
		Limite shape: wavy	2 / 2	
		Limite shape: wavy	flexible	
		Limite shape: wavy	1 / 6	
		Limite shape: wavy	7.5YR 5/3	
		Limite shape: wavy	spongy, rough, needle-like, (fibrous)	
		Limite shape: wavy	-	
		Limite shape: wavy	90 – 70 / 10 – 30	
		Limite shape: wavy	glued	
		Limite shape: wavy	fragmented	
		Limite shape: wavy	bleached to skeletonized	
		Limite shape: wavy	bark	

HEMMODER		46°22.697' N 010°55.333' E ± 5 m
ID: S08L2 Station: S08	Aspect: 210°N	Slope: 35°



Thickness (mm)		Max.	Med.	Min.
		8	5	2
		40	30	25
		und.	und.	und.

HCl		0 / 4
pH	lab	5.28
	field	4 to 5
Organic matter abundance		1 / 3
Texture	sandy loam to loam	
	type	micrograinular to subpolyhedral
Structure		
Horizon type	cohesion	0 / 3
	ma-	3.5
	me-	26.5
	mi-	70
	sg-	-
	ms-	-
Underlying soil horizon		Ae

Roots (nbr for 100 cm ²)	> 2 mm	0
	≤ 2 mm	0
«catenatrocica»	mycelium, mite type feces	mycelium, mite type feces, encyrtid type feces, rodent type feces
pH lab	4.80	5.27
Mycelium abundance	1 / 2	2 / 2
Resistance	persistent	flexible
Humidity	0.5 / 6	1.5 / 6
Munsell (hue / value / chroma)	7.5YR 6/3	7.5YR 5/2
Tactile sensations	rough, needle-like, (crusty)	spongy, rough, fibrous, (liguous)
Structure	-	-
Ratio recognisable remains / fine organic matter	100 – 90 / 0 – 10	90 – 70 / 10 – 30
Cohesion	non coherent	glued
Fragmentation	fragmented	fragmented to atomised
Transformation	bleached	bleached to skeletonized
Composed by	bud fragment, cone fragment (<i>P. abies</i>), flower fragment (coniferous, <i>Laburnum</i> sp.), intact leaf, lichen fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, intact needle (<i>P. abies</i> , <i>L. decidua</i> , <i>Pinus</i> sp.), twig fragment (<i>L. decidua</i> , <i>P. abies</i>)	
Horizon type	OL	OF
Limite shape: linear		Transition: 0-3 mm
Limite shape: broken to wavy		Transition: 5-10 mm
Limite shape: broken to irregular to wavy		Transition: 3-5 mm
Mineral coarse fraction		Notes
Categories % (in mm)		• Healthy roots
Total (%)		Hydromorphy
Munsell		Compacity
HCl		abundance
pH		orientation
Organic matter abundance		median size
Texture		Porosity
Structure		abundance
type		orientation
cohesion		median size
ma-		abundance
me-		orientation
mi-		median size
sg-		abundance
ms-		orientation
Horizon type		Median size
Underlying soil horizon		abundance



ID: S08L3 Station: S08	46°22.701' N 010°55.337' E ± 4 m	HEMMODER
Aspect: 218°N	Slope: 30°	

Thickness (mm)	Max.	Med.	Min.
	15	6	3
	55	30	8
	30	12.5	0
	und.	und.	und.

Horizon type	AE
Underlying soil horizon	

Horizon type	OL	Roots (nbr for 100 cm ²)		0
		> 2 mm	0	
		≤ 2 mm	0	
«catenatrocica» -				
pH lab			-	
Mycelium abundance			0 / 2	
Resistance			elastic	
Humidity			1 / 6	
Munsell (hue / value / chroma)			-	
Tactile sensations			fibrous	
Structure			-	
Ratio recognisable remains / fine organic matter			100 / 0	
Cohesion			non-coherent	
Fragmentation			-	
Transformation			bleached	
Composed by		undetermined		
Limite shape: wavy				
Transition: 3-5 mm				
OF	arthropod feces, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, seed		0	mycelium, enchytreid type feces, arthropod type feces
			0	
Limite shape: wavy				
Transition: 3-5 mm				
OH	arthropod feces, herbaceous remains, mineral particle, dry moss, needle fragment, small root, large root		1	mycelium, enchytreid type feces, arthropod type feces
			25 – 200	
Limite shape: wavy				
Transition: 3-5 to 5-10 mm				
Notes				
• Limite with the next horizon: - shape: wavy - transition: 20-40 mm • Healthy roots				
Hydro-morphy		-		
Compacity		0 / 3		
abundance		2 / 4		
orientation		horizontal to oblique		
median size		1 mm		
Porosity				
> 5 mm		2 / 5		
homogeneous distribution				
2 – 5 mm		3 / 5		
homogeneous distribution				
homogeneous distribution				
0 – 2 mm		4 / 5		
horizontal to oblique homogeneous distribution				
alteration		-		
angularity		1 / 3		
sphericity		0.5 / 2		
hardness		0.5 / 2		
Categories % (in mm)				
> 200		-		
50 – 200		-		
20 – 50		-		
2 – 20		100		
Total		7.5		



HEMMODER		46°21.326' N 010°51.892' E ± 3 m
ID: S09G2 Station: S09	Aspect: 136°N	Slope: 25°

Thickness (mm)	Max.	und.	30	und.	90
	Med.	und.	7	und.	70
	Min.	5	2	dis.	60

Munsell	-
HCl	0 / 4
pH	-
field	4 to 5
Organic matter abundance	2 / 3
Texture	loam (with sands)
type	granular to grainy
cohesion	-
ma-	-
me-	65
mi-	35
sg-	-
ms-	-
Horizon type	Ae
Underlying soil horizon	

Horizon type	OL	Roots (nbr for 100 cm ²)		0
		> 2 mm	≤ 2 mm	
		«catenatrofica» -		
Composed by	undetermined	pH lab	-	
		Mycelium abundance	0 / 2	
		Resistance	elastic	
		Humidity	1 / 6	
		Munsell (hue / value / chroma)	-	
	Tactile sensations	fibrous		
	Structure	-		
	Ratio recognisable remains / fine organic matter	100 / 0		
	Cohesion	non-coherent		
	Fragmentation	-		
Transformation	bleached			
		Limite shape: wavy		
OF	arthropod feces, leaf fragment, mineral particle, dry moss, mycelium, needle fragment, seed	Transition: 3-5 mm		
		mycelium, enchytreid type feces, arthropod type feces	0	
		-	1 / 2	
		elastic to flexible	1 / 6	
		spongy, fibrous, silky	-	
	Structure	-		
	Ratio recognisable remains / fine organic matter	90 – 70 / 10 – 30		
	Cohesion	coherent		
	Fragmentation	fragmented		
	Transformation	bleached		
		Limite shape: wavy		
OH	arthropod feces, herbaceous remains, mineral particle, dry moss, needle fragment, small root, large root	Transition: 3-5 mm		
		mycelium, enchytreid type feces, arthropod type feces	1	25 – 200
		-	1 / 2	
		flexible	1 / 6	
		spongy, fibrous, silky	-	
	(sub)rounded faces, <2mm	30 – 10 / 70 – 90		
	Cohesion	coherent		
	Fragmentation	fragmented to atomised		
	Transformation	bleached to skeletonized		
			Limite shape: wavy	
		Transition: 3-5 to 5-10 mm		
		Limite shape: wavy		
		Transition: 3-5 to 5-10 mm		
Notes				
• Limite with the next horizon: - shape: wavy - transition: 20-40 mm • Healthy roots				
Hydromorphy		-		
Compacity		0 / 3		
abundance		2 / 4		
orientation		horizontal to oblique		
median size		1 mm		
> 5 mm		2 / 5		
horizontal homogeneous distribution		3 / 5		
2 – 5 mm		horizontal to oblique homogeneous distribution		
0 – 2 mm		4 / 5		
horizontal to oblique homogeneous distribution		-		
alteration		1 / 3		
angularity		0.5 / 2		
sphericity		0.5 / 2		
hardness		0.5 / 2		
> 200		-		
50 – 200		-		
20 – 50		-		
2 – 20		100		
Total		7.5		



DYSMODER		46°21.318' N 010°51.866' E ± 3 m
ID: S09G3 Station: S09	Aspect: 156°N	Slope: 30°

Thickness (mm)	Max.	und.	20	20	90
	Med.	und.	7	15	70
Min.		5	2	0	60

Munsell			-
HCl			0 / 4
pH	lab	field	-
			4 to 5
Organic matter abundance			2 / 3
Texture	(with sand)		loam
	type	granular to grainy	
	cohesion		-
Structure			
	ma-		-
	me-		65
	mi-		35
	sg-		-
	ms-		-
Horizon type	Ae		
Underlying soil horizon			

Roots (nbr for 100 cm ²)	> 2 mm	0
	≤ 2 mm	0
«catena trofica» mycelium, enchytreid type feces, arthropod type feces		
pH lab	-	-
Mycelium abundance	0.5 / 2	1 / 2
Resistance	elastic	Elastic
Humidity	1.5 / 6	3 / 6
Munsell (hue / value / chroma)	-	-
Tactile sensations	fibrous, (lignous)	spongy, fibrous
Structure	-	-
Ratio recognisable remains / fine organic matter	100 – 90 / 0 – 10	90 – 70 / 10 – 30
Cohesion	non-coherent	coherent
Fragmentation	-	fragmented
Transformation	-	bleached to skeletonized
Composed by	bud fragment, cone fragment (<i>L. decidua</i>), intact cone (<i>L. decidua</i>), arthropod feces, intact leaf, mineral particle, mycelium, intact needle (<i>L. decidua</i>), twig fragment (<i>L. decidua</i>), wood fragment	
	bud fragment, cone fragment (<i>L. decidua</i>), intact cone (<i>L. decidua</i>), arthropod feces, leaf fragment (<i>E. carnea</i>), mycelium, needle fragment (<i>L. decidua</i>), small root, seed	
Horizon type	OL	OF
	OF	OF
OH	2 – 5 25 – 200	
	mycelium, mite type feces, enchytreid type feces, arthropod type feces, lumbricidae type feces	

Notes	
• Limite with the next horizon: - shape: linear to wavy - Transition: 20–40 mm • Healthy roots, largest roots necrosed	
Hydromorphy	-
Compacity	0.5 / 3
Porosity	2 / 4
abundance	horizontal to oblique
orientation	1–2 mm
median size	2 / 5
> 5 mm	horizontal
slightly heterogen. distribution	3 / 5
2 – 5 mm	horizontal to oblique
slightly heterogen. distribution	4 / 5
0 – 2 mm	horizontal to oblique
homogeneous distribution	-
alteration	0.5 / 3
angularity	0.5 / 2
sphericity	1 / 2
hardness	< 5
> 200	10
50 – 200	20
20 – 50	70
2 – 20	12.5
Total	-
Munsell	0 / 4
HCl	-
pH	4
lab	-
field	-
Organic matter abundance	1.5 / 3
Texture	loam with sands
type	grainy
cohesion	0 / 3
ma-	10
me-	70
mi-	20
sg-	-
ms-	-
Horizon type	A
Underlying soil horizon	



ID: S09L2 Station: S09	46°21.305' N 010°51.882' E ± 3 m	DYSMODER
Aspect: 174°N	Slope: 17.5°	

Thickness (mm)	Max.	Med.	Min.
12.5	20	30	30
7.5	15	20	20
4.5	12	10	10
90	-	-	0

Structure	
ma-	10
me-	70
mi-	20
sg-	-
ms-	-
Horizon type	A
Underlying soil horizon	

author(s)		h (start)		humus form + horizon ID												
sorting date		h (end)		thickness												
buds	intact		fragm.													
fauna	feces			organisms												
	"tracks"															
flowers	undet.															
fruits	undet.															
leaves	undet.	intact														
		fragm. > 1 cm ²														
		fragm. < 1 cm ²														
	monocot.	skeletonized														
		intact		dicot.	intact											
		> 1 cm ²			> 1 cm ²											
< 1 cm ²		< 1 cm ²														
skeletonized		skeletonized														
lichens	intact		mosses intact													
	fragm.					fragm.										
mineral	0 - 2 mm															
	]2[- 20 mm															
	]20[- 50 mm															
	]50[- 200 mm															
	> 200 mm															
mycelium				rhizomorph												
needles	intact	undet.														
		<i>Picea abies</i>														
		<i>Abies alba</i>														
	fragm.	undet.														
		<i>Picea abies</i>														
		<i>Abies alba</i>														
organomin.																
roots	0 - 2 mm		]2[- 5 mm		> 5 mm											
stems	fragm.															
twigs	0 - 2 mm		]2[-]5[mm													
branches	]5 - 10 mm		]10[- 20 mm		]20[- 30 mm											
various vgt mat	seeds		sporang.		pollen											
	bulbs		stolons		coal											
	germs		rhizomes													
woody material	bank fragm.	0 - 2 mm		]50[- 200 mm												
		]2[- 20 mm		> 200 mm												
		]20[- 50 mm														
	cones	fragm.		intact												
	undet.	0 - 2 mm		]50[- 200 mm												
		]2[- 20 mm		> 200 mm												
]20[- 50 mm																
empty																
undet. holorg. mat.																
undetermin.																
line	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16

General features

author(s) author(s) name(s)

h (start) starting time of the observations

h (end) ending time of the observations

humus form + horizon ID name/code used for the humus form + number of the horizon

sorting date date of the observations

thickness thickness of the observed horizon

Observed components

branches branch of the following diameter

5 – 10 mm 5 to 10 millimeters

]10[– 20 mm more than 10 millimeters to 20 millimeters

]20[– 30 mm more than 20 millimeters to 30 millimeters

> 30 mm more than 30 millimeters

buds

fragm. fragmented bud

intact intact bud

empty no components observed

fauna

feces fauna feces

orgnsms animal organism

“tracks” track left by fauna

flowers undet. flower or piece of flower (know or unknown species)

fruits undet. fruit or piece of fruit (know or unknown species)

leaves may belong to one of the following groups...

dicot. dicotyledonous leaf

monocot. monocotyledonous leaf

undet. undetermined group

...and may be more or less fragmented

fragm. < 1 cm² fragmented leaf, surface area < 1 cm²

fragm. > 1 cm² fragmented leaf, surface area > 1 cm²

intact intact leaf

skeletonized skeletonized leaf

lichens

intact intact lichen (can be slightly spoiled, but not fragmented)

fragm. piece of lichen

mosses

intact intact moss (can be slightly spoiled, but not fragmented)

fragm. piece moss

mineral mineral particle of the following size

0 – 2 mm between 0 and 2 millimeters

]2[– 20 mm more than 2 millimeters and up to 20 millimeters
]20[– 50 mm more than 20 millimeters and up to 50 millimeters
]50[– 200 mm more than 50 millimeters and up to 200 millimeters
> 200 mm more than 200 millimeters

mycelium piece of mycelium

rhizomorph mycelial chord

needles intact or fragmented needle and name of the specie

intact intact needle

fragm. fragmented needle

Abies alba needle from *Abies alba* Mill. (for example)

Picea abies needle from *Picea abies* (L.) H. Karst. (for example)

undet. needle from an undetermined species

organomin. organomineral particle

roots root of the following diameter

0 – 2 mm between 0 and 2 millimeters

]2[– 5 mm more than 2 millimeters and up to 5 millimeters

> 5 mm more than 5 millimeters

stems fragm. stem fragment

twigs twig of the following diameter

0 – 2 mm between 0 and 2 millimeters

]2[– 5 mm more than 2 millimeters and up to less than 5 millimeters

undet. holorg. mat. undetermined holorganic material

undetermin. undetermined component

various vgt mat various plant material; can be one of the following examples

bulbs plant bulb

coal piece of charcoal

germs plant sprout

pollen pollen grain

rhizomes plant rhizome

seeds plant seed

sporang. fern sporangium

stolons plant stolon

woody material woody material, can be either bark, coniferous cone or undetermined

bark fragment piece of bark, can be of the following size

0 – 2 mm from 0 to 2 millimeters

]2[– 20 mm more than 2 millimeters and up to 20 millimeters

]20[– 50 mm more than 20 millimeters and up to 50 millimeters

]50[– 200 mm more than 50 millimeters and up to 200 millimeters

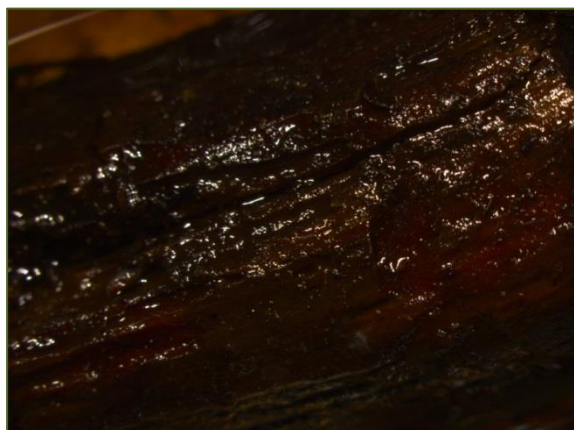
> 200 mm more than 200 millimeters

undet. undetermined woody material, same size ranges used that for bark fragment

cones cone from coniferous plant

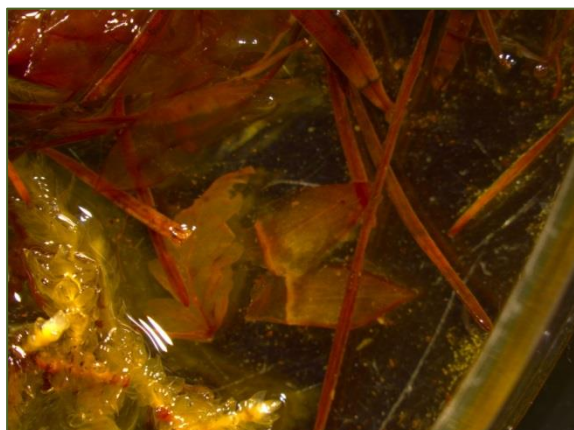
fragm. fragmented cone

intact intact cone

Photos (examples) of the different observed components**Branches / 5 – 10 mm**

Branch fragment from N01M2,
size: 19.09 x 14.32 mm.

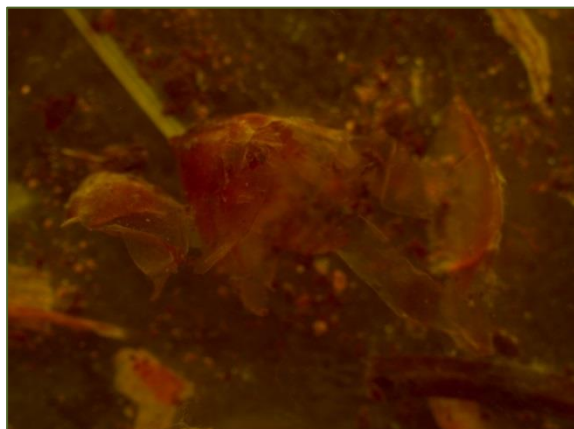
Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Buds / fragm.

Bud fragment from N01F3,
size: 22.38 x 16.78 mm.



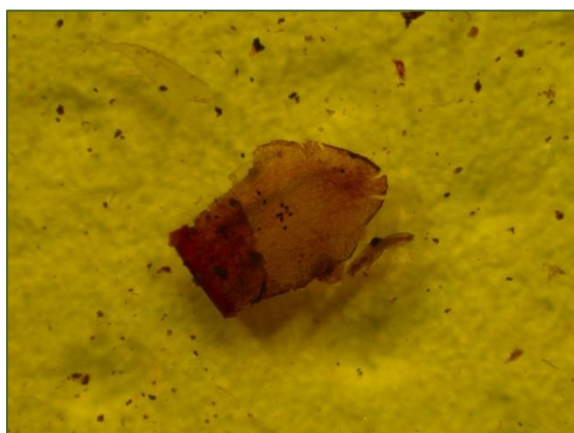
Bud fragment from S06L3,
size: 22.55 x 16.91 mm.



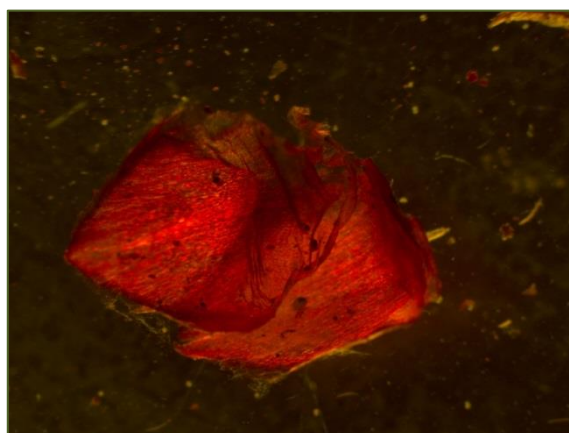
Bud fragment from N03G2,
size: 16.12 x 12.09 mm.



Bud fragment from S06G1,
size: 7.78 x 5.83 mm.

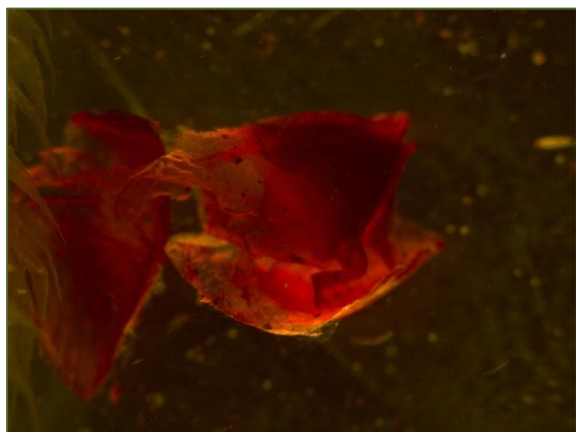


Bud fragment from N03M2,
size: 9.79 x 7.34 mm.



Bud fragment from N03M3,
size: 9.50 x 7.13 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Buds / intact

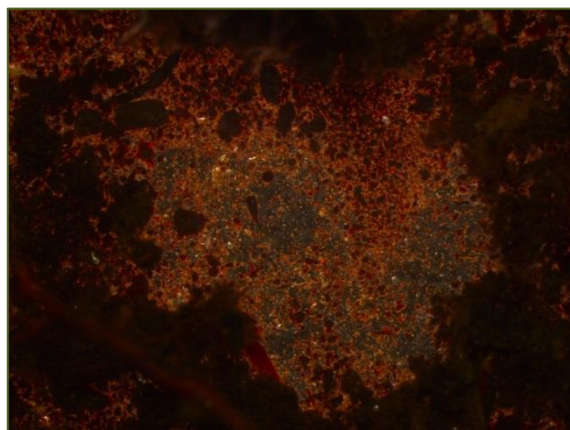
Bud from N03M3,
size: 12.14 x 9.10 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

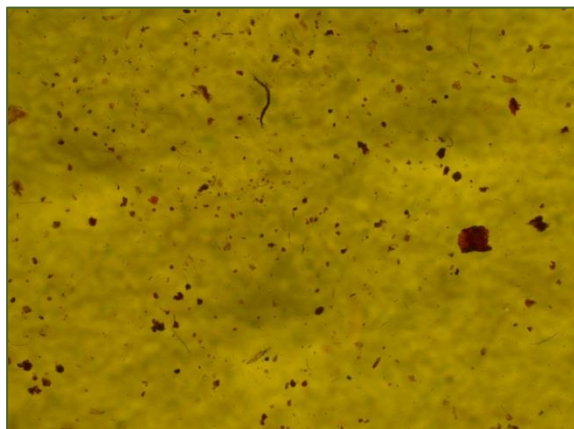
Empty



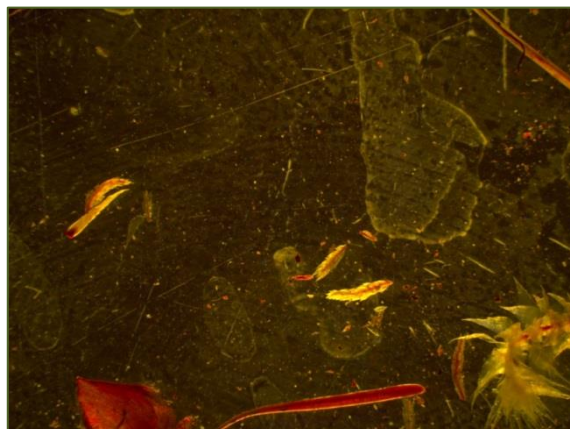
Empty space from N01F2,
size: 19.39 x 14.54 mm.



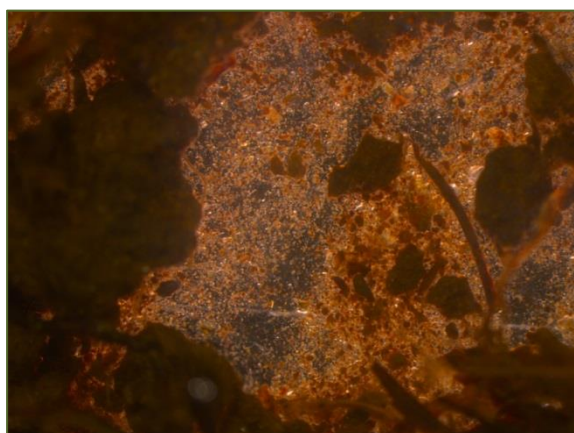
Empty space from S06G2,
size: 14.51 x 10.88 mm.



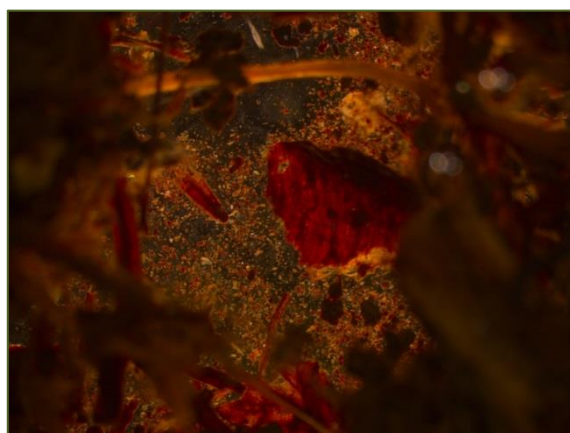
Empty space from N03M2,
size: 7.34 x 5.50 mm.



Empty space from N03M3,
size: 22.43 x 16.82 mm.



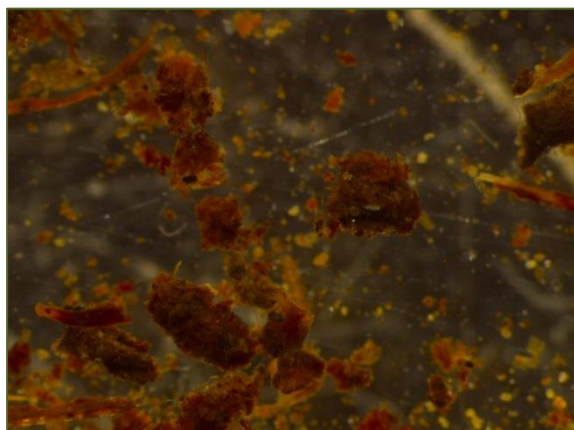
Empty space from N01F1,
size: 12.11 x 9.08 mm.



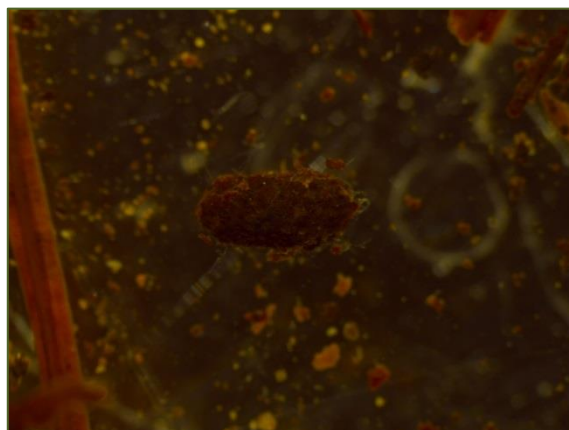
Empty space from N01F3,
size: 13.86 x 10.39 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

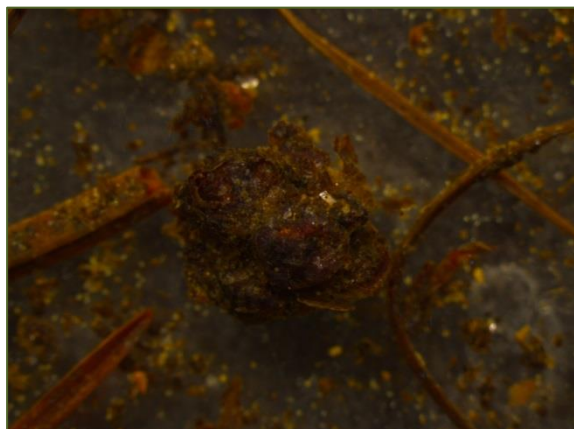
Fauna / feces



Fauna feces from N01F2,
size: 5.39 x 4.03 mm.



Fauna feces from S08L1,
size: 6.99 x 5.24 mm.



Fauna feces from S06G3,
size: 12.65 x 9.49 mm.



Fauna feces from N01M3,
size: 9.06 x 6.79 mm.



Fauna feces from N01F1,
size: 9.75 x 7.31 mm.



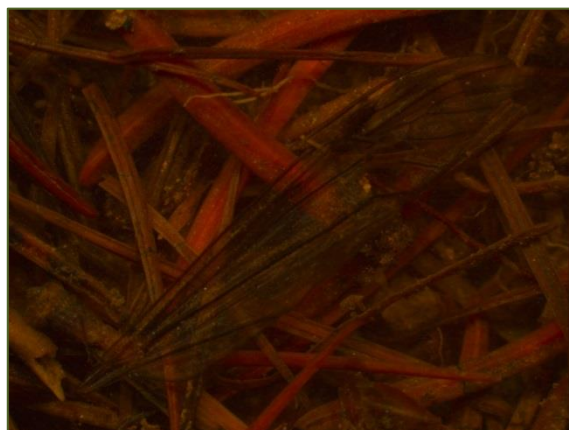
Fauna feces from S08L1,
size: 8.04 x 6.03 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Fauna / orgnsms



Fauna organism from S06G3,
size: 11.70 x 8.77 mm.



Fauna organism from S08G3,
size: 17.73 x 13.30 mm.



Fauna organism from N03M3,
size: 14.63 x 10.97 mm.



Fauna organism from,
size: 17.73 x 13.30 mm.



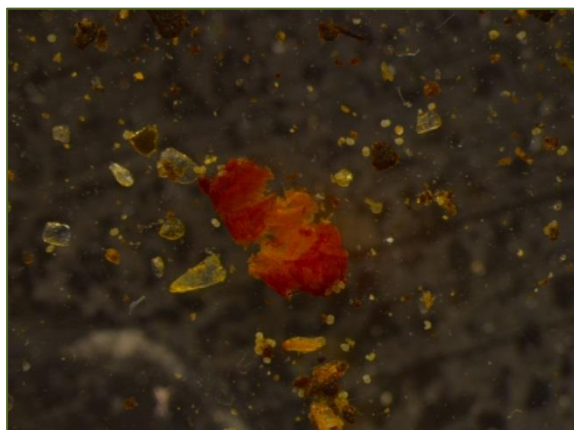
Fauna organism from S06G3,
size: 2.92 x 2.19 mm.



Fauna organism from N03M1,
size: 9.50 x 7.13 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

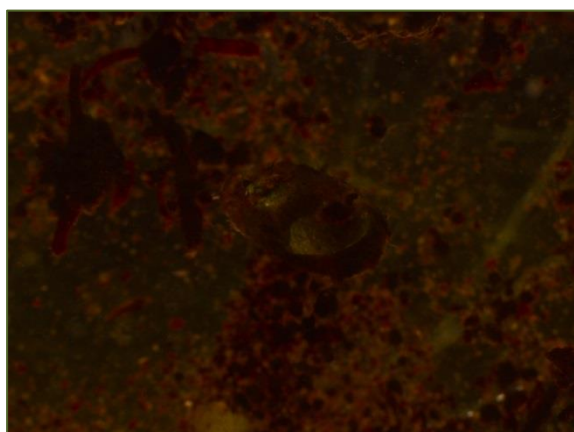
Fauna / "tracks"



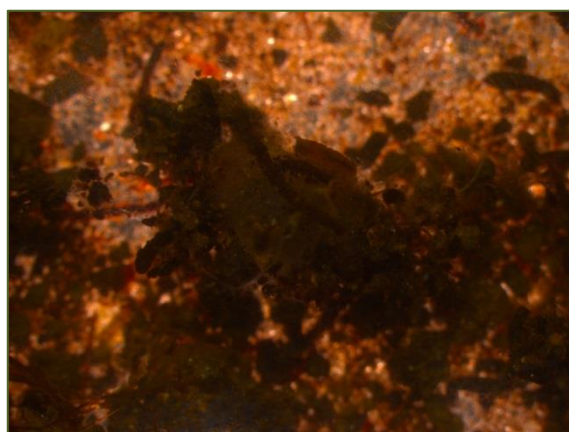
Fauna tracks from S06G3,
size: 6.20 x 4.65 mm.



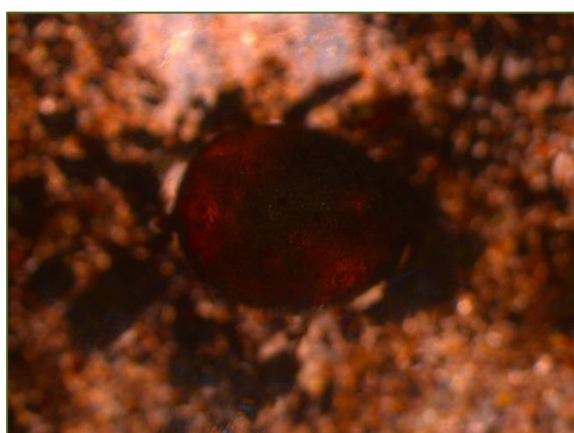
Fauna tracks from N01M3,
size: 15.19 x 11.39 mm.



Fauna tracks from S08G1,
size: 6.95 x 5.21 mm.



Fauna tracks from N01F2,
size: 13.49 x 10.12 mm.



Fauna tracks from S06G2,
size: 7.70 x 5.78 mm.



Fauna tracks from N03G2,
size: 14.20 x 10.65 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Fruits undet.

Fruit from N03M1,
size: 18.64 x 13.98 mm.

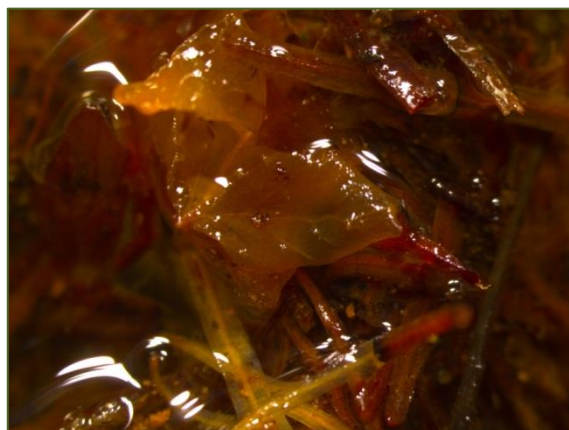


Fruit from N03M3,
size: 21.39 x 16.04 mm.

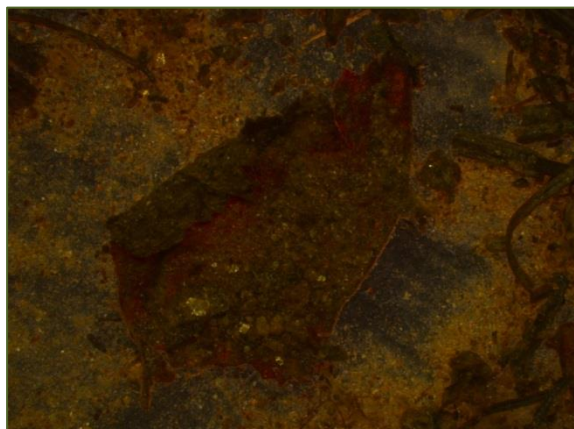
Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Leaves / dicot. / fragm. < 1 cm²

Fragment (< 1 cm²) of a dicotyledonous leaf from
N01F3, size: 22.38 x 16.78 mm.



Fragment (< 1 cm²) of a dicotyledonous leaf from
N01F3, size: 10.13 x 7.60 mm.



Fragment (< 1 cm²) of a dicotyledonous leaf from
S06G1, size: 17.41 x 13.06 mm.



Fragment (< 1 cm²) of a dicotyledonous leaf from
N01F3, size: 5.93 x 4.44 mm.



Fragment (< 1 cm²) of a dicotyledonous leaf from
N01F3, size: 12.84 x 9.63 mm.



Fragment (< 1 cm²) of a dicotyledonous leaf from
N03M3, size: 22.32 x 16.74 mm.

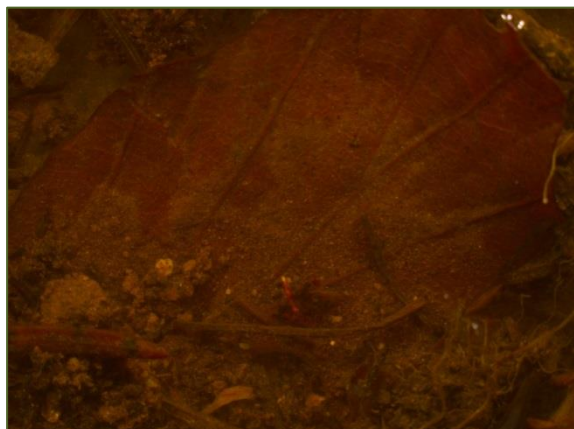
Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Leaves / dicot. / fragm. > 1 cm²

Fragment (> 1 cm²) of a dicotyledonous leaf from S06G1, size: 18.96 x 16.22 mm.



Fragment (> 1 cm²) of a dicotyledonous leaf from S06L3, size: 22.55 x 16.91 mm.



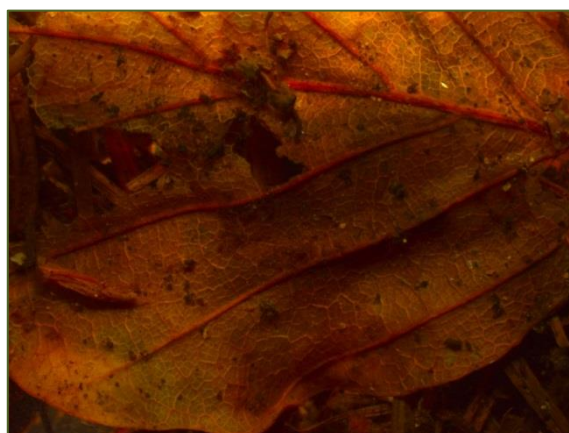
Fragment (> 1 cm²) of a dicotyledonous leaf from S08G3, size: 22.49 x 16.87 mm.



Fragment (> 1 cm²) of a dicotyledonous leaf from S08G1, size: 12.73 x 9.54 mm.



Fragment (> 1 cm²) of a dicotyledonous leaf from S06G1, size: 22.55 x 16.91mm.



Fragment (> 1 cm²) of a dicotyledonous leaf from S08L2, size: 19.56 x 14.67 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Leaves / dicot. / intact



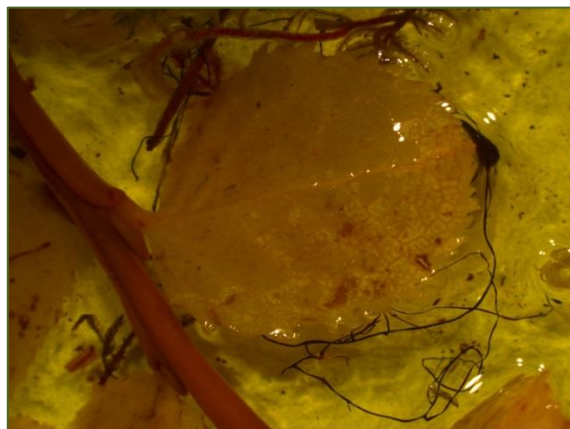
Intact dicotyledonous leaf from N03G2,
size: 22.49 x 16.87 mm.



Intact dicotyledonous leaf from S06G1,
size: 16.64 x 12.48 mm.



Intact dicotyledonous leaf from N03M1,
size: 22.49 x 16.87 mm.



Intact dicotyledonous leaf from N03M2,
size: 22.55 x 16.91 mm.

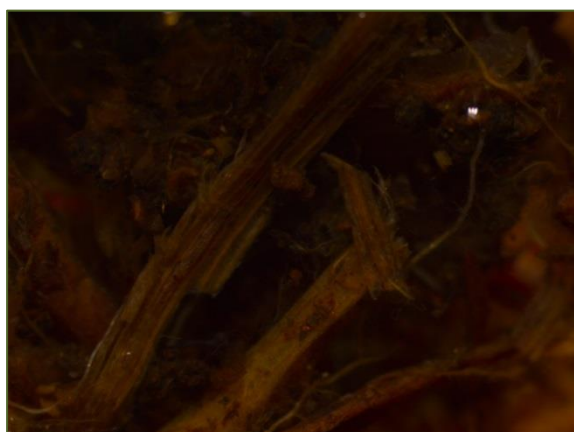
Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Leaves / monocot. / fragm. < 1 cm²

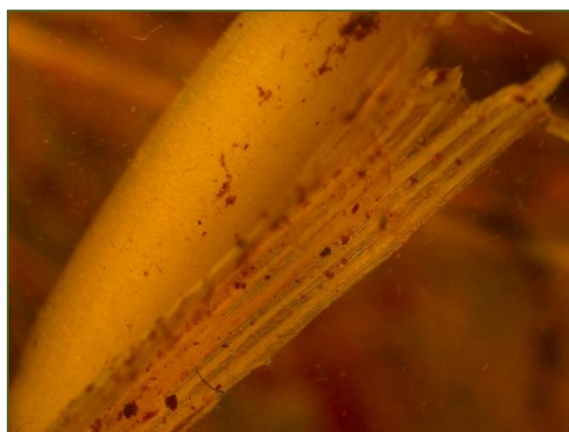
Fragment (< 1 cm²) of a monocotyledonous leaf from N01F3, size: 22.38 x 16.78 mm.



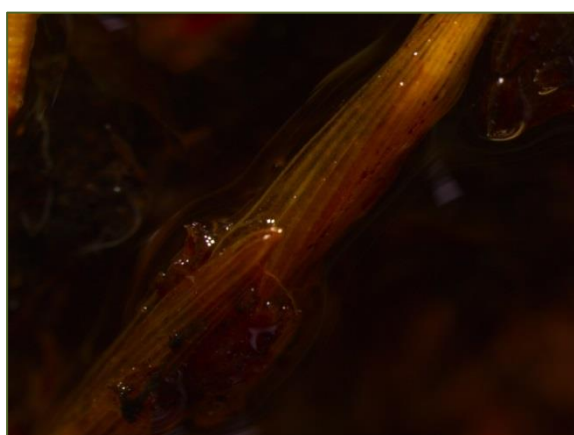
Fragment (< 1 cm²) of a monocotyledonous leaf from S06G1, size: 22.55 x 16.91 mm.



Fragment (< 1 cm²) of a monocotyledonous leaf from N03G1, size: 7.90 x 5.92 mm.

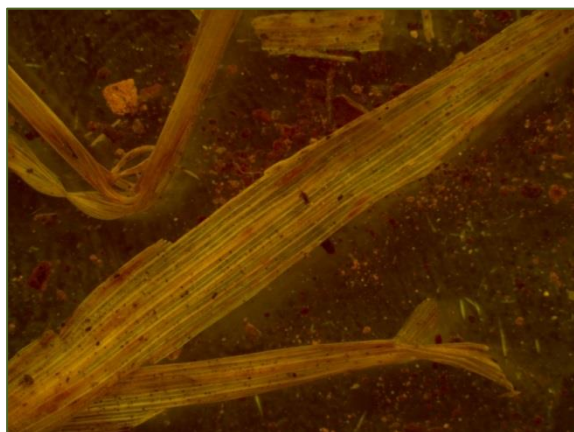


Fragment (< 1 cm²) of a monocotyledonous leaf from N03G2, size: 5.49 x 4.12 mm.



Fragment (< 1 cm²) of a monocotyledonous leaf from N03G3, size: 8.90 x 6.67 mm.

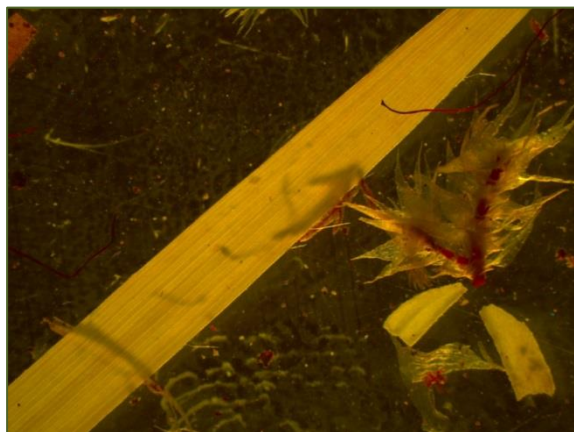
Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Leaves / monocot. / fragm. > 1 cm²

Fragment (> 1 cm²) of a monocotyledonous leaf
from N03G2, 20.19 x 15.15 mm.

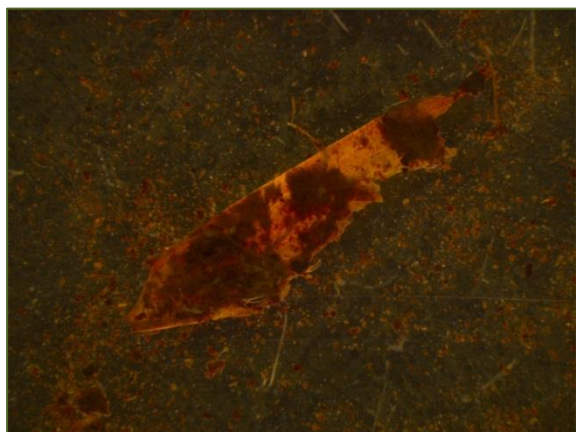


Fragment (> 1 cm²) of a monocotyledonous leaf
from N03G3, 22.43 x 16.82 mm.



Fragment (> 1 cm²) of a monocotyledonous leaf
from N03M3, 17.95 x 13.46 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Leaves / undet. / fragm. < 1 cm²

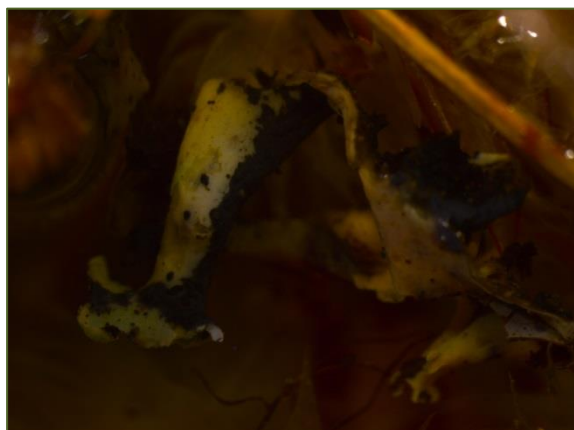
Fragmented leaf from S06L2,
size: 19.87 x 14.90 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Leaves / undet. / intact

Undetermined intact leaf from N03G2,
size: 22.49 x 16.87 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Lichens / fragm.

Lichen fragment from N03G1,
size: 9.19 x 6.89 mm.

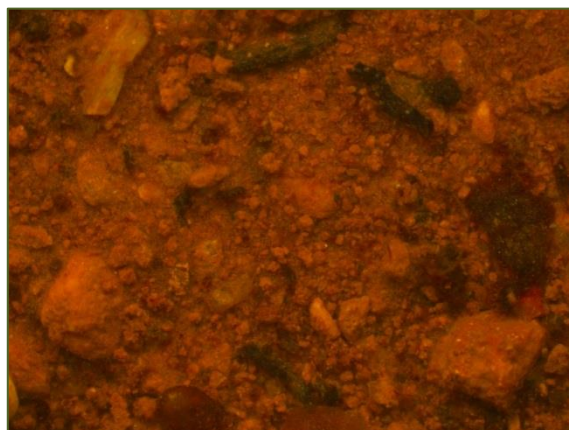


Lichen fragment from S06G2,
size: 8.70 x 6.52 mm.

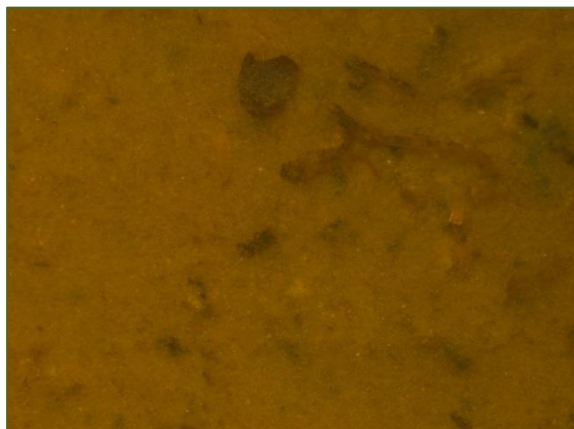
Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Mineral / 0 - 2 mm

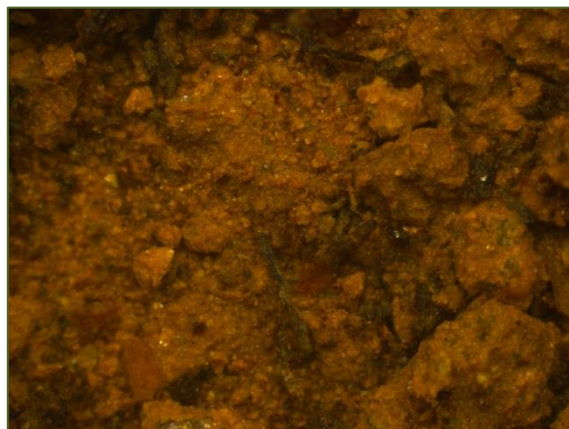
Mineral particle < 2 mm from S08G2,
size: 10.99 x 8.24 mm.



Mineral particle < 2 mm from N03M3,
size: 8.69 x 6.51 mm.



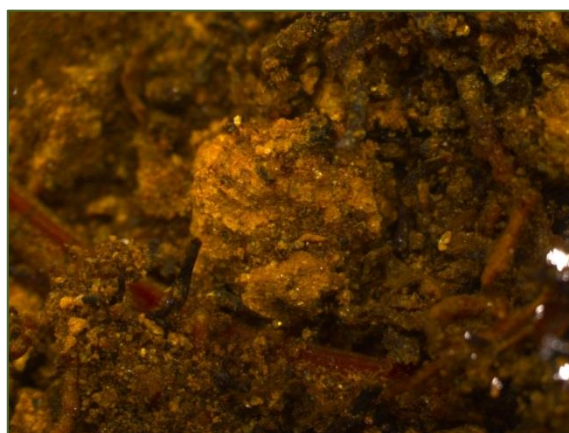
Mineral particle < 2 mm from S06G3,
size: 5.09 x 3.82 mm.



Mineral particle < 2 mm from S06G2,
size: 8.69 x 6.51 mm.



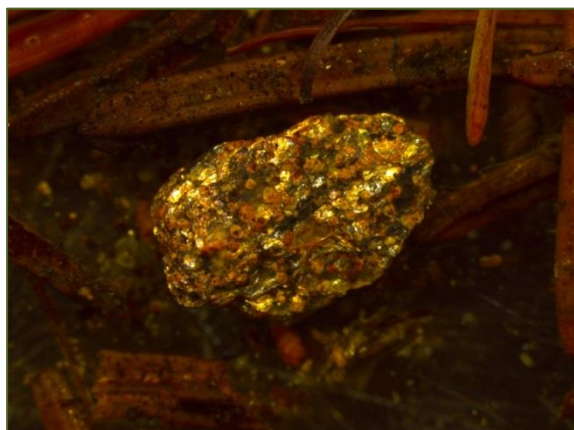
Mineral particle < 2 mm from N03M2,
size: 12.24 x 9.18 mm.



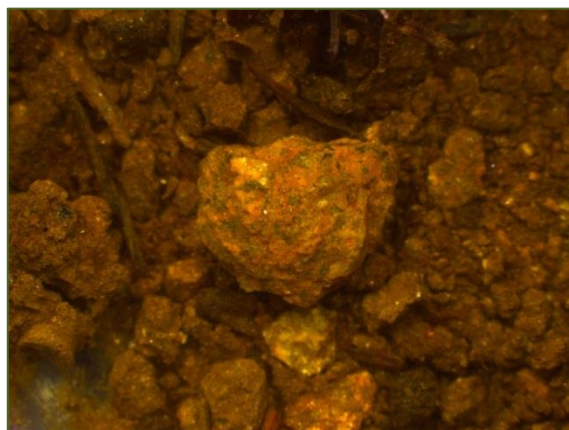
Mineral particle < 2 mm from S06L3,
size: 11.59 x 8.69 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Mineral /]2[– 20 mm



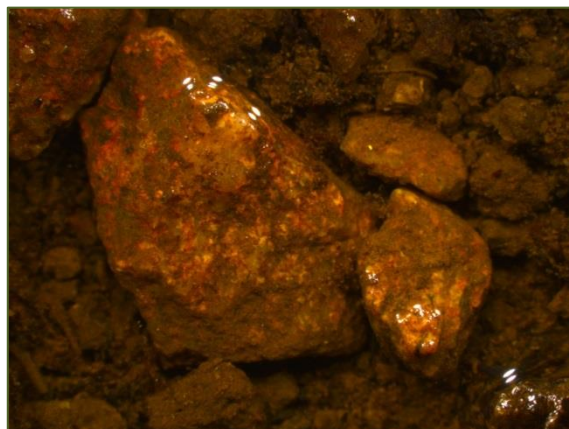
Mineral component from S06L2,
Size: 11.47 x 8.60 mm.



Mineral component from N01M3,
size: 17.30 x 12.98 mm.



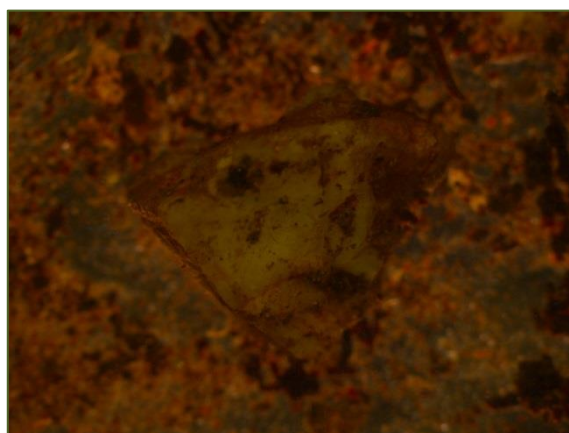
Mineral component from S08L1,
size: 22.49 x 16.87 mm.



Mineral component from S08L1,
size: 22.49 x 16.87 mm.



Mineral component from S06G2,
size: 22.43 x 16.82 mm.



Mineral component from N03M3,
size: 13.69 x 10.26 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Mineral /]20[– 50 mm



Mineral component from t26FH05,
size: 22.49 x 16.87 mm.



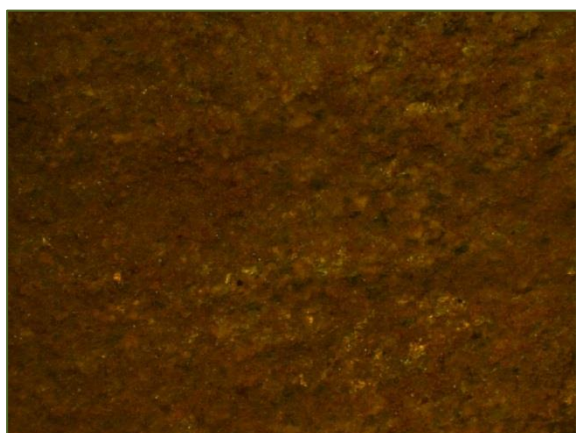
Mineral component from S08L3,
size: 22.49 x 16.87 mm.



Mineral component from N01F2,
size: 22.55 x 16.91 mm.



Mineral component from S06G27,
size: 22.55 x 16.91 mm.



Mineral component from N01F3,
size: 18.32 x 13.74 mm.



Mineral component from S08G2,
size: 19.34 x 14.51 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Mineral /]50[– 200 mm

Mineral component from N03G2,
size: 17.41 x 13.06 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Mosses / fragm.



Moss fragment from S08L1,
Size: 17.55 x 13.16 mm.



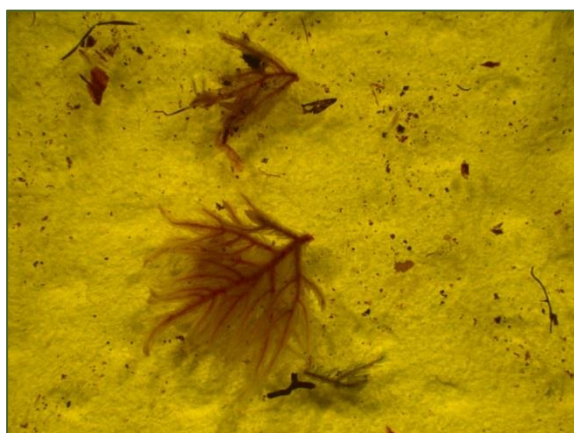
Moss fragment from N03M1,
size: 10.16 x 7.62 mm.



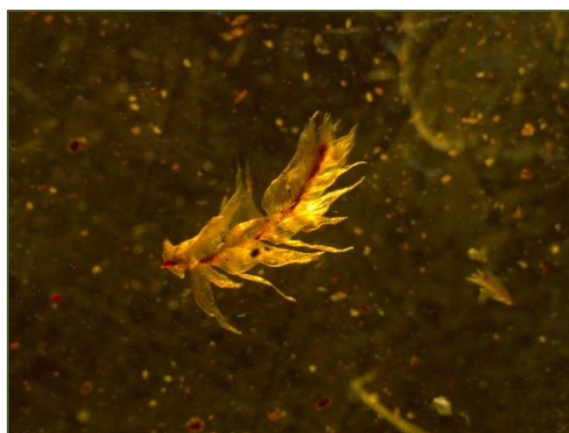
Moss fragment from S08L3,
size: 8.41 x 6.31 mm.



Moss fragment from N03M1,
size: 7.62 x 5.71 mm.



Moss fragment from N03M2,
size: 20.92 x 15.69 mm.



Moss fragment from N03M3,
size: 9.25 x 6.94 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Mosses / intact



Intact moss from N01F3,
size: 22.38 x 16.78 mm.



Intact moss from N01M2,
size: 22.49 x 16.87 mm.



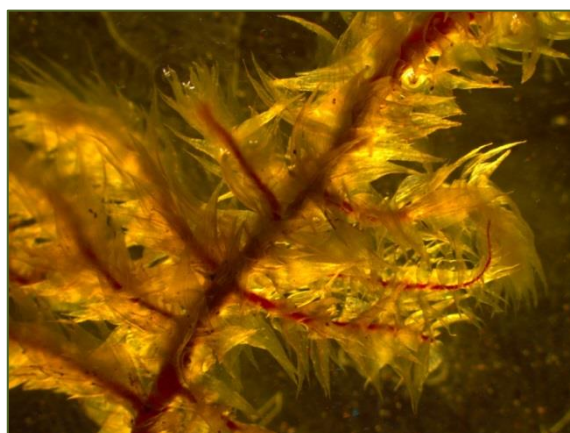
Intact moss from N03M3,
size: 17.41 x 13.06 mm.



Intact moss from S08L1,
size: 18.88 x 14.16 mm.

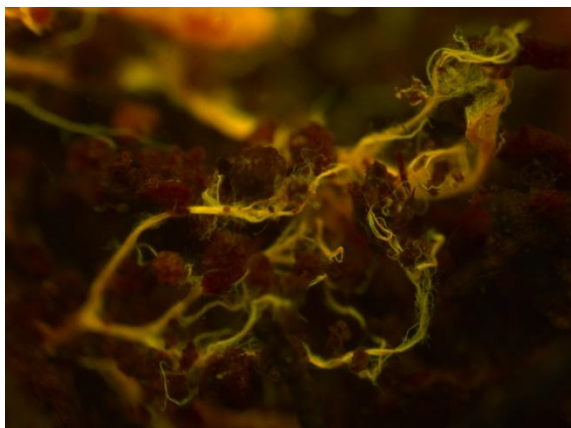


Intact moss from N03M2,
size: 20.82 x 15.62 mm.

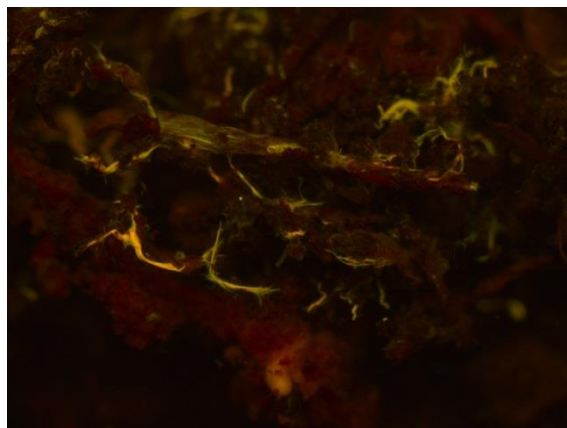


Intact moss from N03M3,
size: 19.65 x 14.74 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Mycelium

Mycelium from N03M1,
size: 4.42 x 3.32 mm.



Mycelium from N03M2,
size: 7.13 x 5.35 mm.



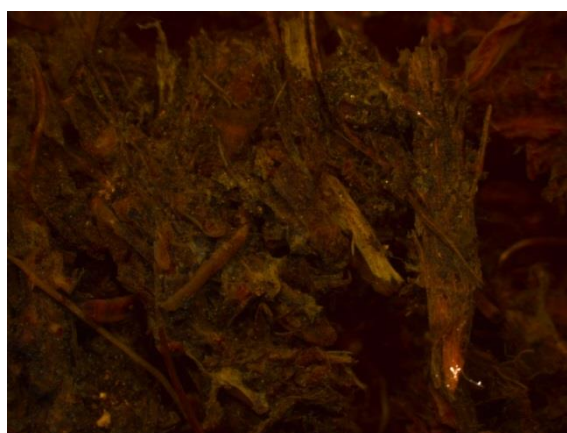
Mycelium from N03M1,
size: 11.42 x 8.57 mm.



Mycelium from S08L3,
size: 14.56 x 10.92 mm.



Mycelium from S08L1,
size: 7.22 x 5.42 mm.



Mycelium from S08G1,
size: 18.32 x 13.74 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Needles / intact./ *Abies alba*

Intact needle of *Abies alba* from N01M1,
size: 22.38 x 16.78 mm.



Intact needle of *Abies alba* from N01F3,
size: 22.38 x 16.78 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Needles / fragm. / *Picea abies*

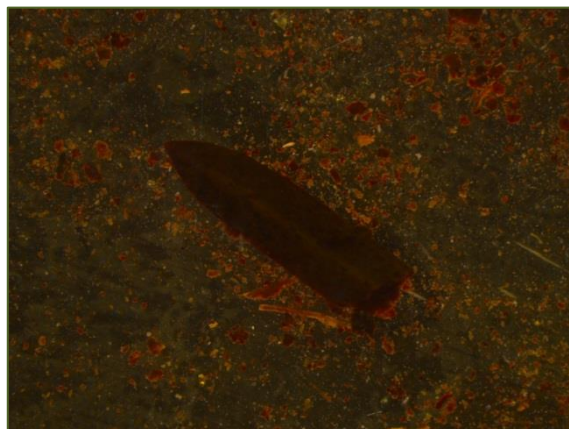
Fragmented needle of *Picea abies* from S06G3,
size: 22.49 x 16.87 mm.



Fragmented needle of *Picea abies* from S08G3,
size: 10.98 x 8.23 mm.



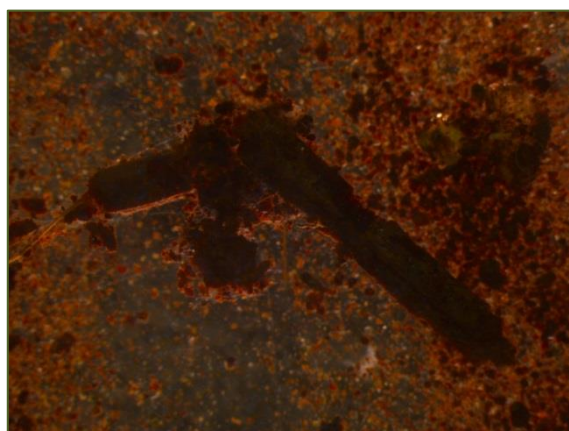
Fragmented needle of *Picea abies* from S06G1,
size: 11.45 x 8.59 mm.



Fragmented needle of *Picea abies* from S06L2,
size: 13.84 x 10.38 mm.

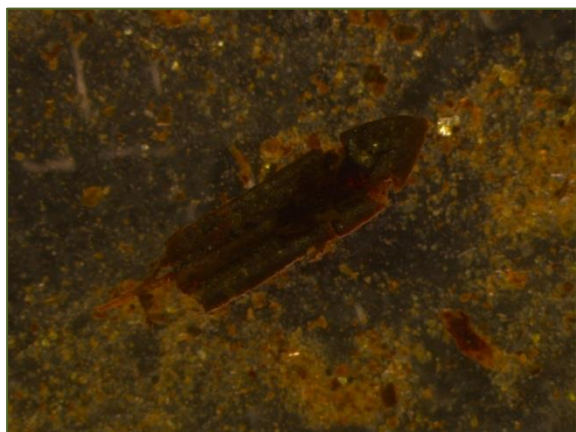


Fragmented needle of *Picea abies* from N03M2,
size: 8.09 x 6.07 mm.



Fragmented needle of *Picea abies* from S06G2,
size: 10.67 x 8.00 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Needles / fragm. / *Abies alba*

Fragmented needle of *Abies alba* from S0613,
size: 9.13 x 6.85 mm.

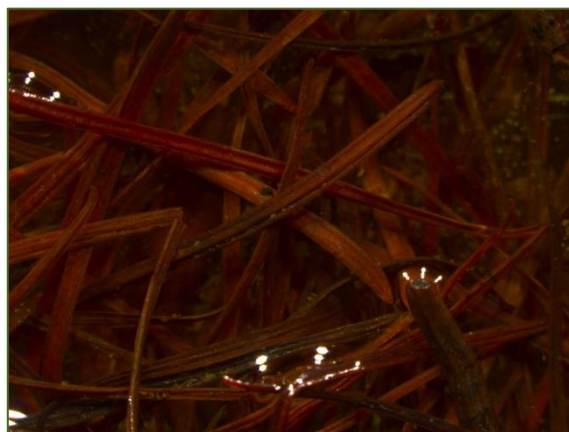


Fragmented needle of *Abies alba* from N01F3,
size: 13.19 x 9.89 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Needles / intact. / *Larix decidua*

Intact needle of *Larix decidua* from S06G3,
size: 22.49 x 16.87 mm.



Intact needle of *Larix decidua* from N01M2,
size: 16.74 x 12.55 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Needles / intact. / *Picea abies*

Intact needle of *Picea abies* from S08L3,
size: 17.41 x 13.06 mm.



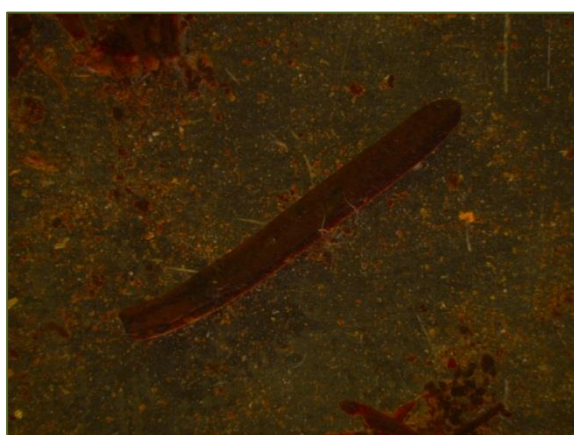
Intact needle of *Picea abies* from S06L3,
size: 22.55 x 16.91 mm.



Intact needle of *Picea abies* from S06G1,
size: 18.29 x 13.71 mm.



Intact needle of *Picea abies* from S08G1,
size: 19.13 x 14.35 mm.



Intact needle of *Picea abies* from S06L2,
size: 19.43 x 14.57 mm.

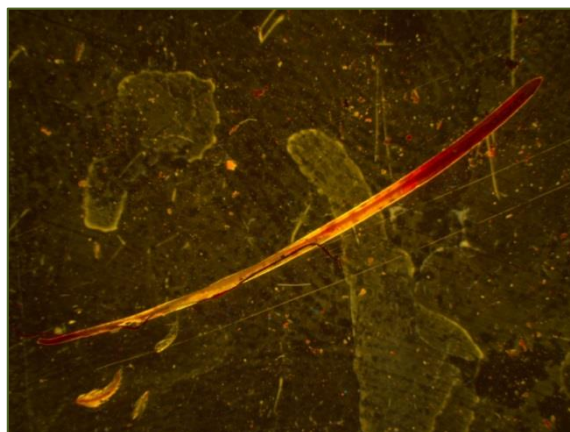


Intact needle of *Picea abies* from N03M2,
size: 17.30 x 12.98 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Needles / intact. / undet.

Undetermined intact needle from S06L2,
size: 22.49 x 16.87 mm.



Undetermined intact needle from N03M3,
size: 21.87 x 16.40 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

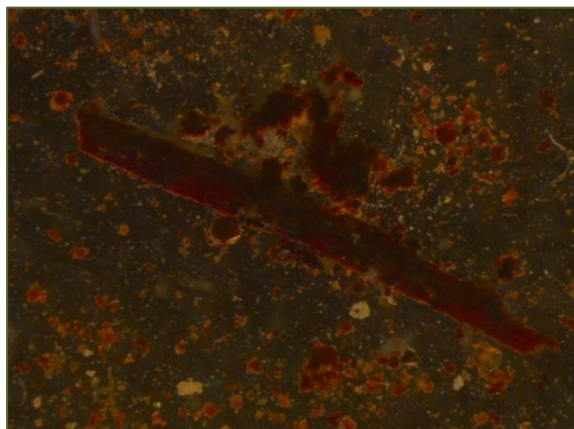
Needles / fragm. / undet.



Undetermined fragment of needle from N03G1,
size: 5.93 x 4.45 mm.



Undetermined fragment of needle from N03G3,
size: 15.19 x 11.39 mm.



Undetermined fragment of needle from S06L2,
size: 6.58 x 4.94 mm.



Undetermined fragment of needle from S08L2,
size: 22.43 x 16.82 mm.



Undetermined fragment of needle from N03M2,
size: 12.67 x 9.50 mm.

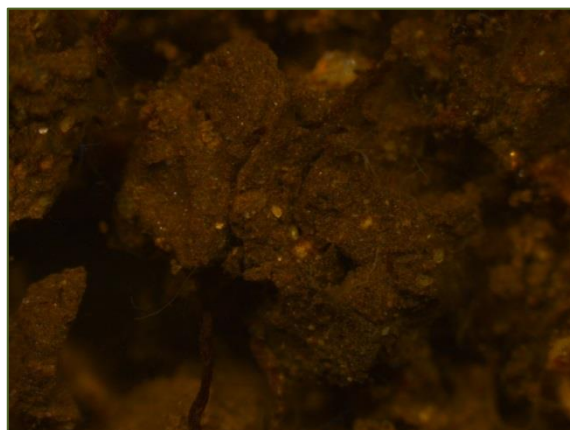


Undetermined fragment of needle from N03M2,
size: 12.11 x 9.08 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Organomin.

Organomineral component from S08L3,
size: 6.11 x 4.58 mm.



Organomineral component from S08L1,
size: 9.07 x 6.80 mm.



Organomineral component from S06L2,
size: 11.44 x 8.58 mm.



Organomineral component from S06L3,
size: 12.56 x 9.42 mm.



Organomineral component from S06L2,
size: 15.71 x 11.78 mm.



Organomineral component from N01M1,
size: 13.93 x 10.44 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Organomin. (bis)



Organomineral component from N01F2,
size: 7.50 x 5.63 mm.



Organomineral component from N01M3
size: 9.98 x 7.49 mm.



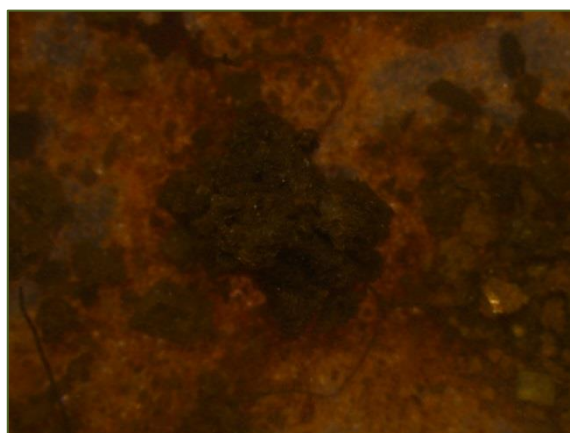
Organomineral component from S08G3,
size: 14.36 x 10.77 mm.



Organomineral component from N03M3,
size: 14.41 x 10.81 mm.



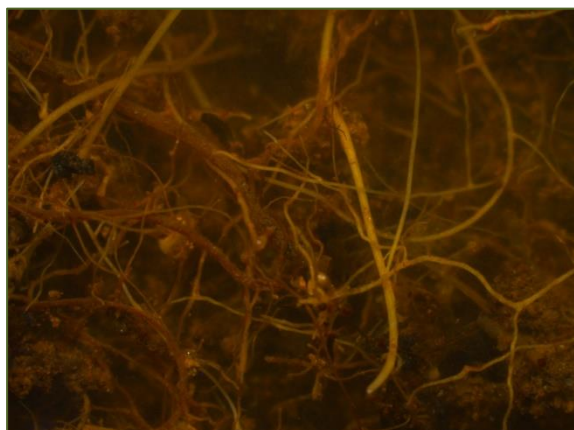
Organomineral component from N01F3,
size: 10.06 x 7.55 mm.



Organomineral component from N01F3,
size: 16.97 x 12.73 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Roots / 0 – 2 mm



Roots from N03G1,
size: 15.65 x 11.74 mm.



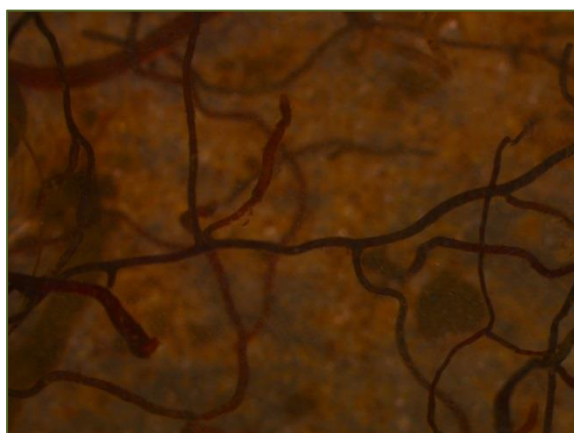
Roots from N03G3,
size: 11.54 x 8.66 mm.



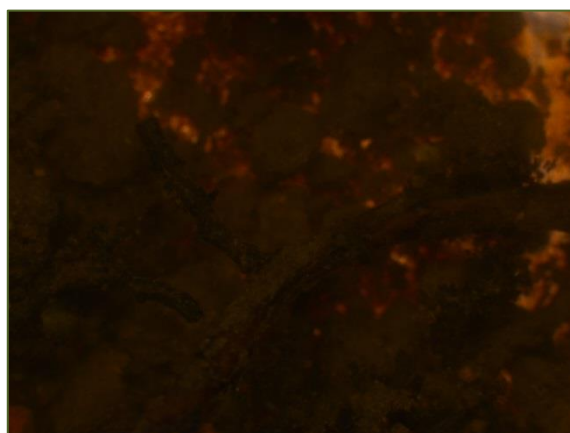
Roots from N03G1,
size: 9.10 x 6.83 mm.



Roots from N03G1,
size: 3.50 x 2.62 mm.



Roots from N01F3,
size: 10.58 x 7.93 mm.



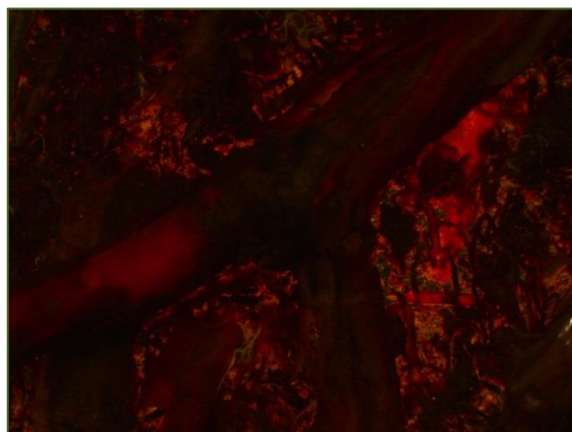
Roots from S08L1,
size: 14.46 x 10.84 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Roots /]2[- 5 mm



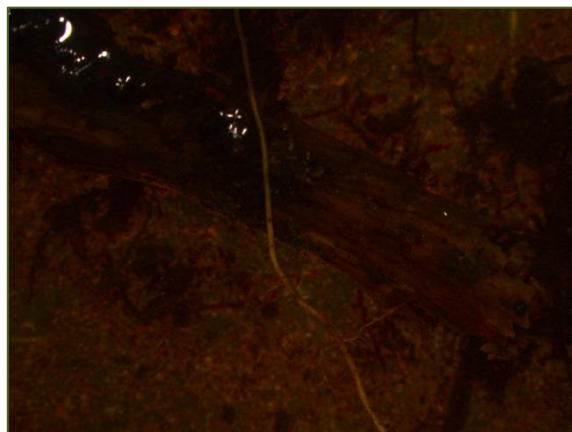
Root from N01F3,
size: 17.95 x 13.46 mm.



Root from N03M1,
size: 22.55 x 16.91 mm.



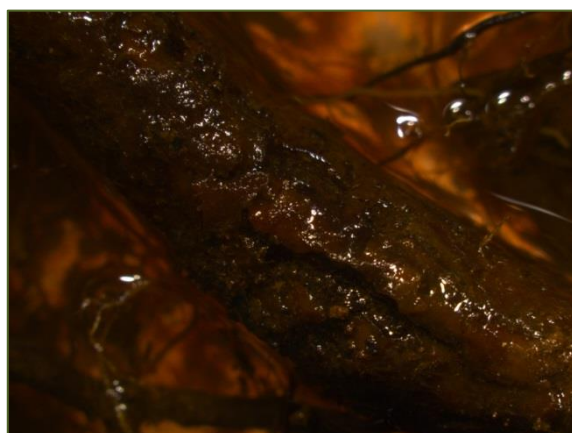
Root from S06G27,
size: 22.55 x 16.91 mm.



Root from S08G1,
size: 22.49 x 16.87 mm.



Root from N03G1,
size: 15.74 x 11.80 mm.



Root from N03G27,
size: 22.43 x 16.82 mm.

Méthode des petits volumes – photographies des principaux types d'éléments identifiés

Roots / > 5 mm



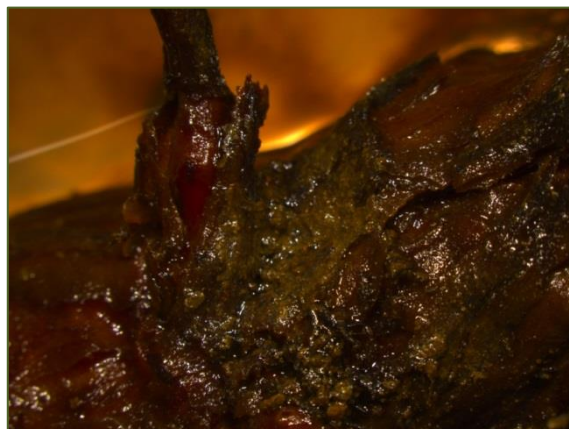
Root from S08L1,
size: 22.49 x 16.87 mm.



Root from N03G1,
size: 22.49 x 16.87 mm.



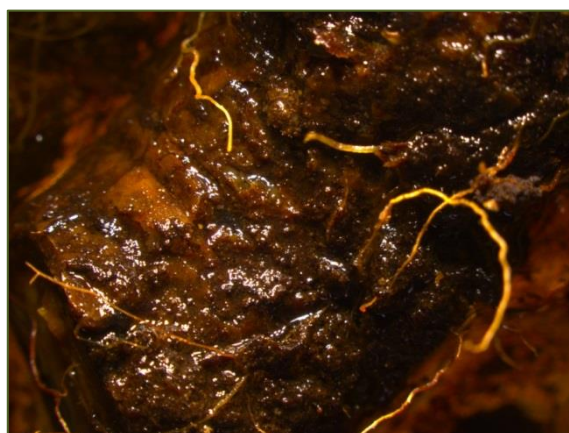
Root from N03M2,
size: 22.43 x 16.82 mm.



Root from S06G2,
size: 22.55 x 16.91 mm.



Root from S06L3,
size: 22.49 x 16.87 mm.



Root from N03G16,
size: 22.49 x 16.87 mm.