

Typologie des formes d'humus peu actives

Validation par des critères macro- et micromorphologiques, biologiques et chimiques

B. Jabiol⁽¹⁾, A. Höltermann⁽²⁾, J.-C. Gégout⁽⁴⁾, J.-F. Ponge⁽³⁾ et A. Brêthes⁽⁴⁾

- (1) Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et des Forêts, CS 4216, F - 54042 Nancy Cédex
(2) Institut für Forstökonomie, Tennenbacherstr. 4 — Universität Albert Ludwi, - 79106 Freiburg im Breisga
(3) Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Ecologie, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy
(4) Office National des Forêts, Section Technique Interrégionale Ouest, BP 23, 45760 Boigny-Sur-Bionne

RÉSUMÉ

L'objectif de ce travail est d'étudier la morphologie et le fonctionnement biologique de formes d'humus peu actives à horizon OH afin d'en préciser la typologie.

Sur 30 placettes situées sur des matériaux acides en Région Centre (France), nous avons décrit précisément les horizons O et A et prélevé des échantillons pour lames minces et analyses chimiques.

Après une analyse en composantes principales faite sur les variables macromorphologiques seules, l'ensemble des données a été utilisé pour interpréter les résultats.

Il a été montré que parmi ces humus peu actifs il existait encore des différences morphologiques notables liées à l'activité de groupes animaux différents. Ceci nous a permis de préciser les critères distinctifs des groupes typologiques utilisés depuis quelques années : i) dysmulls à activité encore notable de vers anéciques, à horizon A grumeleux, horizon OH possible mais peu épais et très discontinu ; ii) hémimoders et moders à forte activité de vers épigés, de diplopodes et d'isopodes, à A très localement encore grumeleux et OH peu épais ; iii) dysmoders à forte activité de diplopodes ou d'isopodes, A nettement massif ou particulière et OH épais ; iv) hémimors à activité exclusive d'enchytréides, à transition OH/A brutale, OF épais mais OH d'épaisseur variable ; aucun mor sans activité animale n'a été rencontré dans l'échantillon.

Mots clés

Forme d'humus, classification, vers de terre, micromorphologie, Région Centre

SUMMARY

CLASSIFICATION OF LOW-ACTIVITY HUMUS FORMS (IN THE CENTRE REGION OF FRANCE): validation using macro- and micromorphological, biological and chemical criteria

The main objective of this work is to study in terms of morphology and biology a large range of humus forms with a OH horizon, and this with a view to define and precise the interest of making the distinction between different topological units. We aim at completing the

typology proposed in 1992 and at confronting it with Green et al works.

30 plots have been surveyed in coniferous and broad-leaved forests located in the centre of France on acid detrital geological formations (refer to table 1). For this survey, the O and A horizons have been described (table 2), samples have been taken for thin sections and chemical analysis; and worms have been taken on 12 plots.

The different variables (born from the macro-morphological descriptions) have been analysed using a correspondence analysis and an agglomerative hierarchical classification. The results found have then been statistically compared with the results of the thin sections (co-inertia analysis) and with the worms analysis.

Three main groups can be distinguished using the macro-morphological factors analysis. Those three groups are characterised by a gradient in biological activities (fig. 1 and 2): the group 1 is the most active. It is characterised by relatively thin OH and OF horizons and an A horizon which is not yet well structured. The group 2 is characterised by thick OH and A horizons. The group 3 can be said to have variable OH horizons but a thick OF and a rapid transition with the A horizon.

As explained above, those three groups appeared to be linked with different intensities of biological activities but also with the characteristics of the forest stand (refer to fig 3, 7). The group 1 is found in mixed Oak-Hornbeam stands with a high epigeal worms, diplopod and isopod activity; the group 2 is generally met on Oak or mixed Oak-Hornbeam stands where worms tend to disappear while the enchytreid activity tends to increase. As for the group 3, found on Scots pine stands, the enchytreid activity is exclusive: this corresponds to the least active plots of the survey.

Those groups are also different when regarding the C/N ratio of the OH or A horizons (refer to fig 8). The group 1 also have a different S/T ratio and pH value (fig 9).

When considering the whole set of data collected, it is possible to identify subgroups which definition and biological functioning are clear. Those subgroups can easily be connected to the morphological types identified in previous typologies (dysmulls, hemimoders, eumoders, dysmoders), or can precise them (hemimors).

They enable us to confirm, precise or correct the criteria previously used and to « biologically » define the morphological types (figure 10, table 4).

Others of our subgroups correspond to biological functioning which are not yet very well known such as on very rocky soils or on « volcanic materials ».

In the present study, all forms of humus found were characterised by an animal activity. It was then impossible to make connections with the Green et al. typology (true mors, without animal activity).

Key-words

Humus form, classification, earth worm, micromorphology, France

RESUMEN

IPOLOGÍA DE LAS FORMAS DE HUMUS CON POCAS ACTIVIDAD; validación por criterios macro- y micromorfológicos, biológicos y químicos

El objetivo de este trabajo es estudiar la morfología y el funcionamiento biológico de ciertas "formas de humus" con poca actividad en horizonte OH, para precisar su tipología.

Se eligió 30 microparcels localizadas sobre materiales ácidos en Región Centro (Francia); se describieron a detalle los horizontes O y A; además se fabricaron pequeñas laminas delgadas y se realizó análisis químicos.

Se realizó un análisis estadístico (componentes principales) solamente con las variables macromorfológicas, y después todos los datos fueron usados para interpretar estos resultados.

Se comprobó que, en estos humus con poca actividad, existía todavía diferencias morfológicas notables ligadas a la actividad de diferentes grupos de animales. Esto nos permitió precisar los criterios distintivos de los grupos tipológicos usados desde algunos años atrás: i) dysmulls con actividad todavía notable de lombrices, con horizonte A grumoso, horizonte OH posible pero con poco espesor y muy discontinuo; ii) hemimoders y moders con fuerte actividad de lombrices, A localmente grumoso y OH con poco espesor; iii) dysmoders con alta actividad de lombrices, A netamente masivo o particular y OH grueso; iv) hemimors con actividad exclusiva de "enchytreides", con transición OH/A abrupta, OF grueso pero OH de espesor variable; ninguno mor sin actividad animal fue encontrado en la muestra.

Palabras claves

Forma de humus, clasificación, lombrices de tierra, micromorfología, Región Centro

La description et la typologie des formes d'humus forestières a fait l'objet en Europe, depuis les premiers travaux de Müller (1889), de travaux successifs approfondis (Kubišna (1953), Duchaufour (dès 1956), Babel (1971, 1972), Brun (1978), Delecour (1980), Toutain (1981)... L'évolution des connaissances, due à celle des moyens d'investigation, et la demande croissante des utilisateurs en termes de typologie fiable et liée aux facteurs de fertilité forestière, nous ont conduit, dans le cadre d'un groupe de travail, à proposer en 1992 une nouvelle classification, intégrant les données des classifications antérieures, et adaptée aux climats tempérés (Brêthes *et al.*, 1992). Cette classification a été présentée lors d'autres publications (Brêthes *et al.*, 1995, Jabiol *et al.*, 1994, Jabiol *et al.*, 1995).

Mais certaines références, liées à des critères macromorphologiques, demandaient à être confortées quant à leurs limites, à leurs caractères ou leur fonctionnement biologique. C'était le cas en particulier des types fonctionnels d'humus peu actifs et des limites morphologiques ou fonctionnelles dans la « famille » des hémimoders, moders, dysmoder et mors. Les limites morphologiques choisies étaient-elles justifiées ? Les « types » définis correspondaient-ils à des activités biologiques homogènes et différentes des autres types, à des caractères chimiques différents ? Quel était enfin leur déterminisme ?

C'est pour répondre à ces questions qu'a été lancée en 1992 une étude sur « la typologie, le fonctionnement et la dynamique des formes d'humus peu actives » (activité des vers anéciques faible à nulle) dans une région de plaine qui s'y prêtait particulièrement, la Région Centre. L'objectif de l'étude était donc de définir des « formes d'humus », dans un contexte peu actif, basées à la fois sur des critères macromorphologiques, devenant critères de diagnostic de terrain, mais définies aussi à partir de critères de fonctionnement biologique : ce que Brêthes *et al.*, (1992) ont appelé alors « types fonctionnels d'humus », en rapport au fonctionnement biologique. Lorsque c'est possible nous cherchons à compléter ces critères par des critères chimiques.

Dans les approches antérieures, les typologies reposaient essentiellement sur des critères macromorphologiques, confortés *a posteriori* par des critères analytiques simples. Brun (1978) a utilisé une approche pluridisciplinaire sur une trentaine d'échantillons mais à une échelle plus large allant des formes d'humus les plus actives aux dysmoders. Une telle approche multidisciplinaire, mettant en oeuvre des moyens d'approche variés, s'imposait sur les formes d'humus peu actives.

Par ailleurs, l'étude de ces formes d'humus peu actives se justifiait par l'existence au Canada d'une classification relativement récente (Klinka *et al.*, 1981, Green *et al.*, 1993) dans laquelle les conditions climatiques ont amené les auteurs à une typologie morphologique détaillée des formes moder à mor,

basée sur la présence d'un horizon Fm (ou Fq) "mycogène", non décrit en Europe : cet horizon est défini comme étant composé de débris reconnaissables macroscopiquement sans (ou seulement rares) boulettes fécales.

Cet article présente les résultats concernant les fonctionnements de ces formes d'humus et les bases de la typologie. Les méthodes utilisées sont, outre des descriptions macromorphologiques, des observations micromorphologiques sur lames minces, des dénombrements de vers de terre et des analyses chimiques. Les résultats de chacun de ces types de données sont confrontés entre eux et avec les typologies existantes, permettant de valider et préciser ces dernières grâce à de nouveaux critères.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Contexte géographique de l'étude

30 placettes ont été prélevées et décrites en Région Centre (Bassin de Paris), en Orléanais, en Sologne, dans le Perche et le Pays Fort. Elles ont été choisies parmi les placettes de relevés des catalogues de types de stations de ces régions, avec leurs auteurs : A. Brêthes (1993), C. Gauberville (1990), F. Charnet (1988).

Le contexte macroclimatique a été considéré comme suffisamment homogène pour ne pas entraîner de variations de fonctionnement biologique. *A posteriori*, les analyses de données n'ont pas fait ressortir de caractère régional qui aurait pu résulter d'une petite hétérogénéité climatique, principalement dans le pays Fort.

En Orléanais, Brêthes (1993) qualifie le climat de ligérien à influences continentales avec :

- des précipitations moyennes annuelles de 650 mm,
- un déficit hydrique estival assez important (220 mm),
- une température moyenne annuelle de 10 à 10,6 °C,

Le contexte géologique est précisé ci-dessous.

Échantillonnage : choix des placettes

Le critère majeur de choix des placettes était la **présence d'un horizon OH*** (Baize et Girard 1992), **témoignant *a priori* d'une faible activité biologique**, des épaisseurs variées devant être représentées (horizon mince et discontinu jusqu'à horizon de plusieurs centimètres) sans *a priori* sur la richesse chimique.

Mais dans le contexte climatique présenté précédemment, l'existence de types fonctionnels d'humus peu actifs ne résulte que de conditions acides ou de conditions hydromorphes

*: Une définition simplifiée des horizons holorganiques est redonnée au tableau 2.

(hydromoder ou hydromor). Comme nous avons éliminé les stations à hydromorphie proche de la surface, l'ensemble des placettes provient donc *de facto* de matériaux acides, à pH inférieur ou égal à 5 environ.

Ces formations acides sont bien représentées en Région Centre: nous avons recherché nos échantillons, à OH variés, sur des formations détritiques fortement remaniées et altérées: argiles et limons à silex, sables et argiles tertiaires, quelques alluvions anciennes et limons quaternaires. Les sols y sont des Podzols meubles ou ocriques, des Planosols pédomorphes d'appauvrissement de sables sur argiles (formations de l'Orléanais et formations de Sologne, terrasses anciennes de la Loire), des Planosols, Luvisols et Peyrosols issus de formations limoneuses, à silex ou non (Pays Fort, Perche), des Alocrisols argileux (Orléanais).

Nous avons choisi de sélectionner la plupart des placettes sur formations sableuses (21) et quelques unes seulement, à titre de comparaison, sur limon non caillouteux (4), sur limon à silex (2) et sur argile (3). La texture dominante de chaque placette apparaît dans sa numérotation par les lettres S, L, Lx et A. Le *tableau 1* reprend les caractéristiques principales des placettes.

Les facteurs « épaisseur de OH » et « matériau » ont été croisés ensuite avec un **facteur « peuplement »**, influant sur la nature des litières: chênaies-charmaies, chênaies sessiliflores (chêne accompagné de hêtre en Pays Fort), chênaies-pineraies à pins sylvestres, pineraies, ainsi qu'une lande à bouleaux (Sologne).

En outre une placette a été choisie en dehors de la Région Centre (Morvan, placette 31Lv) sur tuf volcanique et sol limoneux très humifère acide à caractères andiques, afin d'essayer de résoudre les problèmes systématiques de distinction morphologique entre les horizons OH et A dans ces milieux. Trente et une placettes ont donc finalement été étudiées.

Échantillonnage: protocoles de relevés et choix des variables

La campagne de prélèvement/description se heurtait à une contrainte très générale en matière de description des formes d'humus, celle de la **variabilité spatiale**, morphologique ou chimique. Ce problème a été illustré récemment par Williot (1995).

Le protocole de relevés exact (méthode de description, choix des variables) sera présenté et discuté par ailleurs. Un tel protocole devait permettre:

- d'une part, d'éviter la variabilité décimétrique liée souvent à des causes externes variées: mosaïque d'essences ou de végétation herbacée, bouquets d'âges variés ou couvert varié (Bernier et Ponge 1994, Bernier 1997), ou d'éviter la variabilité métrique prévisible, comme la position par rapport au tronc des gros arbres (Béniamino *et al.*, 1991),

- d'autre part, de prendre en compte la variabilité métrique à décimétrique qui fait partie de l'identité des formes d'humus décrites. Elle est inévitable et se traduit macromorphologiquement par des variations d'épaisseurs de couches, des recouvrements incomplets d'horizons, des nettetés de structure. Lorsqu'elle est forte et se présente sous forme de mosaïques de formes d'humus très différentes, elle reflète souvent des types fonctionnels en cours d'évolution.

La prise en compte de ce niveau de variabilité est d'autant plus important que nous avons choisi de **multiplier le nombre de sites** plutôt que de prévoir des répétitions par site, moyennant un certain nombre de précautions dans le protocole.

Aussi, après vérification de l'homogénéité de différents facteurs à l'échelle d'une placette de 200 à 400 m² et leur description classique (peuplement, flore, sol), nous avons procédé aux opérations suivantes:

- i) description précise des horizons O et A à partir d'une tranchée de 2 mètres de long, sur environ 20 à 30 cm de profondeur, et en surface sur une largeur de 20 à 30 cm également;

- ii) prélèvements des différents horizons O et A pour analyses chimiques, sur une zone jugée « représentative » de la tranchée;

- iii) prélèvements sur la tranchée de blocs non perturbés pour inclusion, en un ou plusieurs points selon l'intensité de la variabilité;

- iv) prélèvement des vers de terre (extraction à l'eau formolée, Bouché 1969) à un mètre environ de la tranchée, sur 12 placettes choisies après dépouillement des premières données, et deux ans après les premiers relevés (sous la direction de J.-F. Ponge);

- v) ce retour sur le terrain a été l'occasion de relever une éventuelle variabilité dans le temps, reconnue effectivement sur deux placettes.

D'autres types de prélèvements ont été effectués qui ne seront pas exploités ici.

Nous avons choisi d'utiliser un maximum de paramètres descriptifs des horizons holorganiques ou organominéraux, sans *a priori* quant à leur signification, afin de tester cette dernière par analyses de données. Il a donc été nécessaire de choisir les variables et mettre au point un système de notation et codification. Peu d'études récentes utilisent de telles données précises et codifiées (Green *et al.*, 1993).

Les variables utilisées et leurs modalités sont présentées *tableau 2*; elles sont adaptées au contexte d'étude: humus peu actifs, majoritairement sur sables, essences variées. La variabilité locale horizontale a été prise en compte sur la longueur de la tranchée:

- en notant à la fois les valeurs extrêmes et représentatives des variables quantitatives (ex. épaisseurs), chacune de ces rubriques étant, si nécessaire, complétée par un pourcentage de surface ou volume correspondant;

Tableau 1 - Principales caractéristiques des placettes étudiées

Table 1 - Main characteristics of sample sites

N° ordre et matériau	REGION	ESSENCE *	HORIZONS DE PODZOLISATION observés**	FORME D'HUMUS caractéristiques générales	OH + OF mm	transition OH/A ***
Placettes sur argile (.A)						
1A	Orléanais	QC			25-45	dif.
2A	Orléanais	QC	BPh		40-55	dif.
3A	Orléanais	PS		OH discontinu	de 5 à 20	tn
Placettes sur sable (.S)						
4S	Orléanais	QC		OH discontinu	de 2 à 5	dif
5S	Orléanais	QC	BPh	OH discontinu	0-20	dif
6S	Orléanais	QC	BPh		7-30	dif
7S	Orléanais	QC	BPh	OH discontinu	5 - 25	dif
8S	Orléanais	QC	BPh		25 - 35	dif
9S	Orléanais	QC	BPh		15-50	dif
10S	Orléanais	Q		OH très réduit	0-7	
11S	Orléanais	Q		OH variable	0-30	dif
12S	Sologne	Q	BPh	localt qq turric.	7-15	an
13S	Orléanais	Q	BPh		5-18	dif/A, tn
14S	Sologne	Q	BPh	pas de A	25-35	tn
15S	Orléanais	Q (+ PS)		mosaïque décim.	0-35	dif
16S	Orléanais	PS + Q	BPh	pas de A	40-80	tn
17S	Orléanais	PS + Q	E: 7-10 cm/BP	pas de A	60-95	tn
18S	Orléanais	PS + (Q)	Eh/BPh		30-50	tn
19S	Sologne	PS	Eh/BPh		30-75	tn
20S	Sologne	PS	E + BP en taches		35-60	tn
21S	Sologne	PS	E/BP		50-110	tn
22S	Orléanais	PS	Eh/BP		65-115	tn
23S	Sologne	B	E + BP 30 cm/BPh	OH disc, massif	30-50	tn
Placettes sur limon (.L), limon à silex (.Lx) et tuf volcanique (Lv)						
24L	Perche Sud	Q	BP en taches	OH disc., pts turric.	5-15	an
25 L	Perche Sud	Q + divers	BPh		10-20	an
26 L	Pays Fort	Q + H			35-65	an
27 L	Perche Nord	Q + (H)	BPh		40-60	dif
28Lx	Perche Sud	Q + B	E/BP		125-145	dif
29 Lx	Pays Fort	Q	E/BP	Ah épais	75-85	an
30 L	Perche Nord	PS + Q	E/BP	pas de A	90-130	tn
31Lv	Morvan	H		Ah épais	45-70	dif

* Q: chênes, QC: chênes et charmes, PS: pins sylvestres, B: bouleaux, H: hêtres

** d'après Baize et Girard 1992

*** dif: diffuse (5-20 mm), an: assez nette (2-3 mm), tn: très nette (< 2 mm)

- en précisant la proportion de chaque modalité d'une variable qualitative d'un horizon donné (cette proportion correspond à un % volumique ou surfacique). Cette méthode permet de prendre en compte des hétérogénéités verticales irrégulières que ne permettrait pas la description de deux horizons distincts. Par exemple : pourcentage volumique de l'horizon correspondant à une structure donnée.

Les variables pouvant être fort différentes selon les horizons considérés, nous avons choisi de procéder à des descriptions horizon-type par horizon-type : OLn, OLv, OF, OH, A (Baize et Girard 1992, *tableau 2*) sachant que sur le terrain toute subdivision nécessaire doit être effectuée. Ce choix n'influe pas sur les résultats puisque l'objectif n'est pas dans cette étude de redéfinir les horizons-types.

Nous avons choisi en outre de ne discrétiser *a priori* aucune variable continue. Cette opération sera effectuée à chaque fois *a posteriori* en fonction de la distribution des valeurs.

Les autres méthodes utilisées

Utilisation des lames minces d'humus (Höltermann 1995)

La confection de lames minces après inclusion sous résine a été effectuée au Centre de Pédologie Biologique de Nancy par M. Doirisse.

L'observation des lames permet d'accéder aux structures à différentes échelles et dans différentes conditions (lumière naturelle, polarisée, UV). Elle nous a permis de reconnaître les types d'agencement des débris organiques et matières organiques entre eux ou avec la matière minérale, de reconnaître différents types de déjections animales, en particulier lombrics (anéciques ou épigés, Bouché, 1972) — diplopodes ou isopodes - enchytréides - larves de diptères.

Les méthodes de description des lames ont été développées par Brewer (1964), Kubiéna (1964), Babel (1975) puis introduites en France par Brun (1978) et développées par Toutain (1981). Mais aucun **protocole précis de description** n'avait jusqu'à présent été diffusé en France. Nous présentons *tableau 3* la grille de description que nous avons utilisée, grille regroupant les variables observables dans le cadre régional mais pouvant être adaptée à d'autres contextes (Höltermann, 1995).

Caractérisation chimique des horizons O et A

Des analyses classiques ont été effectuées sur les différents horizons : C et N (CNRS - CPB Nancy : CHNS Analyser carbo Erba - 1108), CEC et éléments échangeables extraits au chlorure de cobaltihexammine, donc au pH du sol, (Orsini et Rémy, 1976, Afnor, 1996 : norme NF X 31-130), (laboratoire d'analyses INRA Arras), pH eau 1/2,5, pH KCl 1N.

Analyses de données

Notre objectif étant de définir des groupes de relevés qui soient caractérisés par un ensemble de variables qualitatives et quantitatives, des analyses multivariées de type Analyse des Correspondances Multiples (ACM) s'imposaient. Elles ont été complétées par une classification ascendante hiérarchique (CAH).

La quantité de variables étant très importante par rapport au nombre de relevés, nous avons préféré traiter séparément les données « macromorphologiques », relevées sur le terrain (152 modalités pour 42 variables actives), et « micromorphologiques » relevées sur les lames minces (82 modalités pour 31 variables actives, Höltermann 1995).

Pour l'ACM macromorphologique, certaines variables n'ont été utilisées qu'en « variables supplémentaires » : ce sont celles relatives au peuplement ou à la végétation, à la nature des litières, à la région et à la texture.

Pour déterminer si les caractéristiques macromorphologiques des humus correspondaient à leurs caractéristiques micromorphologiques, une analyse conjointe des deux tableaux de données concernés a ensuite été réalisée par une analyse de co-inertie des deux ACM (Chessel et Mercier, 1993; Dolédec et Chessel, 1997). Cette analyse permet de dégager des axes factoriels qui traduisent les structures communes aux deux jeux de données. Pour connaître les liens entre analyse de co-inertie et ACM initiales, les axes d'inertie des deux ACM sont projetés sur les plans factoriels de co-inertie. Les graphes obtenus s'interprètent comme des projections de variables dans des ACP normées.

Les placettes peuvent ensuite être projetées sur les axes de co-inertie soit par le biais du jeu de données macromorphologiques, soit par celui des données micromorphologiques. Après normalisation, il est possible de présenter les deux types de projections sur le même graphique qui s'interprète comme en AFC ou en ACM (Dolédec et Chessel, 1997).

Les traitements ont été réalisés à partir du logiciel ADE** développé par Thioulouse *et al.*, (1997), puis complétés par des tests statistiques (logiciels Statview et Superanova pour Macintosh, de ABACUS Concepts).

RÉSULTATS

Résultats des analyses macromorphologiques

Les résultats de l'ACM et de la CAH sont résumés sur les figures 1 à 3.

** : programmathèque ADE 4 : <http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/WhatisF.html>

Tableau 2 - Description macromorphologique des formes d'humus - Exemple de mode de notation de l'information adapté à l'étude en Région Centre - mis au point par A. Brêthes et B. Jabiol (1992, non publié)

Table 2 - Macromorphological description of humus forms: example of information notation procedures

OLn	(feuilles ou aiguilles peu transformées et libres entre elles)
	<ul style="list-style-type: none"> • recouvrement en % de la surface • épaisseurs minimale, maximale et représentative sur la zone étudiée (le même chiffre peut figurer); si nécessaire % de recouvrements respectifs • nature des résidus selon l'espèce d'origine • fragmentation: en % volumique des feuilles présentes sous forme de fragments, par rapport à la totalité du volume organique (boulettes ou organes entiers) - (il s'agit en fait généralement de OLn qui sera décrit comme sous-horizon de OLn) <p><i>Remarque: fragment = morceau inférieur à la moitié de la taille d'origine</i></p>
OLv	(feuilles ou aiguilles transformées par les champignons, collées en paquets, sans matière organique fine)
	<ul style="list-style-type: none"> • squelettisation: % de feuilles squelettisées par rapport à la totalité du volume des feuilles • compacité: 1: résidus accumulés sans paquets, de façon lâche, 2: présence de paquets de feuilles collées faiblement, 3: petits paquets à feuilles bien collées, 4: présence de paquets indécolables sans rupture • blanchissement: % de feuilles ou débris de feuilles blanchis • noircissement: % de résidus noircis ou brunis • mycelium: abondance-couleur(s) (en clair: jaune, brun, blanc, noir...) • racines: abondance et si possible nature des principales espèces
OF	(fragments transformés, en paquets, mêlés de 30 à 70% de matière organique fine)
	<ul style="list-style-type: none"> • mêmes rubriques qu'en OLn et: • M.O. fine: % par rapport au volume total organique (en principe < 30 % en OF)
OH	(constitué de plus de 70% de matière organique fine: boulettes fécales transformées)
	<ul style="list-style-type: none"> • structure: 1: granulaire = juxtaposition de granules de MO, 2: fibreuse = dominance d'éléments figurés allongés (mycélium...), 3: particulaire: abondance d'éléments figurés dissociés (ce n'est en principe pas du OH!), 4: massif: pas de macrovides, aspect lisse (ne pas confondre avec du 1 compact), 5: autre: préciser ou décrire • compacité: doit se rapprocher de la notion de compacité en OLv et OF: 1 très lâche, aspect de poussière, 2 grains dissociés ou en petits paquets, 3 grains agglomérés en paquets importants, 4 compact: résidus amalgamés, couche difficile à couper (se découpe en blocs) • boulettes fines: boulettes sphériques ou ovoïdes très facilement reconnaissables à la loupe voire à l'oeil nu; en % • grosses boulettes: boulettes très facilement reconnaissables à l'oeil nu; en % volumique • M.O. figurée: débris en % volumique; préciser nature si nécessaire • grains de sable: abondance ou absents • transition OH/A: aspect - épaisseur en mm
A	(horizon organo-minéral)
	<ul style="list-style-type: none"> • couleur: code couleur (+ nom si besoin) • texture: d'après le triangle de Jamagne • structure: 1: grumeleuse ou grenue, 2: particulaire, 3: soufflée, 4: massive, 5: autre: préciser, 9: indéterminée ou absence de A • taille des agrégats: en millimètres • résistance des agrégats: à la fois netteté de la forme et résistance des agrégats à la manipulation: 1: fortement agrégé, 2 moyennement agrégé, 3 faiblement agrégé, 4 très faiblement agrégé, 9 sans objet (structure particulaire...) • volume agrégé: en variable quantitative: % du volume d'agrégats visibles par rapport au volume total de terre • aspect M.O. 1-juxtaposition nette à l'oeil nu, 2-juxtaposition nette à la loupe, 3-pas de juxtaposition, 9-indéterminé • grains minéraux: 0 grains non visibles ou sans grains, 1 grains nus, 2 grains partiellement nus, 3 grains liés à M.O. dans agrégats, 4 grains revêtus (comme dans un horizon BPh), 9 indéterminé <p><i>Remarque: en cas d'hétérogénéité pour une variable, possibilité d'affecter deux modalités; préciser alors les % volumiques respectifs concernés par chaque modalité.</i></p>

Sur les quatre axes étudiés (taux d'inertie respectifs de 10,3, 7,5, 6,9 et 6,3 %), seuls les trois premiers ont pu permettre une interprétation écologique. Celle de l'axe 3 étant très partielle et facile à prendre en compte, la CAH a été réalisée sur les deux premiers axes seulement.

Le dépouillement de l'analyse a permis d'isoler trois grands groupes morphologiques: les groupes 1 et 2 s'opposent entre eux sur l'axe 2, puis au groupe 3 sur l'axe 1. Des groupes plus précis sont également individualisés sur la projection (figure 1), représentés parfois par une ou deux placettes à caractère ori-

horizon		OL	OF	OH	hor. min.	
épaisseur (mm)	minimum					
	maximum					
	moyenne					
transition	nette					
	assez nette					
	diffuse					
	ondulée					
sable, mat. minér.*						
ss-horizon présent						
Matière organique figurée **	feuilles					
	aiguilles					
	bourgeons					
	écailles					
	cones					
	brindilles					
	tiges					
	écorces					
	mousses					
	bois					
autres						
max. de racines						
racines dans OF**						
mycélium***						
sclérotés**						
déjections ****	Enchytréides					
	Collemboles					
	Diptères					
	Oribates					
	Diplopedes					
	Isopodes					
	Lombrics	épigés				
		anéciques				
		déjections fraîches				
		déjections vieilles				
				traces de petits vers		
structure (Höltermann 95)		structure OH	lâche			
			agrégée			
			homogène			
			déchirée			
observations particulières			structure hors minéral	spongieuse		
				juxtaposée		
				irrégulière		
				porphyric/massive		
				agrégée		

Tableau 3 - Grille de description micromorphologique des lames minces d'humus

Table 3 - Micromorphological description grid of humus using thin sections technique

a* sables ou matière minérale en OL, OF, OH : 0 : absents, 1 : peu abondants, 2 : moyennement abondants et plus

** : absent, rare, présent

*** mycélium : 0 : absent, 1 mycélium blanc dominant, 3 : mycélium noir dominant

**** déjections : quantifiées d'après l'index de Babel (1972) :

1 il faut chercher pour trouver des exemplaires

2 exemplaire peu fréquent mais trouvé sans recherche

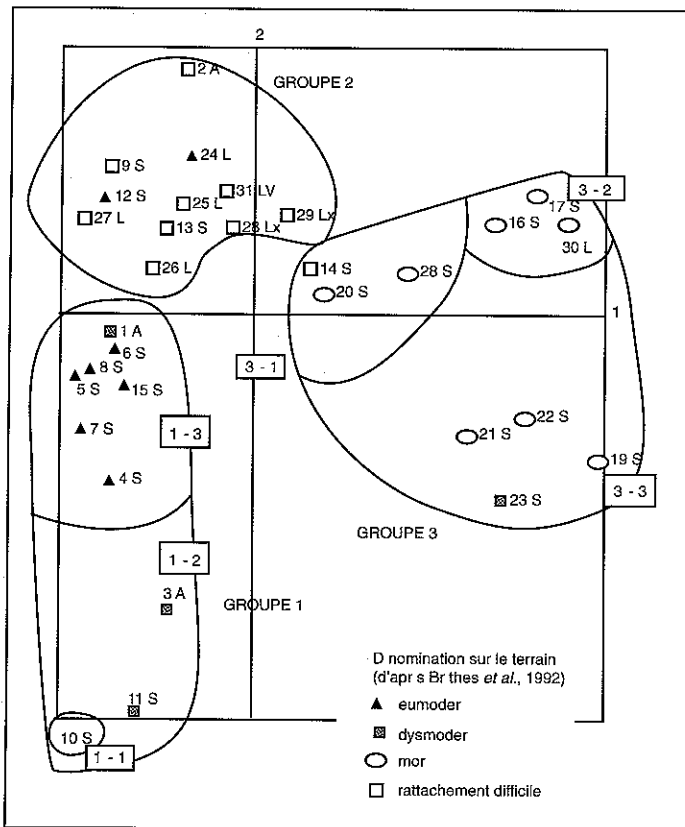
3 fréquent mais représente moins du 1/4 des objets

4 1/4 à 1/2 du total

5 > 1/2 du total

Figure 1 - Représentation des 3 groupes de relevés et des sous-groupes dans le plan 1-2 de l'ACM (CAH sur 2 axes)

Figure 1 - Représentation of the 3 sample groups and the sub-groups in the 1-2 plan of the CA



Remarque: la placette 10S est hors échelle et rattachée au groupe 1 hors CAH

ginal. La placette 10 S a été retirée de l'analyse car son poids sur l'étiement des axes était trop fort. Nous l'avons cependant incluse dans le groupe 1.

L'interprétation de la projection des variables montre que les axes 1 et 2, ainsi donc que les trois groupes, reflètent *a priori* des différences d'activité biologique majeures (figure 2):

- **Le groupe 1** rassemble des formes d'humus caractérisées principalement par des variables contribuant fortement à l'axe 1 et à coordonnées négatives (figure 2a): OF peu épais (modalités fep1 et fep2), **transition graduelle entre OH et A** (htr1), absence de podzolisation morphologiquement décelable (bph0), pas de mycelium en OF (fmy1); mais aussi par d'autres contribuant à l'axe 2: **OH discontinu et/ou peu épais** (figure 2b), **structuration partiellement en agrégats en A** (grumeleuse ou polyédrique subanguleuse).

Ces caractères, et en particulier la structuration partielle de l'horizon A, correspondent dans une première approche à ceux des moders faiblement à moyennement caractérisés (formes de transition entre mull et eumoders) tels que définis par Brêthes *et al.*, (1992). Mais l'utilisation de la clé de détermination proposée par ces auteurs conduit à

l'appellation eumoder pour la majorité des placettes du fait de l'importance de l'horizon OH (figure 1), et ne permet guère de conclure pour 10S, et même 3A et 1A (dysmull à hémimoder, amphimull?). Le sous-groupe 1-2 est difficile à expliquer à ce stade.

- **le groupe 2**, séparé du groupe 1 sur l'axe 2, correspond à des formes à **OH épais** (modalité hep4 figure 2b) et **A nettement massif**; la transition OH/A reste peu à moyennement marquée (htr2 figure 2a), un horizon BPh est visible (bph1).

Ce sont des caractères de dysmoders typiques, à activité biologique plus ralentie. La clé de détermination conduit d'ailleurs à une majorité de dysmoders et à deux eumoders: les placettes 24L et 12S, dont l'horizon OH est mince. Mais la situation de ces placettes dans le groupe 2 vient surtout du caractère massif ou particulièrement net de leur horizon A.

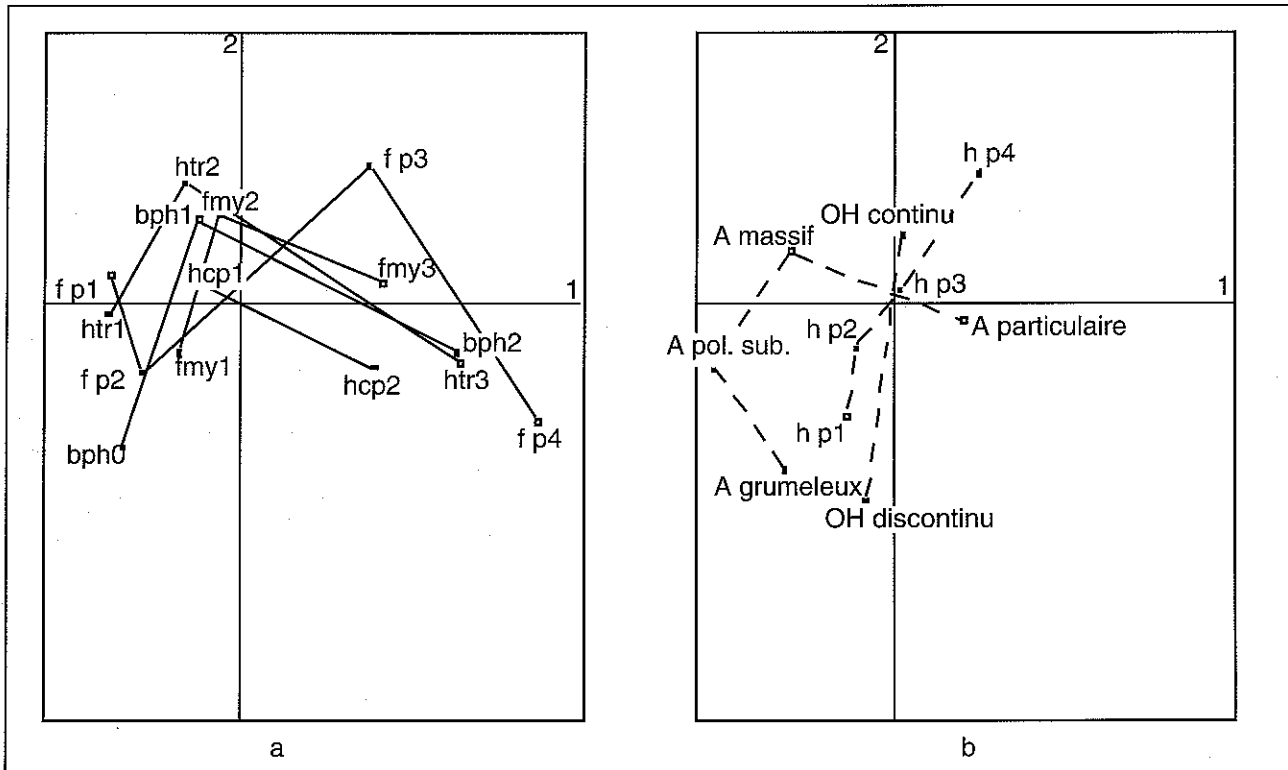
- **le groupe 3** (axe 1 positif) est caractérisé par une **transition brutale** (< 2 mm) entre OH et A ou le 1^{er} horizon minéral (htr3 figure 2a): il n'y a aucun transfert biologique entre les couches holorganiques et les horizons inférieurs. Les autres caractères sont une forte épaisseur de OF et une **forte compacité de OH** (fep3 et 4, hcp2); le sol est toujours nettement podzolisé avec E et BP bien visibles (bph2). Le caractère de transition brutale permet, d'après les critères utilisés en Europe (Delecour 1980, Brêthes *et al.*, 1992), de rattacher presque toutes ces formes d'humus aux mors. Ceux-ci peuvent être subdivisés clairement d'après l'axe 3 en mors humiques à succession OH/Ah (ou OH/Eh: sous-groupe 3-3 pro parte, 20S et 18S du sous-groupe 3-1) et en mors à succession OH/E (sous-groupe 3-2). Le sous-groupe 3-1 correspond à des placettes à faible poids dans l'analyse et difficilement interprétables.

L'épaisseur de OH (hep) ne ressort que sur l'axe 2, elle n'intervient donc pas dans la définition de ce groupe où se retrouve une forme d'humus de lande à Ericacées et bouleaux (23S) à OH mince: cette dernière peut être interprétée comme un « mor jeune » (que l'on pourrait appeler néomor) dans lequel la phase forestière de recolonisation et la faiblesse des retombées de litière n'a pas permis l'accumulation d'un OH important. Cette forme d'humus n'a pas été décrite jusqu'à présent dans les typologies européennes mais elle est proche du concept de velomor de Klinka *et al.*, (1981).

En première conclusion on peut donc dire que les résultats obtenus par l'ACM confirment la pertinence des paramètres descriptifs utilisés antérieurement dans la définition des types: citons par exemple la structuration des horizons A, la transition entre OH et

Figure 2 - Analyse macromorphologique, représentation des variables dans le plan 1-2 de l'ACM : ordonnancement des modalités de certaines variables à forte contribution le long de l'axe 1 (a) et de l'axe 2 (b).

Figure 2 - Macromorphological analysis : representation of variables in the 1-2 plan of the CA : ordering of the modes of some variables with a strong contribution along the 1 axis (a) and the 2 axis (b)



- bph : horizon podzolique
 - f ép : épaisseur de OF
 - fmy : quantité de mycélium en OF
 - hcp : compacité de l'horizon OH

- h ép : épaisseur de OH
 - htr : transition entre les horizons OH et A
 les traits relient les classes ou modalités d'une même variable, les indices de 1 à 4 sont ordonnés selon le sens de variation croissante des variables

les horizons minéraux ainsi que l'épaisseur de l'horizon OH. L'épaisseur de OF et la compacité de OH sont deux autres paramètres à très forte contribution à l'axe 1. Par contre la présence d'horizons A partiellement agrégés dans le groupe 1 amènera peut être la nécessité de préciser le fonctionnement de ce groupe et élargir les critères de définition des eumoders et hémimoders.

La projection des variables supplémentaires (figure 3) met en évidence une corrélation beaucoup plus forte que ce que nous pouvions attendre entre les groupes et les peuplements : groupe 1 et chênaies-charmaies, groupe 2 et chênaies, groupe 3 et mélange pins - chênes ou pins.

Les variables principales ou supplémentaires non citées ci-dessus ne donnent pas d'indication interprétable (voir tableau 2 pour la liste des variables).

Apports des autres analyses à la compréhension des axes et des groupes

Apports de l'étude micromorphologique (Höltermann 1995)

Nous ne pouvons ici détailler les résultats de l'ACM et de la CAH faites sur les variables micromorphologiques, nous en tirerons les principaux renseignements et testerons leur cohérence avec ceux de l'analyse précédente. Les placettes 16S et 8S n'ont malheureusement pas pu être prises en compte (lames inutilisables).

La figure 4 met en évidence les variables ayant une contribution importante sur l'axe 1 et ayant pu être écologiquement interprétées ; elles opposent deux types d'activité biologique différents : les variables « OF mince (FEP1), déjections de diplopes ou isopodes en OH (HDI1), mycélium blanc en OF et en OH, grains de sables en OH (HSA2), quelques

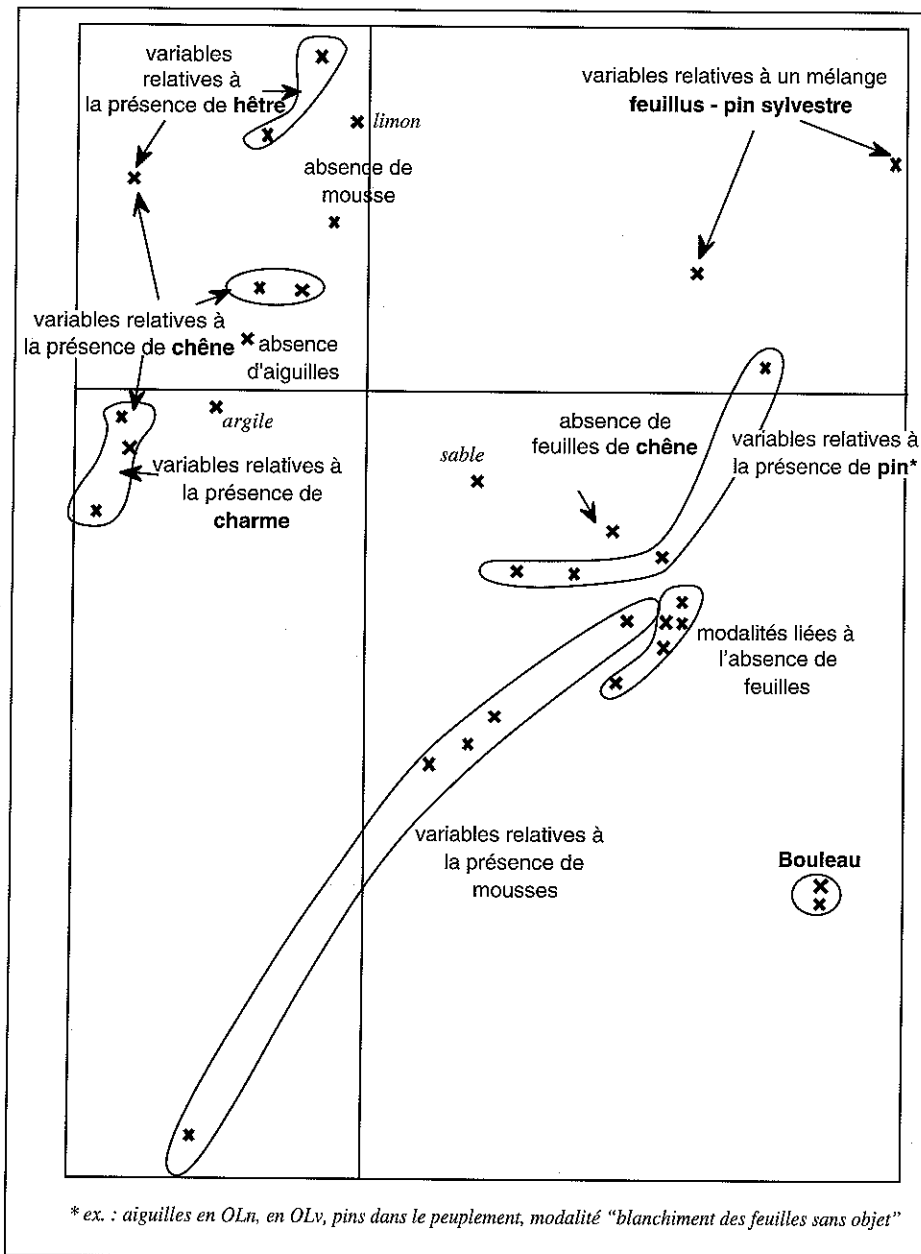


Figure 3 - Analyse macromorphologique, représentation des variables dans le plan 1-2 de l'ACM: ordonnancement des modalités de certaines variables à forte contribution le long de l'axe 1 (a) et de l'axe 2 (b).

Figure 3 - Representation of certain supplementary variables in the 1-2 plan of the CA, relative in particular to the stand composition and the nature of the litter

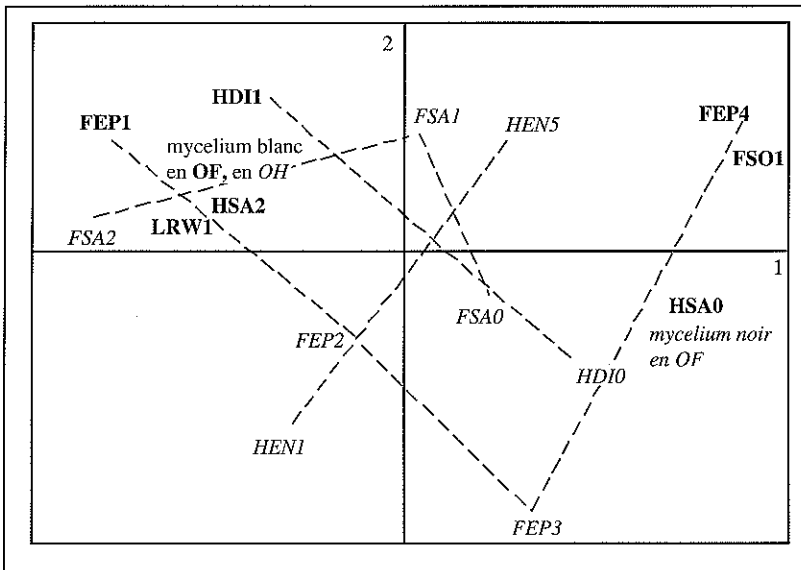
déjections de vers en OL (LRW1) », s'opposent à « **OF très épais** (FEP4), sclérotés de *Cennococcum graniforme* (FSO1) et mycelium noir en OF, absence de sables (HSA0, FSAO) et des déjections précédentes en OH (HD10), abondance par contre des **déjections d'enchytréides** (HEN5) ». Le pôle négatif correspond donc à des activités biologiques beaucoup plus fortes, les enchytréides et le *Cennococcum* témoignant, au pôle positif, de conditions hydriques difficiles et d'une faible diversité biologique conduisant à un horizon OF à décomposition lente, épais, et à l'absence d'échanges entre les horizons O et A. Nous verrons, en comparant les deux analyses, les placettes concernées par ces variables.

L'axe 2 (11 % de taux d'inertie contre 17 % pour l'axe 1) est dû à un ensemble de variables très liées à la texture limoneuse ou argileuse de cinq placettes (1A et 3A, 24L, 25L et 26L) par l'intermédiaire de la structuration de l'horizon A et la meilleure conservation des traces de vers que dans les sables. Ces placettes ont un faible horizon OH et partagent avec celles du pôle positif de l'axe 1 l'absence de trace de diplopodes ou isopodes (figure 4, HD10 en axe 2 négatif) mais cette fois sans activité forte non plus de vers enchytréides en OH (HEN1 ou à l'opposé HEN5 très corrélé à l'axe 2) ou en A.

Afin de tester la cohérence des résultats des deux ACM et essayer d'interpréter les données de terrain à l'aide des don-

Figure 4 - Analyse micromorphologique, représentation dans le plan 1-2 de l'ACM et ordonnancement le long de l'axe 1 de certaines variables à forte contribution à cet axe.

Figure 4 - Micromorphological analysis: representation of some variables in the 1-2 plan of the CA and ordering along the 1 axis of the modes of some variables with a strong contribution.



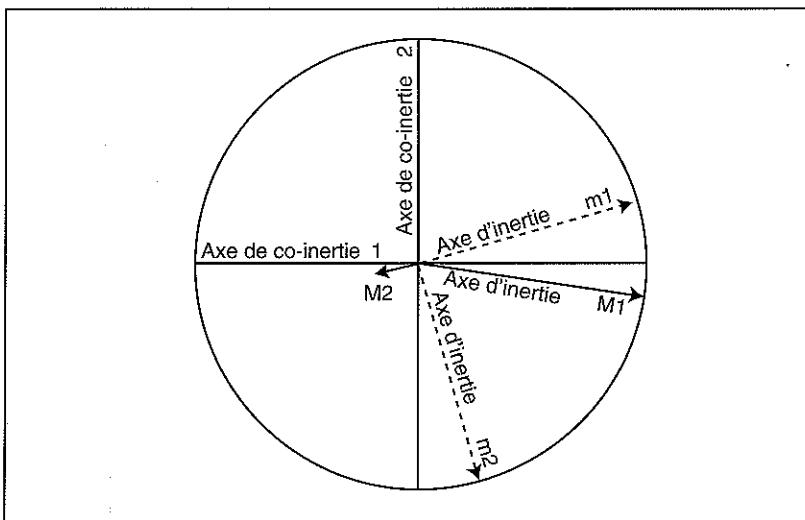
les traits relient les classes ou modalités d'une même variable, les indices sont ordonnés selon le sens de variation croissante des variables

En gras : forte contribution - en italique : contribution plus faibles

- FEP: épaisseur de OF (1 à 4)
- FSA: grains de sable en OF (0 à 2)
- FSO: sclérotés en OF
- HEN: déjections d'enchytréides en OH (1 ou 5)
- HDI: déjection de diplopodes en OH (0 ou 1)
- HSA: grains de sable en OH (0 ou 2)

Figure 5 - Projection des axes d'inertie des ACM macro- (M) et micro- (m) morphologiques dans le plan 1-2 de l'analyse de co-inertie (placette 10S exclue)

Figure 5 - Projection of the macro- (M) and micro- (m) morphological MCA inertia axes in the 1-2 plane of the co-inertia analysis



nées micromorphologiques, nous avons réalisé dans un deuxième temps une analyse de co-inertie par analyse conjointe des deux jeux de données. Les pourcentages d'inertie de cette analyse, respectivement égaux à 37, 12,5, 6,6 et 5,2 % pour les 4 premiers axes, laissent apparaître un axe essentiel et un deuxième axe de moindre importance. La figure 5 montre clairement la totale cohérence entre les deux axes 1 des deux ACM initiales, fortement corrélés à l'axe 1 de co-inertie (corrélations respectives de 0,94 et 0,91). Par ailleurs (fig 5), l'axe 2 de l'ACM macromorphologique correspond à des caractères de terrain qui ne se trouvent corrélés à aucun des caractères micromorphologiques: il n'est en effet pas corrélé aux axes 1 ou 2 de co-inertie.

L'analyse de co-inertie met donc en évidence une excellente correspondance entre les variables macromorphologiques et les variables micromorphologiques responsables de l'axe 1 des ACM réalisées: le gradient mis en évidence correspond dans tous les cas au gradient d'activité biologique observé sur la projection des variables micromorphologiques de la figure 4. La figure 6 montre en outre que les « mors » du groupe 3 restent parfaitement regroupés et s'opposent, du côté des variables traduisant les activités les plus faibles, à la plupart des placettes des groupes 1 et 2. Par contre, trois relevés initialement rattachés au groupe 2 (28Lx, 29Lx et 31Lv) et bien individualisés sur l'axe 2 de l'ACM macromorphologique sont rapprochés des relevés du groupe 3 dans l'analyse de co-inertie: l'analyse micromorphologique et l'analyse de co-inertie leur attribuent des caractères des mors que l'analyse de terrain ne mettait pas en évidence. Cette même figure isole également parfaitement les cinq placettes issues de texture non sableuse citées plus haut (axe 2 négatif).

En résumé, l'analyse micromorphologique et l'analyse de co-inertie :

- permettent de distinguer un gradient d'activité biologique parfaitement corrélé au gradient des caractères macromorphologiques selon l'axe 1,
- permettent de corroborer l'individualité du groupe 3 à activité quasi-exclusive d'enchytréides, sous résineux,

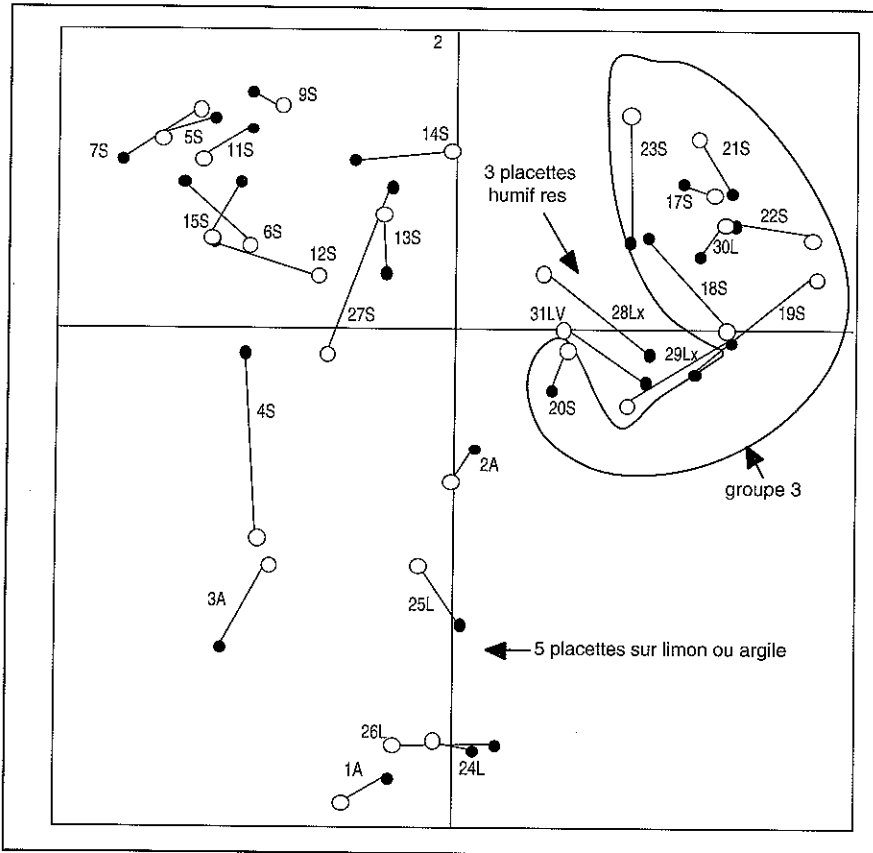


Figure 6 - Analyse de co-inertie : superposition de la position des placettes avec leurs caractéristiques macromorphologiques (cercles blancs) et avec leurs caractéristiques micromorphologiques (cercles noirs) (placettes 10S, 8S et 16S exclues)

Figure 6- Co- inertia analysis : superposition of the position of samples with their macromorphological characteristics (white circles) and with their micromorphological characteristics (black circles) (without 10S, 8S and 16S)

- isolent 5 placettes sur texture limoneuse ou argileuse issues du groupe 2, à faible activité d'enchytréides et de diplopodes en OH et A, à traces de vers vieilles en A,

- isolent trois placettes à horizon A humifère et à activité d'enchytréides : deux sur limon à silex, à activité conjointe de vers épigés visible en micromorphologie, une issue de limons à caractères andiques,

- ne permettent pas clairement de caractériser biologiquement les différences entre les groupes 1 et 2. On observe cependant fréquemment une activité de vers enchytréides plus forte dans le groupe deux dont les placettes ont des coordonnées plus faibles en valeur absolue sur l'axe 1.

Il apparaît donc finalement que les décompositions de litière les plus ralenties (groupes 2pp et 3) correspondent aux activités d'enchytréides les plus fortes. Inversement, les déjections de diplopodes et/ou isopodes, mais aussi celle des vers, ne se trouvent que sur les placettes sous feuillus dont la forme d'humus est la moins défavorable (groupes 1 et 2pp). L'action des vers dans ces dernières est confirmée par les prélèvements étudiés ci-dessous.

D'autre part, il a été montré qu'il n'était pas possible, à l'échelle étudiée, de définir la notion de juxtaposition dans

les horizons A de texture limoneuse et argileuse : sur ces matériaux, le critère caractéristique des horizons A des moders est donc uniquement l'absence d'agrégats.

Apports de l'étude des vers de terre (Höltermann 1995)

La figure 7 donne la répartition des vers selon leur catégorie écologique (Bouché 1972) pour quelques placettes représentatives.

Concernant le rôle des vers de terre dans la dégradation des litières, la valeur indicatrice des vers **anéciques** est indubitable. Ils indiquent des formes d'humus plus actives qui tendent vers des mulls (placettes 10S, 1A avec *Aporrectodea giardi* ou *A. caliginosa*). Ces placettes actives se caractérisent également par une grande diversité de vers de différentes catégories écologiques.

L'abondance des **vers épigés**, (essentiellement *Dendrobaena octaedra* très abondant et parfois *Lumbricus rubellus*), correspond, parmi les placettes étudiées, à celles appartenant au **groupe 1 (hémimoders à eumoders)** avec un effectif moyen sur les placettes 5S et 4S de 324 individus / m². Apparemment ces vers jouent un rôle important dans la

Figure 7 - Quantité de vers de terre (par m²) dans 4 placettes des 3 groupes de l'analyse, répartis selon leur catégorie écologique. Attention l'échelle de 4S n'est pas la même.

Figure 7 - Number of earthworms (per m²) in 4 sites from the 3 analysis groups, by ecological category. N.B. : the scale of 4S is different.

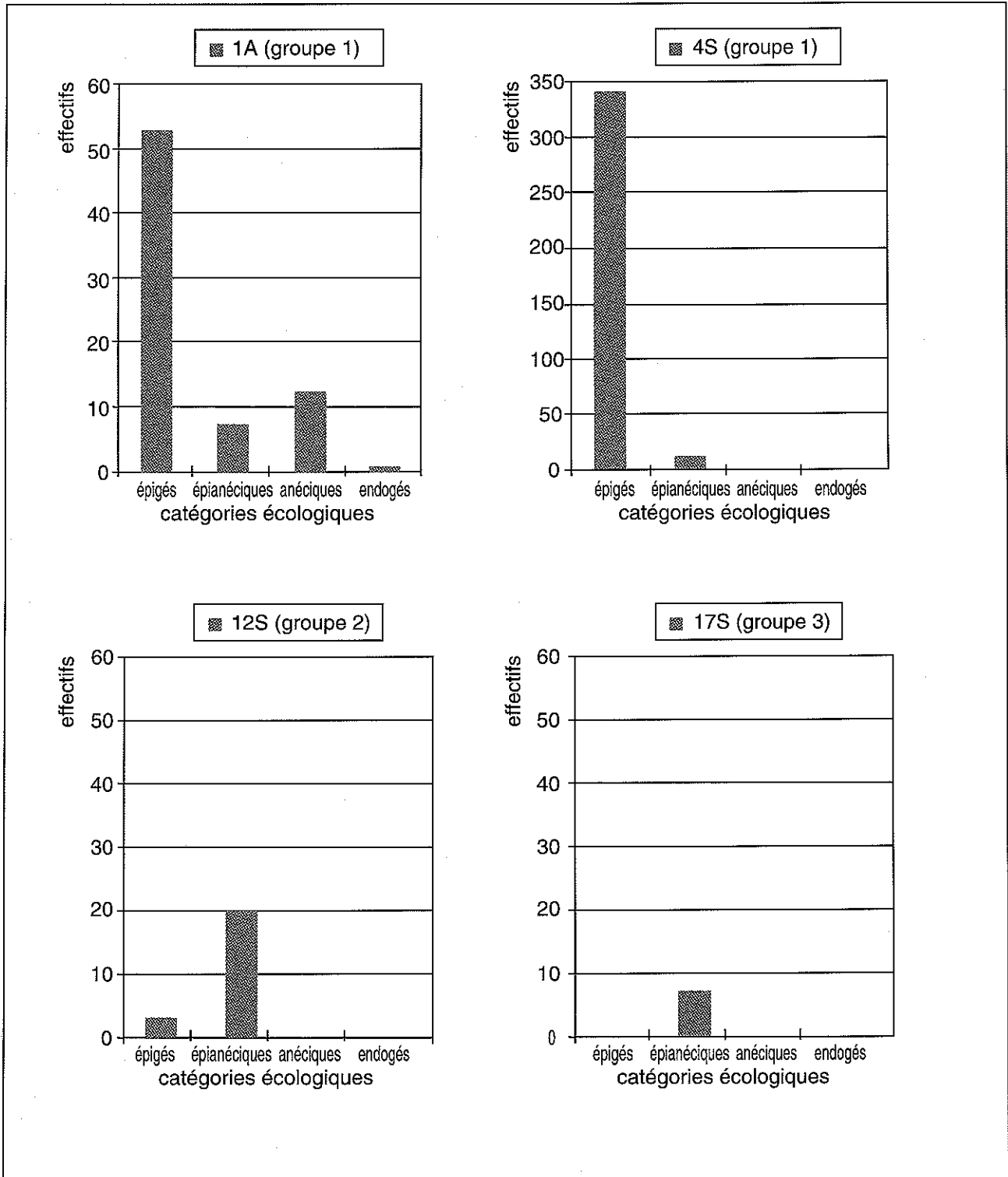
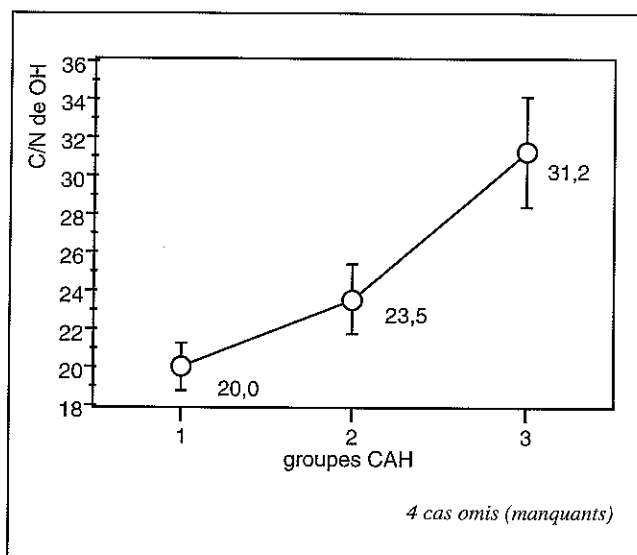


Figure 8 - C/N de l'horizon OH dans les trois groupes principaux issus de l'analyse; intervalles de confiance à 95 %. Test significatif à moins de 1 pour mille, différences toutes significatives entre groupes

Figure 8 - C/N of the OH horizons in the main groups resulting from analysis; confidence intervals 95 %. Test significant to less than 1‰, difference between groups all significant



dégradation des litières des humus les moins défavorables; ils tendent à disparaître dans les formes moins actives du groupe 2 (avec de 5 à 10 individus par mètre carré en 12S, 24 L, 28Lx, un peu plus en 11S) et surtout du groupe 3 avec aucun individu en 17S et 20S (différences hautement significatives).

Lumbricus friendi, ver réputé épi-anécique, en faible nombre dans les placettes du groupe 1, est curieusement plus abondant dans les humus les moins bien décomposés des groupes 2 et 3 où il devient exclusif (jusqu'à 60 individus!). Son efficacité dans la consommation des litières y est donc particulièrement faible et ses traces macro- comme micro-morphologiques peu nettes et difficiles à interpréter.

Apport des analyses chimiques

Deux types de variables s'avèrent corrélées au trois groupes principaux: celles relatives au rapport C/N des horizons OH ou A d'une part, et celles liées au matériau: teneur en calcium du premier horizon minéral (A, Ah, BP ou E), pH eau et rapport S/T du même horizon.

Les différences de C/N sont claires (figure 8), fortement liées bien sûr aux différences de peuplement, mais sans doute aussi aux différences d'activité biologique: rapport C/N de OH de 20 dans le groupe 1, respectivement 23,5 et plus de 30 dans les deux autres groupes. Les rapports C/N de OH et A

sont très fortement corrélés et très voisins: l'effet de la nature de la litière, corrélée à un type d'activité biologique (et donc un type morphologique), se fait sentir jusqu'à la matière organique incorporée.

Les teneurs en Ca, les S/T et pH ne montrent des différences significatives qu'entre le groupe 1 et les deux autres (figure 9): il est malheureusement difficile de dire si ces différences sont les conséquences d'un cycle biologique un peu meilleur dans le groupe 1, ou si elles sont la cause première des différences d'activité biologique observées, car l'interprétation de l'analyse des horizons inférieurs est elle-même entachée par l'effet de la pédogenèse (horizons E, BPh ou S). Nous pensons cependant que l'effet matériau est déterminant au moins sur les plus actives des placettes du groupe 1 car **quelle que soit l'essence**, les rares placettes au pH supérieur à 5 se placent parmi les plus actives: 10 S (chênaie), 3 A (pineraie), 15 S (mélange chêne-pins). Cette activité se traduit par un beaucoup plus faible rapport C/N en A pour 15 S et 3 A (C/N 21) par rapport aux autres pineraies pures ou mélangées (moyenne C/N 30), puisqu'il est voisin de la moyenne du groupe 1. Ces placettes sont aussi, et de loin, les plus riches en calcium dans les horizons A ou inférieurs (> 3 cmol+/kg en A, > 0,5 cmol+/kg dans l'horizon sous-jacent). Toutes les autres placettes sous pins appartiennent au groupe des mors.

L'effet prépondérant de l'essence, souligné plus haut, n'est donc significatif, dans le cadre de l'échantillon et le cadre climatique, **que pour les pH strictement inférieurs à 5**.

La différence de fonctionnement entre les groupes 1 et 2 est donc ainsi probablement très liée aux matériaux, alors que celle entre les groupes 2 et 3 est d'avantage liée au peuplement. Mais le caractère podzolique très marqué des placettes du groupe 3 indique que cette causalité n'est sans doute pas unique.

Notons enfin que les taux de saturations (au pH du sol) sont relativement élevés dans le groupe 1, puisque voisins de 50 %, alors que les pH sont bas; mais de telles situations ne sont pas exceptionnelles.

Aucune des autres variables issues des analyses chimiques ne donne de résultats.

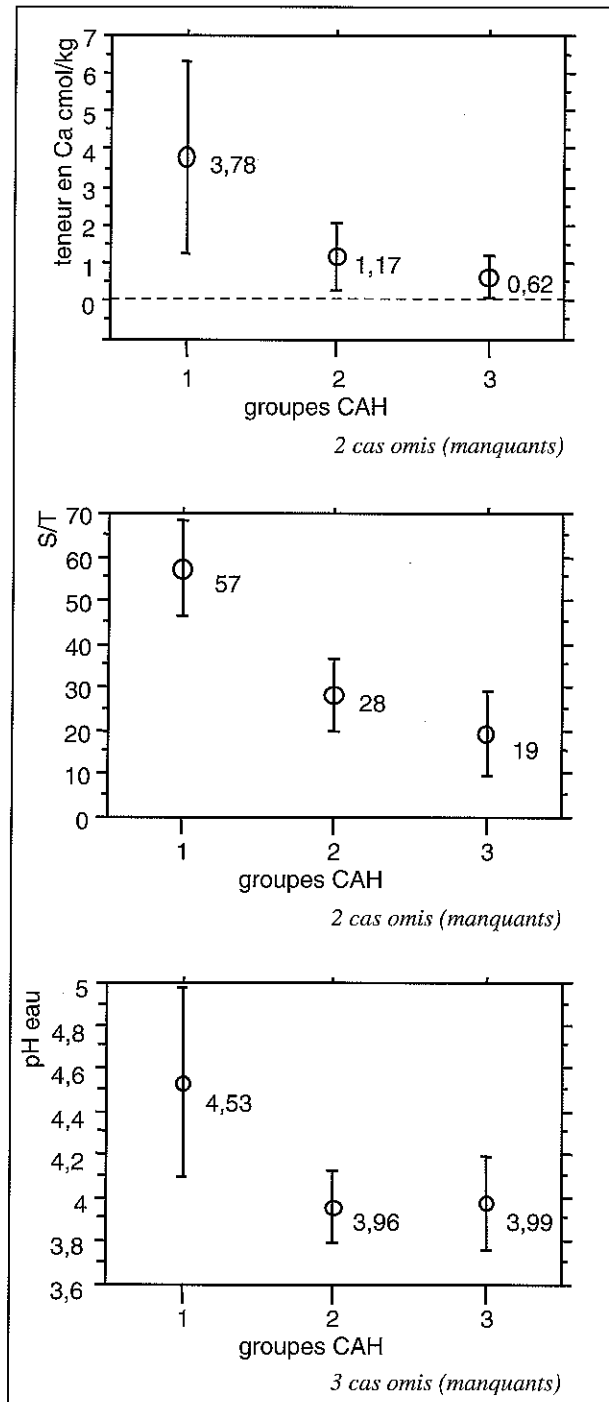
Variations dans le temps

Une visite sur le terrain deux ans après les premières descriptions a permis de constater que deux placettes sur argile avaient subi une évolution rapide:

- 1A avec une **évolution progressive** (du moder vers le mull): la première description a mis en évidence une structure grumeleuse nette avec injection de matière minérale dans l'horizon OH. Après deux ans on a pu observer une disparition totale de cet horizon et de OF sur une surface dépassant très largement la placette d'étude. La forme finale est un véritable mull.

Figure 9 - Teneur en calcium, S/T au pH du sol et pH eau du premier horizon minéral en fonction des groupes CAH; intervalles de confiance à 95 %, test significatifs à 5 p. mille, différences 2-3 non significatives.

Figure 9 - Calcium level, S/T at the pH of the soil and water pH of the first mineral horizon as a fonction of the three groups. Confidence intervals 95 %, test significant to 5 %, differences 2-3 non significant.



- 3A avec une **évolution régressive** (du mull vers le moder) : l'année de prélèvement, l'activité de vers anéciques était encore constatée malgré un horizon OH présent, mais mince et discontinu. Deux ans après, celui-ci est continu et supérieur à 1 cm.

Il est à noter que ces deux placettes et elles seules apparaissent l'année de description avec à la fois un horizon OH et une structure grumeleuse en A : ce caractère d'amphimull semble témoigner que l'évolution était déjà en cours cette année.

Définition des groupes finaux

La prise en compte des analyses micromorphologiques sur lames minces, des analyses chimiques et du prélèvement des vers de terre nous a finalement permis, dans un premier temps, d'expliquer biologiquement les axes 1 et 2 de la première analyse macromorphologique et de conforter la distinction des trois principaux groupes macromorphologiques dans le cadre de la zone d'étude (partiellement cependant pour le groupe 2).

Elle nous a permis également, sans que nous puissions en présenter toutes les démonstrations ici, de procéder à des retouches dans ces groupes et de proposer certains sous-groupes ; ces derniers se séparent du reste du groupe par quelques caractères spécifiques, mais les effectifs de placettes étant souvent faibles, ils ne peuvent être parfois représentatifs que de « types » hypothétiques dont l'intérêt reste à confirmer. Nous avons donc pu (*figure 10*):

- confirmer la place exceptionnelle de certaines placettes : 10S comme placette la plus active, 23S comme mor malgré un faible OH (dont l'interprétation comme « néomor » reste à confirmer cependant);

- conforter l'existence de certains sous-groupes : mors humiques comprenant les placettes du groupe 3-3 ainsi que 18S;

- mieux placer certaines placettes sans contribution dans la première analyse : 14S rapprochée du groupe 2 et 20S du sous-groupe 3-2 (3-1 n'existe ainsi plus);

- proposer quelques nouveaux sous-groupes dus à certaines particularités : dans le groupe 2, i) sous-groupe formé de trois placettes sur limon, ou, ii) sous-groupe à placettes humifères sur cailloutis; dans le groupe 1 : i) sous-groupe isolé pour deux placettes légèrement plus actives d'après les deux analyses et présentant macromorphologiquement un OH très mince, et discontinu ainsi que OF, avec des teneurs en calcium échangeable élevées en A : 15S et 4S; ii) sous-groupe constitué de placettes originales au niveau description et fonctionnement : 1A et 3A, caractérisées par une succession horizon OH / horizon A grumeleux, donc répondant à la définition des amphimulls (Brêthes *et al.*, 1992). Nous avons vu que ces deux placettes étaient en évolution à l'époque de prélève-

ment. Chimiquement, 1A est la plus acide des formes d'humus relativement actives (pH: 4,2 en A), mais son taux de saturation est élevé (57 %), les rapports C/N bas (20,4 en OH).

- corriger des erreurs de diagnostic de terrain: les caractères micromorphologiques de la placette 11S ont seuls permis de comprendre que son classement dans le groupe 1 était dû à une sous-estimation de son horizon OH, interprété sur le terrain comme un horizon A, à cause d'un brassage par des rongeurs, dont la présence avait juste été notée sans que l'on en perçoive les conséquences: les critères d'activité biologique et de structure sont plutôt ceux du groupe 2.

DISCUSSION: LES TYPES FONCTIONNELS D'HUMUS À HORIZON OH EN RÉGION CENTRE

Des groupes définitifs (figure 10) ont donc pu être caractérisés morphologiquement (« formes d'humus ») mais aussi biologiquement: ce sont donc des « types fonctionnels d'humus » (Brêthes *et al.*, 1992). Ils montrent une forte corrélation avec les coordonnées des placettes sur les axes 1 des deux analyses (r^2 de 0,90 et 0,91).

Certains de ces types ont été caractérisés chimiquement (C/N, S/T, pH...) dans le cadre de l'échantillon étudié. Mais en

Figure 10 - Groupes définitifs obtenus après prise en compte de l'ensemble des données: représentation dans le plan 1-2 de l'ACM initiale

Les enveloppes principales et les chiffres des dénominations correspondent aux groupes ACM

Figure 10 - Final groups obtained after inclusion of all the data: representation in the 1-2 plan of the initial CA

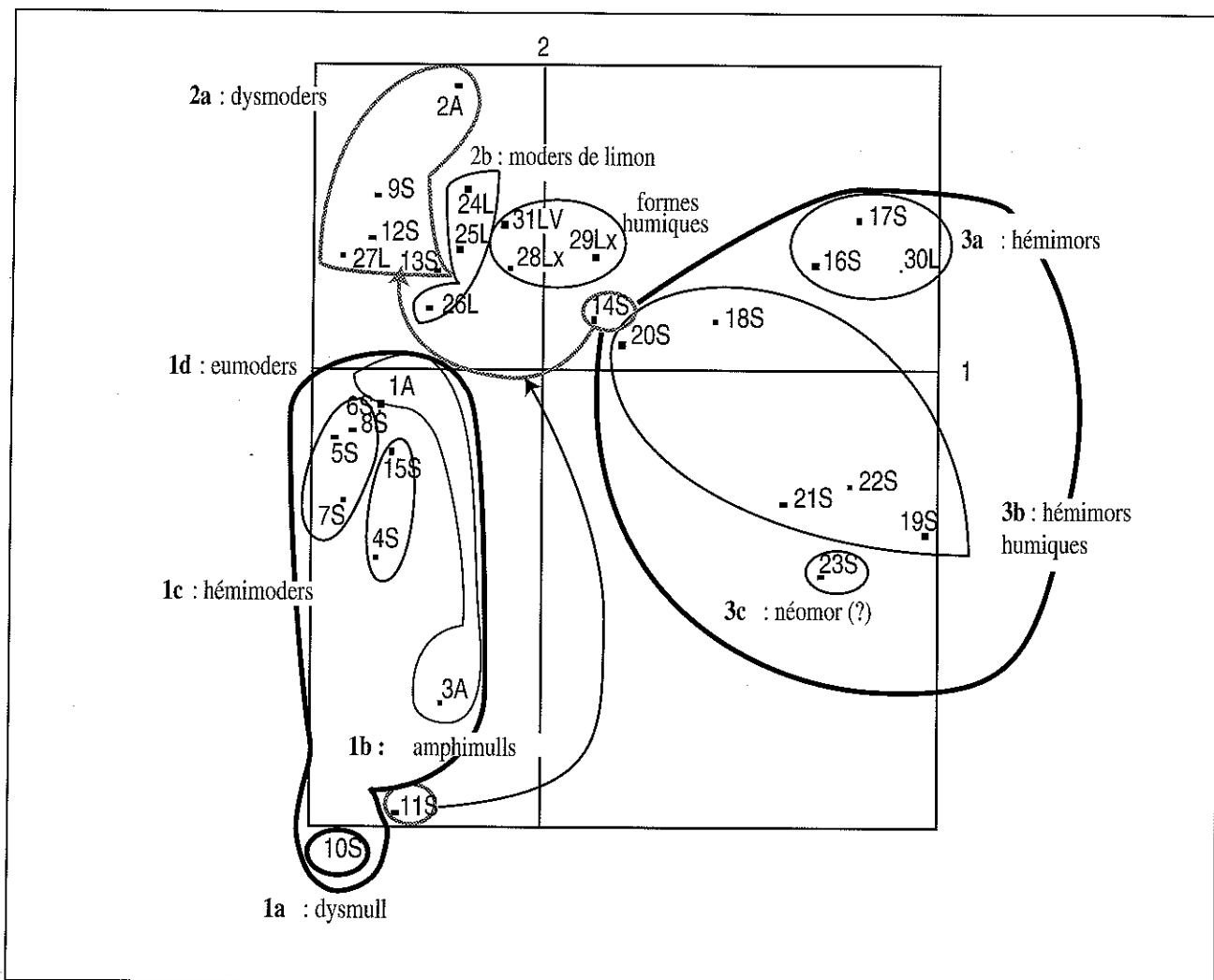


Tableau 4 - Dénomination et caractéristiques des types fonctionnels d'humus les mieux définis**Table 4** - Denomination and characteristics of the most clearly defined functional humus forms

	1a : DYSMULL résultats concernant une placette unique : 10S	1b : HEMIMODERS placettes 4S, 15S
macro morphologie	<p>OH très discontinu : < 10% de recouvrement, très mince : 0,5 cm, granulaire</p> <p>- A grumeleux</p>	<p>- OLv et OF irréguliers, localement épais ou interrompus</p> <p>- OH discontinu : ≤ 70% de recouvrement, épaisseur ≤ 1cm sauf localement, granulaire</p> <p>- transition diffuse entre OH et A</p> <p>- A partiellement grumeleux structure peu nette</p>
micro morphologie	<p>- OF + OH discontinus</p> <p>- OH à grains de sables visibles, riche en déjections de diplopodes ou isopodes</p> <p>- déjection de vers dans tous les horizons</p> <p>- A à structure spongieuse</p>	<p>- OF + OH < 24 mm</p> <p>- OH < 14 mm, grains de sables visibles, riche en déjections de diplopodes ou isopodes</p> <p>- transition diffuse ou nette-ondulée à la base de OH</p>
activité biologique	<p>- vers anéciques</p> <p>-diplopodes ou isopodes en OH</p>	<p>- vers épigés, épi-anéciques ou anéciques (rares)</p> <p>- diplopodes ou isopodes</p> <p>- enchytréides en A</p>
caractères chimiques	<p>- C/N voisins de 17 à 21 en OH ou A (pour la placette étudiée)</p> <p>- pH > 5 en A</p> <p>- S/T au pH du sol : en A : > 75 % 1er hor. min. : > 30 %</p>	<p>- C/N voisins de 17 à 21 en OH ou A (pour les placettes étudiées)</p> <p>- pH 4,2 et 4,9 en A</p> <p>- S/T au pH du sol : en A : > 60 % 1er hor. min. : 25-30 %</p>
commentaires	<p>- dans l'échantillon, rencontré sous chênaie-charmaie</p> <p>- sol non podzolisé</p> <p>- Activité nettement de type mull malgré la présence possible de OH</p>	<p>voisins des eumoders mais, sur les deux placettes :</p> <p>- sol non podzolisé</p> <p>chênaie-charmaie (pH 4,2) et mélange pin-feuillus (avec pH 5)</p> <p>- classés hémimoders malgré la présence de OH à cause de sa discontinuité et de la richesse chimique en A</p>

fait les caractérisations chimiques restent des compléments indispensables à chaque description morphologique, car trop souvent non généralisables à une forme d'humus donnée : elles dépendent aussi du matériau et de l'essence. Brêthes *et al.*, (1992) proposent de rajouter à chaque nom de forme d'humus un ensemble de qualificatifs relatifs à l'acidité, au taux de saturation, au taux de matière organique ; ces précisions sont importantes au moins lorsque les valeurs rencontrées diffèrent

des fourchettes pouvant caractériser certains types.

Les résultats présentés dans le *tableau 4* sont discutés ci-dessous :

a) 24 placettes (sur les 30 initiales) **peuvent être rattachées aux formes d'humus définies** par Brêthes *et al.*, dans le Référentiel Pédologique 1992, quitte à modifier la définition précise de ces formes. L'étude confirme donc la validité de ces types et permet de les présenter comme « types fonctionnels

1c : EUMODERS placettes 8S, 7S, 6S, 5S	2a : DYSMODERS placettes 12S, 27L, 2A, 9S, 13S, 14S, 11S	3a, 3b et 3c : HEMIMORS placettes 16S, 17S, 30L, 23S, 20S, 20S, 18S, 21S, 22S, 19S
<ul style="list-style-type: none"> - OLv mince, ≤ 1 cm sauf localement - transition OH/A diffuse <ul style="list-style-type: none"> - OH granulaire - OH ≤ 1 cm en moyenne sur la placette, localement jusqu'à 2 cm, généralement continu, granulaire sur sable, présence de grains en OH - transition diffuse entre OH et A - A très partiellement grumeleux mais à structure peu nette 	<ul style="list-style-type: none"> - OLv ≥ 1 cm - OH granulaire - OH continu, généralement > 1 cm sur sable, présence de grains en OH - transition OH/A diffuse - A massif ou particulaire 	<ul style="list-style-type: none"> - absence de grains de sable en OH - sous pins : OF épais, 2 à 5 cm OH épaisseur variable (1-7 cm) - transition brutale à la base de OH
<ul style="list-style-type: none"> - OF < 15 mm et souvent < 10 mm - OH variable, grains de sables visibles, riche en déjections de diplopodes ou isopodes - transition diffuse ou nette-ondulée à la base de OH 	<ul style="list-style-type: none"> - OF < 15 mm et souvent < 10 mm - OH > 17 mm, grains de sables visibles, riche en déjections de diplopodes ou isopodes, d'enchytréides - transition diffuse ou nette-ondulée à la base de OH 	<ul style="list-style-type: none"> - OF épais à nombreuses racines et sclérotés de Cenococcum - OH > 15 et souvent 30 mm sans matière minérale, riche en déjections d'enchytréides ou collembolles, à structure homogène-agrégée ou déchirée - transition nette à la base de OH
<ul style="list-style-type: none"> - vers épigés, (épi-anéciques ou anéciques) - diplopodes ou isopodes - enchytréides en A 	<ul style="list-style-type: none"> - (vers épigés) - diplopodes ou isopodes - enchytréides en OH, (possibles en A) - (oribates en OF) 	<ul style="list-style-type: none"> - enchytréides ou collembolles en OH - oribates en OF
<ul style="list-style-type: none"> - C/N voisins de 18 à 21 en OH ou A - pH 3,9 à 4,7 en OH ou A - S/T au pH du sol : en A : 40 à 60 % en BP : 15 à 20 % 	<ul style="list-style-type: none"> - C/N voisins de 25 en OH ou A (21 à 28) - pH en A $\leq 4,2$ (sauf 12S : 4,4) (3,9 à 4,8 en OH) - S/T au pH du sol : en A : 15 à 35 % (sauf 13S) en BP : < 5 à 20 % 	<ul style="list-style-type: none"> Sous pins : - C/N très élevés en OH et en A ou Eh : > 30 - pH ≤ 4 - S/T au pH du sol 1er horizon : 5 à 35 %
<ul style="list-style-type: none"> - dans l'échantillon, rencontrés sous chênaie-charmaie - Podzosols ocriques (présence d'un horizon BPh peu marqué) - correspond à des OH continus mais mince - Nette différence morphologique et chimique avec les précédents 	<ul style="list-style-type: none"> - Placettes sur limons, sables ou argiles ; - formes de transitions avec des groupes plus actifs : 12S, à OH mince et à A finement grumeleux sur 10% de la surface, - formes de transitions avec des groupes moins actifs : 14S à transition brutale à la base de OH mais à activité biologique encore proche de celle de ce groupe ; - Podzosols ocriques (présence d'un horizon BP) ; - Morphologiquement et biologiquement très différents des eumoders et mors. 	<ul style="list-style-type: none"> - rencontrés uniquement sous pineraies pures ou mélangées ou sous lande - existence de mors humiques (3b) à horizon Eh d'origine inconnue (Podzosols humiques) - existence de mors minces (3c) à OH peu épais (apports faibles ou récents sous lande : "néomors"?) - les analyses de données ne justifient pas une différenciation selon les épaisseurs relatives de OH et OF - Podzosols meubles (horizons E et BP)

d'humus » en précisant leur fonctionnement biologique. Ce sont des dysmull, des hémimoders, eumoders, dysmoders ou mors s.l.

Il convient cependant dans plusieurs cas d'utiliser des critères macromorphologiques de définition moins stricts que ceux initialement définis par ces auteurs, afin en particulier de ne pas se heurter, lors des déterminations, aux problèmes de variabilité locale. Ainsi :

- La placette 10S est sans conteste de type **dysmull** : forte activité de vers anéciques et structure grumeleuse grâce à ses qualités chimiques. Un horizon OH mince et très discontinu (ici < 20 %) doit donc être accepté dans la définition de ce type. OF peut également être discontinu.

- Les horizons OH sont d'épaisseur localement variable : il semble logique d'étendre l'**hémimoder** à des formes à OH discontinu et mince (< 1 cm) et A très partiellement grumeleux

(15S et 4S), et inversement d'appeler **eumoder** seulement les formes à OH plutôt continu, d'épaisseur moyenne voisine de 1 cm, mais pouvant localement dépasser cette valeur.

- Dans les **hémi- et voire même les eumoders**, les vers anéciques peuvent être encore faiblement présents. La structure des horizons A peut donc être localement agrégée, mais jamais nettement.

- La définition des **dysmoders** ne pose pas de nouveau problème; leur fonctionnement biologique, en Région Centre, est nettement distinct de celui des moders avec la disparition des vers épigés et l'importance des enchytréides. Cette différence de fonctionnement justifie la limite morphologique utilisée: OH est supérieur à un centimètre et, facteur déterminant pour les cas intermédiaires, l'horizon A n'a plus de tendance agrégée mais une structure massive ou particulière nette.

- De même, les **mors** observés correspondent à une quasi-exclusivité des enchytréides, ce qui se traduit par de très faibles échanges entre couches holorganiques et minérales et donc, morphologiquement, par un passage très brutal d'une couche à l'autre (et l'absence de grains de sable en OH). Les critères traditionnels en Europe sont confortés par l'étude. Celle-ci a mis en évidence, par ailleurs, des mors « jeunes » («néomors») à faible épaisseur de OH. L'épaisseur de OH n'est donc pas prédominante dans la définition des mors.

b) Aucune forme d'humus avec absence totale d'activité faunistique n'a été rencontrée dans l'échantillon. On ne peut donc se rattacher aux mors de Green *et al.*, (1993) ni aux horizons Fm (ou Fq). Ces formes existent dans des contextes encore plus difficiles, avec, par exemple, une contrainte climatique. Mais elles ont également été très récemment rencontrées dans le Perche Nord par Ponge *et al.*, (2000) qui proposent le concept d'horizon OM, accumulation de matière organique fine sans trace d'activité animale, concept avancé mais non retenu par Brêthes *et al.*, (1992) faute d'études à l'époque; elles pourraient être dénommées eumors et les formes rencontrées dans notre étude **hémimors**.

c) D'après leurs caractères morphologiques, deux placettes (1A et 3A) seraient à rattacher aux **amphimulls**. Mais, ce rattachement ne préjuge pas de leur fonctionnement. Il s'agit non d'amphimulls climatiques, méditerranéens ou montagnards, mais de formes d'humus en évolution: il est probable qu'en plaine non méditerranéenne, les amphimulls soient le plus souvent des formes en évolution. Mais, il est impossible, lors d'un diagnostic de terrain unique, de préciser le sens de l'évolution. Dans la cas de 1A, on peut avancer un déterminisme climatique (aléas favorables d'hivers doux et pluvieux); dans le cas de 3A, la modification de la nature des litières peut être la cause de l'évolution. Mais, aucune preuve ne peut être présentée. Enfin, faut-il penser que ces fluctuations sont fréquentes ou s'agit-il de changements définitifs? Il est probable que,

compte tenu des conditions chimiques très « limites » pour les vers de terre anéciques et endogés dans ces deux placettes acides, des changements mineurs (aléas climatiques, peuplement...) peuvent modifier rapidement la dynamique biologique.

d) Trois placettes, rassemblées par les analyses macro- ou micro-morphologiques, ont des caractéristiques très particulières: 31Lv, 29Lx, 28Lx.

Cette particularité est due à la structuration de l'horizon A, très riche en matière organique (15 % de C en 29Lx).

Dans le cas de 29Lx et 28Lx, il s'agit de placettes très caillouteuses avec terre fine interstitielle: cette terre fine, très noire, présente une structure grumeleuse très fine due probablement à des vers épigés. Ces formes d'humus sont fréquemment rencontrées sur éboulis, soit avec des horizons holorganiques épais, comme c'est le cas ici, soit avec OLn seul. Leur étude doit être poursuivie.

Dans le cas de 31Lv (sur matériau volcanique), là aussi, l'étude demande à être poursuivie. Cette placette comporte également une succession OH avec passage graduel à un horizon A très organique à structure fine en liaison peut-être avec une activité de collemboles et d'enchytréides, mais également à déterminisme chimique. La distinction entre OH et Ah est souvent très problématique et n'a pu être levée encore.

Ces trois formes d'humus ne peuvent être rattachées convenablement aux formes définies, au moins sans l'adjonction de qualificatifs complémentaires.

e) Trois autres placettes enfin, rassemblées grâce à l'analyse micromorphologique, posent de véritables problèmes de rattachement à un type morphologique, et surtout de définition fonctionnelle.

Il s'agit de trois placettes sur limon, 26L, 24L et 25L. 24L et 25L sont macromorphologiquement très proches des placettes du groupe « dysmoder », mais l'étude micromorphologique les place en groupes plus actifs: malgré l'absence de traces de diplopodes ou isopodes, les horizons A gardent des traces anciennes d'activité de vers. S'agit-il encore de placettes en cours d'évolution? L'originalité du fonctionnement biologique est-elle liée à la texture qui, rappelons le, rapprochait ces placettes de deux placettes sur argile? La texture dans tous les cas rend la comparaison avec les placettes sur sables parfois difficile: mauvais comportement structural des limons acides et risque de disparition des structures, absence de mélange bien visible de matière minérale aux horizons OH due à l'absence de grains de sable, entraînant un passage « assez net » entre OH et A, absence de juxtaposition visible en A.

Notons cependant que d'autres placettes sur limon se rattachent facilement aux groupes définis.

La place exacte de ces formes d'humus reste difficile à définir.

CONCLUSION

L'étude présentée permet de clairement définir des formes différentes et des types fonctionnels différents d'humus dans des contextes acides, grâce aux méthodes utilisées conjointement. Nous avons vu que ces types ne correspondaient que dans certains cas à des critères chimiques bien définis, et que ces critères restaient essentiels à analyser pour bien caractériser chaque forme d'humus.

Elle remet par ailleurs en cause l'utilisation, à un niveau élevé du diagnostic, de la notion de juxtaposition qui n'est bien définie que sur des matériaux sableux. Il faut certainement lui préférer des critères diagnostics structuraux dans le cas des dysmoders non sableux, où la structure des horizons A est clairement massive, au moins dans le contexte étudié.

Certains points restent encore non parfaitement élucidés, mais ils concernent des contextes soit absents, soit marginaux en Région Centre :

- cas des formes d'humus sur éboulis,
- cas des formes d'humus sur matériau volcanique,
- cas des mors sans activité animale : nous n'avons pas retrouvé dans la région étudiée les horizons Fm décrits au Canada et correspondant pro parte aux horizons OM de Ponge *et al.*, (2000)

Enfin, l'étude ne fait qu'ouvrir une porte sur un autre domaine qui est celui de la dynamique des types fonctionnels. Les recherches sur les humus ne peuvent désormais faire l'impasse sur cette notion et nous avons besoin de savoir, dans tous types de milieux, quels peuvent être les moteurs d'une évolution et les vitesses des changements, naturels ou non (Beyer *et al.*, 1991 ; Belotti et Babel, 1993). Mais les connaissances actuelles sur les évolutions concernent essentiellement des milieux modifiés par l'homme (fertilisation : Toutain *et al.*, 1988) ou des contextes particuliers (dunes : Emmer et Sevink, 1994, milieux de montagne : Bernier et Ponge, 1994).

Des études pluridisciplinaires du même type sont actuellement en cours pour étudier l'évolution des formes d'humus au cours des cycles sylvoles sous hêtraie (site atelier de la Forêt de Fougères, Jabiol, 1997) ou étudier cette dynamique au cours de la colonisation forestière : études des terres récemment abandonnées par l'agriculture, de l'histoire de l'occupation des sols actuellement forestiers.

REMERCIEMENTS

Nous remercions tous les collègues qui ont participé à l'échantillonnage ou à l'interprétation des données. Nous remercions également C. Feller et P. Duchaufour pour leur lecture et leurs remarques des plus pertinentes qui ont permis d'améliorer largement cet article.

Cette étude a été réalisée grâce à un financement du Ministère de l'Agriculture et de la Forêt (Convention 92 211 ENGREF / DGER : recherche sur la typologie, le fonctionnement et la dynamique des formes d'humus dans la Région Centre)

BIBLIOGRAPHIE

- AFNOR, 1996 - Recueil de normes françaises. Qualité des sols, environnement - Association française de normalisation, Paris, 534 p.
- Babel U., 1971 - Gliederung und Beschreibung des Humusprofils in mitteleuropäischen Wäldern - *Geoderma*, 5, pp. 297-324.
- Babel U., 1972 - Moderprofile in Wäldern - *Hohenheimer Arbeiten*, Bd 60, 120 p.
- Babel U., 1975 - Micromorphology of soil organic matter - In: *Soil Components*. Vol. 1. Organic components (Gieseking J.E., eds), Springer Verlag, Berlin, pp.369-473.
- Baize D., Girard M. C., 1992 - Référentiel Pédologique, principaux sols d'Europe - AFES, INRA, Paris, 222 p.
- Belotti E., Babel U., 1993 - Variability in space and time and redundancy as stabilizing principles of forest humus profiles - *Eur. J. Soil Biol.*, 29, 1, pp. 17-27.
- Beniamino F., Ponge J.-F., Arpin P., 1991 - Soil acidification under the crown of oak trees: I- Spatial distribution - *Forest Ecology and Management*, 40, pp. 221-232.
- Bernier N., 1997 - Fonctionnement biologique des humus et dynamique des pessières alpines. Le cas de la forêt de Macot-La-Plagne (Savoie) - *Ecologie*, 28, 1, pp. 23-44.
- Bernier N., Ponge J.-F., 1994 - Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest - *Soil Biology and Biochemistry*, 26, 2, pp. 183-220.
- Beyer L., Blume H.P., Irmeler U., 1991 - The humus of a « Parabraunerde » (Orthic Luvisol) under *Fagus sylvatica* L and *Quercus robur* L and its modification in 25 years - *Annales des Sciences Forestières*, 1991, 48, pp. 267-278.
- Bouché M.B., 1969 - Comparaison critique de méthodes d'évaluation des populations de lombricidés - *Pedobiologia*, 9, pp. 26-34.
- Bouché M.B., 1972 - Lombriciens de France. *Ecologie et Systématique* - INRA, Paris, 671 p.
- Brêthes A., 1993 - Les types de station forestière de l'Orléanais - ONF, Orléans, 400 p.
- Brêthes A., Brun J.-J., Jabiol B., Ponge J.-F., Toutain F., 1992 - Typologie des formes d'humus - in: *Référentiel pédologique* (AFES, eds), INRA, Paris, pp.177-192.
- Brêthes A., Brun J.-J., Jabiol B., Ponge J.-F., Toutain F., 1995 - Classification of forest humus forms : a French proposal - *Annales des Sciences Forestières*, 52, pp. 535-546.
- Brewer R., 1964 - *Fabric and mineral analysis of soils* - Wiley Publishers, New York, 470p.
- Brun J.-J., 1978 - Etude de quelques humus forestiers aérés acides de l'Est de

- la France. Critères analytiques, classification morphogénétique - Doctorat de 3^e cycle, Nancy I, 136 p.
- Charnet F., 1988 - Catalogue des types de station forestière du Perche - C.R.P.F. d'Île de France et du Centre, Orléans, 583 p.
- Chessel D. et Mercier P., 1993 - Couplage de triplets statistiques et liaisons espèces-environnement. In: Lebreton J.-D. et Asselain B., eds, *Biométrie et environnement*. Masson, Paris, pp. 15-44.
- Delecour F., 1980 - Essai de classification pratique des humus - *Pédologie*, 30, pp. 225-241.
- Dolédec S., Chessel D., 1997 - Co-structure de deux analyses en composantes principales. *Programmathèque ADE4*, notice d'utilisation, fiche thématique 4.1, 20 p.
- Duchaufour P., 1956 - Formation et évolution des humus forestiers - *Bull. Ass. Fr. étude du sol*, 75, pp. 457-463.
- Emmer I.M., Sevink J., 1994 - Temporal and vertical changes in the humus form profile during a primary succession of *Pinus sylvestris* - *Plant and Soil*, 167, pp. 281-295.
- Gauberville C., 1990 - Les types de station forestière du Pays-Fort - C.R.P.F. d'Île de France et du Centre, Orléans, 247 p.
- Green R.N., Trowbridge R.L., Klinka K., 1993 - Towards a taxonomic classification of humus forms - *Forest Science Monographs* 29, pp. 1-49.
- Höltermann A., 1995 - Etude micromorphologique des humus de la forme Moder en Région Centre et comparaison avec des données macromorphologiques et biologiques - Mémoire de fin d'études, Univ. de Freiburg - ENGREF, 89p
- Jabiol B., 1997 - Etude des facteurs écologiques et sylvicoles du fonctionnement de l'écosystème hêtraie de basse altitude. Volet III : gestion durable de la fertilité. Effet à moyen terme des amendements minéraux (Forêt domaniale de Fougères). Caractérisation des modifications macromorphologiques des humus - Rapport scientifique, ENGREF, 38p.
- Jabiol B., Brêthes A., Brun J.-J., Ponge J.-F., Toutain F., 1994 - Une classification morphologique et fonctionnelle des formes d'humus : propositions du Référentiel Pédologique 1992 - *Rev. For. Fr.*, 46, 2, pp. 153-166.
- Jabiol B., Brêthes A., Ponge J.-F., Toutain F., Brun J.-J., 1995 - L'humus sous toutes ses formes - ENGREF, Nancy, 64 p.
- Klinka K., Green R.N., Trowbridge R.L., Lowe L.E., 1981 - Taxonomic classification of humus forms in ecosystems of British Columbia - B.C. Ministry of Forests and Land Management, Report n° 8, Victoria, Province of British Columbia, 54p.
- Kubiëna W.L., 1953 - The soils of Europe - Thomas Murby & Co, London, 318 p.
- Kubiëna W.L., 1964 - The role and mission of micromorphology and microscopic biology in modern soil science - In: *Soil micromorphology* (Jongerijs, eds), Elsevier Publishing Company, London, pp.1-13.
- Müller P.E., (1889) - Recherches sur les formes naturelles de l'humus et leur influence sur la végétation et le sol - Berger-Levrault, Paris-Nancy, 351p.
- Orsini L., Rémy J.-C., 1976 - Utilisation du chlorure de cobaltihexammine pour la détermination simultanée de la capacité d'échange et des bases échangeables des sols - *Science du sol*, 4, pp 269-275.
- Ponge J.-F., Charnet F., Allouard J.-M., 2000 - Comment distinguer dysmoder et mor? L'exemple de la forêt de Perche-Trappe (Orne) - *Rev. For. Fr.* 52, 1, pp. 23-37.
- Thioulouse J., Chessel D., Dolédec S., Olivier J.-M., 1997 - ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Stat. and Comput.*, 7, pp.75-83.
- Toutain F., 1981 - Les humus forestiers : structures et modes de fonctionnement - *Rev. For. Fr.*, 33, 6, pp. 449-477.
- Toutain F., Diagne E. A., Le Tacon F., 1988 - Possibilités de modification du type d'humus et d'amélioration de la fertilité des sols à moyen terme en hêtraie par apport d'éléments minéraux - *Rev. For. Fr.*, 40, 2, pp. 99-107.
- Williot B., 1995 - Variabilité spatiale et risques d'erreurs dans l'analyse des horizons holorganiques forestiers - *Etude et Gestion des Soils*, 2, 1, pp. 73-84.