



Dynamiques de la matière organique des sols de montagne : analyse de chronoséquences et de climatoséquences

Norine Khedim

► To cite this version:

Norine Khedim. Dynamiques de la matière organique des sols de montagne : analyse de chronoséquences et de climatoséquences. Biodiversité et Ecologie. Université Grenoble Alpes [2020-..], 2022. Français. NNT : 2022GRALV001 . tel-03635129

HAL Id: tel-03635129

<https://theses.hal.science/tel-03635129>

Submitted on 8 Apr 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ GRENOBLE ALPES

Spécialité : CHIMIE - BIOLOGIE

Arrêté ministériel : 25 mai 2016

Présentée par

Norine KHEDIM

Thèse dirigée par Philippe CHOLER,
et codirigée par Jérôme POULENARD,
et Lauric CECILLON

préparée au sein du **Laboratoire d'Écologie Alpine**
dans l'**École Doctorale Chimie et Sciences du Vivant**

Dynamiques de la matière organique des sols de montagne : analyse de chronoséquences et de climatoséquences

Thèse soutenue publiquement le **14 janvier 2022**,
devant le jury composé de :

M. Samuel Abiven

Professeur, Laboratoire de Géologie, ENS Paris, Rapporteur

Mme. Tiphaine Chevallier

Chargée de recherche HDR, UMR Eco&Sols, IRD Montpellier, Rapportrice

Mme. Sophie Cornu

Directrice de recherche, CEREGE, Aix Marseille Univ., Examinatrice

M. Jean-Christophe Clément

Professeur, CARTEL, Univ. Savoie Mt Blanc, Président

M. Jérôme Poulenard

Professeur, EDYTEM, Univ. Savoie Mt Blanc, Co-directeur de thèse

M. Lauric Cécillon

Chargé de recherche HDR, INRAE, Univ. Rouen, Co-directeur de thèse

M. Philippe Choler

Directeur de recherche, LECA, CNRS, Univ. Grenoble Alpes, Invité

M. Gentile Francesco Ficetola

Professeur, Univ. degli Studi di Milano, Invité

M. Wilfried Thuiller

Directeur de recherche, LECA, CNRS, Univ. Grenoble Alpes, Invité



Abréviations.....	3
CHAPITRE 1 : Cadre conceptuel, objectifs de travail et méthodes générales.....	5
Partie 1 : Cadre conceptuel.....	7
A. La matière organique : un compartiment essentiel du sol.....	7
B. La nature de la matière organique des sols : changements de paradigmes.....	9
C. La stabilité de la matière organique dans les sols : une propriété écosystémique.....	16
D. Le carbone organique dans les sols.	19
E. L'étude de la dynamique du carbone organique dans les sols	22
F. La matière organique du sol dans les écosystèmes de montagne.....	27
G. La pédogenèse en montagne.....	30
Partie 2 : Objectifs & hypothèses de travail.....	32
Partie 3 : Sites d'études et méthodes générales.....	35
A. Dispositifs d'observation.....	35
B. Données climatiques.....	40
C. Une méthode d'étude de la signature biogéochimique de la matière organique : l'analyse thermique Rock-Eval®	41
Références du chapitre 1.....	47
CHAPITRE 2 : Topsoil organic matter build-up in glacier forelands around the world.....	59
Synthèse du chapitre 2.....	77
CHAPITRE 3 : Variabilités qualitative et quantitative de la matière organique des sols et importance de sa stabilisation environnementale en montagne.....	81
Partie 1 : Les stocks de carbone organique dans les sols des Alpes françaises.....	83
A. Introduction.....	83
B. Matériels & méthodes.....	88
C. Résultats & discussions.....	111
Partie 2 : La nature biogéochimique de la matière organique des sols des Alpes françaises.....	139
A. Introduction.....	139
B. Matériels & méthodes.....	141
C. Résultats & discussions.....	144
Synthèse du chapitre 3.....	161
Références du chapitre 3.....	169
CHAPITRE 4 : Soil organic matter changes under experimental pedoclimatic modifications in mountain grasslands of the French Alps.....	177
Synthèse du chapitre 4.....	212

CHAPITRE 5 : Discussions générales et perspectives.....	213
Références du chapitre 5.....	222
Liste des figures.....	224
Liste des tableaux.....	227
Annexes.....	228
Annexe 1.....	229
Annexe 2.....	234
Annexe 3.....	235
Annexe 4.....	236
Annexe 5.....	238
Annexe 6.....	240
Annexe 7.....	248
Résumé.....	253
Abstract.....	254
Remerciements.....	257

Abréviations

AIC : Critère d'Information d'Akaike

AnaEE : Analyse et Expérimentation pour les Ecosystèmes

ANOVA : ANalyse de la VAriance

CEC : Capacité d'Echange Cationique cobaltihexamine

CFI : Comparative Fit Index

CHELSEA : Climatologies at High resolution for the Earth's Land Surface Areas

CMIN : rapport chi-carré

CP : Carbone Pyrolysable

CP/MAS ^{13}C RMN : spectroscopie de Résonance Magnétique Nucléaire du ^{13}C à Polarisation Croisée Magic Angle Spinning

d.f. : degrees of freedom

Da : Densité apparente

DaC : Densité apparente Corrigée

DAH : Diurnal Anisotropic Heating

EEA : European Environment Agency

EG : Eléments Grossiers du sol

Eq : Equation

ETP : EvapoTranspiration Potentielle

FAO : Food and Agriculture Organisation

Fcor : Facteur de correction

GCMS : Chromatographie phase Gazeuse couplée à de la Spectrométrie de Masse

GDD : Growing Degree-Day

GIS sol : Groupement d'Intérêt Scientifique sur les sols

GSL : Growing Season Length

HI : Indice Hydrogène

IGN : Institut National de l'information Géographique

IPCC : Intergovernmental Panel on Climate Change

MNT : Modèle Numérique de Terrain

nbr : nombre

NDVI : indice de végétation normalisé

NMDS : Nonmetric MultiDimensional Scaling

OIRE6 : indice d'oxygène

ORCHAMP : Observatoire spatio-temporel de la biodiversité et du fonctionnement des socio-écosystèmes de montagne

OTC : Open Top Chamber

RainF : précipitations cumulées

RC : carbone résistant à la pyrolyse

RMQS : Réseau de Mesure de la Qualité des Sols

S2M : SAFRAN-SURFEX/ISBA-CROCUS-MEPRA

SEM : Modèle d'Equations Structurelles

SOC (stockage de ; stock de ; teneur en) : Carbone Organique du Sol

TF : Terre Fine

TMR : Temps Moyen de Résidence

TPI : Topographic Position Index

TWI : Topographic Wetness Index

WRB : World Reference Base

CHAPITRE 1

Cadre conceptuel, objectifs de travail et méthodes générales



Vallée d'Hadigene - Kirghizstan

Partie 1 : Cadre conceptuel

A. La matière organique : un compartiment essentiel du sol

Le sol se définit comme un volume s'étendant sur les surfaces continentales, d'une profondeur variable qui trouve sa limite en contact avec une roche dure ou meuble, peu marquée par les phénomènes d'altération (Antoni et al., 2011). Il se forme sous l'action conjointe de facteurs biotiques et abiotiques qui participent à l'altération de la roche, à la formation de minéraux secondaires et au développement d'organismes autotrophes et hétérotrophes (végétation, microorganismes, faune). Ce milieu très hétérogène abrite des éléments solides, liquides, gazeux et biologiques dans des structures spatiales multi-échelles allant des interactions organo-minérales nanométriques aux formations macroscopiques de mottes de terre pluricentimétriques. En France métropolitaine, l'épaisseur moyenne des sols est de l'ordre du mètre, alors qu'elle peut atteindre la dizaine de mètres dans la zone intertropicale (Antoni et al., 2011). Cette différence notoire s'explique essentiellement par des différences climatiques, qui d'une part influencent la pédogenèse et d'autre part marquent les écosystèmes par des histoires totalement différentes. Dans les régions tempérées, l'ablation glaciaire a généralement détruit les sols anciens contrairement aux régions intertropicales qui n'ont pas subi cette phase d'ablation. De fait, les sols formés dans l'hémisphère Nord à la suite de la dernière période de glaciation ont approximativement moins de 12 000 ans (Duchaufour et al., 2008).

Dans les sols, la fraction organique occupe généralement une place minoritaire par rapport à la fraction minérale. Elle représente en moyenne 3 à 5 % de la masse pondérale d'un sol de culture en surface et cette quantité décroît rapidement avec la profondeur (Duchaufour et al., 2008). Dans les horizons de surface, la matière organique est principalement issue de la litière incorporée au sol par bioturbation, des résidus racinaires et des exsudats. En profondeur, elle provient des racines (cellules mortes, mucilage, exsudats) et du lessivage de la matière organique dissoute en surface (Balesdent et Balabane, 1996). Une fois incorporée dans le sol, cette matière organique fraîche est convertie, par l'intermédiaire de processus de transformation d'origine biotique et abiotique, en composés organiques très réactifs capables de former des associations entre eux et avec les minéraux du sol (Kögel-Knabner et Kleber,

2011). La matière organique est donc un objet chimiquement et spatialement hétérogène, qui évolue dans le temps à des vitesses plus ou moins rapides (Davidson and Janssens, 2006). L'histoire de son étude est marquée par d'importants changements de paradigmes (qui seront abordés dans la partie suivante) qui illustrent la complexité de cet objet (Lehmann et Kleber, 2015).

La matière organique joue un rôle central dans les cycles biogéochimiques, en affectant les propriétés chimiques (charge en cations, solubilité, rétention des polluants), physiques (porosité, structure, couleur) et biologiques (cycle trophique) du sol. Elle conditionne, *via* des liens interrelationnels, le développement de la végétation, l'alimentation hydrique et minérale et par conséquent, la vie du sol en général. Elle représente un enjeu pour la sécurité alimentaire puisqu'elle conditionne la fertilité des sols, exploités entre autres par les sociétés humaines pour la production alimentaire (Brown, 1981). En ce sens, la Charte Européenne des sols (1972) souligne le caractère « *essentiel à la vie de l'homme en tant que source de nourriture* » du sol et le présente comme « *un des biens les plus précieux de l'humanité* ». La matière organique joue aussi un rôle important dans la régulation climatique en constituant le principal stock de carbone organique terrestre (Chapin et al., 2009). En réponse à l'urgence climatique, des résolutions de larges envergures ont été prises par les gouvernements (par exemple, avec le protocole de Kyoto ou la Conférence des Parties de Paris de 2015) afin de dynamiser la recherche sur les sols, pour notamment évaluer leurs contributions en tant que sources ou puits de CO₂. Dans le but de limiter le changement climatique et d'améliorer la sécurité alimentaire, l'initiative internationale "4 pour 1 000" a ainsi été lancée en 2015 en France. Elle vise à augmenter la teneur en matière organique et la séquestration de carbone dans les sols, notamment par l'application de certaines pratiques agricoles et forestières. Le stockage annuel d'un quatre de millièème du stock de carbone organique terrestre (d'environ 2400 Gt) permettrait de compenser l'ensemble des émissions anthropiques de gaz à effet de serre (Balesdent et Arrouays, 1999). Cette initiative est néanmoins critiquée pour sa surestimation du potentiel mondial de stockage de carbone dans les sols (Minasny et al., 2017).

B. La nature de la matière organique des sols : changements de paradigmes

La structure moléculaire de la matière organique a longtemps été considérée comme la propriété définissant sa stabilité dans les sols. Avant l'émergence des méthodes avancées de spectroscopie au début des années 90, l'étude de la matière organique du sol passait par une procédure d'extraction de la fraction organique de la fraction minérale. Les premiers travaux supposaient qu'après l'incorporation de la matière organique fraîche dans le sol, des "substances humiques", riches en structures carbonées et azotées et résistantes à la décomposition, étaient générées à la suite d'un lent processus de maturation appelé "humification" (Stevenson, 1995). En parallèle, la "minéralisation primaire" correspondait au processus au cours duquel les biomolécules peu humifiées étaient dégradées en composés inorganiques de faibles poids moléculaires (Figure 1). La méthode d'extraction employée pour l'étude de ces "substances humiques" impliquait l'utilisation d'une solution d'hydroxyde de sodium dont le pH très élevé assurait la solubilisation des composés organiques grâce à l'ionisation des groupements fonctionnels contenant de l'oxygène (Kleber et al., 2015). Après acidification des composés organiques solubilisés, le précipité brun foncé formé correspondait à la fraction des "acides humiques". Les composés organiques restés solubles étaient les "acides fulviques". La fraction organique qui ne subissait aucune dissolution, du fait d'un manque de groupements fonctionnels ionisables ou grâce à une protection minérale, était appelée "humine" (Lehmann et Kleber, 2015).

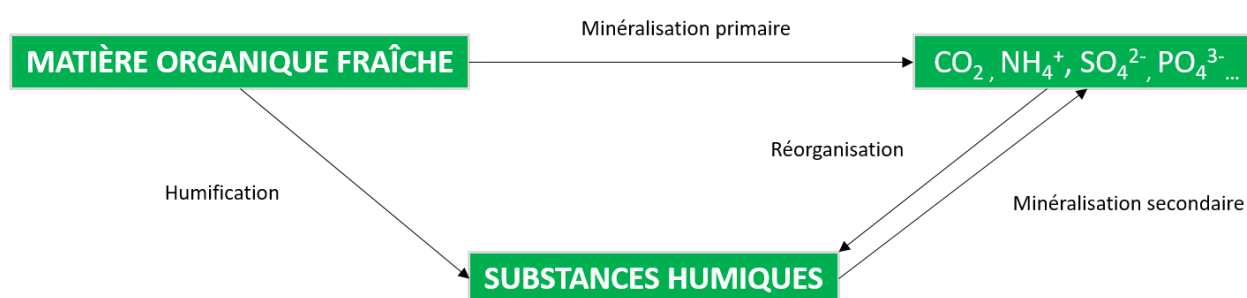


Figure 1 : Ancien modèle décrivant la décomposition de la matière organique selon Duchaufour (2008).

Cette méthode de fractionnement de la matière organique présente plusieurs problèmes. D'abord, l'extraction de la matière organique est incomplète, si bien qu'une part de 50 à 70 % de cette matière organique est attribuée à la fraction insoluble des "humines" (Rice, 2001). D'autre part, l'alcalinisation induit l'ionisation de composés qui ne se dissocieraient pas dans la gamme de pH du sol, ce qui fait des fractions "humiques" et "fulviques" des isolats dont la réactivité chimique est exagérée (Lehmann et Kleber, 2015). Enfin, les méthodes spectroscopiques récentes n'ont jamais mis en évidence l'existence de ces "substances humiques" *in situ*. Il apparaît aujourd'hui que les "substances humiques" telles que définies il y a une cinquantaine d'années ne résulteraient que de la réorganisation aléatoire de molécules élémentaires au cours des protocoles extractifs (Campbell et al., 1967 ; Lehmann et Kleber, 2015).

Plus récemment, l'apparition de techniques analytiques non-destructives et *in situ*, comme la spectroscopie de résonance magnétique nucléaire et la spectroscopie d'absorption des rayons X, a permis de mettre en évidence que la matière organique est constituée d'un mélange très complexe de biopolymères microbiens et végétaux, de leurs produits de dégradation et qu'elle ne constitue pas une catégorie chimique distincte (Lehmann et al., 2008 ; Kelleher et al., 2006). Ainsi, les principaux groupes de biomolécules constitutifs de la matière organique dans les sols sont les polysaccharides (cellulose, hémicellulose), la lignine, les polyphénols, les biopolymères aliphatiques et les tanins (Figure 2 ; Kögel-Knabner, 2002).

L'étude de la décomposition de résidus végétaux dans les sols a conduit à l'apparition du modèle de "préservation sélective" qui suppose que la structure chimique des molécules définit leur stabilité et que les microorganismes consomment en priorité les composés labiles, supposés être facile à dégrader, alors que les composés stables sont davantage préservés, du fait de leur récalcitrance chimique (Aber et al., 1990 ; Melillo et al., 1982). La récalcitrance chimique dépend des caractéristiques moléculaires des substances organiques, notamment la composition élémentaire, la présence de groupes fonctionnels et la conformation moléculaire, qui influencent leur dégradation par les microbes et les enzymes (Sollins et al., 1996). En utilisant la spectroscopie à l'état solide de résonance magnétique nucléaire du ^{13}C à polarisation croisée (CP/MAS ^{13}C RMN) pour caractériser les matières organiques de plusieurs sols, Baldock et al. (1992) proposent un modèle décrivant la décomposition des matières végétales par les microorganismes dans les sols (Figure 3).

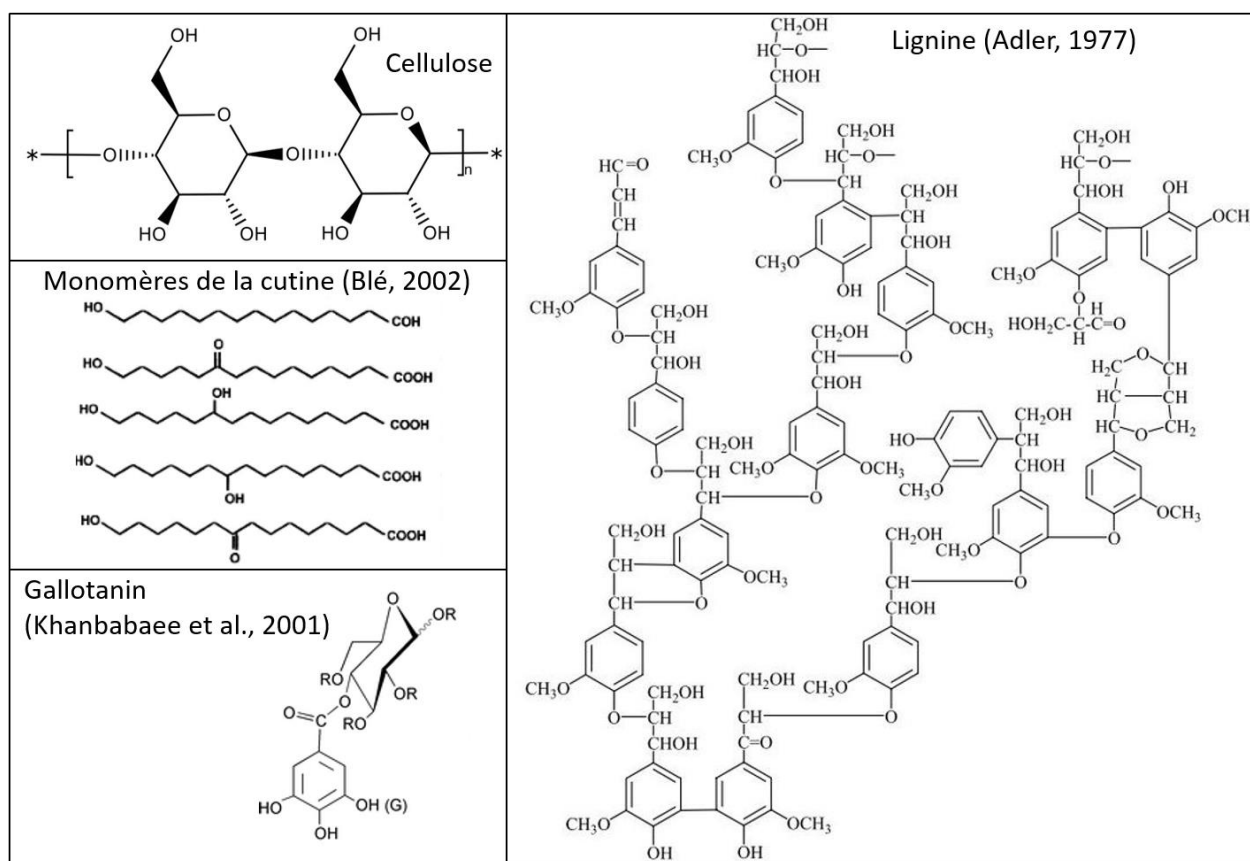


Figure 2 : Structures moléculaires de composés de la matière organique du sol.

La diminution de la quantité de carbone O-alkyle avec la décomposition observée par Baldock et al. (1992) dans les spectres CP/MAS suggère que les structures glucidiques (cellulose et hémicellulose) et protéiques sont dégradées prioritairement en dioxyde de carbone ou sont assimilées et converties en tissus et en métabolites microbiens. Une augmentation de la quantité de carbone alkyle et aromatique est alors observée à l'issue de cette première étape. Dans un second temps, une réduction de la quantité de carbone aromatique est observée, ce qui suggère que les molécules de lignine précédemment entourées de structures O-alkyle comme la cellulose, sont exposées à la décomposition microbienne. Les structures les plus récalcitrantes contenues dans les structures carbonées alkyles s'accumulent ensuite, du fait de la préservation sélective et d'une synthèse *in situ*.

Baldock et al. (1992) précise que cette progression de la matière organique le long de ce continuum est contrôlée par la biodisponibilité des composés organiques, qui est fonction de

leur structure chimique, mais aussi des interactions organo-minérales qui protègent la matière organique de la dégradation microbienne et qui peuvent limiter sa décomposition.

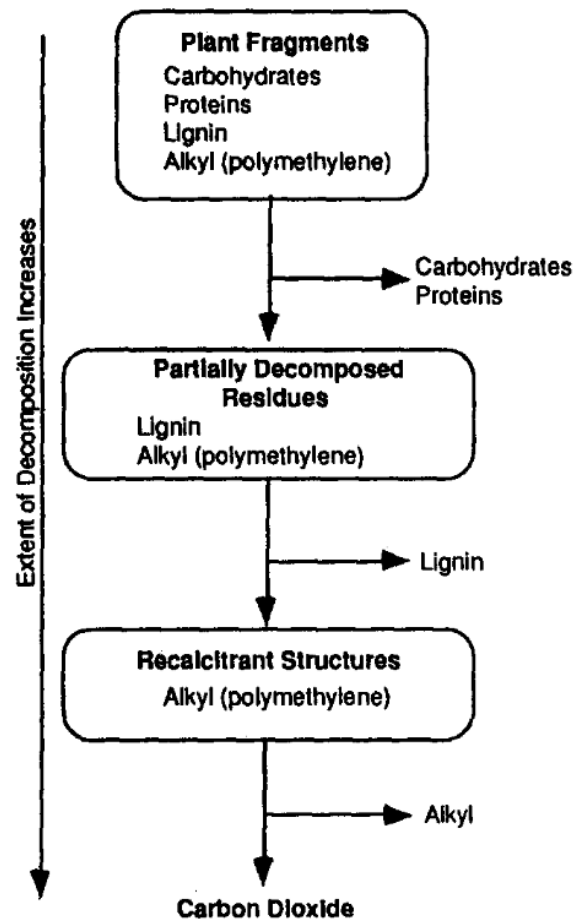


Figure 3 : Modèle proposé par Baldock et al. (1992) décrivant la décomposition oxydative des matières végétales par les microorganismes dans les sols.

Cependant, il existe aujourd'hui des preuves solides démontrant que la structure moléculaire des composés organiques ne conditionne pas leur décomposition à long terme (Schmidt et al., 2011). Il a ainsi été montré que dans des conditions adéquates, des composés chimiquement récalcitrants comme la lignine, les alcanes, ou le carbone pyrogénique, peuvent être utilisés par les microorganismes aussi rapidement que des composés potentiellement labiles, comme les sucres, qui à l'inverse peuvent persister dans les sols durant plusieurs décennies (Amelung et al., 2008 ; Hamer et al., 2004 ; Schmidt et al., 2011 ; Wiesenberger et al., 2004). Il semblerait

finalement que l'impact de la récalcitrance chimique sur la décomposition n'intervienne qu'au stade initial de la décomposition, et que les communautés microbiennes du sol soient capables de dégrader toutes les matières organiques d'origine naturelle. Par ailleurs, alors qu'on pensait historiquement que la litière constituait la principale source de matière organique dans le sol, il apparaît aujourd'hui qu'une grande partie provienne plutôt d'apports souterrains issus de la rhizosphère. Ces apports endogés seraient mieux retenus dans les sols que les apports épigés, notamment du fait d'une meilleure interaction physico-chimique avec les particules du sol (Mendez-Millan et al., 2010 ; Rasse et al., 2005).

Plus récemment, Lehmann et Kleber (2015) ont proposé un modèle fondé sur l'existence d'un continuum de fragments organiques continuellement traités par les communautés de décomposeurs, des grands biopolymères riches en énergie aux molécules plus petites et pauvres en énergie (Figure 4). Après fragmentation de la matière organique fraîche, les résidus organiques sont dégradés par des enzymes extracellulaires jusqu'à atteindre une taille suffisamment petite (inférieure à 600 Da) pour être assimilés par les microorganismes au travers de leur paroi cellulaire (Essington, 2015). Cette décomposition des grandes molécules provoque une augmentation de leur solubilité dans l'eau du fait de l'augmentation des groupements polaires et ionisables. La plus grande réactivité des petites molécules augmente leur potentiel de stabilisation par adsorption avec les surfaces minérales ou par incorporation dans des agrégats. Les phénomènes d'adsorption et d'incorporation dans les agrégats sont réversibles et peuvent être suivis de réactions d'échange avec des composés organiques concurrents et d'une dégradation biotique ou abiotique.

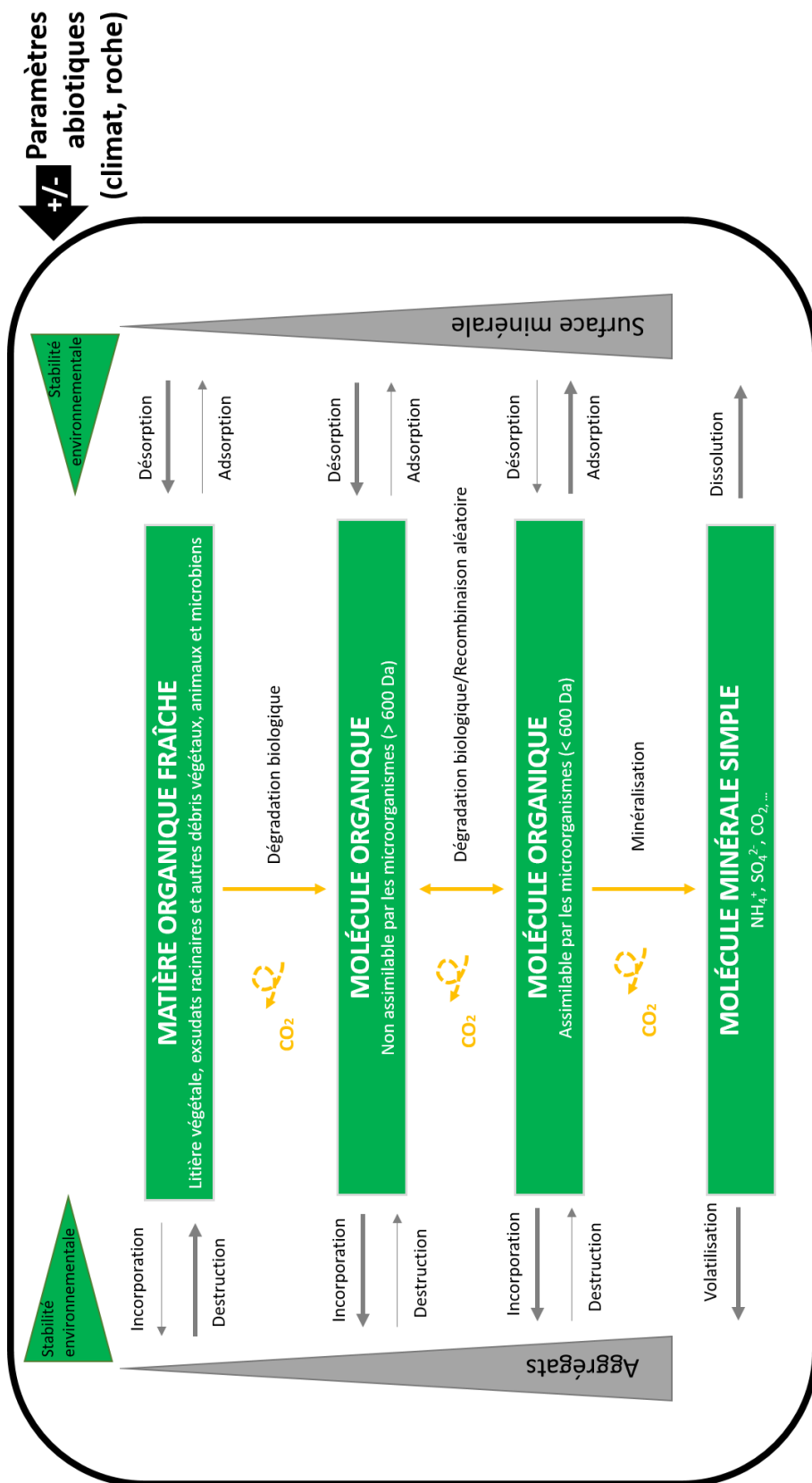


Figure 4 : Evolution de la matière organique dans le sol d'après Lehmann et Kleber (2015). Les flèches jaunes indiquent un transfert principalement biotique ; les lignes grises indiquent un transfert principalement abiotique ; les lignes plus épaisses indiquent des transferts plus rapides.

Les petites molécules issues de la dégradation peuvent aussi se recombinaient en molécules de grandes tailles en se liant entre elles par liaisons faibles (hydrogène ou interactions hydrophobes ; Lehmann et Kleber, 2015). L'importance de ces transferts dépend des paramètres environnementaux (température, humidité, substrat rocheux).

Cette nouvelle vision suggère que la stabilité de la matière organique dans les sols est une propriété de l'écosystème, de par sa dépendance envers les facteurs biotiques et abiotiques, et que la structure moléculaire des composés organiques joue finalement un rôle secondaire dans la détermination de son temps de résidence dans le sol (Figure 5 ; Schmidt et al., 2011). Pour autant, le statut énergétique de la matière organique et sa stœchiométrie semblent jouer un rôle important dans sa stabilité biogéochimique : les matières organiques stables à l'échelle du siècle dans les sols ont une faible densité énergétique, elles sont stables thermiquement (elles ont une énergie d'activation élevée) et elles sont appauvries en hydrogène (Barré et al., 2016).

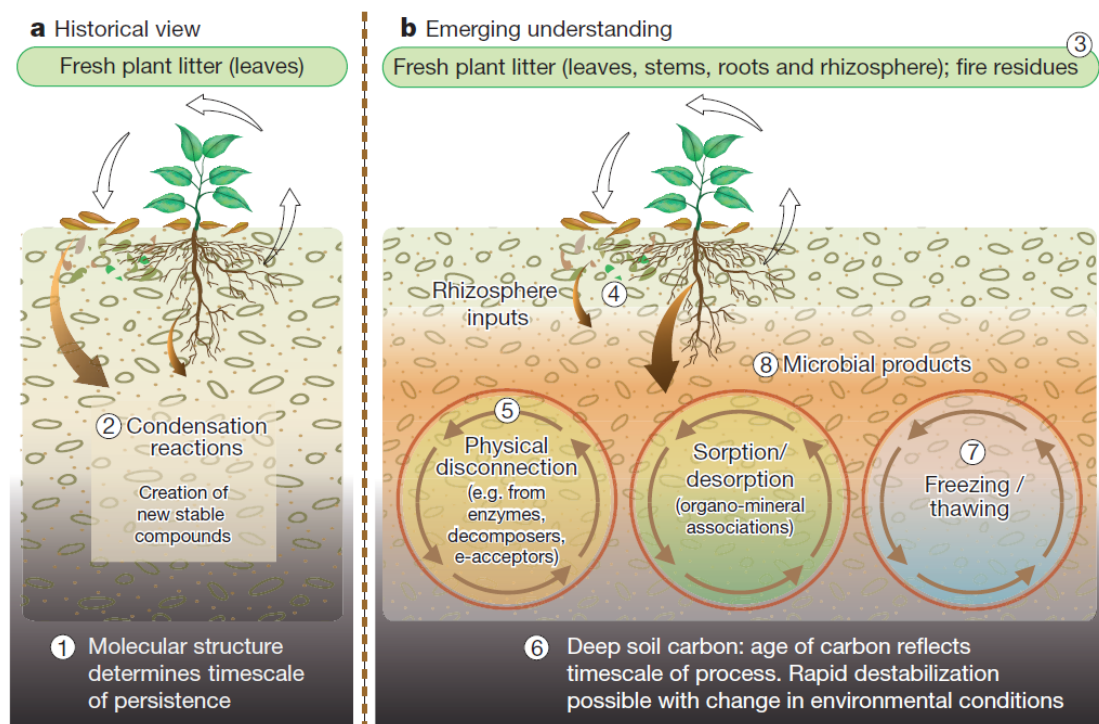


Figure 5 : Comparaison des visions historiques et récentes du cycle de la matière organique dans les sols (d'après Schmidt et al., 2011).

La capacité des microorganismes à accéder à la matière organique joue donc un rôle central. Les protections physiques (adsorption avec la phase minérale qui modifient l'énergie d'activation de la matière organique et l'inaccessibilité spatiale due à l'aggrégation) et climatiques (température faible, humidité forte par exemple) constituent des freins à la décomposition (Lehmann et Kleber, 2015).

C. La stabilité de la matière organique dans les sols : une propriété écosystémique

Dans les sols, l'activité microbienne est le premier vecteur de décomposition de la matière organique, devant les réactions d'oxydation d'origine abiotique (Wolters, 2000). La régulation de la décomposition microbienne se joue entre autres au niveau des mécanismes de stabilisation de la matière organique. La synthèse des connaissances disponibles actuellement suggère qu'il existe quatre principaux mécanismes de stabilisation (Kögel-Knabner et Kleber, 2011 ; Trumbore et al., 2009) : (i) la préservation sélective due à la récalcitrance chimique de la matière organique, (ii) l'inaccessibilité spatiale aux organismes décomposeurs due à l'occlusion, l'intercalation dans des feuillets de phyllosilicates, l'hydrophobie et l'encapsulation de la matière organique dans des agrégats, (iii) la stabilisation par interaction avec les surfaces minérales (oxydes, phyllosilicates) et les ions métalliques et (iv) la stabilisation environnementale liée aux paramètres pédoclimatiques (température, humidité par exemple) qui constituent des régulateurs de l'activité microbienne.

i. La préservation sélective

Comme nous l'avons expliqué dans la partie précédente, la préservation des composés organiques selon leur structure chimique n'intervient que dans les premières phases de la décomposition (Figure 6 ; Kögel-Knabner et Kleber, 2011). La récalcitrance n'explique pas à elle seule la stabilisation à long terme de la matière organique (Lützow et al., 2006).

ii. L'inaccessibilité spatiale

L'emplacement dans le sol des composés organiques par rapport aux microorganismes et aux enzymes détermine leur accessibilité (Sollins, 1996). Le sol étant structuré de compartiments de tailles variables, le transfert des enzymes, de l'eau, de l'oxygène, des composés organiques et des micro-organismes peuvent être limités (Kögel-Knabner et Kleber, 2011). L'occlusion de

la matière organique dans des agrégats réduit son accessibilité aux microorganismes et retarde sa décomposition. Les processus d'occlusion sont à la fois attribués à des mécanismes abiotiques, comme la précipitation d'oxydes de fer ou d'aluminium qui entraîne l'occlusion de matière organique dans des microagrégats formés de particules d'argile (Duiker et al., 2003), et à des mécanismes biotiques, impliquant les cellules microbiennes, les sécrétions, les exsudats racinaires et le mucus de la faune comme agents cimentaires entre les microagrégats (Kögel-Knabner et Kleber, 2011). Ces agrégats sont continuellement formés et détruits (Baldock et Skjemstad, 2000) ce qui suggère que ce mécanisme n'a pas un contrôle dominant sur la stabilisation de la matière organique sur le long terme mais plutôt sur le moyen terme, à l'échelle du siècle (Figure 6). Kögel-Knabner et Kleber (2011) supposent que la matière organique centenaire peut, grâce à ces mécanismes, être partiellement constituée de matière organique chimiquement labile. L'intercalation de la matière organique entre les feuillets de phyllosilicates est un mécanisme de stabilisation qui intervient surtout dans les sols acides (Kennedy et al., 2002). Des molécules de petites tailles comme des enzymes, des protéines et des acides gras peuvent ainsi être stabilisées dans l'espace interfoliaire des argiles à feuillets à trois couches (tétraédrique-octaédrique-tétraédrique ; 2/1). Avec la dégradation biologique, la transformation des molécules de grandes tailles peut induire la formation de propriétés hydrophobes qui réduisent leur solubilité et leur accessibilité aux enzymes (Kögel-Knabner et Kleber, 2011). Cette propriété renforce aussi la stabilité des agrégats. L'encapsulation de petites molécules amphiphiles au sein de plus grandes molécules, par des liaisons hydrogène ou des forces de Van der Waals, réduit aussi l'accessibilité de la matière organique (Lützow et al., 2006). Tous ces mécanismes de stabilisation de la matière organique augmentent avec la profondeur du sol.

iii. L'interaction avec les surfaces minérales

L'interaction de la matière organique avec les surfaces minérales et les ions métalliques conduit à une stabilisation à moyen et à long terme, c'est-à-dire de l'ordre du centenaire au millénaire (Figure 6 ; Kögel-Knabner et Kleber, 2011). Les différents mécanismes de liaisons qui régissent ces associations organo-minérales sont difficiles à évaluer car ils peuvent intervenir de manière simultanée (pont cationique, échange de ligands, interaction hydrophobe, liaison hydrogène ou force de Van der Waals). Pour illustrer ces mécanismes de stabilisation, Kleber et al. (2015) suggèrent une architecture en couches successives

recouvrant les minéraux puis les composés organiques y étant associés. Les forces d'association sont décroissantes avec l'éloignement du support minéral. Les molécules directement adsorbées à la surface des minéraux ne peuvent pas être utilisées par les microorganismes du fait de la nature de la liaison qui peut être considérée comme irréversible (Chenu and Stotzky, 2002). Ces interactions très stables se trouvent toutefois limitées par la disponibilité en surface minérale, c'est pourquoi les sols qui présentent une faible saturation en matière organique des particules minérales disposent d'un grand potentiel de stabilisation (Kögel-Knabner et Kleber, 2011). Cependant, les surfaces minérales n'ont pas toutes le même potentiel de stabilisation. Les particules les plus fines, de taille argileuse ($< 2 \mu\text{m}$), comme les montmorillonites, vermiculites, illites, sesquioxides, les oxydes de fer et d'aluminium, présentent les plus grandes surfaces spécifiques d'adsorption et les temps de renouvellement les plus longs (Kögel-Knabner et Kleber, 2011 et références citées). Il semblerait par ailleurs que le même type de surface minérale puisse interagir différemment selon le contexte pédologique (pH, chimie de la matière organique, disponibilité en cation, ...) avec la phase organique. Les ions métalliques (Ca^{2+} , Al^{3+} , Fe^{3+} et métaux lourds) peuvent également interagir avec la matière organique du sol en induisant des changements de conformation et de charge par complexation, ce qui la protège d'une manière encore peu comprise de la décomposition (Kögel-Knabner et Kleber, 2011 et références citées). La constitution de complexes organo-métalliques (quand la charge en Al et Fe est faible et mobile) est un élément de base de la podzolisation (Duchaufour et al., 2008).

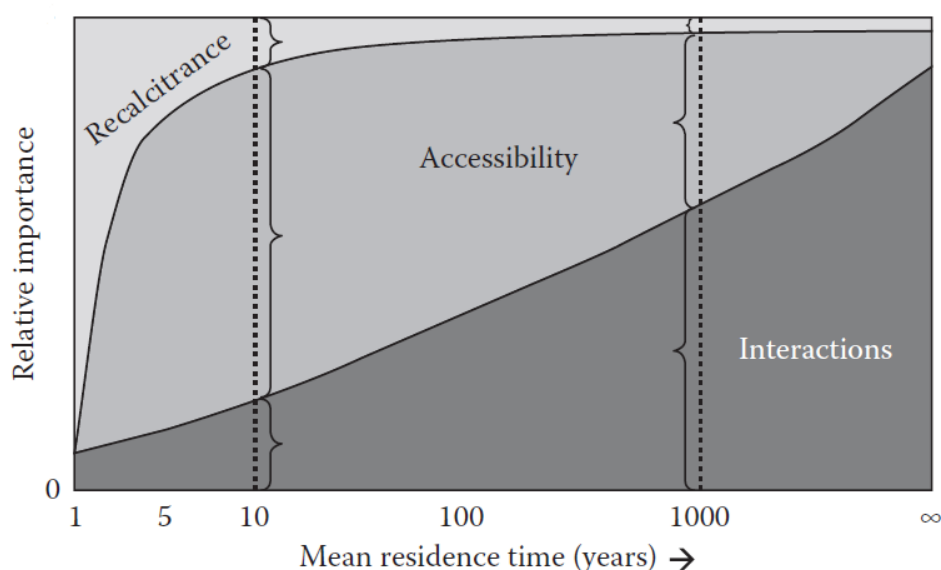


Figure 6 : Contribution des mécanismes physiques et chimiques de stabilisation de la matière organique contre la décomposition en fonction de son temps de résidence dans le sol (d'après Kögel-Knabner et Kleber, 2011).

iv. La stabilisation environnementale

Ce mécanisme concerne en particulier les environnements "extrêmes" caractérisés par des conditions de froid (écosystèmes de haute latitude et de haute altitude), d'humidité (sécheresse des écosystèmes désertiques, anoxie des sols saturés en eau) ou de pH (sols salins) limitant très fortement l'activité microbienne (Trumbore et al., 2009). Ce mode de stabilisation implique une grande sensibilité aux changements globaux, dont le réchauffement climatique et l'activité anthropique. Un bon exemple de ce mode de stabilisation est le permafrost, qui dans les sols de hautes latitudes, stocke autant de carbone organique que ce que l'on pensait il y a dix ans exister dans tous les sols du monde (Tarnocai et al., 2009). Son dégel expose le carbone organique peu stabilisé physiquement à la décomposition microbienne, et malgré la hausse de la durée de saison de croissance, des taux de croissance des plantes et le changement de composition des espèces végétales, la libération de carbone par le dégel du permafrost ne semble pas être compensée (Schuur et al., 2008).

D. Le carbone organique dans les sols

La matière organique des sols contient deux à trois fois plus de carbone organique que l'atmosphère. A l'échelle mondiale, la respiration du sol (qui comprend celle des microorganismes et des racines) représente l'un des plus importants flux annuels de CO₂ dans le bilan global du cycle du carbone (IPCC, 2013 ; Figure 7). La dynamique de la matière organique et du carbone dans les sols constitue donc un facteur clef dans les modélisations grandes échelles du changement climatique. A l'heure actuelle, les processus qui pilotent la composition et la dynamique du carbone organique dans les sols ne sont pas encore bien compris (van Gestel et al., 2018 ; Viscarra Rossel et al., 2019). Deux incertitudes clés apparaissent : la réponse des taux de décomposition à la hausse des températures et la réponse de la productivité primaire comme levier de compensation par l'accumulation de matière organique dans les sols (Trumbore et al., 2009). La paramétrisation et la

représentation de ces deux phénomènes dans les modèles constituent un enjeu déterminant. L'autre faiblesse des modèles utilisés actuellement pour prédire la dynamique du carbone dans les sols est la méconnaissance du carbone organique présent en profondeur, toute l'attention étant portée sur les vingt ou trente premiers centimètres du sol (Trumbore et al., 2009). Or des travaux ont récemment démontré que toutes les profondeurs du sol réagissent au réchauffement (Hicks Pries et al., 2017). Il est donc essentiel de développer les connaissances sur la stabilité du carbone dans tout le profil des sols, sur sa vulnérabilité face aux changements globaux et de comprendre comment les mécanismes de stabilisation évoluent dans l'espace et dans le temps (Trumbore et al., 2009).

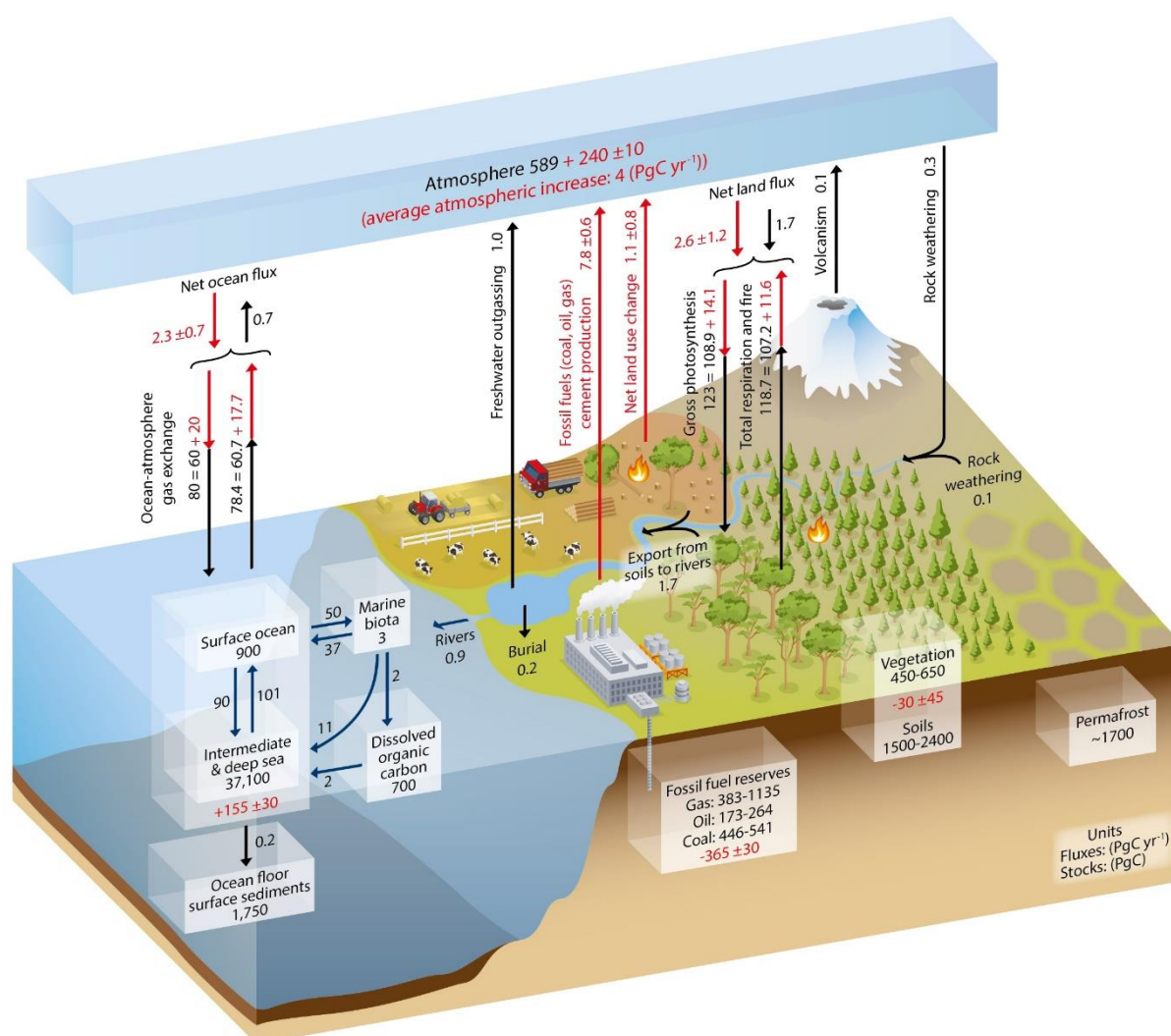


Figure 7 : Présentation des principaux compartiments et flux annuels régissant le cycle global du carbone organique. En noir figurent les stocks et les flux annuels estimés avant l'ère industrielle (1750). En rouge sont indiqués les flux annuels engendrés par l'activité humaine

sur la période 2000-2009 ainsi que les changements au niveau des réservoirs sur la période 1750-2011 (d'après IPCC, 2013).

Les modèles de dynamique du carbone organique du sol les plus utilisés, comme ROTH-C et CENTURY (Jenkinson et Rayner 1977 ; Parton et al. 1987), compartimentent le carbone organique en différents pools cinétiques se distinguant par des temps de renouvellement contrastés : le pool labile/actif (quelques mois/années), le pool intermédiaire (plusieurs décennies), le pool stable/passif (plus de 100 ans). Ces taux de renouvellement différents sont justifiés par l'influence combinée de la stabilisation physique et chimique. Il convient de noter que cette catégorisation fonctionnelle en différents pools cinétiques est commode pour la modélisation, mais qu'ils ne correspondent pas à des catégories mesurables (Kögel-Knabner et Kleber, 2011 ; voir partie 1.B). A partir de cette segmentation, les modèles utilisent des modificateurs de taux de décomposition, pour représenter l'effet de la température ou de l'humidité, ainsi que les propriétés physico-chimiques du sol (comme la granulométrie ou le pH) pour définir les flux (Smith et al., 2002).

Cette approche est critiquable puisqu'elle ne considère pas explicitement le continuum de composés organiques, ni les processus de stabilisation, ni l'activité microbienne qui définissent plus fidèlement la stabilité du carbone dans le sol que des compartiments discrets aux temps de renouvellement différents (Lehmann et Kleber, 2015). Néanmoins, ces modèles à compartiments simulent de manière plus réaliste la dynamique du carbone dans les sols comparés à ceux qui ne considèrent qu'un pool unique et homogène (Trumbore, 2000).

Actuellement, aucune méthode de fractionnement du carbone organique ne permet d'isoler de manière fiable des fractions non-composites en termes de temps de résidence (Smith et al., 2002 ; von Lützow et al., 2007). Cependant, des méthodes physiques et chimiques permettent de s'en approcher en séparant en fractions distinctes des pools qui partagent des propriétés physico-chimiques et des temps de résidence moyens similaires (Barré et al., 2010 ; von Lützow et al., 2007). Ce fractionnement permet la calibration puis la vérification des modèles à partir de la quantification des pools. Ainsi, Skjemstad et al. (2004) ont montré, après étalonnage et ajustement des constantes de vitesse de décomposition, que les trois fractions obtenues par fractionnement physico-chimique pouvaient être utilisées pour le modèle

ROTH-C. Par ailleurs, Viscarra Rossel et al. (2019) montrent que le contrôle de la composition et de la vulnérabilité de trois fractions du carbone organique du sol (particulaire, intermédiaire, et résistante) sont différents. Sur 5 721 échantillons de sols de surface (0-30 cm) prélevés sur tout le territoire australien, le climat, les propriétés du sol (dont le pH et la teneur en azote total) et l'altitude avaient des contrôles dominants sur la composition du carbone. Dans certaines régions, le climat n'avait pas d'influence, alors que dans les régions à climat tempéré du sud de l'Australie, les stocks riches en carbone organique particulaire (pool actif) ont été identifiées comme très vulnérables au changement climatique. Ces résultats ainsi que ceux d'autres études soulignent la nécessité d'évaluer régionalement la dynamique du carbone dans les sols afin d'identifier les zones les plus vulnérables et d'adapter en ce sens les politiques d'atténuation du changement climatique (Lugato et al., 2021).

Parmi le grand nombre de méthodes de fractionnement et de caractérisation de la matière organique des sols disponibles à ce jour, l'analyse thermique Rock-Eval® s'est révélée constituer un outil performant de caractérisation de la signature biogéochimique globale de la matière organique. Sa rapidité d'application, son faible coût et l'absence de prétraitement nécessaire permettent d'envisager l'analyse d'un grand nombre d'échantillons pour l'étude de la dynamique du carbone et de la matière organique du sol à l'échelle du paysage (Saenger, 2015). Par ailleurs, des études ont démontré la forte connexion existant entre la stabilité environnementale du carbone organique et sa stabilité thermique (Gregorich et al., 2015 ; Plante et al., 2009). Des travaux ont démontré que le pool de carbone organique actif dans le sol est thermiquement labile (Campo et Merino, 2016 ; Leifeld et von Lützow, 2014 ; Plante et al., 2011) et que le pool persistant est thermiquement stable (Barré et al., 2016 ; Cécillon et al., 2018 ; Plante et al., 2013). Ce pool de carbone organique thermostable est aussi positivement corrélé au carbone associé aux minéraux (Saenger et al., 2015).

E. L'étude de la dynamique du carbone organique dans les sols

Selon la réponse biochimique du sol aux forçages environnementaux, la vitesse de la pédogenèse varie considérablement. Lorsqu'une modification de l'un de ces forçages n'entraîne aucun changement pédogénique, on peut parler d'inertie pédogénique (Bryan et

Teakle, 1949) ou considérer que le seuil d'équilibre pédogénique n'a pas été franchi (Muhs, 1984). Ce seuil est franchi lorsque les propriétés du sol changent de manière soudaine, en réponse à des stimuli externes ou à des changements internes dans les processus pédogéniques (Chadwick et Chorover, 2001). Lorsque les écosystèmes sont proches d'un état stable après plusieurs milliers d'années d'évolution, les variations du stockage du carbone dues au temps sont négligeables (Schlesinger, 1990). Cependant, les stocks de carbone du sol, qui ont été stabilisés durant plusieurs milliers d'années, sont susceptibles de changer brusquement lorsque le seuil d'équilibre pédogénique est franchi du fait de changements d'occupation des sols, de régime climatique, de fréquences des incendies, d'apport en nutriments, etc. (Figure 8).

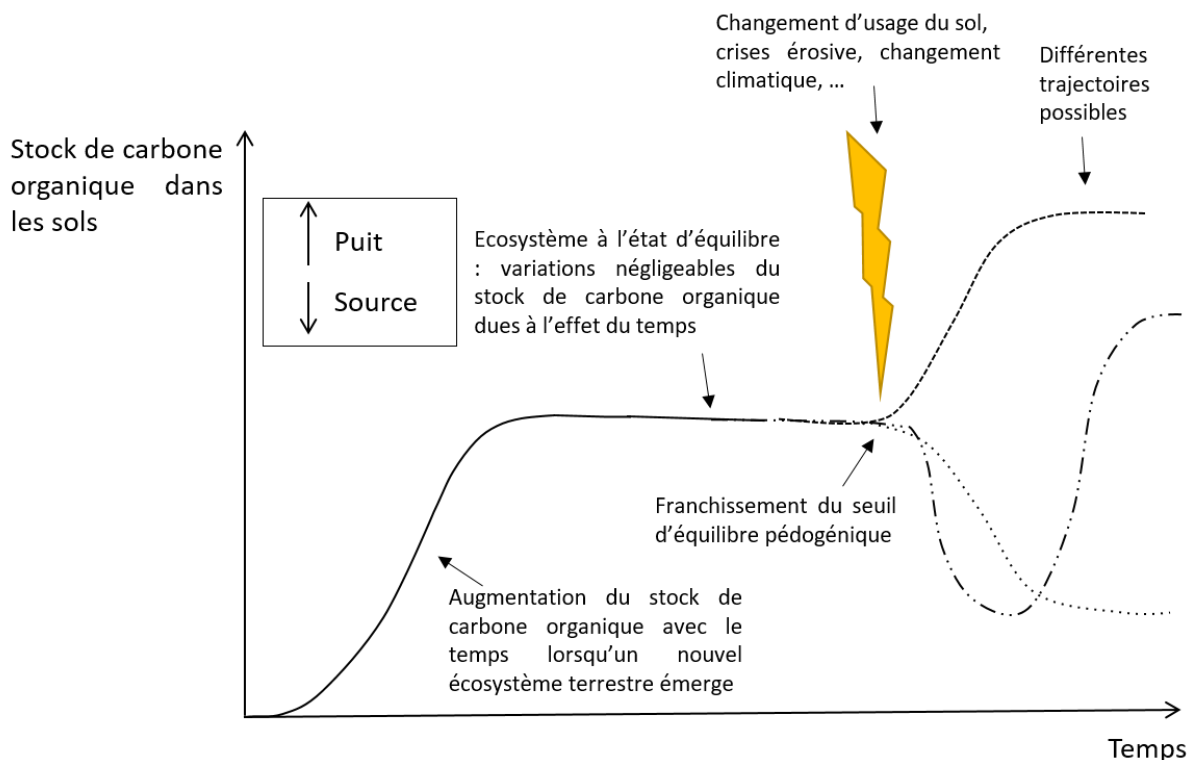


Figure 8 : Schématisation des changements dans le stockage de carbone organique du sol dans l'histoire d'un écosystème terrestre.

Les changements qui se produisent sur de longues échelles temporelles, comme les processus de pédogenèse, et sur de grandes échelles spatiales, comme le réchauffement climatique, ne

peuvent pas être facilement détectés par des observations ponctuelles et par des expérimentations (Shaver, 2000). Les observations de long terme étant parfois impossibles à mettre en place, d'autres méthodes peuvent être utilisées. La reconstruction des peuplements végétaux a par exemple été utilisée par Adams et Faure (1998) pour étudier l'histoire des stocks de carbone organique terrestre au cours des cycles glaciaires-interglaciaires et pour comprendre l'effet à long terme du climat et du temps sur le stockage du carbone.

Il existe des relations fortes entre le type de communauté végétale et la quantité de carbone organique stockée dans les sols et dans la végétation. A partir de ce constat, Adams et Faure (1998) proposent une estimation de l'évolution des stocks de carbone organique total depuis le dernier maximum glaciaire, en se basant sur une reconstruction globale de la végétation des écosystèmes terrestres (Figure 9). Leurs estimations suggèrent une augmentation d'environ 1 000 Gt entre le dernier maximum glaciaire (21 000 ans avant notre ère) et la période interglaciaire (environ 9 000 ans avant notre ère). Le climat de ces deux périodes était très différent, passant de conditions froides et sèches à des conditions plus chaudes et humides, ce qui explique l'augmentation de la superficie des forêts et des autres écosystèmes riches en carbone organique (sol et végétation). Le stock de carbone organique terrestre atteint un maximum à 5 000 ans avant notre ère du fait d'un ralentissement de la dynamique de séquestration en lien avec un assèchement du climat. Plus récemment, un déclin d'environ 600 Gt est attribué à l'assèchement du climat et à l'activité de l'homme, et en particulier à la déforestation (Adams et Faure, 1998).

Dans le but de comprendre la dynamique d'un écosystème sur le long terme, l'extrapolation de la dynamique temporelle en comparant plusieurs sites d'âge différents dans une région donnée peut s'avérer très utile (Fukami et Wardle, 2005). Cette approche consiste en l'étude de chronoséquences qui substituent le temps par l'espace ("space-for-time" ; Pickett, 1989 ; Stevens et Walker, 1970). Les chronoséquences sont des successions d'écosystèmes apparaissant à la suite d'une perturbation. Leur étude permet de comprendre les effets du temps, par exemple en tant que facteur de formation du sol, tout en maintenant constant un certain nombre de facteurs.

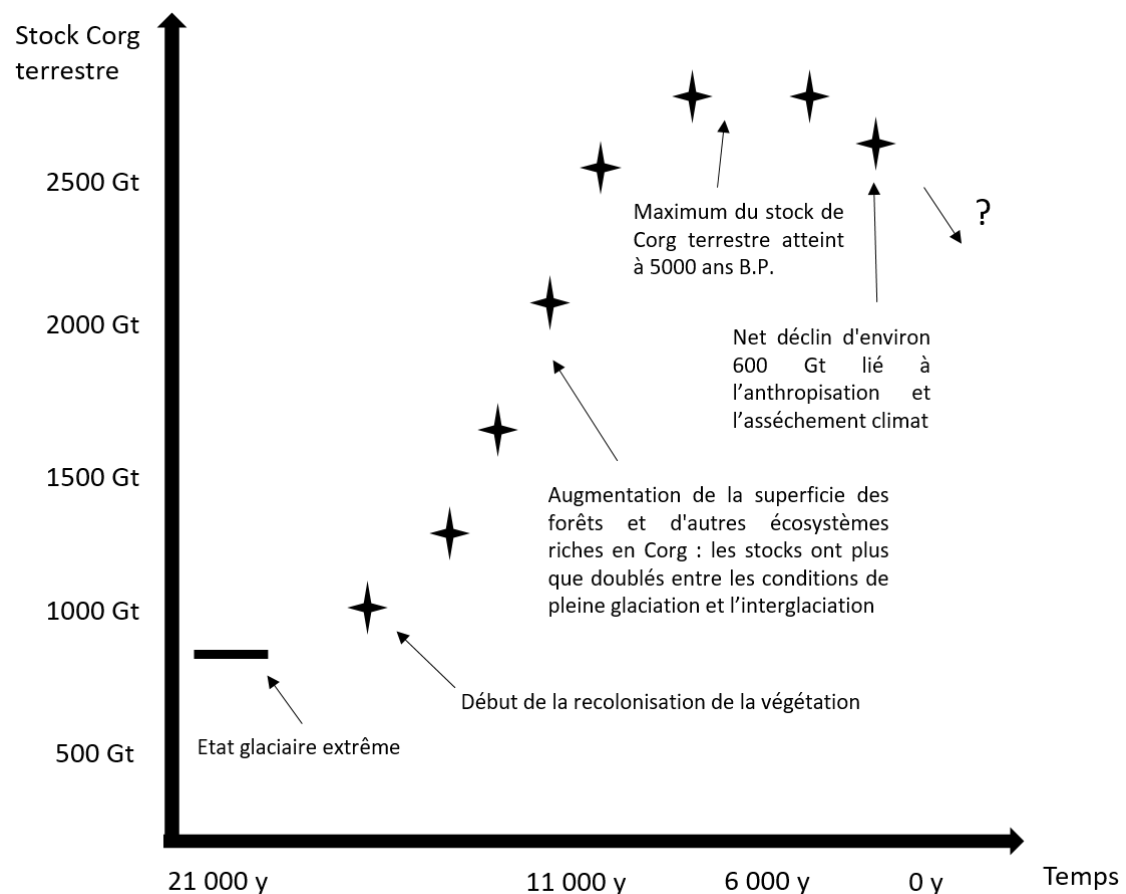


Figure 9 : Evolution du stock de carbone organique dans les écosystèmes terrestres après le dernier maximum glaciaire, d'après Adams et Faure (1998).

Jenny (1994) et Amundson et Jenny (1997) définissent six facteurs d'état pour expliquer les propriétés d'un écosystème qui contrôlent la formation d'un sol : le climat, les organismes, le matériau parental, la topographie, le temps et l'activité humaine. Cette approche permet de construire des fonctions univariées décrivant la relation entre les propriétés du sol et les facteurs d'état. Par exemple, dans l'étude des chronoséquences, il est possible d'isoler le facteur temps en permettant une variabilité minimale d'autres facteurs (matériau parental, activité humaine, et même le climat selon l'échelle spatiale considérée). Les chronoséquences débutent à la suite de différents phénomènes de perturbation (incendie, volcanisme, ...) dont le retrait glaciaire. Une fois que la masse de glace permanente a fondu, des écosystèmes terrestres commencent à se développer. Les chronoséquences de retrait glaciaire ont été une situation privilégiée pour le développement de la théorie des successions primaires (Clements, 1916). De nombreux travaux ont ensuite été consacrés à l'évolution de la formation des sols

et à la dynamique des communautés microbiennes du sol (Bradley et al., 2014 ; Egli, et al., 2001 ; Walker et al., 2010 ; Yoshitake et al., 2018). Parmi ces travaux, certaines études ont porté sur l'évolution de la matière organique du sol (Egli et al., 2010 ; Smittenberg et al., 2012). L'accumulation de la matière organique, avec une très faible production primaire nette et un faible taux de dégradation, est un élément clé du développement des écosystèmes froids dans leur premier stade de formation. Il est important de noter que l'étude des chronoséquences est pertinente dans la mesure où des preuves suggèrent que des sites d'âges différents suivent la même trajectoire et que ces sites présentent une faible richesse spécifique (Walker et al., 2010).

La substitution espace-temps peut constituer une bonne alternative aux études directes à long terme lorsque des tendances générales ou qualitatives sont recherchées, et que des hypothèses sont préalablement générées pour prédire les conséquences à long terme des changements environnementaux induits par l'homme (Pickett et al., 1989). Il est ainsi possible d'inférer une tendance temporelle à l'étude de sites d'âges différents en supposant que les variations spatiales et temporelles sont équivalentes. Les gradients climatiques (climatoséquences) peuvent être utilisés pour étudier les effets combinés de plusieurs facteurs qui évoluent avec le changement climatique, tels que la composition de la végétation et les régimes d'enneigement, et pour déduire l'effet à long terme du changement de climat sur les sols (Djukic et al., 2010 ; Giardina & Ryan, 2000 ; Post et al., 1982 ; Raich & Schlesinger, 1992 ; Townsend et al. 1995). Cependant, l'interaction fréquente entre différents facteurs d'état rend difficile la quantification de l'effet d'un facteur donné.

Par ailleurs, l'étude du carbone organique du sol le long de climatoséquences suppose que sa réponse au réchauffement est similaire à la relation entre la température et les stocks de carbone organique du sol. Cette hypothèse a été contredite par l'étude d'une climatoséquence de 4 000 km de longueur en Amérique du Sud (Abramoff et al., 2019). Toutefois, il est raisonnable de penser qu'elle se confirme dans certaines régions où le gradient climatique existe sur une échelle spatiale restreinte en lien avec un effet altitudinal, comme dans les régions montagneuses où la stabilisation climatique du carbone organique dans les sols joue probablement un rôle central (Sjögersten et al., 2011).

F. La matière organique du sol dans les écosystèmes de montagne

Les milieux de montagne occupent environ 27 % des surfaces continentales terrestres et abritent le quart des animaux et plantes présents sur Terre. Ils procurent des biens et des services à plus de la moitié de l'humanité, notamment en fournissant près de 70 % de l'eau douce de la planète (Huber et al., 2006 ; FAO, 2021). Ces milieux constituent aussi une richesse écologique remarquable (Nagy et Grabherr, 2009).

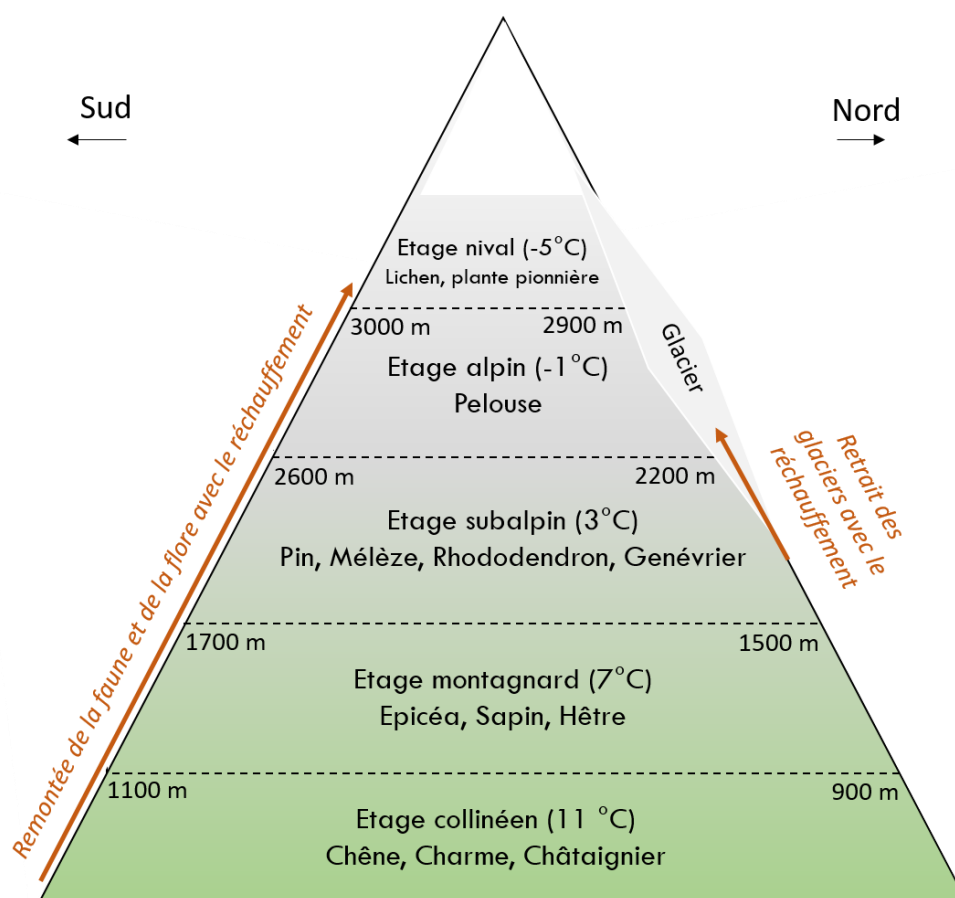


Figure 10 : Etagement de la végétation dans les Alpes et conséquences majeures induites par le réchauffement climatique. Les altitudes et les températures moyennes indiquées sont approximatives.

Du fait de leur complexité géomorphologique (pente, escarpements, etc.), du climat varié (incidence de l'ensoleillement, couverture neigeuse, gradient thermique, etc.) et des perturbations naturelles (chutes de pierres, avalanches, etc.), les paysages de montagne sont

caractérisés par une grande variabilité spatiale. Associées à la diversité de substrats rocheux et aux différentes gestions des terres pratiquées (pâturage, gestion sylvicole, histoire des usages, etc.), ces caractéristiques font des paysages de montagne une mosaïque de conditions locales très diverses, qui se traduit à la fois dans les sols et dans la végétation (Garcia-Pausas et al., 2017). Le gradient d'altitude associé à la présence de fortes pentes et de variations extrêmes de conditions climatiques entraîne un étagement des communautés végétales des plus basses vallées aux hautes altitudes (Figure 10 ; Ozenda, 1985 ; Walter, 1979). Cet étagement engendre l'un des plus forts gradients de diversité environnementale des régions continentales. Cet environnement complexe, particulièrement sensible aux changements globaux et qui offre des climatoséquences et des chronoséquences uniques, constitue un observatoire exceptionnel pour l'étude des dynamiques écologiques, dont celles des sols et de leur matière organique (Sjögersten et al., 2011). Toutefois un certain nombre de difficultés, dont la faible accessibilité (liée au climat et aux reliefs escarpés) et la superposition de multiples facteurs (altitude, végétation, topographie), rendent difficile l'identification des relations de causalité concomitantes de la matière organique des sols et des paramètres environnementaux. Cela explique la nature fragmentaire et limitée des connaissances disponibles actuellement (Becker et al., 2007 ; Sjögersten et al., 2011).

Dans les écosystèmes de montagne, le système « sol-plante » assure un grand nombre de services écosystémiques cruciaux. Parmi eux, la production de biomasse, la régulation et la purification de l'eau, la pollinisation, la constitution d'habitats pour de multiples espèces et la régulation du climat par la séquestration du carbone organique dans le sol (Bardgett et al., 2002 ; EEA, 2010 ; Jobbagy and Jackson, 2000). Comme ailleurs, le stock de carbone organique dans les sols de montagne est le résultat du bilan entre les entrées de carbone, provenant de la production de biomasse, et les sorties, en grande partie issues de la minéralisation microbienne (Jenny, 1994 ; Schlesinger 1977). Du fait de l'hétérogénéité spatiale considérable dans les environnements de montagne, les quantités de carbone organique stockées dans les sols sont très hétérogènes. Il est donc difficile de réaliser des modélisations à large échelle des stocks actuels et de prédire leur réponse aux changements globaux attendus (Garcia-Pausas et al., 2017). Néanmoins, des estimations réalisées en Europe sur des sols d'altitude ont révélés des stocks de carbone organique compris entre 4.5 et 278 t C ha⁻¹ avec une médiane de 100 t C. ha⁻¹ sur l'ensemble du profil, ce qui correspond à des quantités comparables à

celles retrouvées dans les sols boréaux ou de toundra (Jobbagy and Jackson, 2000 ; Sjögersten et al., 2011 et références citées). Certains auteurs mettent en évidence qu'une grande partie du carbone organique des sols d'altitude persiste sous une forme particulière, caractérisée par un long temps de résidence, ce qui est attribué aux conditions climatiques limitantes pour la décomposition microbienne (Budge et al., 2010 ; Leifeld et al., 2009).

En Europe, les écosystèmes de montagne sont particulièrement exposés au changement climatique avec des tendances de réchauffement observées plus rapides qu'en plaine (Diaz & Bradley, 1997 ; Hagedorn et al., 2010 ; Schröter et al., 2005). Au cours du XX^{ème} siècle, les Alpes européennes ont ainsi connu une hausse de 2 °C des températures minimales annuelles (Beniston et al., 1997). L'une des conséquences attendues de ce réchauffement est la hausse des émissions de CO₂ du sol vers l'atmosphère (Schimel et al., 1995 ; Sjögersten et al., 2011). De par leur richesse en carbone organique et leur exposition au changement climatique, les sols de montagne sont considérés comme des "hot-spots" potentiels d'émission de gaz à effet de serre (Jandl et al., 2011 ; Hagedorn et al., 2010).

Le réchauffement climatique entraîne aussi dans les milieux de montagne des changements de régime thermique du sol et de date de fonte des neiges qui peuvent affecter les dynamiques de végétation (Albrecht et al., 2002 ; Figure 10). La densification des couverts végétaux en altitude, liée à une recolonisation des espaces ouverts par des espèces ligneuses, constitue une des principales tendances observées (Choler et al., 2021). La contribution relative des changements de pratique de gestion des milieux de montagne et du changement climatique pour expliquer ces dynamiques est toujours en débat (Gehrig Fasel et al., 2007). Les conséquences de ces changements sur la séquestration du carbone organique dans les sols des écosystèmes de montagne sont inconnues à l'échelle régionale. Les connaissances sur la dynamique de la matière organique dans ce contexte de verdissement restent très fragmentaires. D'où l'importance d'éclaircir les relations de causalité entre la matière organique des sols de montagne et les paramètres environnementaux et de comprendre sa variabilité le long de climatoséquences.

G. La pédogenèse en montagne

Les milieux de montagne laissent apparaître tous les stades de développement du sol, des phases initiales de formation (par exemple, sols formés après retraits glaciaires ou mouvements de terrain) à des sols évolués ayant eu une pédogenèse continue durant plusieurs milliers d'années. Lorsqu'un matériau parental vient à affleurer à la suite d'un phénomène d'érosion ou d'apport, une désagrégation physique et une succession de transformations minéralogiques et géochimiques (altération) conduisent à la formation de minéraux secondaires et à la constitution d'un horizon pédologique C (WRB, 2014). En parallèle, les premiers organismes autotrophes et hétérotrophes colonisent le milieu. Des lichens et des mousses s'installent, puis des herbacées qui contribuent à la formation d'un horizon d'accumulation de matière organique O. Grâce au mélange des matières organiques avec les produits issus de l'altération *via* des interactions organo-minérales, un horizon organo-minérale A se forme sous l'horizon O. Avec le temps et le développement de la végétation, d'autres horizons pédologiques apparaissent à la suite de différents processus comme le remaniement ou la migration d'argiles, d'ions, de composés organiques, de carbonate de calcium, etc (Duchaufour et al., 2008 ; WRB, 2014). Dans ces conditions, le climat joue un rôle prépondérant (Garcia-Pausas et al., 2017). En montagne, il se caractérise par de courtes périodes de développement de la végétation avec un rythme saisonnier très marqué, par de fortes amplitudes thermiques journalières (cycles gel/dégel) et par la dynamique du manteau neigeux, qui conditionne largement l'activité de l'écosystème (Jones et al., 2001).

Dans les Alpes, les sols sont jeunes (< 10 000 ans avant notre ère) en raison de la dernière glaciation et du processus constant de rajeunissement dans les fortes pentes (Poulenard et Podwojewski, 2006). Sur roche calcaire en contexte instable (pentes abruptes), les sols peu épais et extrêmement graveleux et/ou pierreux du type Rendzic Leptosols et Chromic Leptosols dominant (Garcia-Pausas et al., 2017 ; WRB, 2014). Ces sols présentent de fortes limitations à l'enracinement et des teneurs en carbonates de calcium variables selon l'avancée des processus de décarbonatation. Sur roche siliceuse en contexte instable, des sols peu évolués comme les Lithic Leptosols et les Régosols sont communs (Sjögersten et al., 2011 ; WRB, 2014). Sur les surfaces stables et bien drainées, les sols sont plus développés. On y

trouve alors des Cambisols et différents types de Podzols (Figure 11 ; Egli et Poulenard, 2016 ; Sjögersten et al., 2011 ; WRB, 2014).

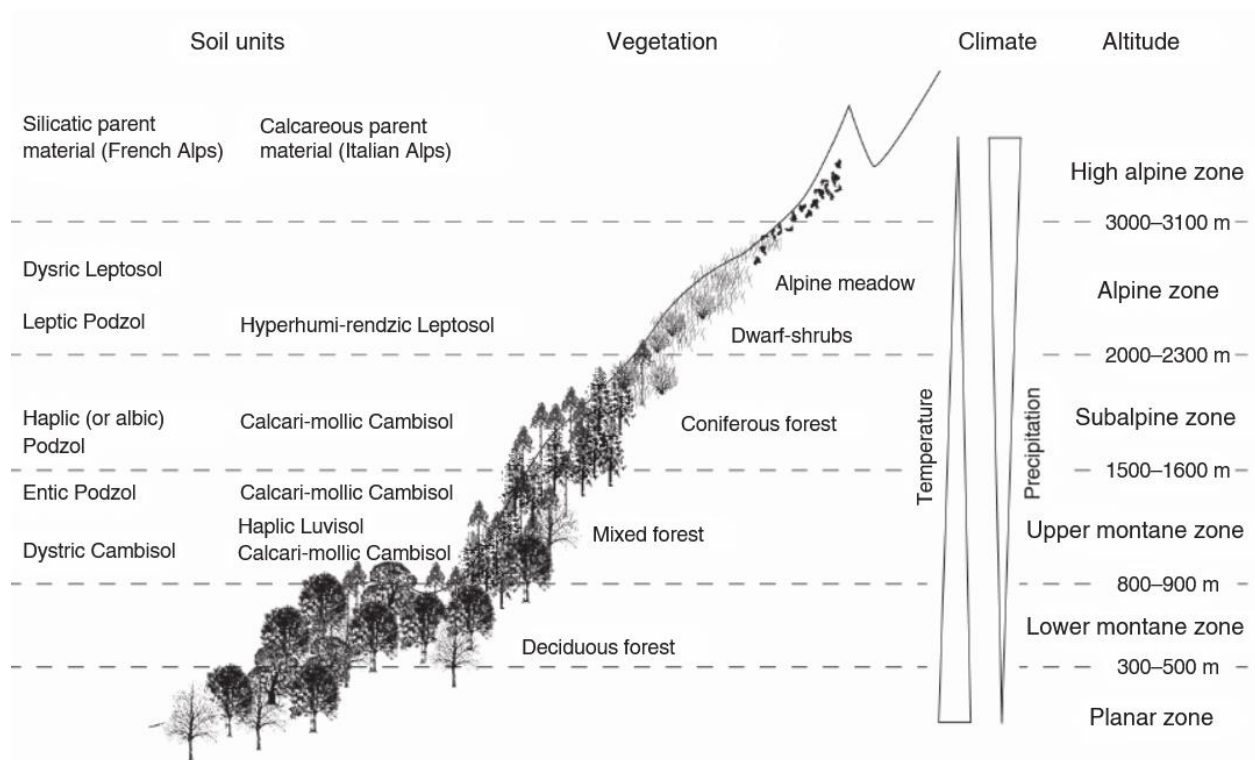


Figure 11 : Séquences de sols (WRB, 2014) trouvés en montagne le long de versants calcaire et granitique, d'après Egli et Poulenard, 2016.

Partie 2 : Objectifs & hypothèses de travail

L'objectif général de ce travail est d'approfondir nos connaissances sur les dynamiques quantitatives et qualitatives de la matière organique des sols, et en particulier du carbone organique, dans l'histoire des écosystèmes de montagne. Pour cela, nous nous appuyons sur l'étude de chronoséquences, de climatoséquences et de simulations expérimentales de changements pédoclimatiques pour examiner de manière comparative la matière organique des sols à différents stades de l'histoire d'un écosystème de montagne.

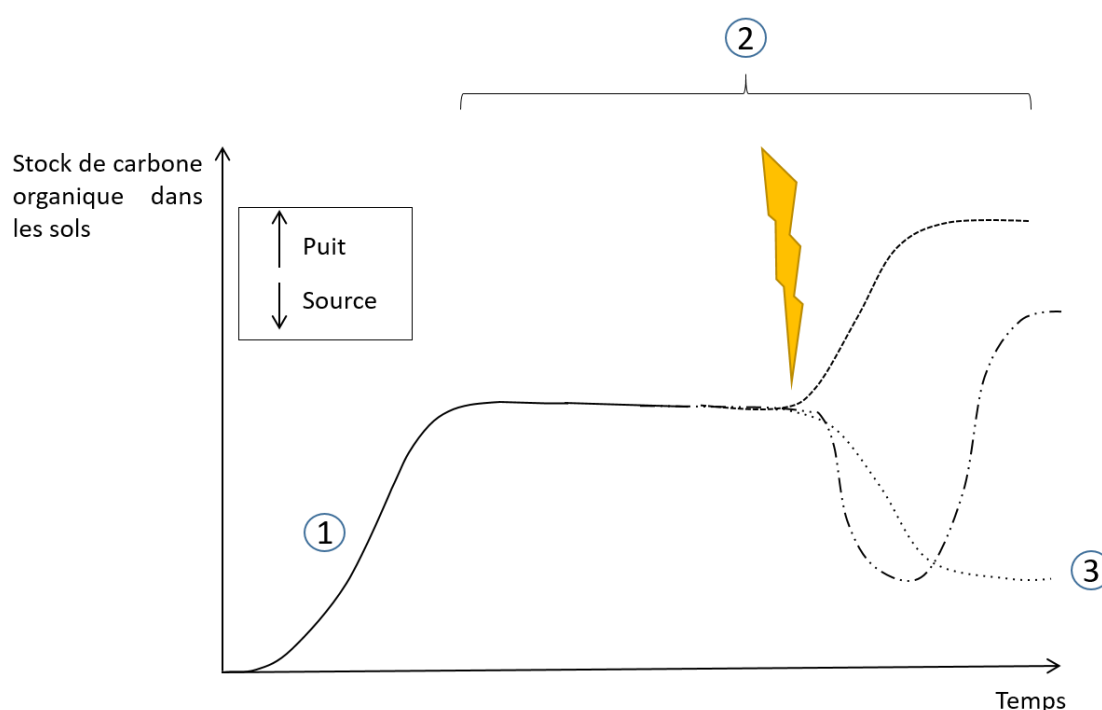


Figure 12 : Positionnement conceptuel de nos pistes de recherche par rapport à des trajectoires possibles des stocks de carbone organique du sol. Le point 1 sera traité dans le chapitre 2 intitulé "Topsoil organic matter build-up in glacier forelands around the world". Le point 2 sera abordé dans le chapitre 3 " Variabilités qualitative et quantitative de la matière organique des sols et importance de sa stabilisation environnementale en montagne " et enfin le point 3 sera abordé dans le chapitre 4 intitulé "Soil organic matter changes under experimental pedoclimatic modifications in mountain grasslands of the French Alps".

- Premièrement, nous chercherons à déterminer l'existence d'un schéma commun d'évolution de la matière organique des sols dans les phases initiales de formation d'un écosystème terrestre en étudiant la constitution des premiers pools de matière organique. Ce travail sera mené sur des marges de retrait glaciaire. Nous étudierons pour ce faire dix chronoséquences de retraits glaciaires dans le monde. Il s'agit d'analyser les relations entre les variables climatiques locales et la dynamique quantitative de la matière organique nouvellement accumulée dans les horizons de surface des sols au cours du temps ainsi que son évolution qualitative en étudiant sa stabilité thermique, sa stœchiométrie élémentaire, les isotopes stables de l'azote et du carbone et les groupements fonctionnels du carbone organique (Figure 12 point 1, chapitre 2).
- Deuxièmement, nous analyserons la variabilité de la matière organique des sols (stock de carbone organique, stabilité, signature biogéochimique) à l'échelle du paysage le long de climatoséquences composées d'écosystèmes ayant suivis des trajectoires différentes pour observer l'importance du mécanisme de stabilisation environnementale dans les milieux de montagne. Pour cela, nous étudierons dix-sept climatoséquences réparties dans les Alpes françaises. Nous chercherons à identifier les déterminants du stockage du carbone organique dans les sols de montagne que nous quantifierons en tenant compte de l'originalité morphologique de ces sols et nous analyserons la signature biogéochimique de leur matière organique (Figure 12 point 2, chapitre 3).
- Troisièmement, nous étudierons la réponse de la matière organique de sols de prairie de montagne à des perturbations climatiques et à la modification des conditions de stabilisation environnementale par le climat. Pour cela, nous simulerons des changements de régimes pédoclimatiques par une approche expérimentale et nous mesurerons son impact sur la teneur en carbone organique et sur la signature biogéochimique de la matière organique (Figure 12 point 3, chapitre 4).
- Une discussion générale des avancées scientifiques et des limites de notre travail sera développée au chapitre 5.

De manière globale, notre travail est structuré autour des trois hypothèses suivantes :

- Hypothèse 1 : Depuis les premiers stades de pédogenèse jusqu'aux sols plus évolués, le climat est un déterminant central de la dynamique de la matière organique des sols en montagne, de par son effet sur la production de biomasse végétale et sur la décomposition.
- Hypothèse 2 : A l'échelle du paysage, la stabilisation environnementale par le climat structure la variabilité quantitative et qualitative de la matière organique des sols en montagne le long des climatoséquences. L'importance de cette structuration par le climat est plus forte dans les horizons de surface des sols qu'en profondeur.
- Hypothèse 3 : Le carbone organique des sols d'altitude est très réactif aux changements climatiques du fait de la présence d'un pool labile hautement vulnérable, préservé de la décomposition par un mécanisme de stabilisation environnementale par le climat.

Partie 3 : Sites d'études et méthodes générales

Les matériels et méthodes utilisés seront détaillés dans chacune des parties. L'objectif ici est de présenter les points méthodologiques communs ainsi que la démarche globale appliqués dans ce travail de thèse.

A. Dispositifs d'observation

Pour comprendre la dynamique de la matière organique des sols au cours de l'histoire des écosystèmes de montagne, cette thèse s'appuie sur des données recueillies dans trois dispositifs d'observation distincts : des chronoséquences de retraits glaciaires, des climatoséquences et des expérimentations de simulations de changement pédoclimatique (Tableau 1, Figure 13).

Tableau 1 : Présentation des trois dispositifs d'observation sur lesquels ce travail de thèse s'appuie.

Dispositif	Composition	Nombre	Localisation	Echelle spatiale	Programme scientifique et objectif
Chronoséquences	Séquences de sols d'âges connus formés à la suite de retraits glaciaires	10 séquences	4 continents	Globale	ERC IceCommunities Reconstruction de la dynamique des communautés et du fonctionnement des écosystèmes après le retrait glaciaire.
Climatoséquences	Séquences de sols de gradients altitudinaux	17 séquences	Alpes française	Régionale	Orchamp/Trajectories/MON TANE/Zone Atelier Alpes Mieux saisir, dans le temps et dans l'espace, les dynamiques couplées entre le climat, l'utilisation des terres et les biodiversités des écosystèmes de montagne.

Simulations de changement pédoclimatique	Deux expériences :		Lautaret-	ANR TransAlp project, AnaEE	
	transplantation		Oisans,		Analyser les effets à court et
	réciroque de sols	2	Massif du		moyen terme du
	alpin/subalpin et	sites	Grand		réchauffement/refroidissem-
	réchauffement par		Galibier,		ent expérimental sur le
	Open Top Chamber		France	fonctionnement des	
				écosystèmes de prairies	
				alpines/subalpines.	

Deux types de séquences de sols sont étudiés : (i) des chronoséquences, qui permettent d'étudier l'évolution biogéochimique de la matière organique des sols et la constitution des stocks aux premiers stades de formation des écosystèmes terrestres et (ii) des climatoséquences, qui permettent d'étudier les stocks et la qualité biogéochimique de la matière organique des sols dans différents contextes environnementaux.

Les chronoséquences se trouvent au nombre de dix et sont réparties dans neuf pays : la France, l'Italie, la Géorgie, le Canada, la Bolivie, l'Equateur, l'Argentine, le Népal et le Groenland. Elles sont constituées de trois à neuf placettes d'âges croissants allant des terrains récemment déglacés aux stades de succession tardive de la pédogenèse (zones déglacées il y a plus de 300 ans). L'objectif du projet fondateur (Icecommunities) est de reconstruire la dynamique des communautés et des assemblages d'espèces après le retrait glaciaire grâce au métabarcodage de l'ADN environnemental. Dans cette thèse, nous nous attacherons à caractériser le compartiment pédologique et plus exactement la matière organique. Ces séquences ont été sélectionnées car les historiques de déglaciation sont disponibles dans la littérature ou sur des images satellites. Elles présentent par ailleurs une lithologie proche, avec des roches cristallines à tendance acide, et elles couvrent un large éventail de conditions géographiques et climatiques (latitude, altitude, température annuelle moyenne, précipitations) ce qui permet une étude comparative à large échelle des dynamiques d'évolution de la matière organique des sols.

Les climatoséquences, au nombre de dix-sept, sont réparties dans différentes zones des Alpes françaises. Elles sont composées de quatre à huit placettes réparties tous les 200 m de dénivelé environ, sur un gradient thermique croissant, des températures les plus froides à haute altitude, aux conditions plus chaudes à basse altitude. Les âges des écosystèmes occupés par ces placettes sont indéterminés. En montagne, de nombreux phénomènes peuvent perturber l'évolution d'un écosystème (avalanches, éboulis, crises érosives, etc.) si bien qu'il est possible de trouver à basse altitude des sols très récents.

Intégrées dans l'observatoire pluridisciplinaire ORCHAMP (Observatoire spatio-temporel de la biodiversité et du fonctionnement des socio-écosystèmes de montagne), ces climatoséquences s'inscrivent dans une démarche d'étude couplée entre le climat, l'utilisation des terres et la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes de montagne. Dans cette thèse, nous nous attacherons à étudier le compartiment pédologique et à caractériser finement la matière organique des sols. Les climatoséquences ont été sélectionnées sur plusieurs critères. D'abord, elles couvrent différents massifs aux conditions climatiques contrastées (Durand et al., 2009) et sur chaque versant, elles s'étendent sur des gradients altitudinaux étendus. Ces climatoséquences ont par ailleurs été sélectionnées en partenariat avec les collectivités et les aires protégées. Elles couvrent une multitude de conditions environnementales différentes (climatique, pédologique, géologique, phytoécologique) ce qui est idéal pour étudier la variabilité de la quantité et la qualité biogéochimique de la matière organique à l'échelle des paysages. Il est à noter que les placettes n'ont donc pas été sélectionnées sur des critères pédologiques, ce qui assure une bonne représentativité de l'ensemble des écosystèmes présents en montagne. Les présentations et descriptions de chaque climatoséquence et placette sont disponibles en ligne sur le site ORCHAMP (orchamp.osug.fr).

Deux types de simulations pédoclimatiques ont été étudiées sur deux mêmes sites. Les deux sites d'étude sont des prairies alpines et subalpines de la plateforme de recherche socio-écologique à long terme Lautaret-Oisans (Zone Atelier Alpes), dans le massif du Grand Galibier à 2450 m (site alpin, 45°03'19.65 "N 6°24'0.70 "E) et à 1950 m (site subalpin, 45°02'24.04 "N 6°25'09.20 "E). Ces deux sites correspondent par ailleurs à deux placettes de la climatoséquence du Lautaret (ORCHAMP). Les deux simulations font appel à des

expérimentations différentes : (i) une transplantation réciproque de sols alpin/subalpin pour simuler un réchauffement/refroidissement et (ii) un réchauffement par Open Top Chamber (OTC) des sols alpin/subalpin.

La transplantation réciproque de dix parcelles de prairies alpine/subalpine a simulé un réchauffement/refroidissement de 3 °C en moyenne et a diminué/augmenté la durée de la période de végétation. L'objectif du projet (TransAlp) est d'analyser les effets à court et moyen terme du réchauffement/refroidissement expérimental sur le fonctionnement des écosystèmes de prairies alpines/subalpines. Nous nous focaliserons sur le compartiment pédologique, et tout particulièrement sur le carbone organique, pour étudier sa réaction aux changements pédoclimatiques.

Le réchauffement par OTC a permis de simuler un réchauffement d'environ 1 °C en moyenne pour huit sols alpins et huit sols subalpins avec leurs communautés végétales associées. Sous l'égide de AnaEE France (Analyse et Expérimentation sur les Ecosystèmes) cette expérimentation vise à étudier les effets du réchauffement sur les écosystèmes de prairies alpine/subalpine et en particulier sur la végétation. De la même manière que pour l'expérimentation de transplantation, nous étudierons la réponse de la matière organique du sol et en particulier du carbone, à ce réchauffement.

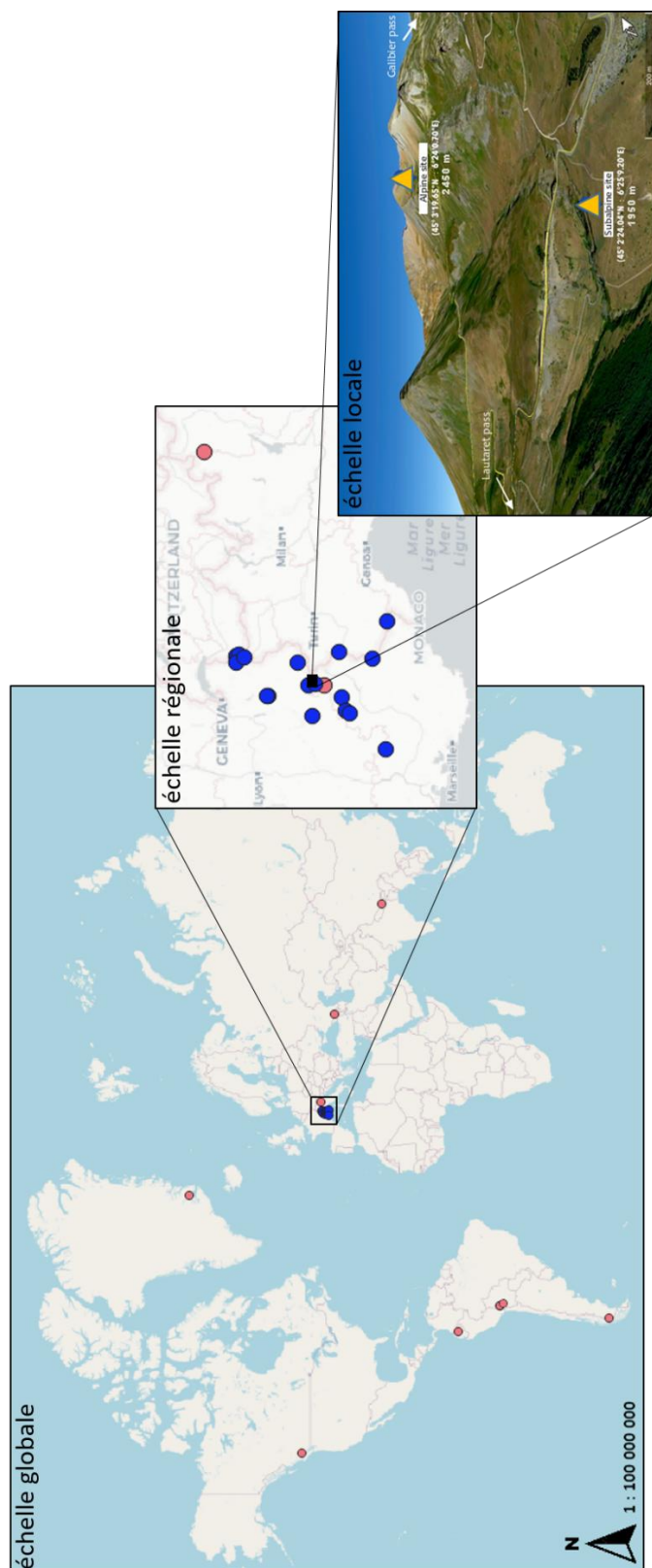


Figure 13 : Localisation des différents dispositifs étudiés. En bleu figurent les climatoséquences, en rouge figurent les chronoséquences et en jaune figurent les sites de simulation de changement pédoclimatique.

B. Données climatiques

Deux produits ont été utilisés : CHELSA (Climatologies at High resolution for the Earth's Land Surface Areas ; Karger et al., 2017) pour les chronoséquences et la chaîne S2M (SAFRAN-SURFEX/ISBA-CROCUS-MEPRA ; Durand et al., 2009 ; Vernay et al., 2019 ; Vionnet et al., 2012) pour les climatoséquences et les sites de simulation de changement pédoclimatique. Ces deux produits sont en accès libre et présentent l'intérêt de tenir compte des effets topographiques sur les variables de surface (température, précipitations, etc.).

CHELSA est un modèle issu de la réanalyse climatique ERA-Interim déployé dans le monde entier et disposant d'informations de très haute résolution (30 secondes d'arc, environ 1 km à l'équateur). En raison de l'inclusion de prédictors orographiques, CHELSA est un modèle particulièrement adapté pour l'estimation de paramètres de température et de précipitation en régions montagneuses (Karger et al., 2017).

La chaîne S2M de réanalyse météorologique est un outil de simulation des paramètres météorologiques, nivologiques et pédoclimatiques pour 23 massifs des Alpes françaises, chaque massif étant découpé par tranche d'altitude de 300 m avec plusieurs orientations et pentes.

Ces produits de modélisation climatique à grande échelle offrent l'avantage d'un accès aisé à toute sorte de variables. Néanmoins, ils présentent l'inconvénient de ne pas tenir compte des effets micro topographiques et des effets de la végétation sur le climat, ce qui limite la précision de nos caractérisations des conditions pédoclimatiques qui conditionnent les processus biogéochimiques à très fine échelle.

C. Une méthode d'étude de la signature biogéochimique de la matière organique : l'analyse thermique Rock-Eval®.

Comme nous l'avons précédemment expliqué, il est utile d'étudier la matière organique des sols à travers une approche permettant de prendre en considération la complexité de sa dynamique, et pour cela, les méthodes thermiques de caractérisation de la matière organique, et en particulier par Rock-Eval®, constituent une bonne alternative aux méthodes plus coûteuses et longues à mettre en œuvre.

L'analyse thermique Rock-Eval® (Rock-Eval® 6 Turbo, Vinci Technologies) permet de séparer des pools de carbone de stabilité thermique différente, d'évaluer la stabilité thermique spécifique de ces différents pools et de caractériser approximativement la composition élémentaire en hydrogène, oxygène et carbone de la matière organique. Cette technique est un bon moyen d'évaluer sa signature biogéochimique globale (Behar et al., 2001 ; Disnar et al., 2003). Elle consiste à mesurer en continue des effluents gazeux émis par la matière organique pendant deux phases de réchauffement (Figure 14). Dans sa configuration par défaut, la première étape est une phase de pyrolyse (isotherme de 3 minutes à 200°C suivie d'une rampe de température de 200 à 650°C avec une vitesse de chauffe de 30°C min⁻¹) en atmosphère inerte (N₂) durant laquelle le CO et le CO₂ sont quantifiés en continue par détection infrarouge. Les effluents d'hydrocarbures volatils (CH) sont quantifiés par un détecteur à ionisation de flamme. La deuxième étape de chauffe est une phase d'oxydation (1 minute d'isotherme à 300°C suivie d'une rampe de température de 300 à 850°C avec une vitesse de chauffe de 20°C min⁻¹ et un isotherme de 5 minutes à 850°C) sous atmosphère oxygénée (air du laboratoire) durant laquelle le CO et le CO₂ sont quantifiés en continu par détection infrarouge. Cinq thermogrammes par échantillon sont ainsi générés : celui des effluents d'hydrocarbures volatils (HC) libérés au cours de la pyrolyse, du CO et du CO₂ libérés au cours de la pyrolyse et du CO et CO₂ libérés pendant l'oxydation (Figure 14).

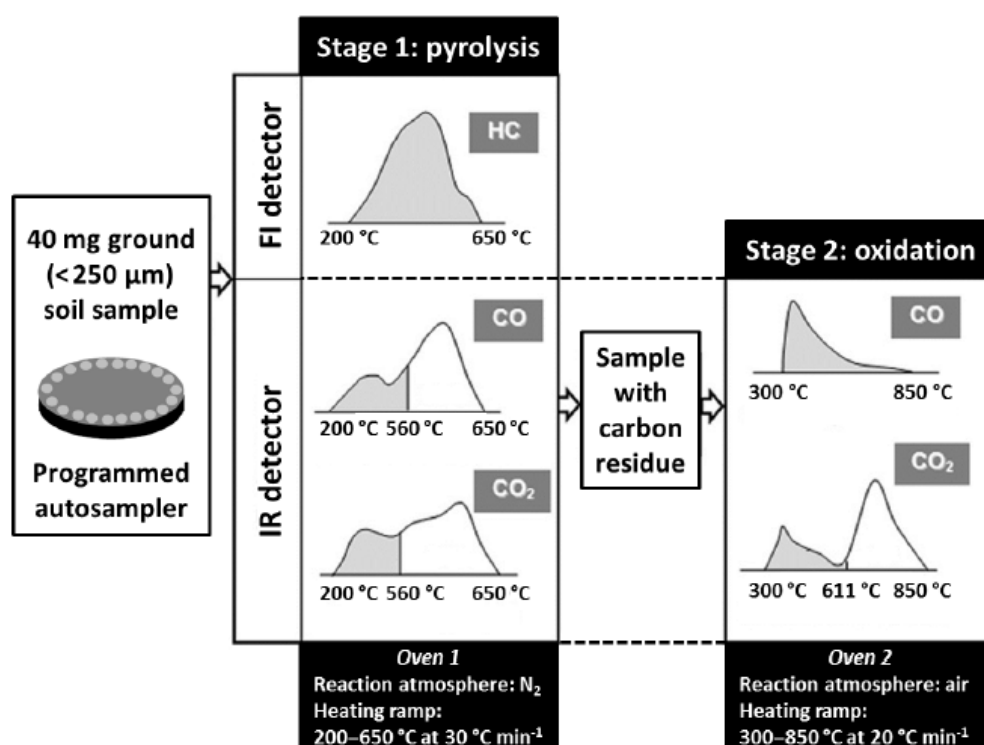


Figure 14 : Méthode utilisée par défaut pour l'analyse thermique Rock-Eval® 6 Turbo, d'après Cécillon et al., 2018.

À partir de chaque thermogramme, deux fractions thermiques du carbone sont définies : (i) le carbone pyrolysable (PC), correspondant au carbone évacué durant toute la phase de pyrolyse sous forme de CH, CO et CO₂ et (ii) le carbone résistant à la pyrolyse (RC), évacué sous forme de CO et CO₂ pendant la phase d'oxydation. Ces fractions sont exprimées en teneur (g C/kg) ou en pourcentage du carbone organique total. Elles contiennent des proportions croissantes de carbone organique biogéochimiquement stable. A partir des cinq thermogrammes, des paramètres de thermostabilité spécifique ont été définis : les paramètres de températures Txx_CH_PYR, Txx_CO_PYR, Txx_CO₂_PYR, Txx_CO_OX et Txx_CO₂_OX qui correspondent à la température qui coïncide avec la libération de 30 %, 50 %, 70 % ou 90 % des effluents de CH, CO et CO₂ lors de chacune des deux phases (exprimés en °C ; Cécillon et al., 2018). Plus ces paramètres sont élevés, plus le carbone organique est thermorésistant. Des indices informant sur la composition élémentaire de la matière organique ont également été déterminés. L'oxygène, libéré sous forme de CO et CO₂ pendant la phase de pyrolyse, et l'hydrogène, libéré sous forme d'hydrocarbures (HC), ont été quantifiés pour déterminer respectivement l'indice

d'oxygène (OIRE6, mg O₂ g⁻¹ C) et l'indice d'hydrogène (HI, mg HC g⁻¹ C). L'indice OIRE6 est corrélé au rapport élémentaire O : C de la matière organique et l'indice HI est corrélé au rapport élémentaire H : C de la matière organique (Espitalié et al., 1977 ; Lafargue et al., 1998). Enfin, de la même manière que Sebag et al. (2016), nous avons calculé l'indice i et l'indice r, qui informent respectivement sur la préservation du carbone organique thermiquement labile et la contribution du carbone organique thermiquement stable par rapport au carbone organique total.

Afin d'optimiser l'analyse sur les sols très pauvres en matière organique, la méthode a été adaptée pour les sols de chronoséquences. Ainsi, les signaux de HC, CO et CO₂ de la phase de pyrolyse ont été couplés entre eux, de la même manière que les signaux de CO et CO₂ de la phase d'oxydation. Par ailleurs, afin de ne pas solliciter le carbone minéral, la phase d'oxydation a été stoppée à 611 °C. Trois fractions thermiques ont été définies (Figure 15) : (i) un pool de carbone organique pyrolysable hautement thermolabile (POC 1) correspondant au carbone évacué sous forme de CH, CO et CO₂ à 200 °C pendant les trois minutes d'isotherme, (ii) un pool intermédiaire de carbone organique pyrolysable (POC 2) correspondant au carbone évacué sous forme de CH, CO et CO₂ pendant la rampe de température de la phase de pyrolyse entre 200 et 650 °C et (iii) un pool de carbone organique résistant à la pyrolyse (ROC) correspondant au carbone évacué pendant la phase d'oxydation sous forme de CO et CO₂. Ainsi, les fractions POC 1, POC 2 et ROC, exprimées en concentration (g C/kg) ou en pourcentage du carbone organique total, correspondent à trois fractions du carbone organique contenant des proportions croissantes de carbone organique biogéochimiquement stable. A partir de ce fractionnement, des paramètres de thermostabilité spécifique aux fractions POC 2 et ROC ont été déterminés. Les températures auxquelles 50 % et 90 % du carbone des fractions POC 2 et ROC ont été libéré ont été définis comme T50-POC 2, T90-POC 2, T50-ROC et T90-ROC (exprimés en °C). Pour les deux fractions POC 1 et POC 2, nous avons également quantifié la proportion de carbone organique libérée sous forme de CH afin d'estimer l'enrichissement en hydrogène de la matière organique : CH_POC 1 et CH_POC 2.

La liste complète des paramètres Rock-Eval® utilisés figure en tableau 2.

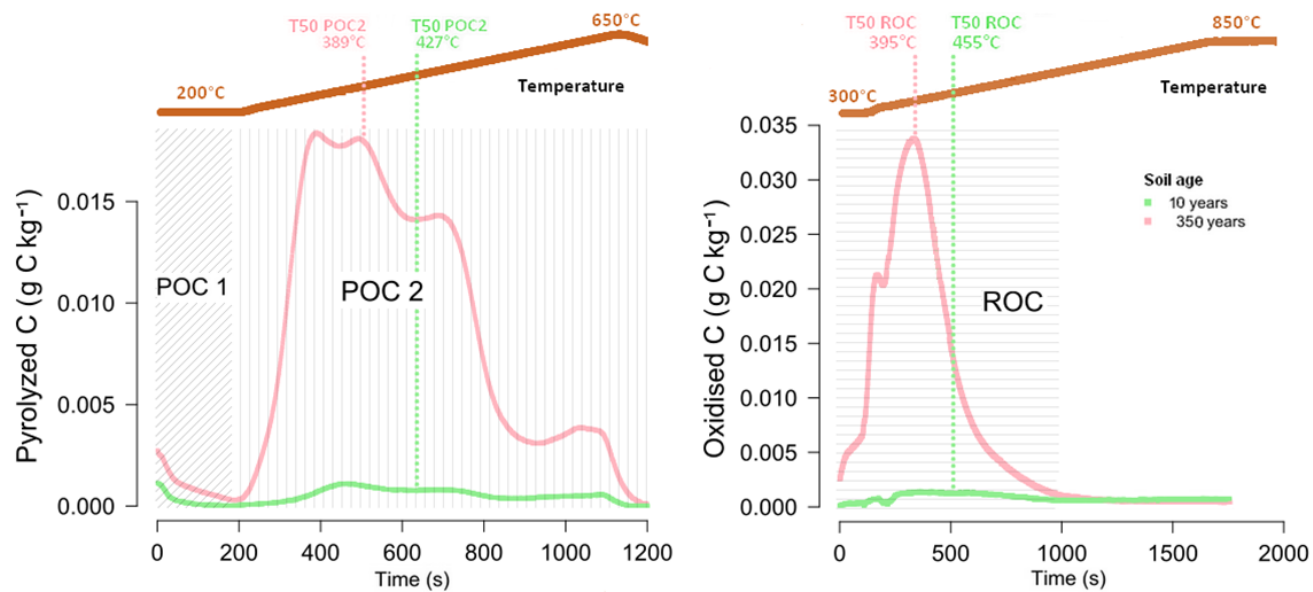


Figure 15 : Thermogrammes de pyrolyse et d'oxydation de deux sols de chronoséquences analysés par Rock-Eval®, d'après Khedim et al., 2021.

Tableau 2 : Liste complète des paramètres Rock-Eval® utilisés et leur interprétation.

Paramètre Rock-Eval®	Définition	Interprétation
<i>Paramètres Rock-Eval® classiques détaillés dans Kanari et al. (2021)</i>		
PC (gC/kg)	Somme de la teneur en carbone organique mesurée sur les 3 thermogrammes de pyrolyse	Fraction relativement thermolabile
RC (gC/kg)	Somme de la teneur en carbone organique mesurée sur les 2 thermogrammes d'oxydation	Fraction relativement thermostable
T _{xx} CH_PYR (°C)	Température à laquelle xx% de CH a été pyrolysé	Corrélié positivement avec la stabilité biogéochimique du carbone
T _{xx} CO_PYR (°C)	Température à laquelle xx% de CO a été pyrolysé	Corrélié positivement avec la stabilité biogéochimique du carbone
T _{xx} CO ₂ _PYR (°C)	Température à laquelle xx% de CO ₂ a été pyrolysé	Corrélié positivement avec la stabilité biogéochimique du carbone
T _{xx} CO_OX (°C)	Température à laquelle xx% de CO a été oxydé	Corrélié positivement avec la stabilité biogéochimique du carbone
T _{xx} CO ₂ _OX (°C)	Température à laquelle xx% de CO ₂ a été oxydé	Corrélié positivement avec la stabilité biogéochimique du carbone
OIRE6 (mg O ₂ /g C)	Quantité d'oxygène mesuré en phase de pyrolyse par rapport au carbone organique total	Enrichissement en O de la matière organique
HI (mg HC/g C)	Quantité d'hydrogène mesuré en phase de pyrolyse par rapport au carbone organique total	Enrichissement en H de la matière organique
Indice i	log10 (proportion de CH libéré entre 200 et 400 °C / proportion de CH libéré entre 400 et 460°C)	Corrélié négativement avec la stabilité biogéochimique du carbone
Indice r	Proportion de CH libéré après 400 °C par rapport au CH total	Corrélié positivement avec la stabilité biogéochimique du carbone
<i>Paramètres adaptés pour les sols de chronoséquences pauvres en matières organiques</i>		
POC 1 (gC/kg)	Teneur en carbone organique mesurée lors des trois minutes d'isotherme à 200 °C en pyrolyse	Fraction ultra-thermolabile
POC 2 (gC/kg)	Teneur en carbone organique mesurée lors de la phase de pyrolyse entre 200 et 650°C	Fraction relativement thermolabile
ROC (gC/kg)	Teneur en carbone organique mesurée lors de la phase d'oxydation entre 300 et 611°C	Fraction relativement thermostable
T _{xx} _POC 2 (°C)	Température à laquelle xx% de carbone organique de la fraction POC 2 a été pyrolysé	Corrélié positivement avec la stabilité biogéochimique du carbone
T _{xx} _ROC (°C)	Température à laquelle xx% de carbone organique de la fraction ROC a été oxydé	Corrélié positivement avec la stabilité biogéochimique du carbone
CH_POC 1	Proportion de carbone organique de la fraction POC 1 libérée sous forme de CH	Enrichissement en H de la matière organique

CH_POC 2	Proportion de carbone organique de la fraction POC 2 libérée sous forme de CH	Enrichissement en H de la matière organique
----------	---	---

Références du chapitre 1

- Aber, J. D., Melillo, J. M., & McClaugherty, C. A. (1990). Predicting long-term patterns of mass loss, nitrogen dynamics, and soil organic matter formation from initial fine litter chemistry in temperate forest ecosystems. *Canadian Journal of Botany*, 68(10), 2201-2208. <https://doi.org/10.1139/b90-287>
- Abramoff, R. Z., Torn, M. S., Georgiou, K., Tang, J., & Riley, W. J. (2019). Soil Organic Matter Temperature Sensitivity Cannot be Directly Inferred From Spatial Gradients. *Global Biogeochemical Cycles*, 33(6), 761-776. <https://doi.org/10.1029/2018GB006001>
- Adams, J. M., & Faure, H. (1998). A new estimate of changing carbon storage on land since the last glacial maximum, based on global land ecosystem reconstruction. *Global and Planetary Change*, 16-17, 3-24. [https://doi.org/10.1016/S0921-8181\(98\)00003-4](https://doi.org/10.1016/S0921-8181(98)00003-4)
- Adler, E. (1977). Lignin chemistry—Past, present and future. *Wood Science and Technology*, 11(3), 169-218. <https://doi.org/10.1007/BF00365615>
- Albrecht, Baccini, Branzini, Beniston, Bugmann, Bürki, Fankhauser, Fischlin, Fuhrer, Gonseth, Güsewell, Hohmann, Janssen, Joos, Kägi, Keuerleber-Burk, Künzli, Oglesby, Previdoli, ... Stocker. (2002). *Le climat change, en Suisse aussi. Beratendes Organ für Fragen der Klimaänderung*, Bern, CH.
- Amelung, W., Brodowski, S., Sandhage-Hofmann, A., & Bol, R. (2008). Chapter 6 Combining Biomarker with Stable Isotope Analyses for Assessing the Transformation and Turnover of Soil Organic Matter. In *Advances in Agronomy* (Vol. 100, p. 155-250). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)00606-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)00606-8)
- Amundson, R., & Jenny, H. (1997). On a State Factor Model of Ecosystems. *BioScience*, 47(8), 536-543. <https://doi.org/10.2307/1313122>
- Antoni, V., Arrouays, D., Bispo, A., Brossard, M., Le Bas, C., Stengel, P., Villanneau, E., Baize, D., Barriuso, E., & Blanca, Y. (2011). *L'Etat des sols de France*.
- Baldock, J. A., Oades', J. M., Waters', A. G., Peng, X., Vassallo, A. M., & Wilson, M. A. (1992). Aspects of the chemical structure of soil organic materials as revealed by solid-state ¹³C NMR spectroscopy. 42.
- Baldock, J. A., & Skjemstad, J. O. (2000). Role of the soil matrix and minerals in protecting natural organic materials against biological attack. *Organic Geochemistry*, 31(7-8), 697-710. [https://doi.org/10.1016/S0146-6380\(00\)00049-8](https://doi.org/10.1016/S0146-6380(00)00049-8)
- Balesdent, J., & Arrouays, D. (1999). Usage des terres et stockage du carbone dans les sols du territoire français. 85(6), 265-277.

- Balesdent, J., & Balabane, M. (1996). Major contribution of roots to soil carbon storage inferred from maize cultivated soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 28(9), 1261-1263. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(96\)00112-5](https://doi.org/10.1016/0038-0717(96)00112-5)
- Bardgett, R. D., Streeter, T. C., Cole, L., & Hartley, I. R. (2002). Linkages between soil biota, nitrogen availability, and plant nitrogen uptake in a mountain ecosystem in the Scottish Highlands. *Applied Soil Ecology*, 19(2), 121-134. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(01\)00188-3](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(01)00188-3)
- Barré, P., Eglin, T., Christensen, B. T., Ciais, P., Houot, S., Kätterer, T., van Oort, F., Peylin, P., Poulton, P. R., Romanenkov, V., & Chenu, C. (2010). Quantifying and isolating stable soil organic carbon using long-term bare fallow experiments. *Biogeosciences*, 7(11), 3839-3850. <https://doi.org/10.5194/bg-7-3839-2010>
- Barré, P., Plante, A. F., Cécillon, L., Lutfalla, S., Baudin, F., Bernard, S., Christensen, B. T., Eglin, T., Fernandez, J. M., Houot, S., Kätterer, T., Le Guillou, C., Macdonald, A., van Oort, F., & Chenu, C. (2016). The energetic and chemical signatures of persistent soil organic matter. *Biogeochemistry*, 130(1-2), 1-12. <https://doi.org/10.1007/s10533-016-0246-0>
- Becker, A., Körner, C., Brun, J.-J., Guisan, A., & Tappeiner, U. (2007). Ecological and Land Use Studies Along Elevational Gradients. *Mountain Research and Development*, 27(1), 58-65. [https://doi.org/10.1659/0276-4741\(2007\)27\[58:EALUSA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1659/0276-4741(2007)27[58:EALUSA]2.0.CO;2)
- Behar, F., Beaumont, V., & De B. Penteado, H. L. (2001). Rock-Eval 6 Technology : Performances and Developments. *Oil & Gas Science and Technology*, 56(2), 111-134. <https://doi.org/10.2516/ogst:2001013>
- Beniston, M. (1997). Variations of snow depth and duration in the Swiss Alps over the last 50 years : Links to changes in large-scale climatic forcings. In *Climatic change at high elevation sites* (p. 49-68). Springer.
- Blé, E. (2002). Cutin Monomers : Biosynthesis and Plant Defense. In H. Gardner & T. Min Kuo (Éds.), *Lipid Biotechnology*. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9780203908198.ch12>
- Bradley, J. A., Singarayer, J. S., & Anesio, A. M. (2014). Microbial community dynamics in the forefield of glaciers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1795), 20140882. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0882>
- Brown L. R. (1981). World Population Growth, Soil Erosion, and Food Security. *Science*, 214(4524), 995-1002. <https://doi.org/10.1126/science.7302578>
- Bryan, W. H., & Teakle, L. J. H. (1949). Pedogenic Inertia : A Concept in Soil Science. *Nature*, 164(4179), 969-969. <https://doi.org/10.1038/164969a0>
- Budge, K., Leifeld, J., Hiltbrunner, E., & Fuhrer, J. (2010). Litter quality and pH are strong drivers of carbon turnover and distribution in alpine grassland soils. <https://doi.org/10.5194/bgd-7-6207-2010>

- Budge, K., Leifeld, J., Hiltbrunner, E., & Fuhrer, J. (2011). Alpine grassland soils contain large proportion of labile carbon but indicate long turnover times. *Biogeosciences*, 8(7), 1911-1923. <https://doi.org/10.5194/bg-8-1911-2011>
- Campbell, C. A., Paul, E. A., Rennie, D. A., & Mccallum, K. J. (1967). Applicability of the carbon-dating method of analysis to soil humus studies. *Soil Science*, 104(3). https://journals.lww.com/soilsci/Fulltext/1967/09000/APPLICABILITY_OF_THE_CARBON_DATING_METHOD_OF.10.aspx
- Campo, J., & Merino, A. (2016). Variations in soil carbon sequestration and their determinants along a precipitation gradient in seasonally dry tropical forest ecosystems. *Global Change Biology*, 22(5), 1942-1956. <https://doi.org/10.1111/gcb.13244>
- Cécillon, L., Baudin, F., Chenu, C., Houot, S., Jolivet, R., Kätterer, T., Lutfalla, S., Macdonald, A., van Oort, F., Plante, A. F., Savignac, F., Soucémariadin, L. N., & Barré, P. (2018). A model based on Rock-Eval thermal analysis to quantify the size of the centennially persistent organic carbon pool in temperate soils. *Biogeosciences*, 15(9), 2835-2849. <https://doi.org/10.5194/bg-15-2835-2018>
- Chadwick, O. A., & Chorover, J. (2001). The chemistry of pedogenic thresholds. *Developments and Trends in Soil Science*, 100(3), 321-353. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(01\)00027-1](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(01)00027-1)
- Chapin, S. F., McFarland, J., David McGuire, A., Euskirchen, E. S., Ruess, R. W., & Kielland, K. (2009). The changing global carbon cycle : Linking plant-soil carbon dynamics to global consequences. *Journal of Ecology*, 97(5), 840-850. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01529.x>
- Chenu, C., & Stotsky, G. (2002). Interactions between soil particles and microorganisms. John Wiley & Sons.
- Choler, P., Bayle, A., Carlson, B. Z., Randin, C., Filippa, G., & Cremonese, E. (2021). The tempo of greening in the European Alps : Spatial variations on a common theme. *Global Change Biology*, 27(21), 5614-5628. <https://doi.org/10.1111/gcb.15820>
- Clements, F. E. (1916). Plant succession; an analysis of the development of vegetation. 658.
- Charte européenne des sols, Strasbourg 5 (1972).
- Davidson, E. A., & Janssens, I. A. (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 440(7081), 165-173. <https://doi.org/10.1038/nature04514>
- Diaz, H. F., & Bradley, R. S. (1997). Temperature variations during the last century at high elevation sites. In *Climatic change at high elevation sites* (p. 21-47). Springer.

- Disnar, J. R., Guillet, B., Keravis, D., Di-Giovanni, C., & Sebag, D. (2003). Soil organic matter (SOM) characterization by Rock-Eval pyrolysis : Scope and limitations. *Organic Geochemistry*, 34(3), 327-343. [https://doi.org/10.1016/S0146-6380\(02\)00239-5](https://doi.org/10.1016/S0146-6380(02)00239-5)
- Djukic, I., Zehetner, F., Tatzber, M., & Gerzabek, M. H. (2010). Soil organic-matter stocks and characteristics along an Alpine elevation gradient. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 9.
- Duchaufour, P., Faivre, P., Poulenard, J., & Gury, M. (2008). *Introduction à la science du sol* (7^e éd.). Dunod.
- Duiker, S. W., Rhoton, F. E., Torrent, J., Smeck, N. E., & Lal, R. (2003). Iron (Hydr)Oxide Crystallinity Effects on Soil Aggregation. *Soil Science Society of America Journal*, 67(2), 606-611. <https://doi.org/10.2136/sssaj2003.6060>
- Durand, Y., Laternser, M., Giraud, G., Etchevers, P., Lesaffre, B., & Mérindol, L. (2009). Reanalysis of 44 Yr of Climate in the French Alps (1958–2002) : Methodology, Model Validation, Climatology, and Trends for Air Temperature and Precipitation. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 48(3), 429-449. <https://doi.org/10.1175/2008JAMC1808.1>
- Egli, M., Fitze, P., & Mirabella, A. (2001). Weathering and evolution of soils formed on granitic, glacial deposits : Results from chronosequences of Swiss alpine environments. *CATENA*, 45(1), 19-47. [https://doi.org/10.1016/S0341-8162\(01\)00138-2](https://doi.org/10.1016/S0341-8162(01)00138-2)
- Egli, M., Mavris, C., Mirabella, A., & Giaccai, D. (2010). Soil organic matter formation along a chronosequence in the Morteratsch proglacial area (Upper Engadine, Switzerland). *CATENA*, 82(2), 61-69. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2010.05.001>
- Egli, M., & Poulenard, J. (2016). Soils of Mountainous Landscapes. In D. Richardson, N. Castree, M. F. Goodchild, A. Kobayashi, W. Liu, & R. A. Marston (Éds.), *International Encyclopedia of Geography : People, the Earth, Environment and Technology* (p. 1-10). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781118786352.wbieg0197>
- Espitalié, J., Laporte, J. L., Madec, M., Marquis, F., Leplat, P., Paulet, J., & Boutefeu, A. (1977). Rapid Method for Source Rocks Characterisation and for Determination of Petroleum Potential and Degree of Evolution. *Rev. Inst. Fr. Pét.*, 32(1).
- Essington, M. E. (2015). *Soil and water chemistry : An integrative approach*. CRC press.
- EEA European Environment Agency. (2010). *Europe's ecological backbone : Recognising the true value of our mountains*. Publications Office. <https://data.europa.eu/doi/10.2800/43450>
- FAO. (2021). Food and agriculture organisation of the United Nations. www.fao.org
- Fukami, T., & Wardle, D. A. (2005). Long-term ecological dynamics : Reciprocal insights from natural and anthropogenic gradients. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1577), 2105-2115.

- Garcia-Pausas, J., Romanyà, J., Montané, F., Rios, A. I., Taull, M., Rovira, P., & Casals, P. (2017). Are Soil Carbon Stocks in Mountain Grasslands Compromised by Land-Use Changes? In *High Mountain Conservation in a Changing World* (Vol. 62, p. 207-230). Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-55982-7>
- Gehrig-Fasel, J., Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2007). Tree line shifts in the Swiss Alps : Climate change or land abandonment? *Journal of Vegetation Science*, 18(4), 571-582. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02571.x>
- Giardina, C. P., & Ryan, M. G. (2000). Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature*, 404(6780), 858-861. <https://doi.org/10.1038/35009076>
- Gregorich, E. G., Gillespie, A. W., Beare, M. H., Curtin, D., Sanei, H., & Yanni, S. F. (2015). Evaluating biodegradability of soil organic matter by its thermal stability and chemical composition. *Soil Biology and Biochemistry*, 91, 182-191. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.08.032>
- Hagedorn, F., Mulder, J., & Jandl, R. (2010). Mountain soils under a changing climate and land-use. *Biogeochemistry*, 97(1), 1-5.
- Hamer, U., Marschner, B., Brodowski, S., & Amelung, W. (2004). Interactive priming of black carbon and glucose mineralisation. *Organic Geochemistry*, 35(7), 823-830. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2004.03.003>
- Hicks Pries, C. E., Castanha, C., Porras, R. C., & Torn, M. S. (2017). The whole-soil carbon flux in response to warming. *Science*, 355(6332), 1420-1423. <https://doi.org/10.1126/science.aal1319>
- Huber, U. M., Bugmann, H. K., & Reasoner, M. A. (2006). Global change and mountain regions : An overview of current knowledge.
- IPCC. (2013). Intergovernmental Panel on Climate Change. *Climate Change 2013 : The Physical Science Basis*. IPCC Working Group I Contribution to AR5
- Jandl, R., Rodeghiero, M., & Olsson, M. (2011). *Soil carbon in sensitive European ecosystems : From science to land management*. Wiley-Blackwell.
- Jenkinson, D. S., & Rayner, J. H. (1977). The turnover of soil organic matter in some of the rothamsted classical experiments. *Soil Science*, 123(5).
- Jenny, H. (1994). *Factors of soil formation : A system of quantitative pedology*. Dover.
- Jobbagy, E. G., & Jackson, R. B. (2000). The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 10(2), 423-436. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0423:TVDOSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0423:TVDOSO]2.0.CO;2)

Jones, H. G., Pomeroy, J., Walker, D., & Hoham, R. (2001). *Snow ecology : An interdisciplinary examination of snow-covered ecosystems*. Cambridge University Press.

Kanari, E., Barré, P., Baudin, F., Berthelot, A., Bouton, N., Gosselin, F., Soucémariadin, L., Savignac, F., & Cécillon, L. (2021). Predicting Rock-Eval® thermal analysis parameters of a soil layer based on samples from its sublayers; an experimental study on forest soils. *Organic Geochemistry*, 160, 104289. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2021.104289>

Karger, D. N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W., Zimmermann, N. E., Linder, H. P., & Kessler, M. (2017). Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, 4(1), 170122. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>

Kelleher, Brian. P., & Simpson, Andre. J. (2006). Humic Substances in Soils : Are They Really Chemically Distinct? *Environmental Science & Technology*, 40(15), 4605-4611. <https://doi.org/10.1021/es0608085>

Kennedy, M. J. (2002). Mineral Surface Control of Organic Carbon in Black Shale. *Science*, 295(5555), 657-660. <https://doi.org/10.1126/science.1066611>

Khanbabaee, K., & van Ree, T. (2001). Tannins : Classification and Definition. *Natural Product Reports*, 18(6), 641-649. <https://doi.org/10.1039/B101061L>

Khedim, N., Cécillon, L., Poulenard, J., Barré, P., Baudin, F., Marta, S., Rabatel, A., Dentant, C., Cauvy-Fraunié, S., Anthelme, F., Gielly, L., Ambrosini, R., Franzetti, A., Azzoni, R. S., Caccianiga, M. S., Compostella, C., Clague, J., Tielidze, L., Messenger, E., ... Ficetola, G. F. (2021). Topsoil organic matter build-up in glacier forelands around the world. *Global Change Biology*, 27(8), 1662-1677. <https://doi.org/10.1111/gcb.15496>

Kleber, M., Eusterhues, K., Keiluweit, M., Mikutta, C., Mikutta, R., & Nico, P. S. (2015). Mineral–Organic Associations : Formation, Properties, and Relevance in Soil Environments. In *Advances in Agronomy* (Vol. 130, p. 1-140). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2014.10.005>

Kögel-Knabner, I. (2002). The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 34(2), 139-162. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00158-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00158-4)

Kögel-Knabner, I., & Kleber, M. (2011). Mineralogical, Physicochemical, and Microbiological Controls on Soil Organic Matter Stabilization and Turnover. In *Handbook of Soil Sciences* (0 éd., p. 160-181). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/b11268-13>

Lafargue, E., Marquis, F., & Pillot, D. (1998). Rock-Eval 6 Applications in Hydrocarbon Exploration, Production, and Soil Contamination Studies. *Revue de l'Institut Français Du Pétrole*, 53(4), 421-437. <https://doi.org/10.2516/ogst:1998036>

Lehmann, J., & Kleber, M. (2015). The contentious nature of soil organic matter. *Nature*, 528(7580), 60-68. <https://doi.org/10.1038/nature16069>

- Lehmann, J., Solomon, D., Kinyangi, J., Dathe, L., Wirrick, S., & Jacobsen, C. (2008). Spatial complexity of soil organic matter forms at nanometre scales. *Nature Geoscience*, 1(4), 238-242. <https://doi.org/10.1038/ngeo155>
- Leifeld, J., & von Lützow, M. (2014). Chemical and microbial activation energies of soil organic matter decomposition. *Biology and Fertility of Soils*, 50(1), 147-153. <https://doi.org/10.1007/s00374-013-0822-6>
- Leifeld, J., Zimmermann, M., Fuhrer, J., & Conen, F. (2009). Storage and turnover of carbon in grassland soils along an elevation gradient in the Swiss Alps. *Global Change Biology*, 15(3), 668-679. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01782.x>
- Lugato, E., Lavalley, J. M., Haddix, M. L., Panagos, P., & Cotrufo, M. F. (2021). Different climate sensitivity of particulate and mineral-associated soil organic matter. *Nature Geoscience*, 14(5), 295-300. <https://doi.org/10.1038/s41561-021-00744-x>
- Lützow, M. v., Kögel-Knabner, I., Ekschmitt, K., Matzner, E., Guggenberger, G., Marschner, B., & Flessa, H. (2006). Stabilization of organic matter in temperate soils : Mechanisms and their relevance under different soil conditions - a review: Mechanisms for organic matter stabilization in soils. *European Journal of Soil Science*, 57(4), 426-445. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00809.x>
- Melillo, J. M., Aber, J. D., & Muratore, J. F. (1982). Nitrogen and Lignin Control of Hardwood Leaf Litter Decomposition Dynamics. *Ecology*, 63(3), 621-626. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/1936780>
- Mendez-Millan, M., Dignac, M.-F., Rumpel, C., Rasse, D. P., & Derenne, S. (2010). Molecular dynamics of shoot vs. Root biomarkers in an agricultural soil estimated by natural abundance ¹³C labelling. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(2), 169-177. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.10.010>
- Minasny, B., Malone, B. P., McBratney, A. B., Angers, D. A., Arrouays, D., Chambers, A., Chaplot, V., Chen, Z.-S., Cheng, K., Das, B. S., Field, D. J., Gimona, A., Hedley, C. B., Hong, S. Y., Mandal, B., Marchant, B. P., Martin, M., McConkey, B. G., Mulder, V. L., ... Winowiecki, L. (2017). Soil carbon 4 per mille. *Geoderma*, 292, 59-86. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.01.002>
- Muhs, D. R. (1984). Intrinsic Thresholds in Soil Systems. *Physical Geography*, 5(2), 99-110. <https://doi.org/10.1080/02723646.1984.10642246>
- Nagy, L., & Grabherr, G. (2009). *The Biology of Alpine Habitats*.
- Ozenda, P. (1985). *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson.

- Parton, W. J., Schimel, D. S., Cole, C. V., & Ojima, D. S. (1987). Analysis of Factors Controlling Soil Organic Matter Levels in Great Plains Grasslands. *Soil Science Society of America Journal*, 51(5), 1173-1179. <https://doi.org/10.2136/sssaj1987.03615995005100050015x>
- Pickett, S. T. A. (1989). Space-for-Time Substitution as an Alternative to Long-Term Studies. In G. E. Likens (Éd.), *Long-Term Studies in Ecology : Approaches and Alternatives* (p. 110-135). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-7358-6_5
- Plante, A. F., Beupré, S. R., Roberts, M. L., & Baisden, T. (2013). Distribution of Radiocarbon Ages in Soil Organic Matter by Thermal Fractionation. *Radiocarbon*, 55(2), 1077-1083. <https://doi.org/10.1017/S0033822200058215>
- Plante, A. F., Fernández, J. M., Haddix, M. L., Steinweg, J. M., & Conant, R. T. (2011). Biological, chemical and thermal indices of soil organic matter stability in four grassland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(5), 1051-1058. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.01.024>
- Plante, A. F., Fernández, J. M., & Leifeld, J. (2009). Application of thermal analysis techniques in soil science. *Geoderma*, 153(1), 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2009.08.016>
- Post, W. M., Emanuel, W. R., Zinke, P. J., & Stangenberger, A. G. (1982). Soil carbon pools and world life zones. *Nature*, 298(5870), 156-159. <https://doi.org/10.1038/298156a0>
- Poulenard, J., & Podwojewski, P. (2006). Alpine soils. *Encyclopedia of Soil Science*. New York: Marcel Dekker, 7579.
- Raich, J. W., & Schlesinger, W. H. (1992). The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, 44(2), 81-99. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0889.1992.t01-1-00001.x>
- Rasse, D. P., Rumpel, C., & Dignac, M.-F. (2005). Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation. *Plant and Soil*, 269(1-2), 341-356. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-0907-y>
- Rice, J. A. (2001). Humin. *Soil Science*, 166(11). <https://journals.lww.com/soilsci/Fulltext/2001/11000/HUMIN.9.aspx>
- Saenger, A. (2015). Caractérisation et stabilité de la matière organique du sol en contexte montagnard calcaire : Proposition d'indicateurs pour le suivi de la qualité des sols à l'échelle du paysage. Thèse UGA
- Schimel, D. S. (1995). Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology*, 16.
- Schlesinger, W. H. (1977). Carbon balance in terrestrial detritus. *Annual review of ecology and systematics*, 8(1), 51-81.

- Schlesinger, W. H. (1990). Evidence from chronosequence studies for a low carbon-storage potential of soils. *Nature*, 348(6298), 232-234. <https://doi.org/10.1038/348232a0>
- Schmidt, M. W. I., Torn, M. S., Abiven, S., Dittmar, T., Guggenberger, G., Janssens, I. A., Kleber, M., Kögel-Knabner, I., Lehmann, J., Manning, D. A. C., Nannipieri, P., Rasse, D. P., Weiner, S., & Trumbore, S. E. (2011). Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, 478(7367), 49-56. <https://doi.org/10.1038/nature10386>
- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I. C., Araújo, M. B., Arnell, N. W., Bondeau, A., Bugmann, H., Carter, T. R., & Gracia, C. A. (2005). Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *science*, 310(5752), 1333-1337.
- Schuur, E. A. G., Bockheim, J., Canadell, J. G., Euskirchen, E., Field, C. B., Goryachkin, S. V., Hagemann, S., Kuhry, P., Lafleur, P. M., Lee, H., Mazhitova, G., Nelson, F. E., Rinke, A., Romanovsky, V. E., Shiklomanov, N., Tarnocai, C., Venevsky, S., Vogel, J. G., & Zimov, S. A. (2008). Vulnerability of Permafrost Carbon to Climate Change : Implications for the Global Carbon Cycle. *BioScience*, 58(8), 701-714. <https://doi.org/10.1641/B580807>
- Sebag, D., Verrecchia, E. P., Cécillon, L., Adatte, T., Albrecht, R., Aubert, M., Bureau, F., Cailleau, G., Copard, Y., Decaens, T., Disnar, J.-R., Hetényi, M., Nyilas, T., & Trombino, L. (2016). Dynamics of soil organic matter based on new Rock-Eval indices. *Geoderma*, 284, 185-203. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.08.025>
- Shaver, G. R., Canadell, J., Chapin, F. S., Gurevitch, J., Harte, J., Henry, G., Ineson, P., Jonasson, S., Melillo, J., Pitelka, L., & Rustad, L. (2000). Global Warming and Terrestrial Ecosystems : A Conceptual Framework for Analysis. *BioScience*, 50(10), 871. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0871:GWATEA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0871:GWATEA]2.0.CO;2)
- Sjögersten, S., Alewell, C., Cécillon, L., Hagedorn, F., Jandl, R., Leifeld, J., Martinsen, V., Schindlbacher, A., Sebastià, M.-T., & Van Miegroet, H. (2011). Mountain Soils in a Changing Climate—Vulnerability of Carbon Stocks and Ecosystem Feedbacks. In R. Jandl, M. Rodeghiero, & M. Olsson (Éds.), *Soil Carbon in Sensitive European Ecosystems* (p. 118-148). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781119970255.ch6>
- Skjemstad, J. O., Spouncer, L. R., Cowie, B., & Swift, R. S. (2004). Calibration of the Rothamsted organic carbon turnover model (RothC ver. 26.3), using measurable soil organic carbon pools. *Soil Research*, 42(1), 79-88.
- Smith, J. U., Smith, P., Monaghan, R., & MacDonald, A. J. (2002). When is a measured soil organic matter fraction equivalent to a model pool? *European Journal of Soil Science*, 53(3), 405-416. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2002.00458.x>
- Smittenberg, R. H., Gierga, M., Göransson, H., Christl, I., Farinotti, D., & Bernasconi, S. M. (2012). Climate-sensitive ecosystem carbon dynamics along the soil chronosequence of the Damma glacier forefield, Switzerland. *Global Change Biology*, 18(6), 1941-1955. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02654.x>

- Sollins, P., Homann, P., & Caldwell, B. A. (1996). Stabilization and destabilization of soil organic matter : Mechanisms and controls. *Geoderma*, 74(1), 65-105. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(96\)00036-5](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(96)00036-5)
- Stevens, P. R., & Walker, T. W. (1970). The Chronosequence Concept and Soil Formation. *The Quarterly Review of Biology*, 45(4), 333-350. <https://doi.org/10.1086/406646>
- Stevenson, F. J. (1995). *Humus Chemistry : Genesis, Composition, Reactions* (Vol. 72). American Chemical Society. <https://doi.org/10.1021/ed072pA93.6>
- Synthèse sur l'état des sols de France. (2011). [Map]. Gis Sol.
- Tarnocai, C., Canadell, J. G., Schuur, E. A. G., Kuhry, P., Mazhitova, G., & Zimov, S. (2009). Soil organic carbon pools in the northern circumpolar permafrost region : SOIL ORGANIC CARBON POOLS. *Global Biogeochemical Cycles*, 23(2), n/a-n/a. <https://doi.org/10.1029/2008GB003327>
- Townsend, A. R., Vitousek, P. M., & Trumbore, S. E. (1995). Soil Organic Matter Dynamics Along Gradients in Temperature and Land Use on the Island of Hawaii. *Ecology*, 76(3), 721-733. <https://doi.org/10.2307/1939339>
- Trumbore, S. (2000). Age of soil organic matter and soil respiration : Radiocarbon constraint on belowground carbon dynamics. *Ecological Applications*, 10(2), 13.
- Trumbore, S. (2009). Radiocarbon and Soil Carbon Dynamics. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 37(1), 47-66. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.36.031207.124300>
- van Gestel, N., Shi, Z., van Groenigen, K. J., Osenberg, C. W., Andresen, L. C., Dukes, J. S., Hovenden, M. J., Luo, Y., Michelsen, A., Pendall, E., Reich, P. B., Schuur, E. A. G., & Hungate, B. A. (2018). Predicting soil carbon loss with warming. *Nature*, 554(7693), E4-E5. <https://doi.org/10.1038/nature25745>
- Vernay, M., Lafaysse, M., Hagenmuller, P., Nheili, R., Verfaillie, D., & Morin, S. (2019). The S2M meteorological and snow cover reanalysis in the French mountainous areas (1958—Present). <https://doi.org/10.25326/37>
- Vionnet, V., Brun, E., Morin, S., Boone, A., Faroux, S., Le Moigne, P., Martin, E., & Willemet, J.-M. (2012). The detailed snowpack scheme Crocus and its implementation in SURFEX v7.2. *Geoscientific Model Development*, 5(3), 773-791. <https://doi.org/10.5194/gmd-5-773-2012>
- Viscarra Rossel, R. A., Lee, J., Behrens, T., Luo, Z., Baldock, J., & Richards, A. (2019). Continental-scale soil carbon composition and vulnerability modulated by regional environmental controls. *Nature Geoscience*, 12(7), 547-552. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0373-z>
- von Lützow, M., Kögel-Knabner, I., Ekschmitt, K., Flessa, H., Guggenberger, G., Matzner, E., & Marschner, B. (2007). SOM fractionation methods : Relevance to functional pools and to

stabilization mechanisms. *Soil Biology and Biochemistry*, 39(9), 2183-2207.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.03.007>

Walker, L. R., Wardle, D. A., Bardgett, R. D., & Clarkson, B. D. (2010). The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development : Chronosequences, succession and soil development. *Journal of Ecology*, 98(4), 725-736.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01664.x>

Walter, H. (1979). *Vegetation of the Earth and Ecological Systems of the Geo-biosphere*. Heidelberg Science Library.

Wiesenberg, G. L. B., Schwarzbauer, J., Schmidt, M. W. I., & Schwark, L. (2004). Source and turnover of organic matter in agricultural soils derived from n-alkane/n-carboxylic acid compositions and C-isotope signatures. *Advances in Organic Geochemistry 2003. Proceedings of the 21st International Meeting on Organic Geochemistry*, 35(11), 1371-1393.
<https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2004.03.009>

Wolters, V. (2000). Invertebrate control of soil organic matter stability. *Biology and Fertility of Soils*, 31(1), 1-19. <https://doi.org/10.1007/s003740050618>

WRB. (2014). *World Reference Base for Soil Resources*.

Yoshitake, S., Uchida, M., Iimura, Y., Ohtsuka, T., & Nakatsubo, T. (2018). Soil microbial succession along a chronosequence on a High Arctic glacier foreland, Ny-Ålesund, Svalbard : 10 years' change. *Polar Science*, 16, 59-67. <https://doi.org/10.1016/j.polar.2018.03.003>

CHAPITRE 2

Topsoil organic matter build-up in glacier forelands around the world



Glacier Santa Isabel - Colombie

Khedim N, Cécillon L, Poulenard J, et al. Topsoil organic matter build-up in glacier forelands around the world. *Glob Chang Biol.* 2021;27:1662–1677. <https://doi.org/10.1111/gcb.15496>

Matériel supplémentaire disponible en annexe 1

Topsoil organic matter build-up in glacier forelands around the world

Norine Khedim^{1,2}  | Lauric Cécillon^{3,4} | Jérôme Poulenard¹ | Pierre Barré⁴ | François Baudin⁵ | Silvio Marta⁶  | Antoine Rabatel⁷ | Cédric Dentant⁸ | Sophie Cauvy-Fraunié⁹ | Fabien Anthelme¹⁰ | Ludovic Gielly² | Roberto Ambrosini⁶ | Andrea Franzetti¹¹ | Roberto Sergio Azzoni⁶ | Marco Stefano Caccianiga¹² | Chiara Compostella¹³ | John Clague¹⁴ | Levan Tielidze^{15,16}  | Erwan Messenger¹ | Philippe Choler² | Gentile Francesco Ficetola^{2,6}

¹Univ. Savoie Mont-Blanc, Univ. Grenoble Alpes, CNRS, EDYTEM, Chambéry, France

²Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont-Blanc, CNRS, LECA, Grenoble, France

³Univ. Normandie, UNIROUEN, INRAE, ECODIV, FR Scale CNRS 3730, Rouen, France

⁴Laboratoire de Géologie, CNRS, École normale supérieure, PSL University, IPSL, Paris, France

⁵UMR ISTeP, Univ. Sorbonne, CNRS, Paris, France

⁶Department of Environmental Science and Policy, Univ. of Milan, Milan, Italy

⁷Institut des Géosciences de l'Environnement, UMR 5001, Univ. Grenoble Alpes, CNRS, IRD, Grenoble, France

⁸Parc national des Écrins, Domaine de Charance, Gap, France

⁹INRAE, UR RIVERLY, Centre de Lyon-Villeurbanne, Villeurbanne Cedex, France

¹⁰Univ. de Montpellier, AMAP, IRD, CIRAD, CNRS, INRA, Montpellier, France

¹¹Department of Earth and Environmental Science, Univ. of Milano Bicocca, Milan, Italy

¹²Department of Biosciences, Univ. of Milan, Milan, Italy

¹³Department of Earth Sciences 'A. Desio', Univ. of Milan, Milan, Italy

¹⁴Department of Earth Sciences, Simon Fraser University, Burnaby, BC, Canada

¹⁵Antarctic Research Centre, Victoria University of Wellington, Wellington, New Zealand

¹⁶School of Geography, Environment and Earth Sciences, Victoria University of Wellington, Wellington, New Zealand

Correspondence

Norine Khedim, Univ. Savoie Mont-Blanc, Univ. Grenoble Alpes, CNRS, EDYTEM, F-73000 Chambéry, France.
Email: norine.khedim@univ-smb.fr

Lauric Cécillon, Univ. Normandie, UNIROUEN, INRAE, ECODIV, FR Scale CNRS 3730, Rouen, France.
Email: lauric.cecillon@inrae.fr

Funding information

European Community Horizon 2020 Programme, Grant/Award Number: 772284; LabEx OSUG@2020, Grant/Award Number: ANR10 LABX56; Emergence(s) Programme Ville de Paris

Abstract

Since the last glacial maximum, soil formation related to ice-cover shrinkage has been one major sink of carbon accumulating as soil organic matter (SOM), a phenomenon accelerated by the ongoing global warming. In recently deglaciated forelands, processes of SOM accumulation, including those that control carbon and nitrogen sequestration rates and biogeochemical stability of newly sequestered carbon, remain poorly understood. Here, we investigate the build-up of SOM during the initial stages (up to 410 years) of topsoil development in 10 glacier forelands distributed on four continents. We test whether the net accumulation of SOM on glacier forelands (i) depends on the time since deglaciation and local climatic conditions (temperature and precipitation); (ii) is accompanied by a decrease in its stability and (iii) is mostly due to an

This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivs License, which permits use and distribution in any medium, provided the original work is properly cited, the use is non-commercial and no modifications or adaptations are made.

© 2020 The Authors. *Global Change Biology* published by John Wiley & Sons Ltd.

increasing contribution of organic matter from plant origin. We measured total SOM concentration (carbon, nitrogen), its relative hydrogen/oxygen enrichment, stable isotopic (^{13}C , ^{15}N) and carbon functional groups (C-H, C=O, C=C) compositions, and its distribution in carbon pools of different thermal stability. We show that SOM content increases with time and is faster on forelands experiencing warmer climates. The build-up of SOM pools shows consistent trends across the studied soil chronosequences. During the first decades of soil development, the low amount of SOM is dominated by a thermally stable carbon pool with a small and highly thermolabile pool. The stability of SOM decreases with soil age at all sites, indicating that SOM storage is dominated by the accumulation of labile SOM during the first centuries of soil development, and suggesting plant carbon inputs to soil (SOM depleted in nitrogen, enriched in hydrogen and in aromatic carbon). Our findings highlight the potential vulnerability of SOM stocks from proglacial areas to decomposition and suggest that their durability largely depends on the relative contribution of carbon inputs from plants.

KEYWORDS

carbon stability, chronosequence, climate sensitivity, soil organic matter, topsoil development

1 | INTRODUCTION

Since the Last Glacial Maximum (ca. 20 kyr), more than 10% of the Earth's land surface area has been freed from its ice cover (Adams & Faure, 1998). In 2010, the total glacierized area (ca. 200 000 glaciers excluding the Greenland and Antarctic ice sheets) was estimated at 0.72 Mkm² (Pfeffer et al., 2014; RGI Consortium, 2017), but ongoing climate change is accelerating glacier ice loss (Hock et al., 2019). As an example, in the European Alps, 25%–30% of ice cover disappeared over the past 60 years (Gardent et al., 2014; Smiraglia & Azzoni, 2015). Based on the Representative Concentration Pathway 8.5 scenario, mountain glaciers are expected to lose 37%–57% of their mass by 2100, and many will disappear even for lower emission scenarios (Hock et al., 2019). This accelerating ice shrinkage will lead to the expansion of novel terrestrial ecosystems conditioned by ecological succession (Clements, 1916), landform changes and soil development (Eichel et al., 2016).

Globally, soils are a major terrestrial reservoir of carbon (e.g., Gherardi & Sala, 2020; Jobbágy & Jackson, 2000). Soil development has led to the accumulation of significant amounts of carbon as organic matter in formerly glaciated areas (e.g., Albrecht, 1938; Schlesinger, 1995). Despite high uncertainties, up to one-third (i.e., 490 GtC) of the current global soil organic carbon (SOC) has been sequestered in soils since the Last Glacial Maximum due to a large increase in the areas of forests and other SOC-rich ecosystems (Adams & Faure, 1998; Adams et al., 1990). The rate of postglacial carbon sequestration as soil organic matter (SOM) strongly varies with time after barren substrate exposure. Net SOC accumulation rates are usually greatest during the early stages of soil development in proglacial areas, and also depend on climatic conditions as some authors have pointed out without drawing up a general law (Bockheim et al., 2000; Egli et al., 2012; Harden et al., 1992; Schlesinger, 1990).

By modeling postglacial SOC sequestration, Harden et al. (1992) emphasized the strong sensitivity of their simulations to SOC decomposition dynamics while regretting the lack of knowledge on the relative contributions of labile (fast cycling) and stable (slow cycling) SOC kinetic pools within soil chronosequences. Accumulation of SOM in glacier foreland soils with low net primary production and low rate of SOM degradation is also a key element of ecosystem development in the early stages of successions (Schulz et al., 2013; Wietrzyk et al., 2018; Yoshitake et al., 2018). During the past 15 years, researchers have examined the distribution of SOC in different kinetic pools as soils form in glacier forelands (e.g., Bardgett et al., 2007; Egli et al., 2012; Schweizer et al., 2018) using chemical (e.g., Egli et al., 2012), physical (e.g., Conen et al., 2007) or thermal (Bardgett et al., 2007) SOM fractionation methods, in some cases in combination with elemental isotopic signatures of SOM (^{15}N , ^{13}C , ^{14}C ; Bardgett et al., 2007; Smittenberg et al., 2012) or other SOM characterization techniques such as ^{13}C nuclear magnetic resonance or Fourier transform mid-infrared spectroscopy (Dümig et al., 2012; Egli et al., 2010). The main assumptions from these works are as follows: (i) a stable and ancient SOC fraction—whose origin is still debated—may be the primary source of carbon and energy for microbial communities during the first decades of soil development (Bardgett et al., 2007; Guelland et al., 2013), while nitrogen would mostly originate from atmospheric deposition (Smittenberg et al., 2012); (ii) organo-mineral associations evolve in early stages of soil development, with SOC sequestration occurring at a faster rate than soil mineral weathering (Dümig et al., 2012; Schweizer et al., 2018). However, discrepancies remain among studies regarding the evolution of SOC stability during the development of proglacial soils and the build-up of their SOM stocks. Indeed, Bardgett et al. (2007) showed that SOC stability decreased during soil development, whereas Egli

et al. (2010) showed that the proportion of stable SOC increased and other researchers did not identify clear temporal changes in SOC stability (Conen et al., 2007; Egli et al., 2012). Such inconsistencies may relate to local environmental conditions. Moreover, the methods used for partitioning stable from labile SOC may also affect study outcomes, as the currently available SOM fractionation methods cannot reliably isolate SOC fractions that are unique and non-composite in terms of carbon turnover times in soil (von Lützow et al., 2007; Smith et al., 2002). The same is true for thermal methods (e.g., Balesdent, 1996), which have, however, demonstrated that biogeochemically stable SOC was thermally stable (Barré et al., 2016; Gregorich et al., 2015; Plante et al., 2013; Sanderman & Grandy, 2020).

To date, most studies of the dynamics of SOM and the fate of SOC fractions in glacier forelands have focused on one or a few glacier forelands within the same area. In addition, most studies have been performed in the European Alps (e.g., Damma, Morteratsch and Ödenwinkelkees glaciers), the U.S. Rocky Mountains (e.g., Wind River Range) and the high Arctic region (Ny-Ålesund) (e.g., Burga et al., 2010; Dümig et al., 2012; Eckmeier et al., 2013; Egli et al., 2012; Nakatsubo et al., 2005; Schurig et al., 2013; Schweizer et al., 2018), with very limited information from tropical areas and the Southern Hemisphere. As a result, we are constrained in our ability to draw general conclusions about the drivers of net SOM accumulation rates and the build-up of SOC kinetic pools in proglacial environments.

In this paper, we use a global dataset on SOM dynamics during the initial stage (i.e., up to 410 years) of topsoil and ecosystem development in mountain proglacial areas. Specifically, we test three hypotheses: (i) the accumulation of SOM in glacier forelands at the early stage of topsoil development is affected by time and is accelerated by a warmer climate; (ii) irrespective of local conditions, there is a common pattern of decreasing SOM stability along soil chronosequences in glacier forelands (i.e., newly accumulated SOM in glacier forelands soils is mostly labile) and (iii) the accumulation of SOM in glacier forelands is mainly driven by an increasing contribution of organic matter from plant origin. To test these hypotheses, we examine the relationships between local climatic variables and the dynamics of SOM accumulation in soil chronosequences in 10

glacier forelands around the world, and evaluate the qualitative evolution of newly accumulated SOM over time by studying the thermal stability and the functional groups of organic carbon, the elemental stoichiometry of SOM and the stable isotopes of nitrogen and carbon in topsoils.

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Study sites, soil sampling and climatic data

This study is based on data from 10 glacier forelands spread over four continents (Figure 1): Glaciers Noir/Blanc (France), Forni (Italy), Gergeti (Georgia), Tiedemann (Canada), Charquini and Zongo (Bolivia), Antisana (Ecuador), Perito Moreno (Argentina), Lobuche (Nepal) and Apusinkajik (Greenland). Study sites encompass a wide range of geographic and climatic variables (i.e., latitude, elevation, mean annual temperature and precipitation). Soil sampling was performed between October 2014 and July 2017. In each glacier foreland, we sampled the topsoil from three to eight dated plots to obtain a chronosequence of soil development (see kmz file in Supplementary Information). Well-dated soil chronosequences were established using dendrochronology, lichenometry, radiocarbon, optically stimulated luminescence techniques, photogrammetry and time-series reconstruction based on satellite images and old maps (Table 1). The short timescale studied (<410 years after bedrock exposure) and the similar soil parent material within each glacier foreland (Table 1) ensure that the chronosequences are a suitable space-for-time substitution tool (Johnson & Miyanishi, 2008; Walker et al., 2010). If possible, plots were 100 × 2 m strips of glacier foreland, corresponding to the known position and shape of the glacier forefront at the specific dates. In a few cases, plots were narrower because of accessibility problems and/or if the undisturbed portion of the foreland was narrower.

For each plot, five topsoil samples (0–15 cm; 15 g each) were randomly collected at a distance of more than 20 m from one another on loose materials (glacial till) with no evident geomorphological activity. Sampling soils “by depth” rather than “by horizons” is

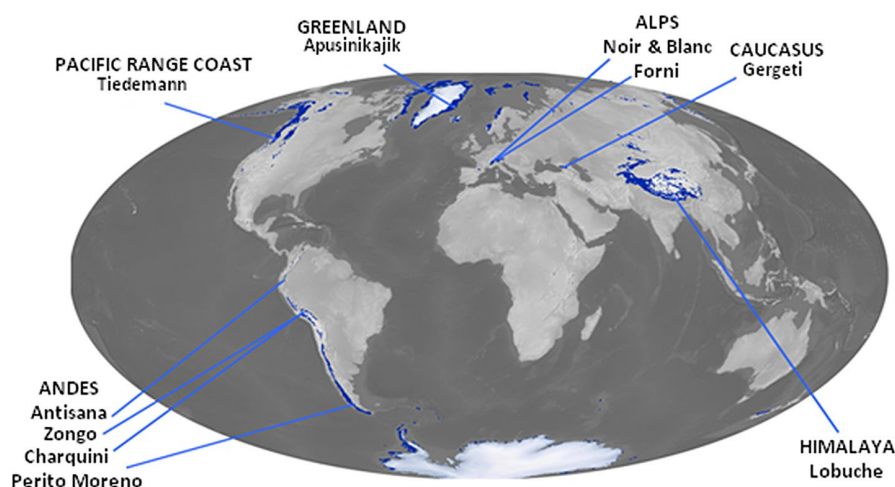


FIGURE 1 Locations of the 10 glacier forelands of this study. Background map is modified from Randolph Glacier Inventory under an Attribution 4.0 International license (RGI Consortium, 2017)

TABLE 1 Glacier forelands sampled and bibliographic sources used to date moraines

Name	Mountain region	Country	Lat. (°E)	Long. (°N)	Elevation of glacier front (m a.s.l.)	Elevation of oldest sample site (m a.s.l.)	Lithology	Studied time period since deglaciation (years) and number of study sites	Data sources for soil chronology
Apusnikajik	Renland	Greenland	71.26	-25.82	75	55	Granite and gneiss	10–150; <i>n</i> = 3	Medford (2013)
Perito Moreno	South Andes	Argentina	-50.5	-73.04	180	340	Granite and granodiorite	100–410; <i>n</i> = 3	Aniya and Skvarca (2012)
Tiedemann	North Pacific Range	Canada	51.32	-124.923	950	815	Granodiorite and orthogneiss	36–116; <i>n</i> = 3	Larocque and Smith (2003)
Forni	Central European Alps	Italy	46.41	10.57	2600	2200	Granite	10–150; <i>n</i> = 7	Pelfini et al. (2014)
Glaciers Noir/Blanc	Western European Alps	France	44.92	6.41	2670	1890	Granite	14–166; <i>n</i> = 8	Cossart et al. (2006); Rabatel et al. (2008)
Gergeti	Greater Caucasus	Georgia	42.66	44.55	3220	2770	Andesite and dacite	15–150; <i>n</i> = 5	Tielidze et al. (2019)
Lobuche	Central Himalaya	Nepal	27.96	86.81	5100	5020	Black gneiss, metapelite and quartzite	20–300; <i>n</i> = 5	Richards et al. (2000)
Charquini	Central Andes	Bolivia	-16.31	-68.11	5070	4830	Granodiorite and granite	9–350; <i>n</i> = 7	Rabatel et al. (2005)
Zongo	Central Andes	Bolivia	-16.27	-68.13	4940	4830	Granite	9–351; <i>n</i> = 7	Rabatel (2005)
Antisana	Northern Andes	Ecuador	-0.47	-78.15	4870	4780	Andesite and volcanic ash	17–150; <i>n</i> = 5	Collet (2010)

indeed common practice procedure in soil monitoring networks and in other works focusing on soil organic matter build-up in glacier forelands (e.g., Orgiazzi et al., 2018; Schweizer et al., 2018) even though with this approach, different thicknesses of the A layer between samples might impact the analyses of SOM. The five samples were mixed together to form a composite topsoil sample. For all topsoil samples, any pure organic surface layer, litter and vegetation was excluded from the sampling, but the eventual biological soil crust (i.e., the association between soil particles and soil micro-organisms such as cyanobacteria, algae or fungi; e.g., Belnap et al., 2003) was included in the topsoil sample when present. All soils sampled in the 10 glacier forelands were classified as Leptosols (FAO, 2014) with mostly sandy texture, single grained structure for the youngest soils and granular structure for the most evolved soils. This approach was supported by field data showing that topsoil samples (0–15 cm) corresponded to C horizons (weathered soil parent material) on the most recent soils, and to the grouping of A (surface organo-mineral soil horizon) and C horizons on the most evolved soils (see examples of soil profiles sampled in Figure S1). The C horizon was thus reached within the first 15 cm for all the studied soil profiles (aged up to 410 years). We did not describe any clearly defined B horizon in the studied soil profiles (Figure S1), similarly to Egli et al. (2001, 2012) and Dümig et al. (2011) in soils of glacier forelands of similar ages.

For each glacier foreland, we extracted two climate variables from the CHELSA dataset (Climatologies at High resolution for the Earth's Land Surface Areas; Karger et al., 2017), with a resolution of 30 arc-seconds (approximately 1 km at the equator) averaged over the period 1979–2013: mean air temperature of warmest quarter (T , °C) and precipitation of warmest quarter temperature (P , mm month⁻¹). The CHELSA dataset uses ERA-Interim reanalyses to downscale climate surface variables accounting for topography (Karger et al., 2017). Other global climate gridded datasets such as TerraClimate database (Abatzoglou et al., 2018) yield similar results.

2.2 | Soil organic matter analysis

Total soil carbon and nitrogen concentrations were measured in each composite soil sample by elemental analysis (OEA Flash2000; ThermoFisher). As none of the foreland soils has a carbonate parent material, total soil carbon concentration corresponds to the total SOC concentration. ¹³C and ¹⁵N content were measured by isotope ratio mass spectrometry (ELEMENTAR Isoprime) and the results expressed in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ abundance ratios (i.e., in parts per thousand (‰) relative to international standards. These indexes provide information about the origin of the SOM. In proglacial soils, high $\delta^{13}\text{C}$ values have been linked to the presence of ancient carbon (Bardgett et al., 2007), although it also depends on the type of photosynthesis of autotrophic organisms that are present. Persistent SOC has been shown to have higher $\delta^{13}\text{C}$ values in comparison to bulk SOC (Balesdent & Mariotti, 1996; Brüggemann et al., 2011; Menichetti et al., 2015). Negative $\delta^{15}\text{N}$ values are generally associated with

biological nitrogen fixation or atmospheric nitrogen deposition (Smittenberg et al., 2012).

The composition of organic carbon functional groups in topsoil samples was assessed by Fourier transform mid-infrared spectroscopy (FTIR) in the attenuated total reflectance (ATR) mode. FTIR measurements were performed using a Nicolet iS10 spectrometer (Thermo Fischer Scientific) equipped with a diamond crystal ATR device. Finely ground samples were dried overnight (40°C) to standardize their water content prior to analysis. FTIR spectra of bulk soil were acquired over the 4000–650 cm⁻¹ spectral range, with a spectral resolution of 4 cm⁻¹ and 16 scans. Spectra were corrected for atmospheric interferences (H₂O and CO₂), and absorbance values were calculated as the inverse logarithm of the measured reflectance values. FTIR spectra were pre-processed (offset-correction using the 4000–3950 cm⁻¹ spectral region as a reference, and setting the minimum absorbance value to zero). Three FTIR waveband regions were selected, corresponding to specific organic carbon functional groups, and relatively free from artifact absorptions by soil minerals in soils free of carbonates (adapted from Soucémarianadin et al., 2019): (i) the aliphatic (CH₂, CH₃ stretch) waveband region between 2930 and 2900 cm⁻¹; (ii) the carbonyl and carboxyl (C=O stretch) waveband region between 1750 and 1670 cm⁻¹; (iii) the aromatic carbon (C=C bond) waveband region between 1610 and 1590 cm⁻¹. Relative ratios for these three regions were then calculated (FTIR C-H; FTIR C=O; FTIR C=C) using Equation (1):

$$\text{Relative ratio (region } i) = \frac{\text{area region } i}{\left(\sum (\text{area of 3 regions}) \right)}. \quad (1)$$

Areas of waveband-regions were divided by their respective spectral region width (30 cm⁻¹ for C-H, 80 cm⁻¹ for C=O, 20 cm⁻¹ for C=C) prior to the calculation of relative ratios.

The organic matter bulk chemistry and thermal stability was characterized by Rock-Eval® thermal analysis using a Rock-Eval® 6 Turbo device (Vinci Technologies). This technique, which does not require any chemical pre-treatment of the soil sample, involves the measurement of carbon as gaseous effluent during two phases (Behar et al., 2001; Cécillon et al., 2018; Disnar et al., 2003). The first phase is a pyrolysis stage (200–650°C) in a N₂ atmosphere, during which CO and CO₂ gases are quantified with an infrared detector and volatile hydrocarbon effluents (CH) are quantified using a flame ionization detector. The second phase is an oxidation stage (300–850°C) in a laboratory air atmosphere, during which CO and CO₂ gases are quantified with an infrared detector.

Using the combination of the five Rock-Eval® thermograms (Behar et al., 2001), we defined three SOC pools of different thermal stability (Figure S2): (i) a small and highly thermolabile pyrolyzable organic carbon pool (hereafter termed POC 1), corresponding to the carbon evacuated as CH, CO or CO₂ at 200°C over 3 min during the pyrolysis phase; (ii) an intermediate pyrolyzable organic carbon pool (hereafter termed POC 2), corresponding to the carbon evacuated as CH, CO or CO₂ during the temperature ramp-up (30°C min⁻¹) of the pyrolysis phase between 200 and 650°C and (iii) a pool of organic

carbon resistant to pyrolysis (hereafter termed ROC), corresponding to the carbon evacuated during the oxidation phase as CO or CO₂. As is the case with all SOM fractionation methods, thermal analysis does not isolate unique and non-composite SOC kinetic pools (von Lützow et al., 2007), yet SOC thermal stability is positively correlated to SOC biogeochemical stability (Barré et al., 2016; Sanderman & Grandy, 2020). Therefore, the SOC fractions POC 1, POC 2 and ROC correspond to three SOC fractions containing increasing proportions of biogeochemically stable SOC. They are expressed as concentration (g C kg⁻¹) or as percentage of total SOC. The thermal stability of the SOC fractions that are pyrolyzable or resistant to pyrolysis has been shown positively correlated to the proportion of persistent SOC (Cécillon et al., 2018). We thus additionally determined the temperature corresponding to the release of 50% and 90% of the carbon from the SOC fractions POC 2 and ROC (i.e., T50-POC 2, T90-POC 2, T50-ROC, T90-ROC; expressed in °C) to characterize more accurately the thermal stability of the carbon included in these two RE thermal SOC fractions. Higher values of these indexes indicate higher thermal stability of the considered thermal SOC fraction. For the two pyrolyzable SOC fractions (POC 1 and POC 2), we also quantified the proportion of SOC carbon released as volatile hydrocarbon effluents (CH) to estimate the SOM enrichment in hydrogen for POC 1 (CH-POC 1, unitless) and POC 2 fractions (CH-POC 2, unitless). These two indexes are negatively correlated to the oxygen content of SOM in the POC 1 and POC 2 fractions.

Low SOC concentrations of topsoil samples from glacier forelands present a challenge to the quality of the Rock-Eval® signals. Soil samples with a SOC concentration below 1 g C kg⁻¹ were discarded, as we considered those values below the detection limit of the Rock-Eval®6 Turbo device. Similarly, we discarded soil samples with carbon yields below 75% and above 125% of the SOC concentration determined with elemental analysis (EA). With these two constraints, we retained Rock-Eval® results for 37 topsoil samples, representing eight glacier forelands (all Rock-Eval® results from soil samples of the Lobuche Glacier foreland in the central Himalaya and the Charquini glacier foreland in the Central Andes were discarded).

2.3 | Statistical analysis

We used linear mixed models to assess the factors related to the evolution of SOM characteristics in glacier forelands (SOC, total nitrogen concentration, carbon and nitrogen stable isotope signatures [$\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$], organic carbon functional groups [FTIR C-H, FTIR C=O, FTIR C=C], Rock-Eval® POC 1, POC 2 and ROC fractions [% of total SOC and g C kg⁻¹], thermal stability of POC 2 and ROC fractions [T50-POC 2, T90-POC 2, T50-ROC, T90-ROC] and the CH proportion of the POC 1 and POC 2 fractions [CH-POC 1 and CH-POC 2]). Explanatory variables include time since barren substrate/debris exposure (soil age, year), mean air temperature (T , °C) and precipitation (P , mm) of warmest quarter, averaged over the period 1979–2013. Because the effect of climate on SOM might change through time,

we tested the relationship between age and climatic variables. Non-significant effects were removed from the final models. To take into account the heterogeneity between glacier forelands, the identity of the foreland was included as a random factor. In preliminary mixed models, we also tested a quadratic term (age²) to verify the linearity of the SOM/age relationship. Significant quadratic terms would indicate that relationships between SOM and age were nonlinear. However, the quadratic term was not significant in any the models, indicating a lack of significant deviation from the linear patterns. Therefore, in the final models, we only retained the linear relationship. For each dependent variable, we tested mixed models with both random intercept (RI) and random slope (RS), and selected the one with lowest Akaike's Information Criterion (AIC; Burnham et al., 2002; Schielzeth & Forstmeier, 2009). The RI model assumes that the relationship between age and SOM has the same slope, but different intercept across sites, whereas the RS model assumes that both intercept and slope vary across sites.

Additionally, we used mixed models to assess the evolution of SOM characteristics with SOC and total nitrogen concentrations. Statistical analyses were performed with R v.3.5 (R Core Team, 2015) and the MuMIn and lme4 libraries. Before running analyses, we log-transformed soil age, temperature, precipitation, SOC and total nitrogen concentrations, the concentration of the different RE thermal SOC fractions, and T50 and T90 to improve normality and reduce skewness. The CH-POC 1, CH-POC 2 indexes, the proportions of the different RE thermal SOC fractions and the FTIR indexes were logit-transformed for the same reasons. The variables C/N, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ were normally distributed.

3 | RESULTS

3.1 | Organic carbon, total nitrogen concentrations and C/N ratio of topsoils

Soil organic carbon concentrations are very low (generally <2 g C kg⁻¹) in all soils less than 25 years old, but thereafter increased linearly with age without reaching a plateau (Figure 2a; Table 2). Statistical analysis of the relationship between soil age and temperature showed that the rate of SOC accumulation through time is significantly different among glacier forelands. SOC concentration is highest in forelands with high temperature during the warmest quarter. Furthermore, a significant interaction between age and temperature indicates faster SOC accumulation in forelands with high temperatures during the warmest quarter of the year (Table 2). We found no significant relationship between SOC concentration and precipitation of the warmest quarter of the year (Table 2).

Nitrogen concentration is very low on soils younger than 25 years (between 0.04 and 0.46 g N kg⁻¹; Figure 2b). Nitrogen exceeded 1 g N kg⁻¹ in topsoils about 50 years post-deglaciation for mountain soil chronosequences. The Zongo, Gergeti and Charquini forelands show soil nitrogen concentrations above 1 g N kg⁻¹ only after about 150 years since deglaciation. Soil

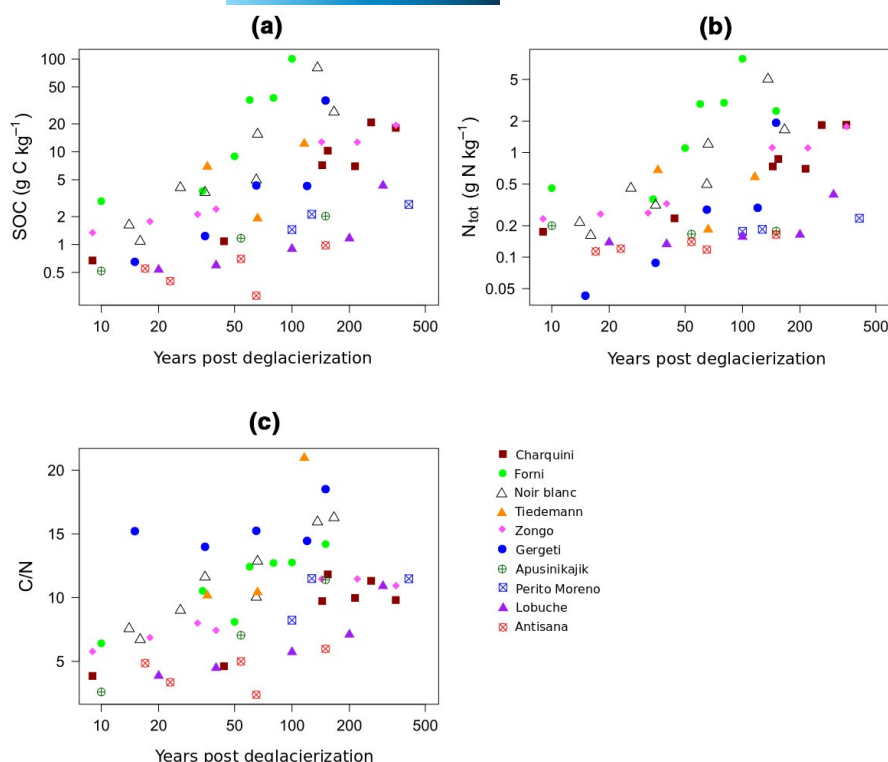


FIGURE 2 Plots of (a) soil organic carbon (SOC) concentration, (b) total N (N_{tot}) concentration, and (c) C/N ratio of topsoil samples versus time for the 10 soil chronosequences

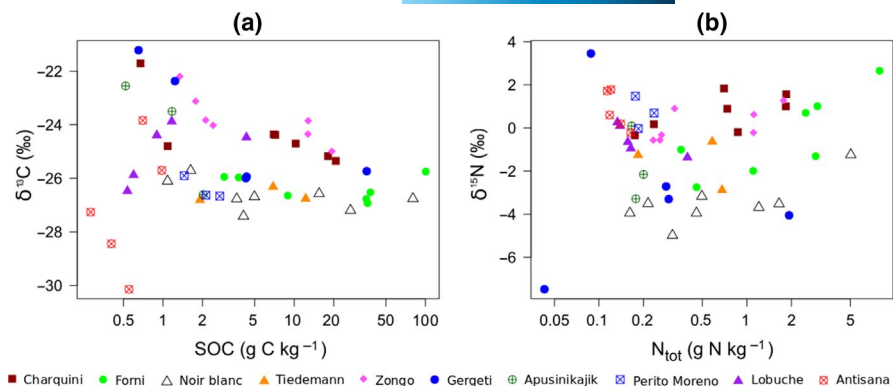
TABLE 2 Results of general mixed models that assess relationships between the SOM characteristics and soil age, mean temperature of warmest quarter (T) and precipitation of warmest quarter (P). Two types of mixed models were tested: models with random intercept (RI) and random slope (RS). The table includes results only for the mixed models with the lowest AICs values (cells in gray correspond to the variables discarded). Symbols for p values: *** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$; † $p < 0.1$; NS > 0.1 . B values indicating the direction of the relationships are in brackets. Other models tested and detailed results are presented in Tables S1 and S3

	Model	Soil age	T	P	Age:T	Age:P	R^2
SOC (g C kg^{-1})	RS	*** (0.85)	* (0.70)		* (0.26)		0.51
N_{tot} (g N kg^{-1})	RI	*** (0.66)	† (0.47)		** (0.27)	† (0.14)	0.41
C/N	RI	*** (2.39)	* (1.88)		† (0.56)	† (-0.46)	0.54
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	RS		** (-0.82)				0.20
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	RI	** (0.71)	* (-0.82)		† (0.49)		0.26
POC 1 (g C kg^{-1})	RI	** (0.32)	* (0.38)	* (0.37)			0.36
POC 2 (g C kg^{-1})	RI	*** (0.90)	* (0.67)	* (0.64)	* (0.43)	† (0.41)	0.57
ROC (g C kg^{-1})	RI	*** (0.95)	* (0.68)	* (0.60)	* (0.45)	NS	0.62
POC 1 (% of total SOC)	RI	*** (-0.48)	† (-0.31)	* (-0.35)			0.50
POC 2 (% of total SOC)	RI	† (-0.06)				* (0.09)	0.17
ROC (% of total SOC)	RI	*** (0.13)	† (0.05)			** (-0.10)	0.38
T50-POC 2 ($^{\circ}\text{C}$)	RI	*** (-0.03)					0.33
T50-ROC ($^{\circ}\text{C}$)	RI	*** (-0.02)					0.08
CH-POC 1	RI	*** (-0.39)	NS		* (-0.37)	NS	0.30
CH-POC 2	RI	* (0.18)		† (0.13)	* (0.29)	** (0.36)	0.38
FTIR C=C	RS	** (0.04)	* (0.02)		* (0.03)		0.36
FTIR C=O	RS	* (-0.02)	† (0.02)		* (-0.01)		0.29
FTIR C-H	RI	*** (-0.02)			** (-0.02)		0.29

nitrogen concentration is strongly related to soil age, but with a less steep slope than for SOC concentration (Table 2). We did not detect a significant slowdown in soil nitrogen accumulation

over the first 410 years of soil development. Moreover, the rate of soil nitrogen accumulation is significantly faster in forelands with warmer climates (Table 2).

FIGURE 3 Plots of (a) soil $\delta^{13}\text{C}$ versus soil organic carbon (SOC), and (b) soil $\delta^{15}\text{N}$ evolution versus N_{tot}



The C/N ratio of topsoils is generally very low (<5) at the earliest stage of soil development, but it increases with soil age (Figure 2c). At Perito Moreno, Apusinikajik, Zongo and Charquini, the C/N ratio of topsoils reaches a plateau about 100 years after deglaciation, with values of about 10, whereas in the others forelands the C/N ratio continues to increase to 14–21 after 100 years (Tiedemann, Forni, Gergeti and Noir/Blanc). The model testing a nonlinear relationship between C/N and soil age is not significant ($p = 0.69$), suggesting a linear increase through time. Glacier forelands with warmer temperatures show significantly higher soil C/N ratios and a faster increase in soil C/N ratio with soil age than those with cooler temperatures (Table 2).

3.2 | Stable carbon and nitrogen isotopes and carbon functional groups in soil organic matter

The $\delta^{13}\text{C}$ signature of SOM differs among the glacier forelands, especially in topsoils with SOC concentration below 3 g C kg^{-1} where it is ranging from -30‰ to -21‰ (Figure 3a). Soil $\delta^{13}\text{C}$ is significantly lower in warmer than cooler forelands (Table 2). We found no significant relationship between $\delta^{13}\text{C}$ and soil age (Table 2), but there is a significant negative relationship between the $\delta^{13}\text{C}$ and SOC concentration (Figure 3a): soil $\delta^{13}\text{C}$ is higher on low-carbon soils and decreases significantly as SOC increases ($B = -0.37$, $F = -2.50$, $df = 52.20$, $p = 0.016$).

The $\delta^{15}\text{N}$ signature of SOM also differs considerably among the glacier forelands (Figure 3b), ranging from -4‰ to $+4\text{‰}$ on average. Soils from the Gergeti, Noir/Blanc, Tiedemann, Forni and Apusinikajik forelands have the lowest $\delta^{15}\text{N}$ values (around -4‰); those from the Charquini, Zongo, Perito Moreno, Lobuche and Antisana forelands are greater than -2‰ . Soil $\delta^{15}\text{N}$ values increase significantly with soil age, and the signature is lowest in forelands with warmer temperatures (Table 2). There is also a weak positive relationship between $\delta^{15}\text{N}$ values and the total concentration of nitrogen ($B = 0.42$, $F = 1.76$, $df = 52.33$, $p = 0.08$).

The FTIR signature of SOM changes with soil age and SOC concentration. The aromaticity (FTIR C=C) of SOM increases significantly with soil age and SOC concentration, whereas the SOM content in aliphatic carbon (FTIR C-H), carbonyl/carboxyl functional

groups (FTIR C=O) decrease (Table 2; Table S2). SOM content in aromatic carbon (FTIR C=C) is positively related to the temperature of the warmest quarter. The analysis of the relationship between soil age and temperature showed that the rate of increase in the aromatic carbon content of SOM through time is significantly different among glacier forelands, with the fastest increase in SOM aromaticity in the warmest forelands (Table 2).

3.3 | Soil organic carbon thermal stability

The summary statistics of the Rock-Eval[®] carbon yield (% of SOC concentration determined by elemental analysis) for the 37 retained topsoil samples are as follows: mean = 96%; median = 94%; minimum = 77%; maximum = 124% (Table S3). The average concentrations of thermal SOC fractions POC 1, POC 2 and ROC are, respectively, 0.1, 1.2 and 1.8 g C kg^{-1} between 9 and 50 years post-deglaciation and, respectively, 0.1, 5.6 and 8.5 g C kg^{-1} between 150 and 220 years post-deglaciation. The absolute amounts of all these pools increase significantly with soil age and are highest in forelands with highest temperatures and precipitation (Table 2). The proportions of POC 1, POC 2 and ROC thermal SOC fractions are 3.2%, 40.8% and 56.0% of total SOC, respectively, between 9 and 50 years post-deglaciation while they represent 1.3%, 39.2% and 59.5% of total SOC, respectively, from 150 to 220 years post-deglaciation. The proportion of the POC 1 fraction significantly decreases with soil age, whereas the contribution of the ROC fraction significantly increases with soil age (Table 2; Figure 4a,b). The proportion of POC 1 decreases with SOC accumulation, whereas the other fractions did not change significantly (Table S2).

We detected a significant decrease in Rock-Eval[®] T50 and T90 indexes with soil age and with SOC concentration, which indicates a general decrease in the thermal stability of the POC 2 and ROC fractions (Table 2; Table S2; Figure 4c,d). Furthermore, we found a significant decrease in the proportion of CH with soil age and SOC in the POC 1 fraction. In contrast, we found that the proportion of CH in the POC 2 fraction increases with soil age and SOC (Table 2; Table S2; Figure 4e,f).

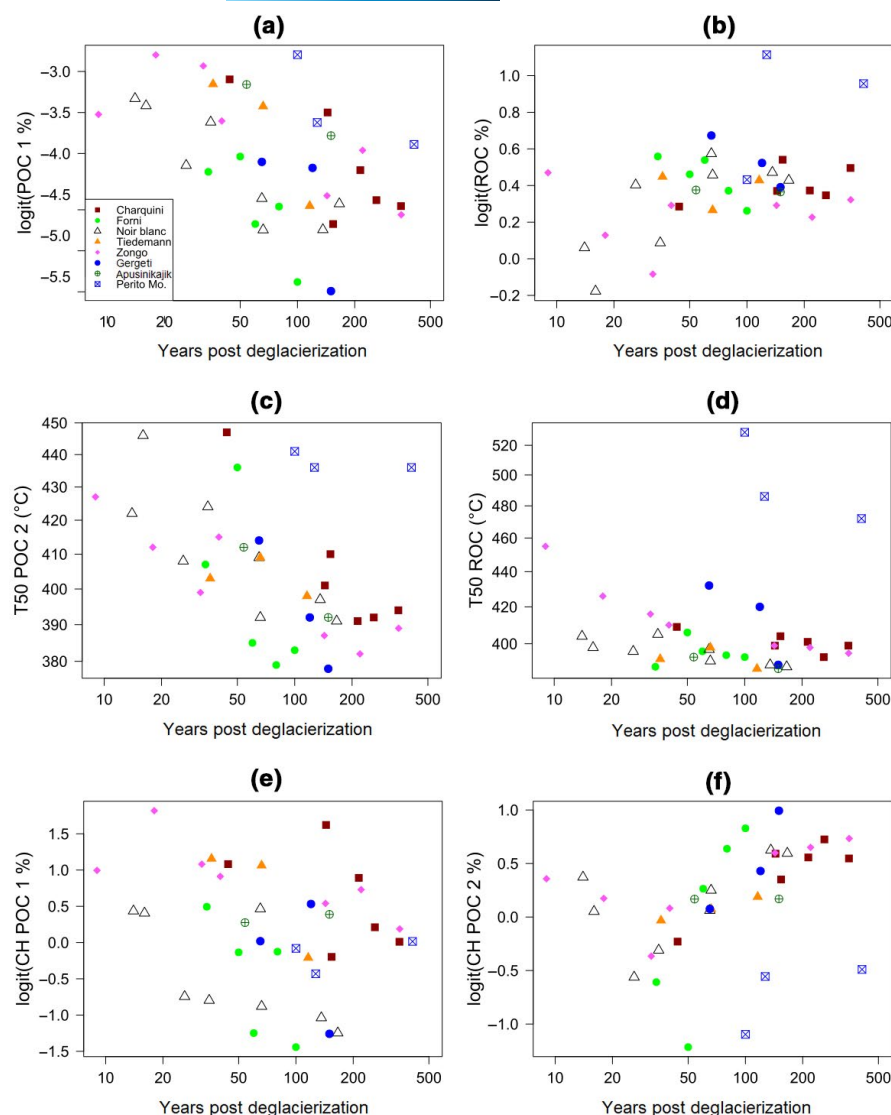


FIGURE 4 Relationships between soil age and (a) POC 1 (% of total SOC), (b) ROC (% of total SOC), (c) T50-POC 2, (d) T50-ROC, (e) CH-POC 1 index, and (f) CH-POC 2 index for eight proglacial soil chronosequences. CH, hydrocarbon effluents; POC, pyrolyzable organic carbon; SOC, soil organic carbon

4 | DISCUSSION

In all the glacier forelands we studied, the amount of organic matter in topsoils increased with time. This SOM build-up seems significantly modulated by climate: a warmer climate accelerates SOM accumulation. We also found a general pattern of decreasing SOM stability along the soil chronosequences, observed over all the glacier forelands studied. Then, the observed changes in SOM elemental stoichiometry, aromaticity and stable isotope signature with SOM accumulation, suggest an increasing contribution of organic matter from plant origin during the first centuries of topsoil development.

4.1 | Temporal and climatic trends of organic matter accumulation in topsoils of glacier forelands

The measured concentrations of SOC and total nitrogen in the 10 glacier forelands are in good agreement with previous

observations. For example, similar SOC concentrations were reported for topsoils in the Morteratsch glacier foreland in Switzerland (i.e., about 3 g C kg^{-1} around 30 years; Eckmeier et al., 2013), and similar very low nitrogen concentrations have been reported for the Zongo and Charquini forelands in Andes (i.e., $<1 \text{ g N kg}^{-1}$ for soils less than 80-year old; Schmidt et al., 2008). For all the glacier forelands we studied, time since exposure of the substrate was the major driver of the variation in the concentrations of SOC and total nitrogen over the first 410 years of topsoil development (Table 2). Some studies analyzing the evolution of organic matter quantity in glacier foreland soils showed a nonlinear relationship between carbon and nitrogen concentrations or stocks and soil age (e.g., Darmody et al., 2005; Harden et al., 1992), with a slow-down of organic matter accumulation after several hundred years (300–700 years), and a plateau after several hundred or thousand years (Bockheim et al., 2000; Dümig et al., 2011; Egli et al., 2001, 2012; Harden et al., 1992; He & Tang, 2008; Mavris et al., 2010). Our results show linear, non-saturating, SOC accumulation during the early stages of the soil development. The short timescale of our study probably precluded the detection of later slowdowns

of SOM accumulation, but it suggests a more regular pattern of organic matter accumulation during the early stages (first 2–4 centuries) of establishment of the new ecosystem.

Contrary to previous reports (Göransson et al., 2011; Smittenberg et al., 2012), the C/N ratio of SOM increases with soil age at all sites. This result suggests that SOC storage does not require nitrogen storage equivalent to the initial C/N of SOM, as shown by Erktan (2013) in the early stage of topsoil development in different ecosystems, with young topsoils starting at a similar C/N ratio of ca. 5–6. Therefore, the low amount of nitrogen in topsoil is not a limiting factor for accumulation of SOM, nor probably for SOC storage in the early stages of glacier foreland topsoil development.

We found a positive relationship between temperature of the warmest quarter and SOM accumulation dynamics. The relationship between SOM accumulation and climate in glacier forelands has previously been observed and attributed to the effect of temperature and moisture (Bockheim et al., 2000; Egli et al., 2012). However, to date, the lack of in situ measurements has hampered a more in-depth analysis of the local climate drivers of SOM accumulation in glacier forelands. Even if global gridded datasets cannot precisely capture the local climates, our findings provide evidence that temperature has a major role on SOM accumulation in glacier forelands. This inference is consistent with results of studies of high-elevation ecosystems, showing that primary productivity is primarily linked to temperature (Körner, 2003). Further analyses should investigate the interplay between temperature, precipitation and soil moisture on SOM accumulation, preferably using locally observed values rather than global gridded data sets.

The effect of temperature during the warmest quarter on SOM accumulation can be explained by an increase in SOM input. Notably, this positive effect is not offset by the increased heterotrophic activity and SOM mineralization expected under a warmer

climate (e.g., Guelland et al., 2013). Nevertheless, a better quantification of soil carbon fluxes (aboveground and belowground inputs, and outputs by dissolved organic carbon leaching and heterotrophic respiration) along each soil chronosequence would be required to refine our understanding of SOM accumulation processes. To overcome the difficulties of assembling field data at the global scale, further studies could investigate the potential of using high-resolution remote sensing data to develop proxies of aboveground and belowground primary productivity in glacier forelands (Fischer et al., 2019; Gherardi & Sala, 2020). Finally, it is important to note that we focused on SOM concentration in topsoils and that patterns could be different for SOM stocks.

4.2 | Changes in SOC stability during topsoil development and SOM accumulation

Despite the diversity of climates in our studied glacier forelands, we detected consistent and general patterns in the build-up of SOC fractions with different stability during topsoil development and the associated accumulation of SOM (Figure 5). First, the thermal stability of SOC decreased with soil age and with SOC concentration, as shown for the POC 2 and the ROC fractions (representing ca. 97–99% of total SOC; Figures 4c,d and 5). This suggests that the overall biogeochemical stability of SOC decreases as the soil age increases and SOC is sequestered in the soil. The accumulation of SOC during the first centuries of topsoil development in glacier forelands is thus driven preferentially by the accumulation of labile SOC. The decrease in SOC biogeochemical stability with increasing SOC concentration is consistent with the associated $\delta^{13}\text{C}$ decrease (Figure 3a), as previously reported for glacier forelands in the Alps and Alaska (Bardgett et al., 2007; Guelland et al., 2013; Malone et al., 2018). It

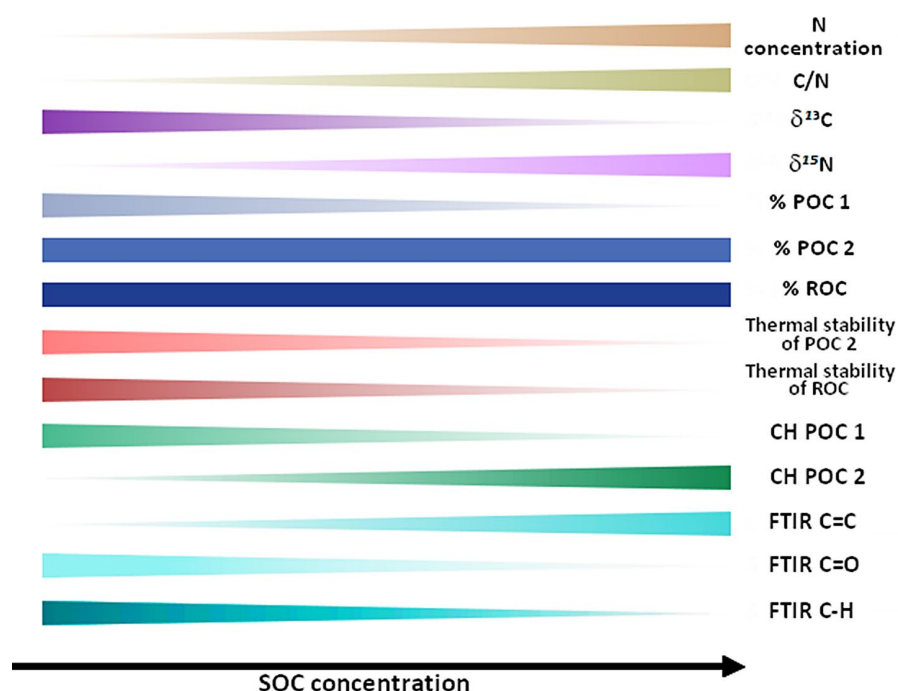


FIGURE 5 Overall trends in the biogeochemical signatures of soil organic matter during its accumulation in recently deglaciated (up to four centuries) topsoils

has been shown that SOC biogeochemical stability increases with $\delta^{13}\text{C}$ signature of SOM (Balesdent & Mariotti, 1996; Brüggemann et al., 2011; Menichetti et al., 2015). However, we observed no correlation between $\delta^{13}\text{C}$ and soil age (Table 2), as previously reported in an Alpine foreland (Smittenberg et al., 2012; but see Guelland et al., 2013, for contradictory results from the same foreland), highlighting that the stable carbon isotope signature of SOM is complex and does not solely reflect its biogeochemical stability.

The decrease in SOC stability with age and SOC concentration is also in line with previous observations of a decrease in SOC thermal stability during the first 145 years of soil development in a glacier foreland in the European Alps (Bardgett et al., 2007). In contrast, Egli et al. (2010), who used a chemical fractionation technique in their study, did not confirm this relationship. These inconsistencies are probably due to the use of different analytical methods. It should be noted, however, that chemical oxidation (e.g., hydrogen peroxide treatment) is now not recommended to isolate the stable SOC kinetic pool (Lutfalla et al., 2014; Poeplau et al., 2019). All SOM fractions isolated by physical, chemical or thermal methods are a mixture of labile and stable carbon (Balesdent, 1996; von Lützow et al., 2007). In our study, the additional information on thermal stability (T50 and T90 indexes) of the two main isolated thermal SOC fractions (POC 2 and ROC thermal fractions) helped reducing biases inherent to SOM thermal fractionation methods. Indeed, the slight increase in the proportion of the thermally stable ROC fraction (ca. +3.5%; observed with soil age, not with SOC concentration; Table 2; Table S2) does not mean that SOC accumulation is associated with an increase in SOC biogeochemical stability, as evidenced by the consistent decrease in Rock-Eval[®] T50 and T90 indexes observed with soil age and SOC concentration (Table 2; Table S2). This slight increase in the proportion of the ROC fraction might be explained by the progressive accumulation of SOM of plant origin, which is rich in cellulose and lignin, two compounds with a higher ROC fraction compared to other SOM compounds such as lipids and proteins (Carrie et al., 2012). The increase in CH-POC 2 with soil age and SOC concentration also highlights the accumulation of labile organic matter enriched in hydrogen moieties over time (Barré et al., 2016; Gregorich et al., 2015; Poeplau et al., 2019; Saenger et al., 2015; Soucémariadin et al., 2018). Finally, the consistent decrease in SOC stability with SOC accumulation in glacier forelands supports the increasing body of evidence that SOC storage in most terrestrial ecosystem is driven by the accumulation of labile SOC (see e.g., Barré et al., 2017, and references therein). This labile SOC fraction is considered potentially more vulnerable to microbial decomposition and thus to loss (Cotrufo et al., 2019; Viscarra Rossel et al., 2019).

Second, we detected a decreasing proportion of the thermally highly labile POC 1 fraction in the early stages of soil development (from ~3.2% of total SOC, 9–50 years post-deglacierization to ~1.3% in the oldest soils; Figures 2a and 5). In comparison, in "mature" alpine grassland topsoils (0 to 5–10 cm) in the Grand Galibier massif (SW French Alps), the average proportion of the POC 1 fraction was just 0.006% (unpublished results). The high proportion of labile SOC in the initial stages of new soils compared to "mature" ones

has been previously reported and interpreted in different ways. It might be due to a particularly high soil surface community consisting of algae, fungi and bacteria, called biological soil crust (Breen & Lévesque, 2008; Yoshitake et al., 2010), or to an important necromass consisting of dead cell-envelope fragments from autotrophic or heterotrophic microbes (Bardgett et al., 2007; Schurig et al., 2013) that could contribute to SOM during the initial stage of soil development. It might also be due to the higher proportion of an easily mineralizable SOC fraction, such as dissolved organic carbon produced within the glacier (Guelland et al., 2013; Yoshitake et al., 2018), or to an easily mineralizable fraction of fossil organic carbon (hydrogen-rich and thermally labile; Copard et al., 2006; Graz et al., 2011). The decrease in the CH-POC 1 index with soil age and with SOC concentration corresponds to a decrease in thermally labile hydrogen-rich, and a relative increase in oxygen-rich, organic compounds with age in the POC 1 fraction. It has been shown that the microbial biomass of some taxa (e.g., cyanobacteria) is enriched in hydrogen moieties (Carrie et al., 2012); thus, the decrease in the CH-POC 1 index with soil age might reflect a temporal decrease in the specific soil microbial biomass, or the mineralization of the above-mentioned fraction of fossil organic carbon (Copard et al., 2006; Graz et al., 2011). However, due to the limited chemical information provided by Rock-Eval[®], we cannot assess the exact chemical nature or origin of the POC 1 thermally labile SOC pool.

4.3 | Origin of soil organic matter

The C/N ratio and the relative composition of SOM in organic carbon functional groups provide information on the origin of SOM, regarding the contribution of plant material and microorganisms. The C/N ratio significantly increased with soil age (Figures 2c and 5), just as the SOM content in aromatic carbon as previously shown by Egli et al. (2010) in the Swiss Alps (Table 2; Figure 5). A SOM C/N ratio of about 6, observed in recently deglaciated topsoils, is characteristic of SOM of microbial origin (Paul & Clark, 1996) but does not provide information on its age (see e.g., Graz et al., 2011, for observed low C/N ratios of fossil SOM). After 100 years of soil development, the C/N ratio of SOM reached a value around 10 for certain soil chronosequences, matching the typical C/N of surface soils (e.g., 11.6; Kirkby et al., 2011). At older sites, the higher C/N ratio, the higher aromaticity (with FTIR C=C ratio approaching values typical from the particulate organic matter fraction of topsoils; Soucémariadin et al., 2019), and the CH-POC 2 index of SOM suggest a transition toward a SOM largely derived from plants (Figure 5). This transition occurred faster in glacier forelands with warm climates, where vegetation colonization and growth tend to be more rapid than in forelands located in cold climates (Fickert et al., 2017).

Stable isotopes of carbon and nitrogen can also provide useful, although not unambiguous, information on the origin and cycling of the SOM (Brüggemann et al., 2011; Craine et al., 2015; Malone et al., 2018; Whiticar, 1996). High values of $\delta^{13}\text{C}$ in glacier foreland topsoils are generally interpreted, when C4 plants are absent, as the presence

of ancient carbon that could come from relics of soils of previous interglacial cycles, or cryoconites soot and dust that have been deposited on the glacier (Baccolo et al., 2017; Bajerski & Wagner, 2013; Guelland et al., 2013; Sattin et al., 2009; Stubbins et al., 2012). High $\delta^{13}\text{C}$ values of SOC and topsoil CO_2 effluxes have been correlated to low ^{14}C signals corresponding to ancient carbon in soils from two glacier forelands in the Alps (Bardgett et al., 2007; Guelland et al., 2013). Our results showed a high $\delta^{13}\text{C}$ signature, especially in young topsoils (Figures 3a and 5). Along with this ^{13}C enrichment, we note that the thermal stability of the POC 2 and ROC fractions is higher in younger topsoils. Although ancient organic carbon's Rock-Eval[®] signature is quite variable (containing both thermally labile and thermally stable carbon), some studies have demonstrated the relevance of this analysis for detecting ancient organic carbon (e.g., Copard et al., 2006; Vinduškova et al., 2015). Therefore, our results suggest that a small (from ca. 0.5 to 2 g C kg⁻¹; Figure 2a), ancient and thermally stable SOC fraction is present in most of the young proglacial topsoils that developed in the early stages of glacier retreat. The use of this stable SOM fraction as a substrate for heterotrophic soil microorganisms is likely (Bardgett et al., 2007), but not strictly demonstrated here. Finally, the significant decrease in $\delta^{13}\text{C}$ with increased SOC concentration (Figure 3a) is an additional evidence suggesting that newly accumulated SOM in topsoils is mostly of plant origin (C4 plants being absent from glacier forelands ecosystems).

The relative depletion of ^{15}N in SOM indicates that a significant proportion of nitrogen can come from atmospheric deposition (Handley et al., 1999; Lehmann et al., 2004) or microbial fixation (Boddey et al., 2000). Both mechanisms can coexist, but more negative values of the $\delta^{15}\text{N}$ signature were systematically found in forelands from the northern hemisphere. Similarly, Smittenberg et al. (2012) observed comparable rather low $\delta^{15}\text{N}$ values (i.e., -4‰) in topsoils from a glacier foreland in the Alps. These observations are consistent with inorganic nitrogen deposition documented over large areas of Europe and North America (Galloway et al., 2004; Holland et al., 1997), and support the hypothesis of a significant nitrogen contribution from atmospheric depositions. This nitrogen deposition is probably progressively buffered as soils age through the arrival of plant-derived nitrogen, including isotope fractionation during SOM decomposition, which explains the $\delta^{15}\text{N}$ increase with time (Figures 3b and 5; Amundson et al., 2003; Craine et al., 2015; Malone et al., 2018).

In conclusion, our results indicated highly consistent patterns of SOM build-up in topsoils of glacier forelands at the global scale. The rate of SOM accumulation in topsoils is accelerated by higher temperature during the warmest quarter, suggesting that climate and time are key drivers of SOM build-up during the initial stages of topsoil development after glacier retreat. The increase in the C/N ratio in SOM with soil age at all sites indicates that SOC accumulation occurred in spite of a slower, yet significant nitrogen storage in topsoil. Furthermore, a highly stable and possibly ancient SOC fraction can act as starting point for the initial SOM build-up, providing a key source of energy for early soil food webs. Finally, the general decrease in SOC biogeochemical stability and the general increase in SOM aromaticity indicate that the SOM newly accumulated in glacier

forelands topsoils is mostly labile and of plant origin. This highlights the potential vulnerability of SOC stocks from proglacial areas to decomposition, and suggests that their maintenance in a warmer world largely depends on increased soil carbon inputs from plants.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Florence Savignac for her help with the Rock-Eval[®] thermal analysis of soil samples and Florent Arthaud for his help with the statistical analyses. This study was partially funded by the European Research Council under the European Community Horizon 2020 Programme, Grant Agreement no. 772284 (IceCommunities), by the Ville de Paris under the Emergence(s) Programme (SOCUTE project) and with the support of the LabEx OSUG@2020 (Investissements d'avenir - ANR10 LABX56).

DATA AVAILABILITY STATEMENT

The data that supports the findings of this study are available in the supplementary material of this article.

ORCID

Norine Khedim  <https://orcid.org/0000-0001-8198-1098>

Silvio Marta  <https://orcid.org/0000-0001-8850-610X>

Levan Tielidze  <https://orcid.org/0000-0002-4646-5458>

REFERENCES

- Abatzoglou, J. T., Dobrowski, S. Z., Parks, S. A., & Hegewisch, K. C. (2018). TerraClimate, a high-resolution global dataset of monthly climate and climatic water balance from 1958–2015. *Scientific Data*, 5(1), 170–191. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.191>
- Adams, J. M., & Faure, H. (1998). A new estimate of changing carbon storage on land since the last glacial maximum, based on global land ecosystem reconstruction. *Global and Planetary Change*, 8181(98), 3–24. [https://doi.org/10.1016/S0921-8181\(98\)00003-4](https://doi.org/10.1016/S0921-8181(98)00003-4)
- Adams, J. M., Faure, H., Faure-Denard, L., McGlade, J. M., & Woodward, F. I. (1990). Increases in terrestrial carbon storage from the Last Glacial Maximum to the present. *Nature*, 348(6303), 711–714. <https://doi.org/10.1038/348711a0>
- Albrecht, W. A. (1938). Loss of Soil Organic Matter and Its Restoration. Soils and Men, US Department of agriculture.
- Amundson, R., Austin, A. T., Schuur, E. A. G., Yoo, K., Matzek, V., Kendall, C., Uebersax, A., Brenner, D., & Baisden, W. T. (2003). Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen: Global soil and plant N isotopes. *Global Biogeochemical Cycles*, 17(1). <https://doi.org/10.1029/2002GB001903>
- Aniya, M., & Skvarca, P. (2012). Little ice age advances of Glaciar Perito Moreno, Hielo Patagónico Sur, South America. *Bulletin of Glaciological Research*, 30, 1–8. <https://doi.org/10.5331/bgr.30.1>
- Baccolo, G., Di Mauro, B., Massabò, D., Clemenza, M., Nastasi, M., Delmonte, B., Prata, M., Prati, P., Previtali, E., & Maggi, V. (2017). Cryoconite as a temporary sink for anthropogenic species stored in glaciers. *Scientific Reports*, 7(1), 9623. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-10220-5>
- Bajerski, F., & Wagner, D. (2013). Bacterial succession in Antarctic soils of two glacier forefields on Larsemann Hills, East Antarctica. *FEMS Microbiology Ecology*, 85(1), 128–142. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12105>
- Balesdent, J. (1996). The significance of organic separates to carbon dynamics and its modelling in some cultivated soils. *European Journal of*

- Soil Science*, 47(4), 485–493. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1996.tb01848.x>
- Balesdent, J., & Mariotti, A. (1996). Measurement of soil organic matter turnover using ^{13}C natural abundance. In T. W. Boutton & S. I. Yamasaki (Eds.), *Mass spectrometry of soils* (pp. 83–111). CRC Press.
- Bardgett, R. D., Richter, A., Bol, R., Garnett, M. H., Bäumler, R., Xu, X., Lopez-Capel, E., Manning, D. A. C., Hobbs, P. J., Hartley, I. R., & Wanek, W. (2007). Heterotrophic microbial communities use ancient carbon following glacial retreat. *Biology Letters*, 3(5), 487–490. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0242>
- Barré, P., Angers, D. A., Basile-Doelsch, I., Bispo, A., Cécillon, L., Chenu, C., Chevallier, T., Derrien, D., Eglin, T. K., & Pellerin, S. (2017). Ideas and perspectives: Can we use the soil carbon saturation deficit to quantitatively assess the soil carbon storage potential, or should we explore other strategies? *Biogeosciences Discussions*, 1–12. <https://doi.org/10.5194/bg-2017-395>
- Barré, P., Plante, A. F., Cécillon, L., Lutfalla, S., Baudin, F., Bernard, S., Christensen, B. T., Eglin, T., Fernandez, J. M., Houot, S., Kätterer, T., Le Guillou, C., Macdonald, A., van Oort, F., & Chenu, C. (2016). The energetic and chemical signatures of persistent soil organic matter. *Biogeochemistry*, 130(1–2), 1–12. <https://doi.org/10.1007/s10533-016-0246-0>
- Behar, F., Beaumont, V., & De B. Penteado, H. L. (2001). Rock-Eval 6 technology: Performances and developments. *Oil & Gas Science and Technology*, 56(2), 111–134. <https://doi.org/10.2516/ogst:2001013>
- Belnap, J., Büdel, B., & Lange, O. L. (2003). Biological soil crusts: Characteristics and distribution. In J. Belnap & O. L. Lange (Eds.), *Biological soil crusts: Structure, function, and management* (pp. 3–30). Springer.
- Bockheim, J. G., Birkeland, P. W., & Bland, W. L. (2000). *Carbon storage and accumulation rates in alpine soils: Evidence from Holocene chronosequences*. CRC Press.
- Boddey, R. M., Peoples, M. B., Palmer, B., & Dart, P. J. (2000). Use of the ^{15}N natural abundance technique to quantify biological nitrogen fixation by woody perennials. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 57(3), 235–270.
- Breen, K., & Lévesque, E. (2008). The influence of biological soil crusts on soil characteristics along a High Arctic glacier foreland, Nunavut, Canada. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 40(2), 287–297.
- Brüggemann, N., Gessler, A., Kayler, Z., Keel, S. G., Badeck, F., Barthel, M., Boeckx, P., Buchmann, N., Brugnoli, E., Esperschütz, J., Gavrichkova, O., Ghashghaie, J., Gomez-Casanovas, N., Keitel, C., Knohl, A., Kuptz, D., Palacio, S., Salmon, Y., Uchida, Y., & Bahn, M. (2011). Carbon allocation and carbon isotope fluxes in the plant-soil-atmosphere continuum: A review. *Biogeosciences*, 8(11), 3457–3489. <https://doi.org/10.5194/bg-8-3457-2011>
- Burga, C. A., Krüsi, B., Egli, M., Wernli, M., Elsener, S., Ziefle, M., Fischer, T., & Mavris, C. (2010). Plant succession and soil development on the foreland of the Morteratsch glacier (Pontresina, Switzerland): Straight forward or chaotic? *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 205(9), 561–576. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2009.10.001>
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., & Burnham, K. P. (2002). *A practical information-theoretic approach, model selection and multimodel inference* (2nd ed.). Springer.
- Carrie, J., Sanei, H., & Stern, G. (2012). Standardisation of Rock-Eval pyrolysis for the analysis of recent sediments and soils. *Organic Geochemistry*, 46, 38–53.
- Cécillon, L., Baudin, F., Chenu, C., Houot, S., Jolivet, R., Kätterer, T., Lutfalla, S., Macdonald, A., van Oort, F., Plante, A. F., Savignac, F., Soucémarianadin, L. N., & Barré, P. (2018). A model based on Rock-Eval thermal analysis to quantify the size of the centennially persistent organic carbon pool in temperate soils. *Biogeosciences*, 15(9), 2835–2849. <https://doi.org/10.5194/bg-15-2835-2018>
- Clements, F. E. (1916). Plant succession; an analysis of the development of vegetation. *Carnegie Institution of Washington Publication*, 242, 1–512.
- Collet, M. (2010). Suivi spatio-temporel des calottes glaciaires de l'Antisana et du Cotopaxi (Équateur). Analyse par télédétection dans un contexte de changement climatique. Mémoire de Master 2.
- Conen, F., Yakutin, M. V., Zumbun, T., & Leifeld, J. (2007). Organic carbon and microbial biomass in two soil development chronosequences following glacial retreat. *European Journal of Soil Science*, 58(3), 758–762. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00864.x>
- Copard, Y., Di-Giovanni, C., Martaud, T., Albéric, P., & Olivier, J.-E. (2006). Using Rock-Eval 6 pyrolysis for tracking fossil organic carbon in modern environments: Implications for the roles of erosion and weathering. *Earth Surface Processes and Landforms*, 31(2), 135–153. <https://doi.org/10.1002/esp.1319>
- Cossart, É., Fort, M., Jomelli, V., & Grancher, D. (2006). Les variations glaciaires en Haute Durance (Briançonnais, Hautes-Alpes) depuis la fin du XIXe siècle: Mise au point d'après les documents d'archives et la lichénométrie. *Quaternaire*, 17(1), 75–92. <https://doi.org/10.4000/quaternaire.694>
- Cotrufo, M. F., Ranalli, M. G., Haddix, M. L., Six, J., & Lugato, E. (2019). Soil carbon storage informed by particulate and mineral-associated organic matter. *Nature Geoscience*, 12(12), 989–994. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0484-6>
- Craine, J. M., Brookshire, E. N. J., Cramer, M. D., Hasselquist, N. J., Koba, K., Marin-Spiotta, E., & Wang, L. (2015). Ecological interpretations of nitrogen isotope ratios of terrestrial plants and soils. *Plant and Soil*, 396(1–2), 1–26. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2542-1>
- Darmody, R. G., Allen, C. E., & Thorn, C. E. (2005). Soil Topochronosequences at Storöen, Jotunheimen, Norway. *Soil Science Society of America Journal*, 69(4), 1275–1287. <https://doi.org/10.2136/sssaj2004.0204>
- Disnar, J. R., Guillet, B., Keravis, D., Di-Giovanni, C., & Sebag, D. (2003). Soil organic matter (SOM) characterization by Rock-Eval pyrolysis: Scope and limitations. *Organic Geochemistry*, 34(3), 327–343. [https://doi.org/10.1016/S0146-6380\(02\)00239-5](https://doi.org/10.1016/S0146-6380(02)00239-5)
- Dümig, A., Häusler, W., Steffens, M., & Kögel-Knabner, I. (2012). Clay fractions from a soil chronosequence after glacier retreat reveal the initial evolution of organo-mineral associations. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 85, 1–18. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2012.01.046>
- Dümig, A., Smittenberg, R., & Kögel-Knabner, I. (2011). Concurrent evolution of organic and mineral components during initial soil development after retreat of the Damma glacier, Switzerland. *Geoderma*, 163(1–2), 83–94. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.04.006>
- Eckmeier, E., Mavris, C., Krebs, R., Pichler, B., & Egli, M. (2013). Black carbon contributes to organic matter in young soils in the Morteratsch proglacial area (Switzerland). *Biogeosciences*, 10(3), 1265–1274. <https://doi.org/10.5194/bg-10-1265-2013>
- Egli, M., Favilli, F., Krebs, R., Pichler, B., & Dahms, D. (2012). Soil organic carbon and nitrogen accumulation rates in cold and alpine environments over 1Ma. *Geoderma*, 183–184, 109–123. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2012.03.017>
- Egli, M., Fitze, P., & Mirabella, A. (2001). Weathering and evolution of soils formed on granitic, glacial deposits: Results from chronosequences of Swiss alpine environments. *Catena*, 45(1), 19–47. [https://doi.org/10.1016/S0341-8162\(01\)00138-2](https://doi.org/10.1016/S0341-8162(01)00138-2)
- Egli, M., Mavris, C., Mirabella, A., & Giaccari, D. (2010). Soil organic matter formation along a chronosequence in the Morteratsch proglacial area (Upper Engadine, Switzerland). *CATENA*, 82(2), 61–69. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2010.05.001>
- Eichel, J., Corenblit, D., & Dikau, R. (2016). Conditions for feedbacks between geomorphic and vegetation dynamics on lateral moraine slopes: A biogeomorphic feedback window: Conditions for biogeomorphic feedbacks on lateral moraine slopes. *Earth Surface*

- Processes and Landforms*, 41(3), 406–419. <https://doi.org/10.1002/esp.3859>
- Erktan, A. (2013). *Interactions entre composition fonctionnelle de communautés végétales et formation des sols sans des lits de ravines en cours de restauration écologique*. Doctoral dissertation, Grenoble.
- FAO. (2014). World reference base for soil resources 2014: International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps.
- Fickert, T., Grüniger, F., & Damm, B. (2017). Klebelsberg revisited: Did primary succession of plants in glacier forelands a century ago differ from today? *Alpine Botany*, 127, 17–29.
- Fischer, A., Fickert, T., Schwaizer, G., Patzelt, G., & Groß, G. (2019). Vegetation dynamics in Alpine glacier forelands tackled from space. *Scientific Reports*, 9(1), 13918. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50273-2>
- Galloway, J. N., Dentener, F. J., Capone, D. G., Boyer, E. W., Howarth, R. W., Seitzinger, S. P., Asner, G. P., Cleveland, C. C., Green, P. A., Holland, E. A., Karl, D. M., Michaels, A. F., Porter, J. H., Townsend, A. R., & Vosmarty, C. J. (2004). Nitrogen cycles: Past, present, and future. *Biogeochemistry*, 70(2), 153–226. <https://doi.org/10.1007/s10533-004-0370-0>
- Gardent, M., Rabatel, A., Dedieu, J.-P., & Deline, P. (2014). Multitemporal glacier inventory of the French Alps from the late 1960s to the late 2000s. *Global and Planetary Change*, 120, 24–37. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2014.05.004>
- Gherardi, L. A., & Sala, O. E. (2020). Global patterns and climatic controls of belowground net carbon fixation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117, 20038–20043. <https://doi.org/10.1073/pnas.2006715117>
- Göransson, H., Olde Venterink, H., & Bååth, E. (2011). Soil bacterial growth and nutrient limitation along a chronosequence from a glacier forefield. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(6), 1333–1340. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.03.006>
- Graz, Y., Di-Giovanni, C., Copard, Y., Elie, M., Faure, P., Laggoun Defarge, F., Lévêque, J., Michels, R., & Olivier, J. E. (2011). Occurrence of fossil organic matter in modern environments: Optical, geochemical and isotopic evidence. *Applied Geochemistry*, 26(8), 1302–1314. <https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2011.05.004>
- Gregorich, E. G., Gillespie, A. W., Beare, M. H., Curtin, D., Sanei, H., & Yanni, S. F. (2015). Evaluating biodegradability of soil organic matter by its thermal stability and chemical composition. *Soil Biology and Biochemistry*, 91, 182–191. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.08.032>
- Guelland, K., Hagedorn, F., Smittenberg, R. H., Göransson, H., Bernasconi, S. M., Hajdas, I., & Kretzschmar, R. (2013). Evolution of carbon fluxes during initial soil formation along the forefield of Damma glacier, Switzerland. *Biogeochemistry*, 113(1–3), 545–561. <https://doi.org/10.1007/s10533-012-9785-1>
- Handley, L. L., Austin, A. T., Stewart, G. R., Robinson, D., Scrimgeour, C. M., Raven, J. A., Heaton, T. H. E., & Schmidt, S. (1999). The ^{15}N natural abundance ($\delta^{15}\text{N}$) of ecosystem samples reflects measures of water availability. *Functional Plant Biology*, 26(2), 185. <https://doi.org/10.1071/PP98146>
- Harden, J. W., Mark, R. K., Sundquist, E. T., & Stallard, R. F. (1992). Dynamics of soil carbon during deglaciation of the laurentide ice sheet. *Science*, 258(5090), 1921–1924. <https://doi.org/10.1126/science.258.5090.1921>
- He, L., & Tang, Y. (2008). Soil development along primary succession sequences on moraines of Hailuoguo Glacier, Gongga Mountain, Sichuan, China. *CATENA*, 72(2), 259–269. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2007.05.010>
- Hock, R., Rasul, G., Adler, C., Cáceres, B., Gruber, S., Hirabayashi, Y., Jackson, M., Kääb, A., Kang, S., Kutuzov, S., Milner, A., Molau, U., Morin, S., Orlove, B., & Steltzer, H. (2019). High mountain areas. In H.-O. Pörtner, D. C. Roberts, V. Masson-Delmotte, P. Zhai, M. Tignor, E. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegria, M. Nicolai, A. Okem, J. Petzold, B. Ramas, & N. M. Weyer (Eds.). *IPCC special report on the ocean and cryosphere in a changing climate* (pp. 94). IPCC. (in press).
- Holland, E. A., Braswell, B. H., Lamarque, J.-F., Townsend, A., Sulzman, J., Müller, J.-F., Dentener, F., Brasseur, G., Levy, H., Penner, J. E., & Roelofs, G.-J. (1997). Variations in the predicted spatial distribution of atmospheric nitrogen deposition and their impact on carbon uptake by terrestrial ecosystems. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 102(D13), 15849–15866. <https://doi.org/10.1029/96JD03164>
- Jobbágy, E. G., & Jackson, R. B. (2000). The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 10(2), 423–436. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0423:TVDOSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0423:TVDOSO]2.0.CO;2)
- Johnson, E. A., & Miyanishi, K. (2008). Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters*, 11(5), 419–431. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01173.x>
- Karger, D. N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W., Zimmermann, N. E., Linder, H. P., & Kessler, M. (2017). Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, 4(1), 170122. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
- Kirkby, C. A., Kirkegaard, J. A., Richardson, A. E., Wade, L. J., Blanchard, C., & Batten, G. (2011). Stable soil organic matter: A comparison of C:N:P:S ratios in Australian and other world soils. *Geoderma*, 163(3–4), 197–208. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.04.010>
- Körner, C. (2003). *Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer Science&Business Media.
- Larocque, S. J., & Smith, D. J. (2003). Little Ice Age glacial activity in the Mt. Waddington area, British Columbia Coast Mountains, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 40(10), 1413–1436. <https://doi.org/10.1139/e03-053>
- Lehmann, M. F., Bernasconi, S. M., McKenzie, J. A., Barbieri, A., Simona, M., & Veronesi, M. (2004). Seasonal variation of the δC and δN of particulate and dissolved carbon and nitrogen in Lake Lugano: Constraints on biogeochemical cycling in a eutrophic lake. *Limnology and Oceanography*, 49(2), 415–429. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.2.0415>
- Lutfalla, S., Chenu, C., & Barré, P. (2014). Are chemical oxidation methods relevant to isolate a soil pool of centennial carbon? *Biogeochemistry*, 118(1–3), 135–139. <https://doi.org/10.1007/s10533-013-9910-9>
- Malone, E., Abbott, B., Klaar, M., Kidd, C., Sebilo, M., Milner, A., & Pinay, G. (2018). Decline in ecosystem $\delta^{13}\text{C}$ and mid-successional nitrogen loss in a two-century postglacial chronosequence. *Ecosystems*, 21(8), 1659–1675.
- Mavris, C., Egli, M., Plötze, M., Blum, J. D., Mirabella, A., Giaccari, D., & Haeberli, W. (2010). Initial stages of weathering and soil formation in the Morteratsch proglacial area (Upper Engadine, Switzerland). *Geoderma*, 155(3–4), 359–371. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2009.12.019>
- Medford, A. (2013). Holocene Glacial History of Renland, East Greenland Reconstructed From Lake Sediments. Electronic Theses and Dissertations.
- Menichetti, L., Houot, S., van Oort, F., Kätterer, T., Christensen, B. T., Chenu, C., Barré, P., Vasilyeva, N. A., & Ekblad, A. (2015). Increase in soil stable carbon isotope ratio relates to loss of organic carbon: Results from five long-term bare fallow experiments. *Oecologia*, 177(3), 811–821. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3114-4>
- Nakatsubo, T., Bekku, Y. S., Uchida, M., Muraoka, H., Kume, A., Ohtsuka, T., Masuzawa, T., Kanda, H., & Koizumi, H. (2005). Ecosystem development and carbon cycle on a glacier foreland in the high Arctic, Ålesund, Svalbard. *Journal of Plant Research*, 118(3), 173–179. <https://doi.org/10.1007/s10265-005-0211-9>
- Orgiazzi, A., Ballabio, C., Panagos, P., Jones, A., & Fernández-Ugalde, O. (2018). LUCAS Soil, the largest expandable soil dataset for Europe: A review. *European Journal of Soil Science*, 69(1), 140–153. <https://doi.org/10.1111/ejss.12499>

- Paul, E. A., & Clark, F. E. (1996). *Soil microbiology and biochemistry* (2nd ed). Academic Press.
- Pelfini, M., Leonelli, G., Trombino, L., Zerboni, A., Bollati, I., Merlini, A., Smiraglia, C., & Diolaiuti, G. (2014). New data on glacier fluctuations during the climatic transition at ~4,000 cal. Year BP from a buried log in the Forni Glacier forefield (Italian Alps). *Rendiconti Lincei*, 25(4), 427–437. <https://doi.org/10.1007/s12210-014-0346-5>
- Pfeffer, W. T., Arendt, A. A., Bliss, A., Bolch, T., Cogley, J. G., Gardner, A. S., Hagen, J.-O., Hock, R., Kaser, G., Kienholz, C., Miles, E. S., Moholdt, G., Mölg, N., Paul, F., Radić, V., Rastner, P., Raup, B. H., Rich, J., Sharp, M. J., & The Randolph Consortium. (2014). The Randolph Glacier Inventory: A globally complete inventory of glaciers. *Journal of Glaciology*, 60(221), 537–552. <https://doi.org/10.3189/2014JoG13J176>
- Plante, A. F., Beupré, S. R., Roberts, M. L., & Baisden, T. (2013). Distribution of radiocarbon ages in soil organic matter by thermal fractionation. *Radiocarbon*, 55(2), 1077–1083. <https://doi.org/10.1017/S0033822200058215>
- Poepplau, C., Barré, P., Cécillon, L., Baudin, F., & Sigurdsson, B. D. (2019). Changes in the Rock-Eval signature of soil organic carbon upon extreme soil warming and chemical oxidation—A comparison. *Geoderma*, 337, 181–190. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.09.025>
- R Core Team (2015). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- Rabatel, A. (2005). *Chronologie et interprétation paléoclimatique des fluctuations des glaciers dans les andes de bolivie (16°s) depuis le maximum du petit âge glaciaire (17eme siècle)*. Doctoral dissertation, Grenoble.
- Rabatel, A., Dedieu, J.-P., Thibert, E., Letréguilly, A., & Vincent, C. (2008). 25 years (1981–2005) of equilibrium-line altitude and mass-balance reconstruction on Glacier Blanc, French Alps, using remote-sensing methods and meteorological data. *Journal of Glaciology*, 54(185), 307–314. <https://doi.org/10.3189/002214308784886063>
- Rabatel, A., Jomelli, V., Naveau, P., Francou, B., & Grancher, D. (2005). Dating of Little Ice Age glacier fluctuations in the tropical Andes: Charquini glaciers, Bolivia, 16°S. *Comptes Rendus Geoscience*, 337(15), 1311–1322. <https://doi.org/10.1016/j.crte.2005.07.009>
- RGI Consortium. (2017). *Randolph glacier inventory – A dataset of global glacier outlines: Version 6.0: Technical report, global land ice measurements from space*. Digital Media.
- Richards, B. W. M., Benn, D. I., Owen, L. A., Rhodes, E. J., & Spencer, J. Q. (2000). Timing of late Quaternary glaciations south of Mount Everest in the Khumbu Himal, Nepal. *Geological Society of America Bulletin*, 112(10), 1621–1632. [https://doi.org/10.1130/0016-7606\(2000\)112<1621:TOLQGS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0016-7606(2000)112<1621:TOLQGS>2.0.CO;2)
- Saenger, A., Cécillon, L., Poulenard, J., Bureau, F., De Daniéli, S., Gonzalez, J.-M., & Brun, J.-J. (2015). Surveying the carbon pools of mountain soils: A comparison of physical fractionation and Rock-Eval pyrolysis. *Geoderma*, 241–242, 279–288. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.12.001>
- Sanderman, J., & Grandy, A. S. (2020). Ramped thermal analysis for isolating biologically meaningful soil organic matter fractions with distinct residence times. *SOIL*, 6(1), 131–144. <https://doi.org/10.5194/soil-6-131-2020>
- Sattin, S. R., Cleveland, C. C., Hood, E., Reed, S. C., King, A. J., Schmidt, S. K., Robeson, M. S., Ascarrunz, N., & Nemergut, D. R. (2009). Functional shifts in unvegetated, perhumid, recently-deglaciated soils do not correlate with shifts in soil bacterial community composition. *The Journal of Microbiology*, 47(6), 673–681. <https://doi.org/10.1007/s12275-009-0194-7>
- Schielzeth, H., & Forstmeier, W. (2009). Conclusions beyond support: Overconfident estimates in mixed models. *Behavioral Ecology*, 20(2), 416–420. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn145>
- Schlesinger, W. H. (1990). Evidence from chronosequence studies for a low carbon-storage potential of soils. *Nature*, 348(6298), 232–234. <https://doi.org/10.1038/348232a0>
- Schlesinger, W. H. (1995). An overview of the carbon cycle. *Soils and Global Change*, 25, 9–25.
- Schmidt, S. K., Reed, S. C., Nemergut, D. R., Stuart Grandy, A., Cleveland, C. C., Weintraub, M. N., Hill, A. W., Costello, E. K., Meyer, A. F., Neff, J. C., & Martin, A. M. (2008). The earliest stages of ecosystem succession in high-elevation (5000 metres above sea level), recently deglaciated soils. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1653), 2793–2802. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0808>
- Schulz, S., Brankatschk, R., Dümig, A., Kögel-Knabner, I., Schlöter, M., & Zeyer, J. (2013). The role of microorganisms at different stages of ecosystem development for soil formation. *Biogeochemistry*, 10(6), 3983–3996. <https://doi.org/10.5194/bg-10-3983-2013>
- Schurig, C., Smittenberg, R. H., Berger, J., Kraft, F., Woche, S. K., Goebel, M.-O., Heipieper, H. J., Miltner, A., & Kaestner, M. (2013). Microbial cell-envelope fragments and the formation of soil organic matter: A case study from a glacier forefield. *Biogeochemistry*, 113(1–3), 595–612. <https://doi.org/10.1007/s10533-012-9791-3>
- Schweizer, S. A., Hoeschen, C., Schlüter, S., Kögel-Knabner, I., & Mueller, C. W. (2018). Rapid soil formation after glacial retreat shaped by spatial patterns of organic matter accrual in microaggregates. *Global Change Biology*, 24(4), 1637–1650. <https://doi.org/10.1111/gcb.14014>
- Smiraglia, C., & Azzoni, R. S. (2015). The New Italian Glacier Inventory: A didactic tool for a better knowledge of the natural Alpine environment. *Journal of Research and Didactics in Geography*. <https://doi.org/10.4458/5196-08>
- Smith, J. U., Smith, P., Monaghan, R., & MacDonald, A. J. (2002). When is a measured soil organic matter fraction equivalent to a model pool? *European Journal of Soil Science*, 53(3), 405–416. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2002.00458.x>
- Smittenberg, R. H., Gierga, M., Göransson, H., Christl, I., Farinotti, D., & Bernasconi, S. M. (2012). Climate-sensitive ecosystem carbon dynamics along the soil chronosequence of the Damma glacier forefield, Switzerland. *Global Change Biology*, 18(6), 1941–1955. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02654.x>
- Soucémariadin, L., Cécillon, L., Chenu, C., Baudin, F., Nicolas, M., Girardin, C., & Barré, P. (2018). Is Rock-Eval 6 thermal analysis a good indicator of soil organic carbon lability? – A method-comparison study in forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 117, 108–116. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.10.025>
- Soucémariadin, L., Cécillon, L., Chenu, C., Baudin, F., Nicolas, M., Girardin, C., Delahaie, A., & Barré, P. (2019). Heterogeneity of the chemical composition and thermal stability of particulate organic matter in French forest soils. *Geoderma*, 342, 65–74. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.02.008>
- Stubbins, A., Hood, E., Raymond, P. A., Aiken, G. R., Sleighter, R. L., Hernes, P. J., Butman, D., Hatcher, P. G., Striegl, R. G., Schuster, P., Abdulla, H. A. N., Vermilyea, A. W., Scott, D. T., & Spencer, R. G. M. (2012). Anthropogenic aerosols as a source of ancient dissolved organic matter in glaciers. *Nature Geoscience*, 5(3), 198–201. <https://doi.org/10.1038/ngeo1403>
- Tielidze, L. G., Kumladze, R. M., Wheate, R. D., & Gamkrelidze, M. (2019). The Devdoraki Glacier Catastrophes, Georgian Caucasus. *Hungarian Geographical Bulletin*, 21–35. <https://doi.org/10.15201/hungeobull.68.1.2>
- Vinduškova, O., Sebag, D., Cailleau, G., Brus, J., & Frouz, J. (2015). Methodological comparison for quantitative analysis of fossil and recently derived carbon in mine soils with high content of aliphatic kerogen. *Organic Geochemistry*, 89–90, 14–22. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2015.10.001>
- Viscarra Rossel, R. A., Lee, J., Behrens, T., Luo, Z., Baldock, J., & Richards, A. (2019). Continental-scale soil carbon composition and vulnerability modulated by regional environmental controls. *Nature*

- Geoscience*, 12(7), 547–552. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0373-z>
- von Lützow, M., Kögel-Knabner, I., Ekschmitt, K., Flessa, H., Guggenberger, G., Matzner, E., & Marschner, B. (2007). SOM fractionation methods: Relevance to functional pools and to stabilization mechanisms. *Soil Biology and Biochemistry*, 39(9), 2183–2207. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.03.007>
- Walker, L. R., Wardle, D. A., Bardgett, R. D., & Clarkson, B. D. (2010). The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development: Chronosequences, succession and soil development. *Journal of Ecology*, 98(4), 725–736. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01664.x>
- Whiticar, M. J. (1996). Stable isotope geochemistry of coals, humic kerogens and related natural gases. *International Journal of Coal Geology*, 32(1–4), 191–215. [https://doi.org/10.1016/S0166-5162\(96\)00042-0](https://doi.org/10.1016/S0166-5162(96)00042-0)
- Wietrzyk, P., Rola, K., Osyczka, P., Nicia, P., Szymański, W., & Węgrzyn, M. (2018). The relationships between soil chemical properties and vegetation succession in the aspect of changes of distance from the glacier forehead and time elapsed after glacier retreat in the Irenebreen foreland (NW Svalbard). *Plant and Soil*, 428(1–2), 195–211. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3660-3>
- Yoshitake, S., Uchida, M., Iimura, Y., Ohtsuka, T., & Nakatsubo, T. (2018). Soil microbial succession along a chronosequence on a High Arctic glacier foreland, Ny-Ålesund, Svalbard: 10 years' change. *Polar Science*, 16, 59–67. <https://doi.org/10.1016/j.polar.2018.03.003>
- Yoshitake, S., Uchida, M., Koizumi, H., Kanda, H., & Nakatsubo, T. (2010). Production of biological soil crusts in the early stage of primary succession on a High Arctic glacier foreland. *New Phytologist*, 186(2), 451–460.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section.

How to cite this article: Khedim N, Cécillon L, Poulenard J, et al. Topsoil organic matter build-up in glacier forelands around the world. *Glob Change Biol*. 2021;27:1662–1677. <https://doi.org/10.1111/gcb.15496>

Synthèse du chapitre 2

En nous intéressant à des sols très récemment formés à la suite de retraits glaciaires, nous avons émis l'hypothèse d'un schéma commun d'évolution de la matière organique des sols lors des phases initiales de pédogénèse, où le temps serait le principal déterminant de la quantité et de la qualité biogéochimique de la matière organique nouvellement accumulée. Nos résultats, qui dépeignent ces dynamiques pour dix chronoséquences de retraits glaciaires en différents points du monde, confirment cette hypothèse (Figure 16).

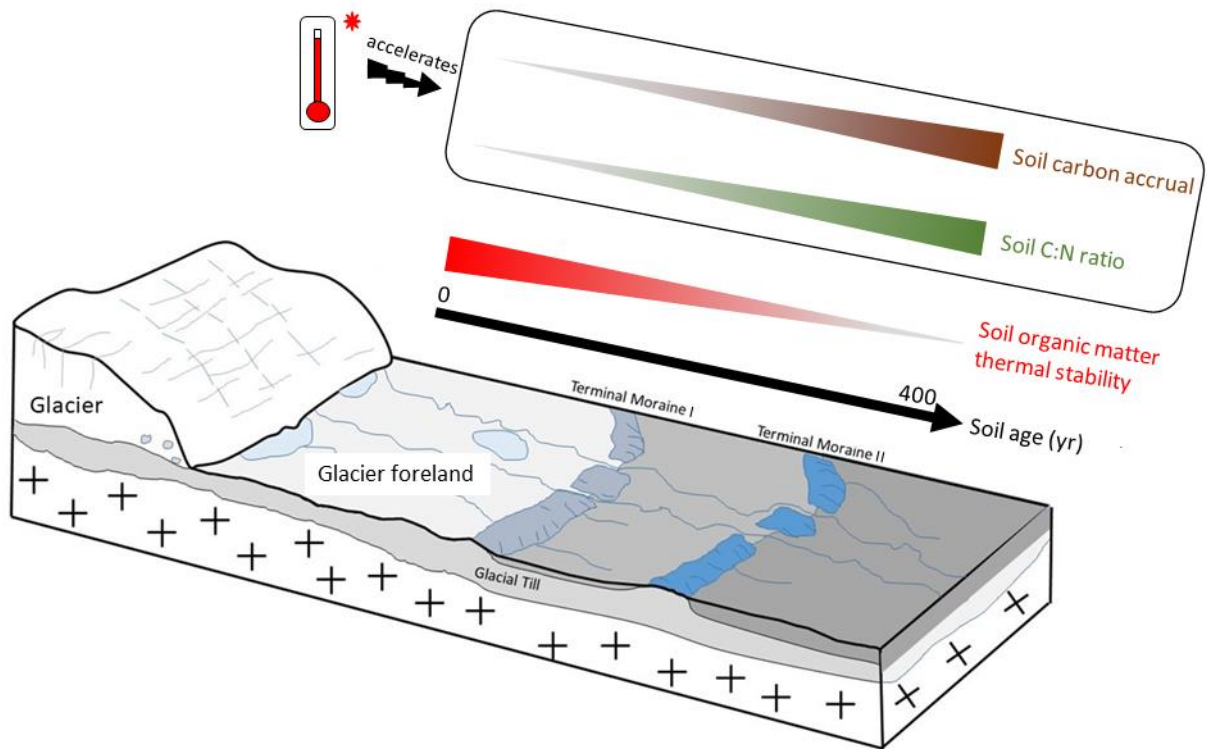


Figure 16 : Accumulation de matière organique durant les quatre-cent premières années de formation d'un sol de retrait glaciaire.

La dynamique de la matière organique des sols débute par une accumulation très rapide (Egli et al., 2012). Cette accumulation est liée à une colonisation rapide par les plantes, colonisation qui est elle-même grandement influencée par le climat (Burga et al., 2010). Ceci explique des vitesses d'accumulation de la matière organique plus rapides dans les écosystèmes les plus

chauds. Nous avons également noté la présence, au tout début de la formation d'un nouveau sol, de carbone organique très stable thermiquement, vraisemblablement hérité d'un apport éolien ou des cryoconites (Bardgett et al., 2007 ; Eckmeier et al., 2013). La biogéochimie de la matière organique nouvellement accumulée dans les sols, étant largement marquée par une empreinte de la végétation, indique que dans ces écosystèmes, l'initiation de la pédogenèse et de la constitution des premiers stocks de matière organique dépendent fortement d'un apport par les plantes. Cet apport est par ailleurs caractérisé par une stabilité biogéochimique relativement faible, comme nous l'indiquent les tendances générales à la diminution de la thermostabilité du carbone organique des horizons de sol de surface avec le temps. Il est intéressant de noter que ces tendances se vérifient sur l'ensemble des chronoséquences étudiées. En dehors du temps, les facteurs de formation des sols ne sont pas complètement constants entre les différentes chronoséquences, cela souligne l'importance de ce facteur dans la structuration à grande échelle des stocks de carbone organique des sols dans leurs premiers stades de formation.

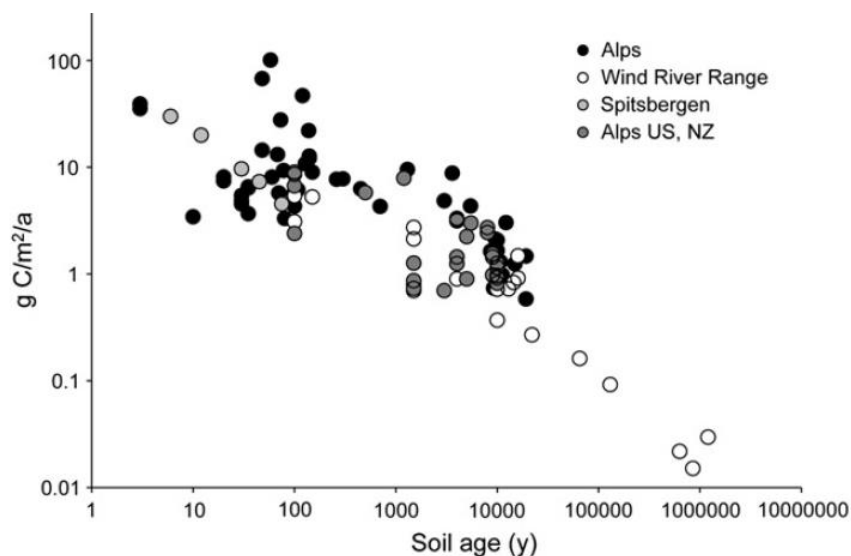


Figure 17 : Evolution des taux d'accumulation de carbone organique de sols de chronoséquences de retraits glaciaires (d'après Egli et al., 2012).

Après plusieurs années, les taux d'accumulation de matière organique dans les sols ralentissent, puis se stabilisent (Figure 17). Dans des sols des Alpes, Egli et al. (2012) observent

ainsi une valeur asymptotique du taux d'accumulation de carbone organique (comprise entre 20 et 25 kg C/m²/an) après 3 000 ans. Il est intéressant de noter que cette asymptote n'est pas similaire en différents points du monde. Dans la chaîne de Wind River (USA) l'asymptote est atteinte après 15 000 ans avec un taux d'accumulation plus faible (d'environ 15 kg C/m²/an), ce qui est imputé à un effet limitant de la sécheresse. Cela souligne le différentiel de potentiel de stockage de carbone organique dans les sols selon les écosystèmes, qui est, vraisemblablement grandement modulé par le climat (Egli et al., 2012).

Dans le chapitre suivant, nous tenterons de comprendre comme les facteurs environnementaux, et notamment le climat, structurent la variabilité qualitative et quantitative de la matière organique des sols de montagne à l'échelle du paysage.

CHAPITRE 3

Variabilités qualitative et quantitative de la matière organique des sols et importance de sa stabilisation environnementale en montagne



Anterne – ORCHAMP

Partie 1 : Les stocks de carbone organique dans les sols des Alpes françaises

A. Introduction

Les régions de montagnes sont soumises à de forts gradients environnementaux qui influencent la structuration des paysages et des écosystèmes (Barry, 1992). Ces sources de variation spatiale sont en grande partie conditionnées par le climat, si bien que l'altitude reproduit à l'échelle du paysage certains gradients et modèles qui reflètent la variation latitudinale (Rey Benayas et al., 2004). Si les connaissances portant sur l'effet de ce gradient climatique sur la végétation sont assez complètes (Choler, 2018 ; Körner, 2003), des lacunes apparaissent dans la compréhension de l'effet de ces gradients environnementaux sur la quantité de matière organique stockée dans les sols et sur sa nature biogéochimique (Canedoli et al., 2020). Il y a un intérêt à connaître la distribution et l'évolution de la matière organique du sol dans ce contexte (i) pour la connaissance du fonctionnement des écosystèmes de montagne et (ii) pour la connaissance plus fondamentale de l'effet du changement global sur la matière organique des sols et en particulier sur le carbone organique du sol, qui jusqu'à ce jour, reste sujet à débat (Crowther et al., 2016 ; van Gestel et al., 2018).

En considérant un large éventail de sols et de types de végétation dans différents biomes, Jobbagy et Jackson (2000) mettent en évidence que les teneurs totales de carbone organique du sol (SOC) sont positivement corrélées aux précipitations annuelles et à la teneur en argile, et qu'elles sont négativement corrélées aux températures annuelles. De la même manière, en compilant des données de plusieurs études, Amundson (2001) propose une équation empirique qui démontre la forte corrélation entre stocks de SOC, température moyenne annuelle de l'air et précipitations moyennes annuelles ($R^2 = 0.65$). A première vue, les écosystèmes de montagne, avec leur gradient climatique très marqué, sont des milieux parfaits pour observer ce lien entre le climat et le stockage du SOC. S'il existait un lien de causalité direct aussi évident entre la température moyenne et le stock de SOC comme peuvent le suggérer les études précédentes, nous nous attendrions à observer une

augmentation globale des stocks de SOC avec l'altitude. Jusqu'à une certaine altitude seuil, certains auteurs rapportent effectivement une augmentation des stocks de SOC avec l'altitude, de l'ordre de $3.1 \text{ t C. ha}^{-1} / 100 \text{ m}$ pour les sols de prairies et $4.5 \text{ t C. ha}^{-1} / 100 \text{ m}$ pour les sols de forêts (Sjögersten et al., 2011). Cette tendance générale est expliquée par la réduction progressive des taux de décomposition de la matière organique et par l'accumulation de résidus organiques partiellement non décomposés, induites par l'augmentation des précipitations et la diminution de la température le long des climatoséquences. Néanmoins, à partir d'un palier au-delà duquel la production de biomasse devient limitée par les conditions climatiques, cette relation disparaît (Bardgett, 2005 ; Bojko et al., 2017 ; Tableau 3). En Europe, des auteurs estiment que l'altitude seuil au-delà de laquelle cette relation disparaît se situe entre 1000 et 1500 m (Bojko et al., 2017 ; Djukic et al., 2010), et qu'elle se situe au niveau de la limite forêt-prairie d'après Bardgett (2005).

D'autres auteurs contredisent cette relation supposée entre l'altitude et le stock de SOC et observent des tendances opposées (Bangroo et al., 2017 ; Britton et al., 2011 ; Leifeld et al., 2009 ; Tableau 3). Dans des sols de prairie des Pyrénées entre 1800 - 2900 m, Garcia-Pausas et al. (2007) observent ainsi des stocks de SOC constants le long des gradients orientés au sud et une diminution des stocks avec l'altitude sur les versants nord. Ces résultats suggèrent que l'effet altitudinal est complexe, et incitent à entrevoir ces gradients à travers des grandeurs thermiques plutôt qu'au seul regard de l'altitude, qui peut se répercuter de différentes manières sur le pédoclimat d'un site (selon l'orientation, la latitude, l'ensoleillement, etc.). L'indice GDD, Growing degree-day qui correspond à la somme des températures moyennes journalières du sol supérieures à 1°C (ce seuil peut varier selon les études), est largement utilisé dans l'étude des dynamiques de la végétation en montagne pour décrire les conditions thermiques du sol pendant la période favorable à la croissance des plantes (Choler, 2018). Il pourrait offrir une intéressante clé de lecture pour décrire l'évolution de la matière organique des sols stockée le long de ces gradients et comprendre l'effet du climat, qui affecte donc le stockage de la matière organique des sols de montagne d'au moins deux manières : en contraignant l'activité microbienne de dégradation de la matière organique des sols et en imposant un étagement de la végétation et affectant de cette manière les apports de biomasse (qualité, quantité, origine).

Tableau 3 : Exemples d'études portant sur l'évolution des stocks de SOC le long de gradients d'altitude. D'autres résultats sont synthétisés par Sjögersten et al., 2011.

Référence	Altitude	Profondeur	Observation	Stock de SOC
Britton et al., 2011	620 – 900 m	profil complet	Aucune corrélation avec l'altitude mais avec l'humidité	[10 ; 47] kg/m ²
Bojko et al., 2017	400 – 1450 m	profil complet	Augmentation des stocks jusqu'à 1000 m puis diminution	[8 ; 20] kg/m ²
Djukic et al., 2010	900 – 1900 m	profil complet	Augmentation des stocks jusqu'à 1500 m puis diminution	[20 ; 40] kg/m ²
Garcia-Pausas et al., 2007	1900 – 2900 m	profil complet	Diminution des stocks au nord, et stocks stables au sud	[6 ; 30] kg/m ²
Bangroo et al., 2017	1800 – 2500 m	0 – 20 cm	Diminution des stocks	[7 ; 10] kg/m ²
Leifeld et al., 2009	800 – 2200 m	0 – 20 cm	Pas de corrélation avec l'altitude	[5 ; 10] kg/m ²

Certaines études mettent en évidence l'important rôle de la composition de la végétation sur le stockage du SOC dans les sols de montagne. Elle contrôle à la fois l'apport et la décomposition de la matière organique (Canedoli et al., 2020). Rey Benayas et al. (2004) présentent un modèle qui suggère un faible impact direct du climat sur les stocks, mais d'importants effets indirects du climat sur la composition de la végétation et sur les propriétés du sol qui affectent ensuite le stockage du SOC. Djukic et al. (2010) soulèvent également l'importance de l'effet de la qualité de la litière sur le stockage de la matière organique dans les sols de montagne. Mais encore une fois, les études ne sont pas unanimes sur le sujet. Par exemple, Burke et al. (1999) montrent dans une prairie d'altitude du Colorado une grande variabilité de la teneur en carbone organique des sols avec la topographie et associe relativement peu la variabilité observée avec les différentes espèces végétales présentes. Ces résultats interrogent sur l'importance de l'amplitude des gradients environnementaux considérés dans ce type d'étude et sur l'effet d'éventuels facteurs confondants qui pourraient masquer l'importance de certains paramètres sur le stockage du SOC.

D'autres auteurs soulèvent l'importance de la teneur en éléments grossiers du sol (EG) et de la profondeur, qui peuvent toutes deux être limitantes pour le stockage de SOC dans certains sols de montagne (Garcia-Pausas et al., 2007 ; Leifeld et al., 2005). L'impossibilité de prédire à large échelle ces deux paramètres représente un frein considérable pour parvenir à une modélisation fiable des stocks de SOC dans ces écosystèmes. Le substrat rocheux conditionne aussi fortement la capacité des sols à stocker du SOC. La composition minérale des sols influence leur texture, leur chimie et les processus d'altération qui impactent les taux d'accumulation de matière organique et sa persistance dans le sol (Budge et al., 2010 ; Garcia-Pausas et al., 2017 ; Saenger, 2013).

En conclusion, les effets combinés de multiples facteurs qui évoluent conjointement, tels que le climat, la végétation et la topographie, rendent difficile l'identification de leurs effets individuels sur le stockage du SOC dans les sols de montagne. Il est donc complexe de broser le tableau général de l'état des stocks de SOC en montagne et de ses dépendances. Nous relevons des incohérences et des incertitudes importantes dans les connaissances disponibles et nous notons un clair déficit d'approches globales, tenant compte de l'ensemble de la diversité des situations rencontrées en montagne. La majeure partie des travaux portant sur le carbone organique en montagne se concentre sur des gradients altitudinaux aux amplitudes environnementales limitées (Figure 18).

Pour mieux comprendre la distribution des stocks de carbone organique du sol en montagne et ses déterminants, nous nous sommes appuyés sur l'étude de dix-sept climatoséquences dispersées dans différentes zones des Alpes françaises et recouvrant une grande diversité de contextes environnementaux (régimes thermiques, roche mère, couvert végétal, etc. ; Figure 18). Nous analyserons la variabilité spatiale des stocks de SOC et chercherons à identifier les facteurs qui la sous-tendent. Nos hypothèses sont les suivantes :

- les stocks de SOC en montagne sont globalement surestimés du fait d'une mauvaise prise en compte de la pierrosité, qui explique une grande part de sa variabilité dans les sols ;
- les stocks de SOC augmentent le long des climatoséquences jusqu'à l'étage montagnard puis diminuent ;

- l'influence du climat sur les teneurs en carbone organique est indirecte et porte avant tout sur la pédogenèse, la composition de la végétation et la signature biogéochimique de la SOM ;
- la teneur en carbone organique et le stock de terre fine (TF) en surface et en profondeur des sols ne sont pas conditionnés par les mêmes facteurs.

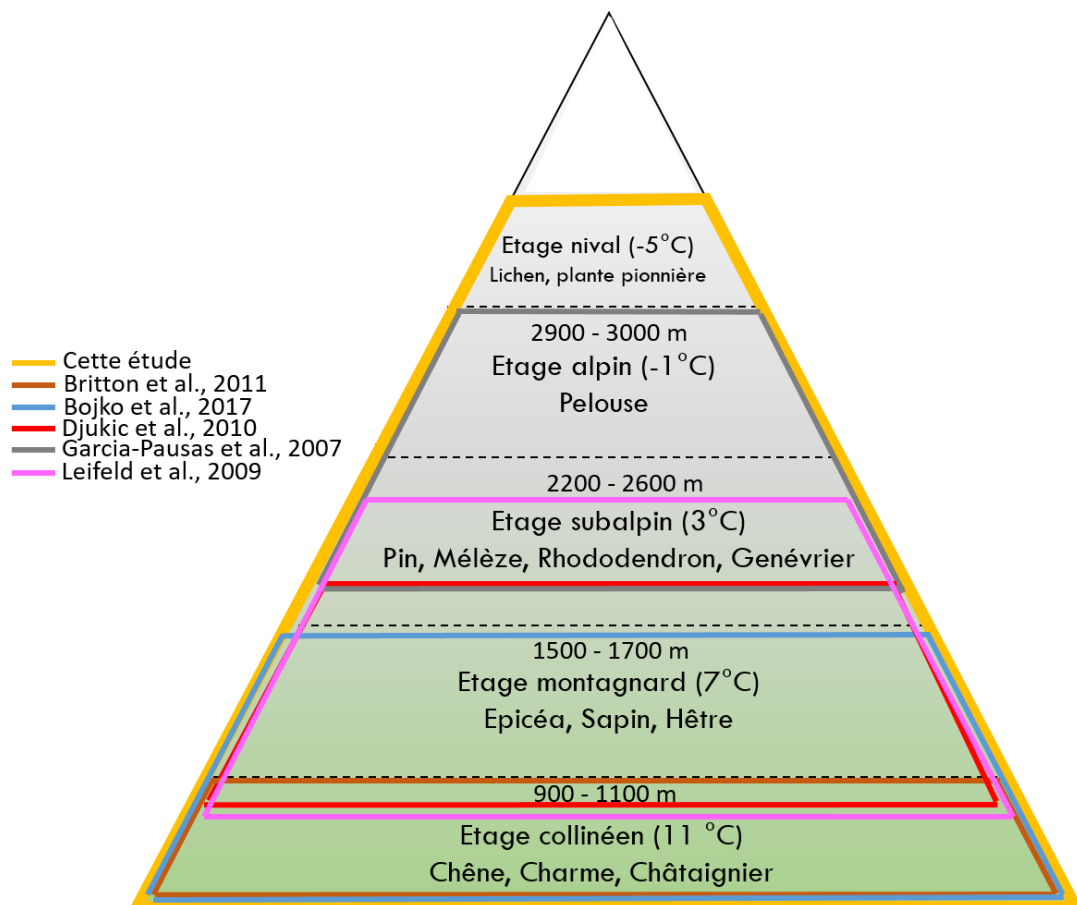


Figure 18 : Amplitudes des gradients environnementaux considérés dans cette étude et dans d'autres. Les altitudes ainsi que les températures moyennes sont données à titre indicatif et varient selon les versants.

B. Matériels & méthodes

1. Présentation du dispositif

Pour tenter de capturer au mieux la diversité des écosystèmes de montagne, cette thèse s'appuie sur l'observatoire long terme ORCHAMP (orchamp.osug.fr). Ce dispositif vise à étudier les socio-écosystèmes de montagne dans l'espace et le temps en entrecroisant les regards de plusieurs disciplines scientifiques, dont l'écologie, la climatologie, la botanique, etc. Bâti suivant un modèle à échelles spatiales emboîtées, l'observatoire est composé d'une trentaine de climatoséquences, elles-mêmes constituées de 4 à 8 placettes permanentes réparties environ tous les 200 m de dénivelé sur une gamme altitudinale variable (comprise entre 600 et 3100 m ; Figure 19). Le dispositif se déploie dans toutes les Alpes françaises (Figure 20) et couvre une multitude de conditions environnementales (climatique, pédologique, géologique, phytoécologique) qui permettent une bonne appréciation de la diversité qu'offrent ces milieux (Tableau 4).

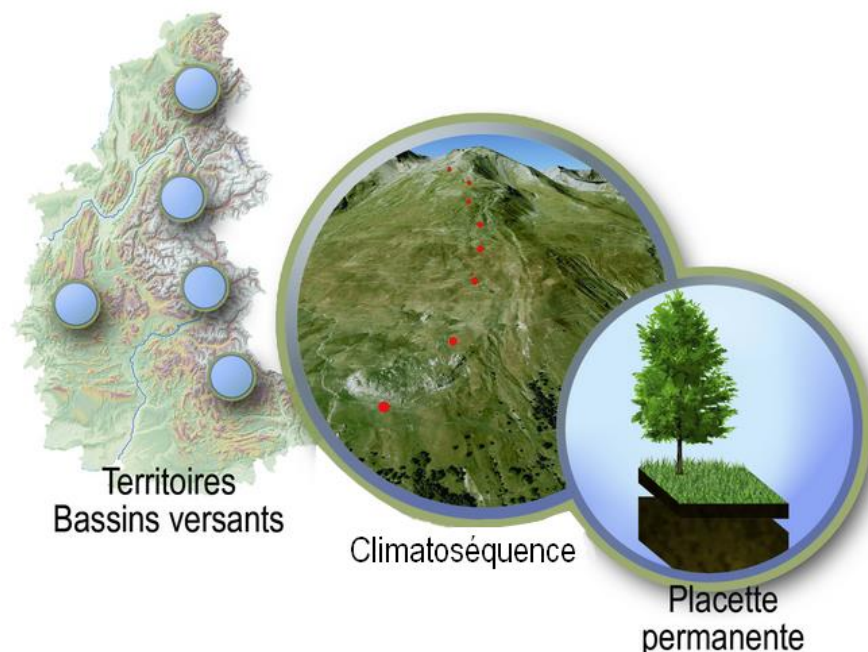


Figure 19 : Constitution du dispositif ORCHAMP (orchamp.osug.fr).

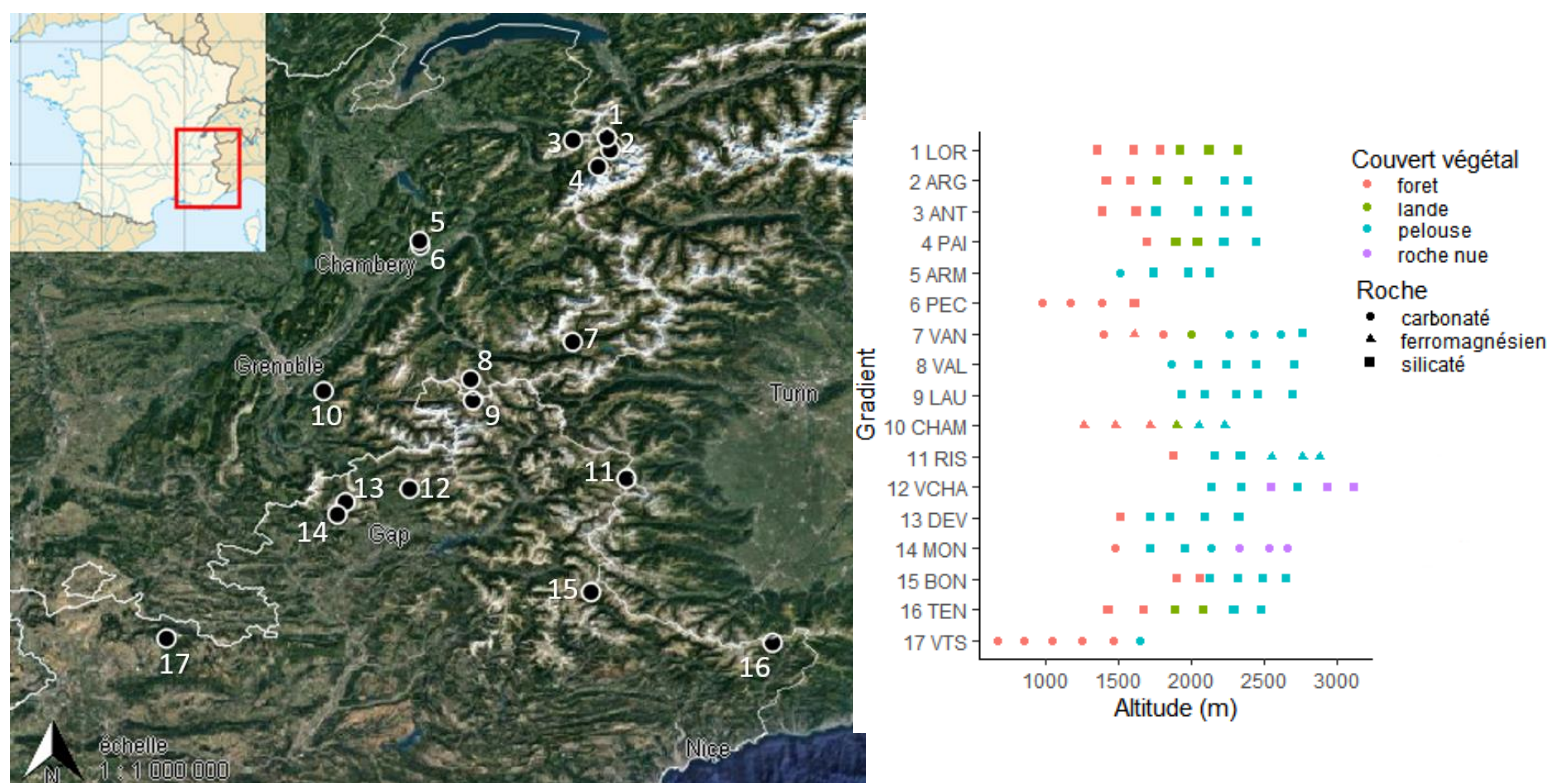


Figure 20 : Déploiement du dispositif ORCHAMP, l'observatoire spatio-temporel de la biodiversité et du fonctionnement des socio-écosystèmes de montagne dans les Alpes françaises. Seuls les 17 gradients altitudinaux sur lesquels s'appuient cette thèse sont figurés, ils constituent un ensemble de 97 placettes réparties sur une large gamme altitudinale de l'étage collinéen à l'étage nival.

Tableau 4 : Présentation des 17 gradients altitudinaux étudiés ci-après et de certaines de leurs caractéristiques.

Nom (code)	Long. (°)	Lat. (°)	Massif	Alt. min. (m)	Alt. max. (m)	Nb de placet-te	Substrat rocheux	Classification sol WRB	Couvert végétal
Loriaz (1 LOR)	6.92491	46.03100	Aiguilles rouges	1359	2324	6	Cristallin	Cambisol dystric / Hyperskeletic leptosol / Podzol	Forêt conifères / Lande
Argentière (2 ARG)	6.93761	45.98400	Mont-Blanc	1417	2392	6	Cristallin	Cambisol dystric / Podzol	Forêt conifères / Lande / Pelouse
Anterne (3 ANT)	6.79684	46.02009	Chablais	1392	2386	6	Schiste / Marne	Cambisol dystric / eutric / Podzol	Forêt conifères / Pelouse
Plan de l'aiguille (4 PAI)	6.89161	45.92027	Mont-Blanc	1695	2448	5	Cristallin	Hyperskeletic leptosol / Umbric leptosol	Forêt conifères / Lande / Pelouse
Armenaz (5 ARM)	6.22110	45.62340	Bauges	1509	2134	4	Calcaire / Marne	Cambisol eutric / dystric / Umbric leptosol	Pelouse
Pecloz (6 PEC)	6.21854	45.64075	Bauges	969	1613	4	Calcaire / Marne	Cambisol eutric	Forêt mixte / Forêt feuillus
Vanoise (7 VAN)	6.79577	45.26071	Vanoise	1397	2771	8	Calcschiste / Gypse	Cambisol eutric	Forêt conifères / Lande / Pelouse
Valloire (8 VAL)	6.41111	45.11951	Arves	1859	2710	5	Flysch gréseux	Cambisol eutric	Pelouse
Lautaret (9 LAU)	6.41918	45.04023	Arves	1934	2701	5	Flysch / grès / gypse	Cambisol dystric	Pelouse
Chamrousse (10 CHAM)	5.85668	45.07490	Belledonne	1260	2231	6	Cristallin / Schiste	Cambisol dystric / Umbric leptosol	Forêt conifères / Lande / Pelouse / Roche nue
Ristolas (11 RIS)	6.99889	44.74550	Queyras	1876	2884	6	Schiste	Cambisol dystric / Umbric leptosol	Forêt conifères / Pelouse
Chaillol (12 VCHA)	6.18065	44.70640	Ecrins	2141	3126	6	Cristallin	Cambisol eutric / dystric / Hyperskeletic leptosol	Pelouse / Roche nue
Dévoluy (13 DEV)	5.93942	44.65685	Dévoluy	1511	2329	5	Calcaire / Marne	Cambisol eutric / Umbric leptosol	Forêt conifères / Pelouse
Montmaur (14 MON)	5.90860	44.61001	Dévoluy	1474	2664	7	Calcaire / Marne	Rendzic leptosol / Umbric leptosol	Forêt feuillus / Forêt conifères / Pelouse / Roche nue
Bonnette (15 BON)	6.86501	44.31771	Mercantour	1900	2653	6	Grès d'annot	Cambisol eutric	Forêt conifères / Pelouse

Caramagne (16 TEN)	7.54963	44.12686	Mercant- our	1430	2481	6	Cristallin	Hyperskeletal leptosol / Cambisol dystric / Umbric leptosol	Forêt conifères / Lande / Pelouse
Ventoux (17 VTS)	5.26426	44.14272	Provence	664	1651	6	Calcaire	Rendzic leptosol / Cambisol eutric	Forêt mixte / Pelouse

2. Campagnes d'échantillonnage

Au cours des années 2016, 2017, 2018 et 2019, des campagnes d'échantillonnage se sont déroulées entre les mois de mai et d'octobre afin d'étudier, d'échantillonner et de décrire les profils pédologiques, depuis la surface jusqu'à la roche mère, de chacune des placettes précédemment citées (Tableau 4). Des fosses pédologiques de 1 m sur 1 m ont ainsi été excavées (Figure 22) et les horizons ainsi que les profils ont été décrits selon le "FAO guideline for soil description" et classés selon la Base de référence mondiale de ressources en sol (WRB, 2014). Nous avons répertorié six grands types de sols : des Cambisols dystric, Cambisols eutric, Hyperskeletal leptosol, Podzol, Rendzic leptosol, Umbric leptosol (Figure 21). Dans la mesure du possible, deux types d'échantillons de sol ont été prélevés sur chaque horizon pédologique. Le premier type d'échantillon, d'environ 500 g, a été utilisé pour les analyses biogéochimiques et de caractérisation des propriétés pédologiques de base (granulométrie, propriétés physico-chimiques). Le second type d'échantillon, composé de 3 réplicats, a été prélevé avec un cylindre de volume connu afin d'estimer la densité apparente (D_a) de l'horizon échantillonné. L'humus (H0) ainsi que la roche mère ont également été prélevés quand cela était possible.

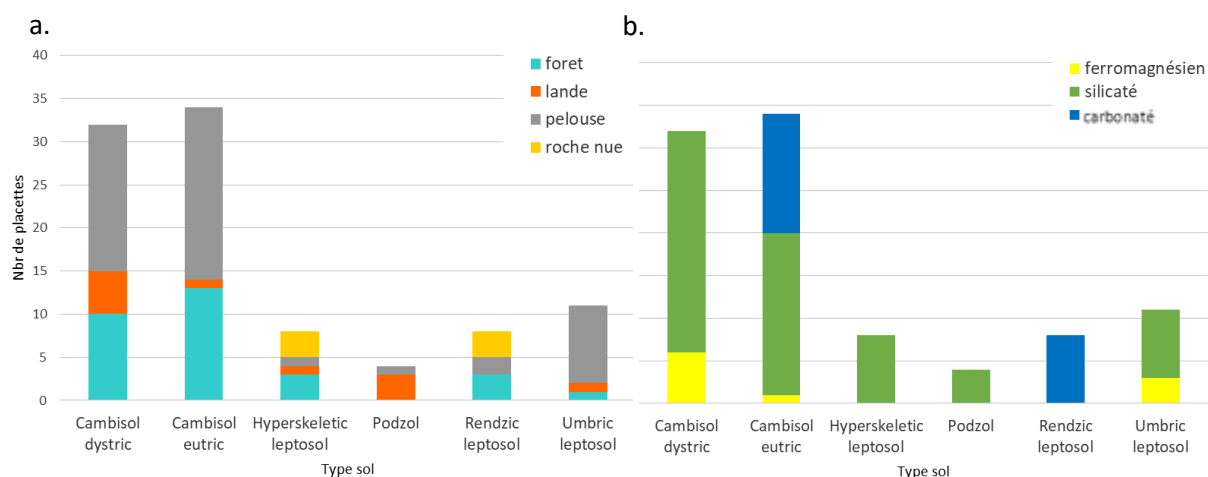


Figure 21 : Répartition des types de sols selon a. le type de couvert végétal et b. le type de substrat rocheux. Les Cambisols sont majoritaires et se retrouvent en particulier sur pelouse et sur roche cristalline acide (silicatée). Une surreprésentation des milieux de pelouse et des substrats silicatés est observée. Les catégories de couverts végétaux et de substrats rocheux sont définies ci-après.



Figure 22 : Planche photo de plusieurs fosses pédologiques décrites. a. Podzol de ANT2040, b. Cambisol hypereutric de PEC1375, c. Cambisol eutric de BON2140, d. Podzol de LOR2130, e. Umbric leptosol de RIS2770, f. Umbric leptosol de TEN2480, g. Cambisol Hypereutric de VAL1860, h. Cambisol calcaric de VAN2020 (codeplacetteALTITUDE)

3. Prétraitements & analyses physicochimiques

Le premier type d'échantillon de sol a été séché à l'air ambiant pendant plusieurs jours avant d'être tamisé à 2 mm. Conformément à la terminologie classiquement utilisée, la fraction inférieure à 2 mm est appelée Terre Fine (TF par la suite). Une partie de cette TF est utilisée pour l'analyse des paramètres physicochimiques de base. La granulométrie et le pH sont respectivement mesurés suivant les normes NF X 31-107 et NF ISO 10390. Les teneurs en SOC, en azote total (N_{tot}) et en phosphore Olsen (P) sont analysés selon les normes NF ISO 10694, NF ISO 13878, NF ISO 11263. La capacité d'échange cationique cobaltihexamine (CEC) et les cations échangeables sont dosés selon la norme NF X 31-130. Le taux de saturation (S/T) est calculé comme le rapport entre la somme des cations échangeables (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^{+} et Na^{+}) et

la CEC. L'autre partie de la TF est finement broyée au broyeur à disques en préparation des analyses de biogéochimie et de biochimie (voir partie 2).

Le deuxième type d'échantillon de sol, destiné à la mesure de la Da, a été séché à l'étuve à 105 °C pendant 24 h puis tamisé à 2 mm. La masse de sol de sec (m_{sol}) contenu dans le cylindre ainsi que la masse d'éléments grossiers supérieurs à 2 mm (m_{EG}) ont été mesurées. La formule appliquée pour le calcul de la Da ($g.cm^{-3}$) est la suivante (Eq. 1), avec V_{cyl} pour le volume du cylindre. Les Da des 3 réplicats ont été moyennées.

$$Da = (m_{sol} - m_{EG})/V_{cyl} \quad \text{Eq.1}$$

Les échantillons de roche mère prélevés à la base des profils ont été concassés et analysés par spectrométrie de fluorescence des rayons X (X-ray fluorescence, XRF) afin de mesurer la composition chimique des échantillons en éléments majeurs (Al_2O_3 , Na_2O , MgO , SiO_2 , K_2O , CaO , Fe_2O_3 ; protocole disponible en annexe 2). L'analyse XRF des roches a permis de regrouper les substrats en trois grandes catégories : (i) les roches carbonatées regroupant toutes les roches avec des teneurs en carbonates de calcium supérieures à 45 % (calcaire, calcshiste, marno-calcaire, dolomite...) catégorisées "substrat carbonaté", (ii) les roches cristallines acides constituées à plus de 45 % de dioxyde de silicium (granite, gneiss, micaschiste, quartzite, grès, etc.) regroupées dans la catégorie "substrat silicaté" et (iii) les roches cristallines basiques caractérisées par des teneurs en minéraux ferromagnésiens ($Fe_2O_3 + MgO$) supérieures à 20 % (péridotite, gabbro, serpentinite, amphibolite, etc.) regroupées dans la catégorie "substrat ferromagnésien".

4. Estimation des stocks et prise en compte de la pierrosité

A la description du profil pédologique, nous avons caractérisé visuellement la proportion totale d'éléments grossiers volumétrique (% P_{visu}) au sein de chaque horizon de sol ainsi que les types d'éléments grossiers rencontrés. En fonction de leur taille, ils ont été classés en 4 catégories : graviers (< 2 cm), cailloux (< 6 cm), pierres (< 20 cm) et blocs (≥ 20 cm). Pour simplifier les calculs suivants et en première approximation, nous considérons que chaque type d'élément grossier rencontré est présent en proportion équivalente par rapport aux autres au sein de chaque horizon (la proportion relative de ces 4 catégories n'a pas été estimée sur le terrain). A partir de ces éléments, une correction a été mise en place afin d'assurer une

bonne prise en compte de la pierrosité exclue de la mesure de Da . En effet, nous considérons que la mesure de Da au cylindre inclue la mesure des éléments grossiers de type cailloux et graviers, mais qu'elle ne tient pas compte des éléments plus massifs, de type pierre et bloc. Nous faisons l'hypothèse que cette sous-estimation de la pierrosité lors de l'estimation de la Da peut avoir des répercussions importantes sur les calculs de stocks de SOC des sols de montagnes, ceux-ci étant généralement riches en éléments grossiers massifs (Leifeld et al., 2005). Nous avons donc élaboré un indicateur de la proportion d'éléments grossiers ($igcpb1$) ignorée par la mesure de Da (i.e. si à la description de l'horizon, nous avons noté la présence de pierres et de graviers, nous avons ignoré la proportion des pierres, soit 50% de la pierrosité réelle par rapport à la mesure de Da au cylindre volumétrique, donc $igcpb1 = 0.5$). A partir de cet indicateur, nous avons mis en place un facteur de correction ($Fcor$) calculé selon Eq. 2.

$$Fcor = 1 - (\% \frac{Pvisu}{100} * igcpb1) \quad \text{Eq.2}$$

La densité apparente corrigée (DaC ; $g.cm^{-3}$) par la pierrosité totale a ensuite été calculée selon Eq. 3. L'ensemble de ce protocole est résumé en figure 23.

$$DaC = Da * Fcor \quad \text{Eq. 3}$$

Dans certains cas de figure, la Da des horizons de sol n'était pas disponible :

(I) Dans les cas où la Da de l'horizon n'avait pas pu être mesurée, à cause d'une trop forte pierrosité pour rendre l'utilisation du cylindre volumétrique possible, mais que la Da de l'horizon supérieur (horizon de référence) avait pu être mesurée sur le même profil, nous avons reporté cette valeur. Dans le cas de profils présentant des superpositions de sols témoins de plusieurs pédogenèses successives sur des matériaux mis en place à différentes périodes (sols avec paléosols enterrés), nous avons reporté les valeurs de Da de l'horizon dont la nature se rapproche le plus de l'horizon sans mesure de Da (horizon de référence). Pour corriger ces valeurs de Da en fonction de la pierrosité, nous avons établi un indicateur ($igcpb2$) de la proportion d'éléments grossiers de l'horizon étudié non prise en compte dans la Da de l'horizon de référence. Pour cela, nous considérons que la pierrosité de l'horizon étudié n'est pas prise en compte dans la mesure de Da de l'horizon de référence, excepté pour les fractions de cailloux et de graviers mesurées dans l'horizon de référence.

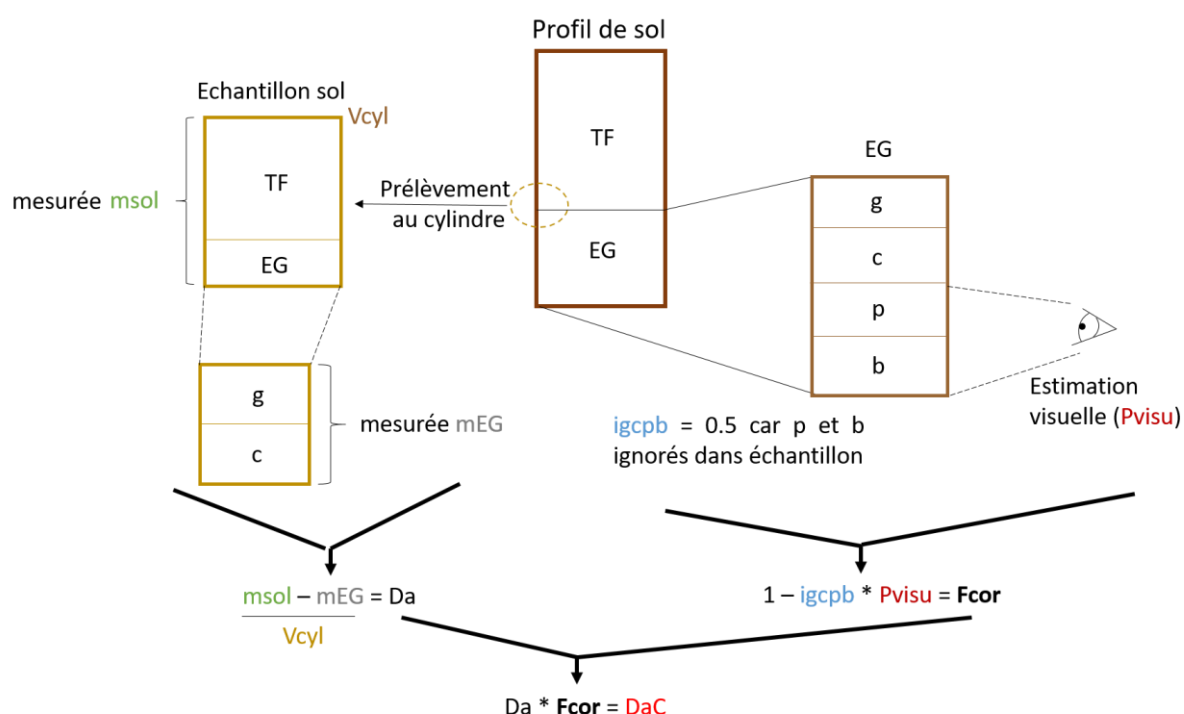


Figure 23 : Schématisation du calcul de la densité apparente et de sa correction par la pierrosité visuelle. Avec TF : terre fine, EG : élément grossier, g : gravier, c : cailloux, p : pierre, b : bloc, msol : masse de sol sec, Vcyl : volume cylindre, mEG : masse d'EG, Da : densité apparente, Pvisu : pierrosité visuelle, igcpb : proportion d'EG ignorée dans l'échantillon, Fcor : facteur de correction, DaC : densité apparente corrigée.

Nous avons donc retranché à 100 % les proportions de graviers et/ou cailloux éventuels rencontrés dans l'horizon de référence, en les pondérant par la pierrosité visuelle de l'horizon de référence (*i.e.* si l'horizon étudié contenait des graviers, mais pas de cailloux et que l'horizon de référence contenait des graviers, des cailloux, des pierres et des blocs avec une estimation visuelle totale de 15 % d'éléments grossiers, alors $igcpb2 = 1 - 0.25 * 0.15$, en considérant que chaque type d'éléments grossiers était présent en proportion équivalente au sein de l'horizon). A partir de l'indicateur $igcpb2$, le facteur de correction ($Fcor$) ainsi que la densité apparente corrigée (DaC) de l'horizon ont été calculés de la même manière que précédemment en remplaçant $igcpb1$ par $igcpb2$ (Eq. 2 et 3).

(II) Dans le cas où nous avons pu échantillonner les horizons pour la mesure de Da avec le cylindre, mais que ces échantillons ont été perdu (cas de Armenaz 1750), la valeur de Da de

l'horizon 1 a été estimé en moyennant les Da des horizons 1 des profils du même gradient altitudinal. Les Da des horizons inférieurs ont été traités suivant le cas (I) présenté ci-dessus et ont été corrigés avec l'indicateur *igcbp2*. Les valeurs de F_{cor} et DaC ont ensuite été calculées comme précédemment (Eq. 2 et 3).

(III) Dans les cas où le manipulateur avait oublié d'échantillonner les horizons de l'ensemble du profil et sachant que les horizons inférieurs étaient très riches en éléments grossiers (cas du gradient Ventoux), nous avons utilisé pour l'estimation de la Da des horizons de surface une donnée issue d'une communication personnelle (projet GNB-sol : gnb.inrae.fr ; mesure de Da à l'eau réalisée sur des horizons inférieurs à 30 cm de la même zone géographique). Pour les horizons inférieurs, nous avons reporté la valeur de Da minimale rencontrée dans le jeu de données. L'ensemble des Da de ce gradient ont été corrigées avec l'indicateur *igcpb1*. Les valeurs de F_{cor} et DaC ont ensuite été calculées comme précédemment (Eq. 2 et 3).

(IV) Dans les cas où l'ensemble du profil était trop riche en éléments grossiers pour permettre au manipulateur d'utiliser le cylindre (cas de Chaillol 2510, Chaillol 3160, Loriaz 1375 et Loriaz 1592), la valeur minimale de Da du jeu de données a été systématiquement reportée. Elle a ensuite été corrigée avec l'indicateur *igcpb1*. Les valeurs de F_{cor} et DaC ont ensuite été calculées comme précédemment (Eq. 2 et 3).

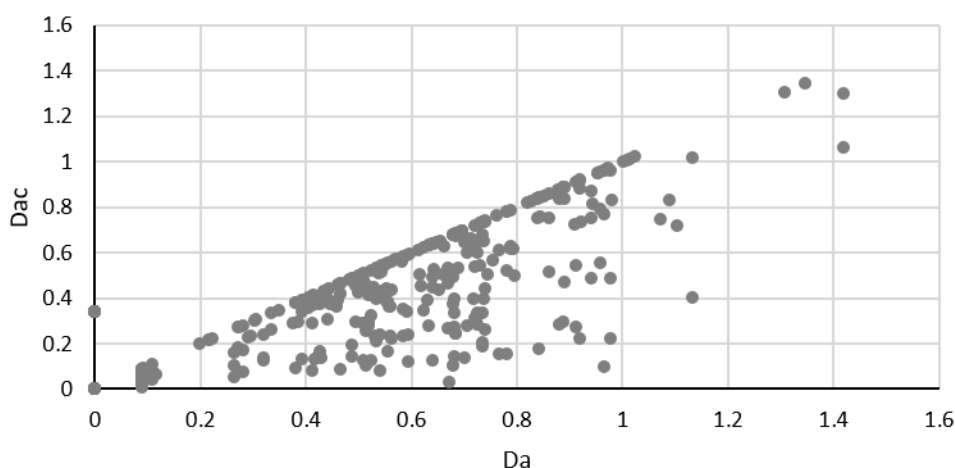


Figure 24 : Evolution de la densité apparente corrigée (DaC ; $g.cm^{-3}$) en fonction de la densité apparente non corrigée (Da ; $g.cm^{-3}$).

La figure 24 met en évidence l'ampleur de la correction mise en place, avec des D_a parfois corrigées à plus de 90 %. Ceci souligne l'importance de l'enjeu d'une bonne prise en compte de la pierrosité dans la mesure et le calcul de la densité apparente d'un sol. L'utilisation de fonction de pédotransfert pose d'autant plus question ici, puisque ces outils s'affranchissent complètement des éléments grossiers supérieurs à 2 mm (Hollis et al., 2011), ce qui questionne sur la fiabilité de certains calculs de stocks de SOC en montagne (Bojko et al., 2017 ; Canedoli et al., 2020). Cela est d'autant plus discutable lorsque l'on sait que ces fonctions sont calibrées sur des sols de plaines, et que les D_a des sols de montagne sont généralement très faibles (ici en moyenne de 0.45 g.cm^{-3} et globalement inférieures à 1.2 g.cm^{-3} selon Leifeld et al., 2009), en comparaison de valeurs classiquement mesurées (comprises entre 1 et 2 g.cm^{-3} pour la majorité des sols selon Duchaufour et al., 2018 ; en moyenne de 1.27 g.cm^{-3} sur 1545 sols à travers l'Europe selon Hollis et al., 2011).

Notre propre procédure souffrant elle aussi de limitations dues aux estimations visuelles et donc à des corrections parfois approximatives, nous avons associé à chaque valeur de densité apparente corrigée (D_aC) un niveau de confiance :

- Rouge (confiance faible) : valeurs de D_a non mesurée et/ou $F_{cor} < 0.5$
- Orange (confiance intermédiaire) : $0.7 < F_{cor} < 0.9$
- Jaune (confiance élevée) : $0.9 < F_{cor} < 0.99$
- Verte (confiance très élevée) : $F_{cor} > 0.99$

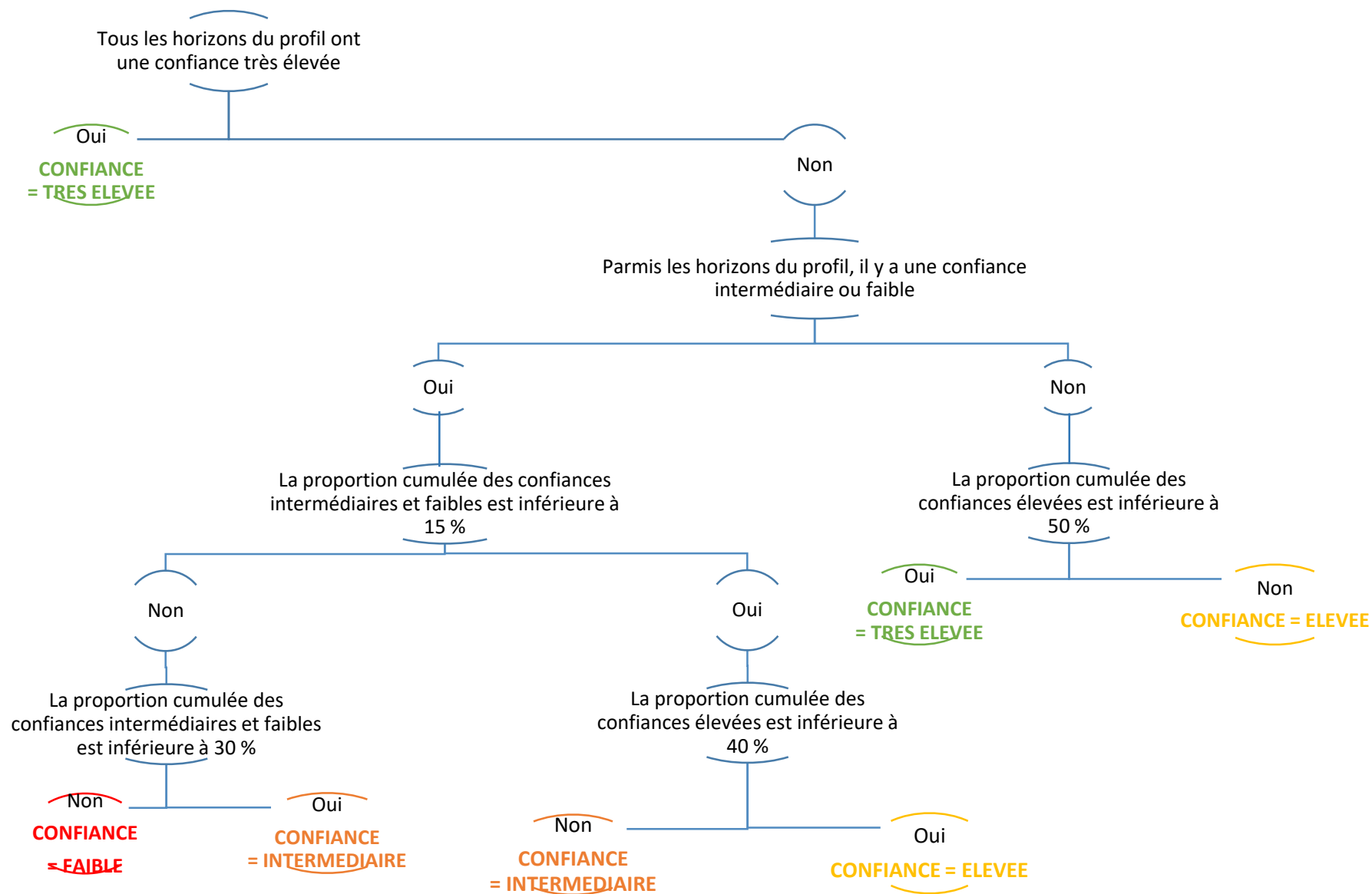
A partir des valeurs de D_aC (kg/m^3), de l'épaisseur des horizons (e en cm) et des teneurs en carbone organique (g/kg) estimées par analyse élémentaire, nous avons calculé les stocks (kg/m^2 sur une certaine profondeur) de SOC pour chaque horizon suivant Eq. 4 (dans les cas exceptionnels où la mesure de la concentration en carbone organique par analyse élémentaire était indisponible, nous avons reporté la valeur de carbone organique estimée par analyse thermique Rock-Eval). Les stocks de terre fine (TF) (en kg/m^2 sur une certaine profondeur), ont été calculés selon Eq. 5. Plus ce stock est élevé et moins la pierrosité du sol est importante et/ou plus l'épaisseur de l'horizon est importante. Dans les sols, nous pouvons supposer que le stock de TF est positivement corrélé à la réserve nutritive et hydrique puisqu'il quantifie les agrégats qui interviennent dans les interactions organo-minérales. Par extension, la TF peut

être perçue comme le support du stockage du SOC, en terme notamment de potentiel de stabilisation par interactions organo-minérales et de disponibilité physique.

$$\text{Stock SOC} = \text{SOC} * e * \text{DaC} / 100 \quad \text{Eq. 4}$$

$$\text{Stock TF} = e * \text{DaC} * 10 \quad \text{Eq. 5}$$

Nous avons reporté les niveaux de confiance des valeurs de *DaC* aux estimations de stocks de chaque horizon. Les stocks totaux ont été calculés sur différentes couches de profondeur en cumulant les stocks des différents horizons. Nous avons ainsi estimé les stocks sur 0-10 cm, 0-30 cm, 0-50 cm, 30-50cm et sur la profondeur totale du profil (t/ha sur une certaine profondeur). Au sein de chaque profil de sol, nous avons estimé la proportion que représentait le stock de chaque horizon par rapport au stock total du profil, sur 50 cm, 30 cm et 10 cm. A partir de ces informations et des niveaux de confiance considérés pour chaque horizon, nous avons mis en place une classification des stocks totaux selon leur niveau de confiance : rouge (confiance faible), orange (confiance intermédiaire), jaune (confiance élevée) et vert (confiance très élevée). La classification du niveau de confiance des stocks totaux suit la procédure suivante :



5. Extraction des données explicatives

En collaboration avec le consortium ORCHAMP, ce travail sollicite des données de caractérisation environnementale issues d'études analogues réalisées sur les mêmes placettes. Il s'appuie également sur des cartographies du territoire français réalisée par différents organismes.

(I) Les données météorologiques, utilisées pour caractériser le pédoclimat de chaque placette, ont été extraites des réanalyses S2M développées par Météo France pour les Alpes françaises (Durand et al., 2009 ; Vernay et al., 2019 ; Vionnet et al., 2012). Les figures 25a, b, et c illustrent la spatialisation des simulations basées, entre autres, sur l'altitude (tranches de 300 m). En montagne et en particulier dans les écosystèmes prairiaux, la présence de couverture neigeuse est le principal facteur de variation interannuelle de productivité primaire, car il dicte la durée des saisons de croissance de la végétation (Choler, 2015). Il est essentiel de prendre en compte cette originalité par rapport aux écosystèmes de plaine dans l'élaboration d'indicateurs météo. De fait, sur la période 1997-2017, plusieurs variables annuelles ont été moyennées :

- le Growing Degree Days (GDD ; °C), qui informe sur les conditions thermiques du sol au cours de la période de développement de la végétation, correspond à la somme des températures moyennes journalières du sol supérieures à 1 °C (Figure 25a). La moyenne quotidienne (T_{mean}) des valeurs horaires de la température du sol est calculée selon Eq. 6 puis la somme des températures moyennes supérieures à 1°C (GDD) est calculée selon Eq. 7. Avec T_{min} : température quotidienne horaire minimale, T_{max} : température quotidienne horaire maximale.

$$T_{mean} = 0.5 * (T_{min} + T_{max}) \quad \text{Eq. 6}$$

$$GDD = \sum_i T_{mean_i} \quad \text{avec } T_{mean_i} = 0 \text{ si } T_{mean_i} < 1^\circ\text{C} \quad \text{Eq. 7}$$

- le Growing Season Length (GSL ; nbr), qui renseigne sur la longueur de la période de développement de la végétation, correspond au nombre annuel de jours dont les degrés journaliers moyens sont supérieurs à 1 °C.

- la précipitation cumulée (RainF ; mm), correspond à la somme annuelle cumulée des précipitations liquides journalières des jours dont les degrés journaliers moyens sont supérieurs à 1 °C (Figure 25b).

- l'évapotranspiration (ETP ; mm), correspond à la somme annuelle cumulée de l'évapotranspiration journalière des jours dont les degrés journaliers moyens sont supérieurs à 1 °C (Figure 25c).

(II) La somme des indices de végétation normalisés (NDVI) pendant la saison de croissance est utilisée comme un proxy de la productivité primaire aérienne. Il a été extrait des produits de réflectance de surface MOD09A1 et MOD09Q1 correspondant à la tuile h18.v4 (40-50 N, 0-15.6 E) du Land Processes Distributed Active Archive Center (<ftp://e4ftl01.cr.usgs.gov>) couvrant la période 2000-2020. La réflectance de la surface dans le rouge (RED) et le proche infrarouge (NIR) a été utilisée pour calculer un NDVI à 250 m selon Eq. 8. La valeur intégrée dans le temps du NDVI a ensuite été calculée en prenant un seuil de 0.2 pour estimer NDVlint. La figure 25d illustre la corrélation négative existant entre le NDVlint et l'altitude. Plus les écosystèmes sont situés en altitude et exposés à un climat froid et à une saison de développement de la végétation courte, moins la productivité primaire aérienne est importante, bien que la discontinuité forêt/prairie y contribue également.

$$NDVI = (NIR - RED) / (NIR + RED) \quad \text{Eq. 8}$$

(III) Les données de végétation utilisées pour ce travail sont de trois types. Le premier est une donnée renseignant sur la composition de la végétation mesurée par l'abondance relative des espèces le long d'une ligne de lecture (<https://orchamp.osug.fr/ProtocoleVeget>). A partir de ces relevés, une analyse multidimensionnelle non-métrique (Nonmetric Multidimensional Scaling ; NMDS) a été réalisée afin de réduire le tableau sites x espèces à 2 dimensions. Le second type de donnée utilisé pour décrire la végétation est un indicateur de densité de la couverture arborée (*Tree cover*) issu du produit Tree Cover Density 2018 du Copernicus land portal (<https://land.copernicus.eu>). Le troisième type de donnée est une classification en grand type d'habitat basée sur les observations du terrain : forêt (feuillus, conifères confondus), prairie (milieu ouvert incluant tous les types de pelouses), lande (milieu ouvert caractérisé par la présence d'Ericacées et autres arbustes) ou roche nue (milieu ouvert avec substrat rocheux à l'affleurement et tapis végétal morcelé et ras).

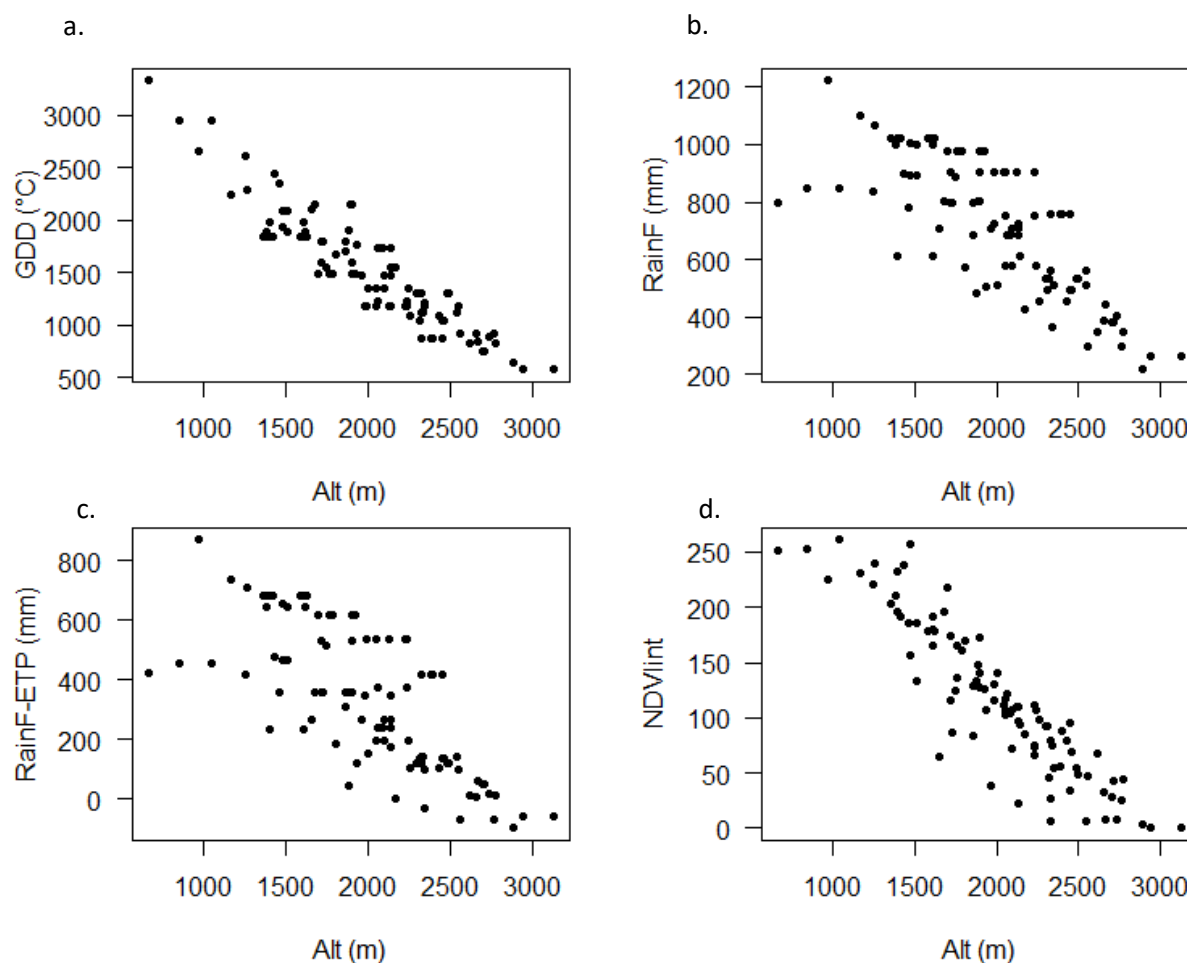


Figure 25 : Evolution, en fonction de l'altitude, des indices a. GDD, b. RainF, c. RainF-ETP et d. NDVIint. Un fort gradient thermique se présente sur l'intégralité de la gamme altitudinale, porté par le froid d'une part et par la réduction de la saison de développement de la végétation d'autre part ($T_{\text{mean}} > 1^{\circ}\text{C}$). Un gradient hydrique est également présent puisqu'une diminution de RainF et du rapport RainF-ETP est observée, ce qui peut être mis en relation avec la réduction de la saison propice au développement de la végétation en altitude. La diminution du NDVIint implique quant à elle une réduction de la productivité primaire aérienne avec le froid et avec la réduction de la saison de développement de la végétation.

(IV) Les données de géomorphologie (altitude, orientation, pente) ont été extraites du MNT de surface à 25 m de l'IGN. La DAH (Anisotropic Diurnal Heat ; Böhner and Antonić, 2009) a été calculée selon Eq. 7, avec α_{max} pour l'orientation avec le surplus de chaleur total maximal (212°), α pour l'orientation (°) et β pour l'angle de la pente. Une constante + 1 a été ajoutée pour permettre la transformation des données en logarithme. La DAH permet d'estimer la distribution asymétrique du rayonnement solaire selon la pente et l'orientation du versant.

$$DAH = \cos(\alpha_{max} - \alpha) * \arctan(\beta) \quad \text{Eq. 7}$$

Le TWI (Topographic Wetness Index) et le TPI à 100 m (Topographic Position Index) ont été extrait sur le même MNT et indiquent respectivement les conditions potentielles d'humidité du sol (Beven et Kirkby, 1978 ; Sorensen et al., 2006) et la morphologie de surface (Tagil and Jenness, 2008).

6. Agrégation des données

L'échantillonnage par horizon pédologique réalisé dans cette étude présente l'avantage d'assurer une caractérisation fiable et précise par couche morphologique homogène. Néanmoins, du fait des variations de profondeur, ce mode d'échantillonnage empêche les comparaisons intersites des paramètres mesurés sur chaque horizon. Les paramètres physico-chimiques du sol sont, en effet, fortement corrélés à la profondeur (Duchaufour et al., 2008). Afin de contourner cette difficulté, nous avons procédé à une uniformisation des paramètres physico-chimiques en les agrégeant en 5 couches homogènes de profondeur pour l'ensemble des profils de sols étudiés : 0-10 cm, 0-30 cm, 0-50 cm, 30-50 cm et de 0 cm à la fin du profil. Pour ce faire, nous nous sommes appuyés sur le travail de Kanari et al. (2021) qui a démontré que la caractérisation Rock-Eval® d'une couche de profondeur peut être déduite des caractéristiques de ses sous-couches. En émettant l'hypothèse que cette constatation peut être étendue à l'ensemble des paramètres physico-chimiques du sol, l'agrégation des variables a été réalisée selon Eq. 8 avec $P_{hz 1}$: paramètre de l'horizon 1, f_i = proportion de TF dans l'horizon par rapport au stock de TF de la couche de profondeur considérée. Dans le cas où le paramètre était un ratio, l'agrégation a été réalisée sur la base de leur équation de définition (cas pour S/T) comme pour l'exemple présenté en Eq. 9.

$$P_{agrégé} = P_{hz 1} * f_i + P_{hz 2} * (1 - f_i) \quad \text{Eq. 8}$$

$$\frac{S}{T} \text{ agrégé} = \frac{S_{hz 1} * fi + S_{hz 2} * (1-fi)}{T_{hz 1} * fi + T_{hz 2} * (1-fi)} \quad \text{Eq. 9}$$

7. Analyses statistiques

a. Visualisation des données

Pour visualiser de manière continue l'évolution des variables le long des gradients environnementaux (altitude, GDD), la régression locale (Loess) a été utilisée pour tracer des courbes lissées (span = 0.5) ajustées aux nuages de points avec une bande de confiance à 95 %.

Les placettes ont été classées selon quatre critères en différentes catégories :

(I) Une classification est basée sur l'orientation de la placette : Nord ($315^\circ < \text{orientation} < 45^\circ$; $n = 14$), Sud ($225^\circ < \text{orientation} < 135^\circ$; $n = 32$), Est ($135^\circ < \text{orientation} < 45^\circ$; $n = 24$), Ouest ($225^\circ < \text{orientation} < 315^\circ$; $n = 27$).

(II) Une classification est basée sur le grand type de couvert rencontré : forêt ($n = 30$), pelouse ($n = 50$), lande ($n = 11$) et roche nue ($n = 6$).

(III) Une classification est basée sur le grand type de substrat rocheux : silicaté ($\text{SiO}_2 > 45\%$, $n = 65$), ferromagnésien ($\text{Fe}_2\text{O}_3 + \text{MgO} > 20\%$, $n = 10$), carbonaté ($\text{CaO} > 45\%$, $n = 22$).

(IV) Et en enfin, une classification est centrée sur la classe altitudinale de chaque placette (figure 26) : 600-1100 m (étage collinéen, $n = 4$), 1100-1500 m (étage montagnard, $n = 12$), 1500-2000 m (étage subalpin, $n = 31$), 2000-2500 m (étage alpin, $n = 36$), 2500-3200 m (étage nival, $n = 14$).

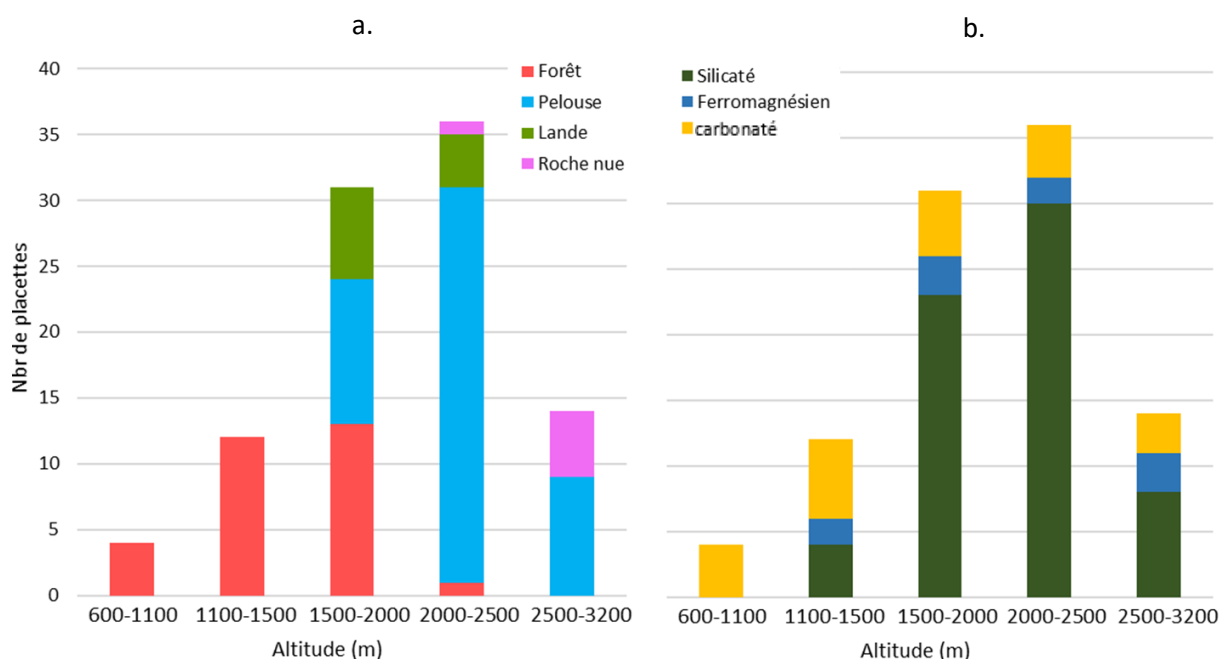


Figure 26 : Composition des catégories altitudinales en termes a. de couvert végétal et b. et de grand type de substrat rocheux. La dernière placette forestière se situe à 2100 m, en dehors de cela, la zone au-dessus de 2000 m est caractérisée par des milieux ouverts essentiellement prairiaux. A l'inverse, les étages collinéens et montagnards sont caractérisés par des couverts uniformément forestiers.

Les quantités de carbone organique et de TF des différentes couches de profondeur selon les différentes catégories ont été comparées par analyse de variance (ANOVA) multifacteurs avec un effet aléatoire sur le gradient altitudinal. L'hypothèse de normalité des données et des résidus a été vérifiée par un test de Shapiro et l'homogénéité des variances a été vérifiée par un test de Levene. Dans certains cas, l'hypothèse de normalité n'était pas vérifiée. Si cela améliorait la normalité, les données ont été transformées en racine carrée (cas de stock SOC 30-50 cm, stock TF 0 cm-complet, stock TF 30-50 cm, teneur en SOC 0 cm-complet, teneur en SOC 0-30 cm, teneur en SOC 30-50 cm, teneur en SOC 0-10 cm). Les interactions entre les facteurs ont été vérifiées, puis les comparaisons par paires ont été réalisées a posteriori avec le test de Emmeans. Ces analyses ont été réalisées sur Rstudio v.3.5 (R Core Team, 2018) avec les packages rstatix (Kassambara, 2021) et tidyverse (Wickham, 2021).

Le partitionnement de la variation du stock de SOC entre le stock de TF et la teneur en SOC pour différentes couches de profondeurs a été réalisé avec le package *vegan* (Oksanen et al., 2020) sur les données transformées en racine carrée.

b. Modèles d'équation structurelle

Nous avons développé des modèles d'équation structurelle (SEM) pour mieux identifier les liens de causalité présents entre les variables explicatives (climat, géomorphologie, signature biogéochimique de la matière organique des sols (voir partie 2 pour la méthode), géochimie de la roche, propriétés pédologiques, végétation) et le stock de TF et entre les variables explicatives et la teneur en SOC. L'avantage du SEM est de pouvoir comparer différentes hypothèses de causalité en incluant des effets directs et indirects. En utilisant un critère de maximum de vraisemblance, la méthode estime une concordance entre les données et un schéma de relations causales (Grace, 2010). Les liens de causalité qui sous-tendent directement le stock de SOC sont difficiles à démêler. Dans ce travail, nous supposons qu'utiliser une approche détournée, en décomposant la variable stock en ses deux composantes (teneur en SOC et stock de TF), permettra de distinguer plus clairement ces liens. Par ailleurs, nous avons choisi de travailler sur deux couches de profondeur différentes (0-30 cm et 30-50 cm) en présumant que les modes de pilotage des quantités de TF et de carbone organique n'étaient pas identiques en surface et en profondeur des sols.

Pour synthétiser les variables explicatives, des analyses en composantes principales (ACP) ont été réalisées sur trois groupes de variables (Tableau 5). Un ensemble regroupant les données "topoclimatiques" avec l'altitude, la DAH, le TPI, le TWI, la GDD, le GSL, le NDVI, l'ETP et les RainF. Un deuxième groupe pour les données "sol-roche-composition de la végétation" (appelé "substrat et végétation") avec les mesures XRF des éléments majeurs des substrats rocheux (Al_2O_3 , Na_2O , MgO , SiO_2 , K_2O , CaO , Fe_2O_3), la granulométrie du sol (argiles, limons, sables), le pH, la CEC, le S/T, le P, le Tree cover et les coordonnées issues de la NMDS réalisée sur les relevés d'abondance relative des espèces dominantes (les données de végétation étaient corrélées aux données de géochimie de la roche et de pH du sol). Le troisième ensemble de données "signature biogéochimique" regroupe les données issues de l'analyse thermique Rock-Eval® avec PC/TOC, HI, OIRE6, indice r, indice i, $\text{T}_{50_}\text{CO}_2_ \text{PYR}$ et $\text{T}_{50_}\text{CO}_2_ \text{OX}$.

Les ACP " substrat et végétation" et "signature biogéochimique" ont été réalisées pour les deux couches de profondeur. Les coordonnées factorielles de chaque individu ont été extraites des ACP. Le nombre de dimension a été sélectionné en fonction de leur valeur propre (> 20 %). De cette manière, les dimensions 1 ont été retenues, car les variations étaient unimodales et permettaient la synthèse de l'information à partir d'une seule composante. L'indépendance des coordonnées factorielles des différents groupes a été vérifiée selon la méthode de Pearson.

Tableau 5 : Synthèse des variables explicatives en trois groupes de variables.

Groupe	Variables
Topoclimat	Altitude, DAH, TPI, TWI, GDD, GSL, ETP, Rainf, NDVI
Substrat et végétation (sur les deux couches de profondeur)	Composition de la roche (Al_2O_3 , Na_2O , MgO , SiO_2 , K_2O , CaO , Fe_2O_3), granulométrie (teneur en argile, limon, sable), pH, CEC, S/T, P, Tree cover, coordonnées NMDS des relevés d'abondance relative des espèces végétales
Signature biogéochimique (sur les deux couches de profondeur)	PC/TOC, HI, OIRE6, indice r, indice i, $\text{T}_{50_}\text{CO}_2_ \text{PYR}$, $\text{T}_{50_}\text{CO}_2_ \text{OX}$

Le modèle testé, présenté en Figure 27, propose un mode de contrôle des stocks de TF et des teneurs en SOC par des effets directs et indirects. Nous supposons que le topoclimat affecte directement le stock de TF (4) par l'effet de ces paramètres sur la stabilité géomorphologique (teneurs en éléments grossiers) et pédologique (état d'altération) ; il contrôle aussi directement la concentration en carbone organique (3) en influençant la température et l'humidité du sol qui impactent l'activité des microorganismes et les taux de décomposition de la matière organique du sol (Bond-Lamberty & Thomson, 2010). Le sol, la roche et la composition de la végétation affectent directement le stock de TF (2) par la nature du substrat qui conditionnent le type de pédogenèse et le niveau d'altération de la roche (Duchaufour et al., 2008). Le substrat et la végétation affectent également la concentration en carbone

Le diagramme illustre l'impact du substrat et du topoclimat sur le stock de carbone à travers une signature biogéochimique. Les éléments et leurs relations sont les suivants :

- Substrat et végétation** (encadré) et **Topoclimat** (encadré) sont les variables indépendantes.
- Signature biogéochimique** (encadré) est la variable médiatrice.
- Concentration SOC** (encadré) et **Stock TF** (encadré) sont les variables dépendantes.

Les relations sont numérotées de 1 à 8 :

- Substrat et végétation → Concentration SOC
- Substrat et végétation → Stock TF
- Topoclimat → Concentration SOC
- Topoclimat → Stock TF
- Signature biogéochimique → Concentration SOC
- Signature biogéochimique → Stock TF
- Substrat et végétation → Signature biogéochimique
- Topoclimat → Signature biogéochimique
- Substrat et végétation → Topoclimat (relation indirecte, en pointillés)

Le modèle est testé séparément pour les couches 0-30 cm et 30-50 cm. Les stocks de TF et les teneurs en SOC ont été transformés en racine carrée. Une ANOVA est réalisée pour comparer les modèles avec et sans les effets indirects. En l'absence de différences significatives, celui dont le critère d'information d'Akaike (AIC) est le plus faible a été retenu. Les liens caractérisés par des coefficients standardisés très faibles (< 0.1) ont été supprimés afin d'améliorer l'ajustement du modèle. La structure des modèles a été vérifiée sur la base d'un test

d'ajustement du Chi-deux (χ^2). Une p-value non significative indique que la structure du modèle et celle des données ne diffèrent pas significativement et que le modèle est une représentation plausible des données. La qualité des modèles a aussi été évaluée avec le "comparative fit index" (CFI) et le rapport chi-carré (CMIN) /degrés de liberté (d. f.). Les modèles soutenant la structure des données ont un CMIN/ d.f. < 2 et un CFI > 0,9. Le sens et la force de chaque relation ont été évalués avec le coefficient standardisé, plus celui-ci est élevé, plus l'effet des variables explicatives est important. L'analyse SEM a été réalisée sur R v.3.5 (R Core Team, 2018) avec le package lavaan (Rosseel et al., 2021).

C. Résultats & discussions

1. Variabilité des stocks de carbone organique

a. Tendances générales

Le stock de SOC étant le produit du stock de TF et de la teneur en SOC, nous avons analysé le partitionnement de sa variation pour comprendre quel élément le détermine le plus et pour observer des différences éventuelles entre les différentes couches de profondeur. Sur le profil de sol complet, la variation du stock de SOC est d'abord expliquée par le stock de TF (Tableau 6). Ce résultat est intéressant, car il souligne l'importance de la teneur en EG et de la profondeur des sols qui conditionnent en ordre 1 les stocks de SOC des sols de montagnes à l'échelle du profil complet, comme l'avaient suggéré avant nous Leifeld et al. (2005). Sur la couche 0-10 cm, le constat est différent. La variation du stock de SOC est d'abord expliquée par la teneur en SOC. Sur la couche 0-30 cm, la teneur en SOC et le stock TF expliquent des parts presque équivalentes de la variation du stock de SOC. Nous pouvons en conclure que pour parvenir à une modélisation fiable des stocks de SOC en montagne, il est tout aussi important, voire plus, de prédire les variations du stock de TF que de prédire les variations des teneurs en SOC.

Tableau 6 : Partitionnement de la variation du stock de SOC entre le stock de TF et la teneur en SOC pour les différentes couches de profondeur.

Profondeur (cm)	0-10	0-30	0-50	30-50	0-complet
Stock TF	0.458	0.592	0.667	0.827	0.696
C [SOC]	0.723	0.645	0.626	0.494	0.577
Résidus	0.074	0.080	0.104	0.066	0.148

Dans les sols de montagne étudiés, les stocks de SOC sur profils complets sont compris entre 0.4 et 202 t/ha (Tableau 7). Comparée aux gammes de variation des stocks de SOC sur profils complets présentées par Garcia Pausas et al. (2007 ; 59 – 299 t/ha) ou compilées par Sjögersten (2011 ; 4.5 – 278 t/ha) pour des sols de montagne, notre gamme de variation montre des valeurs globalement plus faibles. Avec une moyenne générale de 86.7 t/ha, les stocks de SOC calculés dans cette étude sont généralement inférieurs aux estimations de

Sjögersten (2011) qui présentent une médiane autour de 100 t/ha et qui considèrent de fait les sols de montagne comme des réservoirs de carbone organique tout aussi importants que les sols de toundra (142 t/ha).

Tableau 7 : Minimum, moyenne, écart-type et maximum des stocks de SOC, des stocks de TF et des teneurs en SOC des sols étudiés.

Profondeur (cm)		0-10	0-30	0-50	30-50	0-complet
Stock SOC (t/ha)	minimum	0.2	0.4	0.4	0.1	0.4
	moyenne	32.7	66.6	81.4	16.5	86.7
	écart-type	15.7	32.9	41.0	12.3	44.8
	maximum	72.4	152.6	183.5	50.7	202.4
Stock TF (t/ha)	minimum	49.5	99.0	99.0	18.0	99.0
	moyenne	528.2	1440.7	2083.0	716.0	2463.6
	écart-type	232.2	693.6	1168.1	551.7	1748.4
	maximum	1301.1	3903.4	6505.6	2602.2	10962.7
C [SOC] (g/kg)	minimum	4.0	4.0	4.0	3.6	4.0
	moyenne	68.3	52.1	46.2	28.3	44.8
	écart-type	38.4	27.8	25.8	16.3	25.2
	maximum	212.8	137.5	129.7	79.9	128.9

L'échantillonnage de large envergure dont a bénéficié notre travail a permis de prendre en considération une grande diversité de milieux, qui, pour certains d'entre eux, sont souvent négligés dans les études classiques en science du sol pour des raisons d'accessibilité (éboulis, milieux de haute altitude). En effet sur les 97 sols échantillonnés, 27 d'entre eux sont des Leptosols (umbric, rendzic ou hyperskeletal) caractérisés par de faibles profondeurs, extrêmement graveleux et/ou pierreux et présentant de fortes limitations à l'enracinement. L'importante amplitude des gradients environnementaux considérée pourrait donc expliquer en partie la différence entre ces résultats, ce qui souligne l'énorme variabilité des quantités de carbone organique stockées en montagne et ce qui offre un éclairage nouveau sur la nature très hétérogène de "réservoir de carbone" supposée de ces sols.

Si l'on considère les différentes catégories de couvert végétal, les sols de landes sont ceux qui stockent le plus de SOC, avant les pelouses, avant les forêts et avant les roches nues, bien que les différences ne soient pas toujours significatives (Tableaux 9 et 10). Les estimations des

stocks de SOC de lande et de pelouse (en moyenne respectivement de 105.2 t/ha et de 93.8 t/ha) sont davantage en accord avec les estimations faites par Sjögersten et al. (2011), qui assimilent les stocks de SOC de montagne aux stocks de SOC de toundra et de forêt boréale. L'importance du lien entre les types de végétation et les stratégies de séquestration du carbone organique dans les sols est bien connue (Jobbagy et Jackson, 2000). Parmi les facteurs qui régulent les entrées de carbone organique dans le sol, le profil racinaire joue un rôle important puisque la production primaire nette dans les écosystèmes de prairies et de forêts tempérées attribuée à la biomasse racinaire avoisine 45 % (Bolinder 2007). La qualité biochimique de la litière joue également un rôle à court terme dans la persistance de la matière organique dans le sol. Ainsi, les arbustes ont tendance à avoir les profils racinaires les plus profonds, devant les arbres et les graminées (Jackson et al. 1996), et ils produisent une litière de faible qualité biochimique difficile à dégrader (Garcia-pausas et al., 2017). Ceci profite à l'accumulation de matière organique, dans les horizons supérieurs grâce à l'apport d'une litière récalcitrante et plus en profondeur grâce à un réseau racinaire étendu. Néanmoins encore une fois, nous notons que nos estimations des stocks pour les écosystèmes prairiaux sont globalement inférieures aux estimations réalisées par d'autres auteurs. Sur profil complet, Djukic et al. (2010) estimaient des stocks de SOC de prairies subalpines de 130 et 260 t/ha et Egli et al. (2009) des stocks de 278 t/ha et de 135 t/ha pour des prairies subalpines et alpines. Ces résultats sont globalement supérieurs à nos estimations de stocks de SOC de prairies (max = 202.4 t/ha ; Tableau 10).

Les teneurs moyennes en SOC sur la couche 0-10 cm sont de 68.3 g/kg (max = 212.8 g/kg) et diminuent avec la profondeur en atteignant 28.3 g/kg sur la couche 30-50 cm. Sur un ensemble de 35 horizons superficiels de sols de prairies des Pyrénées situées entre 1845 et 2900 m, Garcia-Pausas et al. (2007) mesurent une moyenne de teneur en SOC d'environ 110 g/kg, ce qui est nettement supérieur à notre moyenne de 64.5 g/kg (max = 127.9 g/kg) calculée sur 50 sols superficiels de prairie entre 1500 et 3000 m. Ce résultat met encore une fois en évidence la surreprésentation des milieux riches en carbone organique dans les études centrées sur la matière organique des sols de montagne. Le biais d'échantillonnage lié à la faible accessibilité de certaines zones peut masquer certaines réalités. Dans cette étude, les sites n'ont pas été échantillonnés sur des critères pédologiques ce qui explique notre considération pour les sols

peu représentés habituellement dans la littérature, alors qu'ils constituent une part significative des sols retrouvés sur le terrain.

Tableau 8 : Estimation des stocks de carbone organique (SOC) sur profil complet et sur la couche 0 - 30 cm avec et sans correction de la Da par la pierrosité estimée visuellement. Le tableau présente la moyenne de 91 sols (hors climatoséquences du Ventoux) ainsi que les quatre surestimations les plus élevées du jeu de données.

Couche		Stock SOC avec correction (t/ha)	Stock SOC sans correction (t/ha)	Surestimation (%)
0-30 cm	BON2100	16.4	29.7	81
	LOR1620	7.3	14.6	100
	MON2330	15.4	76.6	397
	TEN1430	33.5	73.3	119
	moyenne (n=91)	65.7	75.9	16
Profil complet	BON2100	19.2	40.7	112
	LOR1620	10.8	23.3	116
	MON2330	15.4	76.6	397
	TEN1430	38.9	91.0	134
	moyenne (n=91)	86.7	111.6	29

Par ailleurs, une sous-estimation des teneurs en éléments grossiers (EG) pourrait expliquer une surestimation des stocks de SOC en montagne. La quantification des EG a fait l'objet d'une attention toute particulière dans notre travail. En nous basant sur la mesure la plus rigoureuse possible de la quantité d'EG de faibles diamètres présents dans nos échantillons et en corrigeant la Da avec notre estimation visuelle de la pierrosité à la description (Pvisu, des EG massifs), nous avons pris en considération des EG qui étaient ignorés au moment de l'échantillonnage par cylindre densimétrique. Notre approche, bien qu'imparfaite puisque sujette à l'imprécision de l'évaluation visuelle du pourcentage volumétrique d'EG, nous a permis de prendre en considération les blocs et les pierres de diamètres considérables, bien présents dans les sols étudiés. En ignorant cette correction, les stocks de SOC sur profils complets sont en moyenne surestimés de 29 % et de 16 % sur la tranche de profondeur 0 – 30 cm (Tableau 8). Dans certains cas, cette surestimation dépasse 100 % et atteint un maximum

de presque 400 % sur profil complet, comme c'est le cas pour le sol de la placette MON2330. Ces sols, où la surestimation est la plus importante, ont la particularité de présenter des quantités importantes d'EG de diamètres remarquables et de se situer dans des contextes géomorphologiques instables (éboulis, fortes pentes ; Figure 28). Il est à noter que cette forte surestimation ne concerne pas uniquement les sols peu épais, puisque le Cambisol eutric de BON2100 atteint une profondeur maximale de 60 cm. Ces éléments remettent en question l'adéquation des méthodes classiques d'estimation de la Da et des stocks de SOC pour les sols de montagne, et plus globalement pour les sols riches en EG et/ou situés en contexte instable. Il apparaît nécessaire de développer une méthodologie adaptée à l'originalité que représente ces sols pour une meilleure évaluation des capacités de stockage, ce qui est d'autant plus préoccupant considérant l'importance du stock de TF, mise en évidence précédemment, dans l'explication de la variation du stock de SOC. Nous proposons de généraliser l'adoption d'une approche permettant de quantifier les EG massifs et de généraliser l'estimation des stocks de TF à l'ensemble des études portant sur les stocks de SOC, afin de mieux comprendre leur variabilité.

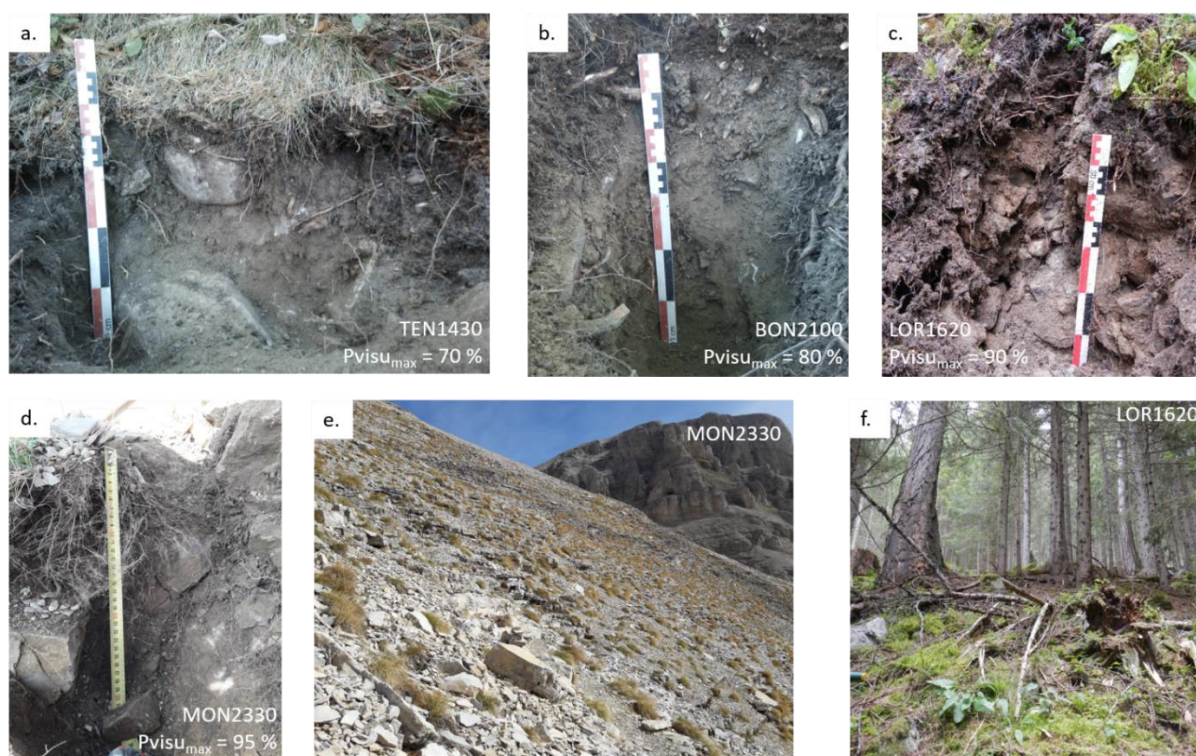


Figure 28 : Planche photo illustrant les quatre sols qui présentent les surestimations de stock de SOC les plus élevées. a. Hyperskeletal leptosol de TEN1430 dont l'estimation visuelle de la

pierrosité du profil (Pvisu) atteint 70 %, b. Cambisol eutric de BON2100 avec une Pvisu de 80 %, c. Hyperskeletic leptosol de LOR160 avec une Pvisu de 90 %, d. Rendzic leptosol de MON2330 avec une Pvisu de 95 %, e. environnement de "roche nue" de la placette MON2330 et f. environnement forestier de la placette LOR1620.

En moyenne, le stock de SOC compris entre 0 et 30 cm de profondeur représente plus de 70 % du carbone organique total stocké dans les sols (Figure 29), ce qui surpasse largement la moyenne de 51 % évaluée par Mulder et al. (2016) pour l'ensemble des sols français. Notre moyenne est cohérente avec les observations de Bangroo et al. (2017) qui montre que la couche 0-20 cm contient plus de 65 % des stocks de SOC dans des sols de l'Himalaya, ainsi qu'avec celles de Hitz et al. (2001) dans des sols des Alpes qui mesure 88 à 94 % de la phytomasse souterraine dans le compartiment 0-20 cm. Ces résultats mettent en évidence qu'en montagne, plus qu'ailleurs, la grande majorité des stocks de SOC se situe en surface. En revanche, il est intéressant de noter que le stock de TF en dessous de 30 cm représente en moyenne 42 %, soit une bonne part du stock total de TF. Cela indique qu'une importante partie de la réserve nutritive et hydrique se situe sous les 30 premiers cm. De plus, si le stock de TF est envisagé comme un support au stockage de SOC, cela suggère que la concentration en SOC est limitante en profondeur, ce qui peut être dû à la réduction de l'enracinement avec la profondeur (faibles apports) et au fait que les sols en montagne soient plutôt jeunes (pédogénèse peu avancée ; Garcia Pausas et al., 2017).

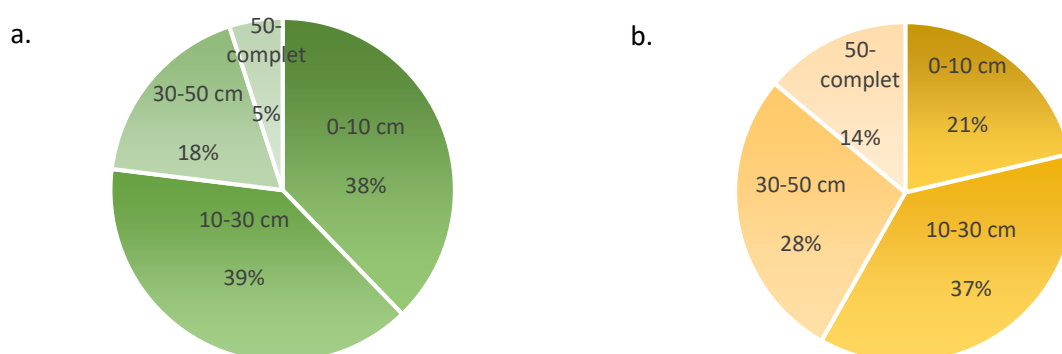


Figure 29 : Répartition moyenne a. des stocks de SOC et b. des stocks de TF dans les profils pédologiques entre les couches 0-10 cm, 10-30 cm, 30-50 cm et 50 cm-fin du profil.

b. Variabilité des stocks de carbone organique des sols en lien avec certains facteurs biotiques et abiotiques

Les résultats tendent à montrer des stocks de SOC plus élevés sur substrat carbonaté par rapport aux substrats majoritairement silicatés (Tableaux 9 et 10, Figure 30b). Cette tendance se vérifie en particulier sur les couches supérieures des sols. Les sols sur substrat carbonaté sont ainsi caractérisés par des teneurs en SOC très élevées et par des stocks en TF faibles (Figure 30d, Tableaux 9, 10). Une importante quantité de carbone organique sur substrat carbonaté est donc stockée en surface, parfois dans des sols peu épais et très noirs de type Rendzic leptosols (ou de type Organosol, Rendosol et Rendisol du Référentiel pédologique). Ces observations sont cohérentes avec les résultats d'autres études qui mettaient en évidence des stocks de SOC particulièrement élevés en surface sur roches carbonatées (Gobat et al., 2010 ; Saenger et al., 2013).

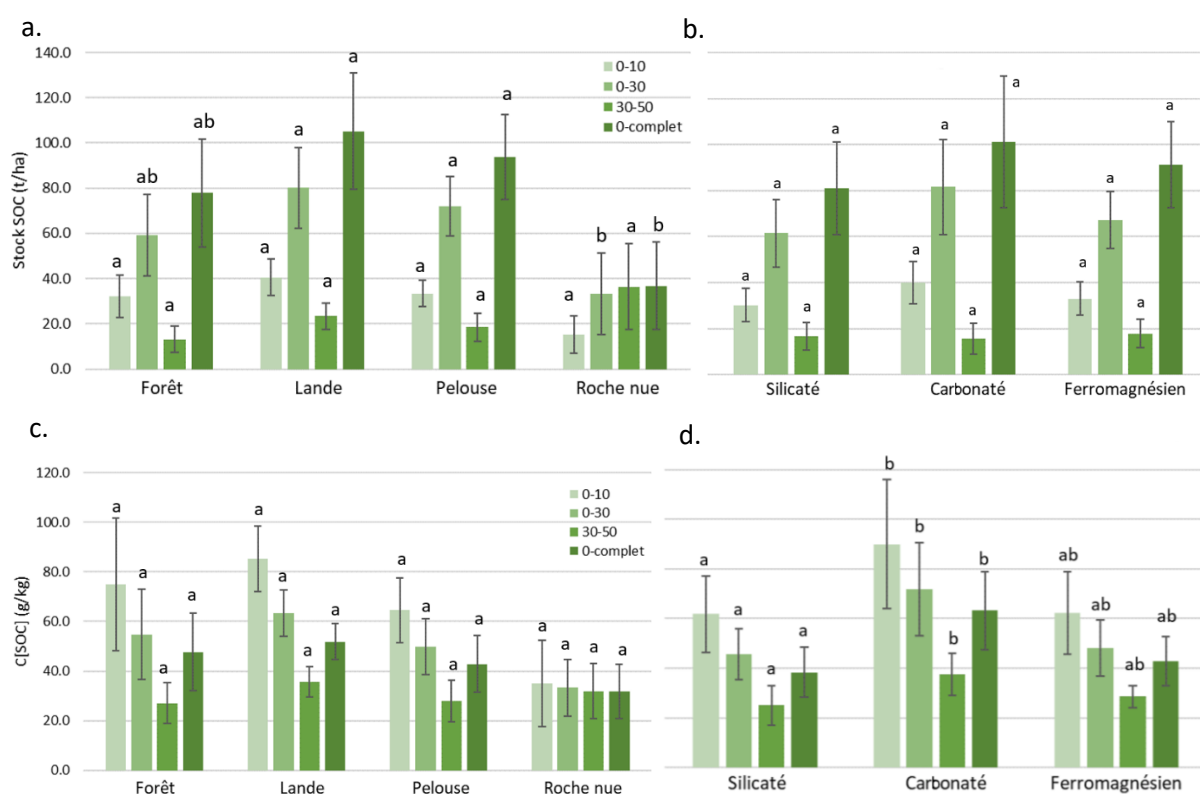


Figure 30 : Moyennes des stocks en SOC selon a. le type de couvert végétal, b. le substrat rocheux et des teneurs en SOC selon c. le type de couvert végétal et d. les substrats rocheux. Les différences figurées correspondent aux résultats des tests de comparaison ANOVA complétés par des tests post hoc 2 à 2 de Emmeans.

Tableau 9 : Significativité des comparaisons en ANOVA entre les différentes catégories de sol (Substrat rocheux : RM, type de couvert végétal : Veg, classe altitudinale : Alt, orientation : Orient). Symboles pour les p-values : * $p < 0.001$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$; NS $p > 0.5$.**

	Stock SOC				Stock TF				C [SOC]			
	0-10	0-30	30-50	0-complet	0-10	0-30	30-50	0-complet	0-10	0-30	30-50	0-complet
Veg.	NS	*	NS	*	NS	*	NS	*	NS	*	NS	NS
RM.	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	*	*	*
Alt.	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Orient.	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	*	NS	NS	NS	NS
Veg:RM	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Veg:Alt	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Veg:Orient	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
RM:Alt	NS	NS	*	*	NS	NS	*	NS	NS	NS	NS	NS
RM:Orient	NS	NS	NS	NS	*	*	NS	*	NS	NS	NS	NS
Alt:Orient	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	NS	NS	NS	NS
Veg:RM:Alt	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Veg:RM:Orient	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Veg:Alt:Orient	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
RM:Alt:Orient	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Veg:Alt:Orient:RM	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

La teneur moyenne en SOC élevée retrouvée sur substrat carbonaté pourrait s'expliquer par un phénomène de stabilisation chimique de la matière organique à un stade précoce de dégradation (Saenger, 2013). Des études suggèrent qu'une teneur élevée en carbonate de calcium actif pourrait favoriser une "humification par héritage", qui implique l'incorporation directe de composés biochimiques peu évolués (cellulose, lignines, acides phénoliques) aux complexes argilo-humique par les ions Ca^{2+} (Duchaufour, 2008 ; Gobat et al., 2010). Ce processus, impliquant la formation de complexes très stables, devrait conférer à la matière organique une stabilité biogéochimique particulière. Les indicateurs de stabilité thermique Rock-Eval® ne contredisent pas cette hypothèse (la matière organique sur substrat carbonaté est globalement plus stable que sur substrat silicaté, voir partie 2 de ce chapitre). Par ailleurs, nos analyses n'indiquent aucune interaction significative entre le substrat rocheux et le couvert végétal donc cette différence ne s'explique par un effet cumulé du couvert végétal (Tableau 9). Ce qui ne se vérifie pas pour l'orientation et la classe altitudinale puisque des

interactions significatives apparaissent. Une autre explication pourrait se trouver dans l'effet probable des pH élevés et des fortes CEC dans ces sols, qui constitueraient des conditions physico-chimiques très favorables à la production végétale.

Aucune différence significative n'est observée entre les stocks et les concentrations en SOC des différentes catégories de couvert végétal, en dehors des sols sur roche nue qui présentent des quantités de SOC plus faibles et qui sont caractérisés par une végétation plutôt rare et par une profondeur faible qui s'explique par leur âge peu avancé. De la même manière, nous ne relevons aucune différence significative des stocks de SOC en lien avec l'orientation des versants (Tableaux 9 et 10), contrairement à ce que plusieurs études avançaient (Garcia-Pausas et al., 2007 ; Egli et al., 2009). Sans que cela ne soit significatif, les sols situés au Nord ont tendance à avoir une concentration en carbone organique plus faible que les sols situés au Sud. A l'inverse, les stocks de TF sont globalement plus élevés pour les sols situés au Nord par rapport aux sols situés au Sud. Des interactions significatives avec la classe altitudinale et le substrat rocheux suggèrent qu'il pourrait s'agir d'un effet confondant de différents facteurs (Tableau 9). Cette compensation, difficile à justifier sans plus d'éléments, explique l'absence de différence observée au niveau des stocks de SOC.

De manière plus globale, aucune différence très significative n'apparaît au regard de la classification proposée (Tableau 9). Sans contrôler les facteurs confondants, comme l'altitude et le couvert, il paraît difficile, avec ce genre de comparaison, de mettre en exergue les déterminants évidents des stocks de SOC à l'échelle du paysage. Ceci souligne la difficulté d'expliquer l'hétérogénéité des stocks de SOC en montagne, même avec l'appui d'un échantillonnage à grande échelle qui représente bien la diversité des Alpes françaises.

Tableau 10 : Moyenne des stocks de SOC, des stocks de TF et des teneurs en SOC des différentes catégories de sols.

			Profondeur (cm)	Stock SOC (t/ha)	Stock TF (t/ha)	C [SOC] (g/kg)
Type de couvert végétal	Forêt	n = 30	0-30	59.2	1275.6	54.8
			30-50	13.2	599.3	27.1
			0-complet	77.9	2333.0	47.7
	Lande	n = 11	0-30	80.1	1227.3	63.4
			30-50	23.4	615.4	35.7
			0-complet	105.2	1944.4	51.9
	Pelouse	n = 50	0-30	72.0	1656.5	49.8
			30-50	18.5	854.5	28.0
			0-complet	93.8	2822.5	42.9
	Roche nue	n = 6	0-30	33.2	860.1	33.3
			30-50	4.9	294.2	25.3
			0-complet	36.8	1077.6	31.7
Substrat rocheux	Silicaté	n = 65	0-30	61.4	1460.8	45.7
			30-50	16.6	800.8	25.0
			0-complet	81.0	2598.0	38.4
	Carbonaté	n = 22	0-30	81.6	1264.7	71.8
			30-50	15.7	445.6	37.5
			0-complet	101.2	1881.2	63.2
	Ferromagnésien	n = 10	0-30	67.3	1697.9	48.1
			30-50	17.9	771.0	28.5
			0-complet	91.3	2871.3	42.9
Classe altitudinale (m)	600-1100	n = 4	0-30	83.0	979.9	81.8
			30-50	8.4	262.4	28.9
			0-complet	94.1	1361.1	71.7
	1100-1500	n = 12	0-30	63.4	1298.9	61.9
			30-50	14.2	606.6	32.7
			0-complet	84.5	2621.0	50.7
	1500-2000	n = 31	0-30	68.1	1433.0	52.0
			30-50	18.0	749.9	28.1
			0-complet	91.9	2566.2	45.6
	2000-2500	n = 36	0-30	67.4	1441.2	50.9
			30-50	17.5	750.5	27.4
			0-complet	86.7	2372.5	43.0
	2500-3200	n = 14	0-30	58.9	1710.0	36.4
			30-50	15.5	814.0	25.8
			0-complet	74.8	2650.8	32.8

Suite tableau 10 : Moyenne des stocks de SOC, des stocks de TF et des teneurs en SOC des différentes catégories de sols.

			Profondeur (cm)	Stock SOC (t/ha)	Stock TF (t/ha)	C [SOC] (g/kg)
Orientation	Est	n = 24	0-30	70.0	1521.1	49.2
			30-50	18.0	738.1	29.4
			0-complet	89.8	2404.9	43.2
	Nord	n = 14	0-30	64.4	1534.6	43.2
			0-50	83.8	2511.7	36.7
			0-complet	91.7	3363.9	35.7
	Ouest	n = 27	0-30	61.3	1384.9	51.9
			0-50	72.5	1955.8	46.9
			0-complet	77.5	2297.7	44.8
	Sud	n = 32	0-30	69.4	1386.6	58.4
			0-50	84.7	1939.7	51.5
			0-complet	89.8	2253.7	49.7

c. Variabilité des stocks de carbone organique le long de climatoséquences

L'évolution globale des stocks de SOC avec l'altitude ne suit aucune tendance linéaire. Les courbes de régression laissent apparaître un maximum local du stock de SOC au niveau de la zone de combat, entre 1500 et 2100 m d'altitude (Figure 31a, 32a et 33a). En nous basant sur les connaissances disponibles dans la littérature, nous avons émis une hypothèse selon laquelle les stocks de SOC augmentent le long des climatoséquences jusqu'à l'étage montagnard puis diminuent. Nos résultats ne vont pas ce sens et suggèrent plutôt un optimum de stockage au niveau du changement de couvert végétal, à l'écotone forêt-prairie peu avant 2000 m. L'évolution des stocks de SOC avec la GDD souligne également un maximum local de stockage autour de 1500 °C GDD, valeur associée à l'étage subalpin (Figure 34a, Figures 35a, et 36a).

Les évolutions de la teneur en SOC avec l'altitude sur profil complet et sur 0 – 30 cm laissent aussi apparaître un optimum à 2000 m, mais cette fois, en montrant des tendances à la diminution avec l'altitude avant et après cet optimum autour de l'étage subalpin (Figures 31b, 32b). Sur la couche 30 – 50 cm, cette tendance à la diminution n'est pas visible et le maximum local autour de 2000 m est moins clair (Figure 33b). L'évolution des teneurs en carbone

organique avec la GDD sur profil complet et sur la couche de profondeur 0 – 30 cm indique une augmentation des concentrations entre 500 et 1100 °C, un plateau entre 1100 et 1600 °C puis une augmentation entre 1800 et 2700 °C GCC (Figures 34b et 35b). Le plateau observé coïncide avec les GDD de l'étage subalpin. Sur la couche 30 – 50 cm, nous observons une augmentation des teneurs entre 500 et 1100 °C puis un plateau après 1100 °C GDD (Figure 36b)

L'évolution des stocks de TF avec l'altitude ne montre aucune tendance linéaire claire. Un maximum local est observé entre 1500 et 2000 m, en particulier sur la couche de profondeur 30 – 50 cm (Figure 31c, 32c et 33c). L'évolution des stocks de TF avec la GDD indique une tendance globale à la diminution des stocks avec l'augmentation de la GDD sur les couches 0 – 30 cm et 30 – 50 cm. Un maximum local des stocks apparaît sur toutes les couches de profondeur autour de 1700 ° GDD (Figure 34c, 35c et 36c).

Le maximum local de stockage de carbone organique observé au niveau de l'étage subalpin s'explique à la fois par un optimum de la teneur en SOC et de stock de TF dans les sols entre 1500 et 2100 m d'altitude, qui correspond à la zone de changement de végétation où les milieux forestiers laissent place à des milieux ouverts (prairie ou lande) et où la GDD est d'environ 1600 °C. En montagne, il est connu que les apports en carbone organique par la végétation diminuent avec l'altitude du fait d'une chute de la productivité végétale liée à la réduction des températures (Sjögersten et al., 2011). Il est probable que cette réduction des apports de carbone organique dans le sol explique la diminution de la concentration du carbone organique avec l'altitude et l'augmentation de la GDD en dehors de la zone d'optimum (avant et après 2000 m). Mais si le froid et le raccourcissement de la période de développement de la végétation provoquent une diminution des entrées de carbone organique, ils entraînent également une baisse de l'activité microbienne et donc un ralentissement des sorties de carbone organique (Simmons, 1996). Nous supposons que l'écotone forêt-prairie correspond à la zone d'équilibre où une production végétale suffisante est associée à un faible taux de décomposition, et où donc des apports faibles de carbone organique sont compensés par des sorties de carbone organique très faibles. La décroissance des taux de décomposition avec l'altitude est probablement plus rapide que la décroissance des entrées de carbone organique. Plus bas en altitude, les apports en carbone organique sont plus importants, mais les sorties de carbone organique sont aussi accélérées. A des altitudes

supérieures, la production végétale et les apports en SOC sont très faibles, si bien que malgré des taux de décomposition et des sorties de carbone organique très réduits, le carbone organique ne s'accumule plus avec la hausse de l'altitude. Par ailleurs, le maximum local des stocks de TF observés entre 1500 et 2100 m (ou 1500 °C et 2000 °C GDD), pourrait correspondre à une zone de changement de pente moyenne, marquée par une histoire géomorphologique commune (position moyenne des glaciers par exemple). Pour mieux comprendre les liens de causalité qui régissent ces évolutions des stocks de TF et des teneurs en SOC en montagne, nous utiliserons dans la partie suivante des modèles d'équations structurelles.

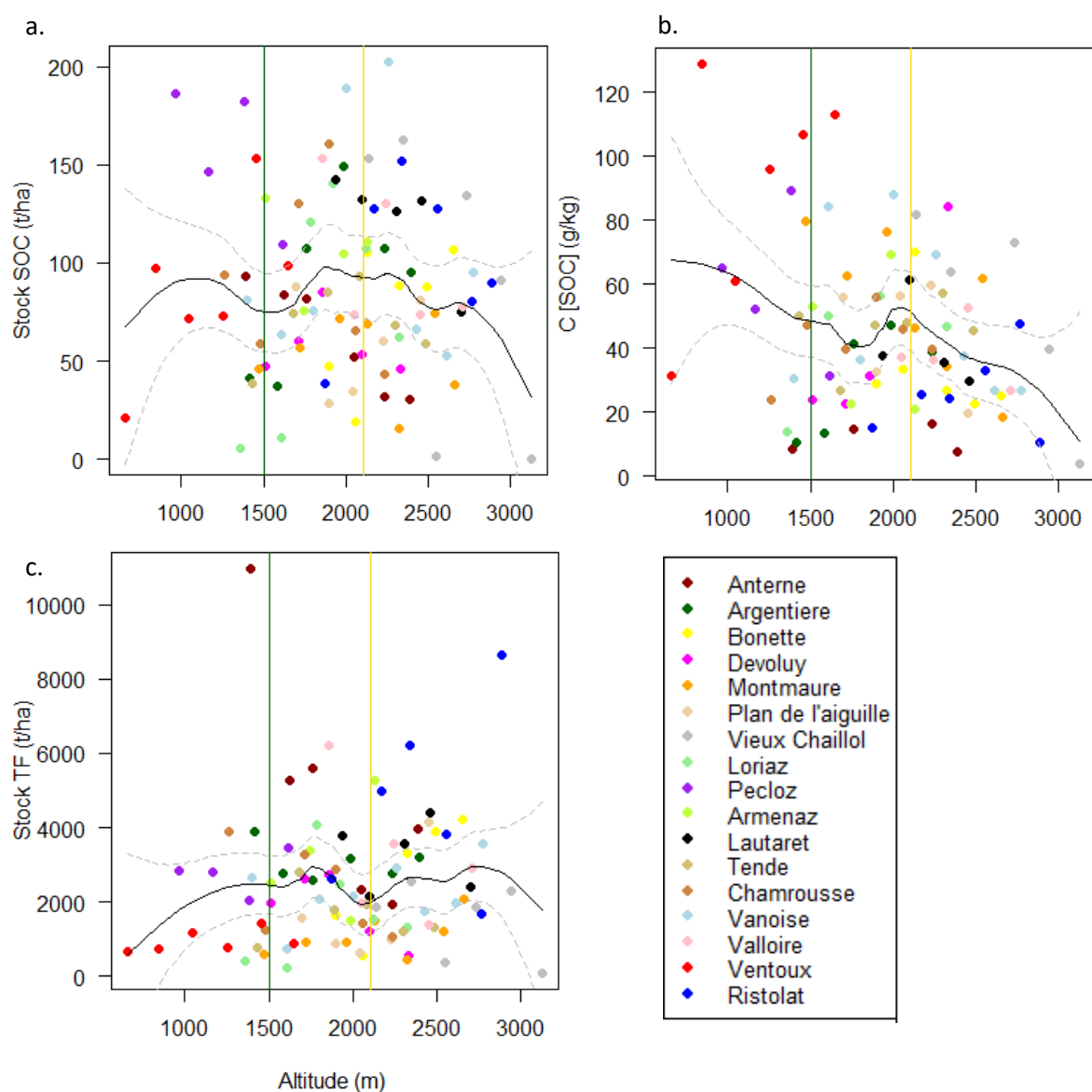


Figure 31 : Evolution a. du stock de SOC (n=97), b. de la concentration en SOC (n=88) et du stock de TF (n=97) en fonction de l'altitude sur profils complets. La ligne verte et la ligne jaune délimitent la zone de combat où les milieux forestiers laissent place aux milieux ouverts.

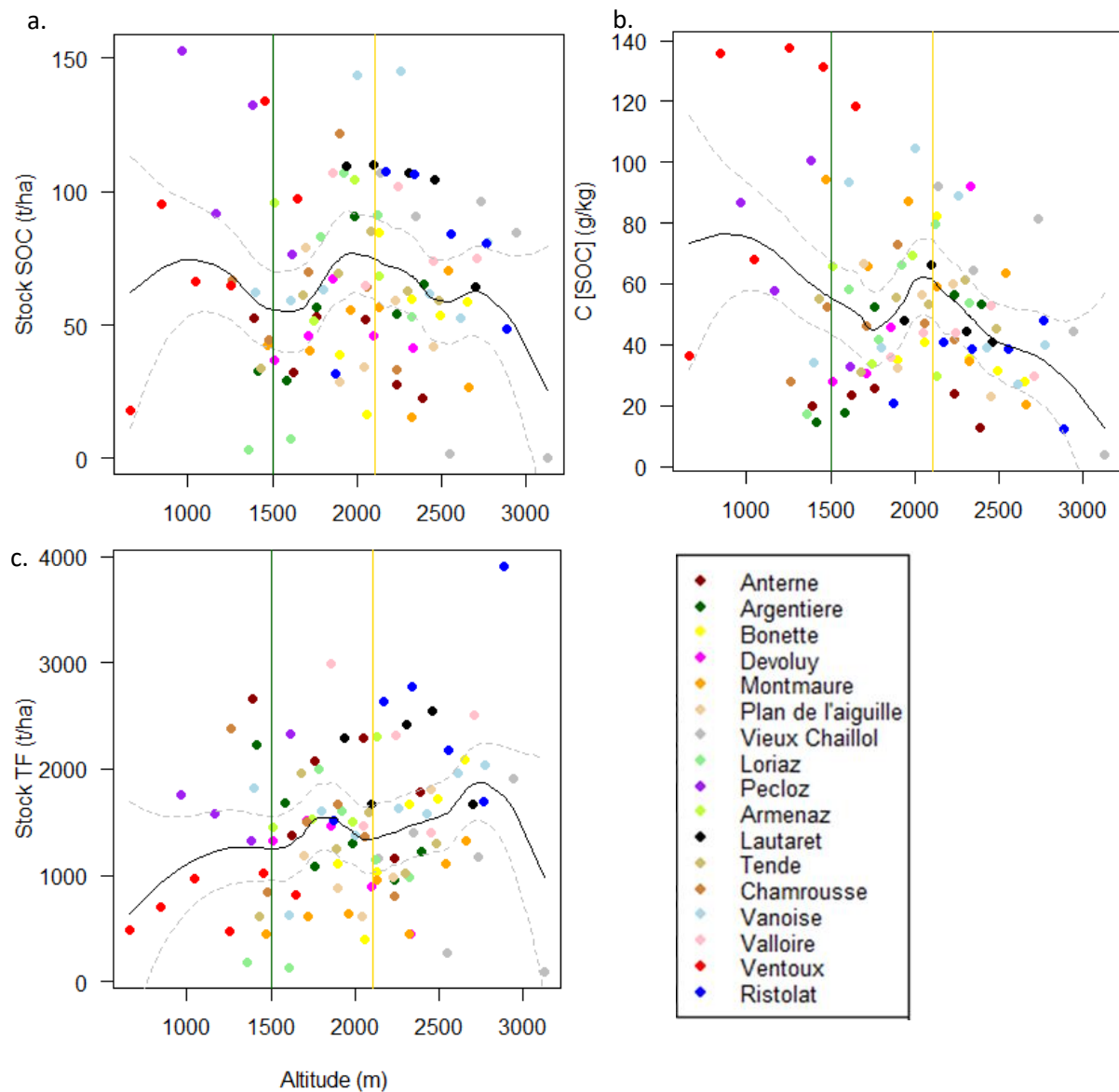


Figure 32 : Evolution a. du stock de SOC (n=97), b. de la concentration en SOC (n=93) et du stock de TF (n=97) en fonction de l'altitude sur la couche de profondeur 0-30 cm. La ligne verte et la ligne jaune délimitent la zone de combat où les milieux forestiers laissent place aux milieux ouverts.

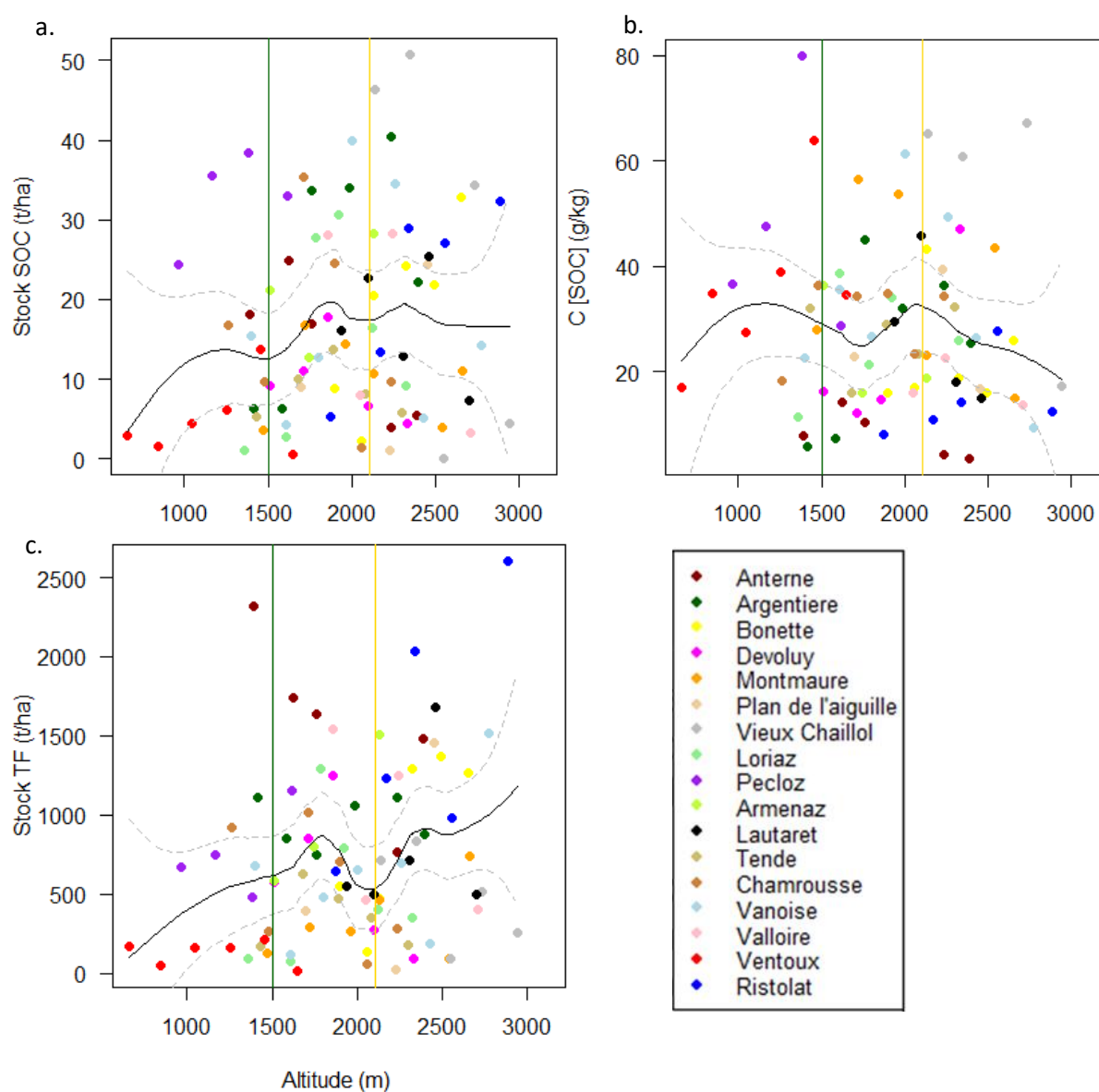


Figure 33 : Evolution a. du stock de SOC (n=87), b. de la concentration en SOC (n=82) et du stock de TF (n=87) en fonction de l'altitude sur la couche de profondeur 30-50 cm. La ligne verte et la ligne jaune délimitent la zone de combat où les milieux forestiers laissent place aux milieux ouverts.

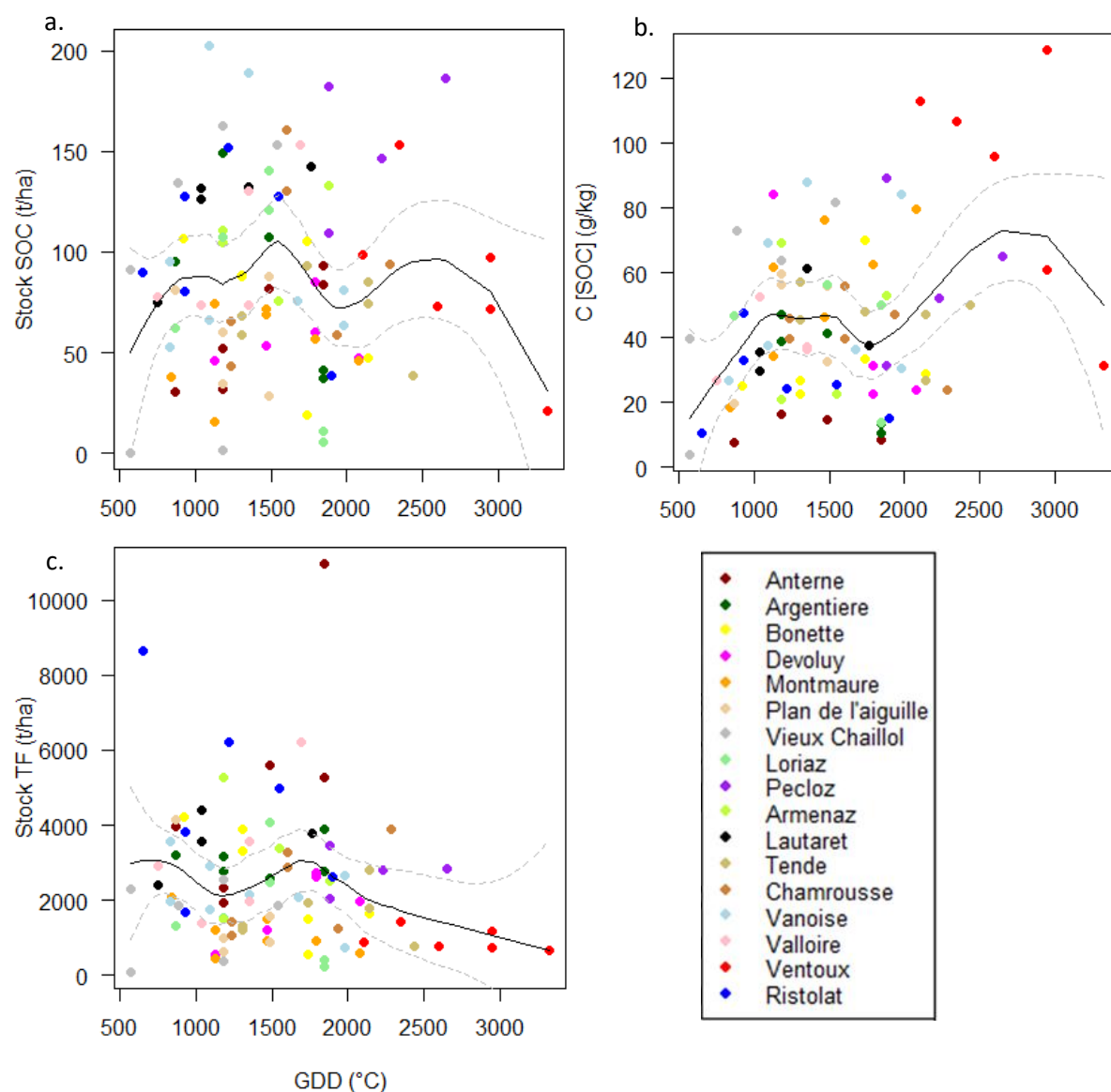


Figure 34 : Evolution a. du stock de SOC (n=97), b. de la concentration en SOC (n=88) et du stock de TF (n=97) en fonction du GDD sur profils complets.

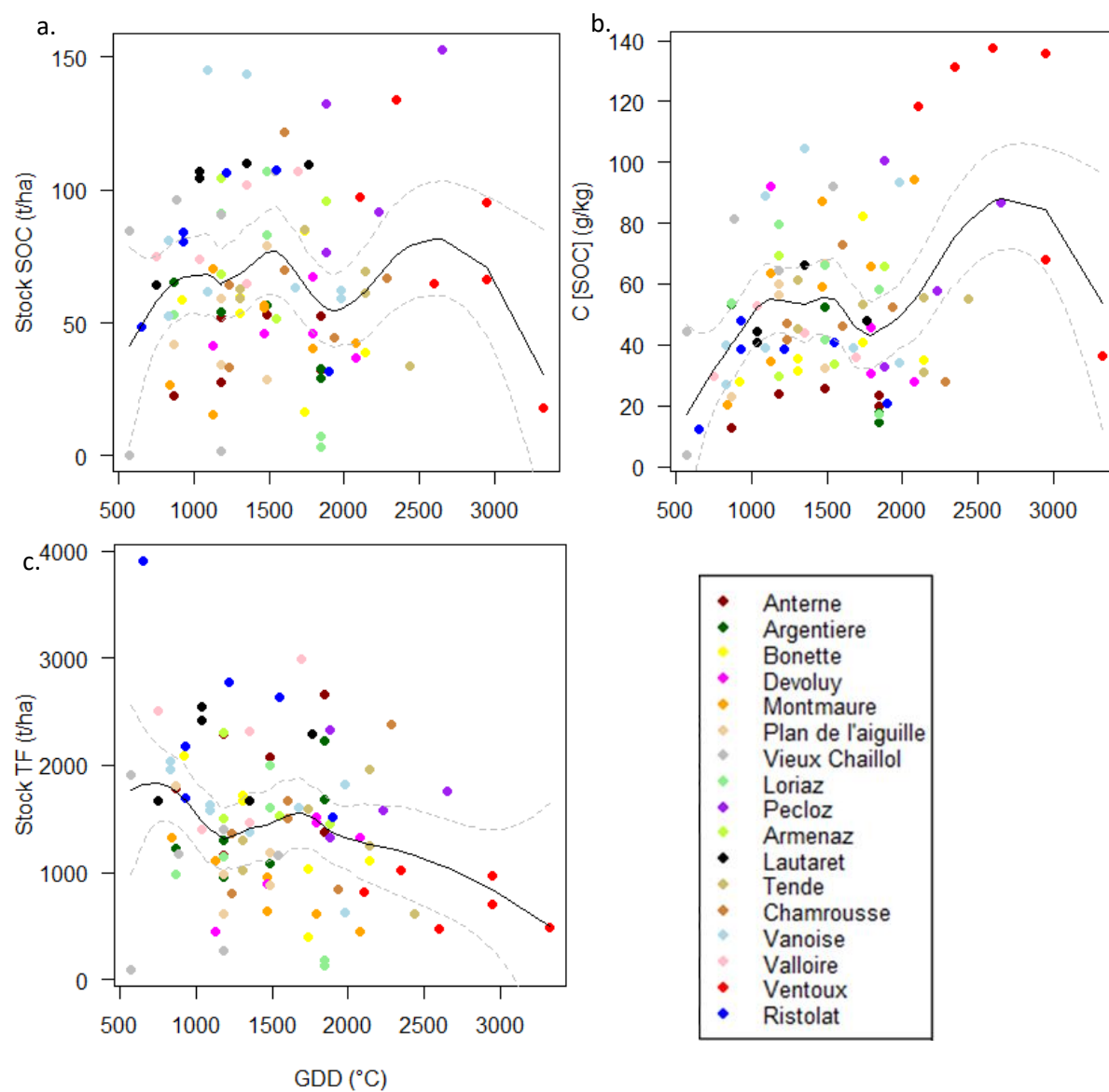


Figure 35 : Evolution a. du stock de SOC (n=97), b. de la concentration en SOC (n=93) et du stock de TF (n=97) en fonction du GDD sur la couche de profondeur 0-30 cm.

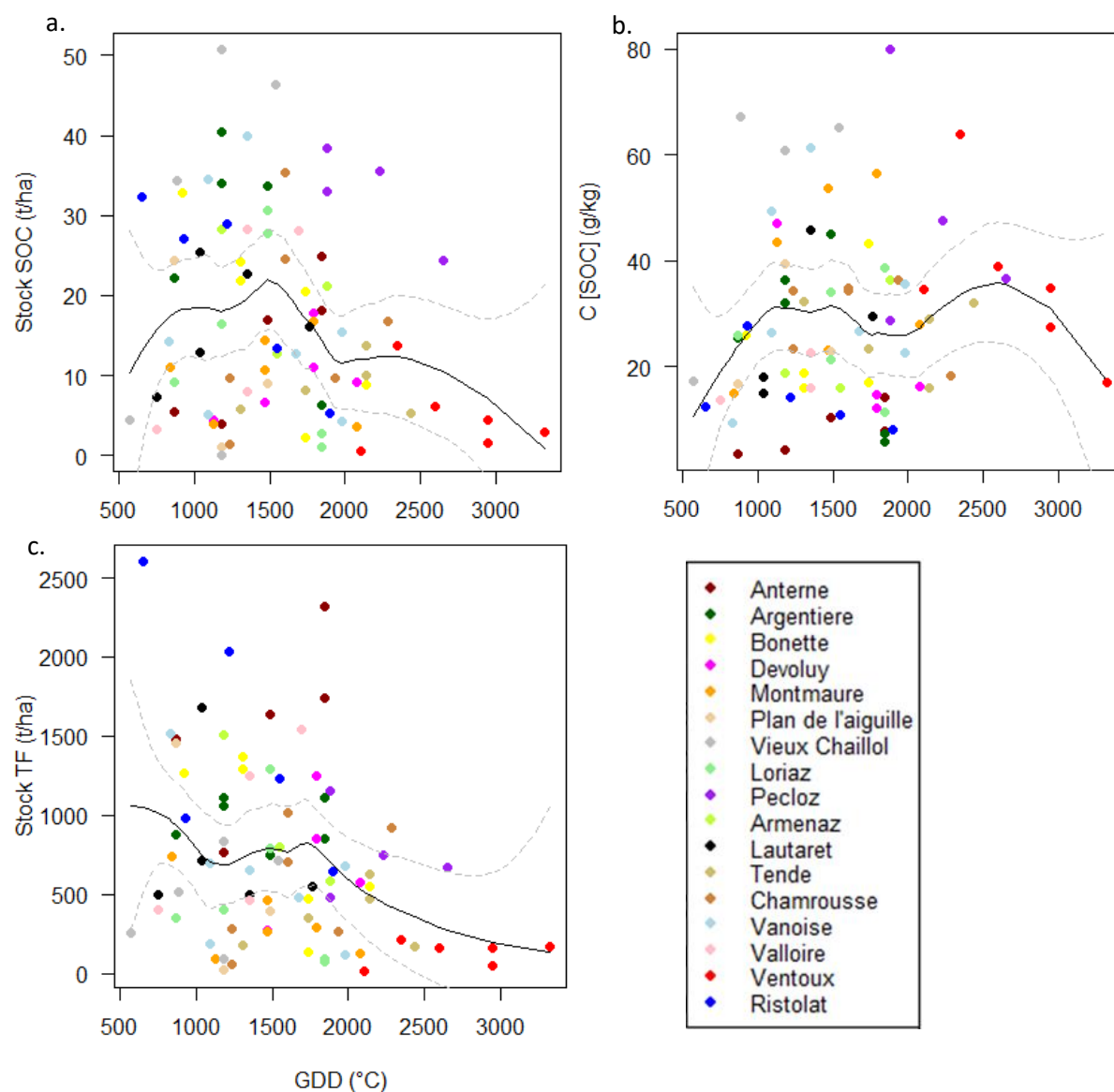


Figure 36 : Evolution a. du stock de SOC (n=87), b. de la concentration en SOC (n=82) et du stock de TF (n=87) en fonction du GDD sur la couche de profondeur 30-50 cm.

2. Causes de la variabilité des stocks de carbone organique en montagne

Dans le but d'obtenir une variable synthétique regroupant les caractéristiques physico-chimiques du sol, de composition de la végétation et de géochimie des roches, une analyse en composante principale (ACP) a été effectuée pour les couches 0-30 cm et 30-50 cm. Cette analyse met en évidence un axe porté par les grandes fractions granulométriques du sol, fine et grossière, et par les deux grands types de roche mère retrouvés dans les sols étudiés, les roches carbonatées et les roches silicatées (Figures 37a, b). Le deuxième axe de l'ACP montre un ordonnancement des sites en lien avec la teneur en phosphore. Pour les deux couches considérées, la première composante a une contribution majoritaire.

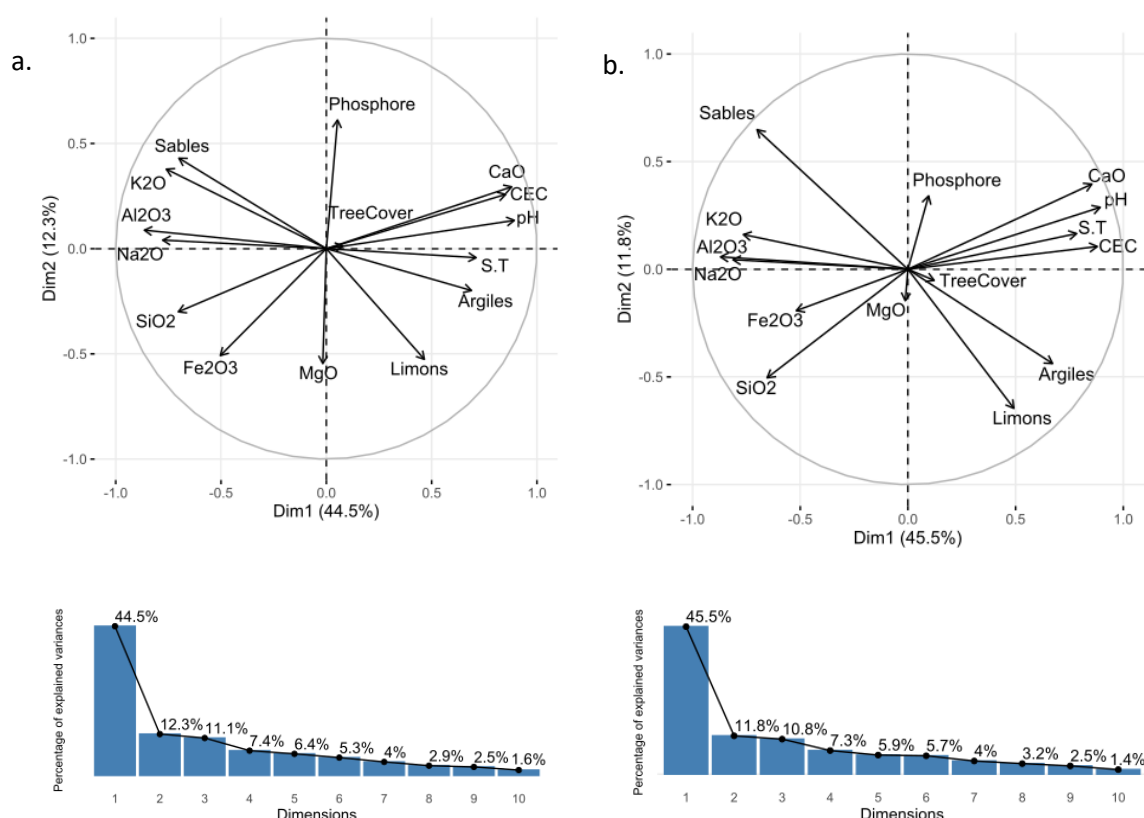


Figure 37 : ACP des variables "substrat et végétation" et leur contribution à la variance a. de la couche 0 – 30 cm (n = 89) et b. de la couche 30 – 50 cm (n = 80).

L'indicateur de densité de la couverture arborée (TreeCover) est peu représenté dans ces analyses, mais semble corrélé à la première composante, ce qui confirme que la composition

de la végétation est aussi liée au type de substrat. Ceci est également confirmé par les ACP réunissant les paramètres précédents et les coordonnées du NMDS de composition de la végétation qui montrent des bonnes représentations de ces variables et des corrélations avec les paramètres de géochimie de la roche (ces dernières n'ont pas pu être utilisées dans la suite de l'étude du fait de données manquantes qui réduisaient la population statistique à 66 individus ; Annexe 3).

Une autre ACP réunissant les variables climatique et topographique a été réalisée (Figure 38). L'analyse montre une structure principalement univariée avec un axe 1 contribuant à près de 50 % de la variance. Cet axe est fortement corrélé à un gradient de température estivale et de productivité végétale. Il est évidemment très corrélé à l'altitude. Le deuxième axe de l'ACP montre un ordonnancement des sites en lien avec le bilan hydrique, et non plus thermique.

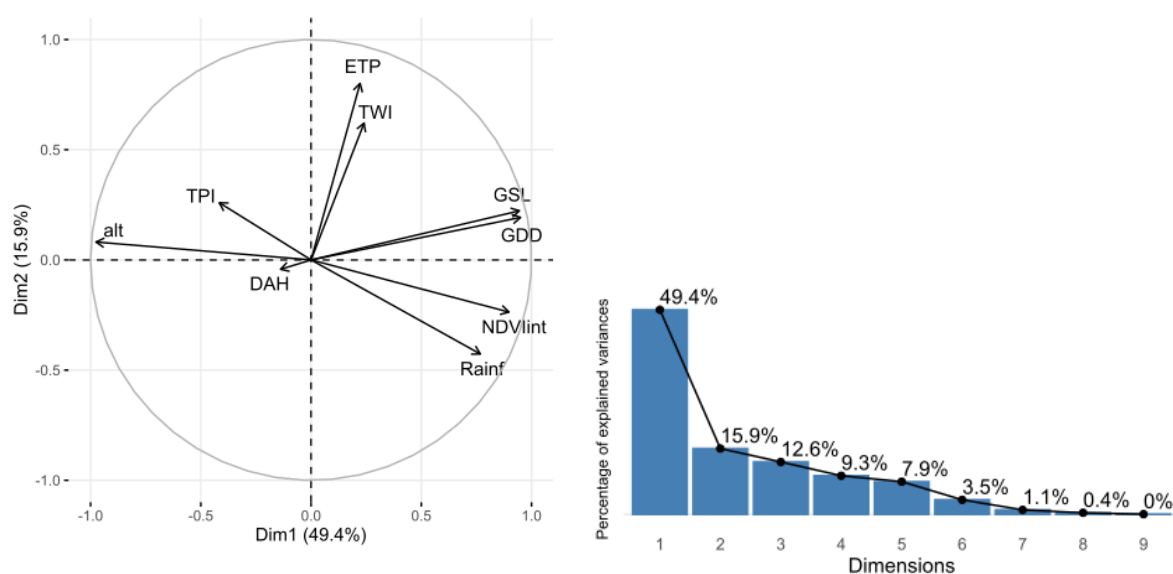


Figure 38 : ACP des variables "topoclimat" et leur contribution à la variance (n = 96).

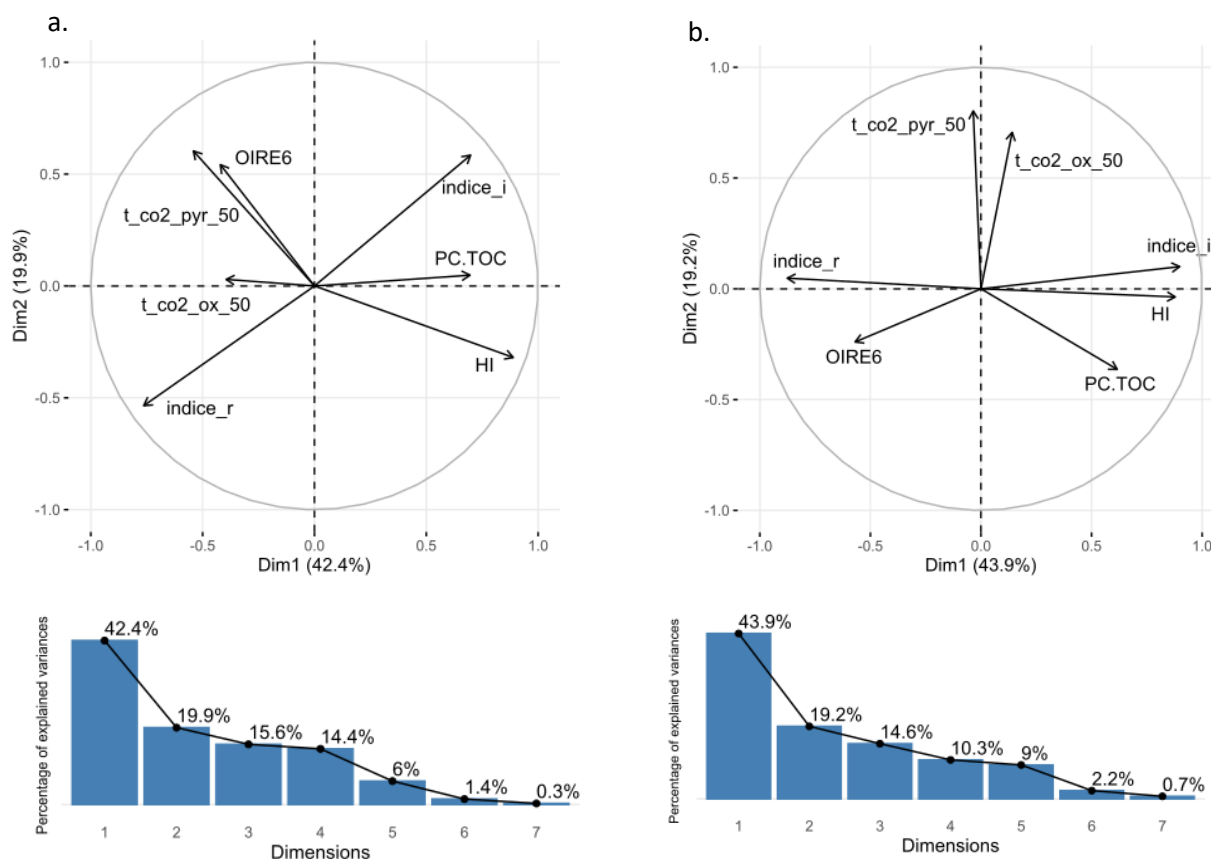


Figure 39 : ACP des variables "signature biogéochimique" et leur contribution à la variance a. de la couche 0 – 30 cm (n = 97) et b. de la couche 30 – 50 cm (n = 88).

Une troisième ACP a été réalisée avec les indicateurs Rock-Eval® pour obtenir une variable synthétique de la signature biogéochimique de la matière organique sur les couches 0-30 cm et 30-50 cm (Figures 39a et b). Dans les deux cas, la première composante, dont la contribution sur la variance est majoritaire, est positivement corrélée au ratio PC/TOC et aux indices *i* et *HI*. Elle est négativement corrélée aux indices *r* et *OIRE6*, et aux paramètres $T_{50_CO_2_pyr}$ et $T_{50_CO_2_ox}$ pour la couche 0-30 cm. Cette première composante peut être interprétée comme une variable synthétique de stabilité thermique, avec un pôle positif porté par une thermostabilité faible et une richesse en hydrogène et un pôle négatif porté par une thermostabilité élevée et une richesse en oxygène de la matière organique.

Les premières composantes retenues pour chacune de ces ACP sont relativement indépendantes les unes par rapport aux autres (Tableaux 11 et 12).

Tableau 11 : Matrice de corrélation de Pearson entre les différentes variables retenues pour la couche 0 – 30 cm.

	Stock SOC	Stock TF	C [SOC]	Substrat et vég. Dim 1	Topoclimat Dim 1	Signature biogéochimique Dim 1
Stock SOC	1.00	0.54	0.53	0.24	-0.08	0.14
Stock TF	0.54	1.00	-0.40	-0.14	-0.30	0.05
C [SOC]	0.53	-0.40	1.00	0.44	0.23	0.09
Substrat et vég. Dim 1	0.24	-0.14	0.44	1.00	0.32	-0.31
Topoclimat Dim 1	-0.08	-0.30	0.23	0.32	1.00	-0.40
Signature biogéochimique Dim 1	0.14	0.05	0.09	-0.31	-0.40	1.00

Tableau 12 : Matrice de corrélation de Pearson entre les différentes variables retenues pour la couche 30 – 50 cm.

	Stock SOC	Stock TF	C [SOC]	Substrat et vég. Dim 1	Topoclimat Dim 1	Signature biogéochimique Dim 1
Stock SOC	1.00	0.64	0.40	-0.12	-0.19	0.04
Stock TF	0.64	1.00	-0.41	-0.33	-0.24	-0.24
C [SOC]	0.40	-0.41	1.00	0.34	0.07	0.39
Substrat et vég. Dim 1	-0.12	-0.33	0.34	1.00	0.33	0.25
Topoclimat Dim 1	-0.19	-0.24	0.07	0.33	1.00	-0.10
Signature biogéochimique Dim 1	0.04	-0.24	0.39	0.25	-0.10	1.00

Afin d'étudier le contrôle des stocks de SOC dans les sols de montagne, nous avons choisi de décomposer notre analyse en étudiant le contrôle des deux paramètres qui le définissent : la teneur en SOC et le stock de TF. Nous supposons que le contrôle de ces deux composantes est différent, et qu'il n'est pas le même en surface et en profondeur. Pour vérifier cela, nous avons testé deux types de modèles, le premier incluant uniquement les effets directs des variables environnementales (Figure 40) et le second incluant à la fois les effets directs et les effets indirects (Figure 41). La comparaison en ANOVA des deux modèles démontre l'absence de différence significative entre eux. De fait, les modèles aux AIC les plus bas, n'incluant que les effets directs, ont été retenus. Il nous est néanmoins paru intéressant de commenter les effets indirects mis en évidence par le second type de modèle (Figure 41).

Conformément à notre modèle hypothétique, le topoclimat affecte le stock de TF (Figures 40 a, b). L'effet négatif de cette relation suggère que le stock de TF est favorisé en altitude où les températures sont froides et les précipitations liquides sont faibles, ce qui s'oppose à un rôle de l'altération chimique sur les EG, plutôt favorisée par un climat chaud et humide, mais qui pourrait souligner le rôle du gel-dégel comme moteur de désagrégation physique (Duchaufour et al., 2008). Cette relation négative peut aussi être mise en parallèle d'un éventuel contrôle par la topographie. Une surface au TPI élevé, synonyme d'une forme d'éminence, est moins exposée aux éboulis et aux chutes de pierres, à l'inverse de surfaces aux TPI bas, caractérisées par un affaissement. Il est intéressant de noter que la force de l'effet du topoclimat sur le stock de TF est plus importante en surface qu'en profondeur, ce qui est cohérent avec l'hypothèse précédente puisque la surface du sol est davantage exposée aux éboulis et aux chutes de pierres. Contrairement à la couche 0-30 cm, le substrat et la végétation pilotent aussi le stock de TF de la couche 30-50 cm. La relation négative met en évidence que les substrats silicatés influencent positivement le stock de TF. Il est connu que les processus d'altération des roches carbonatées et des roches silicatées sont différents, du fait de leur composition minéralogique, de leur dureté et de la solubilité différentes des minéraux (Duchaufour et al., 2008). Ces résultats montrent donc que le stock de TF n'est pas piloté par les mêmes facteurs en surface et en profondeur. En surface, le contrôle se fait principalement par le topoclimat, et est vraisemblablement impacté par l'exposition du sol aux chutes d'EG. En profondeur, le stock de TF est d'abord piloté par le substrat et la végétation, ce qui est probablement lié aux différents processus d'altération rencontrés selon le type de roche dans les horizons en contact avec le substrat rocheux.

Comme nous le supposions, la teneur en SOC est pilotée par le substrat et la végétation, et elle est favorisée par des taux d'argile, de CaO et par des pH élevés. Cet effet est particulièrement fort sur la couche 0-30 cm. Cette observation est cohérente avec nos précédents résultats et avec ceux d'autres études qui mettaient en évidence des teneurs de SOC particulièrement élevées en surface sur roches carbonatées (Gobat et al., 2010 ; Saenger et al., 2015). Cela pourrait s'expliquer par des phénomènes de stabilisation chimique de la matière organique en lien avec les teneurs élevées en carbonate de calcium et en argile (Seanger, 2013). Il est connu que la matière organique stabilisée par association avec les particules minérales les plus fines est généralement plus ancienne du fait de son temps de

résidence plus long que la matière organique associée aux fractions plus grossières (Balesdent, 1996). Cela pourrait aussi s'expliquer par l'effet de la richesse en nutriment (S/T et CEC élevés) qui favoriserait la production de biomasse dans les sols. Contrairement à la teneur en SOC en profondeur, la teneur en carbone organique de la couche 0-30 cm est également pilotée par le topoclimat. L'effet positif du topoclimat suggère que des températures et des précipitations élevées associées à un indice de végétation élevé favorisent la concentration en SOC. La productivité et le climat ont donc un effet sur la teneur en SOC de surface, mais cet effet est moins important que celui du substrat et de la végétation et que celui de la signature biogéochimique de la matière organique. L'effet positif de la signature biogéochimique sur la teneur en SOC montre que la labilité thermique de la matière organique favorise la concentration en SOC, aussi bien en surface qu'en profondeur. Ce résultat souligne l'importance du carbone organique labile dans les sols de montagne. La signature biogéochimique est elle-même conditionnée par le topoclimat, dont l'effet négatif montre que des températures froides favorisent une signature thermique labile (Figures 41a, b). Cette relation met en évidence que si le topoclimat a bien un rôle dans le contrôle des stocks de SOC dans les sols de montagne en pilotant les stocks de TF puis en impactant la teneur en SOC, il conditionne surtout la signature thermique de la matière organique en préservant de la dégradation microbienne des composés peu stabilisés. Ceci démontre que la structure chimique de la matière organique n'est pas nécessairement le premier facteur de sa stabilisation et que la stabilisation environnementale joue un rôle central dans la persistance du carbone organique dans le sol (Kögel-Knabner and Kleber, 2011). Le topoclimat a par ailleurs un effet positif important sur le substrat et la végétation, probablement en impactant les processus de pédogenèse ainsi que la composition de la végétation.

Enfin, il est intéressant d'observer que l'effet du substrat et de la végétation sur la signature biogéochimique de la matière organique n'est pas le même en surface et en profondeur. Sur la couche 0-30 cm, la relation négative montre que des pH, des taux d'argile, de nutriments et de CaO élevés favorisent une signature thermique plus stable, et inversement en profondeur. En théorie, des teneurs élevées en CaO favorisent la stabilisation physico-chimique en entraînant une humification par héritage (Baldock and Skjemstad, 2000 ; Gobat et al., 2010). Les ions métalliques jouent aussi un rôle dans la stabilisation de la matière organique en induisant des complexations métalliques qui diminuent son accessibilité aux microorganismes

(Baldock and Skjemstad, 2000). D'autre part, les pH acides limitent l'activité de décomposition des microorganismes (Walse et al., 1998) tout en favorisant l'adsorption des matières organiques sur les surfaces minérales qui se chargent positivement en milieu acide (Kögel-Knabner and Kleber, 2011). Nos résultats portent à croire que les mécanismes de stabilisation impliqués ne sont pas les mêmes en surface et en profondeur. Il est probable qu'en profondeur, où la stabilité thermique est favorisée par des pH acides et des teneurs en ions métalliques élevés, la stabilisation de la matière organique soit surtout liée à des phénomènes d'adsorption sur les surfaces minérales en lien avec des complexations métalliques. Alors qu'en surface, où la stabilité thermique est favorisée par des teneurs élevées en argiles et par des pH élevés, elle est surtout liée à une stabilisation de la matière organique dans les fractions minérales fines.

En conclusion, nos résultats mettent en évidence que les points de contrôle du topoclimat sur les stocks de carbone organique se situent surtout sur le substrat et la végétation et la signature biogéochimique de la matière organique. Dans des sols de prairie de montagne, Rey Benayas et al. (2004) observent un contrôle principalement biotique des teneurs en carbone organique de surface via l'effet majeur de la composition végétale. Nos résultats indiquent aussi un effet important de la signature biochimique de la matière organique, contrôlée par la nature des apports de litière et par la stabilisation physico-chimique et climatique dont elle fait l'objet. Conformément à ce que nous attendions, le stock de TF et la teneur en SOC ne sont pas contrôlés par les mêmes facteurs, et sont contrôlés différemment selon la profondeur.

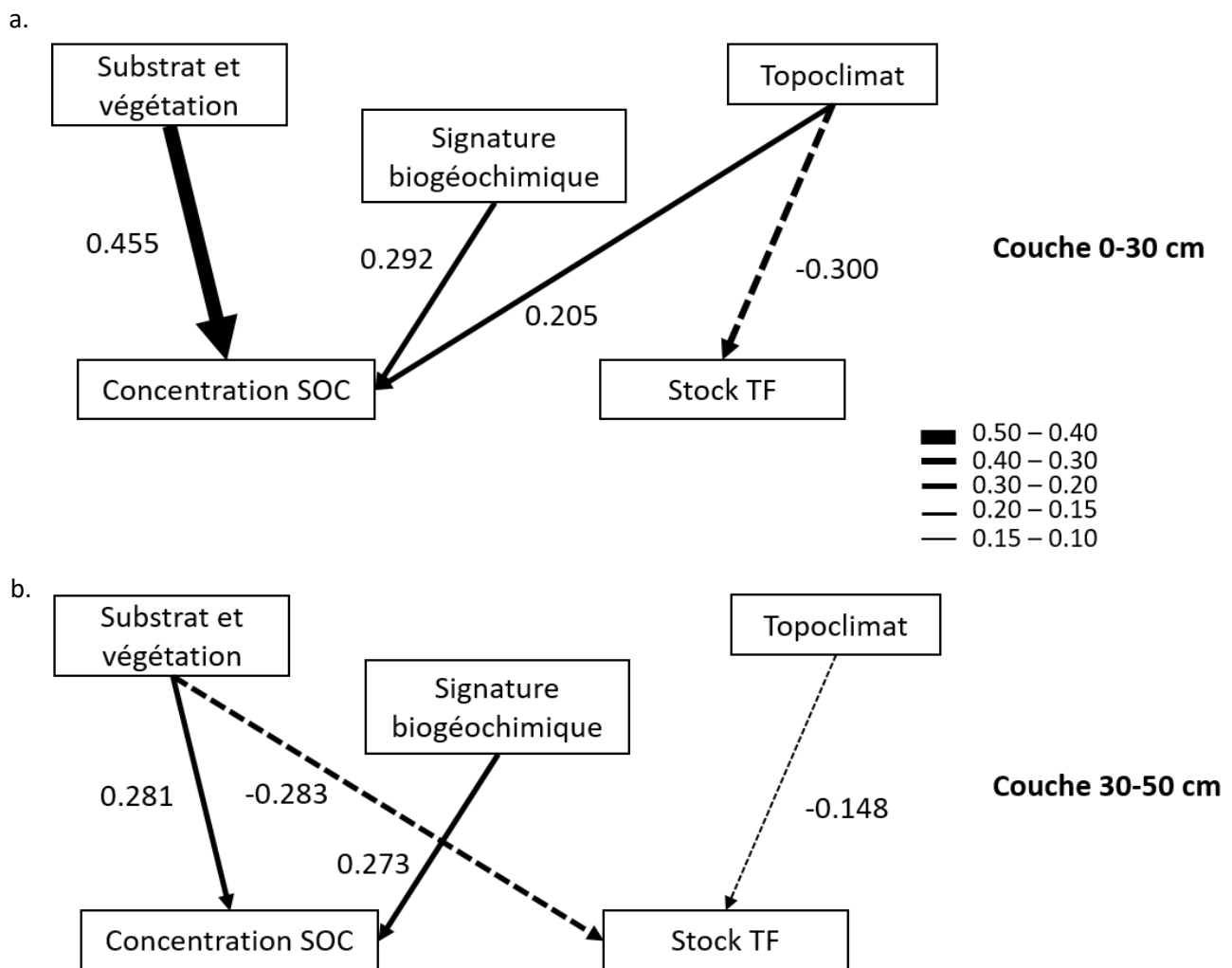


Figure 40 : Modèles d'équations structurelles incluant les effets directs. Le modèle a. testé pour la couche 0-30 cm présente les paramètres suivants : AIC = 949.8, $\chi^2 = 0.60$, CFI = 1.0, CMIN/d.f. = 0.51, et celui b. testé pour la couche 30-50 cm présente les paramètres suivants : AIC = 853.3, $\chi^2 = 0.18$, CFI = 0.96, CMIN/d.f. = 1.71. Les traits pleins correspondent à des effets positifs et les traits pointillés à des effets négatifs. L'épaisseur des traits est proportionnelle à la force de l'effet.

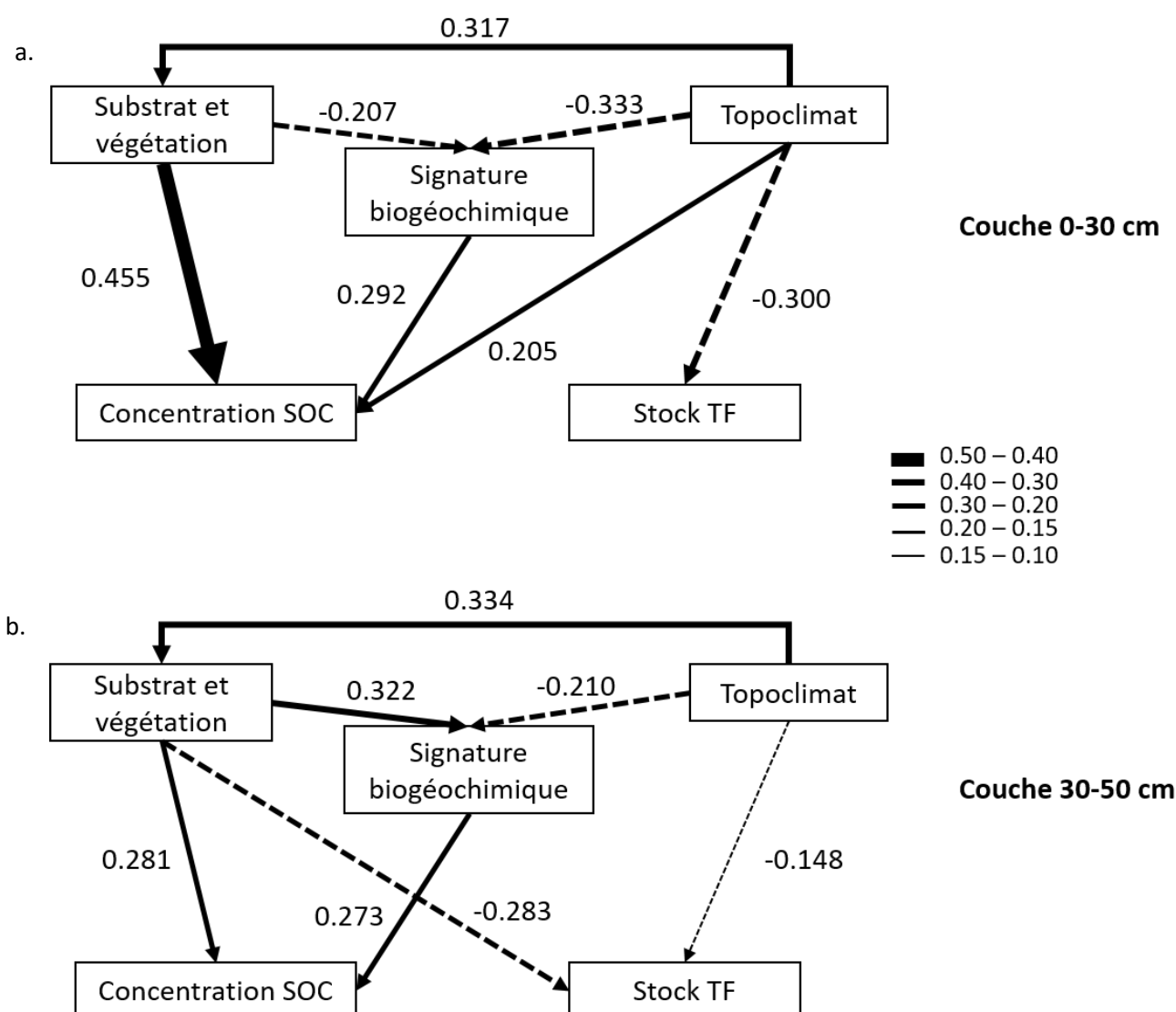


Figure 41 : Modèles d'équations structurelles incluant les effets directs et indirects. Le modèle a. testé pour la couche 0-30 cm présente les paramètres suivants AIC = 1693.0, $\chi^2 = 0.60$, CFI = 1.0, CMIN/d.f. = 0.52, et celui b. testé pour la couche 30-50 cm présente les paramètres suivants : AIC = 1527.8, $\chi^2 = 0.18$, CFI = 0.97, CMIN/d.f. = 1.71. Les traits pleins correspondent à des effets positifs et les traits pointillés à des effets négatifs. L'épaisseur des traits est proportionnelle à la force de l'effet.

Partie 2 : La nature biogéochimique de la matière organique des sols des Alpes françaises

A. Introduction

L'analyse des propriétés chimiques et de la stabilité du carbone organique sont indispensables pour comprendre sa vulnérabilité et prévoir sa réaction face aux changements climatiques (Viscarra Rossel et al., 2019). Il a été suggéré que le partitionnement du carbone organique du sol en différentes fractions de stabilité aidait à mieux comprendre la dynamique de son renouvellement et à identifier les écosystèmes pour lesquels les stocks étaient les plus vulnérables (Lugato et al., 2021 ; Cécillon, 2021).

En montagne, plusieurs études ont été menées sur des climatoséquences dans le but d'évaluer la composition de la matière organique et pour caractériser la stabilité du carbone organique en utilisant différentes techniques analytiques dont la spectroscopie de résonance magnétique nucléaire (RMN), la spectroscopie infrarouge à transformée de Fourier, l'analyse thermique Rock-Eval®, la pyrolyse en chromatographie phase gazeuse couplée à de la spectrométrie de masse (Pyrolyse GCMS), etc. Une accumulation de résidus organiques labiles et particulaires dans les sols situés en altitude a ainsi été mise en évidence par certains auteurs. La corrélation observée entre l'altitude et des indicateurs de la labilité du carbone organique suggère l'existence probable d'un gradient de stabilité biogéochimique (Sjögersten et al., 2011). Une augmentation de la teneur en O-alkyle C et une diminution de la teneur en alkyle C observée dans la matière organique avec l'augmentation de l'altitude suggère un ralentissement de la décomposition en haute altitude (Djukic et al., 2010 ; Xu et al., 2014). Des auteurs ont également noté que les proportions de matière organique particulaire, non stabilisée avec la phase minérale du sol, dans les 20 premiers centimètres de sol de prairie sont de l'ordre de 40 à 58 % entre 2200 m et 2700 m (Budge et al., 2010, 2011), contre des proportions deux fois moindre (7 – 30 %) entre 400 m et 1900 m (Zimmerman et al., 2007 ; Leifeld et al., 2009). De plus, une étude menée dans les Pyrénées a mis en évidence que le degré de stabilisation physico-chimique de la matière organique de sols de prairie de montagne, mesuré par incubation en laboratoire, est plus faible sur les sites les plus froids (Garcia-Pausas et al. 2008). Les temps moyens de résidence (TMR) du carbone organique

mesurés dans plusieurs études augmentent avec l'altitude (Leifeld et al., 2009), atteignant 90 ans à 2600 m pour la fraction du carbone organique particulaire alors que cette même fraction en sol de plaine présente des TMR de l'ordre de quelques années (NF X31-516, 2007 ; Budge et al., 2011). D'autre part, Saenger (2013) a rapporté la vulnérabilité particulière des sols de crête (végétation rase avec patch de graminées, entre 1980 à 2341 m d'altitude) dont la fraction particulaire de la matière organique représente 76 % sur l'horizon 0-10 cm, en comparaison d'un taux d'environ 64 % de matière organique associée à la matière minérale sur les Cambisols alpin et subalpins. Ces sols de crête présentent aussi des indices hydrogène (HI ; Espitalié et al., 1977) plus élevés que dans les sols de plus faible altitude, indiquant un ratio H : C élevé de la matière organique du sol. Ces résultats suggèrent une limitation de la décomposition de la matière organique avec altitude qui induit une accumulation de résidus organiques labiles et particuliers dans ces sols soumis à un climat froid. L'ensemble de ces observations soulève des inquiétudes quant à l'avenir de cette matière organique fragile dans un contexte de changements globaux (Sjögersten et al., 2011).

A l'inverse, d'autres études ne montrent aucun schéma clair de la composition de la matière organique en fonction de l'altitude. Entre 550 et 2000 m dans les alpes italiennes, Siles et al. (2017) met en évidence une teneur accrue en composés aromatiques et en acides gras dans la matière organique des sites de haute altitude ainsi que des activités microbiennes plus importantes. Par ailleurs, le long d'un gradient altitudinal inférieur à 1000 m en forêt, Balaria et al. (2014) n'a observé aucune tendance dans l'évolution de l'abondance de O-alkyle C de la matière organique du sol de surface. Ces résultats mettent clairement en évidence l'effet de la variabilité environnementale et soulignent la nécessité d'une approche globale prenant en compte l'ensemble de la diversité des situations rencontrées en montagne pour comprendre les grands gradients de variabilité de la nature biogéochimique de la matière organique des sols et en brosser le tableau général.

Dans cette partie, nous tenterons de comprendre les grands patterns de variabilité de la nature biogéochimique de la matière organique le long de dix-sept climatoséquences. Il s'agit d'étudier la signature biogéochimique de la matière organique en considérant une grande diversité d'écosystèmes à travers les Alpes françaises. Nous émettons l'hypothèse de l'existence d'un gradient de labilité du carbone organique croissant avec l'altitude.

B. Matériels et méthodes

Les protocoles d'échantillonnage des sols et d'analyse des paramètres physico-chimiques des sols ont été présentés dans la partie 1. Les mêmes échantillons ont été utilisés pour les analyses suivantes.

1. Analyse thermique Rock-Eval®

La stœchiométrie de la matière organique et la stabilité thermique du carbone organique ont été caractérisées par analyse thermique Rock-Eval® (Rock-Eval® 6 Turbo, Vinci Technologies). Le rendement de la quantification du carbone organique est en moyenne de 87 % (min = 16 %, max = 214 %) de la teneur en SOC déterminée par Analyse Élémentaire (Figure 42). La variabilité du rendement peut s'expliquer par l'effet des matrices minérales, qui selon les sols, peuvent interférer sur le signal (Espitalié et al., 1985 ; Katz, 1983), ou par des différences entre les poudres analysées par les deux techniques (dans deux laboratoires différents). Nous observons en particulier une sous-estimation des concentrations en carbone organique mesurées par Rock-Eval® dans les horizons profonds des placettes sur substrat carbonaté du gradient Vanoise. Nous faisons néanmoins le choix de ne pas les écarter afin de ne pas réduire notre population statistique. Respectivement, le CO₂ évacué pendant la phase de pyrolyse et le CO₂ libéré lors de la phase d'oxydation représentent en moyenne 16 % et 60 % de la somme du carbone organique et du MinC (carbone minéral, voir Behar et al., 2001). Les paramètres retenus pour la suite de l'analyse sont les suivants : PC/TOC, HI, OIRE6, T₅₀_CO₂_PYR, T₅₀_CO₂_OX, indice i et indice r.

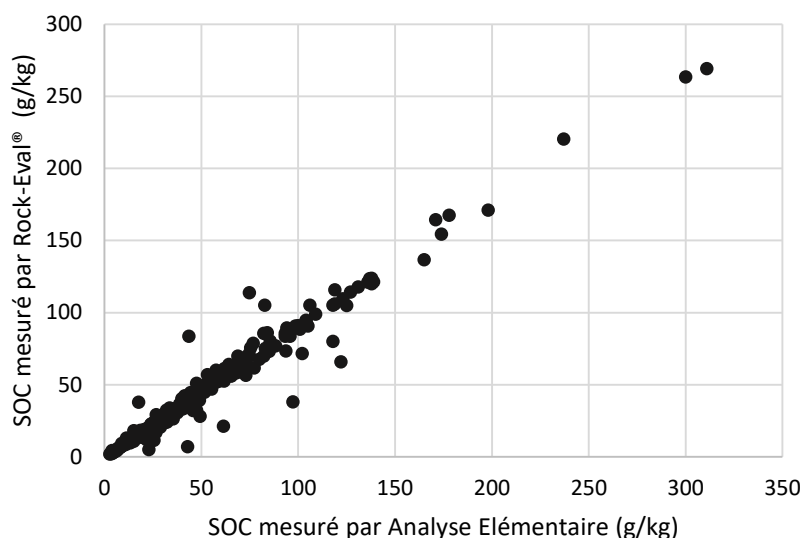


Figure 42 : Teneur en SOC mesurée par analyse Rock-Eval® en fonction de la teneur en SOC mesurée par Analyse Élémentaire (n = 295). La présence de carbonates dans certains horizons et des effets de matrice difficiles à identifier peuvent expliquer le mauvais rendement de certaines mesures.

2. Agrégation des données

Nous avons agrégé les paramètres Rock-Eval® de chaque horizon en 5 couches de profondeur différentes : 0-10 cm, 0-30 cm, 0-50 cm, 30-50 cm et sur profil complet. Suivant Kanari et al. (2021), l'agrégation des variables a été réalisée selon Eq. 8 avec $P_{hz 1}$: paramètre de l'horizon 1, f_i = proportion de TF dans l'horizon par rapport au stock de TF de la couche de profondeur considérée. Dans le cas où le paramètre est un ratio, l'agrégation a été réalisée sur la base de leurs équations de définition (PC/TOC, HI, OIRE6, indice i , indice r) comme pour l'exemple présenté en Eq. 9.

$$P_{agrégé} = P_{hz 1} * f_i + P_{hz 2} * (1 - f_i) \quad \text{Eq. 8}$$

$$\frac{PC}{TOC}_{agrégé} = \frac{PC_{hz 1} * f_i + PC_{hz 2} * (1 - f_i)}{TOC_{hz 1} * f_i + TOC_{hz 2} * (1 - f_i)} \quad \text{Eq. 9}$$

3. Analyses statistiques

Nous avons comparé les signatures biogéochimiques de la matière organique selon les critères de classification présentés dans la partie 1 (couvert végétal, substrat rocheux, orientation, altitude) par analyse de variance (ANOVA) multi-facteurs avec un effet aléatoire sur le gradient altitudinal. L'hypothèse de normalité des données et des résidus a été vérifiée par un test de Shapiro et l'homogénéité des variances a été vérifiée par un test de Levene. Dans certains cas, l'hypothèse de normalité n'était pas vérifiée. Si cela améliorait la normalité, les données ont été transformées en logarithme décimal (PC/TOC 0 cm-complet, PC/TOC 30-50 cm, PC/TOC 0-30 cm, T₅₀_CO₂_OX 30-50cm, T₅₀_CO₂_OX 0 cm-complet, T₅₀_CO₂_OX 0-10 cm, T₅₀_CO₂_OX 0-30 cm, HI 0-30 cm, HI 0-10 cm, HI 30-50 cm, OIRE6 30-50 cm, OIRE6 0-10 cm, OIRE6 0-30 cm, indice r 0-10 cm). Les interactions entre les facteurs ont été vérifiées, puis les comparaisons par paires ont été réalisées a posteriori avec le test de Emmeans. Ces analyses ont été réalisées sur Rstudio avec les packages rstatix et tidyverse.

Afin de visualiser l'évolution des paramètres Rock-Eval® le long des gradients environnementaux (altitude, GDD), des régressions locale (Loess) ont été utilisées pour tracer des courbes lissées (span = 0.5) ajustées aux nuages de points avec une bande de confiance à 95 %.

C. Résultats & discussions

a. Variabilité de la signature biogéochimique de la matière organique

L'utilisation de l'analyse thermique Rock-Eval® pour la caractérisation biogéochimique de la matière organique des sols étant plutôt récente, les bases de données présentes dans la littérature sont encore assez pauvres, ce qui limite les comparaisons entre les différentes études. Néanmoins, nous notons que les T50_CO₂_ox des sols de montagne sont dans la moyenne basse de ce qui est observé dans les sols agricoles et forestiers, puisque sur des horizons de surface, ce paramètre est compris entre 400 et 435 °C et est en moyenne de 434 °C en forêt sur la couche 30-50 cm (Tableau 13, Barré et al., 2016 ; Kanari et al., 2021 ; Soucémariadin et al., 2018). L'indice HI de nos sols présente une importante gamme de variation, avec une moyenne plutôt élevée au regard des observations faites sur des sols de plaine (entre 120 et 276 mg HC/g C en surface selon Barré et al., 2016 et Soucémariadin et al., 2018 et 157 mg HC/g C en forêt sur la couche 30-50 selon Kanari et al., 2021). En compilant les résultats d'analyse thermique Rock-Eval® d'une cinquantaine de sols forestiers français du réseau "RENECOFOR", Soucémariadin et al. (2018) observe des indices OIRE6, r et i moyens de 225 mg O₂/g C, 0.59 et 0.17 respectivement sur la couche 0-10 cm. Nos moyennes sur l'ensemble des sols superficiels pour les mêmes paramètres sont de 174 mg O₂/g C, 0.54 et 0.26 et les moyennes calculées sur les 30 sols de forêts de montagne pour les mêmes paramètres sont respectivement de 182 mg O₂/g C, 0.57 et 0.19 sur la couche 0-10 cm.

Globalement, nous notons donc que la matière organique des sols de montagnes semble être caractérisée par une signature biogéochimique plus thermolabile que celle des sols de plaine. Cette observation nécessitera d'être réexaminée à l'avenir, lorsque plus de données seront rendues accessibles (deuxième campagne du RMQS), notamment en milieux ouverts puisque la plupart des études disponibles actuellement sont centrées sur la matière organique des sols forestiers (ou agricoles).

L'évolution des paramètres Rock-Eval® avec la profondeur (diminution de HI, de PC/TOC, de l'indice i et augmentation de OIRE6 et de l'indice r) met en évidence une augmentation de la stabilité de la matière organique (Disnar et al., 2003 ; Tableau 13). En profondeur, la matière organique est donc globalement plus stable qu'en surface, ce qui est lié au ralentissement de

l'activité microbienne, à la diminution des entrées de carbone organique par les plantes et à une meilleure stabilisation avec la fraction minérale, conférant généralement au carbone des sols profonds un âge moyen plus ancien (Shi et al., 2020).

Tableau 13 : Minimum, moyenne, écart-type et maximum des paramètres Rock-Eval® étudiés.

		0-10	0-30	0-50	30-50	0-complet
PC/TOC	minimum	0.11	0.20	0.22	0.17	0.22
	moyenne	0.32	0.31	0.30	0.26	0.30
	écart-type	0.06	0.05	0.05	0.06	0.05
	maximum	0.53	0.53	0.53	0.65	0.53
T50_CO2_pyr (°C)	minimum	329	329	330	332	330
	moyenne	385	388	389	393	390
	écart-type	23	21	20	18	19
	maximum	434	432	432	437	432
T50_CO2_ox (°C)	minimum	381	380	377	366	374
	moyenne	399	400	402	405	402
	écart-type	13	13	14	19	14
	maximum	450	460	466	481	466
HI (mg HC/g C)	minimum	124.4	124.4	122.0	34.6	115.6
	moyenne	281.1	257.0	243.3	167.4	239.5
	écart-type	71.7	64.8	64.1	68.2	65.0
	maximum	555.2	552.9	552.9	451.7	552.9
OIRE6 (mg O2/g C)	minimum	24.5	25.6	25.6	28.4	25.6
	moyenne	174.5	187.1	195.8	243.0	200.0
	écart-type	60.0	61.1	64.3	98.1	68.3
	maximum	652.7	652.7	652.7	762.9	652.7
indice i	minimum	-0.09	-0.09	-0.10	-0.28	-0.10
	moyenne	0.26	0.20	0.17	0.09	0.17
	écart-type	0.10	0.10	0.10	0.11	0.10
	maximum	0.42	0.40	0.40	0.40	0.40
indice r	minimum	0.43	0.45	0.45	0.45	0.45
	moyenne	0.54	0.56	0.57	0.65	0.57
	écart-type	0.05	0.05	0.05	0.06	0.05
	maximum	0.73	0.73	0.73	0.86	0.74

Tableau 14 : Moyenne des paramètres Rock-Eval® des différentes catégories de sols. La suite du tableau est présentée en annexe 4.

		Profondeur (cm)	PC/TOC	T50_CO2_pyr (°C)	T50_CO2_ox (°C)	HI (mg HC/g C)	indice i	indice r
Type de couvert végétal	Forêt	0-30	0.28	391	403	216.0	0.13	0.59
		0-50	0.27	392	405	204.7	0.11	0.60
		0-complet	0.27	392	406	201.4	0.10	0.60
	Lande	0-30	0.34	376	393	302.3	0.20	0.55
		30-50	0.24	388	391	159.1	0.07	0.66
		0-complet	0.32	378	392	275.3	0.16	0.57
	Pelouse	0-30	0.31	388	397	273.8	0.24	0.54
		30-50	0.27	393	404	176.9	0.11	0.64
		0-complet	0.30	390	400	254.8	0.20	0.55
	Roche nue	0-30	0.34	395	422	239.7	0.23	0.59
		30-50	0.29	402	428	204.4	0.17	0.63
		0-complet	0.34	396	423	236.3	0.23	0.59
Substrat rocheux	Silicaté	0-30	0.32	379	398	269.7	0.20	0.55
		30-50	0.26	386	403	157.3	0.09	0.65
		0-complet	0.31	381	400	246.7	0.16	0.57
	Carbonaté	0-30	0.28	404	407	231.3	0.21	0.57
		30-50	0.27	409	412	194.5	0.12	0.64
		0-complet	0.28	406	408	226.2	0.19	0.57
	Ferromagnésien	0-30	0.28	409	403	231.3	0.17	0.58
		30-50	0.25	408	407	173.3	0.06	0.66
		0-complet	0.28	408	404	221.5	0.15	0.59
Classe altitudinale (m)	600-1100	0-30	0.26	405	423	199.7	0.12	0.61
		30-50	0.25	411	424	167.3	0.07	0.66
		0-complet	0.26	408	424	195.5	0.10	0.62
	1100-1500	0-30	0.27	392	405	206.2	0.15	0.59
		30-50	0.26	391	408	175.2	0.08	0.65
		0-complet	0.27	392	407	197.6	0.12	0.60
	1500-2000	0-30	0.30	388	396	251.9	0.19	0.56
		30-50	0.24	393	399	150.4	0.07	0.66
		0-complet	0.29	389	398	228.3	0.15	0.57
	2000-2500	0-30	0.32	382	396	285.8	0.23	0.54
		30-50	0.28	390	404	176.8	0.12	0.64
		0-complet	0.31	384	399	267.7	0.19	0.55
	2500-3200	0-30	0.32	396	409	254.4	0.23	0.56
		30-50	0.26	400	414	176.1	0.10	0.66
		0-complet	0.31	397	411	240.2	0.20	0.57

Suite tableau 14 : Moyenne des paramètres Rock-Eval® des différentes catégories de sols.

		Profondeur (cm)	PC/TOC	T50_CO2_pyr (°C)	T50_CO2_ox (°C)	HI (mg HC/g C)	indice i	indice r
Orientation	Est	0-30	0.32	389	401	258.8	0.21	0.56
		30-50	0.26	394	403	172.7	0.10	0.64
		0-complet	0.31	391	402	242.2	0.18	0.57
	Nord	0-30	0.29	385	396	230.6	0.21	0.55
		30-50	0.24	390	403	153.2	0.10	0.64
		0-complet	0.28	387	400	210.1	0.16	0.57
	Ouest	0-30	0.31	386	401	256.5	0.18	0.56
		30-50	0.26	392	412	150.9	0.08	0.65
		0-complet	0.30	387	405	239.4	0.15	0.57
	Sud	0-30	0.31	391	401	267.6	0.21	0.55
		30-50	0.27	396	404	182.9	0.09	0.65
		0-complet	0.30	393	401	250.4	0.17	0.57

Les ANOVA mettent en évidence quelques différences notables entre les signatures biogéochimiques de la matière organique des différentes catégories de sols (Tableau 15). D'abord, un effet du couvert végétal est observé sur plusieurs paramètres (PC/TOC, HI et indice i ; Figures 43a, b, e) et sur les différentes couches de profondeur. Il indique que la matière organique des sols de forêt est globalement plus stable que celle de milieux ouverts, en particulier sur les horizons de surface (PC/TOC, indice i et HI sont plus faibles en forêt). Un effet du substrat rocheux est observé sur le paramètre T50_CO2_pyr et sur les indices i et r en interaction avec la classe altitudinale (dont une différence substrat carbonaté/silicaté dans la classe 1100-1500 m). On remarque que le paramètre T50_CO2_pyr est particulièrement sensible au substrat rocheux, indiquant des valeurs plus faibles sur substrat silicaté (Figure 43c). Bien que les différences ne soient pas significatives, les tendances d'autres paramètres (T50_CO2_ox plus faible et HI plus élevé sur substrat silicaté ; Tableau 14) renforcent l'hypothèse d'une matière organique globalement plus labile sur substrat silicaté, en particulier sur la couche 0-30 cm. Il est possible que cet effet du substrat silicaté soit lié à un effet des pH acides des sols, qui inhibent l'activité microbienne et limitent l'activité de décomposition, entraînant une stabilisation environnementale de la matière organique (Walse et al., 1998).

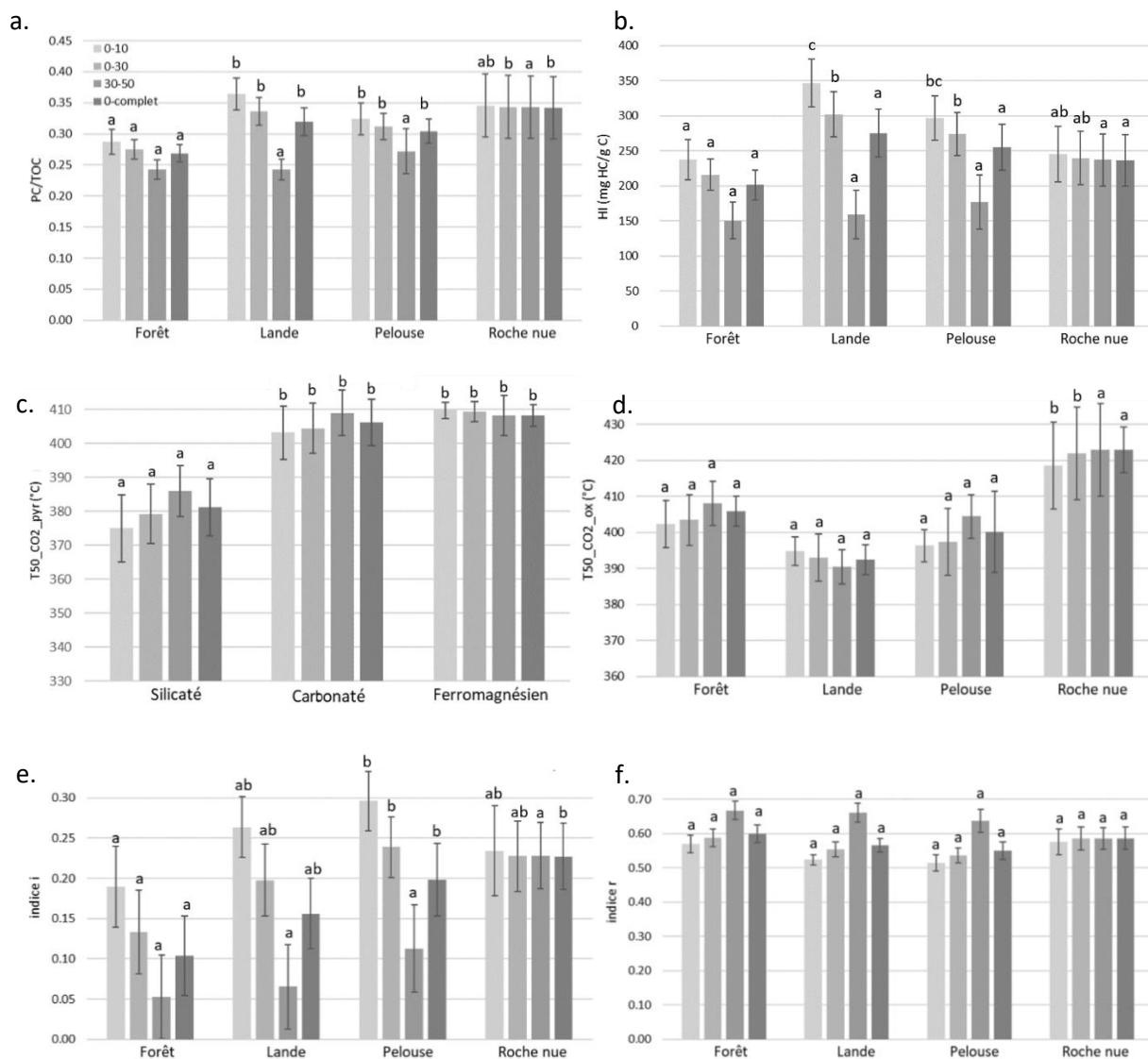


Figure 43 : Moyennes a. des ratios PC/TOC selon le type de couvert végétal, b. des indices HI selon le type de couvert végétal, c. des paramètres T50_CO₂_pyr selon le type de substrat rocheux, d. des paramètres T50_CO₂_ox selon le type de couvert végétal, e. des indices i selon le type de couvert végétal et f. des indices r selon le type de couvert végétal. Les différences figurées correspondent aux résultats des tests de comparaison post hoc 2 à 2 de Emmeans.

Tableau 15 : Significativité des comparaisons en ANOVA des différents critères de classification (Substrat rocheux : RM, type de végétation : Veg, classe altitudinale : Alt, orientation : Orient) sur les paramètres Rock-Eval®. Symboles pour les p-values : * p < 0.001 ; ** p < 0.01 ; * p < 0.05 ; NS p > 0.5.**

	PC/TOC				T50_CO2_pyr (°C)				T50_CO2_ox (°C)				HI mg (HC/g C)				indice i				indice r			
	0-10	0-30	30-50	0-cplt	0-10	0-30	30-50	0-cplt	0-10	0-30	30-50	0-cplt	0-10	0-30	30-50	0-cplt	0-10	0-30	30-50	0-cplt	0-10	0-30	30-50	0-cplt
Veg.	*	*	NS	*	NS	NS	NS	NS	*	*	NS	NS	*	*	NS	NS	*	*	*	*	NS	NS	*	NS
RM.	NS	NS	NS	NS	*	*	*	*	NS	NS	NS	NS	*	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Alt.	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Orient.	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Veg:RM	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Veg:Alt	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Veg:Orient	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
RM:Alt	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	NS	NS	NS	*	*	*	NS	*	*	*	NS
RM:Orient	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Alt:Orient	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Veg:RM:Alt	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Veg:RM:Orient	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Veg:Alt:Orient	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
RM:Alt:Orient	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Veg:Alt:Orient:RM	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

Ces observations sont à prendre avec prudence considérant la multitude de paramètres confondants qui peuvent masquer certaines tendances, ou au contraire, en faire apparaître certaines. C'est pourquoi l'ensemble de ces observations constituent une première exploration qui mérite d'être réexaminée en contrôlant certaines variables par rapport à d'autres, quand bien même les interactions ont été vérifiées par des tests statistiques.

b. Evolution de la signature biogéochimique de la matière organique des sols le long de climatoséquences

L'évolution de l'ensemble des paramètres de biogéochimie de la matière organique des sols examinés ne suit aucune tendance linéaire avec l'altitude. Au niveau de la zone de combat entre 1500 et 2100 m, nous observons une nette hausse du ratio PC/TOC, des indices HI et i ainsi qu'une diminution de l'indice r et du T50_CO2_ox, qui présentent des valeurs minimales à ces altitudes (Figures 44, 45, 46, 47 et 48). Ces tendances sont particulièrement claires pour les couches superficielles 0-10 cm et 0-30 cm et n'apparaissent pas sur la couche 30 – 50 cm. L'évolution moyenne du ratio PC/TOC et des indices i et HI du profil complet et des couches superficielles montre une tendance à l'augmentation avec l'altitude jusqu'à 2100 m puis se stabilise. Le paramètre T50_CO2_OX montre une tendance à la diminution avec l'altitude jusqu'à 1900 m, où il atteint sa valeur minimale moyenne. Cette tendance apparaît en surface sur les couches 0-10 cm et 0-30 cm et sur profil complet, mais moins en profondeur (Figure 45c). Sur profil complet et en surface, l'indice r montre une tendance à la diminution jusqu'à 1900 m puis se stabilise. Les évolutions du ratio PC/TOC, HI, OIRE6, indice i, indice r et T50_CO2_pyr avec la GDD ne montrent aucune tendance claire (Figure 50 et 51). Nous notons en revanche une augmentation du T50_CO2_ox avec la GDD entre 1000 et 3000 °C sur toutes les couches de profondeur (Figure 49).

En nous questionnant sur la variabilité de la signature biogéochimique de la matière organique des sols en montagne, nous avons émis l'hypothèse d'un gradient croissant de labilité avec l'altitude. Nos résultats ne confirment pas cette hypothèse, mais la plupart des paramètres examinés, montrant des distinctions nettes dans l'allure des régressions locales entre 1500 et 2100 m d'altitude par rapport aux altitudes inférieures et supérieures, suggèrent plutôt un changement marqué dans la biogéochimie de la matière organique au niveau de l'écotone

forêt-prairie. La matière organique montre des caractéristiques de labilité thermique plus évidentes à partir de cette zone de combat.

Nous l'interprétons comme un effet combiné du changement de couvert végétal et de la péjoration climatique. Comme nous l'avons démontré dans la partie précédente, la signature biogéochimique de la matière organique, sur la couche 0 – 30 cm, est pilotée en ordre 1 par les facteurs topoclimatiques puis en ordre 2 par les variables pédogéochimiques et la structure de la végétation. En profondeur, ce sont d'abord les variables pédogéochimiques et de structure de la végétation qui la conditionnent. Cela pourrait expliquer la disparition (ou dissipation) des tendances dans l'évolution des paramètres de biogéochimie avec l'altitude sur la couche 30 – 50 cm. Il a, en effet, été démontré que sur la couche 30-100 cm, l'âge du carbone organique est d'abord piloté par la profondeur, puis dans une moindre mesure par la température, la teneur en argiles et les précipitations (Shi et al., 2020).

Nos résultats suggèrent donc que les sols superficiels des milieux ouverts au-dessus de 2000 m d'altitude sont caractérisés par la présence de matière organique relativement plus thermolabile que celle présente aux altitudes inférieures. Cette relative labilité peut s'expliquer de plusieurs manières. D'abord, par la nature des apports en SOC. Même si nous savons que la préservation sélective due à la récalcitrance chimique n'est pas le principal mode de stabilisation de la matière organique de manière générale, les traits fonctionnels des plantes peuvent influencer fortement la composition chimique et physique de la litière, et donc sa décomposabilité (Cornelissen & Thompson 1997). En forêt, la litière est caractérisée par des apports épigés riches en débris ligneux, qui sont des composés à cycle lent, difficiles à dégrader du fait de leur densité élevée et de leur complexité chimique (De Deyn et al., 2008). A l'inverse, le réseau très dense de racines fines et peu lignifiées des sols de prairie, qui présente des taux de renouvellement élevés, fournit une matière organique relativement facile à décomposer (Garcia Pausas et al., 2017 ; Jobbagy et Jackson, 2000). Ainsi, on observe avec l'augmentation de l'altitude la hausse de l'importance de la phytomasse souterraine par rapport à la phytomasse aérienne (Hitz et al., 2001). Par voie de conséquence, il est difficile de comprendre la similitude des indicateurs de stabilité thermique des sols de lande et des sols de prairie au regard de la qualité de la litière. En effet, la faible qualité biochimique de la litière produite par les arbustes ligneux, avec des teneurs élevées en lignine et en polyphénols, est très différente de celle produite dans les sols de pelouse par les plantes herbacées, et est

théoriquement plus difficilement décomposable (Garcia-Pausas et al., 2017). C'est entre autres pourquoi il nous paraît évident que la qualité de la litière n'est pas le seul facteur explicatif à ce phénomène d'augmentation de la labilité thermique au niveau de la zone de changement de végétation entre 1500 et 2100 m. L'évolution des indices r et $T50_CO_2_ox$ est effectivement peu imputable à un effet du changement de couvert (Figure 43d, 43f). La diminution de ces paramètres entre 1500 et 2100 m en surface met en évidence la labilité thermique particulière du carbone organique stocké à partir de l'étage subalpin. Cette labilité thermique s'explique vraisemblablement par un ralentissement de l'activité de dégradation de la matière organique par les microorganismes et par un déficit d'interactions organo-minérales. S'accumule donc une quantité importante de résidus organiques peu décomposés, caractérisés par un turnover particulièrement long (Budge et al., 2011 ; 2010 ; Leifeld et al., 2009) et préservés de la dégradation microbienne par une stabilisation environnementale liée aux températures froides (Trumbore et al., 1996). Un effet de la diminution du pH avec l'altitude est parfois aussi suggéré pour expliquer cette labilité particulière de la matière organique en altitude (Leifeld et al., 2009), mais nous n'observons ici aucune tendance dans l'évolution du pH avec l'altitude qui pourrait relier ces deux paramètres.

L'évolution de la biogéochimie de la matière organique des sols avec la GDD ne montrant pas de tendance aussi nette, il est probable que cet effet altitudinal sur la matière organique ne se limite pas à un effet thermique car la variable altitudinale implique un certain nombre d'autres facteurs, sans doute également impliqués dans l'état de la matière organique des sols (humidité, histoire du paysage – glacier, homme). Parmi la très grande diversité d'écosystèmes étudiés, une structure commune se dégage, malgré tout. Il est évident qu'un effort d'échantillonnage plus important en dessous de 1500 m est nécessaire pour appuyer nos observations et confirmer cette tendance selon laquelle la matière organique à plus basse altitude présente une stabilité biogéochimique plus importante.

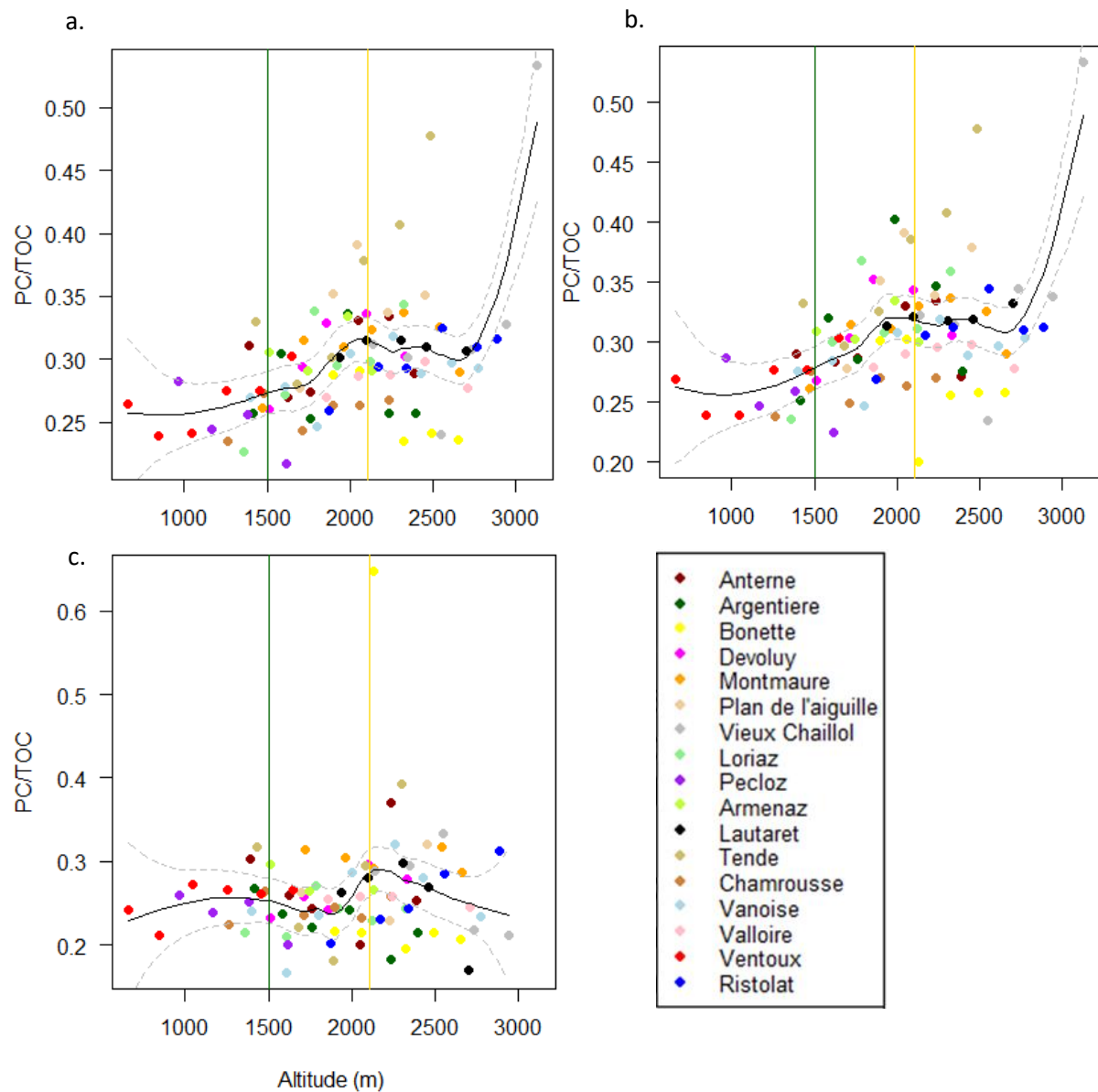


Figure 44 : Evolution du ratio PC/TOC a. sur le profil complet (n = 97), b. sur la couche 0-30 cm (n = 97) et sur la couche 30-50 cm (n = 88) en fonction de l'altitude. La ligne verte et la ligne jaune délimitent la zone de combat où les milieux forestiers laissent place aux milieux ouverts.

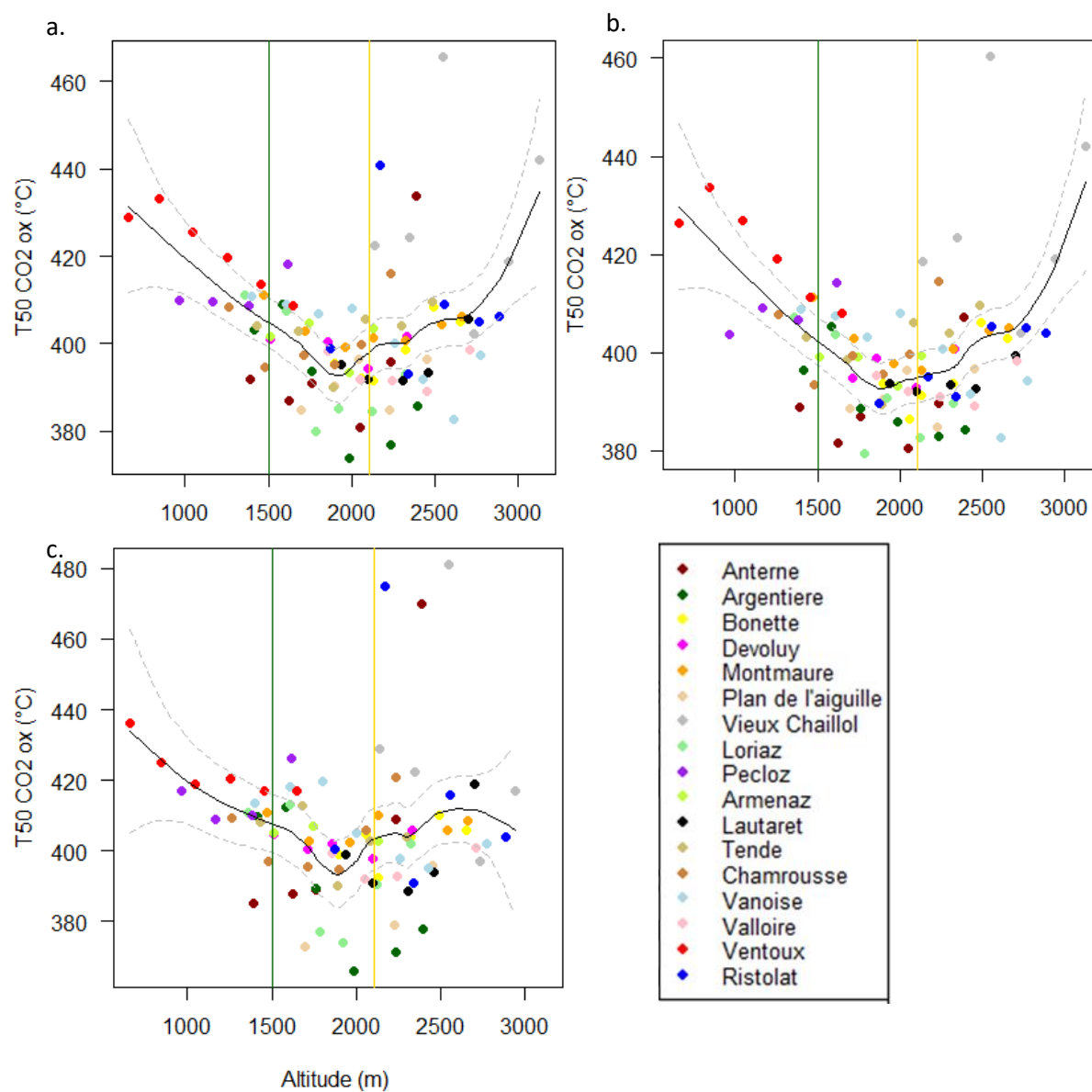


Figure 45 : Evolution du paramètre T50_CO₂_OX a. sur le profil complet (n = 97), b. sur la couche 0-30 cm (n = 97) et sur la couche 30-50 cm (n = 88) en fonction de l'altitude. La ligne verte et la ligne jaune délimitent la zone de combat où les milieux forestiers laissent place aux milieux ouverts.

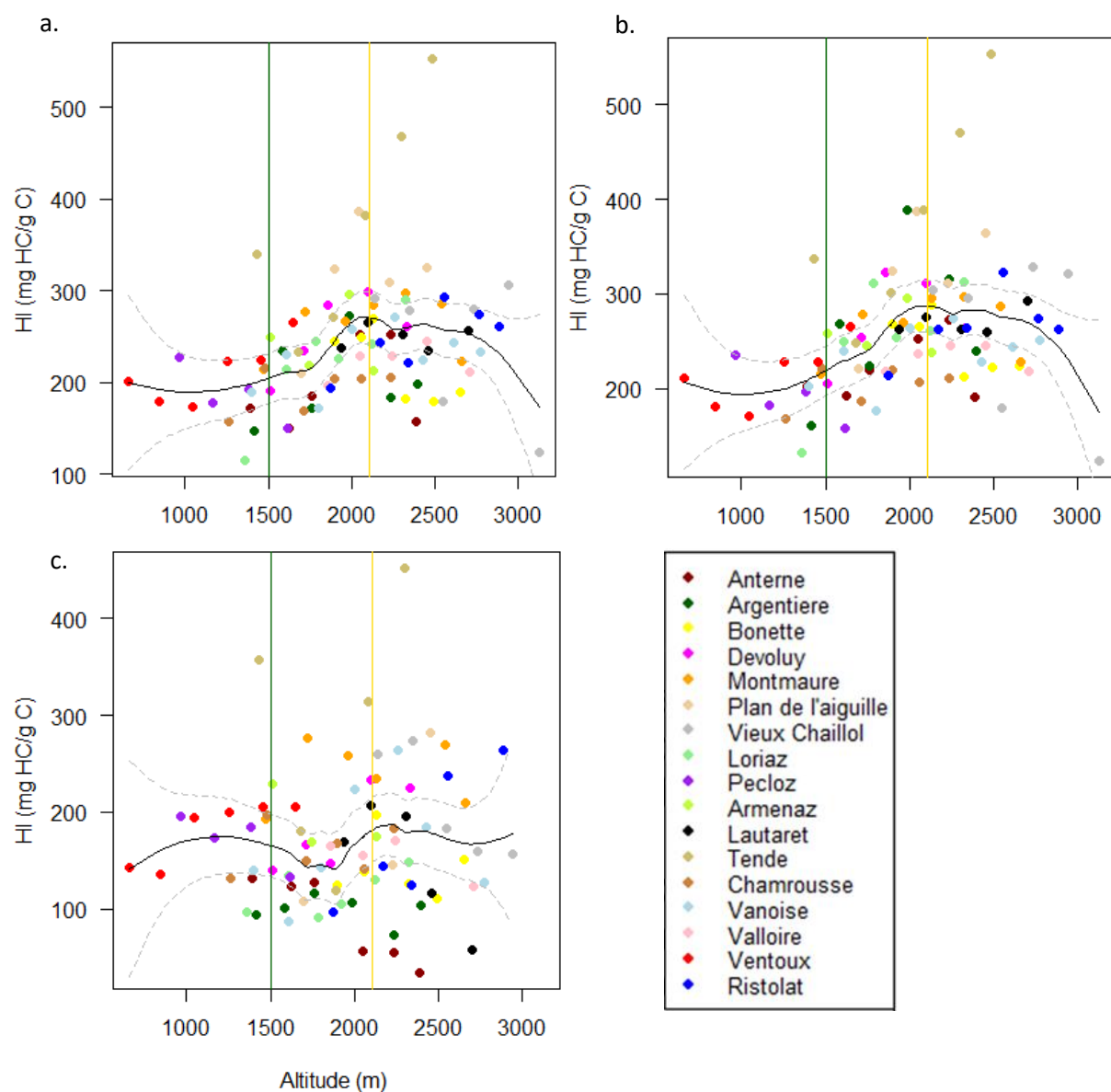


Figure 46 : Evolution de l'indice HI a. sur le profil complet (n = 97), b. sur la couche 0-30 cm (n = 97) et sur la couche 30-50 cm (n = 88) en fonction de l'altitude. La ligne verte et la ligne jaune délimitent la zone de combat où les milieux forestiers laissent place aux milieux ouverts.

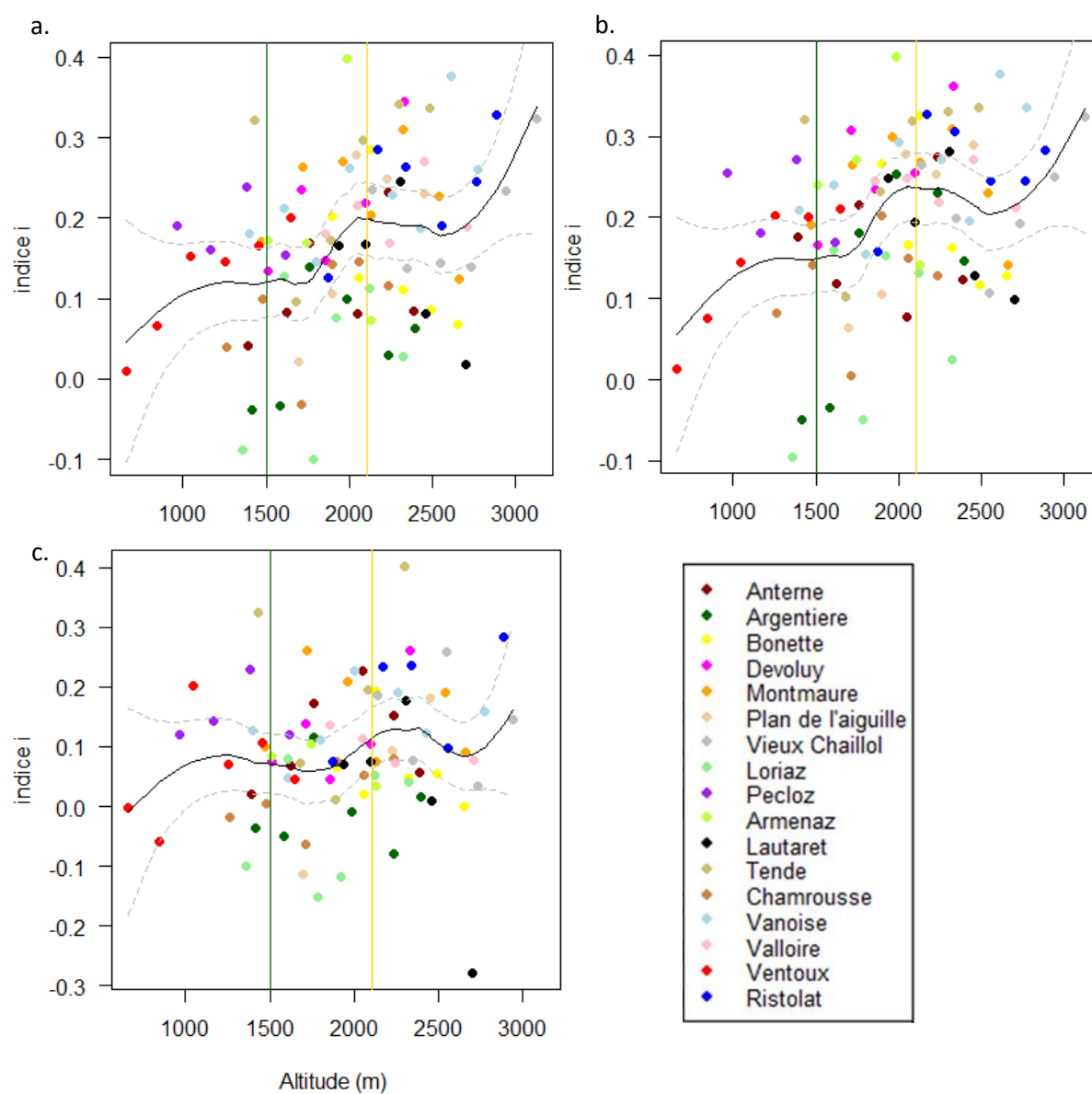


Figure 47 : Evolution de l'indice i a. sur le profil complet ($n = 97$), b. sur la couche 0-30 cm ($n = 97$) et sur la couche 30-50 cm ($n = 88$) en fonction de l'altitude. La ligne verte et la ligne jaune délimitent la zone de combat où les milieux forestiers laissent place aux milieux ouverts.

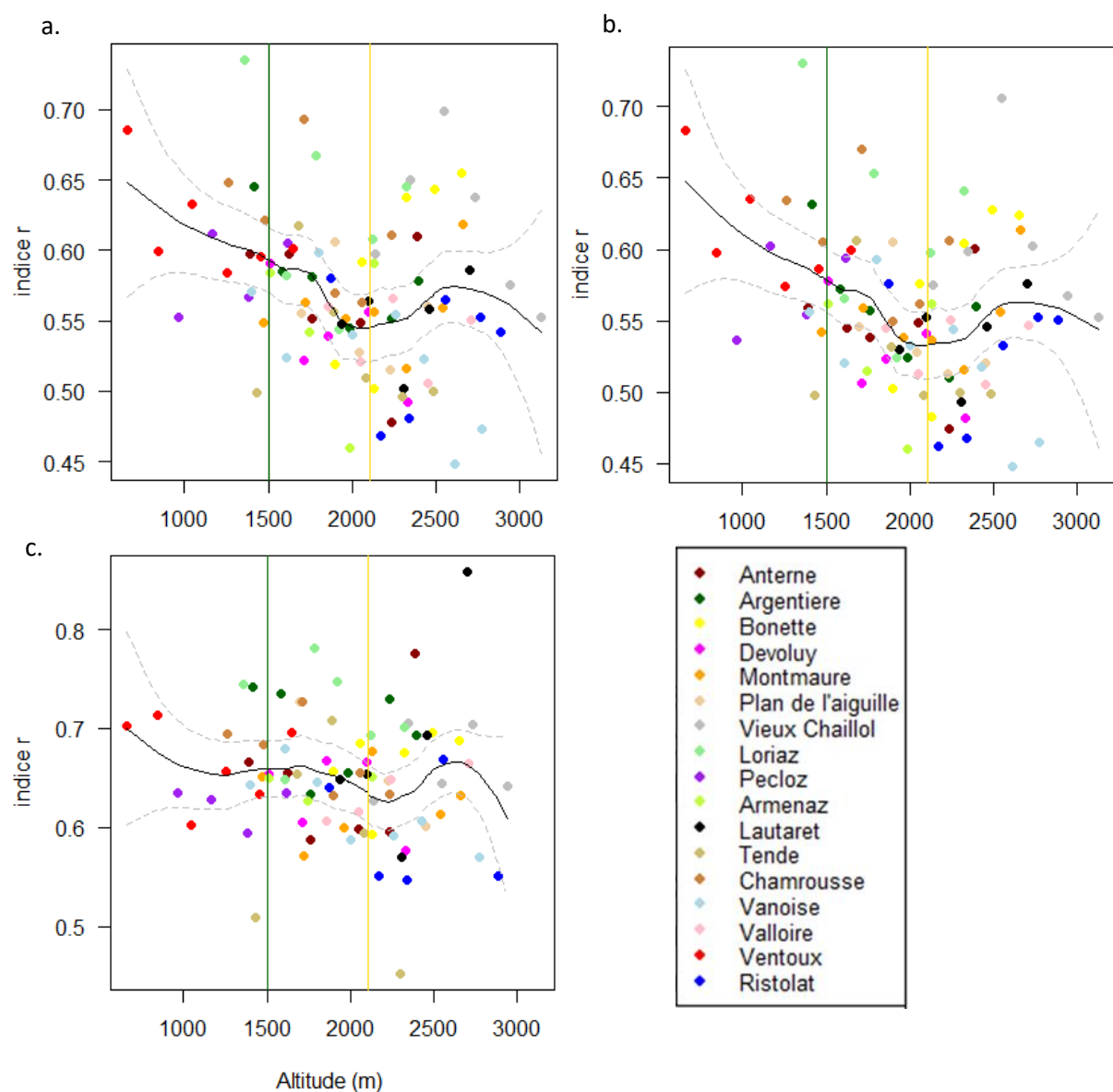


Figure 48 : Evolution de l'indice r a. sur le profil complet (n = 97), b. sur la couche 0-30 cm (n = 97) et sur la couche 30-50 cm (n = 88) en fonction de l'altitude. La ligne verte et la ligne jaune délimitent la zone de combat où les milieux forestiers laissent place aux milieux ouverts.

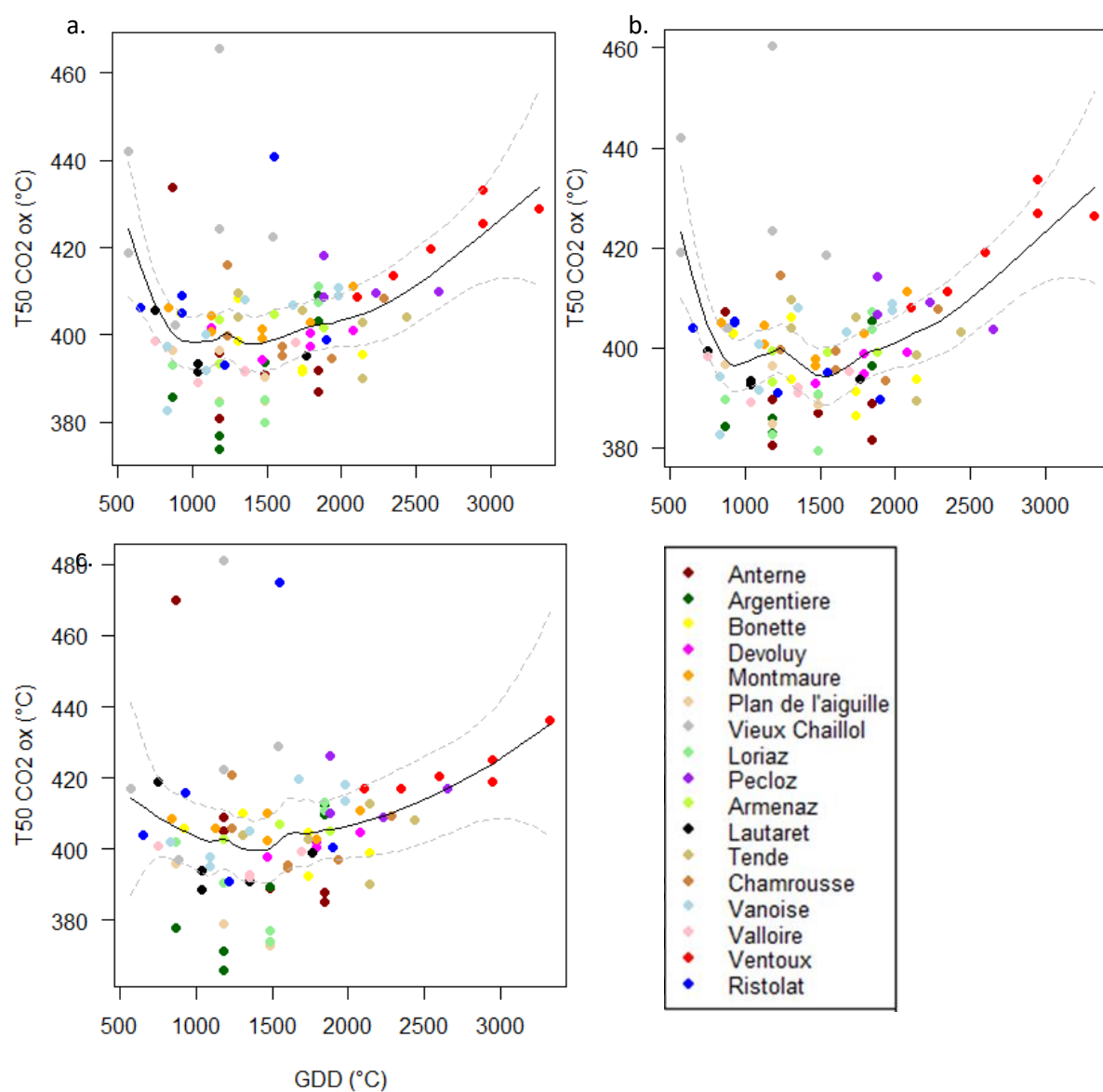


Figure 49 : Evolution du $T_{50_CO2_OX}$ a. sur le profil complet ($n = 97$), b. sur la couche 0-30 cm ($n = 97$) et sur la couche 30-50 cm ($n = 88$) en fonction du GDD.

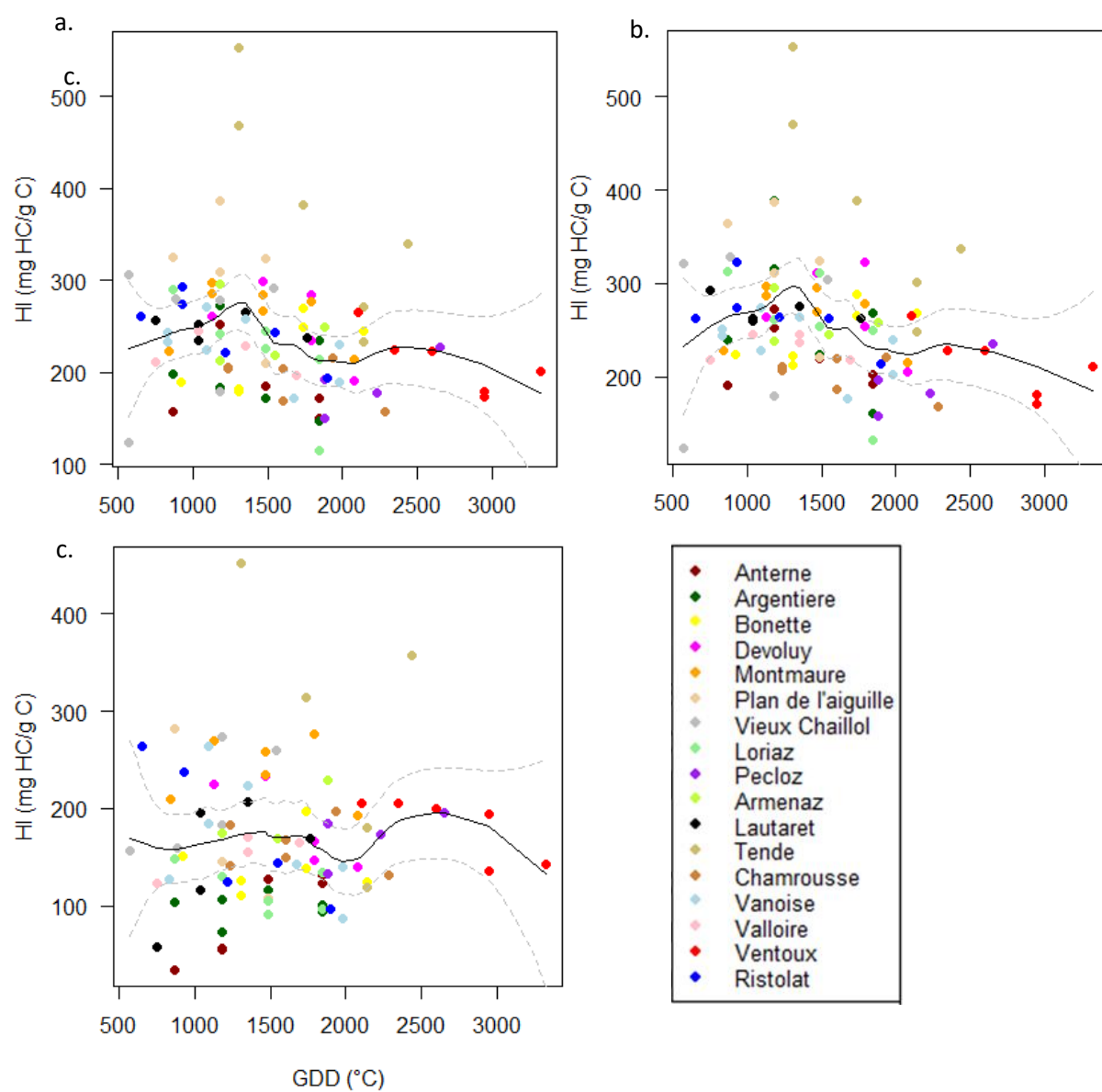


Figure 50 : Evolution du HI a. sur le profil complet (n = 97), b. sur la couche 0-30 cm (n = 97) et sur la couche 30-50 cm (n = 88) en fonction du GDD.

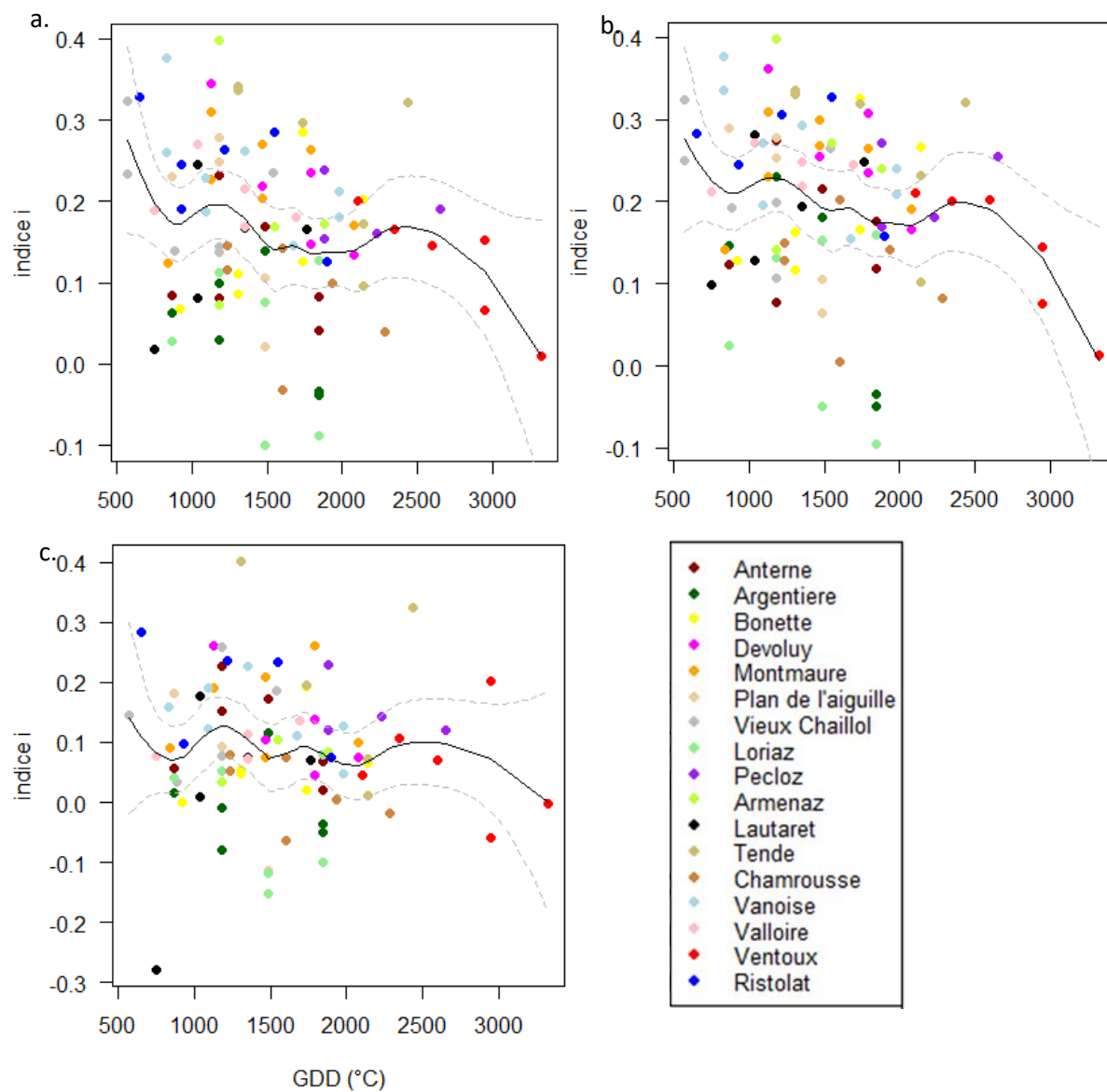


Figure 51 : Evolution de l'indice i a. sur le profil complet ($n = 97$), b. sur la couche 0-30 cm ($n = 97$) et sur la couche 30-50 cm ($n = 88$) en fonction du GDD.

Synthèse du chapitre 3

Cette étude a permis de mettre en évidence que les stocks de SOC en montagne sont largement conditionnés par la teneur en éléments grossiers massifs du sol. Une mauvaise quantification de la pierrosité entraîne une surestimation considérable des stocks, de 29 % en moyenne à l'échelle du profil complet. Cette surestimation des stocks peut excéder 100 % dans le cas de sols situés en contexte instable. Avec une moyenne de 66.6 t/ha de carbone organique stocké sur la couche 0 – 30 cm, le stock moyen estimé dans cette étude peut être qualifié de moyennement élevé (compris entre 50 – 70 t/ha) au regard des critères du Gis Sol. Des précédentes estimations montrent des stocks de SOC en montagne parmi les plus élevés du territoire français métropolitain (compris entre 75 et 200 t/ha sur la couche 0 – 30 cm ; Figure 52).

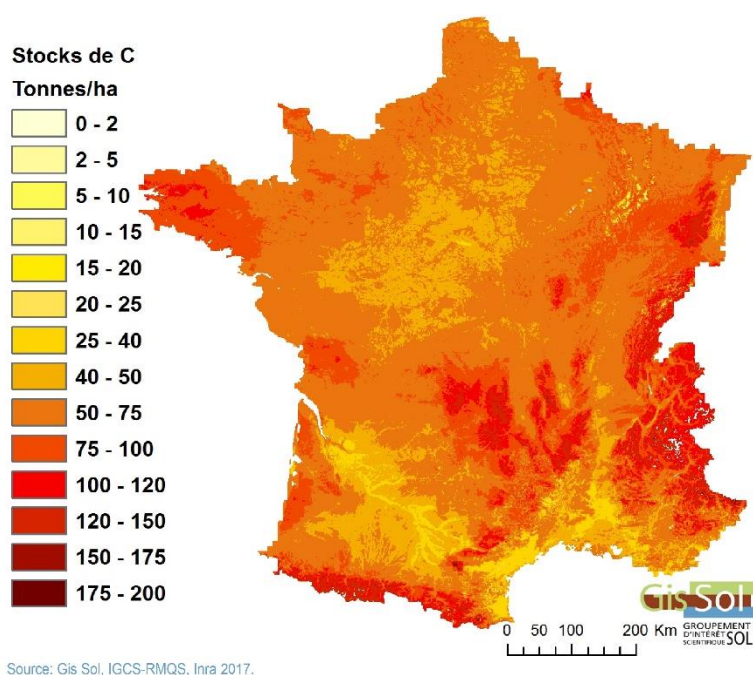


Figure 52 : Estimation des stocks de SOC sur 0 – 30 cm de profondeur à 1 km de résolution (d'après Gis Sol, 2017).

Nos résultats remettent en question la fiabilité des précédentes estimations à large échelle des stocks de SOC en montagne, puisqu'elles se basent sur des protocoles adaptés aux milieux

de plaines (mesure de la densité apparente, utilisation de fonction de pédotransfert) et sur des prédictions de la variabilité des teneurs en SOC (RMQS, Mulder et al., 2016). Or, les écosystèmes de montagne présentent des spécificités qui nécessitent l'adaptation des protocoles d'estimation de densité apparente/pierrosité du fait de leur complexité et de leur instabilité.

Du fait de la courte période de développement de la végétation et du climat rigoureux auxquels les sols de montagne sont soumis, ils peuvent à tort être assimilés à des sols de haute latitude. Mais des différences majeures sont à noter. En montagne, les fortes pentes créent de bonnes conditions de drainage des sols et impliquent la présence de nombreuses perturbations naturelles potentielles (crises érosives, éboulis, avalanches, etc.) qui conditionnent la pédogenèse. En Europe, les écosystèmes d'altitude connaissent un réchauffement estival marqué et sont soumis à de fortes précipitations. Leur couvert neigeux épais assure une isolation des sols qui les protègent contre le gel et influence par conséquent la dynamique de la matière organique. Par ailleurs, les montagnes portent l'empreinte de l'activité humaine, qui depuis des milliers d'années a aussi contribué à modeler les paysages (Sjögersten et al., 2011). L'ensemble de ces paramètres pourraient expliquer pourquoi les stocks de SOC en montagne ne sont pas aussi importants que ce que l'on envisagerait en les apparentant aux sols de haute latitude.

Pour améliorer les futures estimations de stocks de SOC en montagne, nous recommandons (i) d'homogénéiser les efforts d'échantillonnage sur tous les types d'écosystèmes, (ii) de développer des protocoles qui incluent la mesure des éléments grossiers massifs, (iii) de déployer l'estimation des stocks de TF à l'ensemble des études portant sur les stocks de SOC pour faciliter les comparaisons et pour (iv) modéliser la variabilité des stocks de TF à l'échelle du paysage.

Dans les sols de montagne, les trente premiers centimètres de profondeur stockent en moyenne 77 % du carbone organique contenu dans le profil complet. Le stock de SOC de surface est davantage conditionné par le topoclimat que le stock de SOC profond. Nos résultats suggèrent un optimum moyen de stockage sur la couche 0 – 30 cm entre 1500 et 2100 m d'altitude, ce qui s'explique probablement par une décroissance très rapide des taux

de décomposition avec l'altitude. Au niveau de l'écotone forêt/prairie, la matière organique est aussi caractérisée par une plus grande richesse en hydrogène et par une stabilité biogéochimique plus faible qu'aux altitudes inférieures (Figure 54). Ces résultats soulèvent naturellement la question du devenir du stock de carbone organique des sols de haute altitude dans un contexte de réchauffement climatique. La perturbation des mécanismes de stabilisation environnementale enclenchée par la hausse des températures attendues dans les Alpes (Diaz & Bradley, 1997) pourrait rendre ces milieux favorables à l'activité microbienne et provoquer la déstabilisation d'une importante quantité de carbone organique (Saenger, 2013 ; Sjögersten et al., 2011).

De nombreuses études ont mis en évidence une diminution des concentrations en carbone organique ou une augmentation de la décomposition du carbone organique avec le réchauffement (par exemple Hicks Pries et al., 2020 ; Marañón-Jiménez et al., 2018 ; Melillo et al., 2011). Une étude de surveillance réalisée entre 1976 et 2011 dans les Alpes allemandes a même montré une diminution significative des stocks de SOC, en particulier sur les sites présentant des niveaux élevés de carbone organique particulaire et sur ceux présentant les plus importants changements de température (Prietzel et al., 2016). Par ailleurs, Trumbore (1996) suggère que la diminution du turnover de la matière organique observée avec l'augmentation de la température pourrait causer le relargage d'une grande quantité de carbone organique ancien. En effet, selon la théorie cinétique d'Arrhénius (1889) lorsque la température augmente, le taux de décomposition augmente, à condition que le substrat soit disponible en quantité suffisante et que l'activité enzymatique ne soit pas limitante (Davidson et Jansens, 2006). Par ailleurs, la hausse des taux de décomposition avec le réchauffement est d'autant plus importante à des températures froides (Del Grosso et al., 2005), ce qui est particulièrement préoccupant considérant la stabilisation climatique dont bénéficie le carbone organique stocké dans les sols d'altitude. Le réchauffement provoque par ailleurs la désorption de la matière organique associée fortement aux minéraux et semble augmenter les associations organo-minérales de faibles intensités. Ces mécanismes d'agrégations, qui ne sont pas encore bien compris, pourraient être sensibles à la hausse de la température, et la matière organique libérée de la protection physique pourrait réagir de la même manière que la matière organique non protégée (Conant et al., 2011). D'autres études ont montré un effet limité ou neutre du réchauffement sur la teneur en matière organique du sol en raison de la

limitation de l'humidité du sol, de l'augmentation de la productivité végétale ou de l'acclimatation des communautés microbiennes (Marty et al., 2019 ; Reynolds et al., 2015 ; Tiwari et al., 2021). Cet effet de l'augmentation des températures sur le bilan global de carbone organique n'est donc pas entièrement compris et reste difficile à prédire.



Figure 53 : Présentation de trois écosystèmes rencontrés à l'étage subalpin, à l'interface entre forêt et prairie. a. Pelouse subalpine basiphile en gradins (avec *Carex sempervirens* et *Sesleria caerulea*) trouvée à 1509 m sur la climatoséquence d'Armenaz peu au-dessus de la limite des arbres, b. Sapinière-Pessière (avec *Abies alba* et *Vaccinium myrtillus*) située à 1876 m sur la climatoséquence de Ristolas avec des arbres de plus en plus clairsemés et c. Prairie à Fétuque paniculée (avec *Patzkea paniculata*) retrouvée à 1859 m sur la climatoséquence de Valloire au-delà la limite des arbres.

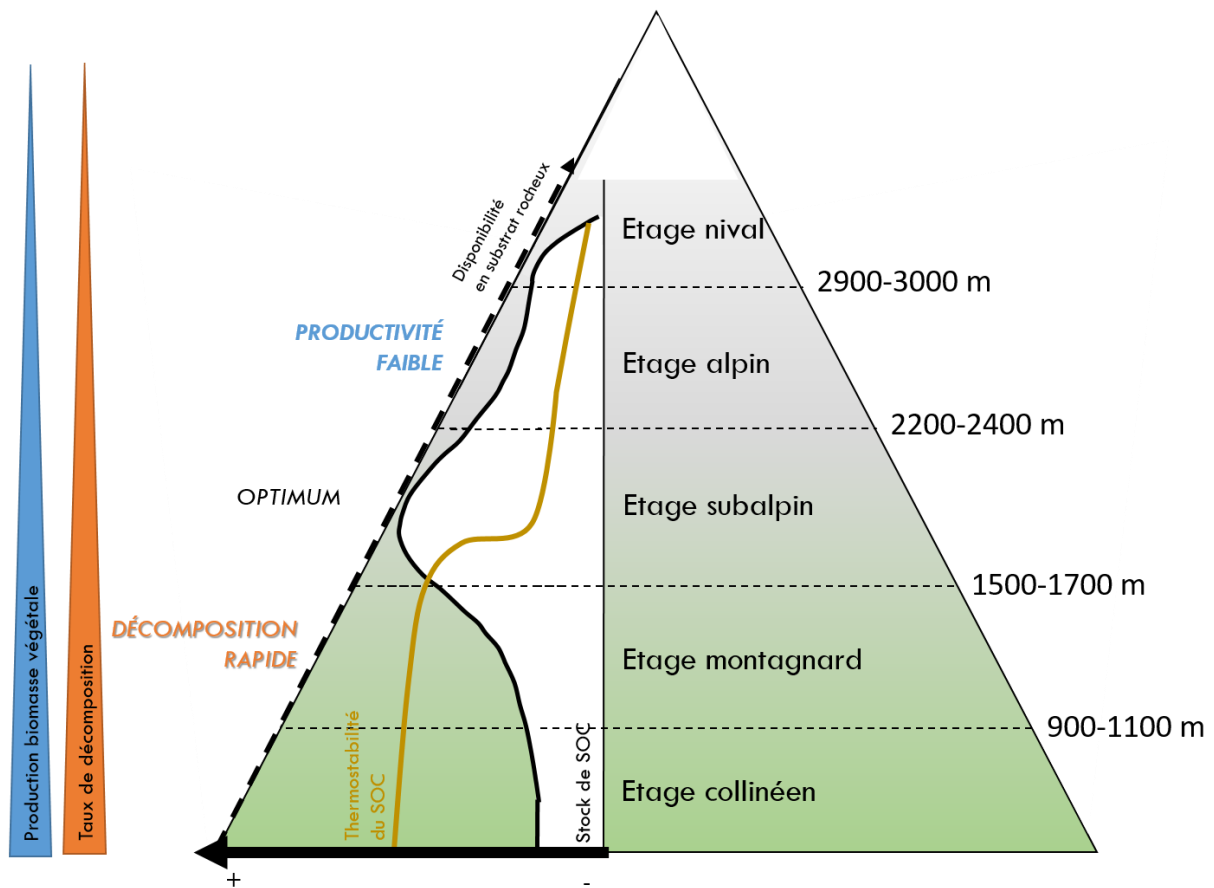


Figure 54 : Evolution du carbone organique le long d'une climatoséquence. Avec l'altitude, le taux de décomposition et la production de biomasse végétale diminuent du fait de la péjoration climatique qui limite l'activité microbienne et le développement de la végétation. Un optimum moyen de stockage est atteint à l'étage subalpin où de faibles apports en carbone organique sont probablement compensés par un très faible taux de décomposition. C'est également à ces altitudes qu'une diminution de la stabilité du carbone organique est constatée, en particulier dans les sols superficiels. Avec le réchauffement du climat, une migration de cette zone d'optimum de stockage du carbone organique peut être attendue si les changements ont lieu suffisamment lentement pour permettre l'installation de la végétation, mais cette migration se trouvera limitée par la disponibilité en substrat rocheux à plus haute altitude.

En plus d'une éventuelle déstabilisation du carbone organique du sol, le réchauffement climatique entraîne des changements de régimes thermiques du sol et de date de fonte des neiges, ce qui modifie la productivité, la phénologie des plantes et la stratification de la végétation en montagne. L'étage subalpin est une zone où de fortes dynamiques de ligneux ont été observées ces dernières décennies, du fait de la déprise agricole et du réchauffement climatique (Dullinger et al., 2004 ; Gehrig-Fasel et al., 2007). En parallèle de ce changement de la végétation, un changement dans la nature et la quantité des apports de matière organique dans les sols de montagne est attendu au niveau de cette zone. A condition que ce changement ait lieu à un rythme suffisamment lent, il est raisonnable de penser que la zone d'optimum de stockage puisse migrer avec la végétation (Figure 54).

Il est reconnu que la récalcitrance chimique de la matière organique (ou préservation sélective) comme mécanisme de stabilisation n'intervient que dans les premières phases de la décomposition et qu'elle n'explique pas à elle seule la stabilisation à long terme de la matière organique dans les sols (Kögel-Knabner et Kleber, 2011 ; Lützow et al., 2006). Avec le temps, les mécanismes de stabilisation physiques et physico-chimiques (inaccessibilité spatiale et interactions organo-minérales) constituent les principaux moteurs de sa préservation. Nous avons démontré que la matière organique stockée dans les horizons de surface des sols de haute altitude était caractérisée par une stabilité biogéochimique relativement faible comparée aux altitudes inférieures. Ceci pourrait s'expliquer par un déficit d'interactions organo-minérales, comment tendent à indiquer les fortes teneurs en carbone organique particulière mesurées dans des sols d'altitude (Budge et al., 2010, 2011 ; Leifeld et al., 2009), ce qui souligne l'importance du mécanisme de stabilisation environnementale. Néanmoins, nous nous interrogeons sur la nature chimique de cette matière organique. Plusieurs auteurs ont mis en évidence une certaine labilité chimique de la matière organique des sols d'altitude (Djukic et al., 2010 ; Xu et al., 2014) mais des études contradictoires (Balara et al., 2014 ; Siles et al., 2017) soulignent la nécessité de poursuivre les investigations.

En nous appuyant sur les cinq placettes du gradient altitudinal du Lautaret, situé dans le Massif du Grand Galibier (Figure 55), nous avons caractérisé la biochimie de la matière organique des sols de surface le long d'une climatoséquence par spectroscopie RMN-CPMAS et pyrolyse GCMS (protocoles disponibles en annexe 5).

Nos premiers résultats de spectroscopie RMN montrent que la matière organique présente à la surface des sols étudiés est principalement composée de carbohydrates (O-alkyles, 61 – 64 %) et d'alkyles C (20 – 25 %). Dans des sols de forêt, une analyse similaire a révélé que les composés majoritaires étaient des carbohydrates (40 – 50 %) et des composés aromatiques (20 – 25 %), attribués à la lignine et aux tannins (Kögel-Knabner et al., 1997). Les quantités relatives faibles de structures aromatiques retrouvées dans les sols du Lautaret (8 – 13 %) peuvent être attribuées à la nature de la litière, moins ligneuse en prairie qu'en forêt (De Deyn et al., 2008). Ces sols sont donc riches en polysaccharides qui sont des composés chimiquement faciles à dégrader.

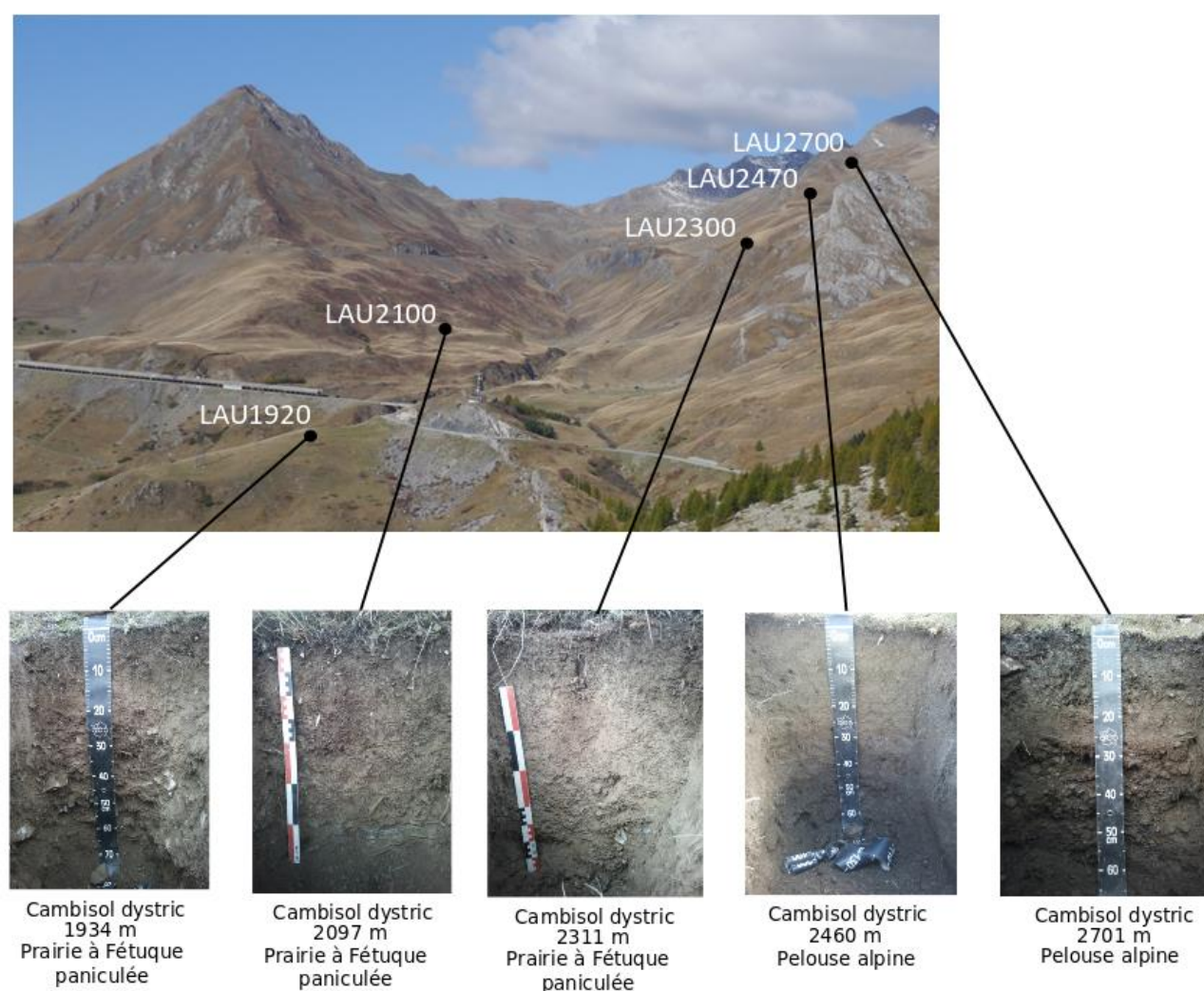


Figure 55 : Gradient altitudinal du Lautaret composé de 5 placettes.

Nos résultats de pyrolyse GCMS indiquent que les alcanes longs et les dérivés de la cutine et de la subérine, tous deux marqueurs d'une matière organique d'origine végétale, sont davantage représentés sur les deux placettes les plus hautes par rapport aux autres placettes situées à des altitudes inférieures, ce qui est cohérent avec la hausse du signal alkyle C mesurée sur ces deux placettes par spectroscopie RMN. A l'inverse, les dérivés de la lignine et les composés azotés sont plus abondants dans les sols des placettes inférieures. Il est difficile de porter une interprétation sur ces observations, d'abord du fait de l'échantillonnage aux profondeurs peu répétables et ensuite du fait d'un manque de sols analysés dans le cadre de ce travail. Ces résultats méritent d'être renforcés par un jeu de données plus complet afin d'aboutir à des conclusions fiables. Ces premières observations suggèrent néanmoins que la matière organique des sols les plus élevés, situés à l'étage alpin, serait davantage issue des plantes que la matière organique des sols de l'étage subalpin.

Dans le chapitre suivant, nous analyserons la réactivité du carbone organique de sols de prairies de haute altitude face à des changements pédoclimatiques et nous tenterons de mesurer l'impact de la levée du mécanisme de stabilisation climatique.

Références du chapitre 3

- Amundson, R. (2001). The Carbon Budget in Soils. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 29(1), 535-562. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.29.1.535>
- Arrhenius, S. (1889). Über die Reaktionsgeschwindigkeit bei der Inversion von Rohrzucker durch Säuren. *Zeitschrift für physikalische Chemie*, 4(1), 226-248.
- Balaria, A., Johnson, C. E., & Groffman, P. M. (2014). Effects of calcium treatment on forest floor organic matter composition along an elevation gradient. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(8), 969-976. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2014-0065>
- Baldock, J. A., & Skjemstad, J. O. (2000). Role of the soil matrix and minerals in protecting natural organic materials against biological attack. *Organic Geochemistry*, 31(7-8), 697-710. [https://doi.org/10.1016/S0146-6380\(00\)00049-8](https://doi.org/10.1016/S0146-6380(00)00049-8)
- Balesdent, J. (1996). The significance of organic separates to carbon dynamics and its modelling in some cultivated soils. *European Journal of Soil Science*, 47(4), 485-493. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1996.tb01848.x>
- Bangroo, S. A., Najar, G. R., & Rasool, A. (2017). Effect of altitude and aspect on soil organic carbon and nitrogen stocks in the Himalayan Mawer Forest Range. *CATENA*, 158, 63-68. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2017.06.017>
- Bardgett, R. (2005). *The Biology of Soil*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198525035.001.0001>
- Barré, P., Plante, A. F., Cécillon, L., Lutfalla, S., Baudin, F., Bernard, S., Christensen, B. T., Eglin, T., Fernandez, J. M., Houot, S., Kätterer, T., Le Guillou, C., Macdonald, A., van Oort, F., & Chenu, C. (2016). The energetic and chemical signatures of persistent soil organic matter. *Biogeochemistry*, 130(1-2), 1-12. <https://doi.org/10.1007/s10533-016-0246-0>
- Barry, R. G. (1992). *Mountain weather and climate*. Psychology Press.
- Behar, F., Beaumont, V., & De B. Penteado, H. L. (2001). Rock-Eval 6 Technology : Performances and Developments. *Oil & Gas Science and Technology*, 56(2), 111-134. <https://doi.org/10.2516/ogst:2001013>
- Beven, K. J., & Kirkby, M. J. (1978). A physically based, variable contributing area model of basin hydrology/Un modèle à base physique de zone d'appel variable de l'hydrologie du bassin versant. *Hydrological Sciences Journal*, 24(1), 43-69.
- Böhner, J., & AntoniĆ, O. (2009). Chapter 8 Land-Surface Parameters Specific to Topo-Climatology. In *Developments in Soil Science* (Vol. 33, p. 195-226). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0166-2481\(08\)00008-1](https://doi.org/10.1016/S0166-2481(08)00008-1)
- Bojko, O., & Kabala, C. (2017). Organic carbon pools in mountain soils—Sources of variability and predicted changes in relation to climate and land use changes. *CATENA*, 149, 209-220. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.09.022>

- Bolinder, M. A., Janzen, H. H., Gregorich, E. G., Angers, D. A., & VandenBygaart, A. J. (2007). An approach for estimating net primary productivity and annual carbon inputs to soil for common agricultural crops in Canada. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 118(1-4), 29-42. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.05.013>
- Bond-Lamberty, B., & Thomson, A. (2010). Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature*, 464(7288), 579-582. <https://doi.org/10.1038/nature08930>
- Britton, A. J., Helliwell, R. C., Lilly, A., Dawson, L., Fisher, J. M., Coull, M., & Ross, J. (2011). An integrated assessment of ecosystem carbon pools and fluxes across an oceanic alpine toposequence. *Plant and Soil*, 345(1-2), 287-302. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0781-3>
- Budge, K., Leifeld, J., Hiltbrunner, E., & Fuhrer, J. (2010). Litter quality and pH are strong drivers of carbon turnover and distribution in alpine grassland soils. <https://doi.org/10.5194/bgd-7-6207-2010>
- Budge, K., Leifeld, J., Hiltbrunner, E., & Fuhrer, J. (2011). Alpine grassland soils contain large proportion of labile carbon but indicate long turnover times. *Biogeosciences*, 8(7), 1911-1923. <https://doi.org/10.5194/bg-8-1911-2011>
- Burke, I. C. (1999). Spatial Variability of Soil Properties in the Shortgrass Steppe : The Relative Importance of Topography, Grazing, Microsite, and Plant Species in Controlling Spatial Patterns. *Ecosystems*, 2(5), 422-438. <https://doi.org/10.1007/s100219900091>
- Canedoli, C., Ferrè, C., Khair, D. A. E., Comolli, R., Liga, C., Proietto, A., Rota, N., Colombo, G., Bassano, B., Viterbi, R., & Padoa-Schioppa, E. (2020). Evaluation of ecosystem services in a protected mountain area : Soil organic carbon stock and biodiversity in alpine forests and grasslands. *Ecosystem Services*, 44, 101-135.
- Cécillon, L. (2021). A dual response. *Nat. Geosci.*, 14, 262-263. <https://doi.org/10.1038/s41561-021-00749-6>
- Choler, P. (2015). Growth response of temperate mountain grasslands to inter-annual variations in snow cover duration. *Biogeosciences*, 12(12), 3885-3897. <https://doi.org/10.5194/bg-12-3885-2015>
- Choler, P. (2018). Winter soil temperature dependence of alpine plant distribution : Implications for anticipating vegetation changes under a warming climate. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 30, 6-15. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.11.002>
- Conant, R. T., Ryan, M. G., Ågren, G. I., Birge, H. E., Davidson, E. A., Eliasson, P. E., Evans, S. E., Frey, S. D., Giardina, C. P., Hopkins, F. M., Hyvönen, R., Kirschbaum, M. U. F., Lavallee, J. M., Leifeld, J., Parton, W. J., Megan Steinweg, J., Wallenstein, M. D., Martin Wetterstedt, J. Å., & Bradford, M. A. (2011). Temperature and soil organic matter decomposition rates—Synthesis of current knowledge and a way forward. *Global Change Biology*, 17(11), 3392-3404. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02496.x>

- Cornelissen, J., & Thompson, K. (1997). Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *New Phytologist*, 135(1), 109-114.
- Crowther, T. W., Todd-Brown, K. E. O., Rowe, C. W., Wieder, W. R., Carey, J. C., Machmuller, M. B., Snoek, B. L., Fang, S., Zhou, G., Allison, S. D., Blair, J. M., Bridgman, S. D., Burton, A. J., Carrillo, Y., Reich, P. B., Clark, J. S., Classen, A. T., Dijkstra, F. A., Elberling, B., ... Bradford, M. A. (2016). Quantifying global soil carbon losses in response to warming. *Nature*, 540(7631), 104-108. <https://doi.org/10.1038/nature20150>
- Davidson, E. A., & Janssens, I. A. (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 440(7081), 165-173. <https://doi.org/10.1038/nature04514>
- De Deyn, G. B., Cornelissen, J. H. C., & Bardgett, R. D. (2008). Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*, 11(5), 516-531. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01164.x>
- Del Grosso, S., Parton, W., Mosier, A., Holland, E., Pendall, E., Schimel, D., & Ojima, D. (2005). Modeling soil CO₂ emissions from ecosystems. *Biogeochemistry*, 73(1), 71-91.
- Diaz, H. F., & Bradley, R. S. (1997). Temperature variations during the last century at high elevation sites. In *Climatic change at high elevation sites* (p. 21-47). Springer.
- Disnar, J. R., Guillet, B., Keravis, D., Di-Giovanni, C., & Sebag, D. (2003). Soil organic matter (SOM) characterization by Rock-Eval pyrolysis : Scope and limitations. *Organic Geochemistry*, 34(3), 327-343. [https://doi.org/10.1016/S0146-6380\(02\)00239-5](https://doi.org/10.1016/S0146-6380(02)00239-5)
- Djukic, I., Zehetner, F., Tatzber, M., & Gerzabek, M. H. (2010). Soil organic-matter stocks and characteristics along an Alpine elevation gradient. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 9.
- Djukic, I., Zehetner, F., Watzinger, A., Horacek, M., & Gerzabek, M. H. (2013). In situ carbon turnover dynamics and the role of soil microorganisms therein : A climate warming study in an Alpine ecosystem. *FEMS Microbiology Ecology*, 83(1), 112-124. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01449.x>
- Duchaufour, P., Faivre, P., Poulénard, J., & Gury, M. (2008). *Introduction à la science du sol* (7^e éd.). Dunod.
- Dullinger, S., Dirnbock, T., & Grabherr, G. (2004). Modelling climate change-driven treeline shifts : Relative effects of temperature increase, dispersal and invasibility. *Journal of Ecology*, 92(2), 241-252. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00872.x>
- Durand, Y., Laternser, M., Giraud, G., Etchevers, P., Lesaffre, B., & Mérindol, L. (2009). Reanalysis of 44 Yr of Climate in the French Alps (1958–2002) : Methodology, Model Validation, Climatology, and Trends for Air Temperature and Precipitation. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 48(3), 429-449. <https://doi.org/10.1175/2008JAMC1808.1>
- Egli, M., Sartori, G., Mirabella, A., Favilli, F., Giaccari, D., & Delbos, E. (2009). Effect of north and south exposure on organic matter in high Alpine soils. *Geoderma*, 149(1), 124-136. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2008.11.027>

- Espitalié, J., Deroo, G., & Marquis, F. (1985). La pyrolyse Rock-Eval et ses applications. Première partie. *Rev. Inst. Fr. Pét.*, 40(5), 563-579. <https://doi.org/10.2516/ogst:1985035>
- Espitalié, J., Laporte, J. L., Madec, M., Marquis, F., Leplat, P., Paulet, J., & Boutefeu, A. (1977). Rapid Method for Source Rocks Characterisation and for Determination of Petroleum Potential and Degree of Evolution. *Rev. Inst. Fr. Pét.*, 32(1).
- Garcia-Pausas, J., Casals, P., Camarero, L., Hugué, C., Sebastià, M.-T., Thompson, R., & Romanyà, J. (2007). Soil organic carbon storage in mountain grasslands of the Pyrenees : Effects of climate and topography. *Biogeochemistry*, 82(3), 279-289. <https://doi.org/10.1007/s10533-007-9071-9>
- Garcia-Pausas, J., Casals, P., Camarero, L., Hugué, C., Thompson, R., Sebastià, M.-T., & Romanyà, J. (2008). Factors regulating carbon mineralization in the surface and subsurface soils of Pyrenean mountain grasslands. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(11), 2803-2810. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.08.001>
- Garcia-Pausas, J., Romanyà, J., Montané, F., Rios, A. I., Taull, M., Rovira, P., & Casals, P. (2017). Are Soil Carbon Stocks in Mountain Grasslands Compromised by Land-Use Changes? In *High Mountain Conservation in a Changing World* (Vol. 62, p. 207-230). Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-55982-7>
- Gehrig-Fasel, J., Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2007). Tree line shifts in the Swiss Alps : Climate change or land abandonment? *Journal of Vegetation Science*, 18(4), 571-582. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02571.x>
- GIS sol. (2017). La carte nationale des stocks de carbone des sols intégrée dans la carte mondiale de la FAO. gissol.fr
- Gobat, J.-M., Aragno, M., & Matthey, W. (2010). *Le sol vivant : Bases de pédologie, biologie des sols* (Vol. 14). PPUR Presses polytechniques.
- Grace, J. B., Anderson, T. M., Olff, H., & Scheiner, S. M. (2010). On the specification of structural equation models for ecological systems. *Ecological Monographs*, 80(1), 67-87. <https://doi.org/10.1890/09-0464.1>
- Hicks Pries, C. E., Castanha, C., Porras, R. C., & Torn, M. S. (2017). The whole-soil carbon flux in response to warming. *Science*, 355(6332), 1420-1423. <https://doi.org/10.1126/science.aal1319>
- Hitz, C., Egli, M., & Fitze, P. (2001). Below-ground and above-ground production of vegetational organic matter along a climosequence in alpine grasslands. 9.
- Hollis, J. M., Hannam, J., & Bellamy, P. H. (2011). Empirically derived pedotransfer functions for predicting bulk density in European soils. *European Journal of Soil Science*, 14.
- Jackson, R. B., Canadell, J., Ehleringer, J. R., Mooney, H., Sala, O., & Schulze, E.-D. (1996). A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 108(3), 389-411.

- Jobbagy, E. G., & Jackson, R. B. (2000). The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 10(2), 423-436. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0423:TVDOSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0423:TVDOSO]2.0.CO;2)
- Kanari, E., Barré, P., Baudin, F., Berthelot, A., Bouton, N., Gosselin, F., Soucémariadin, L., Savignac, F., & Cécillon, L. (2021). Predicting Rock-Eval® thermal analysis parameters of a soil layer based on samples from its sublayers; an experimental study on forest soils. *Organic Geochemistry*, 160, 104289. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2021.104289>
- Kassambara, A. (2021). Rstatix package. v.0.7.0
- Katz, B. J. (1983). Limitations of 'Rock-Eval' pyrolysis for typing organic matter. *Organic Geochemistry*, 4(3), 195-199. [https://doi.org/10.1016/0146-6380\(83\)90041-4](https://doi.org/10.1016/0146-6380(83)90041-4)
- Kögel-Knabner, I. (1997). ¹³C and ¹⁵N NMR spectroscopy as a tool in soil organic matter studies. *Geoderma*, 80(3-4), 243-270. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(97\)00055-4](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(97)00055-4)
- Kögel-Knabner, I., & Kleber, M. (2011). Mineralogical, Physicochemical, and Microbiological Controls on Soil Organic Matter Stabilization and Turnover. In *Handbook of Soil Sciences* (0 éd., p. 160-181). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/b11268-13>
- Körner, C. (2003). *Alpine plant life : Functional plant ecology of high mountain ecosystems* (Springer Science&Business Media.).
- Lehmann, J., & Kleber, M. (2015). The contentious nature of soil organic matter. *Nature*, 528(7580), 60-68. <https://doi.org/10.1038/nature16069>
- Leifeld, J., Bassin, S., & Fuhrer, J. (2005). Carbon stocks in Swiss agricultural soils predicted by land-use, soil characteristics, and altitude. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 105(1-2), 255-266. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.03.006>
- Leifeld, J., Zimmermann, M., Fuhrer, J., & Conen, F. (2009). Storage and turnover of carbon in grassland soils along an elevation gradient in the Swiss Alps. *Global Change Biology*, 15(3), 668-679. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01782.x>
- Lugato, E., Lavalée, J. M., Haddix, M. L., Panagos, P., & Cotrufo, M. F. (2021). Different climate sensitivity of particulate and mineral-associated soil organic matter. *Nature Geoscience*, 14(5), 295-300. <https://doi.org/10.1038/s41561-021-00744-x>
- Lützow, M. v., Kögel-Knabner, I., Ekschmitt, K., Matzner, E., Guggenberger, G., Marschner, B., & Flessa, H. (2006). Stabilization of organic matter in temperate soils : Mechanisms and their relevance under different soil conditions - a review: Mechanisms for organic matter stabilization in soils. *European Journal of Soil Science*, 57(4), 426-445. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00809.x>
- Marañón-Jiménez, S., Soong, J. L., Leblans, N. I. W., Sigurdsson, B. D., Peñuelas, J., Richter, A., Asensio, D., Fransen, E., & Janssens, I. A. (2018). Geothermally warmed soils reveal persistent increases in the respiratory costs of soil microbes contributing to substantial C losses. *Biogeochemistry*, 138(3), 245-260. <https://doi.org/10.1007/s10533-018-0443-0>

- Marty, C., Piquette, J., Morin, H., Bussi res, D., Thiffault, N., Houle, D., Bradley, R. L., Simpson, M. J., Ouimet, R., & Par , M. C. (2019). Nine years of in situ soil warming and topography impact the temperature sensitivity and basal respiration rate of the forest floor in a Canadian boreal forest. *PLOS ONE*, 14(12), e0226909. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226909>
- Melillo, J. M., Butler, S., Johnson, J., Mohan, J., Steudler, P., Lux, H., Burrows, E., Bowles, F., Smith, R., Scott, L., Vario, C., Hill, T., Burton, A., Zhou, Y.-M., & Tang, J. (2011). Soil warming, carbon-nitrogen interactions, and forest carbon budgets. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(23), 9508-9512. <https://doi.org/10.1073/pnas.1018189108>
- Mulder, V. L. (2016). National versus global modelling the 3D distribution of soil organic carbon in mainland France. 19.
- Oksanen, J. (2020). Package vegan : Community Ecology Package. v.2.5-7
- Prietz, J., Zimmermann, L., Schubert, A., & Christophel, D. (2016). Organic matter losses in German Alps forest soils since the 1970s most likely caused by warming. *Nature Geoscience*, 9(7), 543-548. <https://doi.org/10.1038/ngeo2732>
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing
- Rey Benayas, J. M., S nchez-Colomer, M. G., & Escudero, A. (2004). Landscape- and field-scale control of spatial variation of soil properties in Mediterranean montane meadows. *Biogeochemistry*, 69(2), 207-225. <https://doi.org/10.1023/B:BIOG.0000031047.12083.d4>
- Reynolds, L. L., Johnson, B. R., Pfeifer-Meister, L., & Bridgham, S. D. (2015). Soil respiration response to climate change in Pacific Northwest prairies is mediated by a regional Mediterranean climate gradient. *Global Change Biology*, 21(1), 487-500. <https://doi.org/10.1111/gcb.12732>
- Rosseel, Y., Jorgensen, T., Rockwood, N., Obserki, D., Byrnes, J., ..., Du, H. (2021). Package lavaan : Latent Variable Analysis.
- Saenger, A. (2013). Caract risation et stabilit  de la mati re organique du sol en contexte montagnard calcaire : Proposition d'indicateurs pour le suivi de la qualit  des sols   l' chelle du paysage. Th se UGA.
- Saenger, A., C cillon, L., Sebag, D., & Brun, J.-J. (2013). Soil organic carbon quantity, chemistry and thermal stability in a mountainous landscape : A Rock-Eval pyrolysis survey. *Organic Geochemistry*, 54, 101-114. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2012.10.008>
- Shi, Z., Allison, S. D., He, Y., Levine, P. A., Hoyt, A. M., Beem-Miller, J., Zhu, Q., Wieder, W. R., Trumbore, S., & Randerson, J. T. (2020). The age distribution of global soil carbon inferred from radiocarbon measurements. *Nature Geoscience*. <https://doi.org/10.1038/s41561-020-0596-z>
- Siles, J. A., Cajthaml, T., Filipov , A., Minerbi, S., & Margesin, R. (2017). Altitudinal, seasonal and interannual shifts in microbial communities and chemical composition of soil organic

matter in Alpine forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 112, 1-13.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.04.014>

Simmons, J. A., Fernandez, I. J., Briggs, R. D., & Delaney, M. T. (1996). Forest floor carbon pools and fluxes along a regional climate gradient in Maine, USA. *Forest Ecology and Management*, 84(1-3), 81-95.

Sjögersten, S., Alewell, C., Cécillon, L., Hagedorn, F., Jandl, R., Leifeld, J., Martinsen, V., Schindlbacher, A., Sebastià, M.-T., & Van Miegroet, H. (2011). Mountain Soils in a Changing Climate—Vulnerability of Carbon Stocks and Ecosystem Feedbacks. In R. Jandl, M. Rodeghiero, & M. Olsson (Éds.), *Soil Carbon in Sensitive European Ecosystems* (p. 118-148). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781119970255.ch6>

Sorensen, R., Zinko, U., & Seibert, J. (2006). On the calculation of the topographic wetness index : Evaluation of different methods based on field observations. *Hydrology and Earth System Sciences*, 10(1), 101-112. <https://doi.org/10.5194/hess-10-101-2006>

Soucémariadin, L., Cécillon, L., Chenu, C., Baudin, F., Nicolas, M., Girardin, C., & Barré, P. (2018). Is Rock-Eval 6 thermal analysis a good indicator of soil organic carbon lability? – A method-comparison study in forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 117, 108-116.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.10.025>

Tagil, S., & Jenness, J. (2008). GIS-Based Automated Landform Classification and Topographic, Landcover and Geologic Attributes of Landforms Around the Yazoren Polje, Turkey. *Journal of Applied Sciences*, 8(6), 910-921. <https://doi.org/10.3923/jas.2008.910.921>

Tiwari, P., Bhattacharya, P., Rawat, G. S., Rai, I. D., & Talukdar, G. (2021). Experimental warming increases ecosystem respiration by increasing above-ground respiration in alpine meadows of Western Himalaya. *Scientific Reports*, 11(1), 2640.
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-82065-y>

Trumbore, S. (2009). Radiocarbon and Soil Carbon Dynamics. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 37(1), 47-66. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.36.031207.124300>

Trumbore, S. E., Chadwick, O. A., & Amundson, R. (1996). Rapid Exchange Between Soil Carbon and Atmospheric Carbon Dioxide Driven by Temperature Change. *Science*, 272(5260), 393-396. <https://doi.org/10.1126/science.272.5260.393>

van Gestel, N., Shi, Z., van Groenigen, K. J., Osenberg, C. W., Andresen, L. C., Dukes, J. S., Hovenden, M. J., Luo, Y., Michelsen, A., Pendall, E., Reich, P. B., Schuur, E. A. G., & Hungate, B. A. (2018). Predicting soil carbon loss with warming. *Nature*, 554(7693), E4-E5.
<https://doi.org/10.1038/nature25745>

Vernay, M., Lafaysse, M., Hagenmuller, P., Nheili, R., Verfaillie, D., & Morin, S. (2019). The S2M meteorological and snow cover reanalysis in the French mountainous areas (1958—Present). <https://doi.org/10.25326/37>

- Vionnet, V., Brun, E., Morin, S., Boone, A., Faroux, S., Le Moigne, P., Martin, E., & Willemet, J.-M. (2012). The detailed snowpack scheme Crocus and its implementation in SURFEX v7.2. *Geoscientific Model Development*, 5(3), 773-791. <https://doi.org/10.5194/gmd-5-773-2012>
- Viscarra Rossel, R. A., Lee, J., Behrens, T., Luo, Z., Baldock, J., & Richards, A. (2019). Continental-scale soil carbon composition and vulnerability modulated by regional environmental controls. *Nature Geoscience*, 12(7), 547-552. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0373-z>
- Walse, C., Berg, B., & Sverdrup, H. (1998). Review and synthesis of experimental data on organic matter decomposition with respect to the effect of temperature, moisture, and acidity. *Environmental Reviews*, 6(1), 25-40.
- Wickham, H. (2021). Tidyverse package. v.1.3.1.
- WRB. (2014). World Reference Base for Soil Resources.
- Xu, M., Li, X., Cai, X., Gai, J., Li, X., Christie, P., & Zhang, J. (2014). Soil microbial community structure and activity along a montane elevational gradient on the Tibetan Plateau. *European Journal of Soil Biology*, 64, 6-14. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2014.06.002>
- Zimmermann, M., Leifeld, J., Schmidt, M. W. I., Smith, P., & Fuhrer, J. (2007). Measured soil organic matter fractions can be related to pools in the RothC model. *European Journal of Soil Science*, 58(3), 658-667. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00855.x>

CHAPITRE 4

Soil organic matter changes under experimental pedoclimatic modifications in mountain grasslands of the French Alps



Transplantation de sols pour Alpines Volants (photo de Vincent Ollivier)

Soumis à Geoderma

Matériel supplémentaire disponible en annexe 6

Soil organic matter changes under experimental pedoclimatic modifications in mountain grasslands of the French Alps

KHEDIM Norine ^{1,2}, POULENARD Jérôme¹, CECILLON Lauric^{3,4}, BAUDIN François ⁵, BARRE Pierre ⁴,
SAILLARD Amélie², BEKTAS Billur ², GRIGULIS Karl ², LAVOREL Sandra ², MÜNKEMÜLLER Tamara ²,
CHOLER Philippe²

¹ Univ. Savoie Mont-Blanc, Univ. Grenoble Alpes, CNRS, EDYTEM, F-73000 Chambéry, France

² Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont-Blanc, CNRS, LECA, F-38000 Grenoble, France

³ Normandie Univ., UNIROUEN, INRAE, ECODIV, Rouen, France

⁴ Laboratoire de Géologie, CNRS, École normale supérieure, PSL Univ., IPSL, Paris, France

⁵ Sorbonne Université, CNRS, IStEP, F-75005, Paris, France

Contact information: khedim.norine@gmail.com ; jerome.poulenard@univ-smb.fr

Abstract

Mountain grasslands contain large stocks of soil organic carbon (SOC), of which a good part is in labile particulate form. This labile SOC may be protected by cold climate that limits microbial activity. Strong climate change in mountain regions threatens to destabilize these SOC stocks. However, so far the climate response of SOC stocks in mountain grasslands remains highly uncertain, under either warming or cooling conditions. To overcome this knowledge gap, we studied the effect of pedoclimatic regime changes on topsoil (0–10 cm) SOC in two complementary experiments: 3 °C of warming or cooling by reciprocal transplanting to an alpine (2450 m a.s.l.) and a subalpine (1950 m a.s.l.) grassland and 1 °C of warming by open-top chambers in the same grasslands.

Topsoil SOC stocks were higher at the alpine site than at the subalpine site, and the biogeochemical signature of the soil organic matter (SOM) also differed between the two study sites. SOM was O-enriched, H-depleted, and more thermally stable at the warmer subalpine site. After three years, abrupt warming by transplanting tended to decrease topsoil SOC content. The remaining SOC was characterized by a more thermostable signature. This result suggests the preferential depletion of labile SOC upon experimental topsoil warming. Cooling did not modify overall SOC content but uphill transplanted topsoils showed a more thermolabile biogeochemical signature. In contrast, open-top chamber warming of alpine and subalpine topsoils caused limited changes to SOC stocks and SOM biogeochemical signature, possibly because the induced pedoclimatic change was more limited and more gradual compared to the warming by transplanting which reduced the annual snow cover period by around 60 days and increased cumulative degree days by a factor of ten as compared to the OTC-induced warming. Gradual temperature changes may take longer to become effective than a shock transplant treatment. We conclude that SOC in mountain grassland topsoils can be highly reactive to climate shocks.

Keywords: soil organic carbon, thermal analysis, mountain soils, cooling experiment, warming experiment

Introduction

Mountain ecosystems cover about 27% of the earth's continental surface and contribute benefits to more than half of humanity (FAO, 2021; Grêt-Regamey et Weibel, 2020; Palomo, 2017). Climate regulation through organic carbon sequestration in soils is one of these critical contributions (EEA, 2010; Jobbagy and Jackson, 2000; Schimel, 1995). Mountain soils in temperate regions are known to store large amounts of soil organic carbon (SOC ; Doblas-Miranda et al., 2013; Martin et al., 2011; Meersmans et al., 2012). The soils of grasslands in the European Alps can harbor between 53 and 260 Mg ha⁻¹ of SOC (Djukic et al., 2010; Leifeld et al., 2009), which is comparable with those of European forests (Berninger et al., 2015; Liski et al., 2002). The strong climatic constraints at high elevation (e.g. cold climate and frost) limit the decomposition activity of soil microbes and thus result in a high residence time of soil organic matter (Körner, 2003; Sjögersten et al., 2011). This is especially true in the upper soil horizons, where a large part of the SOC is often found in particulate form, that is not stabilized by mineral interactions, but can show a mean ¹⁴C-age above one century (Budge et al., 2011; Hou et al., 2019; Leifeld et al., 2009; Martinsen et al., 2011; Saenger et al., 2015; Sjögersten, et al., 2011 but see Puissant et al., 2017). This particulate SOC is climatically stabilized (Trumbore, 2009) and therefore potentially highly vulnerable to climate changes predicted for the Alps, including rising temperatures and decreasing snow cover below 1500–2000 m above sea level (Gobiet et al., 2014; Jacob et al., 2014). In addition, soils of mountain grasslands are more exposed to climate variability compared to forest soils because the sparse vegetation cover has limited buffering capacity (Gavazov, 2013). The fate of the largely labile SOC stocks of mountain grasslands in response to climate change is therefore a real concern, but remains highly uncertain (Leifeld et al., 2009; Sjögersten et al., 2011).

Rising temperatures are expected to stimulate heterotrophic decomposition of organic matter and increase its mineralization (Bond-Lamberty et al., 2018; Bond-Lamberty & Thomson, 2010). However, warming effects on the SOC budget are difficult to predict due to a multitude of interplaying processes : (i) the acclimation of vegetation to warming can result in quantitative and qualitative changes of organic matter inputs (Melillo et al., 2002), (ii) the acclimation of microbial community composition and/or functional strategies can affect decomposition (Conant et al., 2011), (iii) warming is often accompanied by increasing water deficits which limits decomposition (Davidson and Trumbore, 2000), and finally, (iv) the

different SOC kinetic pools are prone to respond in different ways to these different dynamics (Davidson & Janssens, 2006). As a result of this multitude of processes acting in concert, experimental studies have shown very contrasting response of topsoil SOC stocks to warming. Some studies found a limited or neutral effect of warming on SOC content due to accompanying soil moisture limitation or acclimation of microbial communities (Marty et al., 2019; Reynolds et al., 2015), while others found very significant effects of warming on soil organic matter: Hicks Pries et al. (2017) observed an important increase of whole-soil profile respiration with warming. A 35-years monitoring study in the German Alps demonstrated a significant decrease in SOC stocks, especially at sites with high levels of particulate SOC and those with the greatest temperature changes (Prietz et al., 2016). In Western Himalaya alpine grasslands, Tiwari et al., (2021) found an increased net SOC uptake due to enhanced plant growth in open-top chamber (OTC with warming of 1.5-2 °C). These results highlight the variability of responses of SOC stocks and fluxes to both experimental and observational warming studies depending on initial conditions and studied timeframes and magnitude of temperature increase. The effect of cooling on SOC is even less studied and we thus do not know whether cooling just leads to opposite effects on decomposition processes to warming or to new responses. However, it would be interesting to understand the effect of cold on SOC, especially in mountain where climatic stabilization maintains the stocks of labile SOC. The few studies existing are based on reciprocal transplants along elevation gradients in forests and in semi-arid shrub-steppe. They have shown no or limited effects of cooling on SOC content (Link et al., 2003; Luan et al., 2014).

Several studies have shown the interest of separating SOC into fractions with different mean turnover rates to better understand its vulnerability to climate change (*e.g.*, Lugato et al., 2021). Thermal fractionation of SOC can be used to measure thermal and chemical properties that are specific to biogeochemically stable SOC: stable SOC is thermally stable and depleted in hydrogen (Barré et al., 2016 ; Gregorich et al., 2015; Plante et al., 2013). Due to the stabilization of mountain SOC by climate and the correlation between altitude and SOC lability (Sjögersten et al., 2011), warming is expected to result in the release of an important amount of labile SOC at high elevations. An experimental warming of a shrub-steppe ecosystem showed preferential loss of particulate SOC (Link et al., 2003) while Puissant et al. (2017)

highlighted significant SOC losses in the mineral associated fraction, which is the most stable form, on an experimentally warmed subalpine grassland soil.

Here we studied the effects of soil warming and cooling on mountain grassland topsoil organic matter, focusing on changes in SOC contents and on the biogeochemical signature of organic matter. We compared two types of common warming experiments that simulate abrupt changes of topsoil temperature: a reciprocal transplant along an elevational gradient that warms an alpine grassland and cools a subalpine grassland and concurrently changes snow regimes, and an OTC warming experiment at the same subalpine and alpine grasslands. Our specific hypotheses are: (1) the SOC content of cooled topsoils increases and that of warmed topsoils decreases as the magnitude of warming increases, (2) topsoil warming will especially cause the release of labile SOC and cooling causes its enrichment and (3) SOC of the alpine topsoil is more sensitive to warming than that of the subalpine topsoil.

Materials and methods

Study area

The two study sites are located at the long-term Socio-Ecological Research platform Lautaret-Oisans (Zone Atelier Alpes), Grand Galibier Massif in the French South-Western Alps at 2450 m (alpine site, 45°03'19.65 "N 6°24'0.70 "E) on a South-East facing slope and at 1950 m (subalpine site, 45°02'24.04 "N 6°25'09.20 "E) on a South-West facing slope (Figure 1). The meteorological data used to characterize these two sites were extracted from the S2M re-analyses developed by Météo France for the French Alps (Durand et al., 2009; Vernay et al., 2019; Vionnet et al., 2012). Over the period 1988–2017, the yearly accumulation of growing degree days (GDD; from snowmelt to end of July) at the subalpine site is 73% higher than at the alpine site. This difference is largely due to contrasting snow melt dates. On average, snow melt occurs at the beginning of June at the alpine site and at the end of April at the subalpine site. The decadal trend of growing degree days (GDD) since 1959 is significantly positive for both sites. GDD have increased by 10% between the period 1988-2017 and the period 1959–1988 for the subalpine site, and of 41% for the alpine site.

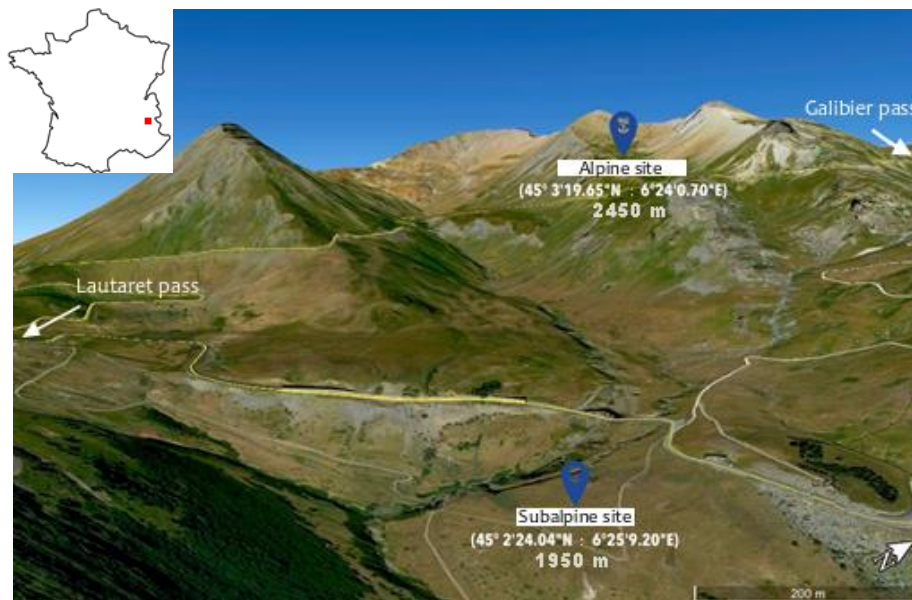


Figure 1: Location of the two study sites in the French South-Western Alps (background picture modified from Google earth, 2018).

The soil parent material of the two sites is composed of flysch sediments, called "Flysch des Aiguilles d'Arves" (Deharveng et al., 1987). The subalpine grassland is dominated by a tall fescue (*Patzkea paniculata*); other abundant species are *Carex sempervirens*, *Festuca nigrescens*, *Centaurea uniflora*, *Helianthemum nummularium* and *Meum athamanticum*. The alpine grassland is dominated by *Carex sempervirens*, *Festuca nigrescens*, *Poa alpina*, *Potentilla aurea*, *Trifolium alpinum*, and *Geum montanum*. Both sites were used for grazing before the experiment but are fenced off. The subalpine site was used for hay making before the 1960s. Soils of both sites are silty and classified as Dystric Cambisols (FAO, 2014). They are composed of four soil horizons (see the photos and pedological description in the supplementary Figure S1). Soil bulk density to a depth of 10 cm is 0.77 g cm⁻³ at the subalpine site and 0.70 g cm⁻³ at the alpine site. Table 1 presents the physicochemical characteristics of the topsoil horizons found above 10 cm depth at the two sites (including two soil horizons for the alpine site and one soil horizon for the subalpine site). The topsoils of the two sites are quite similar regarding these physico-chemical characteristics. They are both acidic (pH in H₂O < 5.5), rich in clay (> 30%) with an exchangeable phosphorus (P) content corresponding to fairly high P soil availability in a context of natural grassland soils (> 0.01 g/kg).

Table 1: Physicochemical characteristics of the topsoil horizons found above 10 cm depth at the subalpine and alpine study sites.

Site	Horizon WRB code	Depth (cm)	Clay (g/kg)	Silt (g/kg)	Sand (g/kg)	Corg (g/kg)	Ntot (g/kg)	P ₂ O ₅ (g/kg)	CaCO ₃ (g/kg)	pH H ₂ O soil	CEC (cmol+/kg)
Subalpine site	A	0–10	380	424	196	68.2	5.4	0.012	<1	5.4	13.3
Alpine site	A	0–3	442	433	125	171	12.6	0.059	<1	5.0	18.9
	A/Bw	3–20	324	459	217	38.7	3.4	0.011	<1	4.7	6.8

Experimental design and topsoil sampling

Two adjacent warming experiments were installed in 2016 at the two study sites.

Reciprocal transplant

In autumn 2016, ten alpine grassland plots were transplanted from the alpine to the subalpine site (hereafter “alpine warmed transplant”) and ten subalpine grassland plots from the subalpine to the alpine site (“subalpine cooled transplant”) using a helicopter. Each 4 m² plot consisted of turfs with above- and below-ground parts of the plant communities and a layer of their associated soil of about 20 cm thickness. In order to account for the disturbing effect of the transplanting, ten 1 m² plots were also transplanted (i.e. simply switched) at the alpine (“alpine control transplant”) as well as the subalpine site (“subalpine control transplant”). Topsoil temperature was monitored at both study sites using a thermal sensor implanted in the soil at 5 cm depth at the beginning of the experiment. At the end of summer 2019, the topsoils of the twenty transplanted plots and the twenty control plots were sampled at 10 cm depth. The topsoil composites samples were dried at ambient temperature and sieved at 2 mm.

In addition to the warming, the reciprocal transplant decreased the period of snow cover and increased the GDD of the alpine warmed transplant. Conversely, it increased the period of snow cover and decreased the GDD of the subalpine cooled transplant.

Open top chambers

During the growing seasons of 2017, 2018 and 2019 (generally May until October), eight hexagonal open-top chambers were used to experimentally warm the alpine (hereafter “alpine warmed OTC”) and the subalpine (hereafter “subalpine warmed OTC”) soils and associated plant communities. The chambers are based on the design of the International Tundra Experiment (Molau and Mølgaard, 1996), with a 1.5 m diameter, 0.5 m height and covering an area of approximately 2 m² and are arranged in a randomized design to take into account micro- topographic and soil property variation. Paired control plots of 2 m² were also established some 2-3 meters away from each open topped chamber (“alpine control OTC” and “subalpine control OTC”). We monitored soil temperature of controls and warmed plots over

the period of the growing season using thermal sensors (HOBO pendant UA1-64) implanted in soils at 10 cm depth. During July and August 2019, four soil cores (0–5 cm deep, 2.5 cm diameter) were randomly collected and mixed together to form a composite topsoil sample for each control and warmed plot. The topsoil samples were dried at ambient temperature and sieved at 2 mm.

Soil analyses and data treatment

All topsoil samples were finely ground in a disc mill. The soil organic matter bulk chemistry and the SOC thermal stability was characterized by Rock-Eval® thermal analysis (Rock-Eval® 6 Turbo, Vinci Technologies). A detailed description of this method can be found in Behar et al., (2001) and Disnar et al., (2003). It consists in carbon measurement as gaseous effluent during two phases. The first one is a pyrolysis stage (3 minutes isotherm at 200°C followed by a 200 to 650 °C temperature ramp with a heating rate of 30°C min⁻¹) in N₂ atmosphere during which CO and CO₂ were quantified with an infrared detector. Volatile hydrocarbon effluents (CH) were quantified with flame ionization detector. The second phase is an oxidation stage (1 minute isotherm at 300°C followed by a 300 to 850 °C temperature ramp with a heating rate of 20°C min⁻¹ and a 5 minutes isotherm at 850°C) in laboratory air atmosphere during which CO and CO₂ were quantified with an infrared detector. From each Rock-Eval® thermogram, we define three thermal SOC fractions: (i) a small and highly thermolabile pyrolysable SOC fraction (hereafter termed POC 1), corresponding to the carbon evacuated as CH, CO or CO₂ at 200 °C over the first 200 s of the pyrolysis phase (Khedim et al., 2021); (ii) pyrolysable organic carbon pool (PC), corresponding to the carbon evacuated as CH, CO or CO₂ during the whole pyrolysis phase, (iii) pyrolysis-resistant organic carbon pool (RC), evacuated as CO or CO₂ during the oxidation stage. The sum of the PC pool and the RC pool inform on the total SOC content (Rock-Eval® parameter TOC). The organic carbon yield of Rock-Eval® SOC quantification was on average 85% to 90% of SOC content determined by elemental analysis, using respectively the Rock-Eval® parameter TOC or the sum of Rock-Eval® parameters TOC and MinC (see Behar et al., 2001 for a definition of these parameters) in these acidic topsoil samples free of carbonates (Table 1).

In the PC and RC thermal SOC fractions, we also determined the temperature corresponding to the release of 30%, 50%, 70% and 90% of the CH, CO and CO₂ during the pyrolysis phase and of the CO and CO₂ during the oxidation phase (T_{xx}_CH_PYR, T_{xx}_CO_PYR, T_{xx}_CO₂_PYR, T_{xx}_CO_OX and T_{xx}_CO₂_OX in the following) in order to more accurately characterize the thermal stability of the SOC released (Cécillon et al., 2018). We also coupled the CH, CO, CO₂ pyrolysis signals to determine the temperature parameters T_{xx}_PYR of the full pyrolysis signal, and we couple the CO, CO₂ oxidation signals to determine the temperature parameters T_{xx}_OX of the full oxidation signal according to Khedim et al. (2021). The higher these indexes are, more thermally resistant the SOC is. Respectively, the CH, CO and CO₂ evacuated during the pyrolysis phase represented on average 24%, 3% and 10% of the sum of TOC and MinC. The CO and CO₂ released during the oxidation phase respectively contribute to 4% and 60% of TOC+MinC. Then, the integrated signal of the full pyrolysis gases released represent 37% and that of oxidation represent 63% of TOC+MinC, on average.

The oxygen released as CO and CO₂ during the pyrolysis phase and the hydrogen released as hydrocarbons were quantified to respectively determine the oxygen index (OIRE6, mg O₂ g⁻¹ C) and the hydrogen index (HI, mg CH g⁻¹ C). The OIRE6 is correlated with the elemental O : C ratio of soil organic matter and the HI is correlated with the elemental H : C ratio of soil organic matter (Espitalié et al., 1977; Lafargue et al., 1998). Then according to Sebag et al. (2016), the I index was calculated, informing on the preservation of thermally labile SOC released as CH during the pyrolysis phase, as well as the R index, assessing the contribution of thermally stable SOC released as CH during the pyrolysis phase.

An elemental analysis (dry combustion; Flash EA1112, Thermo Scientific) was also performed to quantify the SOC content of the transplanted and the OTC warmed topsoil samples and to quantify the N_{tot} content of the transplanted topsoils. The C:N elemental ratio of soil organic matter was calculated as SOC/N_{tot} for the transplanted topsoils. SOC stocks were calculated to 10 cm depth (for the reciprocal transplant experiment) or 5 cm depth (for the OTC experiment) according to the equation (1) with t for soil thickness and BD for soil bulk density (initially measured at each site at 10 cm depth).

$$SOC\ stock\ [kg/m^2] = (SOC[g/kg] * t\ [cm] * BD\ [kg/m^3])/100 \quad (1)$$

Statistical analysis

We quantified the effects of the four climate manipulation treatments (warming alpine transplant, cooling subalpine transplant, OTC warming of subalpine grassland and OTC warming of alpine grassland) on all the above-mentioned soil organic matter parameters. We used a Mann-Whitney rank test to compare alpine plots with alpine controls and subalpine plots with subalpine controls, and to compare alpine and subalpine controls. In order to verify the absence of spatial variability between OTC-control pairs, an ANOVA with a mixed effect on the pairs was performed. The statistical tests and graphs were generated with R v.3.5 (R Core Team, 2018).

Results

Soil temperature

Both sites are seasonally snow covered. During winter, a deep snowpack insulated soil and the topsoil freezing was limited (Table 2). Soil freezing was slightly more pronounced at the subalpine site (lower Freezing Degree Day, FDD) and this was mainly due to early spring low temperature under snow free conditions. The first snow free date occurred two months earlier at the subalpine than at the alpine site (Table 2). Consequently, the yearly accumulation of GDD was 1.8 times higher at the subalpine site. By the time snow melted at the alpine site, the subalpine site had already accumulated 600°C GDD on average and reached flowering of its dominant grass species, *Patzkea paniculata*. The mean daily temperature during summer was 3°C warmer at the subalpine than the alpine site, and for both Tmin and Tmax.

Summer warming by the OTC was around 1°C irrespective of the site (Table S1). Noticeably, we did not find a higher effect of OTC on daily minimum than maximum soil temperatures. Over the two months of treatment until the sampling date, this OTC-induced warming represented a gain of about 60°C GDD, *i.e.* a 4% increase of the annual GDD for the alpine soil and a 2% increase for the subalpine site. By comparison, when the alpine grassland was transplanted in the subalpine site, the earlier snow melting date represented a GDD gain of 600°C, *i.e.* 10 times more than the OTC-induced warming.

Table 2: Topsoil temperature parameters at the two study sites. Data are averages over the three years of the experiment. Time series of soil temperatures are presented in Figure S2. GDDxxx date: date at which the accumulated GDD over the year reaches the xxx°C threshold.

	<i>Alpine control transplant</i>	<i>Subalpine control transplant</i>
<i>Snowmelting date (sd)</i>	31/05 (± 7)	31/03 (± 22)
<i>GDD600 date (sd)</i>	21/07 (± 5)	11/06 (± 9)
<i>GDD1200 date (sd)</i>	10/09 (± 9)	18/07 (± 9)
<i>cumulated GDD (sd)</i>	1490°C (± 121)	2654°C (± 34)
<i>cumulated FDD (sd)</i>	-18°C (± 30)	-32°C (± 36)
<i>Tmax june (sd)</i>	15.3°C (± 0.9)	18.8°C (± 2.0)
<i>Tmin july (sd)</i>	9.8°C (± 1.6)	12.8°C (± 9)
<i>Tmean july (sd)</i>	13.2°C (± 1.6)	16.3°C (± 1.5)
<i>Tmax july (sd)</i>	15.4°C (± 0.7)	18.8°C (± 0.5)

Soil organic carbon content and stocks

Alpine grassland topsoils had higher SOC contents than subalpine grassland topsoils, especially in the transplant experiment (Table S2; p-value < 0.001). The 0–10 cm SOC stocks were also higher at the alpine site (7.8 kg/m²) compared to the subalpine site (5.6 kg/m²). This difference did not apply for SOC stocks of the 0–5 cm layer (OTC control plots), which for both sites were estimated at about 3.1 kg C/m².

In the transplant experiment, SOC content tended to decrease with warming and did not respond to cooling (Figure 2a; Table 3). In the OTC experiment, warming slightly decreased SOC content at the subalpine but not at the alpine site. Overall, no significant changes of SOC stocks were observed (Table S2).

Soil organic matter biogeochemical signature

The soil organic matter biogeochemical signature of control plots in both experiments (transplants (0–10 cm) and OTC (0–5 cm)) were very similar (comparable values for most Rock-Eval[®] parameters, Table S2). Conversely, topsoil soil organic matter characteristics of the

alpine and the subalpine sites differed strongly, with a higher C:N ratio and a higher proportion of thermolabile SOC in the alpine site compared to the subalpine site, as shown by the different Rock-Eval® parameters (i.e. a higher POC1 proportion (POC1/TOC), a higher PC proportion (PC/TOC), a reduced thermal stability (lower values for Rock-Eval® temperature parameters and R index, and a higher I index), higher HI and a lower OIRE6 at the alpine site than at the subalpine site).

The values of Rock-Eval® parameters measured in the transplanted soils layed between the values measured on the soils of the alpine and subalpine control plots. Thus, most of the changes in the Rock-Eval® parameters induced by the pedoclimatic modifications were in the expected direction even though not all responses were strong enough to significantly deviate from the controls (Table 3).

As expected, POC1 content significantly decreased for the alpine warmed transplants and the proportion of pyrolysis resistant carbone (RC/TOC) slightly increased (Figure 2b, c). The I index decreased significantly, such as the C:N ratio which decreased very significantly for the alpine warmed transplants (Figure 2d, Table 3). The Rock-Eval® temperature parameters that represent the majority of the SOC analyzed ($T_{xx_CO_2_OX}$, T_{xx_PYR} , T_{xx_OX}) showed a significant SOC thermostability increase with warming (Figure 2f, Tables 3, S2). With cooling, we observed an increase in POC1, PC and RC contents associated with a RC/TOC ratio decrease (Table 3, Figures 2b, c). The HI and the I indexes showed an increasing trend contrary to the R index, which decreased (Figures 2d, e). The C:N ratio increased significantly. Moreover, the Rock-Eval® temperature parameters showed a decreasing global trend (Figure 2f, Table 3).

No significant changes in the Rock-Eval® parameters were observed for the OTC warmed soils. Overall, alpine and subalpine topsoils warmed by OTC showed weaker and more complex warming responses of their soil organic matter biogeochemical signature compared with warmed transplants (Table S2). The Rock-Eval® temperature parameters showed an increasing SOC thermostability trend for the alpine OTC soils which did not appear for the subalpine OTC soils (Figure 2f, Tables 3, S2).

Table 3: Effect of the experimental treatment on soil parameters. The significance was estimated using a non-parametric Mann-Whitney rank test. An ANOVA with mixed effect on pairs confirms the absence of spatial variability for OTC plots (Table S4). The orange color highlights the results that contradict our expectations (↑ increase, ↓ decrease, = no change). A complementary part of the results is presented in Table S3. Symbols for p-values: *** p < 0.001; ** p < 0.01; * p < 0.05; † p < 0.1; NS p > 0.1.

	Expectation	WARMING						COOLING		
		Alpine transplant		Alpine OTC		Subalpine OTC		Expectation	Subalpine transplant	
		observed	pvalue	observed	pvalue	observed	pvalue		observed	pvalue
SOC (gC/kg)	↓	↓	NS	↑	NS	↓	NS	↑	=	NS
Stock SOC (kg/m ²)	↓	↓	NS	↑	NS	↓	NS	↑	=	NS
POC1 (gC/kg)	↓	↓	†	↑	NS	↓	NS	↑	↑	†
POC1/TOC	↓	↓	NS	↑	NS	↓	NS	↑	↓	NS
PC (gC/kg)	↓	↓	NS	↓	NS	↑	NS	↑	↑	†
RC (gC/kg)	=	↓	NS	↓	NS	↑	NS	=	↑	†
PC/TOC	↓	↓	NS	↓	NS	=	NS	↑	↑	†
RC/TOC	↑	↑	NS	↑	NS	=	NS	↓	↓	†
HI (mg CH g/C)	↓	↓	NS	↓	NS	↓	NS	↑	↑	NS
OIRE6 (mg O ₂ g/C)	↑	↑	NS	↑	NS	↓	NS	↓	↓	NS
C:N	↓	↓	***					↑	↑	**
I index	↓	↓	*	↑	NS	↑	NS	↑	↑	NS
R index	↑	↑	NS	↓	NS	=	NS	↓	↓	NS
T30_CO2_OX (°C)	↑	↑	**	↑	NS	↑	NS	↓	=	NS
T50_CO2_OX (°C)	↑	↑	*	↑	NS	=	NS	↓	=	NS
T70_CO2_OX (°C)	↑	↑	*	↑	NS	↓	NS	↓	↓	NS
T90_CO2_OX (°C)	↑	↑	**	↑	NS	↓	NS	↓	↓	†
T50_PYR (°C)	↑	=	NS	=	NS	↓	NS	↓	↓	NS
T90_PYR (°C)	↑	↑	NS	↑	NS	↓	NS	↓	↓	NS
T50_OX (°C)	↑	↑	*	↑	†	=	NS	↓	↓	NS
T90_OX (°C)	↑	↑	**	↑	NS	↓	NS	↓	↓	†
<i>Consistent results</i>		27/38		16/37		13/37			23/38	

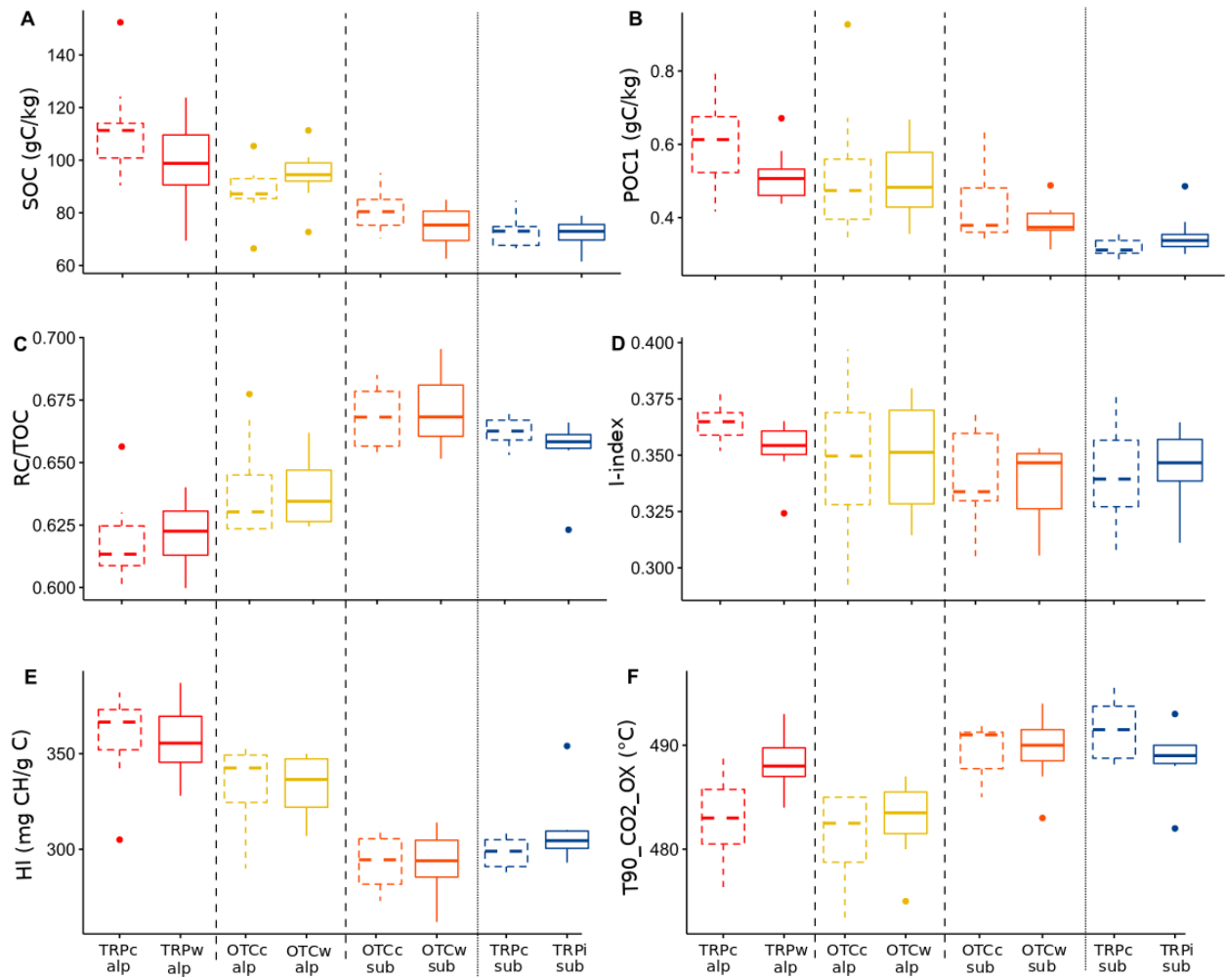


Figure 2: Treatments effect comparisons between control soils (dashed lines) and treated soils (full lines) on (a) SOC content, (b) POC1 content, (c) RC/TOC ratio, (d) I-Index, (e) HI, (f) T₉₀_CO₂_OX parameter. With TRP: transplant, OTC: open-top chamber, c/w/i: control/warmed/cooled, alp: alpine site, sub: subalpine site.

Discussion

SOC stocks in mountain grasslands are important but may be vulnerable under predicted climate changes for the end of this century. So far studies in different regions, with different warming treatments, and over different time scales do not concur on the risk climate warming is imposing on these carbon stocks. Here, we compared two different types of warming experiments in the French Alps. Over the short period of three years, the two pedoclimatic regime changes experiments showed contrasted alpine and subalpine grassland topsoils responses according to the experimental pedoclimate modifications. The abrupt warming by transplanting caused a thermolabile SOC release and the cooling an overall modification of the SOC biogeochemical signature, with enhanced SOC thermolability. Alpine and subalpine topsoils warmed by OTC reacted differently to the same treatment, and also much less strongly than the transplanted warmed soils. Our study underlines the importance of analyzing SOC stock responses with complementary techniques and for different scenarios of climate change anticipated for the next decades or until the end of this century.

We found higher amounts of SOC in the alpine grassland topsoils compared to the warmer subalpine grassland topsoils. Following Lugato et al. (2021) and using a space-for-time approach while such an approach on SOC dynamics may be controversial, this result could be interpreted as a potential strong long-term warming-induced loss of SOC stocks (-30% under a *ca.* +3°C climate change scenario; Abramoff et al., 2019; Cécillon, 2021a; Varney et al., 2020). Beyond the effect of lower soil temperature, the climatic stabilization of topsoil soil organic matter at the alpine site is probably also related to its lower topsoil pH, which limits soil organic matter degradation (Leifeld et al., 2009; Smith et al., 2002; Trumbore et al., 1996), and its higher C/N ratio, commonly negatively correlated with nitrogen soil mineralization and nitrification rates (Sahrawat, 2008 and references therein; Zhang et al., 2012). The SOC stocks estimated around 78 t C/ha for the alpine site and 56 t C/ha for the subalpine site over the first 10 cm are nevertheless higher than other estimations on grassland soils at comparable altitudes and depths (50 t C/ha for a subalpine grassland according to Leifeld et al., 2009; 53 t C/ha mean in grasslands between 1900 and 2100 m a.s.l for Saenger et al., 2013; 32 t C/ha for an alpine grassland in Budge et al., 2011).

Experimental warming and cooling effects on soil organic carbon contents and stocks

Our hypothesis that SOC content of mountain topsoil will decrease when exposed experimentally to warmer conditions and will increase in colder conditions was only partly supported by the results, after three years of treatment. On the one hand, we found a non-significant decrease of *ca.* 11% in SOC content of the alpine warmed transplants. This result is consistent with other findings in a subalpine warming transplantation experiment which showed after 5 years a non-significant decreasing trend in topsoil SOC content warmed up by 2 or 4 °C (Puissant, 2015). In another transplant experiment in a shrub-steppe ecosystem, Link et al. (2003) showed a 32% SOC content loss after 5 years of 5°C warming in the first 5 cm of soil. Our results are also consistent with the decrease of about 8% on topsoil SOC content (0–10 cm) observed by Marañón-Jiménez et al. (2018) on subarctic silt-loam andosols after seven years of 1.8 °C warming. For the two OTC-warmed topsoils, the SOC content responses were weak. Since the OTCs were only installed during the growing season, this treatment had a different effect than a more drastic change in thermal regime with soil transplanting. Tiwari et al. (2021) also noted a limited effect of OTC warming (+1.5°C) on alpine grassland soil respiration in contrast to the increased total respiration, suggesting an increase in carbon sequestration by plants. This highlights the effect of the intensity, the time and the type of warming experiment, supporting our hypothesis that the magnitude and time of soil organic matter response to warming is positively related to the magnitude of warming. Our results of SOC content maintaining with cooling is inconsistent with the results of Wu et al. (2017) who observed a significant decrease in SOC content on a soil cooling transplant experiment.

In temperate mountains, the duration of the snow cover plays an important role in ecosystem functioning (Choler, 2015). It is likely that the combined effect of the increasing soil temperature and the extension of the growing season affected the microbial activity of the alpine warmed transplants, which explains a slight decrease in SOC content. Microbial decomposition activity is largely temperature-dependent and SOC is generally greater in cold and wet climates compared to hot, dry climates because carbon loss is more limited than carbon input (Jobbágy & Jackson, 2000; Streit et al., 2014; Trumbore, 2000; von Lützow & Kögel-Knabner, 2009; Wiesmeier et al., 2019). In addition to its effect on microbial activity, warming affects the physical protection of organic matter within organo-mineral complexes and may increase its vulnerability (Conant et al., 2011). Some authors who have observed the

decline in SOC content with warming suggest that SOC losses only occur early in warming processes and that carbon mineralization decreases over time due to substrate limitation or a decline in microbial biomass (Allison et al., 2010; Li et al., 2019; Walker et al., 2018). Here, the weaker topsoil soil organic matter stock in the warmer subalpine site does not support this, suggesting a long-term sustained warming-induced SOC loss (see above). Contrary to previous reports by Melillo et al. (2002) and Sistla et al. (2013) in other ecosystems, the warming-induced increase in plant production observed on our alpine warmed transplants soils by Bektaş et al. (2021) did not fully compensate SOC losses. There have been conflicting results about SOC balance with ecosystem warming in a number of studies (Poeplau et al., 2020; Qin et al., 2015; Tiwari et al., 2021; Zhou et al., 2016). Longer time-period of experimentation is needed, to verify whether the trend of incomplete SOC output compensation by increased SOC inputs by plants.

Biogeochemical soil organic matter signature response to experimental climate change

Consistent with other studies, our results indicate that the alpine site topsoil contains more thermally labile soil organic matter than the warmer subalpine site (Budge et al., 2011; Hou et al., 2019; Leifeld et al., 2009). Generally, our findings on the biogeochemical signature of SOM were consistent with our hypotheses, especially for transplanted soils (Tables 3). The warming-induced SOC loss upon transplanting increased the thermal stability of remaining SOC. Conversely, transplanting soils from the subalpine site to the alpine site (*i.e.*, cooling) decreased the overall SOC thermal stability. Our findings therefore indicate a preferential degradation of thermally labile SOC when the alpine topsoil is abruptly exposed to warmer subalpine conditions, which is consistent with the monitoring by Prietzel et al. (2016) in German Alps forest soils, and also with our own observations of a more thermally stable topsoil SOC at the subalpine site than at the alpine site. The fact that the proportion of pyrolysable carbon (POC1/TOC, PC/TOC) did not decrease significantly in alpine warmed transplants does not mean that the labile SOC pool remained unchanged. Indeed, no currently available SOC fractionation method can reliably isolate non-composite SOC fractions in terms of soil carbon turnover time (Smith et al., 2002; von Lützow et al., 2007), including Rock-Eval® thermal analysis (Cécillon et al., 2021b). On the other hand, our results showed increased values of Rock-Eval® temperature parameters (accounting for the majority of the SOC

analyzed, *i.e.* $T_{xx_CO_2_OX}$ and T_{xx_OX}) with soil warming, indicating that the SOC remaining after experimental warming is more thermally stable.

It is likely that more significant changes in the SOC biogeochemical signature will take longer to establish. Poeplau et al. (2019) reported significant changes in the bulk chemistry and thermal stability of the SOC after a six-and-a-half years intense warming of a high latitude grassland soil. They showed that the warming-resistant SOC was thermally stable, and also depleted in hydrocarbons and enriched in oxygen, a trend that is found in our experimental warming treatment, although not significant. It is worth noting that our results showed that topsoil soil organic matter was significantly H-depleted and O-enriched at the warmer subalpine site compared with the alpine site. Our results are also consistent with the observations of several authors, who had observed an initial preferential depletion of the labile SOC pool during soil warming experiments (Eliasson et al., 2005; Link et al., 2003; Marañón-Jiménez et al., 2019). The labile SOC fraction (thermally labile, H-enriched) is an easily available substrate providing more energy to microorganisms than the biogeochemically stable SOC fraction (Barré et al., 2016; Li et al., 2019). Thus, SOC resistant to warming is characterized by higher biological stability, which would require higher energy budgets to be degraded (Barré et al. 2016, Marañón-Jiménez et al., 2018). With cooling, we observed the opposite effect compared to warming (decrease in soil organic matter thermal stability), indicating that the newly accumulated SOC is thermally more labile. This result also points towards topsoil soil organic matter preservation from decomposition by climatic conditions unfavorable to the mineralization activity of microorganisms at the colder alpine site (Budge et al., 2011; Hou et al., 2019; Leifeld et al., 2009; Martinsen et al., 2011; Saenger et al., 2015; Sjögersten et al., 2011).

Contrary to our hypothesis, we did not detect clear differences in the responses of alpine and subalpine soil organic matter signature to OTC-warming. A possible explanation is that the warming was not pronounced enough or implemented over a too short experimental period to show significant changes. Poeplau et al. (2019) showed that a warming of 9.9 °C was necessary to detect significant changes in the Rock-Eval® signature of soil organic matter. Nevertheless, there was a consistent, though not significant, trend towards an increased SOC thermal stability for the alpine warmed OTC soil, a trend that was not observed for the subalpine warmed OTC. This suggests a greater sensitivity of alpine topsoil soil organic matter

biogeochemical signature to warming than the subalpine topsoil, but the lack of statistical significance prevents us from going further in our conclusions.

Conclusions

Our results showed that the transplantation of high elevation alpine grassland soils to a warmer-subalpine site led to the loss of thermally labile topsoil SOC after three years of experiment. These warming-induced SOC losses modified the biogeochemical signature of the remaining SOC, which was characterized by a more thermally resistant signature. This confirms the presence of an easily mineralizable SOC fraction in alpine grassland topsoils that is sensitive to a three-years climate change of +3 °C. Such warming intensity would, on long-term, decrease significantly SOC stocks in this alpine grassland ecosystem, as reflected by the observed differences of SOC stocks between the alpine and the subalpine sites. On the other hand, weak-intensity warming, represented by OTC experiments, is not expected to have a short-term measurable impact on SOC stocks. The continued monitoring of SOC stock and plant productivity in the study site will provide further evidence on the dynamics of long-term carbon inputs and outputs.

Acknowledgements

We thank Florence Savignac for her help with the Rock-Eval® thermal analysis of soil samples. This study was partially funded by the Ville de Paris under the Emergence(s) Programme (SOCUTE project), by the LabEx OSUG@2020 (Investissements d'avenir – ANR10 LABX56), by the DIPEE/FREE-Alpes federation, the French Agence Nationale de la Recherche (ANR) through the TransAlp project (ANR-20-CE02-0021) and the Lautaret Garden- UMS 3370 (Univ. Grenoble Alpes, CNRS, SAJF, 38000 Grenoble, France), a member of the Zone Atelier Alpes and eLTER network and of AnaEE-France (ANR-11-INBS-0001AnaEE-Services, Investissements d'Avenir frame). This research was conducted within the Long-Term Socio-Ecological Research (LTSER) platform Lautaret-Oisans, a site of the European Research Infrastructure eLTER.

References

- Abramoff, R. Z., Torn, M. S., Georgiou, K., Tang, J., & Riley, W. J. (2019). Soil Organic Matter Temperature Sensitivity Cannot be Directly Inferred From Spatial Gradients. *Global Biogeochemical Cycles*, 33(6), 761-776. <https://doi.org/10.1029/2018GB006001>
- Allison, S. D., Wallenstein, M. D., & Bradford, M. A. (2010). Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology. *Nature Geoscience*, 3(5), 336-340. <https://doi.org/10.1038/ngeo846>
- Balesdent, J. (1996). The significance of organic separates to carbon dynamics and its modelling in some cultivated soils. *European Journal of Soil Science*, 47(4), 485-493. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1996.tb01848.x>
- Barré, P., Plante, A. F., Cécillon, L., Lutfalla, S., Baudin, F., Bernard, S., Christensen, B. T., Eglin, T., Fernandez, J. M., Houot, S., Kätterer, T., Le Guillou, C., Macdonald, A., van Oort, F., & Chenu, C. (2016). The energetic and chemical signatures of persistent soil organic matter. *Biogeochemistry*, 130(1-2), 1-12. <https://doi.org/10.1007/s10533-016-0246-0>
- Behar, F., Beaumont, V., & De B. Penteado, H. L. (2001). Rock-Eval 6 Technology: Performances and Developments. *Oil & Gas Science and Technology*, 56(2), 111-134. <https://doi.org/10.2516/ogst:2001013>
- Bektaş, B., Thuiller, W., Saillard, A., Choler, P., Renaud, J., Colace, M., Della Vedova, R., & Münkemüller, T. (2021). Lags in phenological acclimation of mountain grasslands after recent warming. *Journal of Ecology*, 1365-2745.13727. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13727>
- Berninger, F., Susiluoto, S., Gianelle, D., Bahn, M., Wohlfahrt, G., Sutton, M., Garcia-Pausas, J., Gimeno, C., Sanz, M. J., Dore, S., Rogiers, N., Furger, M., Balzarolo, M., Sebastià, M. T., Tenhunen, J., Staszewski, T., & Cernusca, A. (2015). Management and site effects on carbon balances of European mountain meadows and rangelands. 20, 14.
- Bond-Lamberty, B., Bailey, V. L., Chen, M., Gough, C. M., & Vargas, R. (2018). Globally rising soil heterotrophic respiration over recent decades. *Nature*, 560(7716), 80-83. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0358-x>
- Bond-Lamberty, B., & Thomson, A. (2010). Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature*, 464(7288), 579-582. <https://doi.org/10.1038/nature08930>

- Budge, K., Leifeld, J., Hiltbrunner, E., & Fuhrer, J. (2011). Alpine grassland soils contain large proportion of labile carbon but indicate long turnover times. *Biogeosciences*, 8(7), 1911-1923. <https://doi.org/10.5194/bg-8-1911-2011>
- Cécillon, L. (2021a). A dual response. *Nat. Geosci.*, 14, 262-263.
<https://doi.org/10.1038/s41561-021-00749-6>
- Cécillon, L., Baudin, F., Chenu, C., Christensen, B. T., Franko, U., Houot, S., Kanari, E., Kätterer, T., Merbach, I., van Oort, F., Poeplau, C., Quezada, J. C., Savignac, F., Soucémarianadin, L. N., & Barré, P. (2021b). Partitioning soil organic carbon into its centennially stable and active fractions with statistical models based on Rock-Eval® thermal analysis (PARTYSOCv2.0 and PARTYSOCv2.0EU). *Discuss. [preprint]*.
<https://doi.org/10.5194/gmd-2021-16>
- Cécillon, L., Baudin, F., Chenu, C., Houot, S., Jolivet, R., Kätterer, T., Lutfalla, S., Macdonald, A., van Oort, F., Plante, A. F., Savignac, F., Soucémarianadin, L. N., & Barré, P. (2018). A model based on Rock-Eval thermal analysis to quantify the size of the centennially persistent organic carbon pool in temperate soils. *Biogeosciences*, 15(9), 2835-2849. <https://doi.org/10.5194/bg-15-2835-2018>
- Choler, P. (2015). Growth response of temperate mountain grasslands to inter-annual variations in snow cover duration. *Biogeosciences*, 12(12), 3885-3897. <https://doi.org/10.5194/bg-12-3885-2015>
- Conant, R. T., Ryan, M. G., Ågren, G. I., Birge, H. E., Davidson, E. A., Eliasson, P. E., Evans, S. E., Frey, S. D., Giardina, C. P., Hopkins, F. M., Hyvönen, R., Kirschbaum, M. U. F., Lavalley, J. M., Leifeld, J., Parton, W. J., Megan Steinweg, J., Wallenstein, M. D., Martin Wetterstedt, J. Å., & Bradford, M. A. (2011). Temperature and soil organic matter decomposition rates—Synthesis of current knowledge and a way forward. *Global Change Biology*, 17(11), 3392-3404. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02496.x>
- Crowther, T. W., Todd-Brown, K. E. O., Rowe, C. W., Wieder, W. R., Carey, J. C., Machmuller, M. B., Snoek, B. L., Fang, S., Zhou, G., Allison, S. D., Blair, J. M., Bridgham, S. D., Burton, A. J., Carrillo, Y., Reich, P. B., Clark, J. S., Classen, A. T., Dijkstra, F. A., Elberling, B., ... Bradford, M. A. (2016). Quantifying global soil carbon losses in response to warming. *Nature*, 540(7631), 104-108. <https://doi.org/10.1038/nature20150>

- Davidson, E. A., & Janssens, I. A. (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 440(7081), 165-173.
<https://doi.org/10.1038/nature04514>
- Davidson, E., & Trumbore, S. E. (2000). Soil warming and organic carbon content. *Nature*, 408, 789-790.
- Deharveng, L., Perriaux, J., & Ravenne, C. (1987). *Sédimentologie du flysch des Aiguilles d'Arves (Alpes françaises)*. insu-00514769
- Disnar, J. R., Guillet, B., Keravis, D., Di-Giovanni, C., & Sebag, D. (2003). Soil organic matter (SOM) characterization by Rock-Eval pyrolysis: Scope and limitations. *Organic Geochemistry*, 34(3), 327-343. [https://doi.org/10.1016/S0146-6380\(02\)00239-5](https://doi.org/10.1016/S0146-6380(02)00239-5)
- Djukic, I., Zehetner, F., Tatzber, M., & Gerzabek, M. H. (2010). Soil organic-matter stocks and characteristics along an Alpine elevation gradient. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 9.
- Doblas-Miranda, E., Rovira, P., Brotons, L., Martínez-Vilalta, J., Retana, J., Pla, M., & Vayreda, J. (2013). Soil carbon stocks and their variability across the forests, shrublands and grasslands of peninsular Spain. 9.
- Durand, Y., Laternser, M., Giraud, G., Etchevers, P., Lesaffre, B., & Mérindol, L. (2009). Reanalysis of 44 Yr of Climate in the French Alps (1958–2002): Methodology, Model Validation, Climatology, and Trends for Air Temperature and Precipitation. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 48(3), 429-449.
<https://doi.org/10.1175/2008JAMC1808.1>
- European Environment Agency. (2010). Europe's ecological backbone : Recognising the true value of our mountains. Publications Office. <https://data.europa.eu/doi/10.2800/43450>
- Eliasson, P. E., McMurtrie, R. E., Pepper, D. A., Stromgren, M., Linder, S., & Agren, G. I. (2005). The response of heterotrophic CO₂ flux to soil warming. *Global Change Biology*, 11(1), 167-181. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00878.x>
- Espitalié, J., Laporte, J. L., Madec, M., Marquis, F., Leplat, P., Paulet, J., & Boutefeu, A. (1977). Rapid Method for Source Rocks Characterisation and for Determination of Petroleum Potential and Degree of Evolution. *Rev. Inst. Fr. Pét.*, 32(1).
- FAO. (2014). World reference base for soil resources (WRB) 2014: International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. FAO.

- Gavazov, K. S. (2013). Subalpine Pasture-Woodlands in a Changing Climate: The Role of Land Use Type in Ecosystem Resistance to Simulated Climate Change. École polytechnique fédérale de Lausanne.
- Grêt-Regamey, A., & Weibel, B. (2020). Global assessment of mountain ecosystem services using earth observation data. *Ecosystem Services*, 46, 101213.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2020.101213>
- Gobiet, A., Kotlarski, S., Beniston, M., Heinrich, G., Rajczak, J., & Stoffel, M. (2014). 21st century climate change in the European Alps—A review. *Science of The Total Environment*, 493, 1138-1151. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.07.050>
- Gregorich, E. G., Gillespie, A. W., Beare, M. H., Curtin, D., Sanei, H., & Yanni, S. F. (2015). Evaluating biodegradability of soil organic matter by its thermal stability and chemical composition. *Soil Biology and Biochemistry*, 91, 182-191.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.08.032>
- Hicks Pries, C. E., Castanha, C., Porras, R. C., & Torn, M. S. (2017). The whole-soil carbon flux in response to warming. *Science*, 355(6332), 1420-1423.
<https://doi.org/10.1126/science.aal1319>
- Hitz, C., Egli, M., & Fitze, P. (2001). Below-ground and above-ground production of vegetational organic matter along a climosequence in alpine grasslands. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 164(4), 389 - 3979.
- Hou, Y., He, K., Chen, Y., Zhao, J., Hu, H., & Zhu, B. (2019). Changes of soil organic matter stability along altitudinal gradients in Tibetan alpine grassland. *Plant and Soil*. 458, 21–40. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04351-z>
- Jacob, D., Petersen, J., Eggert, B., Alias, A., Christensen, O. B., Bouwer, L. M., Braun, A., Colette, A., Déqué, M., Georgievski, G., Georgopoulou, E., Gobiet, A., Menut, L., Nikulin, G., Haensler, A., Hempelmann, N., Jones, C., Keuler, K., Kovats, S., ... Yiou, P. (2014). EURO-CORDEX : New high-resolution climate change projections for European impact research. *Regional Environmental Change*, 14(2), 563-578.
<https://doi.org/10.1007/s10113-013-0499-2>
- Jobbágy, E. G., & Jackson, R. B. (2000). The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 10(2), 423-436.
[https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0423:TVDOSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0423:TVDOSO]2.0.CO;2)

- Khedim, N., Cécillon, L., Poulenard, J., Barré, P., Baudin, F., Marta, S., Rabatel, A., Dentant, C., Cauvy-Fraunié, S., Anthelme, F., Gielly, L., Ambrosini, R., Franzetti, A., Azzoni, R. S., Caccianiga, M. S., Compostella, C., Clague, J., Tielidze, L., Messenger, E., Choler, P., Ficetola, G. F. (2021). Topsoil organic matter build-up in glacier forelands around the world. *Global Change Biology*, 27(8), 1662-1677. <https://doi.org/10.1111/gcb.15496>
- Körner, C. (2003). *Alpine plant life : Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer Science&Business Media.
- Lafargue, E., Marquis, F., & Pillot, D. (1998). Rock-Eval 6 Applications in Hydrocarbon Exploration, Production, and Soil Contamination Studies. *Revue de l'Institut Français Du Pétrole*, 53(4), 421-437. <https://doi.org/10.2516/ogst:1998036>
- Leifeld, J., Zimmermann, M., Fuhrer, J., & Conen, F. (2009). Storage and turnover of carbon in grassland soils along an elevation gradient in the Swiss Alps. *Global Change Biology*, 15(3), 668-679. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01782.x>
- Li, Y., Lv, W., Jiang, L., Zhang, L., Wang, S., Wang, Q., Xue, K., Li, B., Liu, P., Hong, H., Renzen, W., Wang, A., Luo, C., Zhang, Z., Dorji, T., Taş, N., Wang, Z., Zhou, H., & Wang, Y. (2019). Microbial community responses reduce soil carbon loss in Tibetan alpine grasslands under short-term warming. *Global Change Biology*, 25(10), 3438-3449. <https://doi.org/10.1111/gcb.14734>
- Link, S. O., Smith, J. L., Halvorson, J. J., & Bolton, H. B. (2003). A reciprocal transplant experiment within a climatic gradient in a semiarid shrub-steppe ecosystem: Effects on bunchgrass growth and reproduction, soil carbon, and soil nitrogen. *Global Change Biology*, 9.
- Liski, J., Perruchoud, D., & Karjalainen, T. (2002). Increasing carbon stocks in the forest soils of western Europe. *Forest Ecology and Management*, 17.
- Luan, J., Liu, S., Chang, S. X., Wang, J., Zhu, X., Liu, K., & Wu, J. (2014). Different effects of warming and cooling on the decomposition of soil organic matter in warm–temperate oak forests : A reciprocal translocation experiment. *Biogeochemistry*, 121(3), 551-564. <https://doi.org/10.1007/s10533-014-0022-y>
- Lugato, E., Lavalley, J. M., Haddix, M. L., Panagos, P., & Cotrufo, M. F. (2021). Different climate sensitivity of particulate and mineral-associated soil organic matter. *Nature Geoscience*, 14(5), 295-300. <https://doi.org/10.1038/s41561-021-00744-x>

- Lutfalla, S., Chenu, C., & Barré, P. (2014). Are chemical oxidation methods relevant to isolate a soil pool of centennial carbon? *Biogeochemistry*, 118(1-3), 135-139.
<https://doi.org/10.1007/s10533-013-9910-9>
- Molau, U. & Mølgaard, P. (1996), International tundra experiment (ITEX) manual. Danish Polar Center, Copenhagen, Denmark.
- Marañón-Jiménez, S., Peñuelas, J., Richter, A., Sigurdsson, B. D., Fuchslueger, L., Leblans, N. I. W., & Janssens, I. A. (2019). Coupled carbon and nitrogen losses in response to seven years of chronic warming in subarctic soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 134, 152-161. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.03.028>
- Marañón-Jiménez, S., Soong, J. L., Leblans, N. I. W., Sigurdsson, B. D., Peñuelas, J., Richter, A., Asensio, D., Fransen, E., & Janssens, I. A. (2018). Geothermally warmed soils reveal persistent increases in the respiratory costs of soil microbes contributing to substantial C losses. *Biogeochemistry*, 138(3), 245-260.
<https://doi.org/10.1007/s10533-018-0443-0>
- Martin, M. P., Wattenbach, M., Smith, P., Meersmans, J., Jolivet, C., Boulonne, L., & Arrouays, D. (2011). Spatial distribution of soil organic carbon stocks in France. *Biogeosciences*, 8(5), 1053-1065. <https://doi.org/10.5194/bg-8-1053-2011>
- Martinsen, V., Mulder, J., Austrheim, G., & Myrnes, A. (2011). Carbon storage in low-alpine grassland soils: Effects of different grazing intensities of sheep. *European Journal of Soil Science*, 62(6), 822-833. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2011.01393.x>
- Marty, C., Piquette, J., Morin, H., Bussi eres, D., Thiffault, N., Houle, D., Bradley, R. L., Simpson, M. J., Ouimet, R., & Par , M. C. (2019). Nine years of in situ soil warming and topography impact the temperature sensitivity and basal respiration rate of the forest floor in a Canadian boreal forest. *PLOS ONE*, 14(12), e0226909.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226909>
- Meersmans, J., Martin, M. P., Lacarce, E., De Baets, S., Jolivet, C., Boulonne, L., Lehmann, S., Saby, N. P. A., Bispo, A., & Arrouays, D. (2012). A high resolution map of French soil organic carbon. *Agronomy for Sustainable Development*, 32(4), 841-851.
<https://doi.org/10.1007/s13593-012-0086-9>
- Melillo, J. M., Steudler, P. A., Aber, J. D., Newkirk, K., Lux, H., Bowles, F. P., Catricala, C., Magill, A., Ahrens, T., & Morrisseau, S. (2002). Soil Warming and Carbon-Cycle

- Feedbacks to the Climate System. *Science*, 298(5601), 2173-2176.
<https://doi.org/10.1126/science.1074153>
- Palomo, I. (2017). Climate Change Impacts on Ecosystem Services in High Mountain Areas : A Literature Review. *Mountain Research and Development*, 37(2), 179-187.
<https://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-16-00110.1>
- Plante, A. F., Beupré, S. R., Roberts, M. L., & Baisden, T. (2013). Distribution of Radiocarbon Ages in Soil Organic Matter by Thermal Fractionation. *Radiocarbon*, 55(2), 1077-1083. <https://doi.org/10.1017/S0033822200058215>
- Poeplau, C., Barré, P., Cécillon, L., Baudin, F., & Sigurdsson, B. D. (2019). Changes in the Rock-Eval signature of soil organic carbon upon extreme soil warming and chemical oxidation—A comparison. *Geoderma*, 337, 181-190.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.09.025>
- Poeplau, C., Don, A., Six, J., Kaiser, M., Benbi, D., Chenu, C., Cotrufo, M. F., Derrien, D., Gioacchini, P., Grand, S., Gregorich, E., Griepentrog, M., Gunina, A., Haddix, M., Kuzyakov, Y., Kühnel, A., Macdonald, L. M., Soong, J., Trigalet, S., ... Nieder, R. (2018). Isolating organic carbon fractions with varying turnover rates in temperate agricultural soils – A comprehensive method comparison. *Soil Biology and Biochemistry*, 125, 10-26. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.06.025>
- Poeplau, C., Sigurdsson, P., & Sigurdsson, B. D. (2020). Depletion of soil carbon and aggregation after strong warming of a subarctic Andosol under forest and grassland cover. *SOIL*, 6(1), 115-129. <https://doi.org/10.5194/soil-6-115-2020>
- Prietzl, J., Zimmermann, L., Schubert, A., & Christophel, D. (2016). Organic matter losses in German Alps forest soils since the 1970s most likely caused by warming. *Nature Geoscience*, 9(7), 543-548. <https://doi.org/10.1038/ngeo2732>
- Puissant, J. (2015). Effets des changements climatiques sur la dynamique de décomposition microbienne du carbone organique du sol en prairie subalpine calcaire. Université Grenoble Alpes.
- Puissant, J., Mills, R. T. E., Robroek, B. J. M., Gavazov, K., Perrette, Y., De Danieli, S., Spiegelberger, T., Buttler, A., Brun, J.-J., & Cécillon, L. (2017). Climate change effects on the stability and chemistry of soil organic carbon pools in a subalpine grassland. *Biogeochemistry*, 132(1-2), 123-139. <https://doi.org/10.1007/s10533-016-0291-8>

- Qin, Y., Yi, S., Chen, J., Ren, S., & Wang, X. (2015). Responses of ecosystem respiration to short-term experimental warming in the alpine meadow ecosystem of a permafrost site on the Qinghai–Tibetan Plateau. *Cold Regions Science and Technology*, 115, 77-84. <https://doi.org/10.1016/j.coldregions.2015.03.012>
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Reynolds, L. L., Johnson, B. R., Pfeifer-Meister, L., & Bridgham, S. D. (2015). Soil respiration response to climate change in Pacific Northwest prairies is mediated by a regional Mediterranean climate gradient. *Global Change Biology*, 21(1), 487-500. <https://doi.org/10.1111/gcb.12732>
- Saenger, A., Cécillon, L., Sebag, D., & Brun, J.-J. (2013). Soil organic carbon quantity, chemistry and thermal stability in a mountainous landscape: A Rock–Eval pyrolysis survey. *Organic Geochemistry*, 54, 101-114. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2012.10.008>
- Saenger, A., Cécillon, L., Poulencard, J., Bureau, F., De Daniéli, S., Gonzalez, J.-M., & Brun, J.-J. (2015). Surveying the carbon pools of mountain soils: A comparison of physical fractionation and Rock-Eval pyrolysis. *Geoderma*, 241-242, 279-288. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.12.001>
- Sahrawat, K. L. (2008). Factors Affecting Nitrification in Soils. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 39(9-10), 1436-1446. <https://doi.org/10.1080/00103620802004235>
- Schimel, D. S. (1995). Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology*, 16.
- Sebag, D., Verrecchia, E. P., Cécillon, L., Adate, T., Albrecht, R., Aubert, M., Bureau, F., Cailleau, G., Copard, Y., Decaens, T., Disnar, J.-R., Hetényi, M., Nyilas, T., & Trombino, L. (2016). Dynamics of soil organic matter based on new Rock-Eval indices. *Geoderma*, 284, 185-203. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.08.025>
- Shaver, G. R., Canadell, J., Chapin, F. S., Gurevitch, J., Harte, J., Henry, G., Ineson, P., Jonasson, S., Melillo, J., Pitelka, L., & Rustad, L. (2000). Global Warming and Terrestrial Ecosystems : A Conceptual Framework for Analysis. *BioScience*, 50(10), 871. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0871:GWATEA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0871:GWATEA]2.0.CO;2)

- Sistla, S. A., Moore, J. C., Simpson, R. T., Gough, L., Shaver, G. R., & Schimel, J. P. (2013). Long-term warming restructures Arctic tundra without changing net soil carbon storage. *Nature*, 497(7451), 615-618. <https://doi.org/10.1038/nature12129>
- Sjögersten, S., Alewell, C., Cécillon, L., Hagedorn, F., Jandl, R., Leifeld, J., Martinsen, V., Schindlbacher, A., Sebastià, M.-T., & Van Miegroet, H. (2011). Mountain Soils in a Changing Climate – Vulnerability of Carbon Stocks and Ecosystem Feedbacks. In *Soil Carbon in Sensitive European Ecosystems : From Science to Land Management* (p. 118-148).
- Smith, J. L., Halvorson, J. J., & Bolton, H. (2002). Soil properties and microbial activity across a 500m elevation gradient in a semi-arid environment. *Soil Biology and Biochemistry*, 34(11), 1749-1757. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00162-1](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00162-1)
- Smith, J. U., Smith, P., Monaghan, R., & MacDonald, A. J. (2002). When is a measured soil organic matter fraction equivalent to a model pool? *European Journal of Soil Science*, 53(3), 405-416. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2002.00458.x>
- Streit, K., Hagedorn, F., Hiltbrunner, D., Portmann, M., Saurer, M., Buchmann, N., Wild, B., Richter, A., Wipf, S., & Siegwolf, R. T. W. (2014). Soil warming alters microbial substrate use in alpine soils. *Global Change Biology*, 20(4), 1327-1338. <https://doi.org/10.1111/gcb.12396>
- Tasser, E., Tappeiner, U., Cernusca, A. (2005). Ecological effects of land use changes in the European Alps. In: Huber UM, Bugmann H, Reasoner MA, editors. *Global Change and Mountain Regions: An Overview of Current Knowledge*. Dordrecht, The Netherlands, Springer, 413–425.
- Tiwari, P., Bhattacharya, P., Rawat, G. S., Rai, I. D., & Talukdar, G. (2021). Experimental warming increases ecosystem respiration by increasing above-ground respiration in alpine meadows of Western Himalaya. *Scientific Reports*, 11(1), 2640. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82065-y>
- Trumbore, S. (2009). Radiocarbon and Soil Carbon Dynamics. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 37(1), 47-66. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.36.031207.124300>
- Trumbore, S. (2000). Age of soil organic matter and soil respiration: Radiocarbon constraint on belowground carbon dynamics. *Ecological Applications*, 10(2), 13.

- Trumbore, S., Chadwick, O. A., & Amundson, R. (1996). Rapid Exchange Between Soil Carbon and Atmospheric Carbon Dioxide Driven by Temperature Change. *Science*, 272(5260), 393-396. <https://doi.org/10.1126/science.272.5260.393>
- van Gestel, N., Shi, Z., van Groenigen, K. J., Osenberg, C. W., Andresen, L. C., Dukes, J. S., Hovenden, M. J., Luo, Y., Michelsen, A., Pendall, E., Reich, P. B., Schuur, E. A. G., & Hungate, B. A. (2018). Predicting soil carbon loss with warming. *Nature*, 554(7693), E4-E5. <https://doi.org/10.1038/nature25745>
- Varney, R. M., Chadburn, S. E., Friedlingstein, P., Burke, E. J., Koven, C. D., Hugelius, G., & Cox, P. M. (2020). A spatial emergent constraint on the sensitivity of soil carbon turnover to global warming. *Nature Communications*, 11(1), 5544. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19208-8>
- Vernay, M., Lafaysse, M., Hagenmuller, P., Nheili, R., Verfaillie, D., & Morin, S. (2019). The S2M meteorological and snow cover reanalysis in the French mountainous areas (1958—Present). <https://doi.org/10.25326/37>
- Vionnet, V., Brun, E., Morin, S., Boone, A., Faroux, S., Le Moigne, P., Martin, E., & Willemet, J.-M. (2012). The detailed snowpack scheme Crocus and its implementation in SURFEX v7.2. *Geoscientific Model Development*, 5(3), 773-791. <https://doi.org/10.5194/gmd-5-773-2012>
- von Lützow, M., & Kögel-Knabner, I. (2009). Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition—What do we know? *Biology and Fertility of Soils*, 46(1), 1-15. <https://doi.org/10.1007/s00374-009-0413-8>
- von Lützow, M., Kögel-Knabner, I., Ekschmitt, K., Flessa, H., Guggenberger, G., Matzner, E., & Marschner, B. (2007). SOM fractionation methods: Relevance to functional pools and to stabilization mechanisms. *Soil Biology and Biochemistry*, 39(9), 2183-2207. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.03.007>
- Walker, T. W. N., Kaiser, C., Strasser, F., Herbold, C. W., Leblans, N. I. W., Woebken, D., Janssens, I. A., Sigurdsson, B. D., & Richter, A. (2018). Microbial temperature sensitivity and biomass change explain soil carbon loss with warming. *Nature Climate Change*, 8(10), 885-889. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0259-x>
- Wang, X., Dong, S., Gao, Q., Zhou, H., Liu, S., Su, X., & Li, Y. (2014). Effects of short-term and long-term warming on soil nutrients, microbial biomass and enzyme activities in an

- alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau of China. *Soil Biology and Biochemistry*, 76, 140-142. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.05.014>
- Wiesmeier, M., Urbanski, L., Hobbey, E., Lang, B., von Lützow, M., Marin-Spiotta, E., van Wesemael, B., Rabot, E., Ließ, M., Garcia-Franco, N., Wollschläger, U., Vogel, H.-J., & Kögel-Knabner, I. (2019). Soil organic carbon storage as a key function of soils—A review of drivers and indicators at various scales. *Geoderma*, 333, 149-162. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.07.026>
- Wu, L., Yang, Y., Wang, S., Yue, H., Lin, Q., Hu, Y., He, Z., Van Nostrand, J. D., Hale, L., Li, X., Gilbert, J. A., & Zhou, J. (2017). Alpine soil carbon is vulnerable to rapid microbial decomposition under climate cooling. *The ISME Journal*, 11(9), 2102-2111. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.75>
- Zhang, S., Chen, D., Sun, D., Wang, X., Smith, J. L., & Du, G. (2012). Impacts of altitude and position on the rates of soil nitrogen mineralization and nitrification in alpine meadows on the eastern Qinghai–Tibetan Plateau, China. *Biology and Fertility of Soils*, 48(4), 393-400. <https://doi.org/10.1007/s00374-011-0634-5>
- Zhang, Y., Zhang, N., Yin, J., Zhao, Y., Yang, F., Jiang, Z., Tao, J., Yan, X., Qiu, Y., Guo, H., & Hu, S. (2020). Simulated warming enhances the responses of microbial N transformations to reactive N input in a Tibetan alpine meadow. *Environment International*, 141, 105795. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2020.105795>
- Zhou, Y., Hagedorn, F., Zhou, C., Jiang, X., Wang, X., & Li, M.-H. (2016). Experimental warming of a mountain tundra increases soil CO₂ effluxes and enhances CH₄ and N₂O uptake at Changbai Mountain, China. *Scientific Reports*, 6(1), 21108. <https://doi.org/10.1038/srep21108>

Synthèse du chapitre 4

Nous avons cherché à évaluer la réactivité du carbone organique des horizons de surface de sols de haute altitude face aux changements pédoclimatiques. Elle s'est révélée être importante compte tenu de la durée d'expérimentation. Nous avons démontré la vulnérabilité du carbone organique stocké dans ces sols face au réchauffement. Vulnérabilité vraisemblablement liée à la forte teneur en carbone organique peu stabilisé physiquement (Budge et al., 2010, 2011 ; Leifeld et al., 2009). Ce carbone organique est donc manifestement très dépendant de la stabilisation environnementale. La persistance de la matière organique dans les sols est, à ce titre, bien une propriété de l'écosystème (Schmidt et al., 2011). Nos résultats soulignent la nécessité d'utiliser une approche multi-pool pour la modélisation afin de tenir compte des réactivités différentes des stocks de carbone organique des sols selon leur composition et leur niveau de stabilité biogéochimique (Viscarra Rossel et al., 2019). Nos résultats, qui montrent surtout la forte réactivité du carbone stocké dans les sols d'altitude, suggèrent aussi un des impacts que pourrait avoir un réchauffement de 3°C dans ces écosystèmes d'altitude, bien qu'il faille nuancer nos conclusions à ce sujet puisqu'elles résultent d'une expérimentation ayant simulé des changements pédoclimatiques très brutaux.

CHAPITRE 5

Discussions générales et perspectives



Vallée d'Hadigene - Kirghizstan

Dans un contexte de changement global, la compréhension des interdépendances entre le système pédologique et les autres compartiments environnementaux est cruciale pour prévoir les changements et mesurer l'impact des activités anthropiques. Pour le cycle global du carbone en particulier, il est fondamental d'identifier les facteurs environnementaux qui contrôlent la capacité de stockage du carbone organique dans les sols. Les différents modèles du Système Terre utilisés actuellement montrent d'importantes divergences dans leur prédiction du fait de désaccords quant aux sensibilités des stocks de carbone organique aux différentes conditions environnementales (Huntzinger et al., 2017). En nous interrogeant sur les dynamiques de la matière organique des sols, nous nous sommes appuyés sur l'étude de sols de montagne afin de caractériser certaines de leurs dépendances aux facteurs environnementaux. Nous avons notamment souligné le rôle du climat sur les dynamiques de la matière organique des sols de montagne, d'abord aux stades initiaux de formation d'un nouvel écosystème sur des chronoséquences de retrait glaciaire, puis le long de climatoséquences en considérant un large éventail d'écosystèmes aux trajectoires différentes, et enfin en testant expérimentalement l'effet de changements pédoclimatiques sur le carbone organique de sols de prairies de hautes altitudes (Hypothèse 1).

Ce travail nous permet de proposer un schéma global décrivant la dynamique qualitative et quantitative du carbone organique des sols dans l'histoire d'un écosystème de haute altitude, depuis sa formation, à des états de développement plus avancés, jusqu'à l'apparition d'une perturbation climatique (Figure 56). Sur les quatre-cent premières années de formation d'un sol, l'accumulation rapide de matière organique dépend fortement d'un apport de carbone relativement labile issu des plantes, qui est conditionné par le climat. Par la suite, le stockage de carbone organique dans les sols dépend d'une combinaison de facteurs pédologique/géochimique/topoclimatique et biochimique qui n'affectent pas les stocks de carbone organique de la même façon en surface et en profondeur (Hypothèse 2). Il nous est impossible de proposer un schéma général de la trajectoire intermédiaire continue du stockage du carbone organique, puisqu'elle dépend des conditions locales propres à chaque écosystème. En revanche, nous avons considéré un large éventail d'écosystèmes ayant suivi des trajectoires bien différentes et nous sommes parvenus à en tirer un schéma global (Figure 56). Finalement, en simulant une perturbation des conditions pédoclimatiques, nous avons pu assister à la réponse de l'écosystème et voir que le changement brutal de régime thermique

induit une diminution de la teneur en carbone organique en surface et une hausse relative de sa stabilité du fait de relargage de carbone organique labile.

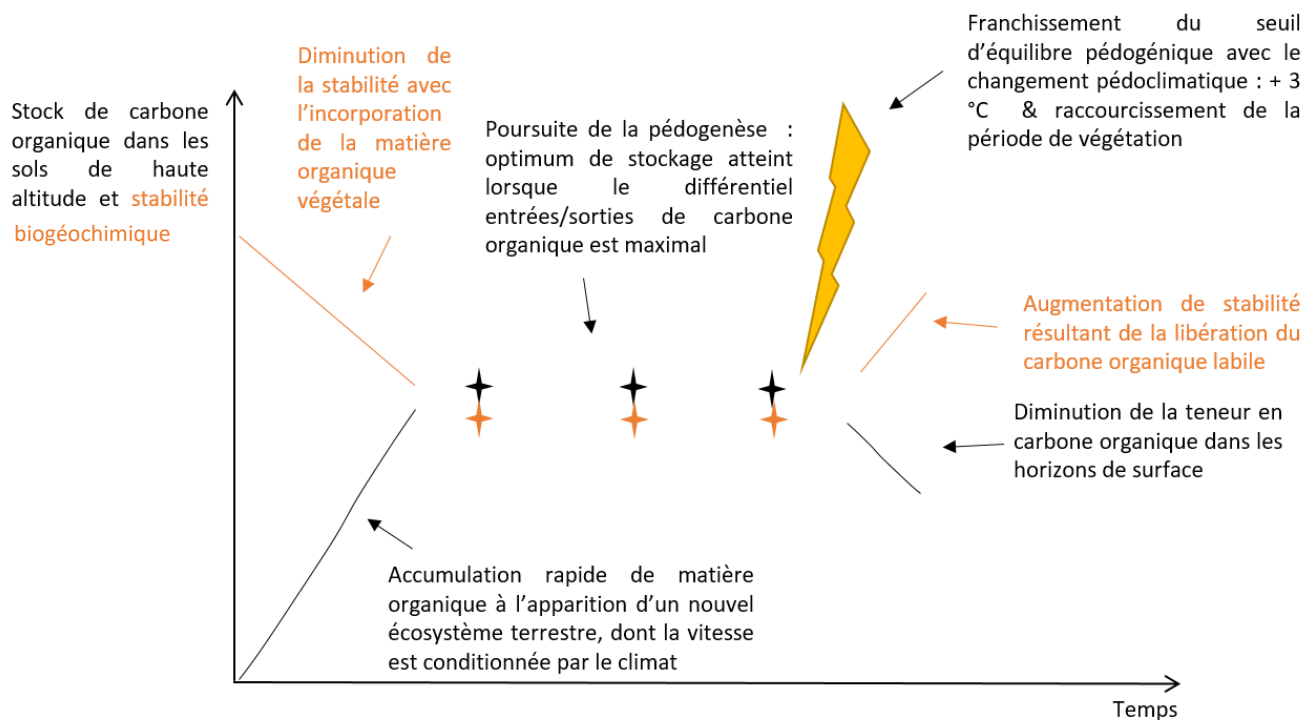


Figure 56 : Evolution du stockage du carbone organique du sol et de sa stabilité biogéochimique au cours de l'histoire d'un écosystème de haute altitude. La trajectoire hypothétique intermédiaire est représentée par des étoiles dont les états de transition sont inconnus et dépendants des conditions locales propres à chaque écosystème.

Nous savons que les écosystèmes étudiés ont suivi des trajectoires bien différentes du fait de leur diversité pédologique, écologique et spatiale, qui nous indique que les perturbations naturelles et les histoires des usages ont été très contrastées. Par ailleurs, il est connu que les sols de montagne connaissent une histoire complexe durant l'Holocène, au cours duquel ils sont profondément marqués par l'activité humaine (Bajard, 2017). L'étude de l'histoire individuelle (en termes d'usage et de perturbation) de chaque écosystème pourrait constituer une perspective possible à ce travail, par exemple en passant par l'étude des sédiments lacustres comme archive naturelle (Arnaud et al., 2016, Bajard et al., 2016). Cela permettrait

d'éclairer d'une nouvelle manière la variabilité qualitative et quantitative de la matière organique des sols dans les écosystèmes de montagne selon leur trajectoire écologique.

Une autre manière d'approfondir ce travail serait de comparer l'importance de certains facteurs environnementaux, dont le climat, comme déterminant de la dynamique de la matière organique des sols entre différents écosystèmes de montagne (zones de retrait glaciaire, milieux alpin/subalpin, milieux montagnard/collinéen). Nos résultats suggèrent que l'importance du climat comme déterminant de la dynamique de la matière organique n'est pas la même dans ces différents milieux. Nous supposons une importance toute particulière du climat sur les sols de l'étage subalpin/alpin où la stabilisation environnementale de la matière organique a une importance centrale (Hypothèse 2). Il semblerait en effet que la dynamique de la matière organique des sols de chronoséquences soit d'abord conditionnée par le temps. Quant à eux, les sols de basse altitude sont caractérisés par une matière organique relativement plus stable que celle des sols de haute altitude, ce qui suggère une importance moindre de la stabilisation environnementale par le climat. Davantage d'analyses de la signature biogéochimique de la matière organique de sols de basses altitudes (< 1500 m) sont toutefois nécessaires pour étayer cette observation. Nos résultats d'expérimentations de changements pédoclimatiques soulignent quant à eux la réactivité de la matière organique stockée à l'étage alpin/subalpin et confirme l'importance de la stabilisation environnementale par le climat sur ces sols. De la même manière, l'optimum moyen de stockage de carbone organique observé au niveau de cette zone ainsi que la labilité environnementale particulière mise en évidence sur les sols d'altitude conformément à d'autres études réalisées à des échelles moindres (Sjögersten et al., 2011 et références citées), renforcent notre hypothèse selon laquelle le climat joue un rôle particulièrement important sur le contrôle de la matière organique stockée dans les sols de la zone subalpine/alpine. En utilisant une approche de substitution espace-temps, comme Lugato et al. (2021) par exemple, nos résultats le long des climatoséquences pourraient être interprétés comme une perte à long terme de carbone organique peu stabilisé avec le réchauffement, en lien avec la disparition de l'équilibre précaire entre apports et sorties de carbone organique retrouvé à l'étage subalpin. Les apports de carbone organique diminuent avec l'altitude (Hitz et al. 2001), comme le suggèrent nos propres observations de l'évolution du NDVI_{int}, utilisé comme proxy de la productivité

primaire aérienne, en fonction de l'altitude. Il a également été documenté que lorsque l'humidité n'est pas limitante, une diminution de la vitesse de décomposition du carbone organique est observée le long de climatoséquences vers les températures les plus froides (Townsend et al. 1995, Trumbore et al. 1996).

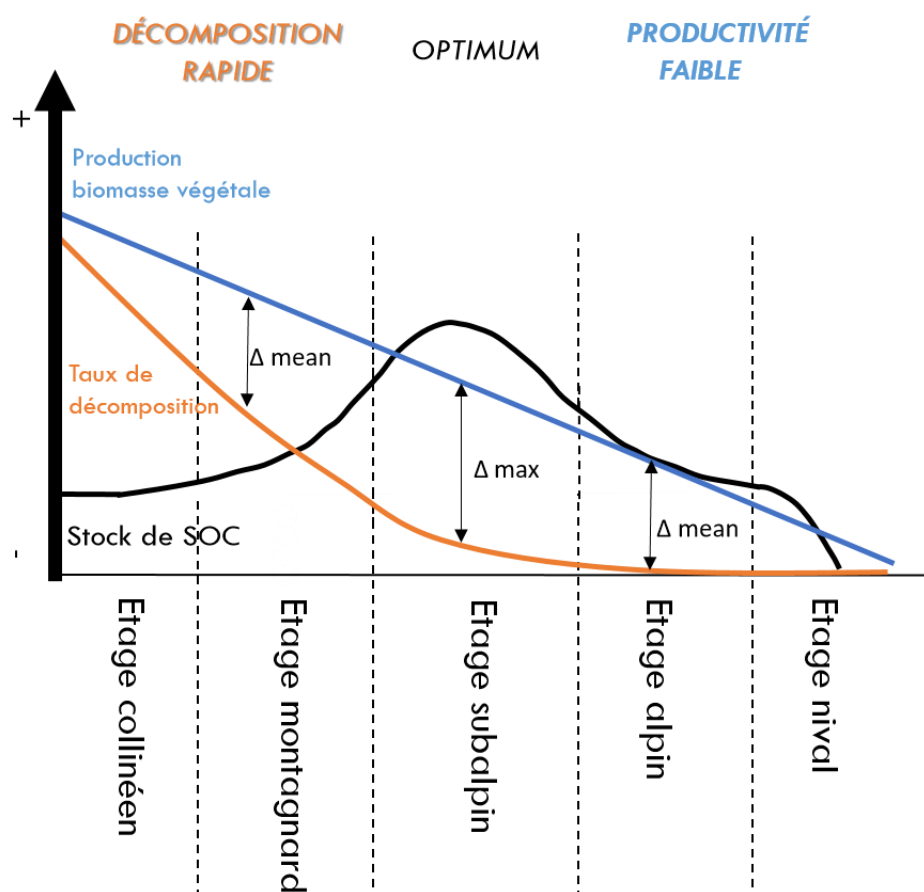


Figure 57 : Optimum de stockage de carbone organique dans les sols de montagne expliqué par le différentiel entre décomposition et apport. Avec $\Delta \text{ max}$: différentiel production/décomposition maximal et $\Delta \text{ mean}$: différentiel moyen.

A notre connaissance, aucune étude n'a cherché à comparer les vitesses de décomposition de la matière organique avec les dynamiques d'apport le long de climatoséquences. Nous supposons qu'un différentiel marqué ($\Delta \text{ max}$) entre décomposition et apport, impliquant une décroissance plus rapide du taux de décomposition par rapport à la diminution de la production de biomasse, pourrait expliquer l'optimum de stockage retrouvé à l'étage subalpin.

(Figure 57). Une perturbation de ce différentiel pourrait entraîner le relargage de carbone organique, d'autant plus si le carbone organique stocké est particulièrement réactif aux changements climatiques, comme nous l'avons démontré (Hypothèse 3). Une quantification et une comparaison du flux de biomasse végétale entrant dans le sol (aérienne et souterraine comme Hitz et al., 2001 par exemple) et du flux de minéralisation (par la méthode de la chambre d'accumulation par exemple comme Girault et al., 2018) le long de climatoséquences pourrait aider à éclaircir ce phénomène.

Il sera primordial, pour la poursuite de ce travail, d'améliorer notre prise en compte des spécificités pédoclimatiques propres à chaque site. L'utilisation de produits de modélisation climatique à grande échelle offre l'avantage d'un accès facilité à toutes sortes de variables, mais, aux échelles spatiales considérées, ils s'affranchissent totalement des effets micro-topographiques et des effets de la végétation sur le climat. Or, les communautés végétales sont très réactives aux changements climatiques et elles influencent également les microclimats sur des échelles de temps restreintes (Trumbore, 2009 ; Corenblit et al., 2015). Il est donc illusoire de prétendre avoir caractérisé fidèlement les conditions climatiques intervenant aux échelles au niveau desquelles les processus clés de dynamique de la matière organique dans les sols ont lieu. Une meilleure caractérisation des conditions pédoclimatiques comme déterminant de l'activité d'apport/décomposition de la matière organique des sols constituerait donc une piste d'amélioration à notre travail. Par ailleurs, nous nous sommes ici principalement focalisé sur les variables thermiques comme proxy des conditions pédoclimatiques, car en montagne le régime thermique conditionne en ordre 1 l'activité de la végétation (durée de saison de végétation ; Choler, 2015). Il est évident que la disponibilité en eau est aussi un facteur à prendre en compte pour capturer au mieux ces conditions (Rey Benayas et al., 2004). Il sera donc utile de compléter notre travail en y intégrant des données sur le régime hydrique à fine échelle.

Outre son effet direct sur le cycle du carbone, le climat affecte également la structure de la végétation. Il a ainsi été démontré que les changements globaux entraînent une hausse globale de l'indice de surface foliaire, défini comme la moitié de la surface foliaire totale par

unité de surface au sol (Zhu et al., 2016 ; Jiang et al., 2017). L'effet de ce "verdissement global" sur le stockage de carbone organique dans les sols a été quantifié. Il aurait entraîné la hausse de 12.4 % d'accumulation de carbone organique dans les sols entre 1981 et 2016 (Chen et al., 2019). Dans les Alpes, les écosystèmes situés au-dessus de la limite des arbres ont aussi connu un verdissement généralisé entre 2000 et 2020 en lien avec une hausse globale des températures estivales (Choler et al., 2021). La réactivité de ces écosystèmes alpins et subalpins face au verdissement rappelle celle du carbone organique stocké dans cette même zone face au changement pédoclimatique que nous avons simulé. L'effet de changement de structuration de la végétation sur le carbone organique stocké dans cette zone reste à éclaircir. Nous supposons qu'une diminution des stocks et une hausse de la stabilité globale du carbone organique pourrait en découler, du fait des changements d'apports (aériens et souterrains) et du réchauffement global (impliquant le relargage du carbone organique labile des sols).

D'après Trumbore et al. (2009), pour constituer des flux importants à l'échelle mondiale, les processus de séquestration/relargage de carbone organique du sol doivent se produire sur de très grandes surfaces terrestres (1 Gt de CO₂ par an vers l'atmosphère équivaut au largage de 1 t C/ha/an d'1 milliard d'hectares, soit environ 3 % des surfaces terrestres émergées). Par conséquent, il est difficile de dire si les sols de montagne constitueront, sous l'effet des changements globaux, une source ou un puits de carbone organique à l'échelle globale. Pour le savoir, une spatialisation des stocks de carbone organique en montagne tenant compte des spécificités topographiques, climatiques, historiques et écologiques de ces milieux est nécessaire. La multiplication des images aériennes et satellites à haute résolution et les cartographies régionalisées des habitats naturels en cours d'élaboration (<https://inpn.mnhn.fr/programme/carhab>) devraient permettre d'accéder à de meilleures représentations et de réduire les incertitudes quant au stock de carbone organique présent dans les sols de montagne. Nous soulignons également la nécessité de développer une méthode de quantification des éléments grossiers massifs dans les sols, qui fera peut-être appelle à des techniques de géophysique proches de la surface (near-surface geophysics).

Dans cette thèse, et en particulier dans les chapitres 3 et 4, nous avons abordé la question de la dynamique de la matière organique dans les sols en nous focalisant surtout sur celle du carbone organique. Or, si le carbone représente généralement une part majoritaire dans la composition de la matière organique (par convention environ 58 % ; Stevenson, 1994), il n'est pas son unique composant. Nous aurions souhaité pouvoir explorer la question de la variabilité des stocks d'azote le long des climatoséquences de la même matière que nous l'avons fait pour le carbone (Chapitre 3). Les calculs des stocks d'azote sur les différentes couches de profondeur ont pour cela été réalisés (Annexe 7). Nous savons que la dynamique du carbone organique dans les sols est fortement couplée à celle de l'azote et de nombreux questionnements restent à éclaircir (modèles explicatifs similaires de leur variation selon Rey Benayas et al., 2004 ; question de la limitation des apports de matière organique par l'azote selon Schimel, 1995 ; diminution des taux de nitrification associée à la diminution de la minéralisation avec l'altitude selon Bangroo et al., 2017 ; etc.). C'est pourquoi continuer ces explorations constitue une bonne perspective à ce travail, d'autant plus que nous rendons accessibles les données nécessaires. Par ailleurs, nous n'avons pas pu exploiter notre classification des stocks par niveau de confiance (données disponibles en annexe 7). Il serait également intéressant de s'en emparer pour poursuivre notre travail, par exemple, en les utilisant pour de la spatialisation afin de comprendre leur variabilité.

Nos résultats offrent un éclairage nouveau, à la fois sur la nature de la matière organique des sols de montagne, et aussi sur sa dynamique à travers le temps et l'espace. Le stockage de la matière organique dans les sols, et tout particulièrement celui du carbone organique, ne doit pas être uniquement vue comme une fonction du sol, mais aussi comme un processus continu qui s'inscrit dans une histoire et qui évolue dans le temps. A ce titre, la stabilité de la matière organique dans les sols est bien une fonction de l'écosystème. Notre travail, s'inscrivant dans des questionnements plus globaux sur le fonctionnement des écosystèmes (projets IceCommunities, ORCHAMP, Transalp, etc.), permettra une meilleure intégration de l'étude des sols et de leur matière organique pour une approche intégrée plus complète des écosystèmes.

Références du chapitre 5

- Arnaud, F., Poulenard, J., Giguët-Covex, C., Wilhelm, B., Révillon, S., Jenny, J.-P., Revel, M., Enters, D., Bajard, M., Fouinat, L., Doyen, E., Simonneau, A., Pignol, C., Chapron, E., Vannière, B., & Sabatier, P. (2016). Erosion under climate and human pressures : An alpine lake sediment perspective. *Quaternary Science Reviews*, 152, 1-18. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.09.018>
- Bajard, M. (2017). Trajectoires d'évolution des sols et des agroécosystèmes de montagne de l'Holocène à l'Anthropocène Reconstitution des pédopaysages des Alpes du Nord occidentales à partir d'archives sédimentaires lacustres.
- Bajard, M., Sabatier, P., David, F., Develle, A.-L., Reyss, J.-L., Fanget, B., Malet, E., Arnaud, D., Augustin, L., Crouzet, C., Poulenard, J., & Arnaud, F. (2016). Erosion record in Lake La Thuile sediments (Prealps, France) : Evidence of montane landscape dynamics throughout the Holocene. *The Holocene*, 26(3), 350-364. <https://doi.org/10.1177/0959683615609750>
- Bangroo, S. A., Najar, G. R., & Rasool, A. (2017). Effect of altitude and aspect on soil organic carbon and nitrogen stocks in the Himalayan Mawer Forest Range. *CATENA*, 158, 63-68. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2017.06.017>
- Chen, J. M., Ju, W., Ciais, P., Viovy, N., Liu, R., Liu, Y., & Lu, X. (2019). Vegetation structural change since 1981 significantly enhanced the terrestrial carbon sink. *Nature Communications*, 10(1), 4259. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12257-8>
- Choler, P. (2015). Growth response of temperate mountain grasslands to inter-annual variations in snow cover duration. *Biogeosciences*, 12(12), 3885-3897. <https://doi.org/10.5194/bg-12-3885-2015>
- Choler, P., Bayle, A., Carlson, B. Z., Randin, C., Filippa, G., & Cremonese, E. (2021). The tempo of greening in the European Alps : Spatial variations on a common theme. *Global Change Biology*, 27(21), 5614-5628. <https://doi.org/10.1111/gcb.15820>
- Corenblit, D., Baas, A., Balke, T., Bouma, T., Fromard, F., Garófano-Gómez, V., González, E., Gurnell, A. M., Hortobágyi, B., Julien, F., Kim, D., Lambs, L., Stallins, J. A., Steiger, J., Tabacchi, E., & Walcker, R. (2015). Engineer pioneer plants respond to and affect geomorphic constraints similarly along water-terrestrial interfaces world-wide : Biogeomorphic feedbacks along water-terrestrial interfaces. *Global Ecology and Biogeography*, 24(12), 1363-1376. <https://doi.org/10.1111/geb.12373>
- Girault, F., Koirala, B. P., Bhattarai, M., & Perrier, F. (2018). Radon and carbon dioxide around remote Himalayan thermal springs. *Geological Society, London, Special Publications*, 451(1), 155-181. <https://doi.org/10.1144/SP451.6>
- Hitz, C., Egli, M., & Fitze, P. (2001). Below-ground and above-ground production of vegetational organic matter along a climosequence in alpine grasslands. 9.

- Huntzinger, D. N., Michalak, A. M., Schwalm, C., Ciais, P., King, A. W., Fang, Y., Schaefer, K., Wei, Y., Cook, R. B., Fisher, J. B., Hayes, D., Huang, M., Ito, A., Jain, A. K., Lei, H., Lu, C., Maignan, F., Mao, J., Parazoo, N., ... Zhao, F. (2017). Uncertainty in the response of terrestrial carbon sink to environmental drivers undermines carbon-climate feedback predictions. *Scientific Reports*, 7(1), 4765. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-03818-2>
- Jiang, C., Ryu, Y., Fang, H., Myneni, R., Claverie, M., & Zhu, Z. (2017). Inconsistencies of interannual variability and trends in long-term satellite leaf area index products. *Global Change Biology*, 23(10), 4133-4146.
- Lugato, E., Lavalley, J. M., Haddix, M. L., Panagos, P., & Cotrufo, M. F. (2021). Different climate sensitivity of particulate and mineral-associated soil organic matter. *Nature Geoscience*, 14(5), 295-300. <https://doi.org/10.1038/s41561-021-00744-x>
- Rey Benayas, J. M., Sánchez-Colomer, M. G., & Escudero, A. (2004). Landscape- and field-scale control of spatial variation of soil properties in Mediterranean montane meadows. *Biogeochemistry*, 69(2), 207-225. <https://doi.org/10.1023/B:BIOG.0000031047.12083.d4>
- Schimel, D. S. (1995). Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology*, 16.
- Sjögersten, S., Alewell, C., Cécillon, L., Hagedorn, F., Jandl, R., Leifeld, J., Martinsen, V., Schindlbacher, A., Sebastià, M.-T., & Van Miegroet, H. (2011). Mountain Soils in a Changing Climate—Vulnerability of Carbon Stocks and Ecosystem Feedbacks. In R. Jandl, M. Rodeghiero, & M. Olsson (Éds.), *Soil Carbon in Sensitive European Ecosystems* (p. 118-148). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781119970255.ch6>
- Stevenson, F. J. (1994). *Humus chemistry : Genesis, composition, reactions*. John Wiley & Sons.
- Townsend, A. R., Vitousek, P. M., & Trumbore, S. E. (1995). Soil Organic Matter Dynamics Along Gradients in Temperature and Land Use on the Island of Hawaii. *Ecology*, 76(3), 721-733. <https://doi.org/10.2307/1939339>
- Trumbore, S. (2009). Radiocarbon and Soil Carbon Dynamics. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 37(1), 47-66. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.36.031207.124300>
- Trumbore, S. E., Chadwick, O. A., & Amundson, R. (1996). Rapid Exchange Between Soil Carbon and Atmospheric Carbon Dioxide Driven by Temperature Change. *Science*, 272(5260), 393-396. <https://doi.org/10.1126/science.272.5260.393>
- Zhu, Z., Piao, S., Myneni, R. B., Huang, M., Zeng, Z., Canadell, J. G., Ciais, P., Sitch, S., Friedlingstein, P., & Arneeth, A. (2016). Greening of the Earth and its drivers. *Nature climate change*, 6(8), 791-795.

Liste des figures

Figure 1 : Ancien modèle décrivant la décomposition de la matière organique selon Duchaufour (2008).

Figure 2 : Structures moléculaires de composés de la matière organique du sol.

Figure 3 : Modèle proposé par Baldock et al. (1992) décrivant la décomposition oxydative des matières végétales par les microorganismes dans les sols.

Figure 4 : Evolution de la matière organique dans le sol d'après Lehmann et Kleber (2015).

Figure 5 : Comparaison des visions historiques et récentes du cycle de la matière organique dans les sols (d'après Schmidt et al., 211).

Figure 6 : Contribution des mécanismes physique et chimique de stabilisation de la matière organique contre la décomposition en fonction de son temps de résidence dans le sol (d'après Kögel-Knabner et Kleber, 2011).

Figure 7 : Présentation des principaux compartiments et flux annuels régissant le cycle global du carbone organique.

Figure 8 : Schématisation des changements dans le stockage de carbone organique dans l'histoire d'un écosystème terrestre.

Figure 9 : Evolution du stock de carbone organique (Corg) dans les écosystèmes terrestres après le dernier maximum glaciaire, d'après Adams et Faure (1998).

Figure 10 : Etagement climatique et de la végétation dans les Alpes et changements majeurs induits par le réchauffement sur ses paysages.

Figure 11 : Séquences de sols retrouvés en montagne le long de versants calcaire et granitique, d'après Egli et Poulenard, 2016.

Figure 12 : Positionnement conceptuel de nos pistes de recherche par rapport à des trajectoires possibles des stocks de carbone organique du sol.

Figure 13 : Localisation des différentes séquences de sols étudiées.

Figure 14 : Méthode utilisée par défaut pour l'analyse thermique Rock-Eval® 6 Turbo, d'après Cécillon et al., 2018.

Figure 15 : Thermogrammes de pyrolyse et d'oxydation de deux sols de chronoséquences analysés par pyrolyse Rock-Eval®.

Figure 16 : Accumulation de matière organique sur les 400 premières années de formation d'un sol de retrait glaciaire.

Figure 17 : Taux d'accumulation de carbone organique à-travers le temps, calculés sur des sols de chronoséquences (d'après Egli et al., 2012).

Figure 18 : Amplitudes des gradients environnementaux considérés dans cette étude et dans d'autres.

Figure 19 : Constitution du dispositif ORCHAMP (orchamp.osug.fr).

Figure 20 : Déploiement du dispositif ORCHAMP, l'observatoire spatio-temporel de la biodiversité et du fonctionnement des socio-écosystèmes de montagne dans les Alpes françaises.

Figure 21 : Répartition des types de sols selon a. le type de couvert végétal et b. le type de substrat rocheux.

Figure 22 : Planche photos de plusieurs fosses pédologiques décrites.

Figure 23 : Schématisation du calcul de la densité apparente et de sa correction par la pierrosité visuelle.

Figure 24 : Evolution de la densité apparente corrigée (DaC ; $g.cm^{-3}$) en fonction de la densité apparente non corrigée (Da ; $g.cm^{-3}$).

Figure 25 : Evolution en fonction de l'altitude des indices a. GDD, b. Rainf, c. RainF-ETP et d. NDVIint.

Figure 26 : Composition des catégories altitudinales en termes a. de couvert végétal et b. et de grand type de substrat rocheux.

Figure 27 : Modèle hypothétique simplifié du contrôle de la concentration en SOC et du stock de TF des sols de montagne.

Figure 28 : Planche photo illustrant les quatre sols dont les surestimations des stocks dépassent 100 %.

Figure 29 : Répartition moyenne a. des stocks de SOC et b. des stocks de TF dans les profils pédologiques entre les couches 0-10 cm, 10-30 cm, 30-50 cm et 50 cm-profil complet.

Figure 30 : Moyennes des stocks en SOC selon a. le type de couvert végétal, b. le substrat rocheux et des teneurs en SOC selon c. le type de couvert végétal et d. les substrats rocheux.

Figure 31 : Evolution a. du stock de SOC ($n=97$), b. de la concentration en SOC ($n=88$) et du stock de TF ($n=97$) en fonction de l'altitude sur profils complets.

Figure 32 : Evolution a. du stock de SOC ($n=97$), b. de la concentration en SOC ($n=93$) et du stock de TF ($n=97$) en fonction de l'altitude sur la couche de profondeur 0-30 cm.

Figure 33 : Evolution a. du stock de SOC ($n=87$), b. de la concentration en SOC ($n=82$) et du stock de TF ($n=87$) en fonction de l'altitude sur la couche de profondeur 30-50 cm.

Figure 34 : Evolution a. du stock de SOC ($n=97$), b. de la concentration en SOC ($n=88$) et du stock de TF ($n=97$) en fonction du GDD sur profils complets.

Figure 35 : Evolution a. du stock de SOC ($n=97$), b. de la concentration en SOC ($n=93$) et du stock de TF ($n=97$) en fonction du GDD sur la couche de profondeur 0-30 cm.

Figure 36 : Evolution a. du stock de SOC ($n=87$), b. de la concentration en SOC ($n=82$) et du stock de TF ($n=87$) en fonction du GDD sur la couche de profondeur 30-50 cm.

Figure 37 : ACP des variables "substrat et végétation" et contribution de la variance a. de la couche 0 – 30 cm ($n = 89$) et b. de la couche 30 – 50 cm ($n = 80$).

Figure 38 : ACP des variables "topoclimat" et contribution de la variance ($n = 96$).

Figure 39 : ACP des variables "signature biogéochimique" et contribution de la variance a. de la couche 0 – 30 cm (n = 97) et b. de la couche 30 – 50 cm (n = 88).

Figure 40 : Modèles d'équations structurelles incluant les effets directs.

Figure 41 : Modèles d'équations structurelles incluant les effets directs et indirects.

Figure 42 : Concentration en SOC mesurée par analyse Rock-Eval® en fonction de la teneur en SOC mesurée par Analyse Élémentaire (n = 295).

Figure 43 : Moyennes a. des ratios PC/TOC selon le type de couvert végétal, b. des indices HI selon le type de couvert végétal, c. des paramètres T50_CO₂_pyr selon le type de substrat rocheux, d. des paramètres T50_CO₂_ox selon le type de couvert végétal, e. des indices i selon le type de couvert végétal et f. des indices r selon le type de couvert végétal.

Figure 44 : Evolution du ratio PC/TOC a. sur le profil complet (n = 97), b. sur la couche 0-30 cm (n = 97) et sur la couche 30-50 cm (n = 88) en fonction de l'altitude.

Figure 45 : Evolution du paramètre T50_CO₂_OX a. sur le profil complet (n = 97), b. sur la couche 0-30 cm (n = 97) et sur la couche 30-50 cm (n = 88) en fonction de l'altitude.

Figure 46 : Evolution de l'indice HI a. sur le profil complet (n = 97), b. sur la couche 0-30 cm (n = 97) et sur la couche 30-50 cm (n = 88) en fonction de l'altitude.

Figure 47 : Evolution de l'indice i a. sur le profil complet (n = 97), b. sur la couche 0-30 cm (n = 97) et sur la couche 30-50 cm (n = 88) en fonction de l'altitude.

Figure 48 : Evolution de l'indice r a. sur le profil complet (n = 97), b. sur la couche 0-30 cm (n = 97) et sur la couche 30-50 cm (n = 88) en fonction de l'altitude.

Figure 49 : Evolution du T₅₀_CO₂_OX a. sur le profil complet (n = 97), b. sur la couche 0-30 cm (n = 97) et sur la couche 30-50 cm (n = 88) en fonction du GDD.

Figure 50 : Evolution du HI a. sur le profil complet (n = 97), b. sur la couche 0-30 cm (n = 97) et sur la couche 30-50 cm (n = 88) en fonction du GDD.

Figure 51 : Evolution de l'indice i a. sur le profil complet (n = 97), b. sur la couche 0-30 cm (n = 97) et sur la couche 30-50 cm (n = 88) en fonction du GDD.

Figure 52 : Estimation des stocks de SOC sur 0 – 30 cm de profondeur à 1 km de résolution (d'après GisSOL, 2017).

Figure 53 : Présentation de trois écosystèmes rencontrés à l'étage subalpin, à l'interface entre forêt et prairie.

Figure 54 : Evolution du SOC le long d'une climatoséquence.

Figure 55 : Gradient altitudinal du Lautaret composé de 5 placettes.

Figure 56 : Evolution du stockage de carbone organique du sol et de sa stabilité environnementale au cours de l'histoire d'un écosystème de haute altitude.

Figure 57 : Optimum de stockage de carbone organique expliqué par le différentiel entre décomposition et apport.

Liste des tableaux

Tableau 1 : Présentation des trois dispositifs d'observation sur lesquels ce travail de thèse s'appuie.

Tableau 2 : Liste complète des paramètres Rock-Eval® utilisés.

Tableau 3 : Exemples d'études portant sur l'évolution des stocks de SOC le long de gradients d'altitude.

Tableau 4 : Présentation des 17 gradients altitudinaux étudiés ci-après et de certaines de leurs caractéristiques.

Tableau 5 : Synthèse des variables explicatives en trois groupes de variables.

Tableau 6 : Partitionnement de la variation du stock de SOC entre le stock de TF et la teneur en SOC pour les différentes couches de profondeur.

Tableau 7 : Minimum, moyenne, écart-type et maximum des stocks de SOC, des stocks de TF et des teneurs en SOC des sols étudiés.

Tableau 8 : Surestimation des stocks (SK) de terre fine (TF) et de carbone organique (SOC) sur profil (p) complet et sur la couche 0 - 30 cm sans correction de la Da par la pierrosité estimée visuellement.

Tableau 9 : Significativité des comparaisons en ANOVA des différents critères de classification (Substrat rocheux : RM, type de végétation : Veg, classe altitudinale : Alt, orientation : Orient) sur la quantité de SOC et de TF.

Tableau 10 : Moyenne des stocks de SOC, des stocks de TF et des teneurs en SOC des différentes catégories de sols.

Tableau 11 : Matrice de corrélation de Pearson entre les différentes variables de la couche 0 – 30 cm.

Tableau 12 : Matrice de corrélation de Pearson entre les différentes variables de la couche 30 – 50 cm.

Tableau 13 : Minimum, moyenne, écart-type et maximum des paramètres Rock-Eval® étudiés.

Tableau 14 : Moyenne des paramètres Rock-Eval® des différentes catégories de sols.

Tableau 15 : Significativité des comparaisons en ANOVA des différents critères de classification (Substrat rocheux : RM, type de végétation : Veg, classe altitudinale : Alt, orientation : Orient) sur les paramètres Rock-Eval®.

Annexes

Annexe 1 : Supplementary materiel de l'article Topsoil organic matter build-up in glacier forelands around the world.

Annexe 2 : Protocole d'analyse de roches par fluorescence au rayon X (S8 TIGER Series 2).

Annexe 3 : ACP des variables "substrat et végétation" avec les coordonnées du NMDS de composition de la végétation.

Annexe 4 : Moyennes du paramètre OIRE6 pour les différentes catégories de sols.

Annexe 5 : Protocoles utilisés pour les analyses de spectrométrie par résonance magnétique nucléaire (RMN) et pyrolyse couplée à la spectrométrie de masse (PyrGC).

Annexe 6 : Supplementary materiel de l'article Soil organic matter changes under experimental pedoclimatic modifications in mountain grasslands of the French Alps.

Annexe 7 : Stocks de carbone organique (SOC), de terre fine (TF) et d'azote total (Ntot) calculés sur les différentes couches de profondeur.

Figure S1. Examples of soil profiles described on the chronosequences of the Antisana (Ecuador) and Noir/Blanc (France) glaciers.

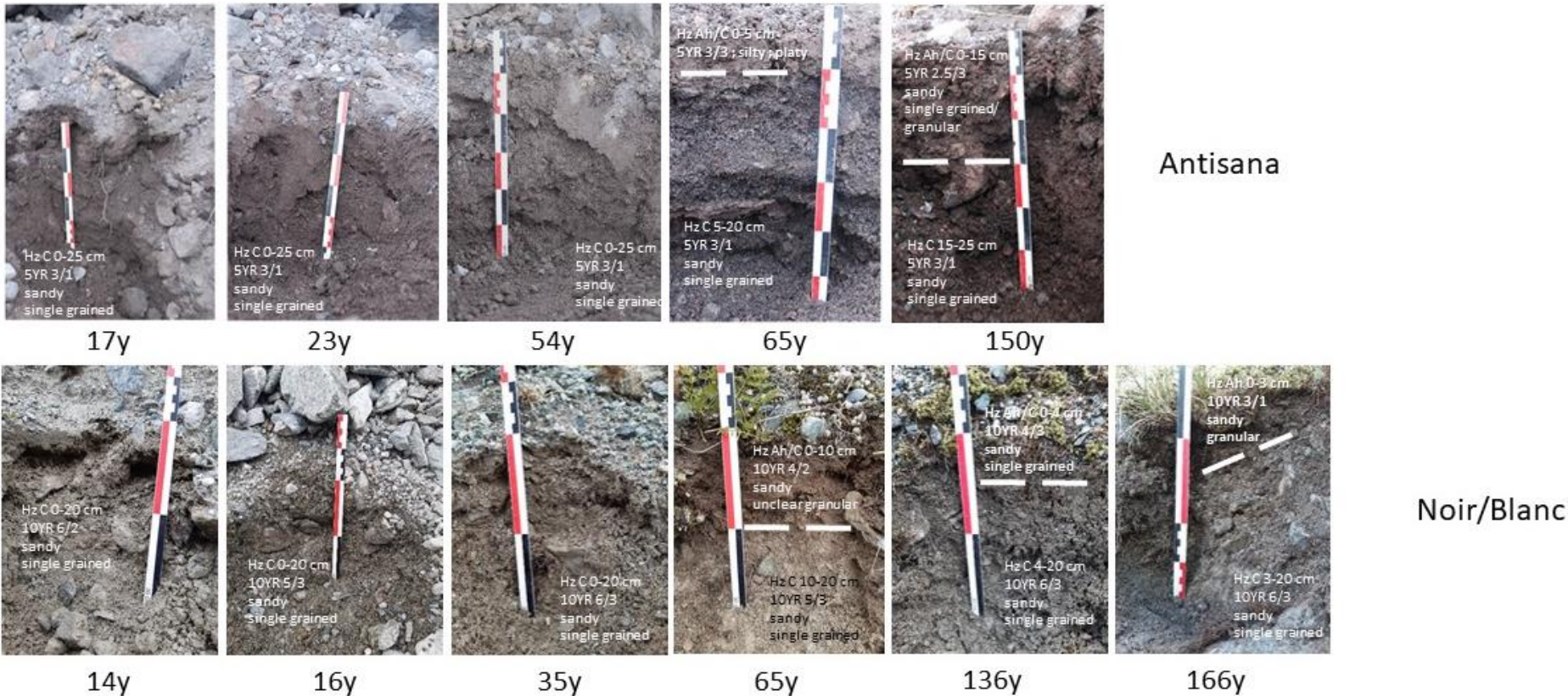


Figure S2. Pyrolysis and oxidation thermograms of two topsoils of the Zongo chronosequence analyzed using Rock-Eval®.

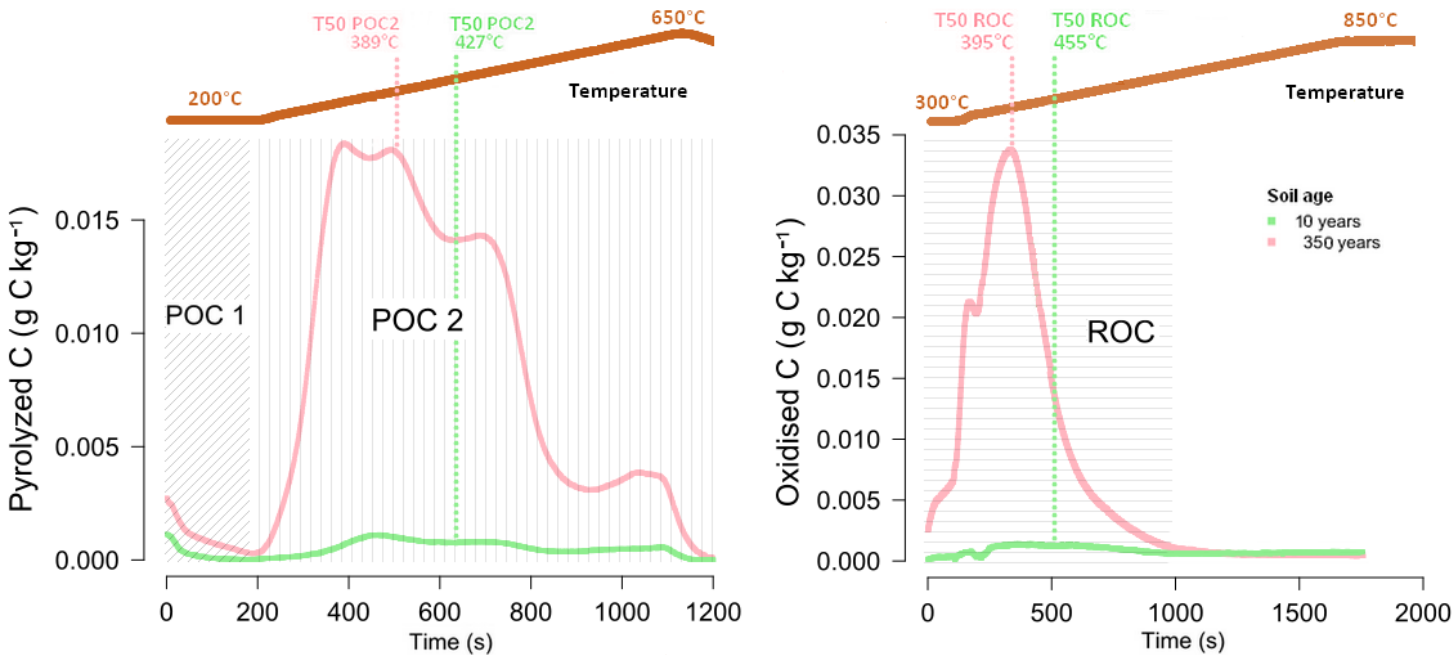


Table S1. Detailed results of linear mixed models used to assess the relationships between the investigated SOM characteristics and soil age, mean temperature of warmest quarter (T) and precipitation of warmest quarter (P). Two types of mixed models were tested: models with random intercept (RI) and random slope (RS). In this table, we only show the mixed models with the lowest AICs values (cells in gray correspond to the variables discarded). Abbreviations: B: B value, df: degree of freedom, F: F value and p: *p* value. *parameters calculated as described in Cécillon et al. (2018) and presented in Table S4.

	Model	Soil age				T				P				age:T				age:P				R ²
		B	df	F	p	B	df	F	p	B	df	F	p	B	df	F	p	B	df	F	p	
SOC (g C kg ⁻¹)	RS	0.8508	14.3576	7.211	< 0.0001	0.6938	13.6019	2.627	0.02028					0.2613	22.4872	2.455	0.02229					0.51
Ntot (g N kg ⁻¹)	RI	0.65679	51.73939	7.157	< 0.0001	0.47337	12.94552	1.978	0.06967					0.26643	44.74469	2.722	0.00922	0.14278	44.17005	1.686	0.09887	0.41
C/N	RI	2.3868	51.4237	8.245	< 0.0001	1.8844	12.4670	2.674	0.0197					0.5566	44.7290	1.786	0.0809	-0.4595	44.6085	-1.703	0.0955	0.54
δ ¹³ C (‰)	RS					-0.8236	10.8279	-4.459	0.001													0.20
δ ¹⁵ N (‰)	RI	0.7109	51.1019	2.912	0.00532	-0.8176	11.0827	-2.458	0.03165					0.4934	47.8553	1.844	0.07136					0.26
POC 1 (g C kg ⁻¹)	RI	0.3223	35.8780	3.155	0.00324	0.3769	4.8009	2.910	0.03507	0.3713	6.4416	2.903	0.02511									0.36
POC 2 (g C kg ⁻¹)	RI	0.9036	34.6307	6.805	< 0.0001	0.6728	9.4626	2.515	0.0318	0.6377	8.5368	2.392	0.0419	0.4317	28.6914	2.068	0.0478	0.4116	29.9730	1.877	0.0702	0.57
ROC (g C kg ⁻¹)	RI	0.9474	34.8932	7.143	< 0.0001	0.6781	9.2912	2.900	0.01703	0.5980	9.1147	2.578	0.02949	0.4490	28.9400	2.113	0.04334	0.3707	30.6315	1.669	0.10535	0.62
POC 1 (% of total SOC)	RI	-0.47753	35.16580	-5.661	< 0.0001	-0.31037	9.47948	-2.183	0.0554	-0.34790	9.23283	-2.516	0.0324									0.50
POC 2 (% of total SOC)	RI	-0.06336	35.07002	-1.968	0.0570													0.08665	34.92420	2.621	0.0129	0.17
ROC (% of total SOC)	RI	0.13129	37.00000	4.106	0.000213	0.05432	37.00000	1.763	0.086191									-0.10134	37.00000	-3.052	0.004187	0.38
T50-POC 2 (°C)	RI	-0.032720	30.716332	-5.776	< 0.0001																	0.33

T50-ROC (°C)	RI	-0.024846	29.223253	-5.556	< 0.0001															0.08													
T90-POC 2 (°C)	RI	-	33.960327	-7.898	< 0.0001															0.049932	-0.022654	7.086959	-2.448	0.04382	-0.030788	29.073984	-3.008	0.00538	-0.034572	31.664740	-3.253	0.00271	0.70
T90-ROC (°C)	RI	-0.023644	30.310062	-3.276	0.00264															-0.019321	30.477440	-2.602	0.01416	0.19									
T50-CO2-pyr (°C)*	RI	-0.026941	30.905600	-4.577	< 0.0001															0.25													
T50-CO2-ox (°C)*	RS	-0.023891	29.267553	-5.67	< 0.0001															0.10													
T90-CO2-pyr (°C)*	RI	-0.029143	30.496291	-7.021	< 0.0001															0.42													
T90-CO2-ox (°C)*	RI	-0.023248	30.347959	-3.280	0.00261															-0.020607	30.511060	-2.826	0.00824	0.20									
CH-POC 1	RI	-0.3870	35.4105	-3.595	0.000979	-0.2816	9.3812	-1.650	0.131988	-0.3666	31.9710	-2.151	0.039163	-0.2723	34.0434	-1.544	0.131953	0.30															
CH-POC 2	RI	0.18489	37.00000	2.524	0.01602		0.12617	37.00000	1.782	0.08294	0.28581	37.00000	2.227	0.03208	0.36477	37.00000	2.816	0.00774	0.38														
FTIR C=C	RS	0.03868	10.91212	3.491	0.00511	0.02321	12.75050	2.297	0.03924	0.02806	14.55934	2.456	0.02715						0.36														
FTIR C=O	RS	-0.018895	10.717440	-2.870	0.0156	-0.020864	11.889367	-2.053	0.0628	-0.014625	15.334300	-2.373	0.0311						0.29														
FTIR C-H	RI	-0.024735	51.204261	-4.498	< 0.0001					-0.017017	50.345689	-2.765	0.00794						0.29														

Table S2. Mixed linear model results showing the relationship between Rock-Eval® parameters and SOC concentration. Symbols for *p* values: *** *p* < 0.001; ** *p* < 0.01; * *p* < 0.05; † *p* < 0.1; NS > 0.1. B values are in brackets.

	SOC	R²
POC 1 (% of total SOC)	*** (-0.51)	0.75
POC 2 (% of total SOC)	NS	0.00
ROC (% of total SOC)	NS	0.04
T50-POC 2 (°C)	*** (-0.03)	0.57
T90-POC 2 (°C)	*** (-0.05)	0.78
T50-ROC (°C)	*** (-0.02)	0.08
T90-ROC (°C)	*** (-0.03)	0.23
CH-POC 1	*** (-0.42)	0.40
CH-POC 2	*** (0.27)	0.37
FTIR C=C	*** (0.04)	0.58
FTIR C=O	*** (-0.03)	0.72
FTIR C-H	*** (-0.02)	0.34

Les documents ci-dessous sont disponibles sur le lien suivant :

<https://doi.org/10.1111/gcb.15496>

Table S3. Soil organic matter characterization and climatic parameters

Table S4. Basic Rock-Eval® parameters calculated as described in Cécillon et al. (2018) and Behar et al. (2001)

Annexe 2 : Protocole d'analyse de roches par fluorescence au rayon X (S8 TIGER Series 2) (Chapitre 3).

Étape 1 : Pastillage

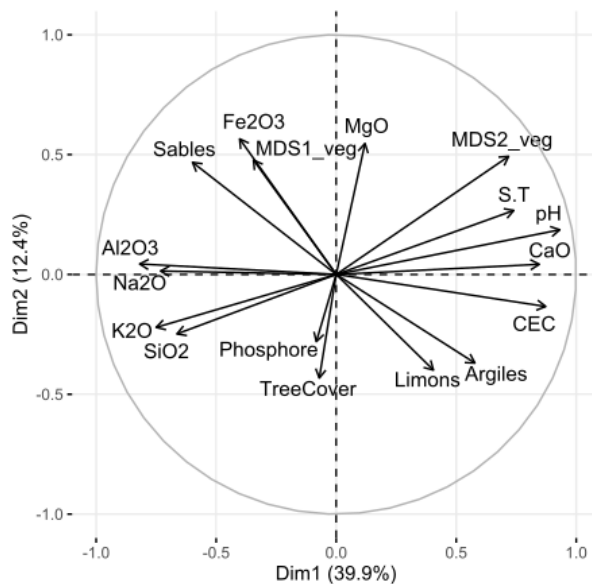
- Mélanger 7g de roche broyée avec 0,7g de Wax (10%), remuer le tout à l'aide du vortex.
- Introduire ce mélange dans le moule de presse à l'aide d'un entonnoir sans souiller les bords du moule.
- Introduire le galet, puis le pilon dans le moule.
- Positionner le moule dans la presse et exercer une pression de 15t pour les pastilles de 34mm (10t pour celles de 18mm). Attendre une dizaine de secondes avant de relâcher la pression.
- Ressortir la pastille : après avoir retiré le tiroir du moule et retourner celui-ci, exercer une pression avec la presse jusqu'à faire ressortir la pastille.

Étape 2 : Analyse au XRF Tiger

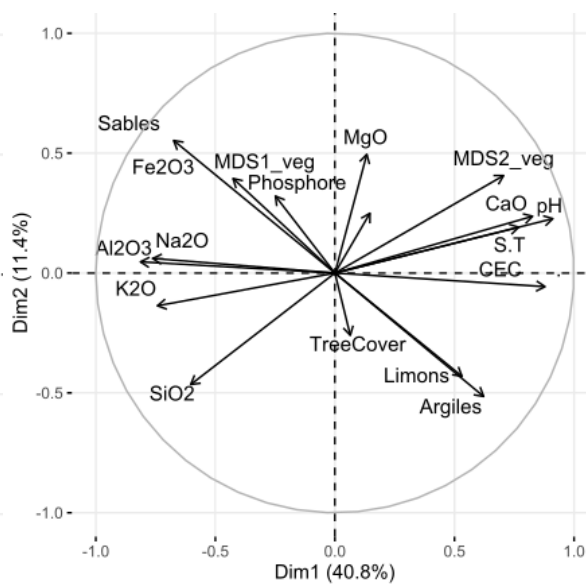
- Matériel : XRF Tiger, supports de pastille
- Disposer les pastilles de sol sur les supports prévus à cet effet.
- Positionner les supports dans l'appareil de mesure à fluorescence rayon X (XRF Tiger).
- Programmer le logiciel de gestion des mesures et le lancer. Les éléments majeurs analysés sont l'aluminium (Al_2O_3), le sodium (Na_2O), le magnésium (MgO), le silicium (SiO_2), le phosphore (P_2O_5), le potassium (K_2O), le calcium (CaO), le titane (TiO_2), le manganèse (MnO) et le fer (Fe_2O_3). Les éléments traces analysés sont le brome (Br), le plomb (PbO), le soufre (SO_3), le vanadium (V_2O_5), le chrome (Cr_2O_3), le cobalt (CoO), le nickel (NiO), le cuivre (CuO), le zinc (ZnO), l'arsenic (As_2O_3), le rubidium (Rb_2O), le strontium (SrO), l'étain (SnO_2), l'antimoine (Sb_2O_3) et le baryum (BaO).

Annexe 3 : ACP des variables "substrat et végétation" avec les coordonnées du NMDS de composition de la végétation a. de la couche 0 – 30 cm (n = 66) et b. de la couche 30 – 50 cm (n = 66) (Chapitre 3).

a.



b.



Annexe 4 : Moyennes du paramètre OIRE6 pour les différentes catégories de sols (Chapitre 3).

		Profond- eur(cm)	OIRE6 (mg O2/g C)			Profond- eur(cm)	OIRE6 (mg O2/g C)
Type couvert végétal	Forêt	0-10	182.1	Classe altitudinale (m)	600-1100	0-10	186.6
		0-30	194.8			0-30	190.5
		0-50	203.4			0-50	193.4
		30-50	242.7			30-50	219.0
		0-complet	208.5			0-complet	193.9
	Lande	0-10	153.4		1100- 1500	0-10	194.4
		0-30	173.7			0-30	199.2
		0-50	184.4			0-50	206.0
		30-50	234.2			30-50	235.8
		0-complet	187.7			0-complet	214.4
	Pelouse	0-10	166.4		1500- 2000	0-10	172.3
		0-30	178.0			0-30	190.0
		0-50	187.1			0-50	201.3
		30-50	246.0			30-50	251.3
		0-complet	191.4			0-complet	206.0
	Roche nue	0-10	242.4		2000- 2500	0-10	159.8
		0-30	247.8			0-30	172.9
		0-50	251.5			0-50	182.2
		30-50	230.6			30-50	248.2
		0-complet	251.5			0-complet	185.9
Substrat rocheux	Silicaté	0-10	170.4	Orientation	2500- 3200	0-10	196.8
		0-30	186.0			0-30	205.4
		0-50	197.4			0-50	210.6
		30-50	256.4			30-50	222.3
		0-complet	202.9			0-complet	212.1
	Carbonaté	0-10	185.9		Est	0-10	184.4
		0-30	191.1			0-30	196.4
		0-50	194.0			30-50	231.2
		30-50	216.9			0-complet	205.9
		0-complet	195.1		Nord	0-10	182.5
	Ferromag- nésien	0-10	176.0			0-30	194.5
		0-30	184.9			30-50	245.8
		0-50	189.3			0-complet	214.6
		30-50	212.9		Ouest	0-10	171.6
		0-complet	192.0			0-30	187.2
						30-50	294.5
						0-complet	205.1
					Sud	0-10	166.0

		0-30	176.6
		30-50	210.4
		0-complet	184.9

Annexe 5 : Protocoles utilisés pour les analyses de spectrométrie par résonance magnétique nucléaire (RMN) et pyrolyse couplée à la spectrométrie de masse (PyrGC) (Chapitre 3).

- RMN

La matière organique des échantillons des horizons de surface des sols du gradient du Lauraret a été analysée par spectroscopie RMN du ^{13}C à l'état solide en cross-polarisation magic angle spinning (CPMAS). Le but de cette analyse est de déterminer la composition de la matière organique en différentes grandes familles de biomolécules. La RMN est une technique spectroscopique qui repose sur l'étude de la réponse d'un noyau atomique en présence d'un champ magnétique. Le champ magnétique impose une orientation des noyaux (spin up et spin down) et un axe de rotation autour duquel les noyaux vont tourner à des vitesses plus ou moins rapides en fonction de leurs rapports gyromagnétiques. La durée nécessaire aux noyaux pour reprendre leur état d'équilibre initial à l'arrêt du champ magnétique (temps de relaxation) dépend de l'environnement moléculaire du noyau et informe donc sur la structure de la molécule. En raison de la faible sensibilité des noyaux ^{13}C (rapport gyromagnétique faible, peu abondant dans la nature), un transfert de polarisation du ^1H vers le ^{13}C est nécessaire pour améliorer la réceptivité des noyaux. Dans notre travail, nous avons choisis une classification des molécules en 4 familles : les alkyles C, les O-alkyles C, les aromatiques et les carboxyles C (Kögel-Knabner, 1997). L'intégration des pics à partir des spectres RMN a été réalisée manuellement à l'aide du logiciel TopSpin 3.6.2.

- PyrGC

Les échantillons des horizons de surface des sols du gradient du Lauraret ont été analysés par pyrolyse GCMS pour caractériser la composition biochimique de leur matière organique. Les échantillons (5-10 mg, en fonction de leur teneur en SOC) ont été imprégnés de quelques gouttes d'hydroxyde de tétraméthylammonium (TMAH) dans 25% de méthanol avant d'être chargés dans des tubes ferromagnétiques. Le TMAH réagit avec les composés possédant des hydrogènes et induit une méthylation, ce qui permet de préserver l'information structurale des composés les plus labiles. Les échantillons ont été pyrolysés à une température de Curie de 650°C pendant 10 sec puis durant 10 min à 50°C avant de suivre une rampe de température

de 2°C/min jusqu'à 310°C. Les informations semi-quantitatives des pyrogrammes, issus de la chromatographie gazeuse couplée au spectromètre de masse, ont été extraites à l'aide du logiciel Agilent MassHunter Qualitative Navigator B.08.00 en soustrayant le bruit de fond du courant ionique total de chaque pic d'intérêt et en intégrant manuellement chaque surface de pic. Les composés ont été identifiés sur la base de la bibliothèque NIST et de données publiées. L'abondance relative de chaque composé a été calculée en divisant la surface de son pic par la somme de toutes les surfaces des produits de pyrolyse identifiés. En raison de la forte co-élution et des artefacts dus à l'élution du TMAH avant 9 min, seuls les pics supérieurs à 9 min ont été intégrés.

Annexe 6 : Supplementary materiel de l'article Soil organic matter changes under experimental pedoclimatic modifications in mountain grasslands of the French Alps (Chapitre 4).

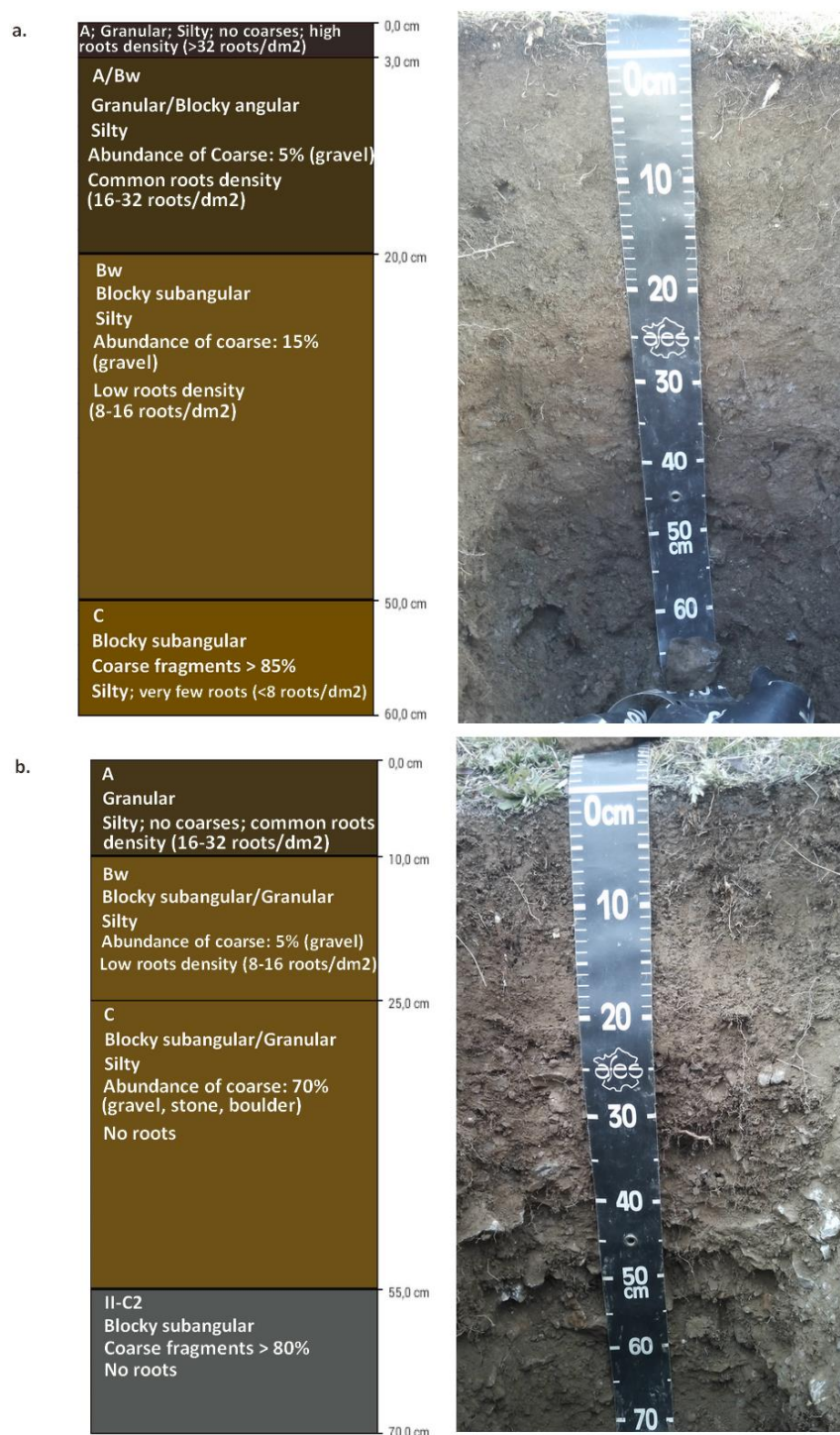


Figure S1: Photo and pedological description of the Dystric Cambisols (FAO, 2014) of (a) the alpine and (b) the subalpine study sites. Codes of horizons are derived from the WRB classification.

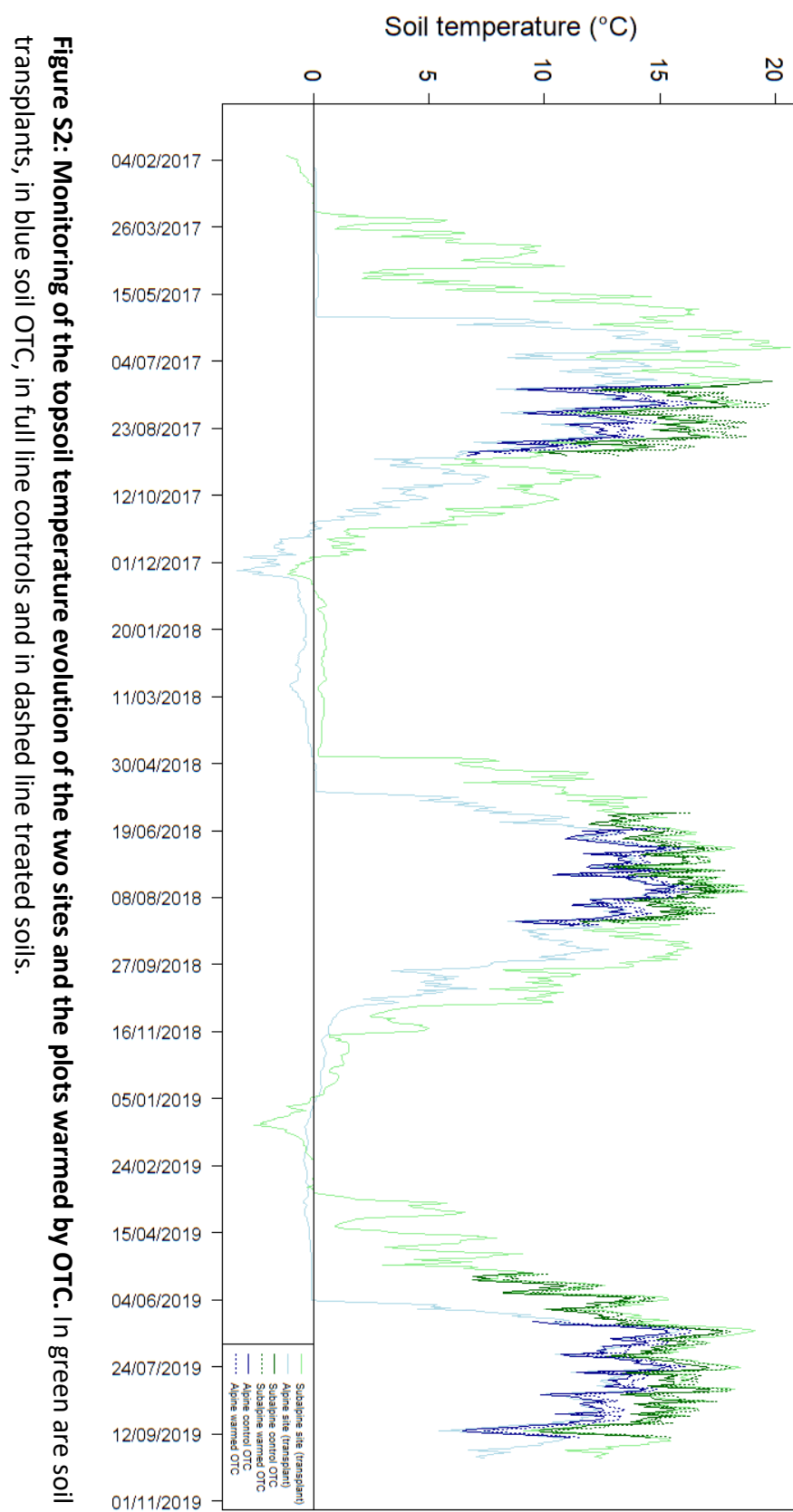


Table S1: Soil temperature parameters calculated for the OTC soils experiment over the monitoring period. Time series of soil temperatures are presented in Figure S2.

		Alpine warmed OTC	Alpine control OTC	Subalpine warmed OTC	Subalpine control OTC
<i>T_{min} june (sd)</i>	°C	11.3 (± 1.1)	10.2 (± 1.0)	11.8 (± 1.5)	11.0 (± 1.3)
<i>T_{mean} june (sd)</i>	°C	13.7 (± 1.7)	12.6 (± 1.8)	14.4 (± 1.6)	13.7 (± 1.7)
<i>T_{max} june (sd)</i>	°C	15.8 (± 0.8)	14.9 (± 0.7)	17.1 (± 1.2)	16.7 (± 1.5)
<i>T_{min} july (sd)</i>	°C	11.1 (± 0.6)	10.0 (± 1.0)	12.7 (± 0.5)	12.5 (± 0.3)
<i>T_{mean} july (sd)</i>	°C	14.2 (± 1.2)	13.3 (± 1.4)	16.3 (± 1.4)	15.6 (± 1.4)
<i>T_{max} july (sd)</i>	°C	16.2 (± 0.1)	15.7 (± 0.3)	18.7 (± 0.9)	18.1 (± 1.5)
<i>ΔT_{min} warmed june (sd)</i>	°C	+0.7 (± 0.6)		+0.5 (± 0.5)	
<i>ΔT_{mean} warmed june (sd)</i>	°C	+1.0 (± 0.2)		+0.8 (± 0.3)	
<i>ΔT_{max} warmed june (sd)</i>	°C	+0.6 (± 0.5)		+0.3 (± 0.3)	
<i>ΔT_{min} warmed july (sd)</i>	°C	+1.2 (± 0.4)		+0.3 (± 0.3)	
<i>ΔT_{mean} warmed july (sd)</i>	°C	+0.9 (± 0.3)		+0.7 (± 0.4)	
<i>ΔT_{max} warmed july (sd)</i>	°C	+0.5 (± 0.3)		+0.6 (± 0.6)	

Table S2: Median of each parameter derived from Rock-Eval® thermal analysis and elemental (C, N) analysis across the various experimental treatments. With TRP: transplant, OTC: open-top chamber, c/w/i: control/warmed/cooled, alp: alpine site, sub: subalpine site.

	<i>TRPc alp</i>	<i>TRPw alp</i>	<i>OTCc alp</i>	<i>OTCw alp</i>	<i>OTCc sub</i>	<i>OTCw sub</i>	<i>TRPc sub</i>	<i>TRPi sub</i>
Site	Alpine	Alpine	Alpine	Alpine	Subalpine	Subalpine	Subalpine	Subalpine
Treatment	Control	Warming	Control	Warming	Control	Warming	Control	Cooling
Type	Transplant	Transplant	Plot	OTC	Plot	OTC	Transplant	Transplant
SOC (gC/kg)	111.3	98.8	87.2	94.5	80.4	75.4	73.0	73.0
Stock SOC (kg/m²)	7.8	7.0	3.1	3.3	3.1	2.9	5.6	5.6
POC1 (gC/kg)	0.61	0.51	0.47	0.48	0.38	0.37	0.31	0.34
POC1/SOC	0.0064	0.0061	0.0066	0.0067	0.0059	0.0055	0.0053	0.0052
PC (gC/kg)	35.9	31.8	26.9	25.5	22.9	23.2	19.6	22.5
RC (gC/kg)	57.4	53.1	46.6	45.1	46.2	46.7	38.5	43.2
PC/SOC	0.387	0.377	0.370	0.366	0.332	0.332	0.337	0.342
RC/SOC	0.613	0.623	0.630	0.634	0.668	0.668	0.663	0.658
HI (mg CH gC)	367	356	343	337	295	294	299	305
OIRE6 (mg O₂ gC)	170	172	174	176	183	181	186	185
HI/OIRE6	2.17	2.09	1.95	1.92	1.60	1.65	1.62	1.64
C:N	15.1	13.1					13.2	14.3
I index	0.365	0.354	0.350	0.351	0.334	0.347	0.339	0.347
R index	0.471	0.476	0.479	0.477	0.496	0.496	0.493	0.484
T30_CH_PYR (°C)	339	339	340	340	347	347	348	345
T50_CH_PYR (°C)	393	393	395	394	400	399	399	396
T70_CH_PYR (°C)	447	447	449	448	452	453	451	449
T90_CH_PYR (°C)	496	496	496	495	500	501	500	500
T30_CO_PYR (°C)	356	353	353	353	355	356	353	356
T50_CO_PYR (°C)	405	402	401	401	402	403	401	403
T70_CO_PYR (°C)	459	456	457	456	459	459	458	460
T90_CO_PYR (°C)	522	520	522	522	524	523	524	525
T30_CO₂_PYR (°C)	321	323	326	326	330	330	330	329
T50_CO₂_PYR (°C)	361	364	368	368	373	372	374	373
T70_CO₂_PYR (°C)	410	412	418	418	426	424	426	425
T90_CO₂_PYR (°C)	487	488	491	492	500	499	500	500
T30_CO_OX (°C)	342	348	349	348	344	346	338	339

<i>T50_CO_OX (°C)</i>	367	371	372	371	369	371	362	363
<i>T70_CO_OX (°C)</i>	397	396	396	398	395	397	387	388
<i>T90_CO_OX (°C)</i>	457	461	452	458	453	452	445	449
<i>T30_CO2_OX (°C)</i>	360	363	362	363	363	364	362	362
<i>T50_CO2_OX (°C)</i>	389	391	389	391	392	392	391	391
<i>T70_CO2_OX (°C)</i>	421	424	419	420	425	424	424	423
<i>T90_CO2_OX (°C)</i>	483	488	483	484	491	490	492	489
<i>T50_PYR (°C)</i>	395	395	398	398	404	403	403	401
<i>T90_PYR (°C)</i>	523	528	529	533	554	548	554	548
<i>T50_OX (°C)</i>	388	390	387	390	391	391	390	389
<i>T90_OX (°C)</i>	482	486	480	482	489	487	490	488

Table S3: Evolution of Rock-Eval® thermal analysis parameters measured for each experimental treatment and Mann-Whitney rank test results. An ANOVA with mixed effect on pairs confirms the absence of spatial variability for OTC plots (Table S4). The orange color highlights the results that contradict our expectations (↑ increase, ↓ decrease, = no change). Symbols for p-values: *** p < 0.001; ** p < 0.01; * p < 0.05; † p < 0.1; NS p > 0.1.

	WARMING							COOLING		
	Hypothesis	Alpine transplant		Alpine OTC		Subalpine OTC		Hypothesis	Subalpine transplant	
	expected	observed	pvalue	observed	pvalue	observed	pvalue	expected	observed	pvalue
HI/OIRE6	↓	↓	NS	↓	NS	↑	NS	↑	↑	NS
T30_CH_PYR (°C)	↑	=	NS	=	NS	=	NS	↓	↓	NS
T50_CH_PYR (°C)	↑	=	NS	↓	NS	↓	NS	↓	↓	NS
T70_CH_PYR (°C)	↑	=	NS	↓	NS	↑	NS	↓	↓	NS
T90_CH_PYR (°C)	↑	=	NS	↓	NS	↑	*	↓	=	NS
T30_CO_PYR (°C)	↑	↓	†	=	NS	↑	NS	↓	↑	**
T50_CO_PYR (°C)	↑	↓	†	=	NS	↑	NS	↓	↑	**
T70_CO_PYR (°C)	↑	↓	†	↓	*	=	NS	↓	↑	*
T90_CO_PYR (°C)	↑	↓	*	=	NS	↓	NS	↓	↑	NS
T30_CO2_PYR (°C)	↑	↑	NS	=	NS	=	NS	↓	↓	†
T50_CO2_PYR (°C)	↑	↑	NS	=	NS	↓	NS	↓	↓	NS
T70_CO2_PYR (°C)	↑	↑	NS	=	NS	↓	NS	↓	↓	NS
T90_CO2_PYR (°C)	↑	↑	NS	↑	NS	↓	NS	↓	=	NS
T30_CO_OX (°C)	↑	↑	NS	↓	NS	↑	NS	↓	↑	NS
T50_CO_OX (°C)	↑	↑	NS	↓	NS	↑	NS	↓	↑	NS
T70_CO_OX (°C)	↑	↓	NS	↑	NS	↑	NS	↓	↑	NS
T90_CO_OX (°C)	↑	↑	NS	↑	NS	↓	NS	↓	↑	NS

Table S4: Results of ANOVA with mixed effect on the pair on OTC warmed plots. Symbols for p values: *** p < 0.001; ** p < 0.01; * p < 0.05; † p < 0.1; NS p > 0.1

	Alpine OTC	Subalpine OTC
SOC (gC/kg)	NS	NS
Stock SOC (kg/m ²)	NS	NS
POC1 (gC/kg)	NS	NS
POC1/SOC	NS	NS
PC (gC/kg)	NS	NS
RC (gC/kg)	NS	NS
PC/SOC	NS	NS
RC/SOC	NS	NS
HI (mg CH g/C)	NS	NS
OIRE6 (mg O ₂ g/C)	NS	NS
I index	NS	NS
R index	NS	NS
T90_CH_PYR (°C)	NS	*
T50_CO_PYR (°C)	NS	NS
T90_CO_PYR (°C)	NS	NS
T50_CO ₂ _PYR (°C)	NS	NS
T90_CO ₂ _PYR (°C)	NS	NS
T50_CO_OX (°C)	NS	NS
T90_CO_OX (°C)	NS	NS
T50_CO ₂ _OX (°C)	*	NS
T90_CO ₂ _OX (°C)	NS	NS
T50_PYR (°C)	NS	NS
T90_PYR (°C)	NS	NS
T50_OX (°C)	*	NS
T90_OX (°C)	NS	NS
HI/OIRE6	NS	NS
T30_CH_PYR (°C)	NS	NS

T50_CH_PYR (°C)	NS	NS
T70_CH_PYR (°C)	NS	NS
T30_CO_PYR (°C)	NS	NS
T70_CO_PYR (°C)	*	NS
T30_CO2_PYR (°C)	NS	NS
T70_CO2_PYR (°C)	NS	NS
T30_CO_OX (°C)	NS	NS
T70_CO_OX (°C)	NS	NS
T30_CO2_OX (°C)	NS	NS
T70_CO2_OX (°C)	NS	NS

Annexe 7 : Stocks de carbone organique (SOC), de terre fine (TF) et d'azote total (Ntot) calculés sur les différentes couches de profondeur. Les couleurs correspondent à différents niveaux de confiance : rouge (confiance faible), orange (confiance intermédiaire), jaune (confiance élevée), vert (confiance très élevée) (Chapitre 5).

	Stock SOC profil complet (t/ha)	Stock Ntot profil complet (t/ha)	Stock TF profil complet (t/ha)	Stock SOC 0-50 cm (t/ha)	Stock Ntot 0- 50 cm (t/ha)	Stock TF 0-50 cm (t/ha)	Stock SOC 0- 30 cm (t/ha)	Stock Ntot 0-30 cm (t/ha)	Stock TF 0- 30 cm (t/ha)	Stock SOC 0- 10 cm (t/ha)	Stock Ntot 0- 10 cm (t/ha)	Stock TF 0- 10 cm (t/ha)
ANT1400	92.9	11.1	10962.7	70.8	7.3	4981.9	52.7	5.2	2666.3	20.1	2.0	837.3
ANT1600	83.9	7.8	5257.9	57.1	5.3	3115.8	32.2	2.8	1374.7	19.7	1.6	538.8
ANT1760	81.5	8.5	5617.9	69.9	6.9	3710.5	52.9	4.8	2075.9	24.6	2.0	596.1
ANT2050	52.2	3.4	2344.9	52.1	3.4	2296.7	52.1	3.4	2296.7	35.4	2.7	956.6
ANT2235	31.6	3.2	1924.4	31.6	3.2	1924.4	27.7	2.7	1155.5	23.0	2.2	752.9
ANT2370	30.7	4.4	3971.4	28.1	3.9	3262.9	22.8	2.6	1779.7	13.5	1.5	919.3
ARG1420	41.3	2.3	3893.9	39.0	2.1	3346.8	32.7	1.7	2234.9	15.7	0.8	781.1
ARG1620	37.0	2.0	2786.0	35.6	1.9	2533.9	29.3	1.5	1678.5	20.1	1.0	598.1
ARG1790	107.4	4.7	2593.4	90.2	4.0	1832.1	56.6	2.6	1082.8	20.9	1.0	329.9
ARG2000	149.1	7.3	3167.0	124.6	6.2	2365.6	90.5	4.7	1303.2	37.3	1.9	366.1
ARG2230	107.5	5.5	2757.7	94.4	4.9	2067.1	54.0	3.0	959.1	27.6	1.5	377.8
ARG2400	95.5	5.4	3203.4	87.4	5.3	2102.3	65.1	4.1	1223.7	26.0	1.9	353.7
ARM1520	132.8	13.4	2511.6	116.8	11.5	2030.1	95.6	9.1	1448.3	31.9	3.0	482.8
ARM1750	75.9	8.1	3373.1	64.2	6.5	2333.1	51.4	5.0	1533.2	19.3	1.8	533.3
ARM1980	104.4	7.5	1508.6	104.4	7.5	1508.6	104.4	7.5	1508.6	36.4	2.5	439.1
ARM2140	110.6	10.9	5264.6	96.5	8.9	3810.5	68.3	6.0	2298.6	31.0	2.5	726.2
BON1900	47.6	3.0	1661.2	47.6	3.0	1661.2	38.8	2.4	1107.5	17.2	1.1	415.3
BON2100	19.2	1.2	571.5	18.7	1.2	539.8	16.4	1.0	402.2	8.4	0.5	158.8
BON2140	105.2	8.6	1503.3	105.2	8.6	1503.3	84.7	6.8	1029.7	36.1	2.8	370.7
BON2300	88.3	10.0	3315.8	83.8	9.5	2965.9	59.6	6.7	1671.1	23.7	2.6	511.8
BON2500	87.9	8.8	3889.2	75.6	7.5	3082.7	53.7	5.2	1715.7	19.3	1.9	549.6

BON2650	107.0	10.9	4228.7	91.4	9.3	3356.1	58.5	6.0	2091.5	20.6	2.1	720.8
CHA2150	153.6	13.3	1874.6	153.6	13.3	1874.6	107.2	9.2	1163.5	42.0	3.6	404.0
CHA2330	162.4	12.0	2536.8	141.2	10.5	2240.5	90.5	6.7	1407.1	31.9	2.4	475.2
CHA2510	1.8	0.2	360.0	1.8	0.2	360.0	1.7	0.2	270.0	0.8	0.1	90.0
CHA2750	134.7	9.8	1845.1	130.6	9.5	1691.3	96.2	7.2	1178.8	39.5	3.0	461.3
CHA2940	91.3	7.8	2299.9	89.1	7.7	2172.1	84.7	7.3	1916.6	28.2	2.4	638.9
CHA3160	0.4	0.0	99.0	0.4	0.0	99.0	0.4	0.0	99.0	0.2	0.0	49.5
CHAM1250	93.6	7.7	3899.3	83.6	6.9	3304.7	66.8	5.5	2385.0	30.4	2.4	891.6
CHAM1470	59.0	3.7	1244.3	54.2	3.5	1111.8	44.5	2.9	847.0	20.1	1.3	340.2
CHAM1650	130.3	8.4	3277.4	105.0	6.8	2524.1	69.7	4.5	1510.4	25.6	1.7	444.0
CHAM1845	160.4	11.3	2876.1	146.3	10.2	2375.6	121.7	8.4	1669.2	63.2	4.1	593.0
CHAM2050	65.4	4.9	1423.8	65.4	4.9	1423.8	64.0	4.7	1365.5	44.7	3.2	705.0
CHAM2180	43.0	3.9	1078.4	43.0	3.9	1078.4	33.4	3.0	799.8	19.9	1.7	429.4
DEV1500	47.1	3.3	1961.6	46.1	3.2	1904.1	36.9	2.6	1329.1	22.7	1.5	613.2
DEV1720	59.9	4.8	2642.5	57.3	4.5	2370.6	46.2	3.6	1515.0	20.3	1.5	456.9
DEV1870	85.0	6.3	2722.8	85.0	6.3	2722.8	67.3	4.8	1470.0	38.2	2.5	513.9
DEV2100	53.6	3.4	1206.2	52.6	3.4	1165.2	46.0	3.4	891.8	25.8	2.1	392.0
DEV2340	45.8	3.8	543.0	45.8	3.8	543.0	41.4	3.4	449.2	27.8	2.2	217.6
LAU1860	142.2	13.0	3792.9	125.6	11.2	2836.7	109.5	9.6	2290.3	53.7	4.3	787.7
LAU2100	132.5	10.3	2159.7	132.5	10.3	2159.7	109.8	8.5	1663.7	52.9	4.0	599.7
LAU2300	126.6	10.9	3572.9	120.2	10.2	3126.7	107.2	8.9	2413.6	50.1	3.6	679.3
LAU2470	131.7	11.7	4407.4	129.7	11.5	4227.6	104.3	8.9	2544.9	57.2	4.6	815.6
LAU2700	75.3	4.9	2415.8	71.7	4.9	2167.9	64.4	4.9	1672.0	30.3	2.2	551.2
LOR1375	5.4	0.3	396.9	4.3	0.2	279.0	3.2	0.1	183.0	1.3	0.1	67.5
LOR1592	10.8	0.5	216.0	10.1	0.4	198.0	7.3	0.3	126.0	4.5	0.2	54.0
LOR1785	121.1	5.8	4077.4	110.6	5.5	3290.8	83.0	3.9	1997.7	51.2	2.2	695.0
LOR1930	140.2	9.5	2479.6	137.6	9.3	2402.3	107.0	7.4	1611.2	57.1	4.0	561.0
LOR2130	107.5	4.8	1549.3	107.5	4.8	1549.3	91.0	4.3	1144.1	50.8	2.5	431.2
LOR2320	62.2	2.7	1336.2	62.2	2.7	1336.2	53.2	2.2	986.7	29.8	1.2	330.2
MON1500	45.8	2.4	574.9	45.8	2.4	574.9	42.3	2.2	447.1	37.1	1.9	264.6

MON1730	56.9	4.5	907.6	56.9	4.5	907.6	40.2	3.2	612.6	14.5	1.1	158.7
MON1970	71.4	6.9	933.6	70.2	6.8	908.1	55.7	5.1	639.2	22.4	2.0	239.7
MON2130	69.1	6.9	1492.5	67.5	6.7	1422.9	56.8	5.5	959.3	23.8	2.1	259.4
MON2330	15.4	1.4	445.8	15.4	1.4	445.8	15.4	1.4	445.8	12.7	1.1	378.6
MON2545	74.2	6.6	1197.5	74.2	6.6	1197.5	70.4	6.2	1108.2	41.1	3.3	416.1
MON2670	37.8	3.8	2063.1	37.8	3.8	2063.1	26.7	2.7	1321.2	8.5	0.8	423.3
PAI1700	87.9	3.7	1575.9	87.9	3.7	1575.9	78.9	3.3	1182.8	59.7	2.5	363.8
PAI1900	28.6	1.6	879.3	28.6	1.6	879.3	28.6	1.6	879.3	15.5	0.9	392.6
PAI2040	34.4	2.5	612.0	34.4	2.5	612.0	34.4	2.5	612.0	28.7	2.0	481.3
PAI2250	60.0	3.5	1007.6	60.0	3.5	1007.6	59.0	3.5	980.6	29.2	1.7	242.7
PAI2450	81.0	5.4	4133.0	66.3	4.4	3261.1	41.9	2.9	1807.8	19.6	1.4	629.8
PEC1152	146.6	10.0	2800.1	126.9	8.6	2324.9	91.5	6.1	1578.2	43.2	2.8	678.8
PEC1375	182.6	12.3	2043.9	171.0	11.5	1800.9	132.6	8.8	1320.3	56.7	3.7	540.0
PEC1578	109.1	9.8	3475.3	109.1	9.8	3475.3	76.2	7.0	2325.0	33.1	3.1	820.0
PEC962	186.5	11.8	2855.0	177.0	11.1	2424.2	152.6	9.3	1757.0	68.7	4.1	680.0
RIS1900	38.9	3.3	2609.1	37.0	3.0	2167.5	31.8	2.4	1522.9	18.2	1.3	681.4
RIS2195	127.7	11.8	4974.1	120.8	11.0	3862.4	107.4	9.6	2630.8	55.1	4.7	958.4
RIS2340	151.9	15.0	6232.7	135.3	13.0	4807.7	106.3	9.6	2769.4	56.4	4.7	827.1
RIS2565	127.5	11.4	3839.0	111.2	10.0	3152.1	84.2	7.6	2174.7	42.7	3.8	961.1
RIS2770	80.7	7.5	1690.3	80.7	7.5	1690.3	80.7	7.5	1690.3	33.1	3.0	442.9
RIS2850	89.6	7.9	8633.3	80.7	7.0	6505.6	48.4	4.2	3903.4	16.1	1.4	1301.1
TEN1430	38.9	2.0	777.2	38.9	2.0	777.2	33.5	1.7	610.7	22.9	1.1	277.6
TEN1670	74.1	4.8	2787.9	71.2	4.6	2590.7	61.1	4.0	1963.9	33.2	2.1	738.6
TEN1890	84.9	5.2	1803.7	83.2	5.1	1720.4	69.3	4.2	1244.6	41.7	2.5	542.4
TEN2080	93.3	7.6	1943.4	93.3	7.6	1943.4	85.1	6.8	1594.1	38.5	3.1	622.4
TEN2280	68.3	5.7	1194.1	68.3	5.7	1194.1	62.6	5.2	1017.5	29.9	2.5	464.6
TEN2480	59.0	5.0	1301.6	59.0	5.0	1301.6	59.0	5.0	1301.6	29.1	2.5	612.5
VAL1860	153.4	14.6	6198.5	134.9	14.6	4530.3	106.8	11.8	2985.2	43.7	4.6	945.2
VAL2050	73.5	7.0	1981.1	72.7	6.9	1936.1	64.7	6.0	1469.6	38.0	3.2	615.4
VAL2250	130.2	12.7	3569.4	130.2	12.7	3569.4	101.9	9.7	2319.8	48.3	4.4	863.0

VAL2450	74.0	5.9	1403.9	74.0	5.9	1403.9	74.0	5.9	1403.9	34.4	2.5	395.0
VAL2710	78.0	7.6	2915.5	78.0	7.6	2915.5	74.7	7.1	2510.0	36.6	3.1	838.0
VAN1400	81.1	3.6	2657.5	77.6	3.4	2501.3	62.3	2.7	1823.7	38.3	1.6	781.0
VAN1630	63.5	2.4	751.3	63.5	2.4	751.3	59.3	2.2	633.6	35.0	1.3	280.3
VAN1800	75.8	3.6	2085.3	75.8	3.6	2085.3	63.1	3.0	1608.0	32.3	1.5	734.3
VAN2020	188.9	9.2	2148.7	183.5	9.1	2023.0	143.6	7.6	1373.1	61.8	3.4	524.1
VAN2240	202.4	13.8	2916.9	179.8	12.5	2333.6	145.3	10.1	1633.5	54.7	3.8	583.4
VAN2440	66.5	6.3	1767.0	66.5	6.3	1767.0	61.5	5.8	1575.8	39.5	3.5	704.6
VAN2630	52.8	5.1	1964.4	52.8	5.1	1964.4	52.8	5.1	1964.4	20.2	1.8	459.2
VAN2780	95.5	10.5	3559.8	95.5	10.5	3559.8	81.2	8.5	2040.2	42.4	4.2	516.0
VTs1040	71.7	3.0	1172.5	70.6	2.9	1134.7	66.1	2.6	970.0	23.4	0.9	340.0
VTs1260	73.2	4.0	762.5	70.7	3.8	627.5	64.6	3.3	470.0	54.8	2.5	290.0
VTs1455	153.6	9.9	1438.2	147.7	9.3	1234.2	134.0	8.3	1020.0	59.2	3.5	340.0
VTs1645	98.6	10.2	872.7	97.9	10.1	839.4	97.3	10.1	821.4	40.5	4.2	340.0
VTs660	20.8	1.4	662.5	20.8	1.4	662.5	17.8	1.2	490.0	15.3	1.0	340.0
VTs840	97.2	4.7	754.3	97.0	4.7	747.5	95.4	4.6	702.5	72.4	3.5	340.0

Résumé

Les dynamiques de constitution des stocks de matière organique des sols, leur variabilité et leurs relations avec les autres composantes biotiques et abiotiques des écosystèmes sont insuffisamment connues à l'échelle du paysage. Or cette compréhension des interdépendances entre le système pédologique et les autres compartiments environnementaux est cruciale pour prévoir les changements globaux et mesurer l'impact des activités anthropiques. Les milieux de montagnes présentent dans ce contexte des spécificités fortes du fait de leur importante variabilité spatiale, des stocks élevés de matière organique contenus dans leurs sols et de leur vulnérabilité aux changements globaux. Par ailleurs, ils subissent intensément les effets du changement climatique. Pour toutes ces raisons, ils offrent un grand intérêt pour l'étude temporelle des dynamiques écosystémiques.

En étudiant des sols de montagne aux situations environnementales contrastées, nous avons tenté de comprendre quelles étaient les dynamiques qualitative et quantitative de la matière organique au cours du temps. Pour cela, cette thèse s'est appuyée sur (i) l'étude de sols récemment formés le long de chronoséquences, (ii) de climatoséquences pour l'examen de la variabilité de la matière organique à l'échelle du paysage dans des sols ayant suivis des trajectoires différentes et enfin (iii) sur des simulations expérimentales de changement pédoclimatique pour analyser la réactivité du carbone organique stocké à la surface de sols de prairies de haute altitude.

Nos résultats ont mis en évidence, indépendamment des conditions locales de chaque site, un schéma commun d'accumulation de la matière organique lors des phases initiales de formation d'un nouvel écosystème terrestre après retrait glaciaire en différents points du monde. Cette accumulation est affectée par le temps et accélérée par un climat plus chaud. La végétation contribue alors largement à l'incorporation de matière organique relativement labile dans ces sols nouvellement formés. Dans les écosystèmes plus évolués, la stabilisation environnementale par le climat structure en partie la variabilité quantitative et qualitative de la matière organique des sols en montagne à l'échelle du paysage. L'importance de cette structuration par le climat est plus forte dans les horizons de surface des sols qu'en profondeur. La stabilisation environnementale par le climat maintient dans les sols de montagne du carbone organique particulièrement réactif en préservant de la dégradation une matière organique vulnérable à haute altitude. En simulant un réchauffement de 3°C par transplantation d'un sol alpin à l'étage subalpin, nous avons effectivement démontré le rapide relargage de ce carbone organique labile.

Ces résultats offrent un éclairage nouveau, à la fois sur la nature de la matière organique des sols de montagne, et aussi sur sa dynamique à-travers le temps et l'espace. La stabilité de la matière organique dans les sols de montagne est bien une fonction de l'écosystème.

Mots clés : dynamique de la matière organique ; carbone organique du sol ; stabilité ; sols de montagne ; chronoséquences ; climatoséquences ; changement pédoclimatique

Abstract

The accumulation dynamics of soil organic matter stocks, their variability and their relationships with the other biotic and abiotic components are poorly documented at the landscape scale. This understanding of the interdependencies between the soil system and other environmental compartments is essential to predict global changes and measure the impact of human activities. In this context, mountain environments present strong specificities due to their important spatial variability, the high stocks of organic matter contained in their soils and their vulnerability to global change. Moreover, they are intensely affected by climate change and land use changes. For all these reasons, they present a great interest for the temporal study of soil organic matter dynamics.

By studying mountain soils with contrasting trajectories, we aimed to understand the qualitative and quantitative dynamics of organic matter over time. For that, this research was based (i) on the study of recently formed soils along chronosequences, (ii) climatosequences to examine the variability of organic matter at the landscape scale in soils with different trajectories and finally (iii) on experimental simulations of pedoclimatic changes to analyze the reactivity of organic carbon stored on high elevation grassland topsoils.

Irrespective of the local conditions of each site, our results highlighted a common pattern of organic matter accumulation at the initial stage of new terrestrial ecosystem formation after glacial retreat in different parts of the world. This accumulation is affected by time and accelerated by a warmer climate. Vegetation contributes largely to the incorporation of relatively labile organic matter into these newly formed soils. In more evolved ecosystems, environmental stabilization by climate partially structures the quantitative and qualitative variability of mountain soil organic matter at the landscape scale. The importance of this climatic structuring is greater in the topsoil than more in-depth soil. By preserving vulnerable organic matter at high altitude from degradation, environmental stabilization by climate maintains particularly reactive organic carbon in mountain soils. By simulating a 3°C warming by transplanting an alpine soil to the subalpine belt, we have demonstrated the rapid release of this labile organic carbon.

These results provide new insights into the nature of organic matter in mountain soils, and also into its dynamics over space and time. The stability of organic matter in mountain soils is clearly a function of the ecosystem.

Key words: organic matter dynamic; soil organic carbon; stability; mountain soils; chronosequences; climatosequences; pedoclimatic change

Remerciements

C'est avec une grande joie, mâtinée de nostalgie, qu'en écrivant cette page, je parachève ces mois de rédaction, ces années de doctorat et ces décennies d'études. Entre des rencontres inoubliables, des voyages riches en découvertes et des enseignements indénombrables, ces trois dernières années furent pour moi pleines de surprises. Pour être parvenue jusqu'ici avec un profond sentiment de satisfaction, je me dois de dire ma reconnaissance aux personnes auxquelles j'en dois beaucoup.

D'abord à tous les membres de mon jury, merci d'avoir accepté de lire et de juger mon travail. A Jérôme Poulenard, Lauric Cécillon et Philippe Choler pour m'avoir confié cette thèse et l'avoir encadrée durant ces trois années. A Francesco Fiketola et Silvio Marta, pour m'avoir apporté leur aide précieuse lorsque j'en ai eu besoin. Je remercie sincèrement tous les membres de mes comités de suivi pour leur implication : Pierre Barré, Yves Perrette, Katell Quenea. Merci aussi à François Baudin, Smail Bouferguene, Jorge Luis, Christelle Anquetil, Fabien Anthelme et à toute sa famille ainsi qu'à Anita van Quynh, Nicolas Bonfanti, et à Lise Marchal.

Je remercie chaleureusement tous mes collègues édytémien pour leur générosité dans le partage de sciences, de rires et de bonne humeur. Je souhaite en particulier remercier Jérôme, Erwan, Fayçal, Hege, Tanguy, Louis, Mathilde, Manu et Renaldo. Sans vous, mes journées au labo auraient été bien mornes.

Je pense aux autres belles rencontres qui ont jalonné mon chemin au cours de ces trois années et que j'ai assommées au moins une fois avec mes problèmes/joies/colères de doctorante. Je remercie donc tous mes copains du cheval, les bénévoles de HH Aix-les-Bains, Nicole, Idir, Binta, Anouk, ... Merci pour votre oreille (attentive ou non) et promis ! je ne recommencerai plus.

Merci à ma famille et à mes amis proches, pour avoir suivi "cette histoire de thèse" avec un regard parfois curieux, parfois amusé, mais toujours bienveillant. J'ai naturellement une immense reconnaissance pour mes fidèles amies et compagnes d'aventure, Maude et Claire. Merci d'avoir été là et d'être là encore aujourd'hui.

Quelques lignes pour exprimer ma gratitude et mon admiration envers mes grands-parents. Ali et Zohor Graradji, Djelloul et Lahlya Khedim. Qui, faute d'y être allé eux-mêmes, ont tout fait pour que nous puissions nous émanciper par l'école. Je pense qu'ils ont réussi.

Enfin, à mes parents, Ahmed et Ouāiba. Parce qu'ils sont plus fiers de moi que je ne le suis moi-même et qu'ils sont mon exemple vivant de ce que peuvent offrir l'effort et la volonté. Merci à mes sœurs et frère, Séphora, Sirine, Amine et Kahina mon petit soleil, pour leur soutien et leur affection. La force que je tire de votre présence est immense.

