



HAL
open science

Diversité et sensibilité à la température des matières organiques de sols forestiers du Morvan sous contrainte climatique : évolution de la respiration des sols et facteurs de contrôle

Clément Bonnefoy-Claudet

► To cite this version:

Clément Bonnefoy-Claudet. Diversité et sensibilité à la température des matières organiques de sols forestiers du Morvan sous contrainte climatique : évolution de la respiration des sols et facteurs de contrôle. Planétologie. Université Bourgogne Franche-Comté, 2024. Français. <NNT : 2024UBFCK052>. <tel-04882870>

HAL Id: tel-04882870

<https://theses.hal.science/tel-04882870v1>

Submitted on 13 Jan 2025

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.



HAL Authorization



**THÈSE DE DOCTORAT DE L'ÉTABLISSEMENT UNIVERSITÉ BOURGOGNE FRANCHE-COMTÉ
PRÉPARÉE À L'UMR BIOGÉOSCIENCES, 6282 CNRS, UNIVERSITÉ DE BOURGOGNE**

École doctorale n°554

Doctorat de géodynamique des enveloppes supérieures

Par

Clément BONNEFOY-CLAUDET

**Diversité et sensibilité à la température des matières organiques
de sols forestiers du Morvan sous contrainte climatique**
Évolution de la respiration des sols et facteurs de contrôle

Thèse présentée et soutenue à Dijon, le 25/11/2024

Composition du Jury :

Laurence MANSUY-HUAULT – Maîtresse de Conférences, Université de Lorraine

Rapporteure

Laurent AUGUSTO – Directeur de recherche, INRAE, Villenave d'Ornon

Rapporteur

Anne JAFFREZIC – Professeure, L'Institut Agro Rennes Angers

Examinatrice

Stéphane FOLLAIN – Professeur, L'Institut Agro Dijon

Président de jury

Olivier MATHIEU – Maître de Conférences, Université de Bourgogne

Directeur de thèse

Mathieu THEVENOT – Maître de Conférences, Université de Bourgogne

Codirecteur de thèse

Jean LÉVÉQUE – Maître de Conférences, Université de Bourgogne

Invité

Remerciements

Ces trois années de recherche au sein du laboratoire Biogéosciences ont été denses, parfois difficiles, mais surtout tellement enrichissantes.

Tout d'abord je tiens à remercier mes encadrants : Jean Lévêque, Olivier Mathieu et Mathieu Thevenot. Merci de m'avoir accueilli au laboratoire Biogéosciences pour mon stage de M2 et de m'avoir fait confiance pour la thèse. Travailler avec vous a été pour moi un réel plaisir et j'espère que nous aurons à l'avenir d'autres opportunités de travailler ensemble. Jean, merci pour tous tes conseils au labo comme sur le terrain, sur le volet enseignement et recherche. Olivier, merci de m'avoir poussé à améliorer toujours plus mes travaux, à l'écrit comme à l'oral. Mathieu, merci pour tes nombreuses relectures et tes commentaires francs et efficaces.

Je tiens à remercier les membres de mon jury de thèse : Laurence Mansuy-Huault, Anne Jaffrezic, Laurent Augusto et Stéphane Follain. Je vous suis reconnaissant d'avoir accepté d'évaluer ce travail de recherche.

Je remercie également les membres de mon comité de suivi de thèse : Sylvie Dousset et Heike Knicker pour leurs précieux conseils et avis sur mes travaux de recherche.

Merci à toi Elodie pour ton aide au laboratoire et toutes tes questions durant ces trois années qui m'ont toujours poussé à justifier mes choix méthodologiques. Merci beaucoup pour tout le temps que tu as consacré à la relecture de ce manuscrit.

Je tiens également à remercier Marco Panettieri pour tous ses conseils sur mes données et pour m'avoir accueilli une semaine à Madrid (ICA-CSIC) afin de travailler en collaboration avec Joeri Kaal, que je remercie également.

Je remercie Jérémy Puissant pour cette semaine intense mais enrichissante à Grenoble où j'ai pu découvrir les mesures d'activités enzymatiques.

Je remercie aussi Jean Cacot pour son aide précieuse sur le mont Beuvray, sa sympathie et son intérêt pour les questions de recherche autour des sols forestiers. J'en profite pour remercier les partenaires du PEI-AGRI pour les discussions scientifiques lors des comités de pilotage.

Un immense merci à toutes les personnes ayant participé aux campagnes d'échantillonnage, l'une des étapes essentielles de ce travail : Marine Chalons, Gasty Ngassaky-Ndinga, Gaïa Michel, Anne-Lise Santoni, Philippe Amiotte-Suchet, Jean Cacot, Jean Lévêque, Olivier Mathieu, Mathieu Thevenot.

Je remercie les stagiaires de M1, que j'ai eu le plaisir d'encadrer, pour leur contribution à ce travail : Amina Bensalem, Marine Chalons et Gasty Ngassaky-Ndinga.

Un grand merci à tous ceux qui ont été présents au quotidien et qui m'ont permis de passer de bons moments durant ces trois années. Je remercie bien sûr Pierre, pour nos discussions quotidiennes et ses chantonnements de musique classique... Mais aussi Julien T, Julie, Sarah, Lola, Léa, Alice, Christopher, Erwan, Robin, Julianne, Julien G, Elodie, Vincent, Ludo, Anne-Lise... La liste étant trop longue, je remercie toutes les personnes qui ont participé de près ou de loin à cette aventure, tous ceux qui m'ont encouragé et soutenu jusqu'au bout de cette thèse.

Enfin, je remercie de tout cœur ma famille : mes parents, mon frère, et bien évidemment Alexia pour son soutien durant ces trois années.

Sommaire

Liste des figures.....	1
Liste des tableaux.....	6
Introduction générale.....	9

Chapitre 1 : État de l’art et problématique

1. Les matières organiques des sols.....	13
1.1. Stocks de carbone organique dans les sols	13
1.2. Cycle du carbone dans les écosystèmes continentaux.....	15
1.3. Les matières organiques des sols forestiers	18
2. Diversité et sensibilité à la température des matières organiques des sols.....	23
2.1. La diversité des matières organiques du sol.....	23
2.2. Sensibilité à la température des matières organiques du sol	30
3. Problématique et objectif de la thèse.....	37

Chapitre 2 : Site d’étude et méthodologies

Chapitre 2.1 : Présentation du site d’étude et des principales méthodes mises en œuvre

1. Présentation du site d’étude.....	41
1.1. Contexte climatique.....	44
1.2. Contexte géologique.....	45
1.3. Contexte pédologique	46
2. Echantillonnage.....	47
3. Acquisition et traitement de la donnée moléculaire par Py-GC-MS.....	50
4. Sensibilité à la température des matières organiques du sol et développement méthodologique	54

Chapitre 2.2 : A rapid, repeatable and reproducible method for estimating the temperature sensitivity of soil organic matter (Q_{10})

1. Introduction	61
2. Material and methods.....	62
2.1. Sampling, soil description, physical and chemical properties	62
2.2. CO ₂ flux calculation	64
2.3. Q_{10} measurement methods	65
2.4. Data-processing	65
3. Results and discussion.....	66
3.1. Q_{10} measurements with Respicond X	66
3.2. Comparison of methods	69
4. Conclusion.....	71

Chapitre 3 : Soil organic matter degradability as a function of forest species, a study based on Py-GC-MS analysis

1. Introduction	76
2. Material and methods.....	78
2.1. Study area and soil sampling	78
2.2. Forest stand data	79
2.3. Soil physicochemical characterisation.....	79
2.4. Pyrolysis-GC-MS.....	80
2.5. Statistical analysis	81
3. Results and discussion.....	81
3.1. Dendrometric parameters	81
3.2. Soil physicochemical description.....	83
3.3. Molecular composition of the soil organic matter	83
3.4. Soil organic matter degradability and molecular diversity.....	93
4. Conclusion.....	96

Chapitre 4 : Sensibilité à la température des matières organiques des sols et facteurs de contrôle

Chapitre 4.1 : Influence of forest species on soil organic matter dynamics and factors controlling its temperature sensitivity

1. Introduction	103
2. Materials and methods	105
2.1. Study area and soil sampling	105
2.2. Physical and chemical soil parameters and organic carbon stocks	106
2.3. Characterization of the soil organic matter molecular composition.....	107
2.4. Characterization of the temperature sensitivity of soil organic matter	108
2.5. Soil extracellular enzymes activity assays.....	109
2.6. Statistical analysis	109
3. Results	110
3.1. Soil physical and chemical properties and soil organic carbon stocks	110
3.2. Soil respiration and temperature sensitivity of soil organic matter.....	113
3.3. Soil enzyme activity and temperature sensitivity.....	115
3.4. Factors controlling the temperature sensitivity of SOM	117
4. Discussion.....	120
4.1. Forest species and soil organic matter dynamics	120
4.2. Key parameters in the regulation of soil organic matter temperature sensitivity.....	124
5. Conclusion.....	125

Chapitre 4.2 : Impact de la teneur en eau du sol sur la sensibilité à la température des matières organiques du sol en contexte forestier

1. Introduction	127
2. Matériels et méthodes.....	128
2.1. Site d'étude et échantillonnage des sols	128
2.2. Teneur en carbone organique du sol.....	129
2.3. Sensibilité à la température des matières organiques	129
2.4. Analyses statistiques.....	129
3. Résultats et discussion	130
3.1. Carbone organique du sol.....	130
3.2. Teneur en eau et respiration du sol.....	132
3.3. Teneur en eau et sensibilité à la température des matières organiques.....	136
4. Conclusion.....	139

Chapitre 5 : Effect of 30 years of non-management on carbon stocks and Q_{10} parameter based on two adjacent European beech forest stands

1. Introduction	148
2. Materials and methods	150
2.1. Study area	150
2.2. Forest stand description	151
2.3. Soil sampling	152
2.4. Soil physical and chemical analyses.....	153
2.5. Soil organic matter reactivity (Q_{10}).....	154
2.6. Statistical analysis	155
3. Results	156
3.1. Forest stand data	156
3.2. Soil physicochemical parameters and soil organic carbon stocks	156
3.3. Q_{10} parameter.....	158
4. Discussion.....	159
4.1. Forest biomass description.....	159
4.2. Soil physicochemical parameters	160
4.3. Soil organic carbon stocks	161
4.4. Q_{10} parameter.....	162
5. Conclusion.....	163
Conclusions générales et perspectives.....	165
Références bibliographiques.....	170
Liste des annexes.....	187

Liste des figures

Chapitre 1

Figure 1.1 : Estimation des stocks de carbone organique à l'échelle mondiale (modifié d'après Harden et al., 2018).....	13
Figure 1.2 : Flux de carbone sous forme de CO ₂ dans un écosystème continental, exemple schématique pour un écosystème forestier	16
Figure 1.3 : Intégration, transfert et transformation de la matière organique dans le sol (Cotrufo and Lavellee, 2022).....	18
Figure 1.4 : Pratiques de gestion de la forêt impactant les stocks de carbone organique du sol (Mayer et al., 2020).....	22
Figure 1.5 : Schématisation du concept de diversité moléculaire, modifié d'après (Lehmann et al., 2020)	24
Figure 1.6 : Schématisation du priming effect, (a) le priming effect positif induit une sur-minéralisation de la MOS, (b) le priming effect négatif induit une sous-minéralisation de la MOS. MOS : Matière organique du sol ; MOF : Matière organique fraîche. (D'après Kuzyakov et al., 2000)	25
Figure 1.7 : Exemple de résultat obtenu par Py-GC-MS avec identification des principaux pics du pyrogramme d'un sol forestier (De la Rosa et al., 2012)	28
Figure 1.8 : Exemple de relation entre le flux de CO ₂ et la température permettant de calculer le paramètre Q ₁₀	31
Figure 1.9 : Présentation des deux principales méthodes de mesure du paramètre Q ₁₀ (modifié d'après Hamdi et al., 2013)	33

Chapitre 2.1

Figure 2.1.1 : Carte de localisation du mont Beuvray en Bourgogne.....	42
Figure 2.1.2 : Carte des peuplements forestiers du mont Beuvray en 2024 (données issues du PEI-AGRI)	43
Figure 2.1.3 : Diagramme ombrothermique correspondant au point de grille (8 km x 8 km) du mont Beuvray (DRIAS, modèle ALADIN, moyenne de 1951 à 2005)	44
Figure 2.1.4 : Carte géologique du mont Beuvray (1/50 000) (Delfour et al., 1991)	45
Figure 2.1.5 : Carte pédologique du mont Beuvray (1/250 000) (Laroche, 2005)	46
Figure 2.1.6 : Carte d'échantillonnage du mont Beuvray.....	47
Figure 2.1.7 : Valeurs de pente et d'altitude pour chaque point d'échantillonnage	48
Figure 2.1.8 : Exemples de photos prises lors de l'échantillonnage pour chaque type de peuplement	49
Figure 2.1.9 : Pyrogramme de l'échantillon S001 avec identification de quelques composés	51
Figure 2.1.10 : Exemple de la démarche mise en œuvre pour l'identification et la quantification d'un composé, exemple du guaiacol.....	53
Figure 2.1.11 : Résultats des tests de préparation des échantillons avant préincubation	55
Figure 2.1.12 : Présentation et principe de mesure du Respicond X	56
Figure 2.1.13 : Schéma explicatif des différentes phases de mesures pour le traitement des données de flux de CO ₂ obtenues avec le Respicond X, exemple de l'échantillon S001.....	57

Chapitre 2.2

Figure 2.2.1: Schematic operation of a Respicond X vessel	64
Figure 2.2.2: Average CO ₂ flux and standard deviation for each temperature, soil and method.....	68
Figure 2.2.3: CO ₂ fluxes as a function of temperature for soil 6 using the sequential method.....	70

Chapitre 3

Figure 3.1: Diversity of forest species composition for each sampling point presented as a percentage of basal area.	82
Figure 3.2: Relative abundances of molecular families of Py-GC-MS products. MAHs=Monocyclic Aromatic Hydrocarbons, MCC=Methylene Chain Compounds, PAHs=Polycyclic Aromatic Hydrocarbons. Error bars represent standard deviation of 12 field replicates of each forest type; a different letter indicates a significant difference between the treatments.	84
Figure 3.3: Position of each compound on the first four principal components of the PCA. Peak labels are listed in Table 3.4.	88
Figure 3.4: Schematic representation of the position of molecular families on the first four principal components of the PCA (a, b); and PCA scores for each forest cover (c, d, e, f).	89

Figure 3.5: Boxplot of Shannon index for the four forest cover; a different letter indicates a significant difference between the treatments (n=12). 95

Chapitre 4.1

Figure 4.1.1: Soil sampling map on mount Beuvray..... 106

Figure 4.1.2: Soil organic carbon stock values (in Mg.ha⁻¹) for each forest species; a different letter indicates a significant difference between the means at the 95 % threshold (n= 12)..... 112

Figure 4.1.3: Soil respiration at 20°C (µg CO₂.h⁻¹.g⁻¹ dry soil) for each forest species; a different letter indicates a significant difference between the means at the 95 % threshold (n= 12)..... 113

Figure 4.1.4: Degradability index (Rs20/SOC) for each forest species; a different letter indicates a significant difference between the means at the 95 % threshold (n= 12)..... 114

Figure 4.1.5: Values of Q₁₀ parameter for each forest species; a different letter indicates a significant difference between the means at the 95 % threshold (n= 12). 115

Figure 4.1.6: Extracellular Enzyme Activities (EEA) values (expressed per gram of soil) obtained at 15 °C for each forest species and each enzyme; a different letter indicates a significant difference between the means of the same enzyme at the 95 % threshold (n=12). 116

Figure 4.1.7: Results of the variance partitioning of parameter Q₁₀, the 'Soil' group corresponds to the physical and chemical properties of the samples (clay content, pH, δ¹³C, SOC stocks, Rs 20°C) and the 'Pyro' group contains the molecular information obtained by Py-GC-MS. Negative values not shown. 117

Figure 4.1.8: Results of the second variance partitioning model of parameter Q₁₀, the 'Soil' group corresponds to the physical and chemical properties of the samples (clay content, pH, δ¹³C, SOC stocks, Rs 20°C), the 'Pyro' group contains the molecular information obtained by Py-GC-MS and the 'EEA' group consists of all the variables obtained by measuring extracellular enzymatic activities. Negative values not shown. 118

Figure 4.1.9: Schematic representation of the significance of the 4 dimensions of PCA of molecular data. (LG: lignin G; LH: Lignin H; LS: lignin S; MAH: mono-aromatic hydrocarbon; MCC: methylene chain compounds; N-COMP: nitrogen compounds; PAH: poly-aromatic hydrocarbon; PHEN: phenol PS: polysaccharides)..... 119

Chapitre 4.2

Figure 4.2.1 : Carte d'échantillonnage des échantillons prélevés en septembre 2023 128

Figure 4.2.2 : Comparaison des valeurs de carbone organique du sol entre les échantillons prélevés en 2022 et 2023. Une lettre différente indique une différence statistique au seuil de 95 %..... 131

Figure 4.2.3 : Comparaison de la respiration du sol à 20 °C en fonction de l'essence forestière et du pourcentage de la capacité au champ choisi pour l'incubation (30 et 75 %). Une lettre différente indique une différence statistique au seuil de 95 % 133

Figure 4.2.4 : Evolution du flux de CO₂ en fonction de la température pour différentes teneurs en eau 135

Figure 4.2.5 : Comparaison du paramètre Q_{10} en fonction de l'essence forestière et du pourcentage de la capacité au champ choisi pour l'incubation (30, 60 et 75 %). Une lettre différente indique une différence statistique au seuil de 95 %. 137

Chapitre 5

Figure 5.1 : Diagramme ombrothermique correspondant au point de grille (8 km x 8 km) du site d'étude (DRIAS, modèle ALADIN, moyenne de 1951 à 2005) 143

Figure 5.2 : Carte géologique du site d'étude (1/50 000) (Thierry, 1988) 144

Figure 5.3: Sampling map developed in order to compare an unmanaged forest stand (UF) and a managed forest stand (MF) (map projection: EPSG 2154)..... 150

Figure 5.4: Views of UF-1 and MF-1 squares (30 x 30 m) from terrestrial LIDAR survey, illustrating the 3D architecture of trees and understory vegetation. It also illustrates sections at 1.3 m from the ground surface, used to measure forest stand description parameters. 152

Figure 5.5: Mean and standard deviation of organic carbon stock values (in $Mg \cdot ha^{-1}$) for each forest management type and soil layer depth (cm); a different letter indicates a significant difference between the means at the 95 % threshold (n= 16)..... 158

Figure 5.6: Mean and standard deviation of Q_{10} values for each forest management type and soil layer depth (cm); a different letter indicates a significant difference between the means at the 95 % threshold (n= 6). 159

Liste des tableaux

Chapitre 2.2

Table 2.2.1: physical and chemical parameters of soil samples	63
Table 2.2.2: Rs20 (soil respiration at 20 °C) and Q ₁₀ values for both methods (Equal-Time and Sequential).....	67

Chapitre 3

Table 3.1: Main characteristics of the four treatments studied	79
Table 3.2: Mean and standard deviation of dendrometric parameters for each forest species; different letters indicate a significant difference between the means (n=12).	82
Table 3.3: Mean and standard deviation of soil physical and chemical parameters for each forest species; a different letter indicates a significant difference between the means (n=12).....	83
Table 3.4: List of Py-GC-MS compounds containing compound code, compound name, m/z used for quantification and retention time (RT) in minutes	85
Table 3.5: Estimation of overall potential degradability of organic matter obtained for each molecular family as a function of forest treatment (+ : low degradability, ++ : moderate degradability, +++ : high degradability, / : no information); PS=polysaccharide; MAH=monocyclic aromatic hydrocarbon, MCC=methylene chain compound, N-COMP=nitrogen compound, PAH=polycyclic aromatic hydrocarbon.	94

Chapitre 4.1

Table 4.1.1: Soil extracellular enzymes studied with abbreviation, enzyme commission classification (EC), substrates and enzymes functions. 7-AMC = 7-amino-4-methylcoumarin hydrochloride, 4-MUB = 4-methylumbelliferyl (modified from Puissant et al., 2015).....	109
Table 4.1.2: Mean and standard deviation of physical and chemical parameters for each forest stand; a different letter indicates a significant difference between the means at the 95 % threshold (n=12). BD = bulk density, CF = coarse fraction (>2 mm), SOC = soil organic carbon content, TN = total nitrogen content.	111
Table 4.1.3: Mean and standard deviation of Extracellular Enzyme Activities (EEA) at 15 °C expressed per gram of carbon and Q ₁₀ values of enzyme activities for each forest species; a different letter indicates a significant difference between the means at the 95 % threshold (n=12).	117
Table 4.1.4: Values of the correlation coefficient between Q ₁₀ and each of the variables included in the variance partitioning associated with the p-values. A star with the p-value indicates that the correlation is significant at the 95% threshold (n=48).....	119

Chapitre 4.2

Tableau 4.2.1 : Valeurs moyennes et écarts-types des teneurs en carbone organique du sol pour chaque essence forestière (n=6). Une lettre différente indique une différence statistique au seuil de 95 % entre les essences..... 130

Chapitre 5

Table 5.1: Mean and standard deviation of forest stand description parameters for each forest management; a different letter indicates a significant difference between the means at the 95 % threshold (n=3)..... 156

Table 5.2: Mean and standard deviation of soil physicochemical parameters for each forest management type and soil layer depth; a different letter indicates a significant difference between the means at the 95 % threshold (n=16). 157

Table 5.3: Mean and standard deviation of parameters associated with WEOC extraction for each forest management type and soil layer depth; a different letter indicates a significant difference between means at the 95 % threshold (n= 6). 157

Introduction générale

Les sols, par leur composition et leurs propriétés, assurent un grand nombre de fonctions essentielles pour l'environnement et les sociétés (i.e. services écosystémiques). Parmi ces services, ils assurent notamment une fonction de réservoir de carbone organique (FAO, 2015). La prise de conscience de l'impact actuel et à venir du changement climatique sur nos sociétés a placé les sols, par leur capacité à stocker le carbone, au centre de l'attention. Ils sont considérés comme un levier d'action essentiel dans la lutte contre le réchauffement climatique. Cet enjeu est devenu d'autant plus visible depuis la COP 21 en 2015 et le lancement officiel de l'initiative « 4 pour 1000 », avec pour objectif de compenser, au moins en partie, les émissions anthropiques de gaz à effet de serre par une augmentation de la séquestration du carbone dans les sols. Si une augmentation de la teneur en carbone des sols à l'échelle globale est envisageable, les mécanismes qui la contrôlent ne sont pas totalement connus ou compris (Bond-Lamberty et al., 2024). Il est bien établi que l'augmentation de la température modifie les flux de carbone des sols et en particulier leur respiration, pouvant entraîner une rétroaction positive sur le changement climatique, opposée à celui du stockage du carbone (Davidson et Janssens, 2006). Les effets combinés de la hausse de la température et de la perturbation du cycle de l'eau restent plus incertains. Le stock de carbone des sols est estimé à environ 1 500 Gt dans le premier mètre, le double de la quantité stockée dans l'atmosphère. Ce stock étant important, le potentiel de déstockage de carbone vers l'atmosphère l'est également (Lehmann et Kleber, 2015). Les exports de carbone du sol se font principalement au travers du processus de respiration, qui représente le flux de carbone dirigé vers l'atmosphère le plus important (Bond-Lamberty et al., 2024). Ces éléments soulignent la nécessité de mieux comprendre la relation sol-climat et notamment les mécanismes qui contrôlent les émissions de carbone, tel que la respiration des sols.

Au sein des écosystèmes continentaux, les écosystèmes forestiers représentent 30 % en surface et près de 40 % des stocks de carbone (Li et al., 2020; Pan et al., 2024). C'est dans ces milieux que les valeurs de stock de carbone par unité de surface sont les plus élevées, avec toutefois une grande diversité de situation à l'échelle de la planète. Ces variations de stocks peuvent s'expliquer par l'effet du climat, des essences différentes, ainsi que par des modes de gestion et d'exploitation de la forêt contrastés. Les écosystèmes forestiers sont aussi de plus en plus exposés à des pressions liées au changement climatique, comme les incendies, les tempêtes, les sécheresses ou encore les ravageurs. Tous ces éléments peuvent se répercuter sur les sols et plus particulièrement sur la dynamique du carbone, mais les connaissances actuelles sont relativement faibles sur ces effets (Beillouin et al., 2023). Par exemple, différentes gestions forestières pourraient changer les apports de carbone ou l'habitat des organismes du sol, avec pour conséquence de modifier le cortège de molécules organiques constituant la matière organique des sols (MOS) forestiers. Cette modification d'habitat et/ou de diversité moléculaire pourrait à son tour transformer la dégradation de la MOS. Le lien entre gestion forestière et dégradation des matières organiques du sol reste, dans un contexte de réchauffement global, une question essentielle.

Parmi les écosystèmes forestiers, les forêts tempérées ne sont pas épargnées par les changements en cours et ces dernières années de nombreuses questions se posent quant à leur devenir, notamment en France (ONF, 2024). Localement, en région Bourgogne-Franche-Comté, le massif du Morvan est particulièrement impacté et les forêts qui occupent la moitié de sa surface sont fortement perturbées (sécheresses à répétition, scolytes de l'épicéa). Si de nombreuses questions quant à l'avenir des forêts morvandelles se posent, il en est de même sur les stocks importants de carbone organique contenus dans ces sols forestiers. L'objectif général de ce travail de thèse est d'étudier, dans le contexte du changement climatique, l'évolution de la dynamique des matières organiques de sols forestiers tempérés. Plus particulièrement, ce travail s'intéresse à l'effet de différentes situations forestières (type d'essence, modes de gestion) sur la diversité moléculaire et la sensibilité à la température des matières organiques du sol. Il s'agira également d'identifier les facteurs de contrôle de la sensibilité à la température des MOS, contribuant à terme à mieux évaluer l'évolution des flux de CO₂ de ces écosystèmes.

Le présent manuscrit est organisé autour de cinq chapitres. Le **premier chapitre** est une synthèse des connaissances actuelles sur (i) les matières organiques des sols et plus particulièrement des sols forestiers ainsi que sur (ii) les notions de diversité et de sensibilité à la température des matières organiques des sols. Le **second chapitre** présente le principal site d'étude ainsi qu'un descriptif des méthodes analytiques développées et utilisées au cours des expériences menées. Une étude comparative de la mesure de la sensibilité à la température des matières organiques complète cette partie. Le **troisième chapitre** porte sur la relation entre la dégradabilité de la matière organique des sols, estimée par analyse Py-GC-MS, et la notion de diversité moléculaire. Le **quatrième chapitre** présente l'effet de l'essence forestière sur la dynamique du carbone organique des sols et étudie les facteurs de contrôle de la sensibilité à la température de ces matières organiques. La question de l'effet de la teneur en eau du sol sur la sensibilité à la température est aussi abordée. Le **cinquième chapitre** s'attache à évaluer deux modes de gestion des peuplements sur les stocks de carbone organique et la sensibilité à la température des matières organiques du sol.

Chapitre 1

État de l'art et problématique

1. Les matières organiques des sols

1.1. Stocks de carbone organique dans les sols

Le sol est le plus grand réservoir continental de carbone organique avec des estimations pour le premier mètre allant de 1 115 gigatonnes (Gt) à 2 200 Gt (Batjes, 1996). L'ensemble des estimations actuelles semble converger vers une valeur moyenne de 1 500 Gt de carbone organique dans le premier mètre du sol (Batjes, 1996; Jobbágy et Jackson, 2000; Kirschbaum, 2000; Scharlemann et al., 2014; Harden et al., 2018). Plus en profondeur, des estimations suggèrent un stockage non négligeable de carbone organique, allant de 500 à 900 Gt dans le deuxième mètre de sol et d'environ 350 Gt dans le troisième (Batjes, 1996; Jobbágy et Jackson, 2000). Ces valeurs de stock représentent une quantité de carbone organique importante mais cette quantité est inégalement répartie sur le globe. La Figure 1.1 illustre une estimation à l'échelle mondiale des stocks de carbone organique du premier mètre de sol. Les chiffres présentés varient de 0 à 180 kgC.m⁻² avec des valeurs élevées majoritairement dans les hautes latitudes nord correspondant à des écosystèmes tempérés et boréaux.

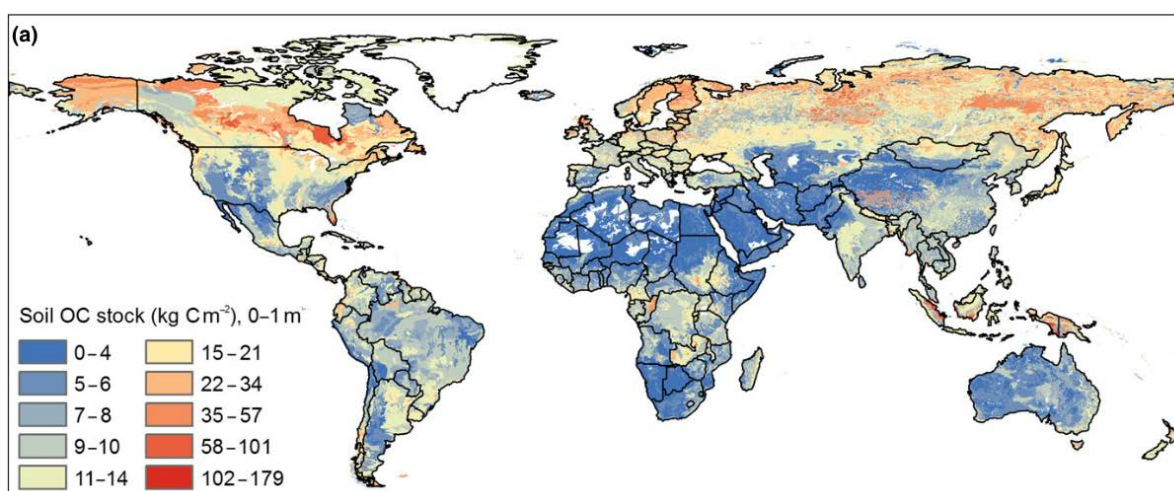


Figure 1.1 : Estimation des stocks de carbone organique à l'échelle mondiale (modifié d'après Harden et al., 2018)

Les sols contiennent une quantité importante de carbone organique, environ le double par rapport à la quantité retrouvée dans l'atmosphère (750 Gt), mais ceci est relativisé en comparaison des 39 000 Gt de carbone organique stockées dans les océans (Batjes, 1996). Le carbone de la biosphère continentale (2 200 Gt), constitué majoritairement par le stock de carbone des sols, est donc relativement faible comparé au stock de carbone des océans, mais sur les continents ce carbone est plus labile, avec un temps de résidence moyen 40 fois plus court (Batjes, 1996).

Les estimations mondiales de stocks de carbone proviennent de mesures de terrain qui sont ensuite extrapolées pour obtenir une estimation correspondant à l'ensemble des surfaces continentales. Plus récemment, de nouvelles approches se sont développées en intégrant des paramètres climatiques et de changements d'utilisation des terres via des données satellitaires en complément des mesures de terrain (Padarian et al., 2022). L'estimation globale issue du travail de Padarian et al. (2022) est de 793 Gt de carbone dans les 30 premiers centimètres de sol, ce qui est légèrement supérieur aux précédentes estimations pour cette même profondeur, entre 684 et 724 Gt (Batjes, 1996). L'intérêt principal de cette approche est qu'elle permet une estimation spatio-temporelle des stocks de carbone. Ainsi, il est possible d'évaluer la part qui pourrait être gagnée ou perdue dans le futur. Pour les projections dans le futur, il est nécessaire d'avoir recours à des modèles de prédiction des changements d'usages des terres. Cependant, Gang et al. (2023) ont montré qu'il est difficile de prédire finement les changements d'utilisation des terres et de couverture du sol, ce qui influence grandement les estimations de stocks. De nombreux modèles simples ont été utilisés pour les estimations des stocks de carbone organique, néanmoins ceux-ci apparaissent aujourd'hui insuffisants puisqu'ils ne prennent pas en compte les connaissances actuelles du fonctionnement du cycle du carbone (Abramoff et al., 2022). Récemment, Georgiou et al. (2022) ont proposé un modèle estimant le potentiel de stockage de carbone dans la fraction associée à la phase minérale du sol (MOAM). Abramoff et al. (2022) proposent une seconde version du modèle Millennial en incluant différentes fractions du carbone dans le fonctionnement du modèle (MOP – matière organique particulaire, MOAM, biomasse microbienne et carbone à faible poids moléculaire). Guenet et al. (2018) ont fait évoluer le modèle ORCHIDEE pour intégrer le « priming effect » induit par l'apport de matières organiques au sol résultant de l'augmentation de la productivité primaire en lien avec le changement climatique en cours.

Le « priming effect » reflète une sur ou sous minéralisation de la matière organique du sol (MOS) par ajout d'une matière organique facilement dégradable. Ainsi, de nombreux modèles sont développés pour prendre en compte les mécanismes actuellement connus dans la dynamique des MOS. Cependant la complexité d'un modèle rend difficile son application à grande échelle, en particulier par le manque de données brutes, menant à des incertitudes élevées. Shi et al. (2018) ont travaillé sur l'impact de la structure d'un modèle sur les incertitudes liées aux prédictions des stocks de carbone dans le sol. Ils arrivent à la conclusion que plus le modèle est complexe, plus l'incertitude est grande, et que pour diminuer ces incertitudes il est nécessaire de composer avec une diversité de modèles, sans intégrer des modèles trop complexes.

1.2. Cycle du carbone dans les écosystèmes continentaux

Pour mieux comprendre la dynamique du carbone dans les écosystèmes continentaux, il est important de s'intéresser aux flux de carbone, et notamment aux flux de CO₂ (Figure 1.2). L'entrée principale de carbone se fait par la production primaire brute (GPP : entre 110 et 170 Gt C.an⁻¹ à l'échelle de l'ensemble des écosystèmes continentaux) qui correspond à la fixation de carbone atmosphérique par la biomasse végétale via la photosynthèse (Anav et al., 2015; Chen et al., 2017). Une partie de ce carbone retourne dans l'atmosphère sous forme de CO₂ via la respiration autotrophe de la biomasse, qu'elle soit aérienne ou racinaire. Le carbone capté par photosynthèse, et qui n'est pas respiré, est fixé sous forme de biomasse au niveau des parties aérienne et souterraine de la plante. Progressivement, ce carbone sera transféré au sol au travers de la litière, du bois mort (en forêt), de la sénescence des racines ou encore sous forme dissoute par les pluviolessivats et les exsudats racinaires (Figure 1.3) (Cotrufo et Lavalée, 2022). Ces éléments sont intégrés à la matière organique du sol au cours des différents processus de fragmentation. Une partie de cette matière organique sera dégradée par les microorganismes du sol (bactéries et champignons) et participera au flux de CO₂ émis des sols vers l'atmosphère, on parle alors de respiration hétérotrophe (~50 Gt C.an⁻¹) (He et al., 2022). La somme de la respiration autotrophe racinaire et de la respiration hétérotrophe correspond à la respiration du sol (~92 Gt C.an⁻¹) et représente le plus important flux de CO₂ dirigé vers l'atmosphère à l'échelle mondiale (Huang et al., 2020; Yang et al., 2023; Bond-Lamberty et al., 2024).

Avec l'ensemble de ces composantes il est possible de calculer le bilan net de l'écosystème (NEE) qui correspond à la respiration de l'écosystème (sorties de carbone $\sim 111 \text{ Gt C.an}^{-1}$: respiration hétérotrophe et respiration autotrophe) à laquelle est soustraite la production primaire brute (l'entrée de carbone) (IPCC, 2022). Si le bilan (NEE) est négatif alors il y a stockage de carbone et l'écosystème est vu comme un puits de carbone, si le bilan est positif alors dans ce cas l'écosystème est une source de carbone.

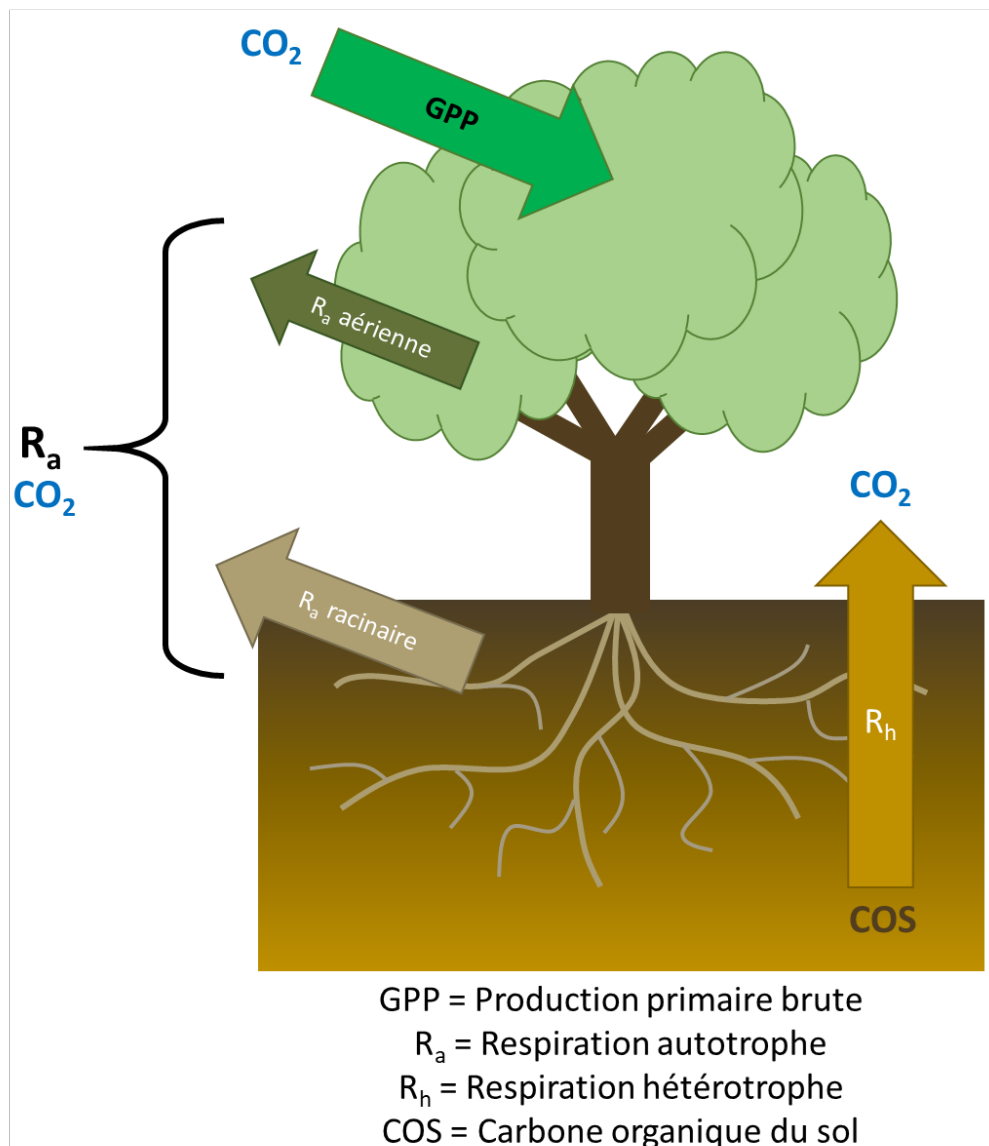


Figure 1.2 : Flux de carbone sous forme de CO_2 dans un écosystème continental, exemple schématique pour un écosystème forestier

Au niveau du sol (Figure 1.3), les apports de matières organiques de la plante vont être fragmentés et déplacés par la mésofaune et la macrofaune du sol et aussi transformés et dégradés par les microorganismes du sol. Au carbone d'origine végétale s'ajoute un carbone d'origine microbienne, issu de l'activité des microorganismes et au renouvellement de leurs communautés. Cette fraction de carbone microbien est présente en proportion variable, certaines études récentes estimant que la nécromasse microbienne pourrait représenter entre 30 et 80 % de la MOS en fonction des écosystèmes (Whalen et al., 2022). Cependant, il est encore aujourd'hui compliqué de séparer le carbone organique du sol en fonction de son origine (Whalen et al., 2022). Indépendamment de son origine, la matière organique du sol est séparée en deux principaux compartiments : la matière organique particulaire (MOP) et la matière organique associée à la phase minérale du sol (MOAM). Des éléments du compartiment MOP peuvent être transférés dans le compartiment MOAM sous l'action des organismes du sol. Une petite partie de la matière organique des sols, 1 à 2 % selon Cotrufo et Lavelle (2022), est sous forme dissoute (MOD). Les deux principaux compartiments décrits ci-dessus sont déterminés selon des propriétés physiques. Le compartiment MOAM est défini par des éléments lourds d'une densité supérieure à 1,6 – 1,85 g.cm⁻³ et/ou fins d'une taille inférieure à 50-60 µm (Lavelle et al., 2020; Cotrufo et Lavelle, 2022; Yu et al., 2022). Les éléments du compartiment MAOM restent généralement plus longtemps dans le sol, ont en moyenne moins de composés chimiques complexes et un rapport C/N plus faible (Lavelle et al., 2020; Cotrufo et Lavelle, 2022). Dans ce sens, il est considéré que la MOP est majoritairement constituée de composés provenant des plantes et le MOAM provenant des microorganismes (Lavelle et al., 2020; Angst et al., 2021; Yu et al., 2022). Il s'agit d'une présentation schématique du fonctionnement du sol, les deux compartiments n'étant pas autant cloisonnés. Différentes études mettent en avant une situation plus complexe avec des composés labiles et récalcitrants, qu'ils soient d'origine végétale ou microbienne, dans le MOP et le MOAM (Angst et al., 2021; Yu et al., 2022).

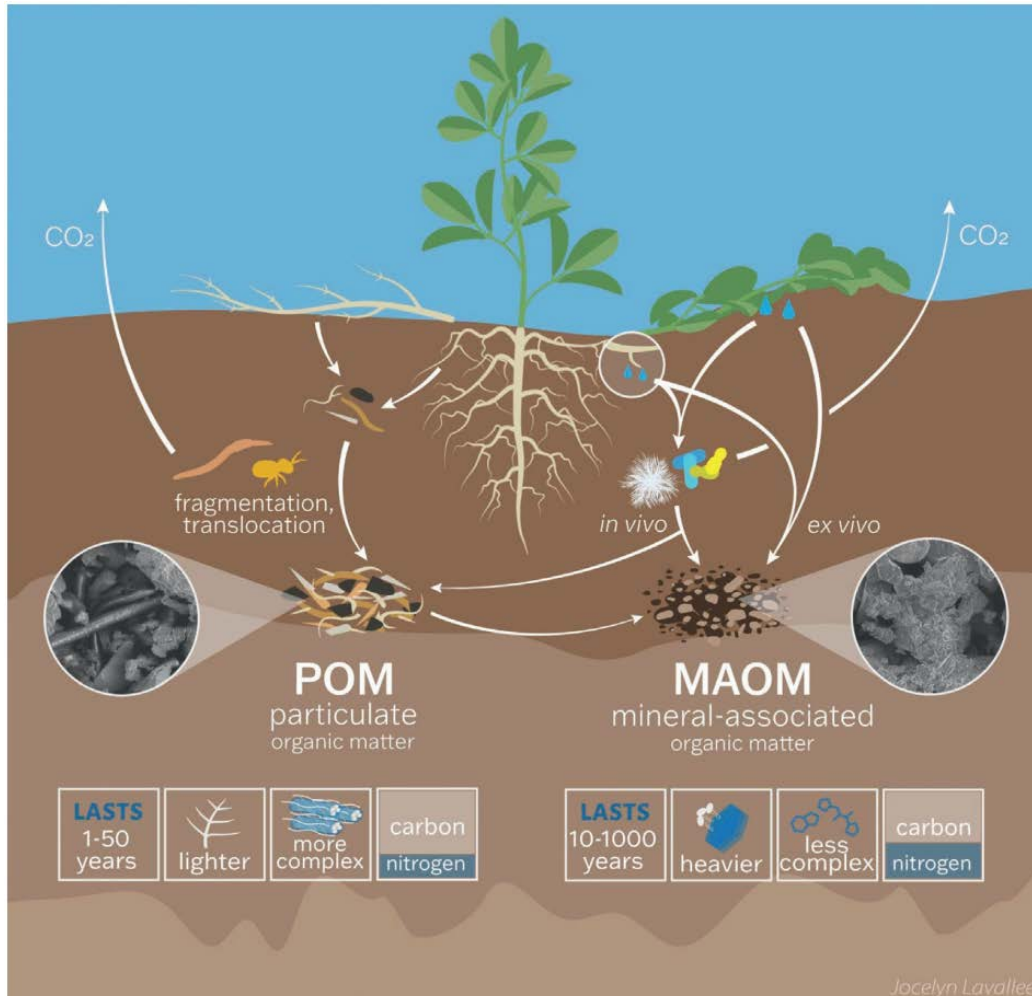


Figure 1.3 : Intégration, transfert et transformation de la matière organique dans le sol (Cotrufo et Lavallee, 2022)

1.3. Les matières organiques des sols forestiers

1.3.1. Répartition du carbone dans les écosystèmes forestiers

Les forêts mondiales couvraient en 2020 une superficie d'environ 3 812 Mha (Pan et al., 2024), correspondant à 30 % de la surface continentale (Keenan et al., 2015; Li et al., 2020). A l'échelle européenne, une proportion similaire est observée (De Vos et al., 2015). Cette surface forestière mondiale a diminué de 5 % en moyenne entre 1990 et 2020, ce qui représente plus de 200 millions d'hectares. Cette diminution concerne principalement les forêts tropicales avec 13 % de perte (Pan et al., 2024). Dans le même temps, les forêts tempérées ont en revanche gagné 7 % de superficie alors que les forêts boréales sont restées stables (Pan et al., 2024). Concernant les stocks totaux de carbone organique (sol + biomasse) de l'ensemble des écosystèmes forestiers, ils sont estimés en 2020 à 870 ± 61 Gt soit environ 40 % des stocks de la surface terrestre continentale (Li et al., 2020; Pan et al., 2024).

Environ 54 % de ce stock se trouve dans les forêts tropicales, 30 % dans les forêts boréales et 16 % dans les forêts tempérées (Pan et al., 2024). Cette répartition est directement liée à la surface occupée par chaque biome, mais aussi aux stocks de carbone des différents types d'écosystèmes forestiers. Les valeurs sont relativement semblables entre les forêts tropicales (251 tC.ha⁻¹) et boréales (231 tC.ha⁻¹) alors qu'en forêt tempérée les stocks sont en moyenne de 171 tC.ha⁻¹ (Pan et al., 2024). Toutefois, même si les forêts tropicales et boréales ont des stocks de carbone similaires, cela ne signifie pas que les mécanismes d'équilibre production/dégradation sont les mêmes. En effet, selon Pan et al. (2024), les forêts tropicales stockent davantage dans la biomasse (57 %) et moins dans le sol (32 %) alors que les forêts boréales stockent majoritairement dans le sol (64 %) et moins dans la biomasse (20 %). Ceci s'explique par une production de biomasse importante en forêt tropicale du fait des conditions chaudes et humides et un stockage dans le sol important en forêt boréale du fait des faibles températures limitant la minéralisation de la matière organique. Les forêts tempérées quant à elles stockent 38 % du carbone dans la biomasse et 54 % dans le sol (Pan et al., 2024).

Concernant la répartition des stocks de carbone entre les compartiments, Nord-Larsen et al. (2019) suggèrent, pour une hêtraie danoise, que 47 % du carbone est stocké dans la biomasse vivante aérienne, 11 % dans la biomasse souterraine, 9 % dans le bois mort, 2 % dans la couche organique du sol et 31 % dans les 75 cm supérieurs du sol minéral. Dans une forêt du centre de la France, Korboulewsky et al. (2024) trouvent que la biomasse vivante, qu'elle soit aérienne ou souterraine, représente entre 50 et 55 % du carbone stocké en fonction de l'essence considérée. Le bois mort représente lui 1 à 3 % du carbone stocké, la litière entre 3 et 12 % et la partie minérale du sol (jusqu'à 60 cm) 36 à 40 %. Ces valeurs sont relativement cohérentes avec l'estimation de stock de Pan et al. (2024) à l'échelle de l'ensemble des forêts tempérées : 38 % dans la biomasse vivante aérienne et souterraine, 4 % dans le bois mort, 4 % dans la litière et 54 % dans le premier mètre de sol. A l'intérieur du compartiment « biomasse vivante », le tronc représente la plus grande partie du stock (52 %), les branches 37 % et les racines 11 % (Huet et al., 2004). Les teneurs en carbone organique sont très peu variables quel que soit l'âge du peuplement et quel que soit le compartiment de l'arbre (branches, tronc ou racines) avec une valeur d'environ 500 g.kg⁻¹ de matière sèche (Huet et al., 2004).

1.3.2. Facteurs de contrôle de la dynamique des matières organiques du sol dans les écosystèmes forestiers

De nombreux paramètres peuvent impacter la dynamique des matières organiques dans les sols quel que soit l'écosystème considéré, notamment le climat, la géologie, le type de sol ou bien encore la topographie (Wiesmeier et al., 2019; Basile-Doelsch et al., 2020).

Concernant les écosystèmes forestiers, d'autres paramètres spécifiques peuvent impacter cette dynamique. Un paramètre beaucoup étudié est l'essence forestière. L'essence va impacter la qualité et la quantité des apports (feuilles, bois, fruits, racines, etc.) de matières organiques au sol (Augusto et al., 2002; Jonard et al., 2017). Selon Augusto et al. (2002), la quantité de litière tombée au sol n'est que légèrement influencée par l'essence forestière en milieu tempéré, avec des valeurs moyennes entre 3,5 et 4,0 t.ha⁻¹.an⁻¹. En revanche, pour ce qui est de la qualité, les apports de litière sont 20 à 50 % plus élevés en azote et phosphore pour les feuillus que pour les conifères et les apports de calcium, magnésium et potassium sont 100 à 400 % plus élevés. Les litières de feuillus sont ainsi plus riches en nutriments et notamment en azote. Ceci est cohérent avec de nombreuses études rapportant des litières de résineux peu dégradables (C/N élevé) (Augusto et al., 1998; Schulp et al., 2008; Malchair et Carnol, 2009), amenant à des stocks de carbone plus importants dans ce compartiment par rapport à des litières de feuillus (Vesterdal et al., 2013; Jonard et al., 2017). L'essence forestière va également modifier le niveau d'interception des précipitations. Augusto et al. (2002) rapportent une interception de 22 % pour le hêtre et de 41 % pour le Douglas, ce qui impacte directement la quantité de pluviollessivats que le sol reçoit. Par la structure du peuplement, les résineux interceptent plus de pluie et reçoivent également plus de dépôts atmosphériques (nutriments/polluants), l'apport de matières organiques par pluviollessivats est généralement plus important sous résineux que sous feuillus (Legout et al., 2016; Kania et al., 2023). Ces différences d'apports de matières organiques en fonction de l'essence forestière vont influencer le cycle du carbone. Ameray et al. (2021) rapportent des valeurs moyennes de respiration hétérotrophe du sol plus importantes pour les résineux (420 gC.m⁻².an⁻¹) que pour les feuillus (387 gC.m⁻².an⁻¹). Ce résultat est néanmoins en contradiction avec plusieurs études indiquant des valeurs de respiration du sol, au terrain ou au laboratoire, plus importantes pour les feuillus que pour les résineux (Curiel Yuste et al., 2004; Gauthier et al., 2010; Čater et al., 2021).

Pour ce qui est des stocks de carbone organique des sols, il n'y a généralement pas de différence significative entre feuillus et résineux (Ladegaard-Pedersen et al., 2005; Vesterdal et al., 2013; Jonard et al., 2017). Si une différence existe, qu'elle soit significative ou non, elle est généralement en faveur d'un stock de carbone organique plus important sous feuillus (Jobbágy et Jackson, 2000; Vesterdal et al., 2013; Oulehle et al., 2016). Jobbágy et Jackson (2000) mentionnent par exemple des moyennes mondiales de stocks de carbone organique dans les 20 premiers centimètres de sol de forêts tempérées de 90 tC.ha⁻¹ pour les feuillus et 68 tC.ha⁻¹ pour les résineux.

Un autre paramètre important dans la dynamique de la matière organique des sols en milieu forestiers est le mode de gestion de la forêt. Zhang et al. (2018) ont réalisé une méta-analyse sur l'effet des éclaircies forestières. Une éclaircie légère (prélèvement inférieur à 33 % du volume) augmente de 17 % la teneur en carbone total du sol tandis qu'une éclaircie forte (prélèvement supérieur à 67 % du volume) entraîne une diminution de 8 %. L'éclaircie augmente également la respiration du sol mais celle-ci n'est significativement supérieure que dans les deux premières années après la coupe (Zhang et al., 2018). Dans une autre méta-analyse, Achat et al. (2015) ont trouvé des résultats plus contrastés et suggèrent que les prélèvements conventionnels (tout type de coupe hors prélèvement de l'arbre entier) entraînent une perte moyenne de 22 % du stock de carbone organique dans la litière ; cette perte est qualifiée de durable puisqu'elle est toujours présente 10 ans après la coupe. Au niveau des horizons organo-minéraux du sol, les seuls effets observables concernent l'horizon supérieur lorsque celui-ci est perturbé mécaniquement. La perte de carbone induite est généralement faible et serait en réalité davantage une translocation vers les horizons plus profonds qu'une réelle perte (Mund et Schulze, 2006; Achat et al., 2015). Les résultats précédents ont été obtenus en comparant des parcelles non gérées avec des parcelles où des éclaircies régulières sont effectuées. En comparant des parcelles non gérées avec des parcelles coupées à blanc, les résultats montrent cette fois une perte de 37 % du carbone organique dans la litière et une diminution de 7 % du stock dans le sol (Achat et al., 2015). La question du mode de gestion de la forêt reste aujourd'hui d'actualité et les réponses ne sont pas unanimes puisque certaines études ne montrent aucune différence de stocks de carbone en fonction du mode de gestion de la forêt que ce soit dans les horizons organiques ou les horizons minéraux du sol et cela même avec un prélèvement de plus de 50 % de la biomasse forestière de la parcelle (Krueger et al., 2017; Tejedor et al., 2017).

L'essence forestière et le mode de gestion du peuplement sont deux éléments importants dans la dynamique des matières organiques des sols forestiers mais aujourd'hui encore il est difficile de connaître leurs réels impacts. En outre, la dynamique des MOS peut être influencée par d'autres événements. Le schéma proposé par Mayer et al. (2020) (Figure 1.4) illustre bien leur diversité, majoritairement d'origine anthropique, impactant la dynamique des MOS et par conséquent le stockage de carbone organique. Les forêts subissent également des événements en partie liés au changement climatique comme les feux de forêt, les attaques de ravageurs ou des dépérissements liés à la sécheresse, qui vont eux aussi modifier cette dynamique.



Figure 1.4 : Pratiques de gestion de la forêt impactant les stocks de carbone organique du sol (Mayer et al., 2020)

2. Diversité et sensibilité à la température des matières organiques des sols

2.1. La diversité des matières organiques du sol

Comme vu précédemment, le carbone organique du sol est majoritairement produit par les plantes puis dans un second temps les microorganismes du sol vont décomposer ces tissus végétaux en molécules de faibles poids (Cotrufo et Lavallee, 2022; Davenport et al., 2023). Les organismes du sol vont également produire des exo-enzymes permettant de dégrader certains apports de matières organiques. De plus, le turn-over microbien va libérer dans le sol une quantité de carbone organique provenant du renouvellement de ces communautés (Davenport et al., 2023). Ces différences d'origine et de complexité vont former un mélange de polymères et de composés de faibles poids moléculaires qui constituent la diversité des matières organiques du sol (Chen et Yu, 2021; Davenport et al., 2023).

Jusqu'à récemment, les caractéristiques chimiques et physiques de la litière végétale étaient perçues comme le principal facteur de contrôle de la décomposition de la matière organique du sol, en plus de l'humidité et de la température (Schmidt et al., 2011; Lehmann et al., 2020). Depuis peu, la diversité moléculaire de la MOS est apparue comme un levier de première importance de la persistance du carbone organique du sol (Schmidt et al., 2011; Davenport et al., 2023). Lehmann et al. (2020) ont proposé un concept basé sur le fait que la diversité moléculaire des composés de la matière organique du sol serait un facteur prépondérant dans la décomposition de cette matière organique, plutôt que les propriétés chimiques spécifiques de chacun de ces composés (Figure 1.5). Ils considèrent que la dégradation de composés organiques, qu'ils soient complexes ou non, sera contrôlée par le gain énergétique issu de cette décomposition. Ainsi, au-delà d'un certain point, une plus grande diversité moléculaire augmenterait le coût métabolique de la dégradation. L'utilisation, par les microorganismes, de molécules rares serait énergétiquement moins rentable, et par conséquent ces molécules auraient une plus grande persistance dans le sol même si elles sont potentiellement faciles à métaboliser (Lehmann et al., 2020; Yang et al., 2022; Jones et al., 2023).

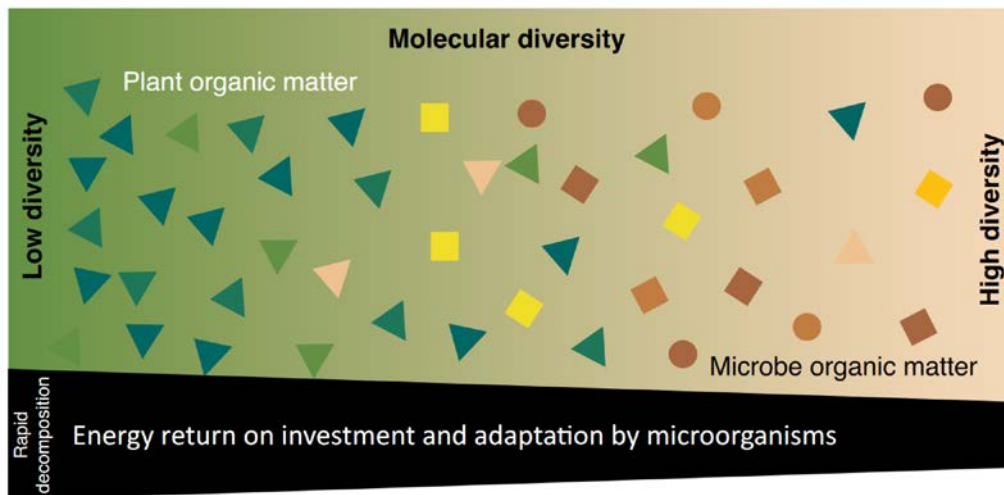


Figure 1.5 : Schématisation du concept de diversité moléculaire, modifié d'après (Lehmann et al., 2020)

La diversité moléculaire peut toutefois augmenter la vitesse de décomposition si un composé fournit l'énergie ou les nutriments nécessaires à la décomposition d'un autre composé, dans ce cas il s'agit du processus de « priming effect » positif (Lehmann et al., 2020). Le « priming effect » positif (Figure 1.6) correspond à une augmentation du taux de minéralisation de la matière organique suite à l'apport de matière organique fraîche au sol (Bernard et al., 2022). Dans l'exemple précédent sur la diversité moléculaire, la dégradation d'un composé n°1 peut produire des nutriments (de la matière organique fraîche) qui vont permettre la dégradation d'un composé n°2, qui était jusqu'alors impossible, ce qui correspond à une sur-minéralisation par rapport à l'état initial.

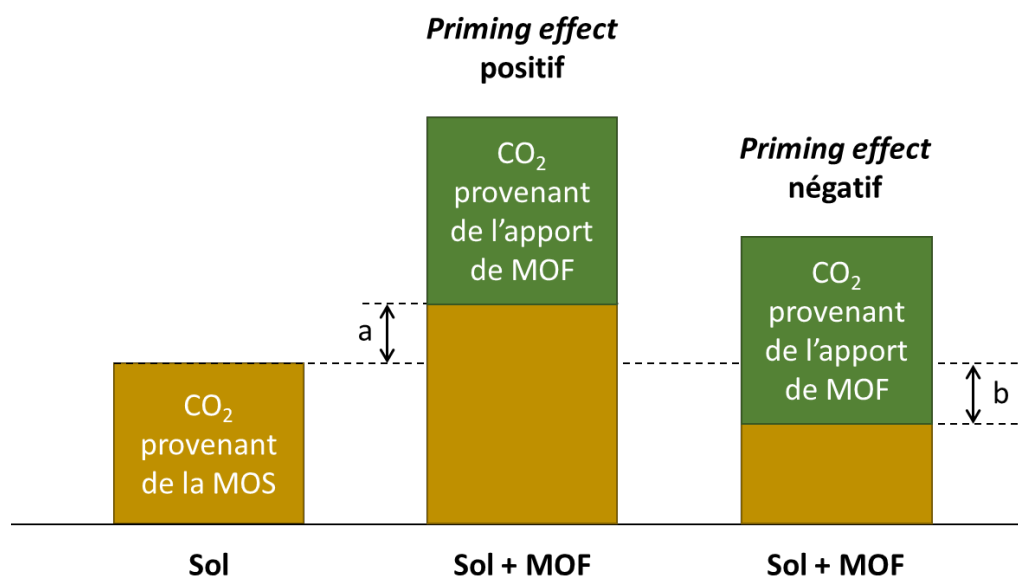


Figure 1.6 : Schématisation du priming effect, (a) le priming effect positif induit une sur-minéralisation de la MOS, (b) le priming effect négatif induit une sous-minéralisation de la MOS. MOS : Matière organique du sol ; MOF : Matière organique fraîche. (D'après Kuzyakov et al., 2000)

Aujourd'hui, le développement de nouvelles technologies permet de décrire plus finement la composition moléculaire. Il est possible d'appliquer les outils de la diversité écologique des communautés végétales, animales ou microbiennes pour caractériser la diversité moléculaire de la matière organique du sol (Davenport et al., 2023). Diverses fonctions mathématiques couvrent un large éventail d'utilisations et intègrent fréquemment l'abondance et l'homogénéité des individus dénombrés (espèces ou molécules) dans une population donnée (écosystème ou échantillon de sol). Cependant, il n'est pas certain que les indices de diversité écologique soient de bons descripteurs pour évaluer la diversité de la MOS. A ce jour, peu d'études ont travaillé sur l'utilité de ces diverses approches mathématiques de diversité écologique pour appréhender la diversité des molécules dans le sol (Roth et al., 2019; Davenport et al., 2023). Le constat est que l'on ne comprend pas suffisamment comment quantifier la diversité moléculaire de la matière organique du sol pour en prédire la décomposition et la persistance (Lehmann et al., 2020; Yang et al., 2022; Davenport et al., 2023). Une interrogation qui reste largement inexplorée est de savoir si la diversité moléculaire de la matière organique du sol est plus fortement déterminée par les conditions climatiques, le type de litière végétale, la décomposition de la litière ou les propriétés du sol.

Mais aussi, si le principal paramètre impactant la diversité moléculaire du sol est le type d'apport végétal ou bien les processus de décomposition microbienne (Lv et al., 2022; Yang et al., 2022; Davenport et al., 2023). Pour tenter de répondre à cette question le développement de techniques analytiques constitue un apport précieux.

2.1.1. Principales techniques de caractérisation de la diversité des matières organiques

Le terme de diversité des matières organiques est couramment utilisé pour décrire la composition moléculaire globale de celle-ci même si la description ne se fait pas composée par composé. Différentes techniques permettent une description plus ou moins fine des MOS. Celles-ci peuvent être rassemblées en trois groupes principaux en fonction du principe de mesure : les techniques de spectroscopie, les techniques de résonance magnétique nucléaire (RMN) et les techniques de spectrométrie de masse. Les techniques de spectroscopie moléculaire utilisent le principe d'absorption/émission pour identifier des liaisons chimiques et acquérir des informations sur la structure des molécules (Chen et Yu, 2021). Parmi ces techniques, la spectroscopie UV-Vis, la spectroscopie FTIR (infrarouge à transformée de Fourier) et la spectroscopie Raman sont couramment utilisées. La spectroscopie RMN est une technique analytique permettant de connaître les structures d'un échantillon, qu'il soit simple ou complexe, au niveau atomique et moléculaire (Kögel-Knabner, 1997, 2002; Guénon, 2010). Cette technique se base sur l'absorption d'ondes électromagnétiques du noyau des atomes. Dans le cas des études de caractérisation de la matière organique des sols, l'atome ciblé est généralement l'isotope ¹³ du carbone. Les techniques de spectrométrie de masse (EGA-MS, Py-GC-MS, FTICR-MS) ne permettent pas une description par type de structure moléculaire, mais donnent une image de la complexité moléculaire en séparant les composés présents. Les résultats aboutissent, en fonction de la technique utilisée, à la quantification de chaque composé ainsi que sa masse exacte (Chen et Yu, 2021). C'est le seul type de techniques qui permet de décrire chaque composé présent, et non des grands groupes fonctionnels, pour travailler ensuite sur la notion de diversité moléculaire décrite précédemment (Lv et al., 2022). La partie suivante donnera plus de détails sur l'une des techniques importantes de description moléculaire par spectrométrie de masse, la Py-GC-MS (Picó et Barceló, 2020).

2.1.2. Pyrolyse analytique (Py-GC-MS)

La pyrolyse associée à la chromatographie en phase gazeuse avec spectrométrie de masse (Py-GC-MS), aussi appelée pyrolyse analytique, correspond à une fragmentation thermique de l'échantillon à une température comprise entre 500 et 1400 °C et en absence d'oxygène. Dans ces conditions, les macromolécules de l'échantillon sont décomposées en unités caractéristiques qui sont ensuite séparées par chromatographie en phase gazeuse et identifiées par spectrométrie de masse, le plus souvent à l'aide de bibliothèques de spectres de masse ou par la sélection d'ions caractéristiques de composés indicateurs (Picó et Barceló, 2020). La pyrolyse analytique est un outil efficace pour caractériser des composés organiques dans des matrices environnementales, pour calculer des proxies sur les propriétés du sol ou encore évaluer l'impact de divers changements (Derenne et Quénéa, 2015; Chen et al., 2020; Picó et Barceló, 2020). La pyrolyse permet notamment d'étendre le champ d'application de la GC-MS à l'analyse des macromolécules non volatiles dans les matrices. Picó et Barceló (2020) présentent la Py-GC-MS comme une technique d'analyse d'échantillons organiques avec ou sans pré-traitements permettant de l'utiliser dans de nombreux domaines. A date, il y a environ 7000 articles basés sur le mot-clé « Py-GC-MS » et ses synonymes dans les bases de données du Web of Science, avec environ 500 publications par an sur la dernière décennie (Picó et Barceló, 2020). Ceci montre bien l'importance de cette technique et son intérêt pour la caractérisation des matières organiques, que ce soit des matières organiques naturelles, des plastiques, des parfums ou encore des huiles.

La Py-GC-MS est utilisée selon deux grandes approches, une approche ciblée durant laquelle seuls quelques composés d'intérêt sont recherchés pour les quantifier ou calculer des indicateurs (Biache et al., 2017; Pipkin et al., 2021) et une approche non-ciblée où tous les composés visibles sur le pyrogramme (Figure 1.7) sont utilisés pour calculer des indicateurs mais aussi travailler sur la diversité moléculaire (Vancampenhout et al., 2009; Girona-García et al., 2019; Chen et al., 2020). Cette approche non-ciblée en Py-GC-MS est l'une des rares techniques autorisant une semi-quantification de chaque composé de la matière organique et par conséquent de s'intéresser à la notion de diversité moléculaire (Chen et al., 2021; Davenport et al., 2023).

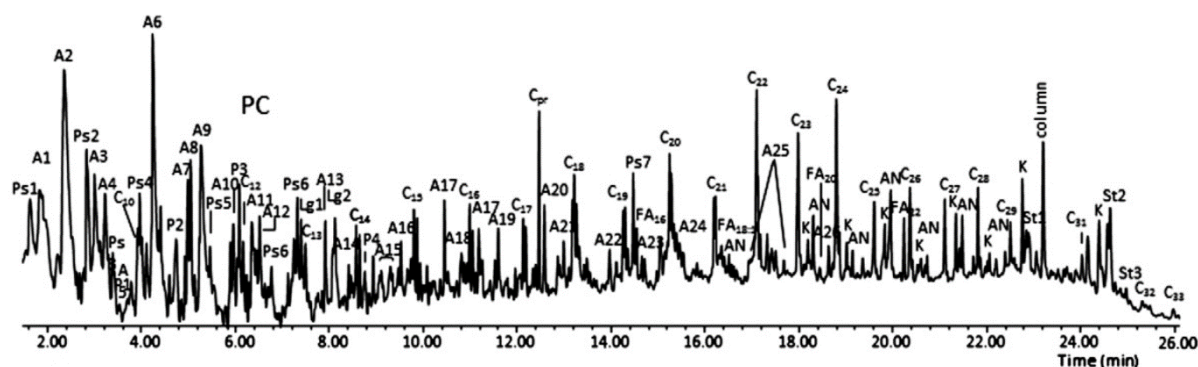


Figure 1.7 : Exemple de résultat obtenu par Py-GC-MS avec identification des principaux pics du pyrogramme d'un sol forestier (De la Rosa et al., 2012)

La pyrolyse GC-MS peut aussi être réalisée avec dérivatisation, le plus souvent l'agent dérivatisant est l'hydroxyde tetraméthylammonium (TMAH), on parle alors de THM-GC-MS ou thermochimiolyse. La dérivatisation est utilisée pour étudier plus spécifiquement certaines familles moléculaires qui sont, dans ces conditions, mieux préservées lors de la pyrolyse (lignine et composés aliphatiques) (Derenne et Quénéa, 2015).

L'avantage de la Py-GC-MS par rapport aux autres techniques de description moléculaire est que la description peut être réalisée composé par composé, même s'il existe quelques limites à cette technique. La première limite est que seule une semi-quantification des composés, par calcul des abondances relatives, est possible. Le détecteur d'un spectromètre de masse n'est pas un bon outil pour faire de la quantification (Derenne et Quénéa, 2015). Une autre limite est que cette technique fragmente les composés, il est impossible d'obtenir des détails sur leur structure initiale (Chen et Yu, 2021). Enfin, il est également important de noter que cette technique est assez complexe à interpréter et nécessite une réelle expertise (Chen et Yu, 2021).

2.1.3. Composition et diversité moléculaire des matières organiques des sols forestiers en climat tempéré

Ce paragraphe concernera des travaux utilisant la Py-GC-MS comme outil de caractérisation de la MOS en contexte forestier. Ces études se rapportent principalement à deux questions différentes. La première interroge l'impact des feux de forêt ou la persistance des marqueurs de feux de forêt dans les matières organiques du sol (González-Pérez et al., 2008; De la Rosa et al., 2012; Chen et al., 2020).

La seconde s'intéresse à l'effet des essences ou d'un changement d'essence dans les écosystèmes forestiers, que ce soit l'introduction de résineux à la place d'un peuplement de feuillus (Girona-García et al., 2019), ou bien l'implantation d'essences exotiques (Santana et al., 2015). Concernant les forêts tempérées, Brock et al. (2019) se sont intéressés aux facteurs de contrôle de la composition chimique de la matière organique du sol dans différents sites forestiers de l'ouest de l'Europe. Les résultats montrent que la composition chimique est contrôlée par le matériau parental (différence de composition en lignines entre essences plus marquée pour les sols acides) et par le type d'essence (feuillus/résineux, avec un rapport lignine S/G plus important pour les feuillus). Quant à eux, Girona-García et al. (2019) se sont intéressés à l'impact de l'introduction de pins dans une forêt de hêtres. Leurs résultats révèlent une plus grande proportion d'alcane à longues chaînes dans le sol sous hêtres par rapport au sol sous pins, indiquant une matière organique majoritairement d'origine microbienne et plus stable pour le sol sous pins. Ils ont également relevé la présence de biomarqueurs de hêtre dans le sol sous pins 100 ans après l'introduction de ceux-ci. A plus large échelle, (Vancampenhout et al., 2009) ont travaillé sur la composition moléculaire de la MOS entre différents écosystèmes et différents biomes. Pour les forêts tempérées, les résultats montrent une distinction entre feuillus et résineux avec des lignines provenant majoritairement du guaiacol (G) pour les résineux et des lignines provenant du guaiacol et du syringol (S) pour les feuillus. Toutes ces études mettent en avant l'essence forestière comme un paramètre de contrôle important de la composition moléculaire de la matière organique des sols.

La notion de diversité moléculaire des sols reste un concept émergent et il y a aujourd'hui très peu de données dans la littérature scientifique. Les quelques articles abordant cette notion sont très récents (Chen et al., 2021; Yang et al., 2022; Davenport et al., 2023; Drosos et al., 2023; Jones et al., 2023). Chen et al. (2021) ont étudié, dans une rizière en climat subtropical, l'effet de différents amendements sur la diversité moléculaire via des indices de diversité d'extraits de matières organiques du sol analysés par GC-MS. Leurs résultats ne montrent pas de réponses claires de l'amendement sur la diversité moléculaire.

Yang et al. (2022) se sont quant à eux intéressés aux facteurs de contrôle de la teneur en carbone et de sa minéralisation sur des sols de prairies tropicales alpines. Ils ont estimé la diversité moléculaire à partir de données THM-GC-MS et démontrent que cette diversité est un facteur de contrôle de la minéralisation uniquement dans les sols avec des faibles teneurs en carbone. Drosos et al. (2023) ont également travaillé sur la diversité moléculaire d'extraits de matières organiques en fonction de plusieurs conditions agronomiques. Si l'on considère la diversité moléculaire de l'ensemble des extraits, ce paramètre n'a pas mis en évidence de différence entre les conditions testées. L'article de Jones et al. (2023) constitue l'une des rares études, voire la seule, à étudier la notion de diversité moléculaire à partir des données de Py-GC-MS sans extraction ou traitement de l'échantillon au préalable. Les échantillons, provenant de dunes de sable en Australie, montrent une baisse de la diversité moléculaire avec la profondeur de sol. Cette même conclusion a été trouvée par Davenport et al. (2023) en calculant la diversité moléculaire d'extraits de matières organiques des sols analysés par LC-MS/MS provenant de différents écosystèmes aux États-Unis. Les données issues de cette étude montrent également l'absence de différence de diversité entre les forêts de résineux et les forêts de feuillus. Il y a ainsi peu d'études dans la littérature ayant abordé cette notion de diversité moléculaire de la MOS en contexte forestier.

2.2. Sensibilité à la température des matières organiques du sol

2.2.1. Comment définir la sensibilité à la température des matières organiques du sol ?

Le flux de CO₂ émis du sol (Rs) peut se décomposer en deux : la respiration autotrophe racinaire (Ra) et la respiration hétérotrophe (Rh). La sensibilité à la température des matières organiques du sol correspond à l'évolution du flux de respiration hétérotrophe en fonction de la température. Ce flux augmente avec la température selon une fonction exponentielle qui est généralement décrite par le paramètre Q₁₀. Ce paramètre est égal au facteur de multiplication du flux de CO₂ pour une augmentation de la température de 10 °C (Kirschbaum, 1995; Fierer et al., 2006; Meyer et al., 2018; Liu et al., 2019; Kan et al., 2022). Le paramètre Q₁₀ est obtenu à partir de la mesure du flux de CO₂ à différentes températures (Figure 1.8).

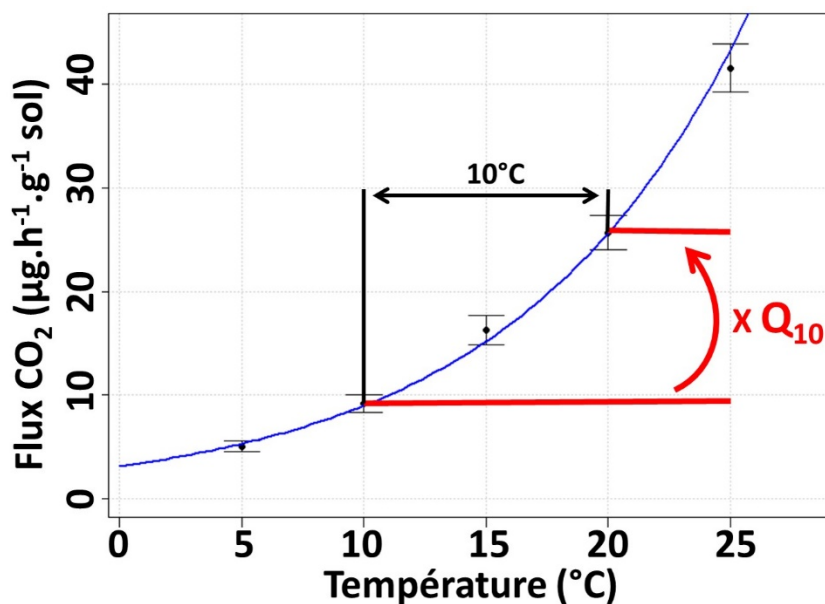


Figure 1.8 : Exemple de relation entre le flux de CO₂ et la température permettant de calculer le paramètre Q_{10}

La valeur du Q_{10} indique ainsi l'ampleur de l'augmentation du flux de CO₂. Par exemple, une valeur égale à 2 indique que les flux de CO₂ vont doubler lorsque la température augmentera de 10 °C. En connaissant la valeur du flux de CO₂ moyen d'un sol ainsi que sa valeur de Q_{10} , il est possible de simuler les émissions futures de CO₂ d'un sol en fonction des projections climatiques. Ce paramètre est d'ailleurs utilisé dans plusieurs modèles de flux de carbone globaux (CLM, CASA, CENTURY, ROTH-C) pour prédire les flux de CO₂ des sols en fonction de la température (Fierer et al., 2006; Quan et al., 2014; Meyer et al., 2018; Li et al., 2020). Généralement ces modèles utilisent une valeur fixe du paramètre Q_{10} (1,5 ou 2) à l'échelle mondiale (Fierer et al., 2006; Quan et al., 2014; Meyer et al., 2018; Li et al., 2020). Cependant, des études montrent que ce paramètre varie en fonction de nombreux facteurs : biome, type de sol et occupation, conditions d'humidité, etc. (Hamdi et al., 2013; Kan et al., 2022). Une meilleure compréhension de la sensibilité à la température des matières organiques du sol et de ces facteurs de contrôle est donc essentielle pour mieux prédire les flux de CO₂ provenant des sols dans un contexte de changement climatique (Li et al., 2020).

Pour mesurer le paramètre Q_{10} , deux grandes approches sont possibles : un calcul sur la base de données de terrain ou un calcul sur la base d'expériences au laboratoire. Sur le terrain, c'est généralement la respiration totale du sol qui est mesurée, du fait de la difficulté à séparer les flux de R_a et de R_h (Kan et al., 2022). Il est possible de calculer une valeur de Q_{10} mais celui-ci correspond le plus souvent à la sensibilité à la température des matières organiques du sol et de la biomasse végétale souterraine. De plus, les mesures de respiration des sols au terrain nécessitent le plus souvent un équipement important et onéreux, limitant la répétabilité de la mesure. A l'inverse, les analyses au laboratoire permettent de mesurer uniquement la respiration hétérotrophe, avec une bonne répétabilité, et également de contrôler les conditions analytiques (température, humidité). Il est aussi possible de réaliser des mesures dans des gammes de température et/ou d'humidité supérieures à celles observées aujourd'hui sur le terrain afin d'évaluer l'effet du changement climatique sur les émissions de CO_2 . De plus, même si au laboratoire les incubations sont généralement réalisées sur des échantillons déstructurés, il a été montré que le tamisage et le stockage des échantillons n'avait pas d'impact significatif sur l'estimation du paramètre Q_{10} (Meyer et al., 2019; Kan et al., 2022).

Qu'il s'agisse de données de terrain ou de laboratoire, il est souvent difficile de comparer les valeurs obtenues. En plus de la respiration autotrophe prise en compte dans les mesures de terrain, les données au laboratoire proviennent de protocoles parfois peu comparables. La valeur du paramètre Q_{10} est aussi dépendante de la plage de température utilisée. Il a été montré que les valeurs de Q_{10} diminuaient avec l'augmentation de température (Davidson et Janssens, 2006; Hamdi et al., 2013; Li et al., 2020). Il est ainsi difficile de comparer des données provenant d'une étude avec des incubations entre 2 et 15 °C, d'une autre étude avec des valeurs entre 10 et 35 °C. Bien que la comparaison directe des valeurs reste limitée, il est possible de confronter les conclusions ou la hiérarchie des valeurs en fonctions des conditions testées.

2.2.2. Principales méthodes de mesure du Q_{10} au laboratoire

La première chose à évoquer est qu'il n'existe pas de méthode normée, à l'échelle française ou internationale, pour caractériser la sensibilité à la température des matières organiques par la mesure du paramètre Q_{10} . Ceci implique que les mesures présentées dans les publications proviennent de protocoles différents dont les résultats ne sont pas toujours comparables (Liu et al., 2019). Toutes les estimations du Q_{10} se basent sur des mesures de flux de CO_2 à différentes températures. Il existe différentes approches méthodologiques permettant la mesure de ces flux et notamment concernant la quantification des concentrations en CO_2 . Les trois principales techniques retrouvées dans la littérature sont le piégeage du CO_2 dans une solution alcaline au cours d'une incubation (Meyer et al., 2018), l'incubation de sols avec échantillonnage de gaz et analyse de la concentration en CO_2 au cours du temps par chromatographie en phase gazeuse (Gauthier et al., 2010; Li et al., 2020), ou enfin la quantification directe de la production de CO_2 avec un analyseur de gaz à infrarouge (IRGA) (Fang et al., 2005).

Pour ce qui est des différents protocoles expérimentaux, ils sont nombreux et leur comparaison a déjà fait l'objet de publications (Chen et al., 2010; Hamdi et al., 2013; Liu et al., 2019). Dans leur méta-analyse, Hamdi et al. (2013) rapportent plus de 100 valeurs de Q_{10} obtenues à l'aide de quatre méthodes différentes. Ces valeurs proviennent à 80 % de deux approches qui sont les plus utilisées aujourd'hui (Figure 1.9).

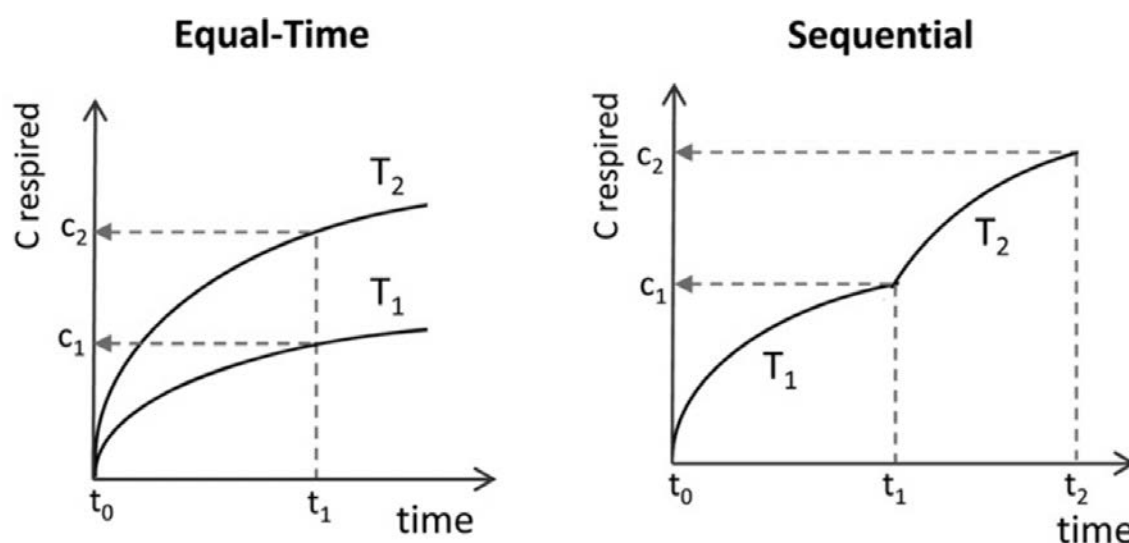


Figure 1.9 : Présentation des deux principales méthodes de mesure du paramètre Q_{10} (modifié d'après Hamdi et al., 2013)

L'une d'entre elles est la méthode dite « equal-time », basée sur des incubations à température constante où les flux de CO₂ des échantillons sont comparés après un temps d'incubation équivalent. Les échantillons sont ensuite remplacés pour effectuer la même mesure à une température différente.

La seconde méthode, dite « sequential » ou séquentielle, diffère de la première par la réalisation de l'ensemble des mesures (à toutes les températures choisies) sur les mêmes échantillons. Autrement dit, les échantillons incubés sont placés à différentes températures de manière séquentielle. Il s'agit ici de deux grands types de mesure du Q₁₀ mais chaque type de mesures comporte de nombreuses variantes. Néanmoins, dans leur méta-analyse, Hamdi et al. (2013) montrent que la différence de méthode de mesure du paramètre Q₁₀ n'impact que très peu la valeur de Q₁₀ obtenue. Liu et al. (2019) considèrent que la méthode « equal-time », appliquée sur des incubations de longue durée, sous-estime la valeur de Q₁₀. Ils considèrent que la quantité de matière organique facilement dégradable sera plus rapidement consommée à des températures élevées, entraînant une baisse des flux de CO₂ et par conséquent un Q₁₀ plus faible. De plus, si les incubations sont longues, il peut se produire un phénomène d'adaptation à la température par les microorganismes qui vont alors réduire leur activité (Liu et al., 2019). Dans la méthode séquentielle, cette adaptation à la température est limitée par le changement régulier de température. En revanche, si les paliers à chaque température sont longs et/ou nombreux il est possible, là aussi, qu'une minéralisation importante de matière organique facilement dégradable se produise au cours de l'incubation (Fierer et al., 2006; Yan et al., 2017; Liu et al., 2019). Dans ce cas, la quantité de carbone dans l'échantillon sera différente en fonction de la température de mesure, ce qui n'est conceptuellement pas correct pour calculer une valeur de Q₁₀. Le choix d'une méthode pour la mesure du Q₁₀ n'est donc pas évident et il est nécessaire d'approfondir cette question. Une comparaison plus complète de deux types de mesure sera présentée et discutée dans le chapitre 2.2 de ce manuscrit.

2.2.3. Sensibilité à la température des matières organiques des sols forestiers tempérés

De nombreuses études se sont intéressées à l'impact des principaux paramètres climatiques (température et humidité) sur le paramètre Q_{10} dans différents écosystèmes. La majorité des études semble être en accord avec une diminution du Q_{10} lorsque la température augmente (Zheng et al., 2009; Hamdi et al., 2013; Zhou et al., 2014; Meyer et al., 2018; Li et al., 2020). Concernant l'effet de la teneur en eau du sol, il n'y a pas de réponse claire (Zheng et al., 2009; Meyer et al., 2018). Différentes études semblent indiquer que la diminution de la teneur en eau augmenterait la sensibilité à la température des matières organiques du sol (Rey et al., 2005; Luan et al., 2013; Guntiñas et al., 2013).

Zhou et al. (2014) présentent des résultats plus contrastés avec les valeurs de Q_{10} les plus faibles à 60 % de la capacité au champ et des valeurs plus élevées pour des teneurs en eau plus importantes ou plus faibles. Comme nous l'avons vu précédemment, l'estimation de la sensibilité à la température des matières organiques peut être réalisée à partir de données de laboratoire ou sur le terrain. Les études menées au laboratoire présentent des résultats contrastés concernant l'impact de l'essence forestière. Meyer et al. (2018) trouvent une sensibilité à la température, à 60 % de la capacité au champ, plus importante pour les sols forestiers ($2,02 \pm 0,26$) que pour les sols agricoles ($1,79 \pm 0,29$), mais ne présentent pas de différence significative entre les forêts de feuillus ($2,08 \pm 0,25$) et de résineux ($1,94 \pm 0,26$). Dans cette étude, le principal facteur de contrôle du Q_{10} est le pH. Gauthier et al. (2010) ont mesuré le paramètre Q_{10} de différents sols forestiers provenant du Morvan et trouvent des valeurs légèrement supérieures pour un mélange de feuillus par rapport au Douglas sur le premier horizon de sol (0-5 cm) et des valeurs plus élevées pour le Douglas dans le second horizon (5-10 cm). Quan et al. (2014) observent des valeurs de Q_{10} de 1,4 à 2,3 avec les plus faibles valeurs pour le pin, les plus élevées pour le chêne et des valeurs intermédiaires pour le mélèze. Cette étude permet également de mettre en lumière que les valeurs de Q_{10} sont comparables si elles sont mesurées sur des plages de température proches. Ainsi, leurs résultats ne montrent pas de différence significative des valeurs de Q_{10} obtenues par des incubations entre 10 et 20 °C ou entre 15 et 25 °C. Aujourd'hui, les études menées au laboratoire n'indiquent pas de réponse claire de l'impact de l'essence forestière sur le paramètre Q_{10} .

Les résultats issus de données de terrain sont plus homogènes sur la question de l'impact de l'essence forestière, avec des valeurs Q_{10} généralement plus élevées pour les feuillus. C'est notamment le cas des travaux de Oulehle et al. (2016) qui rapportent une valeur moyenne de Q_{10} de 3,7 pour un sol sous épicéas et de 4,2 sous hêtres, via une base de données de trois ans d'acquisition. Zheng et al. (2009) publient également des valeurs plus faibles pour les sols sous résineux (1,99 et 2,39) que sous feuillus (2,94). Dans cette étude sur les variations du paramètre Q_{10} sur l'ensemble de la Chine (différents écosystèmes et différents climats), celui-ci semble principalement contrôlé par la teneur en carbone. Curiel Yuste et al. (2004) trouvent également des valeurs moyennes supérieures pour le chêne ($3,25 \pm 0,32$) par rapport au pin ($1,93 \pm 0,12$).

A l'inverse, Luan et al. (2013) rapportent des valeurs de 1,7 à 5,1 pour une moyenne de 3,8 pour des sols sous chênes et des valeurs supérieures de 2,3 à 6,2 (moyenne 4,3) pour des sols sous pins. Les auteurs notent une forte variabilité spatiale des données et justifient les valeurs de Q_{10} plus élevées sous pins par une humidité du sol plus importante dans ces peuplements.

Globalement, les études sur le terrain montrent des valeurs de Q_{10} plus élevées pour les feuillus que pour les résineux. En outre, certains auteurs mettent en avant une variabilité saisonnière des valeurs de Q_{10} qui pourrait changer les conclusions sur l'effet de l'essence forestière. Curiel Yuste et al. (2004) présentent des moyennes annuelles différentes entre feuillus et résineux mais ils précisent que les valeurs sont similaires à certaines saisons et concluent que le Q_{10} est fortement impacté par la respiration autotrophe racinaire et le stade phénologique de la forêt. Zheng et al. (2009) concluent eux aussi sur des valeurs de Q_{10} supérieures pour les feuillus à l'échelle d'une année entière en raison d'une activité racinaire plus importante au printemps. Ceci est cohérent avec l'étude de Janssens et Pilegaard (2003) montrant de fortes variations saisonnières (de 3 à 23) du paramètre Q_{10} pour des sols sous hêtres. En résumé, les facteurs de contrôle de la sensibilité à la température des MOS sont nombreux et leurs effets sur le Q_{10} sont contrastés.

3. Problématique et objectif de la thèse

La problématique générale de ce travail concerne la dynamique du carbone organique dans les sols forestiers tempérés face au changement climatique. Cette problématique a été abordée durant cette thèse à travers trois questions principales :

- **L'essence forestière influence-t-elle la diversité moléculaire des matières organiques du sol et sa dégradabilité ?**

- **La gestion forestière (essence et/ou pratiques) a-t-elle un impact sur la respiration des sols en contexte de changement climatique ?**

- **Quels-sont les facteurs de contrôle de la sensibilité à la température des matières organiques des sols forestiers ?**

Chapitre 2

Site d'étude et méthodologies

Ce second chapitre est scindé en deux parties. Dans la première sont présentés : le site d'étude, l'échantillonnage des sols, ainsi que les deux principales méthodes analytiques développées et appliquées au cours de ces travaux de thèse. La deuxième partie de ce chapitre correspond à un article de comparaison des deux principales méthodes de mesure de la sensibilité à la température (Q_{10}), comme évoqué dans l'état de l'art. Cette étude a été soumise comme article méthodologique à la revue European Journal of Soil Science.

Chapitre 2.1

Présentation du site d'étude et des principales méthodes mises en œuvre

Les différentes études constituant ce manuscrit ont principalement été menées dans le Parc Naturel Régional (PNR) du Morvan. Ce territoire de moyenne montagne particulièrement en proie au changement climatique, avec des effets plus marqués que sur les zones de plaine aux alentours (Castel et al., 2019), couvert pour moitié de forêt (Beck et al., 2021), constitue une zone d'étude privilégiée pour s'intéresser au devenir des sols forestiers.

1. Présentation du site d'étude

Le mont Beuvray est un massif forestier de 958 ha situé au sud du Parc Naturel Régional (PNR) du Morvan (Figure 2.1.1). Il se situe à la limite entre les départements de la Nièvre et de la Saône-et-Loire et fait partie de trois communes (Glux-en-Glenne, Larochemillay et Saint-Léger-sous-Beuvray). Il appartient pour partie au PNR du Morvan et pour partie à l'état, et il est géré par l'établissement public de coopération culturelle Bibracte. Depuis 2007, cet établissement est à l'origine, avec ses partenaires, de la labellisation « Grand site de France » d'une zone importante (42 000 hectares) autour du mont Beuvray incluant le mont Préneley et le Haut-Folin, sous le nom de « Bibracte – Morvan des Sommets, Haut-Folin – Préneley – Beuvray ».

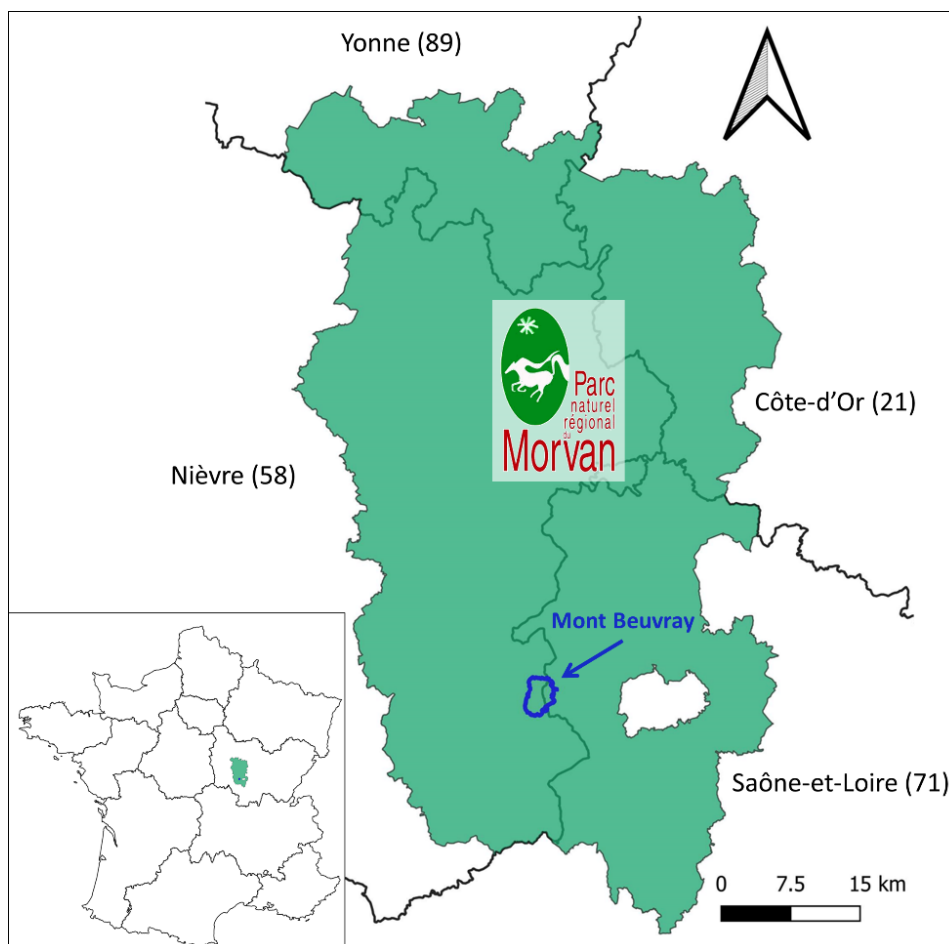


Figure 2.1.1 : Carte de localisation du mont Beuvray en Bourgogne

Avec un sommet culminant à 821 m, le mont Beuvray est l'un des monts les plus élevés du Morvan. Il est principalement connu pour son site archéologique qui se situe au sommet, l'oppidum de Bibracte. Cet oppidum fût la capitale des Eduens, un peuple gaulois de plus de 5 000 habitants, et c'est à cet endroit que Vercingétorix a été nommé à la tête de la coalition gauloise en 52 av. J.-C. (Bibracte, 2024). Bien plus tard, sur le mont Beuvray, comme dans beaucoup d'autres secteurs du Morvan, l'exploitation de la forêt devient importante pour alimenter Paris en bois de chauffage. Cette activité durera de 1547 à 1927 et diminuera fortement la surface boisée du Morvan estimée à seulement 20 % de la surface totale à la fin du XIX^e siècle contre près de 50 % aujourd'hui (Marage, 2020). Après la Seconde Guerre mondiale, le Fonds forestier national est créé pour rendre la France plus autonome en pâte à papier, bois d'industrie et bois résineux. C'est à ce moment que de grandes surfaces du Morvan sont plantées avec différentes essences de résineux (sapins, épicéa, douglas) (Marage, 2020), menant aujourd'hui à une surface forestière occupée à 45 % par des résineux.

Très récemment, la forêt du Morvan et notamment du mont Beuvray a été impactée par le scolyte de l'épicéa (*Ips typographus*), un insecte cambioophage qui provoque le dépérissement des peuplements d'épicéa. Sur le mont Beuvray, des coupes sanitaires ont dû être réalisées sur l'ensemble des peuplements d'épicéa (~100 ha) au cours des cinq dernières années. Ces surfaces sont maintenant en grande partie replantées avec un mélange d'essences selon un plan de gestion proposé par l'Office National des Forêts (ONF).

Aujourd'hui, sur le mont Beuvray, les peuplements feuillus à dominance de hêtre occupent environ 450 ha, les peuplements de douglas environ 300 ha et les sapins pectinés environ 75 ha (Figure 2.1.2).

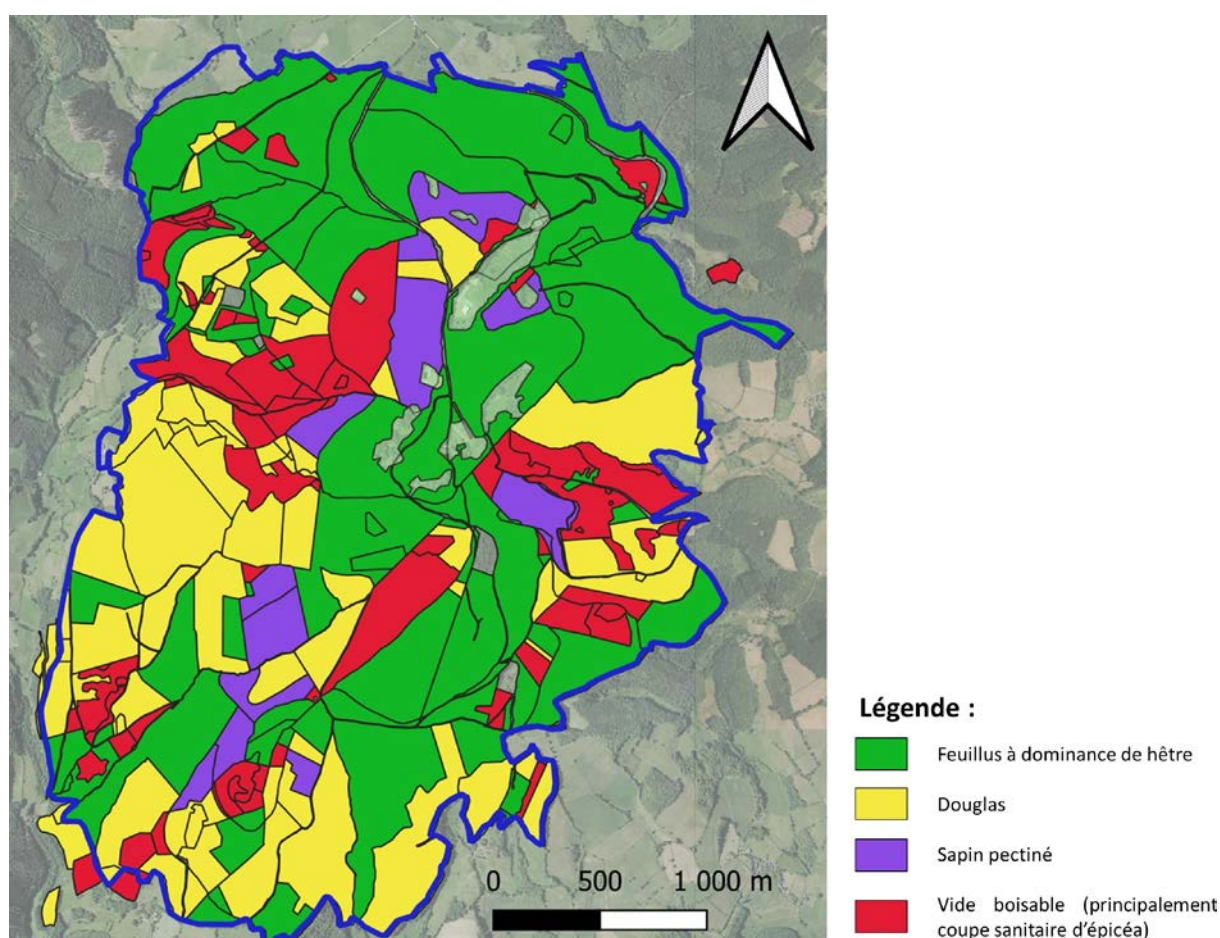


Figure 2.1.2 : Carte des peuplements forestiers du mont Beuvray en 2024 (données issues du PEI-AGRI)

Les objectifs de gestion sont d'irrégulariser les peuplements de hêtre et de transformer les peuplements résineux en futaie irrégulière mixte feuillus - résineux. A noter également que 96 % de la surface du mont Beuvray est concernée par un site Natura 2000 et la totalité par une ZNIEFF (Zone naturelle d'intérêt écologique, faunistique et floristique) de type I et II.

Depuis 2021, dans le cadre d'un projet PEI-AGRI, le mont Beuvray accueille un « Laboratoire d'expérimentation forestière », une initiative de Bibracte-Grand Site de France, avec l'appui du PNR du Morvan et de l'ONF. Ce projet s'attache à répondre au défi de l'adaptation des socio-écosystèmes forestiers au changement climatique et à la mise en œuvre d'une sylviculture durable, acceptable du point de vue sociétal et environnemental. Il vise à la mise en place d'une approche expérimentale pluridisciplinaire autour des thématiques : sol, eau, peuplement forestier et aux interactions entre ces compartiments. Ce projet a également pour objet la prise en compte et l'implication de la société civile dans les décisions de gestion forestière, via une large concertation autour d'objectifs concrets concernant l'avenir de ce massif forestier emblématique du Morvan. Aujourd'hui ce projet regroupe un noyau de huit partenaires, dont le laboratoire Biogéosciences de l'université de Bourgogne, et cette thèse fait pleinement partie de ce projet.

1.1. Contexte climatique

D'après la typologie climatique du territoire français (Joly et al., 2010), le mont Beuvray se trouve dans un climat de montagne se caractérisant par un nombre de jours et un cumul de précipitations élevés, des températures froides et une variabilité interannuelle du climat très importante. La Figure 2.1.3 présente le diagramme ombrothermique correspondant au site d'étude. Il est construit avec les températures moyennes et les précipitations journalières de 1951 à 2005.

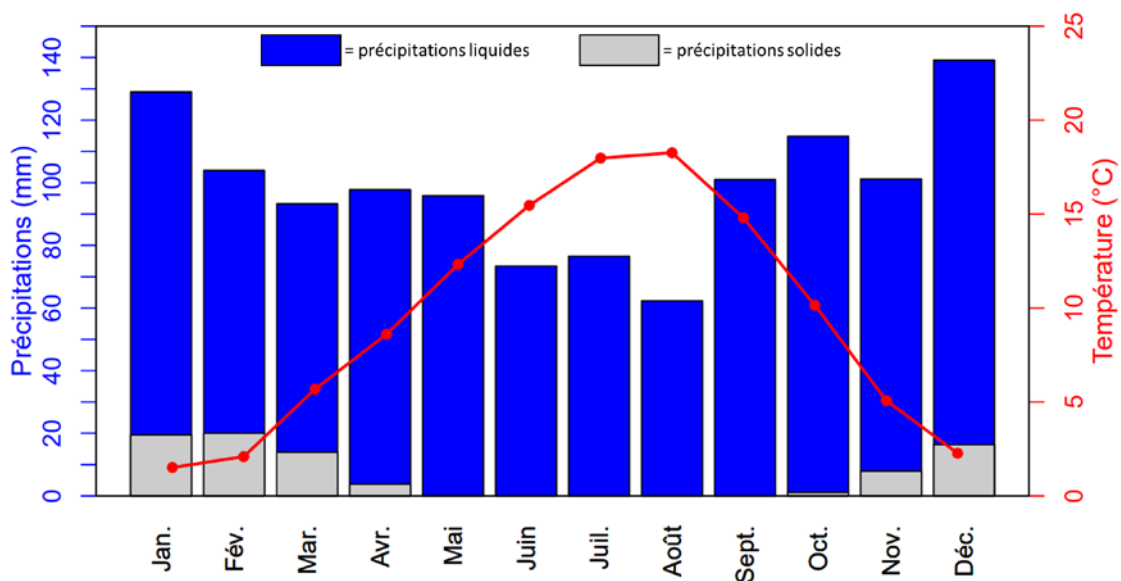


Figure 2.1.3 : Diagramme ombrothermique correspondant au point de grille (8 km x 8 km) du mont Beuvray (DRIAS, modèle ALADIN, moyenne de 1951 à 2005)

Le mont Beuvray enregistre, en moyenne annuelle, une température de 9,5 °C, 1 188 mm de précipitation, et 83 mm de neige. Le mois le plus chaud est août avec une température moyenne de 18,3 °C et le mois le plus froid est janvier avec une moyenne de 1,5 °C. Pour les précipitations, décembre est le mois le plus pluvieux (139 mm) et août le plus sec (62 mm). Cette zone ne connaît pas de période sèche, les précipitations étant réparties tout au long de l'année.

1.2. Contexte géologique

Le massif du Morvan fait partie de la chaîne hercynienne et correspond au prolongement nord du Massif central. Il est majoritairement constitué de roches volcaniques et de quelques roches sédimentaires. D'après la carte géologique (Figure 2.1.4), le mont Beuvray est principalement composé de tufs et d'ignimbrites rhyolitiques à dacitiques. Plus largement, les roches volcaniques sont présentes sur presque toute la surface du mont Beuvray. La carte géologique (Delfour et al., 1991) indique la présence d'unités sédimentaires à l'est du massif (siltite, grès et conglomérats). Cependant, des travaux de relevés géologiques menés sur le mont Beuvray par Gradeler et Delencre (2017) indiquent la présence de roches volcaniques dans cette même partie est du mont Beuvray. Le substratum géologique apparaît donc homogène sur l'ensemble du site.

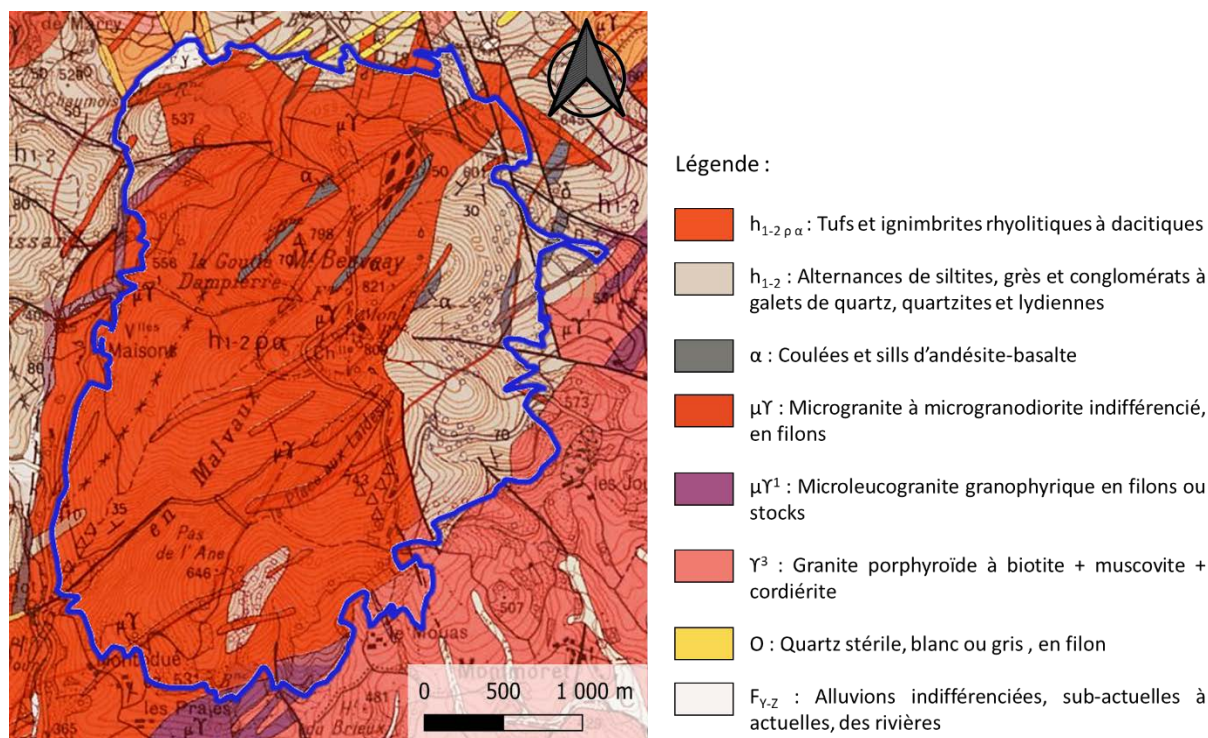


Figure 2.1.4 : Carte géologique du mont Beuvray (1/50 000) (Delfour et al., 1991)

1.3. Contexte pédologique

D'un point de vue pédologique, sur la base du référentiel régional pédologique de Bourgogne (Laroche, 2005), le mont Beuvray apparaît presque exclusivement concerné par deux unités cartographiques de sol (UCS). Il s'agit de l'UCS n°94 de la Nièvre et de l'UCS n°10 de la Saône-et-Loire (Figure 2.1.5). Ces deux UCS ont le même nom, à savoir « Fortes pentes du Haut Morvan sur complexe volcano sédimentaire sous couvert forestier ». Les deux UCS présentent également les deux mêmes unités typologiques de sol (UTS) possibles, les UTS n°19 et 20 pour la Saône-et-Loire et les UTS n°202 et 203 pour la Nièvre. Il apparaît que la différence de notation des UCS est seulement administrative et que le mont Beuvray présente une couverture pédologique homogène composée de 2 UTS possibles. La première UTS correspond à un Alocrisol humique et la seconde à un Alocrisol humifère. D'après les observations de terrain, notamment lors de l'échantillonnage, le mont Beuvray se caractérise majoritairement par des Alocrisols humiques avec une charge en éléments grossiers importante et une teneur en matière organique élevée en surface. Selon la classification internationale WRB (IUSS Working Group WRB, 2022), les sols du mont Beuvray sont majoritairement de type Cambic Umbrisol.

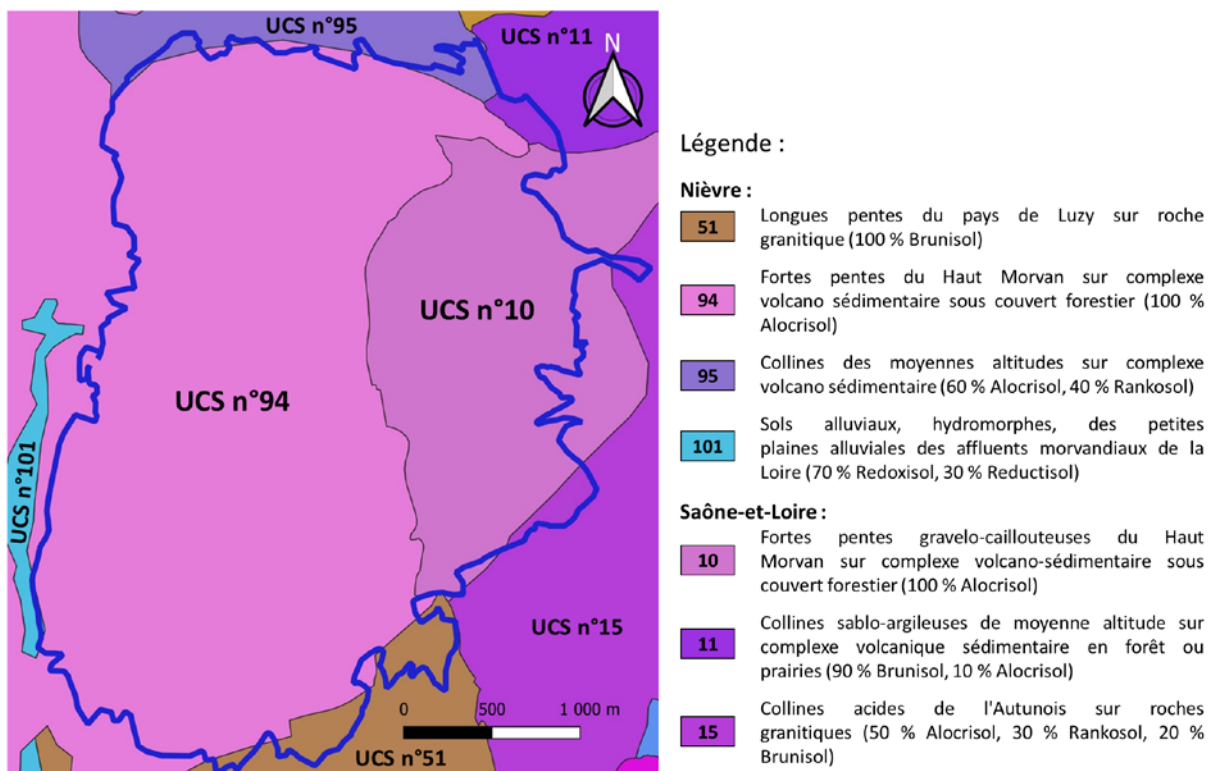


Figure 2.1.5 : Carte pédologique du mont Beuvray (1/250 000) (Laroche, 2005)

2. Echantillonnage

La carte d'échantillonnage (Figure 2.1.6) a été développée dans le but de comparer les quatre grands types de forêts présents sur le mont Beuvray, à savoir du hêtre mélangé, d'anciennes parcelles d'épicéa (coupes sanitaires entre 2017 et 2021), du Douglas et du sapin pectiné.

Au moment de construire cette carte, les derniers peuplements d'épicéa venaient d'être coupés et il a été choisi de conserver les parcelles d'épicéa dans l'échantillonnage en considérant que la signature de cette essence resterait majoritaire dans la composition de la matière organique des sols prélevés. La géologie et la pédologie étant considérées comme homogènes, le plan d'échantillonnage s'est basé sur les variations topographiques, importantes sur le mont Beuvray. Ainsi, les points d'échantillonnage ont été choisis pour représenter au mieux, pour chacune des essences forestières, la gamme de pente et d'altitude du mont Beuvray (Figure 2.1.7), tout en ayant un même nombre d'échantillons (12) par essence. Les sapins pectinés étant inexistant à faible altitude sur le mont Beuvray, aucun point d'échantillonnage représente cette situation.

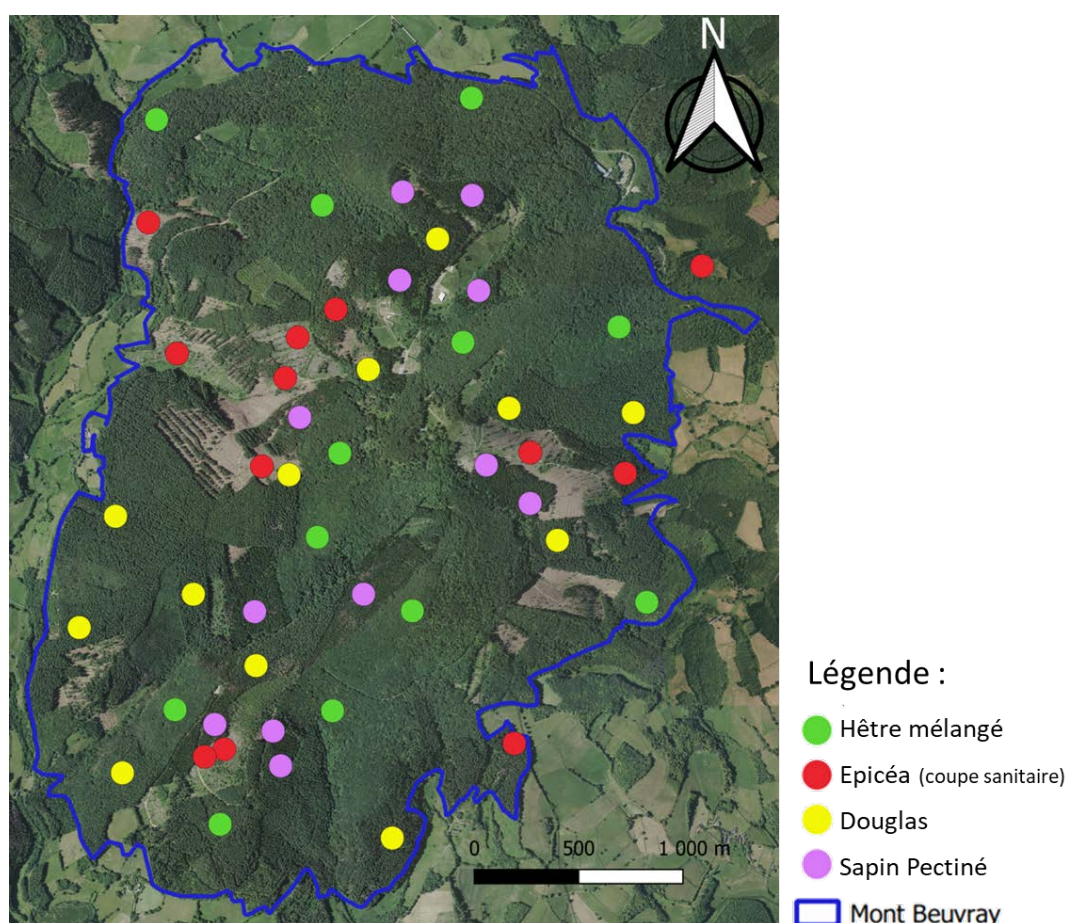


Figure 2.1.6 : Carte d'échantillonnage du mont Beuvray

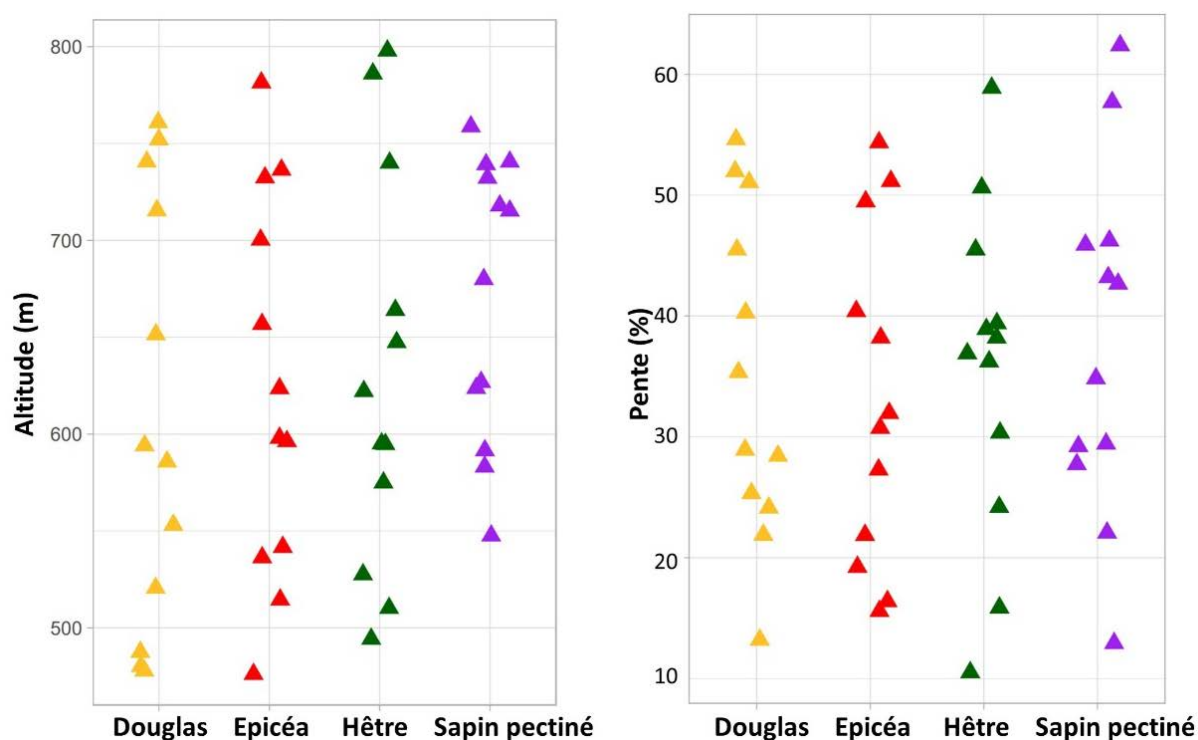


Figure 2.1.7 : Valeurs de pente et d'altitude pour chaque point d'échantillonnage

L'échantillonnage a été réalisé en mai 2022 selon un protocole présenté en annexe 1. Ce protocole a été établi afin d'assurer la reproductibilité entre les différentes équipes d'échantillonnage. La première étape était de prendre des photos (Figure 2.1.8) du peuplement, de la végétation de sous-bois ainsi que de la litière avant le prélèvement. Ensuite, pour chaque point, un échantillon composite a été constitué sur la base de plusieurs prélèvements des 20 premiers centimètres de sol. Avant chaque prise, la litière a été retirée pour ne prendre que le sol minéral. Les échantillonnages ont été réalisés avec une tarière ou à la pelle quand la charge en éléments grossiers était trop importante. Le nombre de prélèvements pour constituer le composite était à la discrétion de l'équipe d'échantillonnage, notamment en fonction du mode de prélèvement utilisé. L'objectif était d'obtenir au minimum 2 kg de sol tamisé à 5 mm, le tamisage étant effectué sur le terrain et la masse de refus de tamis pesée. Les échantillons ont ensuite été ramenés au laboratoire pour effectuer le tamisage à 2 mm puis un séchage à l'air libre.

Ces échantillons ont par la suite été utilisés pour la caractérisation physico-chimique des sols (pH, %Corg, %Ntot, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, WEOC) mais aussi pour les analyses moléculaires Py-GC-MS et la sensibilité à la température (Q_{10}). Les mesures de densité apparente ont été effectuées en septembre 2023 par excavation circulaire du sol sur 16 cm de diamètre et 20 cm de profondeur selon la méthode au sable du protocole RMQS (Réseau de Mesures de la Qualité des Sols) (Jolivet et al., 2018).

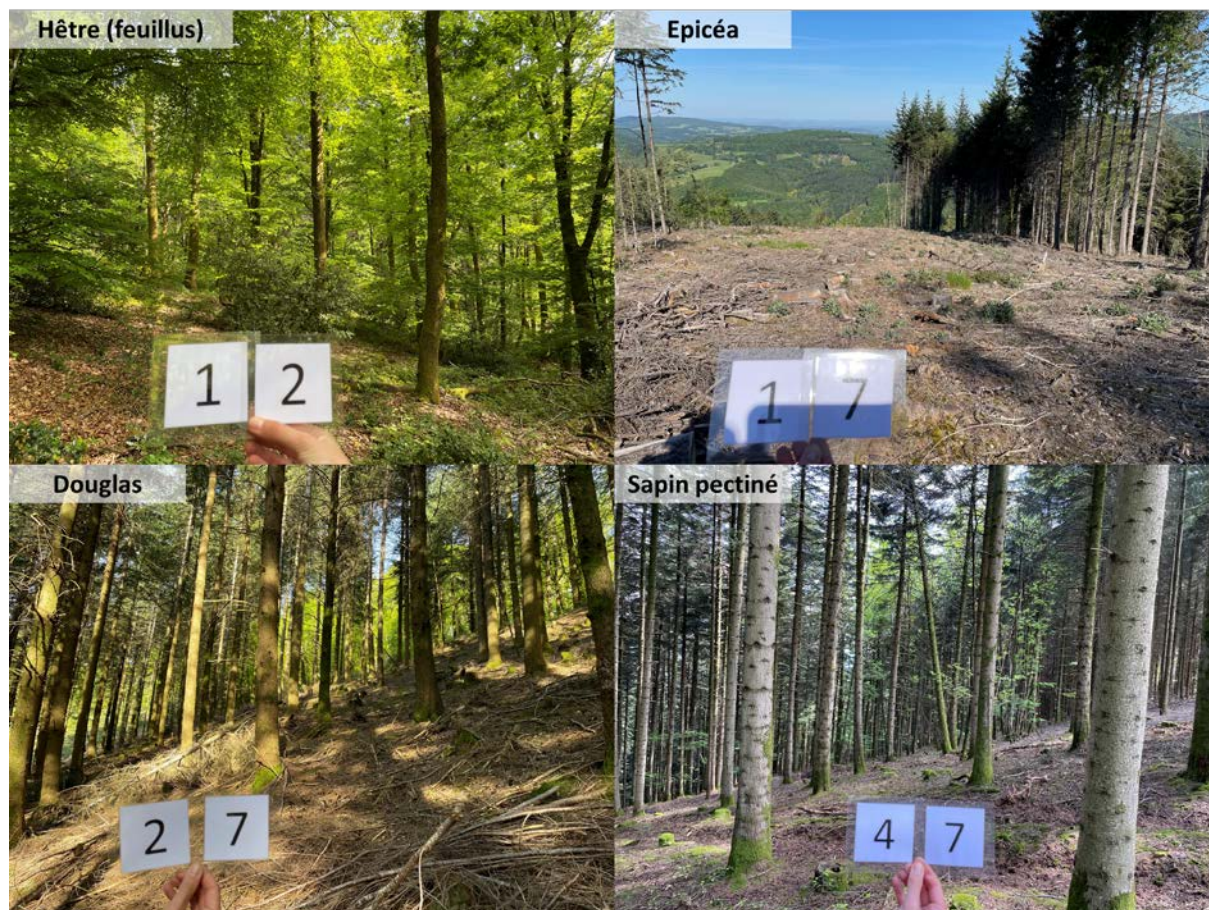


Figure 2.1.8 : Exemples de photos prises lors de l'échantillonnage pour chaque type de peuplement

3. Acquisition et traitement de la donnée moléculaire par Py-GC-MS

La diversité moléculaire des matières organiques des sols prélevés a été abordée à partir d'analyses par Py-GC-MS. Chaque échantillon de sol a été microbroyé et séché à 40 °C avant analyse. Sur la base des teneurs en carbone organique du sol, la prise d'essai a été ajustée à un équivalent de 200 µg de carbone organique. Les capsules de pyrolyse (Eco-Cup LF, Frontier Lab) ont ensuite été analysées à l'aide d'un pyrolyseur (Py-3030D, FrontierLab) équipé d'un passeur automatique (AS-1020E, FrontierLab) et couplé à un système GC-MS (7890B/5977B, Agilent Technologies). La pyrolyse a été réalisée à 500 °C et la séparation effectuée sur une colonne capillaire métallique (Ultra Alloy UA-5 MS/HT ; 30 m de long, 0,25 mm de diamètre, 0,25 µm d'épaisseur de film ; FrontierLab). La chromatographie débute à 50 °C pendant 3 min puis la température est augmentée jusqu'à 320 °C à 10 °C.min⁻¹ et maintenue pendant 8 min. Le gaz vecteur est de l'hélium à 1 ml.min⁻¹ avec un split ratio de 1:30 au niveau de l'injecteur. La température d'entrée du GC et la température de l'interface GC-MS sont restées constantes tout au long du cycle, à 300 °C et 280 °C respectivement. La détection MS a été réalisée entre les masses 45 et 500 (m/z), avec une énergie d'ionisation de 70 eV, une température de 230 °C pour la source et 150 °C pour le détecteur. Des tests préliminaires ont montré que la répétabilité de cette méthode était bonne, l'ensemble des échantillons a été analysé en Py-GC-MS sans répliques. Un exemple de pyrogramme avec l'identification de quelques composés est présenté en Figure 2.1.9.

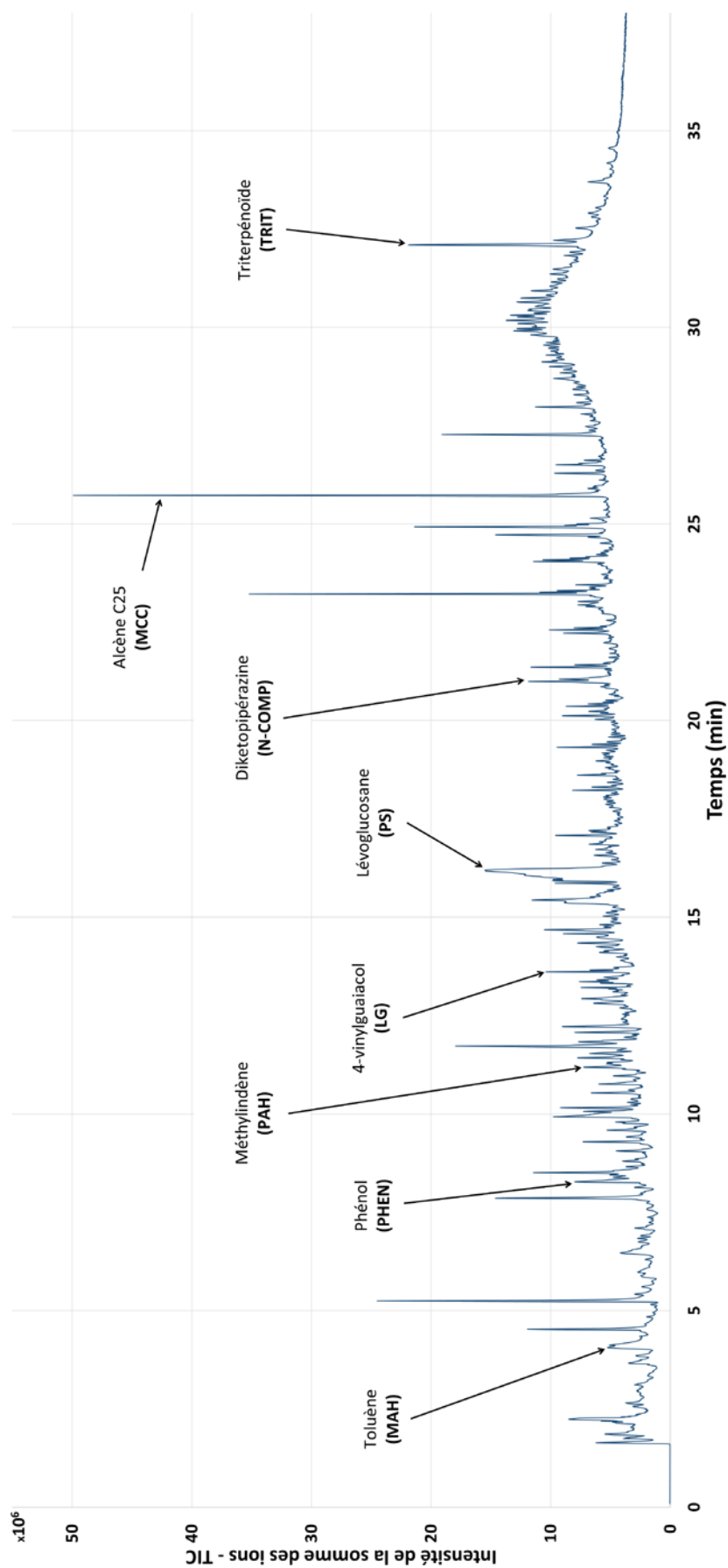


Figure 2.1.9 : Pyrogramme de l'échantillon S001 avec identification de quelques composés

Le traitement des données a été réalisé en deux étapes : (i) identification des composés présents dans l'ensemble des échantillons, (ii) analyse semi-quantitative. Ce travail s'est fait en collaboration avec Joeri Kaal (Pyrolyscience, ICA-CSIC, Madrid), spécialiste de l'analyse moléculaire par Py-GC-MS. Pour la première étape, le logiciel Agilent MassHunter Qualitative Analysis a été utilisé pour observer le pyrogramme et caractériser les pics. Tous les pics significatifs ont été listés suivant plusieurs paramètres : leur temps de rétention, l'ion majoritaire (m/z), l'ion moléculaire (si disponible) et les valeurs m/z d'un ou deux autres ions importants ou caractéristiques. Le nom du composé, déterminé à l'aide de la base NIST17, ainsi que sa famille moléculaire ont également été ajoutés. Cette liste créée a été appliquée à l'ensemble des pyrogrammes et les éventuels nouveaux pics détectés y ont été ajoutés. La deuxième étape a mobilisé le logiciel Agilent MassHunter Quantitative Analysis. La quantification a été faite sur l'ensemble des échantillons en calculant l'aire sous le pic de chaque composé préalablement identifié. Cette quantification est réalisée sur le signal de l'ion majoritaire (EIC) et non sur la somme des ions (TIC) du pyrogramme. En prenant l'exemple du guaiacol ($RT = 10,158$ min), à partir du programme (Figure 2.1.10, signal TIC en noir), l'ion majoritaire m/z 109 est extrait (Figure 2.1.10, signal EIC en rouge) et utilisé pour l'analyse semi-quantitative.

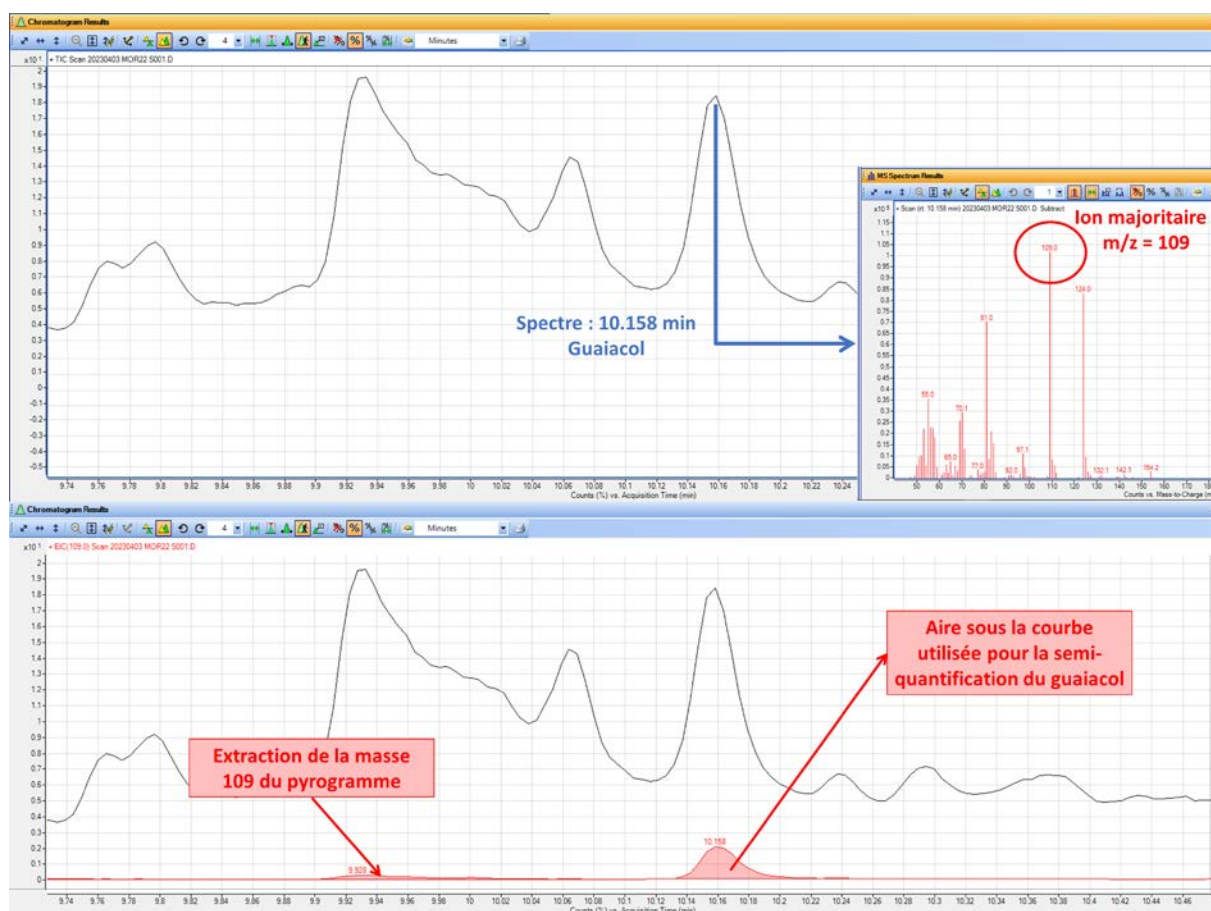


Figure 2.1.10 : Exemple de la démarche mise en œuvre pour l'identification et la quantification d'un composé, exemple du guaiacol

Pour tous les échantillons, une vérification manuelle de l'intégration est réalisée pour s'assurer qu'il s'agisse du bon composé (pics proches ou co-élution) et que les bornes de début et de fin d'intégration sont homogènes entre les échantillons. Les aires de chaque pic ont été calculées et divisées par la somme des aires de tous les pics identifiés de l'échantillon (100 %) afin d'obtenir une base de données semi-quantitatives. C'est cette base qui a été utilisée par la suite pour évaluer la diversité moléculaire des matières organiques du sol des différentes essences forestières.

4. Sensibilité à la température des matières organiques du sol et développement méthodologique

La sensibilité à la température des matières organiques du sol a été estimée par la mesure du paramètre Q_{10} . Un protocole spécifique a été établi au laboratoire afin d'obtenir une bonne reproductibilité et comparabilité. Un respiromètre multiposition Respicond X (Nordgren Innovations AB), initialement conçu pour des incubations longue durée (mois, années), a été utilisé pour ces mesures. Le développement méthodologique s'est appuyé sur différentes publications (Chen et al., 2010; Hamdi et al., 2013; Liu et al., 2019), en particulier sur l'étude de Meyer et al. (2018) dans laquelle le paramètre Q_{10} est mesuré à l'aide d'un Respicond VIII.

La première étape de développement a été réalisée sur deux échantillons de sols forestiers différents, l'un prélevé sous feuillus et l'autre sous résineux. Ces tests ont permis de définir la durée de préincubation et l'incidence de la préparation de l'échantillon avant préincubation. Pour la durée de préincubation, les tests ont montré que la variabilité entre les répliques était faible et stable à partir de 5 jours. Il a été décidé de retenir un temps de préincubation de 7 jours pour les mesures de Q_{10} , cette valeur étant déjà utilisée dans d'autres études (Li et al., 2020; Kan et al., 2022; Pan et al., 2022). Pour la préparation de l'échantillon avant préincubation, trois modalités ont été testées : (i) un mélange sol congelé + eau + inoculum, (ii) un mélange sol sec + eau + inoculum et (iii) un mélange sol sec + eau. Pour toutes les modalités, la quantité d'eau apportée (inoculum compris) correspondait à 60 % de la capacité au champ, valeur couramment utilisée dans la littérature (Marschner et al., 2008; Yan et al., 2017; Wang et al., 2018; Liu et al., 2019; Li et al., 2020). Pour les modalités avec inoculation, deux millilitres d'inoculum ont été apportés pour enrichir le sol en microorganismes. Cet inoculum « maison » est produit par agitation pendant quelques minutes de la terre d'un pot de fleurs avec de l'eau ultra pure, puis filtration à 2 μm . Ces trois conditions ont été préparées, préincubées puis mesurées dans le Respicond X à différentes températures (15, 20 et 25 °C) pour calculer un Q_{10} . Les résultats (Figure 2.1.11) ont montré que les sols préalablement congelés présentaient des flux de CO_2 faibles et très similaires entre les deux échantillons. Cette condition n'a pas été retenue. Pour les sols séchés puis ré-humectés avec ou sans inoculation, les résultats pour un même sol apparaissent proches, en flux de CO_2 ou en valeur de Q_{10} . Une différence entre les deux sols est aussi observable.

La condition sans inoculation a été retenue, s'agissant de la plus répétable des deux. Il serait par ailleurs difficile de s'assurer de l'homogénéité de la solution d'inoculation appliquée pendant toute la durée de l'expérience.

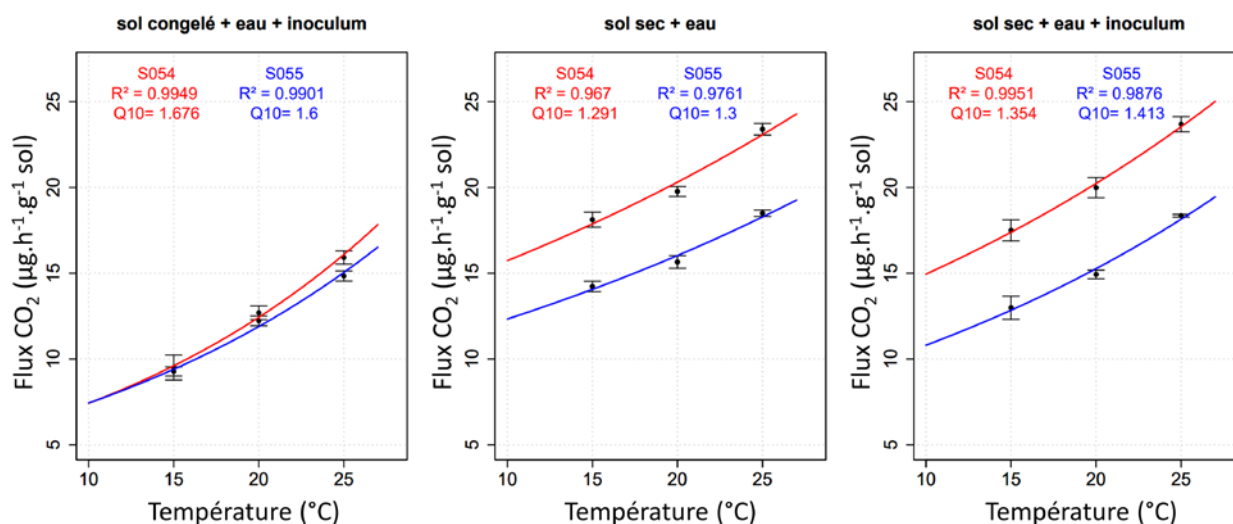


Figure 2.1.11 : Résultats des tests de préparation des échantillons avant préincubation

Le Respicond X (A. Nordgren Innovations AB, Suède) (Figure 2.1.12) mesure les émissions de CO₂ d'un échantillon par piégeage du CO₂ dans une solution d'hydroxyde de potassium (0.6 M) et par analyse de la conductance de cette solution toutes les 20 minutes. La conversion en flux (mg CO₂.h⁻¹) est réalisée en divisant la quantité de CO₂ piégé entre deux mesures par le temps (20 minutes). La mesure de la conductance est réalisée grâce à deux électrodes en platine placées dans la solution d'hydroxyde de potassium. Les mesures ont été réalisées de 5 °C à 25 °C tous les 5 °C de manière à couvrir la gamme de température que les sols peuvent connaître au terrain. Pour effectuer ces mesures à différentes températures deux méthodes existent (cf. chapitre précédent), la méthode séquentielle et la méthode « equal-time ». Une comparaison expérimentale entre ces deux méthodes est présentée dans le chapitre 2.2 de ce manuscrit.

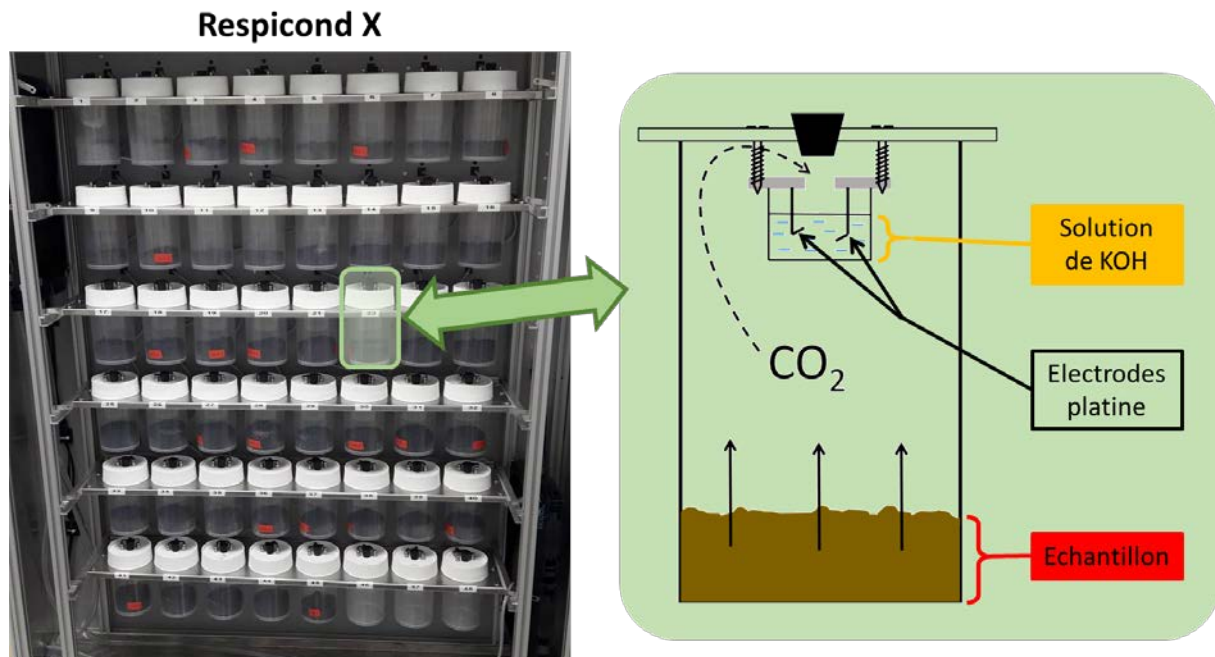


Figure 2.1.12 : Présentation et principe de mesure du Respicond X

Les mesures à une température donnée durent 22 heures, ce qui permet dans les 2 heures restantes chaque jour de changer la solution de KOH, ainsi que l'échantillon si la méthode equal-time est appliquée. Pendant les 22 heures d'acquisition, le flux de CO_2 est mesuré toutes les 20 minutes pour chaque échantillon incubé (67 mesures par pot d'incubation - 48 pots en même temps), avec 4 répliques par sol. Les données générées sont traitées sur la base de la proposition de Meyer et al. (2018). Les 10 premières heures de mesures (30 mesures) sont considérées comme un temps de stabilisation de l'incubateur et de l'activité des microorganismes et ne sont pas conservées pour le calcul du flux (Figure 2.1.13). Seules les valeurs des 12 heures suivantes (37 mesures) sont utilisées pour déterminer le flux moyen (37 mesures x 4 répliques, soit 148 valeurs moyennées). La valeur de conductance initiale est prise 4 heures après le début des mesures. En effet, avant ces 4 heures, l'évolution de la conductance est en partie liée à l'évolution de la température dans l'appareil et en particulier de la solution, et non uniquement à la production de CO_2 des microorganismes. Une fois que les valeurs moyennes et écarts-types de flux ont été obtenues pour chaque échantillon à chaque température, celles-ci ont été traitées avec le logiciel R afin de calculer les valeurs de Q_{10} et de tracer les courbes exponentielles représentant l'augmentation du flux de CO_2 en fonction de la température (Figure 1.8).

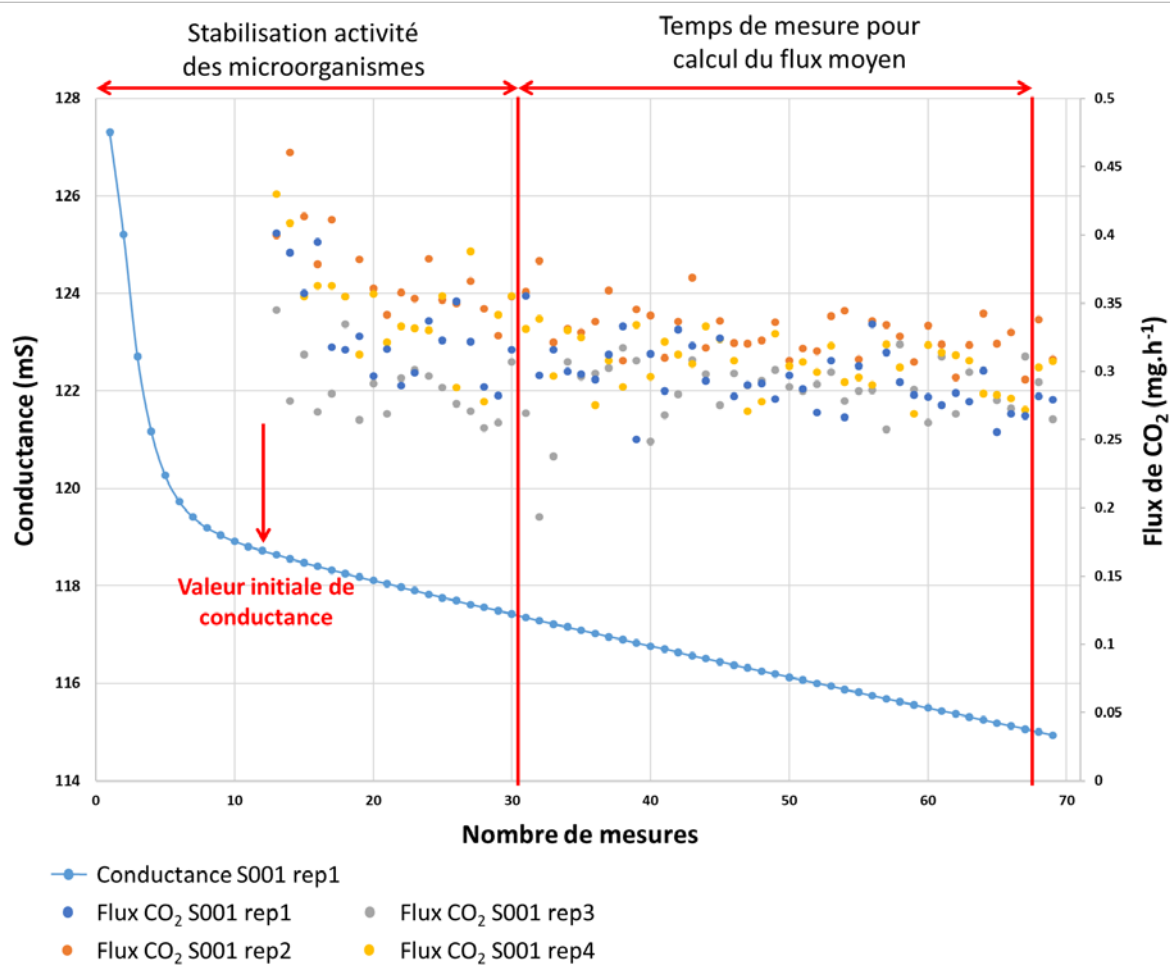


Figure 2.1.13 : Schéma explicatif des différentes phases de mesures pour le traitement des données de flux de CO₂ obtenues avec le Respicond X, exemple de l'échantillon S001

Chapitre 2.2

Une méthode rapide, répétable et reproductible pour estimer la sensibilité à la température de la matière organique du sol (Q_{10})

–

A rapid, repeatable and reproducible method for estimating the temperature sensitivity of soil organic matter (Q_{10})

(Article soumis à European Journal of Soil Science)

Clément Bonnefoy-Claudet^a, Mathieu Thevenot^a, Jean Lévêque^a, Olivier Mathieu^a

^aBiogéosciences, UMR 6282 CNRS, Université de Bourgogne, 6 boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France

Abstract

The carbon flux from the degradation of soil organic matter is significant and could increase with climate change, with potential a retroactive effect. The evolution of CO₂ fluxes from soils as a function of temperature increase can be approximated by the parameter Q₁₀. This parameter corresponds to the multiplication factor of CO₂ fluxes for a 10 °C temperature increase. Q₁₀ is a key parameter for estimating climate change effects on soil carbon fluxes and is used in many global carbon models, often as fixed values, although it appears to vary widely among ecosystems. However, data currently available in the literature are difficult to compare, as they are based on different approaches and analytical protocols. In this study, the two most commonly used laboratory methods (equal-time and sequential) were compared using a respirometer (Respicond X). The results for both methods, based on different soils, show that the values obtained are in agreement with the literature. The equal-time method provides a better exponential adjustment to calculate Q₁₀ values and reduces the potential bias associated with decreasing nutrient availability with the sequential method. For future studies of temperature sensitivity in the laboratory, we recommend the adoption of the equal-time method following the protocol presented here. This work used a Respicond X, but can be adapted to other respirometers or CO₂ monitoring instruments. Our recommendation is to keep the main elements of the method: a pre-incubation period, a high measurement frequency and an incubation time not longer than 24 hours per temperature and sample.

Keywords

Analytical protocol, climate change, respirometer, soil organic carbon, soil respiration, temperature effect

1. Introduction

The CO₂ emissions from terrestrial ecosystems to the atmosphere constitute the largest continental carbon flux (~111 Pg C y⁻¹; IPCC, 2021). In this flux, heterotrophic soil respiration (i.e. the degradation of organic matter) accounts for around ~50 Pg C y⁻¹ (He et al., 2022). The ongoing increase in temperature could enhance the degradation of organic matter by microorganisms and increase soil respiration (Hamdi et al., 2013; Yang et al., 2023), which could lead to a positive retroaction on climate change (Kan et al., 2022). It is well attested that soil respiration increases with temperature according to an exponential function commonly represented by the parameter Q₁₀, which describes the temperature sensitivity of soil organic matter (Kirschbaum, 1995; Davidson and Janssens, 2006; Fierer et al., 2006; Meyer et al., 2018; Liu et al., 2019; Kan et al., 2022). The Q₁₀ value is defined as the multiplication factor of carbon dioxide (CO₂) emitted by soils when the temperature rises of 10 °C. This parameter is notably used in global carbon flux models (CLM, CASA, CENTURY, ROTH-C...), but with fixed values (Fierer et al., 2006; Quan et al., 2014; Meyer et al., 2018). However, it is well documented that this parameter varies according to many factors (biome, land cover, soil type, etc), underlining the importance of a better understanding of Q₁₀ variations around the world (Hamdi et al., 2013; Kan et al., 2022).

The Q₁₀ parameter can be measured under field conditions, but most measurements are done in the laboratory, notably due to the difficulty of separating heterotrophic respiration from autotrophic respiration in the field (Kan et al., 2022). Field studies require more equipment, long-term measurements and often a limited number of replicates, which can lead to more heterogeneous results that are difficult to compare from one site to another. Laboratory experiments, although less representative of field variability, allow CO₂ fluxes to be measured under controlled conditions at higher temperatures than in the field to evaluate different temperature scenarios. However, even in the laboratory, it is not easy to compare Q₁₀ values from one experiment to another (Liu et al., 2019), as there is no standardized method. All methods measure CO₂ fluxes at different temperatures, but the measurement of concentrations varies, ranging from trapping in an alkali solution (Meyer et al., 2018), gas sampling and GC analysis (Gauthier et al., 2010), or direct IR analysis (Fang et al., 2005). The comparison of methods for measuring the Q₁₀ parameter has already been the subject of publications (Chen et al., 2010; Hamdi et al., 2013; Liu et al., 2019).

These publications generally group protocols according to similarities and draw conclusions for each group. This is a good overall approach, but it masks the specificities between analytical equipment and protocols. In a meta-analysis, Hamdi et al. (2013) compiled over one hundred Q_{10} values obtained using four different methods. Eighty percent of these values are derived from the two methods most widely used today. One, “equal-time”, is based on incubations at constant temperature, where the CO_2 fluxes of samples are compared after an equal incubation time. Soil samples are then changed to repeat the same operation at a different temperature. The second method, “sequential”, is similar to the previous one until the first measurement is taken at a given temperature. Then the temperature is increased and the CO_2 fluxes are measured at a different temperature without changing the soil, the samples are set sequentially at different temperatures. The advantages and limitations of these two methods are still being debated (Liu et al., 2019), and it seems worthwhile to compare them using a standardized methodology.

In this study, we compare two methods called “Equal-Time (ET)” and “Sequential (S)” (details in section 2.3). The comparison is made using a respirometer (Respicond X), which quantifies CO_2 fluxes by trapping in an alkaline solution coupled with conductivity measurement every 20 minutes. The objectives are (i) to test the equipment in terms of reproducibility and in comparison with different soils to measure the temperature sensitivity of heterotrophic respiration and (ii) to evaluate the best “equal-time” or “sequential” method for measuring the Q_{10} parameter, applicable in future studies.

2. Material and methods

2.1. Sampling, soil description, physical and chemical properties

The two Q_{10} methods were carried out on six soils types with different parent materials (carbonate, silicate), soil texture, organic carbon content and land cover (forest, pasture, crop). The main characteristics are shown in Table 2.2.1.

For each soil, a composite of the 0-20 cm layer was made by mixing several samples taken within a 5-meter radius of the first sampling point, either by auger or by shovel when the stone content was too high. The soils were air-dried, sieved to 2 mm and homogenised. Sieve rejects were weighed to determine the stone content.

Table 2.2.1: physical and chemical parameters of soil samples

ID	Localisation	Land cover	Soil type (WRB, 2015)	Bedrock	Elevation (m)	Stone content (%)	Clay (%)	Silt (%)	Sand (%)	pH	CaCO ₃ (mg.g ⁻¹)	SOC (mg.g ⁻¹)	TN (mg.g ⁻¹)	C/N
Soil 1	47°05' 56"N 4°03' 26"E	Coniferous forest	Cambic Umbrisol	Microgranite	720	84.6	25.4	29	45.6	4.09 (0.03)	0.0	132 (1.0)	8 (0.1)	19.3
Soil 2	47°01' 56"N 4°05' 31"E	Crop	Umbric Leptosol	Microgranite	617	23.8	17.8	34.9	47.3	5.82 (0.16)	0.0	29 (0.3)	3 (0.2)	12.9
Soil 3	47°06' 19"N 4°25' 52"E	Pasture	Cambisol Eutric	Leucogranite	485	46.1	15.2	21.5	63.3	5.78 (0.04)	0.0	41 (0.2)	4 (0.1)	12.0
Soil 4	47°07' 25"N 5°06' 19"E	Pasture	Gleysol	Loam deposits	193	0.0	50.8	44	5.2	5.69 (0.02)	0.0	55 (1.2)	6 (0.3)	10.6
Soil 5	47°16' 46"N 5°59' 00"E	Vineyard	Cambisol	Limestone	295	36.3	36.3	41.8	21.9	7.37 (0.36)	262	19 (0.5)	2 (0.1)	14.8
Soil 6	47°47' 34"N 4°45' 21"E	Deciduous forest	Rendzic Leptosol	Limestone	377	76.4	29.5	62.9	7.6	7.79 (0.21)	202	81 (3.0)	6 (0.1)	16.8

Values in brackets correspond to the standard deviation of the mean of three replicates.

Soil pH was measured in a suspended solution (soil/water ratio 1:5) according to ISO 10 390 (2021) standard. Soil organic carbon (SOC) and total nitrogen (TN) contents were measured on a Vario Micro Cube elemental analyser. For carbonated soils, the carbonate fraction was removed by acid attack with HCl (2N) for 2 hours prior to elemental analysis. Carbonate content was determined by the gravimetric difference before and after acid attack. Briefly, the stone contents of soil samples range from 0 % to almost 85 %, with clay to sand textures. Some soils were carbonated, resulting in a wide range of pH values (from 4.1 to 7.8). SOC contents range from 19 to 132 mg.g⁻¹ and C/N ratios from 10 to 20.

2.2. CO₂ flux calculation

Soil respiration measurements were performed using a Respicond X respirometer (Nordgren Innovations AB, Sweden), which incubates 48 samples simultaneously in a thermostatically controlled enclosure. The CO₂ emitted is trapped in a potassium hydroxide (KOH) solution, whose conductance decreases as the amount of CO₂ trapped increases (Figure 2.2.1).

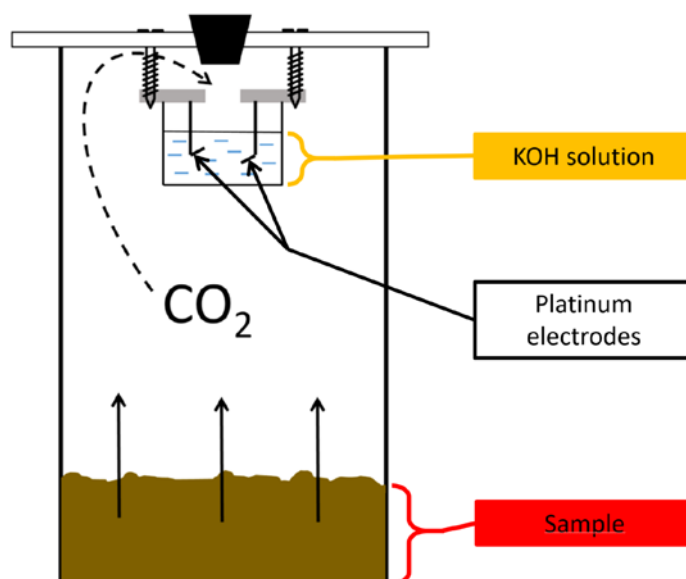


Figure 2.2.1: Schematic operation of a Respicond X vessel

This conductance is measured every 20 minutes by platinum electrodes using a sensitive conductimeter and converted to the amount of CO₂ according to Equation 1:

$$\text{CO}_2 \text{ trap} = A * ((C_{t0} - C_t) / C_{t0}) \text{ (Equation 1)}$$

with, A = 219 for 10 ml 0.6 M KOH, C_{t0} conductance at t₀ and C_t conductance at time of measurement.

The values of CO₂ trapped during the analysis allows to calculate the CO₂ flux per hour. Measurements are made at constant temperature so that the evolution of the conductance is only due to the emission of CO₂. Temperature stability is ensured by a water cooler and two fans inside the enclosure.

2.3. Q₁₀ measurement methods

For both methods, measurements were made on four replicates per soil with 20 g of equivalent dry soil per incubation vessel and rewetted to 60 % of the water holding capacity.

2.3.1. Equal-Time method

For the Equal-Time method (ET), samples were pre-incubated for 7 days at 15 °C to avoid analysing the CO₂ pulse associated with the addition of water and to stabilize the soil respiration rate. Samples were transferred in the Respicond X for measurements at 5°C. At the end of the run, the samples were removed and replaced by a new set of pre-incubated samples, while the temperature of the Respicond was increased by 5°C. Measurements were conducted at 5, 10, 15, 20 and 25°C. Each series of measurements lasted a total of 22 hours, including 10 hours of equilibration time in the respirometer and 12 hours of incubation with a conductance measurement every 20 minutes. The KOH solution was changes daily between each run.

2.3.2. Sequential method:

For the Sequential method (S), samples were also pre-incubated for 7 days at 15 °C before being introduced into the Respicond chamber. Unlike the ET method, measurements were then carried out sequentially on a single set of samples from 5 to 25°C. Only the KOH solution was changed between two temperatures. Equilibration and measurement times remained the same.

2.4. Data-processing

Whatever the method used and for the different temperatures, the CO₂ flux data were treated in the same way. The t₀ value (see Equation 1) was set 4 hours after the start of the equilibration phase.

This corresponds to the time required to reach an equivalent temperature throughout the system (metal structure, sample, KOH solution). The following 6 hours of the equilibration phase are considered as a time for microbial respiration to stabilize.

For the measurement, fluxes are average over a 12-hours period, with one measurement every 20 minutes for a total of 37 values. For each soil samples, the mean and standard deviation were calculated from the 4 replicates (148 values). A few outliers (negative or highly overestimated values), due to sporadic electronic errors were deleted before calculation. They represent 0.5 % of the total data.

An exponential function was then fitted between CO₂ fluxes and temperature according to Equation 2:

$$SR_T = a * \exp (b*T) \text{ (Equation 2)}$$

with, SR_T soil respiration at temperature T .

The Q_{10} values were then calculated according to Equation 3, using the parameter "b" from Equation 2:

$$Q_{10} = \exp (10*b) \text{ (Equation 3)}$$

RV11 software (Nordgren Innovations AB, Sweden) was used to export flux data in .txt format. Data processing to obtain the flux values at each temperature and the standard deviation was done in Excel software. Exponential fitting, Q_{10} calculation and graphical representations were performed using R software (version 4.0.2) and the RStudio interface.

3. Results and discussion

3.1. Q_{10} measurements with Respicond X

The CO₂ flux values obtained at the different temperatures for the two methods and the associated exponential fits are shown in Figure 2.2.2. The Q_{10} and Rs_{20} (CO₂ flux values at 20 °C) are reported in Table 2.2.2. Depending on method or soil type, Q_{10} values vary from 1.38 to 3.00. On a larger scale, Rs_{20} values range from 3.1 to 23.7 $\mu\text{g}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$ soil. The Rs_{20} is commonly used to compare soil respiration rates (Zhang et al., 2015; Yan et al., 2017; Abe et al., 2022).

Table 2.2.2: Rs_{20} (soil respiration at 20 °C) and Q_{10} values for both methods (Equal-Time and Sequential)

ID	Rs20 method ET ($\mu\text{g}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$ soil)	Rs20 method S ($\mu\text{g}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$ soil)	Q_{10} method ET	Q_{10} method S
Soil 1	15.6 (1.0)	12.2 (0.8)	2.96	2.49
Soil 2	3.8 (0.4)	3.1 (0.6)	2.17	1.94
Soil 3	7.2 (0.6)	6.3 (0.6)	3.00	2.75
Soil 4	12.4 (1.6)	8.5 (0.8)	2.96	2.46
Soil 5	8.9 (1.3)	5.4 (0.8)	1.87	1.38
Soil 6	23.7 (2.3)	16.0 (1.1)	2.01	1.57

For Rs_{20} , the mean is presented with the standard deviation in brackets.

To our knowledge, this study is the first to use a Respicond X for Q_{10} measurement. Older models have been used in other studies (Smirnova et al., 2014; Schiedung et al., 2016; Meyer et al., 2018), but the specificity of this latest X version is that the measurement vessels are placed in an air-thermostatic chamber and not in a water bath as in previous versions. This has the advantage of faster temperature regulation, a wider temperature range, ease of use, and reduced maintenance costs. This type of respirometer can also analyse a large number of samples at the same time (up to 48) (Liu et al., 2019). Thanks to its high measurement frequency, the instrument can also be used to determine the value of the Q_{10} parameter using short incubation times. A shorter analysis time has the advantage of limiting the effect of nutrient loss during measurements (Fierer et al., 2006; Hamdi et al., 2013; Liu et al., 2019). These benefits outweigh most of the disadvantages mentioned by (Liu et al., 2019) in this type of approach for Q_{10} determination (time-consuming, laborious, microbial adaptation to constant temperature, high cost), with the exception of the limited number of temperature points (every 2°C, for example). In our experiment, measurements are taken every 5 °C (from 5°C to 25°C), and to estimate fluxes as accurately as possible, we used four replicates. As mentioned above, the respirometer allows high-frequency quantification of CO_2 fluxes (every 20 minutes) compared to studies with intervals of several hours or days (Chen et al., 2010; Gauthier et al., 2010, Andriamananjara et al., 2019). This high frequency, combined with highly sensitive, accurate and reproducible conductivity measure, enables precise estimation of the amount of CO_2 emitted at each temperature and ultimately a better adjustment. The standard deviation associated with a CO_2 flux measurement represents on average 17 ± 11 % of the flux value, whatever the sample, method or temperature, which is a rather low variation for this type of estimate. The standard deviation, expressed as a percentage of the mean, is obviously larger at low temperatures (low fluxes) than at higher temperatures.

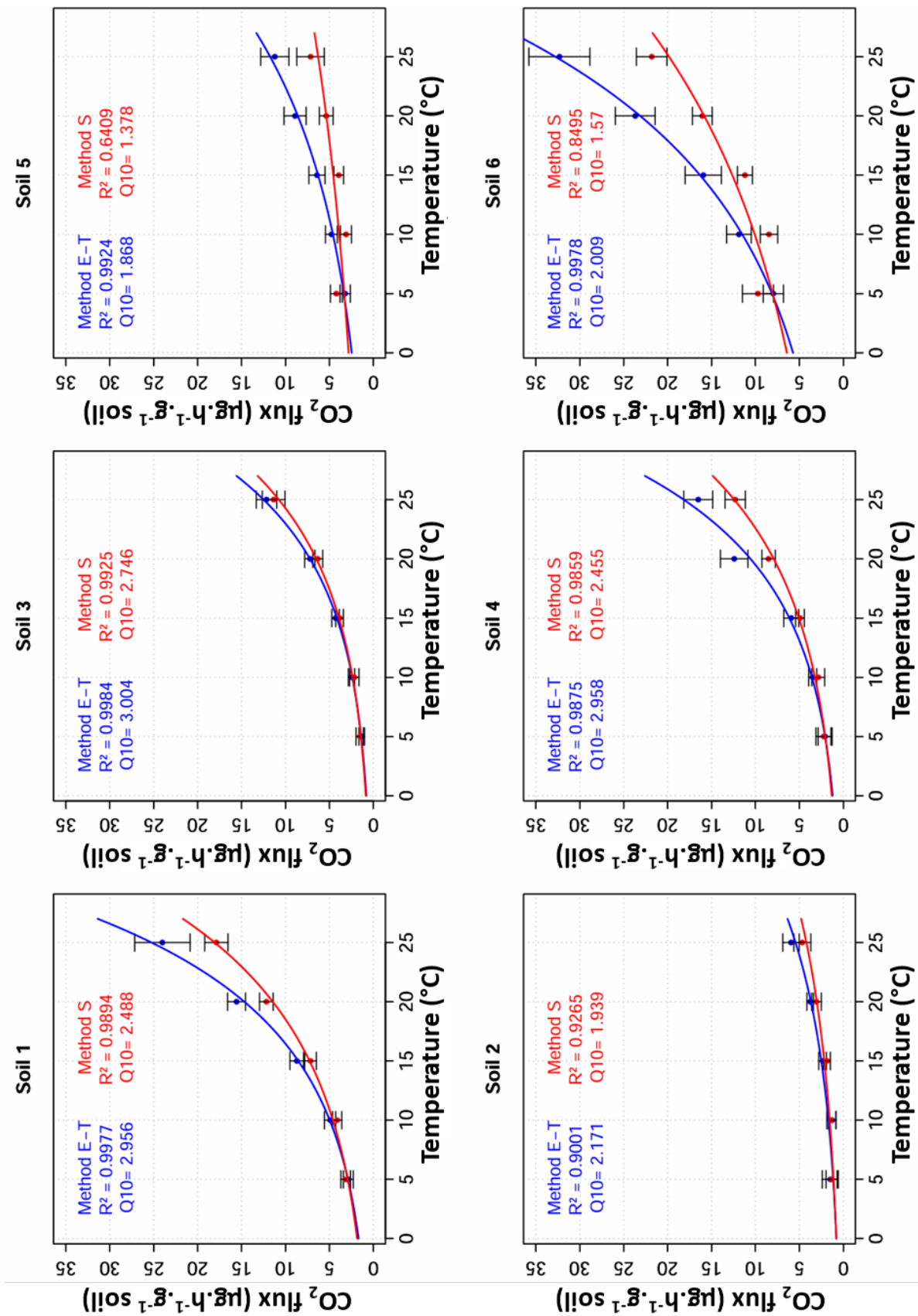


Figure 2.2.2: Average CO₂ flux and standard deviation for each temperature, soil and method

In their article, Liu et al. (2019) highlight the difficulty of comparing Q_{10} data due to different protocols, and emphasize the need for a method that can accurately measure a large number of samples. Indeed, in the context of rising temperature, an accurate large-scale estimation of the Q_{10} parameter is essential to better predict the evolution of CO_2 fluxes resulting from the degradation of soil organic matter. The use of a multi-position respirometer, as presented in our study, combined with a rapid, sensitive and reproducible Q_{10} measurement method, could contribute to this objective.

3.2. Comparison of methods

For the 6 selected soils, the Q_{10} values obtained with the equal-time method range from 1.87 to 3.00, and are all higher than those obtained with the sequential methods (1.38 to 2.75). Regardless of the methods, these values are in the same order of magnitude as those reported in the meta-analysis by Hamdi et al. (2013), with Q_{10} values of 2.8 ± 0.9 for the "equal-time" method and 2.7 ± 1.0 for the "sequential" one. The difference in Q_{10} values between our two methods, which can be considered as the measurement uncertainty of one method compared to the other, is 0.40 ± 0.12 , which is very high for Q_{10} values between 1.4 and 3 (Zheng et al., 2009). Consequently, significant differences between methods can be observed, leading to potentially large discrepancies in the estimation of CO_2 fluxes with global temperature increase.

The lower values obtained with the sequential method could be explained by a reduction in the amount of nutrients as the measurements progress (Fierer et al., 2006; Yan et al., 2017). This reduction would lead to a relative drop in CO_2 emissions as temperature increases, through a limitation of micro-organisms activity due to a lack of available nutrients. For equal-time measurements, soil samples are changed with each temperature increase, thus avoiding this possible nutrient limitation.

For all soils measured with ET methods, the exponential fit of the CO_2 emissions was very good ($R^2 > 0.9$), but only for 4 of the 6 soils with the sequential method. The lower fitting with the sequential method corresponded to the two carbonated soils (soils 5 and 6). For these two soils, the CO_2 flux measured at 5 °C was greater than at 10 °C (Figure 2.2.3), which is not expected since heterotrophic respiration increases exponentially with temperature (Kirschbaum, 1995; Yan et al., 2017; Yang et al., 2023).

One hypothesis could be an additional flux of CO₂ from partial dissolution of soil carbonates, inducing an overestimation of heterotrophic respiration at the beginning of the experiment, observed at 5 °C with the sequential method. With the equal-time method, this overestimation would be present at all temperatures. Assuming that the contribution of carbonates is constant, it would have no effect on the calculation of the Q₁₀ parameter.

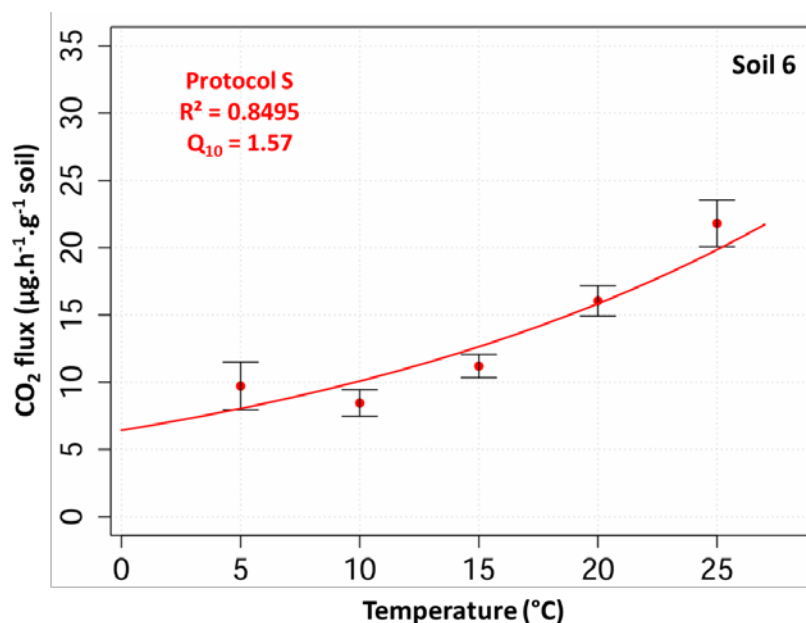


Figure 2.2.3: CO₂ fluxes as a function of temperature for soil 6 using the sequential method

In summary, the two methods evaluated provided values in agreement with the literature. However, the Q₁₀ values obtained with the sequential method are systematically lower, probably due to a decrease in the amount of nutrients during the measurement process. The exponential adjustment is better for the equal-time method, especially for carbonate soils where Q₁₀ estimation seems to be more difficult with the sequential method. Based on these elements, we recommend the use of an equal-time method to estimate the Q₁₀ parameter, in particular for comparisons with a wide diversity of soils. The method used here with a respirometer can be adapted to another type of equipment but we consider that it is important to keep 7 days of pre-incubation, a high frequency of measurements (at least every 30 min), take into account fluxes only 10 hours after the beginning of incubation and the duration of incubation does not exceed 24 hours.

4. Conclusion

Measurement of Q_{10} is an important parameter for understanding soil carbon dynamics and the evolution of CO_2 emissions. This study showed that the Respicond X, the latest generation of Respicond, is a sensitive and reproducible instrument. The two methods evaluated (equal-time and sequential) allow rapid measurement of this Q_{10} parameter on a large number of samples. However, it seems that the equal-time method is more suitable for an accurate measurement with minimal bias. We therefore recommend the use of an equal-time method for the measurement of the Q_{10} in future studies aimed at comparing this parameter in different ecosystems or soil situations. The Respicond X is user-friendly, but the equal-time method can be adapted to other instruments suitable for measuring CO_2 fluxes (e.g. IRGA), while maintaining a high frequency of measurement of the CO_2 emissions of the sample. The final goal is to standardize this method of measuring the Q_{10} parameter to allow better comparison of values between studies and to improve predictive models of CO_2 emissions in the context of climate change.

Acknowledgements

The authors would like to thank Amina Bensalem, who helped with data acquisition in the laboratory and, the GISMO platform (Biogeosciences, University of Burgundy, UMR CNRS 6282, France).

Chapitre 3

Dégradabilité de la matière organique des sols en fonction des essences forestières, une étude basée sur l'analyse Py-GC-MS

Comme vu dans l'état de l'art, les changements d'essences forestières modifient les apports de matière organique au sol, aussi bien en terme quantitatif que qualitatif. Ces changements peuvent impacter la dégradabilité des matières organiques, pouvant notamment conduire à une augmentation de la minéralisation du carbone des sols forestiers et à une amplification des émissions de CO₂ vers l'atmosphère. Dans ce chapitre, l'impact de l'essence forestière sur la composition moléculaire de la matière organique des sols a été étudié sur les échantillons de sol prélevés sur le mont Beuvray. La composition moléculaire, décrite par analyse en Py-GC-MS, a été utilisée pour estimer la dégradabilité potentielle des matières organiques du sol en fonction de l'essence. Cette dégradabilité a également été mise en relation avec la diversité moléculaire, qui a été estimée à l'aide de l'indice de Shannon. Cette étude, menée selon une approche nouvelle pour caractériser l'impact de l'essence forestière, a fait l'objet d'une publication soumise à la revue « Journal of Analytical and Applied Pyrolysis ». Les données brutes relatives aux relevés dendrométriques sont disponibles en annexe 2, les données brutes liées aux analyses Py-GC-MS en annexes 3 et 4 et les données de caractérisation des échantillons de sol en annexe 5.

**Soil organic matter degradability as a function of forest species,
a study based on Py-GC-MS analysis**

(Article soumis à Journal of Analytical and Applied Pyrolysis)

Clément Bonnefoy-Claudet¹, Joeri Kaal^{2,3}, Mathieu Thevenot¹, Marco Panettieri³, Jean Lévêque¹, Olivier Mathieu¹

¹Biogéosciences, UMR 6282 CNRS, université de Bourgogne, Dijon, France

²Pyrolyscience, Santiago de Compostela, Spain

³Instituto de Ciencias Agrarias ICA-CSIC, Calle Serrano 115bis, 28006 Madrid, Spain

Abstract

Soils host a significant share of the global organic carbon reservoir, especially forest soils, which cover 30 % of continental surfaces. This large stock could be reduced by the effects of ongoing climate change (fires, altered vegetal biomass inputs, altered precipitation pattern, increased microbial activity), but also by changes in forest soil management. In particular, changes in forest species will alter the quantity and molecular quality of organic matter added to the soil. This can modify the degradability of soil organic matter and potentially increase the mineralisation of forest soils carbon and the emission of CO₂ to the atmosphere. In this study, the potential degradability of soil organic matter (top 20 cm) between four forest species: mixed beech, which is the historical vegetation, and three coniferous species planted at least 50 years ago (spruce, Douglas fir and silver fir). Molecular results obtained using Py-GC-MS show a higher degradability of organic matter in soils under silver fir compared with soils under Douglas fir, with higher polysaccharide and lignin contents and lower aliphatic compound content. This is consistent with higher water-extractable soil organic carbon in silver fir samples. Both mixed beech and spruce stands exhibit moderate degradability. Py-GC-MS analysis also revealed a good correlation between degradability potential, based on a few molecular families, and the level of molecular diversity estimated by the Shannon index. Furthermore, results showed that even after 50 years of coniferous presence, molecular features of the previous deciduous forest species can still be detected in the organic matter of the top 20 cm of soil.

Keywords

Soil organic matter; Forest soil; Py-GC-MS; Tree species; Degradability; Molecular diversity.

1. Introduction

Soils represent the largest continental organic carbon reservoir with around 1 500 Gt of carbon stored (Batjes, 1996; Jobbágy and Jackson, 2000; Kirschbaum, 2000; Scharlemann et al., 2014; Mayer et al., 2020). They are a key element in global biogeochemical cycles, particularly forest soils, which cover almost 30 % of continental surface area (Keenan et al., 2015). This large stock of organic carbon could be indirectly depleted by some of the effects of current climate change, which increases the risk of fire, altered vegetal biomass inputs, altered precipitation patterns or increased microbial activity (IPCC, 2021).

The carbon stocks could be also modified by changes in land management, such as a change in forest vegetation, abundance and composition of tree species and undergrowth (Jandl et al., 2007; Leuschner et al., 2013; Mayer et al., 2020). A change in forest species can lead to a change in the quality (chemical composition) and quantity of litter (Girona-García et al., 2019). As litter input is the main source of organic matter in forest soils, a variation in the distribution of tree species can affect the molecular composition of soil organic matter (SOM) and therefore its degradability (Girona-García et al., 2019; Mayer et al., 2020). For this reason, it is important to study the impact of forest management on the molecular composition of SOM, particularly when coniferous species are planted in reforestation activities or as fast-growing lumber sources. Coniferous trees often produce organic matter that is more difficult to degrade due to its chemical composition (lower labile carbon content and higher C/N) (Wang et al., 2019; Mayer et al., 2020). This difference in chemical recalcitrance could lead to different CO₂ fluxes linked to the degradation of organic matter with the increase of temperature. Even though new paradigms show that SOM degradation is not exclusively controlled by its molecular composition, the latter is a key factor in the mechanisms affecting litter degradation and SOM formation, such as organo-mineral interactions, the repartition between particulate organic matter (POM) and mineral-associated organic matter (MAOM) and soil biological functionality (Barré et al., 2018). These mechanisms concur to shape a molecular diversity of organic matter that depends on the composition and spatial and temporal distribution of the carbon pools (plant or microbial) and its transformation by soil microorganisms (Lehmann et al., 2020; Davenport et al., 2023).

This organic matter diversity can be estimated using indices adapted from plant or animal ecology, such as the Shannon index, but this requires an estimation of the chemical composition of the whole organic matter at the compound-specific level (Davenport et al., 2023; Drosos et al., 2023).

Pyrolysis-gas chromatography-mass spectrometry (Py-GC-MS) is commonly used to characterise the SOM and its molecular diversity (Derenne and Quénéa, 2015; Picó and Barceló, 2020). This technique enables the identification of the vast majority of the compounds constituting the organic matter and their relative abundances can be calculated from a sample without prior extraction, if organic matter contents are sufficiently high. Subsequently, the data can be interpreted based on specific compounds or on molecular families to identify biomarkers. However, few studies to date have looked at the impact of forest vegetation on the composition and molecular diversity of SOM by Py-GC-MS.

Changing forest species can modify the molecular composition of organic matter, but it can also affect some physical and chemical parameters such as pH, soil bulk density and soil microbial biomass, which also act as controlling factors for the degradation of organic matter in soils (Malchair and Carnol, 2009; Oulehle et al., 2016; Girona-García et al., 2019). Another key parameter that can be influenced by a change in forest is dissolved organic carbon (DOC), which can be approximated in the laboratory through the measurement of water-extractable organic carbon (WEOC). The WEOC is an important component in the description of SOM, as it represents the most labile fraction of the organic matter and is involved in key soil processes such as carbon storage or soil aggregation (Hishi et al., 2004; Hassouna et al., 2007; Guigue et al., 2014; Rombolà et al., 2022).

The main goal of this study was to use Py-GC-MS as a molecular fingerprint to deduce and compare the degradability of SOM between a mixed native beech forest and nearby plantations of three coniferous species (spruce, Douglas fir and silver fir), planted at least 50 years ago. We hypothesised that the quantity and quality of litter provided by the four described forest covers would be different. Such differences would affect the molecular diversity of SOM, which in turn should lead to differences in degradability.

2. Material and methods

2.1. Study area and soil sampling

The study was carried out on the mount Beuvray, a 1000 ha area in the mid-mountain massif of Morvan (Morvan regional natural park) in the center of France. This area is characterised by a mountain climate, with heavy rainfall and wide variations in temperature between winter and summer (mean annual temperature: 9.5°C; mean annual precipitation: 1188 mm). The bedrock of the mount Beuvray consists mainly of volcanic material (rhyolite, micro granite) with a minor contribution of sedimentary facies (sandstone and conglomerate). The soils are classified as Cambic Umbrisol according to the WRB (IUSS Working Group WRB, 2022), and have a loam to clay-loam texture. The mount is covered by forest for several centuries and the historical land cover is deciduous forest communities, dominated by beech (*Fagus sylvatica*). Since 1950, some forest plots have been planted with monospecific coniferous trees for lumber production. This led to a diversity of forest vegetation communities, about half of which are dominated by deciduous trees (beech, oak (*Quercus petraea*), chestnut (*Castanea sativa*), maple (*Acer pseudoplatanus*)) and the other half by coniferous ones, i.e. Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*), silver fir (*Abies alba*) and spruce (*Picea abies*). During the last 5 to 10 years, all spruce stands (100 ha) have been clear-cut due to bark beetles (*Ips typographus*) attack. Hence, today, the major forest species are beech, oak, Douglas fir and silver fir.

Twelve sampling points for each forest cover types (i.e. deciduous with a dominance of beech, clear-cut of spruce, Douglas fir and silver fir) have been spatially distributed to represent the range of slopes (10-60 %) and elevation (450-800 m) identified on the mount Beuvray. Hereafter, the forest species will be referred to mixed beech, spruce, Douglas fir and silver fir. Indeed, "mixed beech" plots correspond to a diversity of mixed situations between different deciduous species (further details in section 3.1). For "spruce", all the stands had been clear-cut at the time of soil sampling and were partially covered with pioneer vegetation (brambles, broom). More details on the four treatments are given in Table 3.1.

Soil sampling was carried out in May 2022 for the 0-20 cm layer, with an auger or a shovel when the stone content was too high. For each sample, 10 to 15 subsamples were taken around a georeferenced point at the centre of the selected plots and mixed to generate a composite sample. Prior to sampling, the litter was removed to collect the mineral soil only.

Table 3.1: Main characteristics of the four treatments studied

Treatment and main specie	Other important species	Years after plantation
Mixed beech	Oak, chestnut, maple, holly and birch	Historical land cover
Spruce clear-cut	Pioneer vegetation (brambles, broom)	~ 50 - 70 years
Douglas fir	Chestnut	~ 50 - 70 years
Silver fir	Spruce, chestnut, beech and Douglas fir	~ 50 - 70 years

2.2. Forest stand data

In 2023, dendrometric monitoring was carried out on 115 survey plots spatially distributed through all the mount Beuvray (raw results available here: Cateau et al., 2024), including 36 of our stands sampled in 2022. The spruce stands were all clear-cut at the time of the survey, thus no data are available from this monitoring. For each plot, the living wood, dead wood and species composition were characterized, allowing to calculate the mean and the standard deviation of the basal area, density of stem, volume of living wood, volume of dead wood on the ground, diameter at breast height and species proportions.

2.3. Soil physicochemical characterisation

Soil organic carbon content (SOC) and total nitrogen content (TN) were analysed on a Vario Micro Cube elemental analyser (IsoPrime, Elementar). SOC and TN contents were normalised to the total mass of sample and expressed as dry weight percentages (dry wt. %). The pH was measured in soil/water solution (ratio 1:5) following ISO standard 10 390 (2021). The water-extractable organic carbon (WEOC) was extracted using a solvent extractor (ASE200, Dionex Corporation, Sunnyvale, USA) with 5 g of soil, previously freeze-dried, following the “PH-WEOC” method of Guigue et al. (2014). The extracted solutions were filtered through cellulose acetate filters, 0.45 µm pore-size (Whatman GD/X syringe filters) before others analysis. Total organic carbon (TOC) content of the solution was measured by thermal oxidation (Vario TOC cube, Elementar). This parameter was used to calculate the WEOC quantity and the Extraction Ratio (ER) as described in Guigue et al. (2014). For all these parameters, the analyses were conducted in triplicate.

2.4. Pyrolysis-GC-MS

Pyrolysis gas chromatography mass spectrometry (Py-GC-MS) analyses were conducted on a soil sample (previously ground) with a mass equivalent to 200 µg of carbon (0.8-4 mg soil) placed in a pyrolysis cup (Eco-Cup LF, Frontier Lab) with quartz wool on the top of the cup. Cups was then placed on the autosampler (AS-1020E, FrontierLab) of the pyrolyser (Py-3030D, FrontierLab) connected to a GC-MS system (7890B/5977B, Agilent Technologies). Sample was pyrolyzed at 500 °C, then pyrolyzates were separated on a metallic capillary column (Ultra Alloy UA-5(MS/HT); 30 m length, 0.25 mm diameter, 0.25 µm film thickness; FrontierLab). The GC oven programme was 3 min at 50 °C and an increase at 10 °C/min up to 320 °C and an 8 min step at this temperature. A split ratio of 1:30 and a constant carrier gas (He) flow of 1 ml/min were applied. The GC inlet and GC-MS interface temperature were constant during the run at 300 °C and 280 °C, respectively. The MS scanned between 45 and 500 m/z at an ionization energy of 70 eV with the source temperature at 230 °C and the quadrupole detector at 150 °C.

The collection and initial processing of the data were conducted using the Agilent MassHunter Qualitative Analysis software. The total ion current chromatograms were analysed to identify and record all the visible peaks. This information was then compiled into a list with the retention time, the dominant m/z fragment and other important m/z . The peaks were then associated with a molecular family and compound name, where possible, by comparison with the literature and with the NIST 17 mass spectral database. This list was used in the Agilent MassHunter Quantitative Analysis software to integrate each peak identified on the list with the dominant fragment across all samples. Relative abundances were then calculated by dividing the peak area by the sum of all peak areas in the sample. Molecular diversity index (Shannon) was calculated using the “*diversity*” function of the “*vegan*” library. The value of this indicator can vary between 0, when the sample contains only one compound, to 5.29 (Shannon_{max} = $\ln(\text{total number of compounds})$), when the sample has the same semi-quantification value for each of the 198 compounds (Drosos et al., 2023).

2.5. Statistical analysis

Statistical analysis was performed with R software (version 4.0.2) and the RStudio interface and a confidence level of 95 % was used for all statistical tests. For average comparisons, data normality and equality of variances were tested before applying an analysis of variance (ANOVA) with Newmann-Keuls test to obtain groups of homogeneous means. If data were not normal or variances not equal, a Kruskal-Wallis test was applied instead of the ANOVA. Principal component analysis was performed using the PCA function in the “*FactoMineR*” library, scaling the data before analysis.

3. Results and discussion

3.1. Dendrometric parameters

Dendrometric analysis for current forest stands shows that average basal area, volume of living wood and diameter at breast height are significantly higher for Douglas fir than for beech stands, with silver fir showing intermediate values (Table 3.2). The basal area in the mount Beuvray is slightly higher than the average value for managed mountain forests on a national scale ($29.4 \text{ m}^2.\text{ha}^{-1}$; Paillet et al., 2015). Concerning the volume of living wood, the values measured are two to three times higher than the national average ($173 \text{ m}^3.\text{ha}^{-1}$; IGN, 2023). Plant density is significantly higher for beech than for Douglas fir, with silver fir intermediate, but highlight a high variability within the same species. The volume of dead wood on the ground represents a small percentage ($\sim 5 \%$) of the living wood and is not significantly different between forest stands. As for the volume of living wood, the values measured on the mount Beuvray are higher than the national average ($17 \text{ m}^3.\text{ha}^{-1}$; IGN, 2023).

Table 3.2: Mean and standard deviation of dendrometric parameters for each forest species; different letters indicate a significant difference between the means (n=12)

Parameters	Mixed beech	Douglas fir	Silver fir
Basal area (m ² .ha ⁻¹)	33 ± 4 ^b	43 ± 8 ^a	38 ± 7 ^{ab}
Density (plants.ha ⁻¹)	558 ± 366 ^a	280 ± 144 ^b	402 ± 198 ^{ab}
Volume (m ³ .ha ⁻¹)	366 ± 50 ^b	578 ± 119 ^a	437 ± 99 ^b
DBH* (cm)	29 ± 8 ^b	46 ± 9 ^a	36 ± 8 ^b
Volume dead wood on the ground (m ³ .ha ⁻¹)	20 ± 14 ^a	24 ± 15 ^a	27 ± 23 ^a

* diameter at breast height

The diversity of tree species composition at each sampling point shows that Douglas fir and silver fir plots are relatively homogeneous, with a substantial majority of the target forest species present at each point (Figure 3.1). In the mixed beech plots, a high degree of variability is observed, with the proportion of beech in the basal area ranging from 0 to 100 % depending on the plot. On average, beech accounts of 62 % of the deciduous basal area, which confirms its predominance in our study. Most of the SOM in deciduous stands therefore comes from beech.

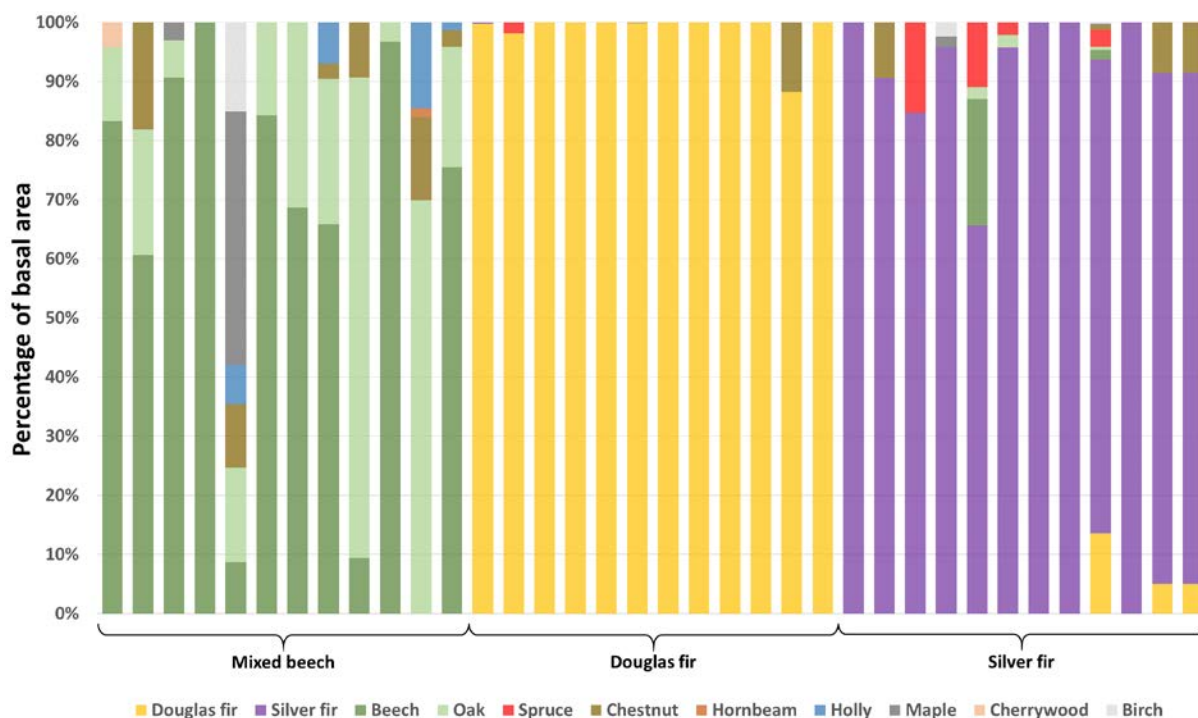


Figure 3.1: Diversity of forest species composition for each sampling point presented as a percentage of basal area

3.2. Soil physicochemical description

The SOC and TN contents are higher for mixed beech and silver fir than for Douglas fir (Table 3.3). In the same way, Oulehle et al. (2016) measured higher carbon and nitrogen contents in beech soils than in spruce soils. Conversely, Malchair and Carnol (2009) reported nitrogen contents in the same range than ours (5 to 10 mg.g⁻¹), but with no difference between deciduous and coniferous stands. No statistical difference was found between our four forest stands for pH values, in accordance with other studies (Pizzeghello et al., 2006; Malchair and Carnol, 2009; Kania et al., 2023). In the mount Beuvray, the acidity associated with the bedrock may have a buffering effect on the pH, concealing the effect of the forest species (Malchair and Carnol, 2009). Similarly, no statistical difference was found for the C/N ratio. WEOC content followed the same pattern as SOC content (i.e. higher WEOC content for higher SOC content), with higher values under silver fir and mixed beech than under Douglas fir. Nonetheless, a significantly higher extraction ratio (ER) was obtained for silver fir than for other tree species, underlining a greater relative proportion of extractable carbon compared to the other stands.

Table 3.3: Mean and standard deviation of soil physical and chemical parameters for each forest species; a different letter indicates a significant difference between the means (n=12)

Forest stand	Elemental composition			pH	WEOC extraction	
	SOC	TN	C/N		WEOC	ER
	(mg.g ⁻¹ soil)	(mg.g ⁻¹ soil)		(mg.g ⁻¹ soil)	(mg.g ⁻¹ SOC)	
Mixed beech	159 ± 47 ^a	9 ± 2 ^a	18.7 ± 1.9 ^a	4.2 ± 0.3 ^a	2.9 ± 0.9 ^{ab}	18.4 ± 2.2 ^b
Spruce	122 ± 45 ^{ab}	6 ± 2 ^b	19.6 ± 3.3 ^a	4.4 ± 0.4 ^a	2.1 ± 0.8 ^{bc}	17.5 ± 2.4 ^b
Douglas Fir	112 ± 34 ^b	6 ± 2 ^b	20.3 ± 3.6 ^a	4.3 ± 0.3 ^a	2.0 ± 0.7 ^c	17.6 ± 2.7 ^b
Silver Fir	157 ± 36 ^a	8 ± 2 ^a	19.0 ± 3.0 ^a	4.1 ± 0.3 ^a	3.3 ± 0.9 ^a	21.1 ± 3.4 ^a

3.3. Molecular composition of the soil organic matter

Py-GC-MS was used to identify and semi-quantify 198 compounds (Table 3.4). Results of the semi-quantification are presented in Figure 3.2, organized by molecular family and forest treatment. Depending on the molecular family, significant differences can be observed between forest tree species. A PCA was performed using the relative abundances of each compound in all samples (Figure 3.3). The position of the forest covers in the first four principal components of the PCA is highlighted in the Figure 3.4.

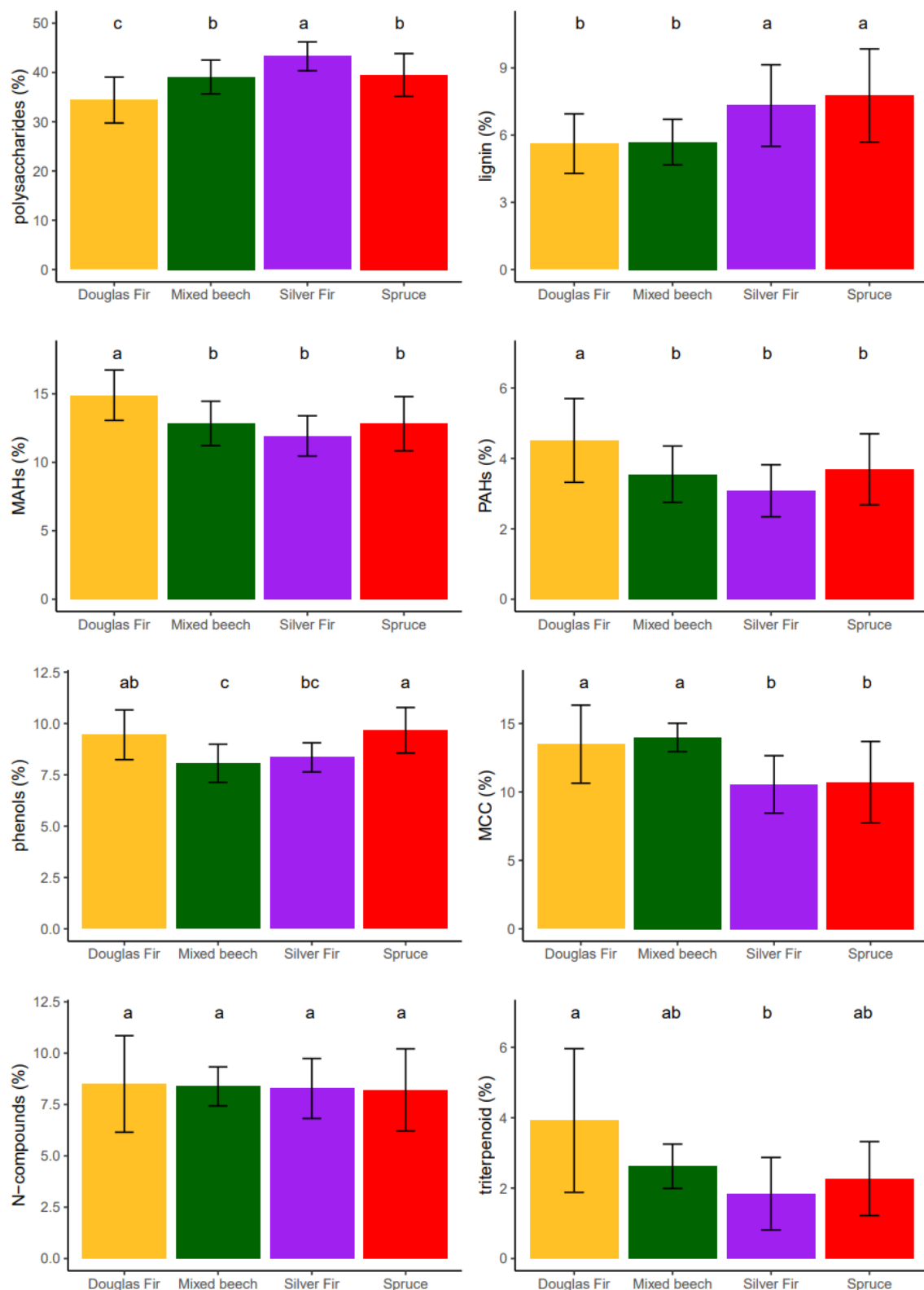


Figure 3.2: Relative abundances of molecular families of Py-GC-MS products. MAHs=Monocyclic Aromatic Hydrocarbons, MCC=Methylene Chain Compounds, PAHs=Polycyclic Aromatic Hydrocarbons. Error bars represent standard deviation of 12 field replicates of each forest type; a different letter indicates a significant difference between the treatments

Table 3.4: List of Py-GC-MS compounds containing compound code, compound name, m/z used for quantification and retention time (RT) in minutes

Code	Name	m/z	RT	Code	Name	m/z	RT
Polysaccharides (PS)							
PS1	furan	68	1.855	PS17	2-hydroxy-3-methyl-2-cyclopenten-1-one	112	9.063
PS2	2-methylfuran	82	2.238	PS18	dianhydrorhamnose	128	9.288
PS3	acetic acid	60	2.269	PS19	2-(propan-2-one)tetrahydrofuran	128	10.064
PS4	2H-furan-3-one	84	4.528	PS20	3-hydroxy-2-methyl-4H-pyran-4-one (maltol)	126	10.536
PS5	unidentified carbohydrate	98	5.152	PS21	unidentified carbohydrate	144	11.076
PS6	3/2-furaldehyde	95	5.252	PS22	unidentified carbohydrate	69	11.726
PS7	2-(hydroxymethyl)furan (T)	98	5.986	PS23	1,4:3,6-dianhydro- α -D-glucopyranose	69	12.071
PS8	unidentified carbohydrate	96	6.300	PS24	unidentified carbohydrate	57	12.931
PS9	2-methylcyclopent-2-en-1-one	67	6.751	PS25	1,4-dideoxy-D-glycero-hex-1-enopyranos-3-ulose	144	13.476
PS10	2-acetylfuran	95	6.835	PS26	unidentified carbohydrate	74	14.347
PS11	(5H)-furan-2-one	84	6.903	PS27	levogalactosan	60	14.488
PS12	2,3-dihydro-5-methylfuran-2-one	98	7.097	PS28	unidentified carbohydrate	87	15.028
PS13	5-methyl-2-furaldehyde	110	7.862	PS29	unidentified carbohydrate	74	15.384
PS14	unidentified carbohydrate	110	8.130	PS30	levomannosan	60	15.405
PS15	4-hydroxy-5,6-dihydro-(2H)-pyran-2-one	114	8.512	PS31	levoglucosan	60	16.103
PS16	3-hydroxy-2-methylcyclopent-2-en-1-one	112	8.800				
Lignins (LG, LH, LS)							
G1	guaiacol	109	10.158	H1	4-vinylphenol	120	12.224
G2	4-methylguaiacol	123	11.836	H2	4-(prop-2-enyl)-phenol (T)	133	13.995
G3	4-ethylguaiacol	137	13.109	S1	syringol	154	14.111
G4	4-vinylguaiacol	150	13.613	S2	4-vinylsyringol	180	16.857
G5	4-(prop-1-enyl)guaiacol	164	14.215	S3	4-(prop-1-enyl)syringol	194	17.298
G6	vanillin	151	14.818	S4	syringaldehyde	182	17.801
G7	cis 4-(prop-2-enyl)guaiacol	164	14.902	S5	cis 4-(prop-2-enyl)syringol	194	17.885
G8	trans 4-(prop-2-enyl)guaiacol	164	15.442	S6	trans 4-(prop-2-enyl)syringol	194	18.435
G9	4-acetylguaiacol	151	15.930	S7	4-acetylsyringol	181	18.813
G10	4-(propan-2-one)guaiacol	137	16.464	S8	4-(propan-3-one)syringol	181	19.777
G11	vanillic acid	168	16.999	S9	4-(propan-2-one)syringol	167	20.049
Monocyclic Aromatic Hydrocarbons (MAH)							
A1	benzene	78	2.657	A16	C7-alkylbenzene	91	14.263
A2	toluene	91	4.067	A17	C7-alkylbenzene (branched)	105	14.352
A3	dimethylbenzenes	91	5.980	A18	C8:1-alkenylbenzene	91	15.521
A4	styrene	104	6.368	A19	C8-alkylbenzene	91	15.615
A5	4-ethylbenzene	91	6.546	A20	C8-alkylbenzene (branched)	105	15.694
A6	C3-alkylbenzene	91	7.710	A21	C9:1-alkenylbenzene	91	16.805
A7	C3-alkylbenzene (branched)	105	8.224	A22	C9-alkylbenzene	91	16.899
A8	C3-alkylbenzene (branched)	105	8.457	A23	C9-alkylbenzene (branched)	105	16.962
A9	C3:1-alkenylbenzene	91	9.361	A24	C10:1-alkenylbenzene	91	18.021
A10	C4-alkylbenzene	91	9.591	A25	C10-alkylbenzene	91	18.100
A11	C5-alkylbenzene	91	11.275	A26	C10-alkylbenzene (branched)	105	18.157

Code	Name	m/z	RT	Code	Name	m/z	RT
A12	C6:1-alkenylbenzene	91	12.706	A27	C11-alkylbenzene	91	19.243
A13	C6-alkylbenzene	91	12.816	A28	C11-alkylbenzene (branched)	105	19.300
A14	C6-alkylbenzene (branched)	105	12.931	A29	C12-alkylbenzene	91	20.333
A15	C7:1-alkenylbenzene	91	14.153				
Polycyclic Aromatic Hydrocarbons (PAH)							
PA1	indene	116	9.409	PA8	dimethylnaphthalenes (DP)	156	15.154
PA2	methylindene	130	11.186	PA9	C3-alkylnaphthalenes (DP)	155	16.957
PA3	methylindene	130	11.280	PA10	fluorene	166	17.203
PA4	dimethylindene	129	12.900	PA11	C3-alkylnaphthalene	155	17.251
PA5	2-methylnaphthalene	142	13.408	PA12	C4-alkylnaphthalene	169	18.933
PA6	1-methylnaphthalene	142	13.660	PA13	phenanthrene	178	19.452
PA7	dimethylnaphthalene	156	14.928	PA14	anthracene	178	19.583
Phenol (PHEN)							
Ph1	phenol	94	8.276	Ph4	C2-alkylphenol	107	11.133
Ph2	2/3-methylphenol	108	9.592	Ph5	C2-alkylphenol	107	11.421
Ph3	4-methylphenol	107	9.933				
Methylen Chain Compounds (MCC)							
11	alkane C11	57	10.294	18:1	alkene C18	55	19.231
12	alkane C12	57	11.876	19:1	alkene C19	55	20.365
13	alkane C13	57	13.330	20:1	alkene C20	55	21.355
14	alkane C14	57	14.687	21:1	alkene C21	55	22.309
16	alkane C16	57	17.161	22:1	alkene C22	55	23.221
17	alkane C17	57	18.306	23:1	alkene C23	55	24.086
18	alkane C18	57	19.395	24:1	alkene C24	55	24.925
19	alkane C19	57	20.427	25:1	alkene C25	55	25.732
20	alkane C20	57	21.418	26:1	alkene C26	55	26.513
21	alkane C21	57	22.356	27:1	alkene C27	55	27.273
22	alkane C22	57	23.263	29:1	alkene C29	55	28.678
23	alkane C23	57	24.128	F15	fatty acid C15	60	20.034
24	alkane C24	57	24.967	F16	fatty acid C16	60	21.056
25	alkane C25	57	25.769	F18:2	fatty acid C18:2	67	22.943
26	alkane C26	57	26.359	F18:2'	fatty acid C18:2	67	23.032
27	alkane C27	57	27.278	Pr1	prist-1-ene	56	18.655
28	alkane C28	57	27.957	Pr2	prist-2-ene	69	18.781
29	alkane C29	57	28.699	MCC1	unidentified MCC	55	18.655
30	alkane C30	57	29.354	MCC2	unidentified MCC	55	18.776
31	alkane C31	57	30.025	MCC3	unidentified MCC	57	20.123
33	alkane C33	57	31.388	MCC4	unidentified MCC	81	20.516
11:1	alkene C11	55	10.242	MCC5	unidentified MCC	55	22.225
12:1	alkene C12	55	11.731	MCC6	unidentified MCC	55	24.049
13:1	alkene C13	55	13.214	MCC7	unidentified MCC	55	24.720
14:1	alkene C14	55	14.582	MCC8	unidentified MCC	55	26.293
15:1	alkene C15	55	15.867	K27	2-methylketone C27	59	28.846
16:1	alkene C16	55	17.083	K29	2-methylketone C29	59	30.177
17:1	alkene C17	55	18.236				

Code	Name	<i>m/z</i>	RT	Code	Name	<i>m/z</i>	RT
N-compounds (N-COMP)							
N1	pyridine	79	3.663	N9	benzyl nitrile	117	10.971
N2	pyrrole	67	3.857	N10	benzene propanitrile	91	12.538
N3	acetamide	59	4.255	N11	indole	117	13.366
N4	methylpyridine	93	4.958	N12	methylindole	130	14.651
N5	methylpyrrole	80	5.419	N13	diketodipyrrole	186	18.619
N6	methylpyrrole	80	5.608	N14	diketopiperazine	154	19.699
N7	1H-pyrrole-2-carboxaldehyde	95	8.784	N15	diketopiperazine (Pro-Pro)	70	20.999
N8	succinimide	99	10.829				
Triterpenes (TRIT)							
Trt1	unidentified triterpenoid	215	28.290	Trt7	unidentified triterpenoid	95	30.649
Trt2	unidentified triterpenoid	349	29.008	Trt8	unidentified triterpenoid	381	30.754
Trt3	unidentified triterpenoid	351	29.124	Trt9	unidentified triterpenoid	393	32.101
Trt4	unidentified triterpenoid	392	29.297	Trt10	unidentified triterpenoid	393	32.216
Trt5	unidentified triterpenoid	363	29.910	Trt11	unidentified triterpenoid	395	32.531
Trt6	unidentified triterpenoid	163	30.093	Trt12	unidentified triterpenoid	91	33.705

Looking first at the overall results, the positive loadings of PC1, which represents 40 % of total variance, correspond to monocyclic and polycyclic aromatic hydrocarbon compounds (MAHs, PAHs), triterpenes and low molecular weight methylene chain compounds (MCCs), while the higher molecular weight MCCs are close to zero or in the negative part of PC1 (Figure 3.4). The negative side of PC1 represents *p*-hydroxyphenyl (LH) and guaiacyl lignin (LG) and most of the polysaccharides (PS), representing the majority of the lignocellulose complex (excluding syringyl lignin; LS). These PC1 patterns indicate the balance between fresh plant-derived SOM (negative on PC1) and degraded SOM (positive on PC1), and hence provide a surrogate proxy of degradation (Vancampenhout et al., 2008). Positive loadings on PC2 (20 % of variance) correspond to most of the nitrogen-containing compounds (N-COMP) and (alkyl)phenols (PHEN) and, indicate of predominantly microbial-derived SOM, whereas the syringyl lignin and some MCC compounds (e.g. 2-methylketone C29 and fatty acids) have negative loadings on PC2. Most compounds are not discriminated by PC3 (10 % of variance) and PC4 (6 % of variance). The positive side of PC3 represents N-compounds and high molecular weight MCCs, while the negative one is representative of phenolic compounds and guaiacyl lignin. PC4 mainly represents syringyl lignin in its positive side.

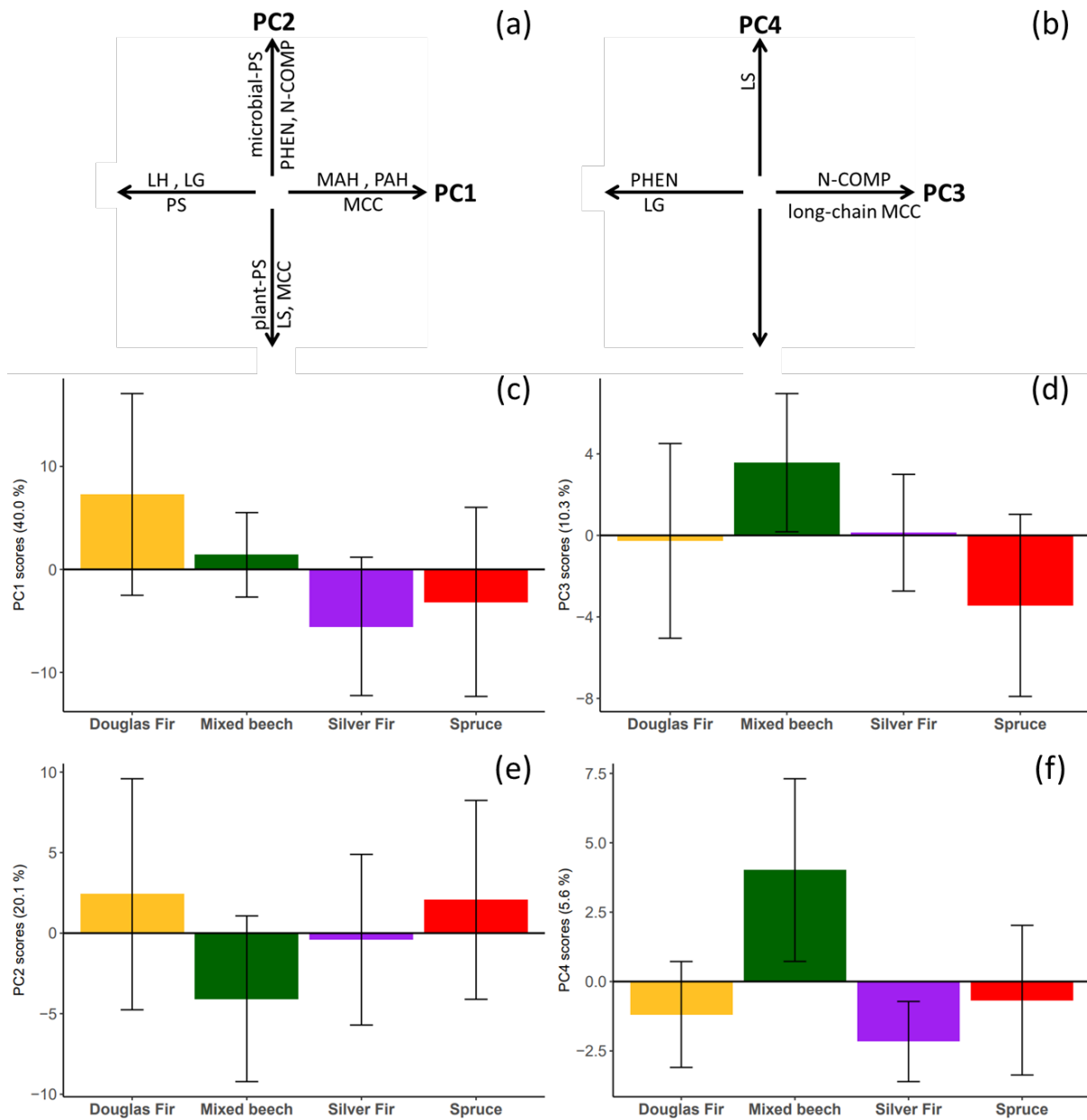


Figure 3.4: Schematic representation of the position of molecular families on the first four principal components of the PCA (a, b); and PCA scores for each forest cover (c, d, e, f)

Polysaccharides

Polysaccharide products contribute the most to the average SOM composition for the four forest treatments, with an average of 34 % to 43 % for Douglas fir and silver fir respectively (Figure 3.2). This result is consistent with Girona-García et al. (2019) who reported polysaccharide contents between 35 % and 40 % for the Ah horizon (0 to ~25 cm) in Spain forest soils.

Polysaccharides are generally considered as labile compounds (Kiem et al., 2000; Mambelli et al., 2011), suggesting that the degradability of organic matter is higher in silver fir and lower in Douglas fir. Moreover, mixed beech samples appear to have a higher proportion of plant-derived polysaccharide products (PS23, PS25, PS27, PS30 and PS31) (Vancampenhout et al., 2009), with negative loadings on PC2 (Figure 3.4). This suggests that these compounds are relatively well preserved in soils under mixed beech stands, and that PC2 represents decay of labile plant remains. Douglas fir and spruce soil samples are mostly found in the positive side of the PC2 (Figure 3.4) suggesting they have higher proportions of SOM from soil microorganisms (PS2, PS3 and PS6) (Vancampenhout et al., 2009), implying more intense microbial reworking.

Lignins

The sum of lignin compounds is 5.5 % under mixed beech and Douglas fir, and slightly higher (7.5 %) under spruce and silver fir (Figure 3.2). These levels are in the order of magnitude found in Girona-García et al. (2019). Lignins have been considered in some studies as recalcitrant compounds due to their structure (Marschner et al., 2008; Vancampenhout et al., 2009; Mambelli et al., 2011), yet numerous studies showed that it is subject to rapid degradation and not preserved for long periods (van Bergen et al., 1997; Dignac et al., 2005; Marschner et al., 2008; Vancampenhout et al., 2009). Hence, during the early stages of decay, there may be an increase in lignin as a result of very labile SOM constituents, but on long-term lignin tends to be selectively decomposed in most environments. This may indicate greater SOM degradability in silver fir and spruce than in Douglas fir and mixed beech.

Within the lignin family, deciduous species produce syringyl and guaiacyl lignins while coniferous species produce only guaiacyl lignins (Nierop and Filley, 2007; Brock et al., 2019; Girona-García et al., 2019). Vancampenhout et al. (2009) proposed an indicator to differentiate coniferous from deciduous soil samples by dividing the sum of compounds derived from syringol by the sum of compounds derived from syringol and guaiacol ($LS/(LG+LS)$). If the value of this ratio is less than 0.1, the sample is probably coniferous, and if the indicator is greater than 0.1, the sample is composed mainly of deciduous lignin. For this ratio, we obtained values of 0.18 for mixed beech and 0.08, 0.10 and 0.12 for spruce, Douglas fir and silver fir, which well indicates the contribution of the current vegetation.

In addition, the positive side of the PC4 (Figure 3.3) represents syringyl lignin and the negative side represents guaiacyl lignin. Only mixed beech stands are well represented in the positive side of PC4 (Figure 3.4), clearly distinguishing them from the other three coniferous species. However, LS is present in all the samples, suggesting a still visible imprint of past deciduous vegetation in present-day coniferous stands or a marker of understory vegetation.

Monocyclic and polycyclic aromatic hydrocarbons

The monocyclic (MAH) and polycyclic aromatic hydrocarbons (PAH) gave similar results, with higher levels for soils under Douglas fir than under the three other treatments (Figure 3.2). This result could indicate a lower degradability of SOM under Douglas fir because aromatic hydrocarbon compounds are generally considered to be low degradable (Vancampenhout et al., 2009). A potential source of PAHs in the pyrolyzates of soil samples is pyrogenic organic matter, which results from incomplete combustion during forest fires (González-Pérez et al., 2014). Douglas fir plots may have been more affected by fires to eliminate slash during clear-cutting before planting. On the other hand, the proportions of MAHs and PAHs in the soils may reflect organic matter degradation, as soils may become enriched of MAHs and PAHs upon the decay of plant tissues (especially microbial-associated MAHs such as toluene) (Yassir and Buurman, 2012).

Phenols

The spruce samples exhibited a greater proportion of phenolic compounds than the mixed beech and silver fir samples. Similarly, the Douglas fir samples showed a higher proportion of phenolic compounds than mixed beech samples (Figure 3.2). These compounds have multiple potential sources impeding the identification of an underlying process.

Methylene Chain Compounds

The MCC family, consisting of n-alkanes, n-alkenes, fatty acids and 2-methylketones, has higher proportions in soils under mixed beech and Douglas fir compared to silver fir and spruce (Figure 3.2). This indicates a lower degradability of SOM under beech and Douglas fir, since these compounds are considered part of the relatively recalcitrant pool of organic matter (de Blas et al., 2013).

An examination of alkanes reveals a higher quantity of C27 alkane, a deciduous marker (Girona-García et al., 2019), in mixed beech forests ($0.76 \pm 0.16 \%$) compared to the coniferous stands ($0.40 \pm 0.11 \%$), the same conclusion can be made for alkenes with a higher proportion of the C27:1 alkene for mixed beech stands. Following Girona-García et al. (2019), high molecular weight alkanes ($>C27$) correspond mostly to deciduous species but, in our case, they are present in similar proportions in all samples. This may be indicative of the presence of organic matter derived from past vegetation (deciduous trees) or understory vegetation communities. This result is consistent with the trace of syringyl lignin in coniferous stands, as previously observed. In addition, a greater proportion of C15 and C16 fatty acids is observed for mixed beech than for coniferous species. Identification of these fatty acids may be a sign of a microbial MCC pool (Yang et al., 2020). These two compounds, close to 0 on PC1 and in the negative side of PC2 (Figure 3.3), corresponding to the position of the mixed beech samples (Figure 3.4), enable species to be separated in the PCA. These compounds are also very close to the position of syringyl lignin in the PCA (Figure 3.3).

Nitrogen compounds

It is generally found that the proportion of N-compounds is greater in soils under coniferous than under deciduous species (Vancampenhout et al., 2009; Girona-García et al., 2019). However, the proportion of N-compounds observed in our study is similar regardless of the stand (Figure 3.2) and the overall level ($8.4 \pm 1.7 \%$) is low compared to Girona-García et al. (2019) who report values of 13 % and 19 % for the Ah horizon of a soil under beech trees and pine trees, respectively. This might indicate that in mount Beuvray soils did not accumulate large amounts of microbial biomass.

Triterpenes

The triterpene contribution in soils under Douglas fir is higher than under silver fir, with intermediate values under mixed beech and spruce (Figure 3.2). This result is somewhat surprising given that triterpenes are only produced by deciduous species (Smolander et al., 2005). This result confirms the occurrence of organic matter derived from past deciduous vegetation or a current input from understory vegetation within the upper 20 cm of the soil profile. In terms of degradability, little is known about the effect of triterpenes on the degradation of SOM (Adamczyk et al., 2013).

3.4. Soil organic matter degradability and molecular diversity

Regarding the organic matter degradability, the results differ between molecular families (Table 3.5). The organic matter in soil samples under mixed beech stands is characterised by prevalence of plant-derived rather than microbial polysaccharides, a low proportion of lignin but a relatively high proportion of syringyl lignin, and a high proportion of MCC, particularly the C₂₇ alkane and alkene. We therefore estimate that the overall degradability of SOM in mixed beech forest soils is intermediate. The polysaccharides observed under spruce are predominantly of microbial origin, suggesting that after clearcutting, plant inputs are more profoundly processed by microbes. A substantial amount of lignin was quantified, as expected, with a high proportion of guaiacyl lignin. Additionally, a high proportion of phenolic compounds and a low proportion of MCC are detected. Markers of organic matter of deciduous origin were also identified. The overall degradability is considered to be low to intermediate for spruce soils, due to the scarcity of plant-derived polysaccharides and the presence of significant amounts of LG, as well as low proportions of the relatively recalcitrant MCC. Douglas fir is characterised by a low quantity of polysaccharides with a predominantly microbial origin, a low quantity of lignin with a high proportion of guaiacyl lignin, and a high quantity of PAHs, MAHs, phenolic compounds, MCCs, and triterpenes. Markers of organic matter of deciduous trees origin were detected, as observed for the soils covers by spruce and silver fir. In the case of Douglas fir, the results indicate a low degradability of SOM. Soils under silver fir have a high proportion of polysaccharides with a diverse origin between microbial and plant-derived, a high quantity of lignin, mainly guaiacyl lignin, and a low quantity of MCCs, PAHs and MAHs. These patterns indicate a relatively high degradability of organic matter for soils under silver fir, which is consistent with higher values of WEOC content and ER under silver fir stands.

Table 3.5: Estimation of overall potential degradability of organic matter obtained for each molecular family as a function of forest treatment (+ : low degradability, ++ : moderate degradability, +++ : high degradability, / : no information); PS=polysaccharide; MAH=monocyclic aromatic hydrocarbon, MCC=methylene chain compound, N-COMP=nitrogen compound, PAH=polycyclic aromatic hydrocarbon

Forest stand	PS	Lignin	MAH	PAH	MCC	N-COMP
Mixed beech	++	+	+++	+++	+	++
Spruce	++	+++	+++	+++	+++	++
Douglas Fir	+	+	+	+	+	++
Silver Fir	+++	+++	+++	+++	+++	++

The Shannon index was used to estimate the organic molecular diversity (Figure 3.5). Py-GC-MS has recently been used to calculate the molecular diversity of SOM, but in environments or experimental conditions very different from our study (Yang et al., 2022; Jones et al., 2023). To our knowledge, no values have yet been published in the literature concerning the molecular diversity of bulk forest soil samples. Shannon values ranged from 4.48 ± 0.09 , 4.40 ± 0.11 , 4.48 ± 0.08 and 4.37 ± 0.08 for Douglas fir, spruce, mixed beech and silver fir, respectively. These values are elevated and, on the whole, the molecular diversity of each forest cover can be considered high. Comparing these values according to forest species, SOM under Douglas fir exhibits higher molecular diversity compared to silver fir. The molecular diversity of soil samples from spruce and mixed beech is not significantly different from the molecular diversity of Douglas fir but has a lower average value. According to the concept proposed by Lehmann et al. (2020), lower molecular diversity would lead to specialisation and greater efficiency in the decomposition of organic matter, resulting in an overall higher degradability. These findings are consistent with the conclusions derived from the molecular characterisation of the four forest cover types, as elucidated by Py-GC-MS. The SOM exhibited high potential degradability for silver fir, moderate for mixed beech and spruce, and comparatively lower degradability for Douglas fir (Table 3.5), which corroborates our observations of increasing molecular diversity from silver fir to Douglas fir (Figure 3.5). Molecular diversity values for spruce are associated with significant variability, which may be attributed to the heterogeneity observed between sampled plots, particularly in terms of regeneration or dead wood on the ground after clear-cutting.

Indeed, some plots have pioneer vegetation, while others remain bare. Some have been harvested by exporting all the wood, while for others most of the wood volume has been emptied and left on the ground. The molecular diversity of Douglas fir and mixed beech is not statistically different. This is an interesting result, as the mixture of several forest species (higher for mixed beech stands, see Figure 3.1) does not significantly increase the molecular diversity of SOM. Nevertheless, this diversity index remains elevated and, notably, exhibits greater homogeneity across the deciduous stands compared to all the coniferous stands. The latter exhibits considerable variability, which is likely associated with their historical trajectory.

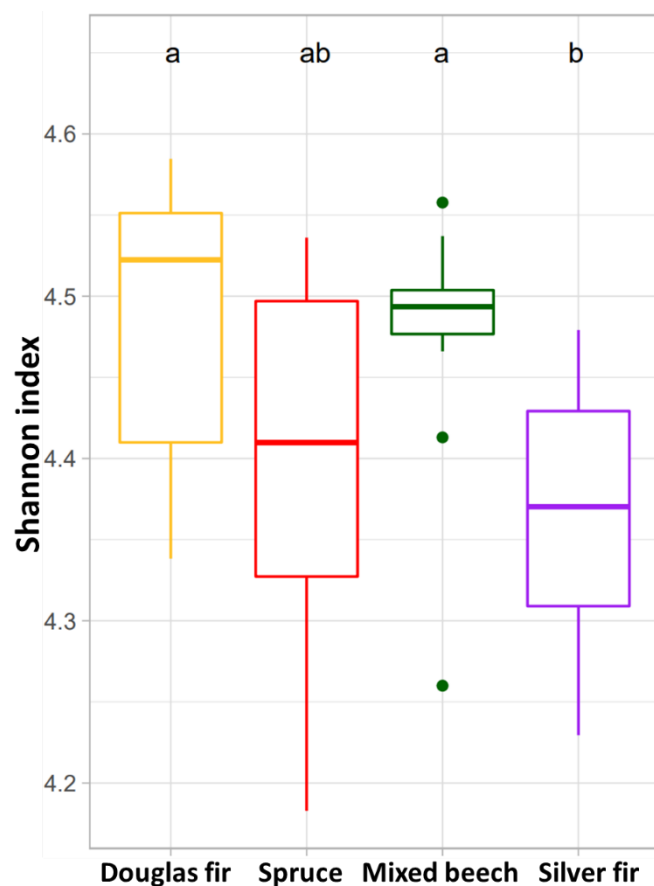


Figure 3.5: Boxplot of Shannon index for the four forest cover; a different letter indicates a significant difference between the treatments ($n=12$)

4. Conclusion

The primary objective of this study was to compare the soil organic matter degradability between a mixed beech forest and three coniferous species planted (at least 50 years ago) in the same forest massif, the mount Beuvray. Results show that the organic matter is more degradable in soils under silver fir (labile), and more difficult to degrade in soils under Douglas fir (stable). SOM from the beech stands, which represent the native vegetation, seem to have an intermediate degradability compared to silver and Douglas firs, even if we note higher MCC contents and especially a different origin for polysaccharides, the main molecular family identified. The results for soils under spruce are comparable to those under silver fir, with the exception of a lower polysaccharide content. It can be posited that the organic matter in spruce soils is moderately degradable. Even if, this last result should be regarded with caution, as the organic matter may have changed in some samples between the time of clear-cutting and the time of soil sampling. The Py-GC-MS method revealed a good correlation between degradability potential, based on a few molecular families and the level of molecular diversity estimated by the Shannon index. Our initial hypothesis is therefore confirmed: forest cover exerts an influence on the degradability and diversity of SOM. Molecular diversity measured under mixed beech forest is not higher, but it is more homogeneous than under coniferous stands. Furthermore, the organic matter present in soils under coniferous species is the result of a complex mixture of organic matter derived from both current and past vegetation, including deciduous trees. These results are significant for understanding the degradation patterns of organic matter, but they are based almost on its molecular composition. It will be interesting to consider the potential effect of organo-mineral associations, as they can influence microbial access to organic matter and interact with other environmental factors such as altered climatic conditions and land use changes. To this end, further research is needed to better assess the degradability of organic matter, through laboratory incubation or direct measurements of soil respiration in field studies.

Acknowledgments

The authors thank the GISMO platform (Biogéosciences, université de Bourgogne, UMR CNRS 6282, France) and its staff for their help with data acquisition. This work is part of the "Laboratoire d'experimentation forestière du Mont Beuvray", supported by the European Union (EAFRD) and the Région Bourgogne-Franche-Comté, as part of the agricultural European Innovation Partnership (EIP-AGRI).

Chapitre 4

Sensibilité à la température des matières organiques des sols et facteurs de contrôle

Dans ce nouveau chapitre, constitué de deux parties, la sensibilité à la température des matières organiques des sols et ses facteurs de contrôle ont été étudiés. La première partie (4.1) s'intéresse à l'impact de l'essence forestière sur les stocks de carbone organique du sol ainsi que sur la sensibilité à la température (Q_{10}) (i) de la respiration du sol et (ii) de quatre enzymes extracellulaires. Les mesures du paramètre Q_{10} de la respiration du sol ont été réalisées selon la méthode « equal-time ». Une analyse de partition de variance a ensuite été menée en incluant les données moléculaires, obtenues dans le chapitre 3, à celles nouvellement acquises pour évaluer quels paramètres impactent le plus la sensibilité à la température des matières organiques. Ce chapitre 4.1 correspond à une étude réalisée en collaboration avec Marco Panettieri (ICA-CSIC, Madrid) et Jérémy Puissant (LECA, Grenoble). Cette étude est présentée sous la forme d'un article qui sera prochainement soumis. Les données brutes relatives à la caractérisation des échantillons de ce chapitre sont disponibles en annexe 5. La seconde partie, chapitre 4.2, est consacrée à l'impact de la teneur en eau sur la sensibilité à la température de la matière organique du sol. Cette partie constitue donc à la fois une poursuite de la recherche des facteurs de contrôle de la sensibilité à la température des matières organiques du sol et un intermédiaire entre les mesures de Q_{10} à humidité constante et des mesures de terrain où la température et la teneur en eau varient en même temps. Les données brutes relatives à ce chapitre sont disponibles en annexe 9.

Chapitre 4.1

Influence de l'essence forestière sur la dynamique de la matière organique du sol et facteurs de contrôle de sa sensibilité à la température

–

Influence of forest species on soil organic matter dynamics and factors controlling its temperature sensitivity

Abstract

In the context of climate change, it is important to store more organic carbon in soils and reduce carbon exports. In the case of forest soils, the selection of forest species can influence these two mechanisms, but with little understanding of the mechanisms involved. To improve our knowledge, it is important to look at the microbial compartment, as it is mainly microorganisms that control the decomposition of organic matter in soils. In this study, based on a comparison of four forest species (mixed beech, spruce, Douglas fir and silver fir), the organic carbon stocks, the temperature sensitivity of soil respiration and the activity of four extracellular enzymes were measured. Organic carbon stocks did not differ between the four forest species, which may be due to a legacy effect of the deciduous trees present throughout the massif in the past. Our results show that the sensitivity of soil respiration to temperature (Q_{10}) is greater for mixed beech than for the other three conifer species. For enzymatic activity, the results are different depending on the enzyme considered. This study also investigated the factors controlling the temperature sensitivity and the results show that the variance of Q_{10} is explained by a variety of parameters (soil, pyro and EEA), but mainly by the interaction between molecular data and microbial activity. Finally, the results showed a positive correlation between temperature sensitivity of soil organic matter and molecular diversity.

Keywords

Temperature sensitivity; forest soil; soil organic carbon stocks; extracellular enzymatic activities; tree species

1. Introduction

Soil is the largest reservoir of continental organic carbon, estimated at 1,500 Gt (Batjes, 1996; Jobbágy and Jackson, 2000; Kirschbaum, 2000; Scharlemann et al., 2014), almost as much as the carbon contained in plant biomass and the atmosphere combined (Jobbágy and Jackson, 2000). Approximately 50 % of this large stock is found in forest soils (Jobbágy and Jackson, 2000). Forest ecosystems represent a dynamic carbon pool with an annual exchange of carbon between forests and atmosphere (photosynthesis vs. respiration) of around 50 Gt, which is almost 7 times the annual anthropogenic CO₂ emissions (Jandl et al., 2007). In the context of climate change and global temperature rise (IPCC, 2023), total respiration of forest ecosystems could increase due to the intensification of soil respiration flux (Hamdi et al., 2013; Yang et al., 2023). This is one of the most significant positive feedback for climate change, leading to an increase in atmospheric CO₂ concentration (Kan et al., 2022). It is crucial to better understand the processes of carbon storage soils, especially forest soils, and the factors controlling soil respiration, in order to evaluate and adapt forest management strategies to store more and reduce carbon exports (Roth et al., 2023).

An important aspect of forest management is the selection of tree species, with coniferous and deciduous trees being the two dominant species in temperate forests. Various studies have investigated the effect of tree species on soil carbon storage, with contrasting results. Some authors indicate higher carbon content under coniferous trees (Schulp et al., 2008; Lorenz and Thiele-Bruhn, 2019) or conversely under deciduous trees (Jobbágy and Jackson, 2000; Oulehle et al., 2016), while others observe no difference between the two species (Borken et al., 2002; Ladegaard-Pedersen et al., 2005; Jandl et al., 2021). In addition to soil carbon storage, it is also interesting to consider the effects of species on soil respiration and temperature sensitivity. The temperature sensitivity of soil respiration is an important parameter for understanding carbon dynamics and assessing the potential increase in CO₂ emissions with climate change. Temperature sensitivity is usually assessed using the Q₁₀ parameter, which represents the multiplicative factor of soil CO₂ flux for a 10°C temperature increases (Kirschbaum, 1995; Davidson and Janssens, 2006; Fierer et al., 2006; Meyer et al., 2018; Liu et al., 2019; Kan et al., 2022). As global temperature rise, a forest with a high soil organic carbon stock and a high Q₁₀ factor could lose a significant amount of this carbon through increased soil microbial respiration.

Q_{10} is used in various global models for estimating carbon fluxes (CENTURY, CASA, etc.), but at a fixed value (Fierer et al., 2006; Quan et al., 2014; Meyer et al., 2018). However, it is now known that this parameter varies according to forest species, soil type, etc (Hamdi et al., 2013; Kan et al., 2022). To achieve more accurate predictions of global carbon fluxes, it is necessary to improve our knowledge of the drivers that specifically influence the Q_{10} and, more generally, the response of soil organic carbon to rising temperatures in forest ecosystems.

Microbial activity is one of the factors controlling the formation and degradation of soil organic matter (SOM), and one of the main mechanisms of soil respiration (Davidson and Janssens, 2006). Microbial activity is commonly measured by enzymatic activity, which play an essential role in SOM dynamics (Fan et al., 2021; García-Palacios and Chen, 2022) and is influenced by the same environmental factors that control SOM degradation, such as pH, bedrock, temperature or moisture (Jandl et al., 2007). The quality, abundance and accessibility of the substrate will also affect the activity of microorganisms; for example, chemically stable or physical inaccessible compounds will be difficult to degrade in the short term (Davidson and Janssens, 2006; Jandl et al., 2007; Wei et al., 2021). However, the responses of soil enzyme activities to global warming are still unclear, and this is a major source of uncertainty in soil carbon models (García-Palacios and Chen, 2022).

In this study, we compare soil organic carbon stocks and the temperature sensitivity of soil respiration and extracellular enzymatic activities for four forest species (mixed beech, spruce, Douglas fir and silver fir) in a mid-mountain context. Our objectives were: (i) to better understand how forest species influence soil organic matter dynamics and (ii), to elucidate the controlling factors that determine the temperature sensitivity of soil organic matter degradation in forest ecosystems.

2. Materials and methods

2.1. Study area and soil sampling

The study site is the mount Beuvray in the southern Morvan massif, a mid-mountain area in Burgundy (France), and is described in detail in chapter 3, along with the soil sampling protocol. In summary, the mount Beuvray is characterised by a mountain climate (mean annual temperature: 9.5 °C; mean annual precipitation: 1188 mm). The bedrock is volcanic and the soils are classified as Cambic Umbrisol (IUSS Working Group WRB, 2022) with a loamy texture. Forest covers most of the 1000 ha, with deciduous species representing the historical land cover and coniferous species planted since 1950. In recent decades, the main forest species have been beech (*Fagus sylvatica*), oak (*Quercus petraea*), Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*), silver fir (*Abies alba*) and spruce (*Picea abies*). The tree species are distributed in predominantly monospecific stands for conifers and more or less mixed stands for deciduous species. Spruce stands have been clear-cut between 2017 and 2021 due to infestation of bark beetles (*Ips typographus*).

Based on cartographic elements, a sampling strategy (Figure 4.1.1) was developed to compare the four main forest types: mixed beech, Douglas fir, silver fir and spruce. Although recently clear-cut, the spruce stands were included in this study, as they were the last species planted for the selected plots over the past 50 to 70 years. The location of the 48 sampling points, 12 for each forest type, was chosen to represent as much as possible the range of slopes (10-60 %) and elevation (450-800 m) present in the study area for each of the four forest. The sampling campaign was conducted in May 2022 to obtain a composite soil sample of the first 20 cm for each sampling point. Before sampling, the litter was removed to collect only the organo-mineral fraction.

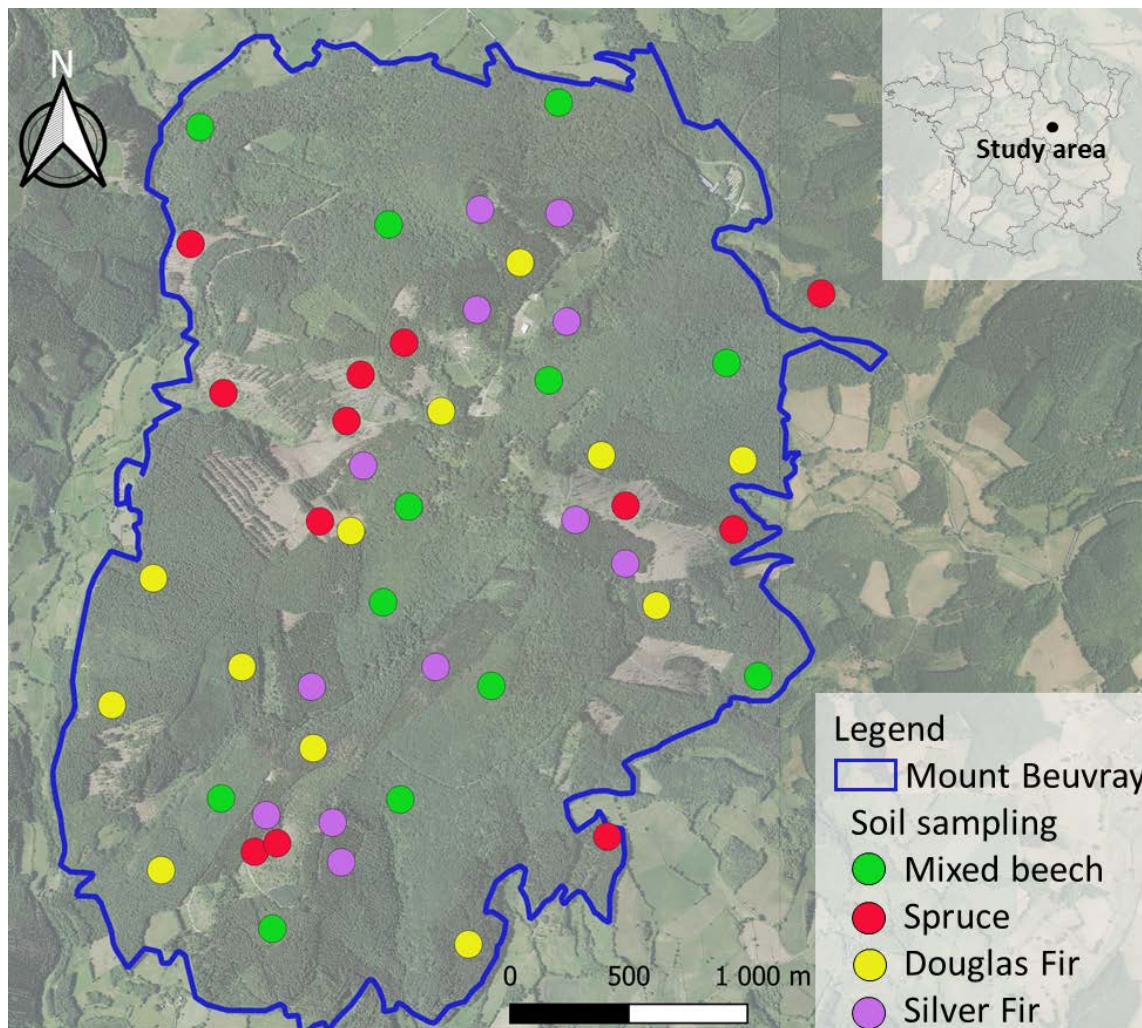


Figure 4.1.1: Soil sampling map on mount Beuvray

2.2. Physical and chemical soil parameters and organic carbon stocks

For each of the 48 selected points, a composite soil sample was collected, air-dried and sieved to 2 mm. The fractions above and below 2 mm were weighed to determine the percentage of coarse fraction (CF) (i.e. above 2 mm). The physical and chemical characterisation of the fine fraction of the samples was partially presented in chapter 3. Soil organic carbon content (SOC), total nitrogen content (TN) and $\delta^{13}\text{C}$ values were obtained on a Vario Micro Cube elemental analyser coupled in a continuous flow mode to an isotopic ratio mass spectrometer (IsoPrime, Elementar). SOC and TN were normalised to the total sample mass and expressed as dry weight percentages (dry wt. %). $\delta^{13}\text{C}$ isotopic composition was expressed in delta notation (‰) and reported relative to the Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) international reference. pH was measured in soil/water solution (ratio 1:5) following ISO standard 10 390 (2021). These parameters were analysed in triplicate.

Texture was measured at the soil analysis laboratory in Arras (France) according to AFNOR standard X31 107. In addition to the soil sampling, bulk density (BD) was measured in September 2023 using the sand method (NF ISO 11272) as described by Martin et al. (2009). A circular hole was dug to a depth 20 cm and all the excavated soil was collected. The volume of the hole was measured with calibrated sand using test tubes. The sampled soil was dried at 105 °C and weighed to get the dry mass.

Soil organic carbon stocks in the first 20 cm were calculated following Equation 1:

$$\text{Organic carbon stocks (Mg.ha}^{-1}\text{)} = \text{SOC} * (1 - \text{CF}) * \text{BD} * d * 10\,000 \text{ (Equation 1)}$$

with SOC (g.g^{-1}) is the soil organic carbon content; CF (g.g^{-1}) is the coarse fraction; BD (g.cm^{-3}) is the bulk density, and d (m) is the depth of the soil layer (0.2 m).

2.3. Characterization of the soil organic matter molecular composition

The molecular characterisation of the samples was presented in chapter 3. The results were obtained by Py-GC-MS analysis via pyrolysis at 500 °C in a pyroliser (Py-3030D, FrontierLab, Japan) connected to a GC/MS (7890B/5977B MSD, Agilent Technologies, USA) system. The heating ramp of the GC oven ranged from 50 °C to 320 °C. Data-processing was used to obtain the relative abundance of the identified compounds (~200) for each sample. Further details of the method are given in chapter 3.

For the purposes of this article, the Py-GC-MS data matrix was introduced into a PCA to reduce the number of variables carrying the molecular composition fingerprint signal. The position of each sample on the first four axes of the PCA is used in this article as an explanatory variable for the variance of the temperature sensitivity of SOM. The estimate of molecular diversity calculated by the Shannon index is also used later in this article.

2.4. Characterization of the temperature sensitivity of soil organic matter

Measurements of the Q_{10} parameter were done using a Respicond X respirometer (Nordgren Innovations AB, Sweden), which measures CO_2 emissions from a sample by trapping the CO_2 in a potassium hydroxide solution. Soil CO_2 fluxes were measured at different temperatures, from 5 °C to 25 °C. Prior to measurement, the soil samples (20 g) were pre-incubated for 7 days at 15 °C and at 60 % of their water holding capacity. After the pre-incubation period, the samples were placed in the respirometer and the conductance of the potassium hydroxide solution was measured every 20 minutes. The decrease in the measured conductance value was directly converted into the amount of CO_2 emitted according to the following Equation 2:

$$CO_2 \text{ trap} = A * ((C_{t0}-C_t)/C_{t0}) \text{ (Equation 2)}$$

with, $A = 219$ for 10 ml 0.6 M KOH, C_{t0} conductance at t_0 and C_t conductance at the time of measurement.

The amount of CO_2 emitted every 20 minutes was then used to calculate a flux of CO_2 per hour. This method was applied by changing the sample at each temperature and with four replicates for each of the 48 samples and each temperature.

Regarding the data processing, the flushes generated by the initial manipulation of the soil samples are excluded from the calculation as described: the t_0 used in Equation 2 is placed 4 hours after the start of the measurements, the following 6 hours are a stabilization time for the activity of the microorganisms and the following 12 hours are used to calculate the average flux of a sample at a given temperature. An explanatory diagram of data processing is presented in supplementary file (annexe 6). For each sample and each temperature, the mean CO_2 flux and standard deviation are calculated using the 12h measurements from the 4 replicates. Some outliers or negative values were removed before calculating the mean, these values represent 0.5 % of the data sets. An exponential fit is then performed with the CO_2 flux values at each temperature according to the following Equation 3:

$$SR_T = a * \exp(b*T) \text{ (Equation 3)}$$

with, SR_T soil respiration at temperature T .

Once the parameter b is calculated from Equation 3, the Q_{10} value is calculated with the following Equation 4:

$$Q_{10} = \exp(10*b) \text{ (Equation 4)}$$

2.5. Soil extracellular enzymes activity assays

To characterize the activity of soil microorganisms, the enzymatic activities of four extracellular soil enzymes were measured individually (Table 4.1.1). Measurements were performed according to the protocol described in Puissant et al. (2015). Briefly, a small amount of moist soil (0.8 g) sieved to 5 mm was mixed with 25 ml of distilled water for 15 min at 300 rpm. Then, 100 µl of the soil solution was added into a 96-well microplate with 100 µl of fluorometric substrate (at saturated concentration, 300 µM). The plates were then placed in the dark for 15 min at the measurement temperature prior the analysis. Fluorescence was then measured every 30 min for at least 2.5 hours to quantify the enzymatic activity. These analyses were carried out at 5, 15, 25 and 35 °C to calculate a Q_{10} on the enzymatic activities according to the same equations as those used for soil respiration, replacing the flux of soil respiration (SR) by the enzymatic activity (EEA). All enzymatic activities were measured in triplicate and expressed in nmol of products per minute and per gram of dry soil.

Table 4.1.1: Soil extracellular enzymes studied with abbreviation, enzyme commission classification (EC), substrates and enzymes functions. 7-AMC = 7-amino-4-methylcoumarin hydrochloride, 4-MUB = 4-methylumbelliferyl (modified from Puissant et al., 2015)

Abbreviation	Cycle involved	EC number	Enzyme	Substrate	Function
PHO	P	3.1.3.1	Alkaline phosphatase	4-MUB-phosphate	Phosphorus mineralization
BG	C	3.2.1.21	β-Glucosidases	4-MUB-β-D-glucopyranoside	Releases glucose from cellulose
CB	C	3.2.1.91	Cellobiohydrolase	4-MUB-β-D-cellobioside	Releases disaccharides from cellulose
LAP	N	3.4.11.1	Leucine-amino-peptidase	L-Leucine-7-AMC	Degrades protein into amino acids

2.6. Statistical analysis

Statistical processing of the data was done out using R software (version 4.0.2) and the Rstudio interface with a confidence level of 95 % for all tests. Analysis of variance (ANOVA) was used to compare means between forest species, followed by the Newmann-Keuls test to form homogeneous groups if the data were normal and the variances equal, otherwise the Kruskal-Wallis test was applied. For principal component analysis, the PCA function of the "FactoMineR" library was used, after scaling the data. For correlations between variables, the cor.test function was applied using the Spearman method.

Variance partitioning was performed using the `varpart` function of the "*vegan*" library. Variables included in the variance partitioning of parameter Q_{10} were selected in the first approach for their potential impact on Q_{10} , then certain variables were removed to limit collinearity (i.e. CB 15 °C or C/N).

Bulk density, coarse fraction and organic carbon content data were considered by the organic carbon stock values and texture was considered by the clay content. Variance partitioning was then applied by placing the different variables in groups of explanatory variables. The 'Pyro' group contains molecular information of the SOM via the first 4 axes of the PCA of all the compounds identified (the significance of each axes is given in the Figure 4.1.9), the 'Soil' group contains information on the physical and chemical description of the samples and the 'EEA' group represents the microbial compartment with the extracellular enzymatic activities (expressed per gram of soil organic carbon) of the enzymes studied as well as the Q_{10} values of the enzymatic activities.

3. Results

3.1. Soil physical and chemical properties and soil organic carbon stocks

The physical and chemical results (Table 4.1.2) show equivalent values of bulk density between the four species, with values varying from 1.0 to 1.2 g.cm⁻³, close to the mean value (1.238 g.cm⁻³) calculated on the 0-14 cm of almost 500 forest sites in France (Jalabert et al., 2010). The lowest values obtained in our study can be explained by the 3 times higher amount of organic carbon in the soil of our study compared to the average organic carbon content of the same 500 French forest sites (32.21 mg.g⁻¹) (Jalabert et al., 2010). Globally, the proportion of coarse elements is high (about 60 %), with the coarse fraction increasing with the slope, ranging from 5 to 30 °. As the study area is relatively homogeneous geologically and pedologically, textures are similar between samples. The soil pH does not differ between forest species, as observed in other studies (Pizzeghello et al., 2006; Malchair and Carnol, 2009; Kania et al., 2023) and the result is the same for the $\delta^{13}\text{C}$ values, which correspond to C3 vegetation. Soil organic carbon and total nitrogen contents are significantly higher for mixed beech and silver fir than for Douglas fir, but the C/N ratio is equivalent for the four forest species.

Table 4.1.2: Mean and standard deviation of physical and chemical parameters for each forest stand; a different letter indicates a significant difference between the means at the 95 % threshold ($n=12$). BD = bulk density, CF = coarse fraction (>2 mm), SOC = soil organic carbon content, TN = total nitrogen content

Forest stand	BD ($g \cdot cm^{-3}$)	CF (%)	SOC ($mg \cdot g^{-1}$ soil)	TN ($mg \cdot g^{-1}$ soil)	C/N	$\delta^{13}C$ (‰)	pH	Clay (%)	Silt (%)	Sand (%)
Mixed beech	1.1 ± 0.2^a	63 ± 12^a	159 ± 47^a	9 ± 2^a	18.7 ± 1.9^a	-27.4 ± 0.4^a	4.2 ± 0.3^a	28 ± 4^a	34 ± 3^a	38 ± 7^a
Spruce	1.0 ± 0.2^a	62 ± 15^a	122 ± 45^{ab}	6 ± 2^b	19.6 ± 3.3^a	-27.1 ± 0.3^a	4.4 ± 0.4^a	27 ± 5^a	35 ± 3^a	38 ± 7^a
Douglas Fir	1.2 ± 0.3^a	59 ± 12^a	112 ± 34^b	6 ± 2^b	20.3 ± 3.6^a	-27.2 ± 0.4^a	4.3 ± 0.3^a	28 ± 5^a	38 ± 6^a	34 ± 10^a
Silver Fir	1.2 ± 0.3^a	65 ± 17^a	157 ± 36^a	8 ± 2^a	19.0 ± 3.0^a	-27.4 ± 0.2^a	4.1 ± 0.3^a	30 ± 4^a	36 ± 7^a	34 ± 8^a

Soil organic carbon stocks are not statistically different among the four forest species, with values ranging from $85.2 \pm 32.6 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ for spruce to $115.0 \pm 26.4 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ for mixed beech, with Douglas fir ($102.3 \pm 33.0 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$) and silver fir ($112.9 \pm 44.5 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$) species with intermediate values (Figure 4.1.2).

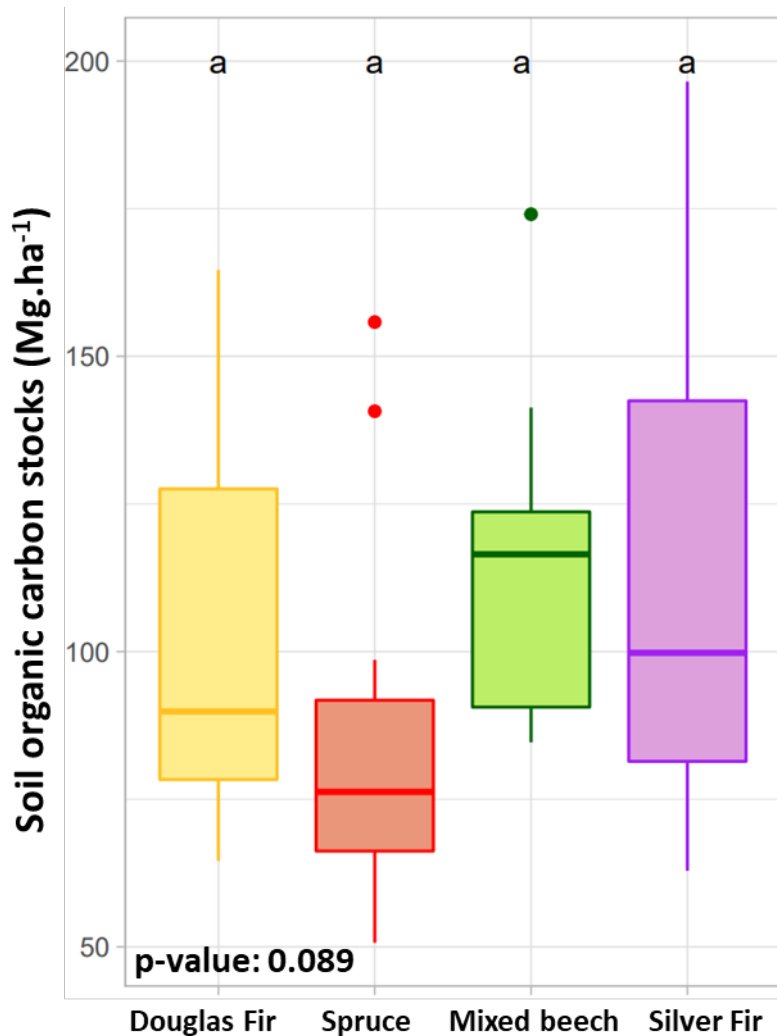


Figure 4.1.2: Soil organic carbon stock values (in $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$) for each forest species; a different letter indicates a significant difference between the means at the 95 % threshold ($n= 12$)

3.2. Soil respiration and temperature sensitivity of soil organic matter

Soil respiration measured at 20 °C (R_{s20}) showed significantly higher values for mixed beech ($17.6 \pm 5.1 \mu\text{g CO}_2\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$) and silver fir ($20.0 \pm 5.1 \mu\text{g CO}_2\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$) than for Douglas fir ($11.1 \pm 3.2 \mu\text{g CO}_2\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$) and spruce ($13.2 \pm 3.3 \mu\text{g CO}_2\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$) (Figure 4.1.3).

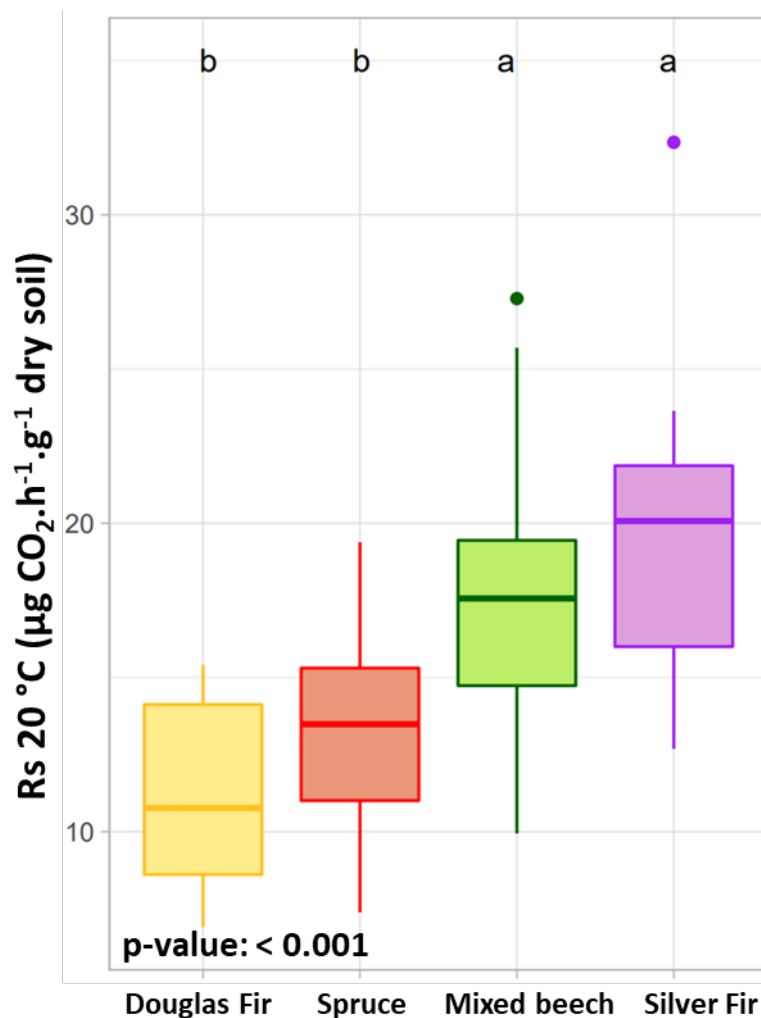


Figure 4.1.3: Soil respiration at 20°C ($\mu\text{g CO}_2\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$ dry soil) for each forest species; a different letter indicates a significant difference between the means at the 95 % threshold ($n=12$)

These values at 20 °C were also used to calculate a degradability index by dividing soil respiration at 20 °C by the soil organic carbon content (Meyer et al., 2018). This index suggests higher degradability for SOM under silver fir, lower under Douglas fir and intermediate under mixed beech and spruce stands (Figure 4.1.4).

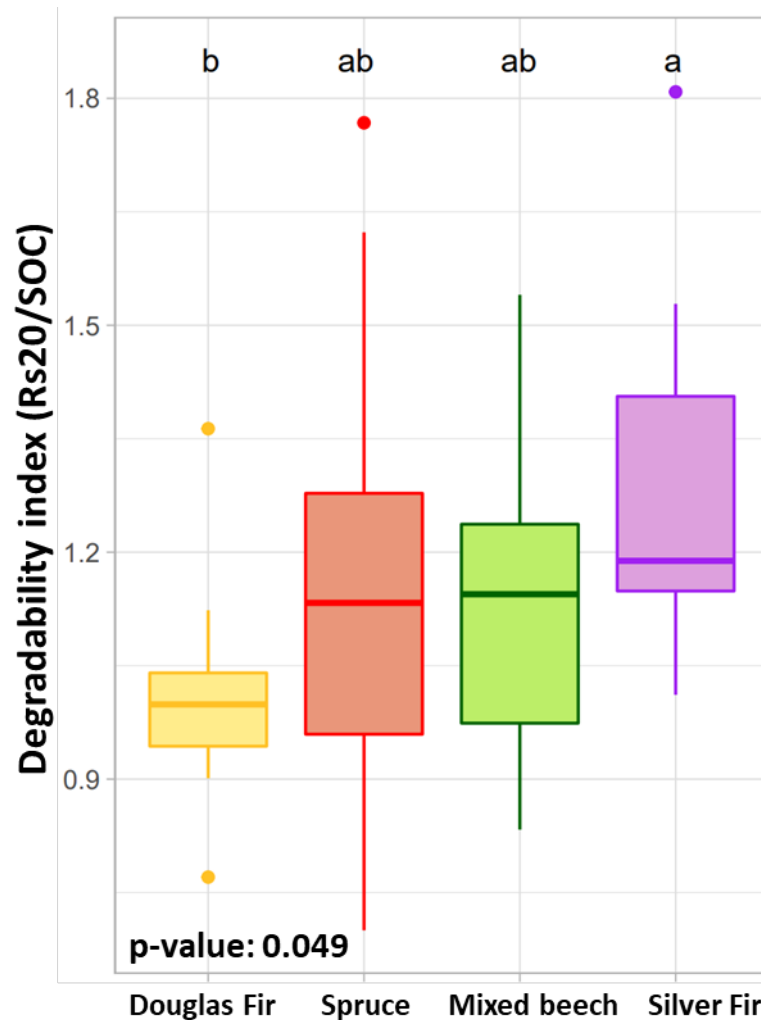


Figure 4.1.4: Degradability index (Rs_{20}/SOC) for each forest species; a different letter indicates a significant difference between the means at the 95 % threshold ($n= 12$)

Regarding the Q_{10} parameter (Figure 4.1.5), mixed beech showed the higher values (2.8 ± 0.1) than for the three coniferous species (2.6 ± 0.1). The detailed CO_2 fluxes as a function of temperature increase for all the samples are presented in supplementary files (annexe 7).

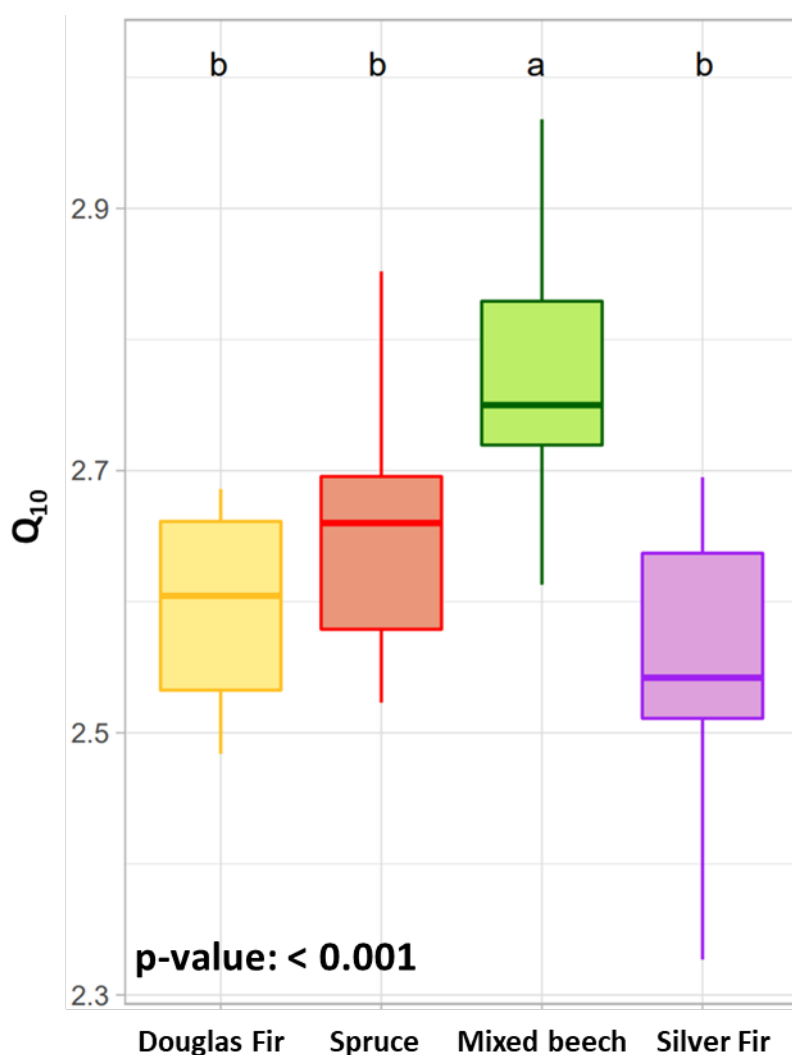


Figure 4.1.5: Values of Q_{10} parameter for each forest species; a different letter indicates a significant difference between the means at the 95 % threshold ($n=12$)

3.3. Soil enzyme activity and temperature sensitivity

The four enzymatic activities measured at 15 °C and expressed per gram of soil are presented in Figure 4.1.6. Silver fir had significantly higher PHO, BG and CB activities compared to Douglas fir, whereas differences with spruce and mixed beech forest were significant only for CB enzymatic activity. No differences were found for LAP between the four forest species.

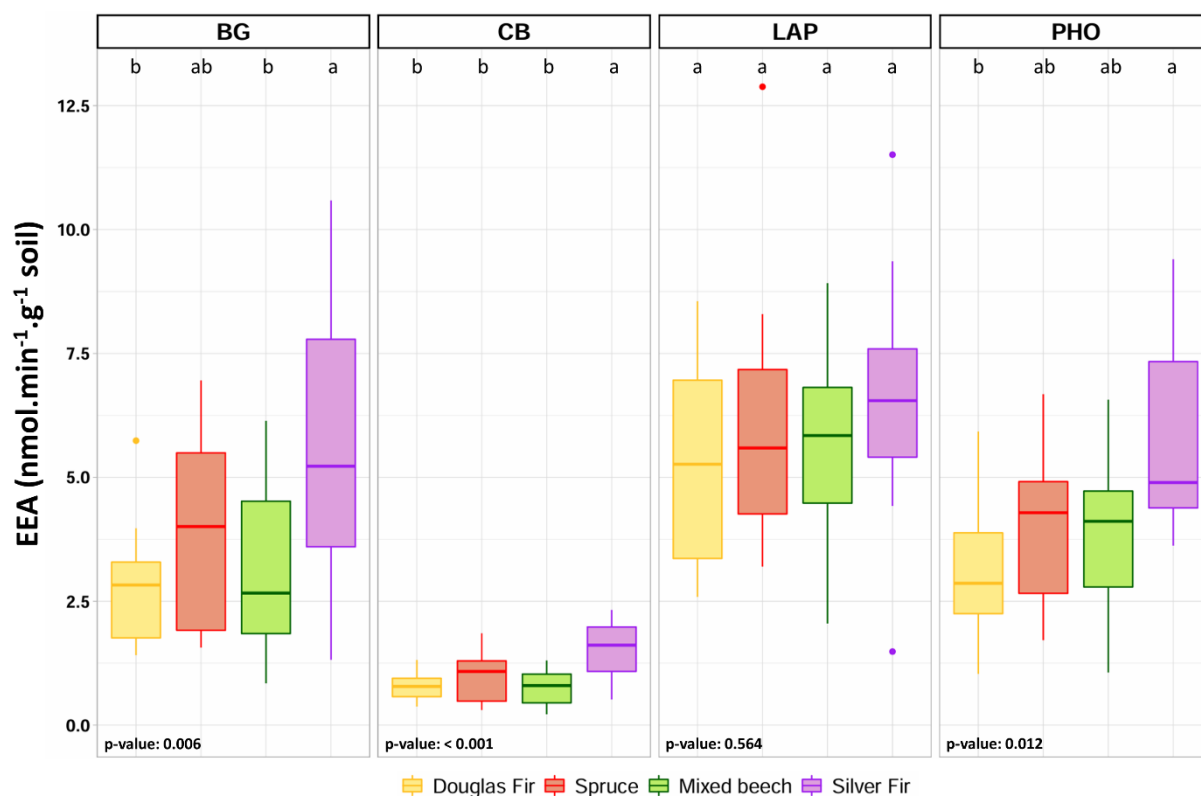


Figure 4.1.6: Extracellular Enzyme Activities (EEA) values (expressed per gram of soil) obtained at 15 °C for each forest species and each enzyme; a different letter indicates a significant difference between the means of the same enzyme at the 95 % threshold (n=12)

A more detailed description of the enzymatic activities, expressed per gram of soil organic carbon, and their relative Q_{10} values are presented in Table 4.1.3. Consistent with the results expressed per gram of soil, the LAP enzyme per gram of carbon did not differ between species. However, for the enzymes involved in the carbon and phosphorus cycles, the results show a higher enzyme activity under silver fir and a lower enzyme activity under mixed beech. Regarding the temperature sensitivity (Q_{10}) of these enzymatic activities, the values are relatively homogeneous and show a small standard deviation. Mixed beech had a significantly lower temperature sensitivity than Douglas fir for PHO and lower than all the coniferous species for BG enzymes. However, mixed beech and spruce exhibited higher Q_{10} for CB than silver fir. No significant differences were found for the temperature sensitivity of the LAP enzyme. Details of the enzymatic activities as a function of temperature increase for the 48 samples and the 4 enzymes are presented in supplementary files (annexe 7).

Table 4.1.3: Mean and standard deviation of Extracellular Enzyme Activities (EEA) at 15 °C expressed per gram of carbon and Q_{10} values of enzyme activities for each forest species; a different letter indicates a significant difference between the means at the 95 % threshold ($n=12$)

Forest stand		Mixed beech	Spruce	Douglas Fir	Silver Fir
EEA at 15 °C (nmol.min ⁻¹ .g ⁻¹ SOC)	PHO	24.6 ± 10.8 ^b	33.6 ± 11.9 ^{ab}	28.9 ± 11.2 ^{ab}	38.1 ± 12.2 ^a
	BG	19.3 ± 8.4 ^b	32.7 ± 10.7 ^a	28.2 ± 17.1 ^{ab}	37.6 ± 19.0 ^a
	CB	4.9 ± 1.9 ^b	8.1 ± 3.1 ^{ab}	7.7 ± 4.0 ^{ab}	10.2 ± 4.6 ^a
	LAP	36.9 ± 13.2 ^a	59.5 ± 36.5 ^a	55 ± 35.3 ^a	43.6 ± 15.5 ^a
Q_{10}	PHO	1.3 ± 0.1 ^b	1.3 ± 0.1 ^{ab}	1.4 ± 0.1 ^a	1.4 ± 0.1 ^{ab}
	BG	1.3 ± 0.1 ^b	1.5 ± 0.1 ^a	1.5 ± 0.1 ^a	1.4 ± 0.1 ^a
	CB	1.5 ± 0.2 ^a	1.5 ± 0.1 ^a	1.3 ± 0.2 ^{ab}	1.1 ± 0.1 ^b
	LAP	1.6 ± 0.1 ^a	1.6 ± 0.1 ^a	1.6 ± 0.2 ^a	1.7 ± 0.2 ^a

3.4. Factors controlling the temperature sensitivity of SOM

The results of the variance partitioning of the Q_{10} parameter with only the ‘Soil’ and ‘Pyro’ groups are shown in Figure 4.1.7. This figure shows that the soil physical and chemical properties explain much less of the temperature sensitivity of organic matter (around 5 %) than the molecular data (around 27 %), while the rest of the variance remains unexplained.

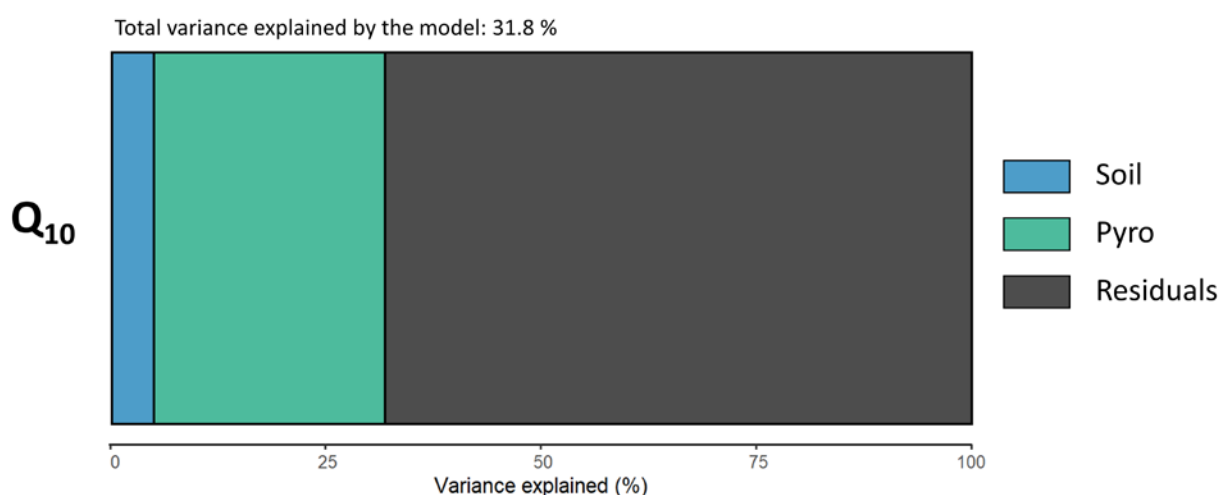


Figure 4.1.7: Results of the variance partitioning of parameter Q_{10} , the ‘Soil’ group corresponds to the physical and chemical properties of the samples (clay content, pH, $\delta^{13}C$, SOC stocks, R_s 20°C) and the ‘Pyro’ group contains the molecular information obtained by Py-GC-MS. Negative values not shown

A second variance partitioning of the Q_{10} parameter was then run with the three groups of variables (Soil, Pyro and EEA). The results are presented in Figure 4.1.8, where the proportion of variance explained by soil and pyrolysis is equivalent (about 6 % each), while the group of enzymatic variables account for a larger proportion of the variance (about 15 %). The addition of the microbial compartment to the variance partitioning did not change the proportion explained by the physical and chemical parameters but reduced the proportion of variance explained solely by the molecular data (from 27 % to 6 %). Looking at the interactions, only the interaction between the molecular data and the enzyme activity data is observed (almost 24 % of the variance). The part of the variance explained by the molecular data “lost” between the two partitioning is now found in the interaction with the enzyme activity data (EEA group).

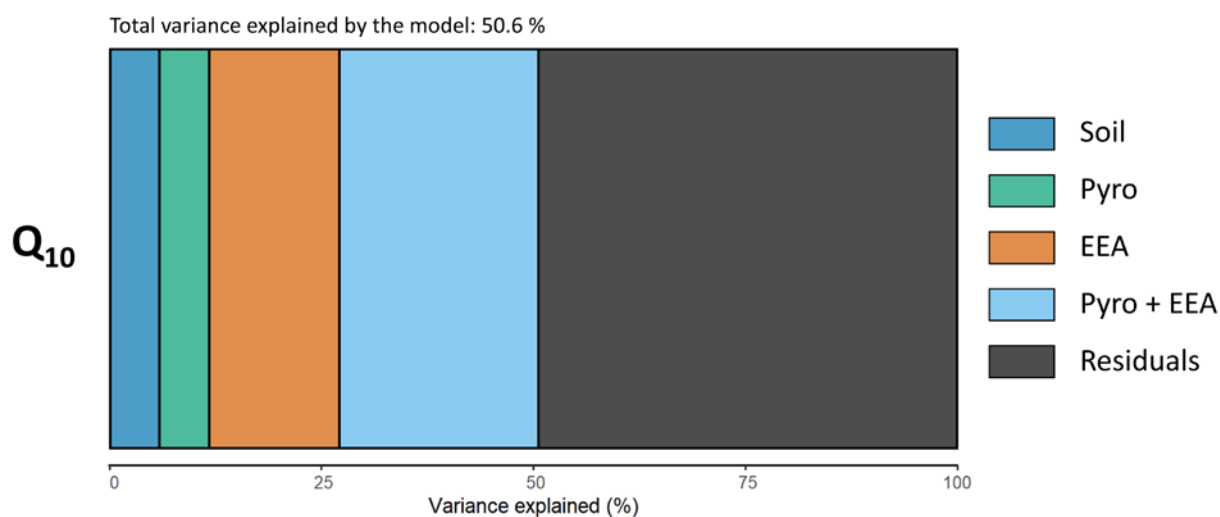


Figure 4.1.8: Results of the second variance partitioning model of parameter Q_{10} , the ‘Soil’ group corresponds to the physical and chemical properties of the samples (clay content, pH, $\delta^{13}C$, SOC stocks, R_s 20°C), the ‘Pyro’ group contains the molecular information obtained by Py-GC-MS and the ‘EEA’ group consists of all the variables obtained by measuring extracellular enzymatic activities. Negative values not shown

To go further, the relationships between Q_{10} and each of the explanatory variables used in this last variance partitioning model were studied (Table 4.1.4). The results show that variables representing soil physical and chemical parameters are not significantly correlated with Q_{10} . On the other hand, some variables carrying molecular information, such as Dim.1, are correlated with the temperature sensitivity of soil respiration. To help interpret these results, Figure 4.1.9 shows the molecular information carried by the four PCA dimensions of Py-GC-MS data.

For the enzymatic part, the Q_{10} of soil respiration is negatively correlated with the temperature sensitivity of the BG enzyme and positively correlated with the Q_{10} of the CB enzyme. However, the enzymatic activities at 15°C were not significantly correlated with the temperature sensitivity of SOM (Table 4.1.4).

Table 4.1.4: Values of the correlation coefficient between Q_{10} and each of the variables included in the variance partitioning associated with the p-values. A star with the p-value indicates that the correlation is significant at the 95% threshold (n=48)

Explanatory variables		Correlation with Q_{10} (R)	p-value
Soil variables	clay	-0.060	0.684
	pH	-0.002	0.989
	$\delta^{13}\text{C}$	-0.048	0.746
	Rs 20 °C	0.085	0.566
	SOC stocks	0.171	0.245
Pyro variables	Dim.1	0.384	0.007*
	Dim.2	-0.318	0.027*
	Dim.3	0.021	0.887
	Dim.4	0.282	0.052
EEA variables	Q_{10} BG	-0.405	0.004*
	Q_{10} CB	0.413	0.003*
	Q_{10} LAP	-0.200	0.172
	Q_{10} PHO	-0.231	0.115
	BG 15 °C	-0.087	0.558
	LAP 15 °C	-0.221	0.130
	PHO 15 °C	-0.094	0.525

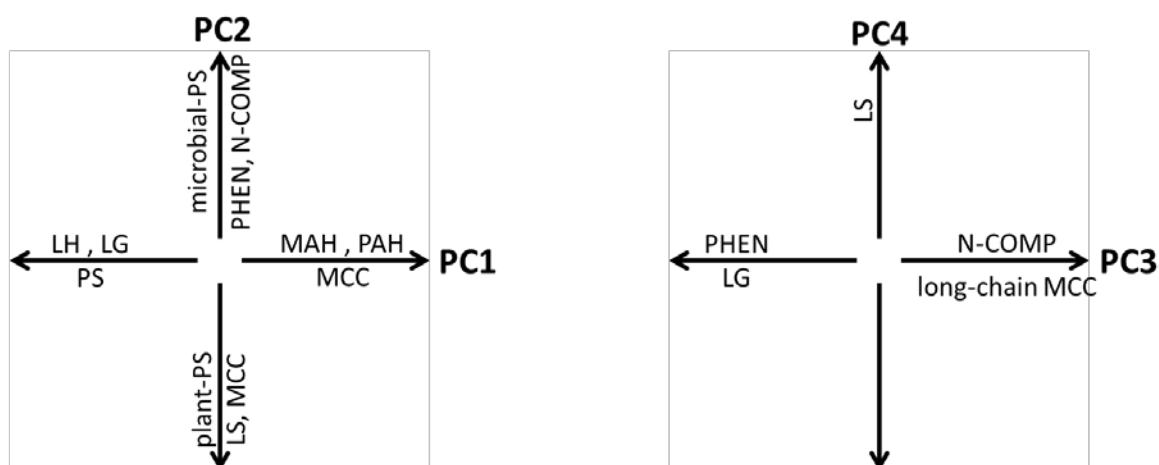


Figure 4.1.9: Schematic representation of the significance of the 4 dimensions of PCA of molecular data (LG: lignin G; LH: Lignin H; LS: lignin S; MAH: mono-aromatic hydrocarbon; MCC: methylene chain compounds; N-COMP: nitrogen compounds; PAH: poly-aromatic hydrocarbon; PHEN: phenol PS: polysaccharides)

4. Discussion

4.1. Forest species and soil organic matter dynamics

4.1.1. Effect of forest species on soil carbon dynamics and carbon stocks

In our study, soil organic carbon values are significantly higher for mixed beech and silver fir than for Douglas fir. However, according to the literature, forest species does not seem to be a significant control factor for organic carbon content. Kania et al. (2023) reported higher values for silver fir than for beech, Schulp et al. (2008) found similar values for deciduous and coniferous forest in the top 10 cm of soil, while Malchair and Carnol (2009) observed very different results for different forest species depending on the study site. The amount of total nitrogen measured in our study is consistent with the study of Malchair and Carnol (2009), which reported values between 5 and 10 mg.g⁻¹ for a variety of forest species and sites, but unlike our study, they did not observe differences between forest species. The C/N ratio are not different between species but are slightly higher under Douglas fir compared to mixed beech soils, which could indicate lower soil organic matter degradability under Douglas fir (Augusto et al., 1998; Malchair and Carnol, 2009).

The values of soil organic carbon stock measured in our study, between 85 and 115 Mg.ha⁻¹, are higher than those reported in the literature. Jobbágy and Jackson (2000) reported an average value of 90 Mg.ha⁻¹ for the first 20 cm of soil under temperate deciduous stands and 68 Mg.ha⁻¹ under conifers. Similarly, Oulehle et al. (2016) published, for the same layer, a value of 56 Mg.ha⁻¹ for spruce and 82 Mg.ha⁻¹ for beech, while Schulp et al. (2008) found average carbon stocks varying from 67 Mg.ha⁻¹ under broadleaf species to 76 Mg.ha⁻¹ under conifers. As with SOC content, the effect of forest species on carbon stocks is variable. Several studies show higher values for deciduous stands (Jobbágy and Jackson, 2000; Oulehle et al., 2016), while others show higher values for coniferous (Schulp et al., 2008; Lorenz and Thiele-Bruhn, 2019). Some multi-site studies have produced contrasting, site-specific results (Borken et al., 2002; Ladegaard-Pedersen et al., 2005). In our study, we did not observe a significant effect of tree species on soil organic carbon stocks. However, the high variability observed for all tree species (Figure 4.1.2) could indicate a heterogeneous distribution of stocks at the mount Beuvray scale, linked to the spatial variability of soil properties and the strong variation in slope from one stand to another (Don et al., 2007; Hoffmann et al., 2014).

The similarity in organic carbon stocks between forest species may also reflect a legacy effect of historical deciduous vegetation on coniferous plots. The 50-70 years of conifer cover may not have yet statistically shifted soil organic carbon stocks. This is consistent with Thom et al. (2018), who suggest that the legacy effect of land use affects forest carbon cycle after at least a century. This is supported by the results of the molecular description of these samples, which highlighted deciduous molecular markers in soil samples collected under coniferous vegetation (chapter 3).

4.1.2. Effect of forest species on the temperature sensitivity of soil organic matter

As for the soil organic carbon content, the soil respiration measured at 20 °C (R_{s20}) is higher for mixed beech and silver fir compared to Douglas fir and spruce. The literature generally indicates higher soil respiration in deciduous stands than in coniferous stands. Curiel Yuste et al. (2004) found higher soil respiration values at 10 °C for oak ($1.85 \pm 0.11 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) than for pine ($1.06 \pm 0.04 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) and Gauthier et al. (2010) reported total CO_2 emissions from incubations about 4 times higher for soils under deciduous trees (oak-beech) than for soils under Douglas fir. In the same way, Čátek et al. (2021) also reported R_s fluxes 10 % lower for pine and spruce stands than for beech stands. Our results are not entirely consistent with this finding, as values are similar between mixed beech and silver fir stands. In our study, basal respiration is certainly more controlled by soil organic carbon content than by forest type. The correlation between soil organic carbon and R_{s20} ($R = 0.81$, $p\text{-value} < 0.001$) supports this assumption.

The Q_{10} values measured with the respirometer suggest that the soil organic matter, and consequently soil respiration, appears to be more sensitive to temperature increase under mixed beech than under coniferous species. Despite the low number of studies comparing Q_{10} between forest species, through laboratory or field measurements, our result is in accordance with the literature showing higher values under deciduous species than under coniferous species (Curiel Yuste et al., 2004; Zheng et al., 2009; Quan et al., 2014; Oulehle et al., 2016). For all the samples, the Q_{10} measured are in the same order of magnitude as the average value calculated for temperate forests (2.5 ± 0.7) reported by Hamdi et al. (2013) in a global meta-analysis of Q_{10} measured in the laboratory using a protocol similar to that used in this study.

The molecular composition analysis of the samples (chapter 3), suggest that silver fir soils had a lower molecular diversity, leading to a greater degradability, compared to Douglas fir soils. This in agreement with the concept of SOM degradation proposed by Lehmann et al. (2020), who suggest that SOM degradation is driven largely by molecular diversity. Lower molecular diversity would lead to specialisation and greater efficiency in the decomposition of organic matter, resulting in higher degradability. This is consistent with the degradability index (R_{s20}/SOC) calculated in our study (Figure 4.1.6). The greater degradability of SOM under silver fir theoretically means that the degradation requires less energy input (i.e. low activation energy - E_a) (Davidson and Janssens, 2006). This implies that increasing temperature should not substantially increase CO_2 fluxes and therefore the temperature sensitivity, Q_{10} , should be low (Davidson and Janssens, 2006). However, the median value of the degradability index is indeed lower for silver fir but is not significantly different from that of the other two coniferous species (Figure 4.1.4). This suggests that the temperature sensitivity of SOM is not only related to its degradability. In the same way, the molecular data and the degradability index suggest a lower degradability of SOM under Douglas fir compared to silver fir, although there is no difference in Q_{10} values between the two species. A possible explanation is that molecular composition plays a role in temperature sensitivity, but perhaps with different mechanisms depending on forest species. Nevertheless, this study confirms the interaction between SOM degradation and molecular diversity proposed by Lehmann et al. (2020), with a positive correlation between Q_{10} and the Shannon diversity index ($R = 0.38$; p-value: 0.008). Molecular diversity clearly appears to be an important factor controlling the temperature sensitivity of SOM. Soil physical and chemical parameters are also important factors influencing soil biological activity and thus the temperature sensitivity. Among these different parameters, the C/N ratio seems to be positively correlated with Q_{10} ($R = 0.30$; p-value: 0.041).

4.1.3. Effect of forest species on enzyme activity and temperature sensitivity

Overall, enzymatic activities are much higher under silver fir and lower under Douglas fir, particularly for enzymes involved in carbon degradation and the phosphorus cycle, but not for organic nitrogen acquisition. For soils under silver fir, this pattern also holds for specific activity per unit of carbon, but the lowest activity was found for soils under mixed beech.

Comparison of these data with the literature is challenging due to the limited information available on the influence of forest species on soil enzymatic activities, a gap already noted by Adamczyk et al. (2013). As a result, only two studies were found that reported enzyme activities comparison based on forest species, with enzymes similar to those in our study. Weand et al. (2010) compared one coniferous species (Hemlock) with four deciduous species (beech, maple, oak and birch) in the United States. They found higher enzyme activity related to carbon (BG) in the conifer (around $1000 \text{ nmol}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$) than in the deciduous species (between 414 and $660 \text{ nmol}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$). A similar trend was observed for the phosphatase enzyme (PHO), these results are in line with the trends observed in our study for enzyme activities expressed per gram of carbon. Adamczyk et al. (2013) measured higher enzymatic activities of the BG enzyme per gram of organic matter for soils under pine than for soils under spruce, whereas soils under birch exhibited intermediate values. This is different from our results, since the highest values for the BG enzyme are observed for spruce. Concomitantly, Adamczyk et al. (2013) did not find a significant difference for the PHO enzyme. Since physical and chemical properties (texture, nutrient limitation, and organic matter content) strongly impact enzymatic activities (Fan et al., 2021), the results are certainly site-dependent, which could explain the differences in the observed trends between our study and that of Adamczyk et al. (2013). Furthermore, the different climates between northern Finland (Adamczyk et al., 2013 study) and France (our study) could have resulted in distinct soil biological functionality and sensitivity to the temperature.

Only two other studies reporting Q_{10} values for enzymatic activity in a forest context were found in the literature. The first compares two deciduous tree species in Patagonia (Machuca et al., 2018) and the second looks at the difference in enzyme activity between litter and soil in a Norway spruce stand in the Czech Republic (Bárta et al., 2014). Machuca et al. (2018) present Q_{10} values for the BG enzyme of 1.3 and 1.5 for the two species tested and Bárta et al. (2014) report a value of 1.61 ± 0.21 for the same enzyme, in line with our values (between 1.3 and 1.5). Bárta et al. (2014) also provide Q_{10} values of 1.74 for the PHO, 0.69 for the CB and 0.51 for the LAP. The temperature sensitivity of the enzymatic activities measured in our study is relatively homogeneous, with small variance, but mixed beech appears to be less sensitive to temperature increase for PHO and BG enzymes and more sensitive for CB enzyme. With regard to the values, ours are similar to the studies cited above for the PHO enzyme but are much higher for the CB and LAP enzymes.

4.2. Key parameters in the regulation of soil organic matter temperature sensitivity

This dataset also allows to understand which parameters control the temperature sensitivity of soil organic matter in forest ecosystems, regardless of the forest species. The first variance partitioning model shows that the variance of Q_{10} explained by the molecular data is much larger than the variance explained by the physical and chemical parameters of the soil. This is consistent with the conclusion of the section “4.1.2”, which suggest that the molecular data could explain the low Q_{10} values for silver fir, but for Douglas fir the relationship was not so obvious. Fierer et al. (2006) also suggest that the temperature sensitivity of organic matter is controlled by substrate quality than by soil physical and chemical properties.

The results of the second variance partitioning models explained almost half of the total variance of Q_{10} , indicating that the temperature sensitivity of SOM in forest ecosystems is controlled by numerous variables that can be ranked in order of importance, with enzymatic activity being the most important group of variables, followed by the molecular composition of the organic matter and finally by the physical and chemical properties of the soil. However, most of the variance is explained by the interaction between the molecular quality of the organic matter and the activity of microorganisms. Wang et al. (2018) have also shown that temperature sensitivity is mainly controlled by the composition of microorganism communities, and then by soil parameters. In their study, the variance explained did not exceed 40 %, highlighting the difficulty of understanding the mechanistic insights behind this important parameter for estimating soil respiration in the context of climate change.

Some correlations were found between parameter Q_{10} and the explanatory variables used in the variance partitioning models. The Dim.1 of the PCA, which incorporates mono- and poly-aromatic hydrocarbons (MAH and PAH) and methylene chain compounds (MCC) on its positive side (Figure 4.1.9), which is positively correlated with Q_{10} ($R = 0.384$). This confirms that MAH, PAH and MCC compounds are relatively difficult to degrade (Vancampenhout et al., 2009; de Blas et al., 2013) and their mineralization could be triggered by temperature increases. The opposite being through for Dim.2, which represents MCC, being negatively correlated with Q_{10} , and on the negative side of the axis (Figure 4.1.9).

Regarding the enzymatic parameters, the results suggest that the temperature sensitivity of soil respiration is more controlled by the temperature sensitivity of enzymatic activities than by the enzymatic activities themselves. Thus, the more microbial communities produce enzymes that are efficient at higher temperatures (adaptation to climate change), the greater the intensity of SOM degradation will be, leading to increased CO₂ emissions from soils.

5. Conclusion

The objectives of this study were, first, to better understand the effect of forest species on the organic matter of forest soils by measuring organic carbon stocks and the temperature sensitivity of soil respiration and some enzymatic activities. Second, to identify the factors controlling the temperature sensitivity of organic matter in forest soils. The results showed that organic carbon stocks are high but not statistically different between mixed beech, spruce, silver fir and Douglas fir. This similarity in carbon stocks is probably due to the spatial variability induced by topographic diversity and a legacy effect of deciduous-derived soil organic matter, 50 years after the introduction of coniferous species. Regarding temperature sensitivity, whether for soil respiration or enzymatic activities, there are only a few studies available in the literature allowing comparison, which underlines the need for this type of measurements. The temperature sensitivity of soil organic matter is mainly explained by the interaction between soil organic matter composition and microbial activity. The results also showed that the Q₁₀ is determined by a diversity of parameters (soil, pyro and EEA). Finally, the results highlighted that the temperature sensitivity of enzymatic activities is an important factor controlling the temperature sensitivity of soil organic matter degradation and could lead to an increase in CO₂ emissions from soils in response to climate change. Overall, this study shows that the soil organic matter degradation is mainly controlled by the interaction between the quality of organic matter input to the soil and the activity of microbial communities. The interaction between these two compartments depends on the forest species and the study site.

Chapitre 4.2

Impact de la teneur en eau du sol sur la sensibilité à la température des matières organiques du sol en contexte forestier

1. Introduction

L'impact de la température sur le paramètre Q_{10} a déjà été étudié à de nombreuses reprises et l'ensemble de la communauté scientifique semble être en accord avec une diminution des valeurs lorsque la température augmente (Hamdi et al., 2013; Zhou et al., 2014; Meyer et al., 2018). En revanche, aucun consensus ne semble se dégager concernant l'effet de la teneur en eau du sol (Meyer et al., 2018). Si certaines études montrent une augmentation de la valeur du paramètre Q_{10} avec l'augmentation de la teneur en eau (Xu et Qi, 2001; Craine et Gelderman, 2011), d'autres suggèrent l'effet inverse (Rey et al., 2005; Guntiñas et al., 2013; Luan et al., 2013). De plus, il n'est pas connu si l'effet de la teneur en eau sur la sensibilité à la température des matières organiques varie en fonction de la végétation ou de l'essence dans le cas des systèmes forestiers.

Pour cette seconde étude basée sur des mesures du paramètre Q_{10} au laboratoire, les objectifs sont (i) de caractériser l'impact de différents teneurs en eau sur la respiration du sol et sa sensibilité à la température (Q_{10}) et (ii) d'estimer si l'essence forestière est un paramètre déterminant dans la relation entre la teneur en eau et la respiration du sol. Les mesures de sensibilité à la température des matières organiques du sol par incubations à différentes teneurs en eau constituent un intermédiaire entre des mesures à teneur en eau constante au laboratoire (Chapitre 4.1) et des mesures de terrain, où température et humidité varient en même temps.

2. Matériels et méthodes

2.1. Site d'étude et échantillonnage des sols

Les quantités de sols prélevées en 2022 étant insuffisantes pour réaliser cette seconde expérience d'incubation, une nouvelle campagne d'échantillonnage a eu lieu en septembre 2023 sur la moitié des points échantillonnés en 2022 (Figure 4.2.1). La sélection des points a été effectuée de manière à conserver une bonne représentativité des différentes conditions topographiques pour chaque essence forestière. L'échantillonnage a été réalisé selon le même protocole que celui de 2022, en constituant des composites de sol à la tarière ou à la pelle en fonction de la teneur en éléments grossiers. Les échantillons ont été tamisés à 5 mm sur le terrain puis ramenés au laboratoire pour être tamisés à 2 mm et séchés à l'air libre.

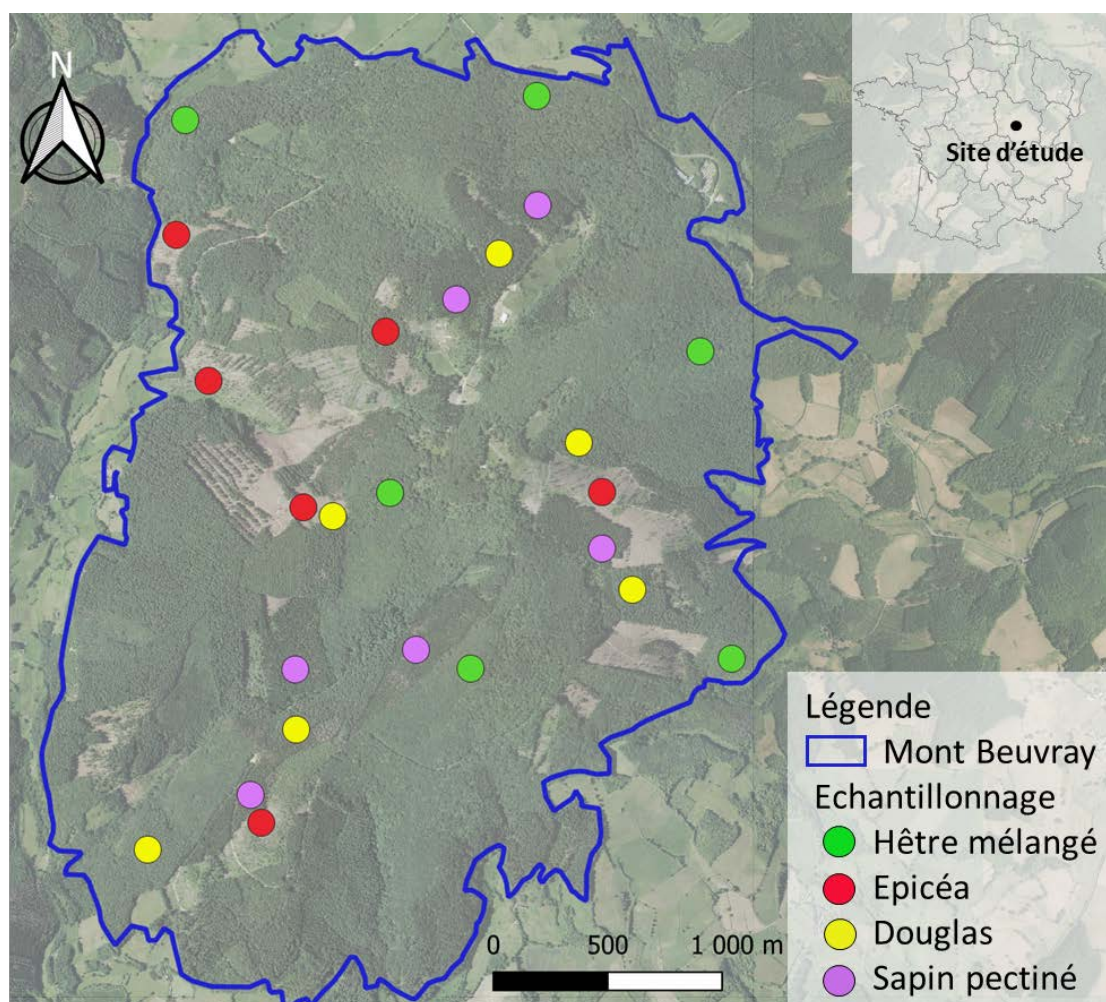


Figure 4.2.1 : Carte d'échantillonnage des échantillons prélevés en septembre 2023

2.2. Teneur en carbone organique du sol

Les sols ayant été prélevés aux mêmes coordonnées géographiques que lors de l'échantillonnage de 2022, seule la teneur en carbone organique du sol (mg.g^{-1}) a été remesurée à l'aide d'un analyseur élémentaire (Vario Micro Cube, Elementar) pour comparaison aux données précédemment obtenues.

2.3. Sensibilité à la température des matières organiques

La sensibilité à la température des matières organiques a été mesurée à l'aide du Respicond X selon le protocole présenté dans le chapitre 4.1, à l'exception de la quantité d'eau ajoutée. Dans cette seconde expérience, les incubations ont été réalisées pour l'ensemble des échantillons reprélevés à 30 % et 75 % de leur capacité au champ. En complément, deux sols pour chaque essence, parmi les six prélevés, ont également été incubés à 60 % de leur capacité au champ afin de comparer les résultats avec ceux obtenus sur les échantillons prélevés en 2022. Les valeurs aberrantes de flux ont été supprimées avant le calcul du flux moyen par échantillon et par température, celles-ci représentaient 3 % du jeu de données.

2.4. Analyses statistiques

Le traitement statistique des données et les représentations graphiques ont été réalisés à l'aide du logiciel R (version 4.0.2) et de l'interface Rstudio, avec un niveau de confiance de 95 % pour tous les tests. Pour la comparaison des moyennes entre essences forestières, une analyse de variance (ANOVA) a été appliquée suivie d'un test de Newmann-Keuls pour former des groupes homogènes si les données étaient normales et les variances égales, sinon un test de Kruskal-Wallis a été appliqué.

3. Résultats et discussion

3.1. Carbone organique du sol

Les valeurs moyennes de teneur en carbone organique des échantillons de 2023 sont données dans le tableau 4.2.1. La teneur est plus élevée sous hêtre mélangé que sous résineux, mais aucune différence statistique n'est observable.

Tableau 4.2.1 : Valeurs moyennes et écarts-types des teneurs en carbone organique du sol pour chaque essence forestière (n=6). Une lettre différente indique une différence statistique au seuil de 95 % entre les essences

Essence	Teneur en carbone organique du sol (mg.g ⁻¹)
Douglas	105 ± 37 ^a
Epicéa	133 ± 42 ^a
Hêtre mélangé	158 ± 39 ^a
Sapin pectiné	136 ± 32 ^a

La teneur en carbone organique du sol étant un paramètre important dans le contrôle de la respiration du sol (Zheng et al., 2009; Gauthier et al., 2010), les teneurs des échantillons de 2023 ont été comparées à celles de 2022 (Figure 4.2.2). Quelle que soit l'essence forestière, il n'apparaît pas d'écart significatif entre les valeurs de carbone organique mesurées en 2022 et en 2023, tous les groupes sont homogènes statistiquement.

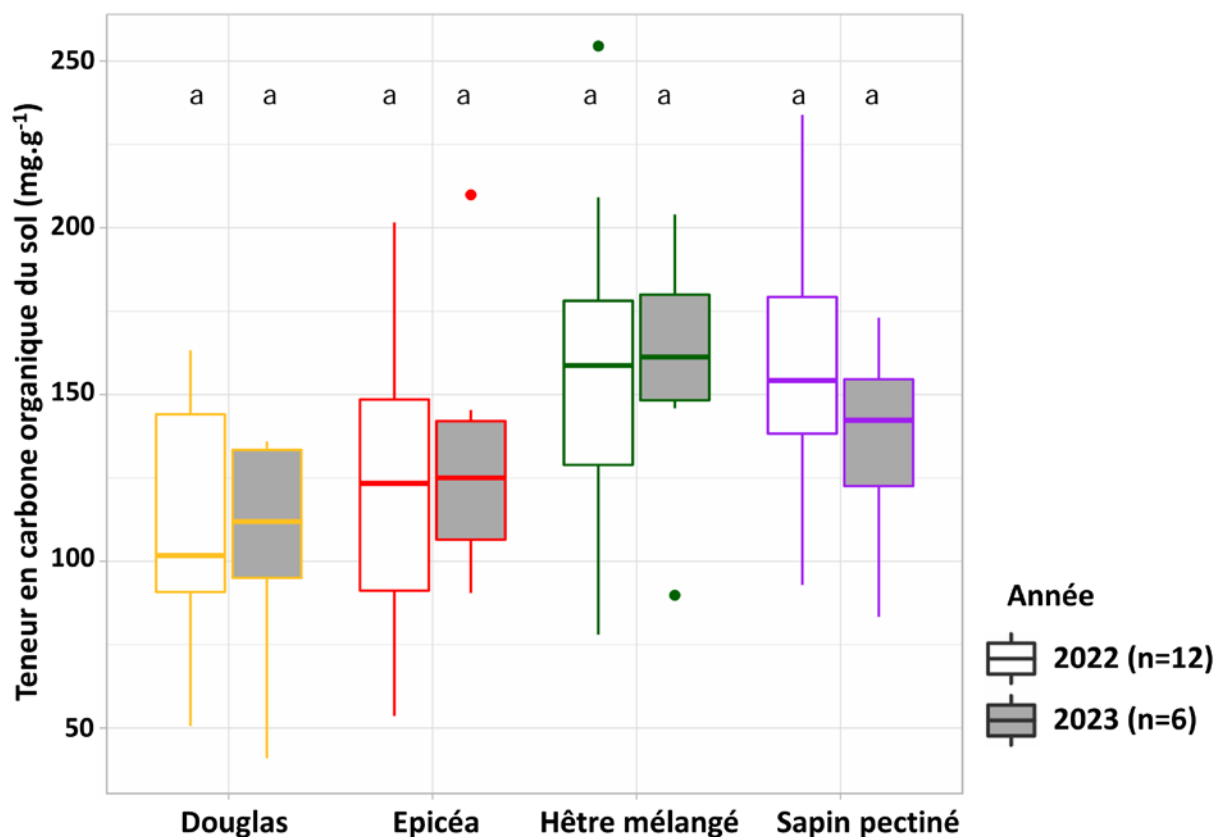


Figure 4.2.2 : Comparaison des valeurs de carbone organique du sol entre les échantillons prélevés en 2022 et 2023. Une lettre différente indique une différence statistique au seuil de 95 %

Les teneurs moyennes par essence sont donc similaires entre les deux années. Cependant, si l'on observe plus en détail les changements de teneur en carbone organique pour chaque point de prélèvement, des variations importantes sont observables. En effet, l'écart de teneur en carbone organique en 2023 par rapport à 2022 varie entre -63 et $+38$ mg.g^{-1} pour les échantillons prélevés sous hêtre mélangé, entre -69 et $+54$ mg.g^{-1} pour ceux sous épicea, entre -50 et $+14$ mg.g^{-1} sous Douglas et entre -87 et $+7$ mg.g^{-1} sous sapin pectiné. Au final, l'écart des teneurs en carbone organique des échantillons prélevés en 2023 par rapport à ceux prélevés en 2022 est en moyenne de 20 %, en plus ou en moins.

3.2. Teneur en eau et respiration du sol

Pour observer l'impact de l'essence forestière et de la teneur en eau du sol sur la respiration du sol, le flux de CO₂ à 20 °C a été extrait des valeurs obtenues avec le Respicond X (Figure 4.2.3). Pour les mesures réalisées à 30 % de la capacité au champ, les valeurs de flux de CO₂ ne sont pas statistiquement différentes entre les quatre essences, avec une respiration du sol néanmoins plus élevée sous sapin pectiné et hêtre mélangé par rapport aux sols sous épicéa et Douglas. Pour les incubations à 75 % de la capacité au champ, les valeurs de flux sont significativement plus élevées pour les sols sous hêtre mélangé et sapin pectiné que sous Douglas et sous épicéa. Quelle que soit la teneur en eau du sol, les flux de CO₂ sont ainsi toujours plus faibles pour les sols sous Douglas et épicéa et plus importants sous hêtre mélangé et sous sapin pectiné. Cette différence est relativement cohérente avec les teneurs en carbone organique mesurées, en particulier pour les sols sous hêtre mélangé (Tableau 4.2.1). Différentes études ont déjà montré cette corrélation positive entre le flux de CO₂ et la teneur en carbone organique (Zheng et al., 2009; Gauthier et al., 2010; Meyer et al., 2018). Cependant, ces résultats suggèrent que la teneur en carbone organique n'est pas le seul facteur de contrôle de la respiration du sol. En effet, les flux de CO₂ les plus importants ont été mesurés pour les sols sous sapin pectiné, présentant une teneur en carbone organique plus faible que les sols sous hêtre mélangé.

Concernant l'évolution de la respiration du sol à 20 °C en fonction de la teneur en eau, les résultats montrent une nette augmentation entre 30 et 75 % de la capacité au champ pour chacune des essences. Sous hêtre mélangé, sapin pectiné et épicéa les flux sont statistiquement différents entre 30 et 75 %, indiquant un effet négatif de la diminution de la teneur en eau sur l'activité des microorganismes (Zhou et al., 2014). Les graphiques d'évolution du flux de CO₂ en fonction de la température pour l'ensemble des échantillons à 30 et 75 % de la capacité au champ sont présentés en annexe 11.

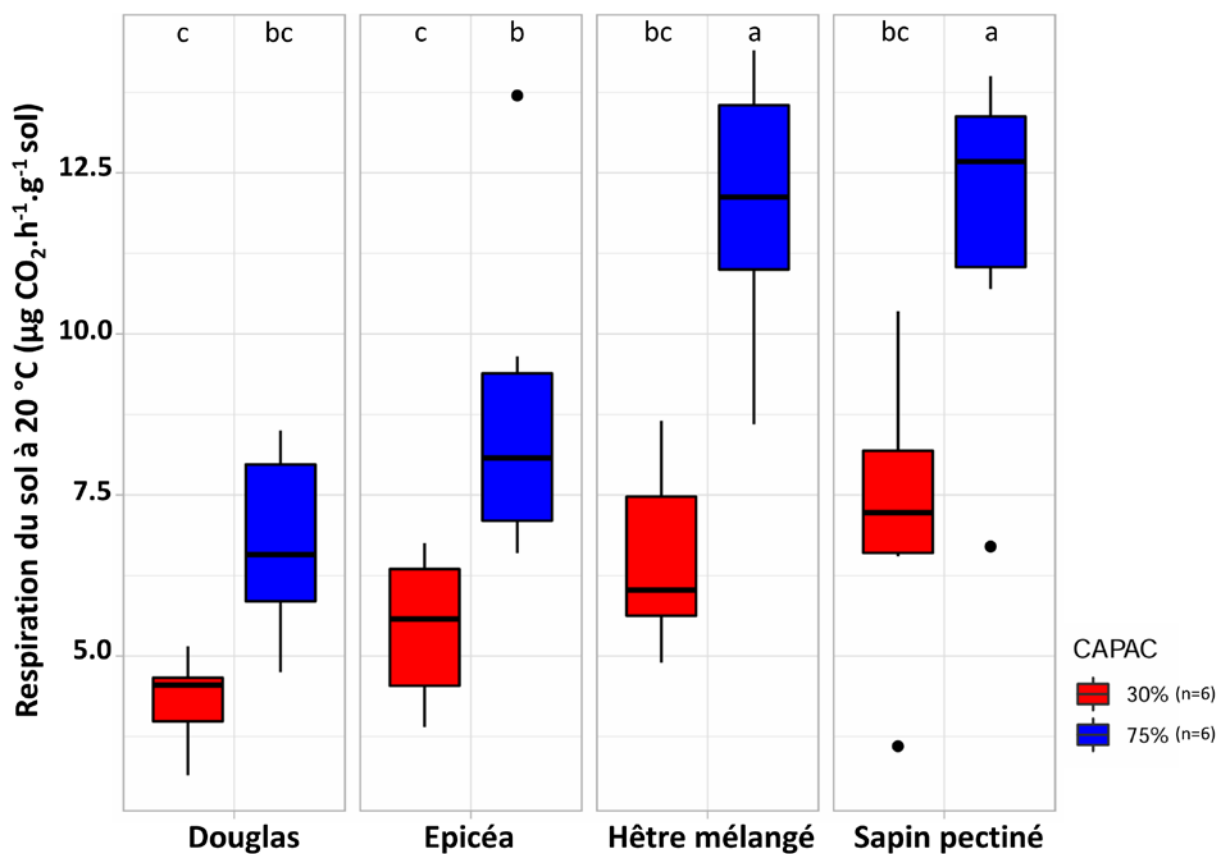
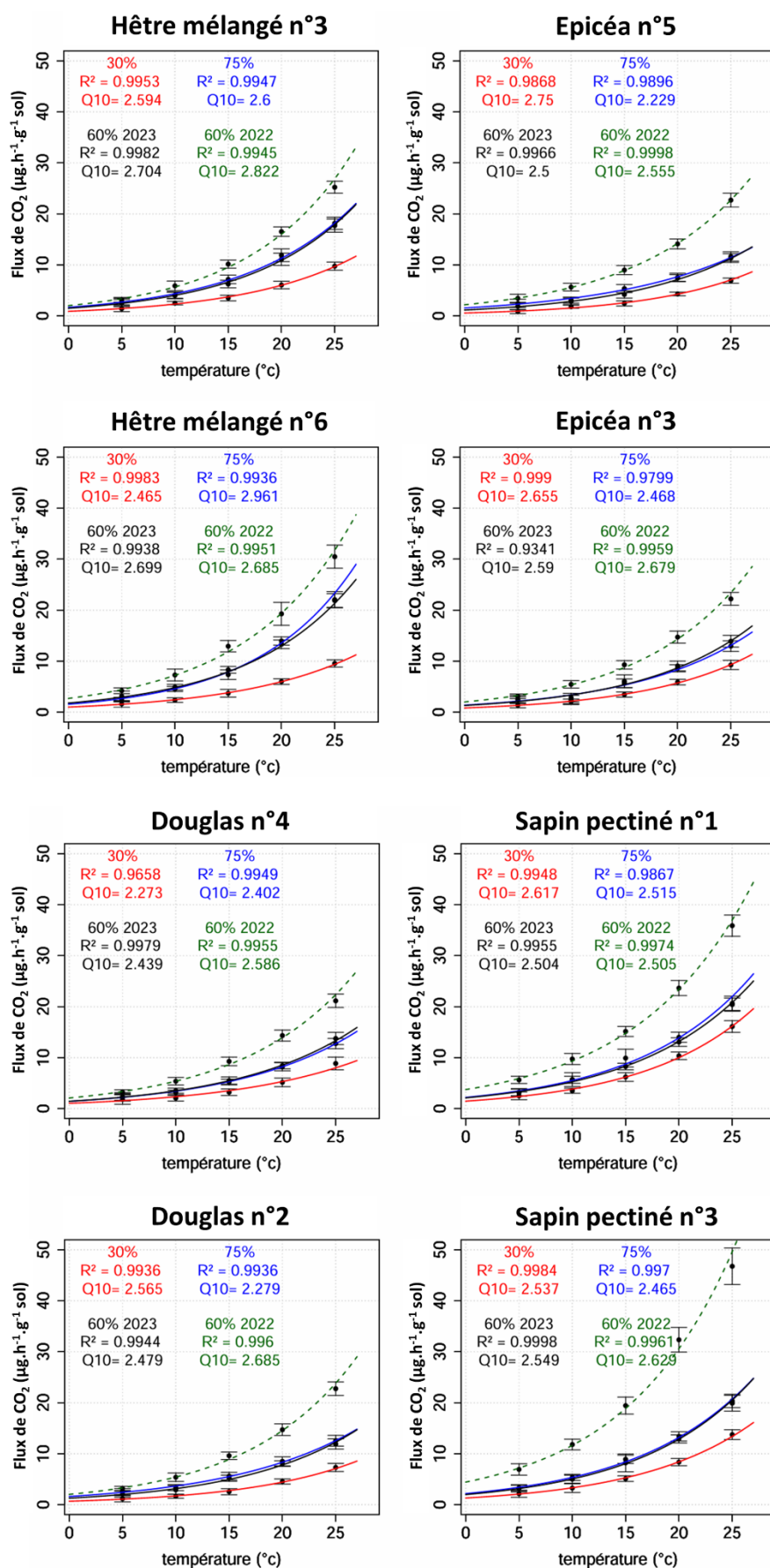


Figure 4.2.3 : Comparaison de la respiration du sol à 20 °C en fonction de l'essence forestière et du pourcentage de la capacité au champ choisi pour l'incubation (30 et 75 %). Une lettre différente indique une différence statistique au seuil de 95 %

La Figure 4.2.4 présente l'évolution du flux de CO₂ en fonction de la température pour les huit échantillons qui ont été mesurés aux trois teneurs en eau en 2023 (30, 60 et 75 % de la capacité au champ). Il apparaît que les flux de CO₂ à 60 % et 75 % de la capacité au champ sont similaires, quelle que soit l'essence considérée.

La littérature suggère une augmentation du flux de CO₂ avec l'augmentation de l'humidité du sol quand les teneurs initiales sont faibles, puis une diminution du flux une fois que l'optimum de respiration est passé (Rey et al., 2005; Zhou et al., 2014; Meyer et al., 2018). En revanche, ces études ne sont pas en accord sur la teneur en eau à laquelle la respiration du sol est maximale (i.e. l'optimum de respiration) : 45 % pour Meyer et al. (2018), 60 % pour Zhou et al. (2014) et 80 % pour Rey et al. (2005). D'après Zhou et al. (2014), les flux de CO₂ plus faibles quand les teneurs en eau sont elles-mêmes faibles pourraient être dus à une diminution de l'accès aux substrats solubles pour les microorganismes, alors que la diminution des flux lorsque la teneur en eau est élevée pourrait s'expliquer par une diminution de l'oxygénation du milieu. La valeur de teneur en eau maximisant la respiration du sol pourrait également être variable en fonction de la teneur en carbone organique. Meyer et al. (2018) et Zhou et al. (2014) ont travaillé avec des sols ayant des teneurs en carbone organique respectivement de 39 et 28 mg.g⁻¹, alors que Rey et al. (2005) ont étudié un sol ayant une teneur en carbone organique de 75 mg.g⁻¹. Il est alors possible d'émettre l'hypothèse que de plus fortes teneurs en carbone organique permettraient une bonne oxygénation du milieu, même lorsque les teneurs en eau sont élevées, par la capacité de rétention en eau (Lal, 2020) et d'expansion/gonflement (Schaumann et al., 2005) des matières organiques. Cette hypothèse pourrait expliquer pourquoi les sols de notre étude, ayant des teneurs moyennes de carbone organique entre 105 et 158 mg.g⁻¹, ne montrent pas de baisse du flux de CO₂ entre 60 et 75 % de la capacité au champ. Ces valeurs de flux de CO₂ très proches entre 60 et 75 % de la capacité au champ suggèrent également que ces teneurs en eau représentent une situation proche de l'optimum de respiration pour ces sols.

Figure 4.2.4 : Evolution du flux de CO₂ en fonction de la température pour différents teneurs en eau

La Figure 4.2.4 présente également l'évolution du flux de CO₂ en fonction de la température à 60 % de la capacité au champ pour les huit mêmes échantillons mais prélevés en 2022. La comparaison des résultats indique que les flux obtenus en 2022 sont bien supérieurs aux flux obtenus en 2023, et ce, quelle que soit la température. Ce résultat est cohérent avec les fortes variations des teneurs en carbone organique entre les sols prélevés aux mêmes localisations en 2022 et en 2023. Cette différence pourrait notamment s'expliquer par la saison d'échantillonnage : au printemps en 2022 et en automne en 2023. Des écarts de respiration du sol en fonction de la période d'échantillonnage ont déjà été observés via des incubations au laboratoire mais contrairement à ce qui est obtenu ici, les flux de respiration sont généralement plus élevés en automne (Benintende et al., 2015; Siles et al., 2016). Ces différences pourraient également s'expliquer par une très forte hétérogénéité spatiale. En effet, s'agissant d'un échantillon composite, les différents prélèvements ont pu être réalisés à quelques mètres d'écart entre les deux années. Ceci implique que les échantillons ne sont pas comparables un à un entre 2022 et 2023. L'évolution de la sensibilité à la température des matières organiques en fonction des teneurs en eau ne pourra donc pas être expliquée par l'ensemble des données obtenues sur les échantillons de 2022.

3.3. Teneur en eau et sensibilité à la température des matières organiques

L'évolution du paramètre Q₁₀ en fonction de la teneur en eau du sol et de l'essence forestière est présentée sur la Figure 4.2.5. Les résultats obtenus pour les échantillons prélevés en 2022 et ceux prélevés en 2023 n'étant pas directement comparables, l'évolution des valeurs de Q₁₀ en fonction de la teneur en eau ne sera discutée que sur les résultats des échantillons de la campagne de 2023. Pour la teneur en eau à 60 % de la capacité au champ, seules deux valeurs par essence ont été calculées. Les résultats ne montrent aucune différence statistique entre les conditions testées. Il est néanmoins possible de discuter l'impact de l'essence forestière sur l'évolution du paramètre Q₁₀ lorsque la teneur en eau du sol augmente. Sous Douglas et hêtre mélangé, les valeurs de Q₁₀ sont équivalentes entre 30 et 75 % de la capacité au champ et légèrement supérieures à 60 %. Sous épicéa, les valeurs de Q₁₀ diminuent progressivement avec l'augmentation de la teneur en eau, alors que sous sapin pectiné elles restent équivalentes entre les trois humidités. Cette lecture des résultats reste à prendre avec précaution concernant le Q₁₀ à 60 % de la capacité au champ. Ces résultats montrent également une plus grande variabilité du paramètre Q₁₀ à 30 % de la capacité au champ.

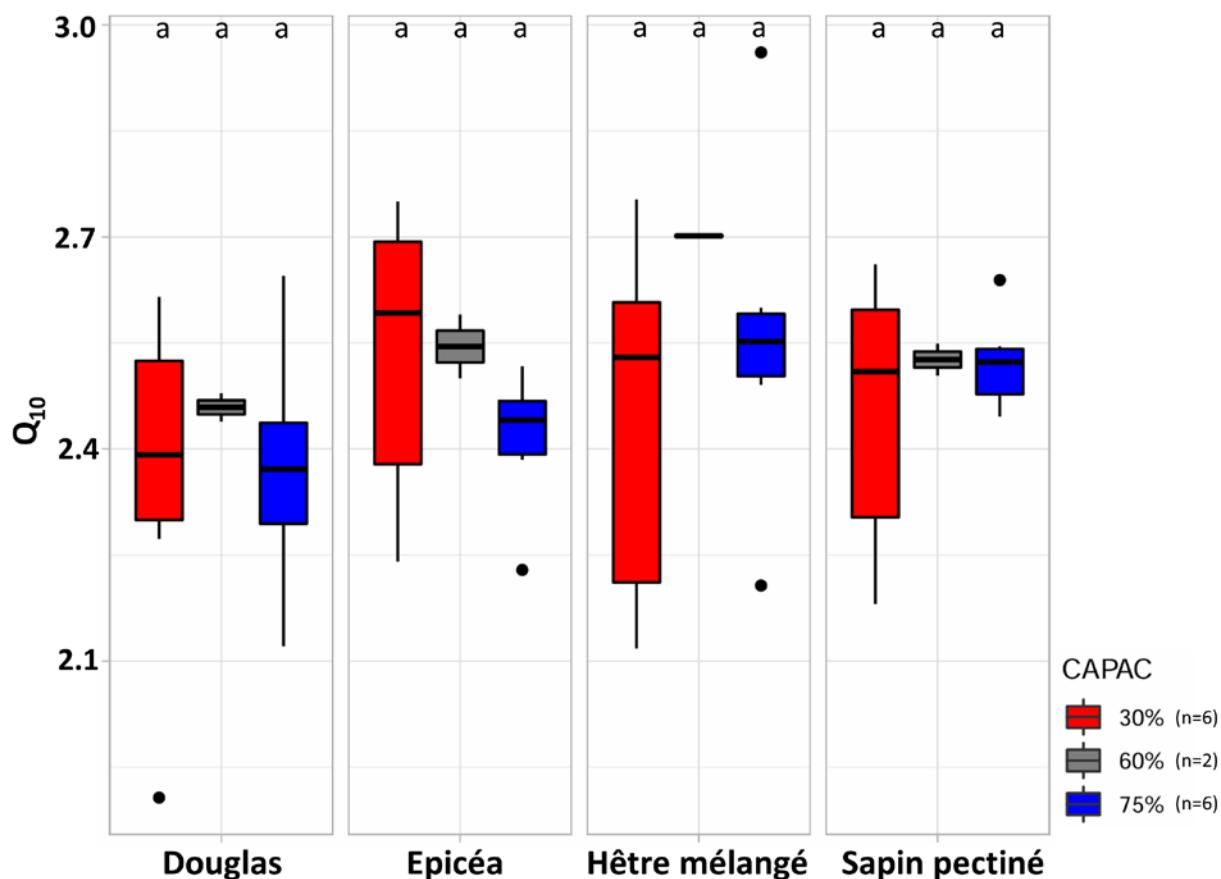


Figure 4.2.5 : Comparaison du paramètre Q_{10} en fonction de l'essence forestière et du pourcentage de la capacité au champ choisi pour l'incubation (30, 60 et 75 %). Une lettre différente indique une différence statistique au seuil de 95 %

Les études mesurant le paramètre Q_{10} dans des sols sous différentes essences forestières indiquent généralement des valeurs plus élevées sous feuillus que sous conifères (Curiel Yuste et al., 2004; Zheng et al., 2009; Quan et al., 2014; Oulehle et al., 2016). Ces études rapportent des valeurs moyennes pour les feuillus et les résineux respectivement de 3,25 et 1,93 (Curiel Yuste et al., 2004), 4,2 et 3,7 (Oulehle et al., 2016) ainsi que 2,49 et 2,35 (Zheng et al., 2009). Un écart faible mais concordant avec la littérature a été mesuré pour les échantillons prélevés en 2022, avec une valeur moyenne de 2,8 sous feuillus et de 2,6 sous résineux (Chapitre 4.1). Sur les échantillons de 2023, des valeurs similaires ont été mesurées pour les répliques à 60 % de la capacité au champ (2,7 sous feuillus et 2,5 sous résineux). Pour les deux autres humidités, la Figure 4.2.5 ne permet pas de noter de différence de Q_{10} entre le hêtre mélangé et les trois autres essences. Le fait que les feuillus aient des valeurs de Q_{10} plus élevés semble donc dépendant de la teneur en eau du sol.

Différentes études semblent montrer une relation négative entre le paramètre Q_{10} et la teneur en eau du sol, ainsi la diminution de la teneur en eau du sol augmenterait la sensibilité à la température des matières organiques du sol (Rey et al., 2005; Guntiñas et al., 2013; Luan et al., 2013). Par exemple, Rey et al. (2005) présentent des valeurs allant de 3,21 (à 100 % de la capacité au champ) jusqu'à 3,91 (à 40 % de la capacité au champ). Dans le même sens, Guntiñas et al. (2013) rapportent des valeurs pour des sols forestiers allant de 2,81 (à 100 % de la capacité au champ) jusqu'à 3,50 (à 40 % de la capacité au champ). A l'inverse, Zhou et al. (2014) ont observé des valeurs de Q_{10} plus faibles à 60 % de la capacité au champ et des valeurs plus élevées pour des teneurs en eau supérieures ou inférieures. Au final, il n'y a, à ce jour, pas de réponse claire dans la littérature de l'impact de la teneur en eau du sol sur la sensibilité à la température des matières organiques.

Dans notre étude, aucune différence statistique n'est mesurée entre l'ensemble des modalités, suggérant que la teneur en eau du sol n'a pas d'impact sur la sensibilité à la température des matières organiques (Figure 4.2.5). Cependant, une grande variabilité à l'intérieur de chacune des essences est à noter puisque la moitié des échantillons présentent une augmentation du paramètre Q_{10} entre 30 % et 75 % de la capacité au champ et l'autre moitié présente une diminution (annexe 10). De plus, ces écarts de Q_{10} entre les deux teneurs en eau peuvent être importants, par exemple sous Douglas, le passage de 30 % à 75 % de la capacité au champ peut soit augmenter la valeur de Q_{10} de 0,5 ou la diminuer de 0,5 en fonction de l'échantillon. Indépendamment de l'essence, la teneur en eau du sol impacte donc fortement la sensibilité à la température des matières organiques, comme cela a déjà été souligné dans la littérature (Guntiñas et al., 2013; Zhou et al., 2014). Il serait intéressant de d'approfondir les liens entre la teneur en eau et la sensibilité à la température des matières organiques du sol. Pour cela, un partitionnement de variance de l'écart de valeurs de Q_{10} entre 30 et 75 % de la capacité au champ par différents paramètres décrivant les matières organiques du sol (pH, WEOC, données moléculaires, activités enzymatiques) serait une approche pertinente. Cependant, il n'est pas possible de faire de liens entre les données des échantillons de 2023 et de 2022.

4. Conclusion

L'analyse des valeurs de respiration du sol montre le fort impact de la teneur en eau, avec des valeurs de flux de CO₂ nettement inférieures à 30 % de la capacité au champ qu'à 75 %, et ce pour tous les échantillons. Entre 60 et 75 % de la capacité au champ il y a peu d'écart, ces teneurs en eau correspondent certainement à une situation proche de l'optimum de respiration pour les sols du mont Beuvray. Ceci pourrait s'expliquer par les fortes teneurs en matières organiques dans ces sols, qui permettent une rétention importante de l'eau tout en assurant la bonne oxygénation du milieu. Concernant le paramètre Q₁₀, l'essence forestière ne semble pas être un facteur important dans l'évolution de la sensibilité à la température des matières organiques en fonction de la teneur en eau. En revanche, des écarts de Q₁₀ importants ont été relevés avec l'augmentation de la teneur en eau en fonction de l'échantillon. Cependant, il est aujourd'hui difficile d'apporter des explications sur ces écarts de Q₁₀. Ces résultats montrent néanmoins que la teneur en eau a un impact fort sur la sensibilité à la température des matières organiques du sol et qu'il est important de poursuivre les recherches pour pouvoir modéliser au mieux cette valeur de Q₁₀ dans le temps et dans l'espace.

Chapitre 5

Effet de 30 ans de non-gestion sur les stocks de carbone organique et la sensibilité à la température de la respiration des sols (Q_{10}) comparaison de deux hêtraies adjacentes

Les chapitres précédents ont permis de montrer que l'essence forestière joue un rôle important dans le contrôle de la diversité et de la sensibilité à la température des matières organiques du sol. Dans ce chapitre, l'effet du mode de gestion de la forêt sur le paramètre Q_{10} a été étudié. En effet, il a été vu dans l'état de l'art que les choix de mode de gestion des peuplements peuvent impacter fortement la matière organique des sols forestiers que ce soit au niveau de la litière ou de la partie minérale du sol. Ceci pourrait alors aussi impacter la diversité ainsi que la sensibilité à la température des matières organiques du sol. L'étude présentée dans ce chapitre s'intéresse aux stocks de carbone organique ainsi qu'au paramètre Q_{10} entre deux parcelles forestières adjacentes ayant des modes de gestion contrastés. Ces parcelles se situent en Bourgogne, dans le Parc National de forêts. Ce travail a fait l'objet d'une publication soumise à la revue « Canadian Journal of Forest Research ». Cette publication est présentée dans ce chapitre et est précédée d'une mise en contexte et d'une présentation détaillée du site d'étude.

Contexte général de l'étude

Cette étude a été menée dans le cadre du projet Région Bourgogne Franche-Comté - PubPrivLands (Interactions public-privé : causes économiques, sociales et environnementales des différents usages et modes de gestion). L'un des trois axes de recherche de ce projet a abordé les paysages forestiers et notamment l'impact, sous contraintes climatiques, du mode de gestion forestière sur les flux de carbone des sols. L'objectif principal a été d'identifier les relations entre le climat, la gestion forestière et les stocks et flux de carbone des sols.

Pour répondre à cet objectif, un site d'étude a été identifié dans une hêtraie bourguignonne. Celui-ci comprend une parcelle gérée de manière conventionnelle et une seconde parcelle qui n'est plus gérée depuis une trentaine d'années. Ce travail a été initié par Elodie Cognard lors de son stage de master 2 en 2020, elle a mené une recherche bibliographique importante sur le site d'étude ainsi que sur la question de l'impact de la gestion forestière sur les stocks de carbone organique. L'année suivante ce travail s'est poursuivi lors de mon stage de master 2, j'ai ainsi réalisé l'échantillonnage des sols et les analyses au laboratoire en me basant sur le plan d'échantillonnage préalablement établi. Des analyses physicochimiques complémentaires, la description des peuplements forestiers par analyse LIDAR, ainsi que la rédaction de l'article ont été réalisées au cours de ma thèse.

Présentation du site d'étude

Le site d'étude se situe sur la commune de Villiers-le-Duc dans le nord de la Côte-d'Or. Les deux parcelles se trouvent dans le Parc National de forêts à l'est de la forêt domaniale de Châtillon-sur-Seine. Elles sont adjacentes et administrées par l'Office National des Forêts (ONF). L'une des parcelles est gérée en futaie irrégulière (MF – managed forest) tandis que l'autre parcelle a été classée en réserve biologique intégrale (UF – unmanaged forest). Les deux parcelles ont des surfaces similaires de 14,6 ha pour la parcelle MF et 15,6 ha pour la parcelle UF. La pente moyenne sur l'ensemble du site est d'environ 6 ± 3 % et l'altitude moyenne est de 370 m. Les deux parcelles sont majoritairement couvertes de hêtres et en plus faible proportion de chênes. Aujourd'hui les peuplements forestiers sur les deux parcelles sont légèrement différents : pour la parcelle MF il y a 87 % de hêtres et 13 % de chênes et pour la parcelle UF, il n'y a que 67 % de hêtres, 29 % de chênes et 4 % d'autres essences.

Contexte climatique

D'après la typologie climatique du territoire français (Joly et al., 2010), les parcelles d'études se trouvent en climat semi-continental. Ce climat est caractérisé par des températures plus froides que la normale pour cette altitude et une répartition des pluies assez homogène sur l'année (Joly et al., 2010).

La Figure 5.1 présente le diagramme ombrothermique correspondant à la zone d'étude. Il est construit avec les températures moyennes et les précipitations journalières de 1951 à 2005.

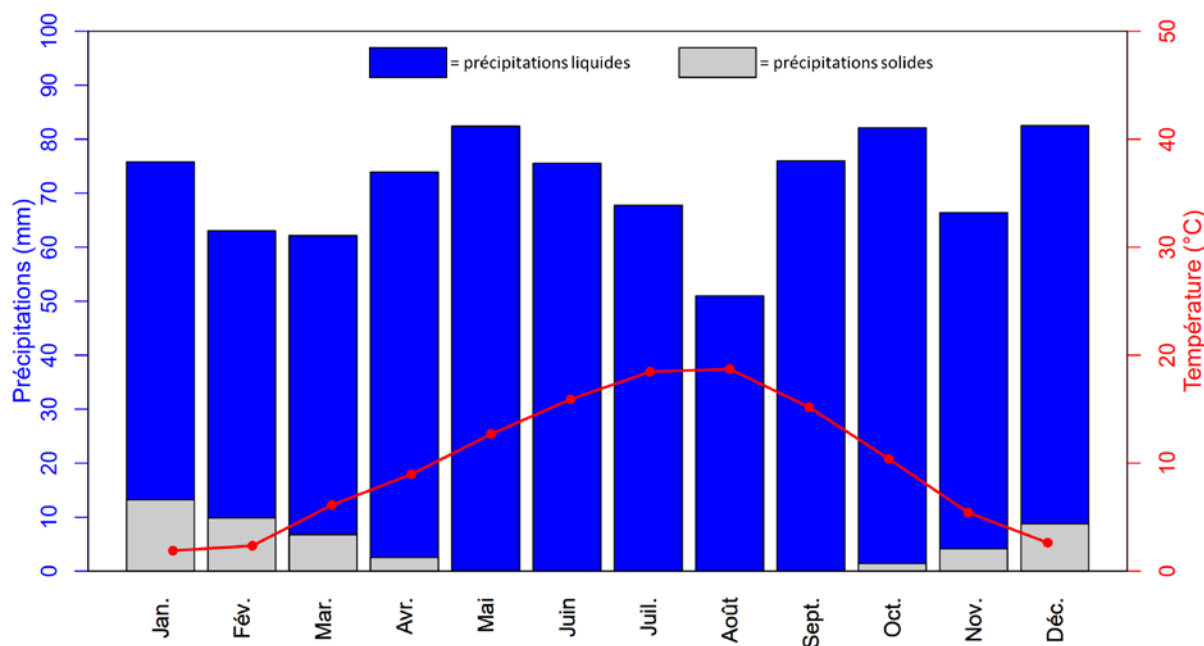


Figure 5.1 : Diagramme ombrothermique correspondant au point de grille (8 km x 8 km) du site d'étude (DRIAS, modèle ALADIN, moyenne de 1951 à 2005)

La température moyenne annuelle est de 9,9 °C, les précipitations moyennes sont de 859 mm par an et l'enneigement moyen de 47 mm par an. Les moyennes de précipitation et de température sont similaires aux valeurs régionales, 10 - 11 °C et 850 mm par an (Brulebois, 2016). Le mois le plus chaud est le mois d'août avec une température moyenne de 18,7 °C et le mois le plus froid est celui de janvier avec une température moyenne de 1,9 °C. Le mois le plus pluvieux est le mois de mai (83 mm) et le mois le plus sec est celui d'août (51 mm).

Contexte géologique

La zone d'étude se situe sur le plateau calcaire bourguignon, le substratum géologique correspond à des calcaires et marnes du Jurassique moyen (Thierry, 1988). Plus précisément, l'étage stratigraphique est celui du Bathonien inférieur et moyen, d'environ 166 à 168 millions d'années (Cohen et al., 2013). D'après la carte géologique (Figure 5.2) le site d'étude est concerné par deux types de substratums géologiques différents, à savoir le calcaire à oolithe blanche en périphérie et des calcaires massifs à faciès Comblanchien au centre.

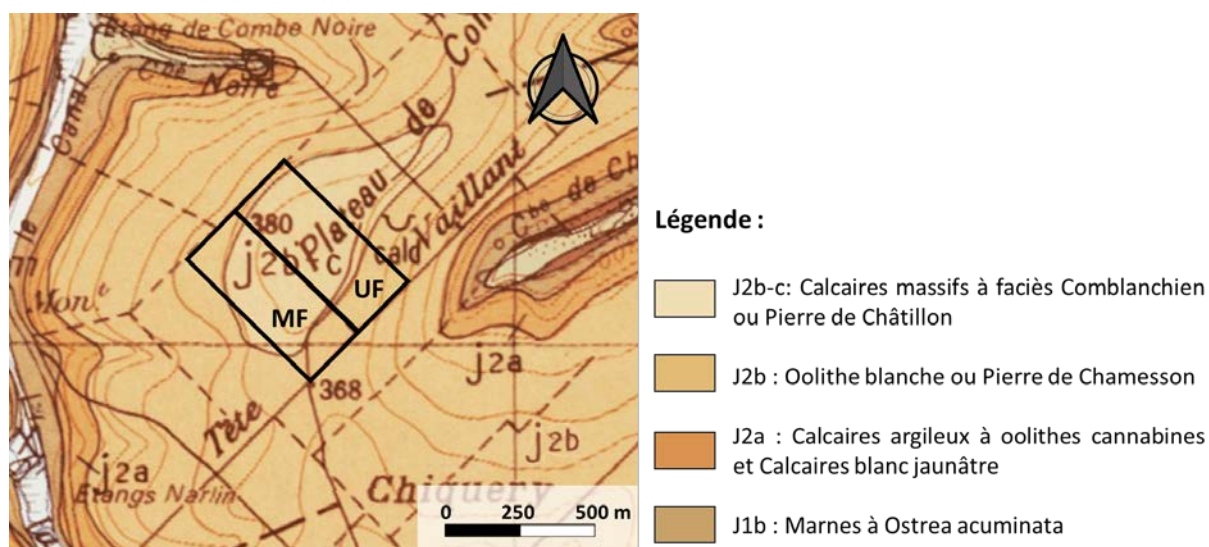


Figure 5.2 : Carte géologique du site d'étude (1/50 000) (Thierry, 1988)

Contexte pédologique

D'après le Référentiel Régional Pédologique de Bourgogne, la zone d'étude se situe dans l'Unité Cartographique de Sol (UCS) numéro 48 (Chrétien, 2000). Cette UCS a pour description « Massifs forestiers du châillonnais sur calcaire oolithique bathonien » et est composée de deux Unités Typologiques de Sol (UTS) nommées « Sol forestier calcaire humifère sur calcaire oolithique bathonien » (UTS 111) et « Sol forestier peu calcaire humifère sur calcaire oolithique bathonien » (UTS 112). Au vu des descriptions, la zone d'étude se trouve dans l'UTS 111 et correspond à des sols de type Rendosol ou Leptosols selon la classification internationale WRB (IUSS Working Group WRB, 2022).

Historique de gestion sylvicole

Du XIX^e siècle jusqu'en 1948, les deux parcelles ont été majoritairement gérées en taillis-sous-futaie. De 1948 à 1992, les deux parcelles étudiées sont concernées par un même plan de gestion, très conservateur, avec des prélèvements très faibles. La forêt est gérée en taillis-sous-futaie de hêtres mais des compléments sont effectués avec des résineux. Ce plan de gestion n'ira pas à son terme et sera remplacé par un plan de gestion en futaie régulière de hêtre de 1976 à 2001.

Ce nouveau plan de gestion a pour objectif d'optimiser l'exploitation de la forêt et d'améliorer la qualité du peuplement ; pour cela des coupes sont pratiquées environ tous les 12 ans pour régulariser les diamètres des troncs. Les prélèvements restent relativement faibles. C'est à partir de 2002 que les deux parcelles d'études sont réparties dans des modes de gestion contrastés. La parcelle MF est alors passée en futaie irrégulière et la parcelle UF est classée Réserve Biologique Intégrale. La dernière intervention sylvicole date de 2004 pour la parcelle MF, alors que pour la parcelle UF la dernière intervention date de 1991. Au moment de l'échantillonnage des sols, en 2021, la parcelle UF n'avait donc plus été gérée depuis 30 ans.

Contexte méthodologique

Dans cette zone, les sols étant très courts (~10-15 cm), l'étude a été menée sur des prélèvements dans les couches 0-5 cm et 5-10 cm. Ces deux profondeurs ont été séparées sur la base de leur teneur en carbone organique, plus élevée en surface.

Concernant les mesures du paramètre Q_{10} , la méthodologie mise en œuvre dans ce travail est différente de celle développée au cours de la thèse. L'acquisition du respiromètre Respicond X a en effet été postérieure à la réalisation de cette étude. Cette première expérience de mesure du Q_{10} par incubation de courte durée a permis de mettre en évidence le besoin d'un équipement spécifique pour ce type de mesure afin d'améliorer la reproductibilité et l'efficacité des mesures.

Les données brutes issues des analyses LIDAR sont disponibles en annexe 12, et les données brutes obtenues sur les échantillons de sols correspondant à ce chapitre 5 sont disponibles en annexe 13.

Effect of 30 years of non-management on carbon stocks and Q_{10} parameter based on two adjacent European beech forest stands

(article soumis a Canadian Journal of Forest Research)

Clément Bonnefoy-Claudet^a, Mathieu Thevenot^a, Olivier Mathieu^a, Christophe Durlet^a, Elodie Cognard^a, Anne-Lise Santoni^a, Carmela Chateau-Smith^b, Jean Lévêque^a

^aBiogéosciences, UMR 6282 CNRS, Université de Bourgogne, 6 boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France

^bCPTC, EA4178, Université de Bourgogne, 4 boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France

Abstract

Carbon storage in forest soils is seen as a potential lever to limit the effects of ongoing climate change. Forests store large amounts of carbon, but less is known about the effect of forest management or climate-change-related temperature increase on soil carbon stocks. In this study, we compare two side-by-side beech forest stands with two different forest management types. The physicochemical characteristics of these shallow soils (0-10 cm) were measured, as well as the stocks of soil organic carbon and the Q_{10} parameter. This parameter is an indicator of organic matter reactivity (increase of soil respiration with temperature). Forest biomass data show no difference except for understory vegetation. Soil physicochemical results show little difference; the values for organic carbon stocks in the 0-10 cm layer were $46 \pm 19 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ for the managed forest stand and $40 \pm 11 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ for the unmanaged stand. The Q_{10} parameter values were not different between the two management types. These results may be explained by the recent change in management, which occurred only 30 years ago. The potential effect is not yet discernible in the soil. This study provides a baseline reference point that should be taken into consideration for the short-term evaluation of forest management policies.

Keywords

Soil organic matter; Forest management; Soil organic carbon stocks; Q_{10} parameter; Beech forest; Climate change

1. Introduction

Energy production and land-use changes since the Industrial Revolution have been identified as the main reasons for the rapid rise of greenhouse gases in the atmosphere, leading to higher temperatures and biogeochemical perturbation (Rustad et al., 2001; Chen et al., 2013; Kuzyakov et al., 2019; IPCC, 2023). The scientific community has issued warnings and promoted actions, such as carbon storage in soils, to reduce the impact of these major changes in climate. Political resolutions, notably the “4 per 1000” initiative, have been proposed to raise public awareness and facilitate such actions (Soussana et al., 2019). Carbon storage in soils is one of the essential strategies to limit the harmful effects of climate change, particularly in forest soils, which cover a third of Earth’s land area (Keenan et al., 2015), and account for 19 % of global land area organic carbon stocks (Pan et al., 2011). Primary forests account for only 32 % of the world’s forest area (Morales-Hidalgo et al., 2015), and much of the remaining proportion is classified as managed forest, with many different types of forest management. Understanding the dynamics of organic matter in forest soils in relation to forest management type is therefore primordial, both to explain ongoing climate change and to develop strategies to limit its impact. The impact of forest management on soil organic carbon stocks is complex, as shown by the contrasting results of previous studies. Some studies (Mund and Schulze, 2006; Schulp et al., 2008) show higher carbon stocks in unmanaged forests than in managed forests; conversely other studies find little or no difference between managed and unmanaged forests (Grüneberg et al., 2013; Krueger et al., 2017; Tejedor et al., 2017; Nord-Larsen et al., 2019). Some authors present positive or negative effects of forest management on carbon stocks, depending on the intensity of management (Achat et al., 2015; Zhang et al., 2018). The effects of forest management seem to be related to management intensity: the lower the intensity of forest management, the less real difference there will be to observe (Achat et al., 2015; Zhang et al., 2018). Relatively few studies have so far explored the impact of forest management intensity on organic carbon stocks.

Although soils store about 75% of the organic carbon in continental terrestrial ecosystems, they also account for 35% of carbon dioxide (CO₂) fluxes to the atmosphere, through heterotrophic respiration from soil organic matter mineralization (Eglin et al., 2010; Ferry et al., 2014; Oertel et al., 2016).

In the context of climate change and rising mean temperatures, it is important to take into account the impact of forest management on the temperature sensitivity (or reactivity) of soil respiration. The reactivity of soil organic carbon can be assessed by measuring the Q_{10} parameter. This value represents the exponential response of soil respiration as a function of temperature increase (Kirschbaum, 1995; Davidson and Janssens, 2006; Hamdi et al., 2013; Meyer et al., 2018; Nie et al., 2019), and is equal to the multiplication coefficient of soil respiration when the temperature is increased by 10 °C (Zhou et al., 2009). This parameter is often used in global carbon models to estimate the evolution of soil respiration with temperature (Zhou et al., 2009; Meyer et al., 2018). Understanding the effect of forest management, which could affect the Q_{10} parameter by altering the quantity and quality of carbon inputs to the soil, is essential for assessing the role of forests in the carbon cycle and estimating their climate change mitigation potential (Hu et al., 2016; Yan et al., 2017). To our knowledge, no studies have so far examined the effect of forest management on the reactivity of soil organic matter.

In this study, we compare the impact of forest management on organic carbon stocks and on the Q_{10} parameter in a beech forest in eastern France. For this purpose, we selected a study site composed of two differently managed forest stands, located side-by-side. The first stand is a managed forest (MF), with periodic forestry cuttings (≈ 12 years). The second stand is an unmanaged forest (UF), classified as an “Integral Biological Reserve”, with no human intervention over the past 30 years. It will thus be possible to compare the effects of forest management in identical climatic, geological, topographical, and pedological conditions, as the stands are contiguous. The main goals of this study are (i) to compare soil carbon stocks between managed (MF) and unmanaged (UF) forest stands; (ii) to evaluate the potential effects of this difference in forest management type on the reactivity (Q_{10}) of soil organic matter. We hypothesize that: (i) carbon stocks will be higher in the UF stand than in the MF stand because carbon inputs (e.g. woody debris) are higher (Nord-Larsen et al., 2019); (ii) the larger amount of carbon in the UF stand will result in a larger amount of more easily degradable carbon, so that Q_{10} values should be lower than in the MF stand (Hamdi et al., 2013).

2. Materials and methods

2.1. Study area

The study area is in northeastern France (47.7924° N, 4.7561° E) in the “Parc national de forêts”, a national park (Figure 5.3). The site is composed of two side-by-side stands, each with a surface area of around 15 hectares, both managed by the French National Forestry Office (ONF) (mean elevation: 370 m; mean slope: 6 %).

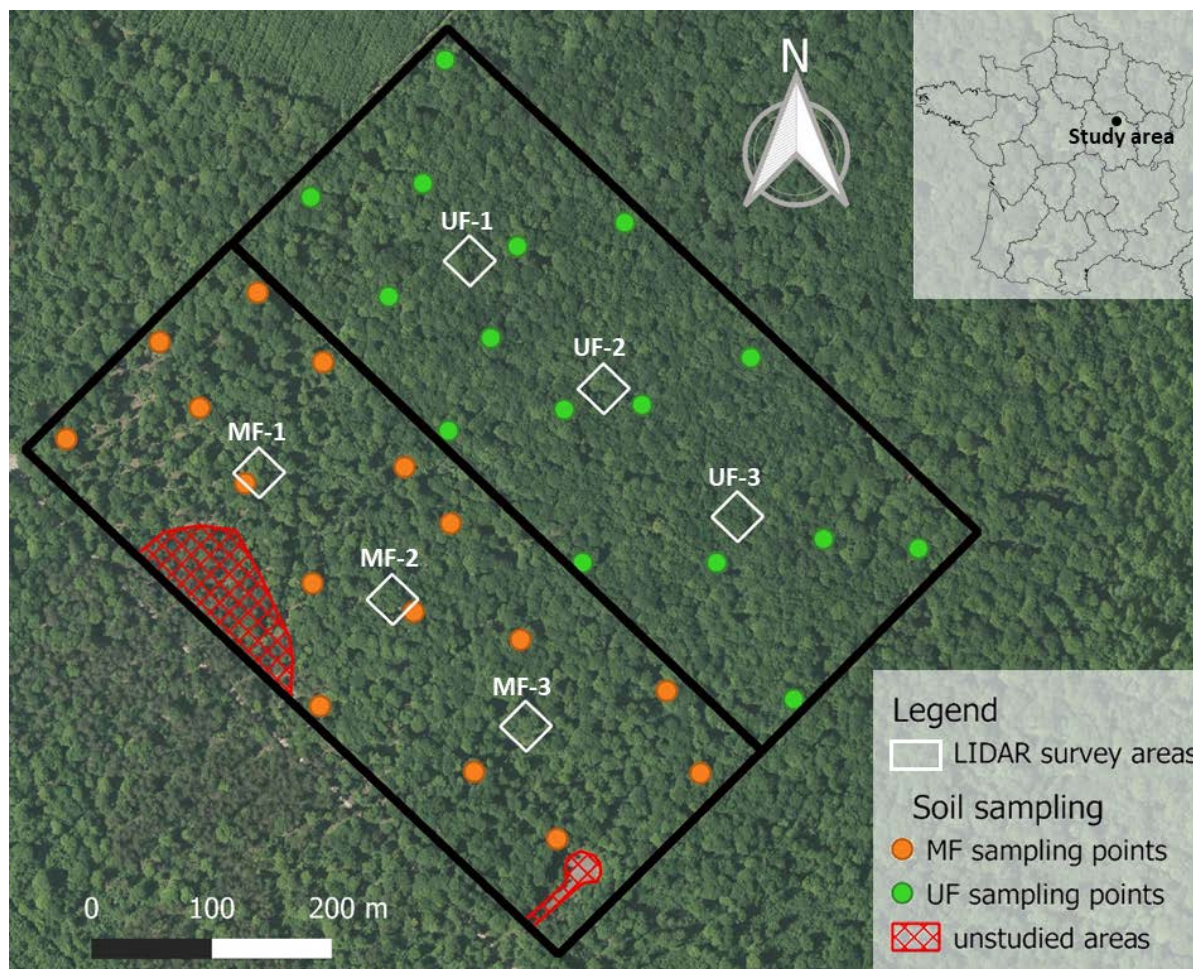


Figure 5.3: Sampling map developed in order to compare an unmanaged forest stand (UF) and a managed forest stand (MF) (map projection: EPSG 2154)

The area is characterized by a semi-continental climate, with rainfall evenly distributed throughout the year (mean annual precipitation: 859 mm; mean annual temperature: 9.9 °C). The bedrock is Middle Jurassic limestone, with carbonate levels around 99 %. Soil is classified as Rendosol in the French soil reference system or as Leptosol according to the WRB (IUSS Working Group WRB, 2022).

The soil is very shallow (often ≤ 10 cm), and very stony, with a silty to silty-clay texture. The forest management of the two stands is relatively well documented since the end of the 19th century (Nicloux, 1986; ONF, personal communication). From 1866 to 1991, the two stands were managed in the same way under a group-shelterwood system for beech, with low wood removals during thinning. Since 1991, one of the stands has been converted into a selection system for beech (managed forest: MF), with low-intensity thinning every 10 to 12 years; the last cut took place in 2004. The other stand (unmanaged forest: UF) is classified as an “Integral Biological Reserve” and has been unmanaged since 1991. Today, beech (*Fagus sylvatica*) trees predominate, covering most of the surface area of the stands (MF: 87 %; UF: 64 %) (ONF, personal communication), and the oldest trees are 100 to 150 years old. The secondary forest species is oak (*Quercus petraea*), which occupies 13 % of the MF stand and 29 % of the UF stand. Comparing these two stands reveals the impact of 30 years of non-management on forest soils.

2.2. Forest stand description

A terrestrial simultaneous localization and mapping (SLAM) LIDAR was used to characterize in 3D forest stands, especially differences between managed and unmanaged ones. We use a Leica BLK2GO device providing very dense colored point clouds with a measured range of up to 25 meters and a xyz accuracy of 6 to 15 mm in outdoor conditions. Such SLAM LiDAR technology is increasingly used for studies describing forest stands (Bauwens et al., 2016; Xie et al., 2022; Solares-Canal et al., 2023). Measurements were made at the end of winter, before the leaves grow, over 6 squares (30 x 30 m) distributed in managed and unmanaged areas, as shown in Figure 5.3. Figure 5.4 illustrates 3D point clouds for 2 of these squares (MF-1 and UF-1). It also illustrates slices at 1.30 m from the ground surface, used to calculate trunk diameters using tools of the CloudCompare freeware (v.2.12). This list of trunk diameters was then used to calculate the classic parameters for describing the forest biomass (density of tree by hectares, basal area and diameter at breast height). In agreement with (Paillet et al., 2015), only trunks larger than 7.5 cm were considered. To calculate the area occupied by understory vegetation, top-view pictures of the same slices were imported into the QGIS freeware to calculate areas occupied by understory vegetation at 1.30 from the ground surface.

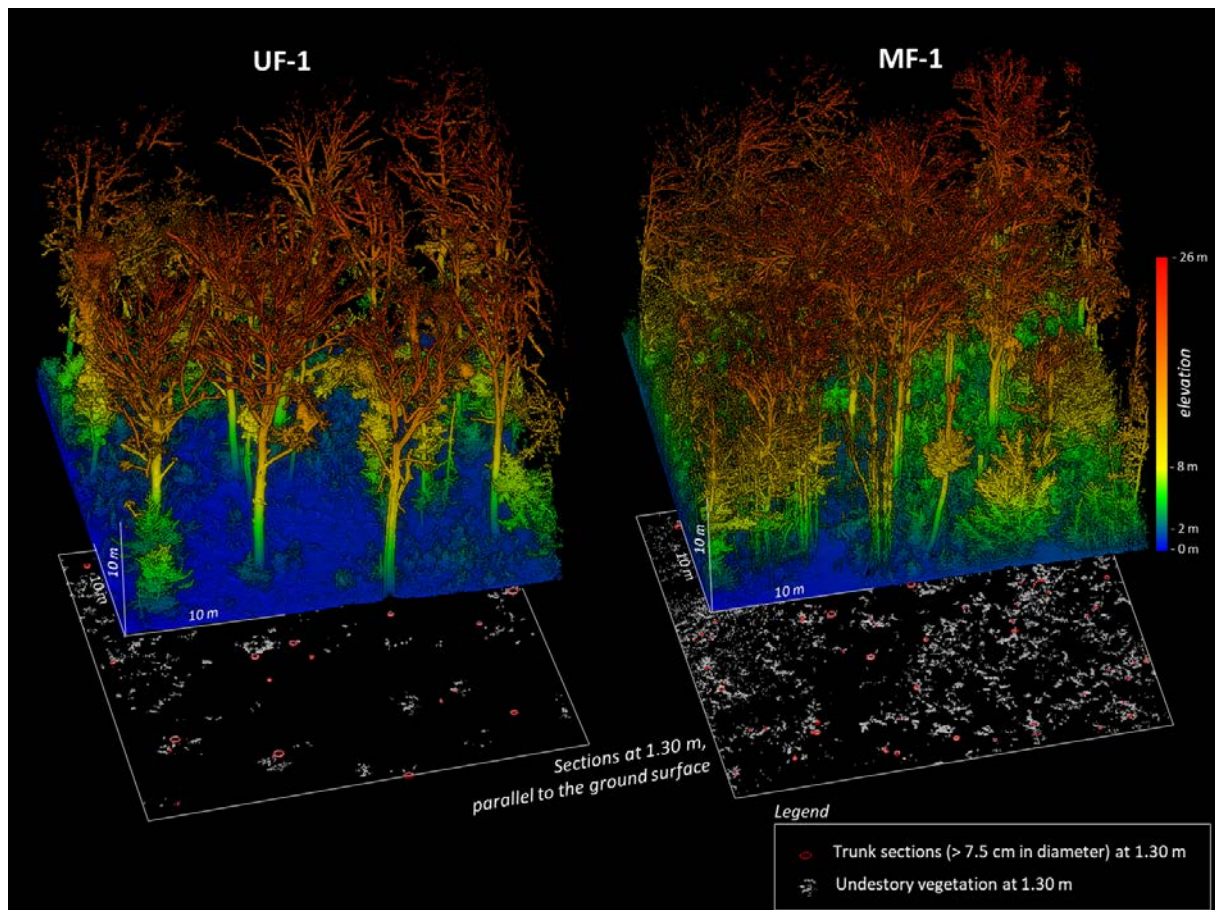


Figure 5.4: Views of UF-1 and MF-1 squares (30 x 30 m) from terrestrial LIDAR survey, illustrating the 3D architecture of trees and understory vegetation. It also illustrates sections at 1.3 m from the ground surface, used to measure forest stand description parameters

2.3. Soil sampling

Sixteen randomly distributed sampling points were defined per stand (i.e. 32 points), to optimize spatial representativeness while maintaining a 10 m margin around the border of each stand (Figure 5.3). A soil sample was collected at each point from the 0-5 cm layer and the 5-10 cm layer (i.e. 64 samples). Sampling was carried out in March 2021, with shovel, pickaxe, and trowel due to the high stone content, which made the use of an auger impractical; litter was removed prior to sampling. Samples were sieved at 2 mm following the field stage and then air-dried. The stone fraction (> 2 mm) was weighed and later used to calculate the organic carbon stocks. Roots larger than 2 mm were also separated and weighed to calculate the root content (%) (i.e. the weight of roots divided by the total sample weight).

During the sampling, bulk density rings (100 cm³) were also sampled for each point in the 0-5 cm layer (i.e. 32 rings). Again, due to the high stone content, the bulk density method could not be implemented in the second layer. The bulk density value for the 5-10 cm layer was therefore estimated as 1, following (Dupouey et al., 1997), who compiled soil density values from 37 beech forests in the northeast of France. Soil bulk density (BD) of the 0-5 cm layer was determined after drying the soil at 105 °C for 24 h in accordance with ISO standard 17 892- 1.

2.4. Soil physical and chemical analyses

For all 64 samples, soil pH was measured in a suspended solution (soil/water ratio 1:5) in accordance with ISO standard 10 390. The carbonate fraction was estimated gravimetrically by measuring the loss of mass of 0.5 g of soil treated with HCl (6N) for 24 h. The carbonate-free samples were then washed with ultrapure water and centrifuged until pH of 6 to 7 was reached. The insoluble fraction obtained was dried at 40 °C for 24 h, precisely weighed, and then crushed to a fine powder in an agate mortar for geochemical analysis. Soil organic carbon (SOC) content and total nitrogen (TN) content were determined with a Vario Micro Cube (Elementar, Hanau, Germany) elemental analyzer. The SOC and TN contents were normalized to the total mass of the sample (in mg.g⁻¹).

Carbon organic stocks were calculated following Equation 1:

$$\text{Carbon organic stocks (Mg.ha}^{-1}\text{)} = [\text{SOC} * (1\text{-P})] * \text{BD} * d * 10\ 000 \text{ (Equation 1)}$$

with SOC (g.g⁻¹) is the soil organic carbon content; P (g.g⁻¹) is the stone content in the soil layer; BD (g.cm⁻³) is the bulk density of the soil layer, and d (m) is the depth of the soil layer.

A spatially representative subset of 6 samples per layer and per stand (i.e. 24 samples) was selected to analyze the water-extractable organic carbon (WEOC), a reactive compartment of the organic matter. The WEOC was extracted using a solvent extractor (ASE200, Dionex Corporation, Sunnyvale, USA) following the method of (Guigue et al., 2014), but using 5 g of soil, previously freeze-dried to remove any remaining water. The extracted solutions were filtered through cellulose acetate filters, 0.45 µm pore-size (Whatman GD/X syringe filters) before pH measurement.

Total Organic Carbon (TOC) content of the extract was measured by thermal oxidation (Vario TOC cube, Elementar, Hanau, Germany) after the addition of 2N HCl (20 μ L) to remove inorganic carbon. The absorbance at 254 nm (UV_{254}) was measured with an Evolution 201 spectrophotometer (Thermo Fisher Scientific, Waltham, Massachusetts, USA). These parameters were used to calculate the $SUVA_{254}$, the WEOC quantity, and the Extraction Ratio (ER), the ratio of extracted C to SOC (Guigue et al., 2014). The remainder of the solution was freeze-dried and used to determine the SOC and TN contents of the WEOC.

2.5. Soil organic matter reactivity (Q_{10})

The reactivity of the soil was estimated by measuring the Q_{10} parameter. In this study, a specific protocol was established to estimate this parameter since no standardized method exists. The Q_{10} parameter was measured on the same 24 samples used for WEOC analysis.

Briefly, 40 g of dry soil equivalent (at 60 % water-holding capacity) was placed in 325 mL vials and kept in an incubator for five days at 5 °C for pre-incubation. After this pre-incubation period, soil respiration was measured in 5 °C increments, from 5 °C to 25 °C. After each measurement, soil moisture was controlled gravimetrically. All measurements, except the first at 5 °C, were recorded after a 5 °C increase in temperature at 3 °C.h⁻¹ and a stabilization time of 110 minutes. The total time for the entire measurement process from 5 °C to 25 °C did not exceed 50 hours. Vials were kept in the incubator throughout the experiment except when recording soil respiration data.

To measure CO₂ emissions, for technical reasons linked to the size of the water-bath, the 24 samples were divided into 4 sets of 6 vials. The water-bath temperature was the same as in the incubator. Emissions were measured 4 times for each vial, with 10 minutes between each repetition (the time taken to measure CO₂ emissions on the other 5 vials). The CO₂ and H₂O concentrations in vials were measured every second, for 60 seconds, using a Li-850 (Li-Cor, Lincoln, Nebraska, USA) InfraRed Gas Analyser (IRGA). These data were collected on an Android tablet, with the "Flux Puppy" application. This application was recently created to record and export of data produced with the Li-Cor IRGA (Carbone et al., 2019).

Data were corrected by deleting the first CO₂ flux value for all vials at all temperatures because they were often much higher than the three other values. This increase in CO₂ emissions for the first value is almost certainly due to the handling of the vials between the incubator and the water-bath. On the corrected dataset, the “a” slope corresponds to the CO₂ emission rate. For each temperature, the “a” slope (μg.g⁻¹.s⁻¹) was converted to the carbon flux (mg.day⁻¹.g⁻¹ dry soil), calculated with the following Equation 2:

$$\text{Carbon Flux (mg. day}^{-1}\text{. g}^{-1}\text{ dry soil)} = \left[\left(\frac{\left(\frac{V_{\text{available air}}}{V_{\text{molar}}} \right) * a}{M_{\text{CO}_2}} \right) * \frac{M_{\text{C}}}{M_{\text{CO}_2}} \right] \div P_{\text{dry soil}}$$

(Equation 2)

with $V_{\text{available air}} = (V_{\text{vial}} - V_{\text{soil}} - V_{\text{H}_2\text{O}}) * (1 - w_0)$; $w_0 = \text{H}_2\text{O concentration at } t_0$; $V_{\text{molar}} = T(^{\circ}\text{K}) / P_{t_0} * R$; $P_{t_0} = \text{pressure at } t_0$; R is the constant of perfect gases (J.mol⁻¹.K⁻¹); $a = \text{CO}_2$ emission rate; M_{CO_2} is the molar mass of carbon dioxide (g.mol⁻¹); M_{C} is the molar mass of carbon (g.mol⁻¹); $P_{\text{dry soil}}$ is the weight of dry soil in the flask (40 g).

Finally, an exponential fit, $y = a * \exp(b * x)$, was calculated from the measured carbon flux values as a function of temperature. With this fit, the parameter b can be extracted to calculate the Q₁₀ parameter using the Equation 3:

$$Q_{10} = \exp(10 * b) \text{ (Equation 3)}$$

2.6. Statistical analysis

Data for Q₁₀ calculation were processed with R software (version 4.0.2) and the RStudio interface, also used for and statistical analyses. Data normality and equality of variances were tested before statistical analyses. When comparing the means of two groups, if the data were normal and the variances were equal, a Student's t test was applied, otherwise, a Wilcoxon test was used. For the comparison of means of more than two groups, in the case data normality and equality of the variances, an analysis of variance (ANOVA) was applied followed by a Newmann-Keuls test to obtain the groups of homogeneous means; otherwise, a Kruskal-Wallis test was applied. A confidence level of 95% was used for all statistical tests.

3. Results

3.1. Forest stand data

Forest biomass results are presented in Table 5.1. The results show that the density of tree is slightly lower and the DBH slightly higher for the MF plot, with no statistical differences. Basal area is therefore logically not significantly different between the two plots. However, the area covered by understory vegetation is significantly greater in the MF stand, as shown by the 3D views obtained by LIDAR (Figure 5.4).

Table 5.1: Mean and standard deviation of forest stand description parameters for each forest management; a different letter indicates a significant difference between the means at the 95 % threshold (n=3)

Parameters	UF	MF
Density (tree.ha ⁻¹)	504 ± 90 ^a	430 ± 79 ^a
DBH (cm)	22.6 ± 2.9 ^a	27.9 ± 3.4 ^a
G (m ² .ha ⁻¹)	29.7 ± 3.4 ^a	31.5 ± 3.6 ^a
Understory vegetation (m ² .ha ⁻¹)	1510 ± 430 ^b	4618 ± 957 ^a

DBH: Diameter at breast height, G: basal area

3.2. Soil physicochemical parameters and soil organic carbon stocks

Soil physicochemical results are presented in Table 5.2. Even within stands, great heterogeneity is observed for most of the parameters, especially in the 0-5 cm layer. For both stands, stone content is similar and is twice as high in the 5-10 cm layer than in the 0-5 cm layer. Bulk density is not significantly different between stands. Soil pH values are similar for both stands and significantly higher in the 5-10 cm layer. Carbonate content (CaCO₃) for all samples varies between 21 % and 34 %. The percentage of roots is significantly higher in the managed forest (MF) stand than in the unmanaged forest (UF) stand. Soil organic carbon (SOC) and total nitrogen (TN) contents, as well as the C/N ratio, are similar in all stands and layers, except for the higher amount of SOC in the 0-5 cm layer of the MF stand. Overall, there is generally no difference between managed and unmanaged sites.

The parameters measured on water-extractable organic carbon (WEOC), a reactive compartment of the organic matter, are presented in Table 5.3. No clear management effect is observed for any of these parameters, but there are minor differences between the two layers. Slightly higher values of SUVA₂₅₄ are found in the 0-5 cm layer (1.2 mg.L⁻¹.m⁻¹) than in the 5-10 cm layer (1.0 mg.L⁻¹.m⁻¹). These values are of the same order of magnitude as those for the 0-30 cm layer in forest soils (1.1 ± 0.1 mg.L⁻¹.m⁻¹), in the study by (Guigue et al., 2015).

Table 5.2: Mean and standard deviation of soil physicochemical parameters for each forest management type and soil layer depth; a different letter indicates a significant difference between the means at the 95 % threshold (n=16)

Parameters	MF		UF	
	0-5 cm	5-10 cm	0-5 cm	5-10 cm
stone content (%)	43 ± 22 ^b	87 ± 8 ^a	29 ± 22 ^b	83 ± 11 ^a
roots (%)	8 ± 6 ^a	NA	3 ± 2 ^b	NA
bulk density (g.cm ⁻³)	0.6 ± 0.1 ^a	1*	0.7 ± 0.1 ^a	1*
pH	7.5 ± 0.3 ^b	7.8 ± 0.1 ^a	7.3 ± 0.3 ^b	7.8 ± 0.2 ^a
CaCO ₃ (mg.g ⁻¹)	261 ± 95 ^{ab}	339 ± 77 ^a	209 ± 137 ^b	258 ± 83 ^b
TN (mg.g ⁻¹)	11 ± 3 ^a	8 ± 3 ^{ab}	8 ± 2 ^b	6 ± 3 ^b
SOC (mg.g ⁻¹)	198 ± 52 ^a	140 ± 63 ^b	143 ± 43 ^b	99 ± 61 ^b
C/N	21 ± 2 ^a	19 ± 2 ^b	21 ± 2 ^a	19 ± 2 ^b

NA: not applicable; MF: Managed Forest; UF: Unmanaged Forest

*: the bulk density value for the 5-10 cm layer was fixed at 1, based on observations in this study, and to the study by Dupouey et al. (1997)

Table 5.3: Mean and standard deviation of parameters associated with WEOC extraction for each forest management type and soil layer depth; a different letter indicates a significant difference between means at the 95 % threshold (n= 6)

Parameters	MF		UF	
	0-5 cm	5-10 cm	0-5 cm	5-10 cm
pH-WEOC	7.1 ± 0.1 ^a	7.2 ± 0.1 ^a	7.0 ± 0.2 ^b	7.1 ± 0.1 ^a
SUVA ₂₅₄ (mg.L ⁻¹ .m ⁻¹)	1.2 ± 0.1 ^a	1.0 ± 0.03 ^b	1.2 ± 0.1 ^a	1.0 ± 0.1 ^b
[WEOC] (mg C.g ⁻¹ soil)	2.3 ± 0.5 ^a	1.8 ± 0.3 ^{ab}	2.0 ± 0.7 ^{ab}	1.5 ± 0.7 ^b
ER (mg C.g ⁻¹ SOC)	11.9 ± 1.0 ^b	13.1 ± 1.7 ^{ab}	13.3 ± 0.8 ^{ab}	14.6 ± 2.0 ^a
SOC WEOC (mg.g ⁻¹)	337 ± 12 ^a	330 ± 7 ^a	340 ± 6 ^a	329 ± 6 ^a
TN WEOC (mg.g ⁻¹)	36 ± 4 ^a	36 ± 4 ^a	34 ± 4 ^a	34 ± 6 ^a
C/N WEOC	11 ± 1 ^a	11 ± 1 ^a	12 ± 1 ^a	12 ± 2 ^a

MF: Managed Forest; UF: Unmanaged Forest

Soil organic carbon stocks are higher in the 0-5 cm layer (MF: $36 \pm 17 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$; UF: $31 \pm 9 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$), than in the 5-10 cm layer (MF: $10 \pm 4 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$; UF: $9 \pm 4 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$) for both stands (Figure 5.5). No significant effect of management type was observed on the amount of carbon stored. Values for the entire depth (0-10 cm) were MF: $46 \pm 19 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ and UF: $40 \pm 11 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$.

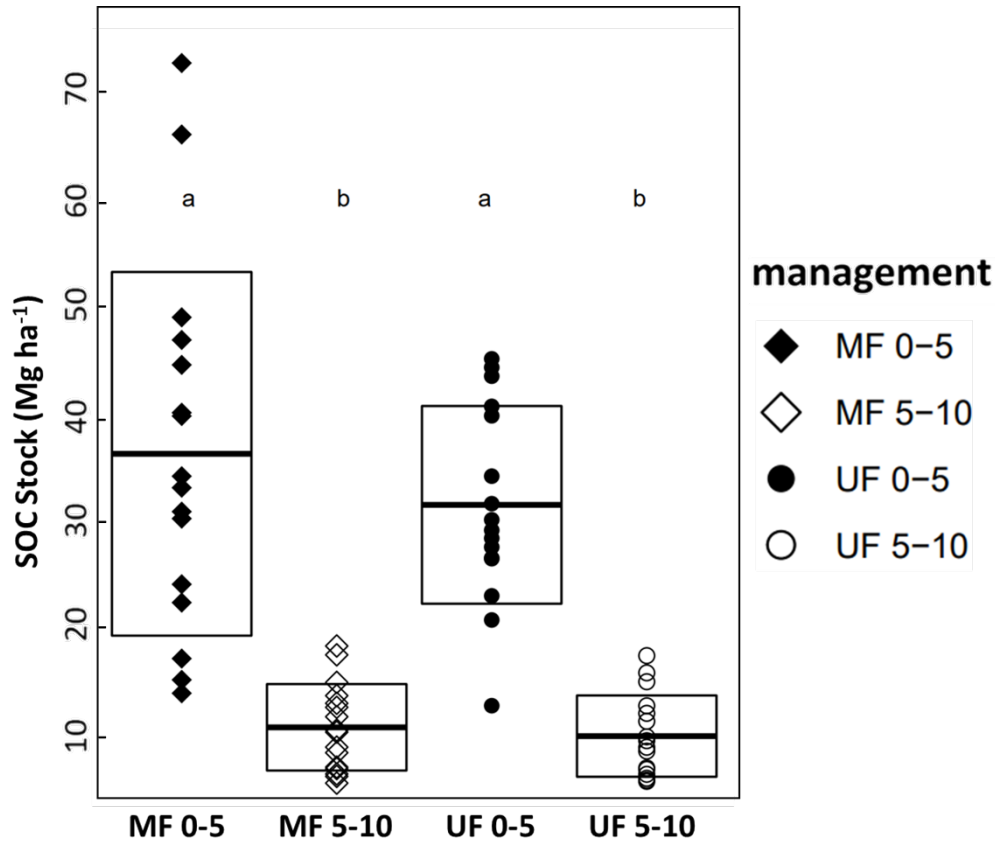


Figure 5.5: Mean and standard deviation of organic carbon stock values (in $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$) for each forest management type and soil layer depth (cm); a different letter indicates a significant difference between the means at the 95 % threshold ($n=16$)

3.3. Q_{10} parameter

The calculated Q_{10} values are presented in Figure 5.6. The mean values for the 0-5 cm layer are MF: 1.7 ± 0.2 and UF: 1.9 ± 0.3 , with Q_{10} values for MF: 1.5 ± 0.1 and UF: 1.6 ± 0.2 in the 5-10 cm layer. These values do not show significant differences between soil depth layer or between forest management type, even though higher values are more often observed in the 0-5 cm layer. Out of the twelve sampling points for which Q_{10} was estimated, nine have higher Q_{10} values in the 0-5 cm layer than in the 5-10 cm layer.

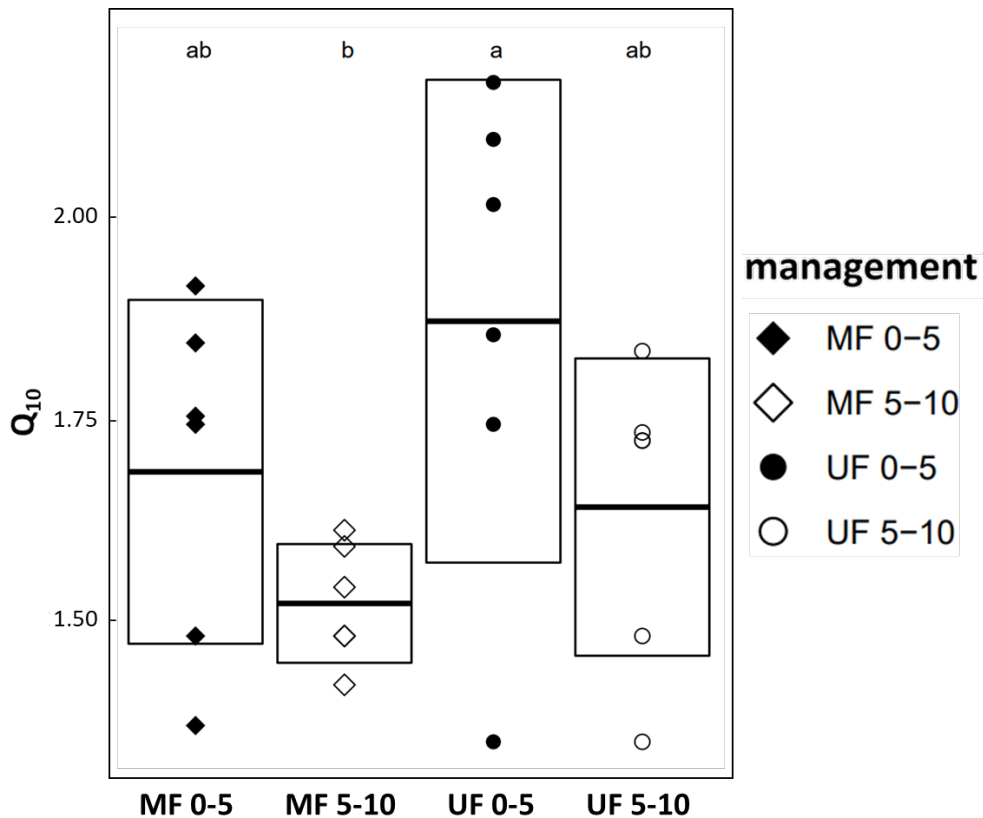


Figure 5.6: Mean and standard deviation of Q_{10} values for each forest management type and soil layer depth (cm); a different letter indicates a significant difference between the means at the 95 % threshold ($n= 6$)

4. Discussion

4.1. Forest biomass description

According to (Paillet et al., 2015), in French forests, we generally observe a higher tree density and basal area in unmanaged stands than in managed ones. However, in our study, we did not observe any significant differences between the management types (Table 5.1). The only difference between the two stands is the area covered by understory vegetation, which is greater in the MF stand. This last result could be due to a greater contribution of light to this lower vegetation in the MF stand. Managing the forest will create openings in the canopy and allow more light to pass through (Han et al., 2021). This is also noticeable in the aerial photo, which clearly shows a lower canopy density in the MF stand (Figure 5.3).

4.2. Soil physicochemical parameters

Based on physicochemical parameters, there is generally no difference between managed and unmanaged sites, in conformity with results from other studies (Grüneberg et al., 2013; Tejedor et al., 2017; Han et al., 2021). The main difference concerning physicochemical parameters is for the root content, with a significantly higher value in the MF stand than in the UF stand. This higher root content is probably due to the greater proportion of surface area covered by understory vegetation in the MF stand. As a greater abundance of roots can lead to higher SOC values (Jobbágy and Jackson, 2000; Germon et al., 2020), this could explain the higher result for SOC in the 0-5 cm layer of the MF stand. For both stands, bulk density is low in the 0-5 cm layer. In a previous study on 37 beech forests in northeastern France (Dupouey et al., 1997), the average bulk density was 0.96 for the first layer (\approx 0-7 cm), but our values are even lower, despite the high stone content in our stands. Our low bulk density values are related to the very high results for SOC, from 140 to 200 mg.g^{-1} , compared to values for other French forest soils: 57 mg.g^{-1} for the 0-7 cm layer (Dupouey et al., 1997); 46 mg.g^{-1} for the top 30 cm (Guigue et al., 2015); 38 mg.g^{-1} for the 0-10 cm layer (Badeau et al., 1999). The same observation can be made for TN: our values are higher than those reported by Badeau et al. (1999) and Guigue et al. (2015). The significant difference in pH between the two layers for both MF and UF suggests surface decarbonation controlled by atmospheric carbonic acid and soil organic acids (Rubio and Escudero, 2005).

Results for extraction ratios (ER), derived from WEOC extraction, ranged from 10 to 17 mg of carbon per g of SOC (mg.g^{-1}), which is lower than the range in the study by (Guigue et al., 2015), where WEOC extraction was performed on a large number of soils (forest soil: $26.6 \pm 1.9 \text{ mg.g}^{-1}$; calcareous soil: $23.2 \pm 1.4 \text{ mg.g}^{-1}$). Our values suggest low availability of organic matter, which could potentially be linked to cation bridging between the mineral fraction and the organic matter (Conant et al., 2011; Wiesmeier et al., 2019; Basile-Doelsch et al., 2020).

4.3. Soil organic carbon stocks

The values for soil organic carbon stocks measured in this study are in accordance with other studies, indicating stocks varying from 30 to 50 Mg.ha⁻¹ in the 0-10 cm layer in European beech forest soils (Mund and Schulze, 2006; Tejedor et al., 2017; Nord-Larsen et al., 2019).

No significant effect of management type is observed in relation to the amount of carbon stored. This result agrees with other studies (Grüneberg et al., 2013; Krueger et al., 2017; Tejedor et al., 2017; Zhang et al., 2018; Nord-Larsen et al., 2019), although some works have presented more contrasted results. For example, (Mund and Schulze, 2006) found that carbon stocks in the top 15 cm of soil were lower in a managed forest (39 ± 6 Mg.ha⁻¹) than in an unmanaged forest (53 ± 2 Mg.ha⁻¹). These stands were more than 10 km apart and, when stock values were corrected for site-specific variation in clay content and C/N ratio via statistical analysis, no significant difference existed between the managed (42 ± 4 Mg.ha⁻¹) and unmanaged (48 ± 3 Mg.ha⁻¹) forest stands. Thus, the effect of forest management is not easy to study; among the limits sometimes underlined by authors is the comparison of sites that are not geographically close. For such different locations, parameters such as climate, geology, topography, or pedology could have an effect on SOC stocks (Mund, 2004; Mund and Schulze, 2006; Krueger et al., 2017). In our study, to reduce the impact of these parameters, we chose to compare sites located side by side, yet we observe no significant difference in carbon stocks between the MF stand and the UF stand. The lack of difference between MF and UF is consistent with the LIDAR analysis, which showed that the difference in management has only slightly modified the forest structure, with only higher understory vegetation in MF compare to UF. This difference does not result in a significant increase of the biomass between the two stands and consequently in soil carbon stocks, even if the median SOC stock is a little higher for MF than UF (Figure 5.5).

Our results therefore do not confirm our initial hypothesis. Furthermore, some studies have underlined the difficulty of evaluating the effect of no forest management on SOC stocks, particularly when the comparison is with low-intensity management, and/or after a fairly short period of time for a forest ecosystem (Cheng et al., 2014; Achat et al., 2015; Zhang et al., 2018). This is typically the case in our study, where the difference in forest management is small and 30 years later no difference in soil SOC stock has yet been observed.

4.4. Q_{10} parameter

The Q_{10} parameter represents the exponential response of soil respiration as a function of temperature increase (Kirschbaum, 1995; Davidson and Janssens, 2006; Hamdi et al., 2013; Meyer et al., 2018; Nie et al., 2019). To our knowledge, no studies have so far examined the effect of forest management on the reactivity of soil organic matter.

From a methodological point of view, Q_{10} measurements is not fully standardized. (Fierer et al., 2006) recommended calculating Q_{10} from measurements carried out in parallel for different temperatures, in order to have the same pool of nutrients in all the microcosms whatever the temperature. They considered that the time necessary for sequential measurements of the progressively increasing temperature would decrease the carbon stock, thus underestimating the Q_{10} value. Their method, although more rigorous, is time-consuming and requires much more equipment (several incubators). In our sequential protocol, we were careful to minimize the time required for measurement at each temperature, to limit or eliminate this possible bias, as recommended by other authors (Chen et al., 2010; Yan et al., 2017; Pan et al., 2022; Meyer et al., 2018). Our results may therefore be considered as reliable. With a Q_{10} value of 1.7 (MF) to 1.9 (UF) for the 0-5 cm layer and 1.5 (MF) to 1.6 (UF) for the 5-10 cm layer, no significant difference was observed between the two stands. This result invalidates the postulate in our initial hypothesis of higher labile carbon in the UF stand. This is also consistent, with no difference between the two stands in the measurement of WEOC, used as a proxy for labile organic carbon.

Hamdi et al. (2013) conducted a meta-analysis of different Q_{10} measurements obtained under laboratory conditions. Only 18 of the 112 Q_{10} values reported in the literature present results for temperate forests with a protocol comparable to ours. For those 18 values, the mean Q_{10} value was 2.5 ± 0.7 (ranging from 1.4 to 4.8). Compared to this meta-analysis, our Q_{10} values, ranging from 1.5 to 1.9, are slightly lower, but still within the range of values for temperate forest soils. According to Hamdi et al. (2013), organic carbon-rich soils contain a high proportion of labile carbon and several authors have stated that Q_{10} values are lower when soil carbon is more labile (Fierer et al., 2006; Hamdi et al., 2013; Ignace, 2019). The organic carbon content of our soil is particularly high (Table 5.2), which could explain why we find slightly lower Q_{10} values.

Other authors who have calculated Q_{10} on temperate forests have found values around 2 (Chen et al., 2010; Meyer et al., 2018; Moonis et al., 2021; Pan et al., 2022), which is even closer to our values. This value of 2 for Q_{10} is notably used in several global carbon flux simulation models (Meyer et al., 2018).

5. Conclusion

Our study provides answers about the effect of forest management (managed or unmanaged) on the basis of two side-by-side plots, thirty years after the change in management type. Forest biomass data show no difference, except the area covered by understory vegetation, which is higher in the managed stand. For most of the soil organic matter parameters, the comparison revealed no difference between the managed forest stand and the unmanaged forest stand. Soil organic carbon stocks were not statistically different between the two stands, in agreement with other studies. To the best of our knowledge, we present here the first study of Q_{10} values in relation to forest management type. Our results reveal no significant difference between the two forest management types studied here: an unmanaged forest stand, and a forest stand where a light cut is made approximately every twelve years (i.e. light management). It is possible that the relatively short period of thirty years since the change in management type may not have been sufficient for measurable changes to occur. However, the results obtained after a relatively short period for a forest ecosystem should be considered when evaluating the short-term effects of forest management policies. They could also be used as a reference for future work on long-term monitoring.

Acknowledgements

The authors thank the GISMO platform (Biogéosciences, University of Bourgogne, UMR CNRS 6282, France) and its staff for their help with data acquisition (Anne-Lise Santoni) as well as those who participated in the sampling campaign (Philippe Amiotte-Suchet, Valentin Blanchet). Authors thanks also the “Office National des Forêts” (French National Forestry Office) and the “Parc National de forêts”

Conclusions générales et perspectives

Au début de ce travail, trois questions principales se posaient autour de la dynamique des matières organiques des sols forestiers sous contrainte climatique. Une étape préalable de développement méthodologique a été nécessaire, en particulier pour mesurer le paramètre Q_{10} , utilisé comme proxy de la sensibilité à la température de la matière organique des sols. A partir du constat de l'existence d'un nombre important, et sans norme, de protocoles dans la littérature, deux méthodes couramment utilisées ont été testées. Cette comparaison, basée sur une diversité de sols, a permis de définir la méthode la plus sensible, reproductible et répétable qui sera par la suite appliquée aux échantillons de sols du mont Beuvray. L'utilisation d'un respiromètre est ainsi une approche performante pour la mesure du Q_{10} , à partir d'incubations de courte durée, et en privilégiant la méthode « equal-time ». En fonction de la méthode utilisée, les sols carbonatés ont présenté une réaction différente qui pourrait être due à une participation des carbonates au flux de CO_2 mesuré. L'analyse isotopique du CO_2 produit pourrait aider à comprendre ce phénomène et estimer si cette contribution évolue avec la température.

Des analyses par Py-GC-MS ont permis d'estimer l'influence de l'essence forestière sur la diversité moléculaire des MOS et leur dégradabilité. Ainsi, les résultats ont mis en évidence que la dégradabilité potentielle des MOS sous sapin pectiné est la plus importante parmi les quatre essences étudiées. Elle est plus faible sous Douglas et intermédiaire sous épicéa et hêtre mélangé. Ce travail, à partir d'une diversité d'essence forestière, souligne la limite de la généralisation des résultats pour une essence donnée à l'ensemble des espèces du même ordre, feuillus ou résineux. Cette étude a également montré une relation forte entre la dégradabilité potentielle estimée par description/identification moléculaire et la diversité de molécules présentes dans la matière organique du sol, en accord avec le concept de dégradation proposé par Lehmann et al. (2020).

La transposition éventuelle de cette approche dans d'autres situations permettrait d'obtenir plus rapidement et plus simplement des informations sur la dégradabilité des MOS, en s'affranchissant notamment d'une étape longue et complexe d'identification moléculaire. Dans la continuité, il serait intéressant d'analyser plus en détail la composition moléculaire de la matière organique du sol en fonction de l'essence forestière en caractérisant plus finement les différentes sources de carbone dans les sols. En effet, certains marqueurs moléculaires de feuillus ont été identifiés sous résineux, mais l'origine des différents composés n'est pas complètement connue. La caractérisation moléculaire des litières sous différentes essences, ou d'éléments spécifiques de cette litière (feuilles de houx, pommes de Douglas, aiguilles de sapin pectiné, etc.), permettrait une meilleure distinction de la part de matière organique provenant de la végétation actuelle et de la végétation passée, en particulier pour les peuplements de résineux. Il serait aussi intéressant de séparer la matière organique particulaire (MOP) de celle associées à la matière minérale (MOAM), par fractionnement granulo-densimétrique et caractérisation Py-GC-MS, pour mieux localiser la MOS de la végétation passée et actuelle.

Concernant l'impact de la gestion forestière (essence et/ou pratiques) sur les stocks de carbone organique et l'activité des microorganismes du sol, des activités enzymatiques des sols ont notamment été mesurées. Ces activités montrent un effet de l'essence forestière, avec des activités plus élevées sous sapin pectiné et plus faibles sous hêtre mélangé. Les valeurs de Q_{10} (estimation de la sensibilité à la température) sont relativement homogènes, quelles que soient l'enzyme ou l'essence considérée, avec une variation de 1,1 à 1,7. Cependant, une sensibilité plus forte a été mesurée sous hêtre mélangé que sous sapin pectiné pour la Cellobiohydrolase et inversement pour la β -Glucosidase. Ce résultat suggère une activité des microorganismes du sol en fonction de l'essence qui est aujourd'hui difficile à expliquer. A ce stade, pour mieux comprendre cet effet de l'essence forestière sur l'activité des microorganismes du sol, il serait nécessaire de décrire plus en détail le compartiment microbien (quantification de la biomasse microbienne, rapport bactéries/champignons, analyses de la diversité microbienne).

Les travaux conduits dans cette thèse ont par ailleurs montré, à l'échelle du mont Beuvray, que la gestion forestière avait peu d'impact sur les stocks de carbone organique de surface (0-20 cm). Cette relative homogénéité des stocks pourrait notamment s'expliquer par la forte variabilité spatiale des sols forestiers. L'historique d'une parcelle forestière n'est pas toujours observable, mais peut impliquer une hétérogénéité naturelle ou induite par le mode de gestion. C'est par exemple le cas du bois mort qui présente généralement une répartition spatiale hétérogène. De plus, dans le cas d'introduction d'essences résineuses sur des parcelles historiquement couvertes de feuillus, il a été montré un effet d'héritage du peuplement précédent. Ce résultat souligne que les processus d'évolution de la MOS sont longs dans les écosystèmes forestiers, plusieurs décennies, et soulève la question de l'effet à long terme, positif ou négatif, des actions de gestion. Il est ainsi essentiel de renouveler ces mesures de stocks entre systèmes de gestion à différents stades d'évolution de ces écosystèmes : 30, 50 ou 100 ans.

La question des facteurs de contrôle de la sensibilité à la température des matières organiques des sols forestiers a été menée à partir d'une analyse multivariée sur l'ensemble du jeu de données construit au cours du travail sur le mont Beuvray. Il est possible de hiérarchiser ces facteurs de contrôle par un partitionnement de variance du paramètre Q_{10} . Le résultat a montré que la sensibilité est principalement contrôlée par l'interaction entre le compartiment microbien (activités enzymatiques) et la composition moléculaire de la matière organique. Les caractéristiques physico-chimiques des sols ne semblent pas avoir un impact important sur le Q_{10} . Les analyses de corrélations ont montré qu'une teneur plus importante en composés aromatiques ou une plus grande diversité moléculaire étaient associées à des valeurs plus élevées de Q_{10} , notamment pour les sols sous Douglas. Ce résultat souligne le lien entre la composition moléculaire des matières organiques du sol et leur sensibilité à la température. Il apparaît également que la sensibilité à la température de la respiration du sol est davantage contrôlée par la sensibilité à la température des activités enzymatiques que par les activités enzymatiques elles-mêmes. Cela signifie que plus les communautés microbiennes synthétisent des enzymes qui agissent davantage à des températures élevées (i.e. par adaptation au changement climatique), plus le degré de dégradation de la matière organique du sol sera élevé, entraînant une augmentation des émissions de CO_2 des sols. Toutefois, près de la moitié de la variance du modèle reste inexpliquée.

Des analyses complémentaires, notamment sur le compartiment microbien comme proposé précédemment, permettraient de mieux décrire celui-ci et apporter de nouvelles variables au modèle de partitionnement. Il serait aussi nécessaire d'analyser d'autres situations (climat, géologie, type de sol, essences forestières, etc.) pour voir si les facteurs de contrôle de la sensibilité des matières organiques des sols sont les mêmes. Ces travaux ont également relevé l'importance de l'essence forestière dans le contrôle de la sensibilité à la température, avec une sensibilité plus élevée pour les feuillus que les résineux. Il a également été observé que la teneur en eau a un rôle non négligeable dans la sensibilité des matières organiques du sol, avec une valeur de Q_{10} variant de + ou - 0,5 en fonction de l'échantillon avec l'augmentation de la teneur en eau. Le mode de gestion (non-gestion vs. futaie irrégulière) ne semble en revanche pas avoir d'effet, au moins à court terme.

L'ensemble des résultats obtenus au cours de ce travail permettent une meilleure compréhension des mécanismes de contrôle de la dégradation des matières organiques du sol dans un contexte de changement climatique. Une comparaison et transposition de ces résultats avec des mesures in situ est nécessaire afin de pouvoir à terme les généraliser. Dans cet objectif un observatoire de mesure de la respiration du sol a été mis en place en juin 2024 dans une parcelle de Douglas sur le mont Beuvray. Un second site sous couvert feuillus sera également installé prochainement. Les données issues de ces sites de mesure pourront à l'avenir, lorsque la profondeur temporelle sera assez grande, être comparées aux résultats de cette thèse.

Références bibliographiques

A

- Abe, Y., Liang, N., Teramoto, M., Koarashi, J., Atarashi-Andoh, M., Hashimoto, S., Tange, T., 2022.** Spatial variation in soil respiration rate is controlled by the content of particulate organic materials in the volcanic ash soil under a *Cryptomeria japonica* plantation. *Geoderma Regional* 29, e00529. <https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2022.e00529>
- Abramoff, R.Z., Guenet, B., Zhang, H., Georgiou, K., Xu, X., Viscarra Rossel, R.A., Yuan, W., Ciais, P., 2022.** Improved global-scale predictions of soil carbon stocks with Millennial Version 2. *Soil Biology and Biochemistry* 164, 108466. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108466>
- Achat, D.L., Fortin, M., Landmann, G., Ringeval, B., Augusto, L., 2015.** Forest soil carbon is threatened by intensive biomass harvesting. *Sci Rep* 5, 15991. <https://doi.org/10.1038/srep15991>
- Adamczyk, S., Kiikkilä, O., Kitunen, V., Smolander, A., 2013.** Potential response of soil processes to diterpenes, triterpenes and tannins: Nitrification, growth of microorganisms and precipitation of proteins. *Applied Soil Ecology* 67, 47–52. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.02.009>
- Ameray, A., Bergeron, Y., Valeria, O., Montoro Girona, M., Cavard, X., 2021.** Forest Carbon Management: a Review of Silvicultural Practices and Management Strategies Across Boreal, Temperate and Tropical Forests. *Curr Forestry Rep* 7, 245–266. <https://doi.org/10.1007/s40725-021-00151-w>
- Anav, A., Friedlingstein, P., Beer, C., Ciais, P., Harper, A., Jones, C., Murray-Tortarolo, G., Papale, D., Parazoo, N.C., Peylin, P., Piao, S., Sitch, S., Viovy, N., Wiltshire, A., Zhao, M., 2015.** Spatiotemporal patterns of terrestrial gross primary production: A review. *Reviews of Geophysics* 53, 785–818. <https://doi.org/10.1002/2015RG000483>
- Andriamananjara, A., Chevallier, T., Masse, D., Razakamanarivo, H., Razafimbelo, T., 2019.** Land management modifies the temperature sensitivity of soil organic carbon, nitrogen and phosphorus dynamics in a Ferralsol. *Applied Soil Ecology* 138, 112–122. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.02.023>
- Angst, G., Mueller, K.E., Nierop, K.G.J., Simpson, M.J., 2021.** Plant- or microbial-derived? A review on the molecular composition of stabilized soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 156, 108189. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108189>
- Augusto, L., Bonnaud, P., Ranger, J., 1998.** Impact of tree species on forest soil acidification. *Forest Ecology and Management* 105, 67–78. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00270-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00270-3)
- Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D., Rothe, A., 2002.** Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Ann. For. Sci.* 59, 233–253. <https://doi.org/10.1051/forest:2002020>

B

- Badeau, V., Dambrine, E., Walter, C., 1999.** Propriétés des sols forestiers français : Résultats du premier inventaire systématique. *Étude et Gestion des Sols* 6 (3), 165–180.
- Barré, P., Quénéa, K., Vidal, A., Cécillon, L., Christensen, B.T., Kätterer, T., Macdonald, A., Petit, L., Plante, A.F., van Oort, F., Chenu, C., 2018.** Microbial and plant-derived compounds both contribute to persistent soil organic carbon in temperate soils. *Biogeochemistry* 140, 81–92. <https://doi.org/10.1007/s10533-018-0475-5>

- Bárta, J., Šlajsová, P., Tahovská, K., Pícek, T., Šantrůčková, H.,** 2014. Different temperature sensitivity and kinetics of soil enzymes indicate seasonal shifts in C, N and P nutrient stoichiometry in acid forest soil. *Biogeochemistry* 117, 525–537. <https://doi.org/10.1007/s10533-013-9898-1>
- Basile-Doelsch, I., Balesdent, J., Pellerin, S.,** 2020. Reviews and syntheses: The mechanisms underlying carbon storage in soil. *Biogeosciences* 17, 5223–5242. <https://doi.org/10.5194/bg-17-5223-2020>
- Batjes, N.H.,** 1996. Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European J Soil Science* 47, 151–163. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1996.tb01386.x>
- Bauwens, S., Bartholomeus, H., Calders, K., Lejeune, P.,** 2016. Forest Inventory with Terrestrial LiDAR: A Comparison of Static and Hand-Held Mobile Laser Scanning. *Forests* 7, 127. <https://doi.org/10.3390/f7060127>
- Beck, C., Vigreux, J., Sirugue, D.,** 2021. Les coupes à blanc - Une problématique d'actualité du massif du Morvan, Cahiers scientifiques du Parc naturel régional du Morvan.
- Beillouin, D., Corbeels, M., Demenois, J., Berre, D., Boyer, A., Fallot, A., Feder, F., Cardinael, R.,** 2023. A global meta-analysis of soil organic carbon in the Anthropocene. *Nat Commun* 14, 3700. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-39338-z>
- Benintende, S., Benintende, M., Sterren, M., Saluzzio, M., Barbagelata, P.,** 2015. Biological variables as soil quality indicators: Effect of sampling time and ability to classify soils by their suitability. *Ecological Indicators* 52, 147–152. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.11.030>
- Bernard, L., Basile-Doelsch, I., Derrien, D., Fanin, N., Fontaine, S., Guenet, B., Karimi, B., Marsden, C., Maron, P.,** 2022. Advancing the mechanistic understanding of the priming effect on soil organic matter mineralisation. *Functional Ecology* 36, 1355–1377. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14038>
- Biache, C., Lorgeoux, C., Saada, A., Colombano, S., Faure, P.,** 2017. Fast method to quantify PAHs in contaminated soils by direct thermodesorption using analytical pyrolysis. *Talanta* 166, 241–248. <https://doi.org/10.1016/j.talanta.2017.01.055>
- Bibracte,** 2024. Bibracte à travers les âges [WWW Document]. Bibracte. URL <https://www.bibracte.fr/bibracte-travers-les-ages> (accessed 7.25.24).
- Bond-Lamberty, B., Ballantyne, A., Berryman, E., Fluet-Chouinard, E., Jian, J., Morris, K.A., Rey, A., Vargas, R.,** 2024. Twenty Years of Progress, Challenges, and Opportunities in Measuring and Understanding Soil Respiration. *JGR Biogeosciences* 129, e2023JG007637. <https://doi.org/10.1029/2023JG007637>
- Borken, W., Xu, Y., Davidson, E.A., Beese, F.,** 2002. Site and temporal variation of soil respiration in European beech, Norway spruce, and Scots pine forests. *Global Change Biology* 8, 1205–1216. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00547.x>
- Brock, O., Kooijman, A., Nierop, K.G.J., Muys, B., Vancampenhout, K., Jansen, B.,** 2019. Disentangling the effects of parent material and litter input chemistry on molecular soil organic matter composition in converted forests in Western Europe. *Organic Geochemistry* 134, 66–76. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2019.05.006>
- Brulebois, E.,** 2016. Impacts du changement climatique sur la disponibilité de la ressource en eau en Bourgogne: aspects quantitatifs et qualitatifs. Université de Bourgogne.

C

- Carbone, M.S., Seyednasrollah, B., Rademacher, T.T., Basler, D., Le Moine, J.M., Beals, S., Beasley, J., Greene, A., Kelroy, J., Richardson, A.D.**, 2019. Flux Puppy – An open-source software application and portable system design for low-cost manual measurements of CO₂ and H₂O fluxes. *Agricultural and Forest Meteorology* 274, 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.04.012>
- Castel, T., Lecomte, C., Richard, Y., Lejeune-Hénault, I., Larmure, A.**, 2019. Évolution retrospective du risque gélif hivernal en climat tempéré suite au réchauffement climatique. *BFC Nature* 29, 323–332.
- Cateau, E., Debaive, N., Drapier, N., Chantereau, F., GILG, O., Laroche, F., Morin, X., Demets, V., Pimenta, R., Thompson, L., Paillet, Y.**, 2024. Data from : Tree inventory data from permanent plots in French forest reserves. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.11064978>
- Čater, M., Darenova, E., Simončič, P.**, 2021. Harvesting intensity and tree species affect soil respiration in uneven-aged Dinaric forest stands. *Forest Ecology and Management* 480, 118638. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118638>
- Chen, H., Rhoades, C.C., Chow, A.T.**, 2020. Characteristics of soil organic matter 14 years after a wildfire: A pyrolysis-gas-chromatography mass spectrometry (Py-GC-MS) study. *Journal of Analytical and Applied Pyrolysis* 152, 104922. <https://doi.org/10.1016/j.jaap.2020.104922>
- Chen, H., Zhu, Q., Peng, C., Wu, N., Wang, Y., Fang, X., Gao, Y., Zhu, D., Yang, G., Tian, J., Kang, X., Piao, S., Ouyang, H., Xiang, W., Luo, Z., Jiang, H., Song, X., Zhang, Y., Yu, G., Zhao, X., Gong, P., Yao, T., Wu, J.**, 2013. The impacts of climate change and human activities on biogeochemical cycles on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Global Change Biology* 19, 2940–2955. <https://doi.org/10.1111/gcb.12277>
- Chen, M., Rafique, R., Asrar, G.R., Bond-Lamberty, B., Ciais, P., Zhao, F., Reyer, C.P.O., Ostberg, S., Chang, J., Ito, A., Yang, J., Zeng, N., Kalnay, E., West, T., Leng, G., Francois, L., Munhoven, G., Henrot, A., Tian, H., Pan, S., Nishina, K., Viovy, N., Morfopoulos, C., Betts, R., Schaphoff, S., Steinkamp, J., Hickler, T.**, 2017. Regional contribution to variability and trends of global gross primary productivity. *Environ. Res. Lett.* 12, 105005. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa8978>
- Chen, S., Ding, Y., Xia, X., Feng, X., Liu, X., Zheng, J., Drosos, M., Cheng, K., Bian, R., Zhang, X., Li, L., Pan, G.**, 2021. Amendment of straw biochar increased molecular diversity and enhanced preservation of plant derived organic matter in extracted fractions of a rice paddy. *Journal of Environmental Management* 285, 112104. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.112104>
- Chen, W., Yu, H.-Q.**, 2021. Advances in the characterization and monitoring of natural organic matter using spectroscopic approaches. *Water Research* 190, 116759. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2020.116759>
- Chen, X., Tang, J., Jiang, L., Li, B., Chen, J., Fang, C.**, 2010. Evaluating the impacts of incubation procedures on estimated Q₁₀ values of soil respiration. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 2282–2288. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.08.030>
- Cheng, X., Han, H., Kang, F., Liu, K., Song, Y., Zhou, B., Li, Y.**, 2014. Short-term effects of thinning on soil respiration in a pine (*Pinus tabulaeformis*) plantation. *Biol Fertil Soils* 50, 357–367. <https://doi.org/10.1007/s00374-013-0852-0>
- Chrétien, J.**, 2000. Référentiel pédologique de Bourgogne à 1:250000. Institut national de la recherche agronomique, Centre de recherche d'Orléans, Unité Infosol, Olivet.

- Cohen, K., Finney, S., Gibbard, P., Fan, J.**, 2013. The ICS International Chronostratigraphic Chart. Episodes 36. <https://doi.org/10.18814/epiiugs/2013/v36i3/002>
- 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., 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, 3392–3404. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02496.x>
- Cotrufo, M.F., Lavalley, J.M.**, 2022. Soil organic matter formation, persistence, and functioning: A synthesis of current understanding to inform its conservation and regeneration, in: *Advances in Agronomy*. Elsevier, pp. 1–66. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2021.11.002>
- Craine, J.M., Gelderman, T.M.**, 2011. Soil moisture controls on temperature sensitivity of soil organic carbon decomposition for a mesic grassland. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 455–457. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.10.011>
- Curiel Yuste, J., Janssens, I.A., Carrara, A., Ceulemans, R.**, 2004. Annual Q10 of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity: ANNUAL Q10 OF SOIL RESPIRATION. *Global Change Biology* 10, 161–169. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2003.00727.x>
- D**
- Davenport, R., Bowen, B.P., Lynch, L.M., Kosina, S.M., Shabtai, I., Northen, T.R., Lehmann, J.**, 2023. Decomposition decreases molecular diversity and ecosystem similarity of soil organic matter. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 120, e2303335120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2303335120>
- Davidson, E.A., Janssens, I.A.**, 2006. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature* 440, 165–173. <https://doi.org/10.1038/nature04514>
- de Blas, E., Almendros, G., Sanz, J.**, 2013. Molecular characterization of lipid fractions from extremely water-repellent pine and eucalyptus forest soils. *Geoderma* 206, 75–84. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.04.027>
- De la Rosa, J.M., Faria, S.R., Varela, M.E., Knicker, H., González-Vila, F.J., González-Pérez, J.A., Keizer, J.**, 2012. Characterization of wildfire effects on soil organic matter using analytical pyrolysis. *Geoderma* 191, 24–30. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2012.01.032>
- De Vos, B., Cools, N., Ilvesniemi, H., Vesterdal, L., Vanguelova, E., Carnicelli, S.**, 2015. Benchmark values for forest soil carbon stocks in Europe: Results from a large scale forest soil survey. *Geoderma* 251–252, 33–46. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.03.008>
- Delfour, J., Arène, J., Clozier, L., Carroué, J.P., Cornet, J., Delance, J.H., Feys, R., Lemièrre, B.**, 1991. CARTE GÉOLOGIQUE DE LA FRANCE A 1/50000 - Autun.
- Derenne, S., Quénéa, K.**, 2015. Analytical pyrolysis as a tool to probe soil organic matter. *Journal of Analytical and Applied Pyrolysis* 111, 108–120. <https://doi.org/10.1016/j.jaap.2014.12.001>
- Dignac, M.-F., Bahri, H., Rumpel, C., Rasse, D.P., Bardoux, G., Balesdent, J., Girardin, C., Chenu, C., Mariotti, A.**, 2005. Carbon-13 natural abundance as a tool to study the dynamics of lignin monomers in soil: an appraisal at the Closeaux experimental field (France). *Geoderma, Mechanisms and regulation of organic matter stabilisation in soils* 128, 3–17. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.12.022>
- Don, A., Schumacher, J., Scherer-Lorenzen, M., Scholten, T., Schulze, E.-D.**, 2007. Spatial and vertical variation of soil carbon at two grassland sites — Implications for measuring soil carbon stocks. *Geoderma* 141, 272–282. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2007.06.003>

Drosos, M., Orlando, M., Cozzolino, V., Scopa, A., Piccolo, A., 2023. Deriving the Shannon Index from the soil molecular Humeome serves as a descriptor of soil organic matter stability under different cropping systems. *Chem. Biol. Technol. Agric.* 10, 105. <https://doi.org/10.1186/s40538-023-00473-w>

Dupouey, J.-L., Thimonier, A., Behr, P., 1997. Variations de la densité des sols des hêtraies du nord-est de la France en relation avec leurs caractéristiques physico-chimiques. *Étude et Gestion des Sols* 43–52.

E

Eglin, T., Ciais, P., Piao, S.L., Barre, P., Bellassen, V., Cadule, P., Chenu, C., Gasser, T., Koven, C., Reichstein, M., Smith, P., 2010. Historical and future perspectives of global soil carbon response to climate and land-use changes. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology* 62, 700–718. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0889.2010.00499.x>

F

Fan, L., Tarin, M.W.K., Zhang, Y., Han, Y., Rong, J., Cai, X., Chen, L., Shi, C., Zheng, Y., 2021. Patterns of soil microorganisms and enzymatic activities of various forest types in coastal sandy land. *Global Ecology and Conservation* 28, e01625. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01625>

Fang, C., Smith, P., Moncrieff, J.B., Smith, J.U., 2005. Similar response of labile and resistant soil organic matter pools to changes in temperature. *Nature* 433, 57–59. <https://doi.org/10.1038/nature03138>

Ferry, B., Eglin, T., Bispo, A., Dambrine, É., Chenu, C., 2014. Matières organiques des sols forestiers et changements climatique et atmosphérique. *Rev. For. Fr.* 425–436. <https://doi.org/10.4267/2042/56557>

Fierer, N., Colman, B.P., Schimel, J.P., Jackson, R.B., 2006. Predicting the temperature dependence of microbial respiration in soil: A continental-scale analysis: PREDICTING THE Q_{10} OF MICROBIAL RESPIRATION. *Global Biogeochem. Cycles* 20, 10. <https://doi.org/10.1029/2005GB002644>

Food and agriculture organization of the united nations (FAO), 2015. Soils deliver ecosystem services that enable life on Earth [WWW Document]. URL <https://www.fao.org/global-soil-partnership/resources/news/presentations-gsb23/en/c/284443/> (accessed 9.19.24).

G

Gang, C., Shi, H., Tian, H., Pan, S., Pan, N., Xu, R., Wang, Z., Bian, Z., You, Y., Yao, Y., 2023. Uncertainty in land use obscures global soil organic carbon stock estimates. *Agricultural and Forest Meteorology* 339, 109585. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2023.109585>

García-Palacios, P., Chen, J., 2022. Emerging relationships among soil microbes, carbon dynamics and climate change. *Functional Ecology* 36, 1332–1337. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14028>

Gauthier, A., Amiotte-Suchet, P., Nelson, P.N., Lévêque, J., Zeller, B., Hénault, C., 2010. Dynamics of the water extractable organic carbon pool during mineralisation in soils from a Douglas fir plantation and an oak-beech forest—an incubation experiment. *Plant Soil* 330, 465–479. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0220-x>

Georgiou, K., Jackson, R.B., Vindušková, O., Abramoff, R.Z., Ahlström, A., Feng, W., Harden, J.W., Pellegrini, A.F.A., Polley, H.W., Soong, J.L., Riley, W.J., Torn, M.S., 2022. Global stocks and capacity of mineral-associated soil organic carbon. *Nat Commun* 13, 3797. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-31540-9>

- Germon, A., Laclau, J.-P., Robin, A., Jourdan, C., 2020.** Tamm Review: Deep fine roots in forest ecosystems: Why dig deeper? *Forest Ecology and Management* 466, 118135. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118135>
- Girona-García, A., Badía-Villas, D., Jiménez-Morillo, N.T., González-Pérez, J.A., 2019.** Changes in soil organic matter composition after Scots pine afforestation in a native European beech forest revealed by analytical pyrolysis (Py-GC/MS). *Science of The Total Environment* 691, 1155–1161. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.07.229>
- González-Pérez, J.A., Almendros, G., de la Rosa, J.M., González-Vila, F.J., 2014.** Appraisal of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in environmental matrices by analytical pyrolysis (Py-GC/MS). *Journal of Analytical and Applied Pyrolysis* 109, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.jaap.2014.07.005>
- González-Pérez, J.A., González-Vila, F.J., González-Vázquez, R., Arias, M.E., Rodríguez, J., Knicker, H., 2008.** Use of multiple biogeochemical parameters to monitor the recovery of soils after forest fires. *Organic Geochemistry, Advances in Organic Geochemistry 2007* 39, 940–944. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2008.03.014>
- Gradeler, M., Delencre, F., 2017.** Analyse des ressources lithiques locales employées sur l’oppidum de Bibracte, Rapport intermédiaire 2017 du programme quadriennal de recherche 2017-2020 sur le Mont Beuvray. Bibracte.
- Grüneberg, E., Schöning, I., Hessenmöller, D., Schulze, E.-D., Weisser, W.W., 2013.** Organic layer and clay content control soil organic carbon stocks in density fractions of differently managed German beech forests. *Forest Ecology and Management* 303, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.03.014>
- Guenet, B., Camino-Serrano, M., Ciais, P., Tifafi, M., Maignan, F., Soong, J.L., Janssens, I.A., 2018.** Impact of priming on global soil carbon stocks. *Global Change Biology* 24, 1873–1883. <https://doi.org/10.1111/gcb.14069>
- Guénon, R., 2010.** Vulnérabilité des sols méditerranéens aux incendies récurrents et restauration de leurs qualités chimiques et microbiologiques par des apports de composts. Aix-Marseille III, Marseille.
- Guigue, J., Lévêque, J., Mathieu, O., Schmitt-Kopplin, P., Lucio, M., Arrouays, D., Jolivet, C., Dequiedt, S., Chemidlin Prévost-Bouré, N., Ranjard, L., 2015.** Water-extractable organic matter linked to soil physico-chemistry and microbiology at the regional scale. *Soil Biology and Biochemistry* 84, 158–167. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.02.016>
- Guigue, J., Mathieu, O., Lévêque, J., Mounier, S., Laffont, R., Maron, P.A., Navarro, N., Chateau, C., Amiotte-Suchet, P., Lucas, Y., 2014.** A comparison of extraction procedures for water-extractable organic matter in soils: Comparison of WEOM extraction procedures. *Eur J Soil Sci* 65, 520–530. <https://doi.org/10.1111/ejss.12156>
- Guntiñas, M.E., Gil-Sotres, F., Leirós, M.C., Trasar-Cepeda, C., 2013.** Sensitivity of soil respiration to moisture and temperature. *Journal of soil science and plant nutrition* 13, 445–461. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162013005000035>

H

- Hamdi, S., Moyano, F., Sall, S., Bernoux, M., Chevallier, T., 2013.** Synthesis analysis of the temperature sensitivity of soil respiration from laboratory studies in relation to incubation methods and soil conditions. *Soil Biology and Biochemistry* 58, 115–126. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.11.012>

- Han, M., Gao, W., Shi, B., Jin, G.,** 2021. Long-term (42 years) effect of thinning on soil CO₂ emission in a mixed broadleaved-Korean pine (*Pinus koraiensis*) forest in Northeast China. *Pedosphere* 31, 353–362. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(20\)60066-2](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(20)60066-2)
- Harden, J.W., Hugelius, G., Ahlström, A., Blankinship, J.C., Bond-Lamberty, B., Lawrence, C.R., Loisel, J., Malhotra, A., Jackson, R.B., Ogle, S., Phillips, C., Ryals, R., Todd-Brown, K., Vargas, R., Vergara, S.E., Cotrufo, M.F., Keiluweit, M., Heckman, K.A., Crow, S.E., Silver, W.L., DeLonge, M., Nave, L.E.,** 2018. Networking our science to characterize the state, vulnerabilities, and management opportunities of soil organic matter. *Global Change Biology* 24. <https://doi.org/10.1111/gcb.13896>
- Hassouna, M., Theraulaz, F., Massiani, C.,** 2007. Direct estimation of nitrate, total and fractionated water extractable organic carbon (WEOC) in an agricultural soil using direct UV absorbance deconvolution. *Talanta* 71, 861–867. <https://doi.org/10.1016/j.talanta.2006.05.067>
- He, Y., Ding, J., Dorji, T., Wang, T., Li, J., Smith, P.,** 2022. Observation-based global soil heterotrophic respiration indicates underestimated turnover and sequestration of soil carbon by terrestrial ecosystem models. *Global Change Biology* 28, 5547–5559. <https://doi.org/10.1111/gcb.16286>
- Hishi, T., Hirobe, M., Tateno, R., Takeda, H.,** 2004. Spatial and temporal patterns of water-extractable organic carbon (WEOC) of surface mineral soil in a cool temperate forest ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry* 36, 1731–1737. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.04.030>
- Hoffmann, U., Hoffmann, T., Jurasinski, G., Glatzel, S., Kuhn, N.J.,** 2014. Assessing the spatial variability of soil organic carbon stocks in an alpine setting (Grindelwald, Swiss Alps). *Geoderma* 232–234, 270–283. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.04.038>
- Hu, Z., Liu, S., Liu, X., Fu, L., Wang, J., Liu, K., Huang, X., Zhang, Y., He, F.,** 2016. Soil respiration and its environmental response varies by day/night and by growing/dormant season in a subalpine forest. *Sci Rep* 6, 37864. <https://doi.org/10.1038/srep37864>
- Huang, N., Wang, Li, Song, X.-P., Black, T.A., Jassal, R.S., Myneni, R.B., Wu, C., Wang, Lei, Song, W., Ji, D., Yu, S., Niu, Z.,** 2020. Spatial and temporal variations in global soil respiration and their relationships with climate and land cover. *Science Advances* 6, eabb8508. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abb8508>
- Huet, S., Forgeard, F., Nys, C.,** 2004. Above- and belowground distribution of dry matter and carbon biomass of Atlantic beech (*Fagus sylvatica* L.) in a time sequence. *Ann. For. Sci.* 61, 683–694. <https://doi.org/10.1051/forest:2004063>
- I**
- Ignace, D.D.,** 2019. Determinants of temperature sensitivity of soil respiration with the decline of a foundation species. *PLoS ONE* 14, e0223566. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223566>
- Institut national de l'information géographie et forestière,** 2023. Inventaire forestier national, mémento 2023. IGN.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC),** 2023. Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), Geneva, Switzerland. <https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647>
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC),** 2022. Climate Change 2022 – Impacts, Adaptation and Vulnerability: Working Group II Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 1st ed. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009325844>

- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC)**, 2021. Climate Change 2021 – The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 1st ed. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157896>
- IUSS Working Group WRB**, 2022. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps., 4th ed. International Union of Soil Sciences (IUSS), Vienna, Austria.

J

- Jalabert, S.S.M., Martin, M.P., Renaud, J.-P., Boulonne, L., Jolivet, C., Montanarella, L., Arrouays, D.**, 2010. Estimating forest soil bulk density using boosted regression modelling: Estimating forest soil bulk density using boosted regression modelling. *Soil Use and Management* 26, 516–528. <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2010.00305.x>
- Jandl, R., Ledermann, T., Kindermann, G., Weiss, P.**, 2021. Soil Organic Carbon Stocks in Mixed-Deciduous and Coniferous Forests in Austria. *Frontiers in Forests and Global Change* 4. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.688851>
- Jandl, R., Lindner, M., Vesterdal, L., Bauwens, B., Baritz, R., Hagedorn, F., Johnson, D.W., Minkinen, K., Byrne, K.A.**, 2007. How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma* 137, 253–268. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2006.09.003>
- Janssens, I.A., Pilegaard, K.**, 2003. Large seasonal changes in Q10 of soil respiration in a beech forest. *Global Change Biology* 9, 911–918. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00636.x>
- Jobbágy, E.G., Jackson, R.B.**, 2000. The Vertical Distribution of Soil Organic Carbon and Its Relation to Climate and Vegetation. *Ecological Applications* 10, 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)
- Jolivet, C.C., Falcon, J.-L.A., Berche, P., Boulonne, L., Fontaine, M., Gouny, L., Lehmann, S., Maitre, B., Ratié, C., Schellenberger, E., Soler-Dominguez, N.**, 2018. Manuel du Réseau de Mesures de la Qualité des Sols (RMQS) : RMQS2 : deuxième campagne métropolitaine 2016-2027.
- Joly, D., Brossard, T., Cardot, H., Cavailhes, J., Hilal, M., Wavresky, P.**, 2010. Les types de climats en France, une construction spatiale. *Cybergeo: European Journal of Geography*. <https://doi.org/10.4000/cybergeo.23155>
- Jonard, M., Nicolas, M., Coomes, D.A., Caignet, I., Saenger, A., Ponette, Q.**, 2017. Forest soils in France are sequestering substantial amounts of carbon. *Science of The Total Environment* 574, 616–628. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.09.028>
- Jones, A.R., Dalal, R.C., Gupta, V.V.S.R., Schmidt, S., Allen, D.E., Jacobsen, G.E., Bird, M., Grandy, A.S., Sanderman, J.**, 2023. Molecular complexity and diversity of persistent soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 184, 109061. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2023.109061>

K

- Kan, Z.-R., Liu, W.-X., Liu, W.-S., He, C., Bohoussou, N.Y., Dang, Y.P., Zhao, X., Zhang, H.-L.**, 2022. Sieving soil before incubation experiments overestimates carbon mineralization but underestimates temperature sensitivity. *Science of The Total Environment* 806, 150962. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150962>
- Kania, M., Kupka, D., Gruba, P.**, 2023. Application of Near-Infrared Spectroscopy to Detect Modification of the Cation Exchange Properties of Soils from European Beech and Silver Fir Forest Stands in Poland. *International Journal of Environmental Research and Public Health* 20, 2654. <https://doi.org/10.3390/ijerph20032654>

- Keenan, R.J., Reams, G.A., Achard, F., de Freitas, J.V., Grainger, A., Lindquist, E.,** 2015. Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015. *Forest Ecology and Management* 352, 9–20. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.014>
- Kiem, R., Knicker, H., Körschens, M., Kögel-Knabner, I.,** 2000. Refractory organic carbon in C-depleted arable soils, as studied by ¹³C NMR spectroscopy and carbohydrate analysis. *Organic Geochemistry* 31, 655–668. [https://doi.org/10.1016/S0146-6380\(00\)00047-4](https://doi.org/10.1016/S0146-6380(00)00047-4)
- Kirschbaum, M.U.F.,** 2000. Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming? *Biogeochemistry* 48, 21–51. <https://doi.org/10.1023/A:1006238902976>
- Kirschbaum, M.U.F.,** 1995. The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and Biochemistry* 27, 753–760. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)00242-S](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)00242-S)
- Kögel-Knabner, I.,** 2002. The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 34, 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.,** 1997. ¹³C and ¹⁵N NMR spectroscopy as a tool in soil organic matter studies. *Geoderma* 80, 243–270. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(97\)00055-4](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(97)00055-4)
- Korboulewsky, N., Javoy, T., Ouimet, R., Perot, T.,** 2024. Où sont les stocks de carbone dans une forêt? Exemple d'un dispositif en forêt d'Orléans - OPTMIX. *RenDez-Vous techniques*.
- Krueger, I., Schulz, C., Borken, W.,** 2017. Stocks and dynamics of soil organic carbon and coarse woody debris in three managed and unmanaged temperate forests. *Eur J Forest Res* 136, 123–137. <https://doi.org/10.1007/s10342-016-1013-4>
- Kuzyakov, Y., Friedel, J.K., Stahr, K.,** 2000. Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 1485–1498. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00084-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00084-5)
- Kuzyakov, Y., Horwath, W.R., Dorodnikov, M., Blagodatskaya, E.,** 2019. Review and synthesis of the effects of elevated atmospheric CO₂ on soil processes: No changes in pools, but increased fluxes and accelerated cycles. *Soil Biology and Biochemistry* 128, 66–78. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.10.005>

L

- Ladegaard-Pedersen, P., Elberling, B., Vesterdal, L.,** 2005. Soil carbon stocks, mineralization rates, and CO₂ effluxes under 10 tree species on contrasting soil types. *Can. J. For. Res.* 35, 1277–1284. <https://doi.org/10.1139/x05-045>
- Lal, R.,** 2020. Soil organic matter and water retention. *Agronomy Journal* 112, 3265–3277. <https://doi.org/10.1002/agj2.20282>
- Laroche, B.,** 2005. Référentiel pédologique de Bourgogne au 1:250 000ème: régions naturelles, pédopaysages et sols de la Saône-et-Loire.
- Lavallee, J.M., Soong, J.L., Cotrufo, M.F.,** 2020. Conceptualizing soil organic matter into particulate and mineral-associated forms to address global change in the 21st century. *Global Change Biology* 26, 261–273. <https://doi.org/10.1111/gcb.14859>
- Legout, A., van der Heijden, G., Jaffrain, J., Boudot, J.-P., Ranger, J.,** 2016. Tree species effects on solution chemistry and major element fluxes: A case study in the Morvan (Breuil, France). *Forest Ecology and Management* 378, 244–258. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.003>

- Lehmann, J., Hansel, C.M., Kaiser, C., Kleber, M., Maher, K., Manzoni, S., Nunan, N., Reichstein, M., Schimel, J.P., Torn, M.S., Wieder, W.R., Kögel-Knabner, I.**, 2020. Persistence of soil organic carbon caused by functional complexity. *Nat. Geosci.* 13, 529–534. <https://doi.org/10.1038/s41561-020-0612-3>
- Lehmann, J., Kleber, M.**, 2015. The contentious nature of soil organic matter. *Nature* 528, 60–68. <https://doi.org/10.1038/nature16069>
- Leuschner, C., Wulf, M., Bäuchler, P., Hertel, D.**, 2013. Soil C and nutrient stores under Scots pine afforestations compared to ancient beech forests in the German Pleistocene: The role of tree species and forest history. *Forest Ecology and Management* 310, 405–415. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.08.043>
- Li, J., Nie, M., Pendall, E., Reich, P.B., Pei, J., Noh, N.J., Zhu, T., Li, B., Fang, C.**, 2020. Biogeographic variation in temperature sensitivity of decomposition in forest soils. *Global Change Biology* 26, 1873–1885. <https://doi.org/10.1111/gcb.14838>
- Liu, Y., He, N., Xu, L., Tian, J., Gao, Y., Zheng, S., Wang, Q., Wen, X., Xu, X., Yakov, K.**, 2019. A new incubation and measurement approach to estimate the temperature response of soil organic matter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry* 138, 107596. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107596>
- Lorenz, M., Thiele-Bruhn, S.**, 2019. Tree species affect soil organic matter stocks and stoichiometry in interaction with soil microbiota. *Geoderma* 353, 35–46. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.06.021>
- Luan, J., Liu, S., Wang, J., Zhu, X.**, 2013. Factors Affecting Spatial Variation of Annual Apparent Q10 of Soil Respiration in Two Warm Temperate Forests. *PLoS ONE* 8, e64167. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064167>
- Lv, J., Huang, Z., Luo, L., Zhang, S., Wang, Y.**, 2022. Advances in Molecular and Microscale Characterization of Soil Organic Matter: Current Limitations and Future Prospects. *Environ. Sci. Technol.* 56, 12793–12810. <https://doi.org/10.1021/acs.est.2c00421>

M

- Machuca, Á., Córdova, C., Stolpe, N.B., Barrera, J.A., Chávez, D., Almendras, K., Bonilla, A.M.**, 2018. In vitro sensitivity of forest soil enzymes to temperature increase in Western Patagonia. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 18, 202–2019. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162018005000801>
- Malchair, S., Carnol, M.**, 2009. Microbial biomass and C and N transformations in forest floors under European beech, sessile oak, Norway spruce and Douglas-fir at four temperate forest sites. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 831–839. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.02.004>
- Mambelli, S., Bird, J.A., Gleixner, G., Dawson, T.E., Torn, M.S.**, 2011. Relative contribution of foliar and fine root pine litter to the molecular composition of soil organic matter after in situ degradation. *Organic Geochemistry* S0146638011001653. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2011.06.008>
- Marage, D.**, 2020. Vivre de paysage dans le Morvan ou l'impensé de la gestion forestière morvandelle. *Projets de paysage. Revue scientifique sur la conception et l'aménagement de l'espace.* <https://doi.org/10.4000/paysage.8182>
- Marschner, B., Brodowski, S., Dreves, A., Gleixner, G., Gude, A., Grootes, P.M., Hamer, U., Heim, A., Jandl, G., Ji, R., Kaiser, K., Kalbitz, K., Kramer, C., Leinweber, P., Rethemeyer, J., Schäffer, A., Schmidt, M.W.I., Schwark, L., Wiesenberger, G.L.B.**, 2008. How relevant is recalcitrance for the stabilization of organic matter in soils? *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 171, 91–110. <https://doi.org/10.1002/jpln.200700049>

- Martin, M.P., Lo Seen, D., Boulonne, L., Jolivet, C., Nair, K.M., Bourgeon, G., Arrouays, D.,** 2009. Optimizing Pedotransfer Functions for Estimating Soil Bulk Density Using Boosted Regression Trees. *Soil Science Society of America Journal* 73, 485–493. <https://doi.org/10.2136/sssaj2007.0241>
- Mayer, M., Prescott, C.E., Abaker, W.E.A., Augusto, L., Cécillon, L., Ferreira, G.W.D., James, J., Jandl, R., Katzensteiner, K., Laclau, J.-P., Laganière, J., Nouvellon, Y., Paré, D., Stanturf, J.A., Vanguelova, E.I., Vesterdal, L.,** 2020. Tamm Review: Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis. *Forest Ecology and Management* 466, 118127. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118127>
- Meyer, N., Welp, G., Amelung, W.,** 2019. Effect of sieving and sample storage on soil respiration and its temperature sensitivity (Q₁₀) in mineral soils from Germany. *Biol Fertil Soils* 55, 825–832. <https://doi.org/10.1007/s00374-019-01374-7>
- Meyer, N., Welp, G., Amelung, W.,** 2018. The Temperature Sensitivity (Q₁₀) of Soil Respiration: Controlling Factors and Spatial Prediction at Regional Scale Based on Environmental Soil Classes. *Global Biogeochemical Cycles* 32, 306–323. <https://doi.org/10.1002/2017GB005644>
- Moonis, M., Lee, J.-K., Jin, H., Kim, D.-G., Park, J.-H.,** 2021. Effects of warming, wetting and nitrogen addition on substrate-induced respiration and temperature sensitivity of heterotrophic respiration in a temperate forest soil. *Pedosphere* 31, 363–372. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(20\)60069-8](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(20)60069-8)
- Morales-Hidalgo, D., Oswalt, S.N., Somanathan, E.,** 2015. Status and trends in global primary forest, protected areas, and areas designated for conservation of biodiversity from the Global Forest Resources Assessment 2015. *Forest Ecology and Management, Changes in Global Forest Resources from 1990 to 2015* 352, 68–77. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.011>
- Mund, M.,** 2004. Carbon pools of European beech forests (*Fagus sylvatica*) under different silvicultural management. Georg-August-Universität Göttingen, Arnsberg.
- Mund, M., Schulze, E.D.,** 2006. Impacts of forest management on the carbon budget of European beech (*Fagus sylvatica*) forests. *Allg. Forst Jagdztg.* 177, 47–63.

N

- Nicloux, C.,** 1986. Typologie des stations forestières dans la forêt domaniale de Chatillon-sur-Seine. Laboratoire de botanique et de phytosociologie forestières ENGREF.
- Nie, C., Li, Y., Niu, L., Liu, Y., Shao, R., Xu, X., Tian, Y.,** 2019. Soil respiration and its Q₁₀ response to various grazing systems of a typical steppe in Inner Mongolia, China. *PeerJ* 7, e7112. <https://doi.org/10.7717/peerj.7112>
- Nierop, K.G.J., Filley, T.R.,** 2007. Assessment of lignin and (poly-)phenol transformations in oak (*Quercus robur*) dominated soils by ¹³C-TMAH thermochemolysis. *Organic Geochemistry* 38, 551–565. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2006.12.007>
- Nord-Larsen, T., Vesterdal, L., Bentsen, N.S., Larsen, J.B.,** 2019. Ecosystem carbon stocks and their temporal resilience in a semi-natural beech-dominated forest. *Forest Ecology and Management* 447, 67–76. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.05.038>

O

- Oertel, C., Matschullat, J., Zurba, K., Zimmermann, F., Erasmí, S.,** 2016. Greenhouse gas emissions from soils—A review. *Geochemistry* 76, 327–352. <https://doi.org/10.1016/j.chemer.2016.04.002>

- Office national des forêts (ONF)**, 2024. Changement climatique et dépérissement : pourquoi il faut agir en forêt [WWW Document]. Office national des forêts. URL <https://www.onf.fr/vivre-la-foret/+/1544::deperissements-et-changement-climatique.html> (accessed 9.19.24).
- Oulehle, F., Růžek, M., Tahovská, K., Bárta, J., Myška, O.**, 2016. Carbon and Nitrogen Pools and Fluxes in Adjacent Mature Norway Spruce and European Beech Forests. *Forests* 7, 282. <https://doi.org/10.3390/f7110282>

P

- Padarian, J., Stockmann, U., Minasny, B., McBratney, A.B.**, 2022. Monitoring changes in global soil organic carbon stocks from space. *Remote Sensing of Environment* 281, 113260. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2022.113260>
- Paillet, Y., Pernet, C., Boulanger, V., Debaive, N., Fuhr, M., Gilg, O., Gosselin, F.**, 2015. Quantifying the recovery of old-growth attributes in forest reserves: A first reference for France. *Forest Ecology and Management* 346, 51–64. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.02.037>
- Pan, J., He, N., Liu, Y., Xu, L., Li, M., Li, C.**, 2022. Growing season average temperature range is the optimal choice for Q10 incubation experiments of SOM decomposition. *Ecological Indicators* 145, 109749. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109749>
- Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P.E., Kurz, W.A., Phillips, O.L., Shvidenko, A., Lewis, S.L., Canadell, J.G., Ciais, P., Jackson, R.B., Pacala, S.W., McGuire, A.D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., Hayes, D.**, 2011. A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science* 333, 988–993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- Pan, Y., Birdsey, R.A., Phillips, O.L., Houghton, R.A., Fang, J., Kauppi, P.E., Keith, H., Kurz, W.A., Ito, A., Lewis, S.L., Nabuurs, G.-J., Shvidenko, A., Hashimoto, S., Lerink, B., Schepaschenko, D., Castanho, A., Murdiyarsa, D.**, 2024. The enduring world forest carbon sink. *Nature* 631, 563–569. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-07602-x>
- Picó, Y., Barceló, D.**, 2020. Pyrolysis gas chromatography-mass spectrometry in environmental analysis: Focus on organic matter and microplastics. *TrAC Trends in Analytical Chemistry* 130, 115964. <https://doi.org/10.1016/j.trac.2020.115964>
- Pipkin, W., Belganeh, R., Robberson, W., Allen, H.L., Cook, A.-M., Watanabe, A.**, 2021. Identification of Microplastics in Environmental Monitoring Using Pyrolysis–GC–MS Analysis. *LCGC International* 39, 179–186.
- Pizzeghello, D., Zanella, A., Carletti, P., Nardi, S.**, 2006. Chemical and biological characterization of dissolved organic matter from silver fir and beech forest soils. *Chemosphere* 65, 190–200. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2006.03.001>
- Puissant, J., Cécillon, L., Mills, R.T.E., Robroek, B.J.M., Gavazov, K., De Danieli, S., Spiegelberger, T., Buttler, A., Brun, J.-J.**, 2015. Seasonal influence of climate manipulation on microbial community structure and function in mountain soils. *Soil Biology and Biochemistry* 80, 296–305. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.10.013>

Q

- Quan, Q., Wang, C., He, N., Zhang, Z., Wen, X., Su, H., Wang, Q., Xue, J.**, 2014. Forest type affects the coupled relationships of soil C and N mineralization in the temperate forests of northern China. *Sci Rep* 4, 6584. <https://doi.org/10.1038/srep06584>

R

- Rey, A., Petsikos, C., Jarvis, P.G., Grace, J.**, 2005. Effect of temperature and moisture on rates of carbon mineralization in a Mediterranean oak forest soil under controlled and field conditions. *European J Soil Science* 56, 589–599. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2004.00699.x>
- Rombolà, A.G., Torri, C., Vassura, I., Venturini, E., Reggiani, R., Fabbri, D.**, 2022. Effect of biochar amendment on organic matter and dissolved organic matter composition of agricultural soils from a two-year field experiment. *Science of The Total Environment* 812, 151422. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151422>
- Roth, E.-M., Karhu, K., Koivula, M., Helmisaari, H.-S., Tuittila, E.-S.**, 2023. How do harvesting methods applied in continuous-cover forestry and rotation forest management impact soil carbon storage and degradability in boreal Scots pine forests? *Forest Ecology and Management* 544, 121144. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121144>
- Roth, V.-N., Lange, M., Simon, C., Hertkorn, N., Bucher, S., Goodall, T., Griffiths, R.I., Mellado-Vázquez, P.G., Mommer, L., Oram, N.J., Weigelt, A., Dittmar, T., Gleixner, G.**, 2019. Persistence of dissolved organic matter explained by molecular changes during its passage through soil. *Nat. Geosci.* 12, 755–761. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0417-4>
- Rubio, A., Escudero, A.**, 2005. Effect of climate and physiography on occurrence and intensity of decarbonation in Mediterranean forest soils of Spain. *Geoderma* 125, 309–319. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.09.005>
- Rustad, L., Campbell, J., Marion, G., Norby, R., Mitchell, M., Hartley, A., Cornelissen, J., Gurevitch, J.**, 2001. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia* 126, 543–562. <https://doi.org/10.1007/s004420000544>

S

- Santana, G.S., Knicker, H., González-Vila, F.J., González-Pérez, J.A., Dick, D.P.**, 2015. The impact of exotic forest plantations on the chemical composition of soil organic matter in Southern Brazil as assessed by Py-GC/MS and lipid extracts study. *Geoderma Regional* 4, 11–19. <https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2014.11.004>
- Scharlemann, J.P., Tanner, E.V., Hiederer, R., Kapos, V.**, 2014. Global soil carbon: understanding and managing the largest terrestrial carbon pool. *Carbon Management* 5, 81–91. <https://doi.org/10.4155/cmt.13.77>
- Schaumann, G.E., Hobbey, E., Hurraß, J., Rotard, W.**, 2005. H-NMR Relaxometry to Monitor Wetting and Swelling Kinetics in High-organic Matter Soils. *Plant Soil* 275, 1–20. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-1708-7>
- Schiedung, H., Bauke, S., Bornemann, L., Welp, G., Borchard, N., Amelung, W.**, 2016. A simple method for in-situ assessment of soil respiration using alkali absorption. *Applied Soil Ecology* 106, 33–36. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.05.002>
- 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, 49–56. <https://doi.org/10.1038/nature10386>
- Schulp, C.J.E., Nabuurs, G.-J., Verburg, P.H., de Waal, R.W.**, 2008. Effect of tree species on carbon stocks in forest floor and mineral soil and implications for soil carbon inventories. *Forest Ecology and Management* 256, 482–490. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.05.007>

- Shi, Z., Crowell, S., Luo, Y., Moore, B., 2018.** Model structures amplify uncertainty in predicted soil carbon responses to climate change. *Nat Commun* 9, 2171. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04526-9>
- Siles, J.A., Cajthaml, T., Minerbi, S., Margesin, R., 2016.** Effect of altitude and season on microbial activity, abundance and community structure in Alpine forest soils. *FEMS Microbiology Ecology* 92, fiw008. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw008>
- Smirnova, N., Demyan, M.S., Rasche, F., Cadisch, G., Müller, T., 2014.** Calibration of CO₂ Trapping in Alkaline Solutions during Soil Incubation at Varying Temperatures Using a Respicond VI. *OJSS* 04, 161–167. <https://doi.org/10.4236/ojss.2014.45019>
- Smolander, A., Loponen, J., Suominen, K., Kitunen, V., 2005.** Organic matter characteristics and C and N transformations in the humus layer under two tree species, *Betula pendula* and *Picea abies*. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 1309–1318. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.12.002>
- Solares-Canal, A., Alonso, L., Picos, J., Armesto, J., 2023.** Automatic tree detection and attribute characterization using portable terrestrial lidar. *Trees* 37, 963–979. <https://doi.org/10.1007/s00468-023-02399-0>
- Soussana, J.-F., Lutfalla, S., Ehrhardt, F., Rosenstock, T., Lamanna, C., Havlík, P., Richards, M., Wollenberg, E. (Lini), Chotte, J.-L., Torquebiau, E., Ciais, P., Smith, P., Lal, R., 2019.** Matching policy and science: Rationale for the ‘4 per 1000 - soils for food security and climate’ initiative. *Soil and Tillage Research* 188, 3–15. <https://doi.org/10.1016/j.still.2017.12.002>

T

- Tejedor, J., Saiz, G., Rennenberg, H., Dannenmann, M., 2017.** Thinning of Beech Forests Stocking on Shallow Calcareous Soil Maintains Soil C and N Stocks in the Long Run. *Forests* 8, 167. <https://doi.org/10.3390/f8050167>
- Thierry, J., 1988.** Carte géologique de la France a 1/50 000 - Châtillon-sur-seine.
- Thom, D., Rammer, W., Garstenauer, R., Seidl, R., 2018.** Legacies of past land use have a stronger effect on forest carbon exchange than future climate change in a temperate forest landscape. *Biogeosciences* 15, 5699–5713. <https://doi.org/10.5194/bg-15-5699-2018>

V

- van Bergen, P.F., Bull, I.D., Poulton, P.R., Evershed, R.P., 1997.** Organic geochemical studies of soils from the Rothamsted Classical Experiments—I. Total lipid extracts, solvent insoluble residues and humic acids from Broadbalk Wilderness. *Organic Geochemistry, Proceedings of the 17th International Meeting on Organic Geochemistry* 26, 117–135. [https://doi.org/10.1016/S0146-6380\(96\)00134-9](https://doi.org/10.1016/S0146-6380(96)00134-9)
- Vancampenhout, K., Wouters, K., Caus, A., Buurman, P., Swennen, R., Deckers, J., 2008.** Fingerprinting of soil organic matter as a proxy for assessing climate and vegetation changes in last interglacial palaeosols (Veldwezelt, Belgium). *Quaternary Research* 69, 145–162. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2007.09.003>
- Vancampenhout, K., Wouters, K., De Vos, B., Buurman, P., Swennen, R., Deckers, J., 2009.** Differences in chemical composition of soil organic matter in natural ecosystems from different climatic regions – A pyrolysis–GC/MS study. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 568–579. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.12.023>

Vesterdal, L., Clarke, N., Sigurdsson, B.D., Gundersen, P., 2013. Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests? *Forest Ecology and Management, Influence of tree species on forest soils: New evidence from field studies* 309, 4–18. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.01.017>

W

Wang, Q., Liu, S., Tian, P., 2018. Carbon quality and soil microbial property control the latitudinal pattern in temperature sensitivity of soil microbial respiration across Chinese forest ecosystems. *Global Change Biology* 24, 2841–2849. <https://doi.org/10.1111/gcb.14105>

Wang, Y., Zhang, C., Zhang, G., Wang, L., Gao, Y., Wang, X., Liu, B., Zhao, X., Mei, H., 2019. Carbon input manipulations affecting microbial carbon metabolism in temperate forest soils – A comparative study between broadleaf and coniferous plantations. *Geoderma* 355, 113914. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.113914>

Weand, M.P., Arthur, M.A., Lovett, G.M., McCulley, R.L., Weathers, K.C., 2010. Effects of tree species and N additions on forest floor microbial communities and extracellular enzyme activities. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 2161–2173. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.08.012>

Wei, L., Zhu, Z., Liu, S., Xiao, M., Wang, J., Deng, Y., Kuzyakov, Y., Wu, J., Ge, T., 2021. Temperature sensitivity (Q) of stable, primed and easily available organic matter pools during decomposition in paddy soil. *Applied Soil Ecology* 157, 103752. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103752>

Whalen, E.D., Grandy, A.S., Sokol, N.W., Keiluweit, M., Ernakovich, J., Smith, R.G., Frey, S.D., 2022. Clarifying the evidence for microbial- and plant-derived soil organic matter, and the path toward a more quantitative understanding. *Global Change Biology* 28, 7167–7185. <https://doi.org/10.1111/gcb.16413>

Wiesmeier, M., Urbanski, L., Hobbey, E., Lang, B., von Lützw, 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>

X

Xie, Y., Yang, T., Wang, X., Chen, X., Pang, S., Hu, J., Wang, A., Chen, L., Shen, Z., 2022. Applying a Portable Backpack Lidar to Measure and Locate Trees in a Nature Forest Plot: Accuracy and Error Analyses. *Remote Sensing* 14, 1806. <https://doi.org/10.3390/rs14081806>

Xu, M., Qi, Y., 2001. Spatial and seasonal variations of Q_{10} determined by soil respiration measurements at a Sierra Nevada Forest. *Global Biogeochemical Cycles* 15, 687–696. <https://doi.org/10.1029/2000GB001365>

Y

Yan, D., Li, J., Pei, J., Cui, J., Nie, M., Fang, C., 2017. The temperature sensitivity of soil organic carbon decomposition is greater in subsoil than in topsoil during laboratory incubation. *Sci Rep* 7, 5181. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-05293-1>

Yang, S., Jansen, B., Absalah, S., Kalbitz, K., Cammeraat, E.L.H., 2020. Selective stabilization of soil fatty acids related to their carbon chain length and presence of double bonds in the Peruvian Andes. *Geoderma* 373, 114414. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114414>

Yang, S., Jansen, B., Absalah, S., Kalbitz, K., Chunga Castro, F.O., Cammeraat, E.L.H., 2022. Soil organic carbon content and mineralization controlled by the composition, origin and molecular diversity of organic matter: A study in tropical alpine grasslands. *Soil and Tillage Research* 215, 105203. <https://doi.org/10.1016/j.still.2021.105203>

- Yang, Z., Luo, X., Shi, Y., Zhou, T., Luo, K., Lai, Y., Yu, P., Liu, L., Olchev, A., Bond-Lamberty, B., Hao, D., Jian, J., Fan, S., Cai, C., Tang, X.,** 2023. Controls and variability of soil respiration temperature sensitivity across China. *Science of The Total Environment* 871, 161974. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.161974>
- Yassir, I., Buurman, P.,** 2012. Soil organic matter chemistry changes upon secondary succession in *Imperata* Grasslands, Indonesia: A pyrolysis–GC/MS study. *Geoderma* 173–174, 94–103. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.12.024>
- Yu, W., Huang, W., Weintraub-Leff, S.R., Hall, S.J.,** 2022. Where and why do particulate organic matter (POM) and mineral-associated organic matter (MAOM) differ among diverse soils? *Soil Biology and Biochemistry* 172, 108756. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108756>

Z

- Zhang, X., Guan, D., Li, W., Sun, D., Jin, C., Yuan, F., Wang, A., Wu, J.,** 2018. The effects of forest thinning on soil carbon stocks and dynamics: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management* 429, 36–43. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.06.027>
- Zhang, Z.-S., Dong, X.-J., Xu, B.-X., Chen, Y.-L., Zhao, Y., Gao, Y.-H., Hu, Y.-G., Huang, L.,** 2015. Soil respiration sensitivities to water and temperature in a revegetated desert. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 120, 773–787. <https://doi.org/10.1002/2014JG002805>
- Zheng, Z.-M., Yu, G.-R., Fu, Y.-L., Wang, Y.-S., Sun, X.-M., Wang, Y.-H.,** 2009. Temperature sensitivity of soil respiration is affected by prevailing climatic conditions and soil organic carbon content: A trans-China based case study. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 1531–1540. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.04.013>
- Zhou, T., Shi, P., Hui, D., Luo, Y.,** 2009. Global pattern of temperature sensitivity of soil heterotrophic respiration (Q₁₀) and its implications for carbon-climate feedback. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 114. <https://doi.org/10.1029/2008JG000850>
- Zhou, W., Hui, D., Shen, W.,** 2014. Effects of Soil Moisture on the Temperature Sensitivity of Soil Heterotrophic Respiration: A Laboratory Incubation Study. *PLoS ONE* 9, e92531. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092531>

Liste des annexes

Annexe 1 : Protocole d'échantillonnage des sols appliqué sur le mont Beuvray	188
Annexe 2 : Données forestières issues du PSDRF sur le mont Beuvray.....	189
Annexe 3 : Liste des composés identifiés par Py-GC-MS	190
Annexe 4 : Semi-quantification des 198 composés identifiés par Py-GC-MS.....	195
Annexe 5 : Base de données des résultats obtenus sur les échantillons de sol du mont Beuvray échantillonnés en 2022	213
Annexe 6 : Schéma explicatif des différentes phases de mesures pour le traitement des données de flux de CO ₂ obtenues avec le Respicond X	218
Annexe 7 : Évolution du flux de CO ₂ en fonction de l'augmentation de la température	219
Annexe 8 : Évolution de l'activité enzymatique extracellulaire (4 enzymes) en fonction de l'augmentation de la température	223
Annexe 9 : Base de données des résultats obtenus sur les échantillons de sol du mont Beuvray échantillonnés en 2023	227
Annexe 10 : Evolution du paramètre Q ₁₀ avec l'augmentation de la teneur en eau.....	228
Annexe 11 : Evolution du flux de CO ₂ en fonction de la température pour des incubations à 30 % et 75 % de la capacité au champ	229
Annexe 12 : Données forestières issues des acquisitions LIDAR du site d'étude situé dans le parc national de forêts	231
Annexe 13 : Base de données des résultats obtenus sur les échantillons de sol du site d'étude situé dans le parc national de forêts.....	232

Annexe 1 : Protocole d'échantillonnage des sols appliqué sur le mont Beuvray

Protocole terrain – Mont Beuvray

- Se rendre sur le point avec le GPS
- Définir la localisation du point GPS sur le terrain et définir la zone de prélèvement (5-10 m autour du point précédemment défini)
- Prendre une photo de la zone de manière à voir la densité du peuplement ainsi que la végétation de sous-bois avec le numéro du point de prélèvement sur la photo
- Pour chaque prélèvement à la tarière qui vont suivre (profondeur : 20 cm), enlever toute la couche de litière
- Mesurer la hauteur de litière en moyenne sur la zone d'étude
- Sur l'un des prélèvements à la tarière prendre une photo de près de la couche de litière avec le numéro du point sur la photo
- Faire deux prélèvements à la tarière et jeter le contenu de la tête de tarière
- Faire plusieurs (environ 15) prélèvements à la tarière dans cette zone de manière à avoir environ 2 kg de sol tamisé
- Tamiser les prélèvements à 5 mm de manière à avoir 2 kg de sol tamisé
- Mélanger ce volume de sol et le transférer dans le sac en plastique correspondant à ce point de prélèvement
- Peser les refus de tamis avec le peson électronique et noter cette valeur
- Mettre les refus de tamis dans un sac correspondant à ce point de prélèvement (quantité : se limiter à un sac de refus de tamis)
- Reboucher dans la mesure du possible les zones de prélèvement

Si le prélèvement à la tarière est impossible car la pierrosité est trop importante :

- Se rendre sur le point avec le GPS
- Définir la localisation du point GPS sur le terrain et définir la zone de prélèvement (5-10 m autour du point précédemment défini)
- Prendre une photo de la zone de manière à voir la densité du peuplement ainsi que la végétation de sous-bois avec le numéro du point de prélèvement sur la photo
- Pour chaque prélèvement qui vont suivre, enlever toute la couche de litière
- Mesurer la hauteur de litière en moyenne sur la zone d'étude
- Prendre une photo de près de la couche de litière avec le numéro du point sur la photo
- Faire plusieurs (environ 5) prélèvements à la pelle et au piochon (environ 30 cm*30cm) dans cette zone de manière à avoir environ 2 kg de sol tamisé (faire attention à ne pas dépasser les 20 cm de profondeur)
- Tamiser les prélèvements à 5 mm de manière à avoir 2 kg de sol tamisé
- Mélanger ce volume de sol et le transférer dans le sac en plastique correspondant à ce point de prélèvement
- Peser les refus de tamis avec le peson électronique et noter cette valeur
- Mettre les refus de tamis dans un sac correspondant à ce point de prélèvement (quantité : se limiter à un sac de refus de tamis)
- Reboucher dans la mesure du possible les zones de prélèvement

Annexe 2 : Données forestières issues du PSDRF sur le mont Beuvray

emplacement	essence	densité (tiges.ha ⁻¹)	surface terrière (m ² .ha ⁻¹)	volume (m ³ .ha ⁻¹)	volume bois mort au sol (m ³ .ha ⁻¹)	diamètre du tronc à hauteur de poitrine (DBH - cm)
S001	hêtre mélangé	257	23.8	297	7	29.0
S002	hêtre mélangé	265	33.0	431	4	37.4
S003	hêtre mélangé	244	32.0	415	21	39.0
S004	hêtre mélangé	228	32.0	404	49	41.4
S005	hêtre mélangé	1252	39.8	302	29	18.6
S006	hêtre mélangé	229	29.9	402	35	36.5
S007	hêtre mélangé	739	31.9	322	6	22.2
S008	hêtre mélangé	1034	39.0	365	16	19.5
S009	hêtre mélangé	393	32.0	405	34	31.9
S010	hêtre mélangé	525	30.8	327	6	25.3
S011	hêtre mélangé	1018	31.7	318	16	17.8
S012	hêtre mélangé	515	34.5	405	20	26.7
S013	épicéa	NA	NA	NA	NA	NA
S014	épicéa	NA	NA	NA	NA	NA
S015	épicéa	NA	NA	NA	NA	NA
S016	épicéa	NA	NA	NA	NA	NA
S017	épicéa	NA	NA	NA	NA	NA
S018	épicéa	NA	NA	NA	NA	NA
S019	épicéa	NA	NA	NA	NA	NA
S020	épicéa	NA	NA	NA	NA	NA
S021	épicéa	NA	NA	NA	NA	NA
S022	épicéa	NA	NA	NA	NA	NA
S023	épicéa	NA	NA	NA	NA	NA
S024	épicéa	NA	NA	NA	NA	NA
S025	Douglas	212	46.1	623	14	48.7
S026	Douglas	283	51.0	695	25	48.0
S027	Douglas	307	32.0	420	6	36.0
S028	Douglas	224	30.0	397	10	40.2
S029	Douglas	224	47.0	637	39	50.6
S030	Douglas	241	46.5	633	23	49.2
S031	Douglas	306	50.0	663	8	44.6
S032	Douglas	215	43.0	580	22	49.7
S033	Douglas	137	40.0	558	43	60.2
S034	Douglas	258	51.0	691	19	49.0
S035	Douglas	714	31.2	363	56	22.4
S036	Douglas	241	50.0	681	17	51.2
S037	sapin pectiné	241	33.0	381	72	40.5
S038	sapin pectiné	266	29.8	341	17	36.4
S039	sapin pectiné	215	39.0	471	3	48.3
S040	sapin pectiné	400	41.6	462	9	33.4
S041	sapin pectiné	890	27.5	246	71	17.4
S042	sapin pectiné	328	47.0	564	7	42.1
S043	sapin pectiné	259	31.0	364	9	38.2
S044	sapin pectiné	336	51.0	620	37	44.2
S045	sapin pectiné	361	38.5	454	27	34.1
S046	sapin pectiné	338	40.0	472	17	38.8
S047	sapin pectiné	599	39.8	434	26	27.5
S048	sapin pectiné	599	39.8	434	26	27.5

Annexe 3 : Liste des composés identifiés par Py-GC-MS

code	RT	m/z	composé	famille
py001	1.855	68	furan	PS
py002	2.238	82	2-methylfuran	PS
py003	2.269	60	acetic acid	PS
py004	2.657	78	benzene	MAH
py005	3.663	79	pyridine	NCOMP
py006	3.857	67	pyrrole	NCOMP
py007	4.067	91	toluene	MAH
py008	4.255	59	acetamide	NCOMP
py009	4.528	84	2H-furan-3-one	PS
py011	4.958	93	methylpyridine	NCOMP
py012	5.152	98	unidentified carbohydrate	PS
py013	5.252	95	3/2-furaldehyde	PS
py014	5.419	80	methylpyrrole	NCOMP
py015	5.608	80	methylpyrrole	NCOMP
py017	5.980	91	dimethylbenzenes	MAH
py018	5.986	98	2-(hydroxymethyl)furan (T)	PS
py019	6.300	96	unidentified carbohydrate	PS
py020	6.368	104	styrene	MAH
py021	6.447	60	unidentified compound	OTHER
py022	6.546	91	4-ethylbenzene	MAH
py023	6.751	67	2-methylcyclopent-2-en-1-one	PS
py024	6.835	95	2-acetylfuran	PS
py025	6.903	84	(5H)-furan-2-one	PS
py026	7.097	98	2,3-dihydro-5-methylfuran-2-one	PS
py027	7.563	97	unidentified compound	OTHER
py028	7.710	91	C3-alkylbenzene	MAH
py029	7.862	110	5-methyl-2-furaldehyde	PS
py030	8.130	110	unidentified carbohydrate	PS
py031	8.224	105	C3-alkylbenzene (branched)	MAH
py032	8.276	94	phenol	PHEN
py033	8.334	60	unidentified compound	OTHER
py034	8.457	105	C3-alkylbenzene (branched)	MAH
py035	8.512	114	4-hydroxy-5,6-dihydro-(2H)-pyran-2-one	PS
py036	8.784	95	1H-pyrrole-2-carboxaldehyde	NCOMP
py037	8.800	112	3-hydroxy-2-methylcyclopent-2-en-1-one	PS
py038	9.063	112	2-hydroxy-3-methyl-2-cyclopenten-1-one	PS
py039	9.288	128	dianhydrorhamnose	PS
py040	9.361	91	C3:1-alkenylbenzene	MAH
py041	9.409	116	indene	PAH
py042	9.591	91	C4-alkylbenzene	MAH
py043	9.592	108	2/3-methylphenol	PHEN
py044	9.770	105	acetophenone	OTHER
py045	9.933	107	4-methylphenol	PHEN
py046	10.022	60	unidentified compound	OTHER

code	RT	m/z	composé	famille
py047	10.064	128	2-(propan-2-one)tetrahydrofuran	PS
py048	10.158	109	guaiacol	LIG G
py049	10.242	55	alkene C11	MCC
py050	10.294	57	alkane C11	MCC
py051	10.536	126	3-hydroxy-2-methyl-4H-pyran-4-one (maltol)	PS
py052	10.609	95	unidentified compound	OTHER
py053	10.761	81	unidentified compound	OTHER
py054	10.829	99	succinimide	NCOMP
py055	10.971	117	benzyl nitrile	NCOMP
py056	11.076	144	unidentified carbohydrate	PS
py057	11.133	107	C2-alkylphenol	PHEN
py058	11.186	130	methylindene	PAH
py059	11.275	91	C5-alkylbenzene	MAH
py060	11.280	130	methylindene	PAH
py062	11.421	107	C2-alkylphenol	PHEN
py063	11.537	60	unidentified compound	OTHER
py064	11.557	100	unidentified compound	OTHER
py065	11.726	69	unidentified carbohydrate	PS
py066	11.731	55	alkene C12	MCC
py067	11.836	123	4-methylguaiacol	LIG G
py068	11.876	57	alkane C12	MCC
py069	12.071	69	1,4:3,6-dianhydro- α -D-glucopyranose	PS
py070	12.224	120	4-vinylphenol	LIG H
py071	12.538	91	benzene propanitrile	NCOMP
py072	12.706	91	C6:1-alkenylbenzene	MAH
py073	12.816	91	C6-alkylbenzene	MAH
py074	12.900	129	dimethylindene	PAH
py075	12.931	57	unidentified carbohydrate	PS
py076	12.931	105	C6-alkylbenzene (branched)	MAH
py077	13.109	137	4-ethylguaiacol	LIG G
py078	13.172	132	indanone	OTHER
py079	13.214	55	alkene C13	MCC
py080	13.330	57	alkane C13	MCC
py081	13.366	117	indole	NCOMP
py082	13.408	142	2-methylnaphthalene	PAH
py083	13.476	144	1,4-dideoxy-D-glycero-hex-1-enopyranos-3-ulose	PS
py084	13.613	150	4-vinylguaiacol	LIG G
py085	13.660	142	1-methylnaphthalene	PAH
py086	13.995	133	4-(prop-2-enyl)-phenol (T)	LIG H
py087	14.111	154	syringol	LIG S
py088	14.153	91	C7:1-alkenylbenzene	MAH
py089	14.215	164	4-(prop-1-enyl)guaiacol	LIG G
py090	14.263	91	C7-alkylbenzene	MAH
py091	14.347	74	unidentified carbohydrate	PS
py092	14.352	105	C7-alkylbenzene (branched)	MAH

code	RT	m/z	composé	famille
py093	14.488	60	levogalactosan	PS
py094	14.582	55	alkene C14	MCC
py095	14.651	130	methyldole	NCOMP
py096	14.682	74	unidentified compound	OTHER
py097	14.687	57	alkane C14	MCC
py098	14.818	151	vanillin	LIG G
py099	14.881	127	unidentified compound	OTHER
py100	14.902	164	cis 4-(prop-2-enyl)guaiacol	LIG G
py101	14.928	156	dimethylnaphthalene	PAH
py102	15.028	87	unidentified carbohydrate	PS
py103	15.154	156	dimethylnaphthalenes (DP)	PAH
py104	15.384	74	unidentified carbohydrate	PS
py105	15.405	60	levomannosan	PS
py106	15.442	164	trans 4-(prop-2-enyl)guaiacol	LIG G
py107	15.521	91	C8:1-alkenylbenzene	MAH
py108	15.615	91	C8-alkylbenzene	MAH
py109	15.694	105	C8-alkylbenzene (branched)	MAH
py110	15.867	55	alkene C15	MCC
py111	15.930	151	4-acetylguaiacol	LIG G
py113	16.103	60	levoglucosan	PS
py114	16.464	137	4-(propan-2-one)guaiacol	LIG G
py115	16.726	100	unidentified compound	OTHER
py116	16.805	91	C9:1-alkenylbenzene	MAH
py117	16.857	180	4-vinylsyringol	LIG S
py118	16.899	91	C9-alkylbenzene	MAH
py119	16.957	155	C3-alkylnaphthalenes (DP)	PAH
py120	16.962	105	C9-alkylbenzene (branched)	MAH
py121	16.999	168	vanillic acid	LIG G
py122	17.083	55	alkene C16	MCC
py123	17.161	57	alkane C16	MCC
py124	17.203	166	fluorene	PAH
py125	17.251	155	C3-alkylnaphthalene	PAH
py126	17.298	194	4-(prop-1-enyl)syringol	LIG S
py127	17.801	182	syringaldehyde	LIG S
py129	17.885	194	cis 4-(prop-2-enyl)syringol	LIG S
py130	18.021	91	C10:1-alkenylbenzene	MAH
py131	18.100	91	C10-alkylbenzene	MAH
py132	18.157	105	C10-alkylbenzene (branched)	MAH
py133	18.236	55	alkene C17	MCC
py134	18.306	57	alkane C17	MCC
py135	18.435	194	trans 4-(prop-2-enyl)syringol	LIG S
py136	18.509	165	unidentified compound	OTHER
py137	18.619	186	diketodipyrrole	NCOMP
py138	18.655	56	prist-1-ene	MCC
py139	18.655	55	unidentified MCC	MCC

code	RT	m/z	composé	famille
py140	18.776	55	unidentified MCC	MCC
py141	18.781	69	prist-2-ene	MCC
py142	18.813	181	4-acetylsyringol	LIG S
py144	18.933	169	C4-alkylnaphthalene	PAH
py145	19.231	55	alkene C18	MCC
py146	19.243	91	C11-alkylbenzene	MAH
py147	19.300	105	C11-alkylbenzene (branched)	MAH
py148	19.395	57	alkane C18	MCC
py149	19.452	178	phenanthrene	PAH
py150	19.583	178	anthracene	PAH
py151	19.699	154	diketopiperazine	NCOMP
py152	19.777	181	4-(propan-3-one)syringol	LIG S
py153	20.034	60	fatty acid C15	MCC
py154	20.049	167	4-(propan-2-one)syringol	LIG S
py155	20.123	57	unidentified MCC	MCC
py156	20.333	91	C12-alkylbenzene	MAH
py157	20.365	55	alkene C19	MCC
py158	20.427	57	alkane C19	MCC
py159	20.516	81	unidentified MCC	MCC
py160	20.999	70	diketopiperazine (Pro-Pro)	NCOMP
py161	21.056	60	fatty acid C16	MCC
py162	21.355	55	alkene C20	MCC
py163	21.418	57	alkane C20	MCC
py164	22.225	55	unidentified MCC	MCC
py165	22.309	55	alkene C21	MCC
py166	22.356	57	alkane C21	MCC
py168	22.943	67	fatty acid C18:2	MCC
py169	23.032	67	fatty acid C18:2	MCC
py170	23.221	55	alkene C22	MCC
py171	23.263	57	alkane C22	MCC
py172	24.049	55	unidentified MCC	MCC
py173	24.086	55	alkene C23	MCC
py174	24.128	57	alkane C23	MCC
py175	24.516	83	unidentified compound	OTHER
py176	24.720	55	unidentified MCC	MCC
py177	24.925	55	alkene C24	MCC
py178	24.967	57	alkane C24	MCC
py179	25.732	55	alkene C25	MCC
py180	25.769	57	alkane C25	MCC
py181	26.293	55	unidentified MCC	MCC
py182	26.359	57	alkane C26	MCC
py183	26.513	55	alkene C26	MCC
py184	27.273	55	alkene C27	MCC
py185	27.278	57	alkane C27	MCC
py186	27.957	57	alkane C28	MCC

code	RT	m/z	composé	famille
py187	28.290	215	unidentified triterpenoid	TRIT
py188	28.678	55	alkene C29	MCC
py189	28.699	57	alkane C29	MCC
py190	28.846	59	2-methylketone C27	MCC
py191	29.008	349	unidentified triterpenoid	TRIT
py192	29.124	351	unidentified triterpenoid	TRIT
py193	29.297	392	unidentified triterpenoid	TRIT
py194	29.354	57	alkane C30	MCC
py195	29.910	363	unidentified triterpenoid	TRIT
py196	30.025	57	alkane C31	MCC
py197	30.093	163	unidentified triterpenoid	TRIT
py198	30.177	59	2-methylketone C29	MCC
py199	30.649	95	unidentified triterpenoid	TRIT
py200	30.754	381	unidentified triterpenoid	TRIT
py202	31.388	57	alkane C33	MCC
py203	32.101	393	unidentified triterpenoid	TRIT
py204	32.216	393	unidentified triterpenoid	TRIT
py205	32.531	395	unidentified triterpenoid	TRIT
py207	33.705	91	unidentified triterpenoid	TRIT

Annexe 4 : Semi-quantification des 198 composés identifiés par Py-GC-MS

code	py001	py002	py003	py004	py005	py006	py007	py008	py009	py010	py011
RT	1.855	2.238	2.269	2.657	3.663	3.857	4.067	4.255	4.528	4.958	5.152
m/z	68	82	60	78	79	67	91	59	84	93	98
famille	PS	PS	PS	MAH	NCOMP	NCOMP	MAH	NCOMP	PS	NCOMP	PS
S001	0.91	1.19	3.83	1.46	1.07	1.33	4.43	0.52	2.97	0.24	0.15
S002	1.24	1.42	4.29	1.63	1.14	1.85	5.65	0.48	2.88	0.23	0.16
S003	1.50	1.64	5.24	2.20	1.72	2.06	5.76	0.72	2.60	0.40	0.20
S004	1.02	1.25	4.95	1.61	1.22	1.61	4.68	0.89	3.15	0.30	0.15
S005	0.90	1.26	4.83	1.77	1.37	1.90	4.71	1.00	3.28	0.34	0.17
S006	0.92	1.11	4.49	1.66	1.20	1.57	5.26	0.97	2.74	0.27	0.13
S007	0.92	1.09	3.56	1.24	0.85	1.19	3.49	0.82	3.55	0.22	0.10
S008	0.91	1.10	4.36	1.52	1.26	1.58	5.23	1.08	3.12	0.29	0.14
S009	1.13	1.25	3.95	1.78	1.20	1.58	4.40	0.79	3.45	0.27	0.17
S010	1.13	1.34	4.40	1.59	1.17	1.51	5.39	0.78	3.22	0.25	0.18
S011	1.12	1.16	4.19	1.87	1.29	1.53	6.13	0.76	3.09	0.30	0.17
S012	1.16	1.25	4.56	1.79	1.34	1.72	5.77	0.88	3.21	0.32	0.19
S013	1.05	1.26	3.73	1.27	1.08	1.26	5.18	0.55	3.32	0.24	0.15
S014	1.58	1.74	5.52	1.69	2.65	2.76	6.49	0.93	2.74	0.47	0.26
S015	1.22	1.41	4.60	1.25	1.46	1.95	5.34	1.03	3.58	0.34	0.21
S016	1.41	1.52	4.96	1.62	1.38	1.88	5.82	0.55	3.04	0.30	0.20
S017	0.91	1.08	3.42	1.13	0.78	0.96	3.76	0.53	3.25	0.19	0.12
S018	1.36	1.49	5.83	0.95	1.56	1.72	4.69	1.81	3.85	0.36	0.21
S019	1.24	1.32	3.64	1.66	1.30	1.61	5.75	0.49	2.58	0.25	0.18
S020	1.30	1.37	3.83	2.07	1.42	1.85	5.74	0.50	2.84	0.29	0.19
S021	1.21	1.33	4.02	1.72	1.39	1.53	6.31	0.72	2.65	0.31	0.18
S022	1.11	1.07	3.46	1.79	1.03	1.34	5.68	0.63	2.65	0.23	0.15
S023	0.95	1.32	3.95	1.41	1.13	1.33	4.40	0.64	3.51	0.25	0.18
S024	1.26	1.29	3.98	1.66	1.31	1.49	4.56	0.97	3.49	0.28	0.19
S025	1.45	1.69	4.93	1.47	2.56	2.70	5.62	1.16	2.84	0.46	0.23
S026	1.31	1.55	4.65	1.53	1.82	2.13	5.71	1.14	2.91	0.43	0.19
S027	1.27	1.29	4.00	1.76	1.28	1.51	6.11	0.96	3.43	0.31	0.17
S028	1.24	1.31	3.93	2.18	1.41	1.45	6.42	0.56	2.52	0.29	0.18
S029	0.89	0.90	3.20	1.75	1.03	1.06	5.49	0.60	2.63	0.18	0.11
S030	0.98	1.10	3.68	1.47	1.07	1.35	5.09	0.81	3.11	0.28	0.13
S031	0.95	1.08	3.59	1.86	1.21	1.35	5.71	0.59	2.85	0.24	0.15
S032	1.13	1.13	3.52	1.56	1.16	1.27	5.56	0.57	3.27	0.24	0.16
S033	1.17	1.27	3.70	1.81	1.36	1.56	5.77	0.59	2.84	0.29	0.18
S034	1.19	1.12	3.38	2.00	1.49	1.78	6.71	0.38	2.06	0.23	0.16
S035	0.95	0.96	3.57	1.71	1.12	1.27	5.03	0.77	3.21	0.20	0.15
S036	1.45	1.78	5.35	1.38	2.23	2.49	6.74	0.83	2.94	0.48	0.24
S037	0.94	1.07	3.87	1.14	1.06	1.33	4.44	1.05	3.60	0.28	0.13
S038	1.04	1.30	3.83	0.92	1.11	1.36	3.85	1.19	3.92	0.30	0.13
S039	1.23	1.49	4.43	1.36	1.54	2.00	4.57	1.31	3.62	0.38	0.18
S040	1.39	1.62	4.70	1.83	1.62	1.92	4.96	1.15	3.61	0.37	0.20
S041	1.16	1.37	4.44	1.73	1.43	1.71	5.07	0.94	3.12	0.34	0.18
S042	1.34	1.42	3.98	1.81	1.42	1.61	5.75	0.92	3.71	0.33	0.20
S043	1.18	1.25	3.85	1.47	1.13	1.30	4.48	0.78	3.76	0.24	0.15
S044	1.22	1.50	4.65	1.71	1.44	1.85	4.81	1.17	3.72	0.36	0.22
S045	1.20	1.47	5.10	1.05	1.38	1.63	5.03	1.50	3.92	0.32	0.22
S046	0.93	1.05	3.36	1.45	0.97	1.08	4.98	0.66	2.96	0.24	0.12
S047	1.01	1.16	3.23	1.19	0.97	1.01	4.34	0.60	3.22	0.18	0.13
S048	1.22	1.57	4.16	1.43	1.46	1.57	5.63	0.88	4.11	0.31	0.22

code	py012	py013	py014	py015	py016	py017	py018	py019	py020	py021	py022
RT	5.252	5.419	5.608	5.980	5.986	6.300	6.368	6.447	6.546	6.751	6.835
m/z	95	80	80	91	98	96	104	60	91	67	95
famille	PS	NCOMP	NCOMP	MAH	PS	PS	MAH	OTHER	MAH	PS	PS
S001	4.90	0.65	0.49	1.44	0.20	0.17	0.89	0.26	0.70	0.34	0.39
S002	5.81	0.65	0.45	1.54	0.23	0.20	1.03	0.31	0.83	0.45	0.48
S003	5.99	0.84	0.78	1.80	0.21	0.24	1.20	0.24	0.90	0.59	0.54
S004	5.48	0.62	0.47	1.35	0.21	0.28	0.99	0.26	0.73	0.38	0.41
S005	5.74	0.75	0.51	1.42	0.21	0.28	0.99	0.27	0.61	0.41	0.41
S006	5.13	0.71	0.42	1.16	0.19	0.27	0.90	0.28	0.53	0.28	0.36
S007	4.83	0.45	0.29	0.98	0.15	0.28	0.68	0.27	0.51	0.17	0.30
S008	5.51	0.61	0.42	1.19	0.18	0.27	0.87	0.30	0.64	0.30	0.36
S009	5.61	0.59	0.46	1.55	0.20	0.30	0.90	0.27	0.66	0.42	0.43
S010	5.96	0.56	0.45	1.56	0.21	0.24	1.00	0.26	0.79	0.50	0.44
S011	5.23	0.74	0.40	1.69	0.19	0.27	1.04	0.27	0.79	0.43	0.39
S012	6.03	0.83	0.50	1.44	0.20	0.30	0.98	0.26	0.75	0.41	0.42
S013	6.05	0.50	0.39	1.32	0.20	0.29	0.88	0.24	0.61	0.33	0.39
S014	6.79	1.24	0.83	1.44	0.28	0.34	1.10	0.16	0.66	0.65	0.61
S015	7.52	0.64	0.53	1.18	0.23	0.39	1.16	0.16	0.50	0.38	0.48
S016	7.00	0.57	0.51	1.59	0.23	0.38	1.10	0.22	0.70	0.60	0.55
S017	5.17	0.40	0.29	0.93	0.18	0.24	0.68	0.21	0.42	0.20	0.32
S018	7.42	0.73	0.52	1.24	0.24	0.40	0.95	0.19	0.53	0.43	0.49
S019	6.35	0.59	0.41	1.89	0.20	0.26	1.04	0.30	1.01	0.60	0.47
S020	6.62	0.59	0.50	1.76	0.21	0.26	1.11	0.25	0.86	0.49	0.51
S021	6.70	0.77	0.48	1.57	0.21	0.27	1.08	0.23	0.66	0.48	0.48
S022	5.39	0.60	0.37	1.66	0.19	0.27	0.96	0.29	0.86	0.39	0.40
S023	6.84	0.58	0.40	1.36	0.20	0.30	0.87	0.25	0.68	0.38	0.42
S024	5.95	0.76	0.46	1.53	0.23	0.33	1.09	0.27	0.79	0.44	0.45
S025	8.43	1.18	0.68	1.52	0.25	0.40	1.27	0.13	0.73	0.54	0.60
S026	7.34	1.07	0.65	1.56	0.21	0.36	1.18	0.18	0.75	0.38	0.50
S027	6.34	0.71	0.46	1.61	0.21	0.32	1.16	0.24	0.56	0.37	0.44
S028	5.22	0.67	0.45	2.24	0.21	0.21	1.29	0.32	1.15	0.56	0.46
S029	4.55	0.44	0.29	1.58	0.17	0.22	1.03	0.35	0.82	0.32	0.32
S030	5.05	0.47	0.38	1.25	0.17	0.29	1.08	0.23	0.65	0.26	0.37
S031	5.03	0.60	0.40	1.75	0.17	0.21	1.21	0.31	0.67	0.41	0.39
S032	5.19	0.54	0.43	1.90	0.19	0.22	1.16	0.30	0.95	0.47	0.41
S033	5.25	0.63	0.50	1.88	0.20	0.26	1.31	0.30	0.96	0.54	0.44
S034	4.71	0.66	0.45	2.53	0.18	0.15	1.39	0.30	1.27	0.68	0.42
S035	4.76	0.47	0.36	1.59	0.19	0.26	1.01	0.30	0.83	0.31	0.36
S036	6.60	1.34	0.92	1.77	0.25	0.33	1.52	0.17	0.77	0.71	0.59
S037	5.36	0.48	0.36	1.22	0.20	0.27	0.90	0.22	0.55	0.25	0.34
S038	6.60	0.67	0.42	1.07	0.20	0.33	0.76	0.15	0.44	0.23	0.38
S039	7.61	0.73	0.55	1.33	0.23	0.37	1.06	0.15	0.58	0.37	0.52
S040	7.92	0.77	0.57	1.41	0.24	0.37	1.10	0.15	0.66	0.41	0.55
S041	6.36	0.75	0.51	1.70	0.21	0.32	1.19	0.23	0.78	0.46	0.48
S042	6.81	0.75	0.50	1.50	0.21	0.33	1.08	0.19	0.65	0.36	0.49
S043	6.47	0.54	0.36	1.51	0.19	0.30	0.99	0.21	0.71	0.36	0.42
S044	7.01	0.75	0.52	1.51	0.23	0.35	1.06	0.16	0.74	0.47	0.53
S045	7.22	0.73	0.47	1.19	0.23	0.27	0.86	0.16	0.49	0.38	0.49
S046	5.11	0.41	0.31	1.36	0.18	0.22	1.02	0.27	0.71	0.29	0.36
S047	5.85	0.45	0.30	1.40	0.18	0.31	0.86	0.26	0.53	0.31	0.40
S048	7.52	0.55	0.48	1.67	0.23	0.32	1.13	0.21	0.82	0.48	0.55

code	py023	py024	py025	py026	py027	py028	py029	py030	py031	py032	py033
RT	6.903	7.097	7.563	7.710	7.862	8.130	8.224	8.276	8.334	8.457	8.512
m/z	84	98	97	91	110	110	105	94	60	105	114
famille	PS	PS	OTHER	MAH	PS	PS	MAH	PHEN	OTHER	MAH	PS
S001	0.20	0.48	0.06	0.28	1.97	0.38	0.31	3.27	0.45	0.34	1.78
S002	0.21	0.75	0.06	0.37	2.12	0.48	0.31	4.51	0.43	0.38	1.64
S003	0.17	0.50	0.05	0.42	2.49	0.36	0.37	4.95	0.34	0.36	1.24
S004	0.23	0.60	0.06	0.36	2.11	0.44	0.26	3.81	0.39	0.27	1.71
S005	0.24	0.61	0.05	0.28	2.34	0.45	0.28	3.76	0.39	0.28	1.65
S006	0.18	0.58	0.06	0.36	2.27	0.50	0.28	4.10	0.41	0.26	1.58
S007	0.16	0.53	0.09	0.23	1.98	0.39	0.21	2.84	0.43	0.19	1.73
S008	0.19	0.56	0.06	0.30	2.22	0.45	0.27	3.48	0.47	0.29	1.60
S009	0.20	0.62	0.05	0.38	2.16	0.42	0.26	3.21	0.41	0.30	1.79
S010	0.21	0.63	0.06	0.31	2.33	0.45	0.35	3.82	0.36	0.37	1.73
S011	0.20	0.49	0.04	0.41	2.09	0.35	0.37	3.27	0.37	0.44	1.49
S012	0.21	0.49	0.05	0.34	2.32	0.40	0.33	3.47	0.33	0.36	1.64
S013	0.21	0.64	0.06	0.35	2.28	0.43	0.26	4.76	0.36	0.27	1.94
S014	0.30	0.69	0.04	0.28	2.78	0.43	0.26	5.70	0.21	0.26	1.37
S015	0.28	0.78	0.06	0.26	2.97	0.51	0.21	4.62	0.21	0.23	2.17
S016	0.26	0.69	0.05	0.37	2.59	0.40	0.24	5.32	0.27	0.36	1.81
S017	0.20	0.65	0.08	0.19	1.84	0.43	0.17	3.87	0.29	0.18	2.23
S018	0.29	0.77	0.06	0.26	2.87	0.54	0.24	4.08	0.23	0.22	2.60
S019	0.19	0.57	0.04	0.43	2.27	0.40	0.44	4.34	0.47	0.50	1.40
S020	0.22	0.56	0.04	0.41	2.59	0.32	0.35	4.83	0.32	0.40	1.50
S021	0.23	0.49	0.05	0.34	2.71	0.37	0.32	4.74	0.31	0.37	1.61
S022	0.21	0.58	0.06	0.44	2.20	0.34	0.32	4.00	0.38	0.38	1.50
S023	0.22	0.63	0.05	0.32	2.48	0.41	0.28	4.03	0.37	0.35	2.07
S024	0.21	0.60	0.04	0.33	2.52	0.38	0.32	3.48	0.33	0.37	1.62
S025	0.30	0.59	0.04	0.32	3.42	0.42	0.29	5.01	0.19	0.30	1.59
S026	0.27	0.53	0.04	0.36	2.98	0.50	0.28	5.11	0.25	0.35	1.46
S027	0.22	0.57	0.05	0.41	2.52	0.42	0.31	3.61	0.30	0.37	1.75
S028	0.19	0.52	0.04	0.54	2.06	0.42	0.41	4.46	0.40	0.57	1.06
S029	0.14	0.39	0.07	0.38	1.84	0.37	0.36	4.07	0.44	0.42	1.32
S030	0.19	0.52	0.06	0.23	2.12	0.41	0.23	4.00	0.34	0.31	1.52
S031	0.19	0.51	0.05	0.43	1.96	0.29	0.40	3.90	0.39	0.45	1.34
S032	0.18	0.41	0.04	0.44	2.22	0.36	0.42	4.06	0.41	0.46	1.31
S033	0.20	0.50	0.04	0.46	2.08	0.33	0.42	4.54	0.35	0.48	1.19
S034	0.17	0.35	0.03	0.62	1.86	0.26	0.54	4.65	0.37	0.72	0.82
S035	0.19	0.52	0.05	0.45	1.99	0.34	0.34	3.38	0.37	0.42	1.48
S036	0.28	0.68	0.04	0.37	2.71	0.49	0.31	5.91	0.17	0.39	1.26
S037	0.21	0.63	0.08	0.25	2.15	0.54	0.22	3.32	0.21	0.25	2.16
S038	0.23	0.67	0.07	0.18	2.46	0.59	0.14	3.27	0.17	0.19	2.53
S039	0.26	0.59	0.07	0.21	3.20	0.48	0.21	4.55	0.17	0.24	2.14
S040	0.26	0.61	0.06	0.30	3.26	0.45	0.25	4.17	0.23	0.27	1.94
S041	0.23	0.56	0.06	0.34	2.61	0.42	0.35	4.38	0.31	0.33	1.72
S042	0.20	0.57	0.05	0.26	2.63	0.38	0.21	3.28	0.21	0.33	1.81
S043	0.20	0.55	0.06	0.32	2.45	0.40	0.29	3.40	0.28	0.32	1.89
S044	0.24	0.60	0.05	0.31	2.83	0.44	0.29	3.52	0.21	0.30	1.82
S045	0.25	0.72	0.07	0.24	2.74	0.47	0.23	3.38	0.20	0.23	2.49
S046	0.19	0.59	0.08	0.30	1.97	0.44	0.32	3.37	0.29	0.30	1.81
S047	0.20	0.56	0.07	0.36	2.06	0.41	0.29	3.34	0.31	0.34	1.95
S048	0.23	0.62	0.05	0.37	2.90	0.46	0.36	3.55	0.23	0.42	1.90

code	py034	py035	py036	py037	py038	py039	py040	py041	py042	py043	py044
RT	8.784	8.800	9.063	9.288	9.361	9.409	9.591	9.592	9.770	9.933	10.022
m/z	95	112	112	128	91	116	91	108	105	107	60
famille	NCOMP	PS	PS	PS	MAH	PAH	MAH	PHEN	OTHER	PHEN	OTHER
S001	0.19	0.63	0.33	0.47	0.19	0.62	0.25	0.60	0.58	2.14	0.54
S002	0.19	0.53	0.38	0.41	0.24	0.74	0.28	0.73	0.70	2.73	0.39
S003	0.28	0.44	0.30	0.35	0.25	0.91	0.31	0.85	0.79	2.62	0.34
S004	0.30	0.62	0.33	0.53	0.20	0.58	0.24	0.61	0.76	2.47	0.45
S005	0.36	0.62	0.35	0.43	0.18	0.65	0.26	0.69	0.70	2.44	0.46
S006	0.26	0.60	0.31	0.45	0.18	0.56	0.23	0.59	0.73	2.55	0.47
S007	0.20	0.61	0.23	0.36	0.18	0.33	0.17	0.39	0.55	2.59	0.46
S008	0.32	0.64	0.29	0.38	0.18	0.56	0.24	0.45	0.59	2.33	0.51
S009	0.28	0.65	0.35	0.42	0.17	0.63	0.23	0.53	0.60	2.09	0.39
S010	0.25	0.57	0.34	0.45	0.21	0.74	0.29	0.65	0.59	2.38	0.47
S011	0.24	0.53	0.27	0.38	0.21	0.80	0.27	0.71	0.73	2.20	0.46
S012	0.31	0.55	0.29	0.40	0.19	0.71	0.26	0.65	0.67	2.13	0.43
S013	0.26	0.66	0.34	0.45	0.20	0.57	0.22	0.79	0.59	3.23	0.28
S014	0.48	0.51	0.38	0.48	0.22	0.73	0.27	0.96	0.64	3.36	0.15
S015	0.46	0.75	0.38	0.58	0.16	0.55	0.21	0.85	0.55	2.91	0.19
S016	0.33	0.68	0.38	0.37	0.26	0.76	0.29	0.98	0.64	3.20	0.22
S017	0.19	0.66	0.34	0.53	0.14	0.34	0.18	0.59	0.43	3.05	0.28
S018	0.57	0.86	0.46	0.68	0.14	0.49	0.20	0.52	0.47	2.75	0.23
S019	0.20	0.47	0.31	0.37	0.25	1.00	0.32	0.90	0.70	2.44	0.53
S020	0.25	0.51	0.28	0.47	0.24	0.83	0.31	0.80	0.69	2.75	0.30
S021	0.29	0.65	0.40	0.45	0.20	0.83	0.29	0.87	0.72	2.50	0.28
S022	0.19	0.61	0.32	0.42	0.21	0.73	0.29	0.76	0.69	2.50	0.45
S023	0.23	0.65	0.34	0.41	0.17	0.62	0.24	0.79	0.58	2.78	0.37
S024	0.32	0.65	0.30	0.42	0.21	0.71	0.24	0.66	0.66	2.21	0.36
S025	0.45	0.58	0.30	0.48	0.19	0.73	0.27	0.85	0.66	2.47	0.17
S026	0.39	0.56	0.27	0.43	0.19	0.70	0.28	0.83	0.69	2.74	0.24
S027	0.30	0.64	0.31	0.41	0.20	0.68	0.27	0.65	0.71	2.50	0.35
S028	0.23	0.48	0.33	0.27	0.29	1.07	0.36	0.89	0.86	2.42	0.48
S029	0.15	0.51	0.30	0.32	0.22	0.69	0.31	0.66	0.63	2.40	0.53
S030	0.24	0.60	0.31	0.40	0.18	0.53	0.24	0.68	0.62	2.69	0.33
S031	0.23	0.56	0.32	0.33	0.20	0.87	0.29	0.78	0.72	2.37	0.47
S032	0.18	0.50	0.31	0.30	0.24	0.86	0.29	0.81	0.70	2.29	0.35
S033	0.24	0.47	0.27	0.28	0.25	0.90	0.32	0.86	0.64	2.21	0.40
S034	0.17	0.38	0.24	0.21	0.30	1.25	0.40	1.01	0.75	2.42	0.37
S035	0.22	0.56	0.30	0.36	0.20	0.71	0.29	0.69	0.61	2.12	0.32
S036	0.38	0.43	0.38	0.44	0.26	0.77	0.26	1.05	0.69	3.55	0.10
S037	0.24	0.67	0.33	0.59	0.16	0.42	0.21	0.55	0.66	2.97	0.26
S038	0.26	0.66	0.31	0.58	0.14	0.31	0.18	0.47	0.55	2.78	0.15
S039	0.44	0.70	0.34	0.70	0.17	0.52	0.23	0.61	0.67	2.91	0.14
S040	0.33	0.69	0.37	0.57	0.22	0.62	0.23	0.76	0.82	2.71	0.19
S041	0.33	0.62	0.33	0.47	0.20	0.75	0.28	0.85	0.68	2.64	0.27
S042	0.34	0.66	0.32	0.41	0.21	0.67	0.25	0.71	0.62	2.33	0.22
S043	0.28	0.65	0.32	0.41	0.22	0.57	0.26	0.63	0.73	2.39	0.31
S044	0.43	0.58	0.32	0.44	0.20	0.66	0.19	0.76	0.62	2.20	0.21
S045	0.42	0.84	0.38	0.62	0.15	0.48	0.18	0.65	0.55	2.65	0.13
S046	0.21	0.67	0.38	0.44	0.18	0.55	0.24	0.60	0.82	2.40	0.28
S047	0.17	0.66	0.34	0.35	0.18	0.55	0.24	0.66	0.47	2.32	0.26
S048	0.28	0.56	0.33	0.40	0.25	0.78	0.27	0.65	0.58	2.32	0.19

code	py045	py046	py047	py048	py049	py050	py051	py052	py053	py054	py055
RT	10.064	10.158	10.242	10.294	10.536	10.609	10.761	10.829	10.971	11.076	11.133
m/z	128	109	55	57	126	95	81	99	117	144	107
famille	PS	LIG G	MCC	MCC	PS	OTHER	OTHER	NCOMP	NCOMP	PS	PHEN
S001	0.72	0.51	0.06	0.19	0.61	0.49	0.99	0.25	0.22	0.08	0.26
S002	0.71	0.67	0.06	0.26	0.63	0.53	1.10	0.21	0.27	0.05	0.34
S003	0.50	0.42	0.03	0.22	0.50	0.43	1.01	0.34	0.43	0.05	0.33
S004	0.68	0.60	0.03	0.21	0.67	0.74	0.89	0.42	0.25	0.08	0.28
S005	0.58	0.75	0.03	0.25	0.66	0.81	1.03	0.47	0.30	0.06	0.34
S006	0.58	0.77	0.05	0.23	0.59	1.06	0.61	0.45	0.24	0.07	0.29
S007	0.66	0.77	0.05	0.16	0.63	1.13	0.44	0.27	0.17	0.13	0.21
S008	0.56	0.64	0.04	0.22	0.62	0.90	0.67	0.47	0.24	0.09	0.28
S009	0.71	0.58	0.05	0.23	0.70	0.66	1.08	0.34	0.26	0.10	0.30
S010	0.69	0.57	0.07	0.21	0.66	0.56	1.11	0.28	0.30	0.08	0.35
S011	0.52	0.47	0.04	0.28	0.58	0.51	0.93	0.37	0.26	0.06	0.33
S012	0.55	0.49	0.05	0.25	0.66	0.71	1.07	0.43	0.28	0.08	0.32
S013	0.66	1.25	0.06	0.22	0.67	0.70	0.89	0.27	0.23	0.07	0.44
S014	0.57	1.19	0.01	0.21	0.66	0.77	1.22	0.54	0.38	0.06	0.51
S015	0.69	0.96	0.02	0.21	0.79	0.94	1.13	0.44	0.24	0.09	0.41
S016	0.59	1.02	0.02	0.21	0.67	0.56	1.26	0.30	0.27	0.06	0.44
S017	0.73	1.74	0.04	0.18	0.64	1.17	0.67	0.24	0.16	0.12	0.41
S018	0.82	1.11	0.02	0.20	0.89	1.52	1.20	0.51	0.25	0.08	0.45
S019	0.54	0.75	0.09	0.29	0.52	0.37	1.12	0.23	0.23	0.05	0.36
S020	0.55	0.87	0.04	0.26	0.55	0.50	1.03	0.33	0.31	0.06	0.43
S021	0.58	0.72	0.05	0.28	0.59	0.55	1.15	0.31	0.28	0.05	0.41
S022	0.59	0.87	0.07	0.30	0.56	0.53	0.95	0.26	0.19	0.07	0.35
S023	0.61	1.21	0.05	0.23	0.69	0.73	1.12	0.28	0.20	0.09	0.46
S024	0.59	0.73	0.03	0.27	0.67	0.67	1.07	0.40	0.26	0.08	0.35
S025	0.57	0.54	0.02	0.26	0.65	0.69	0.98	0.56	0.32	0.07	0.39
S026	0.54	0.84	0.02	0.21	0.64	0.65	0.86	0.55	0.33	0.07	0.41
S027	0.65	0.67	0.05	0.25	0.70	0.66	0.97	0.42	0.28	0.09	0.37
S028	0.44	0.54	0.05	0.30	0.44	0.31	1.13	0.28	0.28	0.04	0.38
S029	0.56	0.90	0.08	0.32	0.48	0.49	0.71	0.25	0.19	0.06	0.30
S030	0.61	1.19	0.03	0.22	0.63	0.83	0.69	0.37	0.19	0.08	0.40
S031	0.52	0.64	0.07	0.31	0.53	0.45	1.13	0.31	0.25	0.05	0.39
S032	0.56	0.58	0.08	0.28	0.55	0.46	0.94	0.26	0.23	0.07	0.31
S033	0.47	0.83	0.07	0.24	0.50	0.38	0.99	0.31	0.27	0.06	0.36
S034	0.34	0.57	0.08	0.32	0.35	0.20	0.86	0.19	0.31	0.03	0.34
S035	0.60	0.69	0.07	0.24	0.58	0.53	0.86	0.28	0.21	0.07	0.31
S036	0.61	1.02	0.01	0.23	0.61	0.58	1.41	0.52	0.44	0.04	0.55
S037	0.80	1.27	0.03	0.20	0.68	1.17	0.67	0.41	0.18	0.10	0.40
S038	0.78	1.25	0.02	0.17	0.74	1.62	0.59	0.41	0.19	0.14	0.38
S039	0.78	0.90	0.01	0.22	0.77	1.07	1.00	0.48	0.27	0.10	0.37
S040	0.73	0.72	0.01	0.22	0.78	0.77	1.08	0.48	0.30	0.10	0.37
S041	0.65	0.85	0.05	0.25	0.64	0.68	1.26	0.38	0.33	0.07	0.39
S042	0.62	0.64	0.02	0.25	0.72	0.65	1.18	0.41	0.24	0.09	0.36
S043	0.68	0.69	0.04	0.23	0.69	0.69	0.88	0.33	0.22	0.10	0.30
S044	0.63	0.73	0.03	0.20	0.74	0.80	1.34	0.41	0.26	0.10	0.37
S045	0.80	1.05	0.02	0.19	0.87	1.09	1.55	0.37	0.25	0.11	0.44
S046	0.72	1.00	0.06	0.26	0.56	0.82	0.73	0.30	0.15	0.09	0.34
S047	0.70	1.18	0.07	0.24	0.62	0.77	0.89	0.23	0.16	0.10	0.38
S048	0.64	0.63	0.04	0.22	0.70	0.55	1.21	0.36	0.26	0.09	0.35

code	py056	py057	py058	py059	py060	py061	py062	py063	py064	py065	py066
RT	11.186	11.275	11.280	11.421	11.537	11.557	11.726	11.731	11.836	11.876	12.071
m/z	130	91	130	107	60	100	69	55	123	57	69
famille	PAH	MAH	PAH	PHEN	OTHER	OTHER	PS	MCC	LIG G	MCC	PS
S001	0.37	0.21	0.34	0.93	0.56	0.15	1.40	0.58	0.22	0.40	0.84
S002	0.44	0.23	0.46	1.12	0.44	0.13	1.39	0.48	0.33	0.36	0.82
S003	0.51	0.25	0.52	1.16	0.32	0.13	1.30	0.44	0.15	0.35	0.65
S004	0.37	0.23	0.38	1.11	0.47	0.17	1.14	0.53	0.27	0.39	0.75
S005	0.40	0.21	0.33	1.10	0.43	0.16	1.26	0.45	0.37	0.33	0.68
S006	0.35	0.25	0.34	1.06	0.51	0.13	1.00	0.50	0.32	0.36	0.74
S007	0.23	0.19	0.23	0.86	0.48	0.09	1.00	0.43	0.51	0.36	1.00
S008	0.36	0.25	0.23	1.01	0.48	0.12	1.11	0.48	0.25	0.41	0.73
S009	0.35	0.22	0.29	0.98	0.40	0.15	1.52	0.59	0.21	0.37	0.87
S010	0.44	0.23	0.43	1.05	0.31	0.13	1.43	0.57	0.26	0.37	0.80
S011	0.50	0.24	0.52	1.07	0.37	0.14	1.42	0.62	0.16	0.41	0.67
S012	0.45	0.23	0.46	1.03	0.37	0.14	1.40	0.52	0.21	0.38	0.74
S013	0.33	0.19	0.34	1.11	0.35	0.11	1.25	0.53	0.88	0.39	0.67
S014	0.40	0.18	0.35	1.25	0.13	0.16	1.22	0.42	0.64	0.32	0.57
S015	0.30	0.16	0.31	1.09	0.19	0.15	1.41	0.45	0.66	0.35	0.71
S016	0.45	0.22	0.44	1.31	0.15	0.12	1.56	0.42	0.70	0.28	0.66
S017	0.22	0.16	0.22	1.05	0.32	0.08	1.05	0.40	1.39	0.51	0.71
S018	0.31	0.16	0.30	1.07	0.21	0.20	1.15	0.39	0.77	0.29	0.72
S019	0.60	0.29	0.62	1.27	0.34	0.11	1.44	0.51	0.32	0.41	0.60
S020	0.48	0.25	0.50	1.36	0.25	0.11	1.35	0.58	0.40	0.42	0.55
S021	0.41	0.25	0.32	1.14	0.24	0.14	1.36	0.53	0.38	0.42	0.61
S022	0.37	0.25	0.29	1.16	0.39	0.12	1.28	0.59	0.41	0.50	0.60
S023	0.38	0.22	0.39	1.22	0.31	0.10	1.44	0.48	0.94	0.37	0.69
S024	0.40	0.24	0.40	1.09	0.30	0.14	1.49	0.51	0.30	0.41	0.70
S025	0.43	0.23	0.43	1.07	0.13	0.17	1.41	0.47	0.15	0.35	0.65
S026	0.40	0.21	0.41	1.21	0.21	0.13	1.20	0.50	0.21	0.34	0.68
S027	0.43	0.23	0.40	1.23	0.27	0.14	1.48	0.52	0.25	0.38	0.79
S028	0.69	0.31	0.63	1.49	0.29	0.13	1.34	0.55	0.15	0.43	0.54
S029	0.42	0.26	0.41	1.40	0.42	0.09	1.01	0.58	0.29	0.42	0.69
S030	0.33	0.21	0.32	1.31	0.31	0.11	0.97	0.45	0.51	0.35	0.76
S031	0.54	0.29	0.44	1.49	0.30	0.14	1.36	0.55	0.18	0.45	0.59
S032	0.53	0.27	0.54	1.33	0.27	0.11	1.34	0.48	0.18	0.37	0.69
S033	0.55	0.27	0.53	1.48	0.22	0.10	1.27	0.56	0.23	0.37	0.62
S034	0.74	0.33	0.77	1.64	0.22	0.10	1.18	0.53	0.14	0.39	0.44
S035	0.44	0.24	0.43	1.17	0.29	0.11	1.28	0.53	0.21	0.40	0.74
S036	0.43	0.21	0.37	1.45	0.06	0.12	1.23	0.36	0.40	0.32	0.56
S037	0.27	0.18	0.23	1.20	0.22	0.12	1.05	0.47	0.73	0.36	0.91
S038	0.21	0.17	0.21	0.97	0.20	0.14	1.02	0.45	0.88	0.34	0.99
S039	0.26	0.17	0.19	1.22	0.13	0.16	1.24	0.44	0.39	0.37	0.86
S040	0.31	0.19	0.23	1.16	0.13	0.15	1.41	0.57	0.30	0.36	0.90
S041	0.45	0.22	0.46	1.31	0.18	0.15	1.31	0.54	0.31	0.38	0.72
S042	0.29	0.20	0.42	1.15	0.15	0.14	1.47	0.55	0.28	0.36	0.78
S043	0.38	0.24	0.39	1.09	0.18	0.11	1.34	0.53	0.31	0.41	0.83
S044	0.40	0.20	0.38	1.13	0.17	0.16	1.51	0.55	0.33	0.36	0.77
S045	0.30	0.16	0.29	1.20	0.15	0.22	1.52	0.57	0.73	0.35	0.81
S046	0.35	0.24	0.36	1.20	0.24	0.11	1.18	0.52	0.54	0.39	0.82
S047	0.34	0.20	0.33	1.03	0.25	0.08	1.32	0.52	0.61	0.41	0.82
S048	0.49	0.22	0.49	1.06	0.16	0.14	1.67	0.62	0.24	0.39	0.80

code	py067	py068	py069	py070	py071	py072	py073	py074	py075	py076	py077
RT	12.224	12.538	12.706	12.816	12.900	12.931	12.931	13.109	13.172	13.214	13.330
m/z	120	91	91	91	129	57	105	137	132	55	57
famille	LIG H	NCOMP	MAH	MAH	PAH	PS	MAH	LIG G	OTHER	MCC	MCC
S001	1.24	0.16	0.08	0.30	0.20	0.42	0.12	0.19	0.14	0.15	0.23
S002	1.21	0.19	0.11	0.21	0.35	0.39	0.13	0.25	0.19	0.23	0.22
S003	1.16	0.33	0.07	0.17	0.35	0.19	0.11	0.12	0.23	0.19	0.21
S004	1.61	0.20	0.09	0.19	0.29	0.34	0.11	0.20	0.17	0.20	0.22
S005	1.37	0.23	0.09	0.16	0.27	0.31	0.11	0.24	0.17	0.19	0.21
S006	1.74	0.18	0.12	0.17	0.21	0.37	0.11	0.23	0.15	0.18	0.22
S007	1.66	0.12	0.08	0.15	0.15	0.61	0.09	0.32	0.10	0.14	0.15
S008	1.45	0.18	0.09	0.13	0.22	0.37	0.10	0.19	0.12	0.22	0.23
S009	1.27	0.21	0.08	0.22	0.25	0.40	0.11	0.19	0.16	0.19	0.21
S010	1.28	0.21	0.07	0.20	0.31	0.30	0.13	0.22	0.17	0.17	0.23
S011	1.13	0.25	0.09	0.15	0.34	0.30	0.13	0.18	0.18	0.19	0.27
S012	1.29	0.20	0.11	0.17	0.22	0.29	0.12	0.18	0.18	0.18	0.27
S013	1.56	0.21	0.08	0.13	0.18	0.39	0.10	0.48	0.14	0.15	0.19
S014	1.38	0.31	0.07	0.14	0.29	0.21	0.07	0.34	0.20	0.14	0.18
S015	1.12	0.24	0.06	0.11	0.17	0.41	0.08	0.33	0.15	0.15	0.18
S016	1.58	0.27	0.09	0.15	0.25	0.28	0.10	0.38	0.21	0.12	0.16
S017	1.70	0.10	0.06	0.11	0.15	0.74	0.08	0.63	0.10	0.13	0.16
S018	1.22	0.24	0.06	0.13	0.20	0.37	0.08	0.38	0.16	0.12	0.15
S019	1.11	0.21	0.12	0.21	0.33	0.30	0.14	0.28	0.22	0.19	0.26
S020	1.59	0.25	0.10	0.17	0.33	0.27	0.11	0.25	0.21	0.20	0.24
S021	1.12	0.25	0.10	0.16	0.30	0.29	0.12	0.23	0.19	0.20	0.24
S022	1.47	0.19	0.12	0.20	0.24	0.42	0.12	0.29	0.18	0.22	0.27
S023	1.90	0.20	0.09	0.17	0.26	0.35	0.09	0.49	0.17	0.19	0.19
S024	1.52	0.22	0.09	0.18	0.29	0.28	0.13	0.23	0.17	0.21	0.25
S025	0.92	0.30	0.08	0.13	0.26	0.19	0.09	0.12	0.20	0.17	0.23
S026	1.29	0.28	0.09	0.13	0.24	0.22	0.11	0.17	0.19	0.19	0.23
S027	1.63	0.24	0.09	0.16	0.30	0.31	0.11	0.21	0.17	0.21	0.23
S028	1.24	0.30	0.13	0.27	0.43	0.18	0.17	0.19	0.25	0.22	0.30
S029	1.92	0.20	0.13	0.20	0.20	0.37	0.14	0.25	0.15	0.24	0.29
S030	2.10	0.18	0.09	0.15	0.21	0.35	0.10	0.32	0.15	0.20	0.20
S031	1.72	0.25	0.12	0.22	0.32	0.32	0.15	0.20	0.21	0.21	0.29
S032	1.27	0.23	0.12	0.18	0.33	0.25	0.15	0.21	0.20	0.21	0.26
S033	1.62	0.24	0.12	0.20	0.31	0.22	0.13	0.23	0.20	0.20	0.26
S034	1.12	0.31	0.14	0.20	0.37	0.14	0.18	0.19	0.27	0.21	0.28
S035	1.45	0.18	0.13	0.18	0.30	0.25	0.14	0.23	0.18	0.17	0.25
S036	1.36	0.40	0.08	0.12	0.27	0.13	0.09	0.25	0.24	0.14	0.19
S037	2.47	0.16	0.09	0.12	0.16	0.47	0.08	0.42	0.12	0.16	0.18
S038	2.03	0.14	0.06	0.09	0.15	0.59	0.06	0.47	0.10	0.14	0.13
S039	1.43	0.23	0.07	0.11	0.22	0.36	0.09	0.25	0.15	0.15	0.18
S040	1.43	0.27	0.08	0.12	0.11	0.29	0.09	0.24	0.17	0.17	0.20
S041	1.73	0.28	0.09	0.16	0.27	0.33	0.11	0.24	0.20	0.20	0.21
S042	1.79	0.29	0.10	0.14	0.26	0.31	0.10	0.21	0.17	0.16	0.20
S043	1.61	0.20	0.09	0.15	0.24	0.36	0.11	0.26	0.15	0.19	0.23
S044	1.59	0.28	0.08	0.12	0.27	0.32	0.09	0.26	0.16	0.16	0.20
S045	2.10	0.25	0.07	0.11	0.20	0.48	0.07	0.38	0.14	0.13	0.15
S046	2.62	0.16	0.10	0.16	0.23	0.43	0.12	0.34	0.15	0.20	0.23
S047	1.44	0.17	0.11	0.15	0.21	0.53	0.10	0.39	0.14	0.19	0.20
S048	1.11	0.27	0.10	0.14	0.26	0.17	0.10	0.22	0.20	0.24	0.20

code	py078	py079	py080	py081	py082	py083	py084	py085	py086	py087	py088
RT	13.366	13.408	13.476	13.613	13.660	13.995	14.111	14.153	14.215	14.263	14.347
m/z	117	142	144	150	142	133	154	91	164	91	74
famille	NCOMP	PAH	PS	LIG G	PAH	LIG H	LIG S	MAH	LIG G	MAH	PS
S001	0.62	0.51	0.25	0.81	0.32	0.10	0.10	0.07	0.04	0.12	0.43
S002	0.66	0.59	0.10	0.99	0.38	0.10	0.16	0.06	0.06	0.13	0.42
S003	0.84	0.70	0.10	0.56	0.43	0.11	0.07	0.07	0.04	0.12	0.34
S004	0.69	0.44	0.22	0.87	0.28	0.13	0.12	0.09	0.05	0.13	0.43
S005	0.68	0.42	0.18	1.05	0.30	0.15	0.09	0.08	0.07	0.11	0.42
S006	0.59	0.39	0.26	0.91	0.26	0.13	0.15	0.07	0.05	0.14	0.42
S007	0.48	0.25	0.57	1.15	0.17	0.11	0.15	0.06	0.06	0.10	0.30
S008	0.58	0.39	0.25	0.84	0.26	0.12	0.11	0.06	0.04	0.12	0.51
S009	0.63	0.49	0.31	0.80	0.31	0.11	0.08	0.11	0.04	0.13	0.73
S010	0.68	0.56	0.23	0.91	0.35	0.11	0.10	0.08	0.05	0.13	0.32
S011	0.67	0.56	0.15	0.78	0.37	0.12	0.08	0.08	0.03	0.13	0.43
S012	0.67	0.52	0.19	0.76	0.32	0.12	0.10	0.07	0.04	0.11	0.49
S013	0.59	0.44	0.29	1.81	0.27	0.17	0.06	0.05	0.12	0.11	0.24
S014	0.96	0.52	0.11	1.35	0.32	0.17	0.03	0.03	0.14	0.09	0.20
S015	0.66	0.38	0.24	1.23	0.23	0.16	0.09	0.05	0.11	0.09	0.40
S016	0.74	0.61	0.14	1.60	0.36	0.15	0.08	0.05	0.13	0.11	0.23
S017	0.44	0.24	0.48	2.41	0.17	0.17	0.05	0.04	0.17	0.09	0.24
S018	0.67	0.34	0.25	1.52	0.21	0.17	0.03	0.03	0.14	0.08	0.34
S019	0.65	0.85	0.10	1.17	0.48	0.12	0.04	0.08	0.06	0.17	0.25
S020	0.61	0.64	0.09	1.10	0.42	0.13	0.04	0.06	0.06	0.14	0.21
S021	0.66	0.64	0.14	0.97	0.42	0.14	0.05	0.05	0.06	0.11	0.38
S022	0.57	0.61	0.18	1.29	0.39	0.11	0.06	0.09	0.06	0.14	0.31
S023	0.52	0.46	0.24	1.63	0.30	0.18	0.04	0.05	0.14	0.10	0.33
S024	0.63	0.51	0.22	0.99	0.35	0.14	0.05	0.08	0.05	0.13	0.38
S025	0.79	0.53	0.14	0.53	0.33	0.12	0.04	0.04	0.03	0.11	0.37
S026	0.78	0.50	0.17	0.74	0.31	0.15	0.08	0.05	0.03	0.12	0.38
S027	0.68	0.48	0.26	0.90	0.31	0.13	0.05	0.06	0.04	0.11	0.48
S028	0.70	0.85	0.06	0.86	0.53	0.11	0.07	0.09	0.03	0.16	0.27
S029	0.54	0.55	0.21	1.25	0.34	0.13	0.04	0.09	0.04	0.14	0.30
S030	0.55	0.34	0.29	1.32	0.25	0.14	0.08	0.05	0.07	0.09	0.39
S031	0.61	0.71	0.19	0.95	0.43	0.12	0.06	0.09	0.03	0.14	0.35
S032	0.60	0.67	0.14	0.93	0.44	0.11	0.04	0.09	0.04	0.14	0.29
S033	0.63	0.72	0.13	0.98	0.44	0.12	0.06	0.09	0.05	0.15	0.25
S034	0.65	1.06	0.08	0.89	0.66	0.12	0.03	0.10	0.03	0.16	0.16
S035	0.52	0.53	0.18	1.06	0.35	0.11	0.08	0.09	0.04	0.14	0.35
S036	1.05	0.59	0.06	1.03	0.41	0.13	0.06	0.04	0.08	0.11	0.14
S037	0.51	0.28	0.38	1.67	0.19	0.14	0.18	0.04	0.09	0.12	0.33
S038	0.56	0.22	0.52	1.82	0.15	0.15	0.10	0.04	0.09	0.10	0.39
S039	0.67	0.30	0.38	1.05	0.23	0.15	0.06	0.04	0.05	0.13	0.42
S040	0.73	0.42	0.32	0.93	0.27	0.14	0.05	0.06	0.05	0.11	0.39
S041	0.69	0.57	0.19	0.98	0.36	0.16	0.09	0.07	0.05	0.13	0.31
S042	0.70	0.46	0.24	0.83	0.31	0.13	0.05	0.05	0.05	0.10	0.41
S043	0.58	0.44	0.28	1.10	0.29	0.13	0.07	0.07	0.04	0.12	0.36
S044	0.71	0.46	0.21	0.96	0.29	0.13	0.06	0.06	0.06	0.15	0.44
S045	0.67	0.33	0.25	1.42	0.23	0.16	0.03	0.04	0.12	0.09	0.39
S046	0.46	0.44	0.29	1.43	0.28	0.14	0.06	0.07	0.07	0.13	0.34
S047	0.48	0.40	0.34	1.56	0.26	0.13	0.09	0.06	0.07	0.12	0.22
S048	0.71	0.57	0.20	0.88	0.34	0.10	0.06	0.07	0.04	0.13	0.38

code	py089	py090	py091	py092	py093	py094	py095	py096	py097	py098	py099
RT	14.352	14.488	14.582	14.651	14.682	14.687	14.818	14.881	14.902	14.928	15.028
m/z	105	60	55	130	74	57	151	127	164	156	87
famille	MAH	PS	MCC	NCOMP	OTHER	MCC	LIG G	OTHER	LIG G	PAH	PS
S001	0.09	0.95	0.14	0.29	0.82	0.31	0.15	0.16	0.03	0.13	0.18
S002	0.10	0.41	0.22	0.32	0.54	0.29	0.19	0.08	0.04	0.14	0.16
S003	0.10	0.52	0.16	0.42	0.72	0.31	0.10	0.10	0.02	0.18	0.16
S004	0.09	0.90	0.17	0.30	0.94	0.41	0.12	0.11	0.04	0.12	0.28
S005	0.10	0.85	0.21	0.31	0.98	0.33	0.19	0.15	0.05	0.11	0.23
S006	0.10	1.17	0.20	0.25	0.99	0.43	0.13	0.12	0.03	0.11	0.30
S007	0.08	1.60	0.14	0.19	0.83	0.32	0.15	0.10	0.05	0.08	0.24
S008	0.10	1.05	0.21	0.25	0.97	0.35	0.11	0.14	0.03	0.12	0.27
S009	0.08	0.78	0.19	0.28	0.80	0.38	0.16	0.17	0.03	0.12	0.20
S010	0.11	0.50	0.16	0.30	0.67	0.30	0.14	0.11	0.04	0.14	0.18
S011	0.11	0.68	0.19	0.32	0.72	0.38	0.16	0.16	0.02	0.14	0.21
S012	0.10	0.66	0.19	0.32	0.81	0.36	0.14	0.17	0.03	0.13	0.20
S013	0.08	0.96	0.18	0.24	0.59	0.27	0.37	0.10	0.08	0.09	0.15
S014	0.08	0.50	0.10	0.45	0.63	0.23	0.36	0.10	0.09	0.09	0.14
S015	0.07	0.89	0.14	0.29	0.88	0.26	0.28	0.13	0.06	0.09	0.25
S016	0.09	0.51	0.12	0.36	0.56	0.22	0.42	0.11	0.08	0.16	0.13
S017	0.07	1.79	0.22	0.17	0.62	0.29	0.56	0.08	0.11	0.07	0.15
S018	0.08	0.96	0.13	0.32	1.28	0.25	0.32	0.14	0.09	0.09	0.29
S019	0.12	0.33	0.19	0.31	0.52	0.30	0.24	0.10	0.04	0.23	0.13
S020	0.10	0.41	0.17	0.28	0.53	0.31	0.26	0.09	0.04	0.16	0.15
S021	0.10	0.62	0.24	0.30	0.73	0.32	0.23	0.13	0.04	0.15	0.22
S022	0.11	0.74	0.21	0.25	0.64	0.33	0.29	0.12	0.04	0.14	0.19
S023	0.09	0.60	0.21	0.20	0.63	0.27	0.35	0.11	0.09	0.13	0.16
S024	0.11	0.58	0.26	0.29	0.72	0.39	0.19	0.15	0.03	0.15	0.21
S025	0.09	0.48	0.14	0.36	0.97	0.34	0.13	0.13	0.01	0.12	0.28
S026	0.09	0.80	0.17	0.32	0.97	0.41	0.13	0.12	0.02	0.15	0.25
S027	0.10	0.66	0.19	0.31	0.84	0.33	0.17	0.16	0.03	0.13	0.24
S028	0.13	0.32	0.24	0.35	0.57	0.36	0.15	0.12	0.02	0.25	0.14
S029	0.12	0.73	0.20	0.21	0.66	0.33	0.21	0.09	0.03	0.15	0.17
S030	0.09	1.23	0.16	0.22	0.89	0.29	0.31	0.12	0.05	0.11	0.22
S031	0.12	0.56	0.18	0.29	0.68	0.36	0.20	0.14	0.02	0.18	0.18
S032	0.13	0.56	0.20	0.26	0.66	0.33	0.15	0.12	0.02	0.18	0.16
S033	0.11	0.47	0.22	0.29	0.60	0.33	0.20	0.10	0.03	0.19	0.15
S034	0.14	0.17	0.25	0.30	0.42	0.36	0.12	0.09	0.02	0.30	0.11
S035	0.12	0.77	0.19	0.24	0.73	0.33	0.17	0.12	0.02	0.16	0.18
S036	0.08	0.13	0.16	0.50	0.42	0.25	0.26	0.06	0.05	0.17	0.09
S037	0.08	1.27	0.20	0.21	0.82	0.26	0.27	0.08	0.06	0.09	0.25
S038	0.05	1.43	0.22	0.22	0.99	0.31	0.24	0.09	0.06	0.06	0.33
S039	0.07	1.00	0.18	0.29	1.05	0.29	0.19	0.13	0.03	0.10	0.33
S040	0.08	0.57	0.18	0.32	0.91	0.27	0.16	0.11	0.03	0.11	0.33
S041	0.08	0.70	0.18	0.32	0.78	0.39	0.25	0.13	0.04	0.16	0.25
S042	0.09	0.77	0.20	0.31	0.78	0.32	0.21	0.14	0.03	0.14	0.20
S043	0.10	0.65	0.23	0.25	0.73	0.37	0.22	0.11	0.03	0.12	0.18
S044	0.09	0.54	0.17	0.33	0.81	0.30	0.26	0.14	0.05	0.11	0.24
S045	0.08	0.83	0.14	0.32	0.91	0.22	0.37	0.17	0.07	0.09	0.25
S046	0.10	0.99	0.24	0.20	0.66	0.32	0.31	0.09	0.05	0.11	0.19
S047	0.09	0.96	0.20	0.21	0.53	0.28	0.41	0.08	0.04	0.12	0.15
S048	0.10	0.33	0.22	0.33	0.65	0.34	0.21	0.13	0.03	0.17	0.15

code	py100	py101	py102	py103	py104	py105	py106	py107	py108	py109	py110
RT	15.154	15.384	15.405	15.442	15.521	15.615	15.694	15.867	15.930	16.103	16.464
m/z	156	74	60	164	91	91	105	55	151	60	137
famille	PAH	PS	PS	LIG G	MAH	MAH	MAH	MCC	LIG G	PS	LIG G
S001	0.09	0.59	2.62	0.19	0.07	0.09	0.06	0.22	0.56	11.81	0.16
S002	0.11	0.32	0.88	0.27	0.08	0.10	0.07	0.28	0.60	5.74	0.24
S003	0.10	0.39	1.02	0.15	0.07	0.09	0.06	0.22	0.39	4.76	0.12
S004	0.08	0.55	1.69	0.24	0.07	0.09	0.05	0.22	0.56	7.21	0.18
S005	0.09	0.58	1.46	0.30	0.06	0.09	0.06	0.24	0.69	6.10	0.21
S006	0.08	0.61	2.06	0.25	0.06	0.09	0.06	0.23	0.77	8.09	0.19
S007	0.06	0.40	3.56	0.33	0.05	0.06	0.04	0.21	0.91	15.74	0.24
S008	0.09	0.58	2.15	0.20	0.05	0.09	0.06	0.22	0.75	8.24	0.17
S009	0.10	0.50	1.77	0.20	0.06	0.09	0.05	0.21	0.71	9.76	0.18
S010	0.11	0.42	1.29	0.23	0.08	0.10	0.06	0.22	0.53	7.50	0.17
S011	0.12	0.49	1.28	0.15	0.06	0.08	0.07	0.26	0.50	6.79	0.12
S012	0.10	0.51	1.41	0.20	0.07	0.09	0.06	0.21	0.50	7.29	0.16
S013	0.08	0.43	2.00	0.48	0.05	0.08	0.05	0.21	1.05	8.97	0.41
S014	0.10	0.33	0.82	0.49	0.05	0.09	0.04	0.17	0.87	3.98	0.36
S015	0.08	0.43	2.01	0.39	0.04	0.08	0.04	0.18	0.81	7.38	0.30
S016	0.12	0.36	0.97	0.46	0.05	0.08	0.04	0.16	0.84	6.23	0.38
S017	0.06	0.39	3.84	0.72	0.05	0.06	0.03	0.20	1.53	14.93	0.54
S018	0.07	0.50	1.66	0.51	0.03	0.07	0.04	0.16	0.84	6.20	0.33
S019	0.15	0.34	0.90	0.22	0.08	0.11	0.07	0.26	0.67	5.20	0.22
S020	0.11	0.31	0.88	0.24	0.07	0.09	0.06	0.26	0.79	4.42	0.26
S021	0.10	0.46	1.38	0.23	0.06	0.10	0.06	0.23	0.72	6.14	0.20
S022	0.12	0.45	1.93	0.27	0.07	0.09	0.07	0.24	0.82	8.42	0.24
S023	0.10	0.42	1.63	0.51	0.06	0.08	0.06	0.21	0.97	7.82	0.37
S024	0.11	0.45	1.39	0.19	0.07	0.10	0.06	0.27	0.75	7.09	0.20
S025	0.10	0.48	1.00	0.08	0.05	0.10	0.05	0.21	0.52	4.42	0.13
S026	0.09	0.54	1.33	0.11	0.06	0.09	0.05	0.23	0.86	5.25	0.18
S027	0.11	0.54	1.48	0.15	0.06	0.09	0.05	0.23	0.75	7.88	0.16
S028	0.17	0.30	0.61	0.12	0.10	0.15	0.09	0.29	0.50	3.94	0.11
S029	0.11	0.39	1.76	0.21	0.09	0.13	0.08	0.27	0.98	8.80	0.20
S030	0.09	0.52	2.24	0.30	0.06	0.09	0.05	0.19	1.23	10.12	0.29
S031	0.13	0.46	1.25	0.14	0.09	0.12	0.08	0.30	0.70	6.88	0.14
S032	0.13	0.38	0.88	0.14	0.09	0.12	0.08	0.25	0.53	6.51	0.12
S033	0.12	0.33	0.83	0.17	0.08	0.12	0.08	0.24	0.82	5.03	0.18
S034	0.20	0.22	0.32	0.12	0.10	0.12	0.10	0.32	0.50	2.58	0.12
S035	0.11	0.42	1.26	0.17	0.09	0.12	0.07	0.25	0.73	7.70	0.15
S036	0.10	0.17	0.17	0.27	0.05	0.09	0.05	0.20	0.78	1.84	0.25
S037	0.08	0.46	2.26	0.39	0.06	0.07	0.04	0.25	1.31	11.34	0.33
S038	0.06	0.44	2.64	0.40	0.04	0.05	0.04	0.19	1.08	12.72	0.30
S039	0.07	0.54	1.99	0.19	0.04	0.08	0.04	0.18	0.90	8.58	0.23
S040	0.09	0.49	1.48	0.17	0.05	0.08	0.05	0.19	0.72	7.74	0.18
S041	0.11	0.49	1.42	0.21	0.07	0.10	0.06	0.22	0.90	6.94	0.23
S042	0.10	0.52	1.57	0.17	0.06	0.09	0.06	0.21	0.70	8.77	0.16
S043	0.08	0.46	1.81	0.18	0.07	0.10	0.06	0.23	0.76	9.86	0.16
S044	0.10	0.51	1.42	0.33	0.06	0.08	0.05	0.21	0.72	7.93	0.22
S045	0.05	0.55	1.53	0.47	0.05	0.07	0.04	0.20	0.89	9.06	0.34
S046	0.10	0.43	1.95	0.31	0.07	0.10	0.06	0.26	1.05	11.20	0.26
S047	0.10	0.41	2.31	0.29	0.06	0.07	0.06	0.23	1.32	13.27	0.29
S048	0.13	0.32	0.64	0.17	0.07	0.10	0.07	0.27	0.63	5.26	0.18

code	py111	py112	py113	py114	py115	py116	py117	py118	py119	py120	py121
RT	16.726	16.805	16.857	16.899	16.957	16.962	16.999	17.083	17.161	17.203	17.251
m/z	100	91	180	91	155	105	168	55	57	166	155
famille	OTHER	MAH	LIG S	MAH	PAH	MAH	LIG G	MCC	MCC	PAH	PAH
S001	0.41	0.04	0.18	0.08	0.11	0.07	0.20	0.15	0.19	0.27	0.05
S002	0.36	0.05	0.30	0.09	0.14	0.07	0.16	0.23	0.23	0.33	0.06
S003	0.40	0.04	0.13	0.09	0.13	0.07	0.03	0.20	0.23	0.42	0.05
S004	0.50	0.04	0.18	0.08	0.09	0.06	0.18	0.20	0.20	0.23	0.04
S005	0.46	0.03	0.15	0.07	0.11	0.06	0.27	0.21	0.21	0.25	0.05
S006	0.44	0.04	0.20	0.07	0.12	0.07	0.32	0.19	0.20	0.21	0.04
S007	0.37	0.03	0.22	0.06	0.08	0.05	0.49	0.18	0.14	0.11	0.04
S008	0.44	0.04	0.15	0.08	0.11	0.06	0.36	0.25	0.20	0.20	0.05
S009	0.42	0.03	0.12	0.07	0.12	0.06	0.19	0.21	0.20	0.26	0.05
S010	0.39	0.04	0.17	0.08	0.13	0.07	0.13	0.21	0.22	0.31	0.05
S011	0.39	0.04	0.17	0.08	0.19	0.07	0.06	0.28	0.25	0.31	0.05
S012	0.40	0.04	0.20	0.08	0.12	0.06	0.11	0.21	0.23	0.26	0.05
S013	0.38	0.04	0.10	0.06	0.08	0.05	0.35	0.18	0.15	0.25	0.05
S014	0.48	0.02	0.04	0.07	0.05	0.05	0.11	0.14	0.15	0.33	0.04
S015	0.43	0.02	0.15	0.05	0.07	0.04	0.20	0.15	0.15	0.21	0.04
S016	0.38	0.03	0.15	0.08	0.12	0.06	0.04	0.15	0.15	0.38	0.05
S017	0.33	0.03	0.07	0.04	0.07	0.04	0.71	0.14	0.12	0.14	0.03
S018	0.43	0.02	0.03	0.05	0.06	0.05	0.25	0.17	0.14	0.18	0.03
S019	0.30	0.05	0.07	0.08	0.16	0.07	0.05	0.22	0.24	0.43	0.05
S020	0.32	0.04	0.05	0.08	0.13	0.06	0.04	0.27	0.25	0.38	0.06
S021	0.34	0.04	0.07	0.08	0.12	0.06	0.04	0.19	0.24	0.39	0.06
S022	0.34	0.04	0.12	0.08	0.13	0.06	0.13	0.22	0.22	0.35	0.04
S023	0.32	0.04	0.06	0.07	0.11	0.06	0.16	0.17	0.17	0.25	0.05
S024	0.41	0.05	0.07	0.08	0.13	0.07	0.09	0.27	0.23	0.28	0.06
S025	0.37	0.03	0.03	0.08	0.09	0.06	0.04	0.21	0.22	0.32	0.04
S026	0.41	0.03	0.09	0.08	0.13	0.06	0.07	0.18	0.20	0.28	0.04
S027	0.43	0.04	0.07	0.07	0.11	0.07	0.12	0.22	0.20	0.27	0.04
S028	0.32	0.06	0.13	0.12	0.24	0.10	0.02	0.28	0.29	0.46	0.06
S029	0.31	0.05	0.05	0.09	0.13	0.08	0.26	0.21	0.26	0.31	0.05
S030	0.40	0.03	0.10	0.07	0.12	0.06	0.26	0.17	0.16	0.21	0.05
S031	0.37	0.05	0.11	0.10	0.16	0.08	0.03	0.25	0.28	0.38	0.05
S032	0.31	0.05	0.05	0.08	0.16	0.09	0.07	0.27	0.24	0.38	0.06
S033	0.34	0.05	0.07	0.10	0.14	0.08	0.04	0.25	0.23	0.38	0.06
S034	0.26	0.07	0.06	0.12	0.23	0.10	0.02	0.30	0.28	0.60	0.08
S035	0.34	0.05	0.11	0.09	0.14	0.07	0.06	0.25	0.24	0.29	0.05
S036	0.45	0.03	0.07	0.08	0.10	0.06	0.01	0.16	0.17	0.33	0.05
S037	0.43	0.03	0.26	0.06	0.09	0.05	0.37	0.16	0.14	0.14	0.05
S038	0.42	0.02	0.12	0.05	0.07	0.04	0.30	0.17	0.11	0.11	0.04
S039	0.42	0.03	0.07	0.06	0.07	0.05	0.19	0.14	0.14	0.21	0.04
S040	0.46	0.03	0.05	0.07	0.08	0.05	0.10	0.18	0.16	0.24	0.05
S041	0.41	0.04	0.13	0.07	0.11	0.06	0.07	0.17	0.17	0.32	0.05
S042	0.45	0.03	0.07	0.07	0.12	0.05	0.08	0.22	0.17	0.25	0.06
S043	0.36	0.04	0.12	0.07	0.14	0.06	0.14	0.25	0.20	0.23	0.05
S044	0.43	0.03	0.07	0.06	0.09	0.05	0.06	0.20	0.17	0.23	0.05
S045	0.47	0.03	0.05	0.05	0.07	0.04	0.04	0.16	0.12	0.17	0.03
S046	0.33	0.05	0.10	0.07	0.11	0.07	0.16	0.21	0.20	0.24	0.05
S047	0.34	0.04	0.14	0.06	0.12	0.05	0.23	0.21	0.16	0.24	0.05
S048	0.39	0.05	0.08	0.08	0.15	0.07	0.07	0.33	0.19	0.29	0.07

code	py122	py123	py124	py125	py126	py127	py128	py129	py130	py131	py132
RT	17.298	17.801	17.885	18.021	18.100	18.157	18.236	18.306	18.435	18.509	18.619
m/z	194	182	194	91	91	105	55	57	194	165	186
famille	LIG S	LIG S	LIG S	MAH	MAH	MAH	MCC	MCC	LIG S	OTHER	NCOMP
S001	0.02	0.05	0.02	0.03	0.07	0.04	0.13	0.19	0.09	0.15	0.44
S002	0.03	0.07	0.03	0.04	0.08	0.04	0.21	0.21	0.15	0.14	0.64
S003	0.01	0.07	0.01	0.03	0.08	0.05	0.15	0.21	0.06	0.17	0.51
S004	0.02	0.05	0.01	0.03	0.06	0.04	0.14	0.21	0.09	0.14	0.57
S005	0.02	0.06	0.01	0.04	0.07	0.04	0.20	0.23	0.07	0.13	0.81
S006	0.02	0.06	0.02	0.03	0.07	0.04	0.15	0.19	0.11	0.11	0.69
S007	0.02	0.03	0.02	0.03	0.04	0.03	0.12	0.15	0.12	0.07	0.67
S008	0.02	0.06	0.02	0.04	0.06	0.04	0.16	0.23	0.09	0.13	0.73
S009	0.01	0.05	0.01	0.03	0.06	0.04	0.15	0.20	0.06	0.14	0.66
S010	0.02	0.06	0.02	0.04	0.08	0.05	0.14	0.21	0.09	0.15	0.48
S011	0.02	0.07	0.02	0.04	0.08	0.05	0.17	0.25	0.09	0.15	0.47
S012	0.02	0.04	0.02	0.04	0.07	0.05	0.16	0.21	0.09	0.14	0.52
S013	0.01	0.08	0.01	0.03	0.06	0.03	0.11	0.18	0.05	0.13	0.39
S014	0.00	0.07	0.01	0.02	0.06	0.04	0.11	0.15	0.02	0.15	0.45
S015	0.01	0.11	0.01	0.03	0.05	0.03	0.12	0.17	0.07	0.12	0.59
S016	0.02	0.07	0.01	0.02	0.07	0.04	0.11	0.15	0.06	0.16	0.38
S017	0.01	0.07	0.01	0.03	0.03	0.02	0.12	0.13	0.04	0.08	0.37
S018	0.00	0.05	0.01	0.02	0.05	0.03	0.13	0.15	0.02	0.10	0.32
S019	0.01	0.07	0.01	0.05	0.08	0.06	0.15	0.24	0.03	0.23	0.30
S020	0.01	0.09	0.00	0.04	0.09	0.05	0.23	0.25	0.02	0.16	0.44
S021	0.01	0.09	0.01	0.04	0.08	0.05	0.17	0.25	0.03	0.19	0.38
S022	0.01	0.08	0.01	0.04	0.06	0.04	0.15	0.23	0.06	0.18	0.49
S023	0.01	0.07	0.01	0.03	0.06	0.04	0.14	0.17	0.02	0.14	0.37
S024	0.01	0.06	0.01	0.04	0.08	0.05	0.18	0.23	0.03	0.16	0.44
S025	0.00	0.08	0.00	0.03	0.08	0.04	0.16	0.24	0.01	0.17	0.61
S026	0.01	0.09	0.01	0.03	0.08	0.05	0.17	0.21	0.04	0.15	0.81
S027	0.01	0.07	0.01	0.03	0.07	0.05	0.17	0.21	0.03	0.13	0.40
S028	0.01	0.07	0.01	0.05	0.11	0.07	0.19	0.28	0.05	0.24	0.28
S029	0.01	0.06	0.01	0.04	0.08	0.04	0.17	0.25	0.03	0.17	0.23
S030	0.01	0.07	0.01	0.03	0.06	0.03	0.17	0.17	0.05	0.11	0.47
S031	0.01	0.07	0.01	0.05	0.08	0.05	0.20	0.28	0.05	0.22	0.30
S032	0.01	0.06	0.01	0.05	0.08	0.05	0.18	0.24	0.03	0.20	0.27
S033	0.01	0.06	0.01	0.05	0.08	0.05	0.17	0.24	0.03	0.21	0.44
S034	0.01	0.08	0.01	0.05	0.11	0.05	0.21	0.26	0.03	0.27	0.29
S035	0.01	0.05	0.01	0.05	0.08	0.05	0.20	0.22	0.06	0.16	0.39
S036	0.01	0.08	0.01	0.03	0.07	0.04	0.12	0.19	0.02	0.16	0.60
S037	0.02	0.07	0.02	0.03	0.05	0.03	0.13	0.16	0.11	0.08	0.53
S038	0.01	0.05	0.01	0.03	0.04	0.02	0.13	0.14	0.06	0.07	0.63
S039	0.01	0.10	0.01	0.03	0.06	0.03	0.13	0.14	0.02	0.11	0.58
S040	0.00	0.10	0.01	0.03	0.06	0.04	0.13	0.18	0.02	0.12	0.49
S041	0.01	0.10	0.01	0.04	0.07	0.03	0.15	0.20	0.05	0.17	0.44
S042	0.01	0.05	0.01	0.03	0.06	0.04	0.17	0.18	0.03	0.15	0.51
S043	0.01	0.06	0.01	0.04	0.07	0.04	0.16	0.22	0.06	0.14	0.41
S044	0.01	0.07	0.01	0.03	0.06	0.04	0.17	0.18	0.03	0.13	0.43
S045	0.00	0.06	0.01	0.03	0.04	0.02	0.11	0.13	0.02	0.10	0.36
S046	0.01	0.06	0.01	0.04	0.06	0.04	0.20	0.21	0.05	0.13	0.30
S047	0.01	0.06	0.01	0.04	0.06	0.03	0.15	0.17	0.06	0.14	0.28
S048	0.01	0.06	0.01	0.04	0.08	0.05	0.18	0.20	0.03	0.17	0.43

code	py133	py134	py135	py136	py137	py138	py139	py140	py141	py142	py143
RT	18.655	18.655	18.776	18.781	18.813	18.933	19.231	19.243	19.300	19.395	19.452
m/z	56	55	55	69	181	169	55	91	105	57	178
famille	MCC	MCC	MCC	MCC	LIG S	PAH	MCC	MAH	MAH	MCC	PAH
S001	0.06	0.05	0.04	0.03	0.17	0.06	0.21	0.05	0.04	0.21	0.26
S002	0.09	0.07	0.03	0.04	0.23	0.08	0.36	0.07	0.05	0.25	0.31
S003	0.05	0.04	0.04	0.05	0.12	0.07	0.21	0.07	0.05	0.22	0.38
S004	0.05	0.03	0.03	0.03	0.19	0.05	0.20	0.06	0.05	0.19	0.20
S005	0.13	0.10	0.02	0.04	0.14	0.06	0.28	0.05	0.04	0.24	0.21
S006	0.13	0.10	0.03	0.04	0.22	0.05	0.22	0.05	0.04	0.22	0.18
S007	0.08	0.06	0.04	0.03	0.27	0.05	0.24	0.03	0.03	0.17	0.08
S008	0.09	0.07	0.03	0.03	0.19	0.08	0.32	0.04	0.04	0.26	0.16
S009	0.12	0.10	0.02	0.03	0.15	0.08	0.39	0.05	0.04	0.25	0.22
S010	0.06	0.04	0.03	0.04	0.16	0.08	0.26	0.06	0.05	0.21	0.28
S011	0.18	0.15	0.03	0.05	0.15	0.10	0.47	0.05	0.04	0.30	0.27
S012	0.07	0.07	0.03	0.03	0.18	0.08	0.30	0.06	0.05	0.24	0.21
S013	0.05	0.03	0.02	0.03	0.11	0.05	0.18	0.05	0.03	0.17	0.23
S014	0.05	0.05	0.05	0.05	0.03	0.03	0.13	0.06	0.03	0.15	0.26
S015	0.08	0.06	0.03	0.03	0.14	0.04	0.17	0.04	0.04	0.17	0.19
S016	0.06	0.04	0.03	0.05	0.14	0.08	0.18	0.06	0.04	0.16	0.34
S017	0.06	0.05	0.01	0.01	0.08	0.04	0.19	0.02	0.02	0.15	0.13
S018	0.04	0.04	0.03	0.05	0.04	0.04	0.26	0.04	0.04	0.18	0.15
S019	0.04	0.04	0.03	0.03	0.07	0.10	0.31	0.07	0.07	0.26	0.40
S020	0.08	0.07	0.02	0.04	0.06	0.09	0.34	0.08	0.05	0.25	0.35
S021	0.06	0.05	0.02	0.03	0.10	0.07	0.28	0.07	0.04	0.27	0.38
S022	0.10	0.08	0.03	0.04	0.11	0.06	0.31	0.06	0.05	0.27	0.35
S023	0.06	0.05	0.02	0.02	0.07	0.06	0.24	0.04	0.03	0.19	0.22
S024	0.08	0.06	0.02	0.03	0.09	0.08	0.33	0.06	0.05	0.27	0.25
S025	0.06	0.05	0.04	0.05	0.04	0.03	0.18	0.07	0.04	0.20	0.27
S026	0.15	0.13	0.04	0.04	0.14	0.06	0.22	0.06	0.04	0.21	0.25
S027	0.09	0.07	0.02	0.05	0.10	0.06	0.32	0.05	0.05	0.24	0.22
S028	0.10	0.09	0.03	0.03	0.12	0.11	0.35	0.09	0.07	0.33	0.43
S029	0.04	0.04	0.03	0.04	0.06	0.07	0.24	0.06	0.05	0.26	0.31
S030	0.11	0.10	0.02	0.02	0.15	0.06	0.25	0.04	0.04	0.20	0.18
S031	0.10	0.08	0.02	0.04	0.11	0.09	0.39	0.07	0.06	0.32	0.37
S032	0.06	0.04	0.02	0.03	0.05	0.10	0.36	0.08	0.07	0.28	0.35
S033	0.05	0.05	0.02	0.03	0.10	0.08	0.27	0.07	0.04	0.24	0.35
S034	0.05	0.04	0.03	0.04	0.05	0.13	0.25	0.09	0.07	0.28	0.58
S035	0.11	0.10	0.02	0.04	0.14	0.08	0.41	0.06	0.05	0.30	0.27
S036	0.07	0.06	0.04	0.08	0.08	0.04	0.15	0.06	0.03	0.17	0.29
S037	0.08	0.08	0.02	0.01	0.29	0.05	0.24	0.03	0.03	0.18	0.11
S038	0.09	0.07	0.02	0.02	0.13	0.04	0.15	0.04	0.02	0.13	0.08
S039	0.07	0.05	0.04	0.04	0.10	0.04	0.14	0.05	0.03	0.16	0.18
S040	0.06	0.05	0.03	0.04	0.08	0.04	0.15	0.05	0.04	0.15	0.21
S041	0.06	0.06	0.02	0.04	0.18	0.06	0.18	0.05	0.04	0.21	0.31
S042	0.10	0.09	0.02	0.04	0.09	0.06	0.23	0.05	0.04	0.21	0.22
S043	0.11	0.10	0.03	0.03	0.15	0.07	0.34	0.05	0.03	0.24	0.20
S044	0.07	0.05	0.03	0.04	0.12	0.06	0.19	0.05	0.04	0.20	0.20
S045	0.04	0.03	0.02	0.03	0.05	0.04	0.15	0.04	0.03	0.14	0.15
S046	0.07	0.06	0.02	0.02	0.11	0.06	0.24	0.05	0.04	0.22	0.23
S047	0.08	0.07	0.02	0.02	0.18	0.09	0.30	0.05	0.03	0.23	0.21
S048	0.09	0.07	0.03	0.04	0.10	0.11	0.41	0.05	0.05	0.24	0.25

code	py144	py145	py146	py147	py148	py149	py150	py151	py152	py153	py154
RT	19.583	19.699	19.777	20.034	20.049	20.123	20.333	20.365	20.427	20.516	20.999
m/z	178	154	181	60	167	57	91	55	57	81	70
famille	PAH	NCOMP	LIG S	MCC	LIG S	MCC	MAH	MCC	MCC	MCC	NCOMP
S001	0.15	0.09	0.07	0.06	0.05	0.16	0.05	0.15	0.20	0.09	0.68
S002	0.14	0.08	0.11	0.03	0.06	0.13	0.07	0.18	0.22	0.09	0.62
S003	0.16	0.09	0.05	0.01	0.08	0.08	0.06	0.15	0.22	0.10	0.56
S004	0.12	0.09	0.08	0.04	0.06	0.15	0.06	0.17	0.24	0.05	0.60
S005	0.10	0.09	0.05	0.02	0.06	0.06	0.07	0.20	0.23	0.07	0.41
S006	0.08	0.08	0.10	0.03	0.04	0.11	0.05	0.19	0.23	0.06	0.46
S007	0.04	0.09	0.12	0.07	0.03	0.16	0.02	0.15	0.15	0.06	0.72
S008	0.08	0.09	0.08	0.04	0.04	0.14	0.04	0.20	0.24	0.09	0.51
S009	0.13	0.08	0.06	0.04	0.06	0.10	0.06	0.16	0.21	0.14	0.62
S010	0.13	0.08	0.07	0.02	0.06	0.14	0.04	0.18	0.22	0.12	0.67
S011	0.18	0.08	0.06	0.02	0.06	0.09	0.05	0.21	0.25	0.12	0.52
S012	0.13	0.08	0.07	0.02	0.06	0.12	0.05	0.14	0.20	0.13	0.52
S013	0.12	0.08	0.05	0.02	0.05	0.11	0.03	0.15	0.19	0.15	0.45
S014	0.15	0.10	0.02	0.01	0.09	0.01	0.05	0.09	0.17	0.20	0.52
S015	0.09	0.08	0.04	0.01	0.07	0.01	0.06	0.13	0.17	0.19	0.43
S016	0.15	0.08	0.05	0.01	0.08	0.04	0.06	0.11	0.14	0.14	0.51
S017	0.07	0.07	0.03	0.03	0.03	0.08	0.03	0.13	0.15	0.08	0.39
S018	0.09	0.08	0.01	0.02	0.07	0.05	0.05	0.13	0.15	0.10	0.45
S019	0.22	0.07	0.03	0.02	0.06	0.15	0.05	0.19	0.24	0.18	0.46
S020	0.18	0.07	0.01	0.01	0.06	0.07	0.06	0.18	0.24	0.21	0.43
S021	0.21	0.07	0.03	0.01	0.07	0.06	0.07	0.19	0.26	0.16	0.40
S022	0.16	0.07	0.04	0.01	0.06	0.13	0.05	0.21	0.22	0.11	0.42
S023	0.11	0.07	0.02	0.01	0.05	0.10	0.05	0.18	0.15	0.13	0.41
S024	0.16	0.08	0.03	0.01	0.06	0.07	0.06	0.18	0.26	0.12	0.44
S025	0.19	0.07	0.02	0.00	0.08	0.01	0.09	0.16	0.23	0.38	0.38
S026	0.16	0.09	0.04	0.01	0.08	0.03	0.08	0.16	0.22	0.21	0.43
S027	0.11	0.09	0.03	0.01	0.06	0.08	0.05	0.20	0.23	0.17	0.50
S028	0.26	0.07	0.04	0.00	0.07	0.10	0.06	0.26	0.29	0.17	0.44
S029	0.12	0.07	0.03	0.03	0.05	0.25	0.06	0.22	0.27	0.11	0.44
S030	0.09	0.08	0.04	0.02	0.06	0.09	0.05	0.18	0.17	0.10	0.43
S031	0.16	0.08	0.04	0.01	0.06	0.11	0.06	0.24	0.30	0.14	0.48
S032	0.16	0.07	0.02	0.01	0.07	0.13	0.05	0.24	0.26	0.20	0.42
S033	0.21	0.07	0.03	0.01	0.06	0.13	0.05	0.19	0.23	0.15	0.45
S034	0.24	0.07	0.02	0.00	0.07	0.14	0.06	0.24	0.28	0.17	0.41
S035	0.15	0.08	0.05	0.01	0.05	0.18	0.04	0.20	0.24	0.12	0.44
S036	0.17	0.10	0.03	0.00	0.10	0.01	0.06	0.09	0.17	0.29	0.50
S037	0.07	0.10	0.11	0.02	0.04	0.07	0.04	0.16	0.16	0.09	0.50
S038	0.04	0.10	0.06	0.01	0.04	0.03	0.04	0.15	0.15	0.12	0.47
S039	0.11	0.10	0.03	0.01	0.07	0.01	0.06	0.14	0.18	0.20	0.46
S040	0.12	0.09	0.03	0.01	0.07	0.03	0.05	0.13	0.20	0.19	0.47
S041	0.19	0.08	0.06	0.01	0.07	0.06	0.05	0.16	0.21	0.12	0.45
S042	0.12	0.09	0.02	0.00	0.06	0.05	0.06	0.18	0.19	0.18	0.49
S043	0.13	0.09	0.05	0.01	0.05	0.10	0.06	0.23	0.23	0.13	0.50
S044	0.14	0.09	0.04	0.00	0.06	0.05	0.06	0.12	0.20	0.13	0.45
S045	0.09	0.09	0.02	0.00	0.06	0.03	0.03	0.10	0.12	0.07	0.55
S046	0.13	0.08	0.03	0.01	0.04	0.13	0.05	0.19	0.20	0.09	0.40
S047	0.12	0.07	0.07	0.01	0.04	0.13	0.04	0.21	0.19	0.13	0.39
S048	0.12	0.09	0.03	0.00	0.06	0.09	0.06	0.20	0.21	0.21	0.59

code	py155	py156	py157	py158	py159	py160	py161	py162	py163	py164	py165
RT	21.056	21.355	21.418	22.225	22.309	22.356	22.943	23.032	23.221	23.263	24.049
m/z	60	55	57	55	55	57	67	67	55	57	55
famille	MCC	MCC	MCC	MCC	MCC	MCC	MCC	MCC	MCC	MCC	MCC
S001	0.14	0.24	0.22	0.24	0.22	0.27	0.07	0.07	1.08	0.45	0.27
S002	0.10	0.38	0.25	0.38	0.17	0.27	0.07	0.08	1.03	0.40	0.26
S003	0.07	0.26	0.24	0.15	0.19	0.28	0.06	0.05	0.88	0.37	0.18
S004	0.08	0.31	0.22	0.12	0.17	0.28	0.08	0.05	1.04	0.46	0.28
S005	0.06	0.34	0.27	0.29	0.19	0.29	0.04	0.03	0.54	0.32	0.24
S006	0.07	0.41	0.29	0.26	0.22	0.28	0.06	0.04	0.77	0.40	0.41
S007	0.10	0.29	0.21	0.24	0.21	0.23	0.02	0.04	1.03	0.36	0.29
S008	0.06	0.37	0.28	0.38	0.24	0.31	0.06	0.04	0.80	0.39	0.31
S009	0.06	0.42	0.28	0.59	0.17	0.27	0.05	0.04	0.52	0.31	0.47
S010	0.08	0.30	0.26	0.36	0.22	0.28	0.07	0.08	1.00	0.40	0.33
S011	0.07	0.46	0.34	0.64	0.22	0.28	0.07	0.06	0.55	0.35	0.50
S012	0.06	0.32	0.26	0.30	0.21	0.29	0.06	0.04	0.78	0.36	0.30
S013	0.04	0.19	0.15	0.14	0.17	0.21	0.05	0.04	0.68	0.31	0.16
S014	0.02	0.10	0.13	0.08	0.10	0.15	0.01	0.01	0.11	0.12	0.04
S015	0.03	0.20	0.19	0.09	0.14	0.20	0.01	0.01	0.19	0.15	0.11
S016	0.03	0.17	0.16	0.19	0.12	0.17	0.03	0.03	0.45	0.22	0.15
S017	0.04	0.19	0.14	0.19	0.11	0.17	0.05	0.04	0.45	0.22	0.17
S018	0.04	0.18	0.17	0.29	0.12	0.16	0.02	0.02	0.17	0.11	0.14
S019	0.04	0.30	0.26	0.30	0.22	0.28	0.10	0.07	1.28	0.47	0.28
S020	0.03	0.32	0.27	0.27	0.23	0.28	0.05	0.03	0.72	0.33	0.23
S021	0.02	0.36	0.29	0.29	0.20	0.29	0.05	0.05	0.55	0.32	0.28
S022	0.02	0.33	0.29	0.30	0.22	0.28	0.06	0.04	0.90	0.45	0.28
S023	0.03	0.25	0.22	0.25	0.19	0.23	0.04	0.05	0.77	0.31	0.22
S024	0.03	0.43	0.30	0.41	0.18	0.28	0.06	0.03	0.65	0.36	0.38
S025	0.01	0.19	0.23	0.05	0.16	0.25	0.00	0.01	0.22	0.24	0.05
S026	0.02	0.26	0.24	0.11	0.17	0.24	0.01	0.01	0.29	0.24	0.09
S027	0.03	0.35	0.27	0.29	0.21	0.26	0.05	0.03	0.47	0.22	0.26
S028	0.01	0.49	0.33	0.35	0.18	0.34	0.09	0.08	1.09	0.31	0.35
S029	0.04	0.28	0.29	0.21	0.24	0.35	0.16	0.09	1.54	0.64	0.24
S030	0.02	0.31	0.23	0.29	0.19	0.24	0.04	0.02	0.52	0.29	0.22
S031	0.02	0.46	0.34	0.52	0.24	0.33	0.13	0.05	0.90	0.32	0.39
S032	0.02	0.47	0.31	0.47	0.27	0.31	0.11	0.07	1.30	0.51	0.45
S033	0.01	0.37	0.27	0.26	0.25	0.30	0.09	0.08	1.15	0.43	0.24
S034	0.01	0.28	0.27	0.19	0.29	0.33	0.14	0.10	1.88	0.56	0.21
S035	0.01	0.44	0.32	0.58	0.30	0.32	0.10	0.08	0.98	0.48	0.41
S036	0.01	0.16	0.15	0.07	0.12	0.19	0.01	0.01	0.19	0.17	0.03
S037	0.02	0.27	0.21	0.23	0.21	0.23	0.01	0.02	0.47	0.25	0.16
S038	0.03	0.19	0.16	0.10	0.15	0.18	0.01	0.01	0.27	0.19	0.09
S039	0.02	0.18	0.19	0.08	0.15	0.20	0.01	0.01	0.17	0.16	0.08
S040	0.02	0.26	0.22	0.07	0.19	0.22	0.01	0.02	0.30	0.20	0.15
S041	0.01	0.27	0.23	0.14	0.19	0.23	0.05	0.03	0.76	0.32	0.18
S042	0.01	0.25	0.21	0.22	0.18	0.23	0.02	0.03	0.42	0.18	0.14
S043	0.02	0.41	0.29	0.35	0.17	0.27	0.05	0.04	0.66	0.34	0.27
S044	0.01	0.26	0.23	0.17	0.20	0.23	0.03	0.02	0.36	0.21	0.15
S045	0.00	0.15	0.13	0.12	0.10	0.15	0.01	0.04	0.34	0.16	0.09
S046	0.02	0.31	0.27	0.25	0.20	0.28	0.07	0.03	1.04	0.47	0.21
S047	0.03	0.39	0.26	0.38	0.21	0.23	0.05	0.05	0.63	0.34	0.26
S048	0.01	0.45	0.27	0.32	0.16	0.25	0.05	0.04	0.67	0.31	0.21

code	py166	py167	py168	py169	py170	py171	py172	py173	py174	py175	py176
RT	24.086	24.128	24.516	24.720	24.925	24.967	25.732	25.769	26.293	26.359	26.513
m/z	55	57	83	55	55	57	55	57	55	57	55
famille	MCC	MCC	OTHER	MCC	MCC	MCC	MCC	MCC	MCC	MCC	MCC
S001	0.20	0.27	0.09	0.60	0.59	0.34	1.85	0.18	0.17	0.17	0.22
S002	0.20	0.25	0.08	0.50	0.54	0.32	0.72	0.23	0.14	0.16	0.20
S003	0.16	0.27	0.08	0.37	0.53	0.33	0.86	0.25	0.15	0.18	0.21
S004	0.15	0.27	0.08	0.40	0.54	0.32	1.60	0.25	0.15	0.19	0.26
S005	0.19	0.30	0.07	0.29	0.57	0.37	0.63	0.35	0.15	0.28	0.33
S006	0.21	0.30	0.07	0.29	0.42	0.34	1.01	0.30	0.12	0.27	0.29
S007	0.19	0.25	0.10	0.33	0.61	0.31	1.25	0.20	0.11	0.17	0.20
S008	0.23	0.33	0.11	0.33	0.48	0.34	0.88	0.31	0.13	0.27	0.32
S009	0.19	0.27	0.17	0.37	0.44	0.31	0.60	0.29	0.15	0.20	0.20
S010	0.21	0.27	0.12	0.54	0.55	0.36	1.09	0.21	0.15	0.19	0.25
S011	0.22	0.28	0.13	0.47	0.43	0.34	0.66	0.36	0.15	0.28	0.34
S012	0.20	0.29	0.10	0.42	0.52	0.34	0.86	0.35	0.14	0.22	0.29
S013	0.14	0.20	0.14	0.37	0.41	0.25	0.80	0.14	0.14	0.13	0.16
S014	0.08	0.13	0.17	0.05	0.09	0.11	0.12	0.11	0.06	0.10	0.13
S015	0.12	0.21	0.20	0.09	0.19	0.18	0.24	0.19	0.08	0.18	0.23
S016	0.10	0.17	0.10	0.31	0.30	0.20	0.36	0.09	0.12	0.10	0.13
S017	0.11	0.15	0.13	0.22	0.25	0.15	0.44	0.11	0.12	0.10	0.10
S018	0.10	0.17	0.08	0.12	0.14	0.15	0.16	0.14	0.07	0.12	0.15
S019	0.23	0.27	0.11	0.79	0.74	0.39	1.13	0.15	0.21	0.15	0.22
S020	0.17	0.28	0.16	0.35	0.46	0.30	0.53	0.27	0.20	0.21	0.23
S021	0.18	0.29	0.14	0.35	0.37	0.31	0.56	0.23	0.16	0.22	0.27
S022	0.20	0.29	0.12	0.59	0.46	0.34	1.08	0.27	0.17	0.21	0.29
S023	0.17	0.23	0.13	0.38	0.40	0.27	0.62	0.17	0.13	0.17	0.19
S024	0.22	0.30	0.13	0.42	0.47	0.34	0.60	0.31	0.17	0.23	0.26
S025	0.14	0.26	0.25	0.04	0.18	0.22	0.18	0.23	0.09	0.25	0.31
S026	0.16	0.27	0.16	0.10	0.23	0.25	0.22	0.26	0.10	0.25	0.28
S027	0.20	0.29	0.17	0.31	0.40	0.32	0.41	0.26	0.14	0.20	0.29
S028	0.27	0.34	0.12	0.73	0.71	0.49	0.85	0.30	0.19	0.25	0.29
S029	0.17	0.34	0.10	0.87	0.84	0.47	1.41	0.20	0.26	0.19	0.24
S030	0.17	0.25	0.11	0.28	0.37	0.28	0.41	0.19	0.14	0.17	0.21
S031	0.24	0.34	0.12	0.68	0.53	0.42	0.81	0.28	0.23	0.25	0.27
S032	0.26	0.33	0.16	0.80	0.80	0.45	1.04	0.24	0.25	0.17	0.24
S033	0.24	0.31	0.13	0.61	0.72	0.43	0.75	0.22	0.25	0.20	0.25
S034	0.31	0.32	0.12	1.12	1.01	0.52	1.06	0.19	0.28	0.17	0.22
S035	0.23	0.33	0.12	0.72	0.63	0.42	0.85	0.23	0.23	0.20	0.26
S036	0.10	0.19	0.20	0.05	0.15	0.17	0.12	0.17	0.07	0.19	0.15
S037	0.16	0.22	0.13	0.21	0.32	0.22	0.32	0.19	0.15	0.17	0.19
S038	0.14	0.19	0.25	0.07	0.17	0.16	0.20	0.18	0.08	0.15	0.17
S039	0.12	0.19	0.17	0.05	0.14	0.16	0.14	0.16	0.12	0.17	0.20
S040	0.13	0.22	0.19	0.10	0.23	0.19	0.17	0.17	0.20	0.16	0.23
S041	0.12	0.21	0.11	0.36	0.43	0.26	0.43	0.21	0.17	0.14	0.18
S042	0.15	0.25	0.17	0.22	0.31	0.26	0.28	0.24	0.13	0.21	0.24
S043	0.21	0.28	0.14	0.37	0.43	0.34	0.44	0.35	0.16	0.24	0.30
S044	0.16	0.22	0.15	0.24	0.41	0.25	0.21	0.18	0.22	0.18	0.25
S045	0.10	0.14	0.09	0.20	0.22	0.14	0.19	0.13	0.11	0.09	0.10
S046	0.21	0.31	0.15	0.48	0.58	0.35	0.95	0.23	0.19	0.20	0.23
S047	0.18	0.23	0.21	0.41	0.36	0.26	0.40	0.18	0.15	0.17	0.18
S048	0.19	0.26	0.21	0.38	0.46	0.31	0.31	0.25	0.14	0.19	0.26

code	py177	py178	py179	py180	py181	py182	py183	py184	py185	py186	py187
RT	27.273	27.278	27.957	28.290	28.678	28.699	28.846	29.008	29.124	29.297	29.354
m/z	55	57	57	215	55	57	59	349	351	392	57
famille	MCC	MCC	MCC	TRIT	MCC	MCC	MCC	TRIT	TRIT	TRIT	MCC
S001	0.58	0.90	0.33	0.04	0.10	0.16	0.06	0.11	0.07	0.06	0.07
S002	0.29	0.53	0.31	0.05	0.08	0.14	0.06	0.12	0.09	0.05	0.07
S003	0.37	0.61	0.39	0.07	0.07	0.15	0.06	0.10	0.05	0.07	0.08
S004	0.57	1.02	0.41	0.02	0.13	0.25	0.08	0.06	0.04	0.04	0.10
S005	0.44	0.79	0.42	0.01	0.24	0.61	0.13	0.06	0.09	0.02	0.23
S006	0.41	0.93	0.52	0.01	0.20	0.48	0.17	0.05	0.10	0.02	0.19
S007	0.45	0.78	0.39	0.01	0.10	0.17	0.07	0.07	0.04	0.03	0.07
S008	0.40	0.88	0.50	0.02	0.21	0.55	0.13	0.08	0.07	0.03	0.22
S009	0.31	0.56	0.29	0.01	0.16	0.40	0.10	0.11	0.12	0.03	0.18
S010	0.39	0.69	0.39	0.04	0.10	0.21	0.07	0.12	0.09	0.07	0.09
S011	0.38	0.65	0.44	0.03	0.18	0.44	0.19	0.13	0.24	0.03	0.19
S012	0.38	0.77	0.45	0.03	0.13	0.32	0.10	0.10	0.10	0.04	0.14
S013	0.24	0.41	0.25	0.03	0.09	0.18	0.04	0.10	0.03	0.05	0.12
S014	0.07	0.15	0.13	0.00	0.06	0.14	0.05	0.00	0.00	0.00	0.10
S015	0.17	0.34	0.31	0.00	0.17	0.45	0.06	0.01	0.02	0.01	0.25
S016	0.15	0.23	0.14	0.04	0.05	0.12	0.04	0.10	0.08	0.03	0.07
S017	0.15	0.30	0.17	0.01	0.07	0.16	0.07	0.04	0.05	0.01	0.06
S018	0.13	0.22	0.20	0.01	0.07	0.17	0.05	0.04	0.02	0.01	0.12
S019	0.33	0.44	0.26	0.12	0.07	0.12	0.05	0.21	0.11	0.13	0.06
S020	0.26	0.48	0.40	0.03	0.12	0.30	0.07	0.09	0.12	0.04	0.15
S021	0.24	0.45	0.38	0.03	0.15	0.35	0.09	0.08	0.08	0.03	0.23
S022	0.29	0.56	0.38	0.04	0.13	0.28	0.14	0.10	0.13	0.05	0.12
S023	0.22	0.41	0.31	0.03	0.13	0.29	0.08	0.11	0.09	0.04	0.14
S024	0.24	0.56	0.40	0.03	0.18	0.47	0.11	0.11	0.13	0.03	0.23
S025	0.18	0.34	0.43	0.00	0.18	0.41	0.09	0.00	0.02	0.00	0.34
S026	0.23	0.43	0.48	0.01	0.22	0.54	0.12	0.02	0.10	0.00	0.35
S027	0.24	0.49	0.35	0.02	0.16	0.42	0.10	0.08	0.08	0.02	0.23
S028	0.29	0.52	0.46	0.11	0.13	0.22	0.12	0.23	0.25	0.10	0.13
S029	0.29	0.56	0.45	0.08	0.11	0.19	0.06	0.21	0.09	0.13	0.10
S030	0.21	0.49	0.35	0.01	0.17	0.39	0.12	0.07	0.10	0.02	0.14
S031	0.26	0.49	0.42	0.06	0.14	0.30	0.13	0.17	0.20	0.06	0.13
S032	0.30	0.42	0.28	0.12	0.09	0.18	0.06	0.28	0.16	0.13	0.10
S033	0.25	0.43	0.38	0.08	0.12	0.22	0.06	0.20	0.12	0.09	0.14
S034	0.25	0.43	0.29	0.26	0.07	0.13	0.06	0.29	0.10	0.22	0.08
S035	0.29	0.53	0.38	0.06	0.17	0.37	0.11	0.20	0.20	0.07	0.19
S036	0.12	0.23	0.25	0.00	0.11	0.25	0.06	0.01	0.01	0.00	0.18
S037	0.18	0.43	0.32	0.01	0.18	0.52	0.08	0.05	0.07	0.01	0.19
S038	0.14	0.33	0.30	0.00	0.19	0.49	0.11	0.02	0.01	0.00	0.23
S039	0.12	0.25	0.27	0.00	0.14	0.35	0.06	0.01	0.02	0.00	0.24
S040	0.13	0.24	0.25	0.00	0.13	0.31	0.06	0.03	0.06	0.01	0.22
S041	0.20	0.36	0.29	0.04	0.10	0.22	0.06	0.10	0.07	0.06	0.11
S042	0.20	0.42	0.34	0.01	0.19	0.45	0.11	0.06	0.12	0.02	0.22
S043	0.26	0.55	0.45	0.02	0.19	0.47	0.14	0.09	0.14	0.03	0.20
S044	0.19	0.32	0.25	0.01	0.13	0.33	0.06	0.16	0.07	0.01	0.21
S045	0.11	0.23	0.15	0.01	0.07	0.19	0.05	0.04	0.03	0.01	0.08
S046	0.27	0.55	0.41	0.03	0.15	0.36	0.11	0.12	0.11	0.05	0.16
S047	0.17	0.35	0.27	0.02	0.13	0.27	0.10	0.12	0.14	0.03	0.12
S048	0.19	0.37	0.35	0.04	0.11	0.28	0.09	0.16	0.16	0.05	0.16

code	py188	py189	py190	py191	py192	py193	py194	py195	py196	py197	py198
RT	29.910	30.025	30.093	30.177	30.649	30.754	31.388	32.101	32.216	32.531	33.705
m/z	363	57	163	59	95	381	57	393	393	395	91
famille	TRIT	MCC	TRIT	MCC	TRIT	TRIT	MCC	TRIT	TRIT	TRIT	TRIT
S001	0.10	0.07	0.16	0.16	0.06	0.20	0.03	1.37	0.10	0.12	0.07
S002	0.11	0.05	0.15	0.13	0.04	0.31	0.01	2.06	0.33	0.22	0.30
S003	0.04	0.06	0.09	0.16	0.03	0.18	0.02	1.53	0.33	0.24	0.36
S004	0.05	0.15	0.10	0.21	0.04	0.08	0.05	1.27	0.20	0.16	0.23
S005	0.08	0.41	0.21	0.28	0.02	0.10	0.13	0.90	0.12	0.13	0.28
S006	0.05	0.26	0.22	0.31	0.04	0.07	0.09	0.64	0.06	0.10	0.19
S007	0.06	0.06	0.11	0.19	0.04	0.12	0.02	1.05	0.24	0.08	0.21
S008	0.09	0.32	0.20	0.27	0.06	0.10	0.14	1.30	0.11	0.11	0.30
S009	0.16	0.15	0.33	0.16	0.01	0.22	0.04	0.98	0.21	0.16	0.32
S010	0.14	0.10	0.17	0.16	0.03	0.30	0.04	1.24	0.19	0.20	0.25
S011	0.19	0.28	0.35	0.24	0.02	0.25	0.07	1.48	0.26	0.23	0.27
S012	0.13	0.19	0.16	0.20	0.05	0.18	0.07	1.09	0.28	0.19	0.23
S013	0.08	0.14	0.07	0.11	0.04	0.21	0.05	1.29	0.20	0.16	0.20
S014	0.01	0.13	0.01	0.07	0.01	0.01	0.05	1.04	0.22	0.13	0.25
S015	0.02	0.33	0.07	0.14	0.02	0.02	0.12	0.16	0.04	0.02	0.13
S016	0.08	0.05	0.14	0.06	0.02	0.23	0.02	0.52	0.17	0.10	0.08
S017	0.04	0.12	0.14	0.11	0.02	0.06	0.03	0.71	0.17	0.11	0.07
S018	0.04	0.16	0.04	0.08	0.01	0.10	0.07	0.55	0.11	0.06	0.11
S019	0.18	0.06	0.15	0.09	0.04	0.48	0.03	1.59	0.30	0.19	0.16
S020	0.07	0.15	0.22	0.17	0.03	0.18	0.05	2.30	0.43	0.28	0.25
S021	0.10	0.28	0.19	0.14	0.03	0.18	0.12	0.96	0.26	0.16	0.21
S022	0.11	0.20	0.17	0.17	0.05	0.15	0.05	1.16	0.13	0.15	0.18
S023	0.11	0.14	0.14	0.12	0.04	0.24	0.05	1.42	0.20	0.18	0.21
S024	0.17	0.28	0.27	0.18	0.01	0.19	0.11	1.58	0.19	0.21	0.27
S025	0.00	0.33	0.02	0.13	0.01	0.01	0.11	0.81	0.19	0.12	0.25
S026	0.01	0.36	0.09	0.17	0.02	0.02	0.14	0.14	0.04	0.03	0.15
S027	0.11	0.37	0.16	0.15	0.02	0.19	0.11	0.38	0.05	0.06	0.08
S028	0.22	0.12	0.26	0.14	0.04	0.54	0.03	0.88	0.11	0.14	0.05
S029	0.17	0.11	0.14	0.12	0.08	0.45	0.03	2.42	0.45	0.30	0.14
S030	0.07	0.23	0.16	0.15	0.04	0.14	0.03	2.37	0.53	0.28	0.30
S031	0.23	0.18	0.26	0.16	0.04	0.32	0.03	1.50	0.29	0.22	0.37
S032	0.34	0.11	0.25	0.09	0.04	0.73	0.04	2.27	0.43	0.32	0.39
S033	0.19	0.12	0.20	0.11	0.04	0.49	0.02	2.89	0.54	0.45	0.34
S034	0.20	0.06	0.15	0.09	0.04	0.50	0.02	3.38	0.67	0.50	0.40
S035	0.21	0.24	0.37	0.15	0.05	0.37	0.04	3.44	0.75	0.48	0.38
S036	0.01	0.18	0.01	0.09	0.03	0.02	0.06	2.49	0.52	0.39	0.48
S037	0.04	0.27	0.23	0.15	0.03	0.05	0.07	0.41	0.12	0.07	0.26
S038	0.01	0.38	0.04	0.15	0.02	0.01	0.11	0.36	0.07	0.05	0.14
S039	0.01	0.28	0.07	0.10	0.02	0.04	0.09	0.18	0.04	0.03	0.10
S040	0.03	0.22	0.18	0.10	0.01	0.07	0.06	0.10	0.02	0.05	0.06
S041	0.07	0.14	0.16	0.11	0.04	0.15	0.04	0.63	0.10	0.10	0.05
S042	0.07	0.23	0.25	0.14	0.03	0.11	0.07	1.19	0.14	0.15	0.11
S043	0.13	0.34	0.22	0.20	0.05	0.19	0.07	0.79	0.18	0.11	0.12
S044	0.13	0.22	0.18	0.11	0.03	0.29	0.05	0.88	0.18	0.20	0.18
S045	0.04	0.10	0.09	0.08	0.02	0.04	0.03	0.46	0.06	0.19	0.13
S046	0.13	0.19	0.24	0.17	0.05	0.17	0.04	1.01	0.24	0.12	0.16
S047	0.18	0.13	0.31	0.12	0.02	0.20	0.04	1.63	0.34	0.17	0.22
S048	0.21	0.19	0.22	0.12	0.03	0.39	0.06	1.53	0.37	0.20	0.32

Annexe 5 : Base de données des résultats obtenus sur les échantillons de sol du mont Beuvray échantillonnés en 2022

échantillon	essence	X (Lambert 93)	Y (Lambert 93)	altitude (m)	pente (%)	hauteur litière (cm)
S001	hêtre mélangé	777559.4	6648804.0	494	59	1
S002	hêtre mélangé	779068.8	6648907.2	595	24	1.5
S003	hêtre mélangé	778353.9	6648393.6	622	51	3
S004	hêtre mélangé	779028.0	6647736.9	798	30	2
S005	hêtre mélangé	779776.2	6647810.3	664	38	6
S006	hêtre mélangé	778437.9	6647205.5	786	16	4.5
S007	hêtre mélangé	778330.4	6646802.4	647	37	5.5
S008	hêtre mélangé	778785.8	6646450.1	740	11	4.5
S009	hêtre mélangé	779909.3	6646490.8	528	39	3
S010	hêtre mélangé	777648.1	6645975.9	510	39	4
S011	hêtre mélangé	778403.2	6645970.9	595	45	5.5
S012	hêtre mélangé	777864.1	6645427.1	575	36	1.5
S013	épicéa	777519.7	6648311.4	476	49	5
S014	épicéa	779274.3	6645814.6	536	19	4.5
S015	épicéa	778418.6	6647894.9	781	16	1
S016	épicéa	777658.1	6647683.1	515	51	0
S017	épicéa	778064.5	6647142.9	732	27	3.5
S018	épicéa	780174.7	6648102.4	542	16	5
S019	épicéa	779805.7	6647108.9	596	32	3
S020	épicéa	778176.2	6647566.0	657	54	3
S021	épicéa	778235.9	6647760.4	736	31	4
S022	épicéa	779351.0	6647208.7	700	38	5.5
S023	épicéa	777790.1	6645751.0	598	40	5
S024	épicéa	777884.4	6645786.9	624	22	3
S025	Douglas	778906.8	6648232.5	741	13	1.5
S026	Douglas	778574.7	6647606.9	761	25	2.5
S027	Douglas	779249.3	6647420.8	715	52	2
S028	Douglas	779844.8	6647399.9	594	29	2
S029	Douglas	777363.1	6646903.3	521	35	2
S030	Douglas	778194.5	6647102.2	752	22	2.5
S031	Douglas	779481.4	6646787.9	651	28	1.5
S032	Douglas	777188.8	6646370.0	478	40	1.5
S033	Douglas	777735.9	6646529.5	586	45	2
S034	Douglas	778036.4	6646187.5	553	55	1.5
S035	Douglas	777396.1	6645673.5	480	51	1
S036	Douglas	778689.4	6645361.3	488	24	1.5
S037	sapin pectiné	778738.9	6648457.1	718	46	3.5
S038	sapin pectiné	779072.6	6648441.0	741	13	3.5
S039	sapin pectiné	778725.1	6648034.5	759	22	3.5
S040	sapin pectiné	779103.3	6647984.7	739	28	2.5
S041	sapin pectiné	778246.3	6647377.4	715	58	1.5
S042	sapin pectiné	779140.3	6647148.9	732	29	2
S043	sapin pectiné	779349.9	6646964.9	680	29	2.5
S044	sapin pectiné	778029.6	6646446.4	548	46	2.5
S045	sapin pectiné	778551.8	6646529.8	627	62	0.5
S046	sapin pectiné	777838.5	6645905.4	592	43	2
S047	sapin pectiné	778118.1	6645874.1	624	35	4
S048	sapin pectiné	778154.4	6645707.2	583	43	2.5

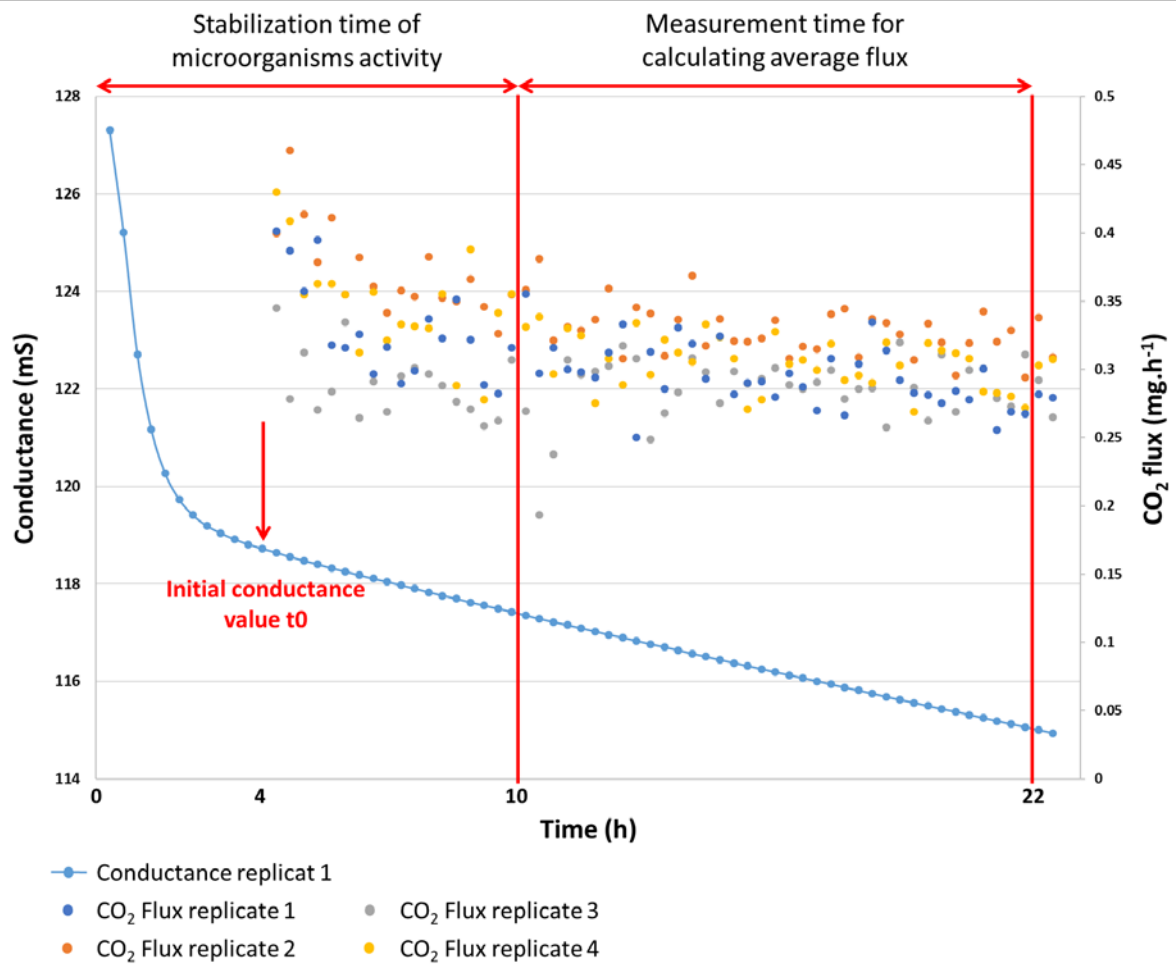
échantillon	teneur en pierre (%)	Da	argile (%)	limon (%)	sable (%)	pH	SOC (%)	NT (%)	C/N
S001	0.531	0.82	34.7	39.4	25.9	4.5	18.41	0.91	20.23
S002	0.454	0.73	27.1	30.3	42.6	4.5	11.49	0.55	21.07
S003	0.478	1.04	23.6	33.9	42.5	4.4	7.80	0.47	16.63
S004	0.703	1.15	30.8	33.6	35.6	4.0	17.57	0.99	17.67
S005	0.655	1.09	28.2	34.5	37.3	4.2	14.46	0.89	16.31
S006	0.702	0.94	32.8	34	33.2	3.7	20.91	1.21	17.28
S007	0.766	1.46	28.6	37.5	33.9	4.1	25.45	1.15	22.05
S008	0.652	1.08	28.1	33.2	38.7	3.8	17.61	1.06	16.67
S009	0.698	1.16	28.3	35.8	35.9	4.4	16.64	0.89	18.75
S010	0.726	1.22	25.8	37	37.2	4.2	13.30	0.64	20.83
S011	0.452	0.73	25.1	35.6	39.3	4.3	15.10	0.80	18.87
S012	0.736	1.37	18.4	27.9	53.7	4.2	11.66	0.65	17.88
S013	0.697	1.01	27.5	35.3	37.2	4.3	14.61	0.67	21.83
S014	0.459	0.79	20.5	39.2	40.3	5.1	6.94	0.48	14.61
S015	0.6	0.75	23.8	32.8	43.4	4.0	13.37	0.85	15.70
S016	0.679	1.00	23.9	31.9	44.2	5.0	7.92	0.42	18.79
S017	0.813	1.31	23.4	36.8	39.8	3.8	20.16	0.85	23.61
S018	0.231	0.83	19.9	39.8	40.3	5.0	5.36	0.37	14.47
S019	0.654	0.96	30.4	35.4	34.2	4.3	11.30	0.47	23.99
S020	0.64	1.09	24.8	30.1	45.1	4.1	9.82	0.49	20.04
S021	0.662	1.11	24.6	29.5	45.9	4.2	9.52	0.52	18.37
S022	0.562	0.91	37.2	38.3	24.5	4.0	17.63	0.78	22.55
S023	0.636	1.56	30.8	35.1	34.1	4.1	13.71	0.65	21.13
S024	0.781	0.80	34	36.4	29.6	4.3	15.57	0.78	20.00
S025	0.586	1.27	21.5	33.2	45.3	4.2	8.14	0.57	14.38
S026	0.503	1.25	31.7	38.2	30.1	4.0	10.66	0.67	15.98
S027	0.478	0.90	32.6	36.3	31.1	4.1	14.65	0.80	18.37
S028	0.351	0.67	28.9	38.1	33	4.4	9.68	0.44	22.01
S029	0.787	1.32	26.7	40.1	33.2	4.0	12.62	0.50	25.18
S030	0.635	1.38	32.4	41.3	26.3	3.9	16.32	0.86	19.05
S031	0.568	0.91	35.7	47.1	17.2	4.4	15.46	0.71	21.79
S032	0.687	1.67	24.1	43	32.9	4.3	9.01	0.39	23.35
S033	0.731	1.29	25.1	38.2	36.7	4.4	9.33	0.44	21.40
S034	0.648	1.26	26.2	28.2	45.6	4.6	9.10	0.39	23.60
S035	0.577	1.04	32.4	43.3	24.3	4.3	14.33	0.63	22.86
S036	0.498	1.27	17.4	27.2	55.4	5.1	5.06	0.34	15.06
S037	0.875	1.90	25.9	25	49.1	4.0	13.89	0.75	18.42
S038	0.573	0.98	34.7	34.8	30.5	3.7	23.38	1.37	17.09
S039	0.364	0.99	36	38.7	25.3	3.8	14.34	0.92	15.60
S040	0.556	1.16	32.5	35.5	32	4.2	13.64	0.84	16.21
S041	0.681	1.22	25	30.5	44.5	4.2	9.29	0.52	17.75
S042	0.609	1.06	33.2	40.8	26	4.3	18.02	1.02	17.73
S043	0.634	0.96	29.6	35.1	35.3	3.9	16.56	0.82	20.26
S044	0.733	1.33	33.1	45.1	21.8	4.6	14.38	0.81	17.86
S045	0.856	1.22	36.8	28.9	34.3	4.7	17.89	1.02	17.60
S046	0.801	1.48	30.6	40.4	29	3.9	16.46	0.69	23.74
S047	0.748	0.90	29.9	47.8	22.3	3.8	18.64	0.73	25.40
S048	0.344	0.54	29.4	38.8	31.8	4.3	12.39	0.62	20.07

échantillon	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	stocks Corg (t.ha ⁻¹)	pH_WEOC	WEOC (mg WEOC.g ⁻¹ sol)
S001	-28.04	141.3	4.2	2.83
S002	-28.06	91.1	4.2	2.09
S003	-27.47	84.9	4.1	1.60
S004	-27.56	119.7	3.9	3.31
S005	-27.27	109.2	4.0	2.85
S006	-27.41	116.5	3.6	4.23
S007	-27.53	174.1	3.7	4.05
S008	-27.04	132.3	3.6	3.94
S009	-27.04	116.4	4.1	3.20
S010	-27.53	89.1	4.1	2.41
S011	-26.92	120.8	4.2	2.32
S012	-26.90	84.6	4.1	2.03
S013	-27.60	89.5	3.8	3.07
S014	-26.76	59.6	4.9	1.51
S015	-26.72	80.1	4.0	2.37
S016	-27.18	50.7	4.6	1.27
S017	-27.36	98.6	3.6	3.72
S018	-27.12	68.4	4.9	0.99
S019	-27.36	75.4	4.0	1.62
S020	-26.97	77.1	3.9	1.68
S021	-26.91	71.6	4.1	1.70
S022	-27.42	140.7	3.8	2.47
S023	-26.96	155.8	3.8	2.49
S024	-27.06	54.3	4.0	2.36
S025	-26.66	85.4	4.1	1.53
S026	-26.90	132.5	3.9	2.23
S027	-27.00	138.1	3.9	2.50
S028	-27.24	83.7	4.2	1.32
S029	-27.65	70.9	3.7	2.54
S030	-26.98	164.6	3.7	3.21
S031	-27.24	122.1	4.1	2.27
S032	-27.45	94.3	4.0	1.83
S033	-27.28	64.9	4.1	1.62
S034	-27.68	80.8	4.2	1.16
S035	-27.87	125.9	3.9	2.48
S036	-26.60	64.6	4.9	0.95
S037	-27.26	66.0	3.7	3.25
S038	-27.63	196.5	3.4	5.79
S039	-27.30	179.9	3.6	3.30
S040	-27.65	140.0	3.8	3.31
S041	-27.57	72.2	3.9	2.46
S042	-27.13	149.8	3.9	3.20
S043	-27.07	115.9	3.7	3.14
S044	-27.42	102.3	4.2	2.63
S045	-27.16	62.9	4.3	3.02
S046	-27.73	97.3	3.6	3.73
S047	-27.54	84.5	3.6	3.71
S048	-27.25	88.0	4.0	2.04

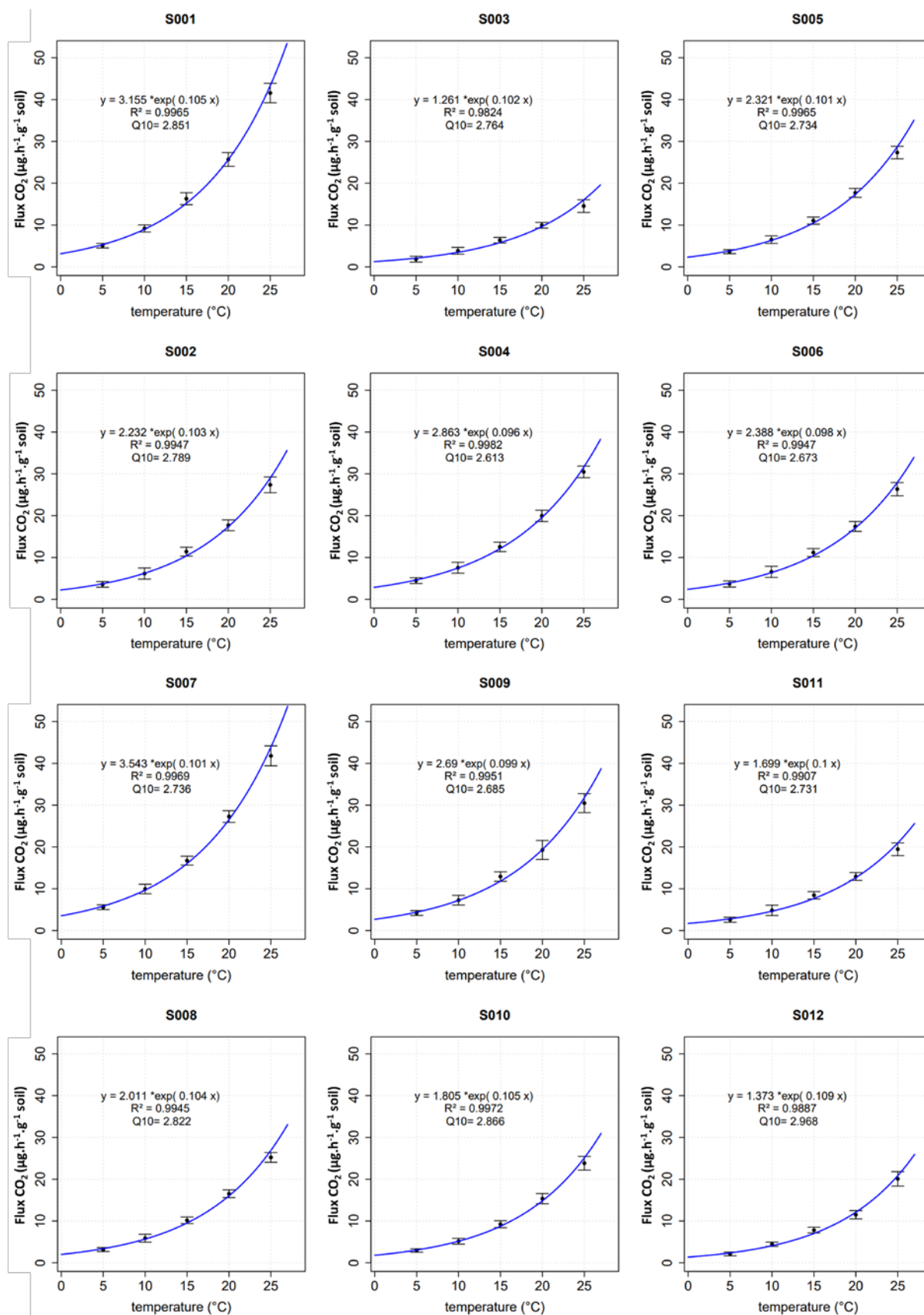
échantillon	ER (mg WEOC.g ⁻¹ sol-C)	SUVA254 (mg.L ⁻¹ .m ⁻¹)	Rs 20 (µg.h ⁻¹ .g ⁻¹ sol)	Q ₁₀	shannon
S001	15.36	1.02	25.69	2.85	4.41
S002	18.20	1.35	17.70	2.79	4.52
S003	20.56	1.32	9.94	2.76	4.47
S004	18.85	1.26	19.95	2.61	4.49
S005	19.69	1.05	17.71	2.73	4.54
S006	20.24	1.66	17.42	2.67	4.49
S007	15.91	1.32	27.28	2.74	4.26
S008	22.36	1.51	16.52	2.82	4.50
S009	19.24	1.03	19.28	2.69	4.48
S010	18.11	1.16	15.33	2.87	4.49
S011	15.37	0.95	12.94	2.73	4.56
S012	17.38	1.18	11.50	2.97	4.50
S013	21.02	1.81	15.52	2.69	4.39
S014	21.79	1.51	12.28	2.61	4.30
S015	17.72	1.25	15.40	2.52	4.33
S016	15.98	1.13	12.85	2.53	4.36
S017	18.46	2.14	14.11	2.56	4.18
S018	18.54	1.17	7.38	2.59	4.32
S019	14.35	1.52	9.92	2.75	4.54
S020	17.08	1.69	9.69	2.71	4.50
S021	17.83	1.49	11.37	2.67	4.48
S022	14.03	1.48	14.71	2.68	4.50
S023	18.13	1.77	15.27	2.85	4.43
S024	15.15	1.28	19.38	2.65	4.53
S025	18.76	1.45	7.37	2.59	4.35
S026	20.96	1.66	10.66	2.49	4.41
S027	17.04	1.27	14.33	2.59	4.44
S028	13.63	1.18	10.87	2.54	4.58
S029	20.12	1.84	14.05	2.62	4.50
S030	19.67	1.69	14.70	2.69	4.41
S031	14.68	1.13	15.41	2.66	4.56
S032	20.34	1.64	9.02	2.69	4.55
S033	17.40	1.51	9.48	2.62	4.55
S034	12.71	1.28	7.01	2.66	4.56
S035	17.28	1.34	13.71	2.52	4.55
S036	18.70	1.79	6.90	2.48	4.34
S037	23.38	1.97	15.39	2.33	4.36
S038	24.75	1.47	23.65	2.51	4.23
S039	23.01	1.38	16.10	2.46	4.29
S040	24.29	1.26	20.85	2.54	4.32
S041	26.48	1.64	12.68	2.54	4.45
S042	17.76	1.17	21.84	2.68	4.39
S043	18.96	1.51	19.29	2.70	4.44
S044	18.29	1.01	21.95	2.51	4.41
S045	16.87	0.81	32.35	2.63	4.27
S046	22.65	1.65	19.04	2.63	4.43
S047	19.90	1.78	21.57	2.66	4.35
S048	16.47	1.44	15.70	2.52	4.48

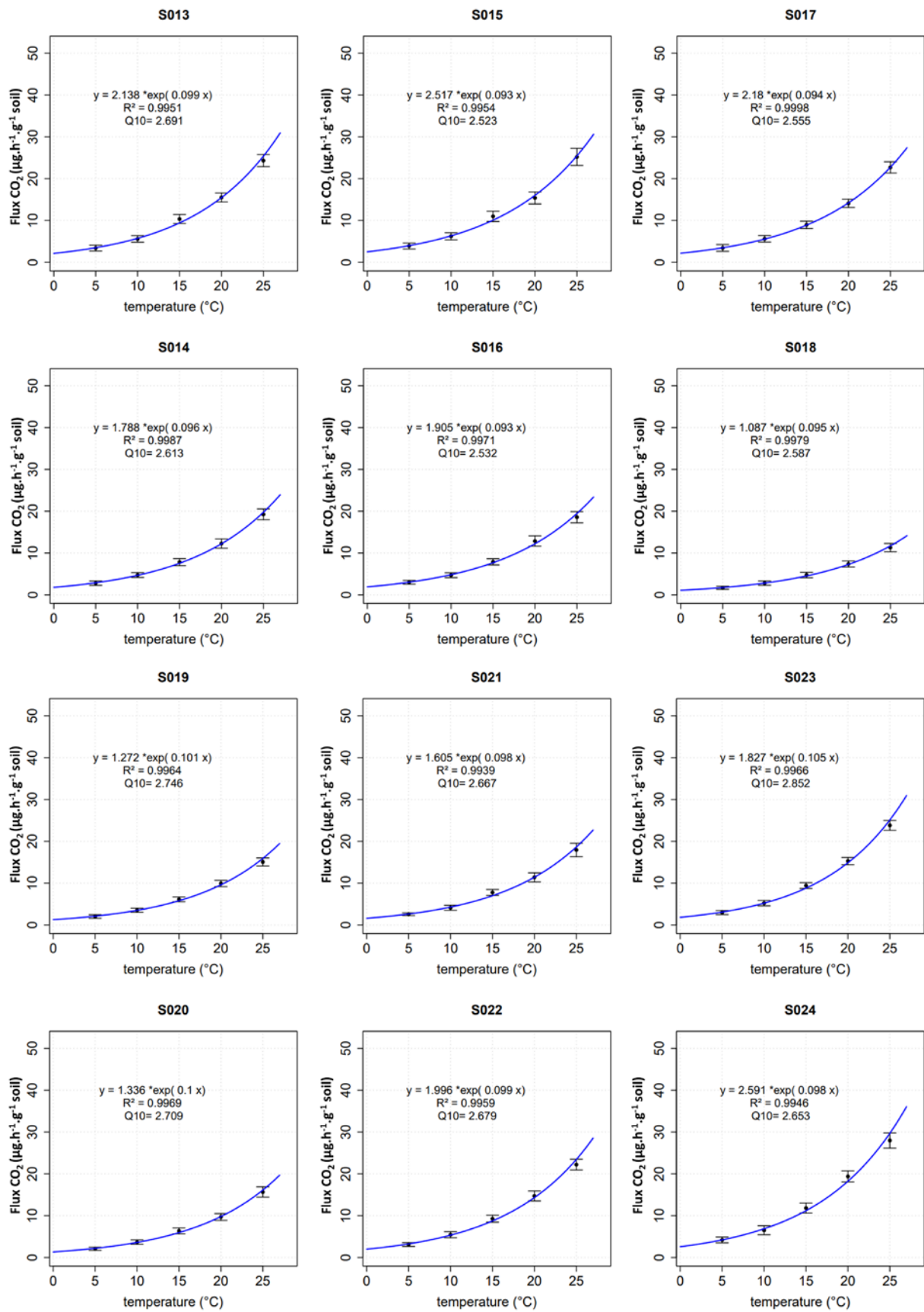
échantillon	Q _{10_BG}	Q _{10_CB}	Q _{10_LAP}	Q _{10_PHO}	EEA_BG_15°C (mmol.min ⁻¹ .g ⁻¹ sol)	EEA_CB_15°C (mmol.min ⁻¹ .g ⁻¹ sol)	EEA_LAP_15°C (mmol.min ⁻¹ .g ⁻¹ sol)	EEA_PHO_15°C (mmol.min ⁻¹ .g ⁻¹ sol)
S001	1.42	1.53	1.57	1.28	1.48	0.45	7.04	4.17
S002	1.22	1.36	1.47	1.27	2.22	0.75	6.27	4.70
S003	1.33	1.16	1.38	1.40	0.85	0.22	2.65	1.06
S004	1.46	1.49	1.60	1.37	2.91	0.85	6.74	2.98
S005	1.26	1.40	1.56	1.27	1.90	0.38	5.73	2.22
S006	1.20	1.50	1.72	1.27	6.10	1.30	5.96	4.19
S007	1.39	1.86	1.73	1.36	6.14	1.20	2.05	5.16
S008	1.36	1.54	1.70	1.25	2.82	0.98	3.77	3.79
S009	1.31	1.36	1.59	1.41	2.51	0.73	8.92	4.05
S010	1.33	1.50	1.67	1.23	4.67	1.19	4.87	6.56
S011	1.32	1.68	1.55	1.18	4.47	0.93	7.44	4.80
S012	1.38	1.57	1.61	1.32	1.69	0.45	4.72	2.17
S013	1.43	1.54	1.69	1.38	4.75	1.08	3.43	4.27
S014	1.51	1.57	1.63	1.28	1.57	0.31	8.29	1.86
S015	1.57	1.52	1.69	1.23	6.95	1.52	12.88	5.69
S016	1.35	1.30	1.52	1.19	1.90	0.32	7.04	2.89
S017	1.48	1.46	1.73	1.44	5.43	1.03	3.71	4.30
S018	1.49	1.52	1.66	1.39	1.92	0.51	6.19	2.67
S019	1.44	1.41	1.59	1.34	3.53	1.15	7.58	6.68
S020	1.52	1.38	1.51	1.24	4.13	1.08	4.45	2.63
S021	1.43	1.39	1.48	1.28	1.72	0.42	3.20	1.72
S022	1.36	1.50	1.54	1.35	5.68	1.36	5.14	4.90
S023	1.43	1.48	1.67	1.40	6.83	1.85	5.63	4.97
S024	1.48	1.59	1.71	1.39	3.88	1.28	5.55	4.61
S025	1.73	1.32	1.59	1.35	1.44	0.38	3.38	1.03
S026	1.49	1.45	1.88	1.30	1.50	0.45	3.16	1.70
S027	1.41	1.28	1.68	1.35	1.41	0.50	5.52	2.84
S028	1.71	1.72	1.57	1.37	2.39	0.68	5.94	2.89
S029	1.66	1.67	1.68	1.41	2.92	0.60	2.59	2.31
S030	1.41	1.33	1.92	1.42	3.97	0.92	3.33	3.42
S031	1.51	1.52	1.58	1.38	3.12	0.85	7.77	5.92
S032	1.49	1.33	1.54	1.40	5.74	1.01	4.78	3.80
S033	1.44	1.02	1.47	1.46	3.79	1.31	8.55	4.11
S034	1.37	1.06	1.40	1.38	2.80	1.07	6.84	2.56
S035	1.42	1.09	1.53	1.30	1.85	0.85	5.01	5.17
S036	1.41	1.11	1.53	1.50	2.86	0.72	7.31	2.07
S037	1.39	1.12	1.63	1.37	10.58	2.22	7.57	5.04
S038	1.40	0.99	2.15	1.34	2.35	0.77	1.48	4.75
S039	1.49	1.13	1.69	1.28	7.41	1.86	7.28	5.70
S040	1.47	1.16	1.94	1.26	5.44	1.90	6.05	4.03
S041	1.33	0.98	1.59	1.42	3.65	1.19	5.56	3.62
S042	1.24	0.99	1.70	1.33	7.53	1.20	7.04	8.99
S043	1.47	1.19	1.57	1.31	8.75	2.32	5.43	9.14
S044	1.50	1.08	1.65	1.46	1.32	0.52	7.65	4.45
S045	1.35	1.21	1.64	1.45	3.45	0.78	9.36	4.17
S046	1.45	1.19	1.74	1.37	5.01	1.55	5.35	4.64
S047	1.41	1.40	1.40	1.29	8.54	2.22	11.51	9.40
S048	1.54	1.13	1.69	1.56	4.34	1.68	4.42	6.78

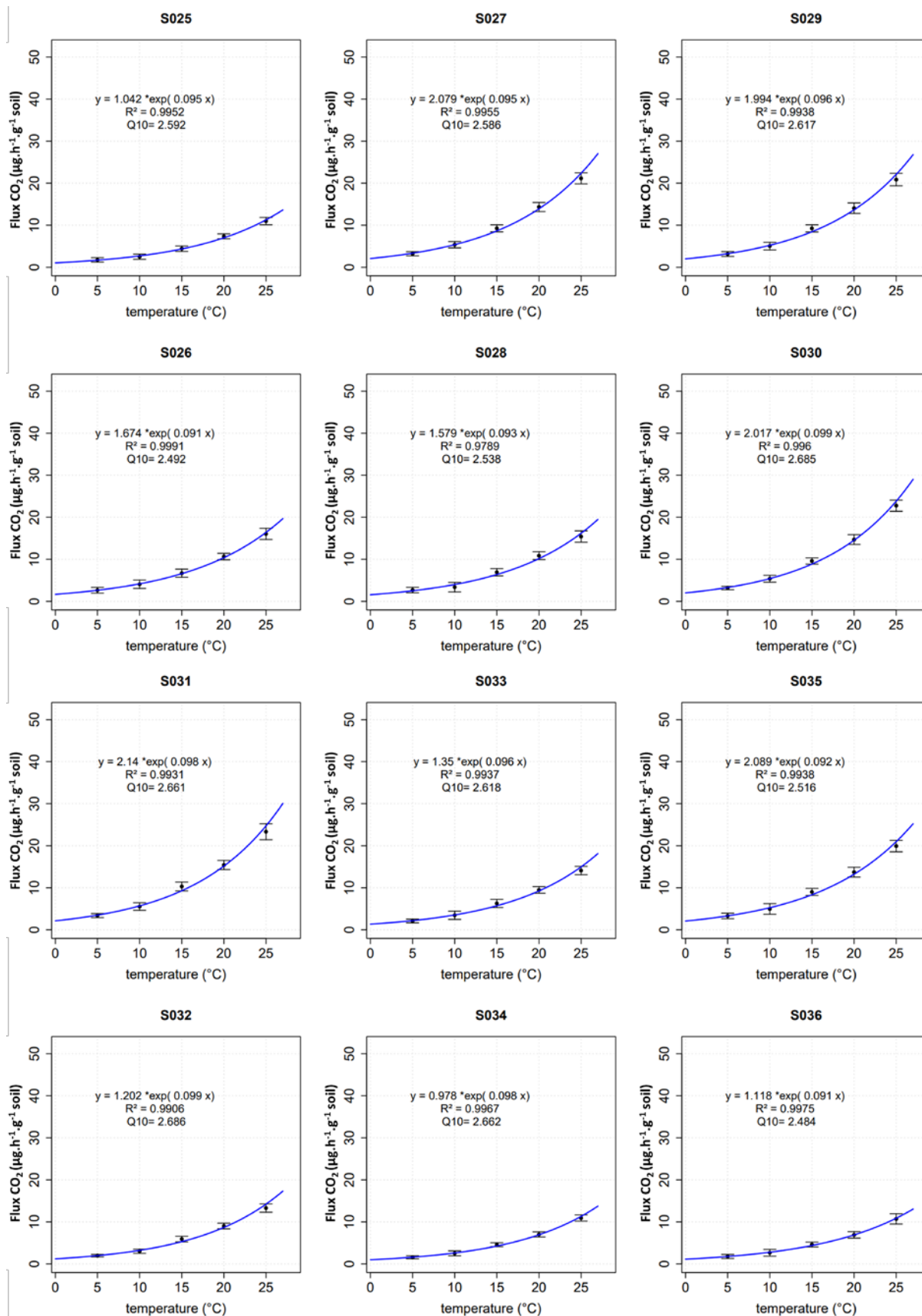
Annexe 6 : Schéma explicatif des différentes phases de mesures pour le traitement des données de flux de CO₂ obtenues avec le Respicond X

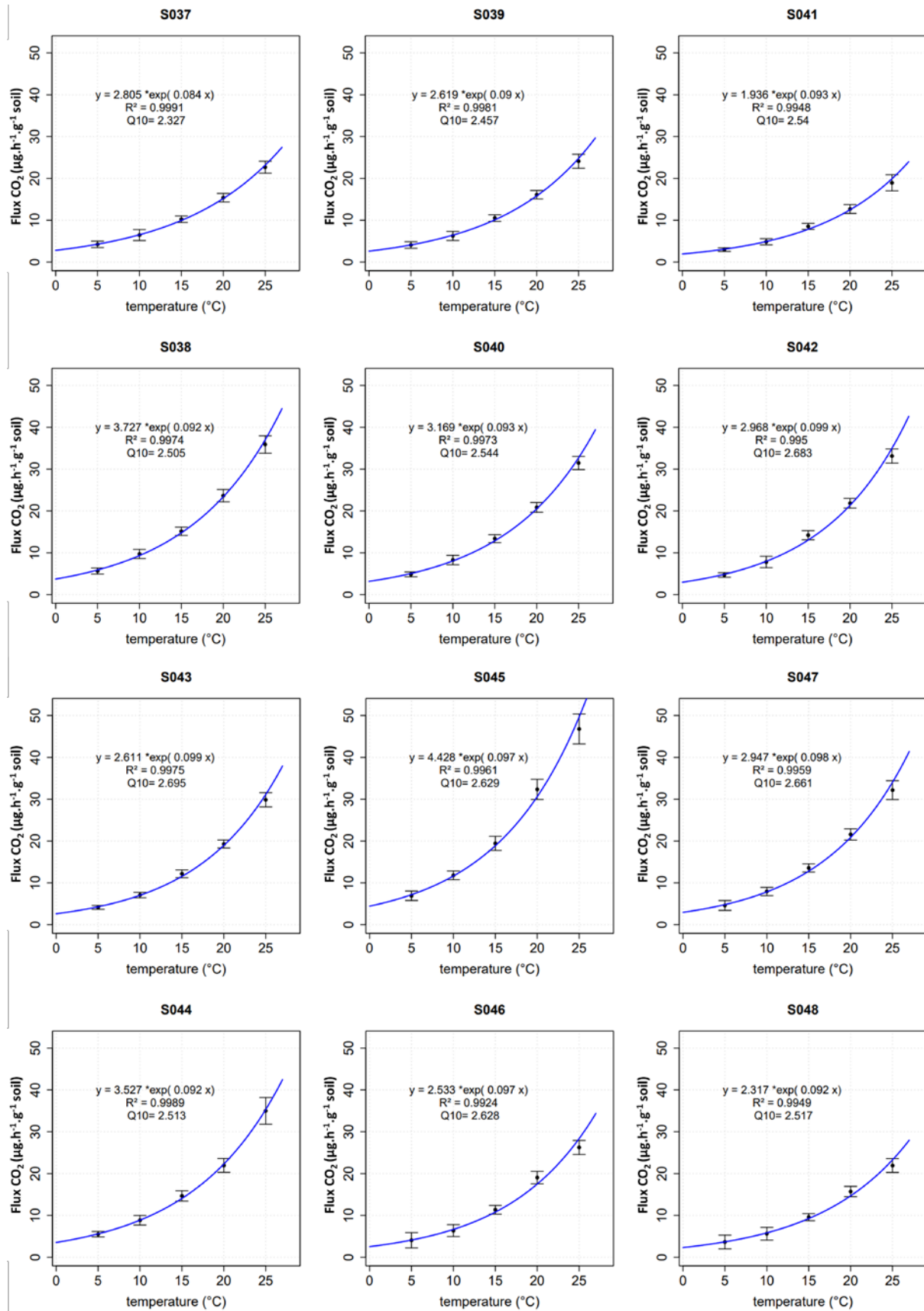


Annexe 7 : Évolution du flux de CO₂ en fonction de l'augmentation de la température

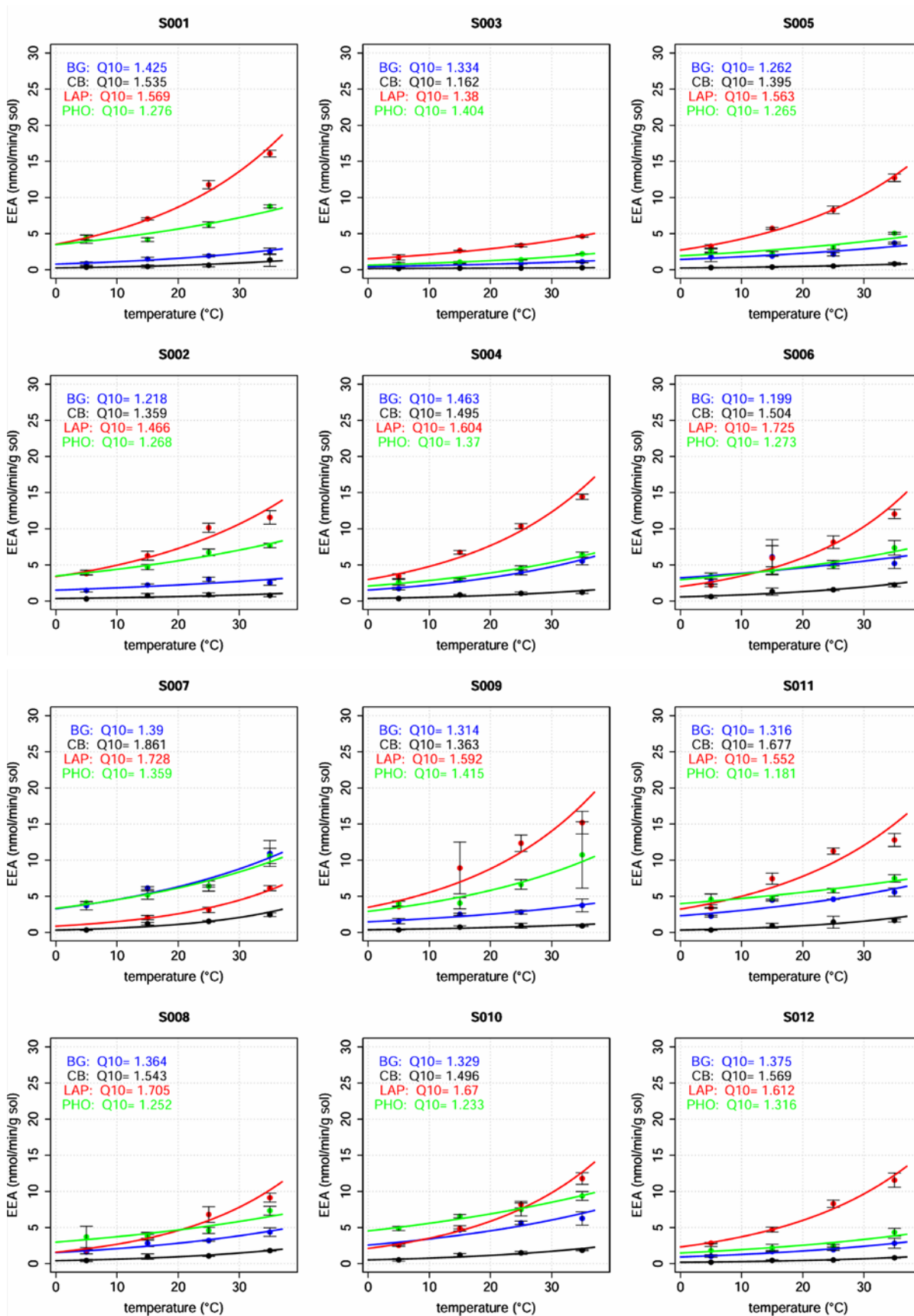


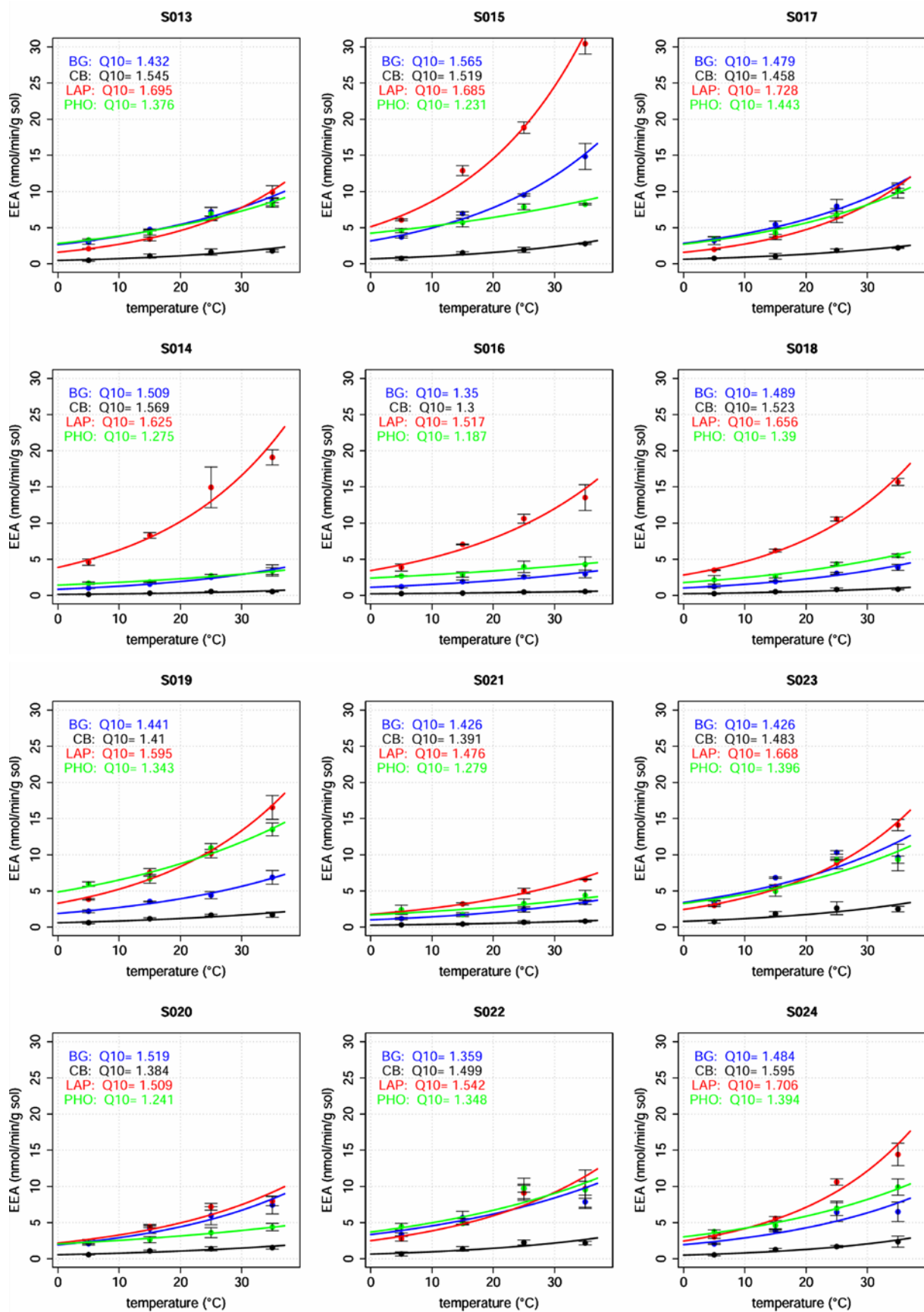


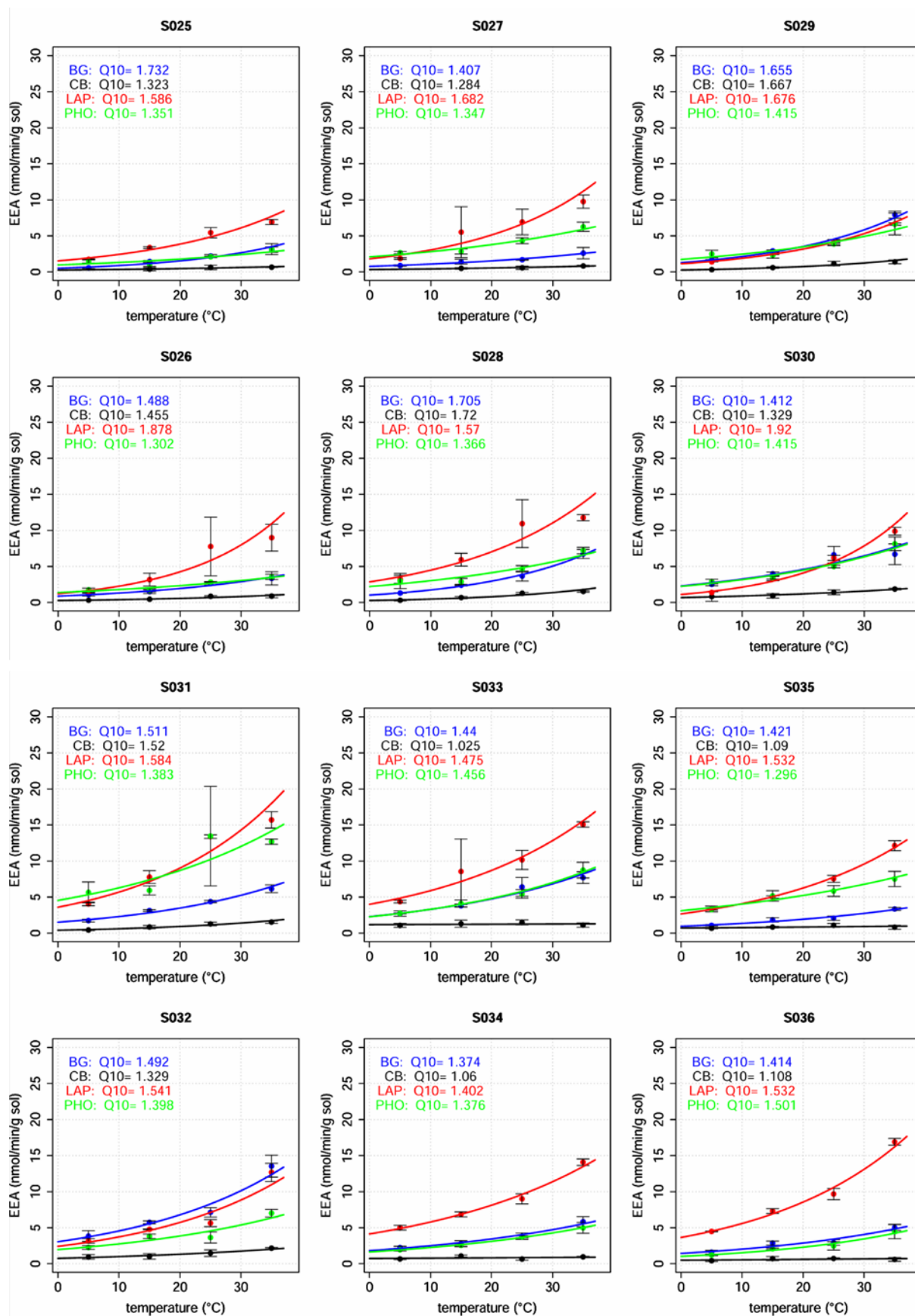


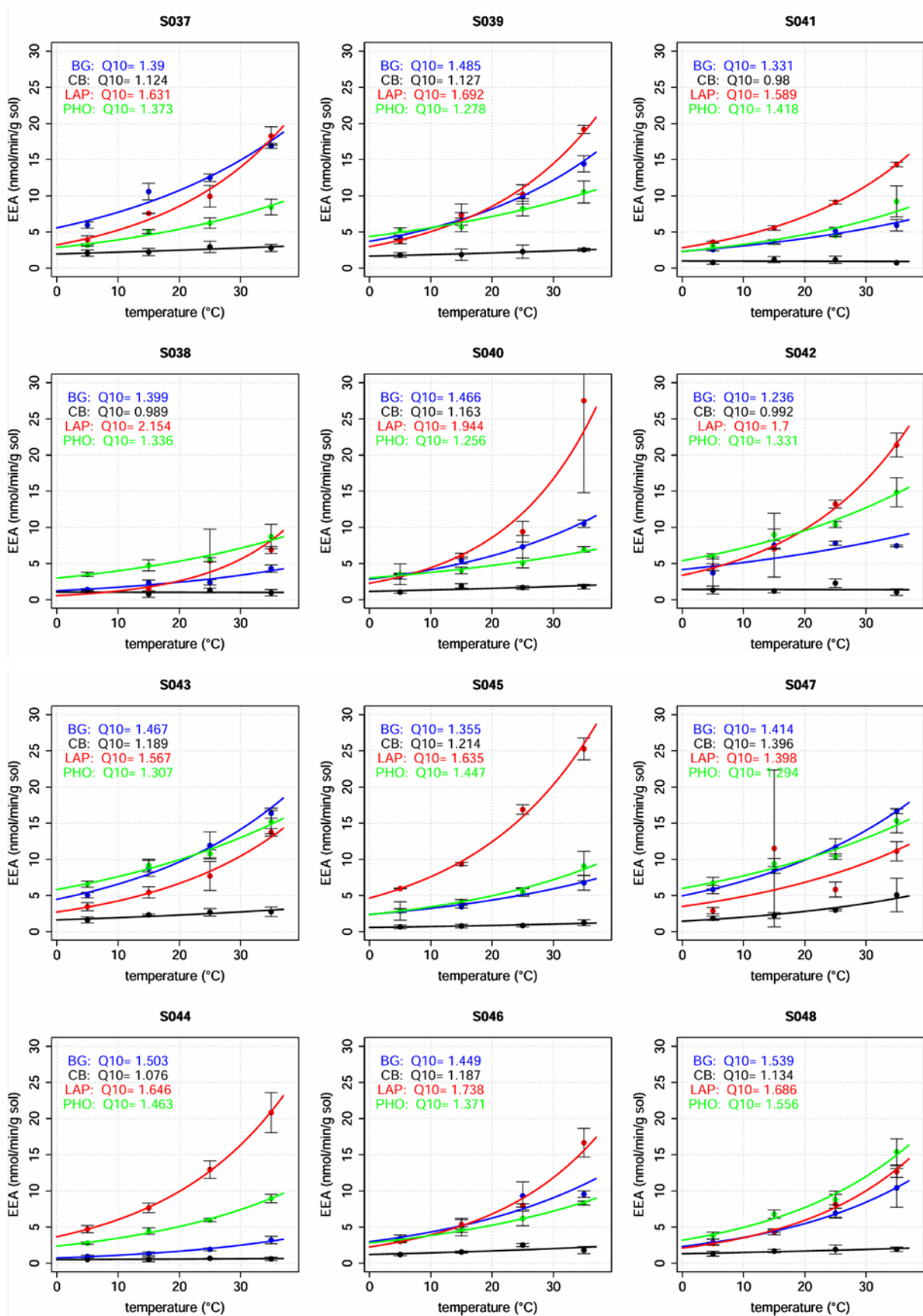


Annexe 8 : Évolution de l'activité enzymatique extracellulaire (4 enzymes) en fonction de l'augmentation de la température









Annexe 9 : Base de données des résultats obtenus sur les échantillons de sol du mont Beuvray échantillonnés en 2023

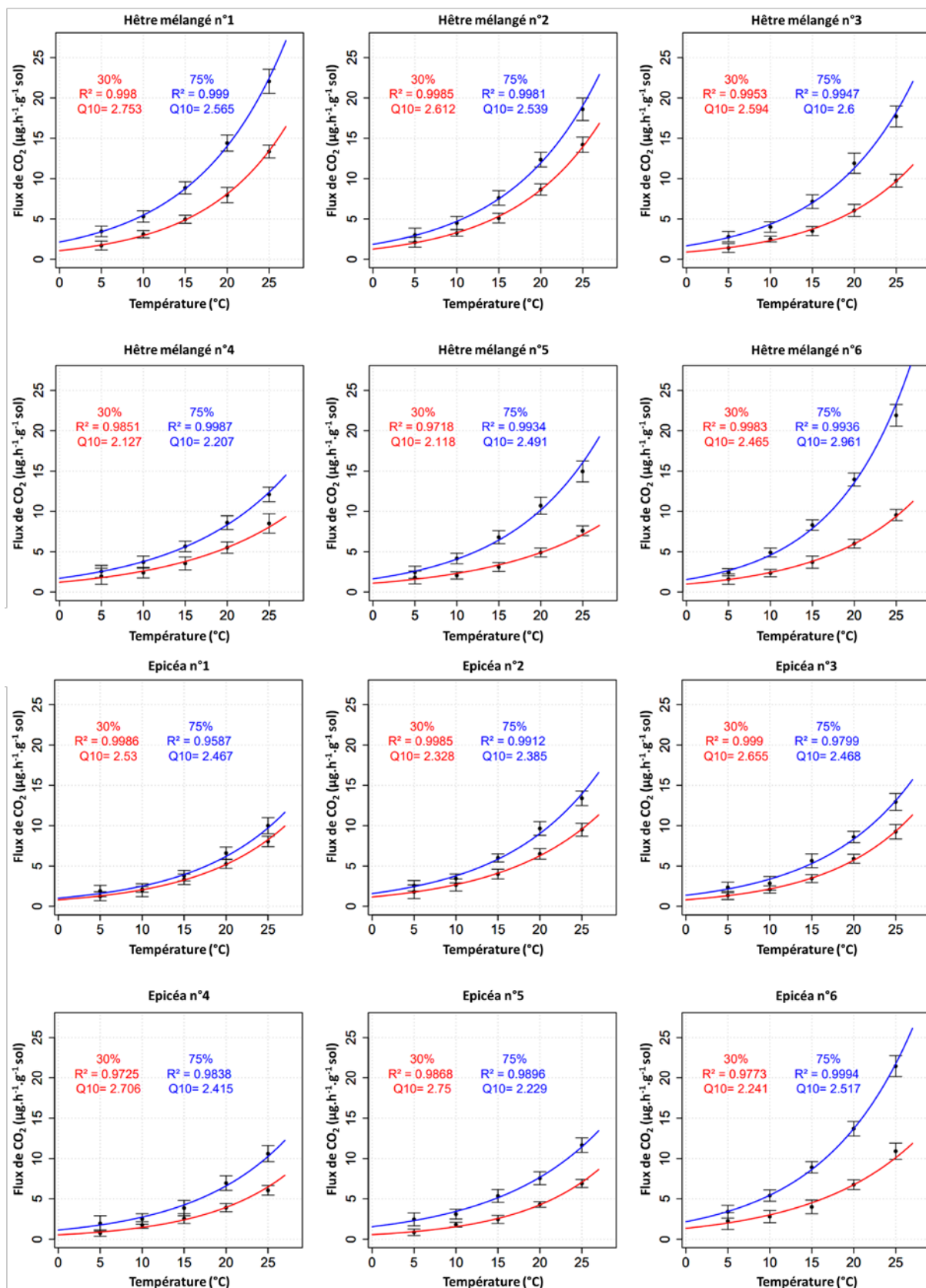
échantillon	essence	SOC (%)	Rs20 30% WHC ($\mu\text{g}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$ sol)	Rs20 60% WHC ($\mu\text{g}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$ sol)	Rs20 75% WHC ($\mu\text{g}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$ sol)
S001	hêtre mélangé	16.72	7.95	NA	14.4
S002	hêtre mélangé	8.98	5.5	NA	8.6
S005	hêtre mélangé	15.53	8.65	NA	12.35
S006	hêtre mélangé	14.59	4.9	NA	10.7
S008	hêtre mélangé	18.42	6.05	11.1	11.9
S009	hêtre mélangé	20.4	6	13.3	13.95
S013	épicéa	10.27	5.25	NA	6.6
S015	épicéa	11.78	3.9	NA	6.95
S016	épicéa	9.05	6.5	NA	9.65
S017	épicéa	13.22	4.3	7.4	7.55
S022	épicéa	14.53	5.9	9.05	8.6
S024	épicéa	20.99	6.75	NA	13.7
S025	Douglas	9.53	3.15	NA	5.85
S027	Douglas	13.59	5.15	8.45	8.2
S030	Douglas	12.85	4.55	8.05	8.5
S031	Douglas	13.5	4.7	NA	7.3
S034	Douglas	4.09	3.8	NA	4.75
S035	Douglas	9.49	4.55	NA	5.85
S038	sapin pectiné	14.72	10.35	13.05	14
S039	sapin pectiné	8.34	3.6	NA	6.7
S043	sapin pectiné	17.3	6.75	NA	13.3
S044	sapin pectiné	11.76	7.7	NA	12.05
S045	sapin pectiné	15.7	8.35	12.9	13.4
S046	sapin pectiné	13.74	6.55	NA	10.7

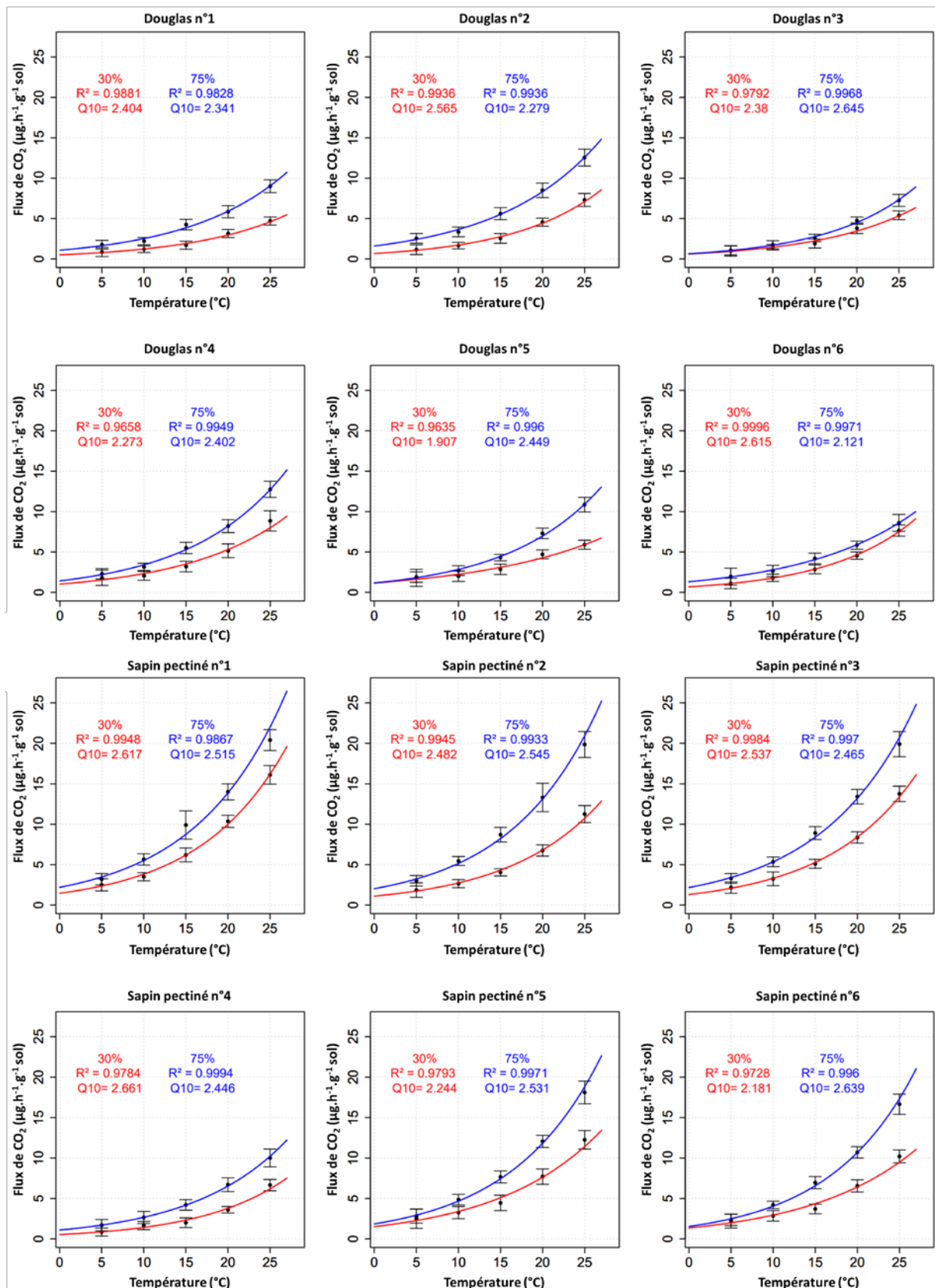
Annexe 10 : Evolution du paramètre Q₁₀ avec l'augmentation de la teneur en eau

échantillon	essence	Q10 30% WHC	Q10 60% WHC	Q10 75% WHC
S001	hêtre mélangé	2.753	NA	2.565
S002	hêtre mélangé	2.127	NA	2.207
S005	hêtre mélangé	2.612	NA	2.539
S006	hêtre mélangé	2.118	NA	2.491
S008	hêtre mélangé	2.594	2.704	2.600
S009	hêtre mélangé	2.465	2.699	2.961
S013	épicéa	2.530	NA	2.467
S015	épicéa	2.706	NA	2.415
S016	épicéa	2.328	NA	2.385
S017	épicéa	2.750	2.500	2.229
S022	épicéa	2.655	2.590	2.468
S024	épicéa	2.241	NA	2.517
S025	Douglas	2.404	NA	2.341
S027	Douglas	2.273	2.439	2.402
S030	Douglas	2.565	2.479	2.279
S031	Douglas	1.907	NA	2.449
S034	Douglas	2.380	NA	2.645
S035	Douglas	2.615	NA	2.121
S038	sapin pectiné	2.617	2.504	2.515
S039	sapin pectiné	2.661	NA	2.446
S043	sapin pectiné	2.482	NA	2.545
S044	sapin pectiné	2.244	NA	2.531
S045	sapin pectiné	2.537	2.549	2.465
S046	sapin pectiné	2.181	NA	2.639

(le vert indique la plus faible valeur de l'échantillon et le rouge la plus élevée)

Annexe 11 : Evolution du flux de CO₂ en fonction de la température pour des incubations à 30 % et 75 % de la capacité au champ





Annexe 12 : Données forestières issues des acquisitions LIDAR du site d'étude situé dans le parc national de forêts

emplacement LIDAR	X (Lambert 93)	Y (Lambert 93)	densité (tiges.ha ⁻¹)	diamètre du tronc à hauteur de poitrine (DBH - cm)	surface terrière (m ² .ha ⁻¹)	surface de taillis (m ² .ha ⁻¹)
R11	831465.5	6745193.0	422.2	24.8	31.3	1 288
R12	831576.9	6745086.7	488.9	23.7	31.9	2 006
R13	831688.2	6744980.4	600	19.3	25.8	1 237
GC1	831290.6	6745016.8	444.4	28	34	5 465
GC2	831401.5	6744911.5	500	24.4	27.4	3 580
GC3	831512.4	6744806.3	344.4	31.2	33	4 809

Annexe 13 : Base de données des résultats obtenus sur les échantillons de sol du site d'étude situé dans le parc national de forêts

échantillon	gestion	profondeur (cm)	X (Lambert 93)	Y (Lambert 93)	teneur en pierre (%)
S001	UF	0-5	831333.5	6745245.8	20.6
S002	UF	5-10	831333.5	6745245.8	65.5
S003	UF	0-5	831445.0	6745359.9	1.8
S004	UF	5-10	831445.0	6745359.9	72.9
S005	UF	0-5	831426.7	6745257.3	29.0
S006	UF	5-10	831426.7	6745257.3	74.9
S007	UF	0-5	831398.2	6745163.3	82.9
S008	UF	5-10	831398.2	6745163.3	91.4
S009	UF	0-5	831483.1	6745129.0	0.0
S010	UF	5-10	831483.1	6745129.0	52.7
S011	UF	0-5	831594.4	6745224.7	48.9
S012	UF	5-10	831594.4	6745224.7	88.5
S013	UF	0-5	831699.2	6745112.6	13.3
S014	UF	5-10	831699.2	6745112.6	81.1
S015	UF	0-5	831608.8	6745073.4	4.5
S016	UF	5-10	831608.8	6745073.4	85.4
S017	UF	0-5	831559.4	6744942.3	30.3
S018	UF	5-10	831559.4	6744942.3	88.6
S019	UF	0-5	831670.8	6744942.2	19.2
S020	UF	5-10	831670.8	6744942.2	79.1
S021	UF	0-5	831838.6	6744954.0	22.9
S022	UF	5-10	831838.6	6744954.0	72.0
S023	UF	0-5	831735.0	6744828.7	25.3
S024	UF	5-10	831735.0	6744828.7	71.2
S025	UF	0-5	831505.2	6745205.0	47.7
S026	UF	5-10	831505.2	6745205.0	90.5
S027	UF	0-5	831447.9	6745051.8	33.8
S028	UF	5-10	831447.9	6745051.8	84.4
S029	UF	0-5	831544.1	6745069.3	51.8
S030	UF	5-10	831544.1	6745069.3	93.6
S031	UF	0-5	831759.7	6744961.9	14.1
S032	UF	5-10	831759.7	6744961.9	72.1

échantillon	gestion	profondeur (cm)	X (Lambert 93)	Y (Lambert 93)	teneur en pierre (%)
S033	MF	0-5	831289.3	6745166.7	58.1
S034	MF	5-10	831289.3	6745166.7	82.7
S035	MF	0-5	831241.1	6745070.9	22.4
S036	MF	5-10	831241.1	6745070.9	72.6
S037	MF	0-5	831130.2	6745045.0	41.5
S038	MF	5-10	831130.2	6745045.0	91.6
S039	MF	0-5	831278.9	6745008.1	15.4
S040	MF	5-10	831278.9	6745008.1	86.6
S041	MF	0-5	831411.5	6745021.6	62.9
S042	MF	5-10	831411.5	6745021.6	91.0
S043	MF	0-5	831334.9	6744925.1	23.6
S044	MF	5-10	831334.9	6744925.1	83.9
S045	MF	0-5	831341.1	6744823.1	41.2
S046	MF	5-10	831341.1	6744823.1	87.0
S047	MF	0-5	831507.8	6744878.2	84.5
S048	MF	5-10	831507.8	6744878.2	94.6
S049	MF	0-5	831469.3	6744768.4	49.3
S050	MF	5-10	831469.3	6744768.4	77.5
S051	MF	0-5	831538.2	6744712.7	10.5
S052	MF	5-10	831538.2	6744712.7	76.3
S053	MF	0-5	831657.4	6744767.3	37.1
S054	MF	5-10	831657.4	6744767.3	90.5
S055	MF	0-5	831629.3	6744835.6	37.0
S056	MF	5-10	831629.3	6744835.6	84.3
S057	MF	0-5	831207.8	6745125.6	40.0
S058	MF	5-10	831207.8	6745125.6	63.3
S059	MF	0-5	831343.8	6745108.8	38.2
S060	MF	5-10	831343.8	6745108.8	86.2
S061	MF	0-5	831449.8	6744974.9	21.5
S062	MF	5-10	831449.8	6744974.9	82.1
S063	MF	0-5	831419.1	6744901.4	76.9
S064	MF	5-10	831419.1	6744901.4	95.1

échantillon	teneur en racines (%)	Da	pH	CaCO3 (%)	NT (%)	SOC (%)	C/N
S001	2.4	0.49	7.04	21.3	0.74	13.41	21.16
S002	NA	NA	7.84	22.7	0.56	9.75	20.15
S003	1.6	0.63	6.85	17.6	0.51	9.23	21.09
S004	NA	NA	7.82	18.9	0.40	6.76	19.83
S005	2.5	0.60	7.62	18.0	0.80	13.84	20.09
S006	NA	NA	7.86	23.9	0.63	9.62	17.91
S007	1.5	0.69	7.38	23.1	1.08	20.57	22.14
S008	NA	NA	7.63	24.5	0.88	14.39	19.01
S009	1.7	0.60	6.70	16.3	0.54	9.23	20.11
S010	NA	NA	7.21	13.8	0.37	6.42	20.19
S011	2.0	0.59	7.42	20.9	0.78	13.32	19.83
S012	NA	NA	7.83	27.9	0.58	9.11	18.43
S013	5.0	0.75	7.38	12.5	0.51	9.61	21.97
S014	NA	NA	8.05	15.9	0.36	5.96	19.57
S015	4.2	0.82	6.70	16.1	0.55	11.00	23.17
S016	NA	NA	7.70	16.4	0.39	6.77	20.11
S017	4.6	0.55	7.35	21.2	0.76	14.03	21.41
S018	NA	NA	7.79	22.6	0.65	10.66	19.13
S019	2.6	0.72	7.56	17.2	0.87	15.17	20.29
S020	NA	NA	7.92	22.0	0.68	10.89	18.69
S021	1.2	0.74	7.88	17.9	0.61	9.14	17.52
S022	NA	NA	8.05	21.5	0.46	6.27	15.77
S023	4.9	0.72	7.31	20.5	0.73	14.91	23.76
S024	NA	NA	7.84	21.5	0.55	9.97	21.15
S025	1.4	0.69	7.42	42.8	1.38	24.98	21.05
S026	NA	NA	7.61	57.1	1.09	17.19	18.34
S027	6.7	0.68	7.46	19.2	1.02	17.54	20.15
S028	NA	NA	7.77	26.9	0.84	13.64	18.89
S029	1.9	0.55	7.59	33.0	1.49	25.25	19.74
S030	NA	NA	7.70	54.5	1.00	15.91	18.60
S031	3.4	0.67	7.56	17.3	0.50	7.79	18.32
S032	NA	NA	8.08	23.2	0.39	5.59	16.65

échantillon	teneur en racines (%)	Da	pH	CaCO3 (%)	NT (%)	SOC (%)	C/N
S033	5.7	0.58	7.44	31.3	1.19	24.55	23.97
S034	NA	NA	7.74	41.6	0.86	16.57	22.36
S035	2.7	0.62	7.72	35.4	0.97	16.29	19.62
S036	NA	NA	7.84	39.2	0.81	12.31	17.78
S037	5.1	0.67	7.08	27.3	1.20	22.65	22.03
S038	NA	NA	7.73	46.8	0.78	12.87	19.19
S039	19.1	0.63	7.34	24.7	1.29	24.95	22.48
S040	NA	NA	7.69	32.0	0.99	18.40	21.62
S041	0.8	0.37	7.77	29.2	1.22	19.32	18.52
S042	NA	NA	7.80	39.4	0.94	13.69	16.98
S043	7.1	0.91	7.67	26.5	1.10	21.00	22.21
S044	NA	NA	7.89	34.0	0.84	13.70	18.95
S045	1.7	0.69	7.36	27.4	1.38	22.99	19.45
S046	NA	NA	7.61	35.1	1.19	18.39	17.96
S047	7.5	0.69	7.47	25.2	1.73	30.80	20.77
S048	NA	NA	7.67	34.2	1.41	23.24	19.24
S049	9.2	0.56	7.81	24.8	1.00	16.46	19.25
S050	NA	NA	7.93	35.9	0.76	11.57	17.66
S051	20.9	0.61	6.83	16.0	0.64	12.29	22.46
S052	NA	NA	7.81	19.0	0.46	8.09	20.45
S053	9.2	0.69	7.64	16.2	0.86	15.15	20.55
S054	NA	NA	7.83	20.8	0.64	10.13	18.42
S055	10.5	0.52	7.59	21.7	0.82	13.29	18.86
S056	NA	NA	7.87	24.6	0.67	9.76	16.98
S057	6.7	0.96	7.69	43.8	0.98	16.87	20.00
S058	NA	NA	7.93	53.2	0.61	9.66	18.37
S059	7.9	0.62	7.36	19.7	0.90	15.88	20.58
S060	NA	NA	7.82	22.4	0.69	11.85	20.02
S061	5.6	0.67	7.58	20.0	0.82	15.13	21.44
S062	NA	NA	7.80	28.4	0.62	10.97	20.77
S063	3.1	0.43	7.36	27.9	1.38	29.37	24.75
S064	NA	NA	7.60	35.5	1.20	23.18	22.53

échantillon	stocks C (t.ha ⁻¹)	pH-WEOC	SUVA254 (mg.L ⁻¹ .m ⁻¹)	WEOC (mg WEOC.g ⁻¹ sol)
S001	26.0	NA	NA	NA
S002	16.8	NA	NA	NA
S003	28.6	NA	NA	NA
S004	9.2	NA	NA	NA
S005	29.6	6.98	1.31	1.88
S006	12.1	7.1	1.04	1.27
S007	12.1	NA	NA	NA
S008	6.2	NA	NA	NA
S009	27.9	NA	NA	NA
S010	15.2	NA	NA	NA
S011	20.2	NA	NA	NA
S012	5.2	NA	NA	NA
S013	31.2	6.7	1.09	1.34
S014	5.6	7.1	0.92	0.90
S015	43.2	NA	NA	NA
S016	5.0	NA	NA	NA
S017	27.1	NA	NA	NA
S018	6.1	NA	NA	NA
S019	44.0	6.82	1.19	1.92
S020	11.4	7.06	0.89	1.43
S021	26.0	7.14	1.18	1.30
S022	8.8	7.25	0.92	1.04
S023	40.3	NA	NA	NA
S024	14.4	NA	NA	NA
S025	44.8	NA	NA	NA
S026	8.2	NA	NA	NA
S027	39.4	7.03	1.15	2.21
S028	10.6	7.09	0.93	1.68
S029	33.7	7.05	1.22	3.14
S030	5.1	7.2	1.01	2.71
S031	22.5	NA	NA	NA
S032	7.8	NA	NA	NA

échantillon	stocks C (t.ha ⁻¹)	pH-WEOC	SUVA254 (mg.L ⁻¹ .m ⁻¹)	WEOC (mg WEOC.g ⁻¹ sol)
S033	29.7	NA	NA	NA
S034	14.3	NA	NA	NA
S035	39.4	7.13	1.12	2.11
S036	16.9	7.1	0.95	1.59
S037	44.2	NA	NA	NA
S038	5.4	NA	NA	NA
S039	66.0	NA	NA	NA
S040	12.3	NA	NA	NA
S041	13.3	7.2	1.05	2.20
S042	6.2	7.09	0.98	1.73
S043	72.7	7.04	1.28	2.56
S044	11.1	7.16	1.01	1.75
S045	46.6	NA	NA	NA
S046	11.9	NA	NA	NA
S047	16.5	7.17	1.30	3.11
S048	6.3	7.27	1.03	2.47
S049	23.6	7.25	1.10	2.01
S050	13.0	7.29	0.98	1.62
S051	33.7	NA	NA	NA
S052	9.6	NA	NA	NA
S053	32.7	7.01	1.14	1.88
S054	4.8	7.19	0.95	1.60
S055	21.8	NA	NA	NA
S056	7.7	NA	NA	NA
S057	48.7	NA	NA	NA
S058	17.7	NA	NA	NA
S059	30.4	NA	NA	NA
S060	8.2	NA	NA	NA
S061	39.7	NA	NA	NA
S062	9.8	NA	NA	NA
S063	14.5	NA	NA	NA
S064	5.7	NA	NA	NA

échantillon	ER (mg WEOC.g ⁻¹ sol-C)	C-WEOC (%)	N-WEOC (%)	C/N WEOC	Q ₁₀
S001	NA	NA	NA	NA	NA
S002	NA	NA	NA	NA	NA
S003	NA	NA	NA	NA	NA
S004	NA	NA	NA	NA	NA
S005	13.57	34.12	3.27	12.15	1.85
S006	13.16	32.58	3.47	10.97	1.48
S007	NA	NA	NA	NA	NA
S008	NA	NA	NA	NA	NA
S009	NA	NA	NA	NA	NA
S010	NA	NA	NA	NA	NA
S011	NA	NA	NA	NA	NA
S012	NA	NA	NA	NA	NA
S013	13.92	33.87	2.82	14.01	1.80
S014	15.09	32.59	2.64	14.40	1.35
S015	NA	NA	NA	NA	NA
S016	NA	NA	NA	NA	NA
S017	NA	NA	NA	NA	NA
S018	NA	NA	NA	NA	NA
S019	12.66	33.88	3.36	11.77	2.10
S020	13.17	32.74	3.16	12.08	1.58
S021	14.26	33.26	3.36	11.54	1.31
S022	16.54	32.20	3.31	11.35	1.31
S023	NA	NA	NA	NA	NA
S024	NA	NA	NA	NA	NA
S025	NA	NA	NA	NA	NA
S026	NA	NA	NA	NA	NA
S027	12.62	33.81	3.54	11.15	1.81
S028	12.29	33.90	3.28	12.05	1.76
S029	12.44	35.10	4.17	9.82	2.04
S030	17.07	33.48	4.51	8.66	1.78
S031	NA	NA	NA	NA	NA
S032	NA	NA	NA	NA	NA

échantillon	ER (mg WEOC.g ⁻¹ sol-C)	C-WEOC (%)	N-WEOC (%)	C/N WEOC	Q ₁₀
S033	NA	NA	NA	NA	NA
S034	NA	NA	NA	NA	NA
S035	12.96	33.17	4.05	9.56	1.76
S036	12.89	33.15	3.83	10.10	1.35
S037	NA	NA	NA	NA	NA
S038	NA	NA	NA	NA	NA
S039	NA	NA	NA	NA	NA
S040	NA	NA	NA	NA	NA
S041	11.38	32.79	3.74	10.22	2.00
S042	12.66	31.76	3.76	9.86	1.50
S043	12.19	34.35	3.75	10.68	1.89
S044	12.78	33.18	3.69	10.49	1.57
S045	NA	NA	NA	NA	NA
S046	NA	NA	NA	NA	NA
S047	10.08	35.54	3.65	11.36	1.64
S048	10.61	33.56	4.05	9.66	1.56
S049	12.23	32.46	3.37	11.24	1.27
S050	14.03	32.72	3.30	11.58	1.39
S051	NA	NA	NA	NA	NA
S052	NA	NA	NA	NA	NA
S053	12.38	34.06	2.94	13.53	1.48
S054	15.80	33.48	2.91	13.42	1.58
S055	NA	NA	NA	NA	NA
S056	NA	NA	NA	NA	NA
S057	NA	NA	NA	NA	NA
S058	NA	NA	NA	NA	NA
S059	NA	NA	NA	NA	NA
S060	NA	NA	NA	NA	NA
S061	NA	NA	NA	NA	NA
S062	NA	NA	NA	NA	NA
S063	NA	NA	NA	NA	NA
S064	NA	NA	NA	NA	NA



Abstract

Title: Diversity and temperature sensitivity of organic matter in Morvan forest soils under climatic constraints: evolution of soil respiration and control factors

Keywords: Soil organic matter; forests; carbon stocks; soil respiration; molecular diversity; climatic constraints

Current climate change and shifts in land use and management are likely to alter the dynamics of soil organic matter decomposition and associated carbon fluxes. Forest ecosystems account for 40 % of the organic carbon stock on continental surfaces and are therefore a priority for research. Locally, the Morvan, a mid-mountain region covered by 45 % forest, appears to be more sensitive to climate change than the surrounding plains. In this context, this study focused on the dynamics of organic carbon in temperate forest soils in the face of climate change. This work was mainly carried out on the Mont Beuvray site, a forested massif located in the southern part of the Morvan Regional Natural Park. Soil samples representing the spatial diversity of the massif were taken for each tree species (beech, Douglas fir, silver fir, spruce). The molecular diversity of organic matter was characterised by pyrolysis coupled with gas chromatography-mass spectrometry (Py-GC-MS).

The results suggest that organic matter in soils under silver fir is more readily degradable than that in soils under Douglas fir. The temperature sensitivity of soil respiration was assessed by measuring the Q_{10} parameter, with values ranging from 2.3 to 3.0. A higher value was observed for beech (2.8 ± 0.1) compared to conifers (2.6 ± 0.1). This suggests that with climate change, soils under deciduous species could emit more CO_2 than soils under conifers. The observed variability in this Q_{10} parameter is mainly explained by the interaction between the molecular composition of organic matter and the activity of microorganisms (extracellular enzymatic activities). These results will help to better assess and anticipate changes in the dynamics of organic matter in mid-mountain forest soils.



Résumé

Titre : Diversité et sensibilité à la température des matières organiques de sols forestiers du Morvan sous contrainte climatique : évolution de la respiration des sols et facteurs de contrôle

Mots clés : Matières organiques du sol ; forêts ; stocks de carbone ; respiration du sol ; diversité moléculaire ; contraintes climatiques

L'évolution climatique actuelle et les changements d'occupation et de gestion des terres sont susceptibles de modifier la dynamique de décomposition des matières organiques des sols et les flux de carbone associés. Les écosystèmes forestiers représentent 40 % du stock de carbone organique des surfaces continentales et constituent ainsi un objet d'étude prioritaire. Localement, le Morvan, zone de moyenne montagne couverte à 45 % par de la forêt, apparaît plus sensible au changement climatique que les plaines qui l'entourent. Dans ce contexte, cette étude a porté sur la dynamique du carbone organique dans les sols forestiers tempérés face au changement climatique. Ces travaux ont été principalement menés sur le site du mont Beuvray, un massif forestier situé au sud du Parc Naturel Régional du Morvan. Un échantillonnage de sols représentant la diversité spatiale du massif pour chacune des essences (Hêtre, Douglas, Sapin pectiné, Epicéa) a été réalisé. La diversité moléculaire des matières organiques a été caractérisée par pyrolyse couplée à la chromatographie en phase gazeuse et spectrométrie de masse (Py-GC-MS).

Les résultats suggèrent une matière organique plus facilement dégradable dans les sols sous sapin pectiné par rapport à la matière organique des sols sous Douglas. La sensibilité à la température de la respiration des sols a été évaluée par la mesure du paramètre Q_{10} , dont les valeurs varient de 2,3 à 3,0. Une valeur plus élevée pour le hêtre ($2,8 \pm 0,1$) a été observée en comparaison des essences de résineux ($2,6 \pm 0,1$). Ceci indique que les sols sous feuillus pourraient émettre plus de CO_2 que les sols sous résineux avec le changement climatique. La variabilité observée de ce paramètre Q_{10} est principalement expliquée par l'interaction entre la composition moléculaire de la matière organique et l'activité des microorganismes (activités enzymatiques extracellulaires). L'ensemble de ces résultats permettra de mieux évaluer et anticiper l'évolution de la dynamique de la matière organique des sols forestiers de moyenne montagne.