



**HAL**  
open science

## Le forme di humus e la pedofauna: interpretazione delle interrelazioni e chiavi di riconoscimento

Paola Galvan, Jean-François Ponge, Linda Scattolin, Franco Viola, Augusto Zanella

### ► To cite this version:

Paola Galvan, Jean-François Ponge, Linda Scattolin, Franco Viola, Augusto Zanella. Le forme di humus e la pedofauna: interpretazione delle interrelazioni e chiavi di riconoscimento. Sherwood, 2005, 112, pp.33-39. hal-00496568

**HAL Id: hal-00496568**

**<https://hal.science/hal-00496568>**

Submitted on 3 Aug 2010

**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.

# Le forme di humus e la pedofauna

## Interpretazione delle interrelazioni e chiavi di riconoscimento

di PAOLA GALVAN  
LINDA SCATTOLIN  
JEAN-FRANÇOIS PONGE  
FRANCO VIOLA  
AUGUSTO ZANELLA

L'articolo descrive le principali forme di humus e propone attraverso di esse una chiave di interpretazione dei dinamismi evolutivi basata sulla morfologia degli escrementi (fatte, deiezioni) dalla pedofauna, distinguendo i tipi di foresta in cui il processo avviene.

Le ricerche pedologiche sviluppate negli ultimi anni stanno dimostrando che il suolo è un indicatore di grande efficacia per l'interpretazione e la valutazione delle tendenze dinamiche degli ecosistemi, soprattutto di quelli forestali; in ciò risultano utili soprattutto alcuni dei caratteri chimici, fisici e biologici dei differenti orizzonti pedologici, in particolare dell'humus, la cui variabilità, nello spazio e nel tempo, è collegata a quella dell'ambiente epi- ed ipogeo e dunque a quella del bosco che muta di forme e di dimensioni col variare dell'età delle sue componenti. Nel terreno confluiscono infatti tutte le biomasse prodotte dalla biocenosi, che qui vengono immesse nei processi necrotrofi del ciclo della materia, che si compiono attraverso fasi articolate di trasferimenti, di trasformazioni e, infine, di "respirazione ecologica"; a queste fasi partecipano numerose e differenti categorie di organismi, il cui lavoro congiunto dà luogo a manifestazioni energetico-materiali, che possono essere interpretate come espressioni della funzionalità dell'intero sistema biologico, comunque regolate dalle condizioni d'ambiente che si realizzano sopra e sotto la superficie del terreno dove questi organismi compiono il loro ciclo vitale.

Conoscere la quantità di necromassa disponibile alle trasformazioni che avvengono nel suolo e interpretare i meccanismi che ne controllano il divenire tra le fasi di accumulo e di respirazione, è oggi tra gli obiettivi di molte altre ricerche pure ed applicate, tra le quali molte vengono mirate al perfezionamento delle tecniche di gestione dei boschi (RODEGHIERO 2003).

Si è detto che la quantità di sostanza organica che giunge al suolo è funzione diretta dell'ambiente, *sensu lato* (VIOLA 1984), pur variando, all'interno della stessa tipologia ambientale e forestale, con le fasi che disegnano lo sviluppo e la rinnovazione del popolamento arboreo (PONGE 1984; PONGE 1985; PONGE 1988; BERNIER e PONGE 1993a; BERNIER e PONGE 1993b; BERNIER 1996; BERNIER 1997; PONGE *et al.* 1998; PATZEL e PONGE 2001; ZANELLA *et al.* 2001a; ZANELLA *et al.* 2001b; GALVAN 2002).

E' noto anche che la quantità di sostanza organica che si accumula al suolo è strettamente connessa con le forme di humus: dalle forme MULL a quelle MOR, passando per le forme MODER e AMPHIMULL, cresce la quantità di necromassa presente al suolo e i tempi di riciclo diventano progressivamente più lunghi. Poiché si hanno valide dimostrazioni che il tempo delle trasformazioni è legato alla co-partecipazione nelle attività omogeneiche di categorie diverse di bio-trasformatori (decompositori), soprattutto animali, a buon titolo questi ultimi, ovvero la loro presenza e la loro abbondanza nel suolo, vengono oggi considerati tra i possibili e più efficaci indicatori dell'efficienza dei processi di omogenesi. Questa nota vuole descrivere le principali forme di humus e proporre attraverso di esse una chiave di interpretazione dei dinamismi evolutivi basata sulla morfologia degli escrementi (fatte, deiezioni) dalla pedofauna, distinguendo i tipi di foresta in cui il processo avviene.

La nota è organizzata in tre parti:

- la prima riporta la descrizione della **chiave di riconoscimento della pedofauna** attraverso la forma e le

dimensioni delle sue deiezioni:

- la seconda affronta la **classificazione delle principali forme di humus** in relazione all'attività della pedofauna, e dunque in relazione alla trasformazione delle lettiere;
- la terza, infine, propone una **griglia di interpretazione dei processi umogenetici** da collegare alla dinamica del bosco e all'evoluzione integrata dell'ecosistema forestale.

## UNA CHIAVE DI RICONOSCIMENTO DEGLI EScrementI DELLA PEDOFAUNA

Nella formazione degli humus dei suoli forestali, particolare importanza riveste l'azione degli organismi animali, che sono i principali attori della **decomposizione** della sostanza organica e poi della **ri-sintesi** di complessi umo-argillosi.

Non tutti gli animali svolgono nel suolo la stessa funzione: alcuni di essi sono specializzati, ad esempio, nella frammentazione della necromassa vegetale, mentre altri sono deputati all'incorporazione di particelle, o di composti organici, con particelle minerali. Per

### GLOSSARIO MINIMO

**Vermi anecici:** "Vermi a movimento verticale", hanno dimensioni notevoli (fino a 100 cm) e compiono lunghi spostamenti dalla superficie del suolo, dove si nutrono, agli orizzonti minerali. I vermi anecici rifuggono i bassi valori di pH del suolo, le basse temperature e la carenza d'acqua e d'aria nel profilo.

**Vermi epigei:** Vermi che vivono sopra gli orizzonti minerali, tipicamente negli strati di lettiera dei suoli forestali. Si nutrono di componenti organiche per lo più di parti vegetali della lettiera nella quale compiono spostamenti orizzontali.

**Vermi endogei:** Vermi di dimensioni ridotte che vivono in profondità, fin nei primi centimetri di suolo minerale, dove compiono spostamenti per lo più orizzontali; ingeriscono particelle minerali, composti umici e radici e temono l'acidità del suolo.

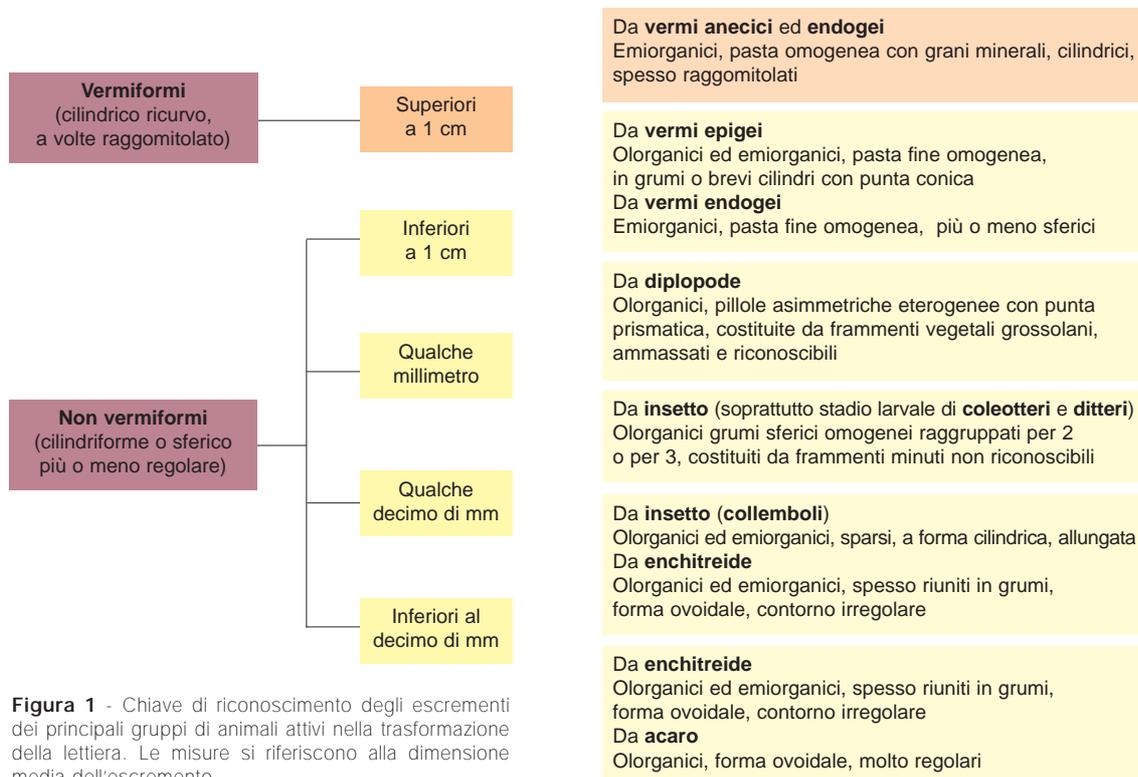
**Biomacrostrutturato:** Si dice di un orizzonte a struttura grumosa-glomerulare, quella che deriva dalla presenza di escrementi di lombrico più o meno rimaneggiati, ma espressione di una intima incorporazione di materiale organico con quello minerale.

**Di giustapposizione:** Si dice di un orizzonte caratterizzato da una debole attività biologica che impedisce l'incorporazione del materiale organico con quello inorganico, per cui le particelle di questo si giustappongono alle deiezioni di artropodi e di enchytreidi.

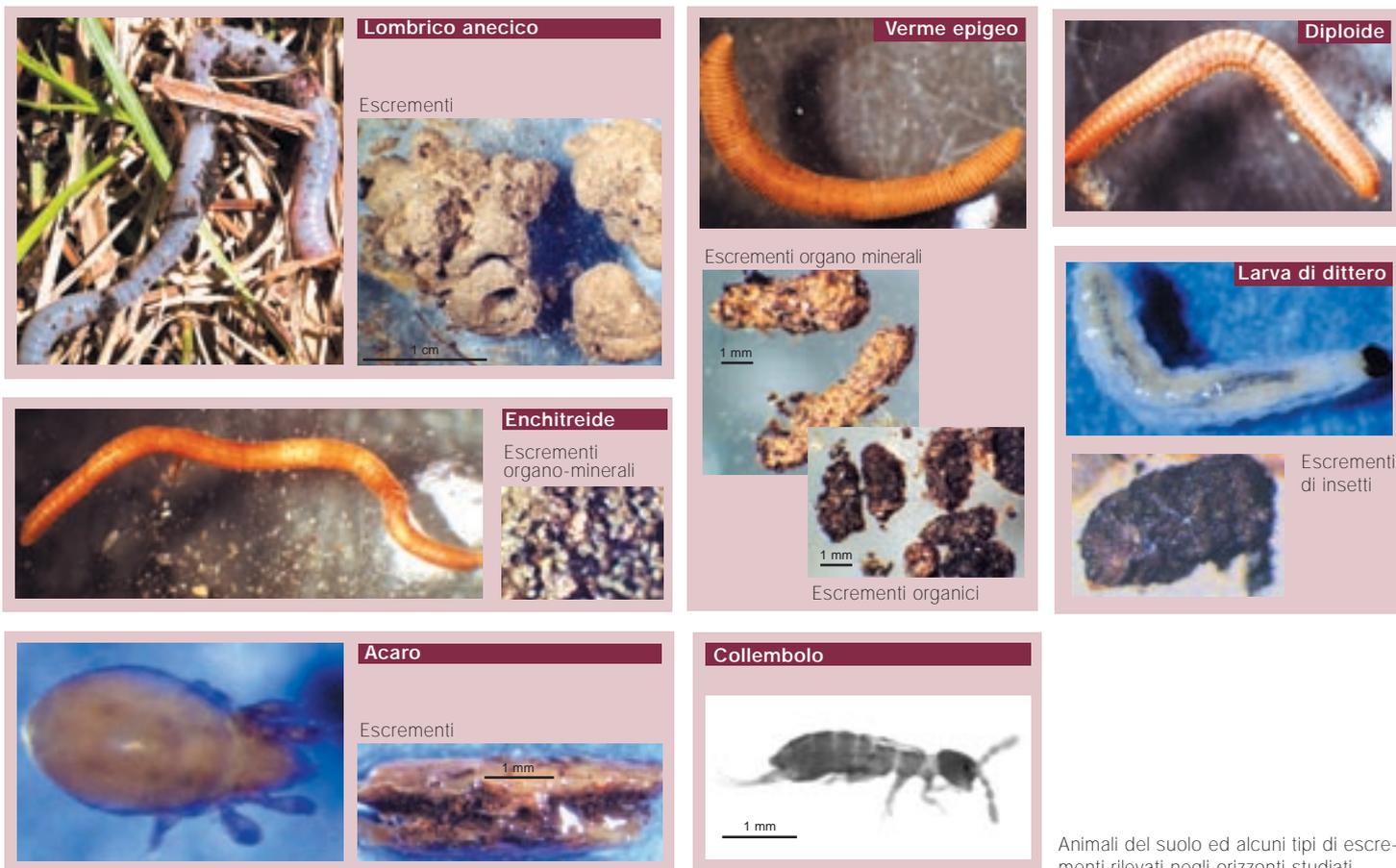
**Ologranico:** si dice degli escrementi di animali incapaci di produrre incorporazione tra parti organiche e inorganiche, da cui derivano escrementi costituiti quasi esclusivamente da frammenti vegetali.

interpretare il livello della trasformazione della materia organica e per valutare, in questo senso, l'efficienza del lavoro svolto dalla pedofauna (quantificandola, ad esempio, attraverso il metro della velocità di bio-degradazione della materia e di formazione di humus e di differenziazione degli orizzonti del suolo), è sembrato fondamentale individuare "il tipo" di pedofauna che attivamente ed efficacemente partecipa a questi processi.

Durante l'osservazione in campo dei profili di humus, o ancor più durante quella allo stereoscopio, è però difficile individuare e classificare con sufficiente precisione le specie che partecipano alla composizione della zoocenosi edafica; infatti gli animali del suolo, che in genere hanno indole fotofoba, ovvero evitano la luce, in genere sfuggono al campionamento oppure, morendo nelle fasi di raccolta e di preparazione del campione in analisi, non sono più separabili come entità distinte dalla massa organico-minerale complessiva e indifferenziata del suolo. Donde la considerazione che diventa essenziale stimare



**Figura 1** - Chiave di riconoscimento degli escrementi dei principali gruppi di animali attivi nella trasformazione della lettiera. Le misure si riferiscono alla dimensione media dell'escremento.



Animali del suolo ed alcuni tipi di escrementi rilevati negli orizzonti studiati.

indirettamente la loro presenza e la loro abbondanza relativa, ad esempio attraverso la determinazione del tipo e del numero dei loro escrementi, che sono assai più facili da separare nel suolo e che spesso risultano anche più semplici da classificare, almeno per grandi categorie morfologiche e dimensionali.

Partendo da questa considerazione, assolutamente preliminare, per affrontare questa stima indiretta è stata messa a punto da ZANELLA *et al.* (2001b) una prima chiave di riconoscimento, proposta in Figura 1, cui si aggiungono alcune integrazioni applicabili agli ambienti forestali dell'area orientale delle Alpi, oltre ad alcune prime valutazioni sulla efficacia diagnostica di questo nuovo strumento di analisi e di valutazione funzionale degli orizzonti organici. Per facilitare la lettura della Figura 1, si riportano alcune Foto sia di animali del suolo e sia di alcuni tipi di escrementi rilevati negli orizzonti studiati.

E' opportuno già ora sottolineare che **i caratteri distintivi su cui si basa la classificazione sono la forma, la dimensione e la composizione delle deiezioni.**

### FORME DI HUMUS E ANIMALI DEL SUOLO

La chiave presentata in Figura 1 è un primo risultato delle ricerche svolte nell'ambito del progetto DINAMUS - Forme di humus e dinamica del bosco - condotto dal Centro di Ecologia Alpina di Trento, indirizzato alla classificazione delle forme di humus delle foreste montane e subalpine dell'area trentina. La sua validità è stata per

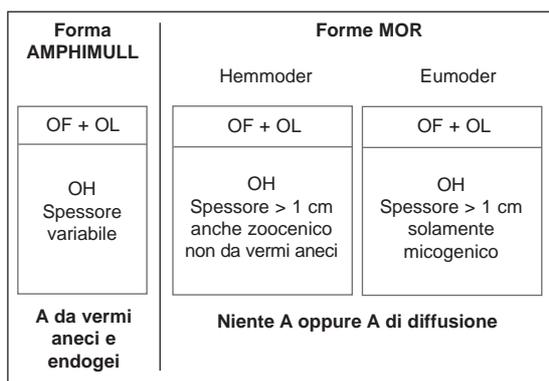
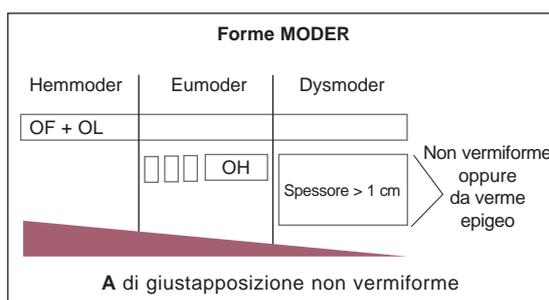
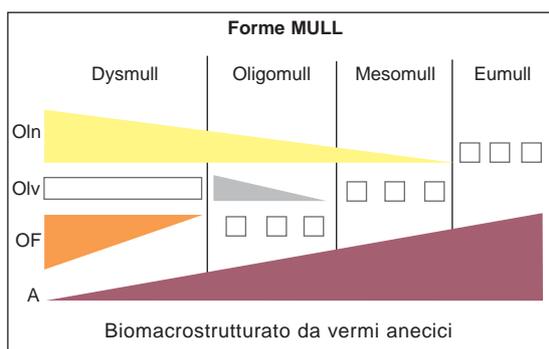
altro verificata anche per la restante parte dell'area alpina, come dimostrano alcuni contributi di studiosi francesi e il recente interesse mostrato da pedologi centro-europei durante il primo *workshop* dedicato alla classificazione degli humus forestali tenutosi presso il Centro di Ecologia Alpina nel Luglio del 2003.

Verificata la difficoltà di assegnare con sufficiente sicurezza le fatte (escrementi) alle singole specie animali di un dato orizzonte pedologico, si è scelto di procedere ad una classificazione "per categorie", raggruppando cioè le deiezioni in classi basate sulla similitudine delle loro forme, indipendentemente dal fatto che fossero prodotte da specie diverse, ma comunque coinvolte in processi di biodegradazione che si compiono nel medesimo orizzonte di una data forma di humus.

Procedendo in questa maniera, l'attribuzione delle fatte ad animali diversi, ma attivi nello stesso orizzonte, non influisce negativamente sulla validità del percorso di riconoscimento della forma di humus, che è l'obiettivo vero del lavoro.

Nelle Figure 2, 3 e 4 le forme di humus sono state dunque classificate a partire dal riconoscimento delle deiezioni animali. La classificazione delle quattro grandi categorie di forme di humus non comporta grandi difficoltà e il risultato delle diagnosi, alla verifica compiuta da esperti di settore, è aderente alla realtà.

Con orizzonte A ricco di escrementi di vermi anecici si caratterizzano solo le forme MULL (senza orizzonte OH) e la forma AMPHIMULL (con orizzonte OH).



**Figura 2** - Le forme MULL sono sempre caratterizzate da un orizzonte A biomacrostrutturato da vermi anecici. Lo spessore degli altri orizzonti permette solo di affinare la classificazione. Oln e Olv sono gli orizzonti della lettiera (foglie, aghi, rametti, corteccia, frutti, gemme, animali morti...) rispettivamente nuova (ancora poco trasformata) e vecchia (infeltrita da ife). OF è l'orizzonte in cui la lettiera, tutta frammentata (minimo 30% in volume di frammenti di cui si riconosce a occhio l'origine), è mista a escrementi e a minuscoli frammenti organici (massimo 70% in volume). L'orizzonte organo-minerale è il primo orizzonte studiato sistematicamente anche dagli agronomi ed è codificato con la lettera A.

**Figura 3** - Le forme MODER sono sempre caratterizzate da un orizzonte A di giustapposizione, nel quale escrementi di ridotta dimensione e dall'aspetto non vermiforme (sempre inferiori al centimetro di diametro, molto spesso inferiori al millimetro) si trovano giustapposti a grani minerali. OH è l'orizzonte con almeno 70% del volume composto da escrementi e da particelle minute di sostanza organica.

**Figura 4** - La forma AMPHIMULL presenta sia gli escrementi vermiformi, sia quelli non vermiformi. Le fatte di verme anecico e/o endogeno si trovano in profondità, a livello dell'orizzonte A, mentre quelle non vermiformi interessano solo i sovrastanti orizzonti oligomorfici. Delle due forme MOR, solo l'HEMIMOR (letteralmente "mezzo-mor") può essere sede di attività animale nell'orizzonte OH, mai con fatte prodotte da vermi anecici. Questa nuova forma viene qui proposta in via sperimentale, poiché permette di classificare ancora nei MOR le forme diffuse in quota nell'ambiente alpino. Tali forme presentano un orizzonte OH almeno in parte rielaborato da pedofauna e venivano un tempo tipicamente assegnate ai MOR (HARTMANN 1972). L'EUMOR (letteralmente "tipico-mor"), invece, è una forma di humus zoologicamente inattiva. Per alcuni autori (PONGE *et al.* 2000), nell'orizzonte OH di un vero MOR l'attività della pedofauna è assente o molto ridotta e la trasformazione della sostanza organica è operata soprattutto dai funghi. Per questo motivo in alcune pubblicazioni tale orizzonte OH privo di attività viene chiamato con le lettere OM (M come MOR). Classicamente (HARTMANN 1972) tali forme venivano chiamate "Torbe forestali secche" e, finendo negli EUMOR, potrebbero rimanere staccate dagli HEMIMOR.

Con orizzonte A di giustapposizione ben provvisto di escrementi non vermiformi (lemma che qui si impiega per definire l'aspetto, non l'origine, dell'escremento, come presentato in Figura 1) sono state rinvenute solo le forme MODER.

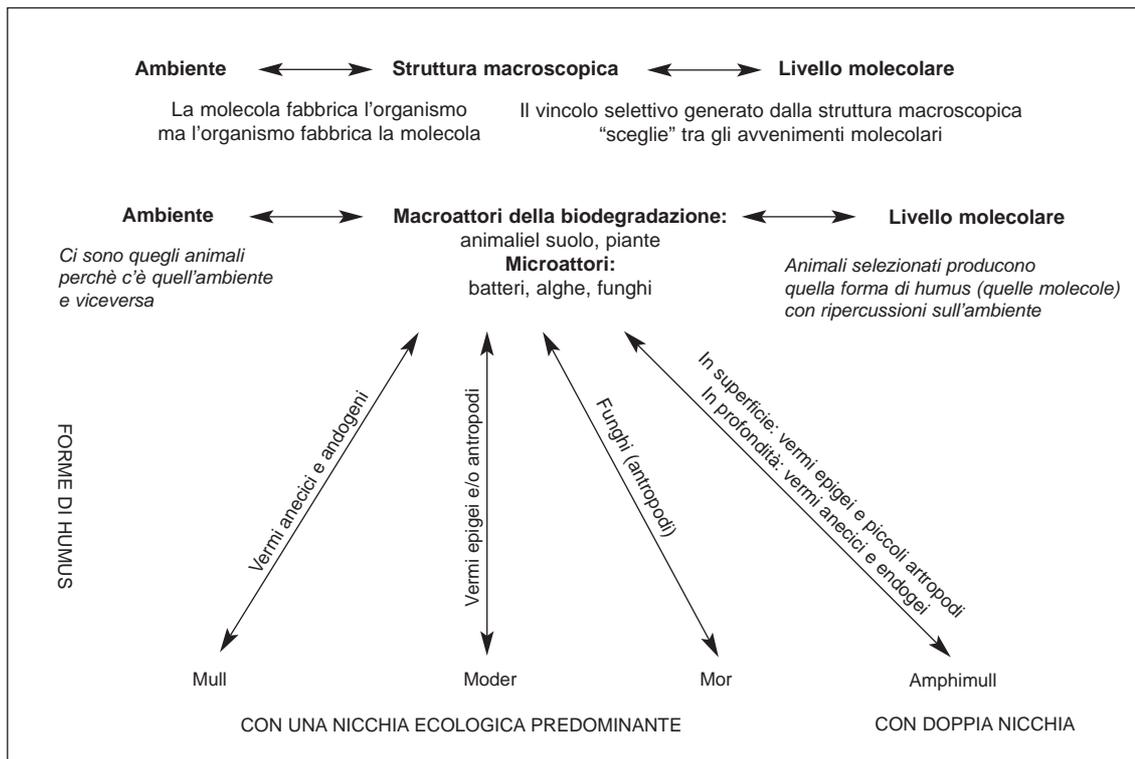
Le forme MOR sono invece due, una tipicamente micogenica (assente o debolissima attività zoologica, ovvero priva di escrementi), l'altra di transizione verso forme MODER (OH anche nettamente zoogenico), ma senza attività biologica nell'orizzonte A, quando tale orizzonte è presente.

### FORME DI HUMUS E DINAMICA FORESTALE

L'evoluzione dell'humus e quella del bosco sono processi che si articolano nel tempo attraverso fasi in una certa misura coincidenti, anche se è difficile coglierne con immediatezza il parallelismo e la contemporaneità. In questo contesto torna di attualità la tesi di MARGALEF (1982), che distingue la microevoluzione dalla macroevoluzione. Si tratta di due processi che connotano le

vicende evolutive di ogni biocenosi, ma di cui si può cogliere la coesistenza, ovvero l'interazione e l'integrazione, solo se si è in grado di valutarli in relazione alle specifiche scale temporali e areali in cui i due processi si realizzano. Infatti la microevoluzione è percepibile solo localmente attraverso le fasi che caratterizzano la vita e la morte dei singoli individui, ad esempio quelli arborei del bosco; essa caratterizza i processi funzionali degli ecosistemi di foresta solo a scala locale, ma non influisce sulla continuità di aspetti e di forme dell'intero ecosistema forestale, quella continuità che si può apprezzare solo in tempi lunghi e con osservazioni estese su superfici ampie almeno diverse decine di ettari. Stante questa premessa si può capire come la macroevoluzione, quella ad esempio legata a processi successionali della foresta, deriva dalla coazione e dalla integrazione di una moltitudine di locali cambiamenti microevolutivi, ma non può essere testimoniata efficacemente da nessuno di essi preso singolarmente.

La microevoluzione del bosco si collega a quella omologa del suo terreno. Entrambe sfumano e perdono di



**Figura 5 - Parte superiore** (da KUPIEC e SONIGO 2001): la struttura macroscopica (la cellula) fa da ponte tra l'ambiente e la struttura microscopica del livello molecolare (DNA, RNA...). Il livello molecolare risponde all'ambiente e crea una struttura macroscopica che a sua volta interagisce con l'ambiente. **Parte inferiore**: a livello del suolo gli attori della biodegradazione sono adattati all'ambiente in cui vivono e fanno da ponte verso le strutture molecolari che essi stessi producono. La quantità e la qualità della sostanza organica variano con le forme di humus ed esiste un'interdipendenza tra soprassuolo e sottosuolo, tra fasi del ciclo evolutivo e di accrescimento della foresta e forme di humus. Tale interdipendenza regola il succedersi armonico dei processi di riciclo dell'energia accumulata e conservata nelle lettiere.

significato se si osserva e si descrive la foresta a piccola scala utilizzando come indicatori espressioni del tipo delle medie (o altre espressioni statistiche) dei caratteri inerenti alla fitocenosi, alla zoocenosi, all'ambiente, e anche al suolo. A quella scala tutto sembra pressoché immobile e immutabile nel tempo. Ma in realtà vi è un perenne divenire, perché i singoli individui continuano a nascere, a crescere e a morire subendo i limiti o sfruttando le risorse del luogo, cioè le condizioni di ambiente, d'energia e di materia, che "istante dopo istante localmente" si realizzano, si attivano o si rendono disponibili (ZANELLA *et al.* 2001a).

Anche per questo motivo gli animali non sono distribuiti uniformemente nel terreno; essi si succedono e si dislocano nel tempo e nello spazio creando, con la loro attiva presenza, condizioni favorevoli allo sviluppo di un mosaico di unità vegetazionali e di forme di humus diverse, in quanto funzionali ad una sola e specifica fase del dinamismo della foresta-ecosistema.

**Portiamo l'esempio di una pecceta subalpina.**

Poniamo, per comodità, l'inizio d'un suo ciclo dinamico nel momento in cui si realizza la minima attività biologica, che in genere coincide con la **fase di perticaia**, quando culmina il tasso di crescita in altezza degli alberi presenti in un singolo "nucleo di rinnovazione" (SUSMEL 1981; SLOMPO 2003; MILONE 2003). In quel momento è

molto probabile che al suolo si trovi una forma di humus biologicamente bloccata, cioè inattiva o poco attiva, classificabile come EUMOR, HÉMIMOR o DYSMODER. Con l'**invecchiamento** di quel soprassuolo e con l'apertura parziale delle chiome per cause artificiali (selvicoltura) o per cause naturali (perdita di parte della chioma, schianti, ecc.), si attiva la **biodegradazione** della lettiera così che le forme di humus possono evolvere verso il MODER o l'AMPHIMULL.

Con l'ulteriore apertura del bosco a causa della mortalità degli individui ormai maturi, e con l'abbondante trasmissione al suolo di energia solare, queste forme di humus evolvono ancor più verso assetti più maturi, grazie alla intensa attività di vermi endogeni e anecici, sviluppando caratteri chimici, fisici e strutturali-morfologici propri delle forme MULL.

La Figura 5 riassume questo parallelismo spaziale e cronologico nell'evoluzione dei due sottosistemi della foresta, il popolamento vegetale e le forme di humus.

In realtà i processi e le dinamiche del sistema sono più complessi di quanto possano apparire ad una osservazione superficiale e poco attenta ai minuti caratteri del suolo e alla partecipazione delle numerosissime componenti vive che lo abitano e progressivamente lo trasformano. Per questo motivo ogni chiave destinata alla classificazione degli humus e dei suoli dovrebbe essere considerata come

una astrazione semplicistica della realtà e dunque anche come uno strumento inaffidabile a volerlo usare per la scelta delle linee ottimali di gestione di una foresta.

Così però non è. La nuova pedologia, scienza che si dimostra molto attenta a quanto avviene negli strati più superficiali del terreno, sta sviluppando ricerche mirate a capire il funzionamento dei meccanismi di trasformazione della sostanza organica al suolo e le funzioni degli humus, per ottenere significative indicazioni sul significato anche dei minimi passaggi da una forma all'altra. È una pedologia veramente olistica, cioè informata ai principi dell'ecologia sistemica, per la quale "la foresta è ben di più della somma delle sue singole parti", così come già TROLL sosteneva nei primi anni del secolo passato, sostenendo che anche il più minuto dei cambiamenti può generare importanti disfunzioni, o trasformazioni, nell'intero ecosistema.

In quest'ottica si deve trovare un significato funzionale a quanto si sta osservando in alcune peccete sub-alpine del settore centro-orientale ed orientale delle Alpi, dove si è osservata una duplice connotazione della pedofauna che partecipa alla elaborazione delle forme AMPHIMULL (Figura 5). Il profilo organico appare infatti talvolta organizzato in due strati ben separati e distinti, popolati da fauna diversa ed esclusiva. Si tratta di artropodi e di enchitreidi nell'orizzonte superficiale OH; di vermi anecici e endogei nel sottostante, cioè più profondo, orizzonte A. Potrebbe trattarsi della dimostrazione che in particolari ambienti si realizzino condizioni microclimatiche significativamente diverse in superficie (caratterizzata dunque da artropodi) rispetto a quelle che si manifestano più in profondità e che sono da ritenere ideali per la vita e per l'attività dei vermi anecici.

Le forme MULL, MODER e MOR potrebbero dunque essere il risultato di due processi di co-evoluzione che si mantengono però separati e distinti, in quanto sviluppati con ritmi pedogenetici diversi (Ponge 2003), sotto l'azione di ambienti altrettanto differenti.

La forma più rozza, cioè primitiva, sarebbe quella MOR, che è priva di segni dell'azione di specie animali (l'EUMOR prima descritto), in quanto innescata e avviata in ambienti poveri e limitanti (acidi e freddi). La forma più recente sarebbe quella MULL, in cui i vermi anecici ed endogei riescono a miscelare intimamente la sostanza organica con quella minerale, favorendo rapidi ricicli e restituzione della produzione primaria (lettiera) nel sistema che l'ha generata. Il sistema a MULL sarebbe anche per questo motivo il più ricco di specie ed il più complesso sotto il profilo strutturale. In condizioni non così limitanti come i MOR, e nemmeno tanto favorevoli come i MULL, si sarebbero formate le forme MODER, provviste di caratteri e di componenti animali molto diverse rispetto alle altre due forme di humus.

La classificazione delle forme di humus si può dunque applicare anche agli attori della biodegradazione, in linea con l'idea che attribuisce agli humus il significato di "sistemi in evoluzione", frutto della integrazione tra ambiente fisico e ambiente biologico, che si possono studiare in termini dinamici, seguendo e interpretando, attenti alle scale spaziali e temporali in cui si realizzano, le diverse fasi e le differenti forme del divenire dell'intero ecosistema.

## Bibliografia

- BERNIER N., 1996 - **Altitudinal changes in humus form dynamics in a spruce forest at the montane level.** *Plant and Soil*, 178: 1-28.
- BERNIER N., 1997 - **Fonctionnement biologique des humus et dynamique des pessières alpines.** Le cas de la forêt de Macot-la-Plagne (Savoie). *Ecologie*, 28,1: 23-44.
- BERNIER N., PONGE J.F., 1993a - **Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest.** *Soil. Biol. Biochem.* 26,2: 183-220.
- BERNIER N., PONGE J.F., 1993b - **Dynamique et stabilité des humus au cours du cycle sylvogénétique d'une pessière d'altitude.** *C. R. Acad. Sci.* 316: 647-651.
- GALVAN P., 2002 - **Forme di humus a confronto in tre tipi forestali delle prealpi orientali (Parco Nazionale Dolomiti Bellunesi).** Studio micromorfologico dei profili. Tesi di laurea.
- KUPIEC J.J., 1981 - **Théorie probabiliste de la différenciation cellulaire.** XII Rencontres de Méribel, 161- 163.
- KUPIEC J.J., 1983 - **A pèrobabilist theory for cell differentiation, embryonic mortality and DNA C-value paradox.** *Specul. Sci. Technol.*, 6, p. 471- 478.
- KUPIEC J.J., 1998 - **Un mécanisme de hazard-sélection pourrait expliquer la différenciation de plusieurs types cellulaires.** *Médecine/Science*, 14, p. 115- 121.
- KUPIEC J.J. e SONIGO P., 1999 - **Du génotype au phénotype: instruction ou sélection?** *Bulletin de la Société française de génétique, Médecine/Science* 13, I-V.
- KUPIEC J.J. e SONIGO P., 2000 - **Ni Dieu ni gène, pour une autre théorie de l'hérédité.** *Points Sciences*, Edizioni Seuil.
- MARGALEF R., 1982 - **Energia esosomatica: successione, evoluzione e stabilità dei sistemi naturali.** Corsi di Cultura in Ecologia, Università di Padova.
- MILONE U., 2003 - **Dinamica forestale e forme di humus. Pecceta altimontana dei suoli silicatici, esposizione nord (Val di Sole, Trento).** Tesi di laurea.
- PATZEL N. e PONGE J.F., 2001 - **The heterogeneity of humus components in a virgin beech forest.** *Eur. J. Soil Biol.* 37: 117-124.
- PONGE J.F., 1984 - **Etude écologique d'un humus forestier par l'observazione d'un petit volume, premiers résultats. I.** La couche L1 d'un moder sous pin sylvestre. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 2821, 2: 161-187.
- PONGE J.F., 1985 - **Etude écologique d'un humus forestier par l'observazione d'un petit volume, premiers résultats. II.** La couche L2 d'un moder sous pin sylvestre. *Pedobiologia* 28: 73-114.
- PONGE J.F., 1988 - **Etude écologique d'un humus forestier par l'observazione d'un petit volume, premiers résultats. II.** La couche F1 d'un moder sous pin sylvestre. *Pedobiologia* 31: 1-64.
- PONGE J.F., ANDRÉ J., ZACKRISSON O., BERNIER N., NILSSON C. e GALLET C., 1998 - **The forest regeneration puzzle, biological mechanisms in humus layer and forest vegetation dynamics.** *BioScience* 48, 7: 523-530.
- PONGE J.F., CHARNET F. e ALLOUARD J.M., 2000 - **Comment distinguer dysmoder et mor?** L'exemple de la forêt domaniale de Perche-Trappe (Orne). *Revue Forestière Française*, 52, 23-37.
- PONGE J.F., BERNIER N., 1998 - **Lumbricus terrestris L.**

**distribution within experimental humus mosaic in a mountain spruce forest.** Boil.Fertil. Soils 28:81-86.

PONGE J.F., 2003 - **Humus forms in terrestrial ecosystem : a framework to biodiversity.** Soil Biology & Biochemistry 35: 935-945.

RODEGHIERO M., 2003 - **Flussi e depositi di carbonio nei suoli di ecosistemi forestali lungo un gradiente altitudinale: variabilità spazio-temporale e determinanti ecologiche.** Tesi di dottorato.

SLOMPO P., 2003 - **Variazioni spaziali e temporali delle forme di humus in relazione al soprassuolo in una pecceta altimontana dei substrati silicatici del trentino.** Tesi di laurea

SONIGO P., 1997 - **Pour une biologie cellulaire darwinienne.** La Recherche , mars, p. 125-126.

SUSMEL L., 1981 - **Normalizzazione delle foreste alpine.** Ed. CLEUP, Padova, pp. 361

VIOLA F., 1984 - **Aspetti selvicolturali del ciclo della sostanza organica.** Atti del III congresso della Società Italiana di Ecologia, Padova, p. 246-259.

ZANELLA A., TOMASI M., DE SIENA C., FRIZZERA L., JABIOL B., NICOLINI G., SARTORI G., CALABRESE M.S., MANCABELLI A., NARDI S., PIZZEGHELLO D. e ODASSO M., 2001a - **Humus Forestali.** Edizioni del Centro di Ecologia Alpina Trento.

ZANELLA A., VALENTI A., BERNIER N., GALVAN P., CAMERET S., FRIZZERA L., ZAMPEDRI R., NICOLINI G. e VIOLA F., 2001b - **Viaggiare sulle scale dell'humus.** S.I.S.E.F. Atti (pubblicati nel 2003) 3: 331-336.

---

## INFO . ARTICOLO

**Autori:** Paola Galvan, Centro di Ecologia Alpina, Gruppo Humus.

E-mail [galvan@cealp.it](mailto:galvan@cealp.it)

**Linda Scattolin**, Centro di Ecologia Alpina, Gruppo Humus; Università di Padova, Facoltà di Agraria, Dip. Territorio e Sistemi Agro-Forestali.

E-mail [linda.scattolin@unipd.it](mailto:linda.scattolin@unipd.it)

**Jean-François Ponge**, Museum d'Histoire Naturelle de Paris, Laboratoire d'Ecologie. E-mail [jean-francois.ponge@wanadoo.fr](mailto:jean-francois.ponge@wanadoo.fr)

**Franco Viola**, Università di Padova, Facoltà di Agraria, Dip. Territorio e Sistemi Agro-Forestali. E-mail [franco.viola@unipd.it](mailto:franco.viola@unipd.it)

**Augusto Zanella**, Università di Padova, Facoltà di Agraria, Dip. Territorio e Sistemi Agro-Forestali. E-mail [augusto.zanella@unipd.it](mailto:augusto.zanella@unipd.it)

**Parole Chiave:** Ecologia, humus, chiave di riconoscimento, pedofauna, dinamica forestale.

### Abstract:

Lavoro svolto in collaborazione con il Centro di Ecologia Alpina, Trento, nell'ambito del progetto MIUR PRIN 2003 FOR\_BIO "Modelli di gestione sostenibile dei sistemi forestali per la conservazione della complessità e della diversità biologica" (coordinatore nazionale: O. CIANCIO).