

La pédologie dans ses rapports avec l'écologie

Evolution des concepts et applications

B. SOUCHIER*

L'écologie, ou science de l'« environnement » (anglais) fait référence à la notion d'*habitat*. Le sol a une écologie, et plus précisément une mésologie, au sens de LEMEE, prenant en compte les différents facteurs du milieu qui interfèrent et contribuent à la formation du sol et à son équilibre dynamique, selon l'enchaînement Milieu — Processus — Caractères. Mais réciproquement, le sol est base de l'écologie, et détermine en effet le fonctionnement des écosystèmes terrestres, habitats des êtres vivants à la surface du globe.

Nous envisagerons successivement ces deux points de vue qui convergent en un même concept : « le sol, milieu vivant complexe, base de la science des écosystèmes terrestres ».

Ecologie des sols

Le sol, milieu vivant, est-il le reflet fidèle des facteurs du milieu ?

Principes d'écopédologie

La pédologie moderne considère le sol comme compartiment fondamental de l'écosystème terrestre (au sens de DUVIGNEAUD, 1974) :

(Milieu minéral - Microorganismes et faune - Plantes)

A l'interface de la lithosphère, de la biosphère et de l'atmosphère, le sol résulte, dans le temps, d'un *équilibre dynamique* sous l'action conjuguée des facteurs physico-chimiques et biologiques du milieu :

ROCHE-MÈRE + Energie solaire $\frac{\text{Organismes vivants}}{\text{(Biosphère)}}$ SOL
(lithosphère) (Atmosphère)

Le sol, ainsi défini, est indissociable de son environnement atmosphérique et biosphérique et, notamment, de l'action des végétaux, transmetteurs de l'énergie solaire à l'écosystème, et au milieu minéral, qui se transforme par altération : l'énergie transmise provoque la dégradation des minéraux primaires, la néoformation des minéraux secondaires, à grande surface spécifique réactive, qui s'associent en de nouveaux arrangements, ou microsites d'agrégation caractéristiques des sols.

* Centre de Pédologie Biologique, B.P. 5, 54501 Vandœuvre-les-Nancy Cedex, Université de Nancy I.

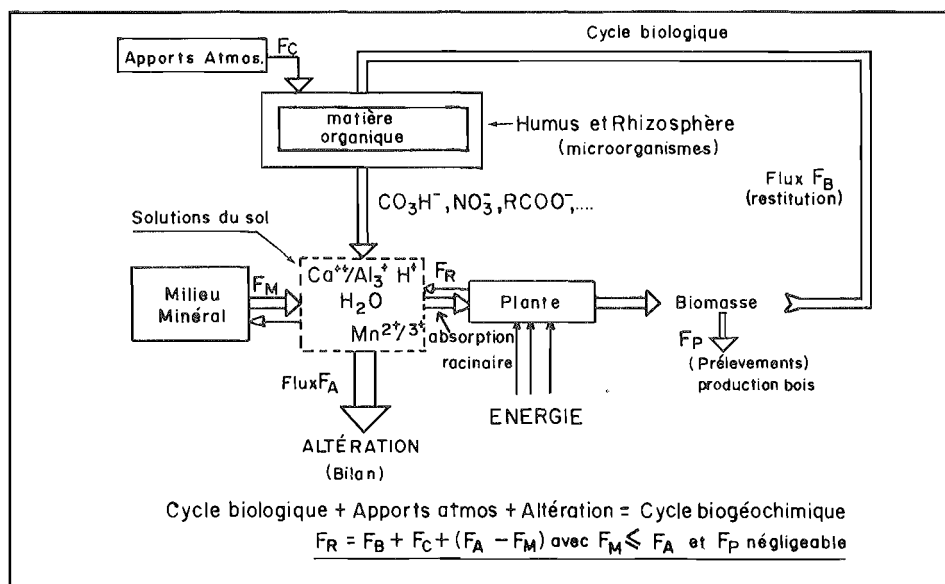
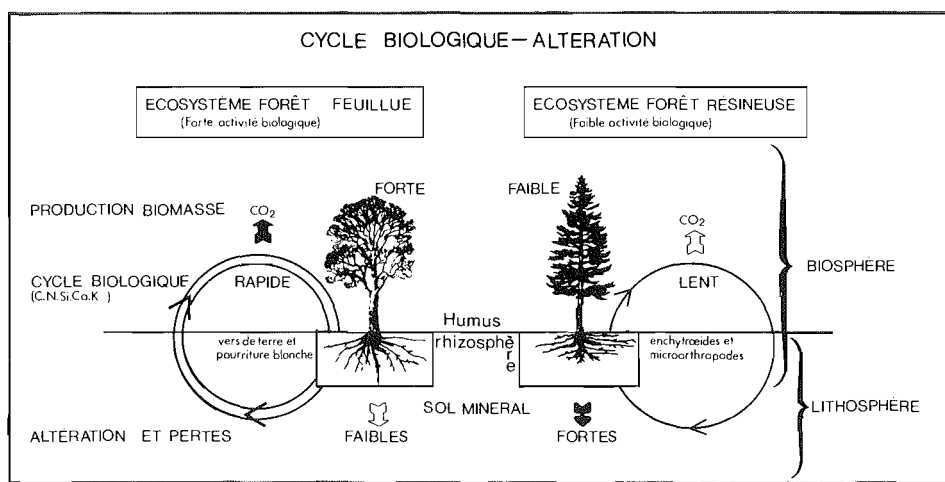
Cette *transmission d'énergie*, source de vie pour l'écosystème et le sol, se fait par des interactions spécifiques plantes-microorganismes-faune-minéraux (BERTHELIN *et al.*, 1979) et entretient des mouvements importants de matières minérales et organiques qui relie les deux compartiments plantes et sol :

— *Cycle biologique*, dans et par les plantes (carbone, azote, éléments minéraux majeurs et traces) : absorption racinaire ; production de biomasse (matières organiques « fraîches ») ; restitution au sol ;

— *Mobilisation chimique* des éléments minéraux extraits des minéraux du sol par les solutions (altération biologique et chimique).

La résultante de ces deux phénomènes de transferts de matières est appelé *cycle biogéochimique*, dont le bilan, généralement soustractif, constitue l'altération nette du système.

La figure 1 modélise ces transferts en terme de flux, et leurs interactions, et schématise le fonctionnement divergent des deux écosystèmes : forêt feuillue à humus actif-forêt résineuse à humus brut, dont une version en terme d'énergie a été récemment proposée (SOUCHIER, 1984).



LA PÉDOLOGIE DANS SES RAPPORTS AVEC L'ÉCOLOGIE

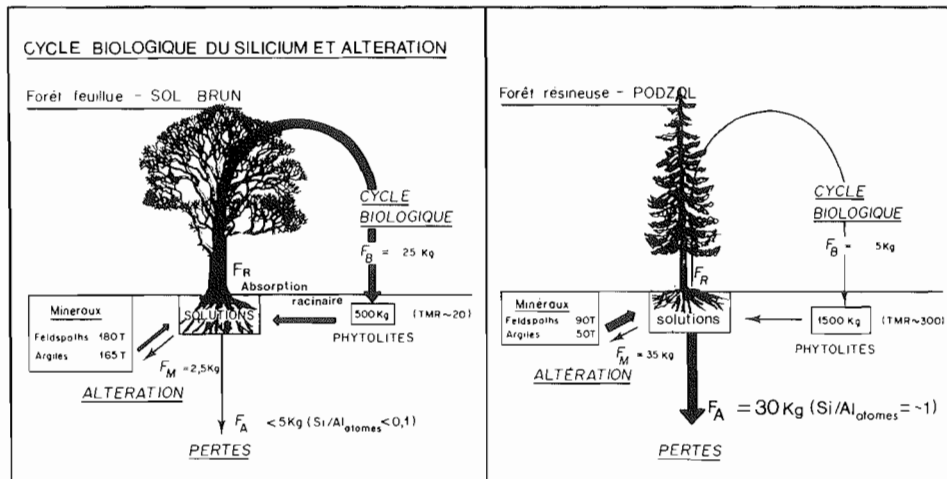
Du modèle de fonctionnement précédent on déduit :

a) Il existe une *relation de portée générale, et inverse*, entre l'intensité de l'activité biologique, du cycle des éléments et de la production de biomasse d'une part, l'altération nette, ou bilan des pertes par altération, d'autre part.

Au système à forte activité biologique (humus mull) correspond un cycle biologique intense, une forte production et un flux d'altération réduit, voire même nul dans un système forestier non perturbé. L'écosystème à humus brut, à faible activité biologique et faible productivité a un fonctionnement inverse : l'énergie solaire transmise se manifeste essentiellement en terme d'altération, provoquant généralement une forte aluminisation et une protonisation du milieu organo-minéral, et de la solution interne du sol. Par contre, dans le modèle à forte activité biologique, les cations alcalins et alcalino-terreux, à l'état échangeable et en solution, sont dominants et proviennent essentiellement du recyclage biologique, et pour une faible part de l'altération des minéraux.

b) *Fonctionnement de l'écosystème et hydrochimie* : comme nous venons de le montrer, la divergence du fonctionnement de l'écosystème sol- plante se traduit dans les concentrations et les *équilibres ioniques* de la *solution interne* à l'interface Minéraux-Rhizosphère, symbolisée figure 1 par le rapport $[Ca^{++}]/[Al^{+++}] + [H^+]$ en solution. On pressent donc les implications à la fois pour la stabilité des minéraux, pour la nutrition et l'écophysologie des plantes.

Le cycle biogéochimique du silicium (BARTOLI *et al.*, 1978) (figure 2) est complexe mais exemplaire : la divergence entre les deux écosystèmes Feuillus-Résineux, est accentuée par le fait que le silicium biologique, restitué au sol sous forme de « phytolithes » (microincrustations d'opale dans les tissus foliaires) est peu soluble, et s'accumule dans les profils des sols podzoliques à mor et dans les horizons B spodiques par migration. La solubilité et le recyclage de la silice biologique est beaucoup plus intense dans les humus actifs de feuillus. Les équilibres silice soluble — silice amorphe — minéraux silicatés s'en trouvent modifiés, ainsi que les rapports Si/Al en solution.



c) *La généralisation, à l'échelle du monde, de la relation cycle biologique-altération* : (Tableau I).

Domaines 1 et 2 : Cycle biologique ralenti - altération forte des milieux acides et lessivants (bases - silice - aluminium et fer).

Domaines 3-4-5 : Cycle biologique actif - altération ménagée en milieu peu acide ou neutre, plus ou moins confiné (bases - silice) suivant climat.

ZONES BIOCLIMATIQUES ET SOLS		
VEGETATION	SOL	AGENTS ET PRODUITS D'ALTERATION
1. DÉSERTS FROIDS ET TOUNDRA	SOLS MINÉRAUX BRUTS ET TOURBES	H ₂ O † GEL → OXYDORÉDUCTION
2. FORÊT RÉSINEUSE BORÉALE (TATGA)	PODZOLS	H ₂ O + HUMUS ACIDE → DISSOLUTION + AMORPHES Fe, Al, Si
3. FORÊT FEUILLUE TEMPÉRÉE ET SUBBORÉALE	SOLS BRUNS ET SOLS LESSIVÉS	H ₂ O + HUMUS NEUTRE OU PEU ACIDE → (AH-Fe ⁺⁺⁺ -ARGILES) (A ₁) FeO(OH)-ARGILES B (ARGILES HÉRITÉES)
4. STEPPE CONTINENTALE ET TROPICALE SUB-ARIDE	SOLS ISOHUMIQUES (CHERNOZEMS ET APPARENTÉS)	H ₂ O + HUMUS CALCIQUE → (HUMINE-Ca ⁺⁺ , Fe ⁺⁺⁺ -ARGILES 2:1) REDISTRIBUTION DIFFUSE DE Ca ⁺⁺ (CO ₃ Ca)
5. FORÊT MÉDITERRANÉENNE ET SUBTROPICALE	SOLS FERRIALLITIQUES	H ₂ O+HCO ₃ ⁻ → (Fe ₂ O ₃ -ARGILES 2:1, NEOFORMÉES) ‡ HORIZON CALCIQUE
6. FORÊTS ET SAVANES TROPICALES SÈCHES	SOLS FERRUGINEUX	H ₂ O+HCO ₃ ⁻ → Fe ₂ O ₃ -KAOLINITE
7. FORÊTS ÉQUATORIALES ET SAVANES TROPICALES HUMIDES	SOLS FERRALLITIQUES	H ₂ O+HCO ₃ ⁻ → Al ₂ O ₃ -Fe ₂ O ₃ -KAOLINITE
8. FACTEURS LOCAUX ET CLIMAX STATIONNELS		
VEGETATIONS SPÉCIALISÉES	- SOLS SALINS - SOLS VERTIQUES - SOLS HYDROMORPHES	IONS Na ⁺ IONS ALCALINO-TERREUX + CONFINEMENT H ₂ O (OXYDORÉDUCTION)

Domaines 6-7 : Les modèles intertropicaux, perhumides ou contrastés : une apparente contradiction à la relation inverse « cycle biologique intense - faible altération ».

On franchit ici un seuil climatique : des cycles biologiques pourtant intenses, activés par le couple température-humidité, ne peuvent contribuer efficacement à maintenir un milieu à tendance confinée, face à un vecteur de transfert « drainage climatique », qui entraîne une lixiviation préférentielle des bases et de la silice, définissant les milieux kaoliniques, à hydrolyse totale, en milieu faiblement acide (altération bicarbonique décrite par PÉDRO, 1967).

D) Les facteurs de divergence autres que le bioclimat : dans l'enchaînement activité biologique - végétation et type d'humus - altération, la végétation est d'abord celle de la formation climatique, liée au facteur bioclimat. Elle peut être aussi formation spécialisée déterminée par des facteurs locaux ou stationnels, lithologie (acidité - basicité et alcalinité du matériau), topographie - hydromorphie.

Les interactions entre facteurs et pédogenèse sont généralement d'ordre organo-minéral, et s'enregistrent au niveau des humus, de l'activité biologique, et du mode d'altération - équilibres minéraux - solutions, qui en résultent.

Nous discuterons plus loin de la hiérarchie des facteurs du milieu montrant qu'il n'est pas toujours facile de statuer sur la distinction facteurs bioclimatiques régionaux - facteurs stationnels.

Végétation (et climat) - Pédogenèse initiale : les phases de la colonisation biologique.

Les schémas précédents paraissent privilégier la formation végétale et l'humus qui, en équilibre avec le climat, induisent le mode de fonctionnement de l'écosystème et donc du sol dit « sol climax climatique ». Cet équilibre s'est établi progressivement au cours d'une *pédogenèse initiale*, dont un exemple bien connu est celui de l'évolution récente des marges périglaciaires, ou moraines latérales du glacier d'Aletch, étudiées par LÜDI (1945), RICHARD (1968) et PATERNOSTER (1981).

La *colonisation biologique* connaît une succession de groupements végétaux (tableau II), plantes pionnières, d'abord, inféodées au milieu périglaciaire, à faible recouvrement, mais fort développement rhizosphérique, et aptes à fixer l'azote,

COLONISATION VÉGÉTALE ET PÉDOGENÈSE INITIALE

(Lüdi, 1945, J.-L. RICHARD, 1968, M. PATERNOSTER, 1981)

(Glacier d'Aletsch, alt. 1750-1900 m).

Age (Années)	Végétation	Profil
0		Dépôt morainique L.S. 0,2 % M.O.
5-15	Végétaux pionniers Rhizosphère + faible recouvrement (<i>Linaria alpina</i> , <i>Epilobium fleischeri</i>)	
30-40	Végétaux pionniers + colonisateurs Rhizosphère + recouvrement (Tapis muscinal + herbacées grégaires + Saules) + premiers arbres	SOL MINÉRAL BRUT pH \neq 7 (A ₁) _c : 0,5 % M.O. C/N = 15
60-100	Végétaux pionniers + premiers indicateurs humus brut (Rhododendron - Vaccinium)	RANKER A MODER pH = 5,5, A ₁ (2 cm) : 2 % M.O., C/N = 20
120 et +	Groupement préclimatique forestier (Rhododendron-Cembraie)	SOL PODZOLIQUE INITIAL pH = 4,7, A ₀ A ₁ (5 cm) A ₁ : 2 % M.O., C/N = 30
3000	CLIMAX SUBALPIN	PODZOL SUBALPIN

progressivement associées à des espèces colonisatrices, dont beaucoup sont peu sensibles à l'action chimique du matériau minéral. Dans un premier temps d'active altération physique (microdivision) et biologique, le milieu minéral offre une résistance marquée à l'acidification par le développement d'un complexe d'altération, fraction fine de phyllites héritées, à forte surface spécifique, qui freine le départ des bases extraites des minéraux primaires (carbonates, plagioclases).

A ce stade, il y a coexistence de plantes pionnières d'écologie très tolérante, et d'acidiphiles strictes, implantées sur des microsites d'acidification (accumulation locale d'humus). Ces acidiphiles deviennent progressivement exclusives, produisant litière acidifiante et humus brut, et provoquant ainsi, par stérilisation partielle de la microflore (BERTHELIN *et al.*, 1979) l'altération acidolithique, avec aluminisation et protonisation rapide des fractions fines du complexe d'altération. A ce point de l'évolution, l'hydrochimie acide du milieu [rapport (Ca⁺⁺)/(Al⁺⁺⁺ + H⁺)] est en accord avec les exigences écologiques des végétaux acidiphiles stricts qui constituent la formation préclimatique, puis climacique subalpine de la Cembraie à Rhododendron.

L'anticipation de la végétation est évidente sur la durée nécessaire à l'installation morphologiquement affirmée du sol podzolique, climax de l'étage subalpin humide : comme ordre de grandeur, l'évolution vers le climax végétal nécessite un ou deux siècles au moins, celle du sol, un à deux millénaires, dans ces conditions de climat pourtant rigoureux.

Variations régionales majeures des sols et paysages. Le concept de zonalité et ses limites.

Nous avons vu que l'ordonnance bioclimatique des pédogenèses et des climax végétaux était une généralisation du modèle de fonctionnement des écosystèmes terrestres (milieu minéral-microorganismes-plantes).

Cette réalité, base de la conception de l'Ecole Russe, est reconnue par tous et les références bibliographiques abondent sur le sujet, dont je ne citerai que trois formulations susceptibles d'ouvrir la discussion.

L'article « Altération » de G. PEDRO dans *Encyclopedia Universalis* (1969) propose un transect bioclimatique, du pôle à l'équateur, qui a fait école. G. AUBERT et J. BOULAIN (1980) ont écrit : « A l'échelle mondiale, une carte des sols recouvre presque exactement une carte des climats », propos développés par J. BOULAIN, dans son ouvrage « Géographie des sols » (1975) : « A l'échelle mondiale, il existe, en fonction du climat, des processus d'évolution caractéristiques, dont l'existence se traduit par une zonation des sols, à matériaux identiques ». Ce même auteur, il est vrai, ajoute, en guise de conclusion à l'ouvrage cité : « La pédologie s'affirme, à la fin du siècle dernier, sous le drapeau de la zonalité... Que reste-t-il aujourd'hui de cette vision planétaire? La loi de la zonalité reste vraie pour le pédologue, qui s'attache à la recherche du sol typique, et dont l'œil exercé élimine toutes les situations où le sol est azonal. Après l'âge des intuitions rapides et des théories exploratoires, est venu le temps des inventaires systématiques, des analyses approfondies, et je dirai, de la problématique objective ».

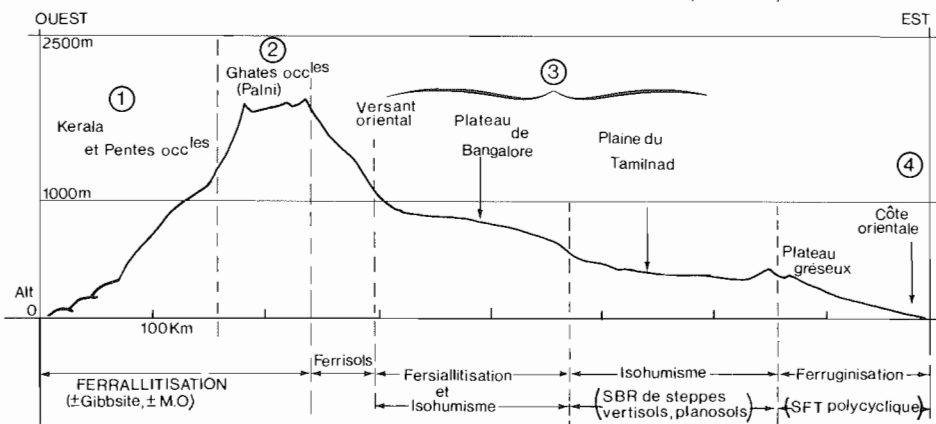
Cette incitation à réflexion me conduit à proposer quelques cas de séquences de sols et de paysages, qui pourront servir d'illustration nuancée du raisonnement bioclimatique s'appliquant, à différentes échelles, et avec une précision de diagnostic limitée par le niveau même de nos connaissances sur le déterminisme pédologique.

1. Sols climax du Sud de l'Inde. Spécificité des climats de mousson (TROY *et al.*, 1977).

La carte à petite échelle des sols de l'Inde, présentée dans les Actes du Congrès de New-Delhi (1982) et inspirée de la « Soil Taxonomy » reconnaît oxisols, tropepts et vertisols principalement, sans qu'on puisse établir de liens d'ordonnance cohérente dans les paysages.

A une échelle d'observation plus grande, l'analyse d'un transect, au voisinage du 10° L.N. met en évidence une remarquable variation spatiale des sols et des écosystèmes naturels, y compris dans leur faciès de dégradation (figure 3, tableau III).

RÉGIONS NATURELLES ET SOLS DU SUD DE L'INDE (10°lat. Nord)



ZONES BIOCLIMATIQUES - VÉGÉTATION ET SOLS CLIMAX DU SUD DE L'INDE (800 Km W-E 10° L.N.)

1. Plaine du Kerala et pentes occidentales (alt. 0-1500 m)

Climat type de **mousson d'été**, $T_m \neq 26-27$ °C; $P = 2000-4000$ mm.

Forêts ombrophiles sempervirentes (à Dipterocarpaceés) :

— sols ferrallitiques à gibbsite - reliefs cuirassés et demi-oranges.

2. Massif des Gathes occidentales (Palni nilgiri) (alt. 1800-2300 m)

Climat **orotropical**, $T_m \neq 10-15$ °C; $P = 1500-1700$ mm; $S_s = 1-3$.

Forêts montagnardes sempervirentes (à Lauracées) - Prairies altimontaines.

Sols très humifères	}	Rankers à gibbsite Ferrallites à gibbsite (et horizon de Gravelon) - prairies altimontaines Ferrallitiques (forêts)
------------------------	---	--

3. Versant oriental - plateau et plaines de Tamilnad (alt. 400-700 m et 300-600 m)

Climats **tropicaux** dits « retardés » (pluies automnales) (Legris *et al.*, 1965) et forte continentalité $T_m \neq 24$ à 28,5 °C; $P = 550$ à 900 mm; $S_s = 5-8$ (+ séquences sèches) (fortes variations interannuelles).

A) Forêts semi-décidues de transition (à Guttifères et Méliacées) et cultures thé-café (alt. > 1000 m) - ferrisols humifères.

B) Forêts décidues à teck et fourrés xérophiles; bas de versant occidental et plateau (alt. 500-900 m) - sols isohumiques et fersiallitiques.

C) Steppes sèches et savanes arbustives du Talminad - sols bruns rouges de steppe - sols ferrugineux tropicaux - sols vertiques et planosoliques.

La ferrallitisation, mode majeur des climats de mousson de basse altitude des versants Ouest, est relayée en altitude et d'Ouest en Est, par des types pédogénétiques originaux, voire même sans équivalent dans les régions intertropicales homologues.

Les facteurs écologiques et leur complexité. On doit attribuer ces variations, non seulement aux variations bioclimatiques — altitudinales ou xériques — du régime de mousson, mais également aux facteurs lithologiques (socle charnockitique) à la néotectonique, aux conditions de drainage, aux viscosités géomorphologiques et à celles des climax végétaux (forêts, savanes et prairies altimontaines). C'est dire la complexité du déterminisme des divers climax, sols et végétations qu'on peut observer, le long du transect (figure 3), en juxtaposition plus ou moins discontinue.

Originalité des pédogenèses. Les particularités climatiques encore mal analysées sont pour une part à l'origine :

1° De l'individualisation des *ferrisols* de moyenne altitude, dont le caractère hyperalumineux serait dû à l'altération des microlithes de plagioclases.

2° Du développement à plus basse altitude sur versants orientaux, de « l'*isohumisme fersiallitique* » caractéristique des forêts claires à teck, et sous un régime climatique fortement contrasté, malgré une pluviométrie élevée, et à tendance continentale. La composition et la structure des formations végétales sont plus significatives que les paramètres climatiques, dont les valeurs moyennes ne révèlent guère la réalité bioclimatique (influence marquée des séquences xériques ou « dry pells » des périodes réputées pluvieuses).

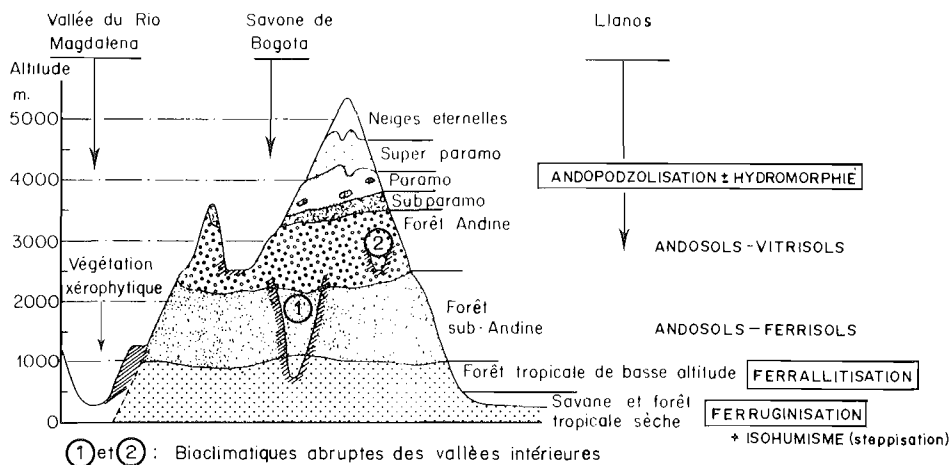
Ainsi le déterminisme des sols climax est-il à approfondir. Les climax gardent un caractère original et régional, qui n'est guère directement transposable à d'autres

régions naturelles, et à d'autres continents intertropicaux. Il s'agit d'une zonalité à dominance climatique, et à échelle limitée, pour être réellement interprétative. Les effets des barrières bioclimatiques expliquent le caractère contrasté, et même abrupt de certaines séquences, que l'on retrouve encore plus affirmé dans les toposéquences climatiques andines.

2. Bioclimato-toposéquences abruptes des Andes colombiennes (FAIVRE, 1982; FAIVRE *et al.*, 1984).

A l'échelle du massif Andin, DUCHAUFOR (1979) a décrit une séquence altitudinale des montagnes humides de Colombie (figure 4), allant de la ferrallitisation à l'andopodzolisation. Plus récemment, FAIVRE (1982), ANDREUX *et al.* (1984) ont étudié, à l'échelon d'un versant et du kilomètre, l'ordonnance des sols et de leur fonctionnement très différencié, dans les bioclimato-toposéquences abruptes, caractéristiques des vallées sèches.

Transect bioclimatique des Andes colombiennes (cordillère orientale)



Chacun des sols de la séquence traduit un mode de pédogenèse original, qu'il s'agisse de la différenciation morphologique et texturale, du mode géochimique lessivant ou confiné, et plus encore du mode d'humification (interactions organo-minérales). Les divergences sont étagées d'amont vers l'aval, mais avec passage abrupt d'un sol à l'autre, du *ferrisol supérieur*, au *planosol* en bas de séquence (tableau IV).

Le régime pédoclimatique est facteur premier de différenciation. Sous l'influence de courants atmosphériques très locaux (courants convectifs et effets de foehn) un fort gradient de xéricité s'établit le long du versant. En bas de la séquence, l'intensité de l'alternance microsaisonnaire dessiccation-humectation, et celle des averses unitaires, déclenche l'enchaînement des phénomènes biophysico-chimiques, et hydrodynamiques conduisant à la plansolisation :

- L'humification et le mode d'interactions organo-ferriques déterminent la résistance des structures et la dégradation : en pédoclimat humide de haut de pente, stabilité plus grande des « agrégats d'humine », des ferrisols; en climat contrasté de steppe de bas de pente, dispersabilité accentuée des microagrégats argilo-ferriques et dégradation par ferrollyse.

- La saturation hydrique et la dispersion des argiles fines entraînent lessivage des argiles, compaction des horizons argilliques et accentuation de l'appauvrissement sélectif de surface (horizon E des plansols).

TOPOSÉQUENCE CLIMATIQUE ABRUPTÉ

(Andes colombiennes - Guasca 2700 m, longueur 800 m)

Milieux - Processus - Sols

I. (Altitude : 2850 m)

Climat orotropical humide; P = 1500 mm - 2 mois secs (discontinus).

Lande secondaire subandine : activité faunique et rhizosphère
← homogénéisation et biodégradation.

Fort drainage sans déficit accentué
← allophanes + hydroxydes

Ferrisol humifère andique

II.

Climat orotropical mésoxérique; P = 1000 mm - 4 mois secs.

Prairie-steppe : activité faunique et rhizosphère limitées à A_v/A_3
← biodégradation en A_v/A_3 .

Déficit saisonnier marqué
← lessivage + individualisation oxyhydroxydes - primation en B_r .

Brunizem

III. (Altitude : 2650 m)

Climat orotropical xérique; P = 600 mm - 6 à 8 mois secs (discontinus).

Steppe dégradée : rhizosphère et humidification biologique très limitées
← aucune homogénéisation.

Déficit saisonnier de très forte amplitude (hydromorphie)
← appauvrissement + dégradation du B_r .

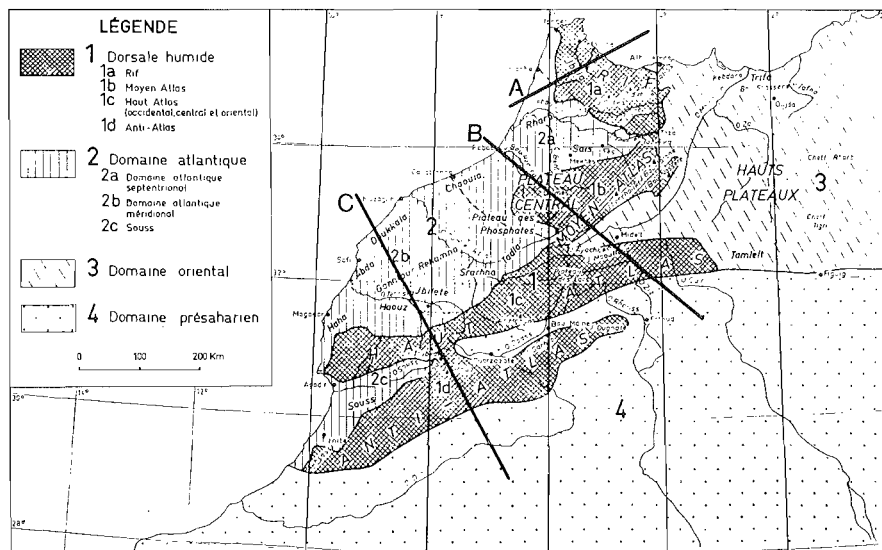
Planosol

L'ordonnance des sols est, certes, topographique, mais il n'y a pas d'interdépendance des sols de la séquence, et le déterminisme qui est essentiellement bioclimatique, n'implique pas de gradient de migrations latérales, comme dans les séquences biogéodynamiques de BOCQUIER (1971), caractéristiques des aplanissements au pied des inselbergs.

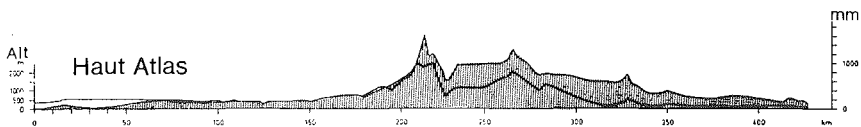
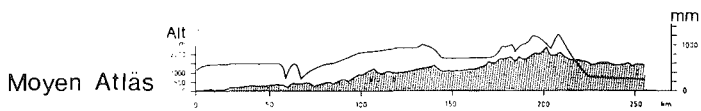
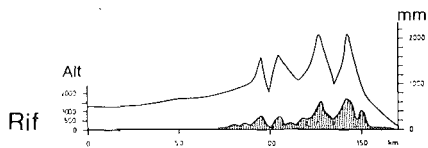
Ainsi ce type de séquence traduit une *micro-zonalité* des sols et de la végétation, due à un phénomène très local, mais répétitif, qu'il convient de distinguer de la notion de climax stationnel. Gradients de xéricité et de continentalité d'une telle séquence locale peuvent s'exprimer dans un cadre moins exigu et régional, comme le montrent les exemples des montagnes méditerranéennes et des Alpes.

3. Bioclimats et climax des montagnes subtropicales : Rif et Atlas marocains (figures 5 et 6).

On connaît les successions bioclimatiques classiques des montagnes méditerranéennes des régions insulaires (Corse) et du continent européen (Apennins-Grèce) qui relie rapidement le domaine méditerranéen, au milieu tempéré atlantique montagnard (domaine floristique eurosibérien) et, en matière de pédogenèse, fersiallisation-brunification et podzolisation. Le domaine méditerranéen atlasique



d'après GAUSSEN et al.



nous réserve quelques surprises importantes, quant aux limites du domaine fersiallitique proprement dit, c'est-à-dire des sols rubéfiés, à horizon B, argillique, riches en argiles 2/1.

L'analyse écologique est complexe, car les étages bioclimatiques altitudinaux du thermoméditerranéen à l'altiméditerranéen, s'élèvent du Nord au Sud du domaine méditerranéen et sont, de plus, recoupés obliquement par les divisions selon les indices d'aridité, de l'humide (pluviométrie de 2000 mm et 2 mois secs), à l'aride (au plus 400 mm et plus de 6 mois secs) (OZENDA, 1975). La comparaison du Rif occidental, du moyen et du haut Atlas marocain, montre que :

4. Complexité de l'écopédologie alpine (BARTOLI, 1966; CADEL, 1980).

La comparaison Alpes du Nord - Alpes du Sud, massifs externes, massifs internes, et notamment Tarentaise, Maurienne, Briançonnais, montre que :

La zonalité bioclimatique, végétation et sols, classiquement reconnue dans les massifs externes et Alpes du Nord, est fortement modifiée dans les autres domaines, par l'aridité et la continentalité, conjuguées à l'exposition et à la lithologie, dont les effets « stationnels » s'amplifient quand la xéricité du climat régional augmente.

Ainsi, à un étage bioclimatique donné, un groupement est climax climacique dans un domaine, mais devient climax stationnel dans un autre. L'écosystème montagnard du pin sylvestre, sur rendzine à moder, est climacique pour le Briançonnais et stationnel dans le Vercors (où le climax climacique est la hêtraie sur rendzine brunifiée humifère).

La complexité naît donc, à chaque étage, du fait de l'influence grandissante, avec la xéricité et continentalité régionales, des facteurs stationnels, exposition, roches-mères : y a-t-il un climax ou un essaim d'associations végétales et de sols climax? comme le proposent BARTOLI pour le montagnard de Maurienne (BARTOLI, 1966), et CADEL (1981) pour l'étage subalpin (tableau V).

AMPLITUDE DES CLIMAX DU SUBALPIN

(Alpes françaises)

Briançonnais : sol brun - sol ocre podzolique : exposition + roches-mères
 ⇒ végétation très variée (*pins à crochets* et *cembro*, *mélèze*, sapin).

Maurienne : sol ocre podzolique - podzol : roches-mères + exposition
 ⇒ végétation plus uniforme (*épicéa* ± *mélèze* - *pin cembro*).

Tarentaise : sols podzoliques - podzol : relief local - roches-mères
 ⇒ végétation uniforme (*épicéa* - *pin cembro*).

Sols et climax végétaux des massifs internes sont déterminés par des seuils pédoclimatiques et atmosphériques, et tout particulièrement la xéricité estivale et l'exposition. De ce double point de vue, le Briançonnais représente un pôle de la xéricité estivale qui a *valeur de seuil pour la podzolisation*, reconnue ici comme exceptionnelle et stationnelle.

Ainsi, en montagne, les notions de zonalité et de climax ne peuvent s'appliquer que régionalement, et la hiérarchie des facteurs écologiques est d'autant plus difficile à apprécier que le climat régional devient plus xérique, marqué par des seuils ou facteurs limitants de toute nature.

Conclusion : zonalité bioclimatique et facteurs locaux.

Partant du concept de zonalité, nous avons proposé à la réflexion du lecteur quelques exemples à différentes échelles qui montrent la complexité de l'interprétation écologique des paysages et des sols.

La *zonalité*, au sens du climat et du bioclimat (climat et association bioclimacique), facteur prépondérant, voire exclusif du déterminisme pédogénétique, *reste une base interprétative solide de la différenciation des sols* dans les paysages.

1° D'une part, la correspondance entre grandes unités taxonomiques et macroclimats paraît mieux assurée lorsque la définition des types pédogénétiques relève exclusivement des processus physico-chimiques minéraux, ce qui, en fait, est très rare (vertisolisation, halomorphie). La complexité augmente avec l'intervention plus importante des modes d'évolution organo-biologiques, combinés à des mécanismes plus minéraux.

2° La zonalité paraît, d'autre part, s'appliquer plus facilement aux petites échelles de l'inventaire des couvertures pédologiques qu'à des échelles beaucoup plus grandes. Le raisonnement écologique connaît alors des limites et la nécessité d'une adaptation approfondie en fonction de l'échelle abordée. La zonalité devient alors régionale. Perdant son caractère extrapolable, et sa simplicité linéaire — un facteur exclusif ou presque — le concept de zonalité climatique se complique d'une certaine imbrication avec un déterminisme plurifactoriel, ou mixte, climatique et stationnel.

3° *Les effets et l'importance des facteurs locaux.* Nous n'évoquerons que très brièvement ici la topographie, la roche-mère, le temps et les viscosités de l'action anthropique, qui jouent souvent un rôle en combinaison ou même en synergie, et contrecarrent, plus souvent qu'ils ne renforcent, l'action proprement climatique. Enfin, la notion de sol azonal ou intrazonal n'est qu'assez rarement pure (tourbière), et il paraît abusif de considérer systématiquement le sol azonal comme simplement une exception à la loi rigide de la zonalité.

La topographie, souvent combinée avec le temps, dans un même paysage, détermine des topo-chronoséquences qui s'imposent dans de nombreux climats intertropicaux comme éléments fondamentaux de différenciation des paysages par rapport au climax climacique (BOULET, 1974; LÉVÊQUE, 1975).

Comme le montre BOULET (fig. 7), ces séquences sont « monotones » aux deux pôles des régimes hydriques (aride et équatorial) et très contrastés dans les climats intermédiaires, où s'insèrent d'ailleurs les très beaux exemples de systèmes biogéodynamiques de BOCQUIER (1971), résolument latéralistes.

La topographie et la lithologie en régions montagnardes tempérées. Outre les difficultés à définir un climax climacique propre à un étage bioclimatique, notamment dans les mésoclimats secs, il convient d'évoquer le rôle diversifiant du colluvionnement et des variations lithologiques des sols de l'étage montagnard tout spécialement.

Le colluvionnement, sur tout matériau ou presque, est un puissant facteur de réjuvenation, mais surtout d'eutrophisation des sols, qui peut aboutir dans certains cas à des convergences tout à fait remarquables soulignées par la végétation entre sols sur matériaux acides et matériaux calcaires : ainsi, le sol brun acide de la sapinière hêtraie de l'étage montagnard humide est-il remplacé par le sol brun, colluvial et végétation neutrophile, voire calcicole, sur colluvium fin, stabilisé, et par le « ranker humique » de l'étalement à scolopendre, sur éboulis plus grossiers « sol analogue *sensu stricto* » du sol lithique humo-calcaire d'éboulis carbonatés (BOUDOT *et al.*, 1981).

Les variations lithologiques continues sur roches cristallines (granite) ou détritiques (grès) se traduisent par des variations souvent discontinues des types pédogénétiques montagnards (sols bruns, sols podzoliques) qu'il convient d'attribuer à la richesse en minéraux ferromagnésiens facilement argilisables du complexe d'altération, et aux valeurs seuils correspondants (SOUCHIER, 1971; SYAKA, 1980).

Le temps et les influences anthropiques se manifestent d'autant plus nettement dans l'évolution, que la composition du matériau est plus proche d'un seuil de divergence évolutive, comme l'ont montré les nombreuses études sur la brunification et la podzolisation.

4° Malgré la complexité des modèles pédologiques dus à l'interférence des facteurs écologiques, *la fécondité du concept de zonalité subsiste néanmoins*, car les interrogations qu'il pose forcent à réfléchir sur les limites de nos connaissances, notamment sur la signification et l'efficacité des paramètres climatiques : dans le domaine inter-tropical notamment, il paraît clair que des seuils sont à définir dans les régimes thermiques et pluviométriques et que les notions de drainage climatique, de xéricité, et de continentalité sont d'une très grande importance.

La confrontation de nombreux travaux typologiques et cartographiques de zones inter-tropicales par exemple, montre que plusieurs processus apparentés à la ferrallitisation, et la ferrallitisation elle-même, ont des caractères bien distincts

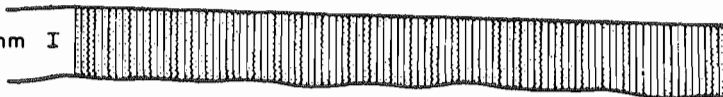
TOPOSÉQUENCES ET BIOCLIMATOLOGIE

(d'après Boulet 1974)

Pluviosité
actuelle

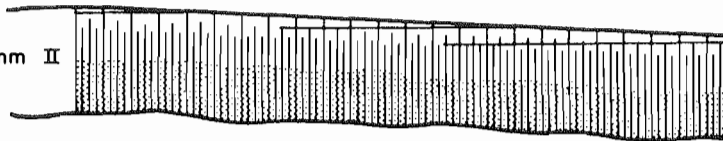
Sols bruns isohumiques

50 mm I



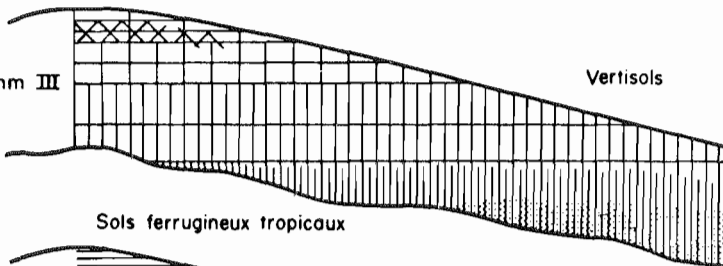
Sols bruns subarides

450 mm II



Sols bruns eutrophes

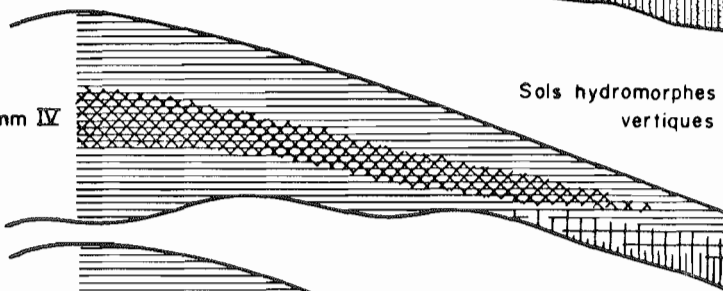
900 mm III



Vertisols

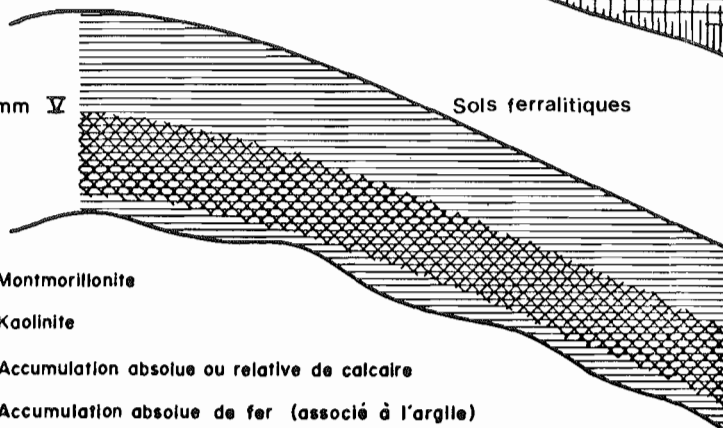
Sols ferrugineux tropicaux

1300 mm IV







Sols hydromorphes
vertiques

1600 mm V



Sols ferralitiques

-  Montmorillonite
-  Kaolinite
-  Accumulation absolue ou relative de calcaire
-  Accumulation absolue de fer (associé à l'argile)

d'un sous-continent à l'autre, et même d'une grande région à l'autre de ce vaste domaine. Il y a, à cette variabilité et diversité, des causes multiples que l'on pressent : c'est notamment le fait que chaque pédogenèse est la sommation de mécanismes élémentaires, discrets par rapport au temps, souvent antagonistes et commandés davantage par les pics d'intensité beaucoup plus que par leur intensité moyenne. Ces facteurs multiples, certes, en majorité pédoclimatiques, ne sont jamais, ou presque, décrits et analysés ainsi, mais bien plutôt en terme de « valeurs types qui lissent la réalité ». On peut même aller plus loin en disant que les sols résultent, du point de vue climatique, de la sommation de « microcataclysmes » qui s'impriment dans la mémoire vivante du sol. Ceci nous incite à adopter un état d'esprit nouveau, sans renier nos acquis culturels antérieurs, dont le concept de zonalité est sans doute l'un des plus profondément enracinés.

La pédologie, base de l'écologie : autécologie des espèces végétales, fonctionnement des écosystèmes

Le sol, organo-minéral, est le support physique et l'élément fondamental de l'habitat des êtres vivants. A partir de quelques exemples, je développerai ce point de vue, qui découle des principes d'écopédologie du titre I, et qui s'applique aux mécanismes d'interactions réciproques Sol-Plantes.

Je limiterai cette analyse succincte aux milieux naturels, forestiers, non ou faiblement perturbés.

L'AUTÉCOLOGIE DES ESPÈCES VÉGÉTALES

La phytoécologie est un des éléments descriptifs et de diagnostic du fonctionnement des écosystèmes naturels. Les plantes sont, à des degrés divers, selon leur plasticité écologique, indicatrices de milieu, au sens de la station. Le sol, par son climat interne et les équilibres sol-solutions satisfait aux exigences écologiques du groupement végétal qui caractérise la station, ou écosystème.

Chaque plante indicatrice de la station a des relations spécifiques avec le milieu sol — par l'intermédiaire de sa rhizosphère — dont le déterminisme, sans doute très complexe, est fondamental pour le développement d'une phytoécologie et phytosociologie causales.

L'analyse statistique entre la composition des groupements végétaux et les conditions de stations, permet de préciser, par grande région bioclimatique, l'autécologie des espèces constitutives de ces groupements, qu'il s'agisse des espèces ligneuses, sensibles aux conditions de nutrition hydrique et minérale, et plus encore pour les espèces herbacées indicatrices.

Les mécanismes en cause dans l'autécologie des espèces herbacées, notamment, sont multiples. Cependant, des études récentes ont précisé l'importance, si ce n'est le rôle exact, des humus, et plus encore des équilibres ioniques dans les solutions.

Une échelle précise, classant les espèces herbacées indicatrices de nombreux milieux forestiers tempérés, est fondée sur la détermination des équilibres $[Ca^{++}]/[Al^{+++}] + [H^+]$ (PENEL, 1979).

Il est ainsi établi que de nombreuses espèces réputées calcicoles n'exigent, en fait, qu'une saturation, au (pH) du sol, du complexe d'échange en ions alcalins et alcalino-terreux. Inversement, les acidiphiles stricts des humus bruts sont cantonnés aux milieux à rapport $[Ca^{++}]/[Al^{+++}] + [H^+]$ très faible, $< 0,1$, dont le calcium est pratiquement exclu.

Il convient de rappeler à ce propos que si ce rapport se révèle très significatif, il est en relation directe avec le niveau d'activité biologique qui contrôle l'importance respective du cycle biologique et du flux d'altération.

D'autres phénomènes plus complexes (DRAPIER, 1982), comme l'allélopathie et l'autotoxicité participent au déterminisme écologique des espèces en provoquant des phénomènes d'intoxication organique ou minérale, généralement entretenues par le fonctionnement même des humus et du cycle biologique.

FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS : stabilité et optimisation.

a) **Productivité d'un écosystème tempéré** : la hêtraie acidiphile de Darney (Vosges).

La démonstration est acquise aujourd'hui que l'optimisation durable d'un écosystème naturel passe par l'activation de l'humification. L'expérience de Darney, après 10 ans d'observations et mesures (A.T.P. Fonctionnement des Ecosystèmes Forestiers*) montre que des apports limités de fertilisants agissent sur la production bois d'une futaie de hêtre d'âge voisin de 100 ans.

L'enchaînement des phénomènes est le suivant :

Apports de fertilisants :

transformation morphologique et fonctionnelle d'un moder en mull acide (minéralisation et humification);

augmentation des retombées des litières foliaires;

augmentation de la production de bois.

Le protocole expérimental met en évidence l'action différentielle d'une fertilisation NPKCa par rapport à un amendement calcique et permet de chiffrer, aux différents niveaux de l'écosystème, les variations d'activité et de production résultante :

Traitement	Humification		
	Taux de minéralisation %		Taux d'humine
	C	N	Tonne/ha
NPKCa (1)	3,0	8,6	3,2
Ca (2)	1,7	6,1	1,7
Témoin	1,3	1,2	1,6

Traitement	Cycle biologique	
	Retombées foliaires tonne/ha/an	Augmentation surface terre
NPKCa (1)	4,7	170
Ca (2)	3,5	120
Témoin	3,2	100

Ainsi, la recherche de l'optimisation économique d'un écosystème forestier passe par une *accélération du cycle biologique*, démontrant l'importance du compartiment humus sur l'ensemble du fonctionnement de l'écosystème.

b) **Recherche de l'optimisation d'un écosystème tropical artificialisé.**

Dans un contexte de sols ferrallitiques des hauts plateaux malgaches, MALVOS (1980) a démontré que, contrairement au diagnostic couramment admis, la carence potassique est première par rapport à la carence phosphatée, pour la productivité de boisements résineux.

L'apport d'engrais minéraux a une action directe sur le développement racinaire, puis indirecte sur l'absorption racinaire, l'activité atmosphérique et la production biomasse.

Le bilan montre que l'effet positif des engrais minéraux dépasse quantitativement, en production biomasse, l'apport en potassium.

* Rapport rédigé par F. Toutain (Inédit).

Le cycle biologique s'accélère au dépens des réserves minérales très limitées du sol, laissant présager une rupture de l'équilibre naturel par l'intensification de la culture forestière.

Enfin, dans certaines stations du même ensemble écologique, des phénomènes de cuirassement font obstacle au développement racinaire, et tout essai d'intensification révèle une carence basale en oligoéléments (Zinc).

Cet exemple illustre l'importance du compartiment rhizosphère sur l'optimisation de la production d'un écosystème artificiel, dont la fertilité potentielle est fortement limitée par le mode climatique d'évolution (ferrallitisation).

CONCLUSION

Le Sol, base de l'écologie et du fonctionnement des écosystèmes terrestres, apparaît donc comme un système de transfert d'énergie et de matière. Le flux incident d'énergie solaire est, pour une faible part, incorporé au sol, puis restitué au cycle d'échange (Sol-Plante) grâce au compartiment Humus-Rhizosphère, qui intègre l'action des différents facteurs du milieu. Ce compartiment, par son fonctionnement, fournit un diagnostic sur l'histoire, la stabilité et l'évolution potentielle de l'écosystème.

Bibliographie

- ANDREUX (F.), FAIVRE (P.) et RUIZ (E.), 1984 — Relations entre l'humification et la distribution du fer dans une séquence altitudinale de sols sur matériau ignéo-métamorphique des Andes Colombiennes. *C.R. Acad. Sc. Paris* (à paraître).
- AUBERT (G.) et BOULAINÉ (J.), 1980 — *La Pédologie*. Coll. Que sais-je?, P.U.F. Paris, 127 p.
- BARTOLI (Ch.), 1966 — Etudes écologiques sur les associations forestières de la Haute-Maurienne. *Ann. Sc. Forest.*, 23 (3), 433-751.
- BARTOLI (F.) et SOUCHIER (B.), 1978 — *Ann. Sc. Forest.*, 35 (3), 187-202.
- BENABID (A.), 1982 — Etudes phytocéologique, biogéographique et dynamique des associations et séries sylvatiques du Rif Occidental (Maroc). Problèmes posés par la reforestation et l'aménagement des peuplements forestiers actuels. *Thèse Doct. ès Sciences*, Univ. Aix-Marseille, 201 p.
- BERTHELIN (J.), SOUCHIER (B.) et TOUTAIN (F.), 1979 — *Science du sol, Bull. A.F.E.S.*, 2-3, 175-187.
- BOCQUIER (G.), 1971 — Genèse et évolution de deux toposéquences de sols tropicaux du Tchad. Interprétation biogéodynamique. *Thèse Doct. ès Sci Nat.*, Univ. Louis Pasteur, Strasbourg. *Mém. ORSTOM n° 2*, 1973, 342 p.
- BOUDOT (J.-P.), BRUCKERT (S.) et SOUCHIER (B.), 1981 — *Ann. Sci. Forest.*, 38 (1), 87-106.
- BOULAINÉ (J.), 1975 — *Géographie des sols*. Coll. SUP, P.U.F., Paris 199 p.
- BOULET (R.), 1974 — Toposéquences de sols tropicaux en Haute-Volta : équilibres dynamiques et bioclimats. *Thèse Doct. ès Sciences*, Univ. Louis Pasteur, Strasbourg. *Mém. ORSTOM n° 85*, 272 p.
- DIAGNE (A.), 1982 — Effets d'une fertilisation minérale sur l'humification, les cycles biologiques et la productivité d'une hêtraie acidiphile sur grès de l'Est de la France. *Thèse Doct. Ing.* Univ. Nancy I, 72 p.
- DRAPIER (J.), 1983 — Les difficultés de régénération des sapinières vosgiennes. Importance de l'humus et rôle de l'allélopathie. *Thèse Doct. 3^e Cycle*, Univ. Nancy I, 109.
- DUCHAUFOUR (Ph.), 1979 — Les étages de végétation et des sols dans les montagnes humides de Colombie. *Comm. Coll. Sols de Montagne*, Grenoble, 1979.
- DUVIGNAUD (P.), 1974 — *La synthèse écologique*. Doin édit., Paris, 296 p.
- FAIVRE (P.), 1982 — Influence de la structuration liée à l'activité biologique dans les climoséquences des Andes colombiennes (Amérique du Sud). In : *C.R. Coll. Int. « Ecologie et biogéographie des milieux montagnards et de haute altitude »*, Gabas, sept. 1982.
- GADEL (G.), 1980 — *Science du Sol, Bull. A.F.E.S.*, 4, 249-264.
- GAUSSEN (H.), DEBRACH (J.) et JOLY (F.), 1958 — Atlas du Maroc. Section II : Physique du globe et météorologie. Pluviométrie. *Précipitations annuelles*. Comité de Géographie du Maroc, Rabat.
- JANEL (Ph.), DESHAYES (M.), SOUCHIER (B.) et TOUTAIN (F.), 1985 — Essai d'interprétation des rythmes d'activité biologique sous forêt humide sempervirente et forêt sèche décidue du Sud de l'Inde. *Bull. Ecol.* (sous presse).
- LÉVÊQUE (A.), 1975 — Pédogenèse sur le cycle granitogénissique du Togo. Différenciation des sols et remaniements superficiels. *Thèse Doct. ès Sci. Nat.*, Univ. Louis Pasteur, Strasbourg, 301 p.
- LÜDI (W.), 1945 — *Ber. Geobot. Forsh.* Rübél G. das Jahr 1944, Zurich.
- MALVOS (C.), BONNEAU (M.) et SOUCHIER (B.), 1982 — *Rev. Bois et Forêts des Tropiques*, n° 198, 4^e trimestre 1982, 17-42.
- OZENDA (P.), 1975 — *Doc. Cartographie Ecologique*, XVI, 1-32.
- PATERNOSTER (M.), 1981 — Colonisation par la végétation et pédogenèse initiale sur les moraines latérales historiques du Grand Glacier d'Aletsch. *Thèse Doct. Spéc.*, Univ. Nancy I, 101 p. + annexes.
- PEDRO (G.), 1964 — Contribution à l'étude expérimentale de l'altération géochimique des roches cristallines. *Thèse Univ. Paris. Ann. Agron.*, 15, 85-191; 243-333; 339-456.
- PENEL-GUILLEMIN (M.), 1979 — Caractérisation physico-chimique et classification des humus forestiers acides en relation avec la végétation et ses exigences écologiques. *Thèse Doct. Spéc.*, Univ. Nancy I, 112 p. + annexes.
- RICHARD (J.-L.), 1968 — Les groupements végétaux de la réserve d'Aletsch (Valais suisse). *Comm. Phytogéol. Soc. Helv. Sci. Nat.*
- SADIO (S.), 1982 — Altération expérimentale de phyllosilicates-tests sous végétations forestières acidifiantes. *Thèse Doct. Ing.*, Univ. Nancy I, 96 p.
- SOUCHIER (B.), 1971 — Evolution des sols sur roche cristallines à l'étage montagnard. *Thèse Doct. ès Sci. Nat.*, Univ. Nancy I. *Mém. n° 33 Serv. Carte Géol. Als. Lor.*, 134 p.
- SOUCHIER (B.), 1984 — Livre jubilaire A.F.E.S., 77-96.
- TROY (J.-P.), LEGRIS (P.), et SOUCHIER (B.), 1977 — *Bull. Ecol.*, 8 (2), 151-172.