

DEUXIÈME PARTIE

LE VÉGÉTAL ET LE MILIEU :
L'ÉCOLOGIE

CHAPITRE IV

PRINCIPES ET MÉTHODES DE L'ÉCOLOGIE

I. — OBJET DE L'ÉCOLOGIE

L'écologie (du grec *oikos*, demeure) est l'étude des rapports entre l'être vivant et le milieu dans lequel il se trouve. Cette définition n'a de sens que dans la mesure où l'on a précisé clairement ce qu'il faut entendre par *milieu* et par *rapports*.

Le **milieu** dans lequel vit un organisme peut être défini sommairement par une expression du langage courant : milieu marin, coteau calcaire, terrains incultes. Mais il peut et doit l'être d'une manière plus précise, par référence à des **facteurs** dont on donne une évaluation chiffrée : température moyenne annuelle, degré de salinité, teneur en calcium, ..., et autant que possible bien entendu par ceux de ces facteurs dont on peut établir — ou du moins supposer — qu'ils conditionnent directement la vie des organismes étudiés.

Le choix de ces facteurs, leur définition même, sont délicats. Vaut-il mieux tenir compte de la chaleur estivale, qui conditionne la maturation des semences, ou du froid de l'hiver, qui élimine les espèces les plus sensibles au gel? Évaluer l'hydratation du sol dans lequel pénètrent les racines, ou bien la pluviosité qui alimente ce sol en eau? Nous verrons qu'un facteur en apparence parmi les plus simples, tel que la pluviosité, se subdivise en plusieurs composantes (§ II), que les facteurs sont très nombreux, difficiles à classer et même à séparer (§ III) mais que l'écologiste dispose heureusement de principes généraux et de méthodes permettant de faire le tri et de ramener un problème écologique à un nombre limité de données (chapitre VI).

Les rapports entre le milieu et l'organisme se font par le jeu de certains facteurs sur certaines fonctions, c'est-à-dire par un **mécanisme d'ordre physiologique**. La position de l'écologiste qui étudie l'action de la chaleur sur la croissance devrait donc être assez voisine de celle du physiologiste qui étudie l'action de la température sur l'assimilation. En réalité, elle est sensiblement différente. Le physiologiste cherche à isoler *un* facteur, c'est-à-dire à avoir une seule variable, bien définie à chaque instant, les autres paramètres restant fixes : par exemple en plaçant les plantes en expérience dans une enceinte où les variations de température sont conditionnées à volonté, l'éclairement et l'hygrométrie restant constants; l'écologiste, au contraire, doit considérer l'effet simultané des facteurs tels qu'ils se présentent dans la nature. D'autre part, le physiologiste s'efforce d'isoler l'effet sur *une* fonction ou *un* organe; l'écologiste considère la plante *comme un tout*, le même facteur agissant simultanément sur l'ensemble de l'organisme. Somme toute, le physiologiste cherche une vue partielle et précise, l'écologiste une vue d'ensemble quitte à se contenter d'une précision beaucoup moindre. Les deux méthodes se complètent : la connaissance des mécanismes physiologiques de l'action des facteurs, telle qu'elle sera envisagée chapitre V, est nécessaire à l'écologie, tandis qu'inversement les observations faites dans la nature et notamment celles qui se rapportent aux adaptations des végétaux (chapitre VII) permettent souvent de dégrossir les problèmes et de mieux situer les conditions d'une expérience physiologique. Un exemple, celui du « facteur eau », fera mieux comprendre ces deux points de vue complémentaires.

II. — ÉTUDE DÉTAILLÉE D'UN FACTEUR ÉCOLOGIQUE : L'EAU

Pour le physiologiste, l'eau est le corps qui constitue la plus grande partie du poids des êtres vivants, assure la dispersion des colloïdes protoplasmiques et le transport des corps dissous; on considère donc en physiologie le degré d'hydratation de l'organisme, les états de l'eau dans la plante, son absorption, sa circulation et son rejet, étudiant les relations entre l'appareil absorbant de la racine et l'eau du sol, mais sans se préoccuper de la manière dont l'eau est arrivée ou s'est maintenue dans ce sol. **L'écologiste**, par contre, s'occupe de l'eau dans la nature, de son

origine, de sa rétention par le milieu, des réactions de la plante aux variations naturelles de la teneur en eau de ce milieu (sol et air).

Mais l'évaluation de l'**alimentation en eau d'un sol** en un point donné n'est pas un problème simple : il faut considérer la quantité de pluie, la part de celle-ci qui ruisselle, de celle qui s'infiltre en profondeur, de celle qui est retenue dans le sol, de celle qui s'écoule latéralement, de celle qui remonte dans les horizons superficiels pendant les périodes sèches et se perd par évaporation. Infiltration et rétention dépendent elles-mêmes de nombreux facteurs, topographiques (pente), physiques (perméabilité du terrain, teneur en colloïdes), biologiques (densité de la couverture végétale), humains (labour, drainage).

A son tour, l'analyse de l'un ou l'autre de ces facteurs en dévoile la complexité. Considérons les **précipitations** par exemple. On peut, en

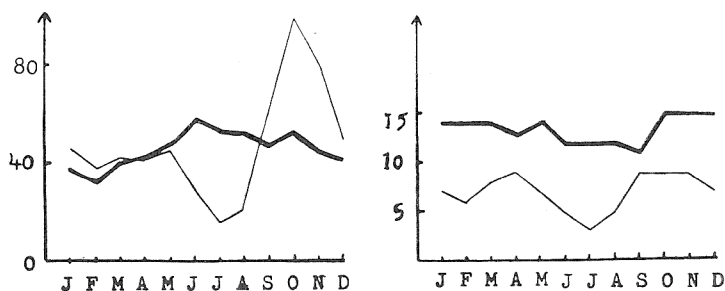


FIG. 36. — Deux régimes de pluviosité très différents :
Paris (courbes en trait épais) et Marseille (courbes en trait mince).

Les deux stations ont le même total annuel de pluie, 550 millimètres environ, mais leur distribution est très inégale suivant les mois de l'année (indiqués ici par leur initiale) et même à l'intérieur d'un même mois. A gauche, pluviosité moyenne mensuelle, en millimètres : la pluie est régulièrement répartie le long de l'année à Paris (climat atlantique) avec un maximum estival (légère influence continentale), tandis que Marseille présente une très forte sécheresse estivale en juin, juillet et août, suivie d'un automne très pluvieux. A droite, nombre moyen de jours de pluie par mois : ce nombre oscille entre douze et quinze pour Paris (courbe supérieure), c'est-à-dire qu'il pleut régulièrement un jour sur deux ou sur trois tout le long de l'année, par contre il est toujours inférieur à dix pour Marseille, s'abaissant même à trois pour juin, ce qui indique qu'il pleut seulement un jour sur dix en été, un jour sur trois en hiver. Cette distribution très irrégulière des pluies provençales, jointe à la température plus forte, explique que, à total de pluie annuel égal, le littoral provençal soit plus aride que la région parisienne.

première approximation, se fier au **total annuel** et ce seul chiffre explique déjà bien des choses : moins de 100 millimètres par an, c'est le désert, plus de 3 mètres, la forêt équatoriale, 800 millimètres, la verdure bre-

tonne. Mais si ce dernier chiffre est celui de la pluviosité de Brest, c'est aussi celui de Nice, et si Paris reçoit 550 millimètres, Marseille également. Il est pourtant évident que le paysage provençal est moins verdoyant que celui de la Bretagne ou de l'Île-de-France : c'est que le total annuel n'est pas seul en cause, il faut tenir compte aussi de la **répartition au cours de l'année** (fig. 36). Dans la région atlantique, cette distribution est assez régulière; il suffit de comparer les nombres de jours de pluie, 250 à Brest, 70 sur la côte méditerranéenne. Sur celle-ci, la pluviosité est concentrée surtout en automne et au printemps, avec deux maximums assez prononcés en octobre-novembre et en mars : ainsi en pays méditerranéen, la pluie tombe pendant la période froide, lorsque les plantes en ont le moins besoin et, par contre, elle fait défaut l'été, au moment où la forte température augmente l'évaporation; enfin ces pluies d'automne et de printemps tombent sous la forme de violentes averses dont la plus grande partie ruisselle à la faveur de pentes souvent fortes et d'un sol très érodé.

Cette importance de la répartition annuelle des pluies est encore plus grande dans les régions arides, comme nous verrons plus loin (p. 327) à propos des différents types de déserts.

D'autre part, les précipitations ne sont pas composées uniquement de pluie : il faut tenir compte également de la **neige** qui, par sa fonte tardive au printemps en montagne, représente l'équivalent de pluies printanières, et aussi des phénomènes plus difficilement mesurables que sont la **rosée** et le **brouillard**. Dans les régions à fortes amplitudes thermiques diurnes, la rosée joue un rôle important : il en est ainsi par exemple dans les parties humides de la région méditerranéenne où l'importance de la rosée est évaluée à 40 millimètres par an à Antibes, c'est-à-dire un vingtième des précipitations totales, et même dans des parties franchement arides comme sur la côte de Mauritanie où, du fait de la rareté des pluies, la part de la rosée est proportionnellement beaucoup plus grande et explique que ce pays pourtant désertique puisse, dans la bande côtière, présenter des buissons porteurs d'Épiphytes sur leurs branches. Dans le désert côtier du Pérou, la rosée est même la seule forme de précipitations. Sur le flanc des montagnes, à des altitudes souvent fixes, se forment des brouillards et cet étage de nébulosité correspond généralement à un type particulier de végétation, dans nos montagnes par exemple à la Sapinière. Enfin, il faut signaler que le régime des précipitations est également influencé par des facteurs orographiques ou climatiques, notamment par le régime des vents.

III. — NOMENCLATURE DES FACTEURS ÉCOLOGIQUES

Les facteurs de milieu sont nombreux et peuvent être classés de plusieurs façons.

On peut, en prenant pour guide la structure du milieu lui-même, distinguer les facteurs relatifs à l'air, au sol ou à la présence d'autres êtres vivants. On peut aussi, en s'attachant à la nature des facteurs eux-mêmes, distinguer les facteurs chimiques, physiques, biologiques.

Aucune classification n'est complètement satisfaisante, car les différents facteurs présentent de nombreuses interférences. Si nous considérons la température, facteur physique, il faut envisager celle du sol d'une part, celle de l'air d'autre part; dans la composition de l'atmosphère, facteur chimique, il faudra distinguer également l'atmosphère de l'air et celle du sol qui, modifiée par l'activité des micro-organismes, n'a pas la même composition. Les micro-organismes du sol sont-ils un facteur de sol ou bien un facteur biologique? Quant à l'eau du sol, elle peut être considérée aussi bien comme un facteur du terrain que comme un facteur climatique puisqu'elle provient en grande partie des pluies. La concurrence entre espèces vivantes est un facteur biologique, mais elle se manifeste par le biais d'une concurrence pour la lumière, l'eau, les substances chimiques.

L'exemple du facteur eau traité plus haut nous a suffisamment montré toute la complexité des problèmes écologiques et nous n'insisterons pas davantage sur ces interactions. Mais on comprend que les auteurs aient adopté pour les facteurs écologiques des classements souvent très différents. Nous prendrons ici celui qui est le plus généralement suivi, et nous distinguerons les facteurs climatiques, édaphiques, topographiques et biotiques, dont nous donnons ci-après une liste simplifiée.

a) Facteurs climatiques;

1. Lumière.
2. Température.
3. Eau.
4. Vent et perturbations atmosphériques.

rayons et de la transparence de l'air. Ces données dépendent elles-mêmes de la saison, de la latitude et de l'altitude, de l'heure, de l'état de l'atmosphère (fig. 37).

La **saison** et la **latitude** interviennent par le rythme de l'alternance des jours et des nuits, que nous supposons connu. Il faut remarquer

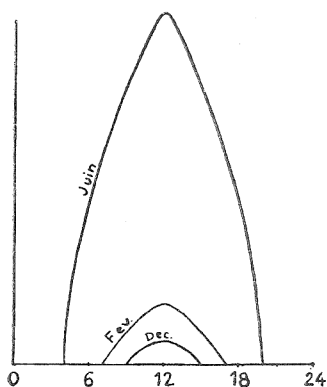


FIG. 37. — Variation relative de l'intensité lumineuse moyenne au cours de la journée, l'hiver et l'été, en pays tempéré (Vienne) (d'après WIESNER).

La quantité d'énergie lumineuse distribuée au cours d'une journée, et qui est représentée par l'aire comprise entre la courbe correspondante et l'axe des abscisses, est ici environ trente fois plus forte en juin qu'en décembre.

que ce n'est pas seulement la quantité de lumière qui est modifiée, mais également la manière dont elle parvient à la plante (fig. 38) et la composition spectrale. La moitié environ de la lumière solaire parvient au sol par rayonnement direct, l'autre moitié par diffusion dans l'atmosphère; la part de la lumière directe est plus forte en été (deux tiers environ), plus faible en hiver. La réflexion par le sol, peut jouer surtout lorsqu'il est nu, et par la neige, un rôle important. La diffusion concerne surtout les radiations de faible longueur d'onde de sorte que, lorsque le soleil est bas sur l'horizon, la lumière directe est relativement plus riche en radiations rouges (couleurs de soleil couchant).

L'intensité d'éclairement est plus forte en **altitude** et la part du rayonnement direct y est plus grande du fait que l'épaisseur d'atmosphère traversée est beaucoup plus faible, ce qui diminue à la fois l'absorption et la diffusion.

Par **temps couvert**, l'éclairement au sol peut s'abaisser à 30 à 40 % de sa valeur par temps clair, et par temps très couvert ou en période de pluie, à 10 % ou moins.

L'éclairement dépend également de la **couverture végétale**; ce point sera examiné un peu plus loin.

Dans les **nappes d'eau**, la lumière diminue rapidement avec la profondeur, même en eau claire contenant peu de matières en suspension; cette absorption de la lumière limite la vie végétale aux couches les moins profondes et ne lui permet guère de dépasser, même dans les cas extrêmes, quelques dizaines de mètres (fig. 39).

2. Effets physiologiques. — La lumière agit sur la plante par son intensité (photosynthèse), par sa couleur (tropisme par exemple), par

sa période (photopériodisme). Du point de vue de l'action sur la plante, il est plus commode de distinguer l'effet sur la nutrition et les effets morphogénétiques.

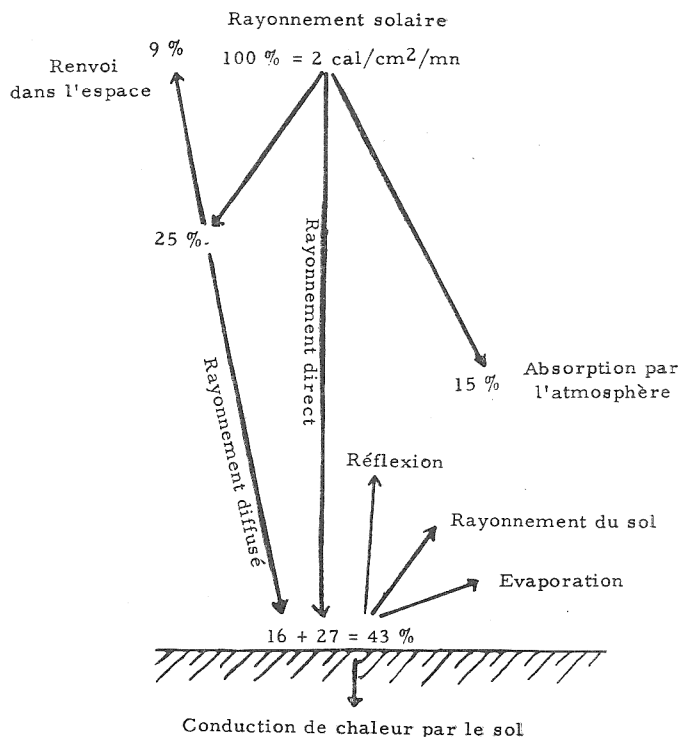


FIG. 38. — Représentation schématique de la distribution de l'énergie lumineuse dans l'atmosphère et au niveau du sol.

Les chiffres indiquent les pourcentages absorbés, réfléchis, diffusés, rayonnés; ils correspondent à une moyenne pour l'année. Ils sont calculés en supposant le temps clair, c'est-à-dire qu'il n'est pas tenu compte de l'écran des nuages qui peut réduire dans de fortes proportions la valeur du rayonnement incident (d'après WALTER, modifié).

a) Action sur l'assimilation. — En écologie, la manière la plus commode d'apprécier la quantité d'assimilation est de l'évaluer par mesure des échanges gazeux. On sait que les plantes vertes à l'obscurité présentent un dégagement de gaz carbonique (respiration), qu'à la lumière elles présentent un phénomène inverse d'absorption de gaz carbonique et de

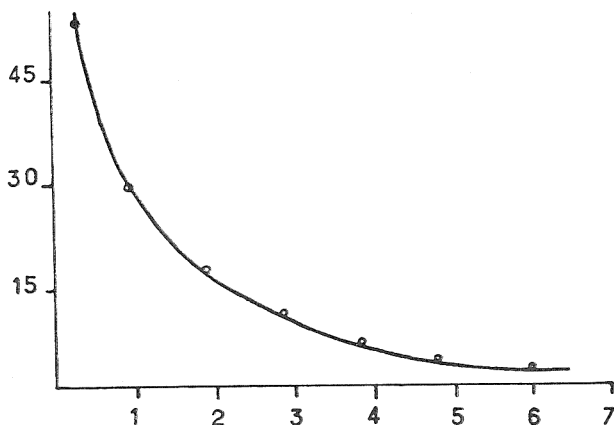


FIG. 39. — Variation de l'intensité lumineuse avec la profondeur dans une nappe d'eau (ici un lac anglais), exprimée en fonction de la profondeur en mètres et en pourcentage de la lumière incidente au niveau de la surface (d'après PEARSAL, cité par LUNDEGARDH).

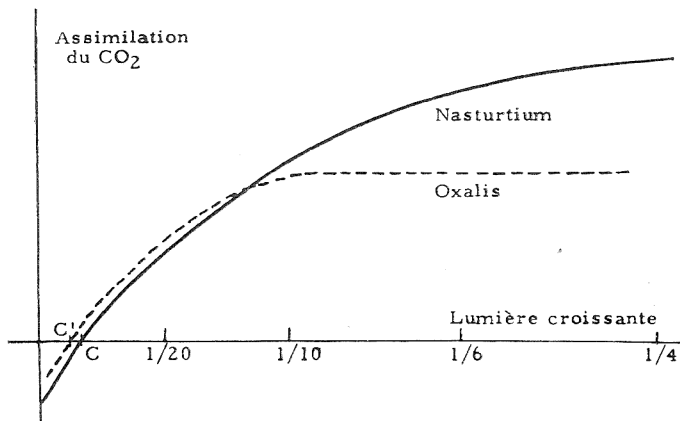


FIG. 40. — Variation de l'intensité de la photosynthèse en fonction de l'éclairement (d'après LUNDEGARDH, modifié).

L'intensité d'assimilation est mesurée ici par le dégagement d'oxygène par unité de temps et en supposant les autres facteurs, tels que la température, constants. Pour de faibles intensités, la respiration prédomine, le bilan des deux phénomènes est une absorption d'oxygène et la courbe est au-dessous de l'origine; pour une certaine valeur d'éclairement, les deux phénomènes se compensent (C, point de compensation). Pour une plante d'ombre telle que l'*Oxalis*, le point de compensation correspond à une intensité lumineuse relativement très faible.

rejet d'oxygène (photosynthèse) et que l'ordre de grandeur de la photosynthèse est nécessairement plus élevé que celui de la respiration, condition pour que la plante puisse accroître la quantité de matériau glucidique et par là même accomplir son développement.

L'intensité de la photosynthèse augmente avec celle de l'éclairement et, pour une certaine valeur de celui-ci, elle compense exactement la respiration; les échanges gazeux de la plante paraissent alors nuls, c'est le « **point de compensation** » (C, fig. 40). Le point de compensation correspond à un éclairement différent suivant les espèces, beaucoup plus

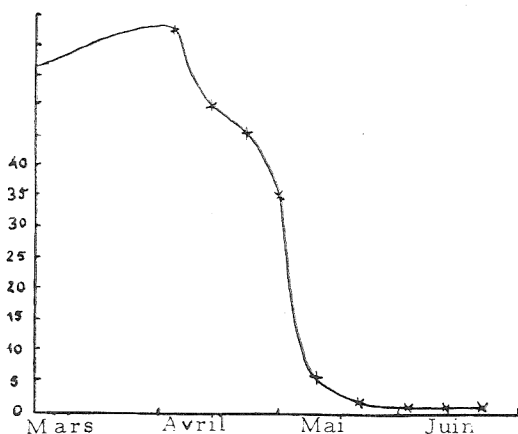


FIG. 41. — Diminution de l'intensité lumineuse au niveau du sol, consécutive à la feuillaison des arbres, dans une forêt de Chênes sessiles et de Charmes (d'après SALISBURY).

faible pour les plantes de sous-bois que pour celles qui sont adaptées à la vie en pleine lumière. La figure 40 montre le comportement différent de deux espèces.

Si l'on passe du laboratoire à l'étude dans la nature, on peut classer les plantes en plusieurs groupes suivant leurs exigences en lumière :

1° celles qui ne vivent qu'en lumière forte, voisine du maximum d'éclairement solaire : plantes de déserts ou de steppes, de hautes montagnes;

2° celles qui ont leur optimum pour un éclaircissement maximum (que nous désignerons par 100 %) mais qui peuvent vivre à une lumière plus faible s'abaissant jusqu'à 40 % : plantes de rochers et de prairies, de décombres;

3° les espèces adaptées à l'ombre (dites **sciaphiles**) vivant entre 20 et 40 % en moyenne : *Anemone nemorosa*, *Oxalis acetosella*;

4° les véritables sciaphiles qui ne peuvent vivre que sous un couvert végétal dense et sont obligatoirement des plantes de sous-bois sombres, comme *Prenanthes purpurea* des Hêtraies et des Sapinières, dont l'optimum se situe entre 5 et 10 % et qui peut encore vivre, mais sans fleurir, pour un éclaircissement de 3 % (WALTER).

Les conditions d'éclaircissement peuvent être très différentes dans les diverses parties d'une même plante et ceci est important pour les arbres : en général, la couronne reçoit une lumière beaucoup plus intense que les branches basses; certaines feuilles voisines du tronc peuvent assimiler pour des éclaircissements de l'ordre du 1/100 seulement de l'éclaircissement solaire normal.

Au cours de l'année, on voit se succéder dans le sous-bois des forêts à feuilles caduques différentes espèces dont les plus sciaphiles se développent au moment où les arbres ont leur feuillage le plus dense (fig. 41); de même les mauvaises herbes qui accompagnent certaines cultures annuelles comme les Céréales ont également un cycle lié à la quantité de lumière que la plante cultivée laisse passer dans les couches voisines de la surface du sol (voir fig. 115).

b) Action morphogénétique. — La lumière conditionne l'ensemble du développement des plantes, aussi bien la morphologie et la croissance des parties végétatives que la mise à fleur et la reproduction. Elle agit :

— sur la **germination**, certaines plantes comme les Laitues étant très sensibles, d'autres indifférentes;

— sur la **croissance** des plantules et notamment la synthèse de la chlorophylle; les végétaux croissant à l'obscurité présentent l'aspect dit « étiolé » : pauvreté en chlorophylle, tiges grêles, entre-nœuds allongés, feuilles réduites;

— sur la **morphologie** et la ramification : direction des tiges et des branches liée au phototropisme, action sur le port général de la plante

(ainsi les arbres isolés ont fréquemment une forme de boule, tandis que les arbres de la même espèce croissant en massifs denses ou en forêts ont une apparence toute différente);

— sur la **structure anatomique** : dans une même espèce les feuilles développées à l'ombre ont un limbe souvent plus grand, plus mince, plus pauvre en tissu palissadique;

— sur la **floraison** : on a montré expérimentalement, en recouvrant des cultures de certaines plantes (*Lamium galeobdolon*) de grillages à mailles plus ou moins serrées diminuant la lumière, que la floraison nécessitait un minimum d'éclairement; en outre on connaît l'important phénomène du photopériodisme qui consiste dans l'induction de la floraison par une certaine périodicité du jour et de la nuit. Ce photopériodisme joue certainement un rôle important dans la nature : ainsi les espèces des pays tropicaux, dans lesquels le jour et la nuit ont une durée sensiblement égale, sont des « plantes de jours courts », tandis que les végétaux subarctiques fleurissant pendant l'été sont nécessairement des plantes de jours longs, ce qui paraît les différencier des espèces alpines appartenant aux mêmes genres.

B. — LA TEMPÉRATURE

La température du milieu dans lequel vit la plante, c'est-à-dire de l'air et des couches superficielles du sol et des eaux, est tributaire du rayonnement solaire et sa distribution n'est pas sans analogie avec celle de la lumière.

1. **Répartition.** — Des mesures effectuées à haute altitude, à l'aide de ballons-sondes, ont montré que l'énergie reçue par une surface de 1 centimètre carré perpendiculaire à la direction des rayons solaires augmentait avec l'altitude, c'est-à-dire avec la diminution de l'effet absorbant de l'atmosphère, et tendait vers une limite que l'on peut chiffrer à 2 calories par minute et par centimètre carré. Cette énergie incidente se distribue dans l'atmosphère et au niveau du sol suivant un schéma qui a été indiqué par la figure 38. A l'altitude 0, elle varie en fonction de la

saison, des conditions atmosphériques et de la latitude comme le montre le tableau suivant (H. WALTER) :

a) Énergie reçue sur une surface horizontale, à midi, en climat tempéré (Potsdam), en calories par centimètre carré et par minute :

	Par temps clair	Par nébulosité moyenne
Juin	1,11	0,57
Décembre	0,24	0,06

b) Quantité totale de chaleur reçue, en calories par centimètre carré :

	Pour les quatre mois d'été	Pour toute l'année
Zone arctique (80° Nord)	13.600	16.800
Zone boréale (60° Nord)	30.600	43.600
Zone tempérée froide (48-52° Nord)	36.500	54.700
Zone tempérée chaude (39-45° Nord)	41.000	82.000

Si l'on considère la répartition à la surface du globe, exprimée par la moyenne annuelle de température (fig. 42), on obtient des **isothermes**, grossièrement parallèles à l'Équateur mais dessinant des lobes en fonction du contour des masses continentales. L'hémisphère nord apparaît, à latitude égale, un peu plus chaud que l'hémisphère sud : ainsi l'isotherme 20 °C coïncide sensiblement avec le Tropique du Capricorne tandis qu'il est nettement au nord du Tropique du Cancer. Les régions les plus chaudes (Équateur de chaleur) se trouvent quelque peu au nord de l'Équateur géographique et la région la plus chaude du globe se trouve dans le Sahara central et méridional, avec une moyenne annuelle supérieure à 30 °C.

Le rayonnement solaire chauffe l'air, mais aussi le sol et la surface de ce dernier atteint souvent une température relativement élevée, jusqu'à 50 °C dans nos pays, davantage dans les pays chauds (fig. 43). Au cours de la nuit, le sol rayonne à son tour et chauffe les couches d'air situées à son contact, ou tout au moins ralentit leur refroidissement.

Les tissus végétaux s'échauffent également et aux heures de pleine

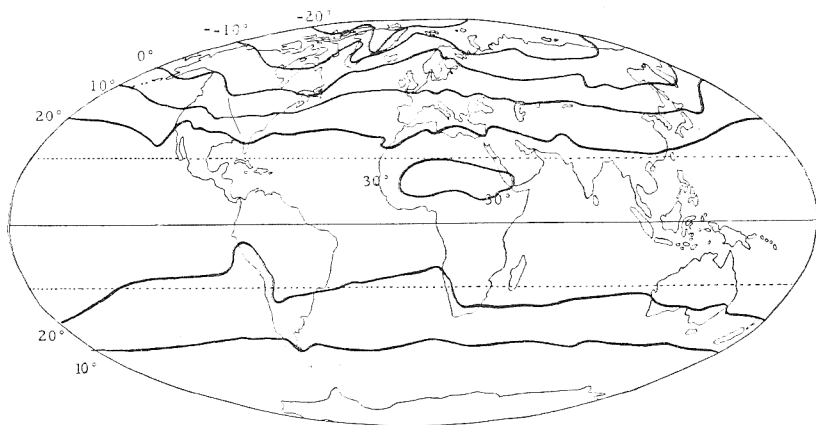


FIG. 42. — Répartition de la température moyenne annuelle sur le globe.
Explications dans le texte.

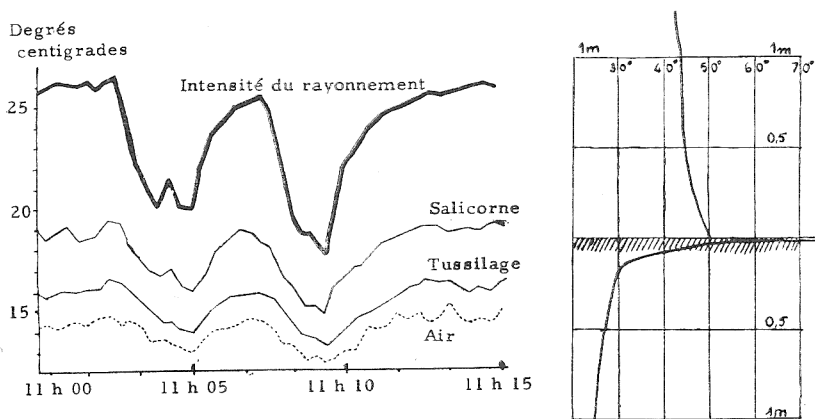


FIG. 43. — Échauffement de l'air, des tissus végétaux et du sol
en fonction du rayonnement solaire.

A gauche, intensité du rayonnement solaire en unités arbitraires (courbe en trait épais) et, en degrés centigrades, l'échauffement de l'air (en pointillé) et celui des tissus foliaires de deux espèces : une plante à anatomie foliaire normale, le Tussilage, et une plante à tissus succulents riches en eau, la Salicorne. La température des tissus est de 2 à 5 °C supérieure à celle de l'air. — A droite, échauffement de l'air et du sol au voisinage de celui-ci en pays désertique (Tucson, Arizona). La température de l'air, qui est de l'ordre de 43 °C à 13 heures et à 1 mètre du sol, est sensiblement indépendante de la hauteur au-dessus du sol sauf au voisinage de celui-ci où elle s'élève jusqu'à 50 °C environ par suite du rayonnement. Le sol lui-même s'échauffe beaucoup plus, peut atteindre dans ses couches superficielles 70 à 80 °C, mais à quelques centimètres de profondeur on retombe à une température de l'ordre de 30 °C, à peu près indépendante de l'heure, en raison de l'inertie calorifique de la terre (d'après FRITZSCHE et d'après SINCLAIR respectivement, cités par WALTER).

insolation, la température peut être de plusieurs degrés supérieure à celle de l'air ambiant (fig. 43).

2. Action physiologique de la température. — La température agit sur les fonctions essentielles de la plante, **respiration**, **photosynthèse**, et dans la zone biologique, entre 0 et 30 °C à peu près, l'inten-

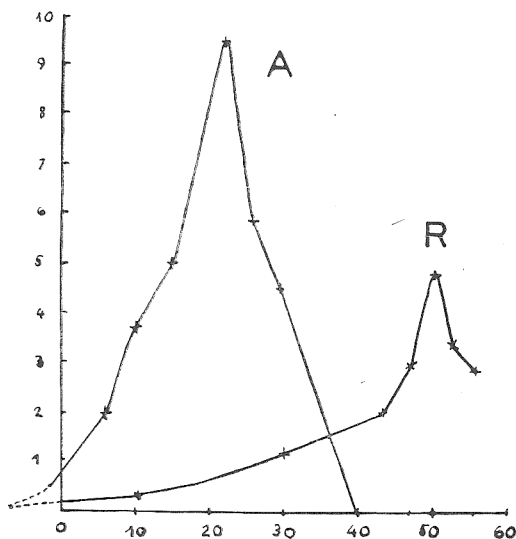


FIG. 44. — Variation de l'intensité d'assimilation (A) et de l'intensité respiratoire (R), exprimées l'une et l'autre en centimètres cubes de gaz carbonique échangé par gramme de feuille et par heure, en fonction de la température, pour la Pomme de terre.

A la température ordinaire de la saison végétative, aux environs de 20 °C, l'intensité assimilatrice est plusieurs fois plus forte que l'intensité de la respiration, ce qui est nécessaire pour permettre la croissance normale de la plante (d'après LUNDEGARDH).

sité de ces phénomènes augmente avec la température en suivant sensiblement la loi de Van't Hoff, ce qui est compréhensible du fait qu'ils sont sous la dépendance de réactions chimiques (fig. 44). Pour des températures plus élevées, la photosynthèse décroît rapidement tandis que la respiration continue à croître jusque vers 40 à 50 °C et ne diminue qu'au-delà, par inactivation des enzymes. Au-dessous de 0 °C par contre, les fonctions sont très ralenties, la respiration surtout; il arrive que, chez

certains végétaux de climat froid, la photosynthèse soit encore mesurable à -10 ou -20 °C, par exemple chez des Conifères nordiques ou chez des Lichens.

La **résistance au gel** est un facteur écologique important mais encore mal connu; les végétaux de climat froid peuvent résister à plusieurs dizaines de degrés au-dessous de zéro par un mécanisme mal élucidé, tandis que certaines plantes tropicales meurent à des températures de $+10$ °C. Dans nos pays, l'importance des gelées tardives de printemps est bien connue; quant au passage de l'hiver, il se fait grâce à des adaptations connues sous le nom de « formes biologiques » et qui seront décrites p. 191.

Nous voyons là un nouvel exemple de l'insuffisance des moyennes annuelles pour rendre compte de l'effet d'un facteur, dont il faut également, comme nous l'avons vu pour les précipitations, considérer la distribution tout au long de l'année. Ainsi, pour une même moyenne annuelle, les régions continentales présentant un hiver très froid et un été très chaud ont, en général, une végétation mieux développée, à température et pluviosité annuelles égales, que les régions océaniques à faible amplitude annuelle; ceci s'explique par le fait que, pendant l'hiver, les phénomènes physiologiques sont de toute façon ralentis et presque annulés, que la température soit de $+3$ °C ou de -10 °C (la plante pouvant être d'ailleurs protégée par la neige), tandis que, pendant la belle saison, les fortes températures du climat continental sont plus efficaces que les étés tièdes du climat océanique. Sous réserve de l'effet du gel qui peut éliminer certains végétaux, la considération des températures de la période printemps-été est donc beaucoup plus importante que celle de la moyenne annuelle.

Quant à la résistance à la chaleur de certains organismes *inférieurs*, elle est remarquable et sera étudiée plus loin, p. 203.

On a pensé utiliser comme facteur écologique la « **somme de températures** » représentée par la somme des températures journalières pendant les mois au cours desquels la plante se développe; cette notion a été utilisée notamment en ce qui concerne la culture des Céréales. Elle doit bien entendu être utilisée avec discernement; employée d'une manière trop systématique, elle a fait l'objet de vives critiques et a été à peu près abandonnée, avant que l'on en ait tiré tout le profit possible, semble-t-il.

Enfin un effet important de la température est constitué par le phénomène de vernalisation ou « thermopériodisme », c'est-à-dire par la nécessité, pour qu'une espèce puisse fleurir, d'avoir subi antérieurement

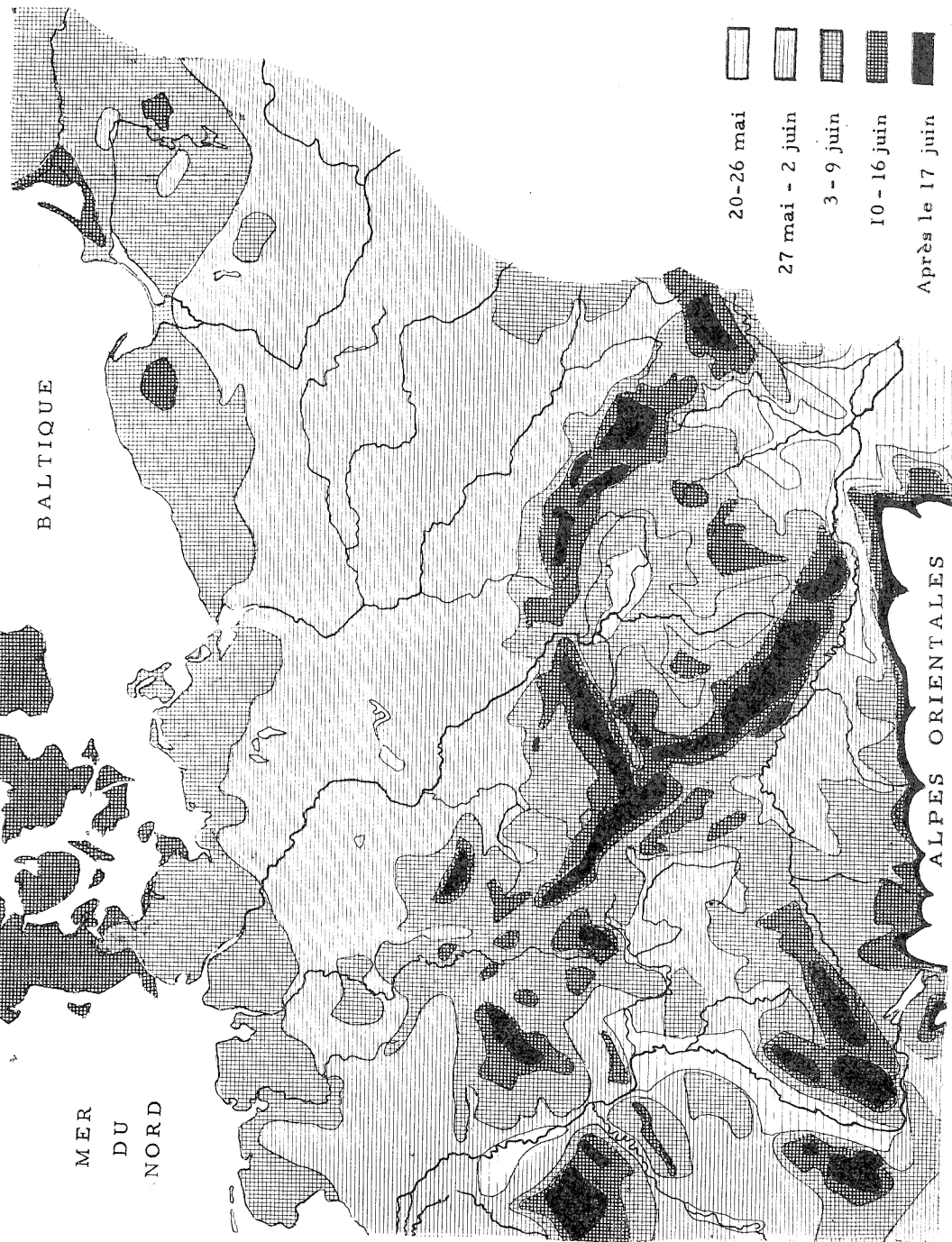


FIG. 45. — (Voir légende au bas de la page suivante.)

souvent simplement à l'état de graines, une période à une température déterminée, chaude ou froide suivant les espèces.

3. **Cartes phénologiques.** — Une espèce donnée, un arbre fruitier par exemple, est susceptible de vivre dans une aire assez vaste dans laquelle la moyenne annuelle de température peut différer de 2 à 3 °C. On constate que le développement de la plante, exprimé par exemple par la date de floraison ou de maturité des fruits, est plus rapide dans les parties chaudes de l'aire que dans les parties froides : ainsi nous pouvons supposer que la floraison du Pommier se produira en chaque point au moment où une certaine somme de température a été atteinte depuis l'époque de l'éclosion des bourgeons. Il est alors intéressant de noter méthodiquement la *date d'un tel phénomène pendant une série d'années* et en de nombreux points, puis de faire une moyenne de ces observations pour chaque point et de dresser une carte de la date probable de floraison de l'arbre. On met ainsi en évidence, sans avoir à effectuer de mesures directes de température, les parties chaudes et les parties froides de l'aire et on peut suivre la « progression du printemps » ou celle de tout autre phénomène saisonnier, maturation du Blé, chute des feuilles du Marronnier, etc. Une telle carte s'appelle une **carte phénologique** (fig. 45).

On peut aussi dans une région donnée noter à *date fixe* l'état de la floraison *d'une série d'espèces* plus ou moins précoces et de cette manière définir encore des parties chaudes dans lesquelles trois, quatre, cinq espèces fruitières ont déjà fleuri et des régions froides où seule la plus précoce d'entre elles commence à peine à fleurir ; c'est une autre façon de dresser une carte phénologique (fig. 46).

Cette méthode phénologique représente un progrès par rapport à une mesure simplement physique. C'est la plante elle-même qui, ici, tient lieu d'appareil de mesure. Cette idée a d'ailleurs conduit très loin, par exemple à des techniques modernes de description de groupements végétaux (voir p. 250).

FIG. 45. — Exemple d'une carte phénologique fondée sur une seule espèce : la date de floraison du Seigle en Europe centrale (d'après IHNE).

On voit que dans les régions de plaine constituées par l'Allemagne du Nord et le Danemark, les dates s'échelonnent en formant des bandes régulières est-ouest, qui correspondent à un printemps de plus en plus tardif à mesure que l'on monte vers le nord. Plus au sud par contre, les choses sont plus compliquées en raison de l'existence de massifs montagneux ; chacun de ceux-ci correspond à un pôle de froid et la floraison du Seigle s'y produit plus tard. On reconnaît, par exemple, l'influence du quadrilatère de Bohême et des chaînes des Vosges et de la Forêt-Noire.

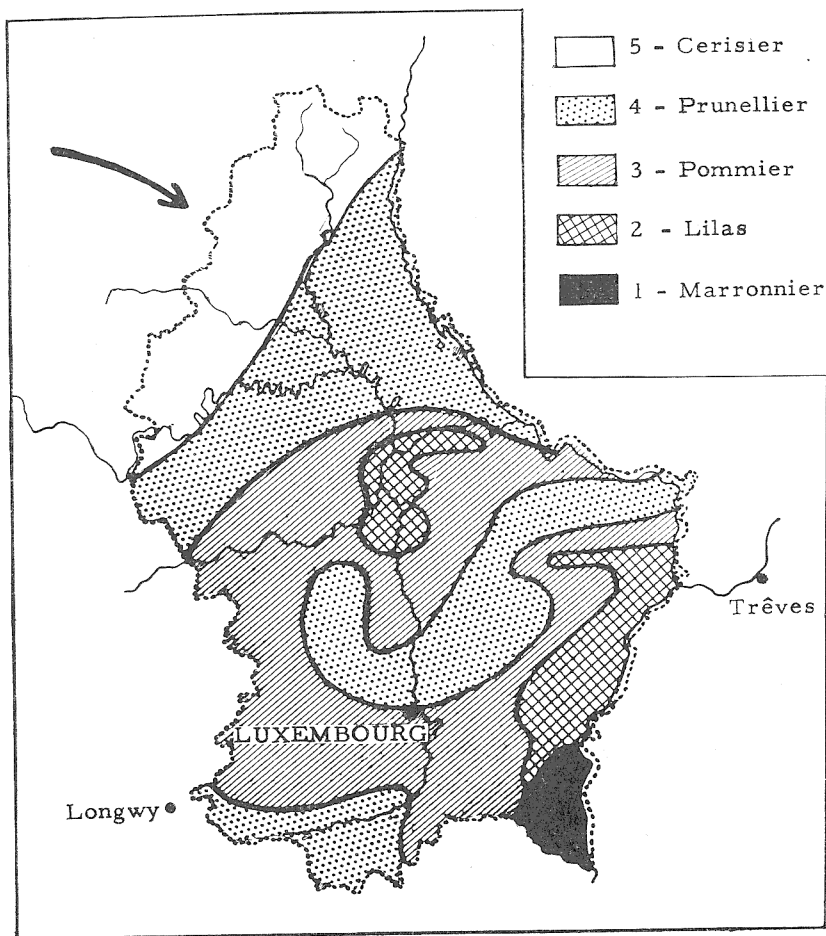


FIG. 46. — Exemple d'une carte phénologique dressée à date fixe en utilisant plusieurs espèces (d'après SCHMITHÜSEN).

La carte se rapporte au territoire luxembourgeois et a été établie en notant la floraison de cinq espèces d'arbres ou arbustes de précocité différente. L'espèce la plus précoce est le Marronnier; à la date considérée (27 avril 1934), cet arbre était en fleur dans la partie la plus froide du pays, qui est au sud-est, et il avait déjà fleuri dans tout le reste du Grand-Duché. Inversement, l'arbre le moins précoce des cinq, le Cerisier, commençait à peine à fleurir dans la partie la plus chaude, qui est ici le nord-ouest. Au même moment, la distribution des régions dans lesquelles les autres espèces étaient en fleur formait des bandes intermédiaires. On voit ainsi que l'« arrivée du printemps » se produit, suivant le sens de la flèche, à partir du nord-ouest, c'est-à-dire de la plaine flamande, en direction du sud-est, c'est-à-dire du massif ardennais qui constitue un pôle de froid.

C. — L'EAU

Nous étudierons plus rapidement ce facteur, dont la complexité a déjà été discutée ci-dessus.

1. **Répartition des précipitations** (fig. 47). — Les précipitations sont elles-mêmes sous la dépendance de la température, qui règle l'inten-

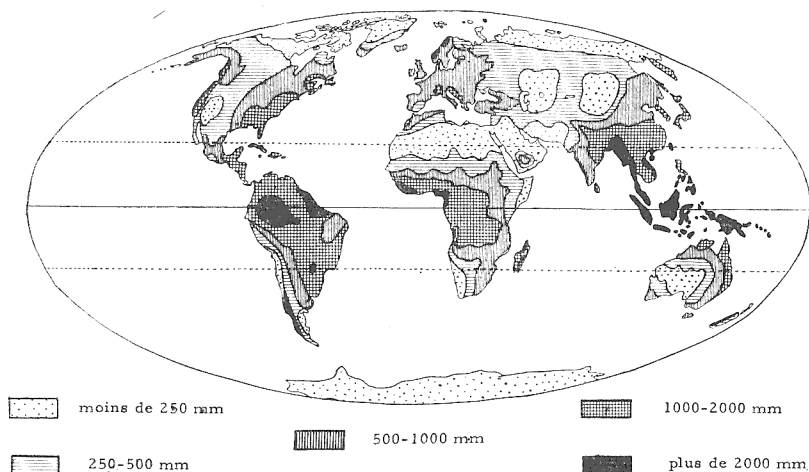


FIG. 47. — Pluviosité moyenne annuelle dans le monde (d'après WALTER).

Les zones figurées en noir correspondent à la plus forte pluviosité, supérieure à 2 mètres; la comparaison avec la carte en couleur donnée plus loin, dépliant n° 2, montre que ces régions sont occupées précisément par la forêt pluviale équatoriale. Inversement, les parties figurées en pointillé correspondent à une pluviosité très faible, inférieure à 250 millimètres par an; la comparaison avec la même carte montre qu'elles sont occupées soit par les déserts, soit par les régions arctiques ou antarctiques. Noter que, en raison du phénomène général d'accroissement de la pluviosité avec l'altitude en montagne, il existe des territoires qui reçoivent plus de 2,50 mètres d'eau par an en dehors de la région équatoriale, c'est le cas notamment de certaines parties des hautes chaînes tempérées; mais ce détail ne peut être figuré ici en raison de l'échelle trop faible.

sité de l'évaporation au niveau des surfaces marines. De ce fait le maximum de précipitations se trouve dans les régions chaudes et surtout dans leurs parties insulaires, Antilles ou Asie des Moussons par exemple.

Il s'en faut cependant que les lignes d'égale pluviosité (**isohyètes**) soient parallèles à l'Équateur comme les isothermes; elles sont beaucoup plus influencées par la grandeur relative des masses continentales ou des surfaces océaniques, par le régime des vents et par l'orographie. En particulier l'intérieur des continents est souvent steppique ou désertique.

Nous ne reviendrons pas sur les indications données plus haut sur l'importance de la répartition des pluies le long de l'année, sur celle des précipitations autres que la pluie (neige, rosée, brouillard) et sur la répartition à l'échelle de la *station écologique*, c'est-à-dire en fonction de la topographie et du sol.

2. Les aspects physiologiques du problème de l'eau. — Ils sont très complexes et nous ne pouvons en indiquer ici que quelques-uns.

a) Besoin total en eau. — La plante absorbe de l'eau par son appareil souterrain et la rejette par ses parties aériennes; la quantité d'eau qui la traverse au cours d'une saison végétative est égale à plusieurs fois son poids, c'est-à-dire que l'eau de la plante se renouvelle un certain nombre de fois. Ce besoin en eau peut être exprimé par la **quantité transpirée** par le végétal **au cours de l'ensemble d'une année**.

En écologie, il est plus intéressant de le rapporter non pas à la plante elle-même mais à la surface qu'elle occupe ou encore à **l'unité de surface d'un groupement** végétal donné; en divisant la quantité d'eau transpirée par la surface considérée, on obtient la **hauteur d'eau équivalente à la transpiration** supposée répartie également sur toute la surface et on peut la comparer à la hauteur des précipitations que reçoit annuellement cette même surface. Les chiffres trouvés sont très variables; ils dépendent du développement de la couverture végétale et du type biologique des espèces dominantes. Les besoins en eau des forêts sont supérieurs à ceux des groupements herbacés, et plus élevés pour les forêts caducifoliées que pour les forêts de résineux; pour un même type de groupement, ils peuvent varier du simple au double suivant les conditions stationnelles et l'âge des plantes. Voici quelques chiffres mesurés en Europe tempérée (hauteur d'eau équivalente à la transpiration totale pendant l'année) (PISEK) :

Prairie sèche à Brome.....	200 mm
Prairie fraîche à Avoine élevée.....	320 mm
Forêt de Pin sylvestre.....	160 à 310 mm
Forêt d'Épicéa.....	250 à 520 mm
Forêt de Mélèze.....	290 à 680 mm
Forêt de Hêtre.....	230 à 460 mm
Forêt de Bouleau.....	350 à 560 mm

Remarquons que la lame d'eau ainsi utilisée par la végétation ne représente sous nos climats qu'une partie de la pluviosité annuelle, le reste étant la part de l'infiltration et du ruissellement; le bilan n'est d'ailleurs pas facile à établir, car une partie de l'eau évaporée précipite à nouveau sous forme de rosée ou de brouillard.

En climat aride, la hauteur d'eau équivalente à la transpiration peut se trouver localement supérieure à la pluviosité annuelle. La

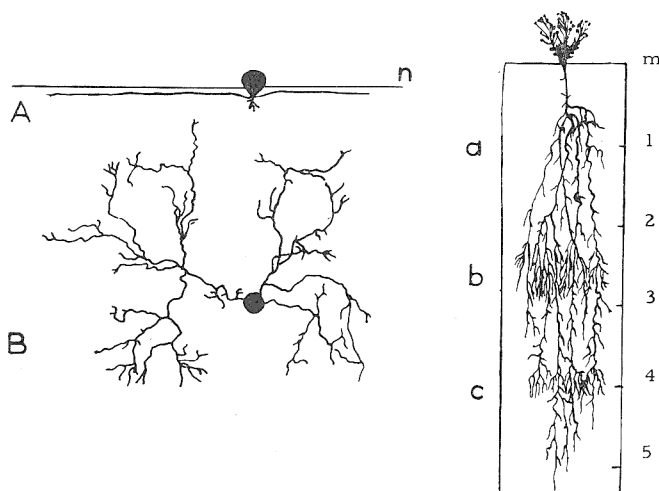


Fig. 48. — Adaptation de l'appareil souterrain à la sécheresse chez deux plantes américaines.

A gauche, *Ferocactus wislizenii*, représenté schématiquement (d'après WALTER) de profil en A et par-dessus en B; *n* : niveau du sol; la sphère noire correspond à la partie aérienne de la plante. On voit que le système de racines s'étale à faible profondeur mais jusqu'à une distance assez grande de la base de la plante, captant ainsi l'eau sur une surface considérable. A droite, une plante de prairie steppique, *Kuhnia glutinosa* (d'après WEAVER). Le sol est ici constitué d'une alternance de couches sèches; les racines s'enfoncent dans la profondeur à la recherche des niveaux humides où elles se ramifient plus abondamment en *a*, *b*, *c*.

végétation ne peut alors se maintenir que dans des conditions particulières :

— **grand développement du système de racines**, de sorte que chaque plante exploite une surface importante du sol (fig. 48); mais, dans ce cas, les différentes plantes sont nécessairement éloignées les unes des autres et le groupement végétal est d'autant plus diffus (on

dit d'autant plus *ouvert*) que le climat est plus sec. Cette faiblesse du recouvrement et ce caractère ouvert sont déjà visibles dans la végétation méditerranéenne. La dépendance de la végétation vis-à-vis de l'eau peut, en climat sec, être assez étroite pour que la quantité de matière végétale produite devienne pratiquement proportionnelle à la pluviosité (voir plus loin, fig. 71), l'eau jouant alors le rôle de facteur limitant ;

— **situation topographique** accumulant l'eau en certains points, par exemple dans les fonds de ravins qui restent plus longtemps humides, ou bien dans les zones où la nappe phréatique est assez près de la surface pour que les racines puissent l'atteindre. Ainsi dans les régions les plus fortement désertiques (Sahara central), la végétation, exclue de la plus grande partie du pays même sous forme diffuse, se « contracte » le long des ravins ou dans les dépressions (pl. XIV) ;

— apport d'eau par **irrigation** : c'est ainsi que subsistent les cultures des oasis, mais, dans la région méditerranéenne déjà, la transpiration pendant les mois d'été est assez forte pour que l'alimentation par l'eau naturelle du sol ne suffise pas et l'irrigation devient alors nécessaire.

Déjà sous nos climats tempérés humides il existe des groupements végétaux qui évaporent plus que la pluviosité annuelle : ainsi on a trouvé pour des prairies humides à *Caltha* et à *Cirsium oleraceum* des valeurs de la transpiration dépassant 1 mètre par an et ces groupements ne se maintiennent que parce qu'ils occupent des situations topographiques particulières (zones inondées ou mal drainées). En pays tropical on a observé, par exemple dans des plantations d'*Acacia* d'Afrique du Sud, des transpirations correspondant à 1.200 ou même 2.500 millimètres, pour une pluviosité de 500 millimètres seulement ; de telles plantations risquent d'appauvrir très sensiblement les nappes phréatiques. En revanche, on a parfois utilisé sous nos climats des plantations d'arbres à forte transpiration pour contribuer, en agissant à la manière d'une pompe, au drainage de sols trop humides, notamment l'Aune, *Alnus glutinosa*, qui supporte bien l'eau stagnante.

b) **Régulation de la teneur en eau.** — La teneur en eau des tissus conditionne étroitement la physiologie de la plante, l'eau intervenant à des titres très divers : phase dispersante des colloïdes, véhicule des substances dissoutes, agent chimique des hydrolyses. L'exemple le plus net est celui des végétaux réviviscents, capables de passer en vie latente sous l'effet de l'anhydrobiose et de présenter un brusque réveil

de leurs fonctions physiologiques, souvent en quelques minutes, au moment de la réhydratation (PLANTEFOL). La teneur en eau, quelque peu variable suivant la nature, l'âge et l'état physiologique des tissus, est toutefois, si l'on considère une plante entière, du même ordre pour toutes les espèces (environ 70 à 80 % du poids frais) et relativement constante : il est remarquable, par exemple, que le « point de fanaison permanente » d'un sol, c'est-à-dire la teneur en eau de ce sol au moment

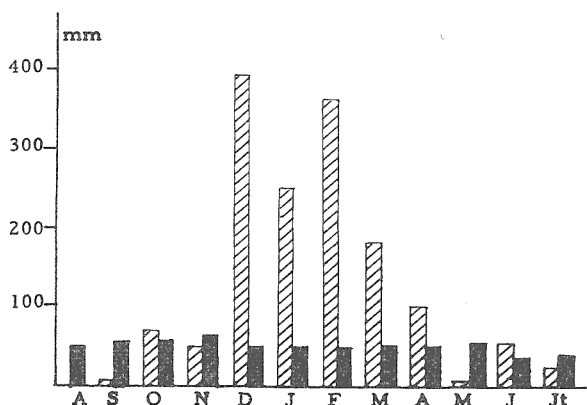


FIG. 49. — Un cas de régulation de la transpiration foliaire.

Chutes d'eau mensuelles (en hachures) pendant douze mois consécutifs (août 1949 à juillet 1950) et la transpiration (en noir) pendant les mêmes mois dans une plantation de Caféiers de l'État de Sao-Paulo (Brésil). Les valeurs de la transpiration ont été mesurées d'après les plants occupant un carré de 3,5 mètres de côté et ont été ensuite évaluées en hauteur équivalente de pluie, en supposant que cette transpiration soit transformée en une lame d'eau couvrant tout le carré de référence. On voit qu'en dépit de l'extrême irrégularité des pluies (400 mm certains mois, 15 mm d'autres), la transpiration ne varie guère que dans un rapport 1,5 à 2 tout au plus.

où les plantes qu'il porte se fanent, soit relativement indépendant de l'espèce considérée. La régulation de la teneur en eau de la plante met en jeu un grand nombre de mécanismes complexes, parmi lesquels :

— la **pression osmotique des tissus**, elle-même réglée, pour une plante et un tissu donnés, autour d'une certaine valeur. Ainsi, chez cinq espèces de Conifères des montagnes Rocheuses, on a trouvé dans les aiguilles des pressions osmotiques variant de 19 à 22 atmosphères seulement, définies pour chaque espèce à moins de 1 atmosphère près, qu'il s'agisse d'échantillons prélevés dans des stations très humides ou au contraire très sèches. Pour les feuilles de Robinier, on a observé

plus de différence entre des feuilles développées soit au soleil soit à l'ombre (17 et 12 atm. respectivement) mais, pour chacun des deux types de feuille, les variations au cours de la journée n'atteignent pas 1/2 atmosphère. Il est impossible de résumer ici les très nombreux travaux auxquels a donné lieu cette question de la pression osmotique des végétaux;

— le **contrôle de la transpiration**. — Rappelons simplement que ce contrôle relève en grande partie de la structure des épidermes et notamment du nombre, de la disposition et du fonctionnement des stomates. La figure 49 illustre son efficacité par l'exemple d'une plante cultivée dont la transpiration se maintient sensiblement constante d'un mois à l'autre en dépit de l'irrégularité considérable des précipitations;

— l'ensemble des **adaptations à la sécheresse**, dont la description sortirait du cadre de cet exposé mais sur lesquelles nous reviendrons brièvement plus loin, p. 192 à 196.

D. — LE VENT ET LES PERTURBATIONS ATMOSPHÉRIQUES

Le vent agit soit directement par une action mécanique sur le sol et les végétaux, soit indirectement en modifiant l'humidité et la température.

1. **Action directe**. — L'effet mécanique sur les végétaux se traduit par des formes de croissance particulière, bien visibles dans le cas des arbres les plus exposés dont le tronc présente une inclinaison dans le sens du vent dominant ou dont les branches et le feuillage adoptent une disposition unilatérale dite « en drapeau » (fig. 50 et pl. IV). La gêne dans la croissance des arbres peut aller jusqu'à la transformation de la forêt en une brousse basse, comme sur certaines côtes, ou même jusqu'à l'exclusion totale des arbres : c'est ainsi que, sur de nombreuses crêtes de montagne qui se trouvent à basse ou moyenne altitude et qui devraient porter normalement des forêts, on n'observe que des prairies ou des pelouses rases qui rappellent la physionomie de l'étage alpin (groupements pseudo-alpins).

Les végétaux s'adaptent contre les méfaits du vent, soit par le développement des appareils de fixation au sol comme chez la Graminée



PLANCHE IV

L'action du vent sur la végétation. (Clichés P. OZENDA)

En haut, des Cèdres plantés sur la crête du massif du Lubéron (Vaucluse) ont poussé suivant une forme " en drapeau " sous l'effet du mistral soufflant toujours dans la même direction. *En bas*, protection des cultures par des rideaux de Cyprès dans la plaine de Cavaillon.

Ammophila (Oyat) utilisée pour la stabilisation des dunes, soit en profitant de la protection des autres végétaux. L'Homme lui-même protège ses cultures à l'aide d'arbres ou de Graminées de grande taille, par exemple en Provence en disposant des rideaux de Cyprès ou de Cannes (*Arundo*).

L'action mécanique la plus importante se rapporte à la **dissémination** des pollens, des spores et des semences, ces organes pouvant

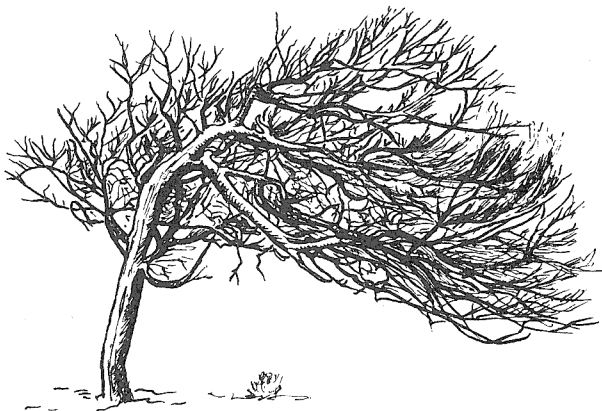


FIG. 50. — Action mécanique du vent sur les arbres : forme « en drapeau » du Hêtre (d'après une photographie de LUNDEGARDH).

présenter des adaptations pour l'étude desquelles nous renvoyons aux ouvrages de botanique et de biologie générale [ballonnets des pollens de Conifères (fig. 23), ailes ou aigrettes des graines et des akènes].

L'**action sur le sol** n'est importante que lorsque celui-ci n'est pas protégé par la couverture végétale. Elle se manifeste surtout le long des côtes, par la formation de dunes, ou dans les déserts. Cette action éolienne se traduit suivant les endroits par un arrachage des particules les plus fines du sol, qui reste alors constitué de graviers ou de roche nue, ou au contraire par une accumulation comme dans les dépôts dunaires.

2) **Action indirecte.** — Elle correspond à la **modification des autres facteurs** de climat. Il est évident que le vent joue un rôle de premier plan dans la distribution des pluies, en déterminant le mouvement des grandes masses de vapeur d'eau et que d'autre part, en

accroissant l'agitation de l'air, il augmente la vitesse d'évaporation à partir du sol.

L'action des météores autres que la pluie ou le vent peut être considérée comme secondaire, ou simplement comme un cas limite des précédents (par exemple les tempêtes, tornades et cyclones).

La foudre est également un facteur écologique de second ordre, sauf dans des régions de peuplement forestier dense et constitué essentiellement de résineux, par exemple au Canada où la fréquence des incendies allumés par la foudre serait, paraît-il, assez grande. Il semble que les différents arbres ne soient pas menacés par la foudre dans les mêmes proportions. Une statistique portant sur l'Europe centrale a indiqué que les Épicéas et les Sapins seraient les plus touchés (32 %), puis les Chênes (19 %), puis les Peupliers et les Pins, tandis que les Hêtres seraient beaucoup plus rarement atteints; ces derniers seraient protégés par leur écorce lisse qui permet à l'eau ruissellant le long des troncs de constituer un film continu jouant le rôle d'un fil de paratonnerre; la différence résiderait non pas dans la fréquence des chutes de foudre, qui serait comparable sur tous les arbres sans distinction d'espèces, mais dans une différence dans la gravité des dégâts suivant que la décharge est conduite vers le sol par les parties superficielles du tronc ou, au contraire, par des tissus plus profonds qui peuvent alors présenter un échauffement considérable et éclater sous la pression de la vapeur d'eau formée.

II. — FACTEURS ÉDAPHIQUES

On donne le nom de **sol** à la couche qui recouvre la roche-mère et qui résulte de son altération sous l'effet combiné des agents atmosphériques et biologiques. Dans les territoires cultivés le sol porte également le nom de **terre arable**, mais les deux termes ne sont pas synonymes, beaucoup de sols étant impropres à la mise en culture.

Le sol est plus ou moins développé suivant la nature de la roche-mère, la topographie du lieu et les caractères du climat; parmi ces derniers l'eau joue un rôle prédominant.

a) Dans les pays atlantiques et d'une manière générale dans les pays à climat constamment humide, à précipitations régulières réparties sur toute l'année et à relief peu accusé, l'eau qui tombe infiltre lentement la roche et provoque des transformations essentiellement chimiques; ainsi s'altèrent par exemple les granites en Bretagne. Du fait de la régularité des pluies fines et de l'absence de ruissellement important, les produits de l'altération restent en place et le sol parvient à constituer une couche d'épaisseur souvent considérable, de l'ordre du mètre par exemple.

b) Au contraire, dans les régions à précipitations irrégulières ou faibles, l'action chimique de l'eau est beaucoup moins marquée : la roche s'altère aussi et tend à constituer un sol, mais celui-ci se forme lentement et il est partiellement ou totalement érodé par le ruissellement. C'est ce qui se présente dans la région méditerranéenne, où les pluies sont condensées sur un petit nombre de mois et où les reliefs sont souvent assez accusés; le sol se réduit à une faible épaisseur, souvent même n'existent que des sols dits squelettiques qui laissent de grands espaces de roche à nu. Ce problème de l'érosion des sols est particulièrement important dans certains pays (bassin méditerranéen, une partie des U.S.A.) et nécessite d'importants et onéreux travaux de protection (cultures en terrasses) ou de restauration (exécution de « banquettes » suivant les courbes de niveau).

Les sols sont très variés et leur étude est aujourd'hui une science extrêmement complexe appelée la **pédologie**. Créée vers le début du siècle à la suite des travaux d'agronomes en Russie (pour des raisons de simplicité géographique, les faits y sont particulièrement nets), la pédologie a progressé diversement suivant les régions. Elle est relativement avancée en Europe et en Amérique du Nord, mais l'étude des sols tropicaux est inégalement développée malgré les recherches nombreuses, effectuées notamment en Afrique tropicale par les pédologues français.

On réserve plutôt le nom de pédologie à l'étude du sol pour lui-même et on nomme **édaphologie** l'étude des rapports entre le sol et la végétation.

A. — FORMATION DU SOL (PÉDOGÈNESE)

La formation du sol est due à l'action combinée sur la roche des agents atmosphériques et de la couverture végétale. On peut distinguer, dans les actions qui conduisent à la formation du sol, des phénomènes physiques, chimiques et biologiques. En réalité, ces phénomènes s'enchevêtrent et il est plus conforme à la réalité de considérer les trois processus suivants :

— Altération physique et chimique de la roche : processus d'effritement et de décomposition.

— Apport et migration de substances : apports organiques dus à la chute des feuilles qui constituent l'origine de l'humus; migrations

par entraînement des éléments solubles, soit vers le bas lorsque l'eau s'infiltre, soit vers le haut lorsque l'eau s'évapore, soit latéralement.

— Activités microbiennes, telles que la nitrification.

Ces trois processus sont d'ailleurs sensiblement simultanés.

1. **Altération physico-chimique.** — Les deux cas les plus importants sont les suivants :

a) **Altération du granite.** — Elle est décrite classiquement en géologie, parmi les phénomènes superficiels. Le granite est constitué d'un agrégat de cristaux de trois sortes : quartz (silice à peu près pure), mica et feldspath (silicates d'alumine partiellement hydratés). L'action de l'eau se marque par une hydratation lente des silicates d'alumine et par leur transformation en argile : le feldspath blanc donne du kaolin, les micas d'autres types d'argile. Le terme final de la transformation est un mélange appelé **arène granitique** constitué d'un sable correspondant aux grains de quartz isolés et d'une masse argileuse qui peut être plus ou moins entraînée par les eaux.

b) **Altération du calcaire.** — Dans ce cas l'eau exerce une action dissolvante, lente mais importante avec le temps. Lorsque cette action est accompagnée d'une forte infiltration en profondeur, elle peut aboutir à la formation d'un relief karstique. Le calcaire est rarement pur ; il contient généralement une portion plus ou moins importante d'argile. Si le calcaire lui-même (carbonate de calcium, ou, dans les dolomies, carbonate double de calcium et de magnésium) est dissous, l'argile, elle, reste insoluble et s'accumule dans les dépressions. C'est ainsi qu'à la surface des couches calcaires érodées on trouve souvent des poches d'argile presque pure, dite **argile de décalcification**, assez pauvre parfois en calcaire pour porter aussi des végétaux considérés comme calcifuges et se trouvant ordinairement sur les sols siliceux.

Toutefois, dans cette altération physico-chimique, l'eau ne joue pas le rôle unique ; interviennent aussi :

— les différences de température : le gel par exemple provoque la desquamation superficielle des roches ;

— la végétation : les racines s'infiltrent dans les fissures de la roche et la dissocient par leur croissance, ou la corrodent chimiquement par leurs excréments ;

— les organismes inférieurs : Mousses et Lichens provoquent une transformation de la pellicule superficielle de la roche.

2. Apport et migration d'éléments chimiques. — Dans la phase précédente, nous avons supposé que les éléments provenant de l'altération de la roche restaient en place; en fait les choses sont plus compliquées. Dès que les premiers êtres vivants sont installés, ils apportent, par leurs parties qui meurent, des débris organiques qui se transforment et prennent alors part au processus de pédogénèse. D'autre part, en même temps que l'eau agit chimiquement pour transformer la roche, elle agit mécaniquement en entraînant les éléments solubles qui proviennent soit de la roche-mère, soit des dépôts organiques eux-mêmes.

a) Les **apports organiques** jouent un rôle important dans les caractères du futur sol : ainsi les tapis de feuilles mortes provenant des arbres forestiers influencent l'évolution du sol par la nature chimique des substances qu'ils contiennent, et différemment suivant les espèces d'arbres. Les feuilles mortes des arbres dits « feuillus » (Chêne, Bouleau, Charme, etc.) donnent, surtout sur sol calcaire, un terreau à réaction sensiblement neutre conduisant à la formation d'un humus doux ou **Mull**, tandis que les aiguilles des arbres dits « résineux » (Pin, Sapin, Epicéa, etc.) contiennent des substances qui se décomposent en donnant des produits à réaction acide et en formant, surtout sur roche-mère siliceuse, un humus brut ou **Mor**.

b) Les **migrations** sont des transports d'éléments par l'eau qui parcourt le sol; leur intensité, leur vitesse, leur sens même dépendent de l'humidité du climat, du rythme des pluies, de la topographie du sol :

— **lessivage**, par entraînement vers le bas, dans les climats très humides;

— entraînement vers le haut par **évaporation**, dans les climats à saisons sèches;

— **écoulement oblique** de l'eau, c'est-à-dire entraînement latéral, dans les régions à relief accidenté.

1) UN EXEMPLE DE MIGRATION EN PROFONDEUR : LA PODZOLISATION.
— Les podzols sont des sols qui se forment sur roche-mère siliceuse ou silicatée (sable ou roche cristalline) en climat froid et humide, et en présence d'un humus brut à réaction acide. On les observe notam-

ment dans l'Europe septentrionale ou atlantique. Ce sont des sols pauvres.

Considérons le cas représenté par la figure 51. Une roche-mère granitique s'est altérée en donnant une arène sablo-argileuse sur laquelle s'est installée une forêt de résineux. Celle-ci donne un lit de feuilles mortes qui, sous climat tempéré froid, ne se minéralisent que lentement et produisent surtout un humus brut. Celui-ci est percolé par les pluies et une partie de ses éléments sont entraînés en profondeur; en raison de leur réaction très acide, ils agissent sur les argiles et en séparent une partie du fer qui migre avec eux en profondeur sous forme d'hy-

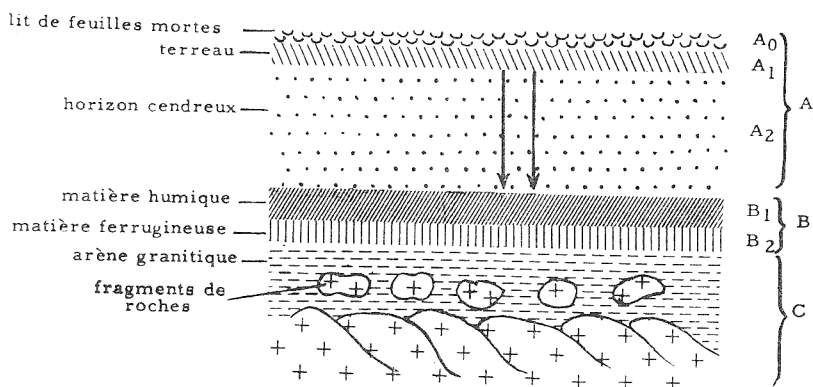


Fig. 51. — Coupe verticale (« profil de sol ») de podzol formé sur granite.

droxyde ferrique colloïdal. De ce fait le sol est décoloré dans le haut et prend sur une certaine épaisseur une teinte grisâtre qui a fait donner à ce niveau le nom d'« horizon cendré ». Les matières humiques et ferrugineuses se déposent plus bas, lorsque se ralentit le mouvement vertical de l'eau à l'approche de la nappe ou de la roche-mère, souvent en deux couches distinctes comme dans une sorte de chromatographie; elles peuvent constituer, en agglomérant le sable, un ciment donnant naissance à une véritable roche que l'on appelle *alios* dans les Landes, *Ortstein* dans le nord de l'Europe.

Il existe de nombreux types de podzols et notamment des différences sensibles entre les podzols de climat boréal et ceux de climat atlantique. Mais ils correspondent toujours à une dégradation prononcée du sol, privé dans des parties superficielles de la plupart des éléments nécessaires à la plante.

Lorsque la podzolisation est complète, on peut distinguer comme sur la figure 51 une succession nette de couches pour lesquelles on a créé une nomenclature précise. On désigne par *A* le niveau où se produit un lessivage, par *B* celui où se produit une accumulation et par *C* le niveau qui correspond au début d'altération de la roche-mère. Chacun de ces **niveaux**, *A*, *B*, *C*, est à son tour, lorsque c'est nécessaire, subdivisé en **horizons** : ainsi A_0 désigne le lit de feuilles mortes, A_1 l'horizon humifère, A_2 l'horizon le plus lessivé, B_1 , B_2 , etc., les différents horizons d'accumulation. Une telle succession est appelée « **profil de sol** ».

2) UN EXEMPLE DE MIGRATION VERS LE HAUT : LES SOLS A ENCROUTEMENT. — Lorsque le climat comporte des alternances de saisons

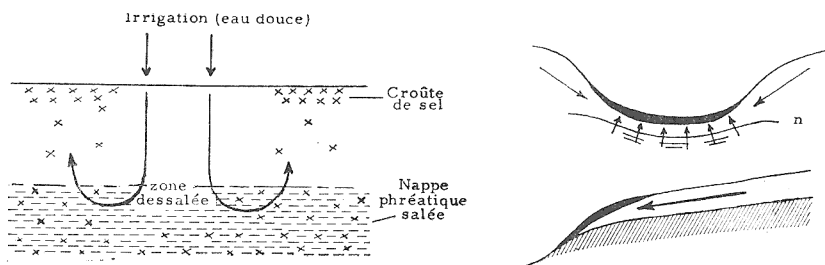


FIG. 52. — Migration des éléments dissous vers le haut.

A gauche, cas d'un sol présentant en profondeur une nappe phréatique salée et portant une culture irriguée. L'eau d'irrigation s'infiltre en profondeur, se mêle à la nappe puis remonte par évaporation dans les parties voisines en entraînant le sel qui vient se déposer en surface. De tels phénomènes ont été observés par exemple dans des plantations en Oranie.

A droite, formation de cuirasses d'oxyde de fer (en noir) à la suite d'un mécanisme analogue d'entraînement dans le sol et d'évaporation superficielle; *n* : niveau de la nappe phréatique; en hachures, couche imperméable; les flèches indiquent le sens de la circulation de l'eau dans le sol (d'après DUCHAUFOUR, modifié).

pluvieuses et de saisons sèches très marquées, l'eau lessive le sol pendant la période des pluies et remonte au contraire pendant la période de sécheresse par suite de l'évaporation, entraînant alors les éléments dissous vers la surface. Il peut arriver même que le mouvement de remontée soit prédominant à partir d'une nappe alimentée latéralement par exemple dans les dépressions (fig. 52 droite), et dans ces conditions il se produit une accumulation importante en surface, conduisant à la formation d'une véritable croûte. Ceci se produit notamment dans les terrains salés (fig. 52 gauche) des régions arides ou semi-arides où il se forme alors des croûtes salines de chlorure de sodium ou de gypse, notamment dans les dépressions nommées en Afrique du Nord « chott »

ou « sebkra ». Des croûtes ferrugineuses, allant jusqu'à de véritables carapaces, se forment d'autre part dans certains pays tropicaux pré-

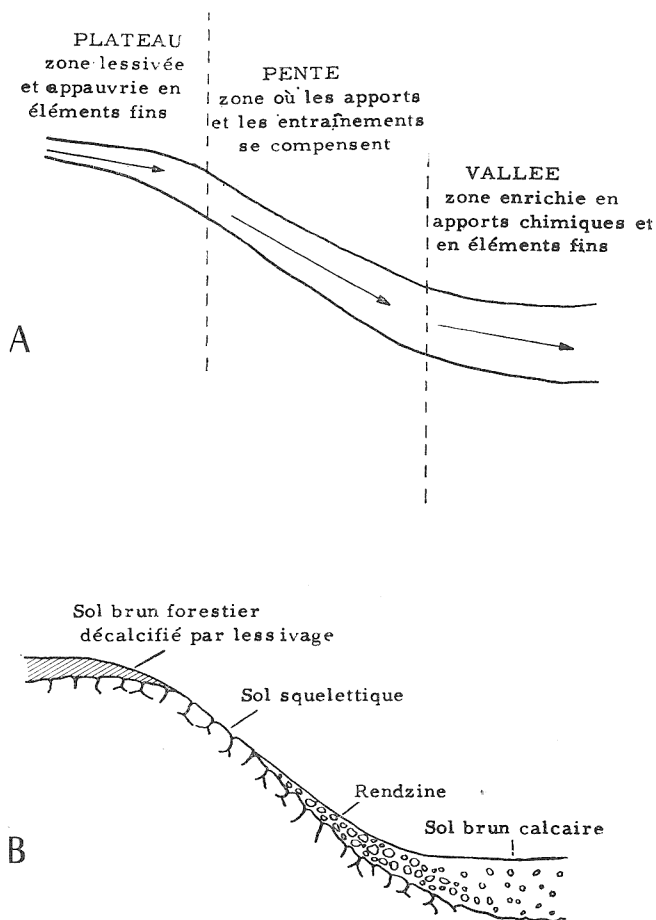


FIG. 53. — Entraînement latéral le long d'une pente.

A : mécanisme théorique de lessivage des sels solubles et d'entraînement des particules fines à partir d'un plateau vers une vallée. B : chaîne de sols formée sur la pente d'un plateau calcaire à la suite d'un tel mécanisme (d'après DUCHAUFOUR, modifié).

sentant la même alternance de saisons, notamment dans la région soudanaise (en noir, fig. 52 droite).

Dans de tels sols, le niveau d'accumulation se trouve à la partie supérieure et on peut représenter la succession par le symbole *BAC*.

3) UN EXEMPLE D'ENTRAÎNEMENT LATÉRAL : LES CHAINES DE SOLS.
— Au bord des plateaux ou sur les versants des vallées, lorsque la pente est assez forte pour déterminer un mouvement de l'eau sans toutefois provoquer une érosion violente, il peut se produire un entraînement, dans le sens de la pente, des éléments dissous et parfois aussi des particules meubles. Il se forme sur le plateau, le versant et la vallée des sols différents, mais présentant entre eux des rapports très précis et constituant ce que l'on appelle une « chaîne de sols ». La figure 53 en donne un exemple. De telles chaînes ont été décrites sous les climats les plus variés, tant en Europe que dans les pays tropicaux.

Il ne faut pas les confondre avec la formation, le long des versants des montagnes, de sols différents correspondant à des étages climatiques; les deux phénomènes ne sont pas du même ordre de grandeur. Une succession d'étages correspond à une dénivellation de plusieurs centaines de mètres, tandis qu'une chaîne de sols peut se former sous un climat homogène et à la faveur d'une dénivellation de quelques dizaines de mètres seulement.

3. **Activités microbiennes.** — Elles sont très nombreuses et la microbiologie des sols est une science importante, en plein développement. Parmi les principales transformations microbiennes, citons :

— les fermentations cellulolytiques : une feuille tombée est réduite en quelques mois à son squelette de nervures;

— la nitrification : les substances organiques azotées sont transformées d'abord en matière humique, puis se produit une désamination donnant des composés ammoniacaux, oxydés à leur tour en sels nitreux et nitriques, d'où résulte finalement la formation des nitrates, qui sont la principale source de nutrition azotée pour les plantes;

— la fixation directe de l'azote gazeux, par des bactéries libres ou symbiotiques (nodosités) ou par des Cyanophycées;

— l'activité des Champignons des mycorhizes.

B. — CARACTÈRES DU SOL ET MÉTHODES D'ÉTUDE

Il faut revenir à la distinction arbitraire mais commode entre caractères physiques, chimiques et biologiques du sol.

1. Caractères physiques. — Le sol est formé d'un agrégat de particules de tailles différentes (graviers, sables, argiles), c'est la texture; ces particules se trouvent agencées d'une certaine façon (mottes, grumeaux), c'est la structure.

a) **Texture.** — Son étude s'appelle la **granulométrie** : elle consiste à évaluer la proportion relative de catégories de particules de taille différentes pour construire un diagramme qui donne une idée très approchée des caractères physiques du sol. Nous indiquerons brièvement la technique d'analyse, puis le mode de construction des diagrammes.

On prélève d'abord un échantillon de sol considéré comme typique, résultant au besoin d'un mélange homogène d'un certain nombre de prélèvements. Le passage par un tamis à trous ronds de 2 millimètres définit conventionnellement la proportion de « terre fine » sur laquelle portera la suite de l'analyse et de « refus » correspondant aux graviers et aux cailloux.

La terre fine subit alors un traitement ayant pour effet de démolir sa structure et de séparer les particules : destruction des matières organiques par des agents oxydants, des agrégats par des agents dispersants comme le citrate de sodium. La terre ainsi préparée est soumise à l'analyse par des techniques de **lévigation** reposant sur le fait que la vitesse de chute d'une particule solide dans un milieu liquide peut être considérée comme proportionnelle au carré de son diamètre (loi de Stokes) sous réserve d'admettre en première approximation que la particule est sphérique. La terre, après traitement dispersant, est donc mise en suspension dans une éprouvette graduée (fig. 54 I) ou dans un appareil plus perfectionné et l'on opère, à des intervalles de temps déterminés de décantation, des prélèvements à certaines profondeurs, des mesures de densité, ou bien encore la lévigation se fait dans un courant d'eau : les techniques et les appareils sont très variables et ne peuvent être décrits ici.

Le principe de construction des diagrammes de texture est le suivant. On peut mesurer, ou calculer, la quantité de terre qui reste en suspension à un instant donné, c'est-à-dire qui comprend l'ensemble des particules dont le diamètre est inférieur à une certaine valeur, les particules les plus grosses ayant déjà sédimenté dans les phases antérieures de l'analyse : on obtient ainsi des courbes de sédimentation telles que celle de la figure 54 II. Il est évident que, dans le cas d'un sol sableux, la sédimentation se produit presque entièrement dans les premières phases, tandis qu'un sol à prédominance argileuse reste en suspension beaucoup plus longtemps et que la sédimentation intéresse alors surtout les phases dans lesquelles se produit le dépôt de particules les plus fines, c'est-à-dire vers la fin de l'opération. De ces courbes de sédimentation on peut tirer

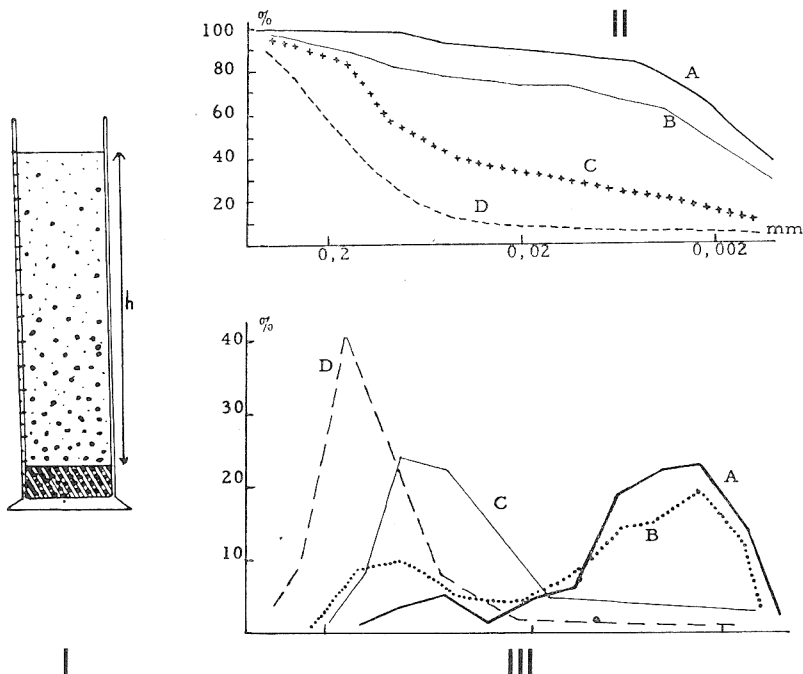


Fig. 54. — Principe de l'analyse granulométrique des sols.

I : représentation schématique d'une opération d'analyse par lévigation. La terre, préalablement tamisée, puis dispersée jusqu'à l'état particulaire, est mise en suspension dans l'eau et laissée au repos dans une éprouvette graduée. On sait que, pour les particules de faible dimension, la vitesse de chute peut être considérée comme proportionnelle au carré du diamètre de la particule : pour un diamètre de 0,2 millimètre ($= 200 \mu$), c'est-à-dire pour des sables moyens, la vitesse de chute pour une hauteur de 20 centimètres à 20°C (la viscosité de l'eau dépend de la température) est de six secondes environ, celle des éléments de 20 microns (limite entre les sables fins et les limons) est de neuf minutes trente secondes, celle des particules de 2 microns (limite entre les limons et les argiles) est de huit heures. Si donc, dans l'expérience représentée, la hauteur h est égale à 20 centimètres, au bout de neuf minutes trente secondes, toute la fraction sableuse est rassemblée dans le dépôt au fond de l'éprouvette; par contre les limons et les argiles sont encore en suspension à l'exception d'une petite partie qui, étant initialement dans la partie inférieure de l'éprouvette, se trouve comprise dans le dépôt (mais on peut soit montrer qu'elle est négligeable, soit la calculer, soit l'éliminer par une remise en suspension du dépôt). En décantant le liquide surnageant et en pesant le dépôt, on obtient ainsi le poids de sable; une nouvelle sédimentation au bout de huit heures permettra de même de séparer les limons et les argiles.

En réalité, on opère maintenant avec des appareils à sédimentation continue donnant des courbes du type de celles qui sont figurées en II : la courbe représente le pourcentage du poids de terre qui reste en suspension à un moment donné de la lévigation et qui correspond à l'ensemble des particules de diamètre inférieur à une valeur donnée. Les quatre courbes A, B, C et D représentées ici se rapportent à quatre sols steppiques des hauts-plateaux algériens : A correspond à un sol très argileux, dont les particules restent par conséquent longtemps en suspension et ne commencent à sédimenter qu'à la fin de l'opération, lorsque l'on a atteint le temps de dépôt des particules limoneuses fines et argileuses; B correspond au même sol pris dans les parties un peu plus meubles colonisées par la *Chénopodiacée Halocnemum*; les particules sont alors un peu plus grosses de sorte que la sédimentation est un peu plus rapide et que la courbe B se trouve en dessous de A; C représente un sol limoneux de la steppe à Armoise blanche et D un sol sablo-limoneux de la steppe à Sparte. Dans ces derniers, les éléments sableux constituent près de 90 % et la sédimentation est donc très rapide, pratiquement terminée au moment du dépôt des éléments de 20 microns.

Des courbes de sédimentation précédentes, on peut tirer les courbes de distribution comme celles que représente la figure III et qui sont les dérivées des courbes précédentes; chacune de ces courbes peut présenter un ou plusieurs pics qui représentent les catégories des particules les plus abondantes et qui correspondent aux régions de pente très forte de la courbe de sédimentation. Les quatre courbes figurées en II correspondent aux mêmes sols qu'en III.

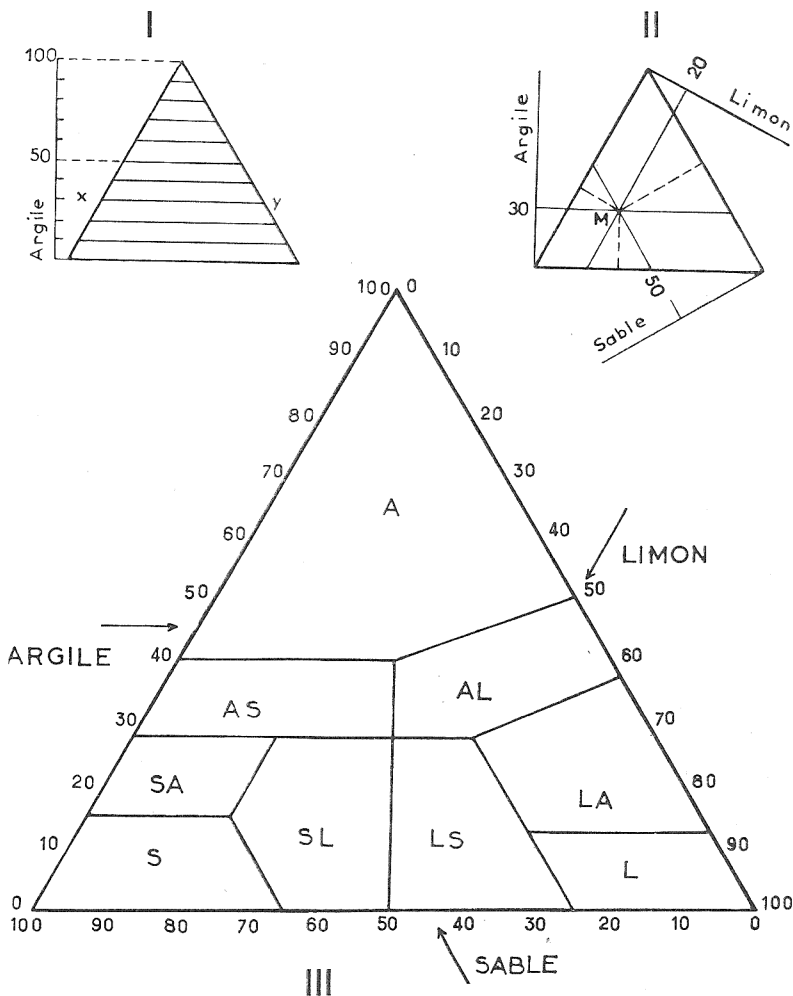


FIG. 55. — Représentation de la texture des sols par le diagramme triangulaire.

En haut et à gauche, la teneur en argile est représentée par la distance à la base du triangle; ainsi par exemple le point figuratif correspondant à un sol qui contient 30 % d'argile se trouve nécessairement sur la droite *xy*. En haut et à droite, ce mode de représentation a été étendu aux trois constituants du sol, argile, limon et sable; on a pris pour simplifier des chiffres ronds : 30 % d'argile, 20 % de limon, 50 % de sable; le point M correspond à un sol ayant une telle composition. En bas, représentation des principaux types de texture que l'on distingue ordinairement en agronomie, par des régions du diagramme triangulaire : A : sol argileux; AS : sol argilo-sableux; AL : sol argilo-limoneux; SA : sol sablo-argileux; S : sol sableux, etc. Les régions correspondant aux angles du triangle figurent des sols constitués par une seule des trois catégories de particules (ce sont les quadrilatères marqués A, S et L); leur surface n'est pas la même, la région A est beaucoup plus vaste car un sol contenant déjà 40 % d'argile est considéré comme un sol lourd et compact, impropre à la culture au même titre qu'un sol qui contient 80 % d'argile, tandis qu'on ne considère comme sols franchement sableux que ceux qui contiennent plus de 65 % de sable environ.

les courbes de distribution, qui sont les dérivées des précédentes (fig. 54 III) et qui donnent la proportion de particules correspondant à chaque dimension.

La représentation de la granulométrie par de telles courbes est une expression très complète, mais d'une consultation peu facile lorsqu'on veut comparer rapidement de nombreuses terres. Il est apparu plus commode de grouper les résultats en considérant trois classes de particules : sable, limon, argile. Les dimensions servant de limite à ces classes diffèrent quelque peu suivant les conventions, mais en général on appelle **sable** ce qui dépasse **20 microns**, **argile** ce qui est inférieur à **2 microns** et **limon** ce qui est compris entre ces deux valeurs. La somme des pourcentages de ces trois catégories doit évidemment représenter les 100 % de la terre fine; on peut alors figurer très simplement la texture du sol en utilisant la propriété bien connue que, dans un triangle, la somme des distances d'un point quelconque aux trois côtés est une constante. A la texture d'un sol donné peut ainsi correspondre un point figuratif à l'intérieur d'un triangle équilatéral, suivant le principe représenté par les figures 55 I et II, et l'on peut déterminer des groupes de textures correspondant à certaines parties du diagramme, figure 55 III. Un tel diagramme permet de reconnaître rapidement si la texture du sol est convenable pour un type donné de culture, ou si elle est susceptible d'être amendée par addition de certains constituants.

b) **Structure.** — C'est l'association des particules élémentaires en agrégats; elle dépend essentiellement de la forme sous laquelle se trouve

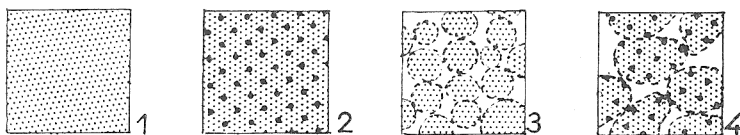


Fig. 56. — Types de structure du sol.

La grosseur des points figure la texture, leur mode de groupement la structure.

1 et 2 : structure dite *particulaire* dans laquelle les particules (uniquement colloïdales en 1, colloïdales et sableuses en mélange en 2) sont à l'état dispersé; 3 et 4 : structure *glomérulaire* dans laquelle les colloïdes sont agglomérés en grumeaux, donnant un sol poreux.

la fraction colloïdale et à une même texture peuvent correspondre des structures très différentes.

Si les colloïdes sont complètement dispersés, les particules sont elles-mêmes séparées au sein d'un gel; c'est la structure dite *particulaire* donnant des sols compacts dans lesquels la circulation de l'air et de

l'eau sont difficiles (fig. 56, 1 et 2). Au contraire, si les colloïdes sont floculés, ils constituent des agrégats élémentaires d'une fraction de millimètre (fig. 56, 3), agglomérés eux-mêmes en grumeaux plus gros ou cimentant les grosses particules (fig. 56, 4) en donnant au sol une structure glomérulaire. La forme et la taille des grumeaux sont très variables : grains arrondis de quelques millimètres, polyèdres anguleux, plaquettes, nodules spongieux.

La formation des agrégats est favorisée par la teneur en calcaire accroissant la floculation des colloïdes argileux, par la richesse en colloïdes humiques, par la présence d'hydroxydes métalliques (alumine et fer, dans les sols bruns par exemple), par le travail des animaux fouisseurs. Inversement, la structure peut être détruite, avec retour à l'état particulaire, par désaturation des argiles ou entraînement de l'humus.

c) **Relations avec les caractères physiques du sol.** — L'intérêt de l'étude de la texture et de la structure est qu'elles sont liées à certaines propriétés physiques importantes du sol, parmi lesquelles le pouvoir de rétention de l'eau, la porosité et la température.

1) Le **POUVOIR DE RÉTENTION D'EAU** varie dans le même sens que la teneur en colloïdes : il est faible pour les sables, élevé pour les argiles ou les sols très humifères. Il peut être évalué directement par la mesure de l'**hygroscopicit  ** en laissant un   chantillon de sol quelques heures en contact avec une atmosph  re satur  e de vapeur d'eau jusqu'   obtention d'un   tat d'  quilibre. Sous nos climats, un sable    faible pouvoir de r  tention d'eau se comporte comme un milieu relativement sec, peu favorable    la v  g  tation; en climat aride par contre, c'est, d'une mani  re qui peut sembler paradoxale, le sol argileux qui est le moins favorable, car le peu d'eau disponible risque de pr  senter, par rapport aux collo  ides du sol, une liaison plus forte que le pouvoir de succion des racines.

2) La **POROSIT  ** conditionne la circulation de l'air, ce qui est tr  s important pour la respiration des racines ou pour l'activit   des micro-organismes a  robie, notamment des bact  ries de la nitrification; les sols de structure particulaire, trop compacts, sont souvent asphyxiques. On peut   valuer la porosit   par la mesure de la densit   apparente du sol en place, soit en pr  levant un   chantillon de volume connu avec des pr  cautions qui conservent sa structure et en le pesant, soit par des m  thodes indirectes.

3) La **TEMP  RATURE** est aussi dans une certaine mesure li  e    la texture et    la structure du sol; elle d  pend de la capacit   calorifique des

minéraux constituant et aussi du degré de compacité et de la richesse en eau du sol. Des sols denses très humides ont une forte inertie calorifique et se réchauffent très lentement au printemps, tandis que des sols légers suivent beaucoup plus rapidement l'augmentation de température et permettent un démarrage précoce de la végétation.

2. **Caractères chimiques.** — Du point de vue chimique, le sol est formé :

— de particules inertes ou peu actives telles que grains de quartz ou débris de la roche-mère;

— de particules finement divisées de nature colloïdale et d'origine soit minérale (argiles) soit organique (humus);

— d'éléments mobiles, anions (phosphates, sulfates, carbonates) ou cations (bases métalliques) susceptibles d'exister à l'état dissous dans la solution du sol ou fixés sur les colloïdes, ou eux mêmes parfois à l'état colloïdal (hydroxydes de fer ou d'aluminium).

a) **Les argiles.** — Elles sont très différentes d'une terre à l'autre, mais on peut les ramener à quelques variétés minéralogiques principales, différant par le degré d'hydratation de la molécule (eau de constitution), le rapport entre la silice et les bases, la structure microcristalline. La reconnaissance et le dosage de ces variétés d'argile se font par des méthodes délicates : analyses à l'aide de spectres aux rayons X ou analyses thermiques, celles-ci reposant sur la détermination des transformations exothermiques ou endothermiques présentées par les diverses argiles à certaines températures lorsqu'on les chauffe progressivement dans un four. La connaissance des argiles intervenant dans une terre donnée est naturellement très importante, mais il n'est pas possible d'entrer ici dans les détails.

b) **Les matières humiques.** — L'humus est constitué de matières organiques provenant des débris végétaux et éventuellement animaux, tombés à la surface du sol et plus ou moins transformés à la suite de phénomènes complexes, soit purement chimiques, soit bactériens. Il se forme ainsi des substances de teinte foncée ou noirâtre, de réaction souvent acide (acides humiques) qui donnent sa coloration au « terreau ». Cet humus se forme d'autant plus vite que la couverture végétale est plus importante et, suivant les caractères du climat, il peut s'accumuler en évoluant très lentement (climat froid) ou se transformer rapidement et même disparaître à la suite d'une activité bactérienne trop intense dans certains sols tropicaux par exemple.

Nous avons déjà vu plus haut que les feuilles mortes des arbres feuillus ou résineux donnaient des types d'humus très différents. En fait, on a distingué de nombreux types d'humus. Nous avons vu également que cet humus peut exercer sur les autres constituants du sol une action chimique (par exemple dans le processus de podzolisation) ou physique (en intervenant dans la formation d'agrégats).

c) **La solution du sol.** — On donne le nom de solution du sol à l'eau susceptible de circuler (c'est-à-dire à l'ensemble de l'eau libre et de l'eau de capillarité, par opposition à l'eau d'imbibition et à l'eau de constitution fixée par les colloïdes) et qui contient une partie des éléments solubles du sol. Cette solution du sol peut être extraite par des techniques appropriées. Elle représente le milieu nutritif pour les racines des végétaux; sa composition est d'ailleurs comparable à celle d'un liquide de Knop dilué. Elle est assez constante pour un sol donné, en raison de l'existence de réactions d'équilibre entre cette solution et les constituants colloïdaux doués d'un pouvoir d'échange d'ions et auxquels on donne le nom de complexe absorbant.

d) **Importance du complexe absorbant.** — Les colloïdes argileux et humiques sont doués d'un pouvoir amphotère, c'est-à-dire qu'ils présentent à la fois des fonctions acides et basiques susceptibles de se dissocier plus ou moins suivant la réaction ionique du milieu. Toutefois les fonctions acides sont plus nombreuses et ont un coefficient de dissociation plus élevé, de sorte que ces colloïdes sont essentiellement électro-négatifs et fixent surtout des cations. Ils sont susceptibles en particulier de fixer des éléments métalliques et notamment des métaux alcalins ou alcalino-terreux : sodium, potassium, calcium.

Cette fixation est réversible et on appelle « capacité d'échange » d'un sol la quantité de bases qui peuvent être ainsi fixées temporairement. On l'exprime en milli-équivalents, c'est-à-dire en millièmes d'atome-gramme d'hydrogène susceptibles d'être remplacés par une base, pour 100 grammes de terre.

La conséquence de cette capacité d'échange est le fait que le sol présente vis-à-vis de la solution du sol un pouvoir tampon et que la composition de cette solution, ainsi que son pH , sont relativement indépendants de la teneur en eau, c'est-à-dire de la pluie ou de la sécheresse ou bien de la présence ou l'absence de racines absorbantes.

Un cas particulier important de ces échanges se rapporte aux équilibres entre l'argile et les sels de calcium. Les argiles fortement lessivées sont désaturées, c'est-à-dire que leurs fonctions acides sont libres; au contraire, en présence de calcium, elles se saturent, passent sous forme

d' « argiles calciques » qui s'éloignent de leur point isoélectrique et flocculent, augmentant la stabilité de la structure.

e) **Les sels de fer.** — Ils donnent à la plupart des sols leur coloration caractéristique, et sont à l'origine de beaucoup de termes de pédologie : sols bruns, terra rossa, etc. ; on a même pu dire que la couleur des paysages dans le Monde dépendait essentiellement de la forme sous laquelle s'y trouvait le fer.

On pourrait croire que cette dénomination des sols d'après la couleur correspond à un stade ancien et dépassé de la pédologie. En fait elle est assez fondée. La couleur des sels de fer dépend de leur degré d'oxydation et d'hydratation, lui-même lié aux autres caractères du sol et à ceux du climat ; de sorte que la couleur prise par le sol est souvent le reflet des conditions de la pédogénèse.

3. **Caractères biologiques.** — Nous avons déjà vu précédemment l'importance des phénomènes microbiologiques dans la formation du sol, surtout en ce qui concerne les activités bactériennes. Mais en fait les organismes souterrains sont très variés et comprennent :

— des **Protozoaires**, notamment des Infusoires, dont le rôle est cependant accessoire ;

— des **Métazoaires** appartenant à différents groupes : Insectes inférieurs, Acariens ; Termites jouant un rôle dans l'évolution des sols de la région tropicale ; Tardigrades, Rotifères, Nématodes, Annélides parmi lesquels les Lombrics dont l'action fouisseuse est bien connue ;

— des **Algues unicellulaires** (Nostocs, Chlorophycées) dont certaines sont fixatrices d'azote libre ou alimentent indirectement en glucides des bactéries fixatrices ;

— des **Champignons**, soit saprophytes et intervenant dans le processus d'humification, soit symbiotiques entrant dans les Mycorhizes (chez les Orchidées, les Éricacées et nombre d'arbres forestiers) ;

— des **Bactéries**, parmi lesquelles nous avons déjà cité les agents de la nitrification, de la cellulolyse, de la fixation d'azote gazeux ; il faut mentionner particulièrement le groupe des **Actinomycètes** qui représenteraient un quart de la flore microbienne de certains sols.

Les méthodes d'étude sont difficiles. Les micro-organismes peuvent être séparés par des techniques de dilution et de **mise en culture** sur milieux artificiels ; mais on peut aussi mesurer l'**activité globale** de ces

micro-organismes par celle de leur intensité respiratoire, évaluée elle-même par la quantité de gaz carbonique dégagé par un poids donné de sol.

L'activité des organismes souterrains dépend en grande partie des caractères physico-chimiques du sol; rappelons notamment que l'important phénomène de la nitrification nécessite que la teneur en matière organique et l'aération du sol soient suffisantes et que sa réaction ionique ne soit pas trop éloignée de la neutralité, les sols acides inhibant en général l'activité bactérienne.

Enfin un aspect important, mais encore très mal connu des phénomènes biologiques du sol, est la concurrence entre les racines des plantes supérieures par l'intermédiaire des substances antibiotiques produites par certaines d'entre elles (voir plus loin, p. 157).

C. — DIFFÉRENTS TYPES DE SOLS

De nombreuses classifications ont été proposées mais ne seront pas étudiées en détail ici; la question est en pleine évolution et les travaux récents ne paraissent pas l'avoir sensiblement clarifiée. Nous nous en tiendrons aux principes généraux.

1. Degré d'évolution d'un sol. — La pédogénèse est un phénomène lent, généralement de l'ordre de plusieurs siècles au moins, qui comprend, nous l'avons vu, plusieurs phénomènes simultanés : altération physique de la roche-mère, altération chimique, apport de substances organiques, migration de corps solubles, transformations biochimiques. Cette pédogénèse est sous la dépendance des caractères de la roche-mère, du climat et de la végétation; si elle n'est pas arrêtée ou perturbée par l'érosion, elle atteint un état d'équilibre qui est déterminé par les caractères du climat et de la végétation, pourvu que ceux-ci n'aient pas changé entre temps; par contre, au cours de cette pédogénèse, l'influence de la roche-mère sur le sol formé tend à s'effacer progressivement.

Voici un exemple d'une telle évolution : la formation des sols de la Chênaie atlantique et sa dégradation en podzol (fig. 57). Sur la roche-mère granitique se forme d'abord une arène dont la partie supérieure donne un sol maigre portant une lande (stade initial, 1). La lande se

boise progressivement en Chênes, le sol devient plus humifère dans ses horizons superficiels tandis que l'altération de la roche-mère progresse en donnant une arène beaucoup plus épaisse (stade 2). Pendant que la Chênaie s'installe, le sol est lessivé sous l'effet du climat pluvieux atlantique; l'humus doux donné par les feuilles de Chêne est entraîné en profondeur, accompagné d'une partie du fer et d'autres éléments solubles; humus et fer se déposent plus bas, au voisinage de la roche-mère (stade 3). Mais dans la Chênaie peuvent s'installer des Conifères (stade 4), notam-

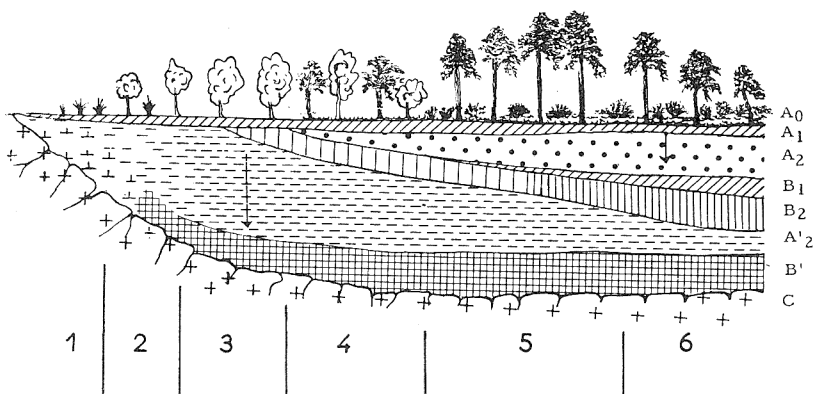


FIG. 57. — Un exemple d'évolution parallèle du sol et de la végétation : formation et dégradation de la Chênaie atlantique (d'après DUCHAUFOUR, modifié).

1 : lande sur arène granitique peu profonde; en hachures obliques, le niveau humifère. 2 : passage de la lande à la Chênaie : accroissement de l'épaisseur du niveau humifère et de celle de l'arène, début de lessivage donnant lieu à la formation d'un horizon humo-ferrugineux en profondeur (en quadrillé). 3 : stade de plein développement de la Chênaie, avec fort lessivage de l'arène. 4 : installation d'un Conifère : les aiguilles tombées à terre donnent naissance à un humus acide, provoquant un lessivage beaucoup plus accentué qui correspond au début de la podzolisation, avec formation d'un nouveau niveau humo-ferrugineux. 5 : stade optimal de la forêt de Conifères : la podzolisation progresse et donne lieu à la formation d'un horizon cendreuse A_2 tandis que plus bas les deux couches humifère B_1 et ferrugineuse B_2 se séparent; plus bas encore persiste la partie inférieure du niveau lessivé correspondant au stade de la Chênaie et enfin l'horizon humo-ferrugineux de cette dernière. 6 : début de régression de la forêt de Conifères par suite de l'appauvrissement du sol consécutif à la podzolisation.

ment des Pins, ou bien des Épicéas plantés; l'humus brut acide formé par leurs feuilles a, comme nous l'avons vu plus haut (fig. 51), une action chimique plus intense sur le sol dont il facilite la migration du fer en profondeur : il se produit alors un processus typique de podzolisation tel que celui qui a été décrit plus haut, avec formation d'un horizon cendreuse et dépôt, plus bas, de bancs humique et ferrugineux. Le sol

s'appauvrit, la Chênaie régresse et elle est remplacée par une forêt pure de Conifères (stade 5) qui finit par pâtir de l'appauvrissement du sol auquel elle a elle-même contribué (stade 6).

Nous voyons ici la végétation déterminée par le climat (lande atlantique et Chênaie) réagir sur le sol, le modifier concurremment avec le climat dans un sens qui provoque sa propre rétrogradation et l'installation d'un nouveau type de végétation qui à son tour influence le sol. La roche-mère n'intervient que par la production initiale d'arène granitique, mais cette arène est ensuite très profondément remaniée sous l'effet du climat (percolation du sol par la pluie) et de la végétation (qui elle-même est liée au climat).

D'une manière générale, si l'on compare des sols formés sous un même climat mais sur des roches-mères différentes, on constate que, lorsqu'ils sont jeunes, ils sont eux-mêmes assez différents parce que les caractères de la roche-mère sont encore très sensibles; mais peu à peu il se produit une uniformisation et les stades définitifs d'équilibre sont très semblables entre eux (sols « mûrs »).

Si nous considérons alors un pays assez vaste et assez homogène pour présenter plusieurs climats régulièrement répartis, par exemple les plaines de Russie, de Sibérie ou d'Amérique, dans lesquelles se succèdent, du nord au sud, une série de bandes climatiques régulières, on constate que les sols y forment eux-mêmes des bandes régulières se succédant de la même façon : à chaque zone climatique correspond un type donné de sol, pourvu que l'on considère des stades complètement mûrs (voir p. 141 et fig. 60). Pour cette raison, on a pris l'habitude d'appeler **sols zonaux** ces sols mûrs en équilibre avec le climat et la végétation d'une zone.

Mais pour que ces sols zonaux apparaissent, il faut que la pédogénèse soit assez ancienne et n'ait pas été perturbée; si les agents d'érosion décapent les sols à mesure qu'ils se forment ou bien si d'autres phénomènes inhibent leur maturation, la série évolutive est tronquée et on n'observe que des stades de jeunesse que l'on appelle **sols azonaux**.

Enfin des conditions locales peuvent provoquer l'évolution du sol dans un sens tout différent de celui qu'imposeraient le climat et la végétation de la zone à laquelle il appartient : c'est le cas par exemple pour les sols salés, empêchant le déroulement normal des phénomènes microbiens ou l'installation de la plupart des plantes supérieures, ou bien pour les sols qui sont inondés d'une manière fréquente ou permanente. Il se forme alors des sols particuliers, conservant davantage les caractères de la roche-mère mais qui ne sont plus des stades de jeunesse : on les appelle **sols intrazonaux**.

2. **Sols zonaux.** — En considérant la suite des zones climatiques depuis le Pôle jusqu'à l'Équateur et en ne retenant que les principaux types de sols, on peut distinguer les catégories suivantes :

a) **Sols de toundra et de haute montagne.** — Ils caractérisent les régions subarctiques. Ils sont gelés en profondeur la plus grande partie de l'année ou même d'une manière permanente, de sorte que la migration vers le bas est réduite ou empêchée. Les matériaux organiques restent accumulés dans la partie superficielle et ne se détruisent que très lentement; beaucoup de ces sols sont tourbeux. Le profil de sol est simplifié, du type AC, comportant seulement l'horizon supérieur sans lessivage et la roche-mère.

Dans les étages supérieurs des montagnes, on observe des sols analogues à profil AC sur roche-mère siliceuse, peu évolués surtout en raison de l'érosion; on les nomme **rankers**.

b) **Podzols.** — Ils caractérisent les climats à la fois tempérés-froids et humides, sur roche-mère siliceuse ou préalablement lessivée. La succession de type ABC est ici très nette. Nous avons étudié déjà leur mode de formation et indiqué qu'il y en avait de nombreux types, avec notamment une différence entre les podzols de climat boréal et de climat atlantique.

c) **Sols bruns.** — Ils se forment sous climat tempéré moyennement humide, et prédominent en Europe (fig. 60); ce sont eux qui représentent la plupart des terres de nos régions. Ils contiennent souvent une proportion notable de calcaire et on peut distinguer différentes catégories suivant le degré de saturation du complexe absorbant en calcium ou la forme sous laquelle se trouve le fer. Le lessivage est souvent faible et le profil de type AC, avec un niveau intermédiaire « brunifié » souvent noté (B).

d) **Sols rouges méditerranéens.** — Le climat provoque une rubéfaction des sels de fer; en réalité d'ailleurs la rubéfaction est généralement très ancienne et beaucoup de ces sols rouges ont été formés aux dépens d'un paléosol appelé *terra rossa*.

e) **Sols désertiques.** — Dans leur formation, le vent joue un rôle capital : on distingue des sols éoliens d'accumulation (mer de sable ou **ergs**), des sols de déflation résultant au contraire d'un entraînement de particules fines ne laissant qu'un résidu caillouteux (**regs**).

f) **Sols tropicaux.** — Ils sont extrêmement variés; citons parmi eux les sols à encroûtement ferrugineux et notamment les **carapaces latéritiques** qui couvrent souvent de très vastes espaces, à Madagascar par exemple; ces carapaces semblent avoir été favorisées par la destruction de la végétation primitive, elles sont extrêmement infertiles et s'opposent à la reforestation du pays.

3. **Sols azonaux.** — On les rencontre notamment :

1) Sur les roches-mères très calcaires, donnant naissance à des sols pauvres à la fois en colloïde et en humus, ceci du fait notamment du faible développement de la couverture végétale. De tels sols portent le nom de **rendzines**; mais ils sont toujours peu épais, parfois presque squelettiques et sans horizons différenciés. Une série d'intermédiaires les relie aux sols bruns.

2) Dans les régions où le sol en formation est fréquemment ou continuellement décapé par l'érosion, comme dans la région méditerranéenne à averses violentes ou dans les pays de montagne à topographie accidentée. L'érosion est souvent si forte que la roche-mère apparaît sur une grande partie de la surface et que le sol ne se présente plus qu'à l'état de placages : sols squelettiques des pentes, sols karstiques emplissant les fissures des lapiaz ou les fonds de dolines, ces dernières représentant les seuls lambeaux cultivables en pays karstique.

3) Dans des conditions correspondant à un début d'évolution : par exemple sur des alluvions récemment déposées, ou sur des moraines libérées depuis peu par le retrait des glaciers; on peut alors dans ce cas dater avec précision certains stades et établir une chronologie précise de la pédogénèse.

4) Dans les terres cultivées, où les pratiques culturales ont pour effet d'enrayer l'évolution du sol par destruction, remaniement et mélange des horizons.

4. **Sols intrazonaux.** — Nous nous limiterons à deux groupes principaux, les sols salés (halomorphes) et les sols inondés (hydromorphes).

a) **Les sols salés ou halomorphes.** — Il faut distinguer deux types assez différents, les sols salés littoraux et les bassins salés continentaux.

1) **LES SOLS LITTORAUX.** — Ils occupent les côtes basses, sableuses ou envasées; le salant est constitué essentiellement de chlorure de

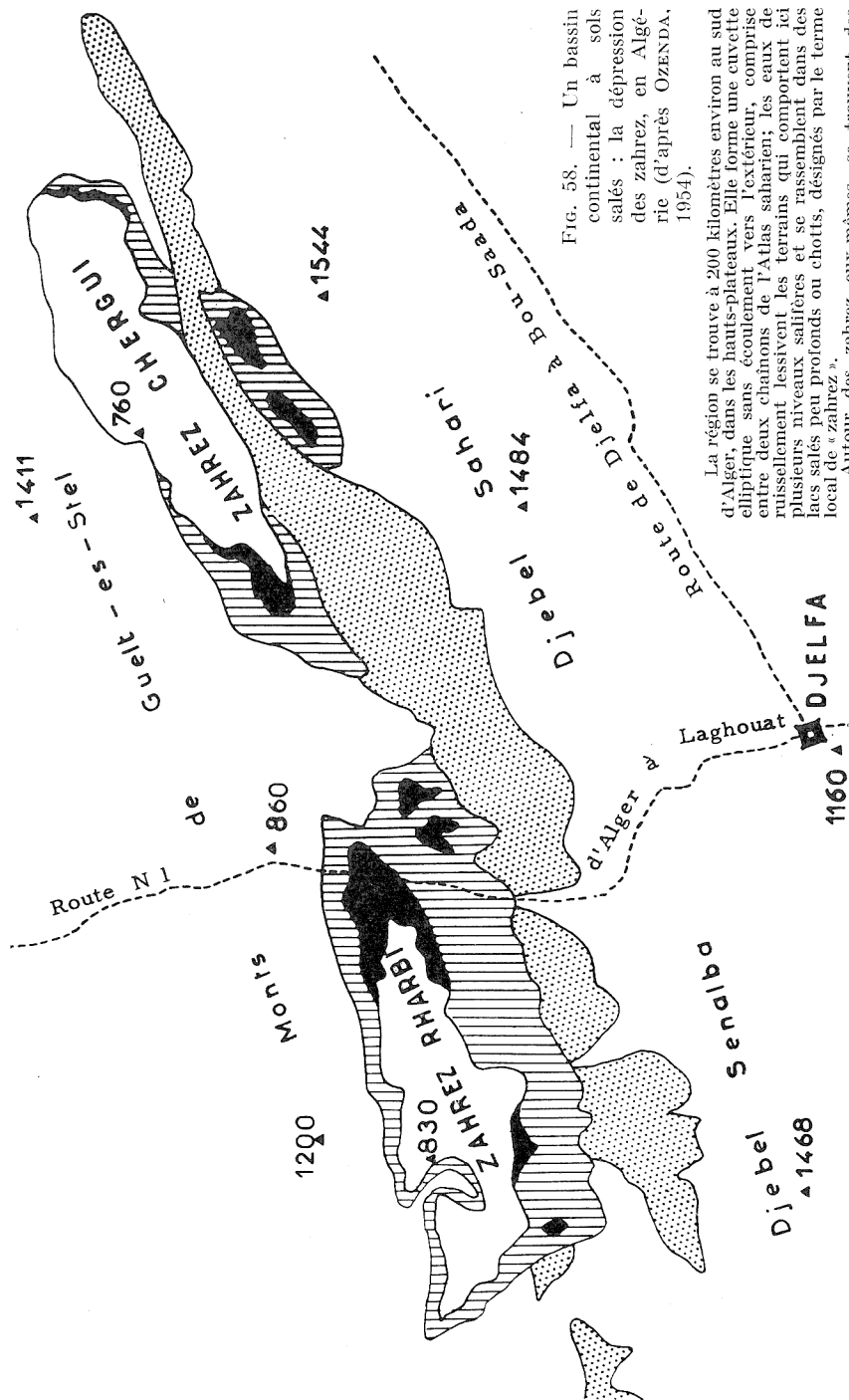


Fig. 58. — Un bassin continental à sols salés : la dépression des zahrez, en Algérie (d'après OZENDA, 1954).

La région se trouve à 200 kilomètres environ au sud d'Alger, dans les hauts-plateaux. Elle forme une cuvette elliptique sans écoulement vers l'extérieur, comprise entre deux chaînons de l'Atlas saharien; les eaux de ruissellement lessivent les terrains qui comportent ici plusieurs niveaux salifères et se rassemblent dans des lacs salés peu profonds ou chotts, désignés par le terme local de « zahrez ».

Autour des zahrez eux-mêmes, se trouvent des auréoles de sols halomorphes dont la salinité décroît avec l'éloignement des lacs et dont la flore se modifie en conséquence : en noir, vases salées contenant plus de 2 % de sel et portant, pour toute végétation, des buissons espacés de la *Chénopodiaceae Halostemum*; en lachures verticales, sols moins compacts (par suite d'apports éoliens, dont la présence d'un important cordon dunaire, en grisé, indique l'ampleur), portant des peuplements d'autres *Chénopodiaceae* : *Suaeda*, *Salsola*, puis *Atriplex*. Autour, en blanc, steppes à *Sparté*, à *Alla* et à *Armoise*, non salées. La granulométrie de ces différents sols a été prise comme exemple plus haut, dans la figure 54.

sodium d'origine marine. La répartition en France est donnée par la carte, dépliant n° 1, et leur végétation est étudiée plus loin, p. 284. Dans les pays tropicaux, ils portent d'importantes formations végétales appelées mangroves (fig. 122 et p. 323).

2) **LES SOLS SALÉS CONTINENTAUX.** — Ils sont rares et très localisés en Europe (plaine hongroise), mais occupent de vastes bassins intérieurs en Afrique du Nord (fig. 58), en Asie occidentale et centrale, dans le

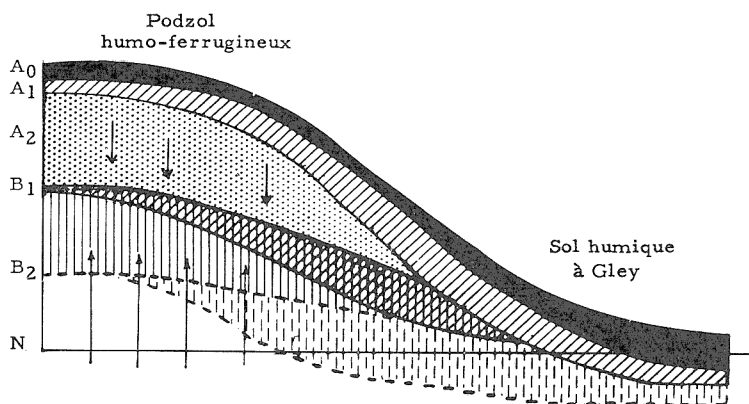


FIG. 59. — Un exemple de sols hydromorphes, dans les Landes de Gascogne (d'après DUCHAUFOUR).

A₀ : horizon riche en matière organique; A₁ : horizon humifère; A₂ : horizon cendreuse de podzolisation, les flèches indiquent le lessivage vertical; B₁ : dépôt humique, en hachures obliques, et B₂ : dépôt ferrugineux, en hachures verticales; N : niveau supérieur de la nappe phréatique; les flèches ascendantes indiquent la remontée de l'eau en période humide. Dans la partie droite de la figure, tourbe en noir, et couche à fer réduit (horizon à Gley), en hachures verticales interrompues.

sud des U.S.A. Le salant a une origine géologique (remontée à partir d'une couche salifère, sous l'effet du climat aride) et généralement une composition complexe, comportant non seulement du chlorure de sodium mais d'autres anions (sulfates, carbonates) ou cations (magnésium, potassium). Ils ont été très bien étudiés dans l'Asie russe et on distingue, suivant le degré de saturation du complexe absorbant par le salant ou l'importance des encroûtements superficiels, différents types (Solonetz, Solontchak, Solodz).

b) **Sols hydromorphes.** — Ils se forment lorsque le niveau de la nappe phréatique est voisin de la surface du sol (fig. 59) créant un défaut

d'oxygénation et par suite des conditions réductrices, plus ou moins asphyxiques pour la végétation. On peut distinguer :

1) Les SOLS A « GLEY », de teinte vert bleuâtre due à la réduction des sels de fer à l'état ferreux. Ils se forment fréquemment dans les

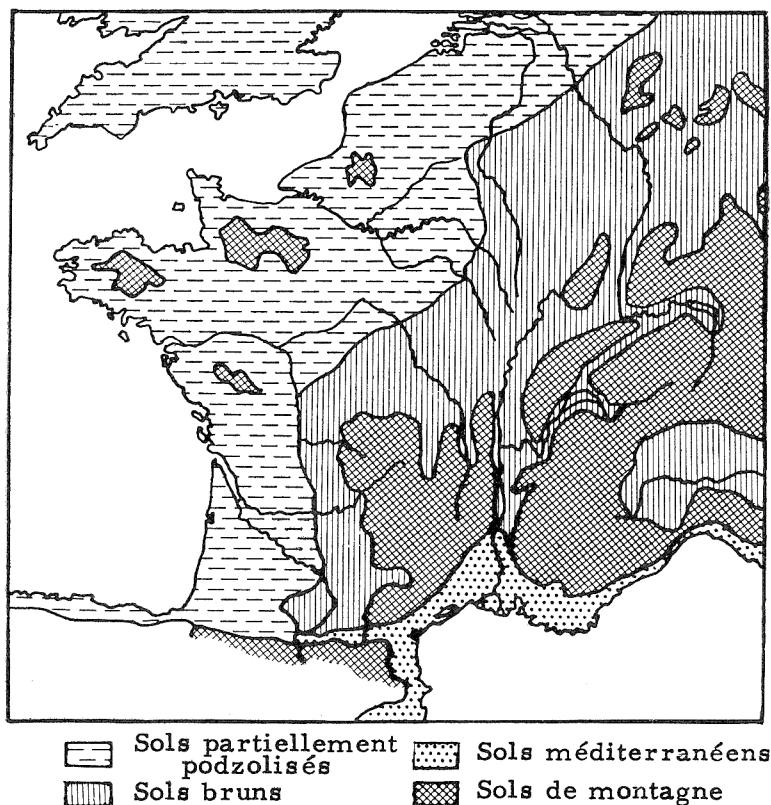


FIG. 60. — Carte schématique des principaux groupes de sols de l'Europe occidentale (d'après AGAFONOFF).

couches argileuses lorsque le niveau de la nappe phréatique oscille à quelques décimètres sous la surface.

2) Les SOLS DE TOURBIÈRES, fréquemment inondés, de teinte noirâtre par suite de l'accumulation des matières organiques humifiées mais

non oxydées. On distingue les basses tourbières, développées au ras de l'eau, à Bryales et Carex (voir p. 291) et les hautes tourbières, toujours acides, à Sphaignes, qui constituent un milieu biologique extrêmement intéressant dont l'étude détaillée sera faite plus loin, p. 291-295.

5. **Principes directeurs des classifications récentes.** — La distinction entre sols zonaux et sols azonaux est assez artificielle et il semble maintenant préférable de les regrouper en distinguant des **séries** dont chacune correspond à un type donné d'évolution et à un stade terminal précis. Les sols intrazonaux sont eux-mêmes considérés alors comme formant des séries, au même titre que celles qui aboutissent aux sols zonaux classiques.

Malheureusement ces **classifications génétiques** sont alourdies par une terminologie complexe et sont encore en pleine évolution, de sorte qu'il ne paraît pas nécessaire d'insister ici pour le moment.

D. — LES RAPPORTS DU SOL ET DE LA VÉGÉTATION (ÉDAPHOLOGIE)

Ces rapports sont extrêmement complexes et peuvent être envisagés de différents points de vue, que nous rappellerons ici pour mémoire :

1. **Aspect pédogénétique**, représenté par la contribution de la végétation à la formation du sol par une action physique (dissociation par poussée des racines ou attaque par des Cryptogames tels que les Lichens), chimique (corrosion de la roche par les racines et surtout apports organiques à la surface du sol), microbiologique. Ces phénomènes ont été décrits plus haut.

FIG. 61. — Calcicoles et calcifuges : le cas des Rhododendrons alpins.

La carte représente les deux espèces de Rhododendron de la chaîne alpine. En grisé, *Rhododendron ferrugineum* qui existe d'un bout à l'autre de la chaîne aussi bien dans les massifs siliceux que calcaires pourvu que le sol soit suffisamment acide. Mais dans les Alpes orientales, il est surtout abondant dans le massif siliceux formant l'axe de la chaîne, rare au contraire dans les massifs du nord et du sud qui sont calcaires et d'où il est presque éliminé par la concurrence de la seconde espèce, *Rhododendron hirsutum*, spéciale à la moitié orientale de la chaîne et qui est calciicole. Cette seconde espèce est figurée en noir; quelques taches noires plus petites correspondent à des îlots calcaires dans la chaîne centrale ou à des stations préalpines périphériques.

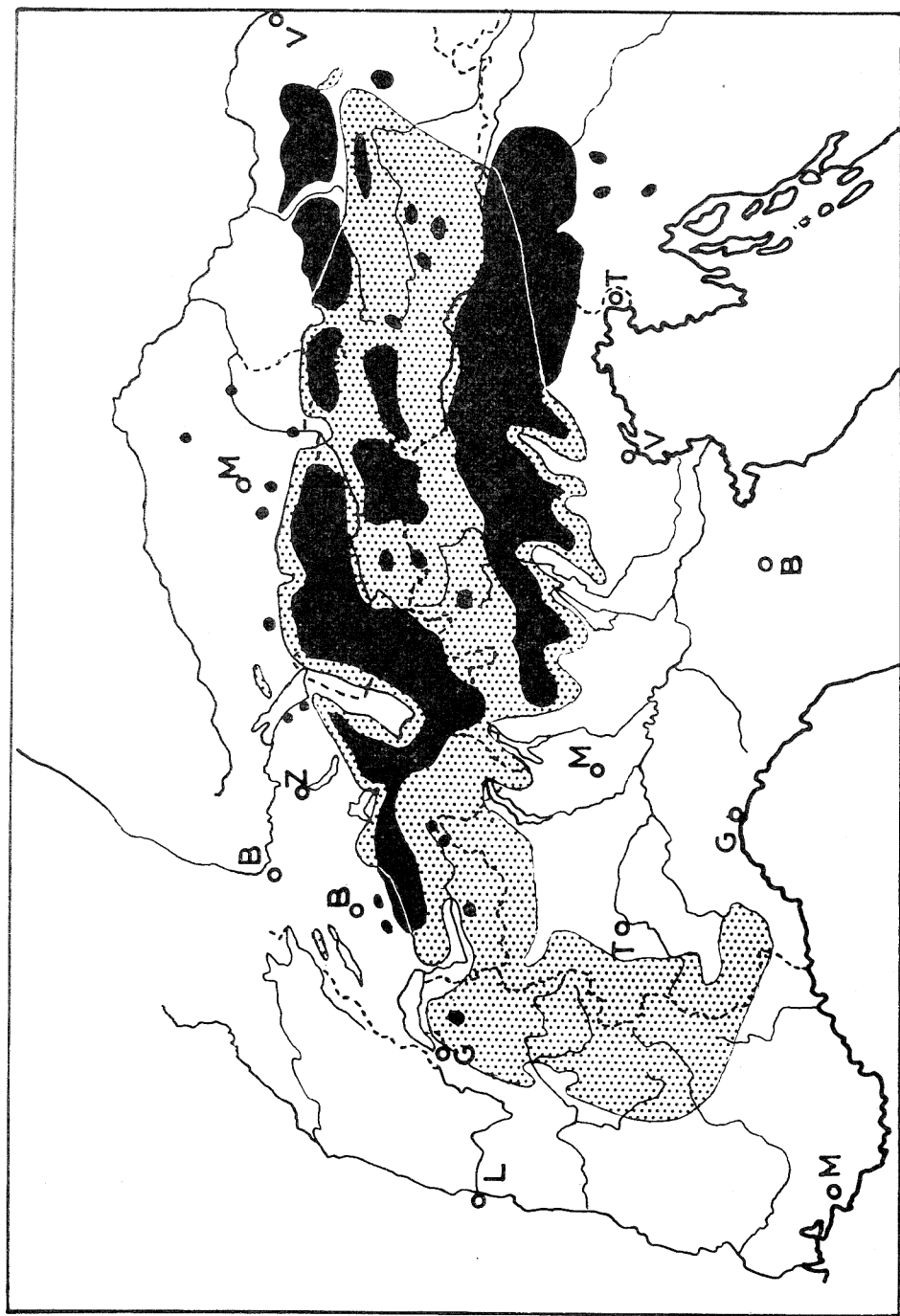


FIG. 61. — Calcaicoles et calcifuges : le cas des *Rhododendrons* alpins.
(Voir légende au bas de la page précédente.)

2. **Aspect physiologique** : équilibres entre le sol, la solution du sol et les racines des plantes; compétition entre la plante et le sol pour certains éléments et en particulier pour l'eau; importance des éléments dont dépend surtout la fertilité de la terre (azote assimilable, phosphore, potassium); micro-éléments dont l'absence peut provoquer des maladies de carence. Certains de ces points ont été abordés plus haut; d'autres sont du domaine de la physiologie végétale et de l'agronomie plutôt que de la biogéographie. Il faut mentionner aussi les faits de concurrence entre plantes qui seront envisagés ci-après à propos des facteurs biotiques.

3. **Aspect biogéographique et écologique.** — Nous insisterons davantage sur ce point. Le sol influence en effet la répartition des végétaux, et on peut mettre en évidence l'existence de liens entre certains de ses caractères et la distribution d'espèces ou de groupements végétaux.

L'influence des facteurs physiques du sol se traduit par la liaison entre certaines plantes et un type donné de texture ou de structure : espèces de rocher (lithophytes) ou d'éboulis possédant des adaptations appropriées de leur appareil souterrain, espèces psammophiles liées au sable, etc.

La liaison avec les caractères chimiques a donné lieu à de très nombreuses études; en voici quelques exemples :

a) **Végétation halophile.** — Les sols salés sont impropres à la croissance de la plupart des plantes; seules persistent les espèces susceptibles de supporter la salure et qui, étant alors débarrassées de la concurrence des autres plantes, deviennent dominantes. La famille des Chenopodiacees fournit le contingent majoritaire dans ces types de peuplements; beaucoup de ses représentants halophiles ont une apparence de plantes grasses à rameaux articulés, comme les *Salicornes* (fig. 111) formant le fond de la végétation de la Camargue. Certaines espèces, peu nombreuses d'ailleurs, supportent des teneurs de 1 à 3 % de sel dans le sol, mais le caractère halophile de la végétation apparaît déjà pour des teneurs inférieures à 1 %.

b) **Végétation rudérale.** — C'est celle qui pousse dans les **décombres** et plus généralement au voisinage des points d'occupation humaine. On y retrouve un fort contingent de Chenopodiacees, mais les *Rumex* ou les *Orties* jouent également un grand rôle. Ces rudérales sont généralement liées à des sols à forte teneur organique et bien aérés dans lesquels la nitrification est intense et conduit à une forte teneur en **nitrites**.

c) **Influence du calcium.** — Si certaines plantes restent indifférentes à la teneur en calcaire du sol, par contre beaucoup sont localisées sur les sols riches en calcaires et sont dites **calciphiles**, tandis que d'autres les évitent au contraire, se localisent sur les sols siliceux et sont qualifiées de **calcifuges** ou de **silicicoles** (fig. 61). Ainsi le Châtaignier, les Bruyères, la Fougère Aigle, le Chêne-liège sont liés aux sols siliceux. Le mécanisme de cette action du calcium est complexe. Beaucoup de calciphiles semblent être, en réalité, relativement indifférentes au calcaire et ne le rechercher qu'en raison de caractères *physiques* plus favorables (sols plus chauds); les calcifuges par contre sont éliminées par une véritable action toxique du calcium. Mais encore faut-il distinguer entre le calcium total présent dans le sol et le **calcium actif**, c'est-à-dire échangeable : certaines espèces supportent une teneur relativement élevée de calcaire insoluble ou d'ions calcium fixés sur le complexe absorbant du sol, c'est le cas du Châtaignier, du Chêne-liège, du Pin maritime et de la Fougère Aigle, tandis que d'autres redoutent même les ions calcium fixés sur le complexe absorbant, c'est le cas de la plupart des Éricacées ou de la Graminée *Deschampsia flexuosa*.

d) **Influence de la réaction ionique.** — Ici encore on trouve des espèces **indifférentes** susceptibles de supporter de larges variations du pH du sol, des **acidophiles** et des **basophiles** (ou plus exactement neutrophiles, car s'il existe des sols acides dont le pH peut s'abaisser à 3 ou 4, il est rare qu'une terre dépasse 8). Un certain nombre d'expériences réalisées sur une gamme de milieux tamponnés à des pH différents ont permis de déterminer l'optimum de croissance pour différentes espèces : ainsi pour *Deschampsia flexuosa* l'optimum se situe vers un pH 4 et la croissance s'annule aux environs de la neutralité; avec *Tussilago farfara* elle est au contraire presque nulle à 6 et l'optimum se trouve vers 8. Cet optimum semble d'ailleurs dépendre dans une certaine mesure de l'état de développement de la plante : ainsi un pH de 5 ou 6 empêche la germination du Blé alors que le Blé adulte le supporterait. D'une manière générale, beaucoup de phénomènes de répartition des végétaux en fonction des caractères physiques ou chimiques du sol s'expliqueraient, non pas d'après les exigences de la plante adulte, mais d'après celles de la plantule, déterminant les chances d'installation et de survie de l'espèce.

L'acidité du sol et la teneur en calcium sont d'autre part deux problèmes étroitement liés. D'une manière générale, les espèces calcifuges sont également des acidophiles, ce qui s'explique par le fait que les argiles désaturées présentent des fonctions acides libres et imposent par conséquent au sol un pH acide.

Il y a aussi une certaine relation entre les exigences d'une plante vis-à-vis des caractères chimiques du sol (acidité par exemple) et vis-à-vis de ses caractères physiques. La figure 62 donne quelques exemples relatifs aux principales plantes cultivées.

La liaison entre les caractères physiques ou chimiques du sol et la répartition de certaines espèces est à la base de la notion de **plantes**

Culture	Texture du sol			Réaction du sol		
	Sable	Interm.	Limon	Acide	Neutre	Alcal.
Lupin jaune	—	—		—	—	
Pomme de terre	—	—	—	—	—	
Seigle	—	—	—	—	—	
Maïs		—	—		—	—
Tabac		—	—		—	—
Betterave		—	—		—	—
Blé			—		—	—
Luzerne			—		—	—
Colza			—		—	—

FIG. 62. — Exigences de quelques plantes de grande culture vis-à-vis des caractères du sol (d'après WÖLFER, *in* WALTER).

indicatrices (fig. 63). On appelle ainsi des espèces qui, par leur présence, indiquent que tel caractère du sol est compris entre deux limites et, par leur abondance éventuelle, que ce caractère se trouve voisin de telle valeur reconnue comme optimale pour l'espèce considérée. En réalité cette notion d'espèce indicatrice doit être utilisée avec la plus extrême prudence pour les raisons suivantes :

1^o parce que l'optimum écologique dans la nature ne coïncide pas forcément avec l'optimum physiologique déterminé en laboratoire ou en culture pure, en raison des faits de concurrence (voir ci-après, fig. 67 et 68);

2° parce qu'une même espèce peut être représentée dans des régions différentes par des sous-espèces ou variétés ayant une écologie différente (voir plus loin, Écotypes, p. 200) de sorte que les valeurs mesurées dans une région ne sont pas nécessairement extrapolables à d'autres régions.

Comme nous le voyons par la figure 63 C, un groupement a souvent une valeur indicatrice plus précise que les espèces qu'il contient.

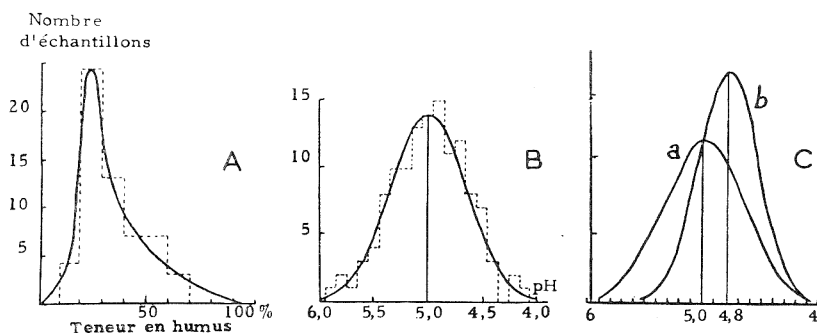


FIG. 63. — Une plante indicatrice : *Carex curvula*
(d'après BRAUN-BLANQUET et JENNY).

Cette espèce est une plante de haute montagne, caractéristique de l'étage alpin où elle forme des pelouses (*Curvuletum*) qui constituent le stade terminal de l'évolution de la végétation dans cet étage (voir plus loin, p. 275). A : relations entre la présence du *Carex* et la teneur en humus du sol : une centaine d'échantillons de sol, prélevés dans les racines du *Carex*, ont fait l'objet d'un dosage d'humus et les résultats sont exprimés par l'histogramme figuré en pointillé; la courbe représente la relation théorique telle qu'elle résulterait de l'analyse d'un grand nombre d'échantillons; B : histogramme et courbe, relatifs à la relation entre la présence de *Carex curvula* et la valeur du pH du sol : l'espèce présente un optimum pour un pH acide, de 5 environ; C : comparaison de la courbe précédente (a) avec une autre courbe (b) établie en prélevant le sol en des points où croît l'ensemble du *Curvuletum* à l'état bien développé : on voit que cette association a son optimum pour un pH légèrement plus acide, et que la courbe b est plus étroite, ce qui montre que l'association est dans ce cas plus sténométrique, donc meilleure indicatrice du pH, que l'espèce isolée.

III. — FACTEURS TOPOGRAPHIQUES

Ce sont ceux qui résultent de la configuration du terrain à l'échelle régionale ou locale. Ils ont en réalité pour effet de modifier les autres facteurs écologiques : ainsi l'altitude agit indirectement par la diminu-

tion de température et l'augmentation de pluviosité, comme nous le verrons à différentes reprises plus loin.

Ces facteurs topographiques sont assez complexes; nous n'en citons que quelques exemples.

— **Action sur la pluviosité** : c'est le cas notamment des reliefs jouant le rôle d'écrans et provoquant la précipitation des pluies, dont se trouve privé alors l'arrière-pays. Ainsi dans les Alpes, les massifs périphériques qui reçoivent les premiers vents d'ouest sont très arrosés tandis que les régions internes orientales, dans les Alpes françaises, sont de plus en plus sèches. Ce phénomène s'exagère lorsque de hauts reliefs bordent la mer sous climat chaud : il peut en résulter alors un véritable climat désertique en arrière de la chaîne côtière, c'est le cas d'une partie des déserts nord-américains en arrière des cordillères californiennes. D'une manière plus générale, les reliefs montagneux présentent toujours des précipitations supérieures à celles de leurs avant-pays de plaine.

— **Action sur la température** : l'effet de l'exposition est particulièrement important et se traduit par la différence entre le versant nord et le versant sud des montagnes ou entre les deux flancs d'une vallée lorsque celle-ci a une direction générale est-ouest. Toutes choses égales d'ailleurs, l'influence de l'exposition sur la température peut être représentée par un diagramme tel que la figure 64 haut. Dans le cas des dépressions très encaissées, par exemple des vallées abruptes ou des grandes dolines en pays karstique, on observe le phénomène d'inversion de la température : tandis que normalement la température s'abaisse en montagne lorsque l'altitude croît, exceptionnellement le fond de la dépression ou de la vallée peut être beaucoup plus froid que les pentes moyennes, car des masses d'air non renouvelé s'y accumulent en hiver. C'est la raison pour laquelle dans les pays de montagne les villages sont fréquemment installés à mi-pente et non pas au fond de la vallée.

FIG. 64. — Relations entre l'exposition et les facteurs écologiques.

A la partie supérieure, variation de la température du sol en fonction de l'exposition. La courbe intérieure est relative à la moyenne annuelle, la courbe extérieure à l'été; les températures ont été portées en coordonnées polaires en partant de 8 °C à l'origine et avec une échelle double pour la courbe des moyennes annuelles (OZENDA, 1954, dressé d'après des chiffres de KERNER, pour une station ayant une température moyenne annuelle de 11,5 °C, soit sensiblement le climat de la région parisienne).

A la partie inférieure, variation journalière de la température (en degrés centigrades) et de l'état hygrométrique de l'air (en pourcentage) pour deux groupements subalpins, situés au col du Lautaret (Hautes-Alpes) à 2.000 mètres d'altitude : à gauche, une pelouse à *Festuca spadiacea* en versant sud; à droite, une brousse à *Alnus viridis* en versant nord. On voit que, si les moyennes sont sensiblement les mêmes, les écarts journaliers sont beaucoup plus forts en versant sud (d'après L. RICHARD).

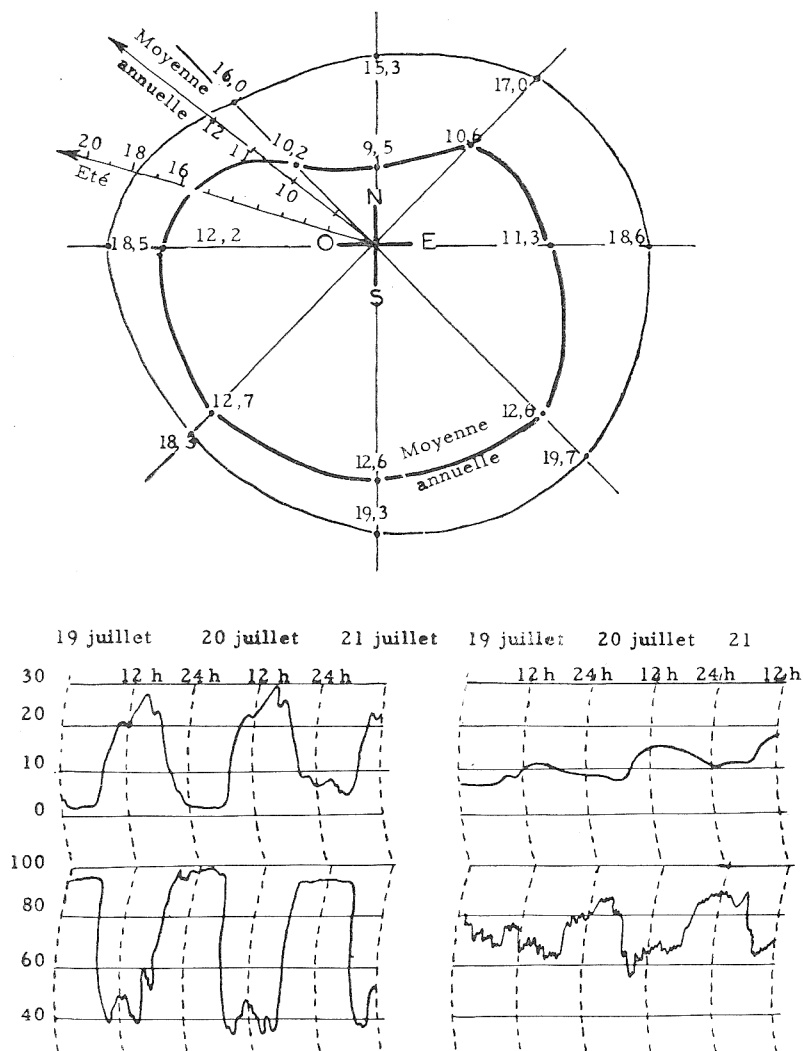


FIG. 64. — Relations entre l'exposition et les facteurs écologiques.

(Voir légende au bas de la page précédente.)

Inversement, la présence d'une falaise exposée au sud protège les terrains situés à son pied contre les vents du nord, concentre la lumière et détermine un climat local sensiblement plus chaud que celui de la région elle-même. Ainsi s'explique facilement le climat privilégié du littoral situé entre Nice et Menton, protégé du nord par d'importantes falaises situées à proximité immédiate de la mer.

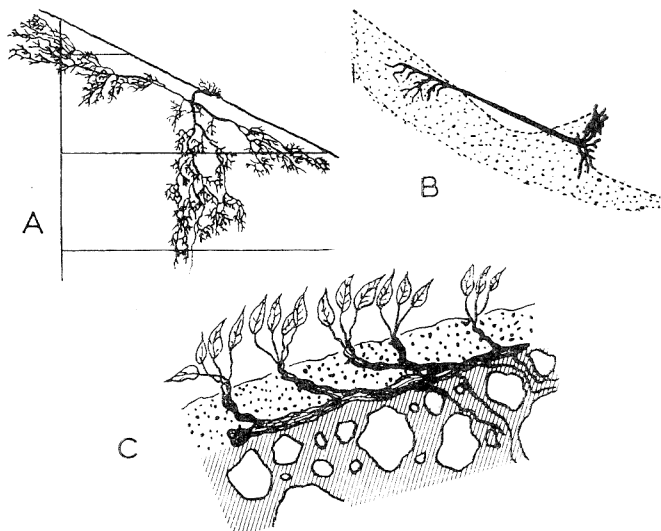


FIG. 65. — Types de systèmes de racines des espèces de sol mobile.

A : *Paronychia jamesii*, des Montagnes Rocheuses : une partie des racines, très développées en surface, retiennent le sol, d'autres vont en profondeur à la recherche de l'eau (d'après WEAVER); B : *Salix retusa*, Saule nain des Alpes : les racines ancrent la plante dans le sol, et à l'autre extrémité des branches les rameaux se disposent en espaliers retenant eux-mêmes une partie de la terre (d'après SCHRÖTER); C : *Valeriana montana*, sur un dépôt fluvio-glaciaire alpin : les racines sont ancrées dans le dépôt fluvio-glaciaire (en hachures) sous-jacent au sol superficiel mobile (en pointillé) (d'après ALLORGE et JOVET).

Une notion importante est celle de **micro-climat**. On appelle ainsi le climat qui règne en un point limité, à l'échelle de la **station écologique** : par exemple le climat d'un fond de vallon, ou même celui d'un creux de rocher. L'ombre des arbres, celle d'une grande touffe d'herbe, crée pour les végétaux vivant au ras du sol des conditions particulières et l'on peut encore parler de micro-climat. Il faut distinguer cette notion de celle de **climat local**, qui peut dépendre également des facteurs topographiques mais qui se rapporte à une échelle beaucoup plus grande, celle d'une vallée ou d'un cap par exemple.

— **Action sur le sol** : les facteurs topographiques peuvent agir également sur le sol, par exemple lorsqu'ils déterminent la formation d'avalanches ou d'éboulis mouvants. Les plantes vivant dans ces stations présentent des adaptations spéciales : flexibilité des branches et des rameaux chez les arbustes soumis à des avalanches, grand développement des racines et forme en espalier des rameaux dans les plantes d'éboulis (fig. 65). L'érosion est également un facteur écologique.

IV. — LES FACTEURS BIOTIQUES

Nous distinguerons : d'une part ceux qui sont liés à la présence des végétaux ou des animaux, et qui se traduisent le plus souvent par la réalisation d'équilibres naturels entre les différentes espèces; d'autre part l'action de l'Homme à laquelle il faut rattacher celle des animaux domestiques et qui se marque fréquemment au contraire par des déséquilibres ou des destructions de la nature, parfois aussi par d'importants travaux de restauration ou de conservation de cette nature.

A. — LES ÉQUILIBRES NATURELS

1. **Facteurs liés aux végétaux.** — On peut distinguer les rapports de dépendance directe et les rapports de compétition.

Par **dépendance directe**, il faut entendre par exemple la relation obligatoire qui lie *un parasite à son hôte* ou qui lie entre eux *les deux constituants d'une symbiose*. La répartition d'un parasite, tel que le Champignon responsable d'une maladie cryptogamique, est évidemment liée à celle de la plante qui lui sert d'hôte, mais les deux aires ne coïncident pas nécessairement car il peut arriver que l'hôte ne soit parasité que dans une partie de son aire de répartition ou que le parasite puisse au contraire déborder celle-ci en s'adaptant à la vie sur des espèces végétales différentes. Il faut aussi faire entrer dans les rapports de dépendance directe le *commensalisme* qui lie les végétaux adaptés à un certain type de sous-bois aux arbres qui forment le bois, notamment lorsqu'il s'agit de plantes herbacées ou de buissons qui ne peuvent

vivre que dans un type déterminé d'humus. Ainsi certaines espèces sont adaptées à l'humus doux des forêts de Feuillus, d'autres à l'humus acide constitué par les aiguilles de Conifères. L'écran plus ou moins dense que constitue le feuillage des arbres pour les végétaux de sous-bois doit être également considéré comme un facteur biotique bien qu'il agisse par l'intermédiaire d'une modification du facteur lumière (fig. 41).

La **compétition** se traduit par la lutte des différents végétaux entre eux pour l'occupation de l'espace. Elle prend le plus souvent la forme

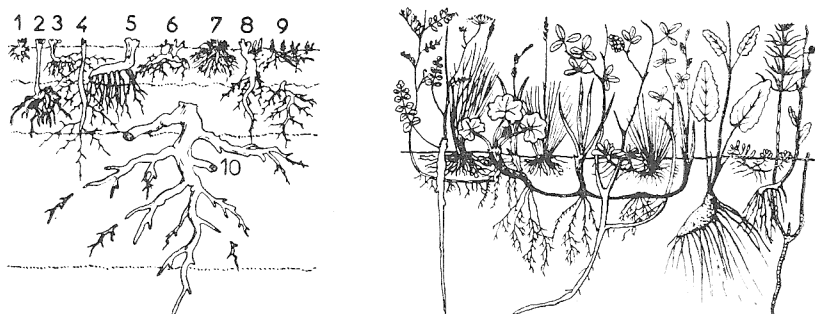


Fig. 66. — Stratification des racines exploitant les diverses couches du sol, dans un même groupement.

A gauche, coupe du profil de sol de l'association à *Populus alba* en Languedoc : 1 : *Ficaria* ; 2 : *Arum* ; 3 : *Symphytum* ; 4 : jeune plant de *Populus alba* ; 5 : *Iris* ; 6 : *Euphorbia* ; 7 : *Brachypodium* ; 8 : *Lithospermum* ; 9 : *Galium* ; 10 : grosse racine d'un pied âgé de *Populus alba* (d'après Tchou). A droite, stratification dans le sol d'une prairie en Russie (d'après SUKATSCHEW).

d'une concurrence vis-à-vis du facteur de milieu le plus important au point considéré, celui que nous appellerons (voir plus loin, p. 165) le facteur limitant. Ainsi dans un peuplement végétal très serré, la compétition se produit surtout pour la lumière; dans un climat sec, elle a lieu pour l'eau du sol et l'on voit alors les racines des diverses espèces s'entremêler, se trouvant ainsi directement en concurrence pour l'eau, ou bien au contraire s'adapter de manière à exploiter des couches différentes du sol (fig. 66).

La compétition prend très fréquemment l'aspect d'une lutte directe entre les végétaux. Les espèces les mieux adaptées aux facteurs écologiques d'une station donnée éliminent les moins adaptées, et, parmi des espèces également adaptées, celles qui présentent la croissance

la plus rapide et la plus vigoureuse éliminent les autres : les figures 67 et 68 donnent quelques exemples concrets de cette lutte pour l'occupation de la place. Un cas très curieux est celui des inhibiteurs chimiques que laissent diffuser les racines de certaines plantes. Des observations récentes effectuées dans des groupements arbustifs (garrigues de Provence) permettent de supposer que les espèces ligneuses du groupement laisseraient exsuder dans le sol des substances comparables à des antibiotiques et qui auraient une action inhibitrice sur la germination ou le développement des plantules des espèces étrangères à la composition normale du groupement.

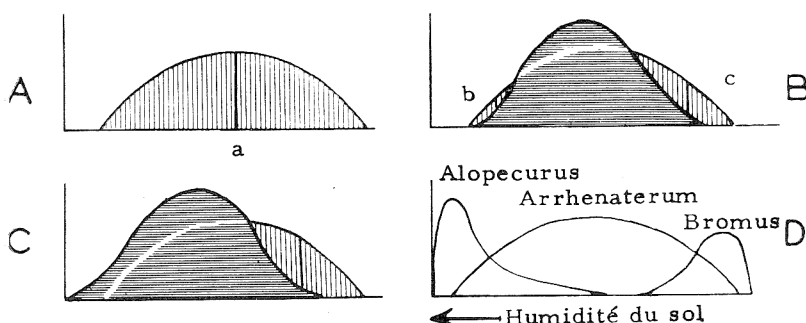


FIG. 67. — Principe de la concurrence écologique (d'après WALTER).

A, développement d'une espèce en fonction d'un caractère du milieu : en abscisse, les valeurs du facteur (par exemple l'humidité ou l'acidité du sol); en ordonnée, la vitalité de l'espèce évaluée par exemple par le poids de matière végétale par unité de surface; la valeur *a* du facteur correspond à l'optimum physiologique; en B, l'espèce précédente (toujours en hachures verticales) se trouve en concurrence avec une autre plus vigoureuse (en hachures horizontales) dont l'optimum physiologique est sensiblement le même : la première espèce se trouve pratiquement exclue toutes les fois que le facteur de milieu est voisin de cet optimum et ne peut se développer que pour des valeurs extrêmes, en *b* et *c*, qui correspondent alors pour elle à deux « optimums écologiques », c'est-à-dire à deux valeurs du facteur pour lesquelles elle est débarrassée de la concurrence de la deuxième espèce; en C, même situation mais l'optimum physiologique des deux espèces est assez différent de sorte que la première ne présente qu'un seul optimum écologique; en D, un exemple concret de cette concurrence : la compétition de trois Graminées de pelouse pour l'eau du sol. En abscisse ont été portées des valeurs décroissantes de l'humidité du sol. *Arrhenatherum elatius* (« Fenasse ») occupe les sols moyennement humides, *Alopecurus* les sols très humides et *Bromus* les sols très secs, lorsque ces trois espèces coexistent en une région donnée, alors que, si on cultive chacune d'elles à l'état isolé, sans concurrence possible des deux autres, les trois courbes de développement présentent sensiblement le même optimum.

Les rapports de compétition ne se produisent pas seulement entre espèces différentes, mais peuvent jouer aussi au sein de l'espèce. Ainsi dans un semis trop dense, une grande partie des plantules meurent précocement et seule une faible proportion des individus arrive à un développement complet. Il en est de même dans un reboisement trop

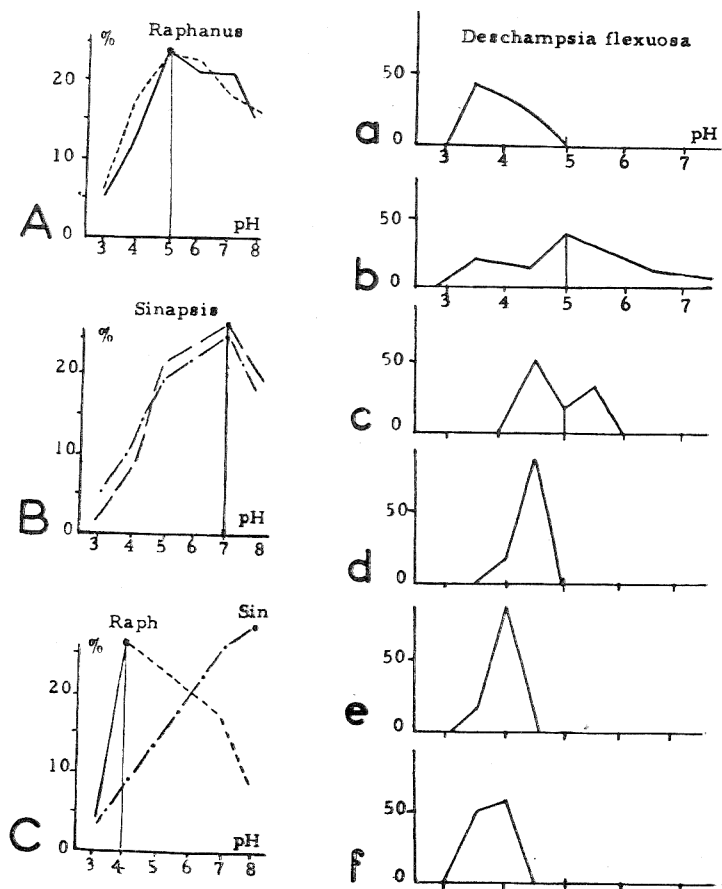


FIG. 68. — Relation entre le pH du sol et la concurrence écologique (d'après WALTER).

(Voir légende au bas de la page suivante.)

dense qu'il faut souvent éclaircir en supprimant les arbres les moins bien venus sous peine de voir la totalité de la population ne présenter qu'un développement médiocre.

2. Facteurs liés aux animaux. — Ils sont évidemment très nombreux; nous ne citerons que les principaux.

a) Les animaux pollinisateurs (le plus souvent insectes, parfois limaces sous nos climats, oiseaux-mouches ou chauves-souris ou même petits Marsupiaux sous les Tropiques) **et ceux qui assurent la dispersion des semences.**

Nous laisserons ici de côté le détail du mécanisme de biologie florale en relation avec la pollinisation zoophile, ainsi que des adaptations des semences aux transports par les animaux, soulignant simplement la relation qui peut exister entre l'aire d'une espèce végétale et la répartition de l'animal qui la pollinise ou qui la dissémine. Voir en particulier, plus haut, le paragraphe relatif aux migrations (p. 64).

b) Les animaux destructeurs de la végétation. — Les effets les plus importants sont imputables aux insectes. Rappelons quelques exemples : les Chenilles processionnaires qui causent de grands ravages dans les forêts ou les plantations de Pins, les larves xylophages des gros Coléoptères comme les Bostryches qui s'attaquent à l'Épicéa, le Phylloxéra sur la Vigne et le Doryphore sur la Pomme de terre. Parmi les Rongeurs,

FIG. 68. — Relation entre le pH du sol et la concurrence écologique (d'après WALTER).

En A : courbe exprimant le développement du Radis (*Raphanus*) en fonction du pH du sol, suivant le principe exposé déjà pour la figure 67 A : l'optimum correspond ici à des sols acides, de pH 5 environ; les deux courbes en trait plein et en pointillé correspondent à deux séries d'expériences différentes. B : deux séries d'expériences analogues faites avec la Moutarde (*Sinapis*) : l'optimum physiologique correspond à des sols neutres. En C : mêmes séries d'expériences, les deux espèces se trouvant en compétition : l'optimum physiologique est alors remplacé par un optimum écologique qui est pour chacune d'elles décalé d'une unité.

a à f : croissance de la Graminée *Deschampsia flexuosa* en fonction du pH : a : dans des stations naturelles de prairies : optimum écologique à 3,5; b : en culture pure, sans concurrence : courbe plus étalée et optimum physiologique à 5 (l'espèce est de toute façon une acidophile); c : prélèvements effectués sur une récente coupe de bois : la Graminée est l'un des pionniers qui colonisent le sol et, ne trouvant pas encore de concurrentes, elle présente un optimum sensiblement équivalent à l'optimum physiologique; d : prélèvements dans une coupe âgée de deux ans : la concurrence commence à jouer et l'optimum se déplace vers l'acidité; e : prélèvements dans une lande ayant poussé sur l'emplacement de la coupe : la « pression de concurrence » est encore plus forte et l'optimum tombe au pH 4; f : courbe obtenue d'après des stations forestières de l'espèce : cette courbe correspond sensiblement à celle qui résulte, en a, de l'étude des stations de prairies.

le Lapin peut devenir un fléau comme en Australie ou dans certaines îles antarctiques.

c) **Les animaux modifiant le sol.** — Ce sont par exemple les animaux fouisseurs dont l'action peut changer très sensiblement les caractéristiques physiques du terrain, ou ceux qui en modifient les caractères chimiques par un apport massif de déjections (guano). Même dans nos pays, les rochers où séjournent fréquemment des Oiseaux représentent des points de concentration en matière azotée à partir desquels l'eau de pluie entraîne des nitrates, donnant naissance localement à une flore particulière, notamment à des associations de Lichens dits ornithophiles.

B. — L'ACTION DE L'HOMME ET DES ANIMAUX DOMESTIQUES

De cette action extrêmement complexe nous n'étudierons que les aspects essentiels.

1. **Action sur les forêts.** — C'est le défrichement des forêts naturelles, le déboisement par coupes abusives, parfois à l'aide de procédés mécaniques puissants employés sans discernement comme dans certaines exploitations tropicales. Le moyen d'action le plus redoutable est le feu. Les feux de brousse des pays chauds ont abouti à la déforestation d'étendues immenses (fig. 69) dans lesquelles la couverture végétale naturelle est tout d'abord remplacée par des cultures ou par des pâturages, mais bientôt par une forêt ou une brousse secondaire de valeur économique à peu près nulle, voire même par un sol nu et prêt pour l'érosion. Dans nos pays mêmes, et surtout dans la région méditerranéenne, le feu sert souvent pour se procurer de nouveaux pâturages, mais avec les mêmes inconvénients : la repousse d'arbustes et de mauvaises herbes.

2. **Action sur les prairies.** — Elle dépend des conditions dans lesquelles est pratiqué le pâturage. A un type déterminé de prairie correspond une charge optimum en bétail, c'est-à-dire un nombre optimum de têtes par hectare : la masse de matière végétale broutée chaque saison, la fumure naturelle assurée par les animaux, la crois-

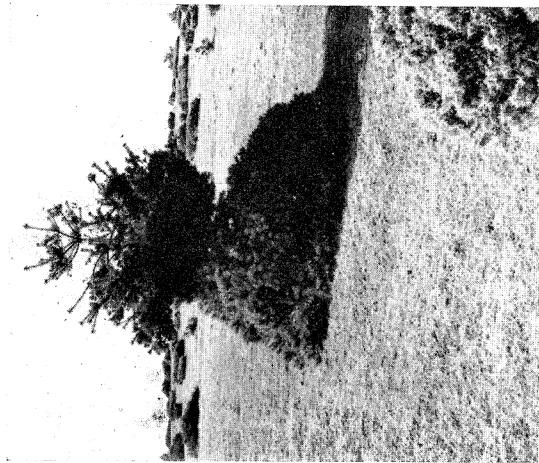


PLANCHE V

Les facteurs biotiques : destruction et protection de la nature. (Clichés P. OZENDA)

A gauche, un peuplement de Genévrier commun et de Pin sylvestre, très dégradé par le pâturage, au col de Manse, près de Gap. Remarquer notamment la forme en "diabolo" du Pin très brouté situé au premier plan. — *A droite*, le célèbre peuplement de Genévrier thurifère de Saint-Crépin, près de Guillestre (Hautes-Alpes) : cette espèce, qui forme encore des peuplements importants au Maroc ou dans les Balkans, existe dans les Alpes françaises du Sud à l'état rélictuel. La "forêt" de Genévrier de Saint-Crépin a été depuis quelques années placée sous le régime domanial et mise en réserve naturelle intégrale (voir p. 163).

sance normale de l'herbe s'équilibrent pour maintenir constant l'état du groupement prairial.

Si la charge en bétail est trop forte, l'effet de surpâturage se traduit par une diminution de la couverture naturelle aussi bien en quantité qu'en qualité : l'herbe tondue trop ras et piétinée repousse mal, le bétail s'attaque aux jeunes arbres, enfin il fait disparaître rapidement les espèces utilisables par lui et favorise l'invasion du pâturage par des plantes sans valeur, toxiques ou épineuses notamment. Le Mouton et la Chèvre sont particulièrement néfastes, le premier par l'arrachage des touffes d'herbe, la seconde par les dégâts causés aux arbres.

Inversement, l'insuffisance de pâturage peut amener elle aussi une détérioration du tapis végétal : dans les Alpes humides, les pâtures sous-exploitées sont envahies par les buissons de l'Aune vert (arçose des Savoyards) et dans la région landaise la diminution du cheptel ovin a eu pour conséquence paradoxale un embroussaillage de la forêt qui semble avoir sensiblement augmenté les risques d'incendie.

Enfin, l'Homme peut exercer une action directe sur le pâturage, notamment par la fauche qui modifie à la longue la composition floristique de la prairie, éliminant les espèces à grande tige, favorisant celles qui se développent au ras du sol.

3. Les pollutions. — L'activité humaine, surtout l'activité industrielle, a pour conséquence l'introduction dans les milieux naturels, atmosphère et eaux notamment, de produits de déchets ou de corps franchement toxiques.

La pollution des eaux et notamment celle des rivières dans lesquelles les usines déversent leurs déchets, est bien connue par son effet sur les poissons; on parle moins de l'action sur la végétation, mais



FIG. 69. — Un exemple de déforestation extrême : Madagascar (d'après PETIT).

Les forêts naturelles (ici en noir) n'occupent plus qu'un dixième environ de la surface de l'île, et cela en dépit d'une densité de population relativement faible (8 au km^2); elles sont remplacées le long de la côte orientale par une forêt secondaire (en hachures) et sur la côte du sud-ouest par une brousse à *Didierea* (en pointillé).

celle-ci est réelle, non seulement sur les plantes aquatiques visibles mais plus encore sur la microflore.

La pollution de l'atmosphère a des effets encore plus importants dans les régions industrielles. Les gaz toxiques agissent à la fois directement sur les parties aériennes des plantes et d'une manière indirecte en modifiant les propriétés chimiques des sols. Parmi eux le plus important semble être l'anhydride sulfureux, qui au contact de l'air humide s'oxyde et s'hydrate en donnant de l'acide sulfurique; la quantité de ce dernier entraînée par l'eau de pluie sur le sol peut être énorme, on l'a évaluée à plus de 50 grammes par an et par mètre carré à Prague et plus de 100 grammes par an et par mètre carré dans le bassin de la Ruhr. Il en résulte une acidification notable du sol, surtout lorsque celui-ci est développé sur une roche-mère pauvre en calcaire; beaucoup de végétaux et surtout beaucoup d'arbres supportent mal cette acidification. L'action sur les parties aériennes est moins connue et fait actuellement l'objet d'études. On a montré que la présence d'une proportion d'un millionième d'anhydride sulfureux dans l'air provoque déjà un jaunissement de feuilles de beaucoup d'arbres forestiers ou leur chute précoce à l'automne; les Conifères et notamment l'Épicéa semblent être particulièrement sensibles, peut-être en raison du caractère persistant de leur feuillage qui prolonge l'effet toxique pendant toute l'année.

Les Lichens sont parmi les plus sensibles. Il y a moins d'un siècle, on comptait plusieurs dizaines d'espèces de Lichens corticoles sur les arbres du Parc du Luxembourg en plein centre de Paris; il n'y en a plus actuellement une seule. Certaines espèces cependant, comme divers *Caloplaca* saxicoles qui se développent sur la maçonnerie, semblent être relativement résistantes. La répartition des Lichens autour des zones industrielles paraît susceptible de fournir un test de pollution.

Cette pollution de l'atmosphère est encore aggravée lorsque les gaz toxiques séjournent longtemps dans la zone contaminée, par exemple lorsque des usines se trouvent dans le fond des vallées, comme c'est le cas notamment dans la Maurienne et dans la vallée de la Romanche dans les Alpes.

4. Conservation et restauration de la nature. — Gardons-nous cependant, entraînés par un lyrisme naturaliste excessif, de considérer comme forcément mauvaise toute action humaine sur la nature. Il faut en effet porter à l'actif de l'Homme :

a) les **travaux de reboisement** : citons pour la France le massif forestier landais, les plantations de Pin sylvestre de la Champagne,

les importants reboisements en Pin noir d'Autriche faits dans les Alpes du sud pour lutter contre l'érosion;

b) la **restauration des sols** : soit par des travaux mécaniques (correction des torrents, « banquettes » établies suivant les courbes de niveau), soit par plantation de Graminées qui retiennent le sol (enherbement). On présente souvent ces travaux comme une acquisition de techniques modernes; n'oublions pas cependant qu'une des plus importantes contributions à la conservation des sols dans les régions méditerranéennes particulièrement menacées a été l'habitude prise, de longue date, par les populations d'établir sur les terrains en pente des cultures en terrasses, c'est-à-dire de ménager des gradins horizontaux tenus par des murs (cultures en terrasses). A la restauration des sols se rattache également l'usage des engrais ainsi que les **mises en défens**, c'est-à-dire la constitution de parcelles auxquelles le bétail n'a pas accès et dans lesquelles on laisse les groupements prairiaux se reconstituer;

c) les **réserves naturelles et les parcs nationaux**. — On désigne ainsi les territoires dans lesquels la nature est protégée par des dispositions légales plus ou moins rigoureuses, allant de la simple interdiction de la chasse jusqu'à la **réserve naturelle intégrale** dans laquelle il est absolument interdit de chasser, d'arracher les plantes, d'introduire des plantes ou des animaux autres que ceux qui s'y trouvent naturellement et même de ramasser les produits végétaux tels que bois mort ou graines.

On conçoit que l'établissement de telles réserves soit difficile, notamment parce qu'il se heurte souvent à des intérêts privés ou à des coutumes locales. Les parcs nationaux des États-Unis (Yellowstone en particulier) sont célèbres, de même que les grands parcs de l'Afrique centrale, mais il s'agit là de régions de faible densité de peuplement où de vastes espaces ont pu être acquis et protégés; les choses sont plus difficiles en Europe et les résultats ne sont pas particulièrement brillants en France. On peut citer du moins dans notre pays, comme réserves de vaste étendue mais de protection difficile et souvent remise en question, la Camargue et le nord du massif du Pelvoux, ainsi que la création récente, cette fois avec l'appui de dispositions légales efficaces, de parcs nationaux dans le massif de la Vanoise (Savoie) et l'île de Port-Cros (Var). Des efforts sont faits actuellement pour dégager une formule permettant de concilier la notion de réserve avec les nécessités de l'exploitation rurale et avec le développement du tourisme.

Peut-être n'est-il pas inutile de signaler qu'en matière de protection des plantes rares, le principal ennemi est souvent le naturaliste collec-

tionneur, dont l'action est redoutable parce qu'elle s'attaque spécifiquement aux espèces les plus intéressantes.

La protection de la nature est, en tout état de cause, une chose difficile. Même en supposant résolues toutes les questions administratives, juridiques, économiques, qu'elle peut poser, il n'en reste pas moins que le problème des équilibres biologiques est lui-même loin d'être bien connu. L'évolution naturelle de la végétation n'est pas forcément partout une bonne chose : on a vu dans telle réserve les broussailles, échappant désormais à l'action humaine, étouffer certaines des espèces rares que l'on se proposait précisément de protéger; ailleurs, c'est la diminution du pâturage ovin qui a pour conséquence l'embroussaillage des pâturages ou celui des sous-bois de forêts pour lesquels augmente alors le risque d'incendie, comme dans les Landes. Il n'est pas certain non plus que le *reboisement total* d'une région d'économie pauvre soit une solution satisfaisante, ni que la mise en réserve intégrale assure toujours une bonne reconstitution des peuplements naturels; on tend actuellement à admettre que l'état idéal est un équilibre *agro-sylvo-pastoral* dans l'établissement et le maintien duquel l'Homme peut devenir malgré tout le meilleur des facteurs biotiques.