

Schématisation spatiotemporelle des inter-relations sol-écosystème

PAR

M. B. BOUCHÉ

Laboratoire de zooécologie du sol, INRA, CEPE/CNRS, Route de Mende, B. P. 5051,
F-34033 Montpellier

Synopsis: The integration of multidisciplinary comparison exercises on soil is difficult because the great diversity of climates, pedoclimates soils and biocenoses. A speculative scheme is proposed as a frame to mean biophysicochemical properties of such systems. The possibilities to make such comparisons are illustrated in some extend.

Keywords: Climate, litter, plant, ecosystem, soil, earthworm, general ecology.

INTRODUCTION

Dans la diversité de microclimats, les activités biophysiques des systèmes écologiques sont fonctions de leurs variations thermiques et hydriques. La diversité des roches mères des sols marquent de leurs caractères les aptitudes biophysicochimiques des écosystèmes émergés. Les échanges collatéraux atmosphériques gazeux ou liquides (aérosols, précipitations) ou solides (poussières, espèces vivantes) jouent un rôle complémentaire aux échanges horizontaux du sol (alluvionnement, colluvionnement, ruissellement, drainage, aération, ...). Enfin, l'homme marque profondément ces systèmes écologiques par la gestion de son bétail, la foresterie, les actions physiques, dont les tra-

vaux aratoires et l'extrême diversité des échanges chimio-énergétiques (apports d'engrais et amendements de substances complexes tels les pesticides ou les résidus urbains ; exportation hors champ des récoltes, ...). C'est dans cet extraordinaire imbroglio que nous effectuons nos observations et c'est très souvent à travers la perception privilégiée particulière d'une discipline ou sous-discipline que nous cherchons à schématiser pour synthétiser, pour simplifier, pour exprimer les traits dominants qui marquent les systèmes écologiques. Pour essayer de surmonter cette complexité deux approches sont actuellement empruntées. D'une part, celle de la modélisation à partir de faits accessibles, et compréhensibles par le spécialiste ; les modèles factuels qui en résultent sont en conséquence d'objectifs restreints. D'autre part, celle des théories spéculatives, peu confrontables aux faits, qui tendent à une représentation globale des multiples approches particulières.

Avec le développement de l'intelligence artificielle, à terme ces deux approches sont appelées à se rejoindre. Les modèles factuels en prenant en compte plus de faits réfutables et les visions synthétiques en exprimant plus explicitement (par exemple, de façon collégiale dans les systèmes experts) les problématiques globales permettant d'inclure dans une schématisation des objectifs effectivement opérationnels.

L'objectif de la présente schématisation est de contribuer à une démarche, qui reste présentement spéculative, dans la perspective de faciliter une écologie comparée, telles les approches systémiques des « sols » entre elles, dans la diversité des climats et dans un même lieu entre les différentes optiques spécialisées. Cette schématisation fait suite et doit beaucoup aux multiples schématisations conceptuelles qui, avec des succès divers et une pertinence variable, ont été entreprises à diverses échelles.

Vu l'ambition du sujet, la nécessité d'une schématisation extrême m'obligera à ne retenir que les traits grossiers (généraux) sans égards aux multiples variantes et intermédiaires qui existent comme conséquence de la diversité décrite ci-dessus (chapitre I), pour pouvoir dégager des rythmes globaux (chapitre II). Puis j'étendrai et nuancerai quelque peu cette schématisation caricaturale initiale dans une discussion. Enfin j'exprimerai quelques remarques générales en conclusion.

Cette schématisation vise à la comparaison d'écosystèmes allant de l'écosystème (= holocénose) à l'écosphère mais ne vise pas à l'analyse des sous-systèmes à proprement parler, tout au plus une focalisation sur le sub-écosystème sol est effectuée où les sous-systèmes (rhizosphère, drilosphère, litière, ...) ne sont pas analysés mais considérés comme compartiments.

I. — SCHÉMATISATION

A) Schématisation climatique.

Le cadre climatique initial est celui du climat tempéré « méditerranéen » perhumide ou tempéré semi continental i.e. présentant une saison sèche et humide, comme les climats tropicaux, et une saison chaude et froide comme les climats tempérés septentrionaux. Au

tudes thermiques, hydriques et de durée du jour sont considérées comme suffisantes pour réguler « typiquement » les activités biophysicochimiques (Fig. 1). Il y a en effet une corrélation avec décalage (inertie thermique) sous une litière, entre les processus durée du jour, thermicité et évaporation-transpiration.

Les conditions climatiques atmosphériques sont considérées comme homogènes (à l'échelle des tendances saisonnières) et pour le sol en négligeant la diversité structurale interne, les gradients verticaux et la topographie, le pédoclimat est regardé comme globalement décalé pour la température (en raison de l'inertie thermique du sol) et pour l'humidité (en raison de l'inertie de reconstitution ou d'épuisement du stock hydrique). Toutefois une modification tient compte de l'évapotranspiration. Les plantes réglées par la durée du jour sur le rythme saisonnier et fonctionnant en système hydrique ouvert, pompent l'eau du sol en phase de croissance printanière alors que leur rôle est négligeable vis-à-vis de l'évaporation déclinante automnale. Dans cette schématisation l'inertie thermique et la capacité hydrique sont toutefois conservées comme propriété essentielle de l'écosystème.

B) Schématisation pédologique.

Le sol considéré est un sol profond (1 mètre) ayant un drainage profond (naturel) modéré (sol « sain ») à sécheresse estivale, de texture limono-argileuse, de pH = 6 à 7, sans carences élémentaires ni toxicités aiguës.

C) Schématisation végétale.

Les végétaux seront considérés ici comme un ensemble producteur de macromolécules organiques et consommateurs d'éléments (N, P, K,...) et d'eau. Leurs émanations organiques (exsudats foliaires et racinaires ; litière et racines mortes) seront considérées comme la nécromasse initiale. La litière est celle d'une production herbacée peu paturée ou d'arbres caducs (non marcescents) à feuilles de coriacité réduite (érable, charme, ...).

D) Schématisation zoologique.

Seuls les consommateurs dominants seront explicitement schématisés, c'est-à-dire les lombriciens, et les gros herbivores dans le cas prairial ; les autres formes étant considérées soit comme ayant un rôle identique complémentaire, soit comme intervenant comme régulateurs du système biologique (complexe invertébrés herbivores, prédateurs et parasites pondéralement peu importants) et jouant un rôle direct secondaire dans le fonctionnement global d'échange énergie-matière.

E) Schématisation microbiologique.

Les microorganismes associés aux macrobiontes (rhizosphère, phyllosphère, symbiontes bactériens ou mycorhyziens, y compris contenu intestinaux des animaux (dont bétail) sont considérés comme un tout fonctionnel avec ceux-ci (mêmes macroparamètres de régulation).

Les microorganismes « libres » sont eux considérés comme des potentialités fonctionnelles omniprésentes dont le fonctionnement ne dépend que des limitations nutritionnelles et des conditions pédoclimatiques. Le temps de réponse des colonies omniprésentes est négligeable à l'échelle saisonnière adoptée ici. En d'autres termes, les premiers sont plantes-dépendants ou animaux-dépendants, les seconds sont écosystème-dépendants, leur fonction étant automatiquement réalisée lorsque les conditions d'activités sont réunies.

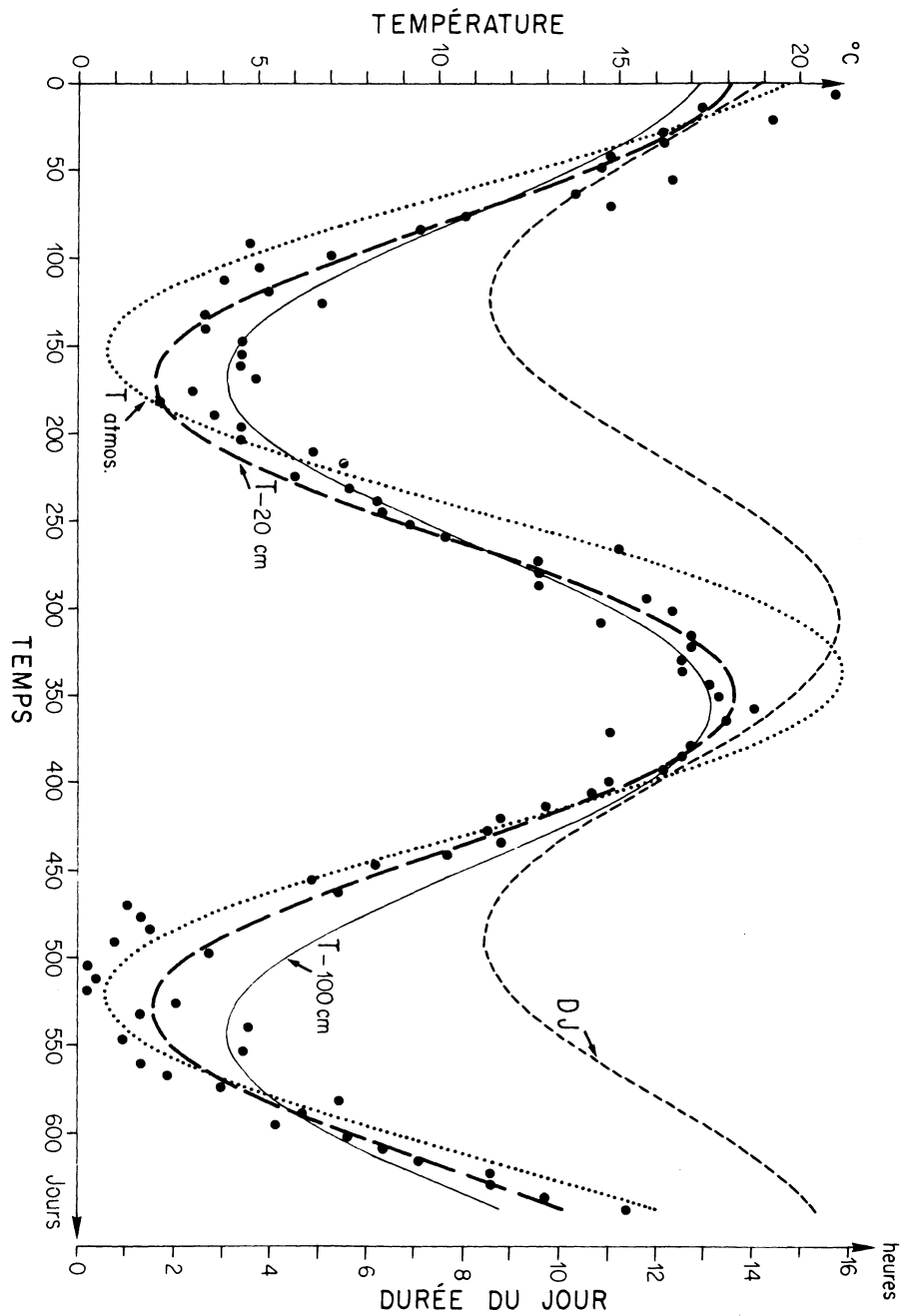


FIG. 1. — Cycles photopériodiques, atmo- et pédo-climatiques. La sinusoïde de la durée du jour (DJ) liée au flux d'énergie précède les échanges thermiques de l'atmosphère et du sol (atmosphère, sol à -20 cm et -100 cm). Noter les décalages de phase et d'amplitude. Les courbes thermiques ont été ajustées sur des données de Cîteaux (Côte-d'Or), les points observés de I-20 cm sont figurés.

F) Schématisation de l'action anthropique.

L'homme agit ici sur le milieu en modulant le fonctionnement spontané du système *sans le bouleverser*. Il n'y a ni labour, ni traitements pesticides drastiques, ni surpâturage ou déforestation à blanc. Les exportations d'éléments sont négligeables ou compensées. C'est le cas par exemple d'une prairie permanente modérément intensifiée ou d'une forêt de caduques exploités en taillis. En d'autres termes, la schématisation du système se place dans les cas où l'homme ne détruit pas (ne modifie pas profondément) le système.

II. — RYTHMES FONCTIONNELS GLOBAUX

A) Végétaux.

La croissance végétale au sens de formation de nouveaux tissus est printanière (mars à juin) c'est-à-dire en conditions de sol à $pF < 3,5$ et à température croissante. Il y a accumulation au cours de celle-ci des éléments biogènes (N, P, K, ...) et blocage de ceux-ci dans les macromolécules des tissus néoformés. Ceux-ci sont très riches en carbone ($C/N > 40$). L'adaptation, calée sur la photopériode conduit à un arrêt de croissance et une maturation à la fin de cette période.

L'émanation végétale se fait surtout sous forme de tissus peu nombreux (jeunes feuilles et cotylédons morts, radicules sénescents, pétales) et d'exsudats racinaires abondants. Il y a en outre croissance des microorganismes autotrophes. Il y a enfin éventuellement à partir de mai, prélèvement par le bétail et rejet de fèces sur le sol ainsi qu'émanation d'herbe écrasée ou coupée au sol (avec croissance végétale compensatrice).

En été, il y a maintien partiel de la biomasse végétale vivante (si $3,5 < pH < 4,2$ notamment) mais surtout émanation des tissus végétaux sous forme de litière graduellement (herbe, certains arbres) ou brutalement à l'automne (arbres caduques) voir en fin de végétation (début été : arbres à feuilles persistantes). En automne et hiver la biomasse végétale passe par un minimum (il y a quelques stockages d'éléments biogènes).

B) La nécromasse, la litière et l'activité des décomposeurs.

La litière est faiblement produite au printemps et massivement après « fructification » des plantes en été et à l'automne (abscission des feuilles). En été (schématique) cette litière s'accumule au fur et à mesure de l'émanation végétale la vie des décomposeurs microbiens et animaux étant en léthargie (mort, enkystement, quiescence, diapause pour un pF généralement supérieur à 3,5). La litière passe par un maximum fin été/automne en raison de sa production continue depuis le début de l'été et de sa non dégradation estivale.

En automne le sol chaud et humide permet une activité maximale des décomposeurs.

a) Épigés (stratégie r c'est-à-dire pullulation à partir d'inoculum : lombriciens épigés, larves d'insectes, microorganismes), la décomposition super-

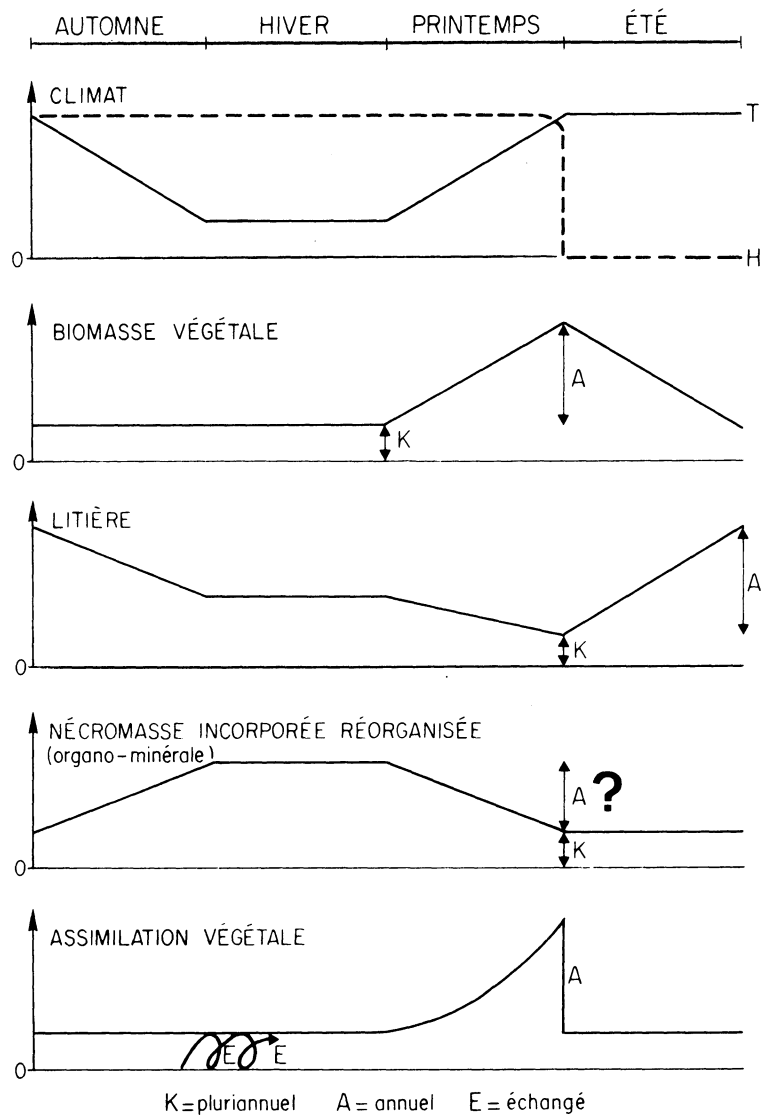


FIG. 2. — Schématisation de l'atmo-climat (T = température, H = humidité), des volumes de phytomasse, litière, nécromasse incorporée réorganisée, et de l'assimilabilité des éléments biogènes par les végétaux qui échangent (E). Il s'agit d'état et non de débit (sauf assimilation) passant par un excès annuel (A) s'ajoutant à un étiage (K) à valeur pluriannuelle.

ficielle n'est efficace que s'il y a accumulation en raison de l'exposition à la quasi pasteurisation des cycles nycthémeraux dessiccation-condensation et chaleur-froid *sur* le sol, et de l'action des prédateurs.

b) Anéciques : enfouissement et demi digestion massive, formation de

mélange *dans* le sol sous la surface ou en profondeur de matière organique fraîche fractionnée et mêlée aux minéraux (agrégats en gros grumeaux), conditionnement par fragmentation, ré-inoculation et activité en conditions lombriciennes optimales froides (migration dans le profil tirant profit des inerties thermo-hydriques (cf. § I A, optimum thermique bas, diapause obligatoire) ; à l'abri des aléas superficiels la vie microbienne se développe sur les parties vivantes du sol profond.

c) Endogés (lombriciens, mais aussi microorganismes, acariens, oribates, champignons) qui bénéficient des apports trophiques endogés (pluiolessivats de litière, enfouissement d'anéciques, rhizonécrose) et de conditions thermiques et hydriques optimales.

La matière organique de l'année (y compris décomposeurs) a un C/N décroissant à partir d'une valeur initialement élevée. Les éléments biogènes sont réorganisés et non libérés.

L'hiver : poursuite en profondeur du processus automnal avec ralentissement par le froid, maturation des matières organiques et des biomasses fongiques, bactériennes et épigées (biomasse maximale et activité faible), blocage des activités en surface par gel.

Printemps : réchauffement, accélération de l'activité des décomposeurs, raréfaction des litières labiles ; réutilisation massive de la matière organique incubée dans le sol après enfouissement anécique automnal (au printemps 50 % des aliments d'anéciques sont leurs anciennes fèces). Le C/N de la matière organique diminuant au point où la réorganisation n'est plus possible (= non croissance de biomasses qui minéralisent pour leur maintenance) ceci libère les éléments biogènes immédiatement repris par les végétaux en croissance. Pour terminer, réduction massive de certains décomposeurs, surtout épigés, qui libèrent leurs éléments biogènes par leur cadavérisation. Cette activité des décomposeurs s'observe également par leur adaptation aux cycles saisonniers par régulations thermiques, hydriques et photopériodiques (Tab. I).

C) Les éléments biogènes, leur cycle.

Dans la schématisation, en ne considérant que ces compartiments saisonniers, les éléments biogènes suivent les optimums thermiques des compartiments, c'est-à-dire :

a) s'accumulent au printemps dans la biomasse végétale (vers l'atmosphère chaude),

b) passent graduellement dans la nécromasse récente (cf. litière) en été où ils sont bloqués (sécheresse),

c) quittent partiellement celle-ci pour une réorganisation dans les décomposeurs et une nécromasse secondaire en automne (1/2 minéralisation) (vers le sol humide et chaud),

d) passent aux plantes au printemps au fur et à mesure de la minéralisation de presque toute la nécromasse de l'année précédente (celle de l'année non minéralisée est compensée par une fraction minéralisée équivalente de nécromasse accumulée dans les années antérieures),

TAB. I

	Optimum thermique	Photopériode critique (heures)	Q^{10}	pF (-10 cm) seuil	Fonction
ANÉCIQUES					
<i>Aporrectodea longa</i>	12 °C (profil)	15,26	2,34	3,0	$f = 1,04 e^{-0,79(pF-3)}$
<i>Aporrectodea nocturna</i>	13 °C (profil)	15,24	1,86	3,26	$f = 1,63 [(pF-3,26) + 1,018]$
<i>Aporrectodea</i> juvéniles + subadultes.....	13 °C (profil)	14,15 à 15,26	2,05	3,26	
ENDOGÉS					
<i>Allolobophora icterica</i>	pas d'optimum — exponentiel —	non	2,66	3,3	
<i>Allolobophora icterica</i> + <i>rosea</i> adultes.....	pas d'optimum — exponentiel —	non	2,45	3,3	
<i>Allolobophora</i> juvéniles....	pas d'optimum — exponentiel —	non	2,33	3,0	
ÉPICES					
<i>Lumbricus castaneus</i>	17 °C (atmosphérique)	non	1,56	Limité par une mortalité massive	

e) à côté de cela, il y a conservation apparente d'un stock :

- dans la biomasse végétale (niveau de son étiage),
- dans la biomasse des décomposeurs (niveau étiage),
- dans la nécromasse non décomposée annuellement. On admet en situation d'équilibre que les nécromasses anciennes compensent en se minéralisant ce blocage d'éléments retenus dans une nécromasse d'origine récente,
- dans le sol « inerte » (adsorption, liaisons stables, stock minéral jamais libéré, ...). On admet que ces blocages sont compensés par des déblocages, notamment grâce à des associations mutualistes (LAVELLE, 1986) micro-organismes/macrobiontes.

III. — COMPARTIMENTS ET VITESSE DES CYCLES

Dans les schématisations, n'a été retenue que l'échelle d'échanges saisonniers c'est-à-dire les processus dont la vitesse est compatible avec ce rythme.

En fait, une autre schématisation peut être retenue, celle de cycles lents et rapides (COLEMAN, 1983) où l'on admet des mécanismes rapides et par opposition d'autres plus lents. Cette dernière schématisation est toutefois elle-même le reflet d'une catégorisation didactique et arbitraire par rapport à une échelle de temps (et un système biologique donné). De la même manière, les stratégies démographiques pullulantes (stratégie r) opposées au peuplement stable (stratégie K) sont relatives (la souris est une stratégie r par rapport à l'éléphant et K par rapport au puceron qui est r par rapport à la souris et K par rapport aux bactéries).

Dans les processus de minéralisation réorganisation évoqués ici il y a des cycles ultrarapides tels les excréments-biostimulants intestinaux de lombriciens tropicaux dont l'azote est libéré dans le sol de l'intestin avant réassimilation à la fin du même transit intestinal (au plus en quelques heures. LAVELLE *et al.*, 1983). Un processus analogue existe probablement au niveau exsudat racinaire/rhizosphère (CLARHOLM, 1985) (recyclage végétal-sol-végétal). De même, les excréments potassiques des feuilles sont-ils après rinçage foliaire susceptibles d'être repris par les racines (plusieurs fois par an ? RAPP, *comm. pers.*). Les fractions lentes et stables de la matière organique font l'objet d'observations identiques. Sont rapprochés ici 3 types d'observations classiques sur la matière organique. La litière fraîche marquée ^{14}C et apportée en surface (DIETZ et BOTTNER, 1981) est observée en court terme (68 semaines) avec minéralisation accélérée par les lombriciens ou non (débit « rapide » = 4 g/jour/m², débit « lent » = 0,96 g/jour/m²) (BOUCHÉ *et al.*, 1987). La fraction « résistante » (compartiment « lent ») de cette première observation est comparable à celle observée par JENKINSON et RAYNER (1977) à l'échelle de plusieurs années ; ce travail montre alors une lente décroissance exponentielle de stock organique marqué.

Ceci conduit à constater que les fonctions rapides portent sur des compartiments petits à débit rapide et réciproquement les « gros compartiments » observés en pédologie comme éléments constitutifs dominants des sols sont à taux de renouvellement très lent : il ne peut en être autrement, le mucus intestinal des lombriciens tropicaux dure quelques heures, la litière une saison, l'horizon hologanique d'un mor des dizaines d'années.

L'« importance » quantitative d'un état n'est pas celle de la cinèse du même compartiment. Le stock d'azote d'un sol (de l'ordre de 5 à 10 T/ha à 95-99 % sous forme organique) est important comparé à l'accumulation annuelle végétale (de l'ordre de 300-400 kg/ha) mais combien d'azote est effectivement assimilé-réexcrété au niveau racinaire ?

Le débit d'azote au terrain au printemps en prairie permanente sortant des lombriciens (sans réassimilation intestinale du compartiment est de l'ordre de 1,8 kg N jour (54 kg/mois en observation ^{15}N). Ces excréments cutanés effectués sur les racines des plantes qui tapissent les galeries passent dans celles-ci (à au moins 96 %), les formes de transit NH_4^+ ou NO_3^- sont à la fois rapides et quantitativement très faible (l'azote de transfert est de l'ordre de quelques kg/ha valeur imperceptible par rapport au stock d'azote. *Conclusion : la taille des compartiments ne peut nous renseigner sur les cinèses.* Connaître leur âge moyen, même dans des compartiments temporairement « arbitraires » constitue de ce fait un progrès sensible accessible récemment au terrain pour les compartiments à l'échelle annuelle (GUILLET *et al.*, *sous presse*).

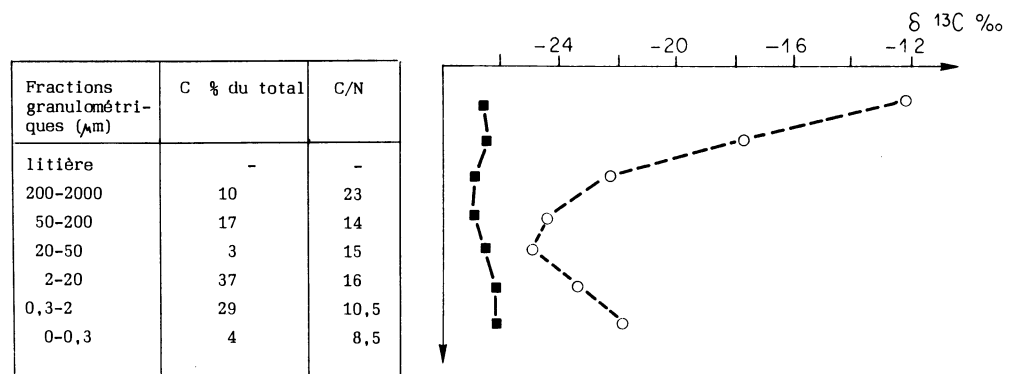


FIG. 3. — La matière organique de la nécromasse du sol se renouvelle par des fractions labiles issues de végétaux récemment implantés (Maïs = cercle) sur un sol à matière organique forestière (astérisque) reconnaissable au ^{13}C . Les fractions labiles, à fort C, sont riches en carbone et grossières (issues de végétaux récemment) soit très fines (réorganisation microbienne très probable) (niveau 0-30 cm) d'après GUILLET *et al.* (*sous presse*).

IV. — ACTIVITÉ ET RÉPARTITION SPATIALE ET TEMPORELLE

Envisageons la répartition verticale dans un sol non bousculé comme décrit en § I-B et § I-F. Les divers compartiments (végétaux, « litière » ou nécromasse à cycle annuel, décomposeurs, éléments biogènes bio-circulants) ont une répartition verticale variable dans le temps et l'espace. Les éléments nutritifs circulants tendent à monter au printemps-été dans la partie aérienne pour être stockés « en partie haute » dans les végétaux puis la litière. En automne-hiver la « nécromasse annuelle » est essentiellement minéralisée à la surface puis dans le sol après enfouissement dans les 5 à 10 premiers centimètres (horizon A_0) mais aussi en profondeur dans le sol autour des digitations précises que sont les galeries et parfois les fentes de retrait maintenues après regonflement ou encore les voies racinaires. La vie microbienne est nourrie par les apports organiques de cette zone racinaire ou par les transports des animaux (essentiellement lombriciens en zone tempérée) c'est-à-dire que la vie des trois principaux composants endogés (racines, microorganismes, lombriciens) étroitement liés, est spatialement organisée en une rhizosphère-drilosphère intriquée que je propose d'appeler biosol ou zone du sol à activité biologique privilégiée intense. Par opposition, le résosol (du latin *rese* : inactif) est un support relativement inerte où énergie et échanges biogènes ne pénètrent que par des phénomènes de diffusion intrapédiques qui ne sont importants qu'en sol nettement sableux. Le biosol occupe la partie superficielle et se digite dans le résosol en suivant racines, galeries et parfois fentes.

La stratification pédologique en horizons ne se superpose pas à la division fonctionnelle en biosol/résosol. Cette stratification, très franche en sol sableux devient imprécise en mull à lombriciens. Coïncidant pour partie avec ces deux compartiments, les couches L et A sont généralement du biosol (c'est le mat

racinaire des prairies permanentes ; c'est la zone des grumeaux, ex-fèces de lombriciens des sols à mull forestier) mais le biosol n'est plus qu'une fraction des horizons A₂ et B d'activité biologique organisée en digitations canalisées par les galeries ou/et racines.

Faire cette distinction (biosol/résosol) revient à utiliser les recours de la morphologie (macro- et micro-morphologie) des sols non plus à une fin de typologie des sols mais pour guider les études fonctionnelles. Comme toujours dans ce type de catégorisation, il y a des zones de transition et des échanges. Nous avons par exemple montré (BOUCHÉ *et al.*, 1983) que les lombriciens réinjectaient par leurs fèces 9,3 % du sol d'horizon A₂ « riche en résosol » et 2,5 % d'horizon B (pratiquement « résosol pur ») dans les couches de A₁. Ceci est important pour le biosol ainsi renouvelé mais négligeable pour l'horizon B (approximation de l'ordre de 0,17 pour mille par an) et ceci illustre que dans les horizons A₂ et surtout B résosol et biosol échangent très peu.

Cette morphologie fonctionnelle des sols évolue elle-même dans une échelle temporelle importante. L'impact biologique au cours des décades peut conduire à un changement total du profil (passage du mor au mull avec l'invasion de lombriciens : LANGMAID, 1964 ; modification du classement pédologique après 20 ans de semis direct, EDWARDS, *comm. pers.*) ce qui illustre qu'ici encore cette compartimentalisation fonctionnelle des sols est concevable pour les processus dont la durée n'excède pas quelques années. Le cycle moyen d'échange annuel est évidemment conçu à l'équilibre et dans un système dont les pertes équilibrent les gains.

V. — DISCUSSION : EXTENSION DE LA SCHÉMATISATION

A) Extension macroclimatique.

La schématisation adoptée s'appuie sur un climat caricatural qui offre l'avantage par « glissement » d'en modifier l'image vers d'autres climats typiques.

En « réduisant l'hiver » vers les zones tropicales où seule la saison humide (et très relativement fraîche) s'oppose à la saison sèche. Dans ces milieux il y a coïncidence entre activité de croissance végétale et aptitude des décomposeurs avec toutefois peut-être un temps de latence entre besoins végétaux et libération élémentaire qui pourrait expliquer l'intérêt à court terme des brûlis. Hors brûlis et herbivores, les végétaux passent la saison sèche et constituent une accumulation de litière (couchée ou debout) en début de la saison automne-printemps chaude (saison humide). En saison humide, la décomposition superficielle sur le sol est possible (pas de stress climatique) et les pluviollessivats entraînent la matière organique dans le sol au profit des endogés y compris oligohumiques (typiquement tropicaux ou exceptionnellement méditerranéens de pédoclimat humide cf. II-B). (Fig. 4).

A l'opposé en glissant des zones tempérées vers le nord, c'est l'été (sec) qui disparaît, le « printemps-automne » s'oppose à une longue saison froide. Les litières deviennent biannuelles en ce sens que la décomposition automnale (production achevée juste à l'entrée de l'hiver, et conservée) n'est décomposée

qu'en cours de la « saison chaude » (« printemps-automne ») suivante... Plus la saison « chaude » est courte plus la période de décomposition est courte, plus il y a accumulation de nécromasse en surface. (Fig. 4).

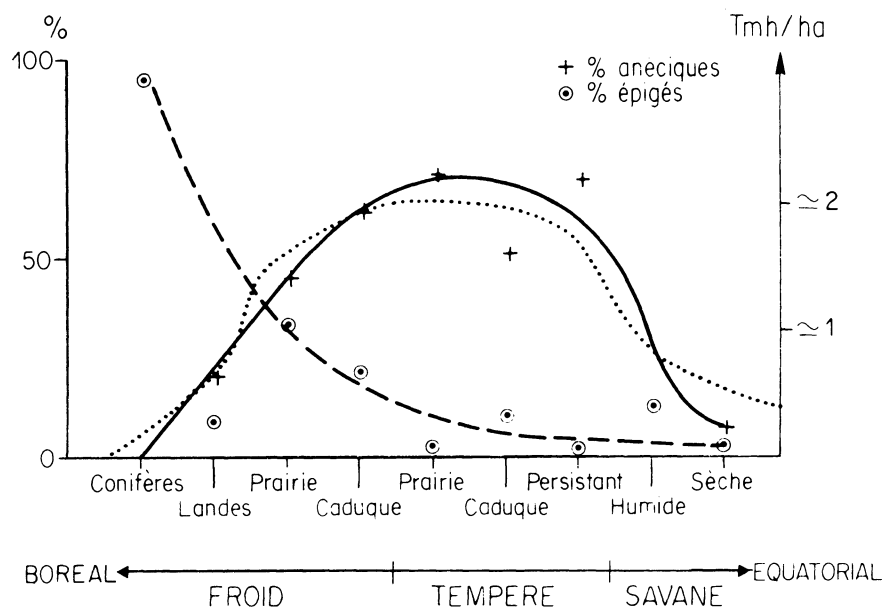


FIG. 4. — Tendance générale des principaux décomposeurs macrophages dans un transect nord-sud. Tendance générale approximative des biomasses de lombriciens (pointillés) et, d'après LAVELLE, 1982, partage en pourcentage de celle-ci entre épigés profitant des accumulations organiques en surface (tirets) et anéciques (tirets pleins) (le complément à 100 % = endogés).

B) Extension pédoclimatique.

Évidemment les régulations schématisées sont, sous une latitude donnée, dépendantes thermiquement de l'altitude. Le pédoclimat est également très dépendant de la topographie et de la texture du sol au plan hydrique. La vie du sol dépend de ce pédoclimat et non du macroclimat et la saison « été » sèche peut être totalement effacée dans les sols irrigués en saison sèche. C'est le cas des fonds de vallée méditerranéens irrigués naturellement ou/et avec l'aide de l'homme, telle celle du Nil. Ainsi le seul oligohumique typique de France (*Vignysa popi* Bouché 1972) est l'homologue fonctionnel des oligohumiques décrits par LAVELLE (1981) sous les tropiques, la saison pédoclimatiquement chaude et humide existant dans ces milieux méditerranéens. A l'inverse, une texture sableuse filtrante de faible capacité en eau étendra le pédoclimat sec « estival » aux dépens de la saison humide par rapport à un sol limoneux sous même atmo-climat (cas des landes sur podzol en climat tempéré).

Le système schématisé au chapitre I présente par contre la faiblesse de ne pas envisager les blocages du cycle des éléments et des processus organisation-décomposition dans les milieux où l'excès d'eau (= souvent l'anérobiose) est dominant. Ma méconnaissance de ces systèmes ne me permet pas de l'envisager même schématiquement. Peut-être peut-on la considérer par la limitation à la vie active à la couche superficielle aérée en un processus qui expose le système biophysicochimique fonctionnel plus fortement aux contrastes thermiques ? (s'il y a exondation).

C) Extension botanique.

La schématisation végétale adoptée (§ I-C) a été choisie en retenant des matières organiques qui pour l'essentiel se forment et se minéralisent dans l'année (plantes herbacées thérophytes ou chamaephytes, feuilles mortes tendres) mais il est certain que certains arbres ont des feuilles résistantes à la décomposition — soit qu'elles ne rejoignent que tardivement le sol (feuilles marcescentes des chênes caducifoliés), — soit qu'elles soient coriaces face à des anéciques peu performants ou absents (cas de certaines hêtraies) — soit que ces nécromasses récentes ne puissent être lysées que par certains organismes du fait de la carence en certains éléments biogènes (azote, ...) ou de substances végétales protectrices persistant post-mortem, ou de conformations moléculaires peu lysables (tanins, ...). Tout se passe comme si ces litières (de conifères, de hêtre, ...) réduisaient les aptitudes dégradatrices c'est-à-dire « réduisaient » la saison utile des décomposeurs (automne-printemps). Tout comme le glissement « vers le nord », le glissement vers les litières résistantes étend la durée de la matière organique avec ses conséquences (blocage des éléments biogènes et acidification, par exemple) (voir OLSON, 1963).

D) Extension pédologique et chimique.

La roche mère ou les apports colatéraux anciens (alluvions, colluvions) voire les apports élémentaires sous forme liquide, gazeux ou de poussières, notamment les retombées acides, constituent des sources d'éléments chimiques biodisponibles ou au contraire bloqués selon les conditions d'évolution physicochimique ou biophysicochimique des systèmes. Globalement, les roches acides, les textures grossières, les pluies acides, facilitant le départ par lessivage des cations biogènes constituent un facteur limitant de la vie au sol. Le ralentissement de la biodégradation accroissant les accumulations de substances organiques semi décomposées (acides organiques) aggrave cette situation d'acidification.

Pour un même pédoclimat, un environnement physicochimique acidifiant tendra à créer une situation d'accumulation organique et de recyclage ralentissant les échanges de l'écosystème.

E) Schématisation des cycles et convergences des contraintes.

On peut noter que le fonctionnement des systèmes de biodégradation-recyclage d'éléments dans le sol peut avoir des « freins » très différents mais convergents, qui, pris séparément, ne sont pas seuls explicatifs sauf cas extrêmes. L'approche analytique classique de telle ou telle discipline bota-

nique, pédologique, zoologique, climatologique ou microbiologique, ne peut être isolément une explication du subécosystème sol. Sous un même climat des types d'humus (mor-mull) très différents peuvent cohabiter sur une même roche mère, ou encore en présence d'une même faune lombricienne ou enfin en présence d'un même végétal (tel le hêtre). Par contre, les processus convergent vers un blocage avec accumulation en mor en climat froid, en litière « résistante », en absence d'anéciques adaptés à la litière, sur roche mère pauvre, sur texture lessivable. Pris isolément, chaque caractère peut être insuffisant, mais deux ou trois de ces caractères simultanément engendrent effectivement des situations de sol à faible recyclage.

VI. — CONCLUSION

L'ambition, certainement démesurée, du modèle spéculatif conceptuel présenté, est de fournir une référence moyenne pour enchaîner ou rapprocher les interprétations et observations morphofonctionnelles (sur les fonctions et les états) nombreuses que nous faisons dans des cadres très diversifiés et avec les optiques particulières des diverses disciplines qui concourent à l'écologie du sol.

La question est de savoir s'il est possible à partir d'une telle schématisation d'interpréter des « cas particuliers » (qui peuvent avoir une grande généralité) par glissement à partir de ce modèle d'inter-relation écosystémique. Ce glissement a été suggéré pour les climats, les pédoclimats, la nature des litières ; d'autres blocages pourraient peut-être également être interprétés par référence à ce modèle : carence en certains éléments biogènes (tels dans les landes) qui entraînent un blocage des décomposeurs ; la salinité qui bloque cette fois surtout les végétaux producteurs, et accroît par pression osmotique le pédoclimat sec ; la texture argileuse qui limite la disponibilité en eau (pédoclimat sec accru) et limite la vie à sa surface par excès d'eau et la soumet ainsi aux contrastes thermiques.

La question est aussi de savoir si certains enchaînements mal démontrés sont réels. Telle la réorganisation des éléments au cours de la lente dégradation de la litière recyclée avec quasi-non perte. Telle aussi l'hypothétique parallélisme de la rhizonécrose avec le rythme connu d'élaboration des litières.

Un tel schéma conceptuel pourrait toutefois être utilisé en permettant de recadrer les observations de processus plus rapides que les rythmes saisonniers, en permettant de comparer à « saisons » équivalentes des pédoclimats ou des phytopédoclimats équivalents (pour tenir compte de la nature des litières). Il souligne aussi la remarquable cohérence, la synchronisation des activités végétales, microbiennes et lombriciennes. Toutes régulées comme poïkilothermes (dépendant de la température), toutes dépendantes d'un $pF < 3,5$ (3,2 - 3,7 ?) quant à leur fonctionnement d'échanges (à ne pas confondre avec leur survie) souvent calées sur les saisons par la photopériode (végétaux, lombriciens anéciques vrais, ...). Ces organismes sont eux-mêmes des systèmes ouverts très dépendants de la masse non vivante, tant minérale que nécromasse, à la fois pour des liaisons trophiques (éléments biogènes et les

décomposés énergétiques) que physiques (pédoclimat et mouvements) dépendants de sa structure, de sa morphologie, de son organisation. L'essentiel de l'écosystème a de ce fait nécessairement une régulation homogène.

Il permet à l'inverse dans le continuum temps de passer à des processus lents portant sur des débits d'éléments ou des flux plus limités, mais conséquemment modifiant des structures plus stables donc physicochimiquement plus permanentes. Il devrait permettre un repère spatio-temporel relatif des systèmes lents et rapides dans ce continuum.

Notons enfin que ce schéma est présenté comme une forme d'écologie par glissement et conséquemment semble ne pas envisager explicitement le cas de seuils introduisant des discontinuités marquées. Or, en pratique, nous comparons des situations locales sans avoir la possibilité de situer tous les intermédiaires des continuums : il s'agit donc surtout de pouvoir classer relativement ces situations locales les unes par rapport aux autres qu'il y ait ou non discontinuités entre elles.

Cette schématisation conceptuelle devrait également permettre, par comparaison, de mieux apprécier les conséquences de nos manipulations des systèmes à la fois modification des organisations structurelles (telle la dislocation du système ressol/biosol superficiel par le labour, sa reconstitution par le semis direct en présence de lombriciens anéciques) et des organisations fonctionnelles (tels les apports d'engrais sous forme essentiellement hydrosoluble, délocalisés spatio-temporellement par rapport à l'organisation normale des échanges des éléments biogènes ; actions non intentionnelles des pesticides...).

L'enchaînement des conséquences de ces actions sur le court terme mais surtout le long terme pourrait en être facilité. Ce dernier point n'étant pas une question académique ; songeons aux limites de nos jugements sur les qualités d'une technique en parcelle d'expérience. Ces techniques étudiées usuellement pendant quelques mois agissent en fait sur un système comprenant des réactions lentes, dont les propriétés à grande inertie du système sol.

RÉSUMÉ

Le fonctionnement du sous-système sol ne peut être dissocié de celui des écosystèmes. L'intégration des approches multi-disciplinaires est difficile face à la diversité des situations climatiques, pédoclimatiques, pédologiques et biologiques. Une schématisation spéculative est présentée pour constituer un cadre de comparaison des propriétés biophysicochimiques majeures des éléments minéraux, plantes, litière, biomasses et nécromasses du sol dans le contexte des pédoclimats. Les possibilités de comparer les propriétés d'état, morphofonctionnelles et de fonctionnement sont illustrées par quelques cas.

SUMMARY

Space-time schematization of soil-ecosystem interrelations

The functioning of the soil sub-system is part of ecosystem functions. The integration of multidisciplinary comparison exercises is a difficult task because the great diversity of climates, pedoclimates, soil profiles and biological commu-

nities. A speculative scheme is given to make a frame to compare mean biophysicochemical properties of mineral chemicals, plants, litter, soil biomasses and necromasses versus pedoclimates. The possibilities to make such comparisons of state variables, functionings and morpho-functional properties are illustrated in some extend.

REMERCIEMENTS

Ce travail doit beaucoup aux discussions de la communauté écologique en général, et notamment celles de A. BILLES, P. BOTTNER, J. CANCELA DA FONSECA, D. COLEMAN, J. CORTEZ, G. FERRIÈRE, V. HUHTA, P. LAVELLE, F. TOUTAIN et P. TREHEN. Il est directement redevable de l'interaction continuellement critique de collaborateurs, tels R. ALIAGA, J. C. HEIDET, M. LOPEZ-ASSAD, M. SAMIH et P. SOTO.

Ce travail est effectué dans le cadre du contrat « Agro-écosystèmes » Min. Ed. Nat., Min. Rech. et Tech., INRA.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOUCHÉ (M. B.), RAFIDISON (Z.) & TOUTAIN (F.), 1983. — Étude de l'alimentation et du brassage pédo-intestinal du lombricien *Nicodrilus velox* (Annelida, Lumbricidae) par l'analyse élémentaire. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **20**: 49-75.
- BOUCHÉ (M. B.), FERRIÈRE (G.) & SOTO (P.), 1987. — Estimation du rôle des lombriciens dans la décomposition et la nutrition azotée en prairie. In : C. R. Symposium int. sur les vers de terre, Bologna-Carpi, 31 mars-5 avril 1985.
- CLARHOLM (M.), 1985. — Possible roles for roots, bacteria, protozoa and fungi in supplying nitrogen to plants. In FITTER (A. H.) (ed.). Ecological interactions in soil. Plants, microbes and animals. Blackwell Scient. Publ., Oxford, 355-365.
- COLEMAN (D. C.), 1983. — Biological strategies of nutrient cycling in soil systems. *Adv. in Ecol. Res.*, **13**: 1-55.
- DIETZ (S.) & BOTTNER (P.), 1981. — Étude par autoradiographie de l'enfouissement d'une litière marquée C14 en milieu herbacé. In Coll. int. CNRS, 303 Migrations organo-minérales dans les sols tempérés, Nancy, 24-28 sept. 1979, 125-132.
- EDWARDS (W. M.) & NORTON (L. D.). — Effect of macropores upon infiltration into non-tilled soil. In C. R. XIII^e Congrès de l'Ass. Int. de la Sci. du Sol, 13-20 août 1986 (sous presse).
- GUILLET (B.), MARIOTTI (A.), BALESDENT (J.), FAIVRE (P.) & SCHWARTZ (D.). — The 13C of soil organic carbon as indicator of ecosystem changes and of the organic carbon as indicator of ecosystem changes and of the organic matter turnover. In C. R. XIII^e Congrès de l'Ass. Int. de la Sci. du Sol, 13-20 août 1986 (sous presse).
- HEIDET (J. C.). — Étude de la régulation hygrothermique et photopériodique de l'activité lombricienne et perspectives d'application pour biostimulation des sols. Thèse 3^e cycle, USTL Montpellier (en prép.).
- JENKINSON (D. S.) & RAYNER (J. H.), 1977. — The turnover of soil organic matter in some Rothamsted classical experiments.
- LANGMAID (K. K.), 1964. — Some effects of earthworms invasion in virgin podzols. *Canad. J. Soil Sci.*, **44**: 34-37.

- LAVELLE (P.), 1981. — Stratégies de reproduction chez les vers de terre. *Acta Oecol., Oecol. gen.*, **3**: 117-123.
- LAVELLE (P.), 1986. — Associations mutualistes avec la microflore du sol et richesse spécifique sous les tropiques : l'hypothèse du premier maillon. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **302**, sér. III: 11-14.
- LAVELLE (P.), RANGEL (P.) & KANYONO (J.), 1983. — *Intestinal mucus production by two species of tropical earthworms: Millsonia lamtoiana (Megascolecidae) and Pontoscolex corethrurus (Glossoscolecidae)*. In Proc. VIIIth Int. Coll. of Soil Zool., August 30-Sept. 2, 1982, LEBRUN (Ph.) *ad al.* (ed.), New trends in soil biology: 405-410.
- OLSON (J. S.), 1963. — Ecology storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, **44**: 322-331.

