

collectés sous des adultes de même espèce en comparant la croissance des plantules sur ce sol avant et après stérilisation. Puis ils ont mis en rapport cette inhibition avec l'abondance spontanée de l'espèce dans la nature, où elle coexiste avec d'autres espèces. Ils ont constaté dans les deux forêts que plus une espèce s'auto-inhibe, plus elle est rare en forêt. Dans une communauté végétale, l'effet Janzen-Connell module donc l'abondance de telle ou telle plante.

De son côté, l'équipe de Liza Comita, de l'université du Minnesota, a suivi au cours du temps la survie de plus 30 000 plantules appartenant à 180 espèces d'arbres dans une autre forêt du Panama. Au cours de cette étude colossale, les écologues ont aussi pris soin de décrire le voisinage de chaque plantule. Ils ont constaté que la coexistence avec des adultes ou des plantules n'a pas d'effet sur la survie quand ceux-ci appartiennent à d'autres espèces, mais que cette coexistence diminue très fréquemment la survie lorsqu'ils appartiennent à la même espèce. De plus, là encore, l'effet inhibiteur est d'autant plus intense que l'espèce est rare à l'état adulte.

Ainsi, l'effet Janzen-Connell joue un rôle crucial dans l'hyperdiversité des forêts tropicales, parce qu'à l'échelle de la communauté végétale, il réduit considérablement les effets de l'exclusion par compétition – la fameuse exclusion de niche – entre espèces occupant la même niche écologique.

Bien sûr, il existe d'autres raisons à la rareté d'une espèce, comme le fait de ne vivre que dans une niche écologique rare, telle qu'un sol très acide, très salé, etc. Mais la distribution spatiale des espèces et leur capacité à en laisser d'autres s'installer s'expliquent souvent par l'effet Janzen-Connell. Jana Petermann, de l'université de Zurich, a montré en 2008 que l'effet Janzen-Connell contribue aussi à la diversité des herbes des prairies de nos régions tempérées. L'accumulation de pathogènes dans le sol y explique d'ailleurs une pratique empirique des agriculteurs pour améliorer les rendements, la rotation des cultures. En effet, cette pratique prive de leur plante nourricière, pendant une ou deux années, les parasites spécifiques accumulés dans le sol l'année précédente, ce qui les tue.

UN EFFET INVERSE DANS LES FORÊTS PAUVRES EN ESPÈCES

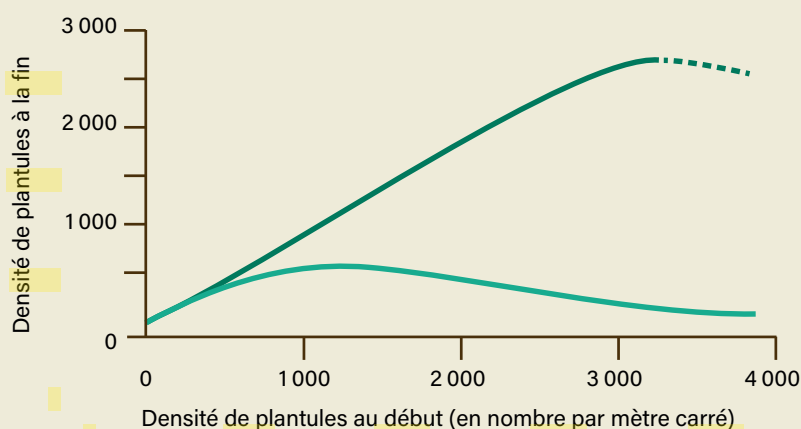
Comme nous l'avons vu, l'effet Janzen-Connell favorise la diversité végétale, mais il s'est révélé que, sous une forme différente, il appauvrit en espèces certaines forêts. C'est d'abord le cas de quelques forêts tropicales exceptionnelles et en apparence paradoxales. En Asie continentale du Sud-Est, ces forêts sont composées d'un petit nombre d'espèces

de la famille du hêtre (les Fagacées) et de celle des Diptérocarpacées (proches parents de nos cistes). Ailleurs, sous les tropiques, il existe ici ou là des portions de forêts dites «monodominantes», car une seule espèce d'arbres y domine. En Afrique par exemple, il s'agit de forêts où *Gilbertiodendron dewevrei*, dont le bois est connu sous le nom de «limbali», représente jusqu'à 90% des arbres. En Amérique du Sud, comme en Guyane, l'espèce *Dicymbe corymbosa* représente par endroits plus de 80% des individus. Ces forêts évoquent celles des régions tempérées, pauvres en espèces d'arbres.

Comment expliquer l'existence de telles forêts? Par une particularité racinaire que partagent les arbres de toutes ces forêts. Comme la plupart des plantes, ils associent leurs racines à des champignons qui les aident à se nourrir dans le sol et à se défendre des pathogènes, en échange de sucres issus de la photosynthèse. Cette association à bénéfice mutuel est appelée mycorhize, ce qui signifie littéralement champignon-racine, à cause de la structure mixte formée par les deux partenaires dans le sol. La mycorhize est, justement, le sujet de recherche de mes équipes.

Dans les forêts tropicales et dans nos prairies, où l'effet Janzen-Connell favorise la diversité, ces mycorhizes impliquent des champignons appartenant au groupe des glomérormycètes. Ceux-ci forment des mycorhizes avec les trois quarts des plantes, par exemple le cerisier noir sur lequel Alissa Packer et Keith Clay ont démontré l'effet Janzen-Connell. Les arbres des forêts tempérées et tropicales monodominantes s'associent en revanche avec des champignons d'autres espèces, qui forment une

La survie des plantules de l'arbre tropical *Pleradenophora longicuspis* dépend de leur densité. Si l'on exclut les champignons pathogènes du sol, la compétition entre plantules élimine des individus à partir d'une densité très élevée (plus de 3 000 graines par mètre carré). Mais en présence de ces champignons, les plantules disparaissent à partir d'une densité deux fois inférieure. En effet, à partir de cette densité, en l'absence de compétition, les champignons se propagent efficacement entre les plantules.



Si l'on applique un fongicide, la compétition entre plantules commence à jouer à 3 000 graines par mètre carré.

Sans fongicide, une mortalité accrue se manifeste dès 1 500 graines par mètre carré.

association de morphologie un peu différente sur la racine, nommée «ectomycorhize». Dans nos régions tempérées, les truffes, bolets, girolles et autres amanites, qui vivent en forêt, sont des champignons ectomycorhiziens.

Or plusieurs travaux ont montré que les champignons ectomycorhiziens favorisent fortement l'installation des plantules. Ainsi, avec Amadou Bâ, de l'université des Antilles, nous avons étudié entre 2010 et 2020 les champignons ectomycorhiziens qui, en forêt monodominante, s'associent aux arbres adultes et aux plantules. Nous en avons déduit, tout comme d'autres équipes travaillant sur des forêts similaires, que les champignons nourris par les arbres adultes et déjà établis dans le sol favorisent la survie des plantules voisines. Dans cette situation, les microorganismes du sol renforcent l'installation des espèces déjà présentes, en un «effet Janzen-Connell inversé» (voir l'encadré page 44).

En 2017, John Klironomos, de l'université de Colombie-Britannique, a montré que l'effet Janzen-Connell joue différemment selon le type de mycorhize. Les plantes associées aux glomérormycètes recrutent plus de pathogènes que de microorganismes favorables (dont font partie les glomérormycètes) sous les adultes: ces plantes sont donc généralement sujettes à l'effet Janzen-Connell. Les espèces formant des ectomycorhizes bénéficient, elles, d'un effet contraire: sous les adultes, les plantules recrutent plus de microorganismes favorables (ceux qu'on appelle des «mutualistes», notamment les champignons ectomycorhiziens) que de pathogènes. Le principe de l'exclusion de niche joue alors à fond: avec l'aide de leurs champignons ectomycorhiziens, les plantes adultes favorisent la prolifération des plantules de la même espèce, excluent leurs compétiteurs et conduisent en conséquence à des communautés végétales peu diversifiées.

On distingue donc deux effets du sol, selon les espèces: la rétroaction négative, ou effet

Janzen-Connell, chez celles qui attirent plus d'ennemis que d'alliés là où elles s'installent, et la rétroaction positive, ou effet Janzen-Connell inversé, chez les espèces qui attirent plus d'alliés que d'ennemis. Cela dessine des forêts contrastées, fruits d'interactions différentes entre plantes et microbes du sol: les forêts tropicales sont souvent d'une grande diversité grâce à la rétroaction négative, tandis que celles des régions tempérées sont moins diversifiées à cause de la rétroaction positive.

UNE EXPLICATION AUX ESPÈCES ENVAHISSANTES

La rétroaction positive contribue aussi à la réussite des espèces envahissantes. Ces plantes, souvent introduites, se propagent activement et gagnent sur les plantes indigènes, comme en France la renouée du Japon (*Fallopia japonica*), le cerisier noir ou le robinier faux-acacia d'Amérique (*Robinia pseudoacacia*). Elles se développent et se multiplient bien mieux que dans leur zone d'origine. Pourquoi? La rétroaction du sol en fournit une explication. Dans la zone d'origine, elles sont soumises à un effet Janzen-Connell, mais les organismes du sol présents dans la zone d'introduction font que cet effet s'estompe, voire s'inverse.

Le cerisier noir, qui est freiné par un effet Janzen-Connell dans son Amérique d'origine, est ainsi devenu envahissant en Europe. Dans ce continent, la présence d'adultes dans le voisinage favorise ses plantules, en une rétroaction positive. Les *Pythium*, ces champignons oomycètes pathogènes des racines, sont un à cinq fois moins virulents sur le cerisier noir dans les sols européens que ceux isolés sur les racines américaines. De même, le robinier faux-acacia est soumis à l'effet Janzen-Connell en Amérique du Nord, d'où il est originaire, mais à une rétroaction positive en Europe où il est devenu envahissant. Les plantes introduites envahissantes sont donc celles qui, confrontées au sol de nouveaux écosystèmes, y trouvent par

Cette vue aérienne prise près de la Tremblade, en Charente-Maritime, illustre la colonisation des dunes par les végétaux. Côté océan, la dune grandit par apport de sable, de sorte que les parties intérieures sont les plus anciennes. On peut donc observer les étapes successives de la colonisation du sable par les végétaux (de gauche à droite). Cette succession végétale comprend d'abord des herbes éparses (dont les oyats), puis des herbes plus denses, puis des buissons et enfin une forêt de pins.

