

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

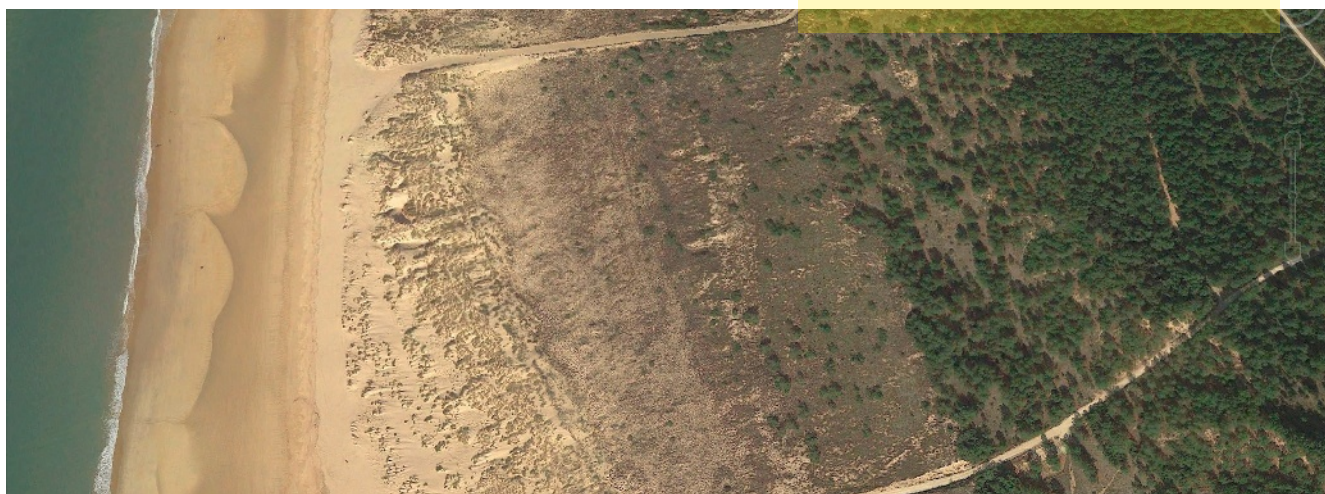
Janzen-Connell, chez celles qui attirent plus d'ennemis que d'alliés là où elles s'installent, et la rétroaction positive, ou effet Janzen-Connell inversé, chez les espèces qui attirent plus d'alliés que d'ennemis. Cela dessine des forêts contrastées, fruits d'interactions différentes entre plantes et 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.

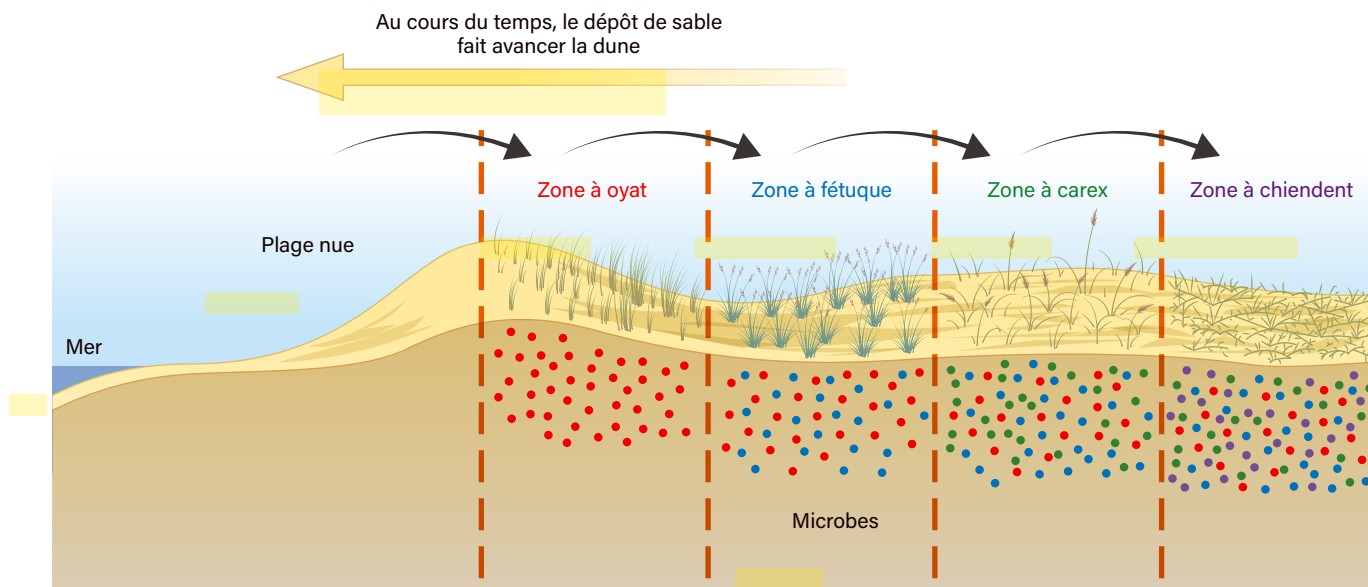
UNE EXPLICATION AUX ESPÈCES ENVAHISSANTES

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.





chance plus de microorganismes favorables que de pathogènes.

Toutefois, cet effet est instable à long terme car, avec la multiplication de l'espèce végétale envahissante, ses pathogènes sont sélectionnés et prolifèrent eux aussi. La Nouvelle-Zélande, dont une grande partie de la flore a été implantée par les colons à des époques successives, est un triste laboratoire d'étude des espèces envahissantes. Vers 2010, l'équipe de Jeffrey Diez, de l'université de l'Oregon, a remarqué, sur des plantes envahissantes associées à des glomérormycètes, que plus l'introduction de l'espèce est ancienne, plus la rétroaction du sol devient négative. Ainsi, progressivement rattrapées par l'évolution des pathogènes locaux, les plantes envahissantes perdent lentement leur caractère envahissant.

UN MOTEUR DE LA DYNAMIQUE VÉGÉTALE

La rétroaction du sol est aussi un acteur de la dynamique végétale, ce processus qui s'opère lorsque le paysage végétal a été perturbé ou après l'apparition de surfaces rocheuses nues. Une forêt se développe en plusieurs décennies par une série d'étapes: couvert de plantes herbacées, buissons de plus en plus hauts, enfin premiers arbres... jusqu'à ce que la forêt domine. Les écologues nomment «succession écologique» ce mécanisme qui fait, par étapes, apparaître puis disparaître des espèces successives.

Le phénomène de succession écologique est à la fois évident et déconcertant. Il est évident, parce que chaque espèce modifie le milieu d'une façon qui le rend convenable pour une espèce plus exigeante – par exemple en protégeant les plantules du soleil, en enrichissant le sol en matière organique ou en retenant un sol plus épais par ses racines. Cette

Au cours de la colonisation végétale d'une dune, une succession d'espèces enrichissent le sol chacune à leur tour, ce qui aide les suivantes à s'implanter. Chaque plante attire ses propres pathogènes (les points de même couleur que son titre). En atténuant progressivement sa vigueur, ils entraînent son remplacement par l'espèce suivante de la succession. Comme ces pathogènes subsistent dans le sol sous la forme d'œufs par exemple, ils empêchent la réimplantation de l'espèce qu'ils parasitent.

«facilitation», comme l'appellent les écologues, aide l'espèce N+1 à remplacer l'espèce N. La succession est néanmoins déconcertante: il est étonnant que l'espèce N+1 parvienne à remplacer l'espèce N qui, établie antérieurement, est bien mieux installée... Comment N+1 parvient-elle à affronter la compétition de N, et pourquoi N finit-elle par disparaître?

L'équipe de Wim van der Putten, de l'Académie des sciences des Pays-Bas, a éclairé cette question dans des travaux menés depuis 1993 sur le littoral de la mer du Nord. Les apports continus de sables marins y constituent une dune qui, à mesure de son avancée vers la mer, est colonisée par des espèces qui se remplacent les unes les autres (voir les illustrations page 46 et ci-dessus). Le sable, d'abord nu, est bientôt dominé par l'oyat (*Ammophila arenaria*), ensuite par une fétuque (*Festuca rubra*), puis par un carex (*Carex arenaria*), etc., avant l'arrivée d'une végétation buissonnante. Au fil du processus, le sol s'enrichit: si l'on cultive ces espèces sur des sables stérilisés issus des différentes zones, la croissance est toujours d'autant meilleure que le sable a été colonisé par des végétaux depuis plus longtemps. C'est une facilitation par accroissement de fertilité.

Mais si l'on entreprend ces cultures sans stériliser les sables, on observe aussi l'effet des organismes du sol, qui change tout. Wim van der Putten et ses collègues se sont aperçus que chaque espèce pousse bien sur les sols qui précèdent sa présence, mais moins bien dans ceux qui font suite au stade où elle a dominé (voir la figure ci-dessus). Pour l'oyat par exemple, la rétroaction dans le sable de plage est faiblement négative, mais elle est plus négative dans du sable récemment colonisé, et beaucoup plus encore dans les sables des stades suivants de la succession. Chaque espèce attire donc des