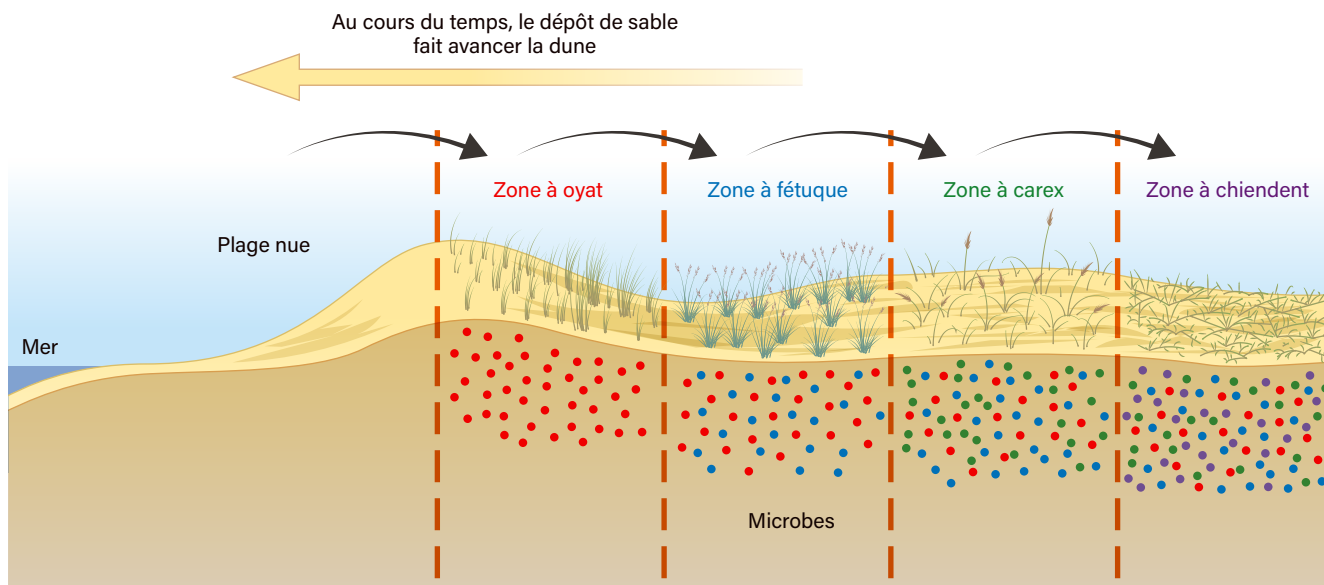




chance plus de microorganismes favorables que de pathogènes.

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