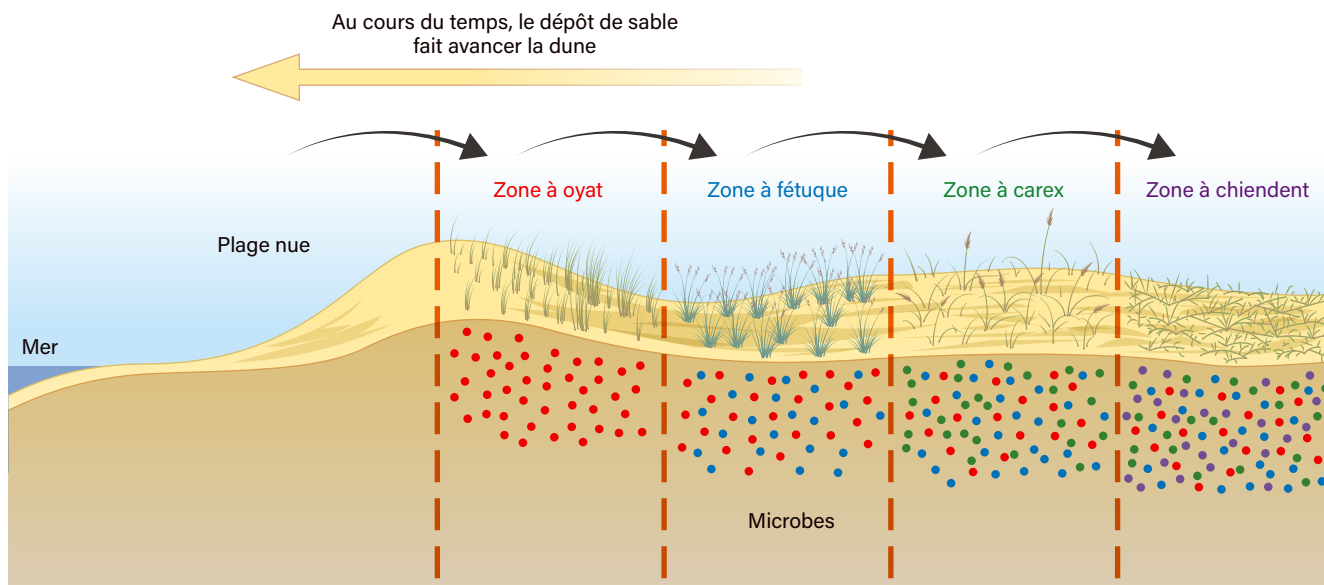




chance plus de microorganismes favorables que de pathogènes.

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.

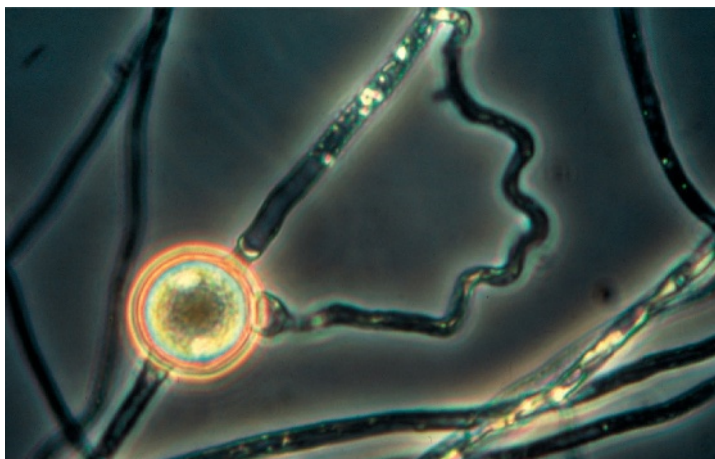
Le phénomène de succession écologique est à la fois évident et déconcertant. Il est évident, parce que chaque espèce modifie le milieu d'une façon qui le rend convenable pour une espèce plus exigeante – par exemple en protégeant les plantules du soleil, en enrichissant le sol en matière organique ou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



parasites dont la présence devient irréversible, mais qui, étant spécifiques, ne nuisent pas aux autres espèces. Dans les dunes, ce sont en particulier les nématodes, des vers microscopiques parasites des racines, qui expliquent la rétroaction négative. Ils pondent des œufs dans le sol, qui survivent longtemps et expliquent la persistance de la rétroaction négative même quand la plante a disparu.

En somme, l'espèce N favorise l'espèce $N+1$, tandis que la compétitivité de N décroît avec le temps en raison d'une rétroaction négative, ce qui entraîne progressivement son remplacement par $N+1$. On admet aujourd'hui que la dynamique de succession de la végétation, irréversible à cause des œufs des nématodes, reflète donc des processus souterrains.

Les stratégies végétales résultent ainsi d'interactions avec la vie du sol. Les plantes qui subissent une rétroaction négative ne peuvent persister sur un site qu'elles ont colonisé : leur descendance se développera donc plus loin. C'est pour cette raison que les espèces forestières à rétroaction négative se disséminent au loin en forêt, où elles tendent à être très espacées et rares. De même, les espèces des successions végétales passent dans un autre site qui offre une fenêtre de colonisation favorable et où elles seront transitoirement abondantes. Toutes ces plantes-là ont des graines facilement dispersées, par le vent ou les animaux : elles sont nomades.

À l'opposé, les plantes à rétroaction positive du sol persistent sur leur site et tendent à former des peuplements denses ; leurs graines sont souvent grosses et peu dispersées : elles sont grégaires, comme les arbres des forêts tempérées ou tropicales monodominantes. Derrière le paysage végétal et sa dynamique se profilent donc le sol et sa biodiversité, trop souvent sous-estimés en écologie terrestre.

Mis en évidence il y a cinquante ans, l'effet Janzen-Connell a acquis ses lettres de noblesse en écologie végétale. Il commence à être envisagé pour d'autres groupes

d'organismes qui forment des communautés très riches en espèces, comme les bactéries des sols ou encore les organismes unicellulaires du plancton océanique, dont les espèces se chiffrent en milliers par gramme de milieu... Pour éviter l'exclusion par compétition, il faudrait qu'il y ait autant de niches écologiques différentes, ce qui paraît peu vraisemblable.

LE « PARADOXE DU PLANCTON »

C'est pourquoi, en rapport avec l'océan, on parle par exemple de « paradoxe du plancton » : cette expression, proposée en 1961 par l'écologue américain George Hutchinson, renvoie au paradoxe d'un nombre d'espèces peu explicable par le nombre de niches écologiques. Mais les espèces d'organismes unicellulaires du plancton ont leurs parasites aussi : elles sont soumises aux attaques de virus, de champignons marins ou sont la proie de plus gros animaux unicellulaires, ce qui les empêche de proliférer. Elles tolèrent donc les espèces colonisant leur propre niche, faute de l'occuper complètement elles-mêmes. En 2013, Kristen Marthaler, de l'université de Californie à Merced, et ses collègues ont montré que ce mécanisme joue aussi dans les écosystèmes coralliens, bien connus comme des points chauds de biodiversité.

Ces applications multiples de l'effet Janzen-Connell remettent au cœur de l'écologie les interactions des espèces végétales et du sol. Toutefois, on ignore encore ce qui fait qu'une espèce, dans un milieu donné, subit une rétroaction positive ou négative : est-ce le hasard, ou le résultat de coévolutions complexes ? La recherche se poursuit donc. En attendant, il faut cesser de voir les mutualistes et les parasites uniquement comme des facteurs influençant les organismes ou les populations d'une espèce : ils sculptent aussi les communautés réunissant plusieurs espèces, leur diversité et leur fonctionnement. Leurs impacts expliquent tout simplement... la structure des paysages vivants que nous voyons ! ■

À gauche, un *Pythium*, qui est un exemple de microorganisme pathogène du sol. Ce champignon appartient au groupe des Oomycètes. L'image de droite montre un *Cenococcum* (de couleur sombre), qui est un exemple de « mutualiste », c'est-à-dire de microorganisme favorable à des plantes. Les mutualistes peuvent être des bactéries ou des champignons, notamment des champignons formant avec les racines des structures nommées « ectomycorhizes », ce qui est le cas de ce *Cenococcum*.

BIBLIOGRAPHIE

M.-A. Selosse, **L'Origine du monde. Une histoire naturelle du sol à l'attention de ceux qui le piétinent**, Actes Sud, 2021.

M. P. Thakur et al., **Plant-soil feedbacks and temporal dynamics of plant diversity-productivity relationships**, *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 36(7), pp. 651-661, 2021.

J. A. Bennett et al., **Plant-soil feedbacks and mycorrhizal type influence temperate forest population dynamics**, *Science*, vol. 355, pp. 181-184, 2017.

J. D. Bever et al., **Maintenance of plant species diversity by pathogens**, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 46, pp. 305-325, 2015.