

Comment les parasites sculptent les paysages végétaux

Marc-André Selosse

Pourquoi les forêts tropicales sont-elles généralement bien plus riches en espèces d'arbres que les forêts tempérées? La réponse est liée aux microorganismes du sol et à l'« effet Janzen-Connell » proposé il y a cinquante ans par deux écologues américains.





Les forêts tropicales (ici dans la région de Puntarenas, au Costa Rica) présentent généralement une grande diversité d'arbres : jusqu'à plusieurs centaines d'espèces par hectare. Une diversité qui peut s'expliquer par l'effet Janzen-Connell.

L'ESSENTIEL

> Les microorganismes du sol qui parasitent des plantes favorisent les forêts très diverses, comme les forêts tropicales, en y empêchant chaque espèce de proliférer.

> Des champignons mycorhiziens favorisent au contraire les forêts peu diverses, telles que

les forêts tempérées, en aidant certaines espèces végétales à s'imposer.

> L'action des microorganismes du sol explique aussi les successions végétales, ces étapes successives de colonisation d'un sol nu qui aboutissent à une forêt.

L'AUTEUR



MARC-ANDRÉ SELOSSE
professeur au Muséum national d'histoire naturelle (Paris), ainsi qu'aux universités de Gdansk, en Pologne, et de Kunming, en Chine

Dans les régions tempérées, les forêts sont pauvres en espèces d'arbres. Même dans les réserves où le forestier n'intervient pas, telles que la Réserve intégrale de la forêt de Fontainebleau ou celle de Białowieża, entre Pologne et Biélorussie, quelques espèces seulement dominent. Rien à voir avec l'hyperdiversité des forêts tropicales où aucune espèce n'a le dessus: il y en a plusieurs centaines par hectare (voir la photo pages 40-41), jusqu'à 650 à Bornéo par exemple. En comparaison, tout le territoire européen, lui, abrite moins de 500 espèces d'arbres, en incluant les espèces introduites!

Cette différence a longtemps interrogé les écologues: il semble aujourd'hui que ces contrastes ne soient pas dus aux différences climatiques, mais orchestrés par les microorganismes du sol, qui jouent une partition différente dans chaque cas. Ce mécanisme, longtemps sous-estimé, explique aussi d'autres aspects de la végétation qui nous entoure.

A priori, un écologue s'attend à ce que sur un même hectare de forêt, la compétition ne laisse prospérer que quelques espèces: la situation des forêts tempérées semble donc plutôt intuitive. En effet, chaque espèce possède sa propre niche écologique, c'est-à-dire la gamme de conditions (éclairage, fertilité, acidité du sol, etc.) où elle se développe. Quand deux espèces ont des niches qui se recouvrent en partie, l'une ou l'autre prend le dessus là où les deux peuvent vivre. Quand deux espèces ont exactement la même niche, l'une ou l'autre est exclue par compétition. C'est le principe de «l'exclusion de niche»: il y a toujours un meilleur compétiteur et la seule façon d'échapper à cette fatalité est d'avoir une niche au moins en partie différente des autres espèces. Un hectare de forêt ne comprend que quelques niches écologiques, par exemple à cause de variations locales de la composition du sol. La compétition laisse donc de la place à un petit nombre d'espèces, comme c'est le cas en forêt tempérée.

Mais alors, peut-on vraiment croire qu'un hectare de forêt tropicale contienne des centaines de niches écologiques différentes? La

situation régnant sous les tropiques interroge. En 1970 et 1971, deux écologues américains, Daniel Janzen et Joseph Connell, proposèrent indépendamment l'un de l'autre une réponse à cette interrogation. Ils partaient tous deux d'un même paradoxe. D'un côté, la quantité de graines déposées autour d'une plante mère tropicale décroît avec la distance. D'un autre côté, bizarrement, la quantité de jeunes plantes de même espèce augmente avec cette distance. La survie de celles-ci est donc d'autant meilleure qu'on s'éloigne de la plante mère (voir l'encadré page 43).

PARASITES ET COMPÉTITION

Ces deux chercheurs se sont rendu compte que la plante adulte attire autour d'elle des pathogènes du sol, à savoir des bactéries, des champignons ou des insectes. Bien installée, elle survit à leur accumulation tandis que, plus fragiles, les jeunes plantules succombent, d'autant plus qu'elles sont proches de la plante mère et de son cortège de pathogènes.

Cela a une conséquence majeure pour les espèces partageant la même niche écologique. À cause des pathogènes, l'installation d'une espèce bride sa propre prolifération. Une autre espèce vivant dans la même niche, mais avec des pathogènes différents, peut donc s'y installer pourvu que les ressources restent suffisantes. La compétition exige en effet une densité suffisante d'individus pour qu'il y ait concurrence; tant que les ressources restent suffisantes, plusieurs espèces ayant une niche écologique similaire peuvent donc coexister. C'est pourquoi, en forêt tropicale, il y a plus d'espèces que de niches.

Ainsi, l'effet Janzen-Connell, comme on l'appelle, découle de deux faits. D'une part, la compétition n'agit qu'au-delà d'une certaine densité; d'autre part, chaque espèce a ses parasites spécifiques.

Daniel Janzen et Joseph Connell étaient cependant des écologues de terrain, et non des modélisateurs ou des théoriciens. C'est sans doute pourquoi leurs idées ont tardé à percer. Elles n'ont commencé à s'imposer dans les théories écologiques que dans les années 1990 à 2000.

Nombre d'écologues se sont mis à étudier l'effet Janzen-Connell, d'abord en se concentrant sur une seule espèce pour simplifier.

Ainsi, en 2000, Alissa Packer et Keith Clay, de l'université de l'Indiana, ont démontré rigoureusement cet effet sur le cerisier noir, *Prunus serotina*. La survie des plantules de ce cerisier américain à 16 mois est de 20% à moins de 5 mètres d'un adulte, mais de 90% à 30 mètres. Résultat: la distance moyenne entre deux cerisiers noirs adultes est de 30 à 50 mètres.

Les chercheurs ont évalué le rôle des parasites en faisant germer des plantules en pot, dans des sols prélevés sous les adultes ou à distance de ceux-ci. Ils ont alors constaté que les plantules survivaient mieux dans le sol prélevé à distance. Toutefois, s'ils stérilisaient le sol local et le sol distant, la survie était aussi bonne dans les deux cas: débarrassés de vie microbienne, les deux sols avaient une fertilité identique. Enfin, s'ils réintroduisaient dans les sols stérilisés des parasites prélevés sous les *Prunus* adultes, en particulier des champignons oomycètes du genre *Pythium*, la survie chutait alors de 65%.

D'autres chercheurs ont ensuite élargi l'étude de l'effet Janzen-Connell à la densité de plantules. En 2010, des équipes des universités d'Oxford et de Sheffield ont analysé l'influence de cette densité sur un arbre d'Amérique tropicale de la famille de l'hévéa, *Pteradenophora longicuspis*. En pépinière comme sur le terrain, au Belize, le nombre de plantules survivantes au bout de cinq semaines augmentait avec la densité de graines, jusqu'à 1000 graines par mètre carré (c'est élevé, mais rappelons-nous qu'il s'agit de très jeunes plantules) puis décroissait au-delà. Était-ce l'effet de la compétition, ou d'une meilleure transmission des pathogènes? En appliquant des fongicides, les chercheurs ont observé une plus grande survie quelle que soit la densité de graines; de plus, le nombre de plantules augmentait avec la densité de graines jusqu'à... 3000 graines par mètre carré. C'est à cette densité que démarre donc la compétition entre plantules, alors que l'influence des champignons pathogènes s'exerce dès 1500 graines par mètre carré environ, bien en deçà du seuil requis pour la compétition (voir la figure page 45). Deux phénomènes se combinent ainsi autour des adultes: le recrutement de pathogènes par ces derniers, et la densité des plantules qui améliore la transmission des pathogènes. Tous deux inhibent le développement de l'espèce dans son voisinage et l'empêchent d'y entrer en compétition avec une autre.

Cela a-t-il bien un effet au niveau des communautés, où plusieurs espèces sont présentes simultanément? En 2010, deux équipes américaines ont étudié cet aspect de la question. Scott Magnan, de l'université du Wisconsin, et ses collaborateurs se sont intéressés aux arbres de deux forêts tropicales du Panama. Ils ont d'abord évalué l'intensité de l'inhibition par les sols

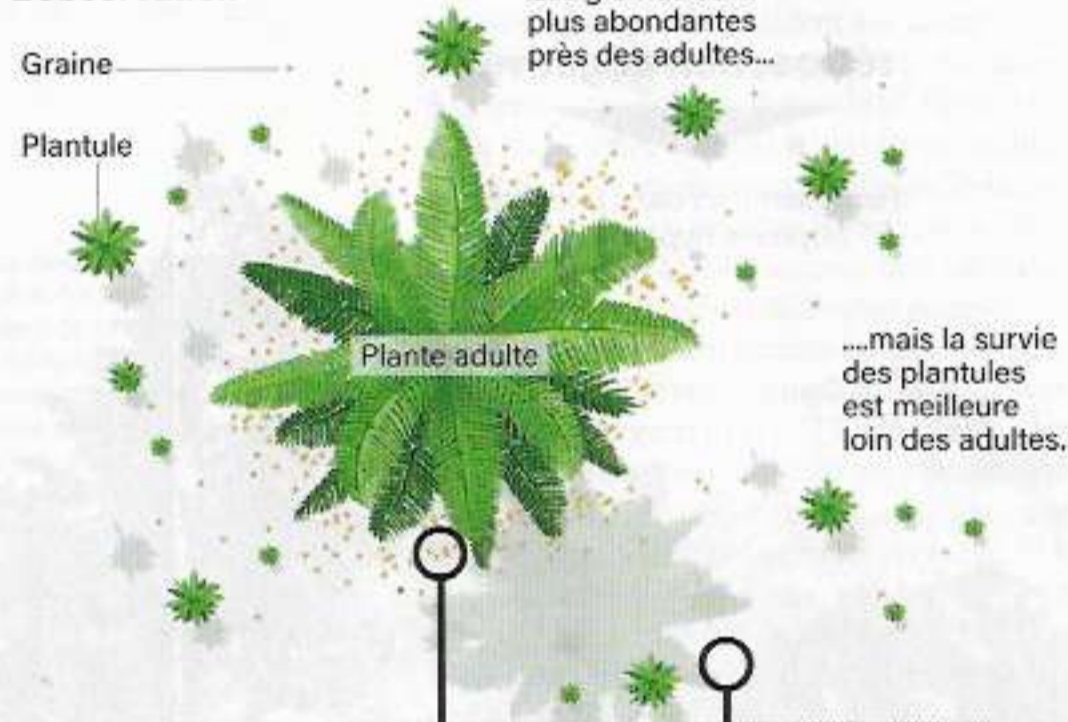
L'EFFET JANZEN-CONNELL

L'effet Janzen-Connell est dû aux bactéries, champignons, nématodes et autres microorganismes du sol qui parasitent les végétaux. Ces derniers finissent par proliférer dans l'environnement d'un arbre (plus généralement d'une plante) et par attaquer

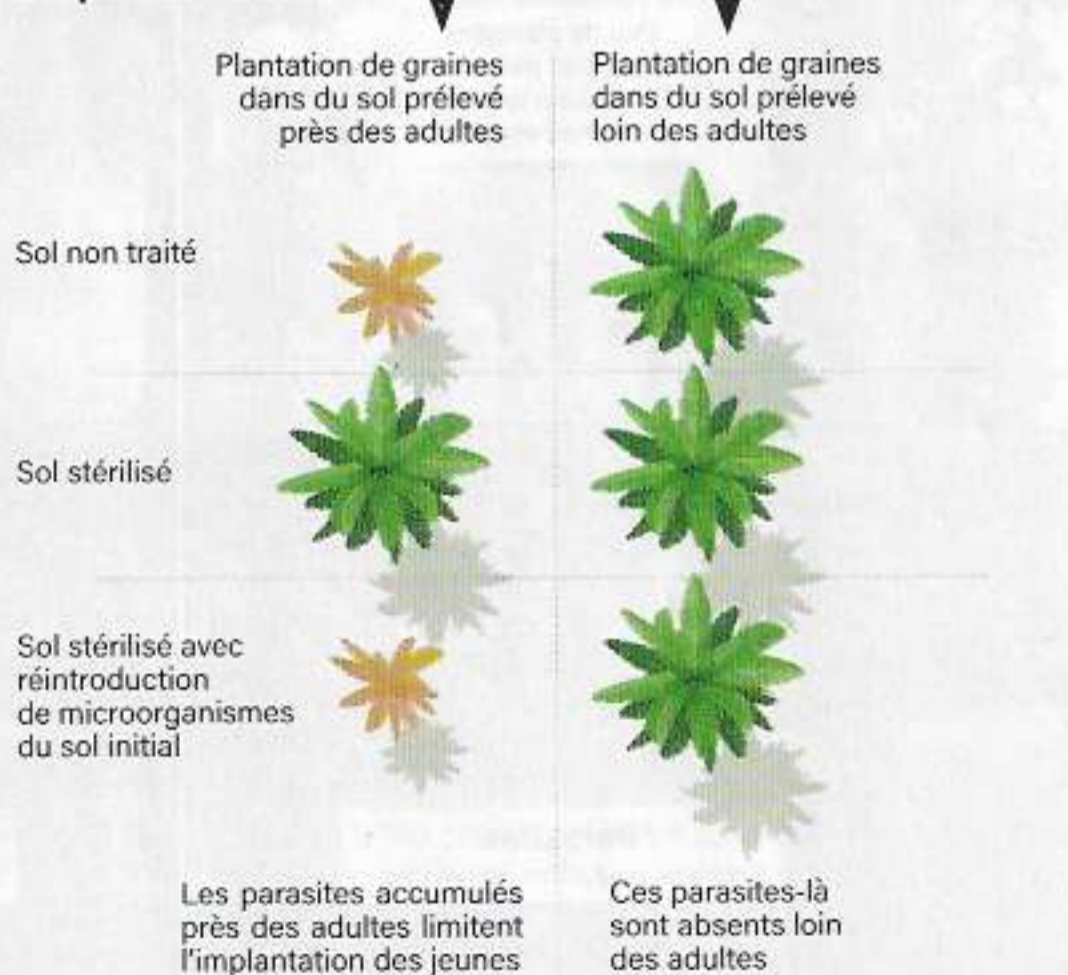
les jeunes plants de la même espèce. Moins aptes à se défendre que les adultes, ces plantules se développent moins bien ou meurent. Elles parviennent toutefois à s'installer à distance des adultes, où les parasites – peu mobiles – sont absents ou plus rares. Si l'on

stérilise le sol, cet effet de la distance disparaît. Les parasites contenus dans le sol étant souvent propres à une espèce végétale, leur effet est de libérer de l'espace aux espèces végétales concurrentes, qui peuvent s'installer.

L'observation



L'expérimentation



UNE RÉTROACTION NÉGATIVE OU POSITIVE

Au cours de son développement, une plante entraîne la prolifération des microorganismes du sol qui interagissent avec ses racines. Certains lui sont défavorables, par exemple certaines bactéries ou des nématodes. D'autres lui sont favorables, par exemple les champignons mycorhiziens qui nourrissent la plante par ses racines, ou encore certaines bactéries qui vivent près des racines et les protègent contre les parasites. Selon l'espèce de la plante et le sol où elle se développe, l'un de ces

deux groupes d'organismes est davantage stimulé que l'autre.

Si la plante attire surtout des parasites, le sol rétroagit de façon négative : c'est l'effet Janzen-Connell. Dans ce cas, les plantules de la même espèce poussent mal, ce qui laisse du champ libre à des espèces végétales concurrentes, dont les parasites sont différents. Les communautés végétales où domine le recrutement de parasites du sol, comme la plupart des forêts tropicales, sont très diversifiées en espèces, avec une faible population de chacune de celles-ci.

Si la plante attire surtout des microorganismes qui lui sont favorables, le sol rétroagit de façon positive : c'est l'effet Janzen-Connell inversé. Dans ce cas, les plantules de la même espèce trouvent des alliés souterrains et survivent mieux. Les communautés végétales où domine le recrutement de microorganismes favorables, comme les forêts tempérées, sont peu diversifiées en espèces. Les espèces ainsi avantagées ont des effectifs importants et sont parfois envahissantes.

**Effet Janzen-Connell
=
rétroaction négative**

Représenté ici dans une forêt
tropicale hyperdiverse

Peu de plantules
près des parents
Cela laisse la place
à d'autres espèces

Charge parasitaire
accrue

Parasites

Bactéries, oomycètes, nématodes,...

**Effet Janzen-Connell inversé
=
rétroaction positive**

Représenté ici dans une forêt
tempérée peu diverse

Beaucoup de plantules
près des parents
L'espèce devient
dominante

Charge mutualiste
accrue

Microbes favorables

Bactéries protectrices des racines, mycorhizes,...

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 de 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

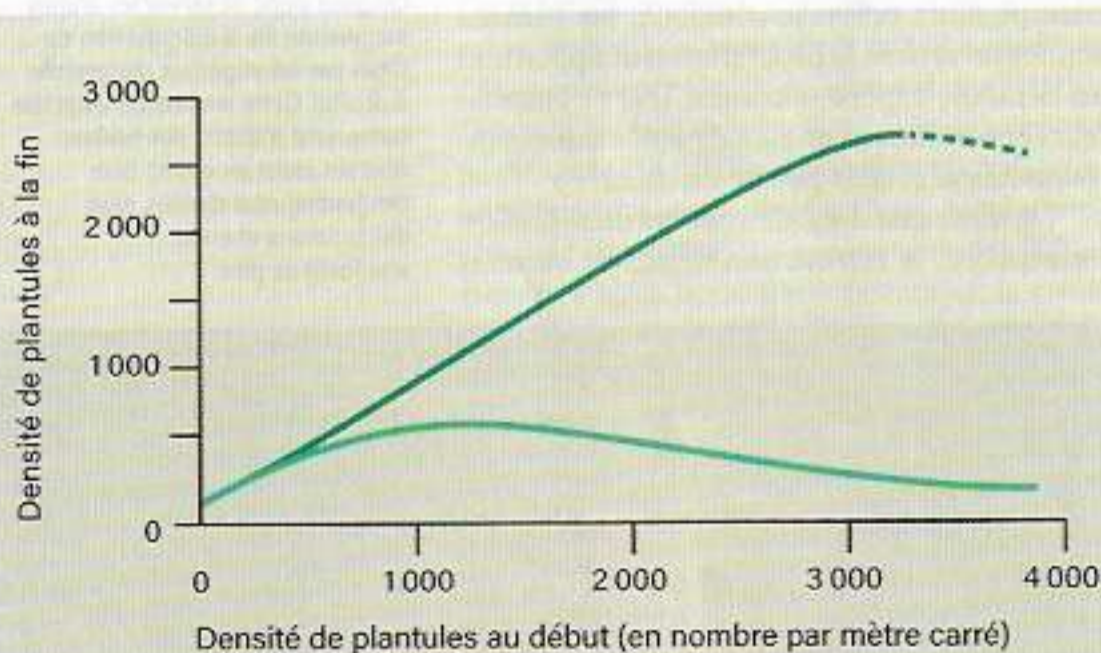
Comme nous l'avons vu, l'effet Janzen-Connell favorise la diversité végétale, mais il s'est révélé que, sous une forme différente, il appauvrit en espèces certaines forêts. C'est d'abord le cas de quelques forêts tropicales exceptionnelles et en apparence paradoxales. En Asie continentale du Sud-Est, 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 glomérômycètes. 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 *Pteradenophora 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 glomérômycètes recrutent plus de pathogènes que de microorganismes favorables (dont font partie les glomérômycètes) 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.

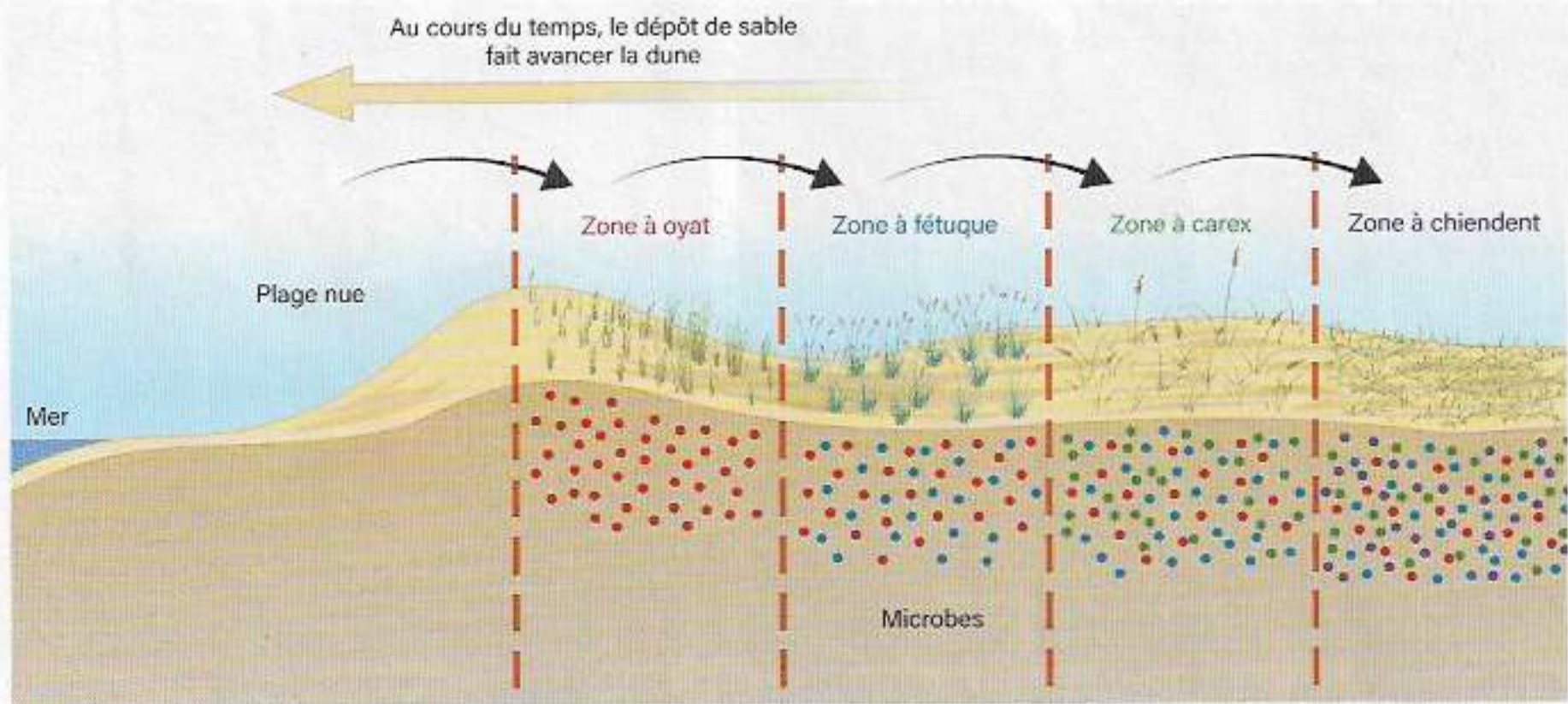
UNE EXPLICATION AUX ESPÈCES ENVAHISSANTES

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



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 Marhaver, 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.