

## Dynamique invasive du cerisier tardif (*Prunus serotina* Ehrh.) dans les forêts du nord de la France

Guillaume Decocq

---

### Citer ce document / Cite this document :

Decocq Guillaume. Dynamique invasive du cerisier tardif (*Prunus serotina* Ehrh.) dans les forêts du nord de la France. In: Le Journal de botanique, n°65, 2014. Mars. pp. 95-105;

doi : <https://doi.org/10.3406/jobot.2014.1300>;

[https://www.persee.fr/doc/jobot\\_1280-8202\\_2014\\_num\\_65\\_1\\_1300](https://www.persee.fr/doc/jobot_1280-8202_2014_num_65_1_1300);

### Ressources associées :

*Prunus serotina*

Fichier pdf généré le 15/03/2024

## Conférences de la séance de septembre 2014

### Dynamique invasive du cerisier tardif (*Prunus serotina* Ehrh.) dans les forêts du nord de la France

Guillaume DECOCQ

Unité de recherche « Ecologie et Dynamique des Systèmes Anthropisés » (EDYSAN, FRE 3498 CNRS-UPJV), Université de Picardie Jules Verne, 1 rue des Louvels, 80037 Amiens Cedex. guillaume.decocq@u-picardie.fr

Le cerisier tardif (*Prunus serotina* Ehrh., famille des *Rosaceae*) ou 'American black cherry' est une essence originaire du continent américain, où on la rencontre sous différentes variétés dans les forêts tempérées des Etats-Unis, du sud Canadien, du Mexique et du Guatemala (Figure 1). En première approximation, elle est l'équivalent de notre merisier européen (*Prunus avium* L.), tant du point de vue que de sa place au sein du cortège dendrologique, que de son autoécologie et de la qualité de son bois. Il peut atteindre une hauteur de 35 m pour un diamètre de 1 m, et vivre 250 ans. Comme il s'agit d'un feuillu précieux à haute valeur ajoutée, une abondante littérature le concerne aux Etats-Unis (e.g. Auclair & Cottam 1971). Il présente une amplitude écologique importante, mais c'est sur les sols riches et méso-hydriques qu'il atteint son optimum. C'est une essence semi-héliophile, peu fréquente et toujours subordonnée aux essences climaciques tolérantes à l'ombre (*Fagus grandifolia*, *Acer* spp.), qui ne se régénère qu'à l'occasion de chablis ('gap-dependent species'). Elle présente une stratégie de régénération particulière, baptisée « syndrome d'Oskar » par Silvertown (1982), qu'elle partage avec d'autres espèces ligneuses indigènes, mais qui n'a pas vraiment d'équivalent chez les essences indigènes européennes. *Prunus serotina* ne constitue pas de banque de graines persistante, mais après une dormance de 1 à 3 ans, les graines germent pour donner des

plantules. En conditions éclairées (chablis), la plantule poursuit son développement jusqu'à donner un nouvel arbre ; si en revanche les graines germent en sous-bois, les plantules stoppent leur croissance une fois atteinte la taille de 30 cm environ et, au lieu de mourir, passent dans un état de quiescence. Cette banque de plantules est très longévive puisque des âges record de 70 ans ont été rapportés. Dès qu'une ouverture dans la canopée se produit et que la lumière atteint la plantule, la quiescence est levée et la croissance reprend jusqu'à ce que la canopée soit atteinte. A noter que *Prunus serotina* ne se régénère pas ou peu sous lui-même (effet de Janzen-Connell), ce qui a été mis en relation avec la présence de champignons phytopathogènes (*Pythium* spp) dans le sol (Reinhart et al., 2003).

Le cerisier tardif fut introduit en Europe pour la première fois en 1623 ou 1629 par Robin, près de Paris. Il fut rapidement propagé dans des parcs et arboretums dans les décennies suivantes. Il semble qu'il n'ait été planté directement en forêt qu'à partir du XVIII<sup>ème</sup> siècle en Europe occidentale, soit comme plante ornementale (il fleurit et fructifie abondamment et son feuillage automnal jaune d'or est apprécié), soit pour la production de bois, puisqu'on y voit alors une sorte de « merisier à croissance rapide » (Starfinger, 1997). Sa propagation aux forêts françaises est incitée par Guinier en 1902, lors d'une séance de la Société botanique de France ! Pourtant, dès 1907 en Allemagne, les espoirs déçus sont rapportés : la mauvaise croissance de *Prunus serotina* en Europe le rend

inutilisable en ébénisterie. L'espèce connaît pourtant un second souffle dans les décennies suivantes, car les propriétés améliorantes de sa litière ont été découvertes ; jusque dans les années 1950 on recommande de le planter en sous-étage des plantations de résineux, pour limiter la dégradation des sols. Parallèlement, on en fait la promotion comme pare-feu -il brûle mal-, comme coupe-vent -son port d'arbuste touffu en fait un bon obstacle- ou comme couvert à gibier. En Allemagne et aux Pays-Bas, on le plante à raison de millions d'individus de 1920 à 1980. Sa naturalisation en Europe remonte probablement au premier quart du XIX<sup>ème</sup> siècle, sans que l'on puisse dire s'il manifestait déjà un comportement invasif ; ce dernier n'est en effet signalé, pour la première fois, qu'en 1963 par un botaniste néerlandais. Aujourd'hui, c'est une espèce invasive reconnue, qui est présente dans presque tous les pays d'Europe occidentale. Les pays les plus touchés sont l'Allemagne, les Pays-Bas et la Belgique ; viennent ensuite la Pologne, l'Autriche, la République tchèque, la Slovaquie, la Roumanie, la Hongrie, la France, la Suisse, l'Italie du nord, le sud de l'Angleterre et le Danemark. Il semble manquer en Scandinavie, en Europe méditerranéenne et en Russie (Starfinger, 1997).

En France, ce sont les régions du nord-est (Nord-Pas-de-Calais, Picardie, Île-de-France, Champagne-Ardenne, Alsace) et du sud-ouest (Aquitaine, Midi-Pyrénées) qui sont les plus touchées. La forêt domaniale de Compiègne (Oise) est certainement la plus envahie, avec plus de 80% des parcelles « contaminées ».



Figure 1. Le cerisier tardif (*Prunus serotina* Ehrh.) en forêt de Compiègne : inflorescences (à gauche) et infrutescences (à droite).

Cette communication présente les résultats d'un programme de recherche pluridisciplinaire dédié à cette espèce et conduit de 2003 à 2007. L'essentiel des travaux a été conduit en forêt domaniale de Compiègne (Fig. 2) ; la partie socio-anthropologique a été étendue aux forêts domaniales de Raismes – Saint-Amand – Wallers (59) et de Fontainebleau (77).

### Cartographier et prédire l'invasion

Les analyses sous SIG ont permis de mettre en évidence une répartition non aléatoire de *Prunus serotina* au sein de la forêt de Compiègne. Ainsi, il apparaît que l'espèce envahit les sols les plus pauvres d'un point de vue trophique, tandis que les sols calcaires sont épargnés. Il existe un gradient très net du niveau d'invasion en fonction du niveau trophique du sol. De même, pour le drainage interne du sol, il apparaît que *Prunus serotina*

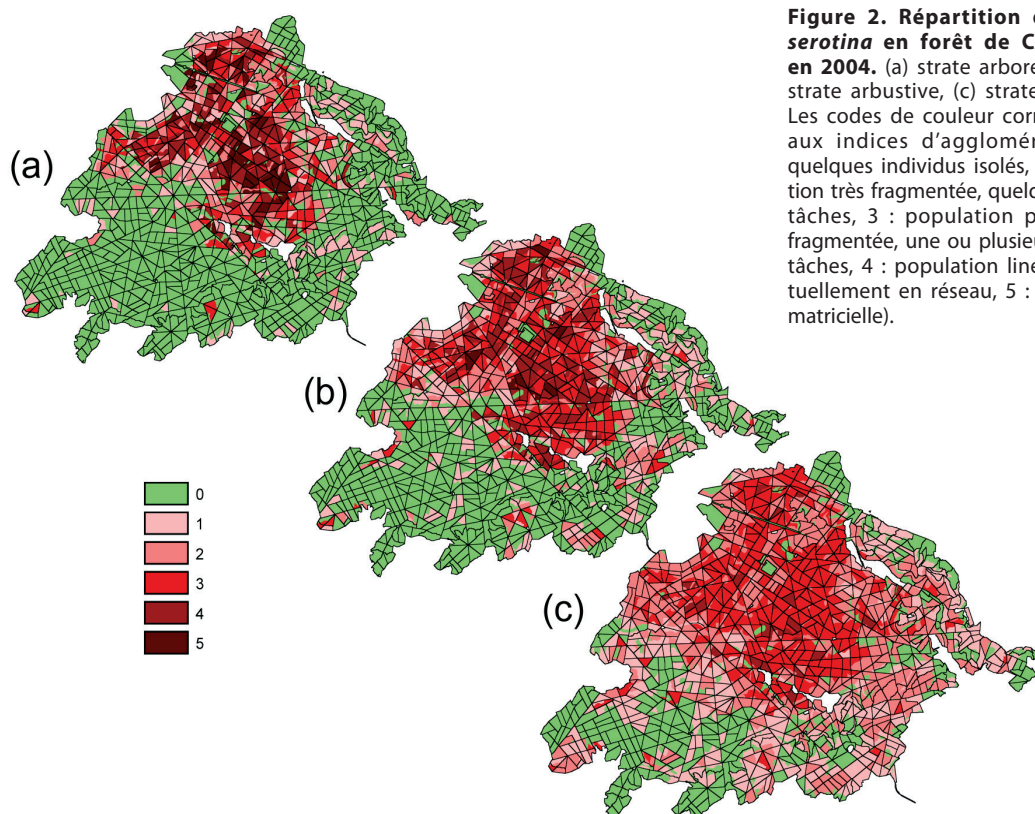
soit incapable de s'établir sur des sols hydromorphes ; son optimum est sur sol frais. La réponse à ce facteur semble plutôt dépendre d'un seuil que d'un gradient. Nos observations de terrain montrent cependant que dans les zones ouvertes sur sol très drainant (e.g. lande à callune dans une clairière), l'espèce a beaucoup de mal à s'implanter du fait d'un taux de mortalité estivale très élevé des plantules (stress hydrique). Ces données de terrain ont permis, à partir d'analyses statistiques multivariées, de calculer des indices de risque d'invasion (Fig. 3).

### Dynamique des populations

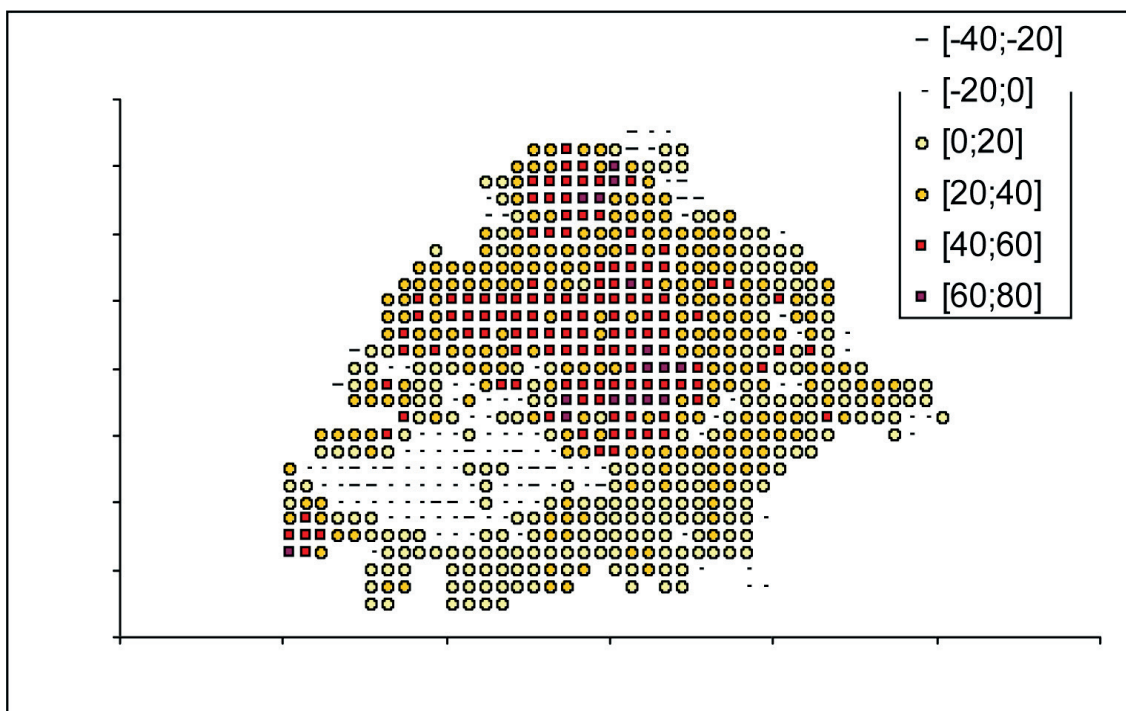
*Reproduction sexuée* - Ni le nombre de grappes par arbre, ni le nombre de fruits par grappe n'était influencé par le type de sol, alors que la production de fruits augmentait de manière significative avec l'intensité de lumière. Il a d'ailleurs été difficile de trouver

des individus fertiles en sous-bois. En moyenne chaque arbre produit 699 grappes, soit 6 011 cerises (8,6 cerises par grappes en moyenne). On observe cependant une très grande variabilité du nombre de fruits produit due aux variations de luminosité. Nos résultats confirment qu'à l'âge adulte, *Prunus serotina* est une essence héliophile, dépendante de la lumière pour sa reproduction sexuée.

Sur les 1 600 graines testées pour leurs capacités germinatives en laboratoire, 290 (18%) ne contenaient pas d'embryon. Seules 669 graines ont germé, soit 51,1% des 1 310 graines viables et 41,8 % de l'ensemble des graines récoltées. Ces proportions sont nettement moins élevées que celles rapportées pour l'aire d'indigénat (e.g. 68 % en Pennsylvanie ; Hough, 1965). Toutefois, elles restent encore suffisamment élevées pour ne pas constituer un facteur limitant la croissance démographique,



**Figure 2. Répartition de *Prunus serotina* en forêt de Compiègne en 2004.** (a) strate arborescente, (b) strate arbustive, (c) strate herbacée. Les codes de couleur correspondent aux indices d'agglomération (1 : quelques individus isolés, 2 : population très fragmentée, quelques petites tâches, 3 : population peu ou pas fragmentée, une ou plusieurs grandes tâches, 4 : population linéaire, éventuellement en réseau, 5 : population matricielle).



**Figure 3. Cartographie du risque d'invasion par *Prunus serotina* en forêt de Compiègne.** Plus l'indice de sensibilité est positif, plus le risque que la cellule paysagère soit envahie est important ; plus il est négatif, plus le risque est faible. En pratique, les cellules ayant un risque positif sont celles devant faire l'objet d'une surveillance attentive dans une stratégie de prévention.

comme en témoignent les fréquents tapis de plantules rencontrés en sous-bois (Fig. 4a). Notons cependant que notre protocole n'a pas permis de prendre en compte la prédation post-dispersion, qui n'est probablement pas négligeable si l'on en juge au nombre de noyaux percés retrouvé sur le sol forestier dans certains sites. La proportion de graines non viables (i.e., sans embryon) est significativement plus importante sur les sols de la série podzolique que sur les sols bruns plus ou moins lessivés. Par contre le type de sol influence peu la capacité germinative des graines viables. Nous concluons que la reproduction sexuée n'est pas un facteur limitant la dynamique invasive de *Prunus serotina* dans l'aire d'étude et que le nombre important de graines produites va lui permettre de se disperser massivement alentours, notamment grâce aux oiseaux et au renard, indépendamment du degré d'ouverture de la canopée.

**Multiplication végétative** - Sur les 4 994 individus recensés, 1 148 (82,5%) étaient de « franc pied » issus de la germination d'une graine et 243 (17,5%) étaient des rejets (incluant rejets de souche et drageons). Ces derniers se répartissaient pour 4,8% dans le stade II, 26,2% dans le stade III et 51,7% dans le stade IV. Cette distribution n'était influencée ni par le type de sol, ni par la lumière. Sur 364 individus arrachés dans 2 placettes, 50 (13,7%) étaient des drageons. Ces résultats révèlent la grande capacité à rejeter de *Prunus serotina*, quel que soit son stade de développement. Toutefois, cette capacité semble moins importante que dans son aire d'indigénat (e.g. entre 35,4 et 79,7 % d'après Auclair, 1975). Les drageons semblent participer non seulement à la multiplication végétative de l'espèce, mais aussi à la croissance clonale des populations dans les trouées. Ainsi, dès qu'un individu arbre ou arbuste est éliminé, naturellement (e.g. lorsqu'il se retrouve

à l'ombre avant d'avoir pu atteindre la canopée, Fig. 4b) ou suite à une coupe (Fig. 4c), il va pouvoir régénérer une ou plusieurs tiges, soit à partir de la souche, soit à partir des racines. En réduisant sa taille (et, donc, ses dépenses énergétiques) l'individu est à même de retarder sa mort, voire de l'éviter (Del Tredici, 2001). Cette alternance entre accroissement (à la lumière) et réduction (à l'ombre) de la taille et de la biomasse aérienne peut être interprétée comme une stratégie d'optimisation de la conservation des ressources (Givnish, 1988) et de maintien dans un environnement fluctuant de manière stochastique. Il semble que même les plantules quiescentes subissent spontanément une mort de leur appareil aérien au bout d'un certain nombre d'années, mais que celui-ci est rapidement remplacé par un rejet, perpétuant ainsi l'individu, même en conditions défavorables (Greig, 1993). Nous sommes finalement en présence d'une stratégie

d'exploitation de l'espace et des ressources qui rend théoriquement immortel un individu établi et le met à l'abri d'une extinction locale. Pour insister sur l'originalité de cette plasticité, nous avons baptisé ce trait de vie « comportement d'Alice » en référence au personnage du célèbre roman de Lewis Carroll « Alice au pays des merveilles », qui change sa taille en mangeant des champignons, de manière à constamment s'adapter à son environnement changeant (Fig. 5).

**Structure des populations** - Sur les 4,994 individus recensés dans les placettes, 3 603 (72,1%) appartenaient au stade I et 1 391 aux autres stades de croissance (stade II-IV). La distribution des individus est très différente selon qu'ils croissent à la lumière ou à l'ombre. La population montre une structure en J inversé typique à l'ombre alors qu'elle présente plutôt une structure en cloche à la lumière (e.g. dans un

chablis). La structure en J inversé est caractéristique des essences scia-philes, mais peut aussi témoigner d'une population en pleine expansion (Silvertown, 1982). La proportion d'individus au stade I est beaucoup plus importante sous couvert ( $61 \pm 17\%$ ) qu'en pleine lumière ( $24 \pm 7\%$ ), contrairement à ceux de stade III, plus nombreux en pleine lumière ( $43 \pm 7\%$ ) que sous couvert ( $17 \pm 4\%$ ). En ce qui concerne la distribution des individus des stades II et IV, elle est beaucoup moins influencée par les conditions de luminosité. Les individus des stades I, II et III sont largement plus représentés sur les sols acides (podzols et sols podzoliques) que sur les sols bruns et rendzines.

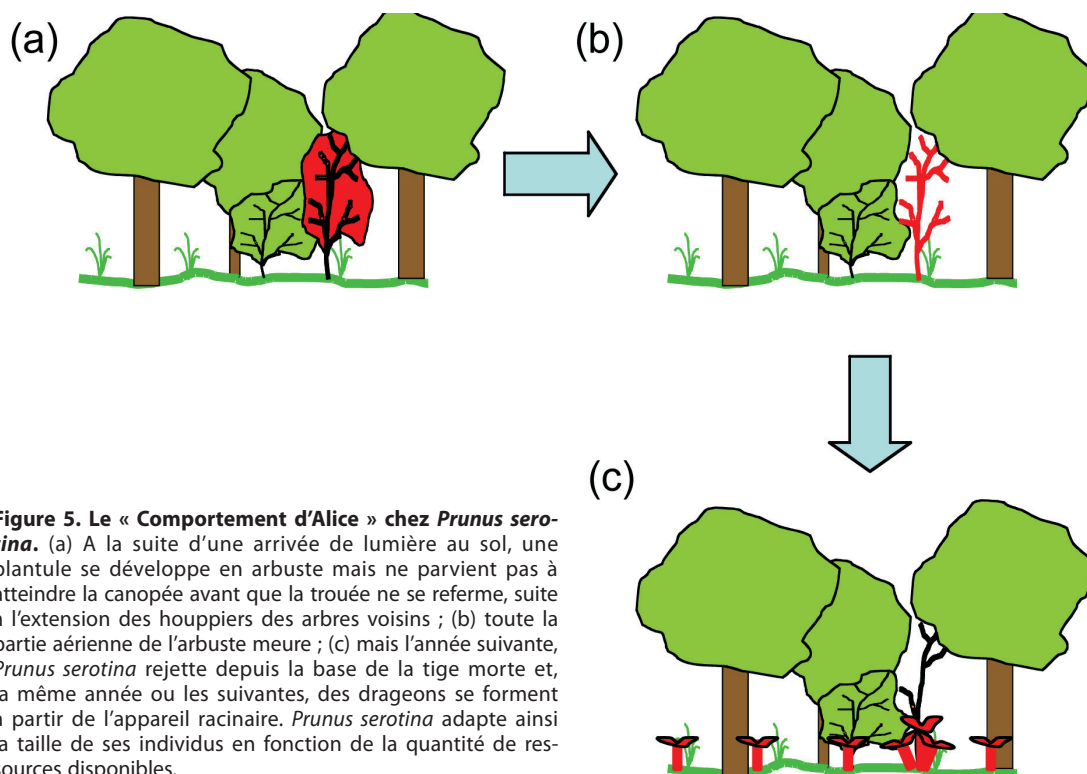
**Croissance individuelle** - En conditions de lumière similaires, les individus, quel que soit leur stade de croissance d'appartenance, présentaient les mêmes caractéristiques de croissance.

Leur hauteur était fortement corrélée au diamètre ( $r=0,904^{***}$  et  $r=0,990^{***}$  pour les individus s'étant développés au soleil et à l'ombre respectivement), tout comme leur hauteur est corrélée à l'âge ( $r=0,787^{***}$  et  $r=0,853^{***}$  respectivement).

A l'ombre, les individus des stades II et III présentant un même diamètre et une même hauteur sont significativement plus âgés que les individus morphologiquement identiques s'étant développés en pleine lumière. Après 5 ans, les individus qui se sont développés en pleine lumière paraissent significativement plus grands et plus larges que les individus qui ont connu une croissance à l'ombre. Les données de hauteurs sont très variables et, surtout, très irrégulières au regard de l'âge qu'ont les plantules au moment de la levée de quiescence. Les extrêmes mesurées étaient : à l'ombre, 10 ans pour une plantule de 40 cm ; à



**Figure 4. Quelques caractéristiques démographiques de *Prunus serotina*.** (a) « Syndrome d'Oskar » : constitution d'une banque de plantules très longévives dans l'ombre du sous-bois. (b) rejets à la base de la tige aérienne morte (au centre) et drageons (sur les côtés) après que cet individu se soit retrouvé à l'ombre, la trouée s'étant refermée avant qu'il n'atteigne la canopée. (c) rejets multiples sur une souche, après qu'un individu ait été coupé par les forestiers, dans une optique d'éradication.



**Figure 5.** Le « Comportement d'Alice » chez *Prunus serotina*. (a) A la suite d'une arrivée de lumière au sol, une plantule se développe en arbuste mais ne parvient pas à atteindre la canopée avant que la trouée ne se referme, suite à l'extension des houppiers des arbres voisins ; (b) toute la partie aérienne de l'arbuste meure ; (c) mais l'année suivante, *Prunus serotina* rejette depuis la base de la tige morte et, la même année ou les suivantes, des drageons se forment à partir de l'appareil racinaire. *Prunus serotina* adapte ainsi la taille de ses individus en fonction de la quantité de ressources disponibles.

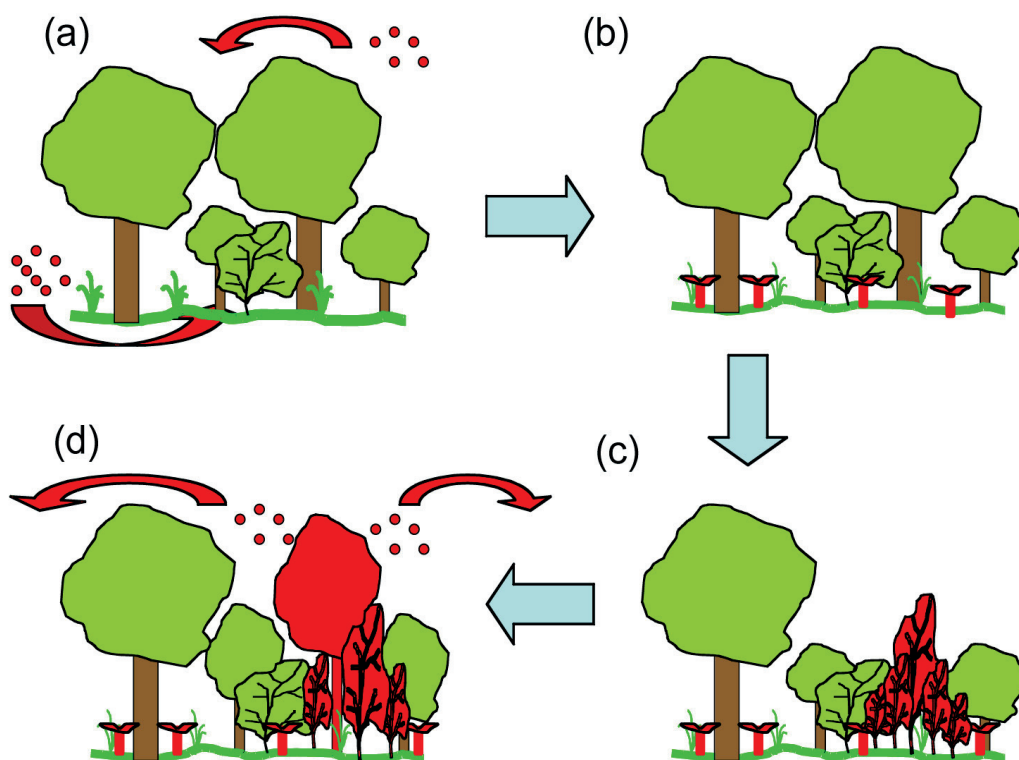
la lumière, 3 ans pour un arbuste de 1,6 m. En moyenne, la croissance en hauteur à la lumière atteignait  $56,3 \pm 9,3 \text{ cm.an}^{-1}$ , ce qui est nettement supérieur aux valeurs habituellement mesurées chez les espèces indigènes : environ  $40 \text{ cm.an}^{-1}$  chez le hêtre et  $20$  à  $30 \text{ cm.an}^{-1}$  chez le chêne pédonculé.

Les âges des plantules arrachées en sous-bois (« Oskars ») s'échelonnaient de 2 à 11 ans. Ces plantules présentaient toutes de forts accroissements de largeur de cernes au cours de leurs 3 premières années. Elles atteignent pour cet âge, une hauteur comprise entre 10 et 20 cm. Après cette courte période, les largeurs de cernes s'amenuisent fortement quelles que soient les conditions de lumière, l'effet lumière ne devenant significatif qu'à partir de la 4<sup>ème</sup> année : les cernes sont nettement plus larges pour les individus se développant au soleil ( $0,12 \text{ cm.an}^{-1}$ ), que pour ceux croissant en sous-bois (moins de  $0,06 \text{ mm.an}^{-1}$ ).

Ce délai observé correspond vraisemblablement au temps séparant l'épuisement des ressources contenues dans la graine de l'acquisition d'une autonomie complète de la plantule vis-à-vis de sa nutrition (Grime & Jeffrey, 1965). Nous retrouvons en tout cas le « syndrome d'Oskar » initialement décrit par Silvertown (1982) en référence au personnage du « Tambour » de Günter Grass, qui refuse de grandir dans un environnement qu'il juge défavorable (Fig. 6). A Compiègne les « Oskars » mesurent entre 10 et 25 cm, ce qui est voisin des valeurs rapportées dans l'aire d'indigénat (Marquis, 1990) mais plus petit que celles enregistrées en Allemagne (plus d'1 m ; Starfinger, 1991), probablement en raison de différences de structure des peuplements. La constitution d'une telle banque de plantules quiescentes, constituée de plusieurs générations, correspond typiquement à une stratégie d'attente d'un environnement favorable ('sit-and-wait' strategy), en

l'occurrence une arrivée de lumière au sol consécutive à un chablis. Nos résultats suggèrent que la croissance de *Prunus serotina* ne satisfait pas la règle communément admise du compromis ('trade-off') entre la capacité à survivre en sous-bois et la vitesse de croissance en pleine lumière (Sanford et al., 2003), puisqu'il se comporte à la fois comme un meilleur « survivant » en situation de canopée fermée et un meilleur compétiteur dans les trouées, comparativement aux essences indigènes.

*Etude d'une trouée-* Un total de 1 335 plantules a été recensé dans la trouée de 2 ans (soit une densité de  $11,8 \text{ tiges.m}^{-2}$ ), dont 89% étaient de *Prunus serotina*, 4% de *Quercus robur*, 3% de *Sorbus aucuparia*, 3% de *Fagus sylvatica* et 1% de *Picea abies*. La population de *Prunus serotina* adoptait une structure typique en cloche (Fig. 7). C'est là une différence majeure avec la forme en U décrite dans l'aire d'indigénat et expliquée par l'hypothèse



**Figure 6.** Le « Syndrome d'Oskar » chez *Prunus serotina*. (a) Les graines de *Prunus serotina*, dispersées par les oiseaux et certains mammifères, sont capables d'entrer dans une forêt à canopée fermée ; (b) elles y germent et, en l'absence d'arrivée suffisante de lumière au sol, y établissent une banque de plantules quiescentes très longévives : les Oskars, qui attendent un environnement plus favorable pour reprendre leur croissance. (c) Dès qu'une arrivée de lumière au sol survient, par exemple suite à un chablis, une levée de quiescence s'opère, et les plantules reprennent leur croissance ; on observe une structure en cloche typique. (d) Rapidement, les individus situés au centre de la trouée parviennent à la canopée pour y fructifier abondamment et disperser de nouvelles graines vers le reste de la forêt.

de Janzen-Connell, selon laquelle les champignons pathogènes du sol (notamment *Pythium* spp.) empêcheraient la régénération d'une espèce sous elle-même. Cette différence serait liée à l'absence desdits champignons pathogènes en Europe (Reinhart et al., 2003).

Les individus étaient âgés de  $7 \pm 4$  ans, présentaient une hauteur et un diamètre de  $56,2 \pm 19,2$  cm et  $3,5 \pm 0,7$  mm respectivement. A mesure que l'on s'éloignait du centre de la trouée, les plantules étaient de plus petite taille ( $r = -0,963^{***}$ ), plus jeunes ( $r = -0,963^{***}$ ) et moins larges ( $r = -0,927$ ). D'un point de vue sylvigénétique, la trouée marque le début d'un nouveau cycle, par la phase d'innovation. Nos résultats montrent que *Prunus serotina* est capable de combler une trouée de chablis au bout de seulement 6 ans et d'amorcer ainsi la phase

d'aggradation. On voit clairement que *Prunus serotina* domine cette seconde phase, en constituant une population stratifiée, dans le sous-bois de laquelle il ne reste guère de place pour un éventuel compétiteur. Durant cette phase, la compétition intraspécifique est intense et de nombreuses tiges meurent, mais les individus rejettent généralement de souche. Dans les trouées de taille modérée, cette phase d'aggradation n'est que transitoire et aboutit normalement à la phase biostatique. Nos observations de terrain tendent à montrer que ce stade de dominance par *Prunus serotina* n'est que transitoire, les grands arbres voisins finissant par étendre suffisamment leur houppier pour fermer la canopée et rétablir un ombrage fatal (cf. comportement d'Alice ci-dessus). Grâce à cette stratégie, *Prunus serotina* incorpore durablement le cycle sylvigénétique. Au contraire, dans les larges

trouées et les coupes rases, le cycle sylvigénétique semble se bloquer et la phase biostatique n'est pas atteinte. *Prunus serotina* forme alors un hallier extensif d'une hauteur d'environ 5 m qui bloque la régénération des autres ligneux et qui s'auto-entretient grâce au syndrome d'Oskar, qui, combiné au comportement d'Alice, permet à l'espèce d'avoir une longueur d'avance sur les autres qui doivent se régénérer à partir de graines (Peterson and Pickett, 1995). Nous avons pu observer de tels halliers qui étaient âgés de près de 40 ans : c'est l'aspect le plus typique de l'invasion.

**Synthèse des résultats-** Dans le traditionnel schéma de MacArthur and Wilson (1967), la stratégie *r* des espèces adaptées à la dispersion est opposée à la stratégie *K* des espèces adaptées à la persistance. Ces deux stratégies sont souvent considérées comme les



Figure 7. Structure en cloche d'une population de *Prunus serotina* colonisant une trouée de chablis (Forêt de Compiègne, 2005).

extrêmes d'un continuum, une même espèce ne pouvant développer à la fois les deux stratégies (Grime, 2001). La sélection *r* caractérise les environnements instables, tandis que la sélection *K* est typique des environnements stables, où la capacité limite du milieu est atteinte et où les compétitions inter- et intra-spécifiques sont intenses. Récemment, il a été suggéré que les plantes invasives seraient soit plus « *r* » que les *r* indigènes, soit plus « *K* » que les *K* indigènes, d'où leur succès (Petit et al., 2004). Pourtant, des études écophysiologiques ont montré une plus grande plasticité des plantes invasives, notamment vis-à-vis de la lumière (Pattison et al., 1998). Nous considérons quant à nous, que *Prunus serotina* développe une stratégie *K* dans ses stades juvéniles, puisqu'il est capable de persister dans un environnement stable grâce à 1) une vitesse de croissance extrêmement lente, 2) une

longévité exceptionnellement élevée comme « Oskar », et 3) une capacité à rejeter et à drageonner selon le « comportement d'Alice » précédemment décrit. Cette stratégie lui permet de s'établir dans des communautés forestières à canopée fermée, en présence de nombreux compétiteurs et avec peu de niches vacantes. Au contraire, *Prunus serotina* développe une stratégie *r* dans ses stades adultes puisqu'il tend à maximiser la croissance de ses populations et sa dispersion, grâce à 1) une vitesse de croissance très élevée, 2) une durée de vie limitée (quelques décennies en général), 3) une maturité sexuelle précoce (parfois dès la 3<sup>ème</sup> année !), 4) une abondante production de graines, et 5) une reproduction sexuée relativement indépendante des conditions édaphiques. Cette stratégie lui permet de coloniser très rapidement une trouée en y monopolisant l'espace et les

ressources pour y établir une population expansive. Secondairement, il se reproduira, à la fois sexuellement pour disperser ses graines et établir de nouvelles banques de plantules quiescentes dans la forêt environnante (syndrome d'Oskar), et végétativement pour se maintenir localement (comportement d'Alice). Ces caractéristiques existent chez d'autres essences forestières d'Amérique du nord, qui cohabitent sans problème avec *Prunus serotina* (e.g. *Fagus grandifolia*, *Quercus alba*, *Acer pensylvanicum*, *Tsuga canadensis*), mais n'a pas vraiment d'équivalent chez les espèces forestières européennes, d'où une probable clé de son succès...

En conclusion, nous pensons que cette double stratégie *r-K* non seulement confère à *Prunus serotina* un avantage compétitif sur les espèces indigènes, qui contribue certainement



à sa capacité invasive, mais qu'elle pourrait bien être un point commun à de nombreuses espèces invasives, en particulier ligneuses (e.g., *Ailanthus altissima*, Knapp and Canham, 2000 ; *Acer platanoides*, Webster et al., 2005 ; *Robinia pseudoacacia*, Lee et al., 2004 ; *Acer negundo*, R. Michalet com. pers. ; *Miconia calvescens*, J.-Y. Meyer com. pers.), voire herbacées (e.g., *Hedychium gardnerianum*, C. Lavergne com. pers.).

### Modéliser la dynamique invasive

La modélisation est ici considérée comme une simplification du monde réel à partir des déterminants préalablement reconnus. L'objectif premier était de confirmer les hypothèses issues de l'observation, à l'aide de modèles déterministes qui relèvent avant tout d'une démarche compréhensive et fondamentale. Comme les hypothèses ont été confirmées et le modèle jugé pertinent, l'étape de modélisation a été suivie d'une étape de simulation, qui consiste à faire varier certains paramètres de manière à apprécier le comportement du modèle. Enfin, une fois paramétrés grâce aux facteurs mesurés sur le terrain, les modèles ont servi à fournir des informations sur la dynamique à venir de l'invasion. La modélisation de la dynamique invasive de *Prunus serotina* s'est faite en 3 étapes successives : (1) construction d'un modèle rendant compte de la dynamique d'une population de *Prunus serotina* à l'échelle stationnelle (modèle local), (2) construction d'un modèle représentant la propagation de *Prunus serotina* à l'échelle d'un paysage forestier hétérogène (modèle paysager), (3) obtention d'un modèle complet par incorporation du modèle local dans le modèle paysager.

Les analyses d'élasticité du modèle local font apparaître qu'à l'ombre, le seul facteur déterminant du succès de l'invasion est la longévité des adultes fertiles. La présence d'une banque de plantules quiescentes (syndrome d'Oskar) devient également un facteur déterminant (mais qui reste nettement subordonné au précédent) dès lors que la probabilité d'une arrivée de lumière au sol, suite par exemple à une coupe ou un chablis, est non nulle. Ces deux stades de développement apparaissent donc être les « talons d'Achille » de l'envahisseur, mais

d'un point de vue pratique, ils sont particulièrement difficiles à atteindre, surtout si l'on considère leur capacité à rejeter. Toutefois, concernant cette dernière, elle participe peu à l'explosion démographique des populations de *Prunus serotina*, mais contribue à la survie locale des populations déjà implantées.

Le modèle paysager (et le modèle complet) ont permis de mettre en évidence le rôle de différents facteurs.

*Influence de l'hétérogénéité du paysage*- Curieusement, nous avons mis en évidence un temps de latence d'environ 80 ans entre l'implantation initiale d'un individu fertile dans une cellule et le début de sa propagation aux cellules voisines. Nous confirmons donc par la simulation un résultat empirique bien connu : le délai avant qu'une espèce invasive ne deviennent réellement envahissante ; ce résultat contribue également à la compréhension de sa reconnaissance tardive par les forestiers à Compiègne. Une fois que l'invasion a débuté, la propagation de *Prunus serotina* dans le paysage forestier de Compiègne est un processus hautement directionnel, contrairement à la dispersion des graines. C'est l'invasibilité des cellules paysagères qui détermine le trajet suivi par l'envahisseur, sa vitesse de propagation, ainsi que l'intensité avec laquelle il envahit certains secteurs de la forêt et en épargne d'autres. La proportion de paysage envahi augmente elle linéairement, révélant un phénomène de diffusion régulière. La vitesse de l'invasion varie en fonction de la structure de paysage, entre 260 et 315 m.an<sup>-1</sup> d'après nos résultats.

*Importance respective des vecteurs*- Les patrons d'invasion de la forêt de Compiègne peuvent être reproduits par la seule intervention des renards, qui sont les seuls à disperser les graines sur de longues distances, même lorsque moins de 1,5 % des graines subissent ce mode de dispersion. Ceci explique les variations importantes de la vitesse de propagation en fonction du temps. La barochorie et l'ornithochorie, qui concernent environ 98,5 % des graines, expliquent surtout la diffusion centrifuge progressive des noyaux d'invasion, d'où l'augmentation linéaire de la proportion de paysage envahi. Ces résultats confirment que même s'ils sont rares, les phénomènes de dispersion longue-distance

gouvernent à eux seuls la dynamique invasive (Suarez et al., 2001), en créant de nouveaux noyaux.

*Impact des tempêtes*- Les tempêtes accélèrent le processus invasif sans en modifier l'issue finale.

*Influence de la gestion forestière*- Les simulations en paysage virtuel montrent que seule une forêt de hêtres ralentirait l'invasion par rapport au paysage hétérogène réel. Une forêt de chênes ou de pins, accélérerait au contraire le processus invasif. L'implantation d'une bande de hêtraie entre la partie nord envahie du massif et la partie sud épargnée serait capable de ralentir significativement l'invasion. Un résultat similaire est retrouvé en cas d'éradication de *Prunus serotina* sur le front de l'invasion, mais il ne ferait que retarder l'échéance si la mesure n'était pas répétée à chaque pas de temps.

*Prédiction de l'invasion future*- Les simulations montrent que la forêt de Compiègne est proche de sa capacité maximale d'accueil de *Prunus serotina*. Seules les marges orientales et méridionales de la forêt devraient être envahies à l'avenir, un état stable étant obtenu vers 2074.

### La construction sociale de *Prunus serotina* : vides et invisibilité

Grace à une approche ethnologique et sociologique, reposant sur des entretiens semi-directifs, nous avons cherché à comprendre la perception du phénomène par les différentes catégories d'usagers de la forêt, partant du principe que *Prunus serotina* venait troubler l'ordonnement paysager et l'exploitabilité de ces forêts.

Au cours des enquêtes de terrain, les usagers de la forêt de Compiègne se sont montrés peu réactifs sur le sujet des invasions biologiques en général et de *Prunus serotina* en particulier. Hormis celles ayant des connaissances approfondies sur les enjeux écologiques, aucune des catégories d'usagers n'a montré un intérêt pour la question. À Compiègne, la catégorie des experts se confond dans les actes avec celle des lanceurs d'alerte. Parmi la cohorte d'usagers étudiée, ces derniers étaient au nombre de deux : un écologue travaillant au Conseil régional et un expert forestier privé membre de *Prosilva*. Ce combat se fait au nom de la biodiversité, du patrimoine,

c'est-à-dire de notions associées à un paysage intellectualisé, distancié, que ne partage pas forcément le grand public.

Parmi ceux qui ne connaissent pas *Prunus serotina*, dont des randonneurs ou des personnes habitant en forêt, certains l'ont remarqué sans approfondir leur recherche à ce sujet. D'autres disent passer trop vite pour le remarquer (VTTistes, cavaliers, chasseurs à courre). Ils axent plutôt leurs priorités sur la propreté des chemins ou du sous-bois, ou la persistance des arbres anciens autour de leur habitation. Ils ont cependant inventé des usages en rapport avec cet arbre dont ils apprécient l'esthétique. Certains ont élaboré un parcours de randonnée particulier en automne, de manière à passer dans les zones où il est abondant pour admirer son feuillage doré. D'autres ramassent ses fruits et en font des confitures. Les cavaliers aiment passer là où il se trouve pour manger quelques baies au cours de leur

balade. Enfin, des personnes viennent déterrer des plants pour les réinstaller dans leur jardin où ils souhaitent l'admirer. Certains en arrivent même à apostropher les agents de l'ONF qu'ils voient en train de couper du *Prunus serotina*. Pourtant, même lorsqu'il est « remarqué », *Prunus serotina* est l'innommable ; pour en parler, les promeneurs ont recours à la périphrase : « l'arbre qui est partout » ou « l'arbre qu'on trouve partout ». Pour ces usagers, *Prunus serotina* est reconnu, mais pas connu, identifié, mais sans identité. *A contrario*, pour d'autres *Prunus serotina* est connu, mais il n'est pas forcément reconnu ! Ainsi, il est surprenant, voire inquiétant, de constater que nombre de professionnels de la forêt, qui déclarent (bien) connaître *Prunus serotina*, le confondent avec d'autres espèces, comme *Prunus padus* ou *Prunus mahaleb*, voire avec d'autres essences exotiques ne lui ressemblant absolument pas (e.g. avec *Betula lutea* ou bouleau jaune, appelé « merisier » par les Québécois). *Prunus serotina*

passé le plus souvent inaperçu, même lorsqu'il domine le paysage ! (Fig. 8). L'absence de nom vernaculaire ou l'utilisation d'un nom vernaculaire erroné sont assez évocatrices du problème de perception.

Sans danger pour la santé, plutôt joli, parfois utile, *Prunus serotina* n'est pas rejeté par la population. Ceux qui l'ont remarqué disent l'avoir toujours vu là. Bien que rapide à l'échelle des écosystèmes forestiers, la dynamique invasive est encore trop lente et progressive pour être perçue par les usagers de la forêt. *Prunus serotina* s'intègre. A l'instar de Diamond (2005) l'échec de perception est le résultat de la « normalité rampante » ; les repères fondamentaux de la normalité évoluant graduellement et de manière imperceptible. Quel meilleur exemple que ces riverains qui ne connaissent l'arbre ni par son nom, ni par son histoire, ni par ses caractéristiques biologiques, mais qui utilisent malgré tout ses fruits pour en faire des confitures,



**Figure 8. Le paradoxe de l'omniprésence invisible.** Quatre vues de la forêt de Compiègne, montrant l'omniprésence de *Prunus serotina* dans le paysage, que ce soit dans les parcelles en régénération (à gauche), en coupe d'ensemencement (en haut, à droite) ou en sous-bois (en bas, à droite). C'est entouré de ces parcelles que la plupart des usagers de la forêt de Compiègne a été interrogée lors de l'enquête ethnologique ; une majorité déclare ne pas connaître *Prunus serotina*, d'autres qu'il n'y en a pas dans les environs...

celles-ci entrant tout aussi progressivement dans les rites familiaux ? Il est clair qu'une éducation serait un préalable indispensable s'il y avait une volonté d'éradication ou même de contrôle, puisque le regard des usagers sur cet arbre n'a pas été formé à le voir en tant qu'envahisseur biologique.

Deux principales raisons permettent d'expliquer cet état de fait : la médiatisation quasi inexistante du phénomène et le fait que, pour la forêt de Compiègne, en dehors d'une minorité éclairée constituée de scientifiques et de naturalistes amateurs -représentant les « lanceurs d'alerte » (*sensu* Chateauraynaud & Tornay, 1999, i.e., une entité capable d'un certain état de veille, d'une capacité perceptuelle, de vigilance), seuls les gestionnaires forestiers directement confrontés au problème en ont conscience. Cet exemple en forêt de Compiègne illustre les existences diverses que peut prendre un même objet à partir d'interprétations, c'est-à-dire des visions différentes de la forêt par chaque catégorie sociale (Picon, 1996). On oscille entre la situation où il devient le centre des préoccupations (par exemple, chez les naturalistes et certains forestiers) et celle où il reste invisible. Ce dernier cas s'observe en particulier chez certains usagers de la forêt qui viennent y chercher des éléments répondant à leurs attentes et aspirations, et qui éliminent littéralement de leur champ de vision toute chose les contrariant.

On peut enfin s'interroger sur les raisons qui l'emporteraient dans la décision d'éradiquer une espèce, dont le statut est tellement instable dans le temps ! N'oublions pas, comme le rappelle remarquablement Starfinger et al. (2003), que l'ennemi d'aujourd'hui (l'envahisseur agressif, « l'opresseur des indigènes », la peste des forêts) fut il y a peu, un ami désiré (le bois exotique rentable, l'améliorateur des litières, le protecteur du gibier, le pare-feu naturel), dont la « propagation à l'ensemble de la forêt française » a même été préconisée au sein de la prestigieuse Société botanique de France ! Non content d'être invisible, *Prunus serotina* jouerait-il les Dr. Jekyll et Mr. Hyde de nos forêts ? De plus, rien ne permet de dire quelle sera son évolution dans les prochaines décennies. Des cas plus anciens d'invasions

biologiques ont montré une régression spontanée de l'espèce au bout d'un certain temps. Il s'agit aussi de ne pas oublier qu'une partie non négligeable de la flore, considérée aujourd'hui comme autochtone, fut initialement allochtone : les archéophytes. C'est le cas également de la faune ; qui se souvient dans le nord de la France, que le lapin de garenne n'y fut introduit que durant le Haut Moyen Âge ? On peut ainsi légitimement se demander la place sociale et écologique des arguments à opposer au « vagabondage » des espèces décrit par Clément (2002). Une volonté d'éradication n'est-elle pas également la conséquence d'une médiatisation souvent moralisante, qui demande de « protéger la nature » au nom des générations futures, de manière à corriger les excès de notre civilisation ? C'est ainsi que certaines espèces deviennent des sortes de bouc émissaire de groupes sociaux.

### Conclusion

Le cerisier tardif est aujourd'hui considéré comme l'une des plantes invasives les plus préoccupantes en Europe occidentale. Si nos travaux ont permis de faire un état des lieux de l'invasion relativement précis pour la Picardie, l'une des régions les plus touchées en France, ce travail reste à faire pour les autres régions. Les analyses conduites ont permis de préciser les conditions écologiques dans lesquelles une station forestière pouvait être envahie. Ainsi, en dehors des sols calcaires et/ou hydromorphes, *Prunus serotina* semble en mesure de s'établir sur tous les types de sol, même s'il ne devient réellement envahissant et incontrôlable que sur les sols les plus pauvres (sols de la série podzologique) et bien drainés. Son amplitude écologique est relativement large, ce qui est évidemment un atout pour lui. Grâce à une stratégie démographique et une plasticité n'ayant pas d'équivalent chez les essences indigènes et qui se révèlent tout à fait adaptées au régime de perturbations caractérisant les forêts gérées, *Prunus serotina* s'intègre parfaitement aux cycles sylvigénétiques ou sylviculturaux des forêts tempérées d'Europe occidentale. Nos résultats nous amènent aussi à nuancer la dépendance de l'espèce vis-à-vis de la lumière. Certes *Prunus serotina* ne peut atteindre la canopée d'une forêt, devenir fertile et envahir un peuplement forestier s'il est privé

de lumière. Mais l'absence de lumière ne l'empêche pas de s'établir : grâce au « syndrome d'Oskar », il peut former des banques de plantules quiescentes très longévives en l'absence de toute perturbation génératrice de lumière. C'est là un autre atout incontestable de l'envahisseur. La lumière ne fait finalement que révéler la présence de *Prunus serotina*, qui attendait dans l'ombre que son heure arrive...

Une autre conclusion lourde de conséquences est que *Prunus serotina* occupe prioritairement des niches écologiques naturellement (sols de la série podzologique) ou artificiellement (peuplements équiens « débarrassés » de leur sous-étage ligneux) vacantes. Des recherches complémentaires seront nécessaires pour évaluer les conséquences de l'invasion à plus long terme. Dans bien des cas, si ce n'est dans tous les cas, les altérations de la biodiversité, comme l'invasion elle-même, sont une conséquence d'un facteur externe : une perturbation ou un régime de perturbations qui survient sur un terrain dont la synécologie est compatible avec les exigences autoécologiques de l'envahisseur. Finalement, *Prunus serotina* n'est que le passager d'un changement plus profond qui affecte les écosystèmes forestiers européens, la conséquence visible d'une nouvelle relation entre biotope, biocénose et perturbations.

Conséquence visible ? Peut-être pas si l'on considère que, paradoxalement, là où *Prunus serotina* est massivement présent, au point de dominer le paysage, comme en certaines parties de la forêt de Compiègne, il est invisible. Cette invisibilité est probablement liée à l'absence de cadre cognitif d'appréhension (de schèmes de connaissance et d'action), plutôt qu'à sa présence ou absence au sens physique du terme. *Prunus serotina* est là, à la manière de l'étranger que personne ne reconnaît, dans l'indifférence générale à sa « personne » qui n'a d'autre statut que celui de l'intrus qu'il faut ignorer et dont on refuse la connaissance. Finalement, l'invasion biologique n'a en soi aucune signification tant que le problème n'est pas construit socialement, faute de quoi il ne peut accéder au statut de problème public. En l'absence de conséquences sur les aménités de la forêt ou sur la santé publique, *Prunus serotina* laisse indifférent l'utilisateur

ordinaire de la forêt. Au-delà du cas de *Prunus serotina*, il manque généralement une lecture politique, sociale et économique des enjeux écologiques des invasions biologiques, d'où la difficulté à faire passer les messages d'alertes aux politiques et aux citoyens. En dehors de cas particuliers (*Caulerpa taxifolia* en mer Méditerranée, l'ambrosie en région Rhône-Alpes), les plantes invasives en général ne sont pas encore un problème, ni pour l'agenda politique, ni pour la société.

**Remerciements** – Cette contribution a été réalisée à partir du rapport final du projet de recherche « Dynamique invasive du cerisier tardif, *Prunus serotina* Ehrh., en système forestier tempéré : déterminants, mécanismes, impacts écologiques, économiques et socio-anthropologiques » (coord. G. Decocq), financé par le Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable (MEDD) dans le cadre du programme INVABIO II. L'auteur remercie tous les participants et plus particulièrement Bernard Kalaora pour la partie socio-anthropologique de l'étude.

## Références

- Auclair, A.N., 1975. Sprouting response in *Prunus serotina* Ehrh.: Multivariate analysis of site, forest structure and growth rate relationships. *Am. Midl. Nat.* 94: 72-87.
- Auclair, A.N., Cottam, G., 1971. Dynamics of black cherry (*Prunus serotina* Ehrh.) in Southern Wisconsin Oak Forests. *Ecol. Monogr.* 41 (2): 153-177.
- Chateauraynaud F, Torny D, 1999. Les sombres précurseurs : une sociologie pragmatique de l'alerte et des risques. Paris, EHESS.
- Clément G, 2002. *L'éloge des vagabondes*, Nil Editions.
- Del Tredici, P., 2001. Sprouting in temperate trees: a morphological and ecological review. *Botanical revue*, 67, 121-140.
- Diamond J. 2005. *Collapse. How societies choose to fail or succeed*. [Traduction française : *Effondrement. Comment les sociétés décident de leur disparition ou de leur survie*. Gallimard, Paris, 2006].
- Givnish, T.J., 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15, 63-92.
- Godefroid, S., S. S. Phartyal, G. Weyembergh, and N. Koedam. 2005. Ecological factors controlling the abundance of non-native invasive black cherry (*Prunus serotina*) in deciduous forest understory in Belgium. *Forest Ecology and Management* 210:91-105.
- Greig, N. 1993. Regeneration mode in neotropical Piper: habitat and species comparisons. *Ecology* 74, 2125-2135.
- Grime, J.P., 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. 2nd eds. John Wiley, Sons Ltd., Chichester.
- Grime, J.P., Jeffery D.W., 1965. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *J. Ecol.* 53, 621-642.
- Hough, A.F. 1965. Black cherry (*Prunus serotina* Ehrh.) in silvics of forest trees in the United States. In: A Fowells (Eds) *Agriculture handbook* 271, Dept of Agriculture, Washington, pp 539-545.
- Knapp, L.B., Canham C.D., 2000 Invasion of an old-growth forest in New York by *Ailanthus altissima*: sapling growth and recruitment in canopy gaps. *Journal of the Torrey Botanical Society* 127, 307-315.
- Lee, C.S., Cho, H.J., Yi, H. 2004. Stand dynamics of introduced black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) plantation under different disturbance regimes in Korea. *For. Ecol. Manage.* 189, 281-293.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton Marquis, 1990)
- Marquis, D.A., 1990. *Prunus serotina* In: Burns RM, Honkala BH (Eds) *Silvics of North America*, Vol. 2, *Hardwoods agriculture handbook* Washington, DC, pp 594-604.
- Peterson, C.J., Pickett, S.T.A., 1995. Forest reorganization: a case study in an old-growth forest catastrophic blowdown. *Ecology*, 76, 763-774.
- Petit, R.J., Bialozyt, R., Garnier-Géré, P., Hampe, A., 2004. Ecology and genetics of tree invasions: from recent introductions to Quaternary migrations. *For. Ecol. Manage.* 197, 117-137.
- Picon B, 1996. Du bon usage de la menace : chronique des représentations de la nature en Camargue, *Etudes rurales*, n° 141-142, pp. 143-156
- Reinhart, K.O., Packer, A., van der Putten, W., Clay K., 2003. Plant-soil biota interactions and spatial distribution of black cherry in its native and invasive ranges. *Ecology Letters* 6, 1046-1050.
- Silvertown, J.W., 1982. *Introduction to plant population ecology*. Longman, London.
- Starfinger, U., 1991 *Population Biology of an Invading Tree Species Prunus serotina* In: Seitz A, Loeschke V. (Eds), *Species Conservation: A Population Biology Approach*. Basel, A. Birkhäuser Verlag, pp 171-184.
- Starfinger, U., 1997. Introduction and naturalization of *Prunus serotina* in central Europe, in Brock JH, Wade M, Pysek P and Green D (Eds), *Plant invasions: studies from North America and Europe*. Leiden, Backhuys, pp 161-171.
- Starfinger, U., I. Kowarik, M. Rode, H. Schepker. 2003. From desirable ornamental plant to pest to accepted addition to the flora? - The perception of an alien plant species through the centuries. *Biological Invasions* 5:323-335.
- Webster, C.R., Nelson, K., Wangen, S.R., 2005. Stand dynamics of an invasive tree, *Acer platanoides*. *For. Ecol. Manage.* 208, 85-99.

## Écologie, développement et évolution des plantes carnivores à urnes du genre *Nepenthes*

Vincent BONHOMME

Chercheur associé à l'UMR CBAE (<http://www.UMR5059.univ-montp2.fr/>) <http://www.vincentbonhomme.fr/> / [bonhomme.vincent@gmail.com](mailto:bonhomme.vincent@gmail.com)

Le genre de plante carnivore à urnes *Nepenthes* comprend au moins 120 espèces, réparties principalement dans les îles du sud-est asiatique, dans une grande variété d'habitats. Les pièges de ces espèces lianescentes sont des feuilles modifiées en urnes qui présentent une grande diversité morphologique. Pendant longtemps, on a cru que leur système de capture reposait uniquement sur les propriétés glissantes de leur couche cireuse responsable de la chute des insectes. Pourtant chez *Nepenthes rafflesiana* au moins, cette zone cireuse est perdue au cours de l'ontogénie, induisant un changement de forme du piège. Le fluide digestif de cette espèce s'est