

QUE SAVONS-NOUS DE LA FOUGÈRE AIGLE ?

YANN DUMAS

Il est important de connaître la biologie des organismes présents dans un écosystème, de mieux comprendre leurs rôles, leurs atouts ou leurs faiblesses pour prévoir les effets de modifications éventuelles de leur environnement. Les espèces rares sont ainsi plus facilement protégées. Mais, plus indirectement, connaître l'autécologie des espèces les plus banales est tout aussi important, car leur influence sur le fonctionnement de l'écosystème peut être prépondérante. Dans le monde végétal forestier français, une dizaine d'espèces peuvent être considérées comme dominantes et compétitives. On s'intéresse généralement à celles-ci dans la phase de régénération des peuplements forestiers dont elles bloquent le processus, puis on les oublie durant toute la suite du cycle sylvicole. Or, certaines demeurent en sous-bois et constituent une biomasse importante. On peut se demander quelle est leur influence sur les autres espèces végétales et leur rôle dans la chaîne trophique, quelles sont leurs relations avec les modifications induites par le gestionnaire forestier ou agricole.

Cet article dresse l'état des connaissances sur l'une de ces espèces, sans doute la plus étudiée : la Fougère aigle, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. Nous nous appuyons sur une bibliographie très riche : quatre colloques internationaux, deux synthèses bibliographiques et des centaines d'articles scientifiques. Cependant, dans un souci de lisibilité, un nombre limité de références est mentionné. Après un aperçu de l'étymologie, de la taxonomie et des aspects historiques liant la Fougère aigle à l'homme, nous abordons les particularités biologiques permettant d'expliquer son extension. Nous mentionnons aussi les faiblesses qui font que cette plante ne s'adapte pas à tous les milieux. Enfin, nous analyserons l'habitat "ptéridaie" pour comprendre son rôle vis-à-vis de la biodiversité.

ÉTYMOLOGIE, TAXONOMIE

Pteridium aquilinum provient du grec *Pteris* (aile) et du latin *aquila* (aigle). Pour certains auteurs, la forme de sa feuille rappelle l'aile de l'oiseau. D'autres mentionnent que la coupe de son rhizome suggère une tête d'aigle.

Tryon, en 1941, proposa une première simplification de sa taxonomie qui devenait inextricable avec plus de 135 noms sur l'ensemble du globe. Il aboutit alors à une classification en deux sous-espèces et 12 variétés.

Une étude récente (Thomson, 2000), qui met en œuvre des techniques complexes d'analyses statistiques et génétiques, propose une classification en 7 espèces et 2 sous-espèces. La taxonomie du genre *Pteridium* n'est donc pas figée mais au contraire en pleine évolution. La difficulté de cette classification est due à la grande variabilité morphologique de cette espèce cosmopolite. Certaines formes n'ont aucune validité taxonomique car il s'agit d'écotypes rencon-

trés par exemple sur limon carbonaté. D'autres ont par contre une réelle origine génétique. C'est notamment le cas des hybrides *caudatum* et *yarrabense* (tétraploïdes).

TABEAU I Liste des espèces hybrides et sous-espèces distinguées par Thomson (2000)
Entre parenthèses, les territoires français dans lesquels on peut rencontrer les différentes formes

Famille	Genre	Espèces	Hybride	Sous-espèce
<i>Dennstaedtiaceae</i>	<i>Pteridium</i>	<i>aquilinum</i> (France métropolitaine, Réunion)	<i>caudatum</i> (Guyane)	
		<i>arachnoideum</i>		
		<i>decompositum</i>		
		<i>africanum</i>		
		<i>revolutum</i>		
		<i>esculentum</i> (Nouvelle-Calédonie)	<i>yarrabense</i>	
		<i>latiusculum</i> (Saint-Pierre-et-Miquelon)		<i>pubescens</i>
		<i>pseudocaudatum</i>		

L'analyse de Thomson (2000) a permis d'établir que, contrairement à ce qui était admis jusque-là, différentes espèces sont rattachées au genre *Pteridium*. La synthèse bibliographique proposée ici porte essentiellement sur ce que les spécialistes appellent le "complexe *aquilinum*", c'est-à-dire un ensemble de types morphologiques au statut taxonomique encore mal défini et répandu sur l'ensemble de l'Europe. Mais on s'intéresse plus globalement à l'ensemble du genre *Pteridium* car, dans certaines études réalisées dans le passé et hors Europe, on a considéré tous les taxons comme des sous-espèces ou variétés de notre Fougère aigle locale.

HISTOIRE

Son origine

Ses proches parents sont apparus sur la planète il y a plus de 55 millions d'années et sa forme actuelle est présente en Europe depuis au moins 5 millions d'années. On a pu prouver par analyse pollinique du sol qu'elle se cantonnait aux forêts claires et lisières ombragées jusque, grossièrement, à la période néolithique (entre - 7 000 ans au Pays de Galles et - 5 000 ans dans le Nord de l'Angleterre).

L'utilisation de la Fougère aigle par l'homme

Plusieurs usages aujourd'hui abandonnés participaient sans doute à la maîtrise de son extension. On la récoltait en guise de paille pour constituer la litière du bétail, le paillage des cultures, des toits de chaumes (pas de fermentation) ou des emballages alimentaires (d'où l'un de ses noms "fougère à cerises"). Elle servait aussi à l'alimentation humaine : "pain de fougère" dans le Mâconnais en cas de disette (Coquillat, 1950) et dans de nombreuses autres parties du monde (Amérique du Nord, Brésil, îles Canaries, Nouvelle-Zélande) ; jeunes crosses bouillies en guise d'asperges. Elle entrait dans la médecine traditionnelle, comme vermifuge par exemple. On l'employait aussi comme fourrage pour le bétail et les rhizomes arrachés avec un outil en fer servaient à l'alimentation des porcs. Le travail de Mignan et Peron (1985) permet de l'attester. On peut lire dans leur étude qui porte sur les usages du Moyen Âge, « *La fouchière et les racines dicelle*,

arrachier et fauchier aquelconque ferrement » ou encore « *cuillir la fouchière ala faucille et arracher ala pioche pour leur diz pourceau* ».

Enfin et surtout, l'industrie en consommait la plus grande quantité, d'une part pour la production d'énergie (maltage) et d'autre part comme source de potasse pour l'élaboration d'engrais, de savon ou de verre (après mélange avec de la silice pour faciliter la fusion en remplacement de la soude). La technique de fabrication du verre mise au point par les Romains utilisait la fougère dès lors que l'approvisionnement en bois ou en soude était déficient. Ce qui fut le cas notamment lors des invasions barbares au IV^e siècle et ce jusqu'au XIX^e siècle pour les régions les plus pauvres (Écosse). L'exploitation a même repris lors de la Première Guerre mondiale pour pallier la pénurie de potasse qui était essentiellement importée d'Allemagne (Rymer, 1976). La Fougère aigle contient une proportion assez intéressante de potassium (1 à 2 % du poids sec), et surtout un pourcentage élevé de dioxyde de potassium (KO₂) dans les cendres (40 %). Des quantités très importantes de Fougère aigle étaient exploitées, principalement pendant les mois de juillet et août, où le rendement en potasse par unité de surface est le meilleur. Le « *vairre de feuchiere* » ainsi produit était de qualité moyenne.

Ces unités de production de "verre de fougère" ont donné, au moins dans certains cas, le nom de "Fougère" aux lieux où elles étaient implantées. C'est le cas de la ville de Fougères (Ille-et-Vilaine) où l'artisanat de verrerie est traditionnel. On dénombre plus de 150 formes de cette dénomination dans les différents dialectes du territoire français (sans compter les noms de lieux désignant un peuplement de fougère, autrement dit la ptéridaie ou fougeraie). C'est donc plus de 1 000 lieux en France qui se nomment "fougère" sous une forme ou sous une autre d'après l'interrogation de la base de donnée BDNYME (sur le site Internet de l'IGN) ! Ces noms ont, pour un certain nombre d'entre eux, la racine latine *filix* (Fluquière dans l'Aisne, Feugre dans le Nord ou Fauges en Savoie). Mais d'autres ont pour origine le dialecte local. C'est notamment le cas de Heugarolles ou Le Houga qui proviennent du gascon *héous* et Filetta ou Feliceto du Corse *féllica* (Pégorier et Lejeune, 1997 ; Fontaine, 2001).

Gestion des territoires et comportement de la Fougère aigle

Du fait de l'homme, dès le Néolithique, cette plante a pu gagner les espaces ouverts issus de la déforestation et la création de fermes permanentes. Depuis le début de notre ère, suite à un climat médiéval chaud et humide, à des mouvements de populations et à des modifications de pratiques culturelles, elle s'est développée. En Grande Bretagne, l'extension de son aire de répartition est estimée entre + 0,65 et + 3,3 % par an (Taylor, 1986). L'histoire récente et l'abandon de l'ensemble des pratiques que l'on vient de lister peuvent expliquer, au moins en partie, la recrudescence de cette espèce comme l'observent les Britanniques sur leur territoire.

DISTRIBUTION

Les seules régions du globe où l'on ne rencontre pas le genre *Pteridium* sont la partie tempérée de l'Amérique du Sud, les régions polaires et les déserts. Cette extension géographique peut s'expliquer par une grande capacité d'adaptation à des conditions stationnelles extrêmement variées et par des stratégies de conquête et de défense très performantes.

Il faut signaler, au sujet de sa distribution mondiale, une erreur très couramment reproduite dans la littérature anglo-saxonne. En effet, il est souvent écrit que Coquillat (1951) a classé la Fougère aigle parmi les cinq espèces les plus répandues sur la planète ; or, l'article en question ne cite pas cette espèce.

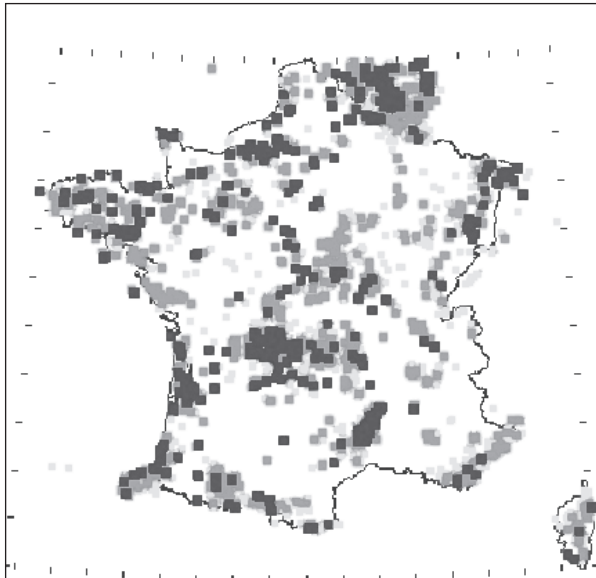
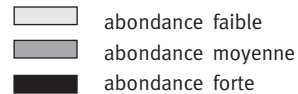


FIGURE 1
DISTRIBUTION DE LA FOUGÈRE AIGLE
D'APRÈS LA BASE DE DONNÉES SOPHY



En France, *Pteridium aquilinum* est présent dans tous les départements métropolitains (Prelli et Boudrie, 1992). La carte obtenue à l'aide de la base de donnée SOPHY (de Ruffray

et al., 2000) montre sa distribution sur le territoire. Les zones de plus forte abondance sont le Massif Central, la Bretagne, les Landes, les Vosges et les Ardennes.

Dans les DOM-TOM, la Fougère aigle se rencontre en Guyane sous la forme hybride *caudatum*, en Nouvelle-Calédonie sous la forme *esculentum*, à la Réunion sous la forme *aquilinum* (Frédéric Badré, MNHN, communication personnelle). À Saint-Pierre-et-Miquelon, elle est présente sous la forme *latiusculum*.

Elle semble absente de la Martinique et de la Guadeloupe et contrairement à ce qui est écrit dans d'anciennes références, elle est aussi absente de la Polynésie française (d'après Jacques Florence, IRD, communication personnelle).

AUTÉCOLOGIE

Le climat

- *Le vent*

Elle n'affectionne pas les stations ventées ; ainsi, même si elle est rencontrée couramment dans de telles situations (côtes bretonnes par exemple), elle n'y atteint pas des records de biomasse et la hauteur des frondes est dans ce cas relativement faible. Roberts *et al.* (1986) estiment la vitesse du vent au-dessus des frondes de Fougères aigle à un dixième de ce qu'elle est au-dessus de la canopée des arbres. Il semble que la cuticule des frondes qui apparaissent en situation exposée soit plus épaisse.

- *L'altitude et la température*

L'altitude a une influence négative sur la hauteur des fougères mais, selon Perot (1998), celle-ci peut être compensée par une augmentation de la densité des frondes de sorte que la biomasse aérienne ne soit pas réduite. Cet auteur pense que l'effet du gel nuit principalement aux premières frondes qui apparaissent au printemps, celles qui ont un fort potentiel de croissance.

Une gelée tardive peut donc donner une chance de développement à un nombre de frondes plus important mais à potentiel de croissance plus faible.

Il est probable que des climats extrêmes soient corrélés à une productivité faible. La photosynthèse nette enregistrée par Hollinger (1987) suit une courbe en cloche avec un optimum entre 15 et 20 °C. Le nombre de jours de gel et la température minimale du sol sont inversement corrélés à la hauteur des frondes. On la rencontre malgré tout en France depuis le niveau de la mer jusqu'à une altitude de 1 700 m (Rameau *et al.*, 1989) et ailleurs dans le monde sous climat plus chaud jusqu'à plus de 3 000 m. Le record mondial est enregistré avec *Pteridium aquilinum* var. *wightianum* (dénommée aujourd'hui *Pteridium revolutum*) sur le Mont Wilhelm en Nouvelle-Guinée à 3 383 m.

- *La sécheresse*

En période de sécheresse, la Fougère aigle ne régule pas aussi rapidement sa conductance stomatique que les arbres, ainsi le pourcentage de l'évapotranspiration réalisée par cette espèce peut atteindre 65 % du total évaporé sur la station.

Influence des changements globaux (climat, composition de l'atmosphère)

Whitehead *et al.* (1994) ne mettent pas en évidence d'effet sur la croissance d'un enrichissement de l'air en CO₂ dans la limite d'une concentration de 550 ppm pendant six mois. Ils considèrent donc que la Fougère aigle ne bénéficie pas instantanément d'un tel enrichissement mais supposent qu'à plus long terme, après accumulation de réserves dans les rhizomes, de tels changements peuvent lui être favorables. Ils démontrent qu'un apport en azote et phosphore se traduit par un allongement de la période de végétation, ce qui, dans un climat plus chaud, devrait permettre à cette plante d'accroître sa biomasse sans subir de gelées précoces.

Werkman et Callaghan (1994) montrent l'effet positif d'une élévation de la température de 1 °C durant 50 jours sur la hauteur des frondes, leur densité et leur date d'émergence.

La lumière

La Fougère aigle est une espèce de lumière, c'est-à-dire que son développement maximum est obtenu en condition de faible couvert, mais elle supporte un certain niveau d'ombrage. À un faible niveau d'éclairement, le nombre de frondes est réduit par rapport à une situation de pleine lumière. En revanche, la surface des frondes s'accroît et la proportion de la biomasse de leurs structures porteuses (rachis) augmente à l'ombre, ce qui entraîne la production d'un humus moins bien dégradé. Les courbes de croissance de Nabuurs (1996) montrent qu'aux taux intermédiaires d'éclairement relatif (25 à 30 % de la lumière incidente = part de l'éclairement total parvenant jusqu'à elle en sous-bois), la Fougère aigle a un taux de croissance de 50 à 60 % par rapport à la pleine lumière. Elle survivrait à un taux d'éclairement relatif égal à 2-3 %. Ce résultat permet d'estimer sa tolérance au couvert forestier avant de pouvoir bénéficier d'un apport de lumière dû à une éclaircie. Hollinger (1987) a mesuré l'éclairement au seuil de compensation, c'est-à-dire l'éclairement minimal reçu au cours de la matinée pour que la Fougère aigle effectue une photosynthèse nette positive (déduction faite de la respiration). Il annonce le chiffre de 11,6 μmol de photon/m²/s. Ceci signifie que la Fougère aigle réalise une photosynthèse nette positive dès lors que le rayonnement atteint, en cours de journée, environ 1 % du rayonnement qui serait reçu en plein découvert lors d'une belle journée d'été.

Ainsi, la description que nous fait Henri Pourrat des sous-bois d'une sapinière auvergnate est transposable à bien d'autres forêts du monde. « *Les chemins sablonneux s'enfoncent de salle*



obscur en salle obscure, parmi la mousse et la fougère, sous ces grandes rames balançantes... où le soleil semble n'avoir point percé depuis des mondes d'années ».

Fougère aigle sous pineraie en forêt domaniale d'Orléans
Photo Y. DUMAS

Toutefois, la durée d'éclairement peut être plus importante que l'intensité. De plus, l'ombre joue aussi un rôle négatif sur la fertilité des frondes. Gamblin *et al.* (1986) remarquent qu'un sous-étage fournit un ombrage suffisant pour éradiquer cette fougère en forêt normande. C'est aussi ce que l'on observe en forêt d'Orléans où elle se rencontre aussi bien sous peuplement de Pin que de Chêne lorsque ceux-ci sont conduits en structure simple à un seul étage. La présence d'une cépée de Charme, sous laquelle seules quelques mousses parviennent à subsister, permet d'interrompre localement le couvert continu de la ptéridaie. Brêthes (1993) signale par exemple dans la description des types de station SC2 et SC3 que « la Fougère peut être très abondante lorsque le Charme est absent ». Pour le type de station SE2, il préconise « de maintenir un sous-étage feuillu pour limiter la prolifération de la Fougère aigle, dans le cas d'option résineuse ». Mais, à ce niveau d'ombrage (sans doute de l'ordre de 1 % de la lumière incidente), très peu d'espèces parviennent à survivre, ce qui induit une diversité de l'étage herbacé très faible. Hill et Jones (1978) observent la quasi-disparition de la Fougère aigle dans une plantation d'Épicéa de Sitka au Pays de Galles avant éclaircie. Il semble donc que des peuplements denses ou avec sous-étage soient suffisamment sombres pour éradiquer localement cette espèce. Par contre, le peuplement de Pin, plus clair, semble être un écosystème très favorable à la Fougère aigle. Cette association est classique en France avec le Pin sylvestre, le Pin maritime ou le Pin laricio, mais elle l'est en fait un peu partout sur la planète avec d'autres espèces de Pins. De nombreux exemples d'associations nous sont donnés par Page (1976) : *Pinus canariensis/Pteridium aquilinum* dans les îles Canaries, *Pinus ponderosa/Pteridium latiusculum* subsp. *pubescens* en Arizona et *Pinus caribaea/Pteridium caudatum* dans les Caraïbes. D'autres essences à faible couvert telles que le Bouleau ou le Tremble lui offrent un habitat encore meilleur.

Le sol

- *Caractère indicateur*

Pour les agriculteurs du Morvan, une terre à fougère est synonyme de terre profonde et Orliac (1990) le vérifie en enregistrant qu'elle envahit les meilleures terres. Sa vigueur est maximale sur brunisol. La présence de la Fougère aigle est associée à une forte croissance de l'*Eucalyptus delegatensis* en Australie, du Pin maritime au Portugal et dans les Landes en France (Demounem, 1967) et à une tendance favorable chez le Pin laricio de Corse en secteur ligérien (Gilbert *et al.*, 1995). Dans ces deux derniers exemples, elle est indicatrice de sols à humidité moyenne (nappe phréatique comprise entre 30 et 200 cm). La période de végétation y est plus longue que sur

des sols engorgés où domine la Molinie. Dans des études nord-américaines, il ressort que la croissance de la Fougère est bien corrélée à l'indice de fertilité du Douglas ou du Tremble.

En fait, dans un contexte de sol acide et peu favorable, sa présence est révélatrice de conditions non-extrêmes, c'est-à-dire ni trop acides, ni trop engorgées et donc relativement favorables. Cette apparente affinité pour des milieux fertiles est en contradiction avec les types d'humus sur lesquels on la rencontre le plus fréquemment dans l'Orléanais, à savoir les hydromoder, dysmoder et mor (Brêthes, 1993). Mais, en termes de diagnostic de station, il ne faut pas oublier :

- que sa présence modifie le type d'humus par accumulation de litière non dégradée (Orliac, 1990), qui ne reflèterait alors plus les réelles aptitudes trophiques du site que seul un bilan chimique pourrait révéler ;

- que, sur milieu plus fertile, elle se retrouve en présence d'espèces qui lui sont défavorables (par exemple le mélange Chêne/Charme remplace le Pin), voir aussi le chapitre ci-dessous.

Sa production est par ailleurs plus forte sur les sols dont la podzolisation est la plus marquée. Or, ce type de sol est souvent contraignant pour les arbres. La production d'une essence forestière peut donc dans ce cas répondre de façon opposée à la croissance de la Fougère aigle. Ceci peut s'expliquer par le fait que l'horizon Bp caractéristique de ce type de sol est riche en éléments nutritifs et peut être exploité par les rhizomes (Hellum, 1966 *in* : Jobidon, 1995).

Elle peut aussi s'adapter à des sols très ingrats : tel est le cas, rapporté par Page (1976), d'une épaisse ptéridaie de forme buissonnante installée au Kamchatka (presqu'île russe) dans le sol salé d'une source chaude. Cependant, elle est absente sur sol squelettique et rare sur dune de sable.

• *Caractéristiques chimiques*

C'est une espèce acidiphile pour laquelle le pH optimum est inférieur à 4,5 mais on peut la trouver sur milieu carbonaté dans la Côte-d'Or, les Hautes-Alpes ou la Haute-Marne. La gamme de pH est donc très large : 3,0 à 7,6. Rameau *et al.* (1989) la considèrent comme une espèce bi-modale, c'est-à-dire rare sur milieu peu acide et neutre mais présente sur les milieux "extrêmes" très acides et carbonatés. Cette distribution ne serait pas liée à une inadaptation aux niveaux d'acidité moyens mais plutôt à une concurrence trop forte des autres espèces dans cette gamme de fertilité. Cependant, les frondes sont plus petites et leur biomasse est plus faible dans les stations pauvres chimiquement (Perot, 1998).

Un apport combiné d'azote (N) et de phosphore (P) avec ou sans apport de potassium (K) provoque l'augmentation du nombre de frondes et de la longueur des rhizomes (Daniels, 1986). Mais un apport en N utilisé seul ne favorise l'augmentation du nombre de frondes que s'il est important et une fertilisation en P n'a aucun effet visible la première année. Par contre, après un an de stockage des nutriments dans les rhizomes, on observe une augmentation du nombre de frondes. D'ailleurs, Whitehead *et al.* (1994) mettent en évidence une augmentation de la biomasse sèche des rhizomes, de leur longueur et du nombre de bourgeons actifs suite à une fertilisation en P.

• *Caractéristiques hydriques*

La Fougère aigle se rencontre sur sols humides à secs, bien que sa vigueur soit faible dans ce dernier cas. L'un des principaux facteurs limitants est l'aération du sol. Elle n'apprécie pas les sols très engorgés, ce qui laisse penser que le drainage de landes à Molinie avant boisement en Pin peut être à l'origine d'une recrudescence de cette espèce. Elle est absente des milieux aquatiques mais peut se rencontrer en marge de sol marécageux. Nous avons vu qu'elle s'adapte assez mal aux sécheresses de l'air, par contre elle régule mieux sa conductance stomatique en

fonction des variations de niveau hydrique du sol, ce qui lui permet de s'adapter à des sécheresses temporaires de celui-ci.

STRATÉGIE DE CONQUÊTE

Capacité de dispersion par spores

Les spores sont produites en grande quantité (environ 30 millions par fronde fertile). Leur taille inférieure à 39 µm permet de classer cette espèce parmi les fougères ayant les plus petites spores. Les sporanges commencent à apparaître à la mi-juin et les spores sont émises fin juillet à mi-août. La déhiscence des sporanges intervient entre début et mi-septembre. Les spores sont véhiculées par le vent à des distances importantes (plus de 3 000 km). Leur durée de vie dans le sol est très variable : de quelques mois à plus de 10 ans selon les sources. Elles peuvent survivre après un passage dans le tube digestif de certains insectes. Lorsque les conditions nécessaires à la germination sont réunies (température proche de 25 °C), un nombre considérable de sporophytes peut apparaître localement. Cette stratégie de colonisation permet à la Fougère aigle d'être parmi les premières plantes à apparaître sur une terre vierge même très éloignée de la colonie d'origine.

Capacité de colonisation par voie végétative

Lorsque la fougère est installée, le développement de la ptéridaie se fait par extension souterraine des rhizomes. Un ou plusieurs clones de Fougère aigle forme ainsi une colonie, que l'on nomme fougeraie ou ptéridaie. Un tel individu peut atteindre des dimensions exceptionnelles de l'ordre de 14 ha. La vitesse d'extension dépend des caractéristiques plus ou moins favorables du site (concurrence, ombre, richesse du sol...). Le maximum enregistré est de 74 cm/an en moyenne sur quelques années (Watt, 1947).

Ce sont nos voisins britanniques qui ont réalisé le plus de recherches pour tenter de comprendre le développement de cette espèce. Les travaux de Watt dans les années 1940 constituent une base qui fait encore référence. Puis, dès les années 1960, on a mis en relation la réserve d'amidon dans les rhizomes et la production de frondes. En 1975, une équation simple a été élaborée par le North of Scotland Agricultural College, pour prédire la recrudescence de cette espèce après traitement avec l'herbicide "*asulame*". Mais c'est dans les années 1990 que les progrès les plus importants ont été réalisés : un groupe international de recherche sur cette espèce, l'International Bracken Group, a été constitué. Pakeman, Marrs, Putwain et Le Duc pour n'en citer que quelques-uns ont travaillé sur ces aspects. Le modèle mécaniste "COBRA" permet une meilleure estimation de l'influence d'un contrôle herbicide ou mécanique. "COBRA-X" inclut l'influence du climat, puis "REBRA" prédit la recolonisation par les principales espèces en fonction des caractéristiques stationnelles. Leurs résultats prouvent que, malgré des coupes répétées pendant 18 ans, la biomasse de la fougère atteint un niveau assez faible, dit "d'équilibre", en dessous duquel on ne parvient pas à descendre...

En France, les recherches dans ce domaine sont rares (Orliac, 1990 ; Perot, 1998) mais intéressantes. La dernière en date vise à appliquer à la Fougère aigle le modèle VegeTate pour prédire sa dynamique sous l'effet du pâturage (Birch, 2000).

Biomasse

La biomasse aérienne sèche produite par une ptéridaie peut être importante. Le maximum enregistré est de 12,4 t/ha en Angleterre. La biomasse des rhizomes représente généralement de

l'ordre de 80 % de la biomasse totale de la plante. Le maximum enregistré est de 38 t/ha (sur un autre site). Nous avons vu plus haut qu'un clone peut recouvrir plusieurs hectares. Un tel individu constitue donc l'un des plus gros organismes vivants du globe puisqu'il peut atteindre plusieurs centaines de tonnes de matière sèche !

Quelques types de milieux conquis

Du fait des caractéristiques biologiques que nous venons de lister, la Fougère aigle a la faculté d'envahir un site perturbé par des événements d'origine naturelle (incendie, chablis, mouvement de terrain, éruption volcanique) ou anthropique (coupe forestière, déprise agricole, perturbation du sol).

En effet, une ptéridaie peut bénéficier d'une modification de son environnement pour accroître sa surface par croissance végétative. En Bretagne, "crann" et les dérivés "crannou" ou "crannec" désignent des lieux où l'on retrouve la fougère après perturbation de la végétation. Dans certaines régions, elle profite de la déprise agricole pour coloniser un bocage à partir des haies. C'est le cas sur l'île de Houat où la disparition des 150 vaches présentes au début du siècle s'est traduite par la colonisation des prairies par cette espèce. Dans le Morvan, à Anost, on assiste au même scénario et d'après J. Bonnamour (*in* Orliac, 1990) « *Il arrive même que les fougères recouvrent les tombes des cimetières* ». Le simple fait de remplacer un élevage de bovins par un élevage extensif d'ovins est favorable à cette espèce qui est peu piétinée ou cassée par les herbivores de taille moyenne. Plus généralement, un mode d'agriculture extensif lui est favorable. Son nom anglais "bracken", initialement "brake" au XIV^e siècle, provient d'ailleurs de l'allemand "brach" qui signifie "jachère" ! Par contre, il ne faut pas voir d'analogie dans le terme provençal "fouge" (du latin *fodicare*). L'étymologie est différente et désigne une friche où le sanglier peut fouger (parmi les rhizomes de Fougère aigle ou les racines d'autres végétaux).

Elle peut aussi profiter d'une perturbation du sol pour coloniser une nouvelle station par germination de spores sur sol dénudé et stérilisé. Ce fut le cas sur les pentes du volcan Krakatoa (Indonésie) après son éruption. Elle peut aussi germer sur les cicatrices formées par les bombes (Londres durant la Deuxième Guerre mondiale) ou dans les îles du Pacifique suite à des essais nucléaires (Page, 1976).

En forêt, la Fougère aigle colonise rapidement le parterre des coupes si elle est présente sous forme diffuse en sous-bois. Même si cela n'a pas été un sujet d'étude à part entière, la description des cortèges floristiques des catalogues de stations, et notamment celui de Brêthes (1993), permet de penser que l'introduction du Pin en forêt de plaine en France au cours du XIX^e siècle a pu favoriser la Fougère aigle. En effet, d'une part dans les peuplements mélangés de Chêne et de Pin, on peut remarquer que ce dernier lui procure des taches de lumière dans lesquelles elle peut subsister. D'autre part, la plantation de pins a deux conséquences importantes :

- Le drainage au moment de l'enrésinement rend le terrain potentiellement colonisable par la Fougère qui ne tolère pas l'engorgement, alors que la Molinie et la Callune, plantes colonisatrices des landes humides avant boisement, sont plus tolérantes à cet égard. Les talus de fossés de drainage sont de plus des refuges pour cette espèce car ils ne sont pas traités avec les herbicides. La Fougère aigle est donc présente le long des fossés dans les jeunes plantations.

- Un peuplement pur de Pin amène une réduction de l'éclairement au sol, ce qui est nuisible à ces deux espèces plus héliophiles que la Fougère aigle. Cette dernière peut alors couvrir le sous-bois. Bien sûr, la Molinie demeure dominante sur les landes les plus engorgées, accompagnée de quelques pieds de Callune car le Pin, dans ces conditions difficiles, ne parvient pas à former un couvert suffisamment dense pour les éradiquer. Dans les conditions les plus acides, la Callune subsiste pour les mêmes raisons. La Fougère domine en fait sur toute une gamme de stations à niveau d'engorgement moyen et niveau trophique assez faible.

Sur des stations saines à sol brun acide à tendance podzolique, la Fougère aigle atteint ses meilleures performances de vigueur. Ses concurrentes directes sont par exemple la Houlque molle et le Genêt à balai, espèces héliophiles qui ne supportent pas le couvert de Pin.

En ce qui concerne les peuplements feuillus, il est possible que le régime de coupe de taillis aujourd'hui abandonné lui était plus favorable que les peuplements sombres rencontrés actuellement.

STRATÉGIE DE DÉFENSE

Durabilité des rhizomes

Une colonie peut vivre plusieurs siècles. On estime à 1 400 ans l'âge de certains clones finlandais. La Fougère aigle peut donc se réfugier dans une station de dimension réduite, relativement favorable à sa survie (le couvert d'un pin, un fossé ou une haie) et profiter du retour à de meilleures conditions du fait d'une coupe forestière ou de la déprise agricole pour recoloniser un espace perdu.

Résistance au feu

La Fougère aigle possède deux systèmes de rhizomes ; le premier, situé à 50 cm de la surface en moyenne mais parfois bien plus, sert au stockage des nutriments et le deuxième à quelques centimètres de la surface, 9 cm de profondeur en moyenne, est aussi destiné au stockage mais surtout à la production des frondes. Or, cette profondeur est suffisante pour assurer la survie de ces organes lors d'un incendie, d'où le caractère pyrophile de cette espèce.

Seulement 20 % des bourgeons présents sur les rhizomes émettent des frondes si bien que, dans le cas d'anéantissement d'une génération de frondes par le feu ou le gel, cette espèce est capable d'en générer une nouvelle. Elle peut donc dominer d'autres espèces qui n'ont pas cette aptitude.

Pouvoir d'interférence vis-à-vis des autres végétaux

- *Concurrence*

À partir de 400 g/m² de biomasse aérienne, la Fougère aigle exprime un effet de dominance sur les autres espèces en limitant l'accès à l'énergie grâce à la hauteur atteinte par les frondes. La lumière incidente est réduite de 85 % sous le couvert d'une ptéridaie dont le recouvrement est de 52 %. Les frondes forment un écran qui atteint son développement complet vers mi-juillet et avec un taux de croissance maximum en juin. En France, elles peuvent dépasser 3 m de hauteur lorsque les branches basses des arbres leur procurent un soutien mais, sous un climat plus favorable, elles peuvent atteindre des hauteurs exceptionnelles (le record mondial est à plus de 7 m). Lorsque leur densité est forte et que leur recouvrement est proche de 100 %, les frondes dont la forme est très découpée s'entremêlent pendant leur croissance et produisent un tissu végétal assez impénétrable. Cela peut provoquer l'étouffement d'autres espèces lors de la formation d'un tapis de frondes sénescentes à l'automne. Durant l'hiver, s'ajoute un phénomène d'écrasement lorsque la neige vient alourdir ce tapis de frondes. Même si ce phénomène n'est pas systématique, on enregistre une baisse de la richesse spécifique dans certains milieux envahis. Sans intervention de l'homme, elle peut engendrer un blocage de la dynamique végétale pendant plusieurs décennies (Orliac, 1990).

- *Toxicité (allélopathie)*

Les frondes contiennent des acides phénoliques dont la libération à l'automne intoxique le sol. L'effet allélopathique sur des espèces sensibles peut se traduire par une surconsommation d'oxygène due à des dysfonctionnements cellulaires (perméabilité des membranes, nécrose des zones apicales). Les acides phénoliques sont d'autant plus toxiques que le pH du sol est faible. L'effet inhibiteur de la Fougère aigle sur la germination du Pin sylvestre et du Tremble est potentiellement plus fort à deux périodes distinctes :

- d'une part en mai et juin, lorsque la Fougère aigle est la plus vulnérable vis-à-vis de la concurrence ;

- d'autre part en septembre, période où s'accumulent les composés toxiques juste avant leur libération. Les premières pluies sur frondes jaunies sont les plus concentrées en produits toxiques mais leur libération se poursuit lors de la décomposition des frondes sénescents.

- *Rôle de sa litière*

La dégradation des frondes de la Fougère aigle est lente (9 % de sa biomasse par an). La litière se forme sous les frondes. Elle joue un rôle de protection de ses propres rhizomes contre le froid hivernal mais également le rôle d'un paillage naturel qui limite fortement la germination des graines ainsi que l'espace disponible à l'installation de nouvelles plantes.

Consommation et toxicité vis-à-vis des herbivores

La Fougère aigle est toxique pour les animaux. Elle provoque l'avitaminose B1 chez le cheval et le porc. L'agent chimique responsable de ce dysfonctionnement est la thiaminase, une enzyme capable d'hydrolyser la vitamine B1. Sa concentration est la plus élevée dans les rhizomes et les jeunes crosses. La consommation de Fougère aigle provoque aussi la cécité chez les ovins par dégénérescence de la rétine.

L'hématurie chronique chez les bovins de plus de deux ans ou le ptéridisme, la forme aiguë rencontrée chez les animaux plus jeunes, est un cancer dû à l'aquilide A (ou ptaquiloside selon les auteurs). La maladie apparaît assez rapidement, soit 40 à 100 jours après le début de la consommation de quelques kilogrammes par jour de ce végétal et principalement chez les génisses. Cette molécule est aussi considérée comme mutagène. On a obtenu expérimentalement la preuve de son pouvoir cancérigène sur plusieurs espèces animales (le rat, la caille ou le chien par exemple). Tous les organes de la plante sont toxiques mais les jeunes frondes et les spores seraient plus chargées en produits carcinogènes.

Enfin, elle contient aussi des glycosides cyanogénés capables de libérer du cyanure... mais ces composés sont heureusement une cause d'inappétence. Bringuier et Jean-Blain (1987) ont fait ressortir de leur étude que la prévalence de la maladie chez la vache est plus forte dans les départements français situés sur le massif hercynien dont le sol est brun acide ou lessivé et où la Fougère aigle est bien présente. Cette prévalence en nombre d'exploitations atteint plus de 3 pour 1000 dans les départements suivants : Calvados, Cantal, Creuse, Hérault, Morbihan, Nièvre, Orne, Puy-de-Dôme, Pyrénées-Atlantiques, Haute-Saône, Saône-et-Loire, Haute-Vienne. Ils ne décèlent aucune influence de la race, du type d'exploitation (lait/viande) ou de la taille de l'exploitation. Cette maladie survient généralement en période de sécheresse, lorsque les animaux consomment la fougère par manque d'espèces plus appétentes. Un moyen simple pour éliminer ces risques serait un meilleur entretien des prairies et des haies.

Parallèlement à cette panoplie de stratégies de défense, qui la rend dangereuse pour un éventuel consommateur, cette espèce n'est que très peu consommée par les herbivores. Elle ne représente que 2 % de la biomasse sèche de l'alimentation du chevreuil et 1 pour 10 000 au maximum dans

l'alimentation du cerf. Les faons la consomment de mai à mi-juillet puis par imitation du comportement de leur mère finissent par la délaisser. L'appétence faible de cette espèce permet d'expliquer pourquoi elle devient l'espèce dominante dans des conditions de surpopulation de cervidés (dans des parcs clôturés par exemple). Son recouvrement est alors un indicateur du déséquilibre entre la population de cervidés et la capacité alimentaire du site. Les cervidés tendent à éradiquer les espèces végétales appétentes et libèrent un espace libre de concurrence que la Fougère aigle exploite facilement. La végétation basse du Parc de Boutissaint dans l'Yonne est très marquée par ce phénomène. Dans de moindres proportions, on peut se demander à quel point le couple cervidés-Fougère aigle ne pourrait pas être à l'origine d'un appauvrissement de la diversité floristique à l'échelle d'un massif forestier. Daburon (1968) prédisait ainsi la disparition de la Bourdaine sur le massif de Lorris en forêt d'Orléans ! Or, depuis la publication de ses travaux, deux autres études (Thomas, 1979 ; Quilliard, 1986) mettent en évidence une raréfaction de plusieurs espèces fortement consommées par les cervidés. La Bourdaine passe ainsi d'un recouvrement de 1,96 % en 1967 à 1,22 % en 1978 et 0,58 % en 1986. Les causes sont sans doute multiples, d'ailleurs le recouvrement de la Fougère est stationnaire sur cette même période et les inventaires ne sont pas réalisés tout à fait sur la même zone, mais l'hypothèse n'est pas à négliger.

Les composés chimiques cités plus haut ont aussi un rôle dissuasif ou toxique vis-à-vis des insectes phytophages. Mais la Fougère aigle a su, à l'encontre de ces derniers, compléter ce dispositif par une adaptation morphologique sophistiquée. Les tiges jouent le rôle d'abris pour des fourmis prédatrices d'insectes phytophages qui peuvent assurer une défense de la plante. Les fourmis bénéficient de sécrétions issues de nectaires extra-floraux situés à l'aisselle des frondes et qui leur fournissent une alimentation en sucres et protéines. Il n'est pas certain qu'elles jouent actuellement un rôle de défense important. Il semble toutefois qu'au cours de l'évolution, la pression de sélection exercée par les fourmis ait réduit le nombre d'espèces parasites de la Fougère aigle à quelques spécialistes insensibles à leur prédation.

Toxicité vis-à-vis de l'homme

Cette espèce est traditionnellement utilisée dans l'alimentation des Japonais qui détiennent le triste record du taux de cancer de l'estomac. On estime que ce risque est multiplié par trois en moyenne par rapport à une population témoin ne consommant pas cette plante. En fait, cette moyenne cache une sensibilité bien supérieure chez la femme dont le facteur de risque est de l'ordre de 7 (fréquence de la maladie multipliée par 7 chez les consommatrices par rapport à une population témoin), ce qui correspond au risque de cancer de la gorge pour un fumeur.

Un risque indirect existe aussi en consommant des produits laitiers. Le passage du ptaquiloside dans le lait débute 38 heures après l'ingestion à hauteur de 8 % de la quantité ingérée. La concentration est maximale 80 heures environ après le début de l'ingestion. Le mélange de laits de vaches de différentes origines dans le cadre de productions industrielles modernes rend improbable l'obtention d'une concentration élevée en produit toxique. L'attention doit plutôt porter dans le contexte d'agriculture extensive dans un paysage de déprise agricole où la Fougère aigle se répand. L'autoconsommation de lait ou la production artisanale de fromages avec un lait d'origine locale pourrait aboutir à des concentrations suffisantes de produits cancérigènes pour induire des cancers chez l'homme. C'est ce que révèlent des études épidémiologiques menées au Pays de Galles ou au Costa Rica (Alonso-Amelot *et al.*, 1999).

Enfin, un risque très difficile à évaluer peut aussi exister en travaillant dans une zone couverte par cette espèce (ou en présence d'autres espèces de fougères, notamment en serres horticoles) lors de la dissémination des spores de juillet à octobre. Le port d'un masque est préconisé par certains auteurs.

FAILLES DANS SA STRATÉGIE

Conditions requises pour sa reproduction sexuée

La Fougère aigle se propage préférentiellement par reproduction végétative. La fertilité d'un nouvel individu n'est généralement effective qu'après une période de trois à quatre années utilisées à la construction du rhizome. La fertilité des frondes est fonction de la fertilité de la station. Dans de mauvaises conditions de croissance pour les rhizomes, les frondes ne sont pas fertiles (dunes de sable en bordure d'eau saumâtre, station ventée, etc.). Sous une chênaie, en condition ombragée, la fertilité des frondes est réduite de moitié par rapport aux conditions de lisière. En fait, on observe rarement de sporulation en forêt. La production de spores est très liée aux conditions climatiques de l'année :

- le début de saison de végétation (avril-mai-juin) doit se dérouler sans incident, c'est-à-dire sans gelée tardive (ou autre cause d'endommagement des frondes) ;
- par la suite, un temps doux et humide en juin-juillet favorise la production de spores ;
- un temps sec est indispensable pour provoquer l'ouverture des sporanges en août-septembre. Si un temps humide maintient les sporanges clos, la libération des spores peut intervenir sous climat frais et sec en octobre mais, dans ce cas, la germination n'aura que peu de chance d'aboutir avant l'hiver.

Il est nécessaire que le sol soit nu et de préférence stérile pour que la germination des spores puisse avoir des chances de succès. Un pH supérieur à 7 est aussi requis. Sur milieux acides, ces conditions ne seront rencontrées qu'après incendie et préférentiellement dans les petites dépressions de la surface du sol où des cendres pourront s'accumuler sur plusieurs millimètres d'épaisseur. Un certain niveau d'humidité au sol est nécessaire. Aucun développement de prothalle n'est observé sous une ptéridaie ni même autour, même si le sol est couvert de spores fertiles au point d'en être brun-rougeâtre. Avant germination et en raison semble-t-il de la faible épaisseur de leurs téguments, les spores sont sensibles aux collemboles et aux algues que ces organismes véhiculent. Après germination, les prothalles sont sensibles à une maladie cryptogamique puis les sporophytes sont sensibles au gel, aux maladies cryptogamiques et à certaines espèces de collemboles. La Fougère aigle a donc une faible aptitude à se développer par voie sexuée.

Techniques de contrôle

Étant donné la capacité de colonisation de cette espèce dans un environnement en cours d'évolution, de nombreuses recherches ont porté sur la mise au point de techniques de contrôle. Nous n'aborderons ici que celles qui, à ce jour, ont fait leurs preuves, bien que d'autres tentatives aient été faites, notamment dans le domaine de la lutte biologique.

• *Remarques d'ordre général*

Preest (1978) préconise un brûlage en début d'été un an avant traitement pour accroître la densité de frondes et ainsi faciliter la pénétration de l'herbicide dans l'ensemble du rhizome. Dans le même ordre d'idée, on observe un comportement identique dans le cas d'une coupe des frondes fin juin ou dans le cas de fertilisation en azote ou en phosphate (une coupe forestière joue le même rôle avec la dégradation des rémanents). Il convient donc de réaliser le traitement lors de la première année de végétation survenant après cette modification morphologique car, dès l'automne suivant, l'accumulation des réserves dans les rhizomes accroîtrait la résistance de cette espèce. Le pourcentage de bourgeons actifs est plus important en marge d'une ptéridaie qu'à l'intérieur, ce qui rend cette espèce sensible au traitement de bordure. La biomasse de rhizomes est d'ailleurs plus faible et donc d'autant plus facilement intoxiquée par le traitement.

Le contrôle devrait être meilleur puisque la litière est moins épaisse dans cette zone plus récemment colonisée par la Fougère, ce qui rend la colonisation et la concurrence par d'autres espèces plus faciles. Une ptéridaie située en condition exposée aux vents peut développer des frondes dont la cuticule est plus épaisse. Elles sont donc moins sensibles à un traitement herbicide.

• *Les différentes méthodes de contrôle*

— *L'asulame* : c'est un herbicide spécifique pour la maîtrise de la fougère. Il permet d'obtenir une très bonne efficacité de l'ordre de 90 %. Les préconisations sont de 4 000 g/ha de mi-juillet à mi-août (Gama, 1988). Généralement, ce contrôle ne dure que 3 à 9 ans selon les auteurs puis la fougère parvient à recouvrir le terrain. Mais une étude en cours actuellement au Cemagref semble démontrer que le contrôle peut être plus durable sur certains types de stations (sol acide et hydromorphe). Une substitution de flore faisant de la Molinie l'espèce dominante limite sa capacité à la recolonisation. En outre, la diversité floristique n'est pas réduite si les graminées remplaçant la fougère ne sont pas trop compétitives (Gama et Dumas, 1999).

— *Le glyphosate* : cette matière active permet un bon contrôle de la fougère (pendant 3 ans en traitant de juillet à octobre) à la dose de 1 800 à 2 160 g/ha. Là encore, l'efficacité peut être plus durable sur certains types de stations (sol acide et hydromorphe). L'application par humectation à l'aide d'une corde-mèche est possible (figure 2, ci-dessous). Cette technique permet de contrôler la Fougère aigle et les autres espèces atteignant sa hauteur sans nuire aux espèces dominées et tout en économisant le produit.

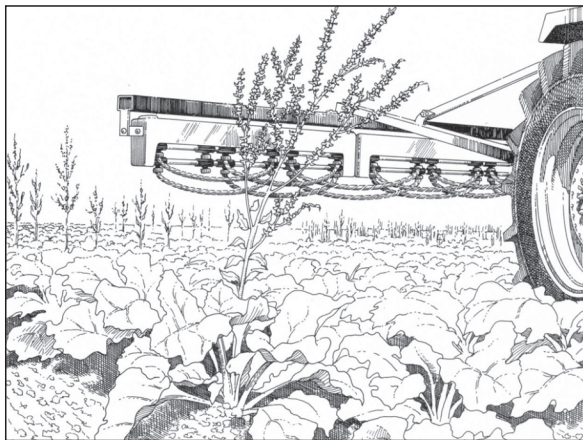


FIGURE 2
LA CORDE-MÈCHE
UTILISÉE EN AGRICULTURE

Elle semble intéressante pour l'agriculteur qui entretiendra ainsi sa prairie à moindre coût mais l'est moins pour le forestier qui souhaiterait contrôler les graminées en même temps.

La substitution de flore obtenue avec cette matière active aboutit à une domination des ligneux et semi-ligneux

présents dans la banque de graines du sol. Les ligneux déjà présents lors du traitement subissent des préjudices mais, globalement, la diversité augmente dans un premier temps. Les années suivantes, la diversité peut être réduite si l'une des espèces se substituant à la fougère est très compétitive.

— *Mécanique* : cette technique consiste à réduire les réserves de nutriments contenus dans les rhizomes. Pour atteindre ce but, il faut attendre juillet lorsque les frondes ont un développement maximum pour opérer la coupe. À cette période de l'année, les réserves sont au plus bas puisqu'elles ont été employées à la formation des frondes. En sectionnant ou en cassant ces dernières, on interdit l'assimilation des produits de la photosynthèse. Une deuxième coupe est préconisée par certains auteurs. Avec cette technique, la vigueur de la plante est très atténuée mais la fougère ne disparaît pas pour autant. C'est la technique qui a été utilisée jusqu'en 1985 en forêt d'Orléans et un rapide coup d'œil permet de vérifier que dans les peuplements de pins ainsi dégagés, sept fois dans certains cas, la Fougère aigle se porte très bien...

RÔLE DE LA PTÉRIDAIE DANS L'ÉCOSYSTÈME

Vis-à-vis d'autres espèces végétales et animales

La Fougère aigle peut jouer un rôle d'abri réduisant par exemple les risques de gelées printanières sur les jeunes sapins. Le taux d'humidité du sol est plus élevé sous ptéridaie que sous prairie sur un même type de station, car la litière limite les pertes par évaporation. La présence de certaines espèces végétales à caractère plus ou moins hygrophile est ainsi favorisée sous son couvert qui joue en quelque sorte le rôle d'un couvert forestier. C'est le cas notamment de violettes, elles-mêmes indispensables à la présence de certains papillons.

La température élevée enregistrée dans la litière est aussi capable de constituer un environnement favorable pour les larves de papillons en développement au printemps, car cette température est supérieure à celle fournie par d'autres types de végétation. Cet environnement est aussi apprécié par les larves de tiques.

La ptéridaie peut constituer un lieu de nidification pour certaines espèces d'oiseaux comme l'Engoulevent, le Merle à plastron, le Traquet tarier et le Traquet pâle. Enfin, elle constitue un abri pour les petits mammifères qui consomment les espèces concurrentes de la fougère. Mais, globalement, la comparaison des populations animales d'une lande à Éricacées et d'une lande à Fougère démontre que la richesse spécifique est plus grande dans les landes à Éricacées.

Influence sur le sol

Les éléments minéraux libérés lors de la dégradation des rémanents d'une coupe forestière sont captés puis stockés par les rhizomes de la Fougère aigle. Sa présence sur la coupe limite ainsi la lixiviation des éléments fertilisants tels que le phosphore, le potassium et le magnésium. Il est préférable de réaliser les coupes au printemps plutôt qu'en été sur les parcelles à faible fertilité pour éviter les pertes d'éléments nutritifs. Les nutriments sont stockés dans les rhizomes pendant la première année de végétation et la seconde année est marquée par une augmentation du nombre de frondes.

L'impact de la Fougère aigle sur la fertilité d'une station est fonction du type de sol. Certains auteurs considèrent que cette espèce s'oppose aux phénomènes de podzolisation par redistribution des sesquioxydes des horizons B vers l'horizon A. À l'opposé, sur andisol, on a montré qu'elle provoque une baisse du pH (de 5,2 à 4,6), une augmentation du taux d'aluminium échangeable (de 27 à 52 %) et de la teneur du sol en carbone (de 37 à 54 g/kg). Au Nouveau-Brunswick, plus le recouvrement de la Fougère aigle est élevé, plus la strate végétale à laquelle elle appartient est concentrée en potassium. Autrement dit, la Fougère aigle constitue une réserve de cet élément dans le biotope. Nos ancêtres l'avaient remarqué puisqu'ils l'utilisaient pour produire de la potasse mais en fait même le sol s'enrichit en K après envahissement par la fougère. Ainsi, au Pays de Galles, la concentration de K dans le sol est assez bien corrélée à l'âge des ptéridaies de 0 à 88 ans.

Paysage et autres aménités

L'aspect paysager d'une ptéridaie est souvent apprécié. Elle offre une vue bien plus dégagée en comparaison d'un paysage forestier. Elle constitue un paysage verdoyant l'été et de belles colorations automnales en fin de saison. Par contre, la ptéridaie est un obstacle à la circulation hors sentiers.

CONCLUSIONS

Ce travail de synthèse peut constituer une base de réflexion pour orienter de nouvelles recherches. La ptéridaie est le sujet de nombreuses études mais son fonctionnement n'en mérite pas moins une meilleure compréhension. Sur un plan écologique notamment, de nombreuses questions demeurent sans réponses. L'aire que colonise cette espèce est-elle en cours de progression en France comme elle l'est en Grande-Bretagne ? Le couple cervidé-fougère a-t-il pour effet de réduire la biodiversité dans les massifs à faible capacité alimentaire ? Le contrôle de cette espèce en forêt tel qu'il est pratiqué depuis une quinzaine d'années est-il favorable à la biodiversité ?

En termes de santé humaine, des études épidémiologiques seraient sans doute utiles pour préciser l'importance du risque encouru par la consommation de produits laitiers provenant de zones d'agriculture extensive. En l'absence de telles études, il semble important de favoriser l'entretien des prairies et des haies envahies par cette espèce pour limiter les risques toxicologiques. Elle représente généralement un problème que l'on traite localement sans avoir à l'esprit qu'il est plus global. La Fougère aigle est une espèce ancienne sur notre globe mais ses capacités d'adaptation aux modifications de son environnement en font une espèce d'actualité.

Yann DUMAS
Équipes ECOSYLV et FOSFOR
Unité de Recherches Écosystèmes forestiers et Paysages
CEMAGREF
Domaine des Barres
F-45290 NOGENT-SUR-VERNISSON
(yann.dumas@nogent.cemagref.fr)

Remerciements

Cette synthèse bibliographique a été réalisée avec le soutien de la DERF dans le cadre d'une recherche sur les substitutions de flores après traitements herbicides. Ces informations facilitent l'interprétation des effets observés à plus ou moins long terme sur la flore forestière et permettent d'estimer les possibles retombées pour la faune.

Je remercie Sonia Launay, documentaliste au groupement du Cemagref de Nogent-sur-Vernisson, pour son aide dans la constitution de cette base de données et tous les botanistes ou chercheurs qui m'ont communiqué leurs informations. Je pense notamment aux "brackenologists" de l'International Bracken Group, aux botanistes du forum de discussion "Tela-Botanica" mais aussi à R. Prelli, M. Boudrie, J. Florence, F. Badré pour leurs réponses à des questions plus précises qui contribuent à étoffer cette synthèse. Enfin, je remercie les relecteurs pour leurs remarques constructives.

BIBLIOGRAPHIE

- ALONSO-AMELOT (M.E.), CASTILLO (U.) *et al.* — Milk as a vehicle for transfer of ptaquiloside : a bracken carcinogen. Bracken fern : Toxicity, biology and control - IV International Bracken Conference / James A. Taylor and Richard Thornton Smith Eds. — University of Manchester, 1999.
- BIRCH (C.P.D.), VUICHARD (N.), WERKMAN (B.R.). — Modelling the effects of patch size on vegetation dynamics : Bracken [*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn] under grazing. — *Annals of Botany*, 85, 2000, pp. 63-76.

- BRÊTHES (A.). — Les Types de station forestière de l'Orléanais. — Paris : ONF - Direction technique et commerciale - Département des Recherches techniques, 1993.
- BRINGUIER (P.-P.), JEAN-BLAIN (C.). — Hématurie chronique des bovins : étiologie et épidémiologie [Fougère aigle (*Pteridium aquilinum*)]. — *Point-Vétérinaire*, vol. 19, n° 107, 1987, pp. 393-404.
- COQUILLAT (M.). — Au sujet du pain de fougère en Mâconnais. — *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, n° 19, 1950, pp. 173-176.
- COQUILLAT (M.). — Sur les plantes les plus communes à la surface du globe. — *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, n° 20, 1951, pp. 165-170.
- DABURON (H.). — Vers un meilleur aménagement sylvocynégétique par l'inventaire des gagnages à grand gibier. — *Revue forestière française*, vol. XX, n° 6, 1968, pp. 377-387.
- DANIELS (R.E.). — Studies in the growth of *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (bracken). 2. Effects of shading and nutrient application. — *Weed Research*, 26, 1986, pp. 121-126.
- DEMOUNEM (R.). — The effect of variations in the ground-water level and in rainfall on the growth of *Pinus pinaster* in the lande of the Gironde. — *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 8, 1967, pp. 1172-1175.
- FONTAINE (M.J.). — <http://www.toponyme3.fr/> ; Interrogation sur le nom de lieux "Fougère". — 2001.
- GAMA (A.), DUMAS (Y.). — Vegetation cover changes after bracken chemical control. — The IVth International Bracken Conference. — University of Manchester, 1999.
- GAMA (A.), FROCHOT (H.) *et al.* — Phytocides en sylviculture - Application des traitements par produits chimiques. — Nogent-sur-Vernisson : Cemagref, 1988.
- GAMBLIN (B.), LAMONTAGNE (P.) *et al.* — Bracken and its control in the state forests of Normandy. — Bracken land use and control technology, 1986. — pp. 387-393.
- GILBERT (J.-M.), CHEVALIER (R.), DUMAS (Y.). — Autécologie du Pin laricio dans le secteur ligérien (Pays-de-la-Loire et Centre). Rapport final. — Nogent-sur-Vernisson : Cemagref, 1995. — 148 p.
- HELLUM (A.K.), ZAHNER (R.). — The frond size of bracken fern on forested outwash sand in Northern lower Michigan. — *Soil Science Society Amer.*, vol. 30, 1966, pp. 520-524.
- HILL (M.O.), JONES (E.W.). — Vegetation changes resulting from afforestation of rough grazings in Caer Forest, South Wales. — *Journal of Ecology*, vol. 66, n° 2, 1978, pp. 433-456.
- HOLLINGER (D.J.). — Photosynthesis and stomatal conductance patterns of two fern species from different forest understoreys. — *Journal of Ecology*, vol. 75, 1987, pp. 925-935.
- JOBIDON (R.). — Autécologie de quelques espèces de compétition d'importance pour la régénération forestière au Québec. Revue de littérature. — Sainte-Foy, Québec : Ministère des Ressources naturelles, 1995. — 117 p.
- MIGNAN (V.), PERON (B.). — Le Cartulaire de la forêt d'Orléans : une étude des droits d'usage (13^e-14^e siècle). — Tours, 1985. AD45 (1 Mi 1966) (Maîtrise d'Histoire).
- NABUURS (G.J.). — Quantification of herb layer dynamics under tree canopy. — *Forest Ecology and Management*, vol. 88, 1996, pp. 143-148.
- ORLIAC (F.). — Déprise agricole - Étude de la dynamique végétale et éléments de gestion pour les espaces libérés, Arnost commune du Morvan. — Nancy : Université de Nancy 1 ; ENGREF - Laboratoire "Écosystèmes forestiers et dynamique du paysage", 1990.
- PAGE (C.N.). — The taxonomy and phytogeography of bracken - a review. — *Botanical Journal of Linnean Society*, 73, 1976, pp. 1-34.
- PÉGORIER (A.), LEJEUNE (S.). — Les Noms de lieux en France - Glossaire de termes dialectaux. — Paris : IGN, 1997.
- PEROT (T.). — Importance des facteurs écologiques sur la croissance de la Fougère-aigle (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) dans la haute vallée de la Moselotte (Vosges). — Lyon : Université Claude Bernard, 1998.
- POURRAT (H.). — Gaspard des Montagnes, Le Château des Sept Portes, Première veillée, Deuxième pause, Les forêts de ces quartiers-là.
- PREEST (D.S.), CRANSWICK (A.M.). — Burn-timing and bracken vigour. — 31th New Zealand Weed and Pest Control Conference. — 1978.
- PRELLI (R.), BOUDRIE (M.). — Atlas écologique des fougères et plantes alliées - Illustration et répartition des Ptéridophytes de France. — Paris : Éditions Lechevalier, 1992.
- QUILLIARD (A.B.). — Éléments de gestion des cervidés après étude de leur impact sur la végétation forestière selon leur densité - Massif de Lorrin - Forêt d'Orléans. — Nogent-sur-Vernisson : ENITEF ; Cemagref, 1986 (Mémoire de 3^e année).

- RAMEAU (J.-C.), MANSION (D.), DUMÉ (G.) *et al.* — Flore forestière française. Guide écologique illustré. 1. Plaines et collines. — Paris : Institut pour le Développement forestier, 1989.
- ROBERTS (J.), SMITH (R.T.) *et al.* — Stomatal conductance and transpiration from a bracken understorey in a pine plantation. — *Bracken land use and control technology*, 1986. — pp. 249-258.
- RUFFRAY (P. de), BRISSE (H.), GRANDJOUAN (G.), GARBOLINO (E.) (réalisation). — “SOPHY” : banque de données botaniques et écologiques. — Association d’Informatique appliquée à la Botanique (AIAB), 2000. <http://jupiter.u-3mrs.fr/~msc41www/>
- RYMER (R.). — The history and ethnobotany of bracken. — *Botanical Journal of the Linnean Society*, 73, 1976, pp. 151-176.
- TAYLOR (J.A.). — The bracken Problem : A local hazard and global issue. — *Bracken Ecology, Land use and control technology*, University of Leeds. — The Parthenon Publishing Group Limited, 1986.
- THOMAS (J.-F.). — Alimentation du Cerf : présentation et critique des techniques de détermination - Application de la méthode d’Aldous en forêt domaniale d’Orléans. — Nogent-sur-Vernisson : CTGREF, 1979 (Rapport TSF).
- THOMSON (J.A.). — Morphological and genomic diversity in the genus *Pteridium* (Dennstaedtiaceae). — *Annals of Botany*, vol. 85, 2000, pp. 77-99.
- TRYON (R.M.). — A revision of the genus *Pteridium aquilinum*. — *Rhodora*, vol. 43, 1941, pp. 1-31, pp. 37-67.
- WATT (A.S.). — Contributions to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum*). IV. The structure of the community. — *The New Physiologist*, 46, 1947, pp. 97-121.
- WERKMAN (B.R.), CALLAGHAN (T.V.). — Bracken growth in a changing environment. Bracken : An Environmental Issue. — Aberystwyth : University of Wales, The International Bracken Group, 1994.
- WHITEHEAD (S.J.), CAPORN (S.J.M) *et al.* — Growth and photosynthesis of bracken and heather in response to elevated atmospheric CO₂ and mineral nutrient availability. Bracken : An Environmental Issue. — Aberystwyth : University of Wales, The International Bracken Group, 1994.

QUE SAVONS-NOUS DE LA FOUGÈRE AIGLE ? [Résumé]

Depuis l’arrivée de l’Homme en Europe, les modifications apparues dans la gestion des territoires ont eu des effets sur la répartition de la Fougère aigle [*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn]. Sur les deux derniers siècles, celle-ci a vraisemblablement été favorisée par l’abandon de sa récolte, la plantation de Pin en plaine et la désertification de zones rurales. Elle est inadaptée aux sols très humides, mais possède globalement une grande capacité d’adaptation aux conditions stationnelles. Elle est notamment capable de survivre dans des conditions de luminosité plus faibles que ses principales concurrentes. Elle demeure donc présente en sous-bois, bénéficiant d’un réseau de rhizomes pour envahir le terrain lors des ouvertures du peuplement. Son pouvoir concurrentiel vis-à-vis des autres végétaux, mais aussi ses propriétés allélopathiques et sa toxicité envers les animaux lui permettent de coloniser de nouveaux espaces. Face à cette capacité de développement, des moyens de contrôles ont été développés. Les particularités écologiques de la ptéridaie en font toutefois un habitat utile pour certaines espèces végétales et animales.

AN OVERVIEW OF BRACKEN [Abstract]

Since human settlement began in Europe, changes in land management have had effects on the spatial distribution of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn). In the two last centuries, the latter have probably been promoted as a result of pine planting in plains, rural decline and because it is no longer harvested. Although it is not well-suited to very damp soil, it is highly adaptable to a broad range of site types. In particular, it is able to survive at weaker light levels than its main competitors. It persists in the understorey using its rhizome network to invade the ground when clearings open up. It is able to colonise new land thanks to its competitive ability against other plants together with its allelopathic properties and its toxicity for animals. Means of control have been developed to combat this encroachment capacity. However, the special ecological features of the bracken habitat make it a useful ecosystem for some plant and animal species.
