

Biologie et écologie de la fougère aigle

Par Yann Dumas, Rémy Gobin et Philippe Balandier, IRSTEA*

* Institut national de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture, Unité de Recherches sur les écosystèmes forestiers, EFNO, Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson

Une aire étendue sur tout le territoire français, une colonisatrice hors pair, sa présence cache un système racinaire puissant et efficace ; elle révèle un sol sain et propice à la forêt.

Où rencontre-t-on la fougère aigle ?

Les espèces et sous-espèces appartenant au genre *Pteridium* constituent un groupe d'une quinzaine de taxons¹⁾ reconnus actuellement à travers le monde et considérés à ce titre comme cosmopolites. Des différences biologiques existent entre eux et peuvent avoir des conséquences sur la gestion forestière. Mais ils se comportent globalement de façon assez similaire dans l'écosystème forestier, qu'ils croissent en forêt tropicale d'Amérique du sud, en Amérique du nord, en Afrique, en Asie ou en Australie. En Europe et *a fortiori* en France, il n'existe qu'une seule espèce, dont le nom scientifique est *Pteridium aquilinum*. Elle est très fréquente dans notre pays, puisqu'elle est recensée dans près de 30 % des relevés IGN. Elle se rencontre dans tous les départements sur un gradient altitudinal pouvant varier du niveau de la mer jusqu'à une altitude de 1 700 m.

1) Un taxon est le groupe de tous les organismes vivants partageant certains caractères taxonomiques. Ce groupe est plus ou moins large selon le rang taxinomique auquel il se rapporte (famille, genre, espèce, sous-espèce).

2) Parks, J.C., Werth, C.R., 1993. *A Study of Spatial Features of Clones in a Population of Bracken Fern, Pteridium aquilinum*, *American Journal of Botany*, 80, 5, 537-544.



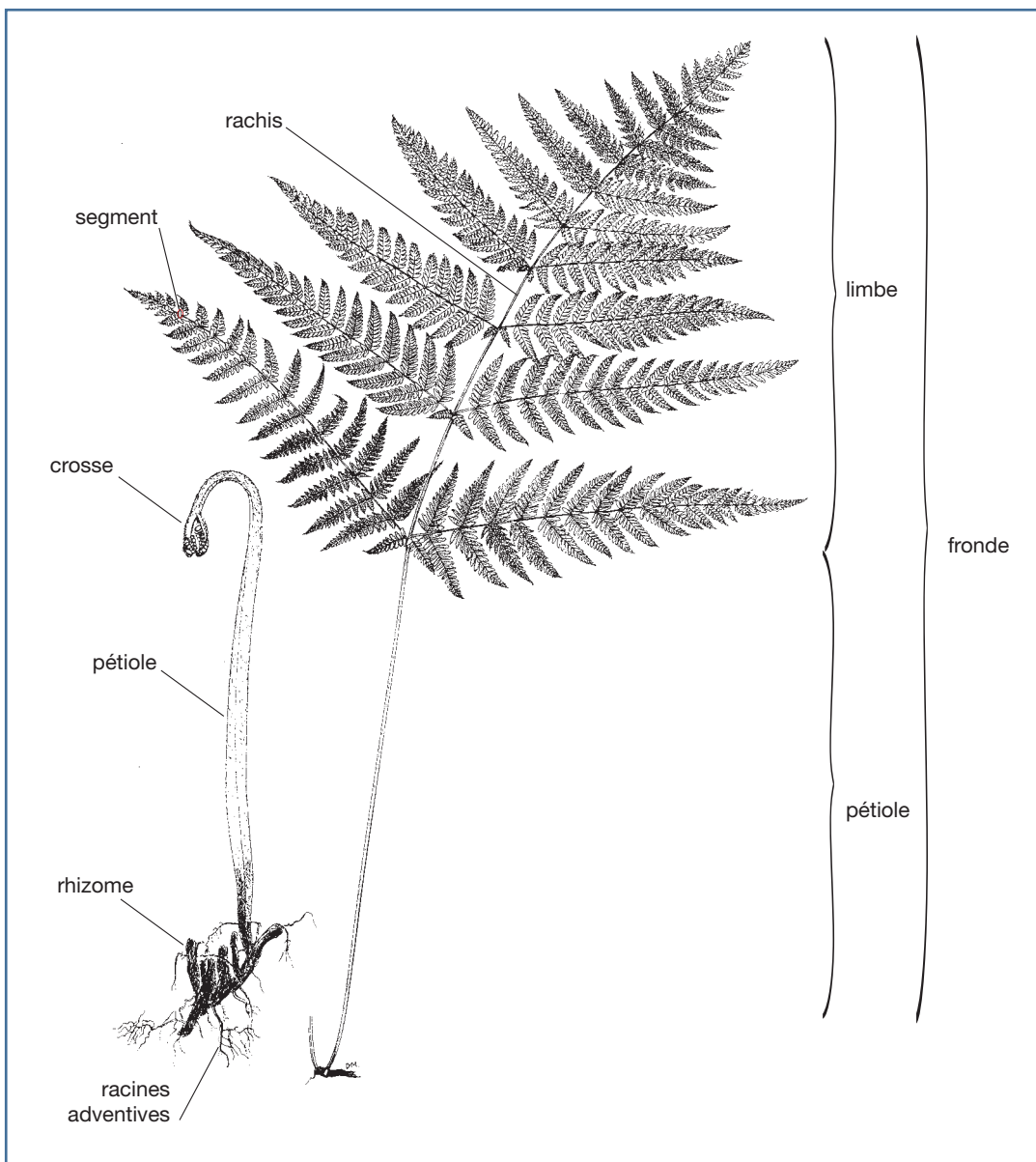
Présence de la fougère aigle en France à plus de 25 % de recouvrement dans les relevés IGN.

Biologie, morphologie

La fougère aigle se reproduit par spores, mais contrairement à d'autres espèces de fougères, elle est très rarement fertile en France. Les conditions climatiques ne lui convenant probablement pas souvent à l'état naturel. De plus, la probabilité pour qu'une spore rencontre des conditions favorables pour donner naissance à une plante adulte est assez faible. Elles correspondent à un sol nu, basique et stérile, obtenu en forêt généralement suite à un incendie. Alors comment expliquer que cette espèce soit aussi répandue ? En fait, les spores peuvent provenir de très loin (3 000 km dans des conditions sans obstacle en milieu marin) et lorsque la sporulation a lieu, une seule fronde peut en produire 300 millions ! Mais surtout, une fois la plante installée, elle est capable de coloniser d'immenses surfaces par croissance végétative.

La vitesse de colonisation est généralement de quelques décimètres par an, mais peut atteindre de l'ordre du mètre voire plus. La ptéridaie, nom donné au peuplement de fougère, peut se développer ainsi quasi éternellement, tant que les conditions stationnelles rencontrées ne constituent pas un obstacle. Oinonen (1967) a réalisé un travail colossal en recensant, mesurant et datant environ 1 450 ptéridaies en Finlande. Il a ainsi pu dater l'apparition des deux plus grandes d'entre-elles, qui mesurent près de 500 m de large, à l'âge du fer soit près de 1 500 ans ! La ptéridaie n'est donc pas, contrairement à son apparence, une population constituée par une multitude de pieds individuels. Elle n'est formée que d'un ou quelques individus qui peuvent s'étendre et s'entrecroiser sur quelques centaines de mètres voire plus d'un kilomètre²⁾ !

La partie visible, les frondes sont des feuilles découpées en folioles (ensemble de segments) portées par l'axe principal, le rachis, qui n'est autre que la nervure principale. Elles apparaissent au printemps et se déploient en quelques semaines pour finalement entrer en sénescence en fin d'été ou en automne, en



Caractères morphologiques et dénomination dans le cas de la fougère aigle, extrait de la Flore tome 1, Plaines et collines, p. 220.

fonction des conditions climatiques (sécheresse, gel). Elles sont ensuite plus ou moins rapidement intégrées à la litière du sol en fonction, là encore du climat (neige, pluie, vent) et de l'activité des décomposeurs.

La tige, à proprement parler, riche en eau et en réserve à laquelle sont rattachées les frondes, est invisible car souterraine.

Elle est dénommée rhizome³⁾ et constituée de deux étages dont le premier **est situé à environ 10 cm sous la surface du sol**. En cas d'incendie, de gel tardif ou de coupe lors d'entretien, de nouvelles générations de frondes sont émises à partir de bourgeons latents. Un deuxième étage positionné plus en profondeur, à 50 cm ou plus selon la nature du sol, joue le rôle de stockage de nutriments. L'ensemble de ces rhizomes forment généralement une biomasse sèche de plusieurs dizaines de tonnes par hectare (13 à 25 m linéaires par m² de sol). En surface, la densité peut atteindre le chiffre de 75 frondes/m² et une biomasse aérienne sèche de 14 t/ha⁴⁾.

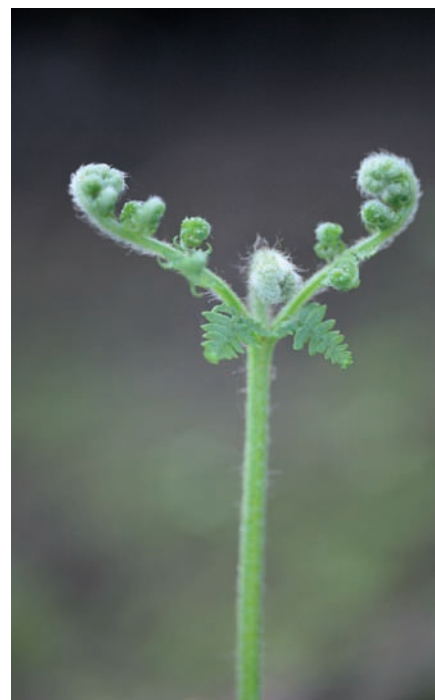
Nos collègues britanniques ont élaboré divers modèles mathématiques pour bien définir la dynamique de cette espèce. À partir de leurs données, ils sont parvenus à la conclusion que même après 18 ans de fauches régulières, la biomasse de cette espèce atteint un seuil, certes faible, mais en deçà duquel il n'est pas possible de descendre.



3) Tige souterraine de réserve plus ou moins allongée et renflée émettant des racines.

4) Marrs R.H., 2006. *Biological Flora of the British Isles: Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Journal of Ecology*, 94, (6), 1272, 1321.

Sporanges de fougère aigle apparus sous serre (grossissement 40 X), Thèse de Rémy Gobin, Laboratoire Irstea – Nogent-sur-Vernisson.
 Yann Dumas © Irstea



Développement chronologique de la fougère aigle, Thèse de Noémie Gaudio, pépinière Irstea – Nogent-sur-Vernisson. Yann Dumas © Irstea

Les frondes dépassent parfois les 3 m de hauteur en France, lorsque les branches mortes des arbres leur offrent un appui. En plein découvert, elles n'atteignent généralement pas plus de 2,5 m et s'effondrent parfois suite à un orage violent. Après sénescence, la neige participe également à l'écrasement de cette biomasse.

Quelles conditions écologiques lui sont-elles favorables ?

La fougère aigle se développe principalement sur les substrats moyennement acides à très acides, mais quelques populations se forment toutefois sur substrat calcaire en Côte-d'Or, Hautes-Alpes ou Haute-Marne. Sa répartition est donc bimodale, du fait de son absence dans les conditions trophiques intermédiaires (probablement du fait de la concurrence d'autres espèces mieux adaptées à ces conditions). Elle demeure chétive sur les extrêmes que représentent les sols carbonatés (pH 8) et les sols les plus acides (pH 3) sur lesquels dominent les éricacées (callunes, bruyères). Son optimum de développement se situe sur sol brun (brunisol), mais les sols lessivés (luvisol), podzoliques (podzosol) ou à rupture texturale marquée (planosol constitué de sable sur argile et manifestant une hydromorphie modérée) lui conviennent très bien.

La présence de la fougère aigle peut être considérée comme un indicateur de bonne fertilité pour les essences frugales. D'une part, parce que comme nous venons de le voir,

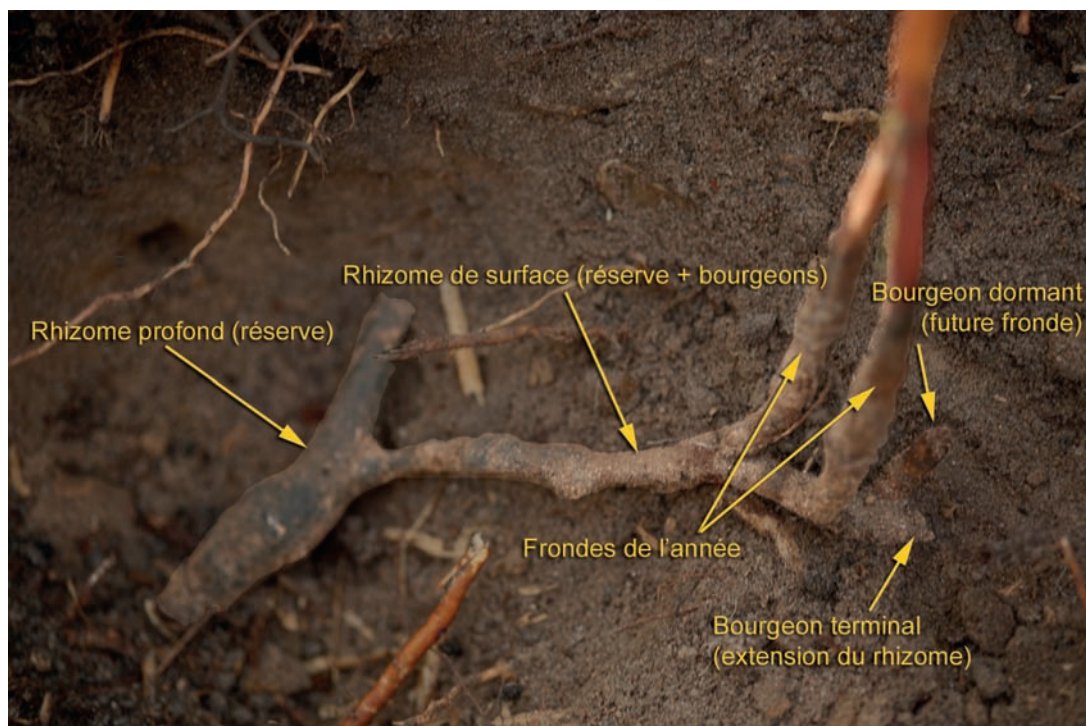
cette espèce se développe mal dans les situations les plus extrêmes sur le plan trophique. Et d'autre part, parce qu'elle est encore plus sensible aux caractéristiques hydriques du sol. Sa présence est donc synonyme de disponibilité en eau moyenne dans le sol. Un sol sec (trop caillouteux) ou engorgé (marécageux) lui serait rédhibitoire (même si elle se rencontre parfois à proximité immédiate de ces milieux). C'est une des raisons pour lesquelles les plantations de pins en plaine réalisées au cours du XIX^e siècle, ont vraisemblablement été favorables à cette espèce, car elles se sont accompagnées d'un drainage des landes, à l'origine souvent très humides⁵⁾. C'est d'ailleurs ce que relate Dubos⁶⁾ dans son roman : « Des arbres de toutes tailles et de tous calibres, capital phénoménal au pied duquel la fougère remplaçait, inexorable, la bruyère de la lande et l'ajonc des marais ».

Aux altitudes élevées son développement est moins important, mais les changements globaux⁷⁾ pourraient lui être favorables pour accroître son aire de répartition dans ces conditions limites. Et la densité des frondes peut compenser une plus faible hauteur, de sorte que sa biomasse demeure élevée. En zone ventée, les frondes sont également plus courtes et la biomasse de la ptéridaie est plus faible, mais l'épaisseur de la cuticule est plus épaisse, réduisant potentiellement la pénétration de produits herbicides dans la plante. La fougère aigle est généralement qualifiée d'héliophile, c'est-à-dire nécessitant un niveau

5) Dumas Y., 2002. *Que savons-nous de la fougère aigle ?*. Rev. For. Fr, 54(4), 357-374.

6) Dubos A., 1996. *Les seigneurs de la Haute Lande*. Presses de la cité, Paris, 321 pp.

7) Regroupant les changements climatiques et l'augmentation du taux de CO₂ dans l'air.



Morphologie d'un rhizome, forêt des Barres, Irstea – Nogent-sur-Vernisson. Yann Dumas © Irstea

d'éclaircissement important pour se développer. Sa biomasse atteint effectivement sa valeur maximale dans des landes ouvertes (Marrs *et al.*, 2006). Mais cela ne signifie aucunement qu'une population bien installée ne puisse pas survivre en conditions ombragées, le forestier le sait bien... Elle est au contraire, capable de supporter des conditions d'ombrage bien plus sévères que la majorité de ses concurrentes (notamment les éricacées). Seul un couvert très dense (du type taillis de charme sous futaie de chêne ou futaie résineuse dense), réduisant l'éclaircissement relatif à moins de 5 % de celui reçu à la cime des arbres, est susceptible de provoquer son éradication. Un autre seuil étonnant est son seuil lumineux de compensation qui est estimé à seulement 11 μmol ⁸⁾ de photons/m²/s. Les valeurs des espèces d'ombre sont du même ordre et peuvent même être en deçà (7 μmol photons/m²/s) chez le hêtre pour des individus croissant sous couvert d'après Gardiner *et al.*, (2009). Cater *et al.*, (2013) n'annonce pas de valeur, mais d'après le graphique qu'il publie, le sapin pectiné semble pouvoir descendre à 5. Il correspond à l'éclaircissement suffisant pour déclencher le démarrage de l'activité de photosynthèse en cours de journée. Il est à comparer au chiffre de 1800 μmol de photons/m²/s reçu en plein découvert par une belle journée d'été. **Il suffit donc que cette espèce reçoive l'équivalent de 0,6 % de cet éclaircissement pour que s'active sa photosynthèse.** Un seuil qui devrait donc être atteint assez tôt en cours de matinée. Les forêts claires sont évidemment celles qui conviennent

le mieux au développement de la fougère aigle. En sous-bois, sa biomasse aérienne⁹⁾ sèche atteint couramment des valeurs de l'ordre de 2 à 3 t/ha (Gonzales 2013; Gobin 2014). En sous-bois plus fermé, elle demeure sous forme de frondes plus ou moins éparses et bénéficie des coupes de bois ou des chablis pour envahir à nouveau la parcelle en quelques années. Ses réserves se reconstituent alors dans les rhizomes et la densité de frondes augmente à nouveau d'année en année.

Nous avons vu que la fougère aigle avait besoin d'un incendie pour apparaître sur un site. Mais une fois installée, un incendie lui est aussi favorable, car ses réseaux de rhizome sont suffisamment profonds pour être épargnés par celui-ci (on parle d'espèce pyrophile).

Quelle est l'influence de la fougère aigle sur l'environnement ?

Du fait des valeurs de biomasses racinaires et aériennes évoquées plus haut, la fougère aigle se comporte en redoutable concurrente vis-à-vis des autres espèces végétales, dont les semis forestiers (concurrence pour la lumière, l'eau et les éléments minéraux). Mais elle bénéficie de bien d'autres caractéristiques biologiques pour compléter ces effets par d'autres formes d'interférence. Tout d'abord, elle forme un véritable paillage naturel sur les stations qu'elle envahit, du fait de la décomposition lente de sa litière qui s'accumule sur un, voire plusieurs décimètres. Les racines de la plupart des espèces ne parviennent pas

8) Symbole de la micromole, unité de mesure de quantité de matière valant 10⁻⁶ mole ; la micromole équivaut à environ 6 x 10¹⁷ soit 602 millions de milliards de grains de lumière.

9) Masse de végétation se développant au-dessus du niveau du sol (il s'agit donc des frondes dans notre cas) et exprimée après séchage en étuve de façon à obtenir une valeur fiable indépendante de son taux d'humidité initial lors de la récolte.



Couvert de fougères en forêt d'Orléans.

Yann Dumas © Irstea

10) L'allélopathie est l'ensemble de plusieurs interactions biochimiques directes ou indirectes, positives ou négatives, d'une plante sur une autre (micro-organismes inclus).

11) Dumas Y., 2006. *Espèces interférentes*. Guide Pratique - Utilisation des herbicides en forêt et gestion durable, ministère de l'Agriculture et de la Pêche - Office national des forêts, Quae Editions.

12) Balandier P., 2014. *Imprebio - Impact de l'intensité des prélèvements forestiers sur la biodiversité*, 147 p., http://docs.gjpecofor.org/public/bgf/BGF-IMPREBIO_RapportFinal.pdf

13) Gobin R., 2014. *Contribution relative de la végétation du sous-bois dans la consommation en eau des placettes forestières soumises aux changements de climat et de pratiques*, Thèse en biologie forestière, Université d'Orléans, Orléans.

à traverser une telle litière lors de la germination. En particulier, les espèces dont les graines sont très petites et dont les réserves sont par conséquent les plus faibles, n'ont aucune chance de réussir à s'implanter.

Les frondes, dont les folioles sont très découpées, s'entrecroisent en se déployant au printemps pour former une forme de tissu végétal. Cela crée une interférence de type mécanique que l'on trouve dans la littérature scientifique sous le nom d'« étouffement » et qui consiste en fait en un écrasement des semis sous le poids de ce tissu, lorsque les frondes sénescentes s'écroulent en hiver.

Des résultats contradictoires de la recherche sont obtenus sur l'aspect allélopatifique¹⁰⁾ (ou télétoxique) de cette espèce sur d'autres espèces végétales (Den Ouden, 2000). Mais il semblerait qu'une toxicité sur des essences forestières telles que le pin sylvestre et le tremble se manifeste parfois (Dolling, 1994). L'ensemble de ces effets interférents jouent probablement un rôle dans le fait qu'un fort recouvrement de la fougère aigle est corrélé à une richesse floristique réduite d'environ 30 % par rapport à un faible recouvrement de cette espèce en moyenne en France¹¹⁾. Et en cascade on observe un effet négatif sur la diversité des insectes attirés par les fleurs (entomologie floricole) en chênaie¹²⁾.

Mais cet effet indirect sur les insectes butineurs est complété par un effet toxique sur les herbivores. Sur les espèces domestiques tout d'abord, le ptaquiloside contenu dans cette plante est cancérigène et occasionne de la mortalité chez les bovins. Et la thiaminase est

quant à elle responsable d'avitaminose chez le porc et le cheval. Mais plus généralement, la fougère aigle n'est pas appétante pour la plupart des espèces herbivores (car elle contient également des glycosides cyanogénés). Elle peut ainsi se développer sans être affectée par l'herbivorie qui est exceptionnelle (en cas de disette). Et les animaux reportent ainsi leur alimentation sur les autres espèces végétales concurrentes. L'utilisation de la fougère aigle par l'homme a tout de même été très conséquente autrefois dans la plupart des régions françaises et a probablement joué un rôle de contrôle de son développement. Ces pratiques limitées aujourd'hui (litière pour animaux, paillasses pour le jardin) pourraient s'intensifier avec l'utilisation de la fougère aigle comme combustible renouvelable.

Profitions de cette publication pour préciser que des études épidémiologiques ont démontré que l'homme est également sensible à sa toxicité. Il est donc déconseillé de consommer la fougère aigle, malgré l'existence de quelques traditions culinaires ancestrales utilisant principalement les jeunes frondes. Et militons pour que des études toxicologiques des eaux prélevées dans des zones de captages, colonisées par cette espèce, soient réalisées pour confirmer le caractère filtrant du sol forestier vis-à-vis de ces molécules toxiques, libérées régulièrement et en très grande quantité. La ptéridaie constitue malgré tout un habitat semblable à une « mini-forêt » sous laquelle le microclimat, à la fois plus humide¹³⁾ et plus tamponné en température, est favorable à certaines espèces végétales et animales. ■

En savoir⁺

Biblio complète sur notre site
foretpriveefrancaise.com

Résumé

La fougère aigle est très fréquente en France, ses seules faiblesses étant une relative difficulté à se reproduire par voie sexuée et une intolérance aux sols trop humides ou trop squelettiques. Elle bénéficie par contre d'excellentes capacités de reproduction végétative et d'une durée de vie extraordinaire lui permettant d'atteindre des dimensions dignes des plus grands organismes vivants. Elle se contente de peu de lumière pour survivre en sous-bois avant de bénéficier d'une coupe, d'un chablis ou d'un incendie pour retrouver un plein développement. Ses qualités biologiques induisent un niveau d'interférence élevé vis-à-vis des autres espèces végétales et assurent sa pérennité.

Mots-clés : fougère aigle, biologie, morphologie, reproduction végétative.