



HAL
open science

Que savons-nous du Raisin d'Amérique (*Phytolacca americana*), espèce exotique envahissante? Synthèse bibliographique

Yann Dumas

► To cite this version:

Yann Dumas. Que savons-nous du Raisin d'Amérique (*Phytolacca americana*), espèce exotique envahissante? Synthèse bibliographique. Rendez-vous Techniques de l'ONF, 2011, 33-34, p. 48 - p. 57. hal-00672349

HAL Id: hal-00672349

<https://hal.science/hal-00672349>

Submitted on 21 Feb 2012

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Que savons-nous du Raisin d'Amérique (*Phytolacca americana*), espèce exotique envahissante ?

Synthèse bibliographique

Le raisin d'Amérique (*Phytolacca americana*) est une plante d'Amérique du Nord ; elle fait partie de la famille des Phytolaccacées. Dans le passé, elle a porté également d'autres noms tels que *Phytolacca decandra* (encore assez usité), *Phytolacca vulgaris*, mais aussi *Solanum racemosum Indicum* ou *Solanum magnum virginianum*, rubrum car les premiers botanistes l'avaient classée parmi les Solanacées (Valmon de Bomare, 1791). Mitich (1994) explique que « Phytolacca » proviendrait de « phyto » (plante) et « lacca » serait une forme latinisée de « laque » rappelant que le jus des baies est très coloré. Le nom américain « pokeweed » viendrait du mot « Pokon » qui, chez les indiens de Virginie, fait référence aux plantes tinctoriales dont le jus rouge rappelle le sang (« Pok »).

Le raisin d'Amérique: origine et description

Elle est originaire de la côte est des États-Unis, mais son aire de répartition s'étend aujourd'hui sur

la majeure partie du pays : en contournant les états du centre par le sud, elle a gagné toute la côte ouest, de la Californie à l'État de Washington en passant par l'Oregon (USDA, 2008). Quoi qu'il en soit, *Phytolacca americana* peut être considérée comme une plante rudérale dans son milieu d'origine, et Mitich (1994) évoque les sols limoneux bien alimentés en eau comme un optimum pour elle aux États-Unis.

C'est une plante vivace dont chaque individu développe généralement au bout de quelques années plusieurs tiges rougeâtres très puissantes faisant penser à un arbuste (photo 1) ; elle peut d'ailleurs atteindre 3,7 m de haut. Mais elle est herbacée et entre donc en sénescence à l'automne. De nouvelles tiges sont émises l'année suivante à partir d'un système racinaire puissant, seul organe survivant pendant l'hiver. Dans une expérimentation, Campbell et al. (1986) ont compté en moyenne 4 à 6 tiges par individu. Ce nombre est

d'autant plus faible que la densité des individus est élevée.

La floraison intervient assez tardivement, fin juin, et s'étend plus tard en saison. Les fleurs d'un blanc rosé sont pédicellées (photo 2) et comptent dix étamines d'où l'ancien nom de *Phytolacca decandra*. Elles forment des racèmes (grappes) érigés à floraison acropète, c'est-à-dire de la base vers l'extrémité. C'est une plante autogame (qui s'autoféconde), ainsi les fleurs sont pour la plupart fertiles (Armesto et al. 1983). Les fruits se forment, mûrissent en prenant une teinte rouge sombre (photo 3) et alourdissent les grappes qui deviennent pendantes ; aux États-Unis, cette période peut s'étendre de fin août à début décembre (McDonnell, 1984). Chacun pèse 0,4 g en moyenne, contient une pulpe colorée et dix graines dont le poids individuel moyen est de 11 mg d'après Armesto (1983) et McDonnell et al. (1984).

r é s u m é

Le raisin d'Amérique est une plante vivace originaire de la côte est des États-Unis qui fut probablement introduite au cours du 17^e siècle en Europe et du 18^e en France. Elle s'est naturalisée dans le Sud-Ouest puis l'expansion de son aire de répartition plus au

nord fut assez timide jusqu'à la fin du 20^e siècle. Mais elle semble désormais pouvoir bénéficier de sa présence disséminée pour devenir envahissante. Sa production importante de graines, sa toxicité envers les herbivores et l'attrait qu'elle représente pour les frugivores qui favorisent sa dissémination sont les principaux traits qui permettent d'expliquer ce carac-

tère envahissant. Mais les dernières découvertes scientifiques concernant sa biologie, telles que le fait de résister à des sols pollués, ses propriétés antivirales ou antifongiques éclairent d'un jour particulier son potentiel d'envahissement et ses possibles impacts, notamment dans les phases de régénération forestière.



Y. Dumas, Cemagref

(1) Plante en début de fructification et (2) fleurs pédicellées formant un racème (Jassans-Riottier (01) – 2008)

Introduction et usages anciens en Europe

L'espèce fut introduite en Europe au plus tard en 1615 puisqu'elle est déjà mentionnée en Angleterre cette année-là dans la liste des espèces du jardin botanique de Kew (Aiton, 1814). Elle est aussi citée par Parkinson en 1640.

Principaux vecteurs d'introduction : viticulture et ornement

Introduite en région méditerranéenne, ses fruits servent à teindre le vin de qualité inférieure d'après Mitich (1994), qui évoque 1650 mais sans citer de source. Elle est cultivée dans ce but en Espagne, en France ainsi qu'au Portugal où cette pratique est rapidement interdite car elle donne mauvais goût au vin de Porto et sa réputation pourrait en pâtir. Le roi de ce pays fait alors arracher la plante avant fructification (De Lamarck, 1804). Elle est introduite dans le Bordelais dans le même but en 1770 par les moines de Carbonieux mais en France aussi cette pratique est bientôt considérée comme une fraude (Chevallier, 1856). Cependant la plante s'acclimata, croît naturellement dans le Sud-Ouest et manifeste assez rapidement un caractère envahissant dans un bois près de Tarbes (Saint-Hilaire *et al.* 1809).

Elle est aussi cultivée dans un but ornemental en Angleterre, en Allemagne et en France. Valmon de Bomare (1791) écrit à ce sujet « On la cultive à cause de sa grande beauté, dans quelques jardins en France, [...] mais elle] ne résiste pas toujours à la rigueur du froid de notre climat ».

Nous sommes donc concernés en France par les deux principaux vecteurs de son introduction en Europe : l'un d'origine méridionale, sa culture pour la vigne, et l'autre plus septentrionale pour l'horticulture. Le premier a pour conséquence de voir rapidement l'espèce se naturaliser car le climat méridional lui convient, tandis que nous pouvons faire l'hypothèse pour le deuxième qu'il permet à la plante de s'adapter au climat rigoureux du nord de l'Europe par sélection des individus les plus résistants au froid.

Tentatives alimentaires

Valmon de Bomare (1791) rapporte que les pousses terminales et les feuilles sont consommées en guise d'épinards aux Antilles, en Angleterre et en Suède, mais il semble que les feuilles soient toxiques dès lors qu'elles ne sont pas consommées très jeunes, et qu'elles aient mauvais goût. Dans les années 1850, Van Houtte, un horticulteur belge de Gand, développe la culture d'une espèce asiatique (*Phytolacca acinosa*)



Y. Dumas, Cemagref

(3) Grappe de fruits mûrs à la base et en cours de formation à l'extrémité – (Domaine des Barres, Nogent-sur-Vernisson (45) – 2006)

sous l'appellation de « phytolaque comestible » (Boncenne, 1860)... mais cette espèce est en fait elle aussi toxique (Peixoto *et al.* 1975)!

Statut actuel et dissémination en France et ailleurs

Muller (2004) ne considère pas encore le raisin d'Amérique comme une espèce invasive, mais il la classe parmi les espèces « à surveiller » dans les trois secteurs climatiques français. En fait, sa dynamique de colonisation est si impressionnante dans certaines régions telles que l'île de France no-

tamment et la forêt de Fontainebleau en particulier qu'elle a acquis ce statut d'exotique invasive au moins localement. C'est pourquoi Dumas (2006b) mais aussi Schnitzler *et al.* (2007) la considèrent désormais comme invasive en France, donc en Europe.

Cette espèce est aujourd'hui présente dans la plupart des départements français comme en témoigne la figure 1 établie à partir de la base de données du Cemagref sur les espèces invasives forestières. Cette carte reflète le niveau actuel de connaissance, mais probablement pas la répartition exacte de l'espèce.

Nous n'avons pas à ce jour recherché l'ensemble des pays concernés par un envahissement par cette espèce mais on sait toutefois qu'elle est considérée comme envahissante en Corée du sud depuis 1993 (Kim, 2005). Il semble aussi qu'une naturalisation soit en cours en Chine à partir du Jardin Botanique de Nanjing (Xinhua, 2006). Elle est présente d'après Mitich (1994) non seulement en Angleterre mais aussi en Suisse, Allemagne, Autriche, Hongrie, Russie, Iran, Italie, Espagne, Portugal, aux Açores, aux Canaries et aux îles du Cap vert.

Biologie et écologie : les bases d'une dynamique explosive

Une forte dynamique de croissance

Dès la première année, la croissance est assez soutenue. He *et al.* (2005) ont mesuré sur des semis d'un an une moyenne de 98 cm de hauteur pour une biomasse sèche de 28 g et une profondeur d'enracinement de 15 à 25 cm. Campbell *et al.* (1986) ont mesuré une biomasse aérienne sèche de près de 6 t/ha en moyenne la première année puis plus de 11,5 t/ha la deuxième année pour un maximum de 13,6 t/ha. Cette valeur est du même ordre de grandeur que le

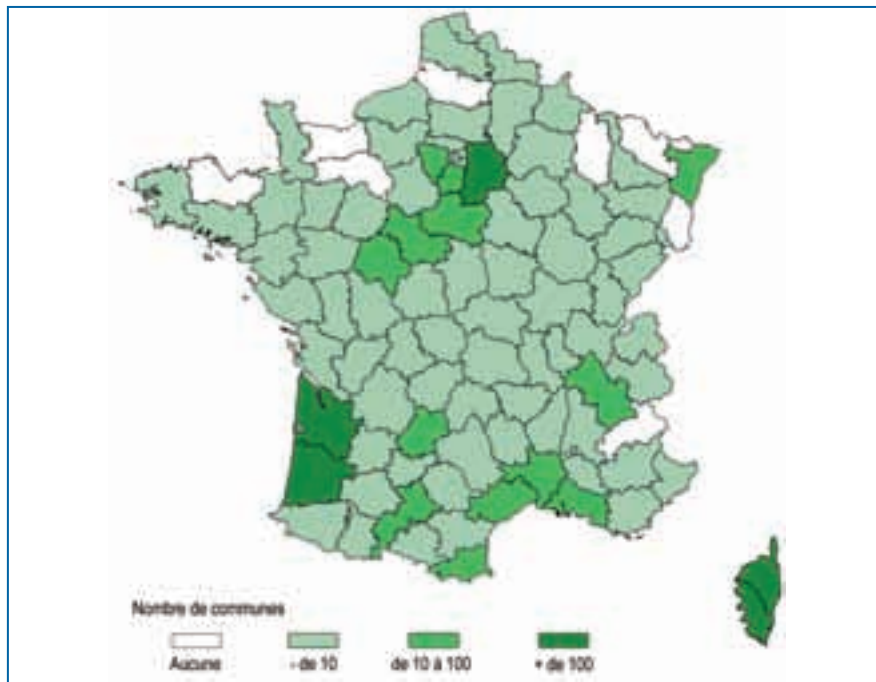


Fig. : distribution connue en France en 2011

maximum enregistré pour la fougère aigle (en Angleterre), une espèce reconnue pour son niveau d'interférence¹ élevé (Dumas, 2002). La proportion respective des feuilles dans la biomasse aérienne totale est de près de 30 % la première année et tombe à 20 % environ la seconde année, tandis que celle des tiges augmente au contraire d'environ 40 % la première année à près de 70 % pour les plantes de deux ans (Campbell *et al.* 1986). Un individu assez imposant (I1) d'âge inconnu, récolté en bordure de pré dans l'Ain et étudié par Dumas en 2008 (données non publiées) a produit 621 g de matière sèche.

Une production impressionnante de graines

La fructification intervient dès la première année, elle devient très abondante les années suivantes si les conditions stationnelles le permettent. Mais comme la plante a des dimensions « modestes » la première année, la part des fruits dans la biomasse aérienne sèche totale est de plus de 30 % alors que l'année suivante elle baisse à près de 10 % (Campbell *et al.* 1986). Les individus étudiés par Armesto (1983) possè-

dent 58 fruits par grappe en moyenne et seulement 2,66 grappes par individu, soit 154 fruits au total. Mais ces individus mesurent moins d'un mètre de hauteur pour la plupart et des individus bien plus grands peuvent être parfois bien plus productifs (photo 1). McDonnell *et al.* (1984) ont recensé jusqu'à 78 fruits mûrs sur une grappe. L'individu I1 mentionné plus haut supportait 53 grappes portant chacune en moyenne 36 fruits avec un maximum de 83. Cet individu a produit au total 2 514 fruits (en comptant les fruits tombés des grappes lors de la manipulation et non affectés à une grappe en particulier), soit de l'ordre de 25 000 graines. Mais ce n'est pas un record : on peut trouver des individus encore plus développés.

Le taux de germination est élevé. Armesto (1983) enregistre en effet une moyenne de 80 %, mais ce taux est très variable en fonction de l'individu et n'est pas corrélé à la taille de la graine. Ces caractéristiques permettent à la plante d'ensemencer massivement le terrain où elle s'est installée. He *et al.* (2005) ont obtenu expérimentalement une densité de 592 individus/m², un

1- L'interférence est la somme des effets inhibiteurs produits par une espèce végétale sur les espèces voisines. Elle regroupe différentes formes que sont la concurrence pour l'eau, la lumière et les éléments minéraux, l'allélopathie ou des effets mécaniques (Dumas, 2006c).

chiffre qu'ils estiment réaliste pour une population naturelle.

Une dissémination efficace par les oiseaux...

La dispersion des graines du raisin d'Amérique est assurée aux États-Unis par 29 espèces d'oiseaux (Armesto, 1983). Elle débute dès lors que la proportion de fruits mûrs atteint 40 % sur un racème (McDonnell et al. 1984). Elle se fait principalement par endozoochorie : les animaux ingèrent les fruits et dispersent les graines via les déjections, sans diminution de leur faculté germinative. L'étourneau (*Sturnus vulgaris*), par exemple, est le principal responsable de cette dissémination dans la ville de Pise, où le raisin d'Amérique se développe sous les arbres qu'il choisit comme nichoirs (Benvenuti, 2004). Orrock (2005) a étudié l'influence que peut avoir le transit des graines dans le tube digestif des oiseaux. Il met en évidence un effet favorable sur le taux de germination, qui passe de 67 % pour les témoins à 88 % pour les graines issues des fruits consommés. Il relève aussi que ces dernières germent plus vite (4 à 5 jours plus tôt) que les graines témoins. Il considère que c'est un avantage concurrentiel et que cela diminue la durée d'exposition au risque de prédation par les granivores. Mais cet avantage paraît toutefois très faible.

Accessoirement, le transport des graines par la terre retenue dans les sculptures des pneus des engins d'exploitation (agochorie) est une hypothèse que l'on ne peut pas exclure (Delamarre, 2009 com.pers).

...et peu d'obstacles

D'autres animaux, rongeurs et invertébrés, consomment des graines et limitent le potentiel de dispersion de l'espèce aux États-Unis (Orrock, et al. 2003). À l'arrivée du froid, les fruits restés sur la plante tombent au sol puis éclatent sous l'effet du gel et laissent les graines à disposition des rongeurs et invertébrés (McDonnell et al. 1984).

De leur étude sur les graines du raisin d'Amérique He et al. (2005) concluent que l'augmentation de CO₂ dans l'atmosphère a deux effets sur les graines : 1) réduire leur biomasse, ce qui agirait donc plutôt comme un facteur défavorable à la reproduction de l'espèce (quoique cette hypothèse n'est pas validée par Armesto (1983), et 2) augmenter leur rapport C/N. Or, une forte teneur en azote favoriserait la consommation des fruits par les frugivores et donc la dispersion des graines. Sur ces seuls critères, les changements globaux ne semblent donc pas pouvoir accroître le risque d'invasion par cette espèce.

Biologie et écologie : des facultés particulières de résistance

Une toxicité qui limite les effets négatifs des herbivores...

La plante est réputée toxique pour ses consommateurs, sauf en général pour les oiseaux dont certaines espèces assurent sa dissémination. Le dindon d'élevage toutefois, peut s'intoxiquer en consommant les baies. Barnett (1975) met en évidence une mortalité de 38 % chez cet oiseau dont l'alimentation testée expérimentalement contenait 10 % de baie de raisin d'Amérique.

Par ailleurs la pulpe des fruits semble répulsive pour les rongeurs, mais ils peuvent consommer des graines tombées au sol et débarrassées de celle-ci. Cependant les substances que fabrique le raisin d'Amérique pourraient jouer un rôle de conservation des fruits, lesquels resteraient ainsi plus longtemps intacts sur la plante de façon à accroître la probabilité d'être dispersés par des oiseaux (McDonnell et al. 1984).

Chez les mammifères des cas de mortalité sont signalés chez le porc, la vache et le cheval. La toxicité a fait l'objet d'une expérimentation chez le mouton qui a permis d'évaluer la dose létale à moins de

10 000 mg de tiges et feuilles fraîches/kg de poids vif (Peixoto et al. 1997). La ou les molécules responsables de cette toxicité ne sont pas identifiées avec certitude mais il s'agit probablement de saponosides présents dans tous les organes de la plante ou de glucosides triterpénoïdes (Aldea, 2005).

Cette espèce manifeste également une forte toxicité envers les mollusques (propriétés molluscicides). Aldea et al. (2005) évaluent en effet à 150 mg/l la dose efficace de poudre de baies sèches de *Phytolacca americana* dans l'eau pour intoxiquer des espèces invasives d'escargots dans un bassin aquacole (75 % de la population est détruite au bout de 30 jours). Si l'on prend pour exemple l'individu (I1) étudié par Dumas en 2008 (données non publiées) qui a produit 242 g de fruits secs, il serait capable à lui seul d'intoxiquer 1 613 litres d'eau à une concentration létale pour ces gastéropodes. De tels niveaux de toxicité contribuent à expliquer le développement de cette espèce à l'échelle de notre territoire. Pas très étonnant dans ces conditions que Campana et al. (2002) évoquent la



Y. Dumas, Cemagref

(4) Individu de *Phytolacca americana* abrouiti par une vache sur le site archéologique de Filitosa (Corse du sud)

possibilité d'un effet répulsif de ces composés chimiques pour expliquer la composition particulière de la communauté de vers de terre rencontrée sous cette espèce en forêt de Fontainebleau.

La découverte occasionnelle de plantes abruties par le chevreuil ou la vache (photo 4) peut paraître troublante, mais il faut plutôt voir dans ce comportement un instinct de survie en période de disette, de sécheresse notamment. De même, il semble qu'il y ait en France des cas (traces) de consommation par des insectes ou des gastéropodes mais ces organismes ne sont que rarement identifiés. Le groupe *Cepaea sp.* a pu être observé par Henneuse *et al.* (2007) mais la survie de ces individus n'a pas été vérifiée.

...et peut-être aussi l'interférence d'autres espèces végétales

Kim *et al.* (2005) ont étudié, sur deux espèces végétales, une éventuelle allélopathie à partir d'extraits de feuilles et ont mis en évidence un effet supérieur à celui d'espèces de phytolaques asiatiques, ce qui laisse supposer sa capacité de limiter le pouvoir concurrentiel d'autres plantes en milieu naturel.

Une résistance à de nombreuses formes de contraintes du milieu

Phytolacca americana est capable de résister à de fortes concentrations de métaux lourds dans le sol (Min *et al.* 2006 ; Peng, 2008 ; Kim *et al.* 2005). Elle a révélé sa capacité à accumuler ainsi jusqu'à 13 400 mg/kg de manganèse et 402 mg/kg de cadmium dans ses feuilles lorsqu'il provenait de sites pollués et même 1 150 mg/kg de cadmium en conditions expérimentales. Cela rend possible sa survie dans des milieux pollués. Ces sites où elle peut prospérer sans concurrence, constituent une source de graines qui peuvent être disséminées dans une zone bien plus vaste.

L'espèce est potentiellement résistante à des maladies cryptogamiques, si l'on en juge par la décou-

verte, dans ses graines, de molécules susceptibles de comporter des propriétés antifongiques (Gao, 2001).

Elle est plutôt pyrophile : une expérimentation mise en place par Glasgow *et al.* (2007) démontre l'aspect favorable d'un feu intense pour la régénération du raisin d'Amérique en forêt feuillue. Une telle perturbation permet la germination des graines contenues dans le sol probablement par l'ouverture de la canopée mais surtout du fait des modifications intervenant au niveau du sol. Des feux de moindre intensité ou la simple suppression de la litière n'ont pas cette même influence favorable.

Enfin elle est relativement tolérante à l'ombre. Dumas (2006b) estime à partir de relevés de l'IFN mentionnant cette espèce sous des peuplements de pins d'une surface terrière de 50 à 60 m², que cette espèce ne reçoit probablement pas plus de 10 % de l'éclairement incident dans ces conditions. Hyatt (1999) démontre que des graines de raisin d'Amérique germent relativement bien sous couvert fermé, bien que le nombre des semis soit alors inférieur à ce qu'il est en plein découvert.

La dissémination en forêt

Comme on l'a vu, *Phytolacca americana* est une plante rudérale, qui a besoin de perturbations pour pouvoir se développer, surtout en forêt (coupe, chablis, incendie). Son comportement en France est assez similaire à celui observé de l'autre côté de l'Atlantique et, ici comme là-bas, elle bénéficie depuis ces dernières décennies de l'impact d'ouragans pour devenir plus fréquente en forêt. Taverna (2005) met en évidence que cette espèce est celle qui a le plus progressé en fréquence entre 1977 et 2000 en forêt feuillue de Caroline du Nord.

La dynamique de colonisation est évidente

Les premiers individus fructifères

présents dans une région, généralement en zone rudérale fournissent un nombre impressionnant de graines qui sont ensuite dispersées dans les environs, notamment par les oiseaux. En forêt, l'espèce se manifeste donc de façon très disséminée dans un premier temps, les graines pouvant rester une quarantaine d'années dans le sol avant de germer (Mitich, 1994). Ce n'est que lorsque le peuplement s'ouvre (éclaircie, chablis, coupe rase, incendie...) que la banque de graines est révélée. Et lorsque celle-ci est suffisante pour générer une population importante, on peut alors assister à une phase d'envahissement (Schnitzler, 2007).

Dans les Landes et la Gironde où l'espèce est présente depuis au moins deux siècles, les populations sont souvent très denses dans les coupes forestières (Dumas, 2006a). En forêt de Fontainebleau, Olivier Fanica raconte en 1996, après l'avoir détectée pour la première fois en 1985, que cette espèce est « maintenant présente partout ». En une dizaine d'années, une bonne partie du massif a donc été colonisée par des populations tout d'abord éparses. Désormais, nous assistons à une réelle phase d'envahissement, y compris en Réserve biologique car la banque de graines est assez diffuse et consistante pour s'exprimer vigoureusement dès qu'une perturbation lui en offre la possibilité. Comme à Fontainebleau, l'espèce semble progresser dans des départements où elle était très disséminée jusque-là (Loiret et Jura pour ne citer que deux exemples). Elle forme des peuplements denses dans des parcelles ouvertes ou dans des trouées où elle semble capable de se substituer à des espèces interférentes telles que la ronce.

Pourtant la progression est difficile à valider et à cerner

Le seul système de suivi dont nous pourrions disposer pour valider sa progression serait les inventaires floristiques de l'IFN (Inventaire Forestier National), mais leur maillage est trop

Vers une valorisation de certaines caractéristiques biologiques ?

Par son comportement invasif, *Phytolacca americana* suscite des inquiétudes ; mais si elle peut-être considérée comme une star médiatique dans la presse scientifique aujourd'hui, c'est plutôt pour ses caractéristiques biologiques. Elle a notamment été qualifiée de « végétal hyperaccumulateur » par des chercheurs chinois (Min et al. 2006 ; Peng, 2008). De quoi s'agit-il ? De végétaux capables de résister à des concentrations impressionnantes en métaux lourds et de stocker ceux-ci dans certains de leurs organes tels que feuilles ou racines ; l'intérêt serait de pouvoir l'utiliser en phytoremédiation, pour capter les métaux lourds des sols industriels pollués.

Ses propriétés biologiques pourraient aussi avoir d'autres applications. *Phytolacca americana* produit une protéine antivirale capable d'avoir un effet inhibiteur sur le virus du SIDA. Cette propriété antivirale est par ailleurs valorisée par la création de plantes transgéniques : après identification de gènes responsables de cette propriété et transfert dans le patrimoine génétique de la plante cultivée, des variétés résistantes aux maladies virales sont créées (Mitich, 1984). Mentionnons aussi son puissant effet molluscicide (Aldea et al. 2005) et ses propriétés antifongiques probables (Gao et al. 2001). Enfin l'idée de cultiver cette plante pour produire du polyphénol et de l'huile (respectivement pour l'industrie chimique et l'énergie) est à l'origine d'expérimentations qui n'ont pas démontré le potentiel de productivité recherché (Campbell et al. 1986).

Compte tenu de l'élaboration des molécules de synthèse et de la maîtrise des processus bio-chimiques, il n'est pas nécessaire de cultiver la plante pour en exploiter les propriétés, sauf peut-être ponctuellement en phytoremédiation de sites pollués. Cela ne devrait alors s'envisager, tant le risque d'invasion en serait accru, que dans le cadre strict d'une récolte avant fructification ou après l'obtention de variétés stériles.

lâche pour pouvoir détecter précocement une espèce dont la fréquence est encore faible. Ils ne permettent jusque-là que de valider sa présence dans les régions déjà très envahies mais pourraient probablement permettre de valider objectivement sa dynamique à l'avenir.

Par ailleurs, les limites climatiques restent à déterminer. Si on applique à la France les caractéristiques climatiques définies par Sauer (1952) dans l'aire d'origine, Dumas (2006b) observe que l'enveloppe théorique n'est absolument pas limitante et que la région de Fontainebleau par exemple ne devrait pas pouvoir être colonisée car aucun des critères (température, pluviométrie) n'y est respecté. Il est donc possible que cette espèce se soit adaptée à des conditions climatiques plus contraignantes en France ou plus probablement, que les critères de Sauer ne suffisent pas à expliquer la distribution de l'espèce, même dans son aire naturelle.

Types de milieux colonisés, impact sur la biodiversité

En France, *Phytolacca americana* manifeste comme aux États-Unis (Mitich, 1994) un développement et donc un pouvoir concurrentiel important sur sols limoneux bien alimentés en eau. Mais elle manifeste aussi une dynamique considérable sur des sols sableux et acides. Serait-ce dû à une adaptation de l'espèce à ces conditions de milieu ? À une concurrence plus limitée des végétaux autochtones ? Cette espèce fait preuve d'une adaptation à des sols très variés, y compris des sols hydromorphes (Delamarre, com. pers.), et dans des milieux divers (Dumas, 2006a). Sur sol sablonneux et acides : trouées de chablis, coupe forestière, bord de chemin, lisière forestière, parcelle incendiée, plage et dune. Mais on la rencontre aussi sur terrasses alluviales calcaires, bord de cours d'eau, marais tufeux, tas de gravats calcaires, bordure des prés, terrain en jachère, zone commerciale ou industrielle. Elle a été inven-

torisée jusqu'à 1 100 m en Corse.

Quels effets démontrés sur la biodiversité en général ?

Pour l'instant, très peu d'études ont été menées pour étudier son impact sur la biodiversité. Henneuse et al. (2007) observent un effet de réduction de la richesse floristique lorsque le recouvrement du raisin d'Amérique augmente, la richesse n'étant que de 2,25 espèces par m² pour un recouvrement du raisin d'Amérique atteignant 86 %. Orwig et al. (1998) constatent quant à eux un impact sur la régénération forestière, suite à de graves problèmes phytosanitaires sur des arbres adultes. Les trouées occasionnées sont envahies par différentes espèces végétales dont le raisin d'Amérique (phénomène récent), et cet envahissement compromet la régénération de la pruche du Canada (*Tsuga canadensis*). Concernant les animaux, un effet perturbateur sur les communautés de vers de terre a été mis en évidence par Campana et al. (2002). Il est fort probable que les communautés de gastéropodes en milieu naturel soient également touchées par la présence de *Phytolacca americana*, étant donné son pouvoir molluscicide (Aldea et al. 2005). Enfin, l'espèce étant toxique pour les herbivores en général et rarement consommée, sa présence en abondance entraîne une baisse de la capacité alimentaire du site envahi, notamment lorsqu'elle remplace la ronce très appétente.

En forêt, un faisceau de présomptions à défaut de preuves scientifiques

En forêt, l'effet indirect de cette baisse de la capacité alimentaire dans les trouées envahies se traduit probablement aux alentours par une pression de prélèvement plus forte sur les autres espèces autochtones entraînant potentiellement une baisse de la richesse floristique. Plus localement, la richesse floristique et la régénération semblent réduites, probablement en raison du niveau d'interférence de cette espèce. En effet, l'analyse des don-

nées de l'IFN indique qu'un recouvrement du raisin d'Amérique supérieur à 50 % serait corrélé à une richesse floristique locale inférieure de 24 % à ce qu'elle est en son absence (Dumas, 2007). Ce niveau d'interférence, s'il était validé sur un nombre de points plus important, correspondrait au même ordre de grandeur que celui que produiraient la ronce ou la clématite vigne blanche par exemple. La perturbation étant une opportunité essentielle pour la flore forestière de se développer et de fructifier, la banque de graines de ces espèces s'appauvrit probablement dans l'écosystème forestier envahi.

Cette plante contient une très forte concentration de potassium d'après Béral et al. (1845), qui rapportent que ses cendres seraient constituées à 42 % de potasse. Sans aller jusqu'à parler d'espèce transformatrice, il est donc possible que cette espèce modifie quelque peu le milieu localement en l'enrichissant en potassium, comme le ferait par exemple la fougère aigle qui présente la même particularité (Dumas, 2002).

Par ailleurs, les chiffres de sa toxicité sous forme de biomasse fraîche sur le mouton sont du même ordre de grandeur que celui d'une substance active phytosanitaire. La grande différence, c'est la quantité de produit relâché dans l'environnement naturel. Elle est de l'ordre de quelques kilogrammes par hectare dans le cas d'un traitement phytosanitaire et, nous l'avons vu, de l'ordre de 10 tonnes de biomasse aérienne sèche libérée annuellement par une population dense de *Phytolacca americana*... soit quelques milliers de fois supérieures. Ainsi, une population de raisin d'Amérique qui entre en sénescence à l'automne libère chaque année de grandes quantités de composés toxiques pour les animaux. À moins qu'intervienne une biodégradation très rapide, qu'il serait rassurant d'observer, un impact écotoxicologique est donc probable en l'absence de coévolution de l'écosystème envahi.

Impact possible sur la santé humaine ?

Des cas d'intoxication sont avancés chez l'homme par Bruneton (2000), lors d'utilisations médicinales de racines consommées crues, ou de feuilles pourtant ébouillantées dans deux eaux de cuissons successives. Ce traitement est généralement suffisant pour permettre une consommation mais il semble d'une efficacité aléatoire. Les symptômes peuvent être les suivants : maux de têtes, étourdissements, troubles gastro-intestinaux, tachycardie, troubles de la vision. Dans le cas d'une consommation de racine, les premiers symptômes sont des brûlures au niveau de la bouche et de la gorge. Un cas ayant entraîné la mort est décrit par Brooker et al. (2001). La quantité de végétal absorbé par ce jeune homme de dix-huit ans est pourtant assez faible puisqu'elle correspond à un tronçon de 10 à 15 cm de racine seulement.

En dehors des cas de consommation volontaire, il semble peu probable que les substances que produit l'espèce puissent entraîner un effet toxique sur les populations humaines. En effet, si la plante a un degré de toxicité assez élevé, son niveau de présence est encore relativement modeste (0,5 % des relevés IFN d'après Dumas, 2006c). Elle n'est de ce fait probablement pas encore susceptible d'entraîner la pollution des eaux de percolation. Cependant si l'invasif concerne des zones de captage d'eau, la question se pose du transfert éventuel des molécules toxiques dans les eaux de boisson ; les quantités qu'on peut y trouver dépendent de, la durée de vie de ces molécules, mais aussi de leur niveau d'adsorption et de leur solubilité. La durée de vie des molécules toxiques issues des plantes est généralement courte et le risque induit pour la santé humaine semble donc faible, mais variable selon les cas (Rasmussen et al. 2005 ; Bjarnholt, 2008 ; Jensen et al. 2009). Des analyses seraient souhaitables pour acquérir des certitudes.

Contrôler le développement : pourquoi, où et comment ?

Un souci de prévention

Il serait difficile d'admettre que la commercialisation du raisin d'Amérique se poursuive si par ailleurs son comportement invasif et ses impacts nécessitent des mesures (coûteuses) de contrôle. D'où la proposition de faire entrer cette espèce dans la liste des espèces interdites à la vente. À défaut, la création d'une variété stérile serait une issue acceptable pour le maintien de la commercialisation. C'est une solution préconisée pour une autre espèce invasive, l'arbre à papillon (*Buddleia davidii*), dont l'Agence Méditerranéenne de l'Environnement (2003) propose le remplacement par l'hybride stérile *Buddleia* «Lochinch» issu du croisement *B. davidii* x *B. fallowiana*. L'information du public paraît aussi importante compte tenu de l'attrait esthétique de la plante : bien rares sont les particuliers qui, si elle apparaît spontanément sur leur terrain, songeraient à l'éliminer.

...mais aussi de contrôle actif dans différents contextes

La question du contrôle se pose chaque fois qu'une espèce rare (flore, mollusque etc.) est en danger de disparition sur un site en cours d'invasion, ou lorsque les habitats de sites d'intérêt écologique particulier (site Natura 2000 par exemple) s'en trouvent banalisés.

Mais pour les forestiers, le problème n'est pas univoque. À Fontainebleau par exemple, la phytolaque explose de façon spectaculaire à l'occasion du renouvellement des peuplements sans compromettre la régénération puis régresse en quelques années jusqu'à sembler « disparaître » (contrairement à une autre espèce exotique envahissante, *Prunus serotina*, qui subsiste et bloque la dynamique forestière). Du strict point de vue de la régénération, ses inconvénients sont du même type que ceux de la fougère aigle, dont le niveau d'interférence est compa-

Lutte bénévole contre la phytolaque en forêt de Fontainebleau

(Claude Lagarde, chef de projet Biodiversité à l'agence ONF de Fontainebleau)

Les opérations de lutte contre *Phytolacca americana* en FD de Fontainebleau viennent d'une initiative bénévole externe, autorisée par l'ONF ; elles sont conduites sans stratégie particulière (sinon celle du « parrainage » qui stimule les bénévoles), mais avec un certain succès technique. La motivation est écologique (conservation de la biodiversité, risques de toxicité pour l'environnement), et l'objectif est l'« éradication » de la phytolaque.

Après un premier chantier (test) d'arrachage en 2005/06 dans une zone choisie pour son envahissement spectaculaire et son accessibilité, l'activité s'organise sous la houlette d'un volontaire très motivé, Thierry Pain (qui siège alors au comité des réserves) : il mobilise des bénévoles pour faire un signalement systématique des parcelles touchées (présence/absence) et arracher la phytolaque.

- Fonctionnement par « parrainage » : des bénévoles parrainent chacun une (sous) parcelle où ils se chargent d'organiser l'arrachage initial puis de revenir régulièrement arracher les plantules (opération bien plus légère)
- Choix des parcelles : l'animateur (T. Pain) propose aux parrains de choisir leur « filleule » parmi les parcelles recensées, et soumet chaque année la liste des parcelles/parrains à l'ONF, pour autorisation
- Techniques/périodes d'intervention :
 - arrachage (à la bêche) dès qu'il y a des parties aériennes (en évitant la période des fruits)
 - bastonnade en juin-juillet, avant fructification (les tiges doivent être cassées, pas seulement pliées)

Pour informer le public, l'animateur suscite aussi des événements (bastonnades collectives), des articles dans la presse locale, des affiches pour l'information du public sur les panneaux ONF et sensibilise riverains et horticulteurs (bonnes pratiques contre la dissémination)...

En 2009, par exemple, 48 parcelles ont été parrainées sur les 114 parcelles recensées. NB : aucune campagne d'arrachage n'est autorisée en réserve biologique intégrale (RBI) ; cela requiert l'autorisation du Conseil National de Protection de la Nature (CNPN), qui a été saisi mais ne s'est pas encore prononcé, dans l'attente d'évaluations plus approfondies des impacts possibles.

rable. La question de la lutte éventuelle contre le raisin d'Amérique est donc moins sylvicole qu'environnementale, l'idée étant surtout de prévenir l'invasion (ou le ré-ensemencement) des milieux d'intérêt biologique particulier intraforestiers ou limitrophes. Compte tenu de la dynamique de l'espèce, la réponse relève d'une stratégie à construire après diagnostic des situations : la lutte peut être efficace lorsqu'on en est au tout début de la colonisation d'un massif, mais ce serait un gaspillage de moyens (un combat perdu d'avance) lorsque l'invasion est quasi généralisée.

Quelles sont les méthodes de contrôle ?

La toxicité du raisin d'Amérique envers les herbivores exclut a priori la possibilité de contrôle par le pâturage. D'après cette analyse bibliographique, les méthodes de lutte biologique n'ont pas été étudiées ; restent donc

les méthodes manuelles (arrachage, bastonnade), extrêmement coûteuses à moins d'être bénévoles, ou mécaniques (broyage), qu'il faudrait expérimenter pour les évaluer, ou le traitement chimique.

Différents herbicides sont efficaces sur cette espèce tels que le tricopyr, le glyphosate ou le sulfosate Dumas (2006c). Les deux derniers ayant un large champ d'activité, leur emploi éventuel est à réserver aux secteurs où le raisin d'Amérique serait en peuplement quasi pur. Quand il est mélangé aux espèces autochtones, il faut les préserver pour qu'elles puissent concurrencer les semis (germination de la banque de graines), ou même les repousses : la biomasse de son système racinaire est si importante qu'un traitement ne suffit pas à l'intoxiquer complètement.

Perspectives de recherche

Il serait avant tout nécessaire de mettre en place un système de suivi des espèces envahissantes et de celle-ci en particulier afin de préciser l'expansion de son aire de répartition et d'évaluer les risques induits. Il semble aussi important d'approfondir l'étude de son impact sur la biodiversité notamment sur la flore et les gastéropodes car il ressort de cette étude que ce sont les compartiments de la biodiversité les plus vulnérables à son développement. De tels résultats permettraient probablement de mieux comprendre comment les protéger (en particulier les espèces rares). Il faudrait aussi étudier plus avant son écologie, notamment son aptitude à survivre en sous-bois, et modéliser sa dynamique de croissance pour concevoir des stratégies de lutte pertinentes et mieux prédire son aire d'extension potentielle. Enfin, on

manque de références solides concernant les méthodes de contrôle, qui n'ont pas fait l'objet d'évaluations scientifiques.

Yann DUMAS

Unité de Recherche Écosystèmes
Forestiers
Cemagref Nogent-sur-Vernisson

Remerciements

Je tiens à remercier Grégoire Gautier pour avoir initié la commande de cette synthèse à la suite du 13e forum des gestionnaires de 2007 sur le thème des espèces exotiques envahissantes. Arnaud Delamarre, Hervé Derome et Yves Lourdet pour leur partage d'expérience sur les stations en cours d'invasion en forêt dans le Jura et les membres du réseau Tela Botanica et autres botanistes ayant fourni de nombreuses données.

Bibliographie

Aiton W. Hortus Kewensis for the use of practical gardeners, 2e ed. London : Richard et Arthur Taylor, 1814

Aldea M, Allen-Gi S. Comparative Toxicity of Pokeweed (*Phytolacca americana*) Extracts to Invasive Snails (*Viviparus georgianis*) and Fathead Minnows (*Pimephales promelas*) and the Implications for Aquaculture. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology 2005 ; 74 : 822-829

Agence Méditerranéenne de l'Environnement, Plantes envahissantes de la région méditerranéenne ; Agence Méditerranéenne de l'Environnement, Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles : Montpellier, 2003 ; pp 48

Armesto J, Cheplick G, McDonnell M. Observations of the reproductive biology of *Phytolacca americana* (Phytolaccaceae). Bulletin of the Torrey Botanical club 1983 ; 110 : 380-383

Barnett, B. Toxicity of pokeberries (fruit of *Phytolacca americana* Large) for turkey poults. Poultry Sciences 1975, 54, 1215-1217

Benvenuti S. Weed dynamics in the Mediterranean urban ecosystem : ecology, biodiversity and management. Weed Research 2004 ; 44 : 341-354

Béral et al. ; Sur l'emploi de la matière colorante du *Phytolacca decandra* pour colorer les vins ; Journal de chimie médicale, de pharmacie, de toxicologie et revue des nouvelles scientifiques nationales et étrangères, Labé, Paris, 1845, 439, p697

Bjarnholt, N. ; Laegdsmand, M. ; Hansen, H. ; Jacobsen, O. H. ; Møller, B. L. Leaching of cyanogenic glucosides and cyanide from white clover green manure. Chemosphere 2008, 72, 897-904

Boncence, F. ; L'épinard et ses succédanés ; Revue Horticole – Journal d'horticulture pratique, 1860, 201-205

Brooker, J. ; Obar, C. ; Courtemanche, L. A fatality from *Phytolacca americana* (Pokeweed) root ingestion. J Toxi- col Clin Toxicol 2001, 39, 549-550

Bruneton J. Plantes toxiques — Végétaux dangereux pour l'homme et les animaux, 2e ed., EM Inter Editions, 2000

Campana C, Gauvin S, Ponge J-F. Influence of ground cover on earthworm communities in an unmanaged beech forest : linear gradient studies. European Journal of Soil Biology 2002 ; 38 : 213-224

Campbell, T, Adamson, W. Effect of Population Density on Agronomic Performance and Chemical Yields in Pokeweed, *Phytolacca americana*. Biomass 1986, 9, 113-129

Chevallier, A. ; Notes sur la coloration artificielle des vins, Annales d'hygiène publique et de médecine légale, 2, Tome 5, Baillière, Paris, 1856, 11, p480

De Lamarck J, Poiret J. Encyclopédie méthodique Botanique, 1804

Dumas, Y. Que savons-nous de la fougère aigle ? Revue Forestière Française 2002, 54, 357-374

Dumas, Y. ; *Phytolacca americana* ; 2006a ; Synthèse des forums ; http://www.tela-botanica.org/page:Phytolacca_america

Dumas Y. Contribution à la connaissance de deux espèces invasives en forêt *Campylopus introflexus* et *Phytolacca americana*, AFPP - 1ère Conférence sur l'entretien des espaces verts, jardins, gazons, forêts, zones aquatiques et autres zones non agricoles ; Avignon : 2006b

- Dumas Y. Espèces interférentes. In : Gama A, eds, Guide Pratique — Utilisation des herbicides en forêt et gestion durable. Ministère de l'Agriculture et de la Pêche - Office National des Forêts, 2006c :
- Fanica, O. Le *Phytolacca americana* ou raisin d'Amérique. Bulletin de l'Association des Naturalistes de la Vallée du Loing 1996, 72, 36
- Gao G-H, Liu W, Dai J-X, Wang J-F, Hu Z, Zhang Y, Wang D-C. Molecular scaffold of a new pokeweed antifungal peptide deduced by 1H nuclear magnetic resonance. International Journal of Biological Macromolecules 2001 ; 29 : 251-258
- Glasgow L, Matlack G. Prescribed burning and understory composition in a temperate deciduous forest, Ohio, USA. Forest Ecology and Management 2007 ; 238 : 54-64
- He J-S, Flynn DFB, Wolfe-bellin K, Fang J, Bazzaz F.A. CO₂ and nitrogen, but not population density, alter the size and C/N ratio of *Phytolacca americana* seeds. Functional Ecology 2005 ; 19 : 437-444
- Henneuse, C. ; Maulet, F. ; Medan, C. ; Mouney, L. La présence du *Phytolacca americana* entraîne-t-elle une variation de la biodiversité ? ; Université Paul Sabatier : Toulouse, 2007
- Hyatt, L. Differences between seed bank composition and field recruitment in a temperate zone deciduous forest. The American Midland Naturalist 1999, 142, 31-38
- Jensen, P. ; Pedersen, R. ; Svensmark, B. ; Strobel, B. ; Jacobsen, O. ; Hansen, H. Degradation of the potato glycoalkaloid a-solanine in three agricultural soils. Chemosphere 2009, 76, 1150-1155
- Kim, Y. ; Johnson, J. ; Lee, E. Phytotoxic effects and chemical analysis of leaf extracts from three *Phytolaccaceae* species in South Korea. Journal of Chemical Ecology 2005, 31, 1175-1185
- McDonnell M, Stiles E, Cheplick G, Armesto J. Bird-dispersal of *Phytolacca americana* L. and the influence of fruit removal on subsequent fruit development. American Journal of Botany 1984 ; 71 : 895-901
- Min Y, boqing, T., Meizhen T, Aoyama I. Accumulation and uptake of manganese in a hyperaccumulator *Phytolacca americana*. Minerals Engineering 2006 ;
- Mitich L. The Intriguing World of Weeds — Common Pokeweed. Weed Technology 1994 ; 8 : 887-890
- Muller S. Plantes invasives en France — état des connaissances et propositions d'actions, Paris : Publications scientifiques du Muséum National d'Histoire Naturelle, 2004
- Orrock JL, Danielson BJ, Burns MJ, Levey DJ. Spatial ecology of predator-prey interactions: Corridors and patch shape influence seed predation. Ecology 2003 ; 84 : 2589-2599
- Orrock J. The effect of gut passage by two species of avian frugivore on seeds of pokeweed, *Phytolacca americana*. Canadian Journal of Botany 2005 ; 83 : 427-431
- Orwig DA, Foster DR. Forest response to the introduced hemlock woolly adelgid in southern New England, USA. Journal of the Torrey Botanical Society 1998 ; 125 : 60-73
- Parkinson J. Theatrum botanicum : the theater of plants Or, an Herball of Large Extent ; Kings Majestyes especiall priviledge : London, 1640
- Peixoto, P. ; Wouters, F. ; Lemos, R. ; Loretto, A. *Phytolacca decandra* Poisoning in sheep in Southern Brazil. Vet. Hum. Toxicol. 1997, 39, 302-303
- Peng K, Luo C, You W, Lian C, Li X, Shen Z. Manganese uptake and interactions with cadmium in the hyperaccumulator - *Phytolacca americana* L. Journal Of Hazardous Materials 2008 ; 154 : 674-681
- Rasmussen, L. H. ; Hansen, H. C. ; Lauren, D. Sorption, degradation and mobility of ptaquiloside, a carcinogenic Bracken (*Pteridium* sp.) constituent, in the soil environment. Chemosphere 2005, 58, 823-835
- Saint-Hilaire, J. ; Henri, J. Plantes de la France décrites et peintes d'après nature ; Paris, 1809 ; pp 299
- Sauer, J. À geography of pokeweed. Annals of the Missouri Botanical Garden 1952, 39, 113-125
- Schnitzler A, Hale B, Alsum E. Examining native and exotic species diversity in European riparian forests. Biological Conservation 2007 ; 138 : 146-156
- Slater, T. ; Dixey, M. Historical and popular *Americana* ; James L. Halperin : 2005 ; p.181 ; 348 pp
- Taverna, K., Peet R, Phillips L. Long-term change in ground-layer vegetation of deciduous forests of the North Carolina Piedmont, USA. Journal of Ecology 2005 ; 93 : 202-213
- USDA, United State Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service, 11-2008 <http://plants.usda.gov/java/profile?symbol=PHAM4>
- Valmont-Bomare, J.C. ; Dictionnaire raisonné universel d'Histoire Naturelle, 4e édition, Tome huitième, 1791, Bruyset Frères, Lyon
- Xinhua L, Xiaoming Y, Bing X, Weilin L, Ya L. Effects of bird seed dispersal on diversity of the invaded plants in several hedge types. Acta Ecologica Sinica 2006 ; 26 : 1657-1666