

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
PATRICK LAUZIÈRE

PRÉDATION DES SEMENCES FORESTIÈRES DANS UN CHAMP EN JEUNE
FRICHE

AVRIL 1997

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

Remerciements

Je voudrais tout d'abord remercier ma professeure, Lucie Maillette tant pour son assistance sur le plan académique que pour son support moral, de même qu'Alain Maire pour son appui administratif.

Je tiens ensuite à remercier le Centre de traitement des semences forestières de Berthierville, du Ministère de l'environnement et de la faune du Québec pour m'avoir procuré les semences nécessaires à mon expérimentation.

Je dois également mentionner la collaboration au projet de Mario Beaudoin et le remercier, de même que Marcel Binet pour son assistance technique.

Il me faut également signaler la participation de Pascale Dombrowski, dont la réalisation du projet de fin d'étude au baccalauréat a fourni certaines données présentées dans cet ouvrage.

Je tiens finalement à remercier l'Université du Québec à Trois-Rivières pour son cadre académique et son soutien matériel.

Résumé

La prédation des semences après dispersion par les petits mammifères peut exercer une pression de sélection considérable sur la dynamique d'invasion des espèces forestières sur une terre agricole abandonnée. Cette influence sur le cours de la succession s'exerce du fait que la prédation des semences varie dans l'espace et d'une espèce de semence à l'autre.

Les variations dans la prédation des semences sont imputables aux comportements des petits granivores en quête de nourriture. La théorie de quête optimale de nourriture mentionne que les petits granivores vont maximiser leurs gains énergétiques nets par une exploitation optimale des ressources d'un territoire. Cette théorie peut permettre de comprendre et d'interpréter le phénomène de prédation des semences forestières dans un champ abandonné.

Mon expérimentation visait à répondre à quatre questions concernant les facteurs qui conditionnent la prédation des semences forestières dans un champ abandonné. Après une revue de littérature du sujet, les quatre hypothèses suivantes ont été formulées:

H₁ La présence d'ouvertures dans le couvert végétal diminue le taux de prédation des semences au champ.

H₂ L'intensité de prédation des semences au champ diminue lorsqu'on s'éloigne de la forêt.

H₃ La prédation des semences est moins intense dans les couverts végétaux. Par exemple, un couvert herbacé est moins structuré qu'un couvert arbustif.

H₄ Les espèces présentant de grosses propagules sont plus vulnérables à la prédation.

J'ai élaboré en 1994 un dispositif expérimental permettant de vérifier les quatre hypothèses simultanément à Mont-Carmel (Québec), dans un champ abandonné depuis 1987 et bordé à une extrémité par une forêt mixte. Le dispositif était constitué de transects parallèles partant de la forêt, orientés dans l'axe longitudinal du champ et disposés de manière à couvrir uniformément le terrain. Les transects traversaient les trois types de végétation du site, soit la forêt, un couvert arbustif de bouleau gris et un couvert herbacé. Des plats de pétri contenant des semences ont été disposés à des distances fixes le long de chaque transect.

iv
De plus, une série de petites ouvertures (4 m^2) a été réalisée dans les couverts arbustif et herbacé du champ, près de chaque site de dépôt des semences. Des plats de pétri contenant des semences ont été disposés au centre des ouvertures. Grâce à ce dispositif, la prédation des semences forestières a pu être estimée en forêt, à la bordure forestière, puis à différentes distances dans les couverts arbustif et herbacé du champ, de même qu'au niveau d'ouvertures du couvert végétal. Finalement, l'emploi de semences de différentes espèces forestières soit l'érable rouge (*Acer rubrum*), le pin blanc (*Pinus strobus* L.) et l'épinette noire (*Picea mariana*), a permis de vérifier l'existence de préférences.

L'expérimentation a eu lieu durant les périodes de dispersion des semences des espèces étudiées, soit à la mi-octobre pour le pin blanc et l'épinette noire et à la mi-juin pour l'érable rouge. Après une période d'exposition de 6 jours, la prédation des semences a été estimée dans les pétris.

Les résultats montrent que les petits mammifères exercent des activités beaucoup plus intenses près de la forêt. En effet, la prédation des semences au champ décroît

lorsqu'on s'éloigne de la forêt. De plus, indépendamment de^v la distance, la prédation des semences est plus intense sous le couvert le plus dense, soit le couvert arbustif de bouleau gris. Finalement, les plus grosses semences, soit celles de l'érable rouge et du pin blanc, semblent préférées par les mammifères.

Il semble donc que, tel que prédit par la théorie de quête optimale de nourriture, les petits mammifères se comportent de façon à éviter les endroits dégagés où ils sont exposés à la vue des prédateurs, et lorsqu'en situations risquées, se concentrent sur les semences les plus nutritives.

Table des matières

Remerciements.....	i
Résumé.....	ii
1.0 Introduction.....	3
2.0 Rétrospective.....	6
2.1 Quête optimale de nourriture.....	6
2.2 Prédation des semences forestières.....	8
3.0 Hypothèses et objectifs des expériences.....	12
3.1 Résultats anticipés.....	17
4.0 Méthodologie.....	20
4.1 Site des expériences.....	20
4.2 Caractérisation du milieu.....	20
4.3 Végétation de la forêt vs choix des espèces.....	34
4.4 Provenance des semences.....	35
4.5 Description des expériences.....	36
4.6 Analyse statistique.....	40
7.0 Résultats.....	42
8.0 Discussion.....	52
9.0 Conclusion.....	58
Bibliographie.....	62
Annexes.....	70

Liste des tableaux

Tableau 1	Résumé des hypothèses.....	14
Tableau 2	Inventaire forestier du boisé longeant le champ abandonné.....	24
Tableau 3	Fréquence d'observation des espèces végétales présentes en forêt.....	25
Tableau 4	Fréquence d'observation et pourcentage de recouvrement au champ en fonction du couvert de végétation.....	28
Tableau 5	Espèces de petits mammifères capturés sur le site.....	31

Liste des figures

Figure 1	Localisation géographique du site expérimental près de la municipalité de Mont-Carmel.....	21
Figure 2	Carte des peuplements forestiers du secteur.....	22
Figure 3	Nombre de tiges par hectare pour les espèces les plus abondantes dans la forêt.....	26
Figure 4	Analyse calorimétrique des semences.....	32
Figure 5	Poids moyen des semences.....	33
Figure 6	Courbe de dispersion des semences d'érable rouge et de bouleau gris au champ.....	44
Figure 7	1994 Taux moyen de prédation des semences au niveau d'ouvertures du couvert végétal.....	45
Figure 8	1994 Taux moyen de prédation des semences en fonction de la distance.....	47
Figure 9	1995 Taux moyen de prédation des semences en fonction de la distance.....	48
Figure 10	1994 Taux moyen de prédation des semences sous divers types de végétation.....	50
Figure 11	1995 Taux moyen de prédation des semences sous divers types de végétation.....	51

Annexes

- | | |
|----------|---|
| Annexe 1 | Fréquence d'observation et pourcentage de recouvrement des espèces végétales rencontrées dans le champ. |
| Annexe 2 | Pourcentage des particules de sable, limon et argile dans les sols sous différents couverts végétaux. |
| Annexe 3 | pH des sols sous différents couverts végétaux. |
| Annexe 4 | Pourcentage d'humidité des sols sous différents couverts végétaux |

1.0 Introduction

La succession végétale fait référence à un processus complexe de changements ordonnés dans la composition spécifique de la flore d'un endroit donné. Parent (1990) définit le concept comme une succession chronologique de communautés végétales sur une même surface au sein d'un écosystème dynamique.

Les espèces ligneuses viennent à dominer, avec le temps, la composition et la structure de la plupart des successions végétales secondaires se déroulant sur des écosystèmes terrestres mésiques (Myer & Pickett, 1993). Ce type de succession est qualifié de secondaire parce qu'il survient sur des substrats qui ont déjà été colonisés par la végétation et qui ont été exposés par une perturbation quelconque (défrichage d'une terre agricole, feu, déboisement, etc.). L'invasion par les arbres d'une terre agricole abandonnée est un bel exemple d'une succession secondaire.

L'établissement d'espèces forestières dans un champ abandonné dépend du développement de plantules à partir de

propagules et donc de la dispersion et l'évitement de la prédation des semences, de la germination, l'émergence et la prédation des plantules, de la tolérance aux conditions physico-chimiques et finalement, de la compétition des plantules avec la végétation environnante (Gill & Marks 1991, De Steven 1991).

En général, les semences des arbres communs de la forêt mixte de l'Amérique du nord ne sont viables que pour une brève période de temps (Livingston & Allesio 1968). Elles ne forment donc pas de banque de semences persistante dans le sol, ce qui implique que l'établissement des arbres dans un champ abandonné dépend entièrement de la dispersion de nouvelles semences sur le site. En conséquence, le sort réservé à la pluie de semences arrivant dans un champ est déterminant pour la dynamique d'invasion des espèces forestières et la distribution spatiale des individus (Webb & Wilson 1985, De Steven 1991, Myster & Pickett 1993).

La prédation par les petits mammifères des semences dispersées dans un champ abandonné est un mécanisme qui exerce une pression de sélection considérable, pouvant mener à l'établissement préférentiel de certaines espèces

forestières (Gill & Marks 1991, Reader 1990, Myster & Pickett 1993). Pour expliquer les facteurs modulant la prédation différentielle des semences forestières dans un champ, il faut s'attarder aux comportements des petits mammifères en quête de nourriture, et, en particulier, à la théorie de quête optimale de nourriture (Pyke et al., 1977, Reader 1990). J'ai examiné le phénomène de prédation des semences forestières dans un champ abandonné et j'ai tenté dans ce travail d'interpréter les taux de prédation observés en fonction de certains paramètres environnementaux, à l'aide du corps de la théorie de quête optimale de nourriture.

2.0 Rétrospective

2.1 Théorie de la quête optimale de nourriture

Les modèles entourant la théorie de quête optimale de nourriture affirment tous que le "fitness" d'un animal en quête de nourriture est fonction de son efficacité à pourvoir à ses besoins alimentaires, efficacité habituellement exprimée en termes d'unités énergétiques (Pyke et al., 1977, Vander Wall, 1994). En effet, la sélection naturelle favorise les individus d'une population contribuant le plus aux générations subséquentes, d'où résulte un changement avec le temps du comportement moyen associé à la recherche de nourriture au sein de cette population, vers un comportement permettant un niveau maximum de fitness (Pyke et al., 1977). Ceci se traduit par des comportements associés à la quête alimentaire tendant à maximiser les gains énergétiques nets de l'animal par une utilisation optimale des contraintes environnementales dans l'exploitation de son territoire.

Afin d'optimiser ses gains énergétiques nets, l'animal en quête de nourriture doit faire des choix. Ces choix concernent principalement le type de nourriture à favoriser

(diète optimale), le type de milieu dans lequel effectuer les recherches, l'allocation optimale du temps dans les différents sites de recherche et finalement, les modes et vitesses optimums de déplacements (Pyke et al., 1977, Vander Wall 1994).

A travers les comportements de recherche de nourriture des petits granivores se manifeste l'importance du risque associé aux attaques par les prédateurs carnivores. C'est en effet un facteur déterminant au niveau des choix de l'animal quant au type d'habitat à fréquenter pour s'alimenter, principalement le temps passé dans les milieux dégagés, où il s'expose à la prédation. Cette notion de risque peut également modifier les constituants de la diète (Lima & Valone 1986). Ainsi, lorsque le risque est élevé, on ne se concentrera que sur les ressources les plus énergétiques, ou bien offrant le meilleur ratio gains énergétiques/temps de manutention.

Les notions entourant la théorie de quête optimale de nourriture peuvent être appliquées à la prédation des semences forestières. La prédation inégale des semences dans un champ abandonné pourrait en partie s'expliquer par le

comportement des petits mammifères en quête de nourriture.

2.2 Prédation des semences

La prédation des semences peut constituer une pression de sélection considérable sur la dynamique d'invasion des espèces ligneuses (Janzen 1971, Heithaus 1981, Mittelbach & Gross 1984, Schupp 1988a, Reader 1990, Ostfeld & Canham 1993), parce qu'elle peut modifier la distribution spatiale des individus et l'identité des espèces végétales pouvant s'établir lors de la succession (Hay & Fuller 1981, Webb & Wilson 1985, Schupp 1988b).

L'influence de la prédation des semences sur la succession forestière dans un champ abandonné s'explique entre autres par la variabilité de la prédation des semences dans l'espace et par la prédation inégale des espèces associée aux préférences alimentaires.

L'hétérogénéité spatiale de la prédation des semences est reliée à la préférence que manifestent les granivores pour certains microhabitats (Price & Heinz 1984, Price & Waser 1985). Ainsi, la présence, la nature et la structure

du couvert végétal influencent l'intensité de prédation des semences (Hay & Fuller 1981, Thompson 1982, Casper 1987, Reader 1990, De Steven 1991, Gill & Marks 1991, Myster & Pickett 1993). En effet, l'élimination du couvert végétal herbacé (ouvertures de 4m^2 , Gill & Marks, 1991) semble diminuer sensiblement la prédation des semences, car les petits mammifères tendent à éviter les endroits découverts où ils sont plus vulnérables à l'attaque des prédateurs (Thompson 1982). Gill et Marks (1991) démontrent ainsi que l'hétérogénéité spatiale dans la prédation des semences présentes dans un champ disparaît en hiver lorsqu'il y a un couvert de neige suffisamment épais pour assurer un couvert de protection contre les carnivores.

Un autre facteur pouvant expliquer la prédation inégale des semences dans l'espace est la distance séparant la semence de sa source d'émission. En effet, l'intensité de prédation des semences diminue considérablement en fonction de la distance les séparant de la source d'émission (Webb & Wilson 1985, Schupp 1988a). En forêt, cette tendance se manifeste par des zones de concentration des activités de prédation des petits mammifères près des arbres semenciers. Puisque la densité de semences diminue exponentiellement avec

la distance aux semenciers (Greene & Johnson, 1989), les zones à prédation élevée se situent près de la source, là où la densité des semences est à son maximum (Hay & Fuller 1981). Dans le cas d'un champ abandonné adjacent à une forêt, on observe également une diminution de l'intensité de prédation des semences en fonction de la distance les séparant du couvert forestier (Myster & Pickett 1993). Cet effet de distance peut être interprété comme le résultat d'un compromis entre la valeur ou l'attraction qu'exerce un type spécifique de semence (ou une densité optimale) et le risque d'attaque des prédateurs carnivores encouru par les petits mammifères de la forêt (O'Dowd & Hay 1980, Thompson 1982). Ainsi, Hay et Fuller (1981) ont démontré que la probabilité de prédation d'un certain type de semence par un granivore est fonction à la fois de la position de la semence en question dans l'échelle de préférence du granivore et de la distance séparant la semence de la couverture végétale. Cette interaction entre préférence et risque semble permettre aux semences peu désirées une possibilité de fuite dont ne disposent pas les semences d'espèces plus convoitées par les mammifères (Reichman 1979, Hay & Fuller 1981, Myster & McCarty, 1989, Reichman & Oberstein, 1977).

Finalement, les préférences des petits mammifères pour certaines espèces de semences pourraient influencer l'identité et la distribution spatiale des espèces recrutées (Hay & Fuller 1981, Mittelbach & Gross 1984, Ostfeld & Canham 1993). Ces préférences sont en grande partie liées à la dimension des semences, cette dernière variable déterminant fortement le contenu énergétique de la semence. En effet, les granivores semblent préférer les plus grosses semences qui fournissent un apport énergétique supérieur par unité de temps de manutention (Hoffman et al., 1995, Mittelbach & Gross 1984, Lima & Valone 1986, Reader 1990). D'autres auteurs font référence à l'apparence et au contenu chimique des semences pour expliquer les préférences interspécifiques (Rankin & Pickett 1989, Ostfeld & Canham 1993). Ainsi Bergeron et Jodoin (1987) concluent que les ressources alimentaires de qualité optimale pour *Microtus pennsylvanicus* sont celles qui maximisent le contenu protéinique et minimisent la quantité de composés phénoliques inhibiteurs de la digestion. Mentionnons finalement que bien que les petits mammifères soient responsables d'une grande part de la prédation des semences forestières, les invertébrés et les oiseaux peuvent également y jouer un rôle (Reader 1990).

3.0 Hypothèses et objectifs des expériences

Pour comprendre ce qui régularise l'établissement des espèces forestières dans un champ abandonné, il importe de connaître l'importance relative des divers mécanismes de sélection qui y opèrent.

Pour ce faire, l'étude comprend deux parties complémentaires constituant deux mémoires de maîtrise distincts, le mien et celui de Mario Beaudoin (Beaudoin 1997). Ce dernier a examiné la germination des semences et la performance des plantules forestières sous différents couverts végétaux. Ma partie a consisté à analyser la pluie de semences forestières tombée au niveau du champ et la prédation de ces semences par les petits mammifères.

Je désirais par mon expérimentation répondre aux questions suivantes concernant les facteurs modulant la prédation des semences forestières dans un champ abandonné.

1. Est-ce que l'intensité de prédation des semences diminue en l'absence de végétation?

2. La prédation des semences diminue-t-elle lorsqu'on s'éloigne de la bordure forestière?

3. Le type de couvert végétal (forêt, bouleau gris arbustif et herbacé) influence-t-il l'intensité de prédation des semences?

4. Les petits mammifères granivores ont-ils des préférences pour les espèces avec de grosses semences?

J'ai élaboré un protocole expérimental pour répondre à ces questions formulées sous forme d'hypothèses au tableau 1.

H₁ La présence d'ouvertures dans le couvert végétal diminue le taux de prédation des semences au champ.

L'objectif de cette section était de tester l'effet qu'induirait la création d'ouvertures dans les couverts végétaux du champ (bouleau gris arbustif et herbacé) sur le taux de prédation des semences, l'hypothèse étant que la prédation est moins intense dans les ouvertures que sous couvert végétal, en raison du besoin de protection des petits mammifères contre leurs prédateurs.

H₁ La présence d'ouvertures dans le couvert végétal diminue le taux de prédation des semences au champ.

H₂ L'intensité de prédation des semences diminue lorsqu'on s'éloigne de la forêt.

H₃ La prédation des semences est moins intense sous les couverts végétaux moins structurés.

H₄ Les espèces présentant de grosse propagules sont plus vulnérables à la prédation.

H₂ L'intensité de prédation des semences diminue lorsqu'on s'éloigne de la forêt.

La distance séparant la forêt et l'endroit où atterrissent les semences au champ influence la probabilité de prédation. Je désirais vérifier ici l'effet d'un gradient de distance sur le taux de prédation des semences, en posant l'hypothèse que les semences situées les plus loin de la forêt devraient subir un taux de prédation moindre que plus près de la forêt, parce que l'éloignement du couvert de protection augmente le risque de prédation des petits granivores forestiers par les carnivores (Bergeron, comm. pers.).

H₃ La prédation des semences est moins intense sous les couverts végétaux moins structurés.

La prédation des semences varie également en fonction des composantes végétales du milieu. Ainsi certains types de couverts végétaux, de par leur structure plus complexe (haut pourcentage de recouvrement, présence de plusieurs strates de végétation, etc.), constituent des habitats plus propices à la poursuite des activités de quête alimentaire des petits

mammifères. J'ai comparé ici l'intensité de prédation des semences forestières dans les différents type de végétation rencontrés sur le site, soit la forêt mixte, le couvert arbustif de bouleau gris et le couvert d'herbacées.

H₄ Les espèces présentant de grosse propagules sont plus vulnérables à la prédation.

J'ai comparé la vulnérabilité à la prédation de différentes espèces de semences forestières présentes dans le boisé adjacent au champ. J'ai sélectionné des semences de taille et de phylogénie contrastantes, soit de petites et de grosses semences, sélectionnées parmi les gymnospermes et les angiospermes.

3.1 Résultats anticipés

Présence d'ouvertures dans le couvert végétal

Les ouvertures aménagées dans le couvert végétal du champ devraient diminuer l'intensité de prédation des semences, parce que les petits mammifères recherchent les milieux leur assurant une certaine protection contre les prédateurs, évitant les endroits dégagés où ils sont plus exposés à la vue de prédateurs.

Par ailleurs, la présence d'ouvertures devrait modifier le choix des espèces consommées. Les semences consommées au niveau des ouvertures devraient donc être les plus désirables pour les petits mammifères, en raison de leur valeur nutritive. Parmi les espèces étudiées, les semences plus grosses et plus riches en calories de l'érable rouge et du pin blanc devraient normalement subir une prédation plus intense que les semences plus petites de l'épinette noire.

Distance de la bordure forestière

Comme la densité naturelle de semences disponibles diminue avec la distance de la forêt mais que le risque d'attaque des prédateurs augmente (via le temps d'exposition hors du couvert de protection), l'intensité de prédation des semences devrait décroître lorsqu'on s'éloigne de la bordure forestière. Donc les semences déposées près de la bordure de la forêt devraient connaître des taux de prédation plus considérables que ce qu'on observe aux endroits plus éloignés au champ.

Type de couvert végétal

Le type de couvert végétal devrait permettre de constater des nuances dans l'intensité de prédation des semences. Ainsi, la prédation des semences forestières devrait être plus prononcée dans la forêt, là où l'activité des petits mammifères est la plus intense. Au champ, les semences sous le couvert de bouleau gris devraient subir une prédation supérieure à celle observée dans le couvert herbacé où les petits mammifères sont moins actifs parce que plus

vulnérables aux carnivores.

Espèce de semences

Les semences les plus consommées devraient être celles se situant dans le haut de l'échelle hiérarchique des préférences des petits mammifères. Si le contenu énergétique de la semence est le principale critère de sélection, les semences de plus forte dimension (érable rouge et pin blanc) devraient normalement être préférées aux petites semences d'épinette noire.

4.0 Méthodologie

4.1 Site des expériences

Les expériences se sont déroulées dans un champ abandonné situé à Saint-Maurice, paroisse Notre-Dame-Du-Mont-Carmel, rang Saint-Louis ouest, (longitude $72^{\circ} 43' 50''$ et latitude $46^{\circ} 28' 10''$) (Figure 1). Le champ supportait autrefois des cultures en rotation de pomme de terre et d'avoine puis a été laissé à l'abandon en 1987, soit 7 ans avant le début de l'étude en 1994. Le champ en question s'étend sur plus de 300 m de profondeur avec près de 85 m de largeur et se termine par un boisé mixte situé près d'une ligne de transport d'énergie électrique (Figure 2). L'axe longitudinal du champ est orienté nord-ouest/sud-est, donc perpendiculairement au vent dominant (sud-ouest).

4.2 Caractérisation du milieu

Un inventaire forestier a été réalisé à l'intérieur de 10 parcelles circulaires de 11,28 m et 10 parcelles de 3,54 m de rayon, tel que prescrit dans les Normes d'inventaire forestier du Québec, document du Ministère de l'Énergie et

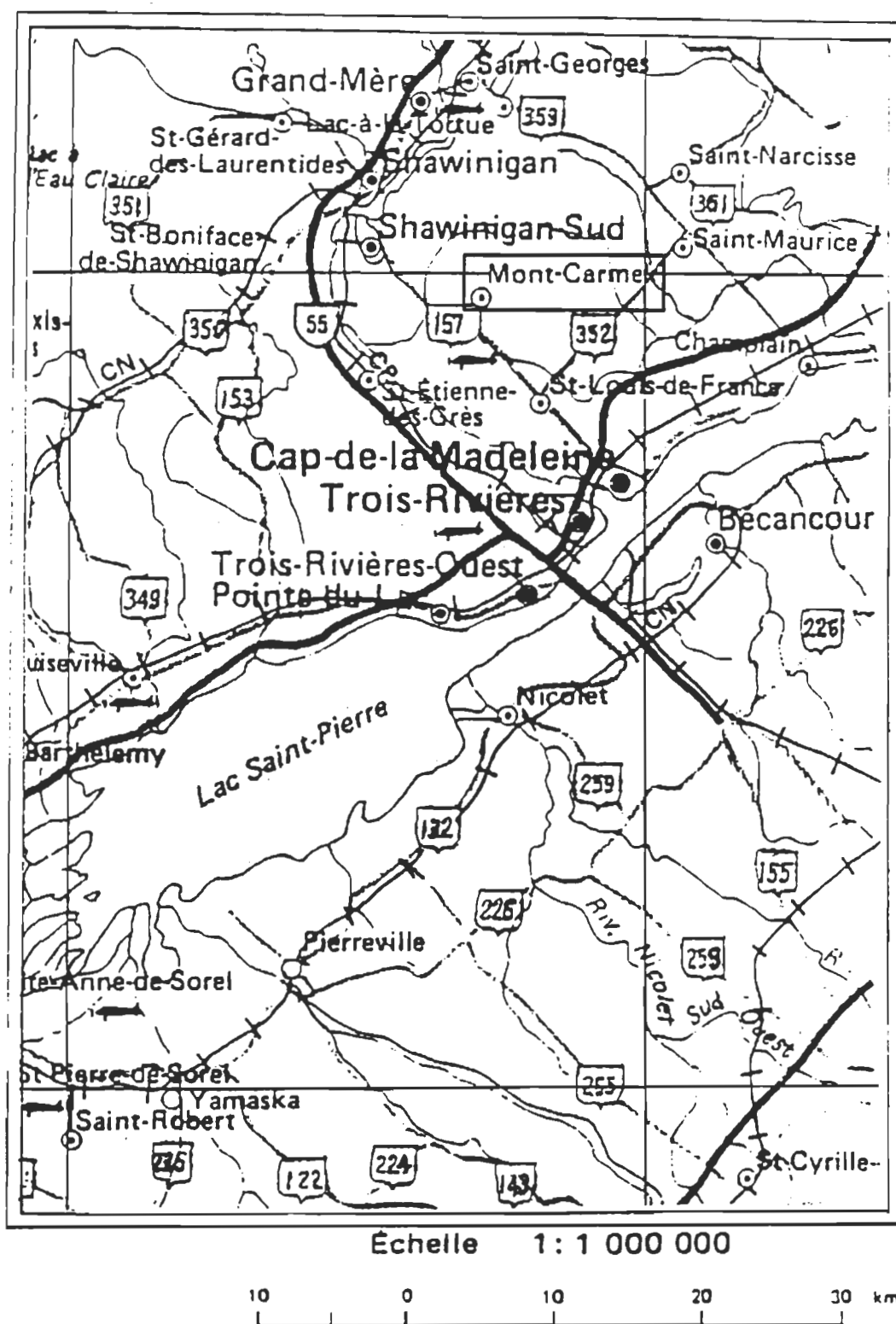


Figure 1
Localisation géographique du site expérimental près de la municipalité de Mont-Carmel.

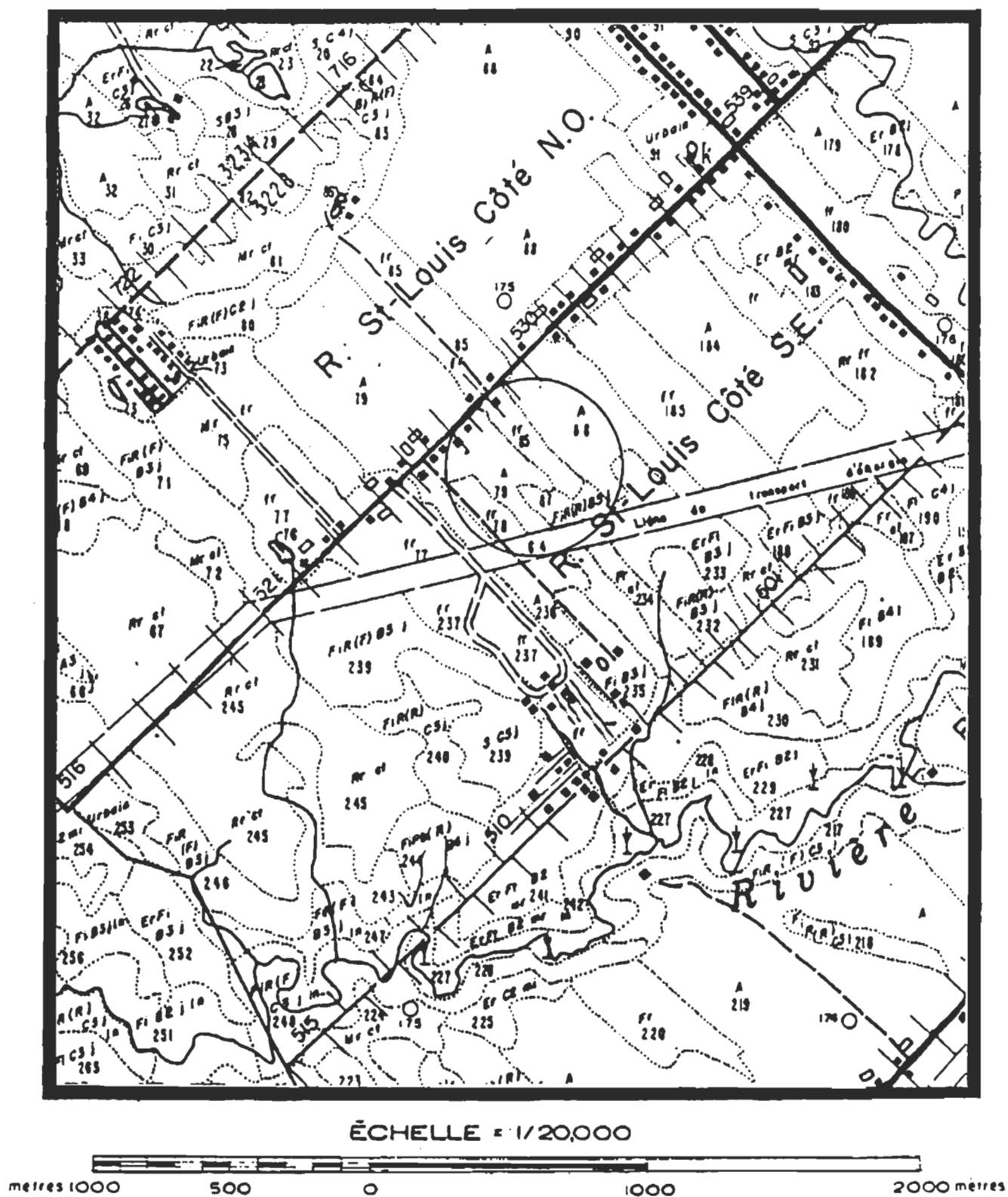


Figure 2
Carte des peuplements forestiers du secteur (Ministère des ressources naturelles du

des Ressources du Québec (1991). Le petit boisé est principalement composé d'érable rouge (*Acer rubrum* L.), de pin blanc (*Pinus strobus* L.), de peupliers faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.), de peuplier beaumier (*Populus balsamifera* L.) et d'épinette noire (*Picea mariana* Mill.) (tableaux 2 et 3). On y observe également l'épinette blanche (*Picea glauca* Moench.), le bouleau gris (*Betula populifolia* Marsh.), le bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.), le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrh.), l'érable argenté (*Acer saccharinum* L.) et le sapin beaumier (*Abies balsamea* L.). On peut remarquer (figure 3 et tableau 2) la présence de grands arbres dans le boisé, sources potentielles de semences pouvant se disperser au champ, notamment le bouleau gris, l'érable rouge, le pin blanc, le peuplier faux-tremble et l'épinette noire.

L'inventaire de la végétation du champ a été réalisé à l'aide de quadrats de 0.36 m² et suivant une méthode d'échantillonnage aléatoire-systématique (Beaudoin 1997). Le territoire a d'abord été stratifié en 4 unités végétales relativement homogènes, puis 30 quadrats ont été disposés au hasard à l'intérieur de chacune de ces unités de végétation, pour un total de 120 parcelles-échantillons dans le champ.

Arbres Espèces	Pourcentage du nombre de tiges	Nombre tiges/ha	Diamètre moyen X \pm S.E.	(n)	S. terrière m ² /ha
<i>Abies balsamea</i>	3.9	60	11.3 \pm 0.93	(24)	0.6
<i>Acer pensylvanicum</i>	0.2	2.5	8.1 \pm —	(1)	0.0
<i>Acer rubrum</i>	11.4	177.5	10.3 \pm 0.37	(71)	1.5
<i>Acer saccharum</i>	3.1	47.5	11.5 \pm 0.62	(19)	0.5
<i>Betula papyrifera</i>	6.9	107.5	10.9 \pm 0.35	(43)	1.0
<i>Betula populifolia</i>	24.8	385	10.6 \pm 0.20	(154)	3.4
<i>Fagus grandifolia</i>	1.4	22.5	9.9 \pm 0.82	(9)	0.2
<i>Picea glauca</i>	0.5	7.5	11.0 \pm 2.76	(3)	0.1
<i>Picea mariana</i>	1.3	20	11.0 \pm 1.24	(8)	0.2
<i>Pinus strobus</i>	9.3	145	12.6 \pm 0.79	(58)	1.8
<i>Populus balsamifera</i>	1.0	15	11.6 \pm 1.24	(6)	0.2
<i>Populus grandidentata</i>	0.5	7.5	14.1 \pm 0.69	(3)	0.1
<i>Populus tremuloides</i>	33.3	517.5	12.0 \pm 0.22	(207)	5.8
<i>Prunus pensylvanica</i>	2.6	40	10.7 \pm 0.65	(16)	0.4
Total	100	1555	11.3 \pm 0.14	(622)	15.7

Gaulis Espèces	Pourcentage du nombre de tiges	Nombre tiges/ha	Diamètre moyen X \pm S.E.	(n)	S. terrière m ² /ha
<i>Abies balsamea</i>	9.1	500	2.76 \pm 0.42	(20)	0.30
<i>Acer pensylvanicum</i>	0.5	25	1.27 \pm —	(1)	0.00
<i>Acer rubrum</i>	27.3	1500	2.24 \pm 0.22	(60)	0.59
<i>Acer saccharum</i>	2.7	150	2.96 \pm 0.83	(6)	0.10
<i>Acer spicatum</i>	0.9	50	0.64 \pm 0.13	(2)	0.00
<i>Amelanchier arborea</i>	1.4	75	2.20 \pm 0.17	(3)	0.03
<i>Betula papyrifera</i>	7.3	400	4.40 \pm 0.44	(16)	0.61
<i>Betula populifolia</i>	7.3	400	4.57 \pm 0.36	(16)	0.66
<i>Fagus grandifolia</i>	4.1	225	1.95 \pm 0.59	(9)	0.07
<i>Picea mariana</i>	4.1	225	1.07 \pm 0.10	(9)	0.02
<i>Pinus strobus</i>	5.9	325	2.79 \pm 0.48	(13)	0.20
<i>Populus balsamifera</i>	1.4	75	2.46 \pm 0.66	(3)	0.04
<i>Populus tremuloides</i>	13.2	725	3.15 \pm 0.35	(29)	0.56
<i>Prunus pensylvanica</i>	5.5	300	4.51 \pm 0.58	(12)	0.48
<i>Salix sp.</i>	0.5	25	1.02 \pm —	(1)	0.00
<i>Viburnum cassinoides</i>	9.1	500	0.79 \pm 0.07	(20)	0.02
Total	100	5500	2.70 \pm 0.13	(220)	3.68

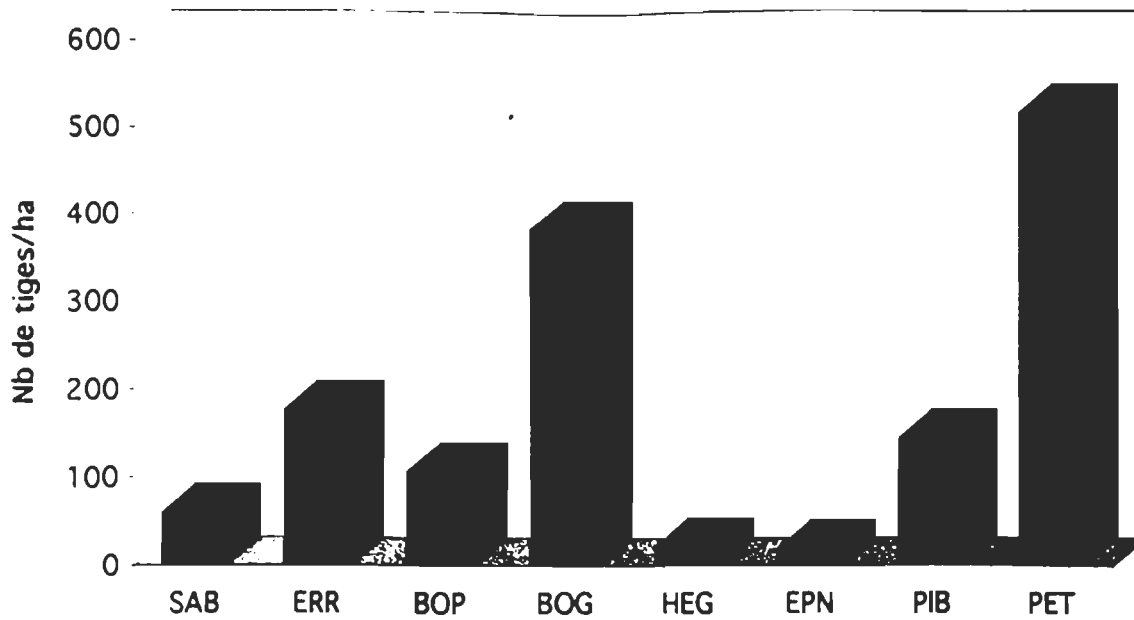
Tableau 2

Inventaire forestier du boisé longeant le champ abandonné.

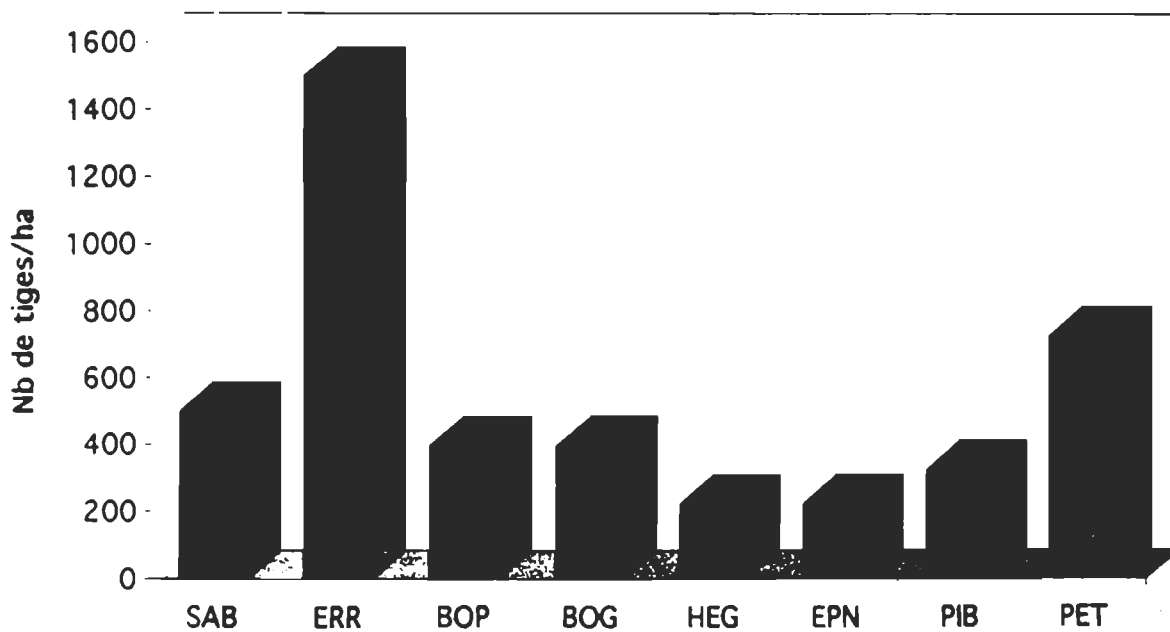
(Les tiges de moins de 3 po. au DHP sont dénombrés dans les gaulis)

Arbres			Arbustes dressés			Arbustes et herbacées rampants		
1	<i>Abies balsamea</i>	8	<i>Acer spicatum</i>	2	<i>Aralia nudicaulis</i>	1		
2	<i>Acer pensylvanicum</i>	2	<i>Amelanchier arborea</i>	6	<i>Chimaphila umbellata</i>	8		
3	<i>Acer rubrum</i>	10	<i>Aronia melanocarpa</i>	1	<i>Clintonia borealis</i>	4		
4	<i>Acer saccharum</i>	8	<i>Corylus cornuta</i>	4	<i>Coptis groenlandica</i>	1		
5	<i>Betula papyrifera</i>	9	<i>Kalmia angustifolia</i>	1	<i>Cypripedium acaule</i>	2		
6	<i>Betula populifolia</i>	10	<i>Nemopanthus mucronatus</i>	3	<i>Erythronium americanum</i>	1		
7	<i>Fagus grandifolia</i>	9	<i>Salix sp.</i>	3	<i>Galium sp.</i>	1		
8	<i>Picea glauca</i>	2	<i>Spiraea latifolia</i>	8	<i>Lycopodium clavatum</i>	2		
9	<i>Picea mariana</i>	5	<i>Vaccinium angustifolium</i>	2	<i>Lycopodium complanatum</i>	10		
10	<i>Pinus strobus</i>	8	<i>Vaccinium myrtilloides</i>	3	<i>Lycopodium obscurum</i>	1		
11	<i>Populus balsamifera</i>	2	<i>Viburnum cassinoides</i>	5	<i>Maianthemum canadense</i>	10		
12	<i>Populus grandidentata</i>	2	<i>Viburnum trilobum</i>	2	<i>Osmunda sp.</i>	1		
13	<i>Populus tremuloides</i>	10			<i>Pleurosium scherberry</i>	4		
14	<i>Prunus pensylvanica</i>	9			<i>Polytricum sp</i>	7		
15	<i>Prunus virginiana</i>	3			<i>Pteridium aquilinum</i>	5		
16					<i>Pyrola sp</i>	7		
17					<i>Rubus idaeus</i>	3		
18					<i>Trillium erectum</i>	1		
19					<i>Trientalis borealis</i>	6		
20					<i>Uvularia grandiflora</i>	1		
21					<i>Uvularia sessilifolia</i>	2		
22					<i>Viola renifolia</i>	1		

Tableau 3
Fréquence d'observation des espèces végétales présentes en forêt.
(Inventaire réalisé dans 10 quadrats de 1/25 hectare)



A Espèces de plus de 3 po. au DHP



B Espèces de moins de 3 po. au DHP

Figure 3
Nombre de tiges par hectare des espèces les plus abondantes dans la forêt.

Légende

SAB	sapin baumier
ERR	érable rouge
BOP	bouleau à papier
BOG	bouleau gris
HEG	hêtre à grande feuil
EPN	épinette noire
PIB	pin blanc
PET	peuplier faux-tremb

Le couvert arbustif de bouleau gris constitue la première unité végétale. Il s'agit du type de couvert végétal le plus structuré et également celui présentant le plus important pourcentage de recouvrement (tableau 4, Annexe 1). Presqu'exclusivement constitué de bouleau gris, on y observe quelques peupliers faux-trembles, peupliers baumiers ainsi qu'une importante strate muscinale. Ensuite viennent deux unités végétales, où Beaudoin (1997) distingue entre végétation à feuilles larges et végétation à feuilles étroites. Finalement, une bande relativement étroite (25 m) où le terrain surélevé, est dominé par le sable nu où très peu de végétation a pu s'établir, constitue la dernière unité. Pour les besoins de mon expérience, les deux unités de végétation distinguées par Beaudoin (1997) (feuilles larges et feuilles étroites) ont été confondues pour constituer une seule unité végétale que j'ai nommée le couvert herbacé. On y retrouve principalement *Carex spp.*, *Agrostis scabra*, *Solidago nemoralis*, *Agropyron repens*, *Solidago juncea*, *Lycopus uniflorus* et *Solidago graminifolia*, pour ne nommer que les plus abondantes.

La caractérisation du sol a été effectuée dans le champ et sous le couvert forestier à l'aide de 20 pédons pour

	Couvert de bouleau gris			Couvert d'herbacées		
	Recouvrement (%)	Fréquence (30)	Hauteur moyenne (cm)	Recouvrement (%)	Fréquence (30)	Hauteur moyenne (cm)
<i>Betula populifolia</i>	78,89	28	300,0	7,36	7	238,7
Mousse	32,45	26	0	38,61	59	---
<i>Populus balsamifera</i>	8,24	5	237,4	0	0	0
<i>Populus tremuloides</i>	8,15	7	243,4	0	0	0
<i>Fragaria virginiana</i>	7,41	15	12,5	18,48	33	7,88
<i>Rubus alleghaniensis</i>	5,74	3	50,0	0	0	0
<i>Hieracium</i> spp.	5,42	14	26,7	11,07	42	14,89
<i>Carex</i> spp.	0,97	4	24,5	11,39	27	27,79
<i>Agrostis scabra</i>	2,04	8	32,1	10,65	31	35,1
<i>Solidago nemoralis</i>	2,87	10	42,1	4,82	17	46,22
<i>Danthonia spicata</i>	0,56	3	44,7	3,62	7	61,31
<i>Agropyron repens</i>	1,85	10	47,2	6,9	20	48,93
<i>Panicum lanuginosu</i>	0,83	5	11,8	1,06	16	7,71
<i>Juncus tenuis</i>	1,34	11	24,5	3,43	14	31,36
<i>Acer negundo</i>	0	0	0	1,67	1	100,0
<i>Pinus sylvestris</i>	0	0	0	1,67	1	182,0
<i>Solidago juncea</i>	0	0	0	2,04	11	27,2
<i>Lycopus uniflorus</i>	0	0	0	1,02	1	46,0
<i>Chrisanthemum leucanthemum</i>	0,37	2	30,0	1,2	8	8,25
<i>Lobelia inflata</i>	0	0	0	1,01	6	53,3
<i>Solidago graminifolia</i>	2,59	10	44,2	1,26	21	22,93
<i>Solidago canadensis</i>	0	0	0	0,42	1	125,0
<i>Hypericum perforatum</i>	1,99	11	38,9	0,42	2	28,5
<i>Asclepias syriaca</i>	0,56	1	32,0	0,28	3	25,3

Tableau 4

Fréquence d'observation et pourcentage de recouvrement des espèces végétales du champ en fonction du couvert de végétation. (Inventaire réalisé dans 120 quadrats de 1 m²) (Modifié de Beaudoin 1997)

lesquels on a déterminé le pH, le pourcentage d'humidité et la structure avec la méthode de Bouyoucos (1962) (Annexes 2,3 et 4). Il s'agit d'un sable loameux où le sable constitue environ 75 % du substrat, donc un milieu relativement sec et bien drainé.

Finalement, un inventaire des petits mammifères a été réalisé à l'été et à l'automne 1994, par Pascale Dombrowski (Dombrowski 1995). Cet inventaire faisait partie de son projet de fin d'étude et visait principalement à identifier les espèces de petits mammifères rencontrées sur le site, surtout les granivores et autres herbivores susceptibles de consommer des semences forestières. L'inventaire a été réalisé au champ et en forêt à l'aide de trappes de type Sherman, appâtées avec des pommes et du beurre d'arachide. Les trappes contenaient également un morceau de tissu assez grand pour prévenir l'hypothermie des individus capturés. Les trappes étaient visitées deux fois par jour, afin d'assurer la survie des individus. Deux périodes de capture correspondant aux périodes de dispersion naturelles des semences ont eu lieu, soit au début juin 1994 (samars d'érable rouge) et début novembre 1994 (semences de pin blanc et d'épinette noire). Parmi les petits mammifères recensés,

les espèces susceptibles de consommer des semences forestières étaient l'écureuil roux (*Tamiascirus hudsonicus*), le grand polatouche (*Glaucomys sabrinus*), le tamias rayé (*Tamias striatus*), le campagnol des champs (*Microtus pennsylvanicus*), le campagnol à dos roux de Gapper (*Clethrionomis gapperi*), la souris souteuse des bois (*Napaeozapus insignis*), et finalement la souris sauteuse des champs (*Zapus hudsonicus*) (tableau 5).

Dombroski (1995) a également procédé à l'analyse calorimétrique des semences d'érable rouge, de pin blanc et d'épinette noire. Cet exercice visait à corrélérer le choix du type de semences par les mammifères avec son contenu énergétique. Pour ce faire, les semences ont d'abord été séchées, pesées, broyées puis brûlées à l'aide d'une micro-bombe calorimétrique (Phillipson Calorimeter 441) (Figures 4 et 5). On constate que la corrélation entre masse et contenu énergétique des semences est assez forte, avec les semences d'épinette noire présentant un contenu énergétique considérablement inférieur à ce qu'on observe pour les deux espèces présentant de grosses propagules, soit l'érable rouge et le pin blanc.

Espèces animales capturées durant l'été
(10 au 16 juin et 21 juin au 3 juillet 1994):

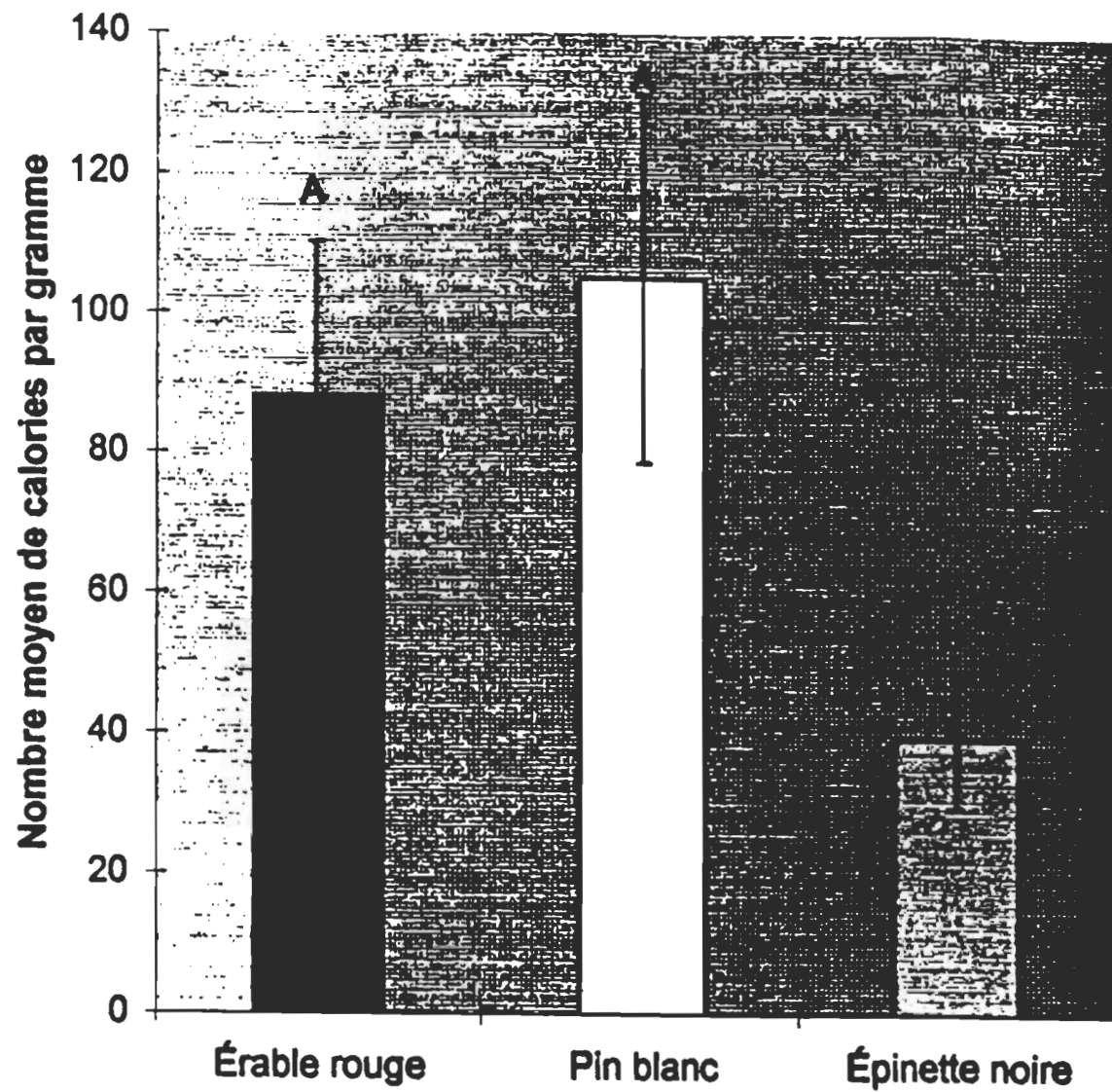


Figure 4
Analyse calorimétrique des semences. (n = 25) (tiré de Dombrowski 1995)

Les valeurs présentant des lettres différentes sont significativement différentes (Kruskal-Wallis $p < 0,05$).

Les traits représentent les intervalles de confiance

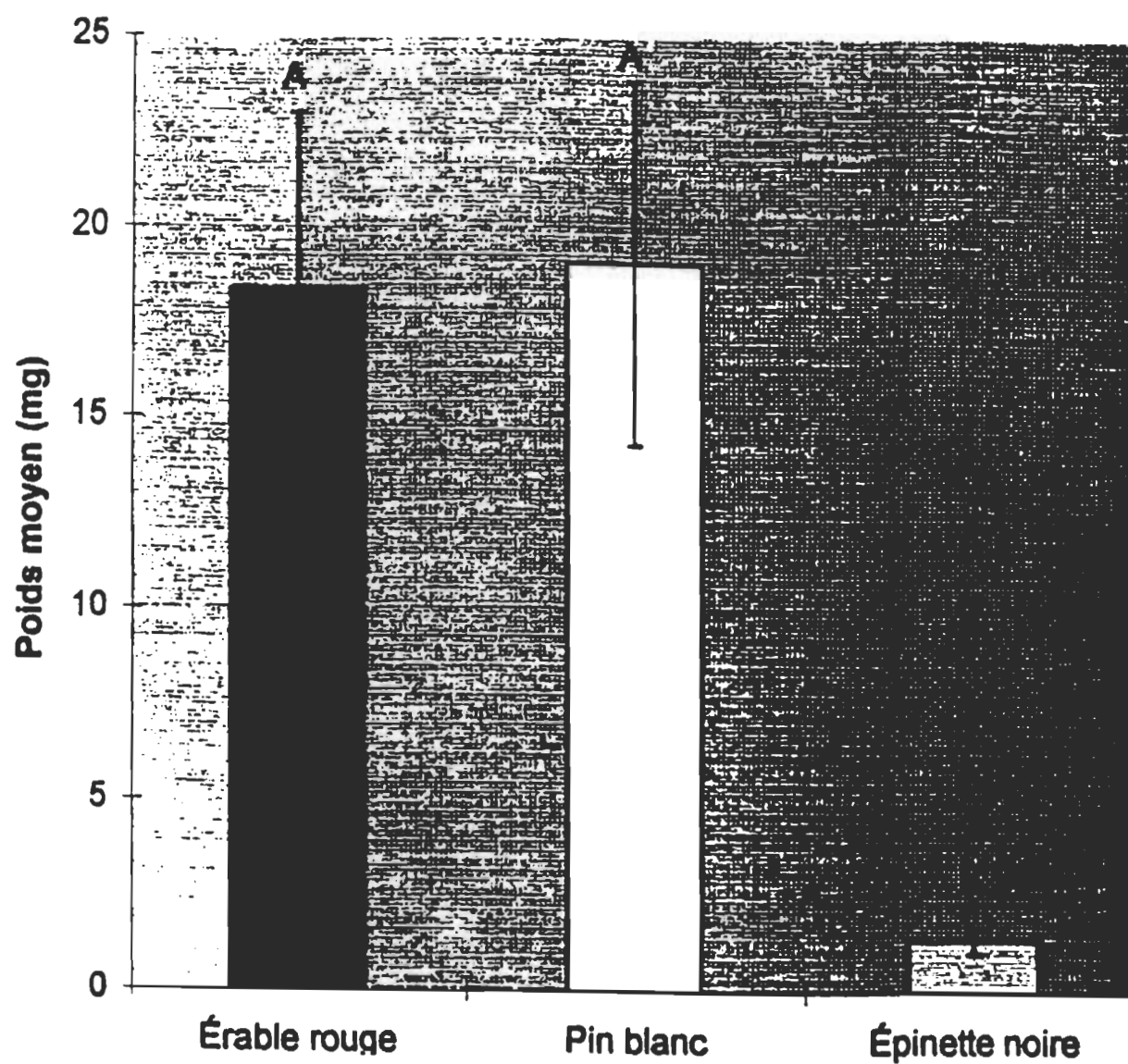


Figure 5

Poids moyen des semences. (n = 25) (tiré de Dombrowski 1995)

Les valeurs présentant des lettres différentes sont significativement différentes (Kruskal-Wallis $p < 0,05$).

Les traits représentent les intervalles de confiance

La pluie de semences a également été échantillonnée au champ. Pour les semences d'érable rouge, des boîtes en plastique mesurant 25 cm x 45 cm x 10 cm ont été disposées uniformément dans l'axe longitudinal du champ, à 0, 25, 50, et 75 m de l'orée de la forêt en juin 95. Les boîtes contenaient du sable afin que les propagules restent bien en place et le fond avait été percé pour évacuer l'eau. Durant toute la période de dispersion des samares (i.e. le mois de juin) j'ai visité aux 2 jours le dispositif et recueilli les samares pour estimation.

Afin d'estimer la quantité de semences de bouleau gris dispersées au champ pendant l'hiver 95, j'ai recueilli à la fin de l'hiver soit le 30 mars, des échantillons de neige à 0, 25, 50, 75, 100, et 175 m de la forêt, pour ensuite les faire fondre et en dénombrer les semences. J'ai utilisé une chaudière en plastique cylindrique de 10 litres pour prélever les échantillons perpendiculairement au couvert nivéal. Ensuite, connaissant la surface des boîtes de plastique et la projection circonférentielle du cylindre de la chaudière, deux courbes de dispersion des semences en fonction de la distance ont été construites.

En ce qui concerne la dispersion des semences de pin blanc et d'épinette noire, les dispositifs utilisés à l'automne 1994 ne se sont pas avérés efficaces, et ne me permettent donc pas de présenter ici les courbes de dispersion des semences.

4.3 Végétation de la forêt et choix des espèces étudiées

Mis à part le cerisier de Pensylvanie, les essences forestières du boisé présentaient toutes des semences dispersées par le vent. En conséquence, les espèces utilisées dans l'expérience possédaient ce mode de dispersion. Par ailleurs, la dispersion par le vent est contrôlée par un facteur physique, ce qui réduit la variabilité imputable à des agents de dispersion biologiques (fourmis, écureuils, oiseaux).

J'ai d'abord orienté le choix des espèces de manière à comparer de petites et de plus grosses semences. Je désirais ainsi vérifier les implications de la masse des semences sur les risques de prédation par les mammifères. Ensuite j'ai voulu aussi comparer gymnospermes et angiospermes. Enfin, j'ai choisi des essences relativement abondantes dans la

forêt, soit deux espèces résineuses, une avec de petites semences (épinette noire, *Picea mariana* Mill.), l'autre avec de grosses semences (pin blanc, *Pinus strobus* L.) et deux espèces feuillues (bouleau gris, *Betula populifolia* Marsh. - petites semences) et (érable rouge, *Acer rubrum* L. - grosses semences).

Je dois mentionner ici que la section concernant la prédation des semences de bouleau gris a dû être abandonnée. En effet, des tests préliminaires réalisés au mois de mai 94 ont permis de constater que les très petites semences du bouleau gris étaient facilement déplacées par le vent et la pluie, même dans des pétris contenant du sable, dans lequel elles étaient quasi impossibles à repérer. J'ai donc concentré mes efforts sur les trois autres espèces.

4.4 Provenance des semences

Les semences de pin blanc et d'épinette noire ont été obtenues du Centre de traitement des semences de Berthier du Ministère de l'environnement et de la faune du Québec. Ces semences provenaient du comté de Saint-Maurice et donc possédaient une phénologie semblable à celle des individus du

site étudié. Les semences d'érable rouge ont été récoltées sur des arbres en place (juin 94 et 95), dans des peuplements voisins du champ abandonné.

4.5 Description des expériences et observations

Les quatre hypothèses ont été testées simultanément, dans un même dispositif. La prédation des semences a été estimée en forêt, à la bordure forestière, puis sous les couverts arbustif et herbacé du champ ainsi qu'au centre d'ouvertures, le tout à différentes distances de la forêt. Le dispositif consistait en plusieurs transects parallèles (7 en 1994, 10 en 1995), constituant chacun un réplikat. Chaque transect partait de la forêt et l'ensemble des transects couvrait uniformément le champ sur toute sa largeur, traversant ainsi les trois types de couvert végétal rencontrés sur le site (forêt, bouleau gris arbustif et herbacé). Des plats de pétri (en plastique transparent de 8,8 cm diam. et 1,3 cm de prof.) contenant les semences ont été disposés à des distances fixes le long des transects. Une série de petites ouvertures a été réalisée dans la végétation près de chaque transect dans les couverts arbustif et herbacé du champ, aux mêmes distances que les sites de

dépôt de semences dans les transects. Au centre de chacune de ces ouvertures, j'ai également disposé un plat de pétri contenant des semences forestières.

H₁ La présence d'ouvertures dans le couvert végétal diminue le taux de prédation des semences.

Afin de vérifier l'importance du couvert de protection sur les activités de prédation des petits mammifères, 35 ouvertures circulaires de 1,13 m de rayon (4 m² de surface) (Gill & Marks, 1991) ont été réalisées au champ (sous les bouleaux gris et dans les herbacées) en coupant toute la végétation en place jusqu'à une hauteur d'environ 2 cm du sol et en nettoyant les débris. Au centre de chaque ouverture, j'ai déposé un plat de pétri ouvert, contenant du sable et 5 semences de chaque espèce étudiée (pin blanc, épinette noire et érable rouge). La quantité de semences par pétri a été fixée à 5 par espèce, suite à une consultation de la littérature (Gill & Marks 1991). Le plat de pétri en question était légèrement enfoui dans le substrat et amarré au sol à l'aide d'un clou. Le fond du pétri a été percé à quelques endroits, de manière à drainer l'eau de pluie. Un dispositif identique a servi de contrôle sous la végétation

intacte adjacente.

En 1994, le dispositif consistait en 7 transects parallèles, ce qui constitue 7 réplicats, partant en forêt et traversant le couvert de bouleaux gris et le couvert herbacé du champ.

La durée de chaque période d'observation a été limitée à 6 jours, afin d'éviter de mesurer la capacité des mammifères d'apprendre que des semences étaient régulièrement disponibles aux sites expérimentaux fixés (Gill & Marks, 1991). La disparition des semences a été estimée à la fin de cette période. Il y a eu 2 séries d'observations de 6 jours, pendant chaque période de dispersion naturelle des semences des espèces étudiées, soit au printemps (15 au 21 juin 94) pour l'érable rouge et à l'automne (10 au 16 octobre 94) pour les semences de pin blanc et d'épinette noire. Finalement, j'ai pris soin de porter des gants lors de la manipulation des semences, car la plupart des petits mammifères utilisent leur odorat pour les détecter.

H₂ L'intensité de prédation des semences diminue lorsqu'on s'éloigne de la forêt.

En 1994, le dispositif préalablement décrit a été réalisé à 7 distances de l'orée du bois (-10, -5, 0, 5, 10, 20, et 30m), soit 10m et 5m en forêt, puis à la bordure forestière (0m) et enfin 5, 10, 20 et 30m dans le champ, au niveau des couverts herbacé et arbustif (bouleau gris). Ensuite, ce gradient de distance (-10, -5, 0, 5, 10, 20 et 30m) constituant un transect, a été répliqué 7 fois (7 transects).

En 1995, l'expérience a été reprise avec un gradient de distance plus considérable (-30, 0, 15, 30, 100, 150 m), afin de couvrir une plus grande superficie du champ et vérifier si l'effet de distance se maintenait toujours. De plus, le nombre de réplicats (transects) a été augmenté à dix, afin d'augmenter la précision du dispositif.

H₃ La prédation des semences est moins intense sous les couverts végétaux moins structurés.

Les transects traversaient les trois types de végétation du site, soit la forêt mixte, le couvert arbustif de bouleau gris et le couvert herbacé. Ainsi, la prédation des semences d'espèces forestières a pu être comparée entre ces différents couverts végétaux.

H₄ Les espèces présentant de grosses propagules sont plus vulnérables à la prédation.

L'utilisation de trois espèces forestières (érable rouge, pin blanc et épinette noire) a permis de vérifier si une espèce en particulier était plus vulnérable à la prédation que les autres, en raison de son poids (contenu énergétique) ou de sa phylogénie.

Analyse statistique

Les données recueillies ont été traitées avec le logiciel SPSS/PC+ 4.0 (Norusis 1990). Elles ont d'abord été soumises à des tests de Kolmogorov-Smirnov afin de vérifier

la normalité des distributions, puis ensuite des tests de Bartlett ont vérifié l'homogénéité des variances (Zar 1984).

Comme les données de 1994, même transformées, ne rencontraient pas les critères de normalité ni d'homogénéité des variances, j'ai eu recours à une méthode non paramétrique pour l'analyse, soit le test de Kruskal-Wallis (Zar 1984), afin de vérifier l'effet de la création d'ouvertures du couvert végétal, de la distance de la forêt, du type de végétation, de l'espèce ainsi que celui du transect sur le taux de prédation des semences forestières.

Les données de 1995 répondaient aux critères de normalité et d'homogénéité des variances et on a ainsi pu procéder à des analyses de variance (Anova) (Zar 1984).

Mentionnons finalement que les données présentées dans les résultats ont été converties en taux de prédation des semences, de manière à permettre les comparaisons.

7.0 Résultats

Pluie de semences

La dispersion des semences de bouleau gris et d'érable rouge donne deux courbes de forme similaire, correspondant à une fonction exponentielle de la distance (Figure 6). Avec sa masse considérablement supérieure, la semence d'érable rouge se disperse sur une distance moindre que celle du bouleau gris.

H₁ La présence d'ouvertures dans le couvert végétal diminue le taux de prédation des semences. 1994

La création d'ouvertures au champ en 1994 dans le couvert végétal en 1994 n'induit pas d'effet significatif (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$) pour aucune des 3 espèces, car le taux de prédation des semences ne varie pas de façon significative entre le milieu déherbé et le témoin sous la végétation intacte (Figure 7).

Rappelons ici que cette section n'a pas été reprise en 1995.

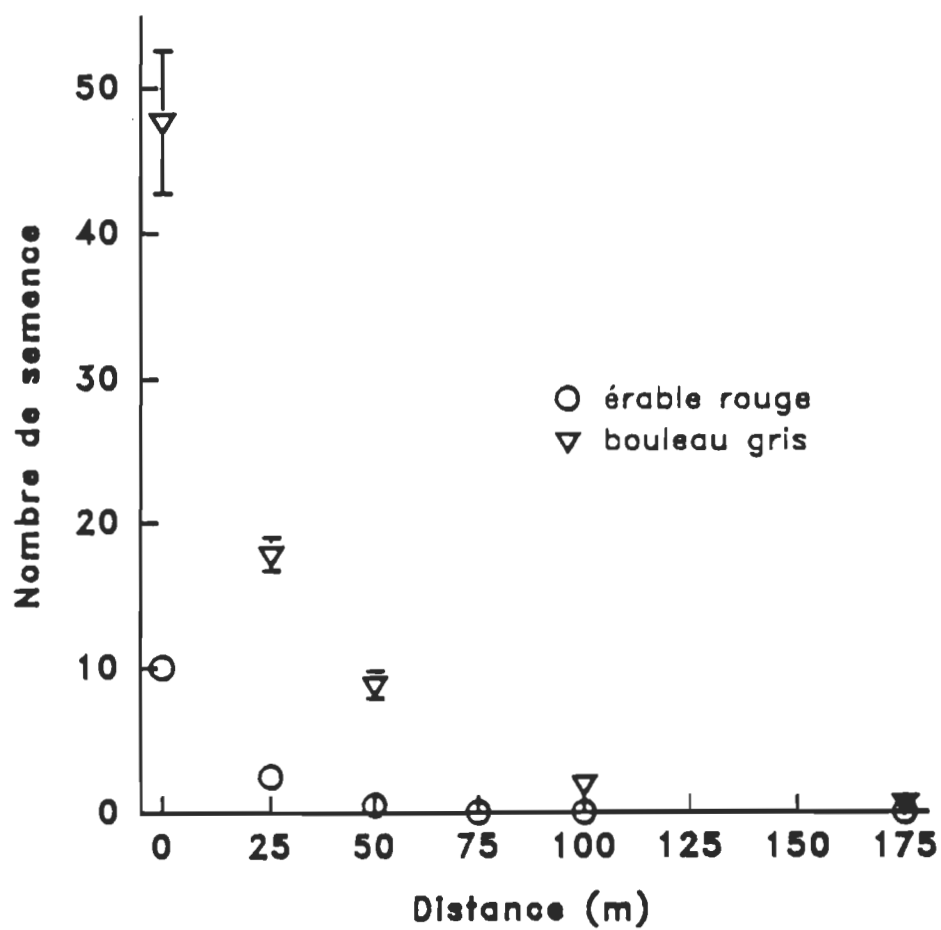
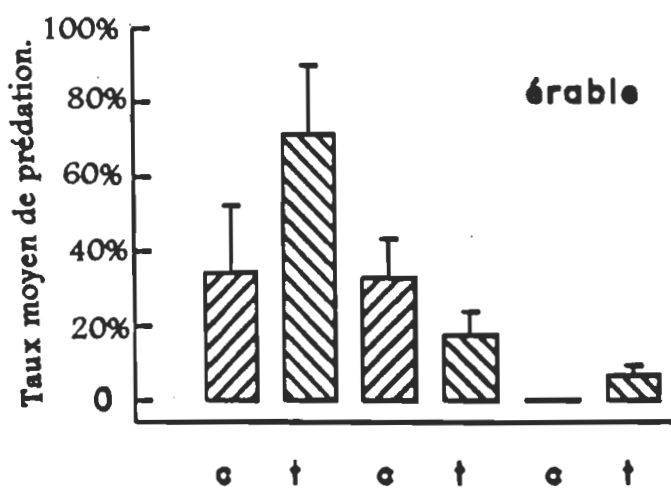
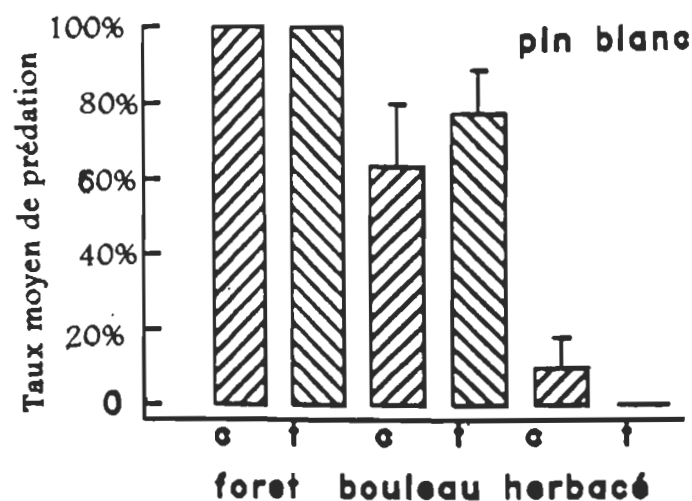


Figure 6
Courbe de dispersion des semences d'érable rouge et de bouleau gris au champ ($n = 10$).

Les traits représentent les intervalles de confiance



Légende

c = coupé

t = témoin (végétation intacte)

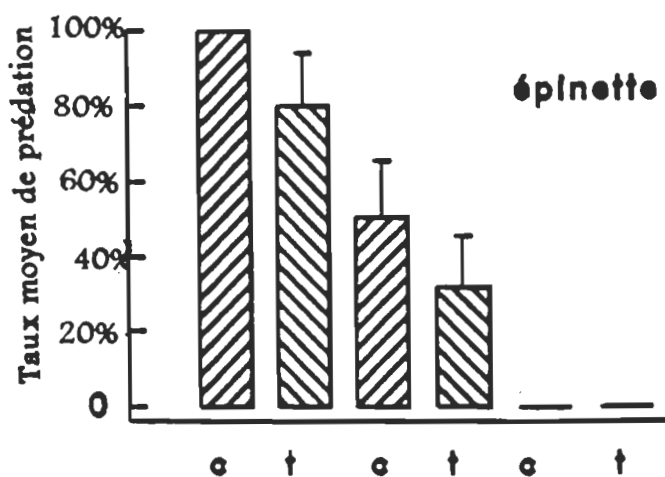


Figure 7

1994 Taux moyen de prédation des semences forestières au champ, au niveau d'ouvertures du couvert végétal (n = 7).

Les traits représentent les intervalles de confiance

H₂ L'intensité de prédation des semences au champ diminue lorsqu'on s'éloigne de la forêt.

En 1994, on observe une diminution significative du taux de prédation des semences en fonction de la distance (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) dans le cas des 3 espèces (pin blanc $p=0,0013$, épinette noire $p=0,0001$ et érable rouge $p=0,0004$) (figure 8). On peut en effet remarquer qu'au champ, lorsqu'on s'éloigne de la forêt, l'intensité de prédation des semences diminue.

De la même manière, en 1995 l'intensité de prédation des semences d'érable rouge décroît significativement au champ, en fonction de la distance croissante de la forêt (Anova $p < 0,001$) (figure 9).

Mentionnons en rappel, que l'érable rouge est la seule espèce testée en 1995.

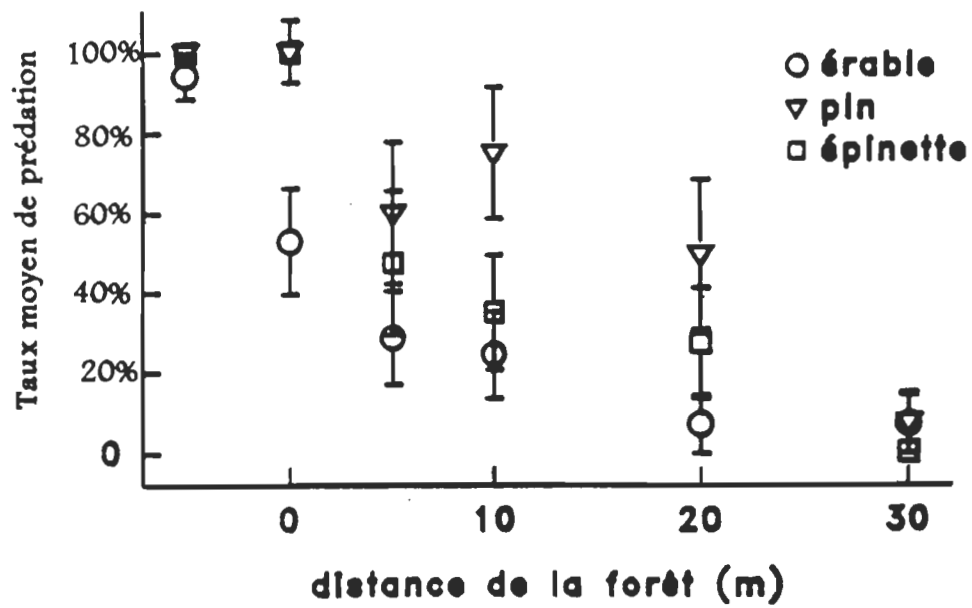


Figure 8
1994 Taux moyen de prédation des semences forestières au champ, en fonction de la distance de la forêt (n=7).

Les traits représentent les intervalles de confiance

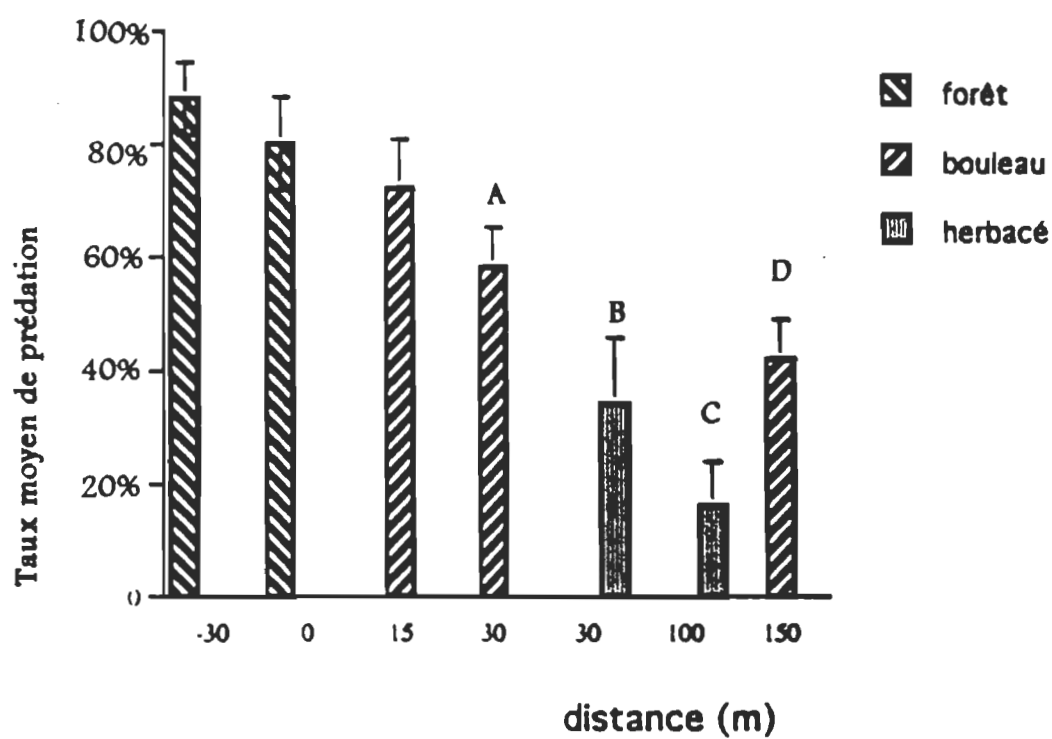


Figure 9

1995 Taux moyen de prédation des semences d'érable rouge au champ, en fonction de la distance de la forêt (n = 10).

Les valeurs présentant des lettres différentes sont significativement différentes (Kruskal-Wallis $p < 0,05$).

Les traits représentent les intervalles de confiance

H₃ La prédation des semences est moins intense sous les couverts végétaux moins structurés.

En 1994, le type de couvert végétal a influencé fortement la prédation des semences dans le cas des 3 espèces testées (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) (érable rouge $p < 0,0001$, pin blanc $p < 0,0001$ et épinette noire $p < 0,0001$). C'est en forêt que la prédation des semences est la plus intense (figure 10). C'est au niveau du couvert herbacé qu'on retrouve le plus faible taux de prédation des semences forestières. On peut finalement observer qu'à l'intérieur d'une même espèce, on note 3 groupes distincts correspondant aux 3 types de couvert végétal et ce, dans le cas des 3 espèces de semences.

En 1995, la prédation des semences d'érable rouge (seule espèce testée en 1995) est elle aussi significativement différente entre les trois types de couvert végétal (Anova $p < 0,001$) (figure 11). La prédation maximale des semences survient encore en forêt tandis que la prédation minimale dans le couvert herbacé.

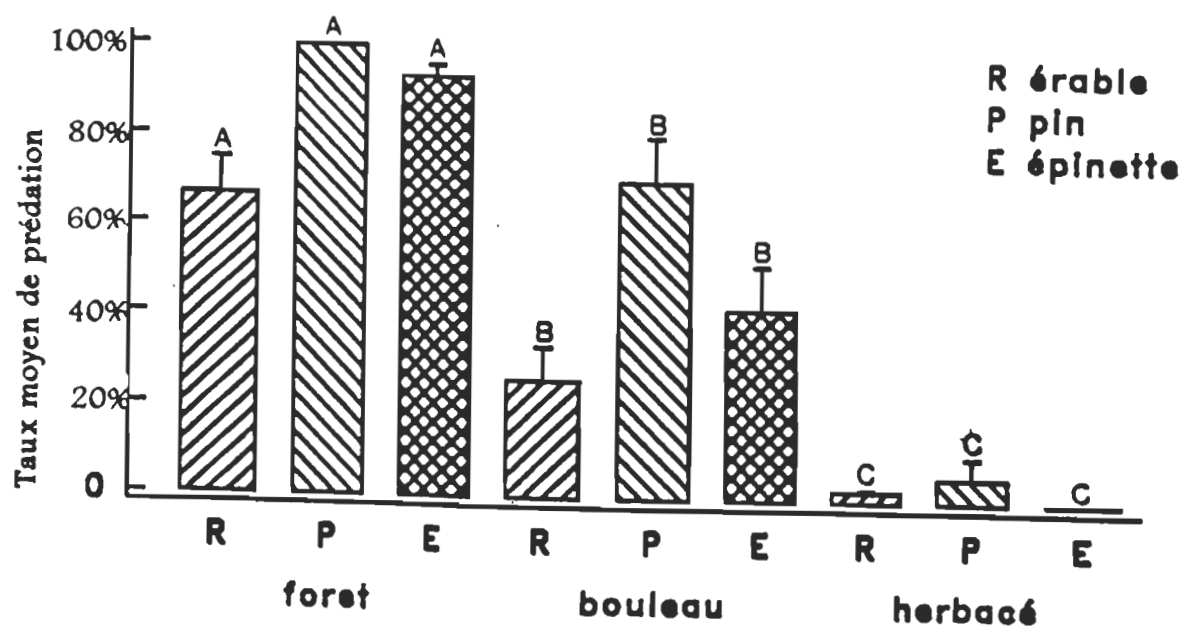


Figure 10

1994 Taux moyen de prédation des semences forestières au champ, sous différents couverts végétaux ($n = 7$).

Les valeurs présentant des lettres différentes sont significativement différentes à l'intérieur d'une même espèce (Kruskal-Wallis $p < 0,05$).

Les traits représentent les intervalles de confiance

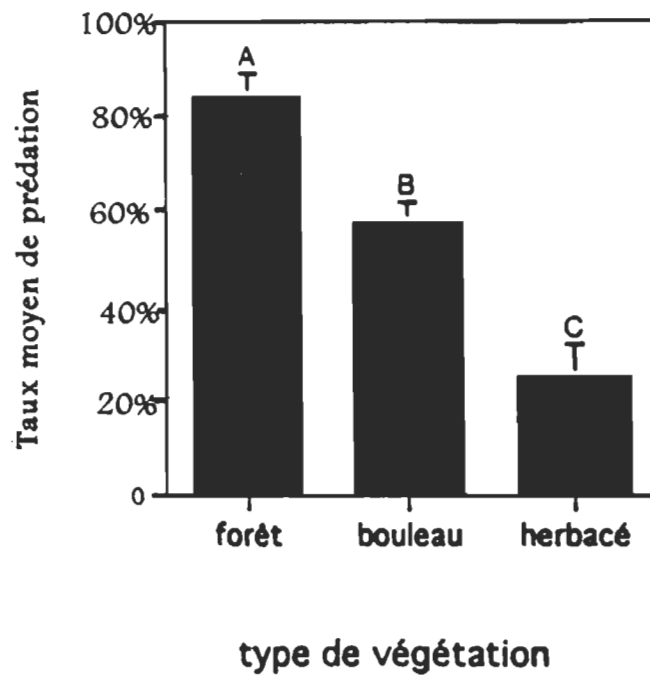


Figure 11
1995 Taux moyen de prédation des semences d'érable rouge au champ, sous différents couverts végétaux (n = 10).

Les valeurs présentant des lettres différentes sont significativement différentes (Kruskal-Wallis $p < 0,05$).

Les traits représentent les intervalles de confiance

H₄ Les espèces présentant de grosses propagules sont plus vulnérables à la prédation.

En 1994, en milieu forestier et sous le couvert de bouleau gris, les résultats démontrent une préférence significative des petits mammifères pour les semences de pin blanc, plus grosses que les semences d'épinette noire (Kruskal-Wallis $p < 0,05$) (Figure 10). On peut également observer que les semences d'épinette noire sont laissées intactes sous le couvert herbacé.

8.0 Discussion

8.1 Ouvertures du couvert végétal.

La création d'ouvertures dans les couverts arbustif (bouleau gris) et herbacé du champ n'a pas causé de différences significatives dans l'intensité de prédation des semences des 3 espèces testées. Il se pourrait que la faible superficie des ouvertures (4 m^2) n'ait pas constitué pour les petits mammifères un risque suffisamment accru relativement aux attaques des prédateurs carnivores, pour modifier significativement leur comportement. Il aurait été intéressant de recommencer avec de plus grandes ouvertures en 1995, mais les effectifs techniques limités ne l'ont pas permis.

8.2 Distance de la forêt.

La probabilité qu'une semence forestière soit consommée par un mammifère granivore diminue considérablement en fonction de la distance de la forêt. Ces résultats peuvent s'expliquer par la théorie de quête optimale de nourriture. Ainsi, la notion de risque associé à une activité de quête

alimentaire est déterminante au niveau des choix effectués par un animal (Lima & Valone 1986). Un animal aura tendance à minimiser son temps passé dans un milieu dégagé ou peu structuré ou encore trop loin d'un couvert de protection, alors qu'il est plus susceptible à la prédation par les carnivores.

L'effet de distance peut également s'expliquer par le fait que les granivores vont concentrer leurs activités de quête alimentaire en des régions offrant une quantité appréciable de nourriture. C'est ainsi que les petits granivores exercent leurs activités de quête alimentaire à des distances de la source qui optimisent la quantité de semences (Hay & Fuller 1981). Ceci se traduit par une zone de recherche plus active près de la forêt, là où plus de semences forestières se retrouvent. On voit qu'après les 50 premiers mètres la quantité de semences d'érable rouge dispersées au champ devient minime (figure 6). On peut supposer qu'il en va de même pour les semences de pin blanc et d'épinette noire, quoique ces dernières doivent atteindre des distances de dispersion supérieures, considérant leur poids plus faible. En effet, Greene et Johnson (1989) ont démontré que la dispersion des semences ailées produit une

courbe logarithmique inverse en fonction de la distance, tel qu'observé chez l'érable rouge et le bouleau gris.

Finalement, un autre facteur très important au niveau de la quête de nourriture qui pourrait également contribuer à l'effet de distance et justifier les préférences spécifiques est le temps de manutention. Ainsi, un animal aura tendance à concentrer ses activités sur une ressource alimentaire qui lui procure un maximum de gains énergétiques par unité de temps de manutention, et ce plus particulièrement si on augmente le risque associé à la pratique de l'activité (distance, milieu dégagé).

Il est donc conforme à la théorie de quête optimale de nourriture d'observer une diminution dans l'intensité de prédation des semences situées à distance de la forêt, parce qu'elles impliquent un parcours plus long, un temps d'exposition à découvert, loin du couvert de protection (forêt) plus long, donc un temps de manutention supérieur et constituent ainsi un risque plus considérable.

8.3 Type de végétation.

La prédation des semences sous différents couverts végétaux montre l'importance que peut avoir la composition spécifique de la végétation sur la vulnérabilité des semences forestières aux petits granivores.

La théorie de quête optimale de nourriture peut expliquer les résultats obtenus sous différents couverts végétaux. Ainsi, les petits mammifères granivores vont préférer des habitats qui minimisent le degré d'exposition aux prédateurs carnivores, tout en offrant une quantité de nourriture appréciable, leur permettant de bons gains énergétiques.

Il n'est donc pas surprenant que le couvert herbacé présente le plus faible taux de prédation des semences. Il s'agit du type de végétation le plus ouvert, de par sa structure et son faible pourcentage de recouvrement. Le couvert herbacé est celui qui présente donc le plus grand risque associé à la prédation par les carnivores (Ostfeld & Canham, 1993).

On remarque par ailleurs que, même à la distance la plus éloignée de la forêt (150 m), la prédation des semences d'érable rouge sous les bouleaux gris est significativement supérieure à ce qu'on observe dans les herbacées (100 m). Ceci met en évidence l'activité supérieure des mammifères granivores sous les couverts végétaux plus structurés qui offrent une meilleure protection contre les prédateurs carnivores et permettent une recherche efficace.

8.4 Espèce de semences.

Les petits mammifères granivores ont tendance à sélectionner les semences de plus forte dimension et donc de plus grand contenu énergétique (Mittelbach & Gross, 1984). A l'automne, alors que la densité de petits mammifères granivores est près de son maximum (Ostfeld & Canham 1993), la prédation des grosses semences de pin blanc a été considérablement supérieure à celle subie par les semences d'épinette noire, comparativement beaucoup plus petites. On peut donc penser que les semences de pin blanc sont préférées des mammifères parce qu'elles procurent un meilleur apport énergétique par unité de temps de manutention que les semences d'épinette noire. Toutefois, on ne peut comparer

avec les résultats obtenus avec les semences d'érable rouge, étudiées seules au printemps, alors que la densité de petits granivores est son plus faible.

Les seuls signes de prédation observés dans le couvert herbacé affectent seulement les semences de pin blanc et d'érable rouge. Le fait que les semences d'épinette noire n'aient pas été consommées sous le couvert d'herbacées illustre bien que les petits granivores concentrent leurs efforts sur les grosses semences, lorsque la quête alimentaire s'effectue dans un endroit présentant un risque accru de prédation (Lima & Valone 1986).

Finalement, il est important de noter ici que la préférence des granivores pour certaines espèces de semences ne dépend pas seulement du contenu calorique de la semence, mais également d'autres caractéristiques telles les contenus protéinique et glucidique, la teneur en composés inhibiteurs de la digestion (phénols, tannins etc.) ainsi que d'autres composés biochimiques (Rankin & Pickett 1989, Bergeron & Jodoin 1987).

9.0 Conclusion

La prédation des semences forestières peut modifier la dynamique d'invasion des arbres sur une terre agricole abandonnée. A la lumière des résultats obtenus, on peut supposer que les espèces forestières présentant de petites semences sont favorisées par rapport aux arbres avec de plus grosses propagules, car elles sont moins susceptibles à la prédation par les petits mammifères granivores. Tout d'abord, on a pu remarquer que les petites semences de bouleau gris peuvent se disperser sur des distances considérables. De plus, le bouleau gris disperse ses semences en hiver, et ces dernières peuvent se déplacer à la surface du couvert nivéal et franchir ainsi des distances encore plus importantes. Il semble donc que les espèces d'arbres pouvant disperser leurs semences sur de longues distances sont avantagées dans l'invasion d'un champ, car une plus grande proportion de leurs semences sont susceptibles d'échapper à la prédation par les granivores de la forêt.

Par ailleurs, les analyses calorimétriques ont révélé le faible contenu calorique des semences de petite masse. On a pu voir que cette dernière variable était déterminante au

niveau des choix effectués par l'animal en quête de nourriture. Ainsi, le faible contenu énergétique des petites semences implique que l'animal doit en récupérer plusieurs pour obtenir de bons gains énergétiques comparativement à une ressource alimentaire plus calorique (ex: grosse semence). Cela signifie que le temps de manutention associé à la consommation de petites semences est assez important, puisqu'on doit en manipuler plusieurs pour obtenir le même résultat.

A l'inverse, les espèces d'arbres présentant de plus grosses semences semblent plus vulnérables à la prédation de leurs propagules après dispersion. Tout d'abord, les semences de plus forte taille (telles que l'érable rouge) se dispersent sur des distances beaucoup moins importantes que les petites. Elles ont par conséquent beaucoup moins de chances de tomber au delà de la zone de prédation intense près de la forêt. De plus, du fait de leur forte taille, les plus grosses semences présentent un meilleur contenu calorique, donc un temps de manutention inférieur (par unité d'énergie) permettant ainsi de meilleurs gains énergétiques que les petites semences.

Finalement, il semble que la prédation des semences forestières après dispersion est un phénomène important au niveau de la succession forestière dans un champ abandonné, parce qu'il peut permettre une fuite dans l'espace aux espèces de semences moins convoitées par les petits mammifères.

Cependant, ces diverses considérations sur la taille des semences ne concernent que leur prédation. Or la masse des semences a d'autres implications écologiques. En effet, les stratégies évolutives de reproduction ont conduit à des compromis entre le nombre de semences produites versus la taille des semences. Ainsi, une espèce produisant de petites semences pourra en produire de très grandes quantités. Les petites semences, très légères, peuvent se disperser sur de grandes distances. Par contre, leur faible contenu énergétique les rend plus vulnérables à la compétition, la dessiccation et autres aléas du milieu (Harper 1977).

Les grosses semences, à l'inverse, se dispersent sur des distances très courtes. La production des semences est plus faible en termes d'unités, mais leur potentiel d'établissement et de résistance à la compétition est bien

supérieur.

Enfin, bien qu'étant un processus déterminant dans l'invasion par les arbres d'un champ abandonné, la prédation des semences forestières ne constitue qu'un premier obstacle. D'autres étapes devront être franchies avec succès avant qu'une plantule forestière ne devienne établie de façon définitive. Ainsi, après être parvenues sur un site et avoir échappé à la prédation par les granivores, les semences doivent alors rencontrer les conditions nécessaires à la germination. Ensuite les jeunes plantules peuvent être consommées par les herbivores ou bien succomber à la compétition avec la végétation environnante et/ou aux conditions physico-chimiques inappropriées.

Bibliographie

Abramsky Z. (1983) Experiment on seed predation by rodents and ants in the Israeli desert. *Oecologia* 57: 328-332.

Beaudoin M. (1997) Effet du couvert végétal en champ abandonné sur l'établissement des plantules ligneuses. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Trois-Rivières. 97 pages.

Bergeron J.M. & Jodoin B. (1987) Defining high quality food resources of herbivores: the case for meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Oecologia* 71: 510-517.

Bouyoucos G.V. (1962) Hydrometer method improved for making particles-size analysis of soils. *Agronomy Journal* 54: 464-465.

Casper B.B. (1987) Spatial patterns of seed dispersal and post dispersal seed predation of *Cryptantha flava* (Boraginaceae). *American Journal of Botany* 74: 1646-1655.

De Steven D. (1991) Experiments on mechanisms of tree establishment in an old-field succession: seedling emergence. Ecology 72: 1067-1075.

De Steven D. (1991) Experiments on mechanism of tree establishment in an old-field succession: seedling survival and growth. Ecology 72: 1076-1088.

Dombrowski P. (1995) Effet du couvert végétal sur la prédation des semences forestières en champ abandonné. Projet de fin d'étude baccalauréat, Université du Québec à Trois-Rivières.

Gill D.S. & Marks P.L. (1991) Tree and shrub seedling colonisation of old fields in central New York. Ecological Monographs 61: 183-206.

Greene D.F. & Johnson E.A. (1989) A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. Ecology 70: 339-347.

Harper, J.L. (1977) Population Biology of Plants. Academic Press, London.

Hay M.E. & Fuller P.J. (1981) Seed escape from heteromyid rodents: the importance of microhabitat and seed preference. Ecology 62: 1395-1399.

Heithaus E.R. (1981) Seed predation on three ant-dispersed plants. Ecology 62: 136-145.

Hoffman J. *et al.* (1995) Effects of selective seed predation by rodents on shortgrass establishment. Ecological Applications 5: 200-208.

Janzen D.H. (1971) Seed predation by animals. Annual Review of Ecology and Systematics 2: 465-492.

Lima S.L. & Valone T.J. (1986) Influence of predation risk on diet selection: a simple example in the grey squirrel. Animal Behaviour 34: 536-544.

Livingston R.B. & Allesio M.L. (1968) Buried viable seed in successional field and forest stands, Harvard Forest, Massachusetts. Bulletin of the Torrey Botanical Club 95:58-69

Ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec (1991)
Normes d'inventaire forestier du Québec. Les Publications du
Québec. Québec.

Mittelbach G.G. & Gross K.L. (1984) Experimental studies of
seed predation in old fields. *Oecologia* 65: 7-13.

Myster R.W. & McCarthy B.C. (1989) Effects of herbivory and
competition on survival of *Carya tomentosa* (Juglandaceae)
seedlings. *Oikos* 56: 145-148.

Myster R.W. & Pickett S.T.A. (1993) Effects of litter,
distance, density and vegetation patch type on postdispersal
tree seed predation in old fields. *Oikos* 66: 381-388.

Norusis M.J. (1990) SPSS X : Introductory Statistics Guide.
Chicago SPSS.

O'Dowd D.J. & Hay M.E. (1980) Mutualism between harvester
ants and a desert ephemeral: seed escape from rodents.
Ecology 61: 531-540.

Ostfeld R.S. & Canham C.D. (1993) Effects of meadow vole population density on tree seedlings survival in old fields. Ecology 74: 1792-1801.

Parent S.(1990) Dictionnaire des sciences de l'environnement. Broquet, Ottawa.

Price M.V. & Heinz K.M. (1984) Effect of body size, seed density and soil characteristics on rates of seed harvest by heteromyid rodents. Oecologia 61: 420-425.

Price M.V. & Waser N.M. (1985) Microhabitat use by heteromyid rodents: effects of artificial seed patches. Ecology 66: 211-219.

Rankin W.T. & Pickett S.T.A. (1989) Time of establishment of red maple (*Acer rubrum*) in early old field succession. Bulletin of the Torrey Botanical Club 116: 182-186.

Reader R.J. (1990) Control of seedling emergence by ground cover: a potential mechanism involving seed predation. Canadian Journal of Botany 69: 2084-2087.

Reichman O.J. (1979) Desert granivore foraging and its impact on seed densities and distributions. *Ecology* 60: 1085-1092.

Reichman O.J. & Oberstein D. (1977) Selection of seed distribution types by *Dipodomys merriami* and *Perognatus amplus*. *Ecology* 58: 636-643.

Schupp E.W. (1988a) Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* 51: 71-78.

Schupp E.W. (1988b) Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* 76: 525-530.

Vander Wall S.B. (1994) Removal of wind-dispersed pine seeds by ground-foraging vertebrates. *Oikos* 69: 125-132.

Webb S.L. & Wilson M.F. (1985) Spatial heterogeneity in post-dispersal predation on *Prunus* and *Uvularia* seeds. *Oecologia* 57: 150-153.

Thompson S.D. (1982) Microhabitat utilization and foraging behavior of bipedal and quadrupedal heteromyid rodents. *Ecology* 63: 1303-1312

Zar J.H. (1984) Biostatistical Analysis 2nd edition. Prentice-Hall Englewood Cliffs, New Jersey.

Annexes

	fréquence max. 120	% de recouvrement	% de recouv. si présente	hauteur moyenne (cm)
1 Mousse	113	36.08	38.31	X
2 <i>Betula populifolia</i>	36	23.43	78.09	280.11
3 <i>Fragaria virginiana</i>	51	11.91	28.02	9.14
4 <i>Agrostis scabra</i>	68	11.27	19.89	34.31
5 <i>Carex</i> spp.	40	7.44	22.33	34.95
6 <i>Hieracium</i> spp.	63	7.23	13.78	16.97
7 <i>Solidago nemoralis</i>	51	5.72	13.45	41.22
8 <i>Agropyron repens</i>	34	4.07	14.38	47.00
9 <i>Danthonia spicata</i>	12	2.38	23.84	55.83
10 <i>Populus balsamifera</i>	5	2.06	49.44	237.40
11 <i>Juncus tenuis</i>	25	2.05	9.83	28.32
12 <i>Populus tremuloides</i>	7	2.04	34.92	243.43
13 <i>Solidago graminifolia</i>	42	1.70	4.86	29.36
14 <i>Rubus alleghaniensis</i>	3	1.44	57.41	50.00
15 <i>Panicum lanuginosum</i>	32	1.29	4.84	8.06
16 <i>Solidago juncea</i>	11	1.02	11.11	27.18
17 <i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	17	0.94	6.66	9.71
18 <i>Acer negundo</i>	1	0.83	100.00	100.00
19 <i>Pinus sylvestris</i>	1	0.83	100.00	182.00
20 <i>Hypericum perforatum</i>	15	0.72	5.79	34.27
21 <i>Rumex acetosella</i>	11	0.65	7.07	18.82
22 <i>Ambrosia artemisiifolia</i>	21	0.51	2.91	21.52
23 <i>Lobelia inflata</i>	6	0.51	10.19	53.33
24 <i>Lycopus uniflorus</i>	1	0.51	61.11	46.00
25 <i>Betula papyrifera</i>	2	0.42	25.00	115.00
26 <i>Rhus typhina</i>	1	0.35	41.67	150.00
27 <i>Asclepias syriaca</i>	4	0.28	8.33	27.00
28 <i>Acer</i> sp. (plantule)	11	0.22	2.40	10.18
29 <i>Solidago canadensis</i>	1	0.21	25.00	125.00
30 <i>Anaphalis margaritacea</i>	3	0.13	5.09	15.67
31 <i>Silene cucubalus</i>	2	0.12	6.94	36.50
32 <i>Phleum pratense</i>	1	0.12	13.89	77.00
33 <i>Pyrola elliptica</i>	1	0.12	13.89	7.00
34 <i>Setaria glauca</i>	4	0.10	3.13	32.75
35 <i>Erigeron strigosus</i>	4	0.10	3.13	40.00
36 <i>Potentilla argentea</i>	2	0.08	4.86	27.50
37 <i>Agrostis alba</i>	1	0.07	8.33	43.00
38 <i>Abies balsamea</i>	5	0.06	1.39	6.00
39 <i>Gnaphalium viscosum</i>	2	0.05	2.78	34.50
40 <i>Vicia cracca</i>	1	0.05	5.56	26.00
41 <i>Oenothera biennis</i>	1	0.02	2.78	76.00
42 <i>Lactuca canadensis</i>	1	0.02	2.78	61.00
43 <i>Rudbeckia hirta</i>	1	0.02	2.78	42.00
44 <i>Erigeron canadensis</i>	1	0.02	2.78	45.00
45 <i>Verbascum thapsus</i>	1	0.02	2.78	6.00

Annexe 1

Fréquence d'observation et pourcentage de recouvrement des espèces végétales rencontrées dans le champ. (tiré de Beaudoin 1997)

Pourcentage de particule
Moyenne \pm erreur type

Couvert de végétation (n)	Argile	Limon	Sable	Structure du sol
Sable nu (3)	2.3 \pm 0.9 a	8.7 \pm 0.9 a	89.0 \pm 0.6 a	sable
Feuilles larges (4)	3.0 \pm 0.4 a	24.0 \pm 2.3 b	73.0 \pm 2.0 b	sable loameux
Feuilles étroites (4)	5.0 \pm 0.4 b	13.5 \pm 0.7 ac	81.5 \pm 0.5 ac	sable loameux
Ligneux (4)	4.3 \pm 0.3 b	20.0 \pm 2.9 bc	75.8 \pm 3.1 bc	sable loameux

Annexe 2

Pourcentage de sable, limon et argile dans les sols sous différents couverts végétaux. (tiré de Beaudoin 1997)

Les valeurs présentant des lettres différentes sont significativement différentes (Kruskal-Wallis $p < 0,05$).

Couvert de végétation (n)	pH	
	Moyenne \pm erreur type	
Sable nu (3)	4.68 \pm 0.02	a
Feuilles larges (4)	4.91 \pm 0.03	b
Feuilles étroites (4)	4.89 \pm 0.04	b
Ligneux (4)	4.88 \pm 0.02	b

Annexe 3

Acidité des sols sous différents couverts végétaux. (tiré de Beaudoin 1997)

Les valeurs présentant des lettres différentes sont significativement différentes (Kruskal-Wallis $p < 0,05$).

Pourcentage d'humidité

Couvert de végétation (n)	Moyenne \pm erreur type	
Sable nu (3)	9.20 \pm 0.58	a
Feuilles larges (4)	19.33 \pm 0.58	b
Feuilles étroites (4)	17.60 \pm 0.18	b
Ligneux (4)	16.99 \pm 0.76	b

Annexe 4

Pourcentage d'humidité des sols sous différents couverts végétaux. (tiré de Beaudoin 1997)

Les valeurs présentant des lettres différentes sont significativement différentes (Kruskal-Wallis $p < 0,05$).