

La répartition du conopholis d'Amérique (*Conopholis americana* [L.] Wallroth) au Québec

Jean Deshaye, Tommy Landry, Réal Goudreau, Maïtée Dubois et Marie-Josée Grimard

Résumé

Au Québec, le conopholis d'Amérique (*Conopholis americana* [L.] Wallr.) est une plante parasite des racines du chêne rouge (*Quercus rubra* L.). Désignée espèce vulnérable au Québec, cette plante est beaucoup plus rare que son hôte et se restreint à quelques versants de collines exposés au sud. À la suite de la découverte d'une population totalisant près de 2 000 tiges dans la région de Rawdon, 2 hypothèses ont été explorées pour tenter d'expliquer la répartition de l'espèce, soit : 1) des inventaires insuffisants, 2) la qualité de l'habitat. Selon les résultats obtenus, aucune de ces hypothèses n'apparaît satisfaisante. Des facteurs aléatoires, comme la dispersion par l'ours noir ou le cerf de Virginie, pourraient être en cause.

MOTS-CLÉS : plante vulnérable, habitat, Québec, répartition, zoochorie

Abstract

In Québec (Canada), the American cancer-root (*Conopholis americana* [L.] Wallr.) is an obligate parasite that grows on the roots of red oak (*Quercus rubra* L.). Designated as vulnerable in the province, this plant is much rarer than its host and is restricted to a few south-facing rocky slopes. Following the discovery of a population of about 2,000 stems in the Rawdon area, 2 hypotheses were explored to try to explain the current known distribution of the species: 1) insufficient survey effort and 2) habitat quality. However, the results obtained did not clearly support either of these hypotheses. Random factors, such as dispersal by black bear and white-tailed deer, may be involved.

KEYWORDS : distribution, habitat, Québec, vulnerable plant species, zoochory

Introduction

Le conopholis d'Amérique (*Conopholis americana* [L.] Wallr.) est une plante herbacée dicotylédone appartenant à la famille des Orobanchacées. Cette famille de plantes très diversifiée comprend majoritairement des parasites facultatifs ou obligatoires des racines d'autres plantes (Rodrigues et collab., 2011). Le conopholis d'Amérique est un parasite obligatoire (holoparasite) des racines des chênes de la section *Lobatae*, dont le seul représentant au Québec est le chêne rouge (*Quercus rubra* L.).

Biologie et écologie

La biologie et l'écologie du conopholis ont été étudiées principalement par Baird et Riopel (1986a, 1986b), Haynes (1971), Musselman (1982) et Percival (1931). Le Centre de données sur le patrimoine naturel du Québec (CDPNQ, 2013) propose une synthèse des connaissances acquises. Le conopholis est un parasite obligatoire et incapable de photosynthèse; la plante est dépourvue de chlorophylle et de racines et les feuilles sont réduites à des écailles (figure 1). La nutrition de la plante est entièrement assurée par la plante hôte au moyen d'un tubercule appelé haustorium à partir duquel les hampes florales se développent. Tout débute par la germination d'une graine dont les dimensions sont d'environ 1 mm de longueur par 0,5 mm d'épaisseur. La dormance de la graine est brisée par la perception de substances chimiques émises par une racine de chêne. La radicule émergeant de la graine de conopholis vient en contact avec la racine de l'hôte et pénètre les tissus jusqu'à



Figure 1. Hampes fructifères du conopholis d'Amérique, région de Rawdon.

Jean Deshaye est botaniste à la firme WSP. Tommy Landry, Réal Goudreau et Maïtée Dubois sont aussi biologistes chez WSP. Marie-Josée Grimard, biologiste, est conseillère en environnement chez Hydro-Québec.

jean.deshaye@wsp.com

la moelle (xylème) en s'immisçant entre les cellules. Seules les sections mycorhizées de racine de chêne peuvent être pénétrées, car il semblerait que la phase mycorhizée soit la seule période durant laquelle la racine n'est pas protégée par le périderme. Le chêne réagit en produisant des tannins qui se concentrent au point d'invasion. Dans quelques cas, la concentration de tannins réussit à enrayer la pénétration de la radicule et à la faire mourir.

La croissance du tubercule du conopholis débute lorsque le contact est établi entre les cellules du parasite et les éléments de vaisseaux de la moelle de la racine de l'hôte. Le tubercule comprend 2 parties fondamentales dotées chacune d'un cambium, soit une partie vasculaire interne intimement liée à la moelle de l'hôte et une partie corticale dans laquelle se développeront les bourgeons floraux. À l'amont du tubercule naissant, les cellules résiduelles de la radicule et de la graine se rétrécissent et meurent. Au fur et à mesure de leur croissance très synchronisée avec celle des tissus de l'hôte, les tubercules fusionnent jusqu'à atteindre des dimensions considérables (> 50 mm).

Le conopholis vit entre 9 et 10 ans et fleurit à partir de l'âge de 4 ans. Dans de bonnes conditions, un individu de conopholis peut produire, en moyenne, 4 hampes florales de 75 fleurs chacune. Les fleurs sont dépourvues de nectaires pouvant attirer d'éventuels pollinisateurs et les anthères sont en contact direct avec le stigmate. Baird et Riopel (1986a) ont remarqué que seulement 36 % des individus (tubercules avec hampes florales) étaient visibles, les autres demeurant dans le sol. Des plantes isolées du vent ou des insectes pollinisateurs par un sac de plastique ont produit 85 % de graines viables, comparativement à 87 % pour des plantes laissées à l'air libre. Ces observations suggèrent que le conopholis est probablement autogame (Gilbert, 1997; Rodrigues et collab., 2011). Une fois fécondée, chaque fleur produit une capsule contenant environ 480 graines. Un individu peut ainsi produire plus de 100 000 semences par année, mais seulement 55 % sont viables et 12 % germent. Finalement, le taux de survie et d'établissement sur les racines de chêne est inconnu, mais il se situerait entre 1,2 et 3 %, soit suffisamment pour maintenir la population (Baird et Riopel, 1986a). La dispersion des graines se fait sur quelques centimètres seulement, lors de la déhiscence des capsules. Une pluie forte peut cependant les entraîner sur une plus grande distance. Certaines espèces animales qui consomment les tiges du conopholis pourraient contribuer à sa dispersion, notamment l'ours noir (*Ursus americanus*) (Seibert et Pelton, 1994; Weaver, 2000), le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) (Baird et Riopel, 1986a; Johnson et collab., 1995) et possiblement d'autres espèces (Musselman, 1982). Baird et Riopel (1986a) ont observé un taux de viabilité de 48 % des graines de conopholis présentes dans les fèces du cerf de Virginie, mais ce taux est inconnu chez l'ours noir. Musselman et Mann (1978) ajoutent que les graines de conopholis apparaissent mûres alors que les capsules sont encore charnues, soit avant leur durcissement. Selon ces auteurs, l'arrivée à maturité des graines pendant que la plante est comestible en favoriserait la dispersion par les animaux.

Répartition

Le conopholis est une plante des régions tempérées de l'est de l'Amérique du Nord. Il est présent dans tous les États de l'est des États-Unis, ainsi qu'au Manitoba, en Ontario, au Québec et en Nouvelle-Écosse, mais il est apparemment absent du Nouveau-Brunswick (Couillard et collab., 2012). Selon Rodrigues et collab. (2011), le conopholis d'Amérique est une plante qui peut être abondante localement, mais dont les populations sont rares et isolées presque partout, sauf peut-être au sud de son aire de répartition (Musselman et Mann, 1978). Selon NatureServe (2011 dans Couillard et collab., 2012), la situation du conopholis est considérée comme précaire en Nouvelle-Écosse et dans 5 des 28 États et le district fédéral américains où il se trouve.

Au Québec, le conopholis est une plante rare désignée espèce vulnérable (Tardif et collab., 2016b) depuis 2011, en vertu de la *Loi sur les espèces menacées ou vulnérables* (L.R.Q., c. E-12.01). La majorité des populations connues (figure 2) se situent en Outaouais, de part et d'autre de la rivière Gatineau. Vers l'est, on trouve quelques populations autour de Montréal, notamment à l'ouest et à l'est, sur les collines Montérégiennes. On en trouve aussi au nord, dans la région de Rawdon, sur les contreforts des Laurentides. Enfin, une population excentrique existe aussi à Sully, près de la frontière du Nouveau-Brunswick (Petitclerc et collab., 2007). La répartition actuelle du conopholis (figure 2) montre que l'espèce se trouve principalement dans les deux domaines bioclimatiques les plus méridionaux du Québec, soit l'érablière à caryer cordiforme et l'érablière à tilleul (Saucier et collab., 2009). Quelques populations débordent dans le domaine de l'érablière à bouleau jaune et une population atteint le domaine de la sapinière à bouleau jaune (figure 2, flèche à l'est). Selon le Centre de données sur le patrimoine naturel du Québec (CDPNQ), une population (ou occurrence) correspond à une ou plusieurs observations d'importance et d'étendue variables et spatialement rapprochées. Deux populations distinctes sont séparées l'une de l'autre par 1 km ou plus d'habitat non propice ou apparemment inoccupé (Tardif et collab., 2016a; 2016b).

L'habitat du conopholis est habituellement représenté par des formations pures ou mélangées de chêne rouge sur des sites généralement exposés au sud, en pente douce ou modérée (8-30 %), sur roc, avec un sol plutôt mince et bien drainé (WSP, 2015). La répartition du chêne rouge dépasse largement celle connue du conopholis (figure 2). D'ouest en est, l'espèce atteint le nord du lac Témiscamingue, la région de La Tuque le long du Saint-Maurice, le lac Saint-Jean, l'embouchure du Saguenay et le parc Forillon en Gaspésie. Il est possible de faire un parallèle avec une autre plante parasite dépourvue de chlorophylle, l'épifage de Virginie (*Epifagus virginiana*), présente au Québec et appartenant à la même famille. Cette espèce parasite les racines du hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia*), une espèce arborescente appartenant aussi à la famille du chêne, les Fagacées. L'épifage étant une plante annuelle, le lien avec les racines de l'hôte doit donc être rétabli chaque année. Malgré cela, et ce, contrairement au conopholis, l'épifage occupe pratiquement toute l'aire de répartition du hêtre (Marie-Victorin, 1964; Rousseau, 1974).

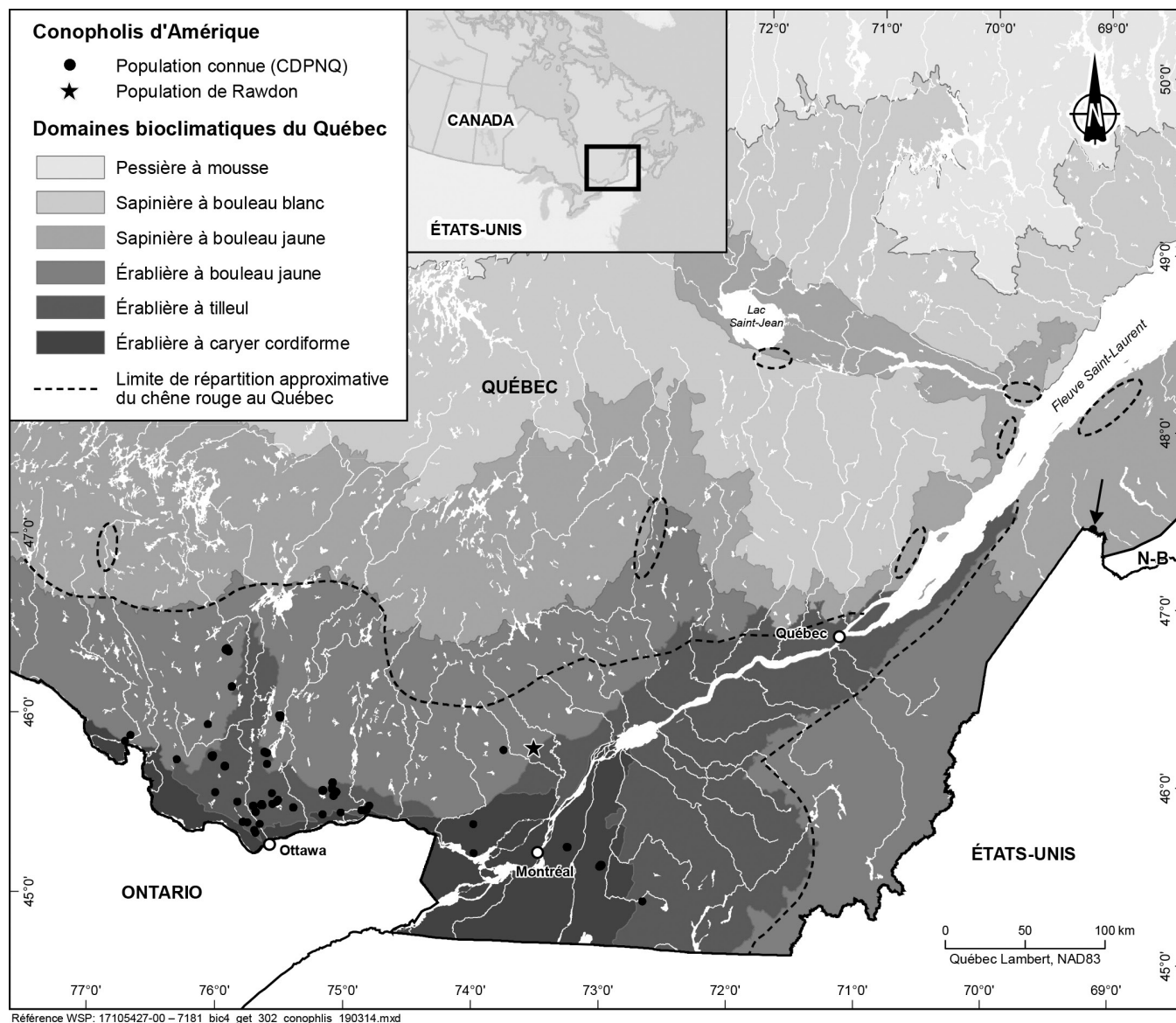


Figure 2. Répartition du conopholis d'Amérique au Québec. Le secteur étudié près de Rawdon est identifié par une étoile. Les domaines bioclimatiques sont tirés de Saucier et collab. (2009). Le trait pointillé indique la limite approximative de la répartition du chêne rouge au Québec (d'après Rousseau, 1974; N. Dignard [comm. pers.]; MFFP et spécimens d'herbiers [MT, QFA, QUE]).

Une population de conopholis a été trouvée en 2012 dans la région de Rawdon lors des travaux liés au projet de la ligne de transport d'énergie électrique à 735 kV de la Chamouchouane–Bout-de-l'Île (WSP, 2017). Des inventaires complémentaires effectués en 2012, 2013 et 2015 (figure 2) aux environs du tracé de la ligne projetée ont permis d'évaluer cette population à plus de 1 800 tiges et d'en caractériser l'habitat. En 2013, l'effectif total du conopholis au Québec était estimé à plus de 10 000 tiges (CDPNQ, 2013). Devant l'importance de cette population, à la limite actuellement connue de l'aire de répartition de l'espèce, 2 hypothèses ont été formulées pour tenter d'expliquer la rareté apparente de la plante, soit des inventaires insuffisants et la qualité de l'habitat.

Première hypothèse : le conopholis d'Amérique a une répartition continue à l'intérieur de son aire de répartition, mais le nombre peu élevé de populations actuellement connues résulte d'inventaires insuffisants.

À première vue, la découverte de la population de Rawdon constitue simplement un ajout aux connaissances sur cette espèce dans le processus continu de l'exploration du territoire. C'est du moins ce que suggère l'évolution du nombre de populations recensées au cours des ans. Au Québec, le premier spécimen de conopholis a été récolté en 1924 à Saint-Césaire, à l'est de Montréal (F. Leblanc, 21559, 1924-07-23, MT). En 1974, Rousseau (1974) mentionne l'existence de 5 populations pour

le Québec. Plus récemment, Petitclerc et collab. (2007) font état de 25 populations connues. Couillard et collab. (2012) élèvent ce nombre à 33 populations. En 2013, 36 populations sont rapportées par le CDPNQ, alors qu'en 2016, ce nombre passe à 44 (CDPNQ, 2013; Tardif et collab., 2016b). À ce jour, il existe 46 populations connues au Québec, incluant celle de Rawdon (J. Labrecque, comm. pers.). Les deux tiers de ces populations (30 sur 46) ont été trouvés depuis 1998. Comme ce nombre semble augmenter avec l'effort de recherche, d'autres occurrences devraient donc être trouvées simplement en explorant des peuplements de chênes au voisinage des populations connues.

Méthodes

La vérification de cette hypothèse a consisté à explorer en périphérie de la population de Rawdon d'autres secteurs susceptibles d'abriter le conopholis. Pour ce faire, la zone d'étude retenue à cette fin correspond aux Basses collines du Parc-Bleu (unité C05041701) du Cadre écologique de référence du Québec (CERQ), tel que défini par Ducruc et collab. (1995). Cette portion des Laurentides méridionales couvre une superficie d'environ 40 km² et abrite la totalité de la population de conopholis de Rawdon. Les secteurs potentiels de la zone d'étude ont été identifiés en 3 étapes, d'après les caractéristiques écoforestières et physiques de l'habitat du conopholis et la photo-interprétation de la végétation (WSP, 2017). Telles que précisées dans Couillard et collab. (2012), les caractéristiques écoforestières comprennent le type de groupements d'essences, la nature des dépôts de surface, la pente, le drainage et le type écologique (la végétation potentielle). À partir de ces critères, des requêtes cartographiques ont été réalisées en utilisant le fichier numérique de la carte écoforestière du quatrième programme d'inventaire du ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP, 2015). À l'aide du logiciel d'information géographique *ArcGis*, un modèle numérique de terrain a ensuite été réalisé en intégrant les caractéristiques physiques de pente et d'exposition correspondant aux observations faites sur le terrain en 2012, 2013 et 2015. La majorité des tiges de conopholis de la population de Rawdon sont présentes sur des pentes supérieures à 24 % et dont l'exposition varie entre 158° et 202°, soit une orientation allant de SSE à SSO (WSP, 2017). Enfin, une photo-interprétation de la végétation forestière de la zone d'étude a permis de faire ressortir les peuplements où le chêne rouge présente un recouvrement supérieur à 25 %. Des photographies numériques infrarouges à l'échelle 1/15 000 datant de 2008 et dotées d'une résolution de 30 cm au sol ont été utilisées. Cette étape a été réalisée à l'aide du logiciel de visualisation stéréoscopique *Purview* utilisé conjointement avec un stéréorestituteur de type *Planar*. L'information obtenue à la fin de ces 3 étapes a été numérisée avec le logiciel *ArcGis*. Un total de 6 secteurs présentant une combinaison favorable de peuplements écoforestiers, de pente, d'exposition et de recouvrement en chêne rouge dans la zone d'étude a ainsi été retenu pour inventaire. Les secteurs inventoriés en 2017 sont extérieurs au territoire inventorié de 2012 à 2015 et se distinguent du reste de la zone d'étude par une probabilité plus élevée d'y observer le conopholis.

Résultats

Tous les peuplements de chêne rouge des 6 secteurs ont été attentivement explorés du 10 au 14 juillet 2017. Malgré ces efforts de recherche (environ 90 heures-personnes), seulement 2 petits clones de conopholis ont été recensés respectivement à l'est et à l'ouest de la population de Rawdon. Ces clones représentent un accroissement d'à peine 1 % du nombre de tiges de la population de Rawdon. À quoi pourrait-on attribuer cette rareté ou absence apparente du conopholis dans les secteurs d'inventaire? Selon Charron (1986, dans CDPNQ, 2013), les populations de conopholis peuvent présenter d'une année à l'autre des fluctuations importantes de leurs effectifs visibles. Les raisons de ces fluctuations ne sont pas connues (CDPNQ, 2013). La rareté des observations de 2017 était peut-être liée à une année de faible abondance du conopholis. Pour s'en assurer, une partie de la population de Rawdon a été revisitée le 14 juillet 2017. Lors de cette visite, la sous-population était non seulement toujours présente, mais plus d'une centaine de tiges y ont été dénombrées en quelques minutes. De plus, une autre sous-population comprenant 23 tiges non recensée en 2015 a été observée juste au sud de la première. La rareté apparente du conopholis dans les secteurs d'inventaire semble donc avoir une autre origine, puisque le nombre d'individus observés dans la population de Rawdon en 2017 se compare à celui de 2015.

La structure spatiale de la population de Rawdon suggère une répartition de type contagieuse. Le noyau de cette population est en effet formé de 5 sous-populations relativement denses, étendues et rapprochées, qui regroupaient près de 1 500 tiges en 2015 (WSP, 2017). En s'éloignant de ce noyau, la taille et la fréquence des sous-populations diminuent rapidement, malgré la présence d'habitats propices (WSP, 2017). L'emplacement et la taille de 2 des sous-populations étudiées s'accordent avec la structure spatiale de la population de Rawdon.

Deuxième hypothèse : la répartition du conopholis d'Amérique est dépendante de la qualité de l'habitat, c'est-à-dire de certaines caractéristiques des peuplements de chêne qu'il exploite.

L'hypothèse de la qualité de l'habitat, telle qu'elle est formulée par Watson (2009), postule que les plantes parasites — notamment celles des racines — sont plus fréquentes et plus abondantes sur des plantes hôtes ne présentant pas de restriction importante quant à l'accès aux ressources (eau, nutriments, etc.). En effet, le conopholis, à l'instar d'autres plantes parasites, dépend entièrement de son hôte pour sa nutrition. Par conséquent, il est moins susceptible que les autres plantes d'être affecté par une carence en ressources. De plus, malgré un processus de germination et d'implantation très complexe (Baird et Riopel, 1986b), la dispersion du conopholis ne semble pas présenter de restriction *a priori*, car l'espèce occupe une vaste aire de répartition. Watson (2009) fait cependant remarquer que cela n'explique pas la grande rareté de plusieurs espèces de plantes parasites à l'intérieur de leur aire de répartition ni la structure fortement contagieuse des populations, comme nous l'avons constaté dans la

population de Rawdon. Watson (2009) émet l'hypothèse que c'est la qualité de l'habitat — c'est-à-dire un hôte réceptif et son milieu — et la disponibilité des semences qui permet la présence éventuelle du parasite à un endroit donné. Selon cette hypothèse, un habitat de qualité du conopholis pourrait, à la limite, être constitué d'un seul individu de chêne rouge dans un milieu adéquat et en présence de semences de conopholis. Comme il a été mentionné plus haut, le système racinaire d'un chêne réceptif doit être mycorhizé pour que le conopholis puisse s'y fixer. Or, la grande majorité des individus est sans doute réceptive puisque chez toutes les espèces de chêne, les racines des couches superficielles du sol sont mycorhizées (Southworth, 2013). Cette symbiose apparaît essentielle à la survie et au développement des individus, car il semble que les jeunes plants de chêne qui ne parviennent pas à être mycorhizés ne survivent pas (Southworth, 2013).

Ainsi, la présence du conopholis ne serait aucunement liée à l'importance du chêne rouge dans le peuplement hôte. Selon les relevés de végétation effectués entre 2012 et 2015 dans les sous-populations de conopholis de la région de Rawdon, cette importance variait beaucoup d'une sous-population à l'autre, le recouvrement estimé du chêne allant de moins de 5 % (1 ou quelques chênes plus ou moins isolés) à plus de 60 % (chênaie) (WSP, 2017). De plus, selon les résultats des inventaires réalisés en 2017 en périphérie de la population de Rawdon, le conopholis semble très peu présent dans les habitats forestiers dominés ou codominés par le chêne rouge. En est-il de même pour l'ensemble des populations connues de conopholis au Québec? Dans quels types de peuplements écoforestiers trouve-t-on ces populations de conopholis? Existe-t-il des habitats adéquats apparemment inoccupés à la périphérie de ces occurrences?

Méthodes

La démarche utilisée ici doit être considérée comme exploratoire. Elle consiste en effet à jumeler les occurrences de conopholis à la cartographie écoforestière pour en trouver le ou les peuplements forestiers hôtes. Ces 2 types d'information sont tirés de bases de données numériques fournies par les agences gouvernementales et sont *a priori* considérés comme valides. La majorité des occurrences de conopholis sont de découverte ou de validation récentes, soit depuis moins de 30 ans. La cartographie écoforestière utilisée est celle du quatrième inventaire écoforestier décennal du MFFP, soit la plus récente couvrant tout le Québec méridional.

Les occurrences (ou populations) de conopholis peuvent correspondre à une ou plusieurs observations (ou sous-populations) d'importance et d'étendue variables et spatialement rapprochées, à l'exemple de la population de Rawdon. Les observations de conopholis ont été fournies par le CDPNQ, auxquelles s'ajoutent celles de la population de Rawdon (WSP, 2015, 2017). Les fichiers de formes (*shapefiles*) des polygones de ces observations ont été intégrés à un fichier *kmz* pour visualisation à l'écran à l'aide du logiciel *Google Earth Pro*. Les informations concernant la nature et les caractéristiques

écologiques des peuplements forestiers sont accessibles grâce à la cartographie écoforestière numérisée du MFFP (2015). De façon générale, cette cartographie circonscrit des peuplements forestiers et leur habitat. Elle divise le territoire en unités homogènes de superficie variable (polygones) selon leurs caractéristiques physiques (substrat, topographie, drainage) et biologiques (végétation, peuplement, perturbation, type écologique, etc.). Dans le contexte de cette étude, seules les informations suivantes sont utilisées : le groupement d'essences (la composition du couvert forestier), la superficie du polygone et le type écologique, c'est-à-dire la végétation potentielle au terme de la succession en conditions naturelles.

À l'écran, la superposition de la couche des observations de conopholis à la couche écoforestière permet notamment de trouver et de caractériser le ou les peuplements écoforestiers avec du conopholis. Par la suite, tous les polygones écoforestiers situés à l'intérieur d'un rayon d'environ 400 m en périphérie de chacune des 46 occurrences de conopholis ont été relevés pour comparaison entre l'habitat du conopholis et l'habitat périphérique apparemment inoccupé. Ainsi, 1 855 polygones totalisant près de 33 400 ha ont été retenus. De cet ensemble, tous les milieux non forestiers ou anthropiques (plans d'eau, zones agricoles, etc.) ont été rejetés et seuls les polygones présentant un potentiel de présence du conopholis ont été retenus. Ces polygones sont : 1) tous les types de peuplements où le chêne rouge (CR) est identifié; 2) tous les types de peuplements dont le type écologique d'au moins 1 polygone est la chênaie rouge (FC1) ou l'érablière à chêne rouge (FE6); 3) tous les autres types de peuplements écoforestiers pour lesquels au moins 1 polygone contient du conopholis.

À la suite de cette sélection, 1 226 polygones (10 068 ha) appartenant à 81 types de peuplements écoforestiers décidus ou mélangés ont été retenus. Parmi ceux-ci, 2 sont des friches, 40 des peuplements décidus, 30 des peuplements mélangés à dominance décidue et 9 des peuplements mélangés à dominance résineuse. La superposition des polygones de conopholis ($n = 86$) aux polygones écoforestiers révèle la présence de l'espèce dans 109 polygones écoforestiers, certaines observations de conopholis chevauchant 2 ou plusieurs habitats forestiers. De plus, 4 observations ont été rejetées; soit 2 sites correspondant à des milieux agricole ou urbanisé (vieilles mentions imprécises de 1934 et 1956, respectivement) et 2 autres, à des milieux forestiers récemment perturbés par les activités humaines (construction de l'autoroute 55). Il reste donc 105 observations situées dans des habitats forestiers apparemment intègres ou peu perturbés, selon la cartographie écoforestière et l'imagerie satellitaire.

Les polygones écoforestiers ont ensuite été répartis en 5 groupes de peuplements selon l'importance du chêne rouge, tels que définis par le MFFP (2015) :

- les chênaies pures : peuplement où l'importance (surface terrière) du chêne rouge est supérieure à 75 % (p. ex. : CR-CR);
- les peuplements dominés par le chêne rouge : peuplements où l'importance du chêne rouge se situe

entre 50 % et 75 % (p. ex. : CRdd dans un peuplement décidu, CRCRrr ou CRddrr dans un peuplement mélangé, les lettres « d » et « r » désignant respectivement n'importe quelle essence décidue ou résineuse);

- c) les peuplements codominés par le chêne rouge : peuplements où l'importance du chêne rouge se situe entre 25 % et 50 % (p. ex. : ddCR dans un peuplement décidu, ddCRrr ou rrrrCR dans un peuplement mélangé);
- d) les peuplements présentant, par leur type écologique, une probabilité d'occurrence du chêne rouge;
- e) tous les autres peuplements.

Dans les peuplements de catégorie d et e, le chêne rouge peut être présent ou absent. S'il est présent, son importance est inférieure à 25 % de la surface terrière. La probabilité de présence du chêne rouge est toutefois plus forte dans les peuplements de la catégorie d puisque ces derniers évoluent vers la chênaie ou l'érablière à chêne.

Résultats

Des observations de conopholis se trouvent dans chacun de ces 5 groupes de peuplements écoforestiers (tableau 1). Proportionnellement au nombre de polygones attribués à chaque groupe, la chênaie pure comporte la plus grande proportion d'observations de conopholis, ce dernier étant présent dans 23 % des polygones (13 sur 57). De même, les groupes b, c, d et e affichent respectivement une proportion de 14 %, 14 %, 5 % et 7 % de polygones où l'on trouve le conopholis, parallèlement à une diminution de l'importance du chêne rouge. On constate néanmoins que les peuplements du groupe e comportent 49 % de toutes les observations connues au Québec.

Discussion

Les observations faites à Rawdon montrent qu'une part importante de l'habitat potentiel du conopholis semble inoccupée par l'espèce. Sur une base probabiliste, en raison de la concentration élevée en hôtes réceptifs, la chênaie

pure (groupe a) pourrait ou devrait fournir la majorité des observations de conopholis. À l'opposé, les peuplements du groupe e — dans lesquels l'importance du chêne est faible ou marginale — ne devraient présenter que peu ou pas d'observations de conopholis, alors qu'ils en comportent près de la moitié. Selon l'hypothèse de la qualité de l'habitat, 2 conditions doivent être remplies pour que le conopholis puisse s'implanter, soit un hôte réceptif et la présence de semences viables à proximité du site d'infection. La réceptivité du chêne au conopholis est assurée par la présence obligée de racines mycorhizées chez les chênes en général. Toutefois, il n'existe aucune certitude quant à la présence concomitante de semences de conopholis à proximité des racines de l'hôte. Sans vecteur de dispersion, la propagation de la plante ne peut en effet se faire que de proche en proche. Il en est d'ailleurs de même pour le chêne rouge dont la dispersion est abondamment assurée par la faune (Steele et collab., 2004).

Comment cette plante parasite peut-elle se propager et atteindre des sites souvent éloignés — on parle ici de plusieurs kilomètres — d'une source de semences et où la densité des hôtes potentiels est souvent faible (tableau 1) ? Le broutage des plants de conopholis par les animaux était plus ou moins connu (Musselman, 1982) jusqu'à ce que des études récentes fassent mention de la part importante de cette plante dans le régime alimentaire du cerf de Virginie et de l'ours noir, notamment aux États-Unis (Baird et Riopel, 1986a; CDPNQ, 2013; Gray, 2001; Myers et collab., 2004; Powell et collab., 1997). Powell et collab. (1997) indiquent que le conopholis est un élément important du régime alimentaire de l'ours noir au début de l'été, alors que beaucoup de plants de conopholis sont déjà en train de fructifier à cette période de l'année (CDPNQ, 2013). L'ours noir utiliserait le conopholis notamment comme purgatif au sortir de l'hibernation (Rose, 2016). Dans son étude sur l'alimentation de l'ours noir, Gray (2001) cite explicitement 2 éléments importants du régime alimentaire de l'ours noir, soit les glands de chêne rouge et le conopholis. Bien que les glands et les tiges de conopholis se rencontrent

Tableau 1. Répartition des observations de conopholis d'Amérique dans les polygones écoforestiers et dans l'ensemble du territoire étudié. Les catégories de peuplements correspondent aux polygones écoforestiers de la cartographie du MFFP et sont classés selon l'importance décroissante du chêne rouge.

Catégorie de peuplements	Ensemble des polygones écoforestiers		Superficie du territoire étudié		Polygones écoforestiers avec présence de conopholis		
	Nombre	%	ha	%	Nombre de polygones	% des polygones de ce groupe	% des observations totales
a) Chênaies pures	57	5	467	5	13	23	12
b) Peuplements dominés par le chêne rouge	111	9	866	9	16	14	15
c) Peuplements codominés par le chêne rouge	105	9	755	7	15	14	14
d) Peuplements où la présence de chêne rouge est probable	212	17	1638	16	10	5	10
e) Autres	741	60	6342	63	51	7	49
Total	1226	100	10068	100	105	s.o.	100

parfois aux mêmes endroits, ils ne sont probablement pas consommés en même temps. Les tiges de conopholis ne sont comestibles que tôt en saison, alors que les glands ne sont présents qu'à l'automne. Après un passage dans le tube digestif du cerf de Virginie, Baird et Riopel (1986a) précisent que le taux de viabilité des graines de conopholis est de 48 %. Cette observation suggère que celles-ci sont matures assez tôt en saison. Le taux de viabilité des graines de conopholis après un passage dans le tube digestif de l'ours noir demeure inconnu, même si l'on sait qu'il augmente pour plusieurs espèces de plantes (Rogers et Applegate, 1983). La dispersion par les animaux apparaît *a priori* un moyen de dissémination efficace du conopholis. Les nombreux déplacements plus ou moins au hasard des ours à la recherche de nourriture au printemps et en début d'été, de même que l'expansion importante du cerf de Virginie au cours des dernières décennies (Daigle et collab., 2004; Huot et Lebel, 2012; Lamontagne et collab., 2006) sont des facteurs à considérer. Ces comportements pourraient expliquer la présence du conopholis dans des habitats forestiers où l'importance du chêne rouge est plus ou moins marginale.

Dans un autre ordre d'idées, l'accroissement notable du nombre d'occurrences de conopholis trouvées au cours des dernières décennies n'est pas étranger à la protection accordée aux plantes rares depuis l'entrée en vigueur de la *Loi sur les espèces menacées ou vulnérables* (L.R.Q., c. E-12.01) et sa mise en application en 1992 (Lavoie, 1992; Tardif et collab., 2016a). Ces mesures stimulent sans doute l'exploration du territoire, permettant ainsi de trouver de nouvelles populations et de suivre l'évolution des populations déjà connues. Le réchauffement climatique anticipé au cours des prochaines décennies est aussi un facteur à considérer dans cet accroissement apparent des populations de conopholis. À cet égard, des projections font état d'une possible augmentation des populations de conopholis au Québec (Gendreau et collab., 2016). Les chênes en général seraient aussi favorisés par le réchauffement climatique dans le Nord-Est américain (Rustad et collab., 2014). En outre, le chêne rouge en particulier pourrait avoir déjà bénéficié d'un accroissement relativement récent de ses effectifs, sinon de son aire de répartition, au cours des 2 derniers siècles. Selon Abrams (2003), il semble que le chêne rouge ait été une espèce arborescente plutôt marginale avant l'arrivée des premiers Européens, contrairement à la situation actuelle. Après les grandes perturbations liées à la colonisation européenne qui ont marqué le XIX^e siècle et le début du XX^e siècle (défrichement, exploitation forestière intensive, incendies fréquents), on a assisté, dans les dernières décennies, à l'instauration du contrôle des feux de forêt et à une forte augmentation des populations de cerf de Virginie. Il en est résulté, au moins aux États-Unis, une expansion considérable du chêne rouge, qui a nettement profité de ces changements (Abrams, 2003). Si la répartition et l'importance actuelles du chêne rouge — que l'on trouve notamment sur les contreforts des Laurentides — découlent de ces grandes perturbations, cela pourrait suggérer que la répartition du conopholis au Québec

soit récente et que l'espèce soit possiblement en expansion. La date relativement tardive de la première observation du conopholis au Québec (1924) irait dans ce sens.

L'effort de recherche de nouvelles populations par la communauté scientifique est sans doute plus important que par le passé, mais la zoochorie et possiblement le climat sont 2 facteurs à prendre en considération. Sur les 105 observations de conopholis mentionnées dans cette étude, 73 sont des observations dites « étendues » avec des superficies de quelques centaines de m². Toutefois, 32 sont dites « ponctuelles », étant apparemment constituées que d'un ou de quelques clones d'une dizaine de tiges. Plusieurs de ces observations ponctuelles sont complètement isolées sur le territoire, alors que d'autres sont en périphérie d'observations étendues, comme c'est le cas de la population de Rawdon. Ces observations ponctuelles sont peut-être des occurrences récentes d'origine animale à partir desquelles de plus grandes populations pourraient éventuellement s'établir par dissémination de proche en proche.

Conclusion

La répartition disjointe du conopholis au Québec — une plante parasite, rare à la limite nord de son aire de répartition — paraît dans une certaine mesure due au hasard, mais pourrait aussi s'expliquer par d'autres facteurs. Le faible nombre de populations recensées n'est probablement pas seulement le résultat d'inventaires insuffisants, mais pourrait être relié à une dissémination plus ou moins aléatoire par la grande faune (ours noir, cerf de Virginie). La répartition du conopholis, beaucoup plus restreinte que celle de son hôte, le chêne rouge, pourrait aussi découler de certaines exigences écologiques fines, comme le suggèrent les observations faites au terrain. À cet égard, l'étude des conditions microclimatiques caractérisant les sites d'occurrence de conopholis (versants exposés au sud à fort ensoleillement, altitude moyenne au-dessus des basses terres minimisant les risques de gel tardif, etc.) pourrait contribuer à cerner les conditions climatiques particulières déterminant la présence ou l'absence du conopholis dans certains peuplements de chêne rouge. Des recherches sur l'efficacité des modes de dissémination de l'espèce, notamment par la grande faune, de même que des suivis à moyen et à long terme des petites populations actuellement plus ou moins isolées, sont aussi souhaitables.

Remerciements

Nous désirons vivement remercier les personnes suivantes pour leur contribution à l'élaboration de cet article : Mme Line Couillard et M. Jacques Labrecque, pour leurs suggestions sur une première version de ce texte; Mme Stéphanie Pellerin et deux évaluateurs anonymes pour leurs judicieux et très appréciés commentaires, ainsi que l'équipe éditoriale du *Naturaliste canadien*; Mme Virginie Laberge, pour son aide assidue lors des travaux de terrain et M. Alain Lemay, pour la réalisation des figures. ◀

Références

- ABRAMS, M.D., 2003. Where has all the white oak gone? *BioScience*, 53 (10): 927-939.
- BAIRD, W.V. et J.L. RIOPEL, 1986a. Life history studies of *Conopholis americana* (Orobanchaceae). *American Midland Naturalist*, 116: 140-151.
- BAIRD, W.V. et J.L. RIOPEL, 1986b. The developmental anatomy of *Conopholis americana* (Orobanchaceae) seedlings and tubercles. *Canadian Journal of Botany*, 64: 710-717.
- [CDPNQ] CENTRE DE DONNÉES SUR LE PATRIMOINE NATUREL DU QUÉBEC, 2013. *Conopholis americana* (conopholis d'Amérique). Sommaire de la situation au Québec, 10 p.
- COUILLARD, L., N. DIGNARD, P. PETITCLERC, D. BASTIEN, A. SABOURIN et J. LABRECQUE, 2012. Guide de reconnaissance des habitats forestiers des plantes menacées ou vulnérables. Outaouais, Laurentides et Lanaudière. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune et ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs, 434 p.
- DAIGLE, C., M. CRÊTE, L. LESAGE, J.-P. OUELLET et J. HUOT, 2004. Summer diet of two white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*, populations living at low and high density in Southern Québec. *The Canadian Field-Naturalist*, 118 (3): 360-367.
- DUCRUC, J.-P., T. Li et J. BISSONNETTE, 1995. Small scale ecological mapping of Quebec: Natural provinces and regions (cartographic delineation). Dans: DOMON, G. et J. FALARDEAU (édit.). *Landscape ecology in land use planning methods and practice*. Polyscience publications inc., Montréal, p. 45-53.
- GENDREAU, Y., A. LACHANCE, H. GILBERT, N. CASAJUS et D. BERTEAUX, 2016. Analyse des effets des changements climatiques sur les plantes vasculaires menacées ou vulnérables du Québec. Bureau d'écologie appliquée, Québec, 39 p. + annexes.
- GILBERT, H., 1997. Réactions prévisibles des espèces végétales forestières en situation précaire en regard de pratiques forestières québécoises. ES-011-2. Éco-Service, ministère des Ressources naturelles du Québec, Direction de l'Environnement forestier, Québec, 35 p. + annexes.
- GRAY, R.M., 2001. Digestibility of foods and anthropogenic feeding of black bears in Virginia. Virginia Polytechnic Institute and State University, Department of Fisheries and Wildlife Sciences, 12 p.
- HAYNES, R.R., 1971. A monograph of the genus *conopholis* (Orobanchaceae). *Sida*, 4: 246-264.
- HUOT, M. et F. LEBEL, 2012. Plan de gestion du cerf de Virginie au Québec 2010-2017. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune – Secteur Faune Québec, Direction générale de l'expertise sur la faune et ses habitats, Québec, 578 p.
- JOHNSON, A.S., P.E. HALE, W.M. FORD, J.M. WENTWORTH, J.R. FRENCH, O.F. ANDERSON et G.B. PULLEN, 1995. White-tailed deer foraging in relation to successional stage, overstory type and management of southern Appalachian forests. *American Midland Naturalist*, 133: 18-35.
- LAMONTAGNE, G., H. JOLICOEUR et S. LEFORT, 2006. Plan de gestion de l'ours noir, 2006-2013. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction du développement de la faune, Québec, 487 p.
- LAVOIE, G., 1992. Plantes vasculaires susceptibles d'être désignées menacées ou vulnérables au Québec. Direction de la conservation et du patrimoine écologique, ministère de l'Environnement du Québec, Québec, 180 p.
- MARIE-VICTORIN, Fr., 1964. Flore laurentienne. 2^e édition. Les Presses de l'Université de Montréal, Montréal, 925 p.
- [MFFP] MINISTÈRE DES FORÊTS, DE LA FAUNE ET DES PARCS, 2015. Norme de stratification écoforestière. 2^e édition. Quatrième inventaire écoforestier du Québec méridional. Direction des inventaires forestiers, Secteur des forêts, Québec, 101 p.
- MUSSELMAN, L.J., 1982. The Orobanchaceae of Virginia. *Castanea*, 47: 266-275.
- MUSSELMAN, L.J. et W.F. MANN, Jr., 1978. Root parasites of southern forests. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, General Technical Report SO-20, Southern Forest Experiment Station, New Orleans, LA, 76 p.
- MYERS, J.A., M. VELLEND, S. GARDESCU et P.L. MARKS, 2004. Seed dispersal by white-tailed deer: implication for long-distance dispersal, invasion, and migration of plants in eastern North America. *Oecologia*, 139: 35-44.
- PERCIVAL, W.C., 1931. The parasitism of *Conopholis americana* on *Quercus borealis*. *American Journal of Botany*, 18: 817-837.
- PETITCLERC, P., N. DIGNARD, L. COUILLARD, G. LAVOIE et J. LABRECQUE, 2007. Guide de reconnaissance des habitats forestiers des plantes menacées ou vulnérables. Bas-Saint-Laurent et Gaspésie. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'environnement forestier, 113 p.
- POWELL, R.A., J.H. ZIMMERMAN et D.E. SEAMAN, 1997. Ecology and behavior of North American black bears: home ranges, habitat and social organisation. Chapman & Hall, London, UK, 209 p.
- RODRIGUES, A.G., A.E.L. COLWELL et S. STEFANOVIĆ, 2011. Molecular systematic of the parasitic genus *Conopholis* (Orobanchaceae) inferred from plastid and nuclear sequences. *American Journal of Botany*, 98 (5): 896-908.
- ROGERS, L.L. et R.D. APPELGATE, 1983. Dispersal of fruit seeds by black bears. *Journal of Mammalogy*, 64 (2): 310-311.
- ROSE, M., 2016. Identifying wildflowers: *Conopholis americana*, Bear Corn – Dave's Garden. Disponible en ligne à : <http://davesgarden.com/guides/articles/identifying-wildflowers-conopholis-americana-bear-corn>.
- ROUSSEAU, C., 1974. Géographie floristique du Québec/Labrador. Distribution des principales espèces vasculaires. Travaux et documents du Centre d'études nordiques n° 7, les Presses de l'Université Laval, Québec, 799 p.
- RUSTAD, L., J. CAMPBELL, J.S. DUKES, T. HUNTINGTON, K.F. LAMBERT, J. MOHAN et N. RODENHOUSE, 2014. Changing climate, changing forests: the impacts of climate change on forests of the northeastern United States and eastern Canada. U.S. Forest Service, Northern Research Station, General Technical Report NRS-99, 48 p.
- SAUCIER, J.P., P. GRONDIN, A. ROBITAILLE, J. GOSSELIN, C. MORNEAU, P.J.H. RICHARD, J. BRISSON, L. SIROIS, A. LEDUC, H. MORIN, E. THIFFAULT, S. GAUTHIER, C. LAVOIE et S. PAYETTE, 2009. Écologie forestière. Dans: Ordre des ingénieurs forestiers du Québec (édit.), *Manuel de foresterie*, 2^e édition. Ouvrage collectif, Éditions MultiMondes, Québec, p. 165-316.
- SEIBERT, S.G. et M.R. PELTON, 1994. Nutrient content of squawroot, *Conopholis americana*, and its importance to southern Appalachian black bears, *Ursus americanus* (Canivora: Ursidae). *Brimleyana*, 21: 151-156.
- SOUTHWORTH, D., 2013. Oaks and mycorrhizal fungi. Dans: CHUTEIRA, C.A. et A.B. GRAO (édit.). *Oak: Ecology, types and management*. Environmental science, engineering and technology series. Nova Science Publishers Inc., New York, p. 207-218.
- STEELE, M.A., P. SMALLWOOD, W.B. TERZAGHI, J.E. CARLSON, T. CONTRERAS et A. MCEUEN, 2004. Oak dispersal syndromes: Do red and white oaks exhibit different dispersal strategies? Dans: SPETICH, M.A. (édit.). *Upland oak ecology symposium: history, current conditions, and sustainability*. General Technical Report SRS-73, Asheville, NC, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station, p. 72-77.
- TARDIF, B., G. LAVOIE et G. JOLICOEUR, 2016a. Le Centre de données sur le patrimoine naturel du Québec et la documentation des plantes vasculaires en situation précaire. *Le Naturaliste canadien*, 140 (1): 5-11.
- TARDIF, B., B. TREMBLAY, G. JOLICOEUR et J. LABRECQUE, 2016b. Les plantes vasculaires en situation précaire au Québec. Centre de données sur le patrimoine naturel du Québec (CDPNQ). Gouvernement du Québec, ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques (MDDELCC), Direction de l'expertise en biodiversité, Québec, 420 p.
- WATSON, D.M., 2009. Determinants of parasitic plant distribution: the role of host quality. *Botany*, 87: 16-21.
- WEAVER, K., 2000. Black bear ecology and the use of prescribed fire to enhance bear habitat. Proceedings: Workshop on fire, people, and the central hardwood landscape. General Technical Report NE-274, p. 89-96.
- WSP, 2015. Projet à 735 kV de la Chamouchouane–Bout-de-l'Île. Caractérisation de populations de conopholis d'Amérique à Rawdon. Rapport présenté à Hydro-Québec Équipement et services partagés, 15 p. + annexes.
- WSP, 2017. Projet à 735 kV de la Chamouchouane–Bout-de-l'Île. Complément d'étude sur le conopholis d'Amérique (*Conopholis americana*), espèce à statut vulnérable au Québec – Rapport d'inventaire. Rapport présenté à Hydro-Québec Innovation, équipement et services partagés, 19 p.

le naturaliste canadien

La plus ancienne revue francophone en sciences naturelles publiée en Amérique

Le *Naturaliste canadien* offre – sur papier et en ligne – un vaste auditoire à tous les professionnels de l'environnement et aux naturalistes qui désirent partager le fruit de leur travail avec ceux qui se préoccupent des sciences naturelles au Québec.

Auteur potentiel ? Soumettez un manuscrit :

- Évaluation par les pairs
- Aucun frais de publication¹
- Tirés à part électroniques gratuits
- Diffusion en deux formats : imprimé et en ligne (plateforme Érudit)

Web : www.erudit.org/fr/revues/natcan/

Courriel : lenaturalistecanadien@provancher.org

Publié depuis 1869, le *Naturaliste canadien* paraît grâce au soutien de la Société Provancher d'histoire naturelle du Canada, un organisme voué à la conservation des milieux naturels, à l'éducation environnementale et à la diffusion des connaissances en sciences naturelles.

Lecteur potentiel ? Devenez membre :

Faites d'une pierre deux coups : Adhérez à la Société Provancher et recevez gratuitement tous les numéros du *Naturaliste* !

Web : www.provancher.org/devenez-membre/

Courriel : info@provancher.org



1. La publication d'articles acceptés par *Le Naturaliste canadien* se fait sans frais aux auteurs pour la version électronique (produite en couleur) ainsi que pour la version papier produite en nuances de gris. Des frais minimes sont cependant facturés aux auteurs qui souhaitent publier des figures en couleur dans la version papier de leur article.

le naturaliste
canadien