

# LE NATURALISTE CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 112  
NUMÉRO 1  
1985

Estuaire du Saint-Laurent: processus océanographiques et écologiques

*St. Lawrence Estuary: oceanographic and ecological processes.*



UNIVERSITÉ LAVAL  
QUÉBEC

mai 1985

# LE NATURALISTE CANADIEN

Revue d'écologie et de systématique

CN ISSN 0028-0798

RÉDACTEUR

GUY LACROIX

RÉDACTEUR-ADJOINT

PIERRE MORISSET

ADMINISTRATEUR

NORBERT LACROIX

## COMITÉ DE RÉDACTION

CYRILLE BARRETTE, *Département de biologie, Université Laval*

BERNARD BERNIER, *Faculté de foresterie et de géodésie, Université Laval*

ANDRÉ BOUCHARD, *Institut botanique, Université de Montréal*

CARL M. BOYD, *Département d'océanographie, Université Dalhousie, Halifax*

EDWIN BOURGET, *Département de biologie, Université Laval*

PIERRE COUILLARD, *Département des sciences biologiques, Université de Montréal*

JEAN-MARC DESCHÊNES, *Station de recherches, Agriculture Canada, Sainte-Foy, Québec*

FERNAND M. GAUTHIER, *Direction générale de la recherche et de l'enseignement, Ministère de l'Agriculture du Québec*

PIERRE LEGENDRE, *Département de sciences biologiques, Université de Montréal*

WILLIAM C. LEGGETT, *Département de biologie, Université McGill*

JEREMY MCNEIL, *Département de biologie, Université Laval*

BERNARD J. R. PHILOGÈNE, *Département de biologie, Université d'Ottawa*

Publication trimestrielle de l'Université Laval, LE NATURALISTE CANADIEN (Revue d'écologie et de systématique) publie des articles *inédits*, rédigés en français ou en anglais, découlant de travaux de recherche en écologie, en systématique et dans certains domaines apparentés. La revue s'intéresse également aux aspects appliqués, notamment dans la perspective des ressources agricoles, forestières et halieutiques du Québec et du Canada oriental et nordique.

LE NATURALISTE CANADIEN (Revue d'écologie et de systématique) est placé sous la responsabilité des doyens de trois facultés de l'Université Laval: Faculté des sciences et de génie, Faculté de foresterie et de géodésie et Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation. Il est publié grâce à des subventions du Fonds F.C.A.C. du Québec pour l'aide et le soutien à la recherche et du Conseil de la recherche en sciences naturelles et en génie du Canada.

Toute demande concernant les droits de reproduction doit être soumise à: L'Administrateur, LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4.

Toute correspondance touchant les abonnements doit être adressée aux Presses de l'Université Laval, Case postale 2447, Québec G1K 7R4. L'abonnement annuel est de \$19 (personnel), \$21 (personnel, étranger) et \$37 (collectif, multi-user). Le numéro régulier se vend \$6.

Répertorié dans Biological Abstracts, Asher's  
Guide, Botanical Periodicals, RADAR et Périodex

Courrier de la deuxième classe — Enregistrement n° 1768

Dépôt légal — Premier trimestre 1985. Bibliothèque nationale du Québec — Bibliothèque nationale d'Ottawa



ESTUAIRE DU SAINT-LAURENT  
*St. Lawrence Estuary*

PROCESSUS OCÉANOGRAPHIQUES ET ÉCOLOGIQUES  
*Oceanographic and ecological processes*

Sélection de travaux présentés au/*Selected papers presented at*

2<sup>e</sup> Symposium sur l'océanographie de l'estuaire du Saint-Laurent  
*2nd Symposium on the Oceanography of the St. Lawrence Estuary*

(Québec, 14-17 mai 1984)

Rédacteurs/*Editors*

G. LACROIX, E. BOURGET & J.-C. THERRIAULT

Rédacteurs adjoints/*Associate Editors*

J. LEBEL, P.-H. LEBLOND & W.C. LEGGETT

Université Laval  
Québec  
1985



## AVANT-PROPOS

*Ce numéro thématique du Naturaliste canadien est l'une des résultantes des travaux du 2<sup>e</sup> Symposium sur l'océanographie de l'estuaire du Saint-Laurent, tenu du 14 au 17 mai 1984, à l'Université Laval, à Québec. Au cours de ce symposium, 78 communications (51 exposés et 27 affiches) furent présentées. Ces chiffres sont révélateurs quant à l'intérêt considérable que continue de susciter l'estuaire du Saint-Laurent comme milieu d'étude pour les océanographes et les écologistes. Il s'était en effet écoulé à peine six ans depuis le premier symposium sur l'océanographie de l'estuaire du Saint-Laurent, qui s'était tenu à l'Université du Québec à Rimouski, en avril 1978 (Naturaliste can., 106: 7-276).*

*L'océanographie biologique et l'écologie marine ont, comme en 1978, occupé une place importante dans ce symposium. Près de 50% des communications inscrites touchaient exclusivement ou principalement des problèmes biologiques, contre 25% des questions physiques et 25% des questions chimiques ou géologiques. La sélection de travaux que contient ce numéro thématique du Naturaliste canadien reflète cette prépondérance, que l'on retrouve d'ailleurs, à divers degrés, dans les rassemblements océanographiques nationaux ou internationaux.*

*C'est dans un contexte délibérément géographique que ce deuxième symposium, tout comme le premier, avait choisi d'explorer certains des principaux processus océanographiques et écologiques. Comme on le constate généralement dans les rencontres scientifiques multidisciplinaires, le degré de compréhension et d'intégration qui permet de dépasser le cadre géographique pour faire l'examen même des processus n'est pas atteint au même niveau dans toutes les disciplines et varie, de plus, selon les thèmes abordés. Cette disparité transparait dans ce numéro thématique comme elle était évidente lors du 2<sup>e</sup> Symposium. Les hypothèses générales, les modèles intégrateurs et les vues synoptiques côtoient l'examen de situations particulières et les analyses descriptives. C'est l'avantage — et à certains égards l'inconvénient — des réunions scientifiques et des publications qui en découlent de mettre en relief ces contrastes et d'ainsi permettre une meilleure mesure du chemin parcouru.*

*L'évaluation des manuscrits soumis a commandé la collaboration de nombreux experts qui ont sans aucun doute, par leurs analyses et leurs rapports souvent très fouillés, permis au comité de rédaction de prononcer de meilleurs verdicts d'acceptation ou de refus, ou permis de recommander aux auteurs des améliorations dont tous, auteurs et rédacteurs, ont eu lieu, je crois, de se féliciter. Ces examinateurs anonymes méritent toute notre reconnaissance. Sans leur participation, notre parti pris pour la qualité serait resté un vœu pieux.*

Guy LACROIX

## Remerciements

Un nombre important d'organismes gouvernementaux et universitaires intéressés à l'océanographie ont apporté leur appui financier pour la tenue du 2<sup>e</sup> Symposium sur l'océanographie de l'estuaire du Saint-Laurent et la réalisation de ce numéro thématique du Naturaliste canadien: le Conseil national de recherche en sciences naturelles et génie du Canada (C.R.S.N.G.), le Fonds F.C.A.R. du Québec, le ministère des Pêches et Océans du Canada, le ministère de l'Agriculture, des Pêches et de l'Alimentation du Québec, la Faculté des sciences et de génie de l'Université Laval, le Groupe interuniversitaire de recherches océanographiques du Québec (GIROQ), l'Association canadienne-française pour l'avancement des sciences (ACFAS), l'Institut national de la recherche scientifique (I.N.R.S.). Nous les remercions spécialement. Nous tenons aussi à exprimer notre gratitude à l'endroit de l'Université Laval pour avoir mis à notre disposition des locaux pour la tenue du Symposium et pour l'aide apportée par son Service des relations publiques. La tenue du symposium n'aurait pas été possible sans l'effort soutenu des membres du comité d'organisation (Mad. E. Laberge et MM. J. Boulva, G. Filteau,



responsable, R.G. Ingram, M. Khalil, J. Piuze et L. Poirier), et sans l'assistance technique de Mad. Renée Bolduc, de MM. J.-Y. Bellavance et M. Henri, tous trois du GIROQ. Enfin, la publication de ce numéro thématique qui constitue les Actes du Symposium a été réalisée grâce au travail du comité de rédaction, au professionnalisme du Rédacteur en chef et de toute l'équipe de rédaction du Naturaliste canadien.

Edwin BOURGET

## AUXILIARY ENERGY, ERGOCLINES AND AQUATIC BIOLOGICAL PRODUCTION<sup>1,2</sup>

L. LEGENDRE

*Département de biologie  
Université Laval, Québec G1K 7P4*

and

S. DEMERS

*Centre Champlain des Sciences de la mer  
Ministère des Pêches et des Océans  
C.P. 15 500, Québec G1K 7Y7*

### Résumé

Une hypothèse générale, en deux parties, est proposée pour expliquer les variations spatiales et temporelles de la productivité aquatique. La première partie de l'hypothèse veut que les apports d'énergie auxiliaire (causés par les échanges thermiques océan-atmosphère, les débits d'eau douce, les vents, les marées, etc.) non seulement améliorent la productivité aquatique, mais qu'ils en soient aussi une condition nécessaire. La seconde partie de l'hypothèse fait appel au concept de l'ergocline, qui est définie comme la transition rapide d'un niveau élevé d'énergie auxiliaire vers un niveau plus faible ou même nul. Selon l'hypothèse, c'est aux ergoclines aquatiques que les apports d'énergie auxiliaire se traduiraient par une augmentation de la production biologique. Cette hypothèse est examinée à la lumière de travaux réalisés dans l'estuaire du Saint-Laurent au cours de la dernière décennie. Les variations dans les débits d'eau douce déterminent le moment de la poussée printanière de phytoplancton dans l'Estuaire, la répartition horizontale de la chlorophylle à grande échelle ainsi que le recrutement d'espèces animales exploitées (mollusques, crustacés et poissons). Le mélange de marée a des effets très différents sur le phytoplancton de l'Estuaire, suivant la présence ou non d'une ergocline ainsi que la durée des périodes stables. De même, la physiologie du zooplancton semble varier selon la périodicité des marées semi-diurnes, tandis que les migrations verticales, en combinaison avec les changements de circulation et de stabilité verticale liés à la marée semi-diurne, permettent la rétention ou le déplacement contrôlé des organismes zooplanctoniques et des larves de poissons. Enfin, le succès des classes d'âge du hareng dans l'Estuaire pourrait dépendre de la rétention des larves dans des zones bien mélangées par la marée et bordées par des ergoclines.

### Abstract

A general hypothesis in two parts is proposed to explain the observed spatial and temporal variations in aquatic productivity. It is first proposed that the inputs of auxiliary energy (caused by air-ocean heat exchanges, freshwater runoff, winds, tides, etc.) not only improve aquatic productivity but are an essential requirement for it. The second part of the hypothesis rests on the concept of the "ergocline", which is defined as a sharp transition from high to low or null levels of auxiliary energy. According to the hypothesis, the inputs of auxiliary energy lead to increased biological production at aquatic ergoclines. This hypothesis is discussed in the light of studies conducted in the St. Lawrence Estuary during the last decade. Variations in freshwater runoff control the timing of the spring phytoplankton bloom

<sup>1</sup> Contribution to the program of GIROQ (Groupe interuniversitaire de recherches océanographiques du Québec).

<sup>2</sup> Contribution to the 2<sup>nd</sup> Symposium on the oceanography of the St. Lawrence Estuary (St. Lawrence Estuary: oceanographic and ecological processes).

in the Estuary, the large-scale horizontal distribution of chlorophyll, and the annual recruitment of commercially exploited animals (shellfishes, crustaceans, fishes). The effects of tidal mixing on phytoplankton are quite different, whether an ergocline is present or not, and depend on to the duration of the stability periods. Zooplankton physiology appears to vary according to the semidiurnal tidal periodicity, while vertical migrations, combined with the semidiurnal changes in circulation and vertical stability, result in the retention or the controlled dispersal of zooplankters and fish larvae. In the Estuary, the year-class success of herring might be related to the retention of larvae in tidally well-mixed areas, bounded by ergoclines.

### Introduction

Solar energy that is stored by photosynthetic organisms flows through aquatic ecosystems, where it is used by the heterotrophic components of the food web. However, space and time variations of the solar flux into the oceans cannot account for the observed spatio-temporal variations in marine biological production, except for such extreme conditions as polar winters when total darkness obviously prevents any photosynthetic activity. In contrast, winter phytoplankton production in mid-latitudes is more limited by the depth of the mixed layer than by the flux of solar energy (Riley, 1942; Sverdrup, 1953; Fournier *et al.*, 1979).

Oceanographers have long recognized that the productivity of marine ecosystems can be influenced by inputs of external mechanical energy caused by winds, tides, freshwater runoff, air-ocean heat exchanges, etc. For example, prevailing winds in upwelling areas are the ultimate cause of the increased production of phytoplankton, fishes (sardines, anchovies, etc.) and marine birds. According to Margalef (1978), "careful models of the dependence of the primary production on light, nutrients, temperature, and so on, may be useful in many situations, but in upwelling areas they may be replaced, probably with advantage, by the simple dependence of primary production on the auxiliary energy made available. It is like in agriculture, where yield can be simply related to the input of subsidiary energy (in machines, oil power, fertilizers, irrigation)". Following this same approach, Margalef & Estrada (1980) have shown that the overall distribution of phytoplankton in the oceans corresponds to that of air-sea heat exchanges, which suggests that marine ecosystems generally respond to auxiliary energy. In the same way, Odum (1980) has suggested that "coevolved populations in estuarine communities might actually utilize tidal power, as it were, as an auxiliary energy source coupled with solar power, the principle driving force". Auxiliary or subsidiary energy is defined as energy that is not directly used by living organisms, but is efficient in increasing the storage of primary (solar) energy by the autotrophs, or the transfer of this stored energy to heterotrophs

or between the heterotrophic components of the food web.

Physical changes in the aquatic environment have often been considered as disasters, more or less passively borne by the living organisms. This is still a point of view that is held nowadays when man-exploited ecosystems are subjected to natural perturbations (e.g. El Niño). A more recent hypothesis suggests that aquatic organisms "have evolved mechanisms not only to cope with such variability but to actively exploit it" (Harris, 1980). In the same line of thought, Legendre & Demers (1984) have proposed that "a combination of several hydrodynamic processes, acting on different spatial and/or temporal scales, actually drive the dynamics of aquatic ecosystems". In the following discussion, we shall take this idea one step further, and suggest that auxiliary energy is essential for aquatic production.

Legendre (1981) proposed a characterization of the phytoplankton production in marine ecosystems by the frequency of stabilization-destabilization, since the resulting input of auxiliary (mechanical) energy enhances primary production. This conclusion was based on a simple conceptual model, showing that phytoplankton blooms always occur at the spatio-temporal interface between unstable and stable conditions. This model is verified in the marine environment, where several interfaces are highly productive. Such interfaces are either spatial or temporal. In space, high productivity is associated with vertical fronts and it also occurs at various horizontal interfaces, i.e. massive growth of epontic microalgae at the ice-water interface, deep chlorophyll maxima in relation to the pycnocline, benthic development at the water-sediment interface. Along the time axis, phytoplankton blooms have been reported upon stabilization of previously destabilized water for a wide range of scales, from a single annual bloom to semidiurnal (tidal) blooms. Vertical mixing of the water column (destabilized phase) is mainly caused by tides, winds, freshwater runoff and thermohaline convection, while the main stabilizing agents of the upper water column (stable phase) are the air-ocean heat exchanges and the fresh or brackish water plumes. It is noteworthy that,



in all the above cases, production maxima occur on the stabilized side of the interface.

A common feature characterizes all the interfaces in the aquatic environment where high biological production occurs. This feature is a sharp drop in the level of auxiliary energy across the boundary. High biological production therefore occurs at "ergoclines" (from  $\epsilon\rho\gamma\omicron\nu$ : work), these being defined as sharp transitions from high to low or null levels of auxiliary energy. Ergoclines are thus a subset of aquatic interfaces. All ergoclines are not necessarily biologically productive, but all biologically productive interfaces seem to be ergoclines.

The above discussion suggests a general hypothesis, in two parts. (1) The inputs of auxiliary energy not only improve aquatic productivity, but are an essential requirement for it. In other words, aquatic production (at least the "new production" *sensu* Eppley & Peterson, 1979) fully depends on the input of auxiliary energy. (2) Increased biological production (i.e. increased use of primary energy) occurs chiefly (and perhaps solely) at aquatic ergoclines.

In order to test this hypothesis, biological production must be studied at various trophic levels in environments (1) where various sources of auxiliary energy are active (e.g. tides, winds, freshwater runoff, air-ocean heat exchanges), and (2) where there are several types of spatial and/or temporal ergoclines. The Estuary and the Gulf of St. Lawrence is an area of the continental shelf where all the usual sources of auxiliary energy interact, to a varying degree according to the location and the season, and where several types of ergoclines are found. This is also an area where biological oceanographic studies have been conducted at several trophic levels. Using published data from studies in the St. Lawrence Estuary (Fig. 1), we shall (1) confront our new hypothesis to actual data, and (2) try to define further field studies to test and improve this hypothesis, taking advantage of the wide diversity of hydrodynamic conditions encountered in the Estuary. At this stage no comprehensive review of the subject will be attempted, the only papers considered herein being those relative to the St. Lawrence Estuary.

### Biological production in the St. Lawrence Estuary

On continental shelves, and especially in estuarine areas, the main sources of auxiliary energy are freshwater runoff, winds and tides. Freshwater runoff usually varies with an annual periodicity (one freshet per year), while winds have a peri-

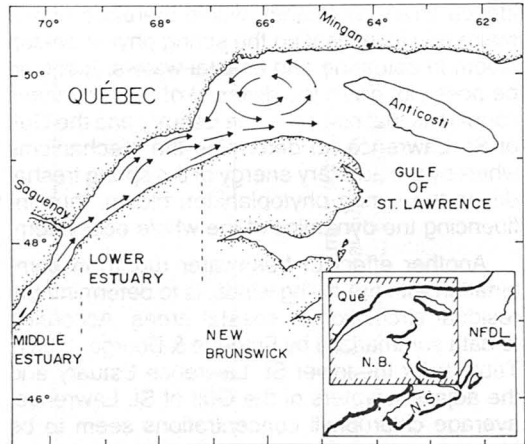


Figure 1. Map of the St. Lawrence Estuary showing the sites mentioned in the text. Surface circulation from Jacquaz *et al.* (1977).

odicity of a few days. In estuaries, however, tidal energy is generally dominant, as a tidal stream does an amount of mixing equivalent to that of a wind with a velocity 25 times higher (Sinclair *et al.*, 1981). The different sources of auxiliary energy have varying periodicities, their effects on biological production are consequently quite different.

### PHYTOPLANKTON AND OTHER MICROALGAE

Variations in freshwater runoff result in long-term changes of salt water entrainment into the upper brackish layer and, consequently, affects vertical advection. The timing of the spring freshet seems to determine the timing of the spring phytoplankton bloom. According to Sinclair *et al.* (1981), the increased vertical stability caused by increased freshwater runoff could explain why several estuaries bloom earlier than adjacent water bodies. However, the St. Lawrence Estuary blooms later than the Gulf of St. Lawrence. In this case, Sinclair *et al.* (1981) suggest that the short residence time of the surface layer within the Estuary during a freshet probably prevents the initiation of an early bloom. Côté & Lacroix (1979) similarly explained low phytoplankton biomass in the surface waters of the Saguenay Fjord. Levasseur *et al.* (1984) and Therriault & Levasseur (1985) rejected such an explanation for the St. Lawrence Estuary, since  $\mu$ -flagellates progressively increase during the freshet, while diatoms are prevented from colonizing the photic layer by the strong density gradient near the surface. This same explanation had been previously applied to other estuaries by Winter *et al.* (1975), Malone (1977), Roman & Tenore (1978) and Malone & Chervin (1979). The drop in auxiliary energy, during (increased vertical stability) or after (increased res-

idence time) the freshet, would therefore play a major role in instigating the spring phytoplankton bloom in estuarine and coastal waters. It should be possible, given the diversity of hydrodynamic conditions that coexist in the Estuary and the Gulf of St. Lawrence, to determine the mechanisms whereby the auxiliary energy of the spring freshet drives the spring phytoplankton bloom, thus influencing the dynamics of the whole ecosystem.

Another effect of freshwater runoff, in combination with prevailing winds, is to determine the residual circulation in coastal areas. According to data summarized by Fradette & Bourget (1981: Table I) for the lower St. Lawrence Estuary and the adjacent waters of the Gulf of St. Lawrence, average chlorophyll concentrations seem to be higher in areas where residual current velocities are stronger (data in Table I of Fradette & Bourget, 1981). A possible explanation for this observation is that increased upward advection, resulting from higher residual flow and entrainment, increases the upward flux of nutrients and decreases the loss rate of phytoplankton from the upper layer. The latter is possible because mean upward advection values at the pycnocline in estuaries are of the same order of magnitude as phytoplankton sedimentation rates (Sinclair *et al.*, 1981). However, areas with very high residual flow are sometimes vertically unstable, and they have high flushing rates. In such areas, high chlorophyll concentrations should not be coincident with the high current velocities but rather be observed downstream, where the water column stabilizes and biomass can accumulate.

On a shorter scale, the estuarine dynamics is mostly influenced by fortnightly ( $M_2$ : 14.8 days) and semidiurnal ( $M_2$ : 12.4 hours) tidal components. The propagation of the semidiurnal tide in coastal waters causes internal tides and tidal fronts, to which phytoplankton responses have recently been reviewed by Demers *et al.* (in press). In this review, it is explained how phytoplankton responds to changes in light and nutrients caused by vertical mixing. Increasing tidal mixing may have several effects on phytoplankton: (1) increased rate of loss of cells from the photic layer, due to higher vertical diffusivity and decreased upward vertical advection (Sinclair, 1978); (2) lowered photosynthetic activity (Demers & Legendre, 1981, 1982) and phytoplankton production (Therriault, 1973) due to deepening of the mixed layer and, consequently, lowering of the mean light intensity experienced by the vertically mixed cells; (3) nutrient replenishment of the mixed layer. In an environment subjected to tidal mixing, there are spatial and/or temporal ergoclines between mixed and stabilized conditions. According to the production model of Legendre (1981), a phytoplankton

bloom occurs upon stabilization of previously destabilized water, which may or not result in nutrient limitation according to the extent of the stable phase.

The relative extent of the stable and unstable phase determines the responses of phytoplankton to the inputs of auxiliary energy. When the stable phase is long enough to result in nutrient limitation (Fig. 2A), nutrients are rapidly utilized at the beginning of the stable phase, after which photosynthetic activity is limited by the rate of *in situ* nutrient regeneration. During the next unstable phase, photosynthesis is limited by light, and nutrients are replenished. A phytoplankton bloom generally occurs at each ergocline.

Even if it is generally agreed that the St. Lawrence Estuary is not nutrient-limited, due to tidal mixing (Ingram, 1975; Therriault & Lacroix, 1976), the growth of phytoplankton can sometimes deplete nutrients in the surface waters during a few hours (Fig. 3 in Fortier & Legendre, 1979) or even a few days (Fig. 2 in Levasseur *et al.*, 1984). However, as explained by Levasseur *et al.* (1984), the duration of stable periods in the St. Lawrence Estuary is short enough to keep nutrients almost continuously above limiting levels. The St. Lawrence Estuary is thus an environment where the frequency of auxiliary energy inputs is generally high enough to prevent nutrient limitation of the phytoplankton (Fig. 2B).

As pointed out by Legendre (1981), there is a paradox in phytoplankton response to inputs of auxiliary energy. Indeed, any increase in auxiliary energy (e.g. semidiurnal tidal mixing) is followed by a decrease in photosynthetic activity after a few hours, as observed by Fortier & Legendre (1979) in the St. Lawrence Estuary. This paradox is resolved by the concept of an ergocline that separates the unstable phase (high auxiliary energy) from the stable one (low or null auxiliary energy). The auxiliary energy, stored (during the unstable phase) as nutrients in the case of vertical mixing, enhances the storage of solar energy by the phytoplankton when transferred to the stable side of the ergocline (Fig. 1). In environments that stabilize for a few hours on a semidiurnal tidal cycle, as in the lower St. Lawrence Estuary, bursts of photosynthetic activity and biomass occur at each ergocline (Fortier & Legendre, 1979; Fr chette & Legendre, 1982), and physiological properties such as the synthesis of intracellular chlorophyll *a* (Auclair *et al.*, 1982) can even show endogenous variations, phased on the semidiurnal cycles of auxiliary energy. On the other hand, in environments where the inputs of auxiliary energy are persistent and intense, e.g. the middle St. Lawrence Estuary, phytoplankton photosynthesis

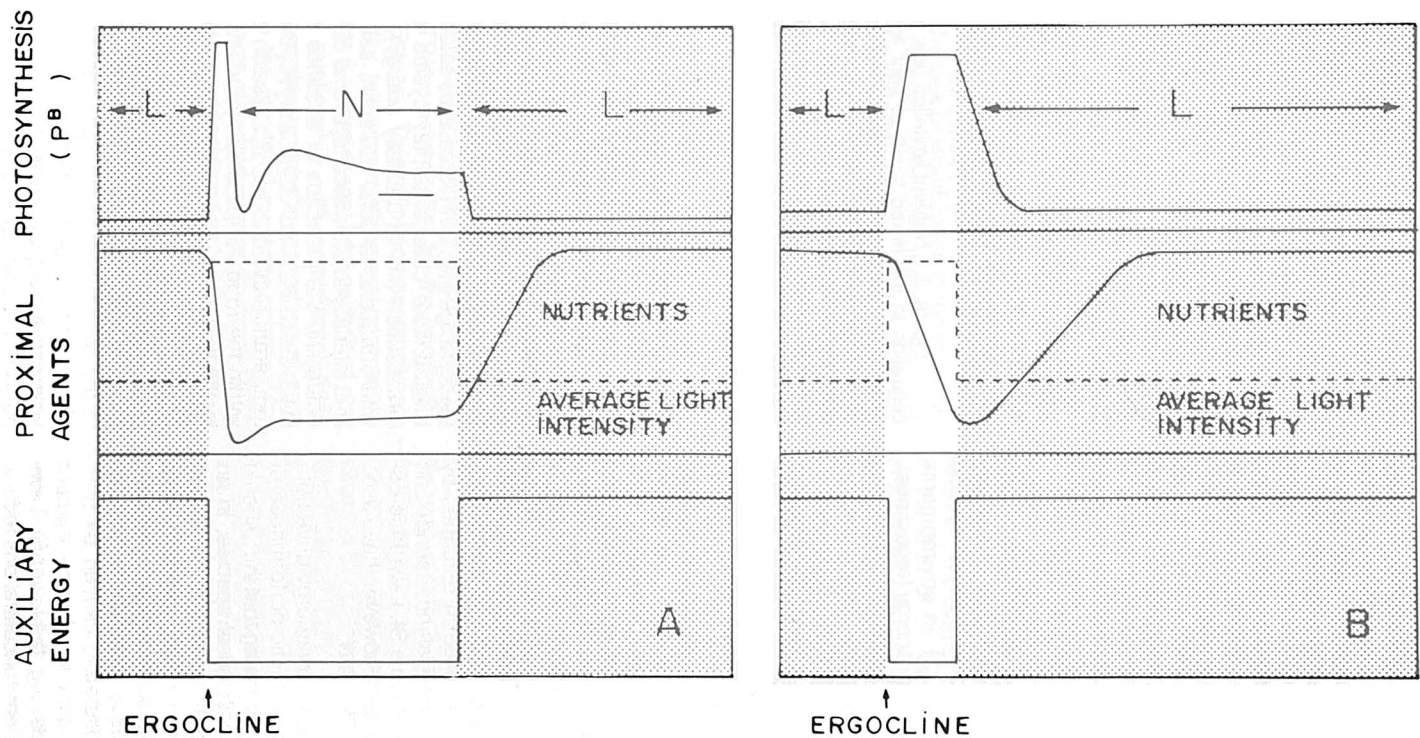


Figure 2. Phytoplankton photosynthesis per unit chlorophyll at an ergocline, in response to variations of nutrients and mean light intensity (proximal agents) in the mixed layer caused by auxiliary energy. (A) Stable phases (auxiliary energy low or null) are long, so that nutrient dynamics in the mixed layer is determined by uptake and regeneration. (B) Stable phases are short enough to prevent nutrient limitation. L: light limitation; N: nutrient limitation. Developed from Legendre (1981).



responds to variations in the mean light intensity in the mixed layer, that are circadian (Demers & Legendre, 1979, 1981). Under these conditions, phytoplankton respond only to fortnightly variations in auxiliary energy, since phytoplankton biomass (Demers *et al.*, 1979), photosynthetic activity (Demers *et al.*, 1979; Demers & Legendre, 1981, 1982) and primary production (Demers *et al.*, 1979) all decrease with an increase in auxiliary energy. Similar negative responses of phytoplankton to fortnightly inputs of auxiliary energy have also been reported by Sinclair (1978) in the lower St. Lawrence Estuary. Such adverse effects of auxiliary energy on phytoplankton do not contradict our hypothesis but rather corroborate it, as these fortnightly tidal cycles of auxiliary energy do not have marked ergoclines.

Depending on the duration of the stable periods following an ergocline, and the level of auxiliary energy inputs, phytoplankton will either respond to light or to nutrients (Fig. 3). In environments with large changes in auxiliary energy (ergoclines), the proximal agents through which hydrodynamics act on phytoplankton are nutrients, hence possible nutrient limitation. On the other hand, in environments where the inputs of auxiliary energy are high and persistent (ergoclines absent or very small), hydrodynamics will act on phytoplankton through the proximal agency of light, hence circadian cycles and possible light limitation. Conceptual models somewhat similar to that shown in Figure 3 had been published previously, such as the "mandala" of Margalef *et al.* (1979) and the *s-kh* diagram of Pingree *et al.* (1978), where *s* is the stratification parameter of Simpson & Hunter (1974) and *kh* is the optical depth. These conceptual models have been used to explain phytoplankton dynamics by hydrodynamics. The *s-kh* diagram has been applied to estuaries by Bowman *et al.* (1981: Long Island Sound) and Bah & Legendre (1985: middle St. Lawrence Estuary). None of these models, however, have used the same axes as our Figure 3.

Since the inputs of auxiliary energy drive both the biomass and photosynthetic performance of phytoplankton, it is not surprising that they should also influence the succession of species. In an environment where stable periods are long and thus subject to nutrient limitation, as the oceanic environment, species succession is autogenously controlled (Smayda, 1980), since it is largely determined by nutrient depletion caused by phytoplankton growth. In contrast, in environment with short stable periods, e.g. the lower St. Lawrence Estuary, high nutrient concentrations reduce the autogenous control of succession, which is then mostly allogenuously regulated (Levasseur *et al.*, 1984). Fast growing small diatoms (the first

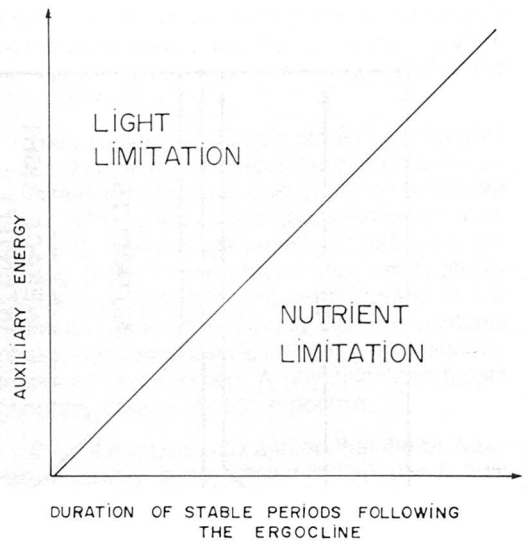


Figure 3. Nutrient limitation (low nutrient concentration in the mixed layer) or light limitation (low mean light intensity in the mixed layer) as a function of both the inputs of auxiliary energy and the duration of the stable periods following an ergocline. When vertical mixing is continuous (duration of stable periods is null), there are no ergoclines so that phytoplankton only respond to variations in the mean light intensity in the mixed layer.

stage of phytoplankton succession in oceanic environments) persist for the length of the summer in the Estuary. Levasseur *et al.* (1984) propose that phytoplankton succession is controlled by a hierarchy of physical factors: 1) the frequency of destabilization of the water column (i.e. the frequency of auxiliary energy inputs) determines nutrient limitation in the mixed layer and consequently sets a range of growth rates, thus selecting broad taxonomical categories; 2) cycles of density stratification (i.e. of auxiliary energy), combined with variations in solar radiation, set the mean light intensity in the mixed layer and consequently determine the presence or absence of diatoms in the surface layer of the Estuary; 3) the seasonal temperature cycle drives succession of species, within the range of possible growth rates preset by the frequency of auxiliary energy inputs (factor 1).

In addition to temporal variations, the propagation of tides also causes spatial heterogeneities in the distribution of auxiliary energy, but their effects on phytoplankton have not been well documented for the St. Lawrence Estuary. For the horizontal, Fortier *et al.* (1978, Fig. 1), using data from Cardinal & Lafleur (1977), demonstrated a strong increase in the number of phytoplankton cells at the boundary between the middle and the

lower Estuary. Stratification is much stronger in the lower Estuary and the data suggest that a spatial ergocline separates the two parts of the St. Lawrence Estuary. In the lower Estuary, Levasseur *et al.* (1983) documented the effects of tidal currents and winds (i.e. auxiliary energy) on the morphology of phytoplankton spatial structures. There are, however, no studies relating phytoplankton to the fronts that exist in the lower Estuary (Ingram, 1976, 1980; Tang, 1980, 1982). On the vertical, there are three major ergoclines in the St. Lawrence Estuary: the ice-water interface, the pycnocline, and the water-sediment interface. As far as microalgal responses are concerned, the only paper published to date pertains to the ice-water ergocline (Demers *et al.*, 1984). Chlorophyll *a* concentrations 40-50 times higher than in the underlying water column were reported for the frazil layer (unconsolidated ice at the ice-water interface). This vertical distribution is explained by the lack of stratification in the nutrient-rich water column (unstable phase), and the presence of an interface (ergocline) between the unstable and stable phases. The study of spatial interfaces in the St. Lawrence Estuary may help to draw general conclusions about the effects of auxiliary energy on microalgae. At present, these are mainly inferred from studies on temporal ergoclines.

#### ZOOPLANKTON AND EXPLOITED SPECIES

Animals also are subject to inputs of auxiliary energy. Metabolic activities of such pelagic organisms as zooplankton probably respond to variations in auxiliary energy. Ratios of ATP/DNA or ATP/dry weight can be used as indices of the physiological state of zooplankton. Maranda & Lacroix (1983) have published time series of zooplankton ATP/dry weight ratios for the middle St. Lawrence Estuary. This ratio increases not only during the day, following nycthemeral migrations, but also after the semidiurnal tidal periods of stability. This relationship with semidiurnal tides suggests possible metabolic responses of zooplankton to the inputs of auxiliary energy. Mechanical effects of hydrodynamics on zooplankton have mainly been considered up to now (Legendre & Demers, 1984). Field measurements of specific metabolic indices, in relation to spatio-temporal variations in auxiliary energy, may lead to a more dynamic approach of studying zooplankton responses to physical variability.

The production of man-exploited species is also influenced by the inputs of auxiliary energy, often determining year-class strength. On an annual scale, which corresponds to a spatial scale of several hundred kilometres, the impact of pre-

vailing winds and freshwater runoff on marine ecosystems can affect the exploited species. Prevailing winds, for example, can drive coastal upwelling, thus leading to increased primary and fish production in response to the inputs of auxiliary energy. Such phenomena are not documented for the Estuary and the Gulf of St. Lawrence, but there may be some upwelling occurring in the area of Mingan Islands (Lauzier *et al.*, 1957) and in the lower Estuary downstream from the Saguenay River (Ingram, 1975) that might be related to the high concentrations of cetaceans found there. An intensive study of these areas may result in a better understanding of the role of auxiliary energy in pelagic food webs.

With regard to freshwater runoff, Sutcliffe (1972, 1973) has found evidence for strong lag-correlations between annual variations in St. Lawrence River discharge and landings of lobster, halibut, haddock and clams that occur several years later in the Gulf of St. Lawrence. Variations in river discharge, in the springtime, may influence plankton production in the Estuary and the Gulf, and thus year-class strength, hence a correlation with landings years later. There obviously exist several possible models to explain such observed correlations between the inputs of auxiliary energy and year-class success of man-exploited species. The merit of Sutcliffe's data is to demonstrate, without necessarily referring to any specific explanatory model, that long-term variations in auxiliary energy not only drive the production of phytoplankton but also that of species much higher in the food web.

Jacquaz *et al.* (1977) and Fortier & Leggett (1983) have shown that the high primary (phytoplankton) and secondary (microzooplankton) production in precise areas of the St. Lawrence Estuary, at specific times of the year, are critical for the larval growth and survival of such species as capelin and herring. This links year-class strength of exploited fish species to annual and tidal variations in auxiliary energy, through plankton production.

Spatio-temporal variations in auxiliary energy, caused by freshwater runoff and tides, can therefore influence year-class success of fishes and other man-exploited species, through plankton production. Since auxiliary energy of freshwater runoff mainly causes changes in vertical advection, it influences zooplankton and fish larvae only through phytoplankton. In contrast, tidal energy can influence directly the production of pelagic animals, in addition to its indirect action through phytoplankton. For example, Iles & Sinclair (1982) have proposed that year-class variability in Atlantic herring is largely determined by the confinement

of larvae in "larval retention areas". These are zones where tidal mixing and larval behaviour interact so as to maintain an aggregated population of larvae for several months. The larval retention areas identified by Iles & Sinclair (1982), including the middle St. Lawrence Estuary, lie to a large extent within well-mixed zones bounded by temperature fronts (i.e. ergoclines). On the other hand, retention and controlled displacement of zooplankton (Gagnon & Lacroix, 1981, 1983) and fish larvae (Fortier & Leggett, 1983) in the middle Estuary result from vertical migrations combined with semidiurnal tidal changes in circulation and vertical mixing. According to Fortier & Leggett (1983, 1984) such a mechanism could help maintain the larvae in close contact with their food. As a consequence, grazing by zooplankton, combined with tides and residual circulation, probably influences the phytoplankton as suggested by Riley (1976) to explain phytoplankton patchiness.

The dynamics of vegetal, animal and bacterial components of aquatic ecosystems can probably be successfully related to auxiliary energy. The wide spatio-temporal diversity in the sources of auxiliary energy and ergoclines that exists in the St. Lawrence Estuary, could be used in the following years to test a number of hypotheses with regard to the entrainment of aquatic ecosystems by auxiliary energy. In a broader context, it is expected that approaching several different interfaces, using the general perspective provided by the ergocline hypothesis, will result in better understanding the mechanisms that drive the aquatic biological production.

### Acknowledgments

The concept of the "ergocline" proposed in this paper was derived from the report (Legendre *et al.*, 1985) of a working group on biological-physical interactions, who met near Québec City from 17 to 21 March 1984, during a SCOR conference on "Ecosystems theory in relation to biological oceanography". Members of this working group were H. Atlan, M. Conrad, M. Fréchette, W. M. Kemp (rapporteur), P. Lane, L. Legendre (chairman), T. Platt, G. Rodriguez, J. G. Tundisi and C. S. Yentsch. We wish to thank R. Barlow, M. Fréchette, M. Levasseur and J.-C. Therriault, as well as R. Margalef and two other anonymous reviewers, for useful suggestions and criticisms. A grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada to the first author was instrumental in the completion of this work.

### References

- AUCLAIR, J.-C., S. DEMERS, M. FRÉCHETTE, L. LEGENDRE & C. L. TRUMP, 1982. High frequency endogenous periodicities of chlorophyll synthesis in estuarine phytoplankton. — *Limnol. Oceanogr.*, 27: 348-352.
- BAH, A. & L. LEGENDRE, 1985. Biomasse phytoplanctonique et mélange de marée dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent. — *Naturaliste can.*, 112: 39-49.
- BOWMAN, M. J., W. E. ESAIAS & M. B. SCHNITZER, 1981. Tidal stirring and the distribution of phytoplankton in Long Island and Block Island Sounds. — *J. mar. Res.*, 39: 587-603.
- CARDINAL, A. & P. E. LAFLEUR, 1977. Le phytoplancton estival de l'estuaire maritime du Saint-Laurent. — *Bull. Soc. phycol. Fr.*, 22: 150-159.
- CÔTÉ, R. & G. LACROIX, 1979. Influence des débits élevés et variables d'eau douce sur le régime saisonnier de production primaire d'un fjord subarctique. — *Oceanol. Acta*, 2: 299-306.
- DEMERS, S. & L. LEGENDRE, 1979. Effets des marées sur la variation circadienne de la capacité photosynthétique du phytoplancton de l'estuaire du Saint-Laurent. — *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 39: 87-99.
- DEMERS, S. & L. LEGENDRE, 1981. Mélange vertical et capacité photosynthétique du phytoplancton estuarien (estuaire du Saint-Laurent). — *Mar. Biol.*, 64: 243-250.
- DEMERS, S. & L. LEGENDRE, 1982. Water column stability and photosynthetic capacity of estuarine phytoplankton: long-term relationships. — *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 7: 337-340.
- DEMERS, S., P. E. LAFLEUR, L. LEGENDRE & C. L. TRUMP, 1979. Short-term covariability of chlorophyll and temperature in the St. Lawrence Estuary. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 36: 568-573.
- DEMERS, S., L. LEGENDRE & J.-C. THERRIAULT (in press). Tidal mixing and phytoplankton dynamics. *In* M. J. Bowman, C. M. Yentsch & W. T. Peterson (eds.). *Tidal mixing and plankton dynamics*. Springer-Verlag, Berlin.
- DEMERS, S., J.-C. THERRIAULT & C. DESCOLAS-GROS, 1984. Biomasse et composition spécifique de la microflore des glaces saisonnières: influences de la lumière et de la vitesse de congélation. — *Mar. Biol.*, 78: 185-191.
- EPPLEY, R. N. & B. J. PETERSON, 1979. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. — *Nature*, 282: 677-680.
- FORTIER, L. & L. LEGENDRE, 1979. Le contrôle de la variabilité à court terme du phytoplancton estuarien: stabilité verticale et profondeur critique. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 36: 1325-1335.
- FORTIER, L. & W. C. LEGGETT, 1983. Vertical migrations and transport of larval fish in a partially mixed estuary. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 40: 1543-1555.
- FORTIER, L. & W. C. LEGGETT, 1984. Small scale covariability in the abundance of fish larvae and their prey. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 41: 502-512.
- FORTIER, L., L. LEGENDRE, A. CARDINAL & C. L. TRUMP, 1978. Variabilité à court terme du phytoplancton de l'estuaire du Saint-Laurent. — *Mar. Biol.*, 46: 349-354.
- FOURNIER, R. O., M. VAN DET, J. S. WILSON & N. B. HARGREAVES, 1979. Influence of the shelf-break front off Nova Scotia on phytoplankton standing stock in winter. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 36: 1228-1237.



- FRADETTE, P. & E. BOURGET, 1981. Groupement et ordination appliqués à l'étude de la répartition de l'épifaune benthique de l'estuaire maritime et du golfe du Saint-Laurent. — *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 50: 133-152.
- FRÉCHETTE, M. & L. LEGENDRE, 1982. Phytoplankton photosynthetic response to light in an internal tide dominated environment. — *Estuaries*, 5: 287-293.
- GAGNON, M. & G. LACROIX, 1981. Zooplankton sample variability in a tidal estuary: an interpretative model. — *Limnol. Oceanogr.*, 26: 401-413.
- GAGNON, M. & G. LACROIX, 1983. The transport and retention of zooplankton in relation to a sill in a tidal estuary. — *J. Plank. Res.*, 5: 289-303.
- HARRIS, G. P., 1980. Temporal and spatial scales in phytoplankton ecology. Mechanisms, methods, models, and management. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 37: 877-900.
- ILES, T. D. & M. SINCLAIR, 1982. Atlantic herring: stock discreteness and abundance. — *Science*, 215: 627-633.
- INGRAM, R. G., 1975. Influence of tidal induced mixing on primary productivity in the St. Lawrence Estuary. — *Mém. Soc. r. Sci. Liège*, 7: 59-74.
- INGRAM, R. G., 1976. Characteristics of a tidal-induced estuarine front. — *J. geophys. Res.*, 81: 1951-1959.
- INGRAM, R. G. 1980. Generation and decay of an estuarine front. — Pages 548-550 in T. Carstens & T. McClimans (eds.). *Stratified flows*, Vol. I. Tapir Press, Trondheim, 608 p.
- JACQUAZ, B., K.W. ABLE & W.C. LEGGETT, 1977. Seasonal distribution, abundance, and growth of larval capelin (*Mallotus villosus*) in the St. Lawrence Estuary and the northwestern Gulf of St. Lawrence. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 34: 2015-2029.
- LAUZIER, L. M., R. W. TRITES & H. B. HACHEY, 1957. Some features of the surface layer of the Gulf of St. Lawrence. — *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, 11: 198-260.
- LEGENDRE, L., 1981. Hydrodynamic control of marine phytoplankton production: the paradox of stability. — Pages 191-207 in J. C. J. Nihoul (ed.). *Ecohydrodynamics*. Elsevier, Amsterdam, 359 p.
- LEGENDRE, L. & S. DEMERS, 1984. Towards dynamic biological oceanography and limnology. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 41: 2-19.
- LEGENDRE, L., W. M. KEMP, H. ATLAN, M. CONRAD, M. FRÉCHETTE, P. LANE, T. PLATT, G. RODRIGUEZ, J. TUNDISI & C. S. YENTSCH, 1985. Possible holistic approaches to the study of biological-physical interactions in the oceans. — *Can. Bull. Fish. aquat. Sci.*, 42.
- LEVASSEUR, M., J.-C. THERRIAULT & L. LEGENDRE, 1983. Tidal currents, winds and the morphology of phytoplankton spatial structures. — *J. mar. Res.*, 41: 655-672.
- LEVASSEUR, M., J.-C. THERRIAULT & L. LEGENDRE, 1984. Hierarchical control of phytoplankton succession by physical factors. — *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 19: 211-222.
- MALONE, T. C., 1977. Environmental regulation of phytoplankton productivity in the lower Hudson Estuary. — *Estuar. coast. mar. Sci.*, 5: 157-171.
- MALONE, T. C. & M. B. CHERVIN, 1979. The production and fate of phytoplankton size fractions in the plume of the Hudson River, New York Bight. — *Limnol. Oceanogr.*, 24: 683-696.
- MARANDA, Y. & G. LACROIX, 1983. Temporal variability of zooplankton biomass (ATP content and dry weight) in the St. Lawrence Estuary: advective phenomena during neap tide. — *Mar. Biol.*, 73: 247-255.
- MARGALEF, R., 1978. What is an upwelling ecosystem? — Pages 12-14 in R. Boje and M. Tomczak (eds.). *Upwelling ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin, 303 p.
- MARGALEF, R. & M. ESTRADA, 1980. Las areas oceánicas mas productivas. — *Investigacion y Ciencia (Spanish edition of Scientific American)*, 49: 8-20.
- MARGALEF, R., M. ESTRADA & D. BLASCO, 1979. Functional morphology of organisms involved in red tides, as adapted to decaying turbulence. — Pages 59-84 in D. L. Taylor & H. H. Seliger (eds.). *Toxic dinoflagellate blooms*. Elsevier, New York, 505 p.
- ODUM, E. P., 1980. The status of three ecosystem-level hypotheses regarding salt-marsh estuary: tidal subsidy, outwelling, and detritus based food chains. — Pages 485-495 in V. S. Kennedy (ed.). *Estuarine perspectives*. Academic Press, New York, 533 p.
- PINGREE, R. D., P. M. HOLLIGAN & G. T. MARDELL, 1978. The effects of vertical stability on phytoplankton distributions in the summer on the northwest European Shelf. — *Deep-Sea Res.*, 25: 1011-1028.
- RILEY, G. A., 1942. The relationship of vertical turbulence and spring diatom flowerings. — *J. mar. Res.*, 5: 67-87.
- RILEY, G. A., 1976. A model of plankton patchiness. — *Limnol. Oceanogr.*, 21: 873-880.
- ROMAN, M. R. & K. R. TENORE, 1978. Tidal resuspension in Buzzards Bay, Massachusetts. 1. Seasonal changes in the resuspension of organic carbon and chlorophyll *a*. — *Estuar. coast. mar. Sci.*, 6: 37-46.
- SIMPSON, J. H. & J. R. HUNTER, 1974. Fronts in the Irish Sea. — *Nature*, 250: 404-406.
- SINCLAIR, M., 1978. Summer phytoplankton variability in the lower St. Lawrence Estuary. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 35: 1171-1185.
- SINCLAIR, M., D. V. SUBBA RAO & R. COUTURE, 1981. Phytoplankton temporal distribution in estuaries. — *Oceanol. Acta*, 4: 239-246.
- SMAYDA, T. J., 1980. Phytoplankton species succession. — Pages 493-570 in I. Morris (ed.) *The physiological ecology of phytoplankton*. Univ. California Press, Berkeley, 625 p.
- SUTCLIFFE, W. H. Jr., 1972. Some relations of land drainage, nutrients, particulate material, and fish catch in two eastern Canadian bays. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 29: 357-362.
- SUTCLIFFE, W. H. Jr., 1973. Correlations between seasonal river discharge and local landings of American lobster (*Homarus americanus*) and Atlantic

- halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) in the Gulf of St. Lawrence. — J. Fish. Res. Bd Can., 30: 856-859.
- SVERDRUP, H. U., 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. — J. Cons. perm. int. Explor. Mer., 18: 287-295.
- TANG, C. L., 1980. Mixing and circulation in the northwestern Gulf of St. Lawrence: a study of a buoyancy driven current system. — J. geophys. Res., 95: 2787-2796.
- TANG, C. L., 1982. A model for frontal upwelling. — Pages 329-348 in J. C. J. Nihoul (ed.). Hydrodynamics of semi-enclosed seas. Elsevier, Amsterdam, 555 p.
- TERRIAULT, J.-C., 1973. Variations des propriétés physico-chimiques et biologiques d'une zone de mélange de l'estuaire du Saint-Laurent. — Thèse M.Sc., Univ. Laval, Québec, 155 p.
- TERRIAULT, J.-C. & G. LACROIX, 1976. Nutrients, chlorophyll, and internal tides in the St. Lawrence Estuary. — J. Fish. Res. Bd Can., 33: 2747-2757.
- TERRIAULT, J.-C. & M. LEVASSEUR, 1985. Control of phytoplankton production in the lower St. Lawrence Estuary: light and freshwater runoff. — Naturaliste can., 112: 77-96.
- WINTER, D. F., K. BANSE & G. C. ANDERSON, 1975. The dynamics of phytoplankton blooms in Puget Sound, a fjord in the northwestern United States. Mar. Biol., 29: 139-176.

## MODÉLISATION DES PROCESSUS PHYSIQUES, CHIMIQUES ET BIOLOGIQUES DANS UN ESTUAIRE: EXEMPLE DE L'ESTUAIRE ET DE LA PLUME DE L'ESCAUT<sup>1</sup>

Jacques C.J. NIHOUL

*GHER, Université de Liège, Belgique*  
*ASTR, Université de Louvain, Belgique*

### Résumé

Le modèle mathématique de la circulation résiduelle dans l'estuaire de l'Escaut et dans la zone côtière belge révèle d'une part, une zone de très faibles courants de fond dans l'Estuaire, coïncidant avec la région de floculation et de dépôt des vases; d'autre part, un gyre au large de la côte belge entraînant les eaux de l'Escaut vers le sud avant de rejoindre le courant Nord-Atlantique. Le modèle montre que ces mécanismes physiques conditionnent les processus d'oxydo-réduction et l'activité biologique dans l'Estuaire et dans la plume du fleuve. Un très bon accord est trouvé entre les prévisions du modèle et les observations.

### Abstract

The mathematical model of the residual circulation in the Scheldt Estuary and in the Belgian coastal zone reveals, on the one hand, in the Estuary, a region of very weak bottom currents associated with flocculation and silt deposition; on the other hand, off the Belgian coast, a residual gyre entraining the Scheldt waters southwards before merging further offshore with the North-Atlantic Current. The model shows that oxydo-reduction processes and biological activity in the Estuary and in the plume of the River are, to a large extent, determined by the residual hydrodynamic features. A very good agreement is found between the model's predictions and the observations.

### L'estuaire et l'embouchure de l'Escaut

L'estuaire de l'Escaut (fig. 1) forme la branche la plus méridionale du delta constitué par les rivières Rhin, Meuse et Escaut. L'évolution naturelle de ce delta a été fortement influencée par de grands travaux tels que des endiguements, des coupures de bras et la dessalinisation d'une partie des lacs ainsi formés. Depuis la coupure de la liaison vers l'Escaut oriental en 1867, il ne subsiste plus que deux exutoires de l'Escaut occidental vers la mer, à savoir le Scheur et l'Oostgat. L'embouchure du Rhin se trouve à 80 km au nord.

Le bassin hydrographique de l'Escaut et de ses affluents couvre une superficie de 21 580 kilomètres carrés dans le nord-ouest de la France, l'ouest de la Belgique et le sud-ouest des Pays-Bas. Il ne fournit généralement que de faibles

débâts dont la détermination est difficile notamment en raison des fortes marées qui se propagent dans l'Estuaire. Les faibles débits de rivière et les fortes marées font de l'Escaut un estuaire à bon mélange d'eau douce et d'eau de mer. Au cours d'une marée, le profil longitudinal de salinité se déplace vers l'amont au flot et vers l'aval au

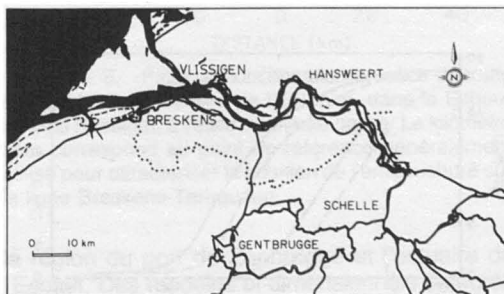


Figure 1. L'Escaut de Gentbrugge à la mer. Les limites latérales de l'Estuaire sont indiquées par un trait continu; les passes et chenaux apparaissent en noir.

<sup>1</sup> Contribution au 2<sup>e</sup> Symposium sur l'océanographie de l'estuaire du Saint-Laurent (Estuaire du Saint-Laurent: processus océanographiques et écologiques).

juçant. À la figure 2, sont représentés, à titre indicatif, les déplacements possibles déduits de mesures faites au cours de la période 1967-1973 (Nihoul *et al.*, 1978).

Les observations ont permis de définir trois zones dans l'Escaut. (1) La zone d'eau douce de l'Escaut et de ses affluents en amont de l'embouchure du Rupel (entre Gentbrugge et Schelle). (2) À l'aval de l'embouchure du Rupel jusqu'à Hansweert, une zone longue de 50 km, caractérisée par les gradients de salinité longitudinaux et verticaux les plus importants. [Les maxima de ces gradients ainsi que le maximum de variation de salinité, au cours de la marée, se situent près de la frontière belgo-néerlandaise, à hauteur du kilomètre 60. Le mélange des eaux douces et des eaux salées y est typique d'un estuaire partiellement stratifié] (3) En aval de Hansweert, une zone à chenaux multiples et larges, caractérisée par des stratifications de salinité faibles, sauf dans les chenaux secondaires et autour des bancs de sable (fig. 1).

Les suspensions fines amenées par les eaux de surface ont pour propriété de flocculer lorsqu'elles pénètrent dans la zone d'eau saumâtre. Cette flocculation augmente rapidement à partir d'une salinité de 1‰ et se stabilise à 5‰. Les flocons ainsi formés sédimentent rapidement et sont alors transportés préférentiellement près du fond (Nihoul *et al.*, 1978). Malgré les déplacements considérables des zones de salinité critique, les observations révèlent que les vases tendent à s'accumuler dans des régions relativement bien définies et limitées, en relation, comme on le montrera, avec le régime des courants de fond (fig. 3).

Une partie des sédiments en suspension est malgré tout entraînée vers la mer, principalement lors des crues de la rivière; ils finissent par s'accumuler à l'embouchure, le long de la côte (fig. 4). Cette seconde zone d'accumulation des vases n'a pu être expliquée que par la mise en évidence, par le modèle mathématique, d'un gyre résiduel

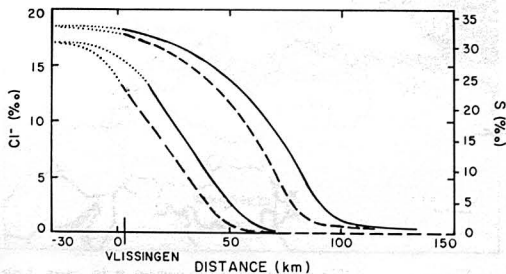


Figure 2. Profils longitudinaux de salinité dans l'Escaut.

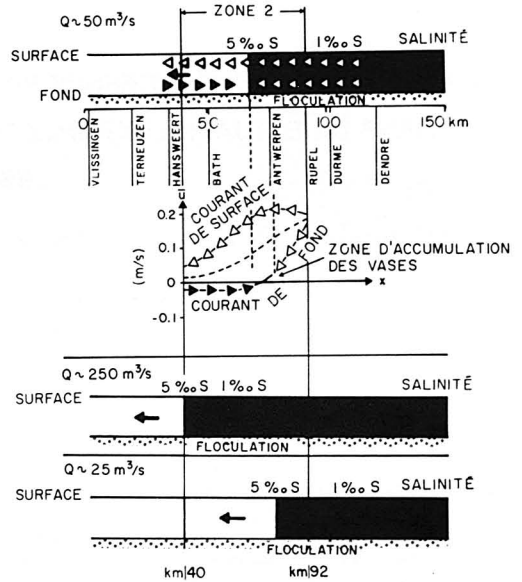


Figure 3. Flocculation dans l'estuaire de l'Escaut. La partie supérieure de la figure montre la position des zones turbides et non turbides de l'Estuaire et la région de flocculation, ainsi que les directions des courants et la zone d'accumulation des vases pour un débit de 50 m<sup>3</sup>/s. La partie inférieure de la figure montre le déplacement de la région de flocculation avec le débit.

au large des côtes belges, qui augmente le temps de résidence des masses d'eau dans la région et crée, derrière la crête pré littorale, les conditions d'un lagon extérieur, où l'excès des matières en suspension tend à être préservé par la disposition des courants, est précipité par flocculation, est agrégé par l'activité biologique et forme un sédiment vaseux protégé de l'érosion (Gullentops, 1974; Nihoul, 1975).

La topographie de la zone marine adjacente à l'embouchure montre l'existence des deux chenaux prolongeant l'Estuaire (fig. 1): l'Oostgat, chenal étroit orienté vers le nord-ouest longeant Walcheren et le Scheur, beaucoup plus large et longeant la côte belge jusqu'à Zeebrugge.

La figure 5 montre les prolongements du profil en silice dissoute des eaux de l'Estuaire dans ces deux chenaux, relevés au début du printemps<sup>2</sup> dans des conditions où la silice n'est pratiquement

<sup>2</sup> Les données dont il est fait état dans cet article sont basées sur des séries d'observations répétées, de 1971 à 1981. De ces observations, des moyennes « climatiques » mensuelles et saisonnières (Nihoul & Heccq, 1984) ont été tirées en utilisant le maximum de données disponibles et fiables; c'est dans ce sens qu'il faut interpréter les résultats représentés à la figure 5 et aux figures suivantes.

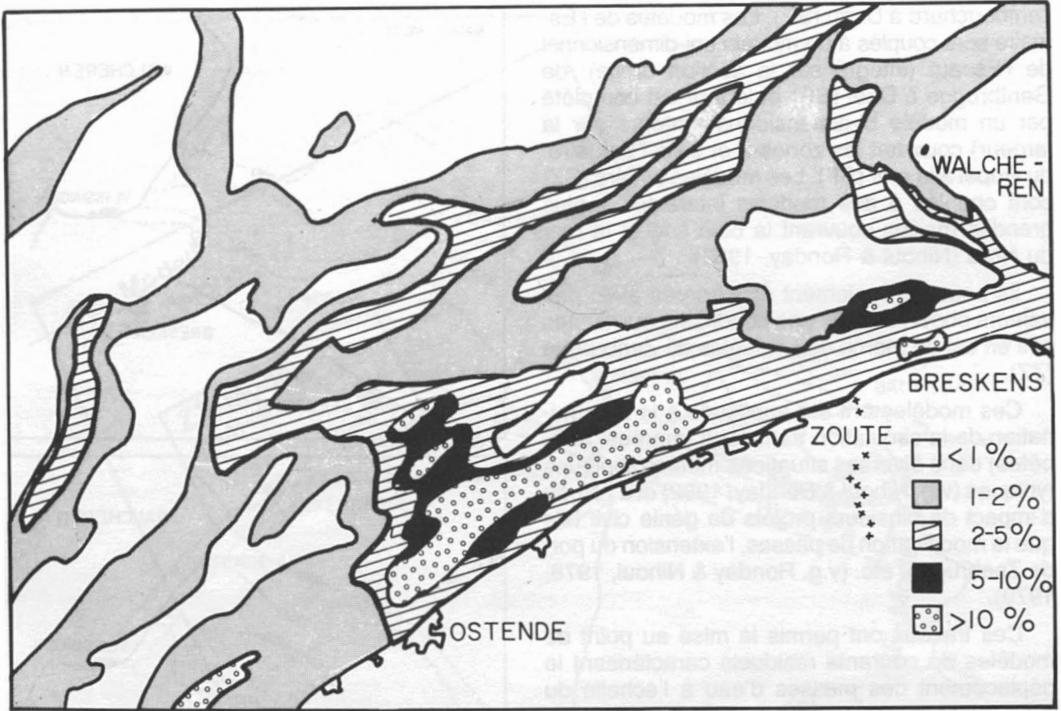


Figure 4. Accumulation des vases le long de la côte belge selon les observations de Beckers *et al.* (1976). L'échelle des concentrations est indiquée dans le coin inférieur droit de la figure.

pas consommée. On constate que les eaux de l'Estuaire se prolongent très préférentiellement dans le Scheur et manifestent leur influence jusqu'au niveau de Zeebrugge. Dans l'Oostgat, la décroissance de l'influence des eaux de l'Estuaire est très brutale.

Si on examine, d'autre part, l'évolution de la silice dissoute au cours d'une marée en des points fixes situés dans les deux chenaux ainsi qu'un profil Flessingue-Breskens (Beckers *et al.*, 1976), on met nettement en évidence le fait que l'Oostgat est principalement un chenal de flot permettant l'intrusion, dans l'Estuaire, d'eau de mer peu affectée par la présence de l'Escaut, alors que le Scheur constitue le chenal de jusant où les eaux de l'Escaut ont tendance à s'accumuler.

Un examen des cartes de répartition de l'ammoniacque, relevée à la même époque de l'année (fig. 6) aux étales de marée basse et de marée haute, confirme remarquablement le cheminement préférentiel des masses d'eau de l'Estuaire le long de la côte belge et l'étendue de son influence.

**Modèles mathématiques**

La figure 7 montre les caractéristiques des grilles numériques pour modéliser la zone côtière,

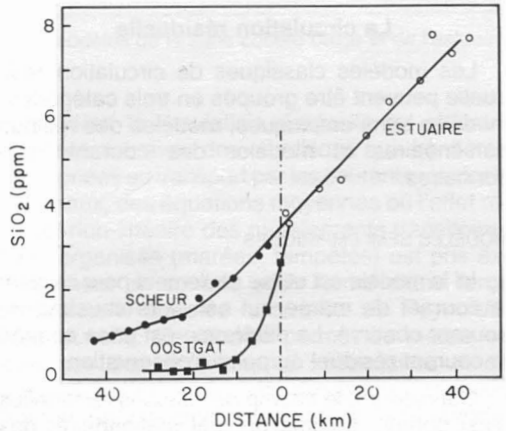


Figure 5. Profil de concentration en silice dissoute dans la partie intérieure de l'Estuaire, dans le Scheur et dans l'Oostgat, à l'étales de marée basse. Le kilomètre zéro correspond au point de référence généralement utilisé pour caractériser la position de l'embouchure sur la ligne Breskens-Terneuzen.

la région du port de Zeebrugge et l'estuaire de l'Escaut. Des modèles bi-dimensionnels (intégrés sur la profondeur) ou tri-dimensionnels (Nihoul, 1982) sont utilisés selon les besoins dans la région côtière (CZ, ZZ) et la partie aval de l'Estuaire (de

l'embouchure à Doel) (SE). Les modèles de l'Estuaire sont couplés à un modèle uni-dimensionnel de l'Escaut (intégré sur la section droite), de Gentbrugge à Doel (SR) et le tout est complété par un modèle bi-dimensionnel (intégré sur la largeur) couvrant les zones 2 et 3 de l'Estuaire, du Rupel à la mer (SF). Les modèles côtiers (CZ) sont couplés à des modèles interactifs à plus grandes mailles couvrant la baie sud et la mer du Nord (Nihoul & Ronday, 1982).

Ils peuvent également être opérés avec des valeurs observées comme conditions aux limites et il en est de même des modèles de Zeebrugge (ZZ).

Ces modèles ont été appliqués à la détermination de la circulation transitoire (marées, tempêtes) dans diverses situations météorologiques typiques (v.g. Nihoul & Ronday, 1982) et à l'étude d'impact de plusieurs projets de génie civil tels que la modification de passes, l'extension du port de Zeebrugge, etc. (v.g. Ronday & Nihoul, 1978, 1979).

Ces travaux ont permis la mise au point de modèles de courants résiduels caractérisant le déplacement des masses d'eau à l'échelle du mois ou de la saison, indispensables à la compréhension des processus écohydrodynamiques (Nihoul, 1981).

### La circulation résiduelle

Les modèles classiques de circulation résiduelle peuvent être groupés en trois catégories: modèles semi-empiriques, modèles des résidus non-linéaires et modèles des courants stationnaires.

#### MODÈLES SEMI-EMPIRIQUES

Ici le modèle est utilisé seulement pour calculer le courant de marée qui est alors soustrait du courant observé. La différence est prise comme le courant résiduel au point d'observation.

Considérant le champ de vitesses résiduelles ainsi obtenu, comme un état stationnaire, des lignes de courants sont tracées par des techniques d'interpolation classiques et le dessin des lignes de courants est considéré comme la représentation de la circulation résiduelle.

Les courants résiduels obtenus par des modèles semi-empiriques de ce type contiennent évidemment des composantes transitoires associées par exemple aux actions du vent et on comprend mal l'hypothèse de stationnarité et l'introduction des «fonctions de courants» par lesquelles les lignes de courants sont établies.

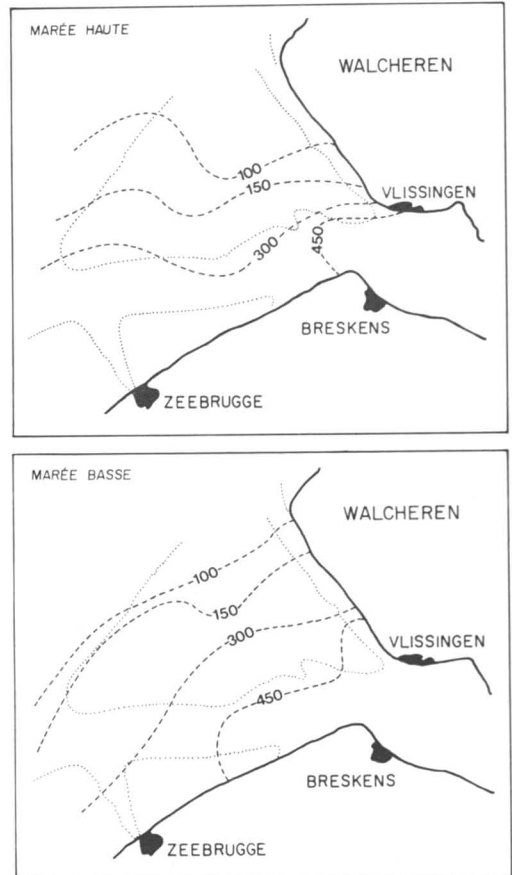


Figure 6. Distribution de l'ammoniac ( $\mu\text{gN-NH}_4/\text{L}$ ) à la sortie de l'embouchure de l'Escaut aux états de marée haute et de marée basse (mars). Les courbes d'isoconcentration traduisent le cheminement préférentiel des eaux de l'Escaut parallèlement à la côte belge.

#### MODÈLES DES RÉSIDUS NON-LINÉAIRES

Ces modèles se contentent de résoudre les équations hydrodynamiques transitoires et déduisent les courants résiduels en prenant la moyenne des résultats sur une période de temps choisie.

Ces modèles ne sont pas sans intérêt puisque les interactions non-linéaires assurent qu'après avoir effectué la moyenne, il y ait, de fait, un résidu.

On peut craindre cependant que ce résidu ne représente la véritable circulation résiduelle qu'avec une erreur importante car, les courants transitoires de marées et de tempêtes étant le plus souvent beaucoup plus grands que les courants résiduels, la moyenne des solutions est souvent du même ordre de grandeur que l'erreur inévitable sur la solution elle-même (Nihoul & Ronday, 1976).



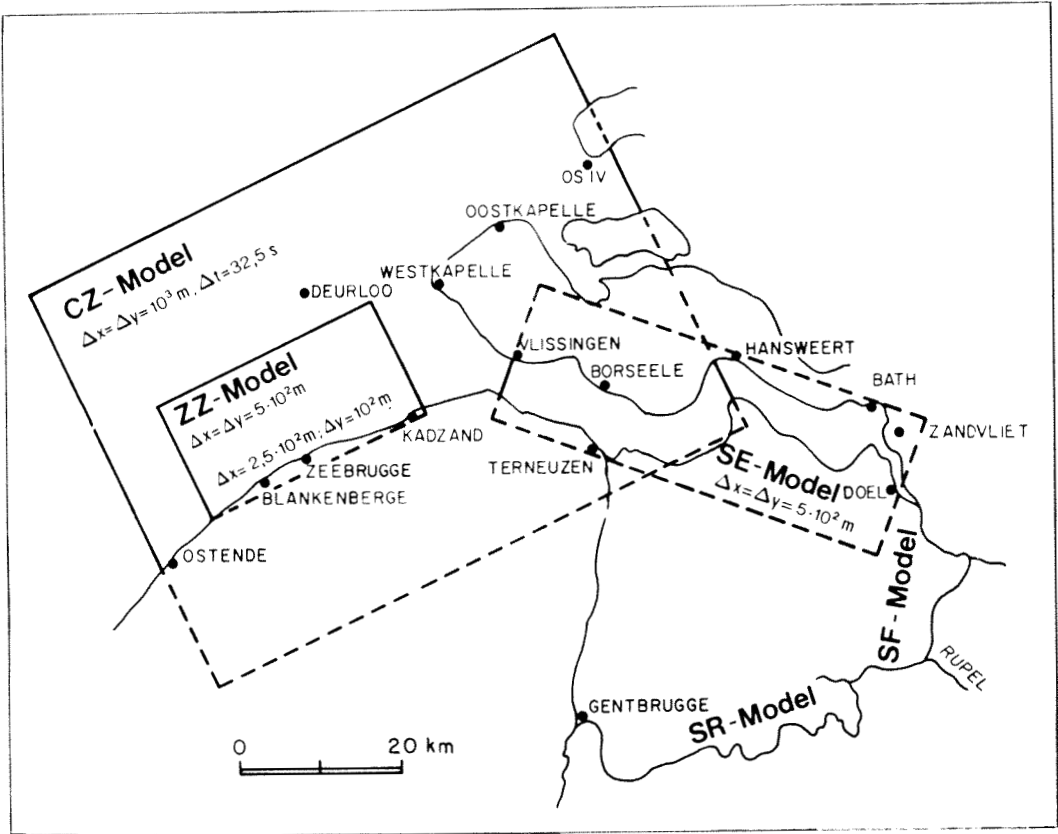


Figure 7. Caractéristiques des grilles numériques des modèles de la zone côtière belge et de l'estuaire de l'Escaut.

#### MODÈLES DES COURANTS STATIONNAIRES

Ces modèles recherchent une solution stationnaire des équations hydrodynamiques qui satisfait aux conditions aux limites imposées par la pénétration aux frontières en mer ouverte de grands courants marins comme, pour la mer du Nord, les deux branches du courant Nord-Atlantique. Ils sont, dans un sens, complémentaires des modèles des résidus non-linéaires en ceci qu'ils prennent en compte ce que ces derniers négligent souvent et ignorent ce qu'ils mettent en évidence: le résidu non-linéaire des mouvements à la méso-échelle.

Ces modèles se révèlent capables de reproduire la tendance générale de la circulation résiduelle mais ils ne parviennent pas à reproduire des écoulements secondaires dont l'existence est étayée par de longues séries d'observations et qui influencent de façon appréciable le temps de résidence des matières nutritives, des polluants, etc., dans certaines régions.

Un modèle capable de mieux cerner la réalité a été proposé par Nihoul & Ronday (1975). Dans

ce modèle, la circulation résiduelle est obtenue en résolvant, avec des conditions aux frontières appropriées au transport par les courants résiduels régionaux, des équations moyennes où l'effet résiduel non-linéaire des mouvements transitoires semi-organisés (marées, tempêtes) est pris explicitement en compte sous forme d'une force additionnelle appelée la *tension de Reynolds-Mésoéchelle*. Ce modèle permet de mettre en évidence des écoulements secondaires et en particulier, des zones de circulation résiduelle fermée (gyres) dont l'importance écohydrodynamique est considérable.

#### Courants résiduels et envasement

La figure 8 représente, pour un tronçon de l'Escaut allant du Rupel à la mer, les lignes d'égales vitesses horizontales calculées par le modèle SF, dans le cas d'un débit égal à quatre fois le débit d'étiage.

Les courants sont exprimés en mètres par seconde. La courbe en traits d'axes (notée  $n = 4$ )

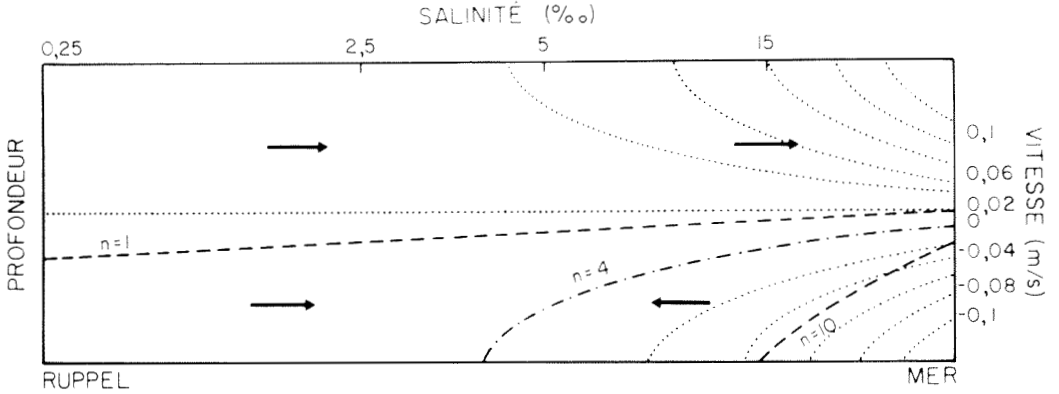


Figure 8. Lignes d'égales vitesses horizontales dans l'Escaut dans le cas d'un débit égal à quatre fois le débit d'étiage ( $n = 4$ ) (Nihoul *et al.*, 1978). La vitesse correspondant à chacune des lignes pointillées est indiquée par l'intersection de cette ligne avec l'axe des vitesses à droite. A titre de référence, les lignes de courants nuls pour des débits respectivement égaux au débit d'étiage ( $n = 1$ ) et à dix fois celui-ci ( $n = 10$ ) ont été reportées sur la figure en trait barre.

indique la ligne de courant résiduel nul pour ce débit. On constate sur l'échelle de salinité imprimée sur la partie supérieure du diagramme (et correspondant au même débit) que le courant résiduel s'annule au fond à l'endroit où une salinité de quelques ‰ est observée.

C'est pour cette valeur que la floculation des suspensions se produit. Celles-ci précipitent par conséquent dans une région où le charriage est négligeable et s'accumulent ainsi au point de sédimentation.

À titre de référence, deux courbes en traits barres, notées  $n = 1$  et  $n = 10$ , indiquent les lignes de courant nul pour des débits respectivement égaux au débit d'étiage et à 10 fois celui-ci. L'échelle de salinité est évidemment décalée de façon correspondante et la zone de précipitation apparaît se déplacer avec la région où le courant de fond s'annule. Lorsque le débit augmente ou diminue et revient à des valeurs typiques,  $n \sim 4$ , les courants de fond aux endroits du dépôt correspondant à  $n = 1$  et  $n = 10$  sont opposés et tendent, comme le montrent les flèches sur la figure, à ramener les sédiments fraîchement déposés dans la zone médiane. Ceci explique l'accumulation des dépôts sédimentaires vaseux dans une région de l'Escaut relativement limitée.

**Qualité des eaux**

L'Escaut reçoit dans la partie amont une charge organique importante, provenant des affluents et des nombreux rejets industriels ou urbains. Cette charge organique génère une prolifération des populations bactériennes dont l'activité de dégradation est supérieure au pouvoir de réaération

du fleuve. L'oxygène disparaît dans la zone amont, et d'autres oxydants que l'oxygène sont utilisés par les organismes hétérotrophes, des éléments tels que  $Mn^{2+}$ ,  $NH_4$ ,  $Fe^{2+}$  et  $H_2S$  peuvent être produits.

L'activité bactérienne n'est cependant pas suffisante pour dégrader complètement la charge organique. La charge organique qui n'est pas dégradée flocule dès que la salinité atteint des valeurs de 1 à 5‰ (fig. 9) et sédimente. L'activité bactérienne diminue très nettement à partir de cet endroit, d'une part parce que la matière organique dégradable disparaît, d'autre part parce que la salinité croissante entraîne une augmentation de la mortalité bactérienne. Dans la partie

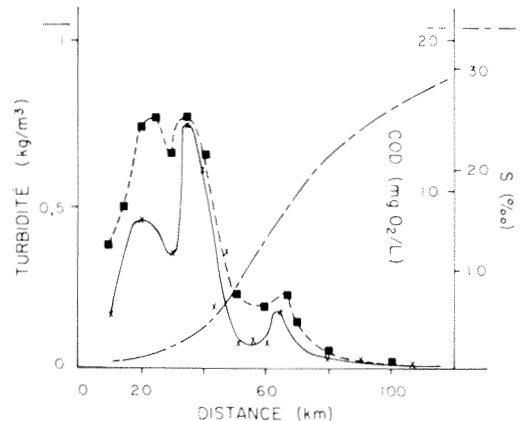


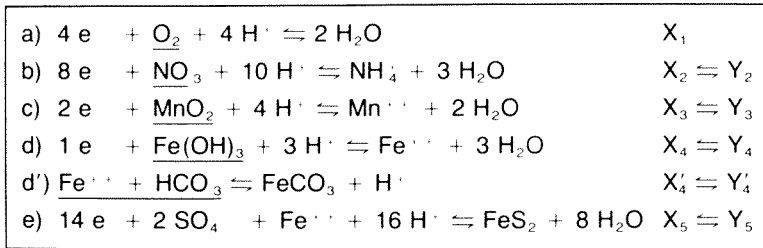
Figure 9. Variations de la turbidité, salinité et COD dans l'Escaut en été, de Dendermonde à la mer.

aval de l'Estuaire, la réaération et l'apport d'eau de mer entraînent la régénération progressive des différents oxydants, jusqu'à réapparition, puis saturation de l'oxygène.

L'activité bactérienne qui contrôle les processus d'oxydo-réduction peut être considérée comme un flux d'électrons  $H(x,t)$  imposé au système, selon l'équation:



Le flux d'électrons provoque une ou plusieurs des réactions suivantes (Nihoul et al., 1979):



Certaines réactions interviennent spontanément, d'autres sont produites par des populations biologiques.

Dans un modèle complet de la qualité de l'Estuaire, l'activité bactérienne  $H(x, t)$  devrait être prise comme variable d'état, et calculée en tout point, en fonction notamment de la charge organique. Cependant, dans l'estuaire de l'Escaut, la charge organique n'est jamais un facteur limitant, et la disparition de la matière organique est surtout déterminée par la floculation et la sédimentation. L'activité bactérienne a été mesurée expérimentalement, par des techniques d'incorporation du bicarbonate  $C^{14}$  à l'obscurité. Cette activité peut donc être imposée directement au système comme paramètre de commande.

Le problème est alors de partager cette activité bactérienne, exprimée en flux d'électrons  $H(x, t)$ , entre les différentes voies chimiques ou biologiques représentées par les équations a) à e) ci-dessus.

Dans une première étape, on peut faire l'hypothèse que l'équilibre thermodynamique est atteint dans chaque section de l'Estuaire. Si  $X_i$  et  $Y_i$  représentent les concentrations moyennes (sur la section) de la forme oxydée et de la forme réduite, ceci impose 5 équations locales simultanées du type:

$$E_n = a_i + b_i \log \frac{X_i}{Y_i} \quad (i = a, \dots, e)$$

où  $a_i$  et  $b_i$  sont des constantes connues.

Les équations d'évolution des concentrations  $X_i$  et  $Y_i$  peuvent s'écrire:

$$\mathcal{L} X_i = P_i(x, t) - D_i(x, t) \quad i = a, \dots, e$$

$$\mathcal{L} Y_i = -P_i(x, t) + D_i(x, t) \quad i = a, \dots, e$$

où  $\mathcal{L}$  est l'opérateur

$$\mathcal{L} = \frac{\partial}{\partial t} (A.) + \frac{\partial}{\partial x} (Au.) - \frac{\partial}{\partial x} \left[ A \frac{\partial}{\partial x} (A.) \right]$$

- A désigne la surface de la section droite;
- u la vitesse résiduelle moyenne sur la section;
- A le coefficient de diffusion globale par turbulence, résidu des interactions non-li-

néaires des marées et tempêtes et effet cisailant (v.g. Nihoul, 1982).

La somme  $Z_i = X_i + Y_i$ , d'une forme réduite et oxydée obéit à l'équation:

$$\mathcal{L} Z_i = 0$$

La résolution du problème passe alors par la définition d'une variable associée:

$$F(x, t) = \sum_i v_i X_i(x, t)$$

où les  $v_i$  jouent le rôle de coefficients stœchiométriques pour les flux d'électrons.

L'opérateur  $\mathcal{L}$  étant linéaire, la variable F obéit à l'équation

$$\mathcal{L} F = \sum_i v_i P_i - \sum_i v_i D_i$$

Le premier terme du membre de droite représente en fait la production totale, qui se réduit à la réaération (exprimée en flux d'électron), qu'on peut exprimer par une relation du type (Nihoul et al., 1979).

$$k (X_{i \text{ sat}} - X_i)$$

Le second terme représente la consommation totale, qui se réduit à l'activité bactérienne globale H, exprimée en flux d'électrons.

Le système d'équations est alors complet, et, avec les conditions aux limites déterminées par les mesures aux frontières, permet le calcul des  $X_i$  et des  $Y_i$ .

Dans une seconde étape du modèle, partant de la solution obtenue sous l'hypothèse d'équilibre thermodynamique local, on peut calculer une so-

lution plus réaliste, en introduisant une vitesse-limite pour la production des nitrates; cette production est en effet le résultat de l'activité des bactéries nitrifiantes, activité qui présente une valeur maximum. Les paramètres tels que  $\Lambda$  et  $k$  sont déterminés par inspection de la banque de données et par le peu de modèles auxiliaires (modèle de transport-dispersion de la salinité, modèle d'interaction à l'interface eau-air, etc.), les coefficients d'interactions chimiques sont fournis par la théorie cinétique. Le succès du modèle dépend de la qualité de cette paramétrisation et, en outre, de la précision avec laquelle la région de floculation a pu être déterminée, délimitant les deux zones de l'Estuaire où les équations sont applicables.

Des résultats du modèle numérique proprement calibré montrent un excellent accord avec les résultats des mesures (v.g. Nihoul *et al.*, 1979) (fig. 10).

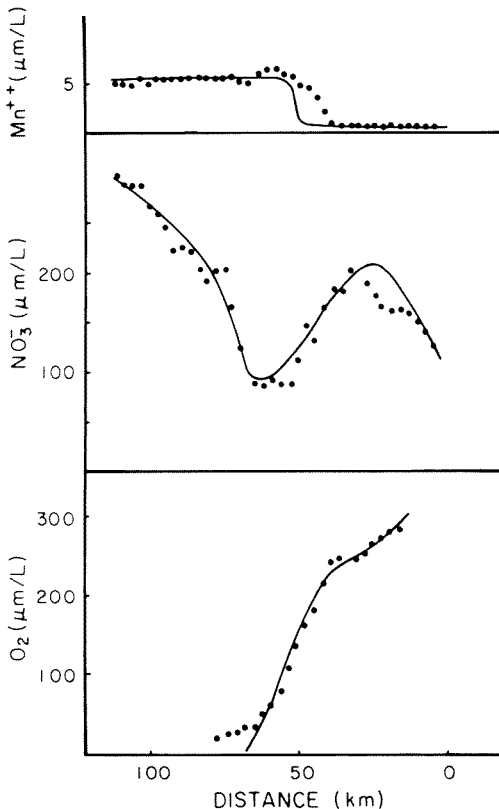


Figure 10. Comparaison entre les profils longitudinaux de  $O_2$ ,  $NO_3^-$  et  $Mn^{2+}$  calculés par le modèle et observés pour le mois d'octobre, de Dendermonde à la mer.

## Écohydrodynamique de la plume de l'Escaut

Les modèles de circulation résiduelle indiquent la présence d'écoulements secondaires en forme de gyres (indiqués par des lignes de courant fermées) que les modèles classiques n'avaient pas su mettre en évidence (fig. 11, Nihoul & Runday, 1982).

En particulier, en face de la partie nord-est de la côte belge, un gyre crée un courant littoral dirigé vers le sud-ouest, tournant au large aux environs d'Ostende pour être repris par le courant Nord-Atlantique issu du Pas de Calais et dirigé vers le nord-est (fig. 11).

Le gyre est responsable d'un entraînement partiel vers le sud-ouest des eaux extrêmement turbides de l'Escaut. Un îlot de très grande turbidité ( $> 10$  mg/L) est observé dans la région du gyre et les informations fournies par les satellites (ERTS-A) montrent sans ambiguïté une énorme plume de suspensions s'étendant de l'Escaut à toute la région en face de la partie nord-est de la côte belge.

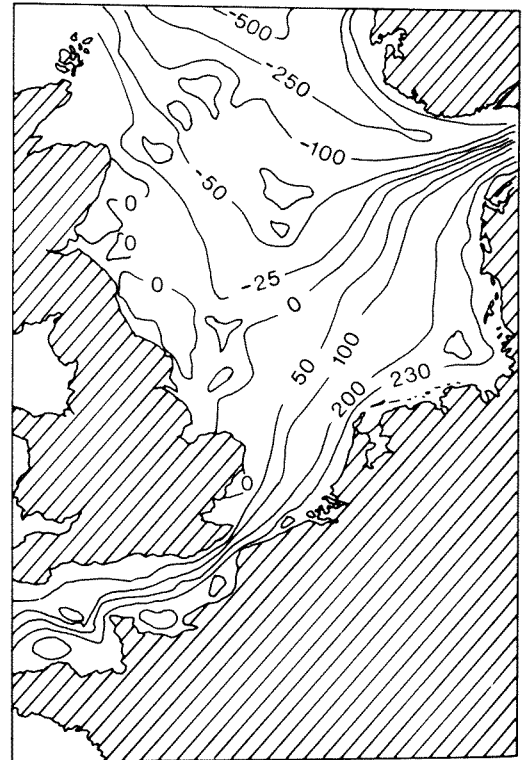


Figure 11. Circulation résiduelle en mer du Nord. Lignes de courant  $\psi = \text{constante}$  en  $10^3 m^3 \cdot s^{-1}$  (Nihoul & Runday, 1982).

On utilise classiquement les diagrammes température-salinité afin de caractériser les masses d'eau de l'océan et de suivre leur cheminement. Pour les eaux de surface et pour les zones côtières, le paramètre température est souvent affecté de manière importante par les échanges avec l'atmosphère et ne peut pas être considéré comme suffisamment conservatif. On a donc intérêt à définir la masse d'eau par d'autres paramètres, tels que des paramètres chimiques par exemple. De même, lorsque des masses d'eau d'origines multiples se mélangent, il est indispensable de faire appel à un nombre plus élevé de paramètres caractéristiques. Broecker (1974) a montré que dans le cas des masses d'eau profondes, la silice dissoute et l'azote total (ou plus exactement l'azote minéral total corrigé par un facteur dépendant de l'oxygène dissous, pour tenir compte de la dégradation possible de la matière organique) pouvaient constituer des paramètres caractéristiques intéressants. Il faut re-

marquer à ce sujet que les grandeurs chimiques qui peuvent être envisagées, sont celles dont la variation est importante, ce qui implique qu'elles soient soumises à des processus de consommation ou de production importants (en général d'origine biologique). Il s'agit donc de vérifier préalablement si la vitesse de ces processus est suffisamment faible par rapport au phénomène de mélange des masses d'eau pour pouvoir considérer la grandeur comme paramètre conservatif dans le phénomène étudié.

Une série de campagnes de mesures a été effectuée dans une région couvrant largement le gyre. L'objectif de ces mesures était de préciser la nature et les caractéristiques physico-chimiques des masses d'eau impliquées dans ce processus et l'étendue de leur influence. Les campagnes ont été plus précisément centrées sur les mois de mars et d'avril correspondant à un état résultant d'une activité biologique minimum, et sur le mois

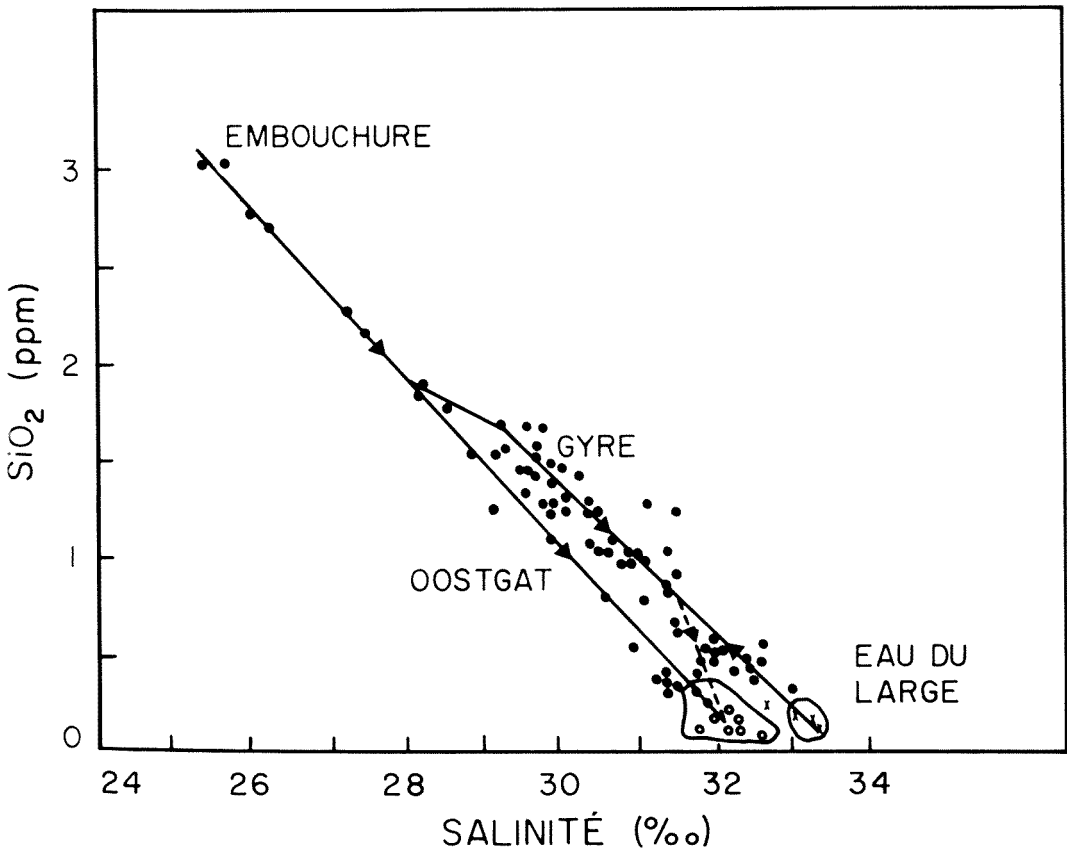


Figure 12. Diagramme salinité-silice dissoute (avril) dans la zone côtière belge. Les cercles clairs indiquent la composition des eaux du large au nord de l'Oostgat; les croix indiquent la composition des eaux du large en provenance du Pas de Calais. Les cercles pleins correspondent aux mesures dans la plume de l'Escaut. Les flèches sur les droites de mélange indiquent le sens de propagation des masses d'eau, prévu par le modèle mathématique des courants résiduels.

de juin traduisant l'état de la situation après une période d'intense activité photosynthétique.

Les diagrammes salinité-silice dissoute correspondant à ces deux périodes sont représentés aux figures 12 et 13. Après la période hivernale, la tendance principale qui se dégage du diagramme est celle du mélange des eaux de l'Escaut avec les eaux du large. Toutefois, les eaux du gyre (correspondant à la zone côtière comprise entre Ostende et Zeebrugge) se distinguent de cette droite de mélange par des valeurs systématiquement plus élevées en silice dissoute. Cette distinction est largement confirmée par les mesures effectuées en juin, après la période de développement du phytoplancton. La silice dissoute est en effet consommée dans la partie estuarienne de l'Escaut et son apport en mer du Nord par le fleuve devient négligeable. Dans ces conditions, l'accroissement de la concentration de silice dissoute dans le gyre est particulièrement bien mis en évidence et l'on peut, sans aucun doute, définir la masse d'eau du gyre par des paramètres chimiques caractéristiques.

Les diagrammes salinité-phosphate et salinité-température présentent la même allure générale (fig. 14 et 15). On peut définir une droite de dilution de l'eau de l'Escaut par l'eau du large dans l'Oostgat, une droite de dilution de l'eau de l'Escaut par l'eau du gyre et une droite de dilution de l'eau du gyre avec le large.

Il existe évidemment des sources côtières (canaux, émissaires) de matières nutritives mais leur débit n'est pas de nature à expliquer l'accroissement observé. Par contre, le gyre constitue une zone d'accumulation privilégiée, en particulier des matières en suspension riches en matières organiques issues notamment de l'Estuaire.

Les mesures de demande biologique en oxygène effectuées dans le réseau (fig. 16) mettent clairement en évidence que le phénomène de la dégradation de la matière organique y est maximum, correspondant simultanément à une production intense de matières nutritives dissoutes. Enfin, la contribution des sédiments au recyclage des substances nutritives est particulièrement importante dans les zones peu profondes où

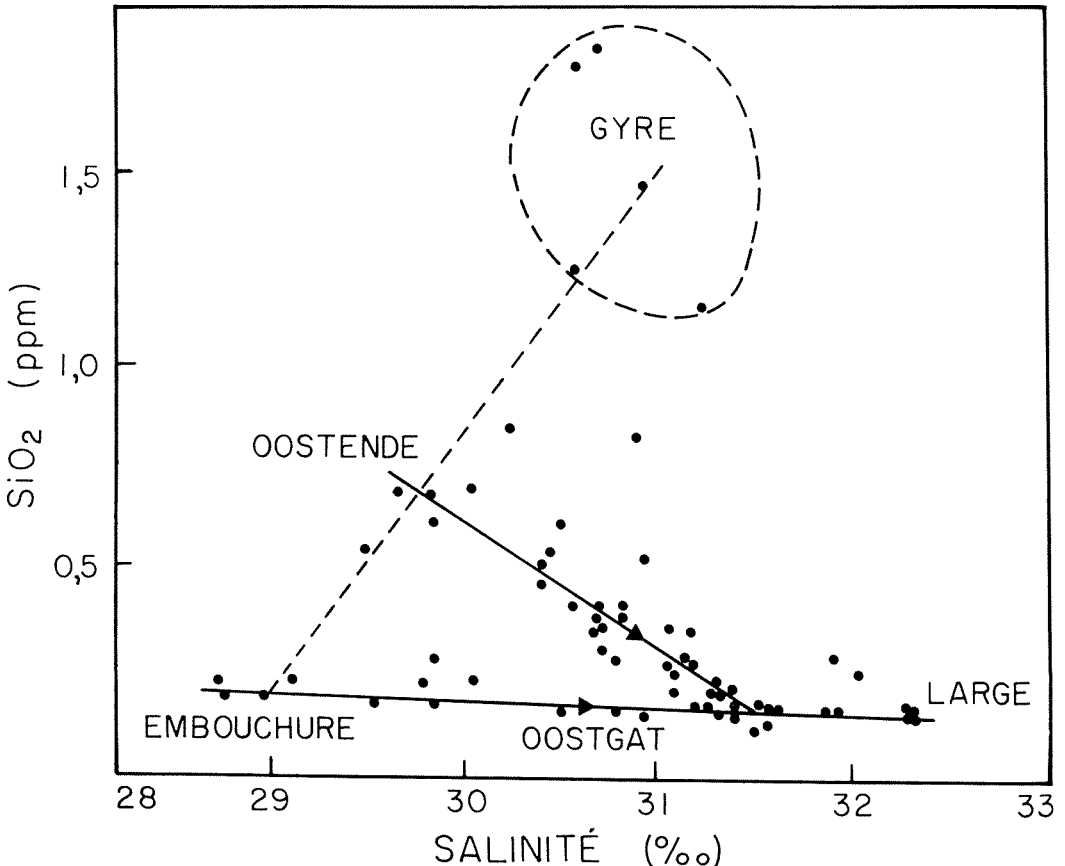


Figure 13. Diagramme salinité-silice dissoute (juin). Les eaux du centre du gyre manifestent une individualité propre et indiquent un mélange limité, tant avec les eaux du large qu'avec les eaux de l'Estuaire.

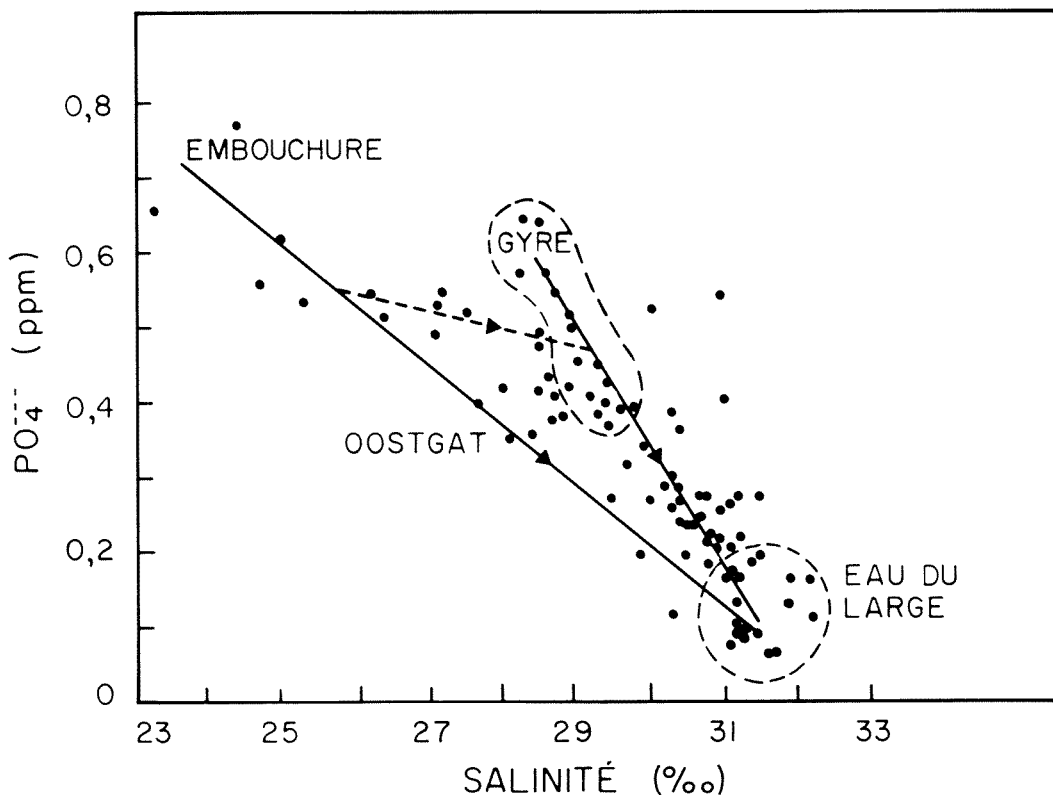


Figure 14. Diagramme salinité-phosphates (avril).

s'accumulent les vases qui sont d'autre part soumises à des perturbations d'ordre hydrodynamique favorisant le transfert des matières nutritives vers les eaux de surface.

La figure 17 représente, à titre d'exemple, les répartitions des masses d'eau telles qu'elles apparaissent à partir des mesures de salinité, de silice dissoute et de phosphates. La carte de répartition de la salinité montre essentiellement l'influence de l'apport d'eau douce par l'Escaut et son entraînement par le gyre au niveau d'Ostende. La carte de répartition de la silice dissoute (et il en va de même pour les phosphates) permet d'affiner le modèle de circulation et de préciser la localisation du gyre. On y distingue notamment l'intrusion d'eau du large en provenance du nord dans l'Oostgat et sur les hauts fonds de Walvischstaart. La carte de répartition de silice pour le mois de juin présente une zone beaucoup plus concentrée au centre du gyre, conformément aux indications fournies par le diagramme salinité-silice dissoute (v.g. Beckers *et al.*, 1976).

Les caractéristiques physiques et chimiques des eaux ainsi que la répartition des sédiments de la zone côtière, confirment l'existence d'un gyre dont le centre se trouve situé en moyenne

entre Zeebrugge et Ostende. Les eaux de ce gyre sont alimentées par les eaux de l'estuaire de l'Escaut qui cheminent préférentiellement par le Scheur et par l'eau du large provenant du Pas de Calais. Par contre, les eaux du large entrant dans l'estuaire de l'Escaut proviennent surtout d'une zone située plus au nord-est en empruntant le chenal constitué par l'Oostgat. Les eaux du gyre sont partiellement entraînées par le courant résiduel du large orienté vers le nord-est.

Il faut remarquer que ces eaux riches en substances nutritives, mais aussi en polluants divers provenant de l'Escaut et des émissaires côtiers, ont un temps de séjour très élevé dans la zone du gyre, ainsi que le montrent, par exemple, les faibles salinités qui y sont enregistrées. Celles qui sont entraînées par le courant résiduel passent ensuite à une certaine distance de Walcheren, en se dispersant assez rapidement. Il en résulte qu'au cours d'une marée, on observe, assez paradoxalement, en moyenne, des eaux relativement pures et salines à la pointe de Walcheren, alors que plus au large circulent des eaux de l'Estuaire plus ou moins diluées, ayant transité par le gyre.

Le gyre subit évidemment des déplacements liés aux marées et aux variations des vents locaux



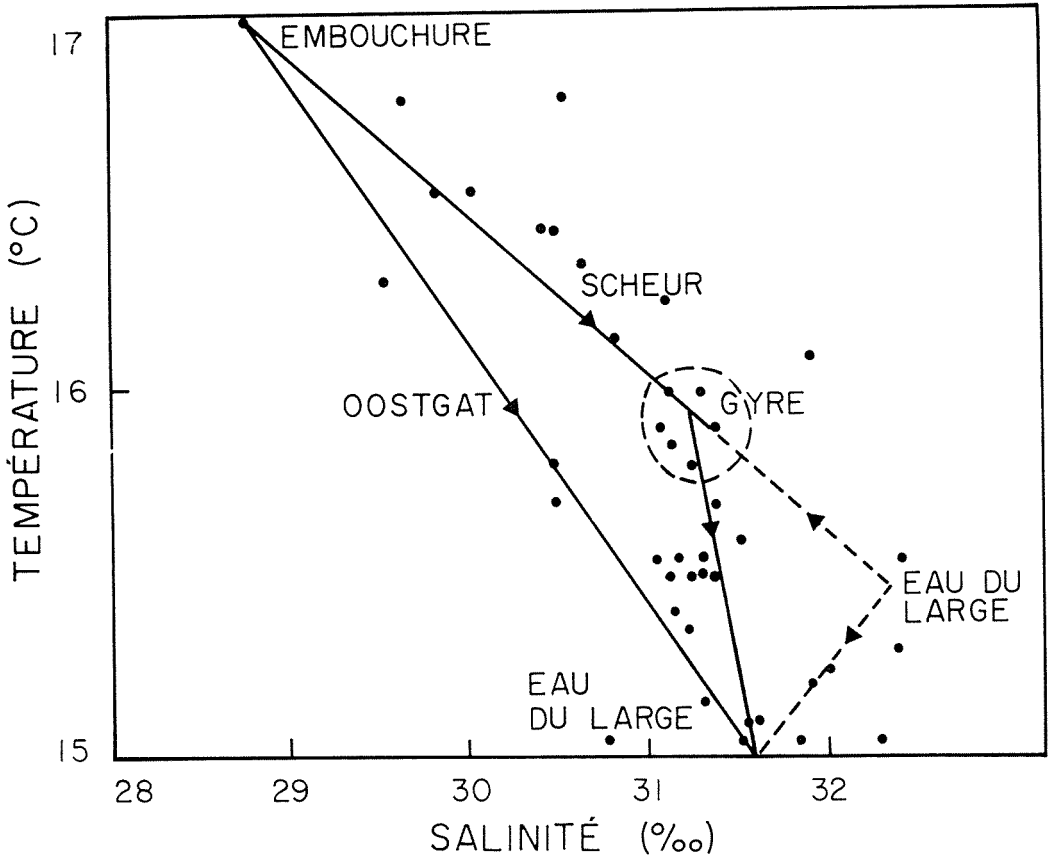


Figure 15. Diagramme température-salinité dans la région du gyre (juin). Les flèches indiquent le sens de propagation des masses d'eau.

dominants. Par suite de la faible salinité des eaux du gyre, il s'y superpose d'autre part des courants de densité analogues à ceux que l'on observe dans les estuaires. Elles conduisent à l'établissement d'une stratification verticale d'autant plus importante que le gradient horizontal de salinité est élevé. Le phénomène d'intrusion en profondeur d'eau salée dans le gyre se manifeste principalement à la limite de celui-ci.

Durant les dernières années du programme 1971-1981, les observations biologiques ont été intensifiées. Des mesures systématiques de chlorophylle *a* et de phaeopigments ont été effectuées dans la zone côtière en même temps que des mesures de biomasse et d'activité du zooplancton.

La biomasse du phytoplancton suit la variation annuelle classique avec des valeurs de l'ordre de 15 à 20 mg chl  $a \cdot m^{-3}$  en avril-mai (correspondant à l'arrivée en masse de *Phaeocystis poucheti*; Hecq, 1982) et 3 à 4 mg chl  $a \cdot m^{-3}$  en septembre-octobre. En dehors de ces périodes

de production primaire, la concentration de chlorophylle *a* reste inférieure à 1 à 2 mg chl  $a \cdot m^{-3}$ .

Les phaeopigments dominent le long de la côte belge, et en général, les concentrations maximales sont observées au large d'Ostende et Nieuport, tandis que les maxima de chlorophylle *a* sont situés près de Zeebrugge, plus de 10 km au nord.

Les phaeopigments sont des produits de la dégradation de la chlorophylle et caractérisent la matière organique végétale morte. Les concentrations élevées observées au large d'Ostende ont leur origine dans la production phytoplanctonique côtière. En effet, les phaeopigments ne peuvent pas venir de l'estuaire de l'Escaut dont la contribution au bilan côtier ne dépasse pas  $2,5 \text{ g C m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$  (soit moins de 1% de la matière organique produite par le phytoplancton; Joiris *et al.*, 1981); la tache de phaeopigments est concentrée près d'Ostende sans continuité vers l'embouchure de l'Escaut; les maxima de phaeopigments paraissent suivre les maxima de chlo-

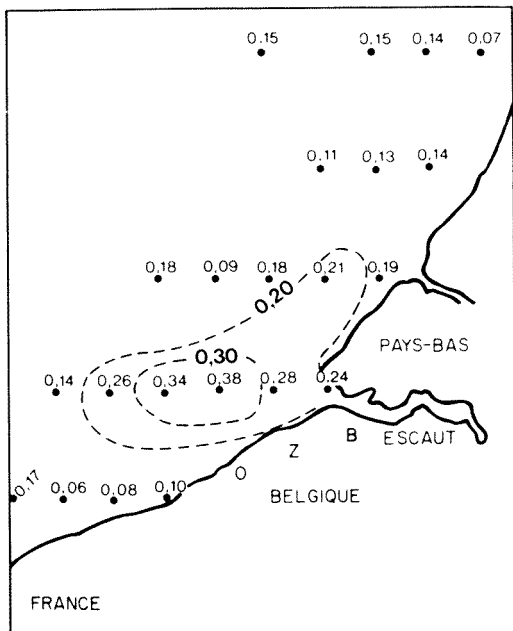


Figure 16. Demande biologique d'oxygène (en  $\text{mM O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$  consommé) (avril). Les villes de Breskens, Zeebrugge et Oostende sont indiquées par leurs initiales.

rophyte (phytoplancton vivant) avec un décalage précis dans le temps.

Les plus fortes concentrations de zooplancton sont observées au large, à quelque 20 km de la côte, le plus souvent au sud-ouest des taches de phaeopigments. Dans les zones côtières belges et hollandaises, les communautés zooplanctoniques sont caractérisées par des biomasses élevées et des indices de diversité faibles. Les herbivores (*Temora longicornis*, *Oikopleura dioica*) se découvrent au large des côtes belges, à l'ouest (au large) des taches côtières de phytoplancton. Les carnivores (dominés par *Sagitta setosa* et deux espèces de cladocères, *Evadne nordmanni* et *Podon leuckarti*) sont observés plus au nord, au large des côtes hollandaises. Les omnivores (*Acartia clausi*, *Euterpina acutifrons*, *Noctiluca miliaris*) se trouvent à la limite des deux communautés.

Les mesures *in situ* de consommation d'oxygène montrent que la zone côtière belge est le siège d'une production importante; les taux respiratoires du zooplancton y sont plus élevés que dans le reste de la baie sud. Cette activité métabolique intense reflète la grande production d'herbivores et en particulier de *Temora longicornis*, et correspond au nombre important de nauplii de copépodes trouvés dans cette région. Ces formes juvéniles sont continuellement ex-

portées par les courants résiduels du large vers le nord où on observe des valeurs plus élevées de biomasse avec des taux respiratoires plus bas.

Les mesures de l'activité digestive enzymatique montrent que le broutage du phytoplancton par le zooplancton ne se produit pas de façon significative à la frontière des deux taches, mais essentiellement dans la partie méridionale de la zone côtière où les courants résiduels rejoignent au large l'écoulement vers le nord du courant Nord-Atlantique.

Ceci suggère une dérive du phytoplancton suivant la circulation résiduelle. La présence d'une tache de phaeopigments sur le chemin de transport résiduel confirme cette hypothèse. La concentration du phytoplancton (*Phaeocystis poucheti*) dans la tache côtière paraît être trop importante pour être consommée par les herbivores. À mesure que la tache dérive avec le courant résiduel, le phytoplancton mort est recyclé par les bactéries hétérotrophes (Joiris *et al.*, 1981). Ceci explique la tache de phaeopigments observée et également la présence d'un noyau d'ions  $\text{NO}_3$  et  $\text{NH}_4$  au même endroit, au mois de juin, après l'efflorescence du phytoplancton (Mommarts *et al.*, 1979).

Au large cependant, le phytoplancton, moins concentré, est activement brouté par les herbivores. Ceci est consistant avec l'activité métabolique accrue et le taux de production de nauplii au bord de la tache de phytoplancton. Il est vraisemblable que les nauplii se développent tandis qu'ils dérivent avec le courant résiduel, conduisant à des biomasses élevées au nord. Les niveaux trophiques plus hauts, bien que présents dans les eaux venant de la Manche, n'atteignent pas leur maximum d'abondance avant la zone côtière hollandaise.

La situation est résumée à la figure 18: les niveaux trophiques successifs se développent le long de la plume de l'Escaut transportée par les courants résiduels dans la région du gyre.

Les caractéristiques physico-chimiques des masses d'eau et la dynamique des écosystèmes dans la zone côtière belge sont consistantes avec l'existence d'un gyre résiduel déviant la plume de l'Escaut vers le sud, le long de la partie nord-est de la côte belge.

## Remerciements

Cet article a été rédigé, à l'invitation des organisateurs du 2<sup>e</sup> Symposium sur l'océanographie de l'estuaire du Saint-Laurent, à partir des résultats d'un programme de recherches de dix ans mené en Belgique à l'initiative du ministère de la Politique scientifique. L'auteur souhaite

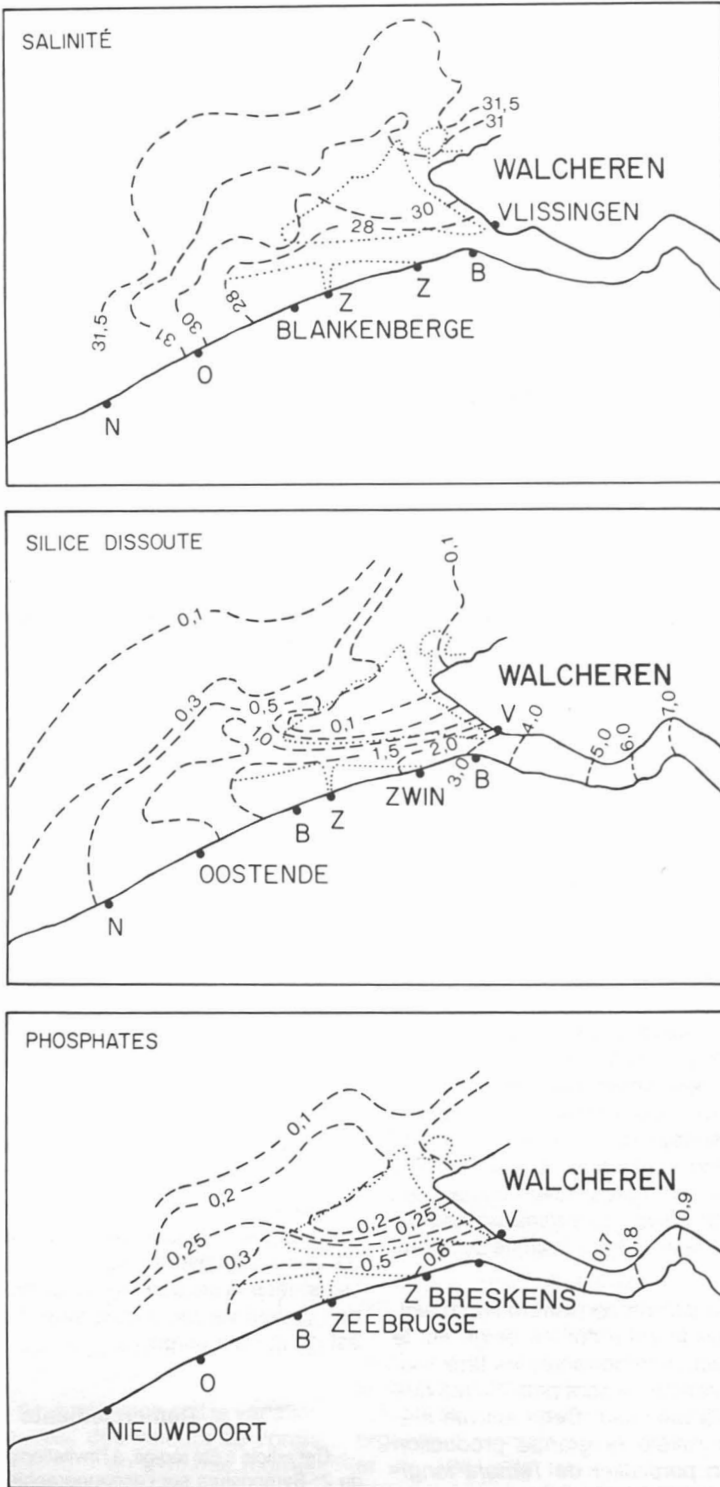


Figure 17. Carte de la répartition de la salinité (‰), de la silice dissoute (ppm SiO<sub>2</sub>) et des phosphates (ppm PO<sub>4</sub>) dans la région du gyre (avril).

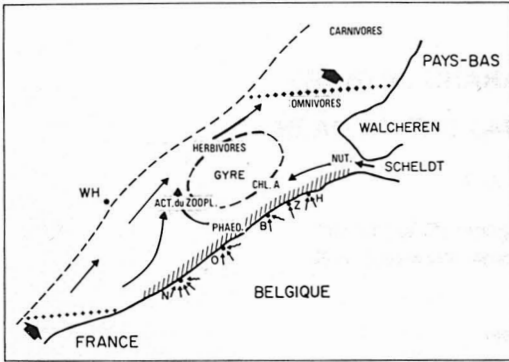


Figure 18. Niveaux trophiques successifs le long de la plume de l'Escaut suivant les courants résiduels déviés par le gyre dans la zone côtière belge.

rendre hommage à tous les chercheurs qui ont collaboré à ce programme et auxquels il est impossible de faire complète référence. Il tient à exprimer sa gratitude aux Services de la Programmation et de la Politique scientifique pour l'aide qu'ils lui ont apportée.

### Références

- BECKERS, O., J.C.J. NIHOUL & R. WOLLAST, 1976. La circulation résiduelle et la caractérisation des masses d'eau dans la zone belge. — Pages 95-130 in J.C.J. Nihoul (ed.). Modélisation des systèmes marins, *Projet Mer, Rapport final*, Services du Premier Ministre, Programmation de la Politique scientifique, Bruxelles, 1, 139 p.
- BROEKER, W., 1974. Chemical oceanography. — Harcourt Brace Jovanovich Inc., New York, 323 p.
- GULLENTOPS, F., 1974. Detrital sedimentology in the Southern Bight of the North Sea. — *Math. Modelsea*, I.C.E.S. Hydrography Committee, CM 1974/C, 1.
- HECQ, J.H., 1982. Distribution et dynamique des communautés zooplanctoniques en relation avec le cycle du carbone en baie sud de la mer du Nord. — Thèse de doctorat, Université de Liège, 249 p.
- JOIRIS, C., G. BILLEN, C. LANCELOT, M.H. DARO, J.P. MOMMAERTS, J.H. HECQ, A. BERTELS, M. BOSSICART & J. NIJS, 1981. A budget of carbon cycling in the Belgian coastal zone: relative roles of zooplankton, bacterioplankton and benthos in the utilization of primary production. — Pages 1-15 in C. Heip and Ph. Polk (eds.). *Organic matter and dynamics of ecosystems. Actions concertées en océanographie*, Services du Premier Ministre, Programmation de la Politique scientifique, Bruxelles, 3.
- MOMMAERTS, J.P., W. BAYENS & C. DECADT, 1979. Synthesis of research on nutrients in the Southern Bight of the North Sea. — I.C.E.S. Report, CM 1979/E 60, 24 p.
- NIHOUL, J.C.J., 1975. Effect of the «tidal stress» on residual circulation and mud deposition in the Southern Bight of the North Sea. — *Pure appl. Geophysics*, 113: 577-581.
- NIHOUL, J.C.J., 1981. *Ecohydrodynamics*. — Elsevier, Amsterdam, 359 p.
- NIHOUL, J.C.J., 1982. Hydrodynamic models of shallow continental seas. — E. Riga Publ., Liège, 198 p.
- NIHOUL, J.C.J. & J.H. HECQ, 1984. Influence of the residual circulation on the physico-chemical characteristics of water masses and the dynamics of ecosystems in the Belgian coastal zone. — *Continental Shelf Research*, 3: 167-174.
- NIHOUL, J.C.J. & F.C. RONDAY, 1975. The influence of the tidal stress on the residual circulation. — *Tellus*, 29: 489-490.
- NIHOUL, J.C.J. & F.C. RONDAY, 1976. Hydrodynamic models of the North Sea. — *Mém. Soc. r. Sci. Liège*, 10: 61-96.
- NIHOUL, J.C.J. & F.C. RONDAY, 1982. Three-dimensional marine models for impact studies. — Pages 745-764 in *The American Society of Civil Engineers (eds.) Proceedings of the eighteenth coastal Engineering Conference, ASCE/Cape Town, South Africa*: 14-19.
- NIHOUL, J.C.J., J.J. PETERS, F.C. RONDAY & A. STERLING, 1978. Hydrodynamics of the Scheldt Estuary. — Pages 27-53 in J.C.J. Nihoul (ed.). *Hydrodynamics of estuaries and fjords*. Elsevier, Amsterdam, 546 p.
- NIHOUL, J.C.J., F.C. RONDAY, J. SMITZ & G. BILLEN, 1979. Hydrodynamic and water quality model of the Scheldt Estuary. — Pages 71-82 in R.F. Dame (ed.). *Marsh-estuarine systems simulation*. University of South Carolina Press, Columbia.
- RONDAY, F.C. & J.C.J. NIHOUL, 1978. Mathematisch model van de zeewaartse uitbouw van de Haven van Zeebrugge. — *Deelkontrakt 3*, Department for Public Works, Brussels, Mod 382, 1, 262 p.
- RONDAY, F.C. & J.C.J. NIHOUL, 1979. Mathematisch model van de zeewaartse uitbouw van de Haven van Zeebrugge. — *Deelkontrakt 3*, Department for Public Works, Brussels, Mod 382, 2, 397 p.; Mod 382, 3, 147 p.



## FRONTAL CHARACTERISTICS AT THE HEAD OF THE LAURENTIAN CHANNEL<sup>1,2</sup>

R. G. INGRAM

*Institute of Oceanography, McGill University  
3620 University, Montréal (Québec) H3A 2B2*

### Résumé

Une étude réalisée autour de l'île Rouge (estuaire moyen du Saint-Laurent) montre que plusieurs fronts sont formés au cours de la marée semi-diurne. Ces fronts délimitent des zones de changement, au plan horizontal, de la turbidité, des éléments nutritifs et de la densité. On observe des conditions favorables à leur formation à H, H + 4, L + 2 et L + 5. Les caractéristiques les favorisant sont une onde interne de type Poincaré et son écoulement transversal, de même que le haut-fond du banc de l'île Rouge qui sépare ce système de courant des eaux provenant de l'upwelling créé grâce à la marée à la tête du Chenal laurentien. On discute également de la formation des fronts multiples et des effets du panache du Saguenay sur ces phénomènes.

### Abstract

Studies of the area surrounding Ile Rouge in the middle of the St. Lawrence Estuary show that a number of fronts are generated during each semidiurnal tidal period. The fronts delineate zones of rapid horizontal change in turbidity, nutrients and density. Suitable conditions for frontogenesis occur at or near H, H + 4, L + 2 and L + 5. Features responsible for the creation of the fronts include the presence of a semidiurnal internal tide of the Poincaré type and its associated cross-channel flow, the shallowness of the Ile Rouge bank which separates the flow regime and waters derived from tidal upwelling at the head of the Laurentian Channel from those of the South Channel. Discussion of multiple front generation and effects of the Saguenay River plume on observed frontal phenomena are also included.

### Introduction

The first mention of a convergent surface front along the northern boundary of Ile Rouge bank in the St. Lawrence Estuary was made by Ingram (1976). He described the T-S and velocity characteristics for two frontal events in the summer of 1974. Changes observed across a 2 m horizontal transition included a gradient of  $5 \sigma_t$  units and 100 cm/s in velocity. Frontogenesis occurred at or soon after high tide on these two occasions. The front was observed as a marked change in the turbidity and flotsam accumulation progressing from south to north. It was not recognizable during its retreat later in the semidiurnal tidal cycle. The water mass characteristics were highly variable at this time, with T-S values intermediate to those

existing on both sides of the front during its advance.

The region of the St. Lawrence Estuary where the field observations discussed above were taken is a shallow bank (20-35 m deep) situated between the Laurentian Channel (100-300 m) and the South Channel (60-100 m) (Fig. 1). Because of its complex bathymetry and other dynamical features the distribution of water masses, mixing characteristics and tidal circulation are extremely variable. Further discussion of regional oceanography in the study area can be found in Hachey *et al.* (1956), Ingram (1975) and Reid (1977).

Estuarine fronts exhibiting similar characteristics have been described by Garvine & Monk (1974) and Wright & Coleman (1971). A more general treatment of frontogenesis can be found in Garvine (1974, 1979a, b) and Bowman & Esaias (1977). Garvine modeled the features of an established front, by including a rising sea surface in the lighter pool of water away from the boundary, and upward entrainment and interfacial friction on the undersea part of the pycnocline.

<sup>1</sup> Contribution to the program of GIROQ (Groupe interuniversitaire de recherches océanographiques du Québec).

<sup>2</sup> Contribution to the 2<sup>nd</sup> Symposium on the oceanography of the St. Lawrence Estuary (St. Lawrence Estuary: oceanographic and ecological processes).

The present study focusses on a series of observations taken around the Île Rouge bank in May 1980 over a 4-day period. By mooring surface current meters at three locations on the bank, a far different picture of frontal characteristics was obtained than had been found in the earlier study (Ingram, 1976). Because of the complex tidal current regime in this area and the large outflow of brackish water from the nearby Saguenay Fjord at this time of the year, a number of differing frontal phenomena were observed.

### Materials and methods

An Aanderaa current meter was moored at a nominal depth of 1 m at three different stations (1, 2 and 3), as shown in Figure 1. An additional current meter was placed at a depth of 20 m at stn. 3. Although the instrument at 20 m was moored conventionally to the bottom with its own buoyancy,

the surface meters were fixed to the underside of toroidal surface floats and tethered to the bottom with a length of chain equal to twice the tidal range plus the local depth. Because of this technique, some distortion of the recorded surface velocity can be expected during periods of substantial wave activity. The worst case occurred over an 8-hour period on 21 May when the wave induced fluctuations of the velocity signal reached a rms value of 40 cm/s. Sampling time for all current meters was 30 s. In addition to the current meter moorings, current meter and CTD profiling from a large anchored vessel with excellent stability were carried out at stn. 4. An Aanderaa tide gauge was moored at stn. 1. Some CTD transect work across fronts was done from a small vessel (Boston Whaler).

In all current meter time series, U was the along-channel velocity component (positive downstream) and V was the cross-channel component (positive along 320°).

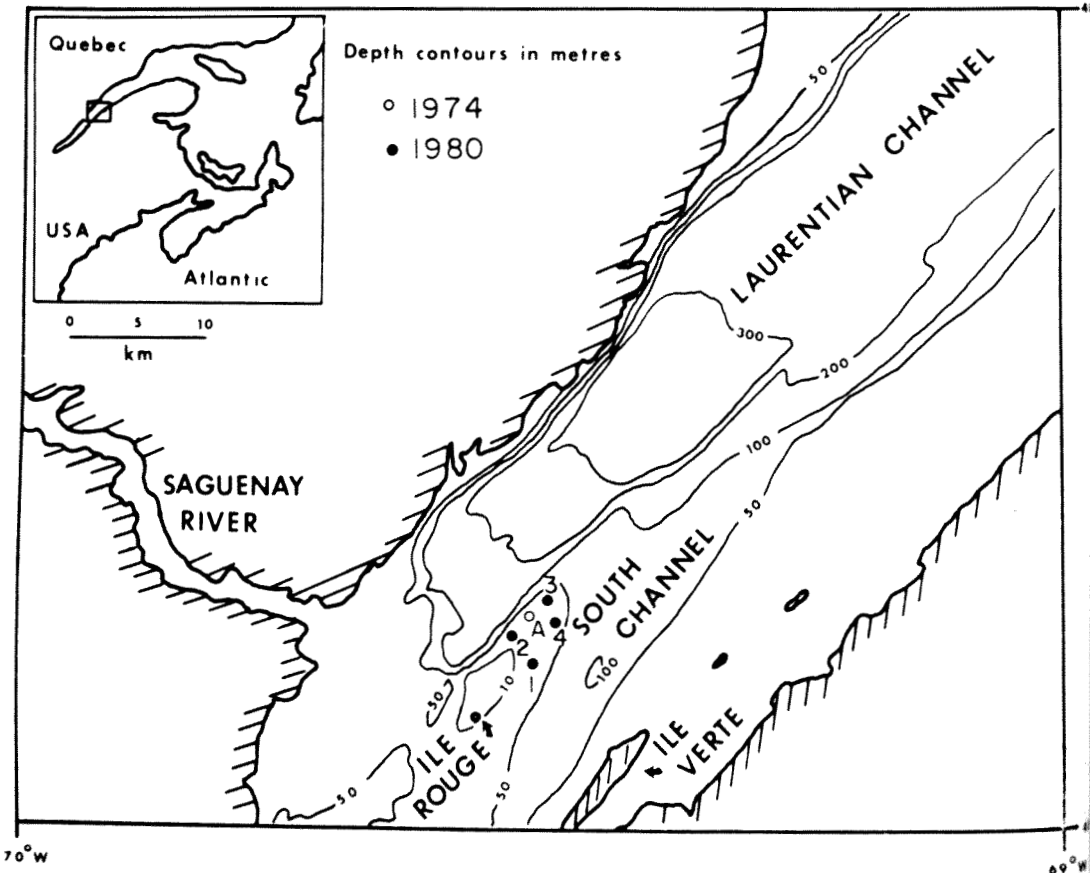


Figure 1. Place map of study area. Current meters were moored at stns. 1, 2 and 3. Additional surface current data were obtained by long term anchoring of research vessel at stn. 4. A tide gauge was placed on the bottom at stn. 1. Station A is the site of the 1974 study.



## Results

In Figure 1, the location of the current meter moorings is shown. They were located on the sides of a mid-channel bank, called Ile Rouge, which separates the deep termination of the Laurentian Channel to the north from the South Channel. The bank is also directly east of the Saguenay River mouth. The location of station A is given for comparative purposes because data collected at this site were discussed at length in Ingram (1976).

The T-S characteristics in the study area have been discussed previously in Hachey *et al.* (1956), Jordan & de la Ronde (1974) and Reid (1977). In general, strong lateral and axial density gradients (both positive and negative) are found at differing phases of the semidiurnal tide. The strongest cross-channel density gradients are usually found over a 4-hour period centred on high tide when high salinity tidally upwelled water is found over the Laurentian Channel (Ingram, 1983). Little mention is given in the above references on the influence of the Saguenay River outflow, which reaches its maximum during May. In the present study, the effect of this high discharge is shown to create a more complex T-S field and provide conditions suitable for frontogenesis not observed in the 1974 study.

In Figure 2, observations from the surface current meter at station 1 are shown. A number of frontal events are apparent. A front is considered to exist in the present context when an abrupt density decrease occurred in less than one minute, accompanied by a distinct change in velocity (speed and/or direction), both of which remain stable for a period of 30 min or more. Although the velocity records indicate significant wave activity on 21 May 1980, the data obtained were generally of good quality and suitable for the present needs. Although a number of fronts were seen at stn. 1, those observed at stn. 3 were both more striking and more numerous (Fig. 3). The abrupt density changes can be most easily seen in the surface salinity record. Also evident in this data set is the complexity of the tidal current regime over the Ile Rouge bank. Cross-channel components of the tidal flow were of similar magnitude to the along-channel components. Associated with most of the sharp density changes were rapid changes of surface velocity.

At a depth of 20 m, the passage of a surface front provoked differing responses. In Figure 4, sub-surface T and S data taken at stn. 3 were plotted with the time of frontal passage at the surface indicated. No velocity data were obtained for this instrument because of rotor damage. Response at 20 m was divided into two types: 1) a

very brief spike of lower density water simultaneous ( $\pm 1$  min) with frontal passage at the surface; and 2) a general trend towards lower density over a period of 30 min to 1 h following the observation of the surface front. Although the appearance of a low density spike at 20 m was always associated with a surface front, the presence of a broad decrease in density (i.e. 13:00h, 22 May) occurring with semidiurnal periodicity did not.

The tidal records obtained over the study period showed a mean semidiurnal tidal range of 2.4 m. This range is about 50% greater than that predicted for Ile Verte on the south shore of the Estuary by the Canadian Hydrographic Service over the same time period. Furthermore, the occurrence of high tide was consistently 1 h earlier on the bank as compared to that predicted for Ile Verte. Low tides (observed and predicted) at the two locations were similar in phase.

Because of the complexity of frontal phenomena shown in Figures 2-4, composites of the observed fronts in the Ile Rouge area are shown in Figure 5. The orientation and propagation direction of each front plotted was determined from the salinity time series at each station (1-4) and visual observation of the flotsam line and color boundary from our research vessel and the small boat (radar positioning). Tidal current directions (at appropriate tidal phase) were taken from the current meter time series and the Canadian Hydrographic Service chart no. 1204 (1973 edition) at the locations shown in Figure 5. The fronts observed generally occurred at H, H + 4, L + 2 and L + 5, as listed in Table I. The front found at or near high tide is similar to that discussed in Ingram (1976, 1980). This front which separated waters of marked difference in turbidity, propagated from the South Channel toward the Laurentian Channel at a speed of about 50 cm/s. The asymptotic depth,  $D_{\infty}$ , of the light water mass behind the front was less than one-half of the local depth over the bank. Surface flow was convergent. Associated with the front was a sharp sub-surface trough near the frontal boundary, as shown schematically in Figure 6A.

Figure 5B shows flow conditions for a second type of front, occurring near H + 4. Unlike the previous type,  $D_{\infty}$  was large, extending below 20 m, with lower salinity values progressively affecting the entire water column. Schematically, the front is pictured in Figure 6B. Across the frontal boundary, currents were larger ( $\sim 150$  cm/s) behind the front than ahead ( $\sim 100$  cm/s) but similar in direction.

In Figure 5C, the influence of rapidly changing tidal flow, along with strong horizontal density

gradients, can be seen to provoke frontal formation. At low tide, flow was downstream (NE) at all locations. By L + 2, the flow NW and NE of the bank had already developed a strong negative cross-channel component, while S and SW of the bank the flow had a positive cross-channel component. The front formed on the eastern side of the bank and propagated towards the west. Surface flow was convergent with variable speeds for the small sample obtained. Frontal form was similar to Figure 6B. Interaction of the front with Ile Rouge and the shallow water surrounding it was not observed. However, tidal mixing was high in this area (Simpson & Hunter, 1974) and frontal dissipation was likely.

The fourth front observed was also of the type pictured in Figure 6B. It was located at the leading boundary of the plume waters from the Saguenay River, which were swept across the bank as the tidal currents turned from late ebb to early flood conditions. Visually, the boundary was very striking as the Saguenay waters had a distinctive brown color (Fig. 7). Density difference across the front was large since the Saguenay plume waters had the lowest salinities of any water mass in the region ( $\sim 21\text{‰}$  at that time) and because the arrival of these waters was preceded by upwelling of cold sub-surface waters ( $\sim 28\text{‰}$ ) along the north side of Ile Rouge bank. Weaker gradients existed along the south side of the bank, at stn.

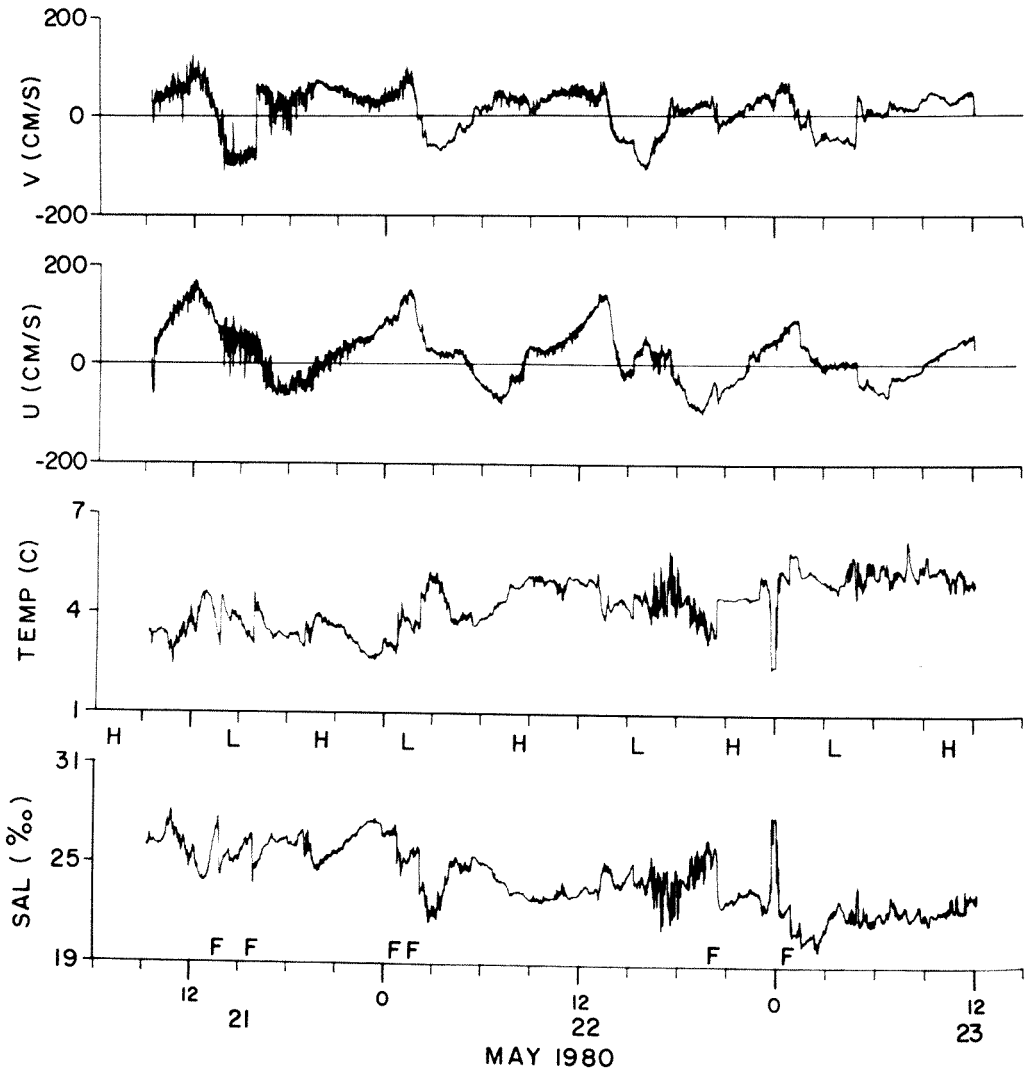


Figure 2. Time series of S, T, U and V at surface for stn. 1. F: front, H: high tide, L: low tide.

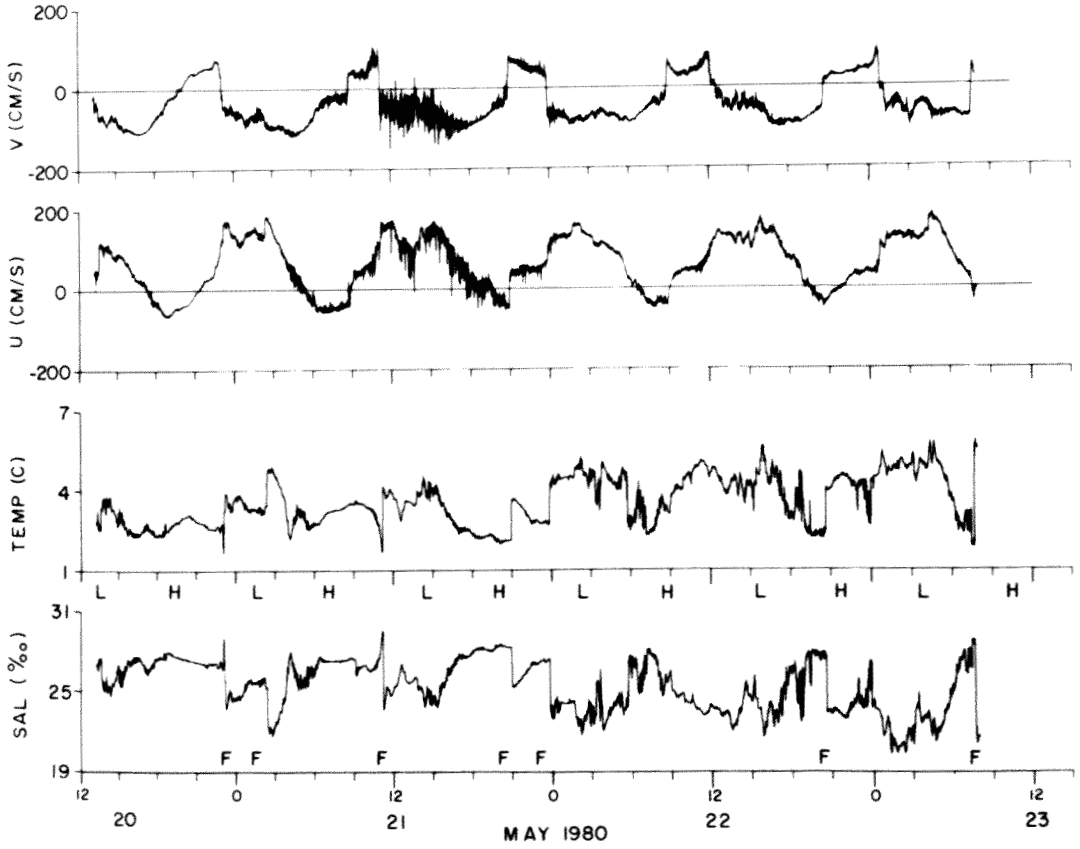


Figure 3. Time series of S, T, U and V at surface for strn. 3. F: front, H: high tide, L: low tide.

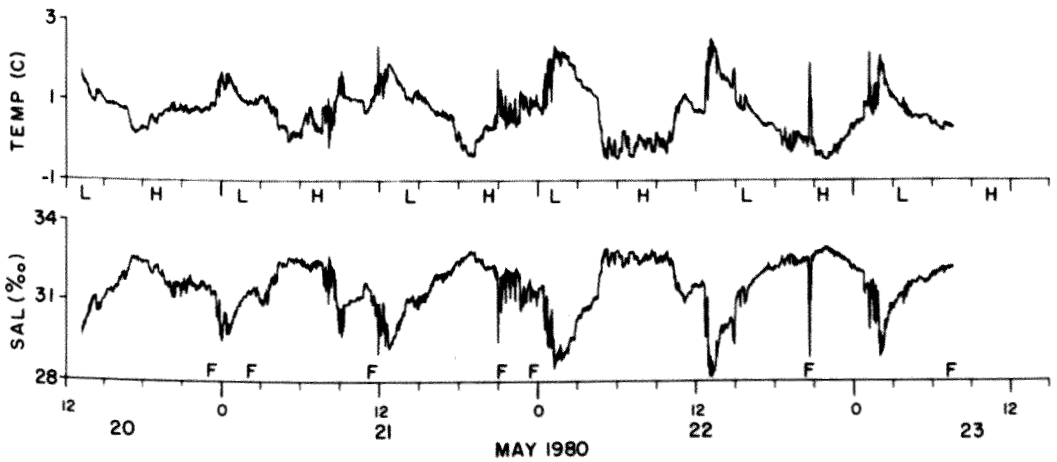


Figure 4. Time series of S and T at 20 m depth for strn. 3. F: front observed at surface, H: high tide, L: low tide.

TABLE I  
Summary of frontal observations

Station	Tidal phase (no. of times observed)	Recording length (h)
1	L + 2 (2), H + 5 (2), H + 4 (1), L + 5 (1)	51
2	H (1), H + 1 (1), L + 5 (1)	28
3	H + 4 (2), H (2), H + 3 (1), L + 2 (1), L + 5 (1)	67
4	H + 2 (1)	16

1, because of the reduced influence of upwelled water. The front propagated across the bank with a speed of about 40 cm/s and separated a convergent surface flow regime (typically 50-70 cm/s on either side).

**Discussion**

In examining the results, one finds that two distinct frontal types are found over the Ile Rouge bank, a shallow surface layer front pictured in Figure 6A (hereafter called type A) and a thicker surface and bottom influenced front, as pictured in Figure 6B (type B). The type A front was also characterized by a deep narrow lobe of less dense water immediately under the leading edge. This type is similar to that described by McClimans (1976) and Garvine & Monk (1974) in laboratory plume models and the Connecticut River plume, respectively.

In discussing conditions required for frontogenesis, differential mixing over the sloping topography is thought to have minimal influence. Mixing between Saguenay River waters and St. Lawrence River waters from upstream of the study area can account for the T-S characteristics of the waters behind the front observed at high tide but the dominant factors are tidal circulation and spatial gradients of density. Because of the presence of both fresher water from upstream and the Saguenay and dense upwelled water at certain tidal phases, the area surrounding Ile Rouge is often characterized by very large horizontal density gradients. Strong cross-channel tidal flow resulting from the blocking effect of the Ile Rouge bank and the internal tides (Forrester, 1974) down-

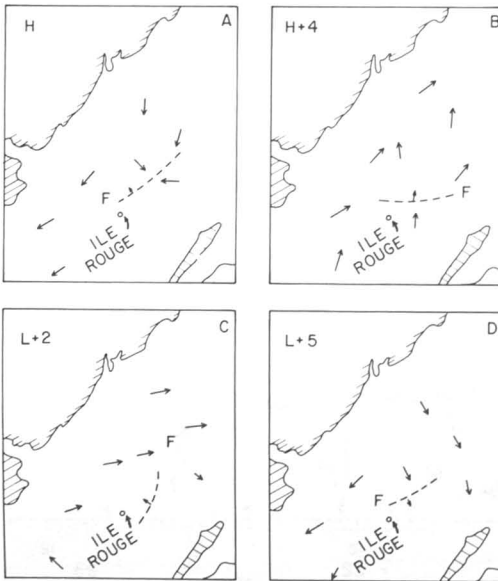


Figure 5. (A-D) Composites of current direction and typical front orientation for four frontal types observed.

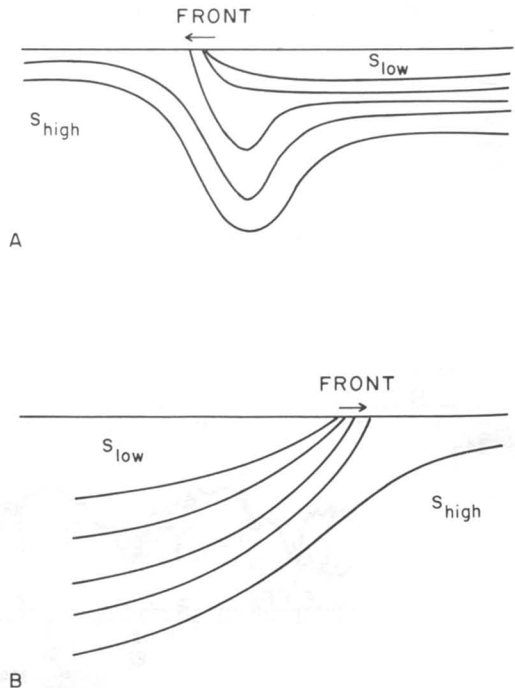


Figure 6. (A-B) Schematization of frontal types observed in this study.

stream of Ile Rouge, provide suitable conditions for frontogenesis.

From the data available, it is not possible to determine the driving force responsible for the differing frontal features observed. A discussion

of the various processes suited to generate fronts can be found in Mooers (1977). Ingram (1980) suggested, following the arguments of Garvine (1974), that small scale sea surface tilts in the area surrounding the Ile Rouge bank may be responsible for at least one of the frontal types.

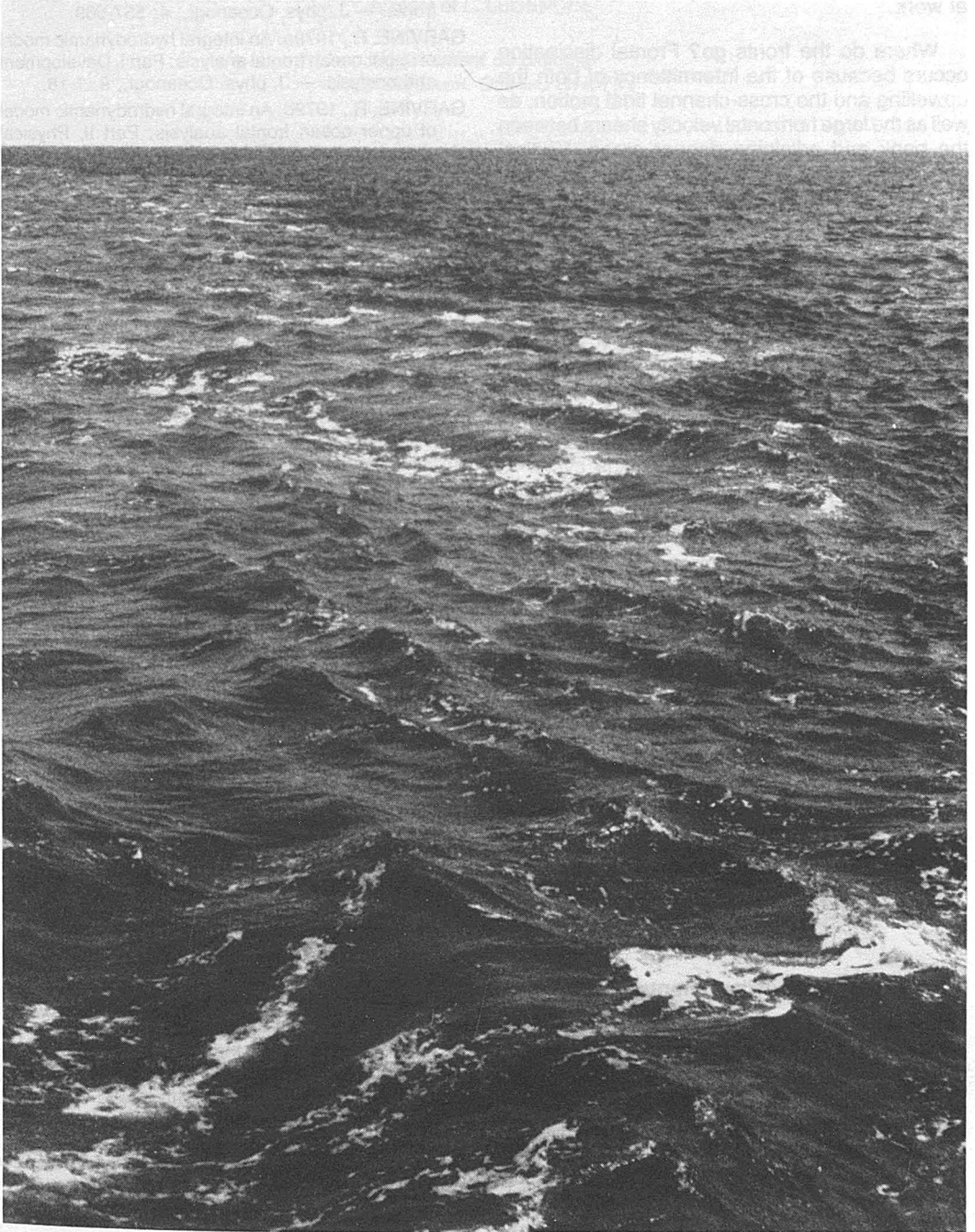


Figure 7. Photograph of front associated with Saguenay plume passing research vessel.

Significant phase and amplitude differences of the semidiurnal tide between the bank and nearby Ile Verte may provide the necessary pressure gradient, especially at high tide. More detailed three-dimensional observations of frontal characteristics and closely spaced tidal height data are needed to better understand the processes at work.

Where do the fronts go? Frontal dissipation occurs because of the intermittency of both the upwelling and the cross-channel tidal motion, as well as the large horizontal velocity shears between the bank and adjoining deeper areas. Vertical mixing in shallow portions of the bank may also account for some of the dissipation. In this study, the front observed at high tide propagated northward to the steep zone separating the bank from the greater depths of Laurentian Channel. The front observed at L + 5 propagated SE of stations 1 and 4 but was not observed in the central area of the South Channel. Thus, the local bathymetry exerts some control on frontal propagation.

In summary, the area surrounding the Ile Rouge bank is suitable for the generation of surface fronts during four different times in the tide cycle. At least one of these is dependent on the magnitude of the Saguenay River discharge. Generally, frontogenesis occurs in response to the presence of large horizontal density gradients and complex cross-channel tidal flow. Oceanographic sampling in this area must take into account the sharp gradients present and their temporal variability. Nutrient values in these water masses varied by a factor of two across frontal boundaries. Although the water mass behind a propagating front is stable in the sense of limiting vertical excursions of phytoplankton, the fronts are of such limited duration that their effect on increasing productivity is considered to be minimal. The mixed waters, resulting from frontal dissipation, which are thereafter advected downstream with higher nutrient values may be of more significance to the productivity of the lower Estuary.

#### Acknowledgments

This work was supported by financial support from N.S.E.R.C. and F.C.A.C. grants to the author and GIR-OQ. Thanks to the crew of the "Gulf Star" for their assistance.

#### References

- BOWMAN, M. & W. ESAIAS, 1977. Oceanic fronts in coastal processes. — Springer-Verlag, New York, 114 p.
- FORRESTER, W., 1974. Internal tides in St. Lawrence Estuary. — *J. mar. Res.*, 32: 55-66.
- GARVINE, R., 1974. Dynamics of small-scale oceanic fronts. — *J. phys. Oceanogr.*, 4: 557-569.
- GARVINE, R., 1979a. An integral hydrodynamic model of upper ocean frontal analysis: Part I. Development and analysis. — *J. phys. Oceanogr.*, 9: 1-18.
- GARVINE, R., 1979b. An integral hydrodynamic model of upper ocean frontal analysis: Part II. Physical characteristics and comparison with observations. — *J. phys. Oceanogr.*, 9: 19-36.
- GARVINE, R. & J. MONK, 1974. Frontal structure of a River Plume. — *J. geophys. Res.*, 79: 2251-2259.
- HACHEY, H., L. LAUZIER & W. BAILEY, 1956. Oceanographic features of submarine topography. — *Trans. R. Soc. Can.*, 50: 67-81.
- INGRAM, R. G., 1975. Influence of tidal-induced vertical mixing on primary productivity in the St. Lawrence Estuary. — *Mém. Soc. r. Sci. Liège*, 7: 59-74.
- INGRAM, R. G., 1976. Characteristics of a tide induced estuarine front. — *J. geophys. Res.*, 81: 1951-1959.
- INGRAM, R. G., 1980. Generation and decay of an estuarine front. — Pages 548-550 in T. Carstens & T. McClimans (eds.). *Stratified flows*, Vol. I. Tapir Press, Trondheim, Norway, 608 p.
- INGRAM, R. G., 1983. Vertical mixing at the head of the Laurentian Channel. — *Estuar. coast. Shelf Sci.*, 16: 333-338.
- JORDAN, F. & M. de la RONDE, 1974. T-S observations in the St. Lawrence System from Goose Cap to the Scotian Shelf. — Bedford Institute of Oceanography Data Rept. Series BI-D-74-4. Dartmouth, Nova Scotia 65 p.
- McCLIMANS, T., 1976. Comment on "Frontal Structure of a River Plume" by R. W. Garvine & J. D. Monk. — *J. geophys. Res.*, 80: 900-901.
- MOOERS, C., 1977. Frontal dynamics and frontogenesis — Pages 16-22 in M. J. Bowman & W. Esaias (eds.). *Oceanic fronts in coastal processes*. Springer-Verlag, New York, 114 p.
- REID, S. J., 1977. Circulation and mixing in the St. Lawrence Estuary near Ilet Rouge. — Bedford Institute of Oceanography Report Series, BI-R-77-1. Dartmouth, Nova Scotia, 36 p.
- SIMPSON, J. & J. HUNTER, 1974. Fronts in the Irish Sea. — *Nature*, 250: 404-406.
- WRIGHT, L. & J. COLEMAN, 1971. Effluent expansion and interfacial mixing in the presence of a salt wedge, Mississippi River delta. — *J. geophys. Res.*, 76: 8649-8661.

## BIOMASSE PHYTOPLANCTONIQUE ET MÉLANGE DE MARÉE DANS L'ESTUAIRE MOYEN DU SAINT-LAURENT<sup>1,2</sup>

A. BAH et L. LEGENDRE

Département de biologie  
Université Laval, Québec G1K 7P4

### Résumé

L'estuaire moyen du Saint-Laurent présente une grande variété de conditions de mélange vertical et de turbidité. La stratification de la colonne d'eau ( $s$ ) dans l'Estuaire moyen dépend des remous de turbulence, qui peuvent atteindre  $\sim 48$  m (temps de mélange  $\sim 6$  min) dans la couche supérieure ou la pycnocline. Elle peut être modifiée par la propagation d'ondes internes, de période de 2 et 4 h et d'amplitude maximale de 17 m. Le coefficient d'extinction ( $k$ ) de la lumière dans la couche photique est expliqué à plus de 90% par la présence de matières autres que le phytoplancton (chlorophylle  $a$ ). Le diagramme  $s-kh$  ( $kh$ : profondeur optique d'une station de profondeur  $h$ ) permet de déterminer jusqu'à quel point la stratification et l'illumination de la colonne d'eau rendent compte de la répartition spatio-temporelle du phytoplancton dans un milieu où le mélange de marée est important. Les fortes biomasses sont confinées dans le secteur marginalement stable ( $1,2 < s < 2$ ) de la zone de transition du diagramme  $s-kh$ , entre les eaux mélangées ( $s < 1$ ) et stratifiées ( $s > 2$ ). L'étalement des fortes biomasses par rapport à la profondeur optique pourrait être lié à la propagation des ondes internes. Ces résultats corroborent l'hypothèse voulant que les fortes productions soient associées aux ergoclines et ils soulignent l'importance biologique de la marée dans l'Estuaire moyen.

### Abstract

The middle St. Lawrence Estuary offers several different conditions of vertical mixing and turbidity. The stratification of the water column ( $s$ ) in the middle Estuary is influenced by turbulent eddies, with maximum vertical dimension of  $\sim 48$  m (mixing time  $\sim 6$  min) in the upper layer and the pycnocline. It can be modified by the propagation of internal waves, with 2 and 4 h periodicities and 17 m maximum amplitude. More than 90% of the extinction coefficient ( $k$ ) of light in the photic layer is caused by material other than phytoplankton (as estimated by chlorophyll  $a$ ). The  $s-kh$  diagram ( $kh$ : optical depth of a station with water depth  $h$ ) is used to assess how far stratification and illumination of the water column can account for the spatio-temporal distribution of phytoplankton in a tidally mixed environment. High biomasses are concentrated in the marginally stable part ( $1,2 < s < 2$ ) of the transition zone of the  $s-kh$  diagram, between mixed ( $s < 1$ ) and stratified ( $s > 2$ ) waters. The spread of these high biomasses relative to optical depths may be related to the propagation of internal tides. These results corroborate the hypothesis that high production occurs at ergoclines, and they stress the biological significance of the tide in the middle Estuary.

### Introduction

Il est maintenant établi que la répartition spatiale et temporelle du phytoplancton est contrôlée par

<sup>1</sup> Contribution au programme du GIROQ (Groupe interuniversitaire de recherches océanographiques du Québec).

<sup>2</sup> Contribution au 2<sup>e</sup> Symposium sur l'océanographie de l'estuaire du Saint-Laurent (Estuaire du Saint-Laurent: processus océanographiques et écologiques).

les apports d'énergie auxiliaire dans le milieu (Legendre & Demers, 1985). Dans les estuaires et autres environnements côtiers, les sources d'énergie auxiliaire qui ont un effet sur le mélange vertical, et par conséquent sur le phytoplancton, sont les marées, les vents, les débits d'eau douce (Demers *et al.*, sous presse) et les transferts de chaleur à l'interface air-mer.

Margalef *et al.* (1979) ont proposé de lier la croissance du phytoplancton à l'hydrodynamique,



en définissant un espace écologique à partir du taux de croissance des cellules (qui est fonction des concentrations d'éléments nutritifs et de l'intensité lumineuse moyenne dans la couche de mélange) et de l'intensité du mélange turbulent (la diffusivité). Cette « mandala » permet de situer la succession diatomées-dinoflagellés par rapport aux deux conditions extrêmes de mélange turbulent et de taux de croissance, qui donnent respectivement lieu aux marées rouges (turbulence faible et croissance élevée) et au minimum hivernal (turbulence élevée et croissance faible). Pingree *et al.* (1978) ont, pour leur part, représenté le cycle de production phytoplanctonique en fonction de la stratification (*s*) et de la profondeur optique de la colonne d'eau (*kh*: voir plus bas). Bowman *et al.* (1981) ont montré que, du point de vue conceptuel, la « mandala » de Margalef *et al.* (1979) et le diagramme *s-kh* de Pingree *et al.* (1978) sont équivalents. L'avantage pratique du diagramme *s-kh* est qu'il n'exige pas de mesure du taux de croissance du phytoplancton et surtout de la diffusivité. Bowman *et al.* (1981) ont utilisé ce diagramme pour décrire la répartition de la biomasse phytoplanctonique en fonction du mélange de marée, dans un estuaire modérément stratifié (Long Island Sound).

D'après Neu (1970) et Cerceau (1974), l'estuaire moyen du Saint-Laurent présenterait, du Saguenay jusqu'à l'île aux Coudres (fig. 1), les caractéristiques d'un estuaire partiellement mélangé (selon la classification de Cameron & Pritchard, 1963). Cette partie de l'Estuaire, située en aval de la zone de turbidité maximum (d'An-

glejan, 1981), est caractérisée par un chenal profond (jusqu'à plus de 100 m) le long de la rive nord, séparé du chenal sud (environ 30 m de profondeur) par un banc peu profond marqué par l'île aux Lièvres et l'île Blanche; les marées y ont un caractère nettement semi-diurne (Godin, 1979). Cette topographie particulière est impliquée dans la complexité de l'hydrodynamique locale, en raison notamment d'upwelling et d'oscillations verticales des ondes internes (v.g. Reid, 1977; Muir, 1979). La variété des conditions de mélange vertical et de turbidité que présente l'Estuaire moyen, sur les plans spatial et temporel, peut être utilisée pour déterminer jusqu'à quel point ces deux variables physiques peuvent expliquer la répartition spatio-temporelle du phytoplancton dans un milieu où le mélange de marée est important.

### Matériel et méthodes

Des campagnes d'échantillonnage ont été menées à six stations de l'Estuaire moyen (fig. 1), en 1973 et 1974 (tableau I). À toutes les heures 2 h (à toutes les heures pour les variables physiques) pendant un cycle semi-diurne de marée (13 h), des échantillons d'eau étaient prélevés à 0, 5, 10, 25, 50 et 75 m (selon la profondeur de la station) au moyen de bouteilles Niskin, après le profilage vertical de la température (bathythermographes Wallace Tierman) et de la lumière (photomètre sous-marin T.S.K.). En vue de l'estimation ultérieure de la chlorophylle *a* par la méthode fluorimétrique de Yentsch & Menzel (1963), 1L d'eau de chaque profondeur était filtré sur Whatman GF/C 47 mm. La salinité des échan-

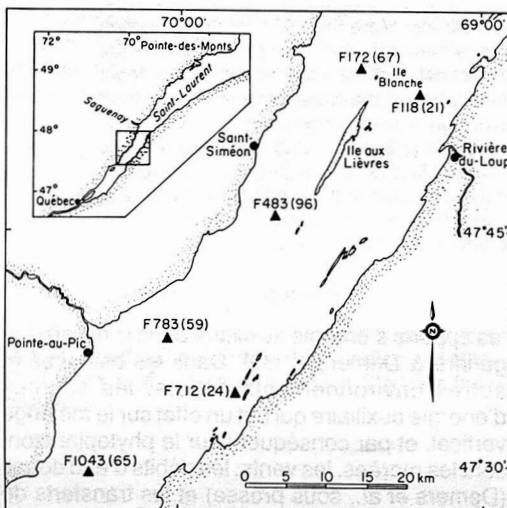


Figure 1. Position des stations d'échantillonnage dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent. Profondeur de la station (m) entre parenthèses.

TABLEAU I

Dates de visite des stations d'échantillonnage, pour lesquelles au moins une estimation du coefficient d'extinction (*k*) est disponible

Stations	Dates
F 118	26 mai 1973, 18 juin 1973, 21 juillet 1973, 9 octobre 1973, 21 juin 1974, 6 août 1974, 18 septembre 1974.
F 172	27 mai 1973, 19 juin 1973, 20 juillet 1973, 8 octobre 1973, 20 juin 1974, 8 août 1974, 19 septembre 1974.
F 1073	16 juillet 1973, 16 juin 1974, 23 août 1974.
F 783	17 juillet 1973, 7 octobre 1973, 17 juin 1974, 10 août 1974, 22 septembre 1974.
F 712	18 juillet 1973, 5 octobre 1973, 18 juin 1974, 9 août 1974, 21 septembre 1974.
F 483	19 juillet 1973, 19 juin 1974, 20 septembre 1974.

tilions a été déterminée au moyen d'un salinomètre Bisset Berman 6200.

L'utilisation du graphique  $s-kh$  de Pingree *et al.* (1978) repose sur le calcul de la profondeur optique de la colonne d'eau  $kh$  et du paramètre de stratification  $s$ . La fraction de la lumière incidente à la surface qui atteint la base d'une colonne d'eau de profondeur  $h$  est  $e^{-kh}$ , où  $k$  est le coefficient d'extinction. Pour chaque point d'observation,  $kh$  a été calculé à partir du coefficient d'extinction moyen dans la couche photique ( $\bar{k}$ ) et de la profondeur de la station ( $h$ ). Le paramètre de stratification de Simpson & Hunter (1974), pris comme l'inverse de celui de Pingree *et al.* (1978) est:

$$s = \log_{10} \left[ \frac{h}{C_D |u|^3} \right] \quad (1)$$

où  $h$  est la profondeur d'eau de la station,  $u$  est la vitesse moyenne du courant de marée intégrée verticalement,  $|u|^3$  est la moyenne, sur un cycle complet de marée semi-diurne, du cube de  $|u|$  et  $C_D$  est le coefficient de frottement ( $\sim 0,0025$ ), toutes les grandeurs étant exprimées en unités c.g.s. La valeur  $s \approx 1,5$  est souvent utilisée pour identifier la transition entre les eaux mélangées ( $s < 1$ ) et les eaux stratifiées ( $s > 2$ ).

Dans la région d'étude, les marées semi-diurnes sont nettement dominantes (Godin, 1979). Nous avons vérifié que le critère  $(\sigma^2/gh) \times (2y/\pi)^2 \ll 1$  (où  $\sigma$  est la pulsation de la marée  $M_2$  et  $y$ , la largeur moyenne de l'estuaire) est satisfait, si bien que l'Estuaire moyen peut être considéré comme un canal étroit (Godin, 1965). La marée de surface ne peut dès lors s'y propager comme des ondes de Poincaré. De plus, la fréquence de ces ondes  $(f^2 + \pi^2 gh/y^2)^{1/2}$  (Platzman, 1971) varie entre  $2,29 \times 10^{-3} \text{ s}^{-1}$  et  $5,1 \times 10^{-3} \text{ s}^{-1}$  pour les profondeurs des stations, qui sont de 20 à 100 m (fig. 1). Cette fréquence étant beaucoup plus élevée que la fréquence ( $2,2 \times 10^{-5} \text{ s}^{-1}$ ) de la marée  $M_2$ , ces ondes de Poincaré sont de moindre importance. La marée de surface se propageant dans l'Estuaire moyen doit par conséquent prendre la forme d'une onde barotrope se déplaçant en eau peu profonde avec une vitesse de phase  $(gh)^{1/2}$ . D'autre part, on peut supposer que le temps nécessaire pour des changements significatifs de la stratification liée à un réchauffement en surface est plus long que celui des changements de courant. Garrett *et al.* (1978) montrent que, dans la région de la baie de Fundy et du golfe du Maine, ce temps est d'environ 2 jours pour une variation de 10% de la stratification due à une poussée associée à un flux de chaleur en surface de  $100 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ , dans une eau côtière de 40 m de profondeur. Dans la présente étude, nous relierons par conséquent le degré de stra-

tification au seul courant (ou à la dissipation) associé(e) à la marée  $M_2$ .

La valeur moyenne de  $u^3$  peut être calculée au moyen de (Pingree & Griffiths, 1977):

$$\bar{u}^3 = \frac{1}{T} \int_0^T (u_a^2 \cos^2 \frac{2\pi}{T}t + u_b^2 \sin^2 \frac{2\pi}{T}t)^{3/2} dt \quad (2)$$

où  $T$  est la période de la marée semi-diurne,  $u_a$  et  $u_b$  sont respectivement les valeurs suivant le grand axe et le petit axe du courant de marée  $u$ . On peut montrer (v.g. Pingree & Griffiths, 1977) que, pour un mouvement rectiligne comme c'est le cas dans l'Estuaire moyen,

$$\bar{u}^3 = 0,42 u_a^3 \quad (3)$$

L'introduction de la relation (3) dans l'expression (1) permet d'exprimer le paramètre de stratification  $s$  en fonction de  $|u_a|^3$ :

$$s = \log_{10} \frac{h}{C_D |u_a|^3} + 0,38 \quad (4)$$

Dans l'Estuaire moyen,  $s$  a été calculé par la relation (4) pour chaque moment de la marée où des informations sur  $k$  étaient disponibles et pour chaque station (dont la profondeur  $h$  est évidemment constante).

Les vitesses  $u$  n'ayant pas été mesurées, elles ont été estimées au moyen de l'expression suivante définie pour une onde progressive (Muir Wood & Fleming, 1981, p. 41):

$$|u_{\max}| = \frac{\eta}{2} \left( \frac{g}{h} \right)^{1/2} \quad (5)$$

où  $\eta$ , la déviation du niveau de l'eau par rapport à la profondeur moyenne  $h$ , a été déduite par interpolation à partir des tables de marée.

La lumière est absorbée, dans la colonne d'eau, par l'eau salée, le phytoplancton ainsi que par les matières dissoutes et particulaires. Selon Lorenzen (1972).

$$kz = k_1 z + k_2 C + k_3 M \quad (6)$$

où  $z$  est l'épaisseur de la couche photique (niveau de 1% de la lumière incidente à la surface),  $k_1$  est l'extinction due à l'eau salée ( $k_1 = 0,0384 \text{ m}^{-1}$ ),  $k_2$  est celle due à la chlorophylle ( $k_2 = 0,016 \text{ m}^2 \cdot (\text{mg chl } a)^{-1}$ ,  $C$  étant la concentration moyenne de chlorophylle dans la couche photique) et  $k_3$  est l'extinction par les matières ( $M$ ) dissoutes et particulaires. Dans l'Estuaire moyen, le terme  $k_3 M$  a été obtenu par différence.

On peut estimer les échelles spatiales et temporelles des mouvements verticaux du phytoplancton, dans la couche océanique supérieure, en supposant que l'alimentation en énergie cinétique des gros tourbillons se fait à la même

vitesse que la dissipation aux échelles inférieures. Selon Denman & Gargett (1983), ces échelles sont, dans le cas d'une couche de surface stratifiée :

$$L_b = \varepsilon^{1/2} N^{-3/2} \quad (7a)$$

$$T_b = \frac{10 L_b}{u_t} \quad (7b)$$

$$\text{où } u_t = (u'^2 + v'^2 + w'^2)^{1/2} \approx 2 w_* \quad (7c)$$

$\varepsilon$  est le taux de dissipation de l'énergie cinétique turbulente par unité de masse et  $N$  est la fréquence de Brunt-Väisälä;  $w_*$  est la vitesse de frottement due à la turbulence;  $L_b$  et  $T_b$  sont les échelles spatiale et temporelle.

Les formules ci-dessus supposent que les gros tourbillons sont causés par le vent, si bien que leur dimension verticale caractéristique est considérée égale à l'épaisseur de la couche de mélange ou encore à l'épaisseur de la couche turbulente d'Ekman (voir aussi Blackadar & Tennekes, 1968; ou Monin & Yaglom, 1971). La vitesse de frottement  $w_*$  est alors estimée par

$$w_*^2 = C_{10} U_{10}^2 \quad (8)$$

où  $C_{10}$  ( $= 0,0025$ ) est le coefficient de traînée (ou de frottement) et  $U_{10}$ , le vent moyen à 10 m au-dessus de l'eau. De même,

$$\varepsilon = \langle u'w' \rangle \frac{\partial u}{\partial z} = w_*^3 / Kz \quad (9)$$

où le gradient de courant ( $\partial u / \partial z$ ) est estimé par  $w_* / Kz$ ,  $K = 0,41$  étant la constante de Von Karman, et  $\langle u'w' \rangle = w_*^2$ . Sundaram & Rehm (1973) donnent plutôt, pour le gradient de courant, l'expression  $w_* / z$ , relativement appropriée pour un profil logarithmique du courant. L'adjonction de  $K^{-1}$  à cette expression résulte de considérations expérimentales pour les couches limites logarithmiques (James, 1977). Dans l'Estuaire moyen, où le mélange de marée peut être important, sinon prépondérant (voir également James, 1977),

$$\left( \frac{\partial u}{\partial z} \right) = \frac{1}{2} \left[ \frac{W_*}{K(z+h)} \right]^2 + \left( \frac{w_*}{Kz} \right)^2 \quad (10)$$

où  $W_*$  est la vitesse de frottement due à la marée et  $w_*$ , celle due au vent. L'importance de l'effet du vent est discutée ci-dessous, dans le cadre plus vaste de l'estimation de la stratification.

La variable biologique considérée en relation avec les variables physiques est la concentration de chlorophylle  $a$ , intégrée de façon linéaire, pour chaque point d'échantillonnage, de la surface jusqu'au fond (diagramme  $s-kh$ : fig. 2) ou encore jusqu'à la base de la couche photique lors de la partition du coefficient d'extinction ( $k$ : fig. 3). La chlorophylle est utilisée ici comme indice de biomasse photosynthétique.

## Résultats et discussion

### STRATIFICATION $s$

Outre la marée  $M_2$ , d'autres facteurs sont susceptibles d'influer sur le degré de stratification. Il est par conséquent utile de les discuter par rapport au choix du paramètre de stratification  $s$ . Si  $B$  traduit le taux de transfert de la chaleur  $Q$  en surface ( $B = g \alpha Q / \rho c_p$ ), on peut établir une liaison entre le paramètre de stratification défini par  $Bh / u^3$  et le nombre de Richardson  $Ri$  (voir Annexe: eq. A5)

$$\frac{Bh}{u^3} = \frac{C h^3}{z u^2} N^2(z) (1 + \sigma Ri)^{-p} \quad (11)$$

où  $C$ ,  $\sigma$  et  $p$  sont des constantes appropriées. L'interdépendance entre le flux de poussée, la stratification et le mélange a été discutée notamment par Garrett *et al.* (1978), et la relation (11) qui suggère cette interdépendance implique de bien connaître  $Ri$  comme fonction de la profondeur, surtout en présence de forte stratification (pycnocline) ou de couche de mélange du fond.

### MÉLANGE DÛ AU VENT

Les différences de densité selon la verticale peuvent être réduites par le mélange dû au vent. Les remous de turbulence engendrés par le vent ont dans l'Estuaire moyen une dimension verticale ( $10 L_b$ ) et un temps de mélange associé ( $T_b$ ) qui varient selon les stations et les dates d'échantillonnage. Les valeurs de ces échelles spatiale et temporelle, obtenues au moyen des expressions (7a) et (7b) où  $N$  est estimé à partir de profils verticaux moyens (fig. 4 et 5), montrent que ces remous peuvent atteindre  $\sim 48$  m dans la couche supérieure ou la thermocline, avec un temps de mélange de l'ordre de 6 min (tableau II).  $L_b$  étant l'échelle verticale caractéristique au-delà de laquelle les forces de poussée inhibent la turbulence, cette dernière est prépondérante et homogène aux échelles inférieures où les forces de poussée sont négligeables. La contribution du vent (la valeur utilisée étant la valeur moyenne des observations du jour) dans l'expression (10) du cisaillement de courant est toutefois négligeable du fait de sa valeur bien trop faible par rapport à celle du courant de marée (rapport  $\sim 10^{-3}$  pour l'ensemble des stations de l'Estuaire moyen).

### DISSIPATION PAR LA MARÉE

Compte tenu de ce qui précède, l'expression (9) du taux de dissipation de l'énergie cinétique turbulente devient  $\varepsilon = C_{10}^{3/2} u^3 / k z$ , où  $C_{10}$  est le coefficient de traînée au fond. Des calculs simples montrent que, pour une station donnée,

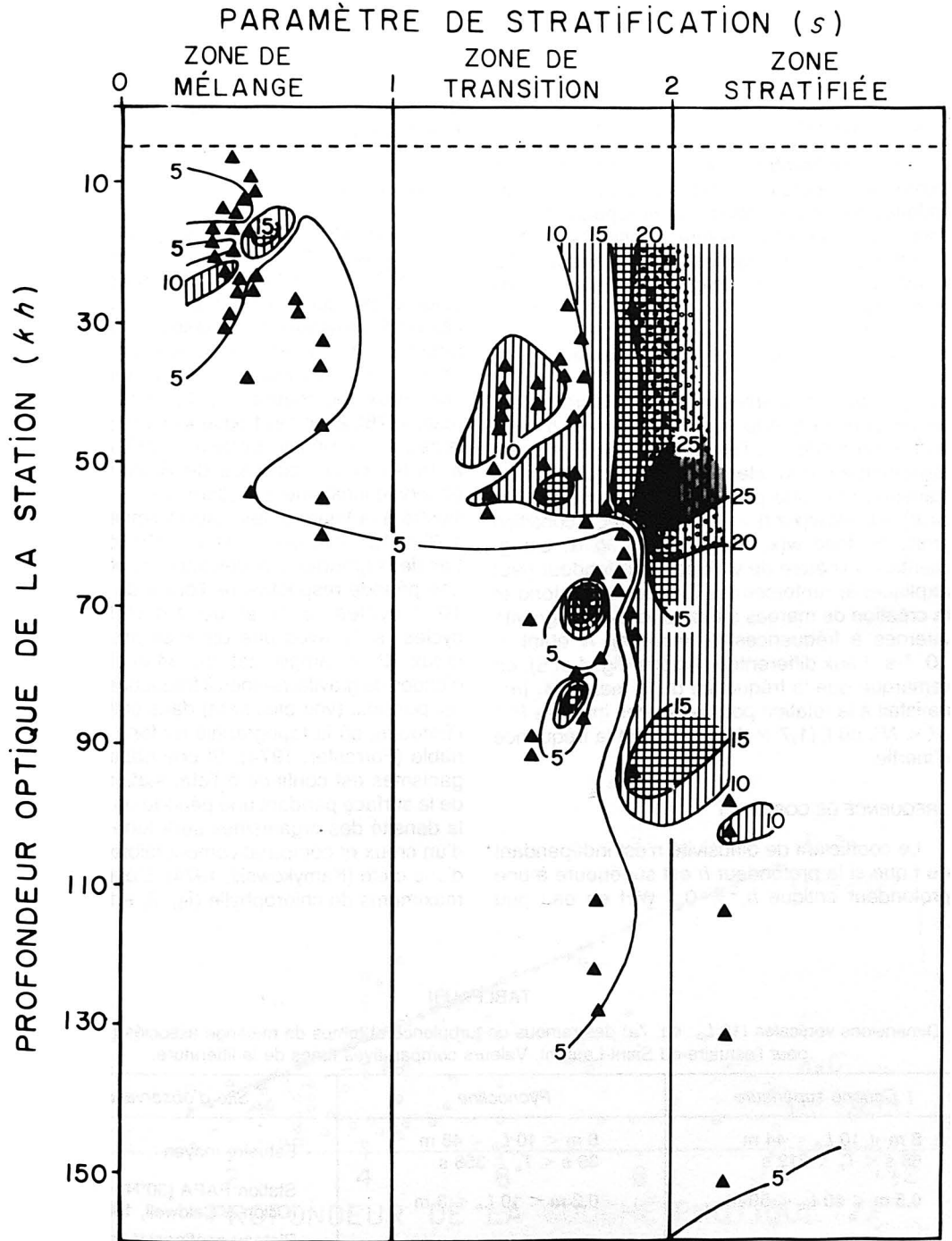


Figure 2. Isoplèthes de la chlorophylle  $a$  intégrée de la surface jusqu'au fond ( $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$ ), dans le diagramme  $s$ - $kh$ . Une augmentation de  $kh$  correspond à une baisse de l'intensité lumineuse moyenne dans la colonne d'eau et une augmentation de  $s$ , à une intensification de la stratification. La ligne (tirets) horizontale indique la profondeur optique d'une station où la profondeur d'eau serait égale à celle de 1% de la lumière à la surface ( $\log_e 100 = 4,6$ ).

$$\log \left( \frac{h}{u^3} \right) = \log \left( \frac{h}{\varepsilon} \right) - \log \left( \frac{kz}{C_{10}^{3/2}} \right)$$

À une profondeur donnée, plus la dissipation est forte, moins grande sera la stratification.

#### COURANT BAROCLINE ET MARÉE INTERNE

La marée barotrope peut engendrer des mouvements baroclines à travers les vitesses verticales induites par les variations de la topographie de fond. Thomson (1976) montre, à partir d'un modèle de chenal à deux couches, que la vitesse nette longitudinale ( $u_L$ ) dans la couche inférieure s'explime par

$$u_L = u_o + \Delta\rho/\rho \frac{\partial}{\partial x} \int_{t_o}^t (H - h) dt'$$

où  $u_o$  est la composante barotrope,  $H$  la profondeur de l'interface entre les deux couches et  $h$  cette même profondeur à l'équilibre.  $H = H(x, t)$  est déterminée par la vitesse verticale qui, pour un transport uniforme par la marée barotrope,  $\partial/\partial x (u_o h) = 0$ , est  $w(x, z, t) = -z \partial u_o / \partial x$  avec la condition limite au fond  $w(x, -h, t) = -u_o \partial h / \partial x$ . L'augmentation linéaire de  $w$  avec la profondeur peut expliquer le renforcement du courant au fond et la création de marées internes (ondes de gravité internes à fréquences de marées).  $N$  étant  $\sim 10^{-2} \cdot s^{-1}$  aux différentes stations (fig. 4 et 5), on remarque que la fréquence de la marée  $M_2$  ( $\sigma^2$ ) satisfait à la relation pour les ondes internes  $f_i^2 < \sigma^2 < N^2$ , où  $f_i$  ( $1,7 \times 10^{-5} \cdot s^{-1}$ ) est la fréquence d'inertie.

#### FRÉQUENCE DE CORIOLIS $f$

Le coefficient de diffusivité n'est indépendant de  $f$  que si la profondeur  $h$  est supérieure à une profondeur critique  $h_c = 0,1 W/f$  en eau peu

profonde (Csanady, 1976). En considérant  $W = (2,1 \times 10^{-3})^2 u$  et  $u$  (valeur moyenne sur le cycle de marée)  $\sim 2m \cdot s^{-1}$ ,  $h_c = 85$  m. Pour toutes les stations de mesure à une exception près (F 483),  $h < h_c$ , si bien que l'on peut admettre que  $Bh/u^3$  est le paramètre de mélange important (v.g. Garrett *et al.*, 1978).

#### ONDES INTERNES

La propagation d'ondes internes peut aussi influencer la structure verticale de la colonne d'eau, en modifiant la profondeur de la couche de mélange et par conséquent les déplacements verticaux du phytoplancton associés aux remous turbulents dûs au vent. La présence d'ondes internes dans la pycnocline a été observée par de nombreux chercheurs (v.g. Lafond, 1962; Denman, 1976), avec des fréquences comprises entre la fréquence d'inertie locale ( $f_i = 0,06$  cycles  $\cdot h^{-1}$  à  $48^\circ N$ .) et la fréquence de Brunt-Väisälä ( $N$ ) observée localement (Pollard, 1977). Pour le cas illustré à la figure 6, les valeurs limites sont  $f_i = 1,72 \times 10^{-5}$  cycles  $\cdot s^{-1}$  et  $N = 10^{-2}$  cycles  $\cdot s^{-1}$ . Les deux groupes d'ondes internes observés ont une période respective de l'ordre de 2 h ( $1,4 \times 10^{-4}$  cycles  $\cdot s^{-1}$ ) et de 4 h ( $6,9 \times 10^{-5}$  cycles  $\cdot s^{-1}$ ), avec une distance maximale pic-creux ( $2 \times$  amplitude) de 34 m. L'existence d'ondes de gravité internes à fréquences de marée est possible (voir plus haut) dans cette partie de l'Estuaire, où la topographie du fond est fort variable (Forrester, 1974). Si une population d'organismes est confinée à l'état stationnaire près de la surface pendant une période de ces ondes, la densité des organismes sera forte au-dessus d'un creux et comparativement faible au-dessus d'une crête (Kamykowski, 1974). L'étalement des maximums de chlorophylle (fig. 2) entre les pro-

TABLEAU II

Dimensions verticales ( $10 L_b$ : eq. 7a) des remous de turbulence et temps de mélange associés ( $T_b$ : eq. 7b), pour l'estuaire du Saint-Laurent. Valeurs comparatives tirées de la littérature.

Couche supérieure	Pycnocline	Site d'observation
8 m < $10 L_b$ < 44 m 66 s < $T_b$ < 212 s	6 m < $10 L_b$ < 48 m 39 s < $T_b$ < 358 s	Estuaire moyen
0,5 m < $10 L_b$ < 50 m	0,2 m < $10 L_b$ < 3 m	Station PAPA ( $50^\circ N$ ., $145^\circ O$ .) (Dillon & Caldwell, 1980)
$10 L_b = 30$ m		Plateau continental de la Nouvelle-Écosse (Oakey & Elliott, 1980, 1982)
$10 L_b = 36$ m		Couche de mélange, par vent moyen (Denman & Gargett, 1983)
$T_b = 1800$ s		

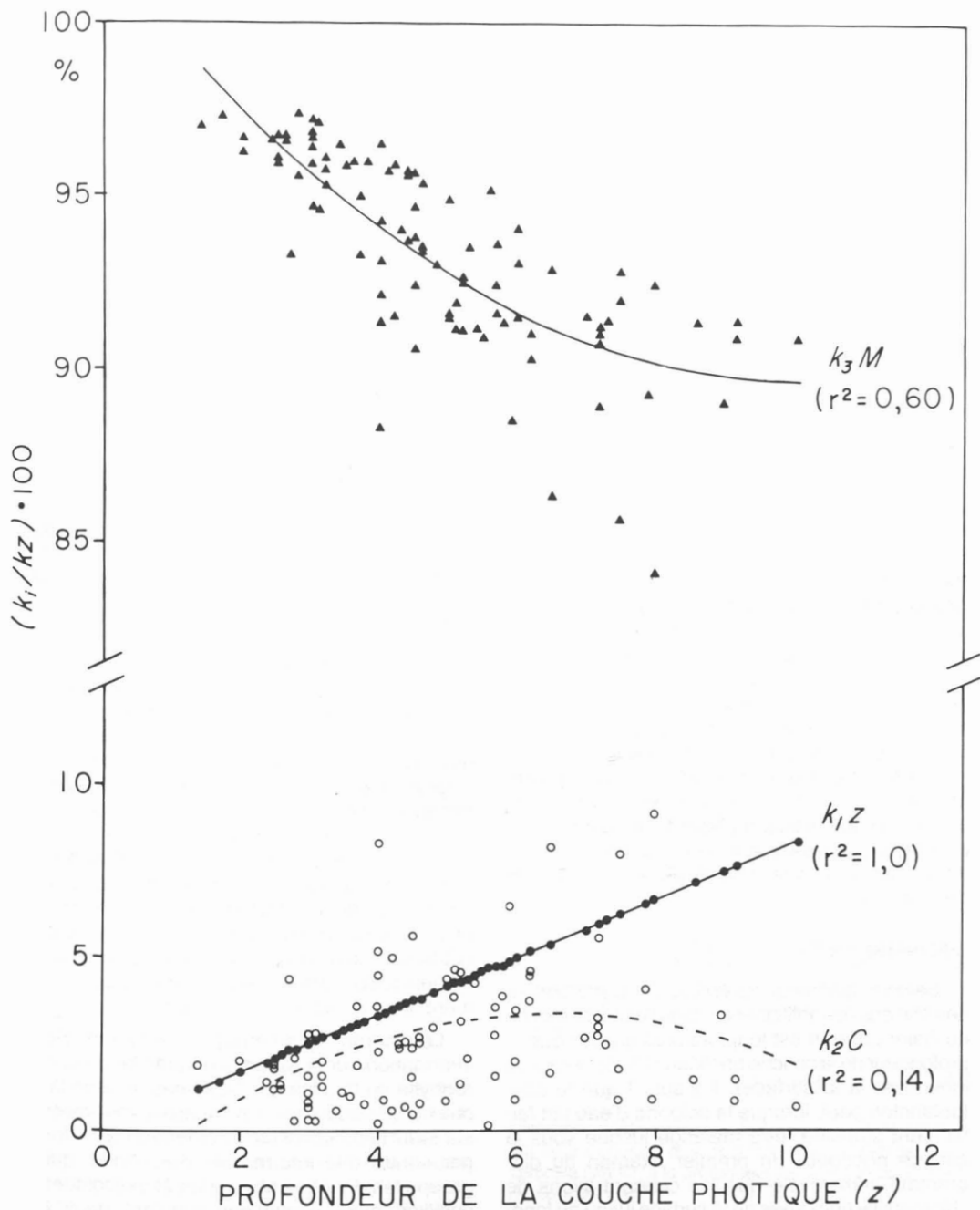


Figure 3. Contributions partielles de l'eau salée ( $k_1z$ ), de la chlorophylle ( $k_2C$ ) et des autres matières ( $k_3M$ ) à l'extinction de la lumière dans la couche photique ( $k_z$ ), en fonction de la profondeur de la couche photique ( $z$ ).

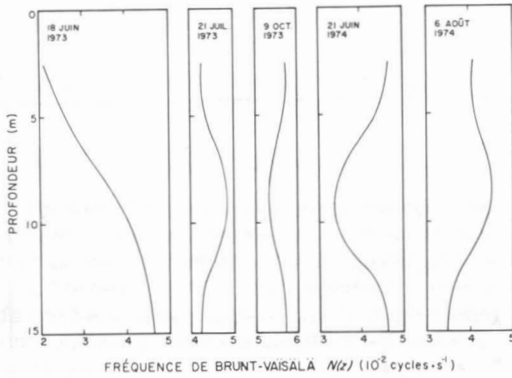


Figure 4. Profils verticaux moyens de la fréquence de Brunt-Väisälä  $N(z)$  à la station F 118, en 1973 et 1974.

fondeurs optiques moyennes et grandes pourrait dépendre de l'amplitude de ces ondes.

#### IMPORTANCE DE LA MARÉE

L'approche utilisée repose sur la liaison du degré de stratification au seul courant de marée ( $M_2$ ), dans l'Estuaire moyen considéré comme région partiellement mélangée. Les remous de turbulence engendrés par le vent peuvent y avoir des échelles spatio-temporelles importantes. Toutefois le mélange associé à ces remous est négligeable par rapport à celui associé à la dissipation de l'énergie cinétique turbulente relative à la marée semi-diurne. La fréquence de cette marée satisfait à la relation des ondes de gravité internes. Celles-ci, du fait que leurs amplitudes peuvent être élevées, rigissent l'épaisseur de la couche de mélange sur le cycle de marée et influencent la répartition verticale des populations de plancton.

#### DIAGRAMME $s-kh$

Selon le diagramme  $s-kh$  (fig. 2), la profondeur des stations échantillonnées dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent est toujours plus grande que la profondeur de la couche photique (1% de l'intensité lumineuse à la surface). Il s'ensuit que le phytoplancton peut, lorsque la colonne d'eau est faiblement stratifiée, être mélangé jusque sous la couche photique. Un premier examen du diagramme  $s-kh$  révèle que les concentrations de chlorophylle (intégrées de la surface jusqu'au fond) ne se répartissent pas de façon aléatoire par rapport à la stratification ( $s$ ) et à la profondeur optique ( $kh$ ) des stations d'échantillonnage. Les plus fortes valeurs de chlorophylle dans l'Estuaire moyen se rencontrent essentiellement dans la zone de transition marginalement stratifiée (1,2

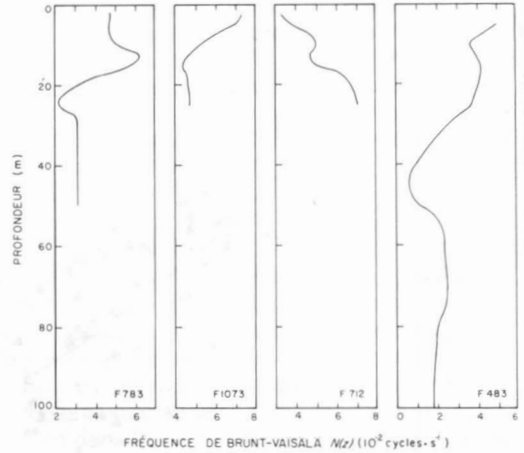


Figure 5. Profils verticaux moyens de la fréquence de Brunt-Väisälä  $N(z)$  en juillet 1983, à différentes stations.

$< s < 2,0$ ), à profondeurs optiques moyennes ou grandes ( $20 < kh < 110$ ) qui ont été observées à l'occasion dans le chenal nord. De plus, lorsque la stratification diminue, il y a tendance à rencontrer de fortes valeurs de chlorophylle dans des eaux un peu plus illuminées (profondeur optique plus faible).

De façon générale dans le diagramme  $s-kh$  (fig. 2), l'illumination dans la colonne d'eau ne diminue pas avec une augmentation de la chlorophylle, ce qui indique que la croissance du phytoplancton n'est pas responsable des augmentations de turbidité. Le calcul de l'extinction liée à l'eau de mer, à la chlorophylle et aux autres matières présentes dans la couche photique (fig. 3) montre qu'il n'y a aucune relation entre l'extinction causée par la chlorophylle ( $k_2C$ ) et la profondeur de la couche photique ( $z$ ). En fait, plus de 90% de l'extinction de la lumière dans l'Estuaire moyen (fig. 3) est causée par d'autres matières, dont les variations sont vraisemblablement liées à l'advection horizontale.

Le diagramme  $s-kh$  (fig. 2) ne fournit aucune information sur la répartition verticale de la chlorophylle en fonction de l'illumination et de la turbulence, puisque les trois variables sont intégrées sur toute l'épaisseur de la colonne d'eau. Il fournit par contre une information synoptique, qui regroupe les données physiques et biologiques recueillies aux six stations pendant deux étés consécutifs. Il ressort de l'examen de ce diagramme et de la discussion qui précède que (1) le mélange vertical, non négligeable dans l'Estuaire moyen (axe  $s$ ), est causé à la fois par les remous de turbulence engendrés par le vent et la marée, sa profondeur étant modulée par l'ad-

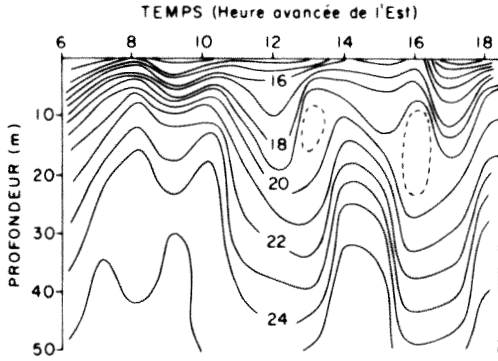


Figure 6. Variations de la profondeur des isopycnes ( $\sigma_t$ ) à la station F 172, le 8 octobre 1983.

vection verticale associée à la propagation d'ondes internes, (2) l'extinction de la lumière (axe  $kh$ ) est due à plus de 90% à des matières autres que le phytoplancton, (3) les valeurs maximales de chlorophylle  $a$  sont rencontrées dans la zone de transition marginalement stratifiée et à profondeurs optiques moyennes ou grandes, c'est-à-dire relativement peu éclairées. Selon Demers & Legendre (1981, 1982), une augmentation du mélange vertical (stratification plus faible) cause une baisse de l'intensité lumineuse moyenne à laquelle sont exposées les cellules phytoplanctoniques, alors entraînées à des profondeurs plus grandes. Ceci pourrait expliquer la remontée des isolignes de chlorophylle vers des profondeurs optiques plus faibles, lorsque la stratification diminue (fig. 2). Les eaux stratifiées ( $s > 2$ ) et relativement peu éclairées ( $kh > 110$ ) ne supportent pas, dans l'Estuaire moyen, de fortes biomasses chlorophylliennes; comme ces eaux se rencontrent aux stations F 172 et F 484 dans le chenal nord, il n'est pas impossible qu'elles soient occasionnellement en limitation nutritive.

Tout comme dans Bowman *et al.* (1981), le diagramme  $s-kh$  doit être utilisé comme un outil surtout descriptif, permettant d'associer les biomasses phytoplanctoniques aux caractéristiques de stratification et d'illumination de la colonne d'eau. Le petit nombre d'applications de ce diagramme à des situations réelles ne permet toutefois pas d'expliquer pourquoi des biomasses maximales correspondent à une combinaison particulière de  $s$  et  $kh$ , dans un milieu donné. Bowman *et al.* (1981) proposent que chaque catégorie taxonomique (diatomées, microflagellés) occupe une région différente du diagramme  $s-kh$ . Il est toutefois difficile de comparer le diagramme  $s-kh$  qu'ils ont publié avec celui de l'Estuaire moyen (fig. 2), puisque les profondeurs optiques de leurs stations sont beaucoup plus faibles ( $< 30$ ). Les observations dans l'Estuaire

moyen montrent que les fortes biomasses phytoplanctoniques sont confinées dans le secteur marginalement stable de la zone de transition du diagramme  $s-kh$ . Ces observations corroborent le modèle de Legendre & Demers (1985), voulant que les maxima de production se retrouvent du côté stable des zones de transition (ergoclines) entre régimes à fort et à faible niveaux d'énergie de mélange. Dans le cas de l'Estuaire moyen, c'est la marée qui est la principale source de cette énergie et qui détermine aussi bien  $s$  (turbulence) que  $k$  (advection horizontale des matières en suspension).

ANNEXE

Paramètre de stratification

Considérons l'équation régissant la poussée  $b$  ( $b = -g\Delta\rho/\rho_0$ )

$$\frac{\partial b}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} (K_v \frac{\partial b}{\partial z}) \tag{A1}$$

avec les conditions aux limites  $K_v(\partial b/\partial z) = B$  à la surface de l'eau, et  $\partial b/\partial z = 0$  au fond.  $K_v$  est le coefficient de diffusivité turbulente verticale,  $\rho$  la densité et  $\rho_0$  la densité de référence.  $B$  est le taux de transfert de chaleur  $Q$  en surface ( $B = g\alpha Q/\rho C_p$ ), et la fréquence de Brunt-Väisälä  $N$  s'exprime par  $N^2 = \partial b/\partial z$ . En supposant que  $K_v$  et  $B$  sont constants et en ignorant les termes transitoires, la solution de (A1) s'écrit

$$b = b_0 + Bt/h + Bz^2/(2K_v h) \tag{A2}$$

d'où l'on déduit que  $N^2 = Bz/K_v h$  et par conséquent

$$K_v = Bz/hN^2 \tag{A3}$$

Bowden & Hamilton (1975) donnent, dans le cas d'une eau peu profonde, l'expression suivante pour  $K_v$  (voir également Pritchard, 1971)

$$K_v = K_0 (1 + \sigma Ri)^p \tag{A4}$$

où  $K_0 = Cuh$ ,  $C$  étant une constante d'ordre  $10^{-3}$ ,  $\sigma = 3.3$  et  $p = 1.5$  (Munk & Anderson, 1948). Le nombre de Richardson  $Ri = N^2/(\partial u/\partial z)^2$  où  $(\partial u/\partial z)$  est estimé par la relation (10). Des expressions (A3) et (A4), on établit que

$$\frac{Bh}{u^3} = \frac{C h^3}{z u^2} N^2(z) (1 + \rho Ri)^p \tag{A5}$$

La relation (A5) montre que le paramètre de stratification est lié au courant  $u$ , à la différence de densité sur la verticale (via  $N$ ), à la profondeur locale et au cisaillement du courant (via  $Ri$ ).

Remerciements

Ce travail a été réalisé grâce à des subventions au GIROQ du Fonds F.C.A.C. du Québec, du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (C.R.S.N.G.) et de la Fondation Donner du Canada



ainsi qu'à une subvention du C.R.S.N.G. au second auteur. Nous remercions les assistants de recherche et techniciens qui ont participé aux missions à la mer et ont effectué les analyses en laboratoire ainsi que Lise Roy-Saint-Pierre pour la réalisation des figures.

### Références

- BLACKADAR, A.K. & H. TENNEKES, 1968. Asymptotic similarity in neutral barotropic atmospheric layers. — *J. atmos. Sci.*, 25: 1015-1020.
- BOWDEN, K.F. & P. HAMILTON, 1975. Some experiments with a numerical model of circulation and mixing in a tidal estuary. — *Estuar. coast. mar. sci.*, 3: 281-301.
- BOWMAN, M.J., W.E. ESAIAS & M.B. SCHNITZER, 1981. Tidal stirring and the distribution of phytoplankton in Long Island and Block Island Sounds. — *J. mar. Res.*, 39: 587-603.
- CAMERON, W.M. & D.W. PRITCHARD, 1963. Estuaries. — Pages 306-324 in M.N. Hill (ed.). *The sea*, Vol. 2. Interscience Publ., New York, 554 p.
- CERCEAU, J., 1974. Modèle mathématique pour l'étude de la variation cyclique de la salinité dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent. — Thèse M.Sc., Univ. Laval, Québec, 112 p.
- CSANADY, G.T., 1976. Mean circulation in shallow seas. — *J. geophys. Res.*, 81: 5389-5399.
- D'ANGLEJAN, B., 1981. On the advection of turbidity in the middle St. Lawrence Estuary. — *Estuaries*, 4: 2-15.
- DEMERS, S. & L. LEGENDRE, 1981. Mélange vertical et capacité photosynthétique du phytoplancton estuarien (estuaire du Saint-Laurent). — *Mar. Biol.*, 64: 243-250.
- DEMERS, S. & L. LEGENDRE, 1982. Water column stability and photosynthetic capacity of estuarine phytoplankton: long-term relationships. — *Mar. Ecol. Prog. Serv.*, 7: 337-340.
- DEMERS, S., L. LEGENDRE & J.-C. THERRIAULT (sous presse). Phytoplankton responses to vertical tidal mixing. — In M.J. Bowman, C.M. Yentsch & W.T. Peterson (eds.). *Tidal mixing and plankton dynamics*. Springer-Verlag, New York.
- DENMAN, K.L., 1976. Covariability of chlorophyll and temperature in the sea. — *Deep-Sea Res.*, 23: 539-550.
- DENMAN, K.L. & A.E. GARGETT, 1983. Time and space scales of vertical mixing and advection of phytoplankton in the upper ocean. — *Limnol. Oceanogr.*, 28: 801-815.
- DILLON, T.M. & D.R. CALDWELL, 1980. The Batchelor spectrum and dissipation in the upper ocean. — *J. geophys. Res.*, 85: 1910-1916.
- FORRESTER, W.D., 1974. Internal tides in St. Lawrence Estuary. — *J. mar. Res.*, 32: 55-56.
- GODIN, G., 1965. Some remarks on the tidal motion in a narrow rectangular sea of constant depth. — *Deep-Sea Res.*, 12: 461-468.
- GODIN, G., 1979. La marée dans le golfe et l'estuaire du Saint-Laurent. — *Naturaliste can.*, 106: 105-121.
- GARRETT, C.J.R., J.R. KEELEY & D.A. GREENBERG, 1978. Tidal mixing versus thermal stratification in the Bay of Fundy and Gulf of Maine. — *Atmosphere-Ocean*, 16: 403-423.
- JAMES, I.D., 1977. A model of the annual cycle of temperature in a frontal region of the Celtic Sea. — *Estuar. coast. mar. Sci.*, 5: 339-353.
- KAMYKOWSKI, D., 1974. Possible interactions between phytoplankton and semi-diurnal internal tides. — *J. mar. Res.*, 32: 66-89.
- LAFOND, E.C., 1962. Internal waves. Part 1. — Pages 731-751 in M.N. Hill (ed.). *The sea*, Vol. 1. Interscience Publ., New York, 864 p.
- LEGENDRE, L. & S. DEMERS, 1985. Auxiliary energy, ergoclines and aquatic biological production. — *Naturaliste can.*, 112: 5-14.
- LORENZEN, C.J., 1972. Extinction of light in the ocean by phytoplankton. — *J. Cons. int. Expl. Mer.*, 34: 262-267.
- MARGALEF, R., M. ESTRADA & D. BLASCO, 1979. Functional morphology of organisms involved in red tides, as adapted to decaying turbulence. — Pages 89-94 in D.L. Taylor & H.H. Seliger (eds.). *Toxic dinoflagellate blooms*. Elsevier North Holland Inc., New York, 505 p.
- MONIN, A.S. & A.M. YAGLOM, 1971. *Statistical fluid mechanics*. — MIT Press, Massachusetts, 769 p.
- MUIR, L.R., 1979. Internal tides in the middle estuary of the St. Lawrence. — *Naturaliste can.*, 106: 27-36.
- MUIR WOOD, A.M. & C.A. FLEMING, 1981. *Coastal hydraulics*. — John Wiley & Sons, New York, 280 p.
- MUNK, W. & E.R. ANDERSON, 1948. Notes on a theory of the thermocline. — *J. mar. Res.*, 7: 276-295.
- NEU, H.J.A., 1970. A study on mixing and circulation in the St. Lawrence Estuary up to 1964. — AOL Rep. 1970-9, Bedford Inst. Oceanogr., Dartmouth, Nova Scotia, 31 p.
- OAKEY, N.S. & J.A. ELLIOTT, 1980. Dissipation in the mixed layer near Emerald Basin. — Pages 123-133 in J.C.J. Nihoul (ed.). *Marine turbulence*. Elsevier, Amsterdam, 378 p.
- OAKEY, N.S. & J.A. ELLIOTT, 1982. Dissipation within the surface-mixed layer. — *J. phys. Oceanogr.*, 12: 171-185.
- PINGREE, R.D. & D.K. GRIFFITHS, 1977. The bottom-mixed layer on the continental shelf. — *Estuar. coast. mar. Sci.*, 5: 399-413.
- PINGREE, R.D., P.M. HOLLIGAN & G.T. MARDELL, 1978. The effects of vertical stability on phytoplankton distributions in the summer on the northwest European Shelf. — *Deep-Sea Res.*, 25: 1011-1028.
- PLATZMAN, G.W., 1971. Ocean tides and related waves. — Pages 239-291 in W.H. Reid (ed.). *Mathematical problems in the geophysical sciences*. Vol. 14. Am. Math. Soc., Providence, Rhode Island, 370 p.

- POLLARD, R.T., 1977. Observations and theories of Langmuir circulations and their role in near surface mixing. — Pages 235-251 in M.V. Angel (ed.). *Voyage of discovery: George Deacon 70th Anniv. Vol.*, Pergamon, Oxford, 199 p.
- PRITCHARD, D.W., 1971. Hydrodynamic models. — Pages 5-33 in G. Ward & W. Epey (eds.). *Estuarine modelling: an assessment*. Environmental Protection Agency Rep. 16070 DZV 02/71, Washington, D.C.
- REID, S.J., 1977. Circulation and mixing in the St. Lawrence Estuary near Ilet Rouge. — BIO Report 77-1, Bedford Inst. Oceanogr., Dartmouth, Nova Scotia, 36 p.
- SIMPSON, J.H. & J.R. HUNTER, 1974. Fronts in the Irish Sea. — *Nature*, 250: 404-406.
- SUNDARAM, T.R. & R.G. REHM, 1973. The seasonal thermal structure of deep temperate lakes. — *Tellus*, 25: 157-168.
- THOMSON, R.E., 1976. Tidal currents and estuarine-type circulation in Johnstone Strait, British Columbia. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 33: 2242-2264.
- YENTSCH, C.S. & D.W. MENZEL, 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. — *Deep-Sea Res.*, 10: 221-231.



# INFLUENCE DU GLACIEL SUR LA RÉPARTITION MINÉRALOGIQUE DE LA FRACTION SABLEUSE DE LA ZONE LITTORALE DANS LA RÉGION DE TROIS-PISTOLES<sup>1</sup>

G. DRAPEAU

*INRS-Océanologie, Laboratoire océanologique de Rimouski  
310 Avenue des Ursulines, Rimouski (Québec) G5L 3A1*

et

R. MORIN

*Laboratoire océanologique de Rimouski, Université du Québec à Rimouski  
310 Avenue des Ursulines, Rimouski (Québec) G5L 3A1*

## Résumé

On démontre en utilisant la méthode des plans de régression (trend surface analysis) que le glacier influence la répartition minéralogique de la fraction sableuse des sédiments récents de la zone littorale dans la région de Trois-Pistoles (Québec). Deux composantes minéralogiques sont analysées, la composante sédimentaire de la taille de 1 mm et la composante mafique de la taille de 0,125 mm. Les plans de régression obtenus pour ces deux composantes montrent que d'une part la composante sédimentaire diminue du rivage vers le large selon un gradient de 5,4%/km et que d'autre part la composante mafique diminue du large vers le rivage selon un gradient moins prononcé de 1,8%/km. Comme la source de la composante mafique est identifiée à la côte nord de l'estuaire du Saint-Laurent et la source de la composante sédimentaire à la côte sud et que la glace est le seul agent capable de transporter des sédiments sableux de la rive nord à la rive sud, on conclut que le glacier est un processus actif de transport du sable dans la région étudiée. Ce processus est d'autant plus évident que la couche de sédiments sableux est très mince, de l'ordre de 5 cm, dans la zone littorale de Trois-Pistoles.

## Abstract

Trend surface analysis is used to show the influence of drifting ice on the mineralogic distribution of the sand fraction of the surficial sediments from the coastal zone in Trois-Pistoles area (Québec). Two mineralogical components are analysed, the sedimentary component of the 1 mm grain size and the mafic component of the 0,125 mm grain size. Linear trend surfaces for these two components show that on one hand the sedimentary component decreases away from the seashore with a gradient of 5.4%/km and on the other hand the mafic component decreases towards the seashore with a weaker gradient of 1.8%/km. As the source for the mafic component is from the north shore of the Estuary and the source for the sedimentary component is from the south shore, and as drifting ice is the only process capable of transporting sandy sediments from the north shore to the south shore, it is concluded that drifting ice is an active sedimentary process for the transport of sand in the study area. This process is more evident because of the thin layer of sandy sediments, approximately 5 cm, in the coastal zone of Trois-Pistoles area.

## Introduction

La zone littorale de la région de Trois-Pistoles est intéressante parce qu'on y trouve regroupés

plusieurs des traits morphologiques caractéristiques des conditions particulières de l'estuaire du Saint-Laurent. Les travaux de Morin (1981) ont montré comment la répartition granulométrique et la répartition minéralogique des sédiments pouvaient s'expliquer en fonction des processus hydrodynamiques et glaciels qui prévalent dans cette région.

<sup>1</sup> Contribution au 2<sup>e</sup> Symposium sur l'océanographie de l'estuaire du Saint-Laurent (Estuaire du Saint-Laurent: processus océanographiques et écologiques).

Le secteur étudié est situé sur la plate-forme sud de l'estuaire maritime du Saint-Laurent (fig. 1). Il est limité au nord par l'Isle-Verte, l'île aux Pommes et l'île aux Basques, à l'ouest par la rivière Verte et à l'est par le cap Marteau. La profondeur d'eau à marée haute atteint 9 m au large. La pente de l'estran est inférieure à un pour cent et augmente plus rapidement à l'est qu'à l'ouest. Le marnage maximum étant de 5 m et en moyenne de 3,4 m, la marée découvre de larges zones intertidales pouvant atteindre 3 km de largeur à l'ouest et au centre de la région et 1 km à l'est. Les îles mentionnées plus haut sont allongées parallèlement à la côte. Un schorre et une slikke se sont développés dans la partie ouest de la région. La rivière Trois-Pistoles, dont le débit est en moyenne de  $17,7 \text{ m}^3/\text{s}$  et en crue de 100 à  $500 \text{ m}^3/\text{s}$  (Ministère des Richesses Naturelles du Québec, 1977) se jette dans l'estuaire du Saint-Laurent au centre de la région étudiée.

Le rôle des processus hydrodynamiques, en particulier celui des vagues a été discuté dans une publication antérieure qui explique comment la répartition de la granulométrie de la couche superficielle de sédiments résulte de l'action combinée de la houle et de la marée (Drapeau & Morin, 1981).

Le présent article est consacré à l'interprétation de la répartition minéralogique de la fraction sableuse des sédiments de la couche superficielle. Les travaux de Morin (1981) ont montré que la répartition minéralogique des sédiments de surface n'était pas uniforme et que la composition minéralogique des sables variait d'une façon générale en fonction de la distance à la côte et en particulier radialement à la rivière Trois-Pistoles.

### Méthodologie

Les échantillons de sédiments ont été prélevés manuellement au moyen d'une petite benne. Soixante-trois des 155 échantillons étaient en prédominance sableux et répartis de façon à pouvoir servir à l'analyse minéralogique. La localisation de ces soixante-trois échantillons apparaît sur les figures 2 et 3.

La détermination des proportions relatives des différentes composantes minéralogiques des sédiments a été effectuée par comptage de grains dans un champ quadrillé ( $1 \text{ cm} \times 1 \text{ cm}$ ) à l'aide d'un microscope binoculaire de grossissement  $10 \times$  à  $50 \times$ . Les grains de sédiments en contact avec les mailles de la grille sont recensés et ceux à l'intérieur des mailles sont exclus du comptage. Un minimum de 200 grains, plus souvent 300, a été recensé pour chaque analyse afin de s'assurer d'une représentation adéquate des différents minéraux qui composent les sédiments.

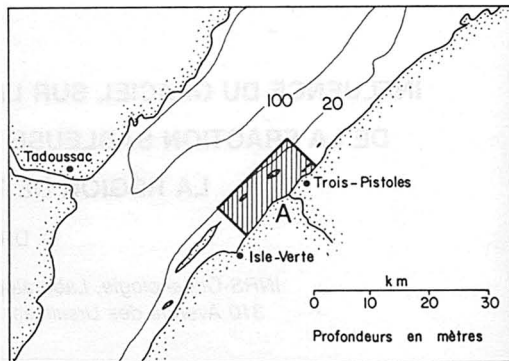


Figure 1. Carte de localisation de la région étudiée sur la côte sud de l'estuaire du Saint-Laurent.

Étant donné le grand nombre d'échantillons analysés, comportant 8 classes de tailles chacun (intervalle, 1 unité phi), il a fallu choisir des classes de tailles représentatives de l'ensemble des sédiments. La taille de 1 mm ( $0 \phi$ ) a été retenue pour caractériser en particulier la distribution des fragments de roches dans les échantillons. La classe de taille de 0,125 mm ( $3 \phi$ ) pour sa part est particulièrement appropriée pour déterminer les proportions des différents minéraux composant les sédiments, en particulier les minéraux mafiques.

### Résultats

L'identification des caractéristiques minéralogiques à l'aide d'un binoculaire a porté sur les paramètres suivants: quartz et feldspath laiteux, quartz et feldspath vitreux, microcline, fragments de roches ignées, fragments de roches métamorphiques, siltites argileuses, grès, argillites vertes, argillites rouges, ferro-magnésiens foncés, ferro-magnésiens clairs, micas et grenats.

Comme le quartz et le feldspath laiteux ou vitreux de même que la microcline peuvent provenir de différentes sources (origine sédimentaire ou ignée), ils ont été regroupés sous la désignation de composante felsique. Les fragments de roches ignées et métamorphiques ont été aussi regroupés sous la désignation de composante cristalline, étant donné la faible proportion des fragments de roches métamorphiques. La composante sédimentaire regroupe les siltites argileuses, les grès, les argillites vertes et les argillites rouges. Enfin, les minéraux mafiques regroupent les ferro-magnésiens, les micas et les grenats. La faible proportion de ces minéraux dans les sédiments ne permet pas de caractériser chacun des minéraux mafiques. Nous avons donc retenu quatre

composantes principales dans l'analyse minéralogique des sédiments pour chacune des deux classes de taille étudiées:

- Composante felsique
  - Quartz et feldspath laiteux
  - Quartz et feldspath vitreux
  - Microline
- Composante cristalline
  - Fragments de roches ignées
  - Fragments de roches métamorphiques
- Composante sédimentaire
  - Grès
  - Siltites argileuses
  - Argilites rouges
  - Argilites vertes
- Composante mafique
  - Ferromagnésiens foncés
  - Ferromagnésiens clairs
  - Micas
  - Grenats

Les composantes felsique, sédimentaire et cristalline furent retenues comme paramètres minéralogiques examinés pour la classe de taille de 1 mm. Cependant étant donné que la composante felsique a peu de variation régionale, ce sont les composantes sédimentaire et cristalline qui sont les plus significatives dans la région étudiée. Pour la classe de taille 0,125 mm, quatre composantes parmi les paramètres minéralogiques examinés ont été retenues soit les composantes felsique, sédimentaire, cristalline et mafique. Seules les composantes sédimentaire et mafique présentent un intérêt particulier, la composante felsique étant à peu près constante et la composante cristalline inexistante.

La composante sédimentaire pour la classe de taille de 1 mm (fig. 2A) est très élevée au sud de la région (70-80%) et diminue vers le nord où elle ne représente plus que 30 à 40% du sédiment dans la zone subtidale. On observe aussi une diminution du matériel sédimentaire radialement à la rivière des Trois-Pistoles, plus marquée à l'ouest de la rivière qu'à l'est. On observe une répartition de la composante sédimentaire similaire pour la classe de taille de 0,125 mm dans de plus faibles proportions. Cependant pour la classe de taille de 0,125 mm, la composante felsique représente de 60 à 80% de la composition minéralogique. La composante cristalline pour la classe de taille de 1 mm varie inversement à celle du matériel sédimentaire. Ainsi augmente-t-elle depuis le sud de la région vers la zone subtidale et en s'éloignant de la rivière des Trois-Pistoles. La composante mafique (0,125 mm) est quasi inexistante au sud de la région (< 5%), mais elle

augmente vers la zone subtidale particulièrement de part et d'autre de l'île aux Basques où elle atteint entre 20 et 40% (fig. 3A).

## Discussion

Rappelons d'abord que Dionne (1972a) a mis en évidence l'importance du glacial comme agent de transport des blocs et des galets. Une caractéristique de l'estuaire du Saint-Laurent est qu'il est bordé au nord par le bouclier Laurentien, composé uniquement de roches ignées et métamorphiques, et au sud uniquement par des

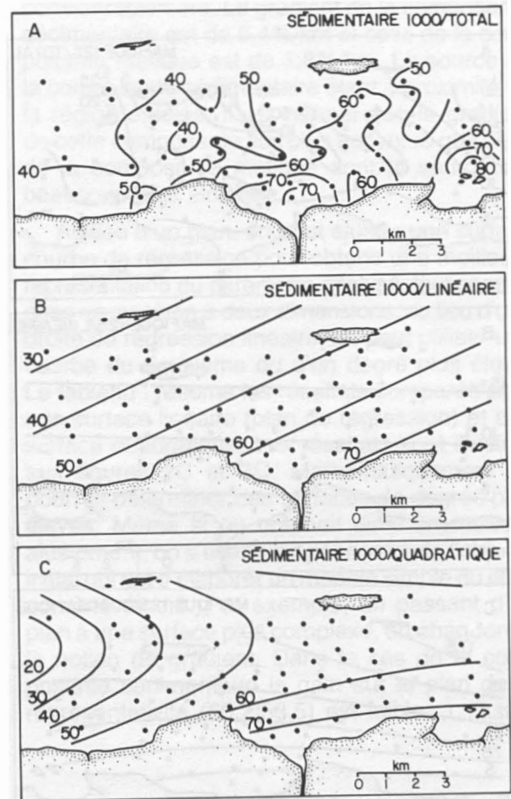


Figure 2. A) Répartition de la composante sédimentaire de la taille de 1000 µm (1 mm). La localisation des prises d'échantillons est indiquée par des cercles noirs. Les contours de la concentration de la composante sont en pourcentages. On reconnaît l'île aux Pommes sur la partie nord-ouest de la carte et l'île aux Basques plus à l'est. Le trait de côte souligné la rivière des Trois-Pistoles située au centre de la partie inférieure de la carte. B) Plan de régression linéaire de la composante sédimentaire. Les traits pleins identifient le plan, chaque ligne correspondant à un pourcentage donné. C) Surface de régression quadratique de la composante sédimentaire. La surface quadratique est décrite par des lignes d'isovaleurs à intervalles de 10%.

roches sédimentaires du groupe des Appalaches. Cette configuration géologique particulière permet donc d'utiliser la composition minéralogique des sédiments pour déterminer leur provenance. Par exemple, les blocs cristallins que l'on retrouve sur le littoral actuel proviennent nécessairement de la rive nord de l'estuaire du Saint-Laurent puisque la rive sud est composée uniquement de roches sédimentaires. Dionne (1971) a montré que la proportion de galets cristallins dans les dépôts de plages anciennes est d'environ 15% et très faible dans les dépôts fluvio-glaciaires (2%). Par contre, les plages actuelles contiennent une proportion élevée de galets cristallins, soit environ

25%. Cette différence de composition minéralogique du littoral actuel montre l'importance des processus glaciaires seuls capables de transporter des galets d'une rive à l'autre de l'estuaire du Saint-Laurent. Pour les blocs, les proportions de cristallins sont beaucoup plus importantes. Plus de 60% pour le rivage actuel (Dionne, 1972b).

Si l'on pose l'hypothèse que l'action des glaces flottantes, c'est-à-dire le glacier, joue aussi un rôle sur la répartition minéralogique des sédiments de la taille du sable, il faut être en mesure de le démontrer d'une façon objective. Pour ce faire, nous utilisons la méthode des plans de régression mieux connue sous son appellation anglaise de «trend surface analysis». L'utilisation des plans de régression en géologie a été établie par Grant (1957). Krumbein pour sa part a été un des principaux promoteurs de cette approche et a illustré par plusieurs exemples les avantages qu'on pouvait en tirer (Krumbein & Graybill, 1965).

Le plan de régression reprend en trois dimensions le concept de la régression linéaire couramment utilisée pour des espaces à deux dimensions. Le principe du plan de régression consiste à utiliser deux axes d'un système orthogonal à trois dimensions pour représenter les coordonnées géographiques d'un paramètre donné. Le troisième axe représente le paramètre analysé, de sorte qu'on peut considérer que le paramètre analysé (dans le cas qui nous intéresse, les composantes minéralogiques) est exprimé par une surface ordinairement représentée en deux dimensions par des isocontours (Miller & Kahn, 1962). Le plan de régression de la surface du paramètre analysé est obtenu par la méthode des moindres carrés, similairement aux lignes de régression pour un système à deux dimensions. De la même façon que pour les lignes de régression en deux dimensions, on calcule pour les plans de régression, la proportion de variabilité du paramètre qui est expliquée par le plan de régression de même que les seuils de confiance.

La pente du plan de régression est une mesure du gradient spatial du paramètre analysé. Rappelons que le gradient n'a pas de relation avec le seuil de confiance. Par exemple, un plan horizontal peut représenter très bien une variable donnée, mais l'horizontalité de plan indiquerait que le paramètre ne varie pas en fonction des coordonnées géographiques. On peut tenter d'obtenir une meilleure représentation d'un paramètre en le représentant par une surface d'un degré plus élevé plutôt que par un plan du premier degré. Le tableau I montre que pour le problème qui nous intéresse les surfaces plus complexes ne sont pas systématiquement plus représentatives du paramètre analysé.

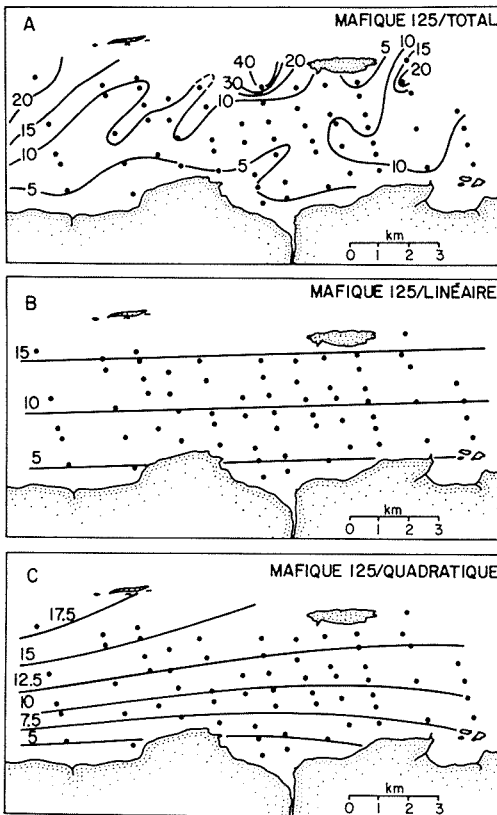


Figure 3. A) Répartition de la composante mafique de la taille de 125  $\mu\text{m}$  (0,125 mm). La localisation des prises d'échantillons est indiquée par des cercles noirs. Les contours de la concentration de la composante sont en pourcentage. L'échelle des trois cartes de cette figure est la même que celle de la figure 2. B) Plan de régression linéaire de la composante mafique. Les traits pleins identifient le plan, chaque ligne correspondant à un pourcentage donné. C) Surface de régression quadratique de la composante mafique. La surface quadratique est décrite par des lignes d'isovaleurs à intervalles de 2,5%.

On vérifie la validité de l'hypothèse que le glacial est un des facteurs responsables de la répartition des sédiments sableux en analysant en particulier deux composantes minéralogiques, la composante sédimentaire de la classe de taille de 1 mm (1000  $\mu\text{m}$ ) et la composante mafique de la taille de classe de 0,125 mm (125  $\mu\text{m}$ ). Deux classes de taille de sédiments sont utilisées pour assurer l'indépendance, l'un par rapport à l'autre, des deux paramètres. En effet, lorsqu'une composante d'une classe de taille est répartie selon un gradient donné, les autres composantes de la même classe vont forcément montrer un effet inverse puisque la proportion de chaque composante est exprimée en pourcentage. En comparant des composantes appartenant à des classes de taille différente, on s'assure ainsi de l'indépendance d'un paramètre par rapport à l'autre. La composante sédimentaire de 1000  $\mu\text{m}$  est utilisée pour évaluer la répartition des grains de sédiments dont la source est définitivement la côte sud de l'Estuaire. En contrepartie, si l'hypothèse s'avère véridique, la composante mafique de 125  $\mu\text{m}$ , dont la répartition est indépendante des composantes de taille de 1000  $\mu\text{m}$  et dont la source est identifiée à la côte nord de l'Estuaire, devra diminuer en fonction de la distance de la source.

Le plan de régression pour la composante sédimentaire de 1000  $\mu\text{m}$  est illustré à la figure 2B. Comme l'indique le tableau I, ce plan de régression explique 53,5% de la répartition spatiale de la composante sédimentaire. Ce plan de régression (seuil de confiance de 99,9%) montre qu'effectivement la composante sédimentaire diminue de la côte vers le large. On peut expliquer l'inclinaison par rapport à la côte des lignes d'isovaleurs comme étant le reflet de l'influence de la rivière des Trois-Pistoles dont l'apport de sédiments est dévié vers l'aval de l'Estuaire et augmente ainsi la contribution «sédimentaire» davantage sur la droite de la figure 2B. Le plan

de régression pour la composante mafique de 125  $\mu\text{m}$  est illustré à la figure 3B. Ce plan de régression est moins représentatif que le précédent de la composante qu'il représente. En effet, comme l'indique le tableau I, le plan lui-même représente 25,3% de la variabilité de la composante mafique; le seuil de confiance est néanmoins de 99,9%. Ce plan de régression montre que la composante mafique diminue du large vers la côte. Les lignes d'isovaleurs sont parallèles à la côte, ce qui concorde avec le fait que la source de la composante mafique soit éloignée et très étendue par rapport à la dimension de la zone étudiée. On constate aussi que les gradients des deux plans de régression diffèrent considérablement. Le gradient de la composante sédimentaire est de 5,4%/km et celui de la composante mafique est de 1,8%/km. La source de la composante sédimentaire étant à proximité de la région étudiée, il est normal que le gradient de cette composante soit plus accentué que celui de la composante mafique dont la source est beaucoup plus éloignée.

Au lieu d'un plan, on peut ajuster une surface courbe de régression pour obtenir une meilleure représentation du paramètre analysé, tout comme dans un système à deux dimensions, au lieu d'une droite de régression linéaire, on peut utiliser une courbe du deuxième ou d'un degré plus élevé. Le tableau I résume les résultats comparés pour une surface linéaire (plan de régression) et une surface quadratique. Les résultats sont illustrés aux figures 2C et 3C. Mathématiquement on pourrait déterminer des surfaces de degrés plus élevés. Même si on obtenait ainsi un meilleur ajustement, on s'écarterait par contre de l'objectif initial qui est d'élaborer un modèle simple du phénomène étudié. Par exemple, en passant d'un plan à une surface plus complexe, on abandonne la notion de gradient. Dans le cas de la composante sédimentaire le gain sur le plan de la représentativité (60,2/53,5) est faible: 1,13. En

TABLEAU I

Comparaison des surfaces linéaire et quadratique

Paramètre	Pourcentage de la variation expliquée par le plan de régression	
	Linéaire	Quadratique
Sédimentaire 1000	53,5	60,2
Cristallin 1000	30,9	34,3
Feldspathique 1000	34,7	38,3
Sédimentaire 125	22,0	35,6
Feldspathique 125	2,75	32,0
Mafique 125	25,3	34,5



fait, la figure 2C n'apporte pas d'information supplémentaire. Pour ce qui est de la surface quadratique représentant la composante mafique, elle représente un gain plus considérable de la représentativité (34,5/25,3) soit : 1,36. La figure 3C confirme d'ailleurs ce que révélait la figure 3B, à savoir que la source du paramètre modelé est plus éloignée et plus étendue, d'où le fait que la courbure de la surface quadratique représentant la composante mafique soit moins accentuée que dans le cas de la surface quadratique de la composante sédimentaire.

Reste à expliquer pourquoi le glacier influence la répartition des sédiments sableux dans la zone côtière de Trois-Pistoles. Si l'action du glacier a surtout été identifiée au transport des blocs et des galets, Dionne (1984) a montré récemment que les glaces flottantes transportent aussi chaque année des millions de tonnes de sédiments fins. Les glaces qui transportent les blocs cristallins de la côte nord sur la côte sud de l'Estuaire sont donc aussi un vecteur pour la fraction sableuse des sédiments littoraux. Un autre facteur qui entre en ligne de compte, c'est la très faible épaisseur de sédiments sableux dans la région étudiée. Lors de l'échantillonnage des sédiments qui ont servi à la présente étude, la petite benne utilisée, qui avait une capacité de pénétration de quelque 5 cm a traversé complètement la mince couche superficielle de sédiments sableux à la moitié des stations pour pénétrer les argiles sous-jacentes de la mer de Goldthwait. La quantité totale de sédiments sableux étant faible, la contribution du glacier est relativement plus importante.

### Conclusions

L'hypothèse que le glacier influence la répartition minéralogique de la fraction sableuse des dépôts de surface est vérifiée. Cette assertion s'appuie d'une part sur la modélisation des paramètres étudiés et d'autre part en identifiant les raisons d'être du phénomène observé. L'utilisation de plans de régression a permis de déterminer objectivement, indépendamment du biais des auteurs, qu'effectivement les paramètres étudiés, les composantes minéralogiques sédimentaire et mafique, ont chacun un gradient spatial réel. L'orientation et l'intensité des deux gradients correspondent bien aux distances respectives des sources des paramètres considérés. L'hypothèse est donc confirmée sur le plan de la modélisation. Physiquement, la répartition minéralogique ob-

servée dans la zone côtière de Trois-Pistoles s'explique quand on tient compte du fait que les glaces flottantes sont chargées non seulement de matériel grossier mais aussi de sable et de particules fines. Enfin, l'influence du glacier est d'autant plus apparente que la couche sableuse de dépôts de surface est très mince et mesure souvent moins de 5 cm.

### Remerciements

Les auteurs remercient particulièrement M. Jean-Claude Dionne de l'Université Laval pour sa collaboration à plusieurs aspects de cette recherche. Ces travaux ont été subventionnés par le Fonds F.C.A.C. du Québec pour l'aide et le soutien à la recherche du ministère de l'Éducation du Québec et par le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada.

### Références

- DIONNE, J.-C., 1971. Nature lithologique des galets des formations meubles quaternaires de la région de Rivière-du-Loup/Trois-Pistoles, Québec. — *Rev. Géogr. Montréal*, 25: 129-142.
- DIONNE, J.-C., 1972a. Le Quaternaire de la région de Rivière-du-Loup/Trois-Pistoles, côte sud du St-Laurent, Québec. — *Rapp. Inf. Centre Rech. forest. Laurentides (Environnement Canada) n° QFX27*, 95p.
- DIONNE, J.-C., 1972b. Caractéristiques des blocs erratiques des rives de l'estuaire du Saint-Laurent. — *Rev. Géogr. Montréal*, 26: 125-152.
- DIONNE, J.-C., 1984. An estimate of ice-drifted sediments based on the mud content of the ice cover at Montmagny, Middle St. Lawrence Estuary. — *Mar. Geol.*, 57: 149-166.
- DRAPEAU, G. & R. MORIN, 1981. Contribution des vagues au transport des sédiments littoraux dans la région de Trois-Pistoles, estuaire du Saint-Laurent. — *Géographie phys. Quat.*, 35: 245-251.
- GRANT, F., 1957. A problem in the analysis of geophysical data. — *Geophysics*, 22: 309-344.
- KRUMBEIN, W. C. & F. A. GRAYBILL, 1965. An introduction to statistical models in geology. — McGraw-Hill, New York, 475 p.
- MILLER, R. L. & J. S. KAHN, 1962. Statistical analysis in the geological science. — John Wiley & Son, 357 p.
- MINISTÈRE DES RICHESSES NATURELLES DU QUÉBEC, 1977. Annuaire hydrologique 1975-76. — Service de l'hydrométrie, A.H. 17, 351 p.
- MORIN, R. 1981. Contribution à la sédimentologie de la région de Trois-Pistoles. — Mémoire de maîtrise, Univ. du Québec à Rimouski, 118 p.

## COMPOSÉS PHÉNOLIQUES EN MILIEU CÔTIER: CONTRIBUTION DE LA RÉGION DE BAIE-COMEAU ET DU FJORD DU SAGUENAY<sup>1</sup>

J.-P. GAGNÉ et J.-R. BRINDLE

Département d'océanographie, Université du Québec à Rimouski  
Rimouski (Québec) G5L 3A1

### Résumé

L'analyse de produits phénoliques par chromatographie liquide haute performance en phase inversée a été effectuée sur des échantillons d'eau des rivières Manicouagan, Mistassini et Godbout, de la zone côtière de Baie-Comeau et du fjord du Saguenay. Les phénols dissous dans la colonne d'eau et parfois dans les eaux interstitielles de chacune de ces régions ont été étudiés. La limite de détection de la méthode d'analyse se situe à 10 µg/L. Dans la colonne d'eau, seuls les échantillons de la zone industrielle (pâtes et papiers) de Baie-Comeau indiquent la présence de plusieurs produits phénoliques; la vanilline (337 µg/L) et l'eugénol (1700 µg/L) y prédominent. Les eaux interstitielles de Baie-Comeau contiennent relativement peu de phénols détectables, la vanilline (58 µg/L) étant un composant du mélange. Les eaux interstitielles du Saguenay permettent de distinguer l'acide vanillique (21-79 µg/L), parmi une gamme possible de 8 autres produits phénoliques. Les eaux interstitielles des autres régions ne contiennent pas suffisamment de phénols pour en permettre la détection.

### Abstract

Characterization of phenolic compounds by reversed-phase high performance liquid chromatography (HPLC) was made on water samples from the Manicouagan, Mistassini and Godbout rivers, the Baie-Comeau coastal region and the Saguenay Fjord. Dissolved phenols contained in the water column and/or in the sediment porewaters for each of these regions were investigated using analytical procedures that permitted the identification of many phenols above a 10 µg/L detection limit. Water column samples from the Baie-Comeau industrial zone (paper mill) are the only samples that indicated the presence of phenolic compounds in which vanillin (337 µg/L) and eugenol (1700 µg/L) are the main components. Interstitial waters from the Baie-Comeau region have also indicated the presence of a few phenolic products with vanillin (58 µg/L) still the major component of the mixture. Saguenay interstitial waters show the presence of a mixture of eight different phenolic derivatives in which vanillic acid (21-79 µg/L) is the main component. Interstitial waters for the other regions under study do not contain enough phenols to be detected.

### Introduction

Les composés phénoliques sont un ensemble de composés dérivés de la molécule simple de phénol. Ils ont tous un noyau aromatique qui porte un groupement hydroxyle.

Ces composés ont une importance environnementale, car il est reconnu que de nombreux phénols sont toxiques pour les micro-organismes, algues, poissons et même pour les plantes (Bui-

kema *et al.*, 1979; Goyer, 1980; Dean, 1978; Whitehead *et al.*, 1981). De plus, s'ils sont absorbés par l'homme, ils peuvent provoquer des dommages au foie et aux reins (Plunkett, 1976). De façon générale, les phénols à cause de leurs propriétés organoleptiques altèrent le goût et l'odeur de la chair du poisson (Persson, 1984) ainsi que le goût et l'odeur de l'eau, quelquefois à des concentrations inférieures à 1 µg/L (Hoak, 1957a).

L'industrie apporte une quantité importante de composés phénoliques dans l'environnement par l'intermédiaire des eaux usées (Bui-kema *et al.*, 1979; Goyer, 1980). Dans le fleuve et l'estuaire

<sup>1</sup> Contribution au 2<sup>e</sup> Symposium sur l'océanographie de l'estuaire du Saint-Laurent (Estuaire du Saint-Laurent: processus océanographiques et écologiques).

du Saint-Laurent, certaines sources industrielles ont été identifiées et quantifiées (Goyer, 1980; Trudel, comm. pers.); les raffineries et les industries de la pâte et du papier en sont les principales sources. On connaît aussi des apports naturels par les algues (Amico *et al.*, 1982), les micro-organismes (Christman & Oglesby, 1971) et l'organisme humain (Goyer, 1980; Seegal *et al.*, 1983). Selon Hoak (1957b) et Whitehead *et al.* (1981), la décomposition de la végétation serait la source la plus importante, notamment par la dégradation du bois, et plus particulièrement de la lignine. Peu de données sont disponibles quant aux concentrations trouvées en milieu naturel qui, selon Hoak (1957b), seraient de l'ordre de  $10\mu\text{g/L}$ . Par ailleurs, le cycle de ces substances dans l'environnement est très peu étudié. Il semble que les phénols puissent être impliqués dans la formation des substances humiques (Duursma, 1964; Christman & Oglesby, 1971; Wang *et al.*, 1983) et dans la méthanogénèse (Healy & Young, 1979; Healy *et al.*, 1980).

Nous présentons dans cette étude des résultats décrivant la composition en composés phénoliques des eaux de différents environnements. Notre but est de vérifier si l'on peut, à l'aide des concentrations mesurées et des empreintes phénoliques obtenues, distinguer différents types d'environnements.

## Matériel et méthodes

### SITES D'ÉCHANTILLONNAGE

Les échantillons ont été prélevés dans la région côtière de Baie-Comeau, près de l'effluent d'une papeterie, ainsi que dans les rivières Mistassini, Manicouagan et Godbout, de même qu'à l'embouchure de la rivière Godbout au niveau de l'estuaire du Saint-Laurent (fig. 1). Les prélèvements ont été effectués les 8 et 9 juin 1983; nous avons échantillonné la colonne d'eau et parfois les sédiments pour en analyser les eaux interstitielles

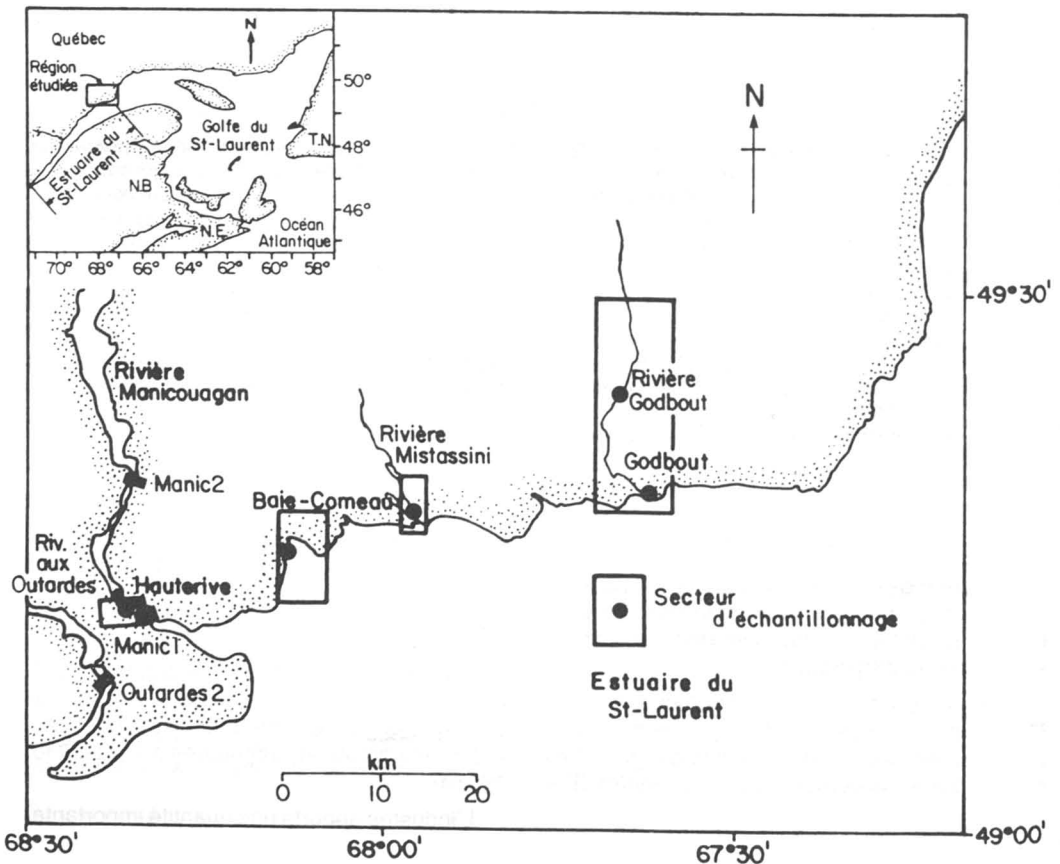


Figure 1. Régions et sites échantillonnés les 8 et 9 juin 1983.

(tableau I). De plus, le 16 août 1983, des sédiments ont été prélevés dans le fjord du Saguenay (48°25'N., et 70°47'O., profondeur de 130 m).

#### ÉCHANTILLONNAGE

L'échantillonnage a été fait à bord d'un canot-moteur (Boston Whaler) ou près de la rive, sauf pour les sédiments du Saguenay qui ont été prélevés à bord du CSS Dawson. Les échantillons ont été recueillis à l'aide d'une pompe électrique pour les prélèvements de surface (0,5 m) en mer, ou directement dans des bouteilles de plastique (1 L) pour les échantillons prélevés près de la rive. Un cylindre de plastique ou un carottier à boîte (Saguenay) ont servi pour le prélèvement des sédiments. Immédiatement après le prélèvement, l'eau a été empoisonnée par addition de 10 mL de solution de sulfate de cuivre acidifiée (Traversy, 1971), puis congelée à l'aide de glace sèche. Les échantillons ont été, par la suite, conservés à -20°C jusqu'au moment de l'analyse. L'eau interstitielle des sédiments a été extraite par centrifugation à 2300 tours/min pendant 15 minutes.

#### SÉPARATION CHIMIQUE ET ANALYSE

L'échantillon décongelé (30 mL) a été filtré sur filtre Millipore 0,45 µm, transféré dans une seringue de verre de type Luer Lock munie d'une minicolonne chromatographique Waters Sep Pak C18, celle-ci étant préalablement lavée et activée par 2 mL de méthanol et 5 mL d'eau. Le pH de la solution a alors été ajusté à 3 par addition d'acide acétique, puis 5 µL d'une solution de 0,05 g de méthoxy-1 naphthalène dans 10 mL de méthanol ont été ajoutés comme standard interne. L'échantillon a été concentré par élution à travers un Sep Pak C18 à raison de 10 mL/min. Après l'élution, la cartouche adsorbante a été séchée à l'air (200 cm<sup>3</sup>). Les composés retenus par le Sep Pak C18 ont été élués avec du méthanol. Un millilitre d'éluat a été recueilli et filtré sur filtre

Millipore Millex 0,45 µm. L'extrait obtenu a été analysé par chromatographie liquide haute performance en phase inversée. Tous les solvants utilisés dans ces analyses sont certifiés pour leur emploi en chromatographie liquide par Fisher Scientific.

Les analyses chromatographiques ont été effectuées à l'aide d'un module de pompe Perkin-Elmer, Série 3B, donnant un débit de 1,4 mL/min en utilisant le système de solvant méthanol/eau-acide acétique 1% variant linéairement entre 10 et 80% de méthanol en 20 minutes; par la suite, une composition constante en méthanol de 80% a été conservée pendant 5 minutes. La détection-caractérisation a été effectuée à 280 nm ainsi que par balayage UV entre 220 et 400 nm à l'aide de l'Autocontrol de Perkin-Elmer. Une boucle d'injection de 6 µL a servi à contrôler les volumes injectés. Une précolonne CO:PELL ODS de Whatman et une colonne analytique Perkin-Elmer HS-3 C18 ont servi pour les analyses. Les pics chromatographiques ont été identifiés par comparaison avec les temps de rétention de standards et authentifiés par balayage UV. Les quantités ont été déterminées par comparaison avec les aires de standards et d'échantillons.

#### Résultats

Les échantillons d'eau de surface de Manicouagan, Mistassini et Godbout présentent des résultats identiques. Dans ces régions, les concentrations en composés phénoliques sont en-dessous de la limite de détection du détecteur UV, qui est typiquement de l'ordre de 10 à 200 µg/L (tableau II). De même, l'analyse des eaux interstitielles des sédiments de Godbout ne nous permet pas de mettre en évidence la présence de composés phénoliques.

Dans la région de Baie-Comeau, l'échantillon analysé présente un chromatogramme complexe à partir duquel il a été possible d'identifier à l'aide

TABLEAU I  
Stations visitées et échantillons prélevés

Station	Juin 1983		Août 1983
	Colonne d'eau	Eau interstitielle	Eau interstitielle
Manicouagan	X	—	—
Mistassini	X	—	—
Godbout	X	X	—
Baie-Comeau	X	X	—
Saguenay	—	—	X

des temps de rétention, 6 composés phénoliques différents (fig. 2). L'analyse UV entre 220 et 400 nm, de chacun de ces composés phénoliques, confirme la présence de la vanilline et de l'eugénol

(fig. 3). Les concentrations estimées sont de 335 µg/L et de 1700 µg/L respectivement.

Dans les eaux interstitielles de Baie-Comeau (fig. 4), bien que deux produits puissent être

TABLEAU II

Temps de rétention et limites de détection des composés phénoliques de référence

<i>Phénols usuels</i>	<i>Nom systématique</i>	<i>Limite de détection (µg/L)</i>	<i>Temps de rétention (min)</i>
Acide p-hydroxybenzoïque	Acide hydroxy-4 benzoïque	122	6,14
Acide m-hydroxybenzoïque	Acide hydroxy-3 benzoïque	104	7,48
Acide vanillique	Acide hydroxy-4 méthoxy-3 benzoïque	21	7,61
Vanilline	Hydroxy-4 méthoxy-3 benzaldehyde	8	8,60
Acide sinapique	Acide hydroxy-4 diméthoxy-3,5 cinnamique	130	11,25
Eugénol	Allyl-4 méthoxy-2 phénol	60	16,14

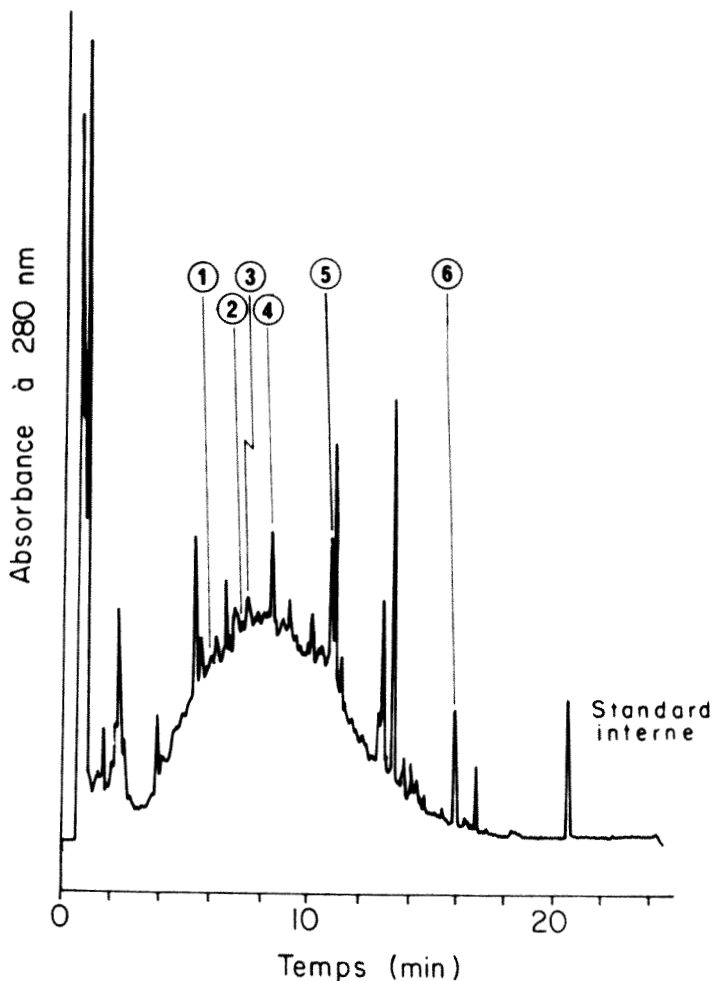


Figure 2. Chromatogrammes des eaux de surface de Baie-Comeau. (1) Acide p-hydroxybenzoïque; (2) Acide m-hydroxybenzoïque; (3) Acide vanillique; (4) Vanilline; (5) Acide sinapique; (6) Eugénol.

identifiés d'après leur temps de rétention, un seul peut être confirmé par comparaison des spectres UV. On y détecte 58  $\mu\text{g/L}$  de vanilline. En comparant les empreintes phénoliques obtenues dans la colonne d'eau et dans les eaux interstitielles des sédiments (fig. 2 et 4), nous constatons une diminution du nombre de composés phénoliques et une diminution des concentrations observées. Dans les eaux interstitielles des sédiments, on retrouve six fois moins de vanilline et il n'y a plus aucune trace d'eugénol.

Dans les eaux interstitielles des sédiments du Saguenay, analysés par tranche de 1 cm, nous détectons une très faible concentration d'acide vanillique à partir du deuxième centimètre. Nous notons de plus une variation dans la quantité de composés observés dans les sédiments en fonction de la profondeur (fig. 5). L'échantillon correspondant à la profondeur 2-3 cm dans les sédiments (fig. 5B) révèle la présence de 8 produits différents, ce qui correspond au maximum de pics observés pour ces échantillons.

### Discussion

Les quantités de phénols inférieures aux limites de détection de la méthode à Manicouagan, Mis-

tassini et Godbout suggèrent que les concentrations en composés phénoliques d'origine naturelle dans les eaux de surface de ces régions sont inférieures à 10  $\mu\text{g/L}$ , et ce malgré que les bassins versants des rivières étudiées soient caractérisés par une abondante végétation lignifiée, source potentielle importante de produits phénoliques. Nos résultats concordent avec ceux de Whitehead *et al.* (1981) quant à la très faible teneur en phénols des eaux de ruissellement; de plus, nos observations rejoignent celles de Degens *et al.* (1964) en ce qui concerne les faibles concentrations de produits phénoliques observées en milieu marin.

À Baie-Comeau, nous avons pu détecter et identifier certains composés phénoliques, dont la source principale semble être l'effluent de la papeterie. Un échantillonnage plus poussé (dans un rayon de 500 m autour de la station d'échantillonnage) le confirme en mettant en évidence une diminution importante des concentrations en produits phénoliques lorsque nous nous éloignons de l'effluent de la papeterie. La diminution observée peut sans doute être liée à la plus faible solubilité des composés phénoliques en milieu marin, ou à leur adsorption préférentielle par la matière particulaire comme l'ont suggéré Isaacson & Frink (1984) et Boyd (1982). De plus, Zoulalian

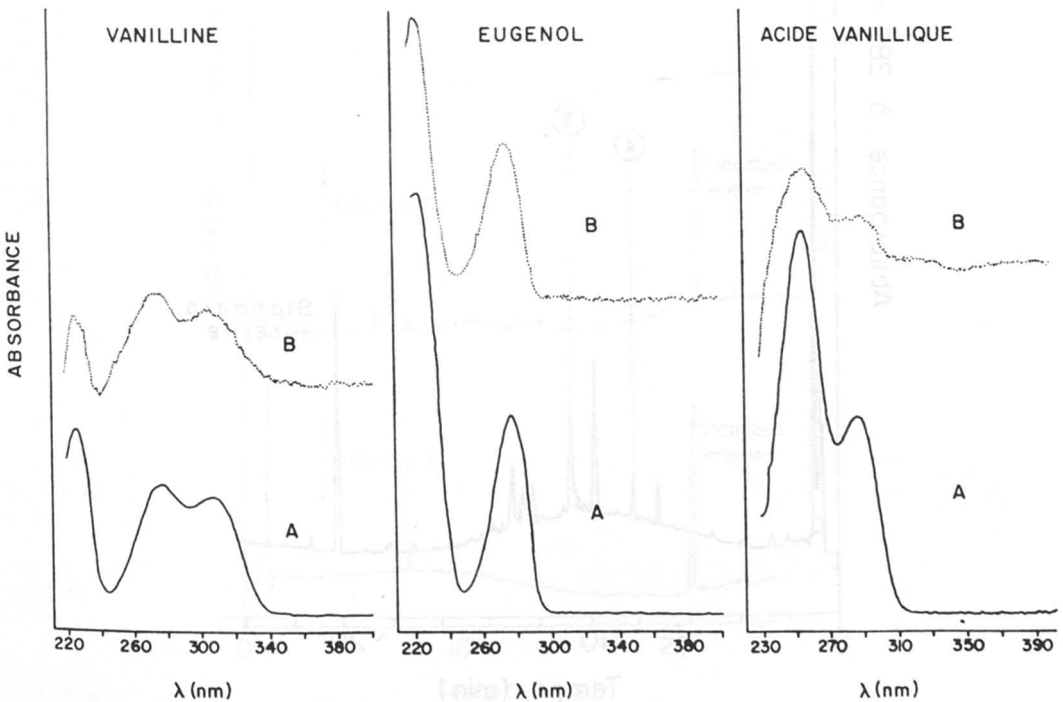


Figure 3. Spectre UV entre 220 et 400 nm pour la vanilline, l'eugénol et l'acide vanillique. A est le standard et B l'échantillon.

*et al.* (1974) ont montré que des micro-organismes du fleuve Saint-Laurent consomment des dérivés phénoliques. Les concentrations plus élevées observées dans les eaux de surface par rapport à celles des eaux interstitielles des sédiments, particulièrement dans le cas de la vanilline et de l'eugénol, résultent probablement de la proximité de la source industrielle. L'analyse des eaux interstitielles des sédiments montrent la présence de vanilline; ce produit peut originer de sources industrielles ou peut provenir de l'action des micro-organismes sur la lignine (Christman & Oglesby, 1971). Notre étude ne permet pas de préciser l'importance relative des diverses sources.

Les eaux interstitielles des sédiments du Saguenay comportent de faibles concentrations en composés phénoliques jusqu'à une profondeur de 17 cm. Leur présence se manifeste surtout à l'interface de la zone oxygénée et de la zone anoxique dans les sédiments. En effet, la profondeur 2-3 cm des sédiments a été identifiée par H. Edenborn (comm. pers.), d'après des mesures sur l'activité des bactéries sulforéductrices, comme étant une zone de transition entre le milieu aérobie et le milieu anaérobie; à cette profondeur, on ne retrouve pas nécessairement la plus grande concentration d'acide vanillique, mais plutôt un plus grand nombre de dérivés de phénols (fig. 5).

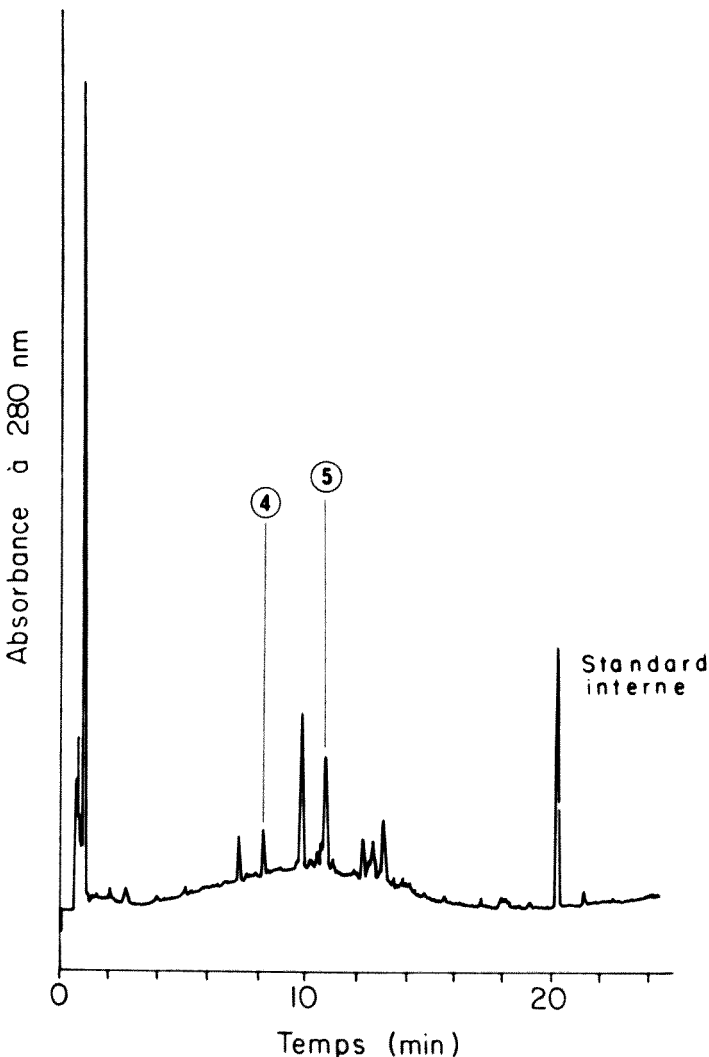


Figure 4. Chromatogramme des eaux interstitielles des sédiments de Baie-Comeau. (4) Vanilline; (5) Acide sinapique.

L'origine de ces composés nous est inconnue. Cependant, les travaux de Pocklington & Leonard (1979) sur les sédiments du Saguenay ont montré la présence d'une quantité importante de lignine. Selon Sutherland *et al.* (1982), des micro-organismes marins sont capables de dégrader la lignine. D'après Christman & Oglesby (1971) et Flaig (1964), des phénols, dont l'acide vanillique, peuvent être libérés par suite de l'action des micro-organismes sur la lignine.

Nos observations sur la variation du nombre de composés détectés en fonction de la profondeur (fig. 5), de même que les concentrations en acide vanillique observées à 2-3 cm de profondeur (21

$\mu\text{g/L}$ ) et à 15-16 cm de profondeur (79  $\mu\text{g/L}$ ) dans les sédiments, indiquent l'existence de processus régissant la distribution des phénols dans les sédiments. L'adsorption sur des particules, la décomposition chimique, la diffusion, la dégradation microbienne ainsi que la bioturbation peuvent être responsables de nos observations. L'importance relative de chacun de ces phénomènes particuliers devra être quantifiée par des travaux ultérieurs.

Cette étude a permis d'identifier, dans les régions échantillonnées, la présence de vanilline, d'eugénol et d'acide vanillique (fig. 3) tout en mettant en évidence une empreinte phénolique pour la région industrialisée de Baie-Comeau,

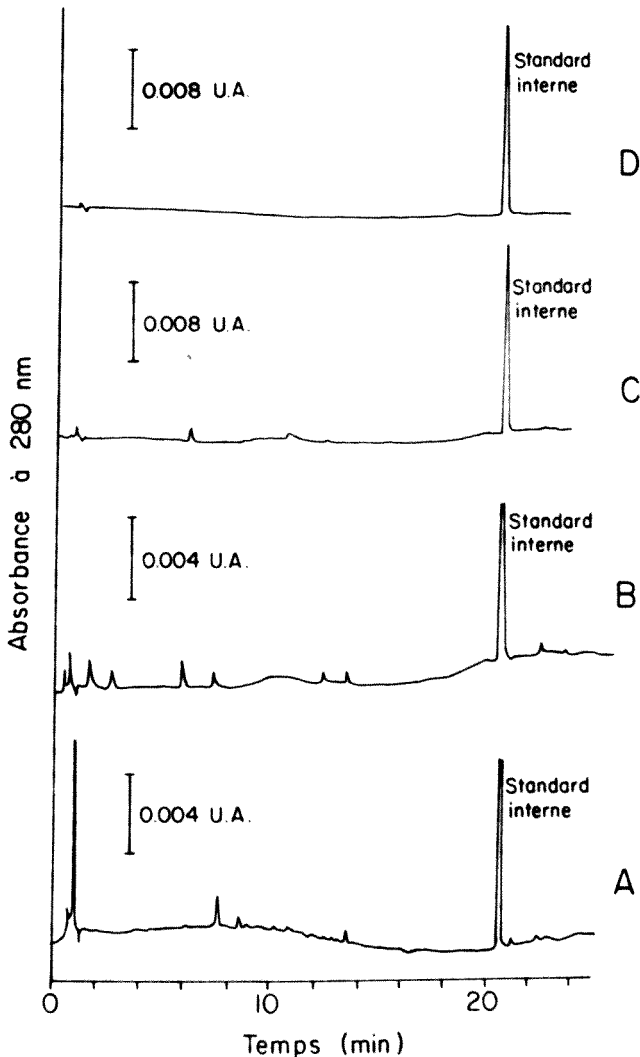


Figure 5. Chromatogrammes des eaux interstitielles de sédiments du Saguenay. (A) 15-16 cm de profondeur; (B) 2-3 cm de profondeur; (C) 0-1 cm de profondeur; (D) Blanc.



tant dans la colonne d'eau que dans les eaux interstitielles des sédiments. Dans chacun de ces cas, la vanilline domine. Dans les régions non industrialisées telles que Manicouagan, Mistassini et Godbout, les concentrations de produits phénoliques sont en dessous de la limite de détection de la méthode d'analyse (environ 10 µg/L). Finalement, les eaux interstitielles des sédiments du Saguenay montrent la présence de plusieurs composés phénoliques, dont l'acide vanillique qui présente des concentrations comprises entre 21 et 79 µg/L.

### Remerciements

Nous tenons à remercier H. Edenborn du Département d'océanographie de l'Université du Québec à Rimouski pour ses précieux conseils et suggestions. Nous souhaitons aussi exprimer notre sincère gratitude aux membres de l'équipe de recherche de biogéochimie (J. Lebel, N. Silverberg, B. Sundby) pour leur étroite collaboration lors de l'échantillonnage dans le fjord du Saguenay. Notre reconnaissance s'adresse également à Marcel Laroche pour l'aide qu'il nous a apportée durant les campagnes de mesures.

Cette étude a été subventionnée par le ministère de l'Éducation du Québec (bourses du Fonds F.C.A.C. accordées à J.-P. Gagné) ainsi que par le Fonds institutionnel de l'UQAR (FIR attribué à J.-R. Brindle).

### Références

- AMICO, V., G. ORIENTE, M. PIATELLI, G. RUBERTO & C. TRINGALI, 1982. Two novel phenolic compounds from the brown alga *Cystosiedra caespitosa*. — *J. chem. Res.*, (S): 262-263.
- BOYD, S. A., 1982. Adsorption of substituted phenols by soils. — *Soil Sci.*, 134: 337-343.
- BUIKEMA, A. L. Jr., M. J. MCGINNIS & J. JR. CAIRNS, 1979. Phenolics in aquatic ecosystems: a selected review of recent literature. — *Mar. Envir. Res.*, 2: 87-181.
- CHRISTMAN, R. F. & R. T. OGLESBY, 1971. Microbial degradation and the formation of humus. — Pages 769-795 in K. V. Sarkanen & C. H. Ludwig (eds.). *Lignins*. Wiley-Interscience, New York, 916 p.
- DEAN, B. J., 1978. Genetic toxicology of benzene, toluene, xylenes and phenols. — *Mutation Research*, 47: 75-97.
- DEGENS, E. T., J. H. REUTER & K. N. F. SHAW, 1964. Biochemical compounds in offshore California sediments and sea waters. — *Geochim. cosmochim. Acta*, 28: 45-66.
- DUURSMA, E. K., 1964. The dissolved organic constituents of sea water. — Pages 433-474 in J. P. Riley & G. Skirrow (eds.). *Chemical Oceanography*. Vol. 1. Academic Press, London, 712 p.
- FLAIG, W., 1964. Effects of micro-organisms in the transformation of lignin to humic substances. — *Geochim. cosmochim. Acta*, 28: 1523-1535.
- GOYER, N., 1980. Composés phénoliques. — Bureau d'études sur les substances toxiques, Environnement Québec (Québec) 33 p.
- HEALY, J. B. Jr. & L. Y. YOUNG, 1979. Anaerobic biodegradation of eleven aromatic compounds to methane. — *Appl. environ. Microbiol.*, 38: 84-89.
- HEALY, J. B. Jr., L. Y. YOUNG & M. REINHARD, 1980. Methanogenic decomposition of ferulic acid, a model lignin derivative. — *Appl. environ. Microbiol.*, 39: 436-444.
- HOAK, R. D., 1957a. Origin of tastes and odors in drinking water. — *Public Works*, 88: 83-85.
- HOAK, R. D., 1957b. Tastes and odors in drinking water. — *Wat. Sewage Wks.*, 104: 243-247.
- ISAACSON, P. J. & C. R. FRINK, 1984. Nonreversible sorption of phenolic compounds by sediment fractions: the role of sediment organic matter. — *Environ. Sci. Technol.*, 18: 43-48.
- PERSSON, P.-E., 1984. Uptake and release of environmentally occurring odorless compounds by fish. — *Water Res.*, 10: 1263-1271.
- PLUNKETT, E. R., 1976. *Handbook of industrial toxicology*. — Chemical Publishing Co. Inc., New York, 440 p.
- POCKLINGTON, R. & J. D. LEONARD, 1979. Terrestrial organic matter in sediments of the St. Lawrence Estuary and the Saguenay Fjord. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 36: 1250-1255.
- SEEGAL, R. F., K. O. BROSCHE & G. BUSH, 1983. Direct determination of 4-hydroxy-3-methoxyphenylacetic (homovanillic) acid in urine by high-performance liquid chromatography with amperometric detection. — *J. Chromat. biomed. Applic.*, 273: 253-261.
- SUTHERLAND, J. B., D. L. CRAWFORD & M. K. SPEEDIES, 1982. Decomposition of <sup>14</sup>C-labeled maple and spruce lignin by marine fungi. — *Mycologia*, 74: 511-513.
- TRAVERSY, W. J., 1971. — *Methods for chemical analysis of waters and waste-waters*. — Water Quality Division, Inland Waters Branch, Department of Fisheries and Forestry, Ottawa.
- WANG, T. S. C., M. C. WANG, Y. L. FENG & P. M. HUANG, 1983. Catalytic synthesis of humic substances by natural clays, silts and soils. — *Soil Sci.*, 135: 350-360.
- WHITEHEAD, D. C., H. DIBB & R. D. HARTLEY, 1981. Extractant pH and the release of phenolic compounds from soils, plant roots and leaf litter. — *Soil Biol. Biochem.*, 13: 343-348.
- ZOULALIAN, V., F. BESSOU, A. TESSIER, P. G. CAMPBELL, S. A. VISSER & J.-P. VILLENEUVE, 1974. Dynamique de dégradation du phénol dans le fleuve Saint-Laurent. — Pages 1153-1158 in *Proceedings of the International Conference on Transport of Persistent Chemicals in Aquatic Ecosystems*, Ottawa, May 1-3, 1974.

## HETEROTROPHIC POTENTIAL IN THE ST. LAWRENCE ESTUARY: DISTRIBUTION AND CONTROLLING FACTORS<sup>1</sup>

J. PAINCHAUD<sup>2</sup>

*Bio-Conseil Inc., 2065, boul. Charest ouest  
Suite 119, Sainte-Foy (Québec) G1N 2G1*

and

J.-C. THERRIAULT

*Centre Champlain des Sciences de la mer,  
Ministère des Pêches et des Océans, C.P. 15 500,  
901 Cap Diamant, Québec G1K 7Y7*

### Résumé

Nous avons utilisé le potentiel hétérotrophe ( $V_{max}$  du glutamate) pour caractériser la répartition des bactéries dans l'estuaire du Saint-Laurent, en mars, juin-juillet et novembre 1980. Nous avons observé de forts gradients horizontaux dans l'Estuaire moyen, où le potentiel hétérotrophe diminue rapidement entre les salinités 0 et 10‰, ce qui y suggère l'existence d'un stress osmotique. En mars, aux salinités supérieures à 10‰,  $V_{max}$  décroît lentement avec l'augmentation de la salinité, ce qui suggère un mélange conservatif des bactéries, alors qu'aucune diminution significative n'est notée en juin-juillet, quand  $V_{max}$  dans l'Estuaire maritime atteint les valeurs maximales. Ces résultats sont interprétés en termes d'un équilibre entre le temps de résidence des cellules bactériennes dans une région et leur temps de génération. Nos données indiquent également que  $V_{max}$  est relié de près à la répartition du phytoplancton dans l'Estuaire maritime. Cette étude suggère que les milieux estuariens peuvent se diviser en trois zones écologiques distinctes soit: la zone d'eau douce, la zone de transition de salinité (0,1 à 10‰) et la zone d'eau salée (>10‰). Nous proposons finalement un modèle conceptuel pour expliquer la dynamique des bactéries dans ces trois zones.

### Abstract

Heterotrophic potential (glutamate  $V_{max}$ ) was used to characterize bacterial distribution in the St. Lawrence Estuary in March, June-July and November 1980. Strong horizontal gradients are observed in the upper Estuary, with heterotrophic potential decreasing rapidly between salinity 0 and 10‰, which suggests osmotic stress. At salinities higher than 10‰,  $V_{max}$  decreases slowly with increasing salinity in March, suggesting conservative mixing of bacteria, whereas no significant decrease is noted in June-July when  $V_{max}$  in the lower Estuary reaches its highest values. This is interpreted in terms of a balance between estuarine flushing time and bacterial generation time. Our data also indicate that  $V_{max}$  is closely linked to phytoplankton distribution in the lower Estuary. The results of this study suggest that estuarine environments can be divided in three distinct ecological zones: the freshwater, the salinity transition (0.1 - 10‰) and the salt water (>10‰) zones. A conceptual model describing bacterial dynamics in each of these zones is proposed.

<sup>1</sup> Contribution to the 2<sup>nd</sup> Symposium on the oceanography of the St. Lawrence Estuary (St. Lawrence Estuary: oceanographic and ecological processes).

<sup>2</sup> Present address: Centre Champlain des sciences de la mer, Ministère des Pêches et des Océans, C.P. 15 500, 901 Cap Diamant, Québec G1K 7Y7.

## Introduction

In the last decade, the importance of bacteria in the dynamics of the planktonic food webs was increasingly recognized (e.g. see Williams, 1981; Azam *et al.*, 1983) and consequently numerous bacterial surveys were carried out in all types of aquatic environments (lake, estuarine, shelf and open ocean waters) to document their spatial and temporal distribution, and to determine the factors controlling their occurrence.

In estuaries, several studies have indicated the existence of a general decreasing gradient of bacterial abundance with increasing salinities. Such patterns were observed, for example, in the Kiel Bight and Fjord (Gocke, 1977), the Georgia salt marshes and shelfwaters (Hanson & Wiebe, 1977), the Newport River (Palumbo & Ferguson, 1978), the Essex and Merrimack Rivers (Wright, 1978), the Severn Estuary and the Bristol Channel (Joint & Pomeroy, 1982), the Hudson River plume (Ducklow & Kirchman, 1983) and along the transect Sheldt Estuary — coastal North Sea — English Channel (Billen *et al.*, 1980). Observing a linear inverse relationship between bacterial numbers and salinity in the Newport River estuary, Palumbo & Ferguson (1978) suggested that bacteria were conservatively dispersed, implying that bacteria were biologically inactive and under total hydrodynamical control. On the other hand, Wright & Coffin (1983) observed peaks of bacterial counts and activity in the middle region of the Essex Estuary instead of the upper region. Likewise, Valdés & Albright (1981), Bell & Albright (1981) and Albright (1983) reported that the heterotrophic activity in the Fraser River plume was stimulated in waters of salinity ranging from 3 to 18‰. These results suggest that estuarine bacteria are biologically active and that their dynamics is not controlled uniquely by physical factors. Conflicting results are therefore reported leading to different models of bacterial dynamics in estuaries.

In most estuarine studies, including those mentioned above, sampling did not cover a wide range of salinities and very little effort was made to sample low salinity waters (< 20‰). In some cases, the salinity range was not even mentioned, making the reported bacterial distribution only relevant to the particular estuary studied. Therefore, comparisons and unifying concepts are difficult to achieve with the present status of the literature on estuarine bacteria and the factors controlling their distribution and dynamics are not yet easily identifiable.

This paper constitutes a first step in the study of bacterial dynamics in the St. Lawrence Estuary. It describes for the first time the large-scale distribution of heterotrophic potential in waters be-

tween salinity 0 and 35‰ in this estuary. Our main objective was to examine the relationships between mixing of fresh and salt waters, phytoplankton distribution and heterotrophic activity, to gain better insight into some potentially important processes determining large-scale distribution of bacteria in estuaries

## Materials and methods

### STUDY AREA

The study area covers the region from the eastern tip of Ile d'Orléans, which marks the upper limit of the salt water intrusion, to Pointe-des-Monts, 400 km downstream (Fig. 1). A significant topographic feature of this system is a major change in depths occurring in the vicinity of the Saguenay River confluence, which marks the boundary between the relatively shallow upper Estuary, with depths rarely exceeding 100 m, and the deep lower Estuary, with depths typical of the Laurentian Channel (> 350 m). The mean monthly freshwater flow at Québec City is  $11,000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$  (Pocklington & Tan, 1983). Average tidal amplitudes vary between about 3 to 4 m (Hydrographic Service, Canada, 1984). Tidal mixing is appreciably stronger upstream than downstream in this system. Well-mixed conditions prevail in the vicinity of Ile d'Orléans, gradually changing to moderately-mixed conditions between Ile-aux-Coudres and Tadoussac to stratified conditions below Tadoussac (Neu, 1970). Surface salinity increases rapidly from 0 to 20-25‰ between Ile d'Orléans and Ile-aux-Coudres; from this point to the mouth of the Saguenay, salinity values range from 25 to 30‰ (Neu, 1970). Surface salinities between

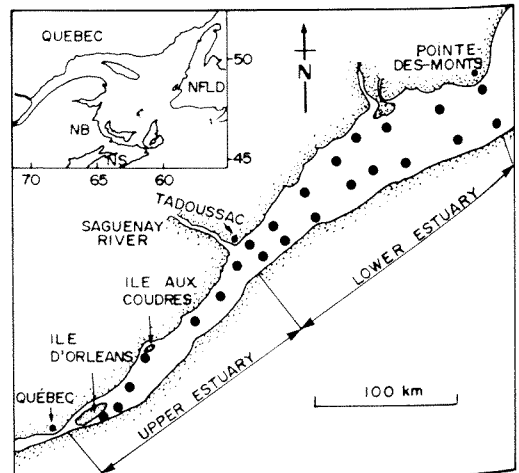


Figure 1. Location of the sampling stations in the St. Lawrence Estuary.

28 and 32‰ are found in the lower Estuary. Winter surface temperatures around 0°C are observed in most of the upper Estuary, while temperatures below 0°C are usually found in the lower Estuary (Neu, 1970). Typical summer temperatures above 20°C are found at the head of the upper Estuary. Summer surface temperatures are typically around 4-5°C in the vicinity of the Saguenay River and rise to 10-15°C going in the downstream direction. The deep waters in the lower Estuary remain around 4°C all year round.

The upper St. Lawrence Estuary is characterized by the presence of a well developed, tidally and seasonally variable turbidity maximum, lying between Ile d'Orléans and Ile-aux-Coudres (D'Anglejan & Smith, 1973; Kranck, 1979; Silverberg & Sundby, 1979; D'Anglejan, 1981; Gobeil *et al.*, 1981). Reported suspended particulate matter concentrations in this turbidity maximum vary from 10 to above 200 mg·L<sup>-1</sup>. Downstream of the Saguenay River, particulate matter concentrations are usually less than 2 mg·L<sup>-1</sup>.

The head of the upper Estuary (Ile d'Orléans to Ile-aux-Coudres) shows relatively high phytoplankton abundance (Cardinal & Bérard-Therriault, 1976), whereas the lower section is characterized by low cell numbers (Cardinal & Bérard-Therriault, 1976; Cardinal & Lafleur, 1977; Fortier *et al.*, 1978; Lafleur *et al.*, 1979) and low chlorophyll values (Demers *et al.*, 1979). In the lower Estuary, high summer phytoplankton biomass and production values are encountered but because of the short duration of the phytoplankton growth season, the mean annual primary production remains low (~ 104 g C·m<sup>-2</sup>·a<sup>-1</sup>) compared to other coastal environments at similar latitudes (Therriault & Levasseur, 1985).

#### SAMPLING

Sampling took place on four cruises carried out in 1980. The first cruise (March 15 to 30) covered both sections of the Estuary. The second cruise (June 12 to 17) took place in the upper Estuary and was followed shortly by a third one (June 28 to July 8) in the lower Estuary. Finally, a fourth cruise (November 1 to 10) was carried out in the lower Estuary only.

At each station (Fig. 1), vertical profiles of temperature and salinity were obtained, using a self-contained Bissett-Berman thermosalinometer, Model 5580. Water samples were collected using 5 L Niskin bottles lowered at depths corresponding to 100, 60, 30, 16 and 1% of the surface incident radiation (calculated from Secchi disk measurements) and, under the photic zone, at fixed depths of 25, 50, 100, 150, 200 and 250 m (station depth permitting). In the shallow part of the upper Es-

tuary, the water column was sampled at 5 m intervals, down to a few meters above the bottom.

Subsamples were drawn off each Niskin bottle for particulate organic carbon (POC), chlorophyll a (Chl a) and heterotrophic potential ( $V_{max}$ ) determinations. POC was collected on precombusted 25 mm Whatman GF/C filters which were kept frozen for further analysis (within 3 months) using a Perkin Elmer Model 240B Elemental Analyzer. Chlorophyll a was collected on 47 mm Whatman GF/C filters which were also kept frozen for subsequent analysis (within 15 days) using the fluorometric method of Yentsch & Menzel (1963), as modified by Holm-Hansen *et al.* (1965).

#### HETEROTROPHIC POTENTIAL MEASUREMENT

The heterotrophic potential is usually determined by measuring the uptake rate of different concentrations of a given organic substrate. The maximum rate of substrate utilization ( $V_{max}$ ) is determined by examination of the uptake kinetics (Wright & Hobbie, 1966). This approach requires a large number of subsamples, necessitates much materials and is time-consuming. Griffiths *et al.* (1977) using only one substrate concentration showing full uptake saturation, found that  $V_{max}$  values measured this way were equivalent to those resulting from the Wright-Hobbie technique. They concluded that when a large number of samples are to be analysed, the relative ease of their technique would make it the method of choice, especially when one is mainly interested in large variations in microbial activity. This technique was used in the present survey.

The substrate used was L-glutamic acid (L-(<sup>14</sup>C(U)); New England Nuclear; specific activity ranging from 267 to 297 mCi·mmol<sup>-1</sup>). A volume of 0.1 mL of substrate was added to 10 mL water subsamples (final concentration: ~ 5.0 µg·L<sup>-1</sup>) and to glutaraldehyde-killed controls, which were contained in 50 mL serum bottles, sealed with rubber serum bottle caps and fitted with plastic cup and rod assemblies, holding a Whatman #1 filter paper.

Incubations were carried out in the dark at 5°C when surface temperature was less than 10°C and at 15°C when greater than 10°C. They were always terminated before 5% of the added substrate had been utilized. Consequently, incubations lasted from a minimum of 0.5 h (in the summer in the upper Estuary), to a maximum of 8 h (March and November in the lower Estuary).

Two series of triplicate subsamples were run at each depth: one for the measurement of glutamate incorporation by bacterial cells and the other for glutamate respiration (in the form of

$^{14}\text{CO}_2$ ). The incubation in the first series (glutamate incorporation) was stopped by filtering the bacteria on 25 mm Gelman Metrical filters ( $0.45 \mu$ ). In the second series (glutamate respiration) incubation was terminated by injection through the rubber stopper of 0.2 mL of  $\text{H}_2\text{SO}_4$  (5N). About 0.2 mL  $\beta$ -phenethylamine was then injected through the rubber stopper onto the Whatman filter to collect the  $^{14}\text{CO}_2$ . The bottles were left at room temperature for 6-12 hours, to allow all  $^{14}\text{CO}_2$  produced during the incubation to be collected. Both Gelman and Whatman filters were put into scintillation vials which were filled with 10 mL of scintillation cocktail made up of a 2:1 mixture of toluene and methoxyethanol and  $4 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$  of Omnifluor. Radioactivity was measured with a Rack Beta 1215-005 (LKB Wallac) liquid scintillation counter. The channels ratio method was used to determine counting efficiency. Incorporation and respiration counts were summed to obtain total uptake for each sample. Care was taken to make sure that substrate uptake was linear with time and that substrate concentration was saturating.

The temperature of incubation can have an important effect on  $V_{\text{max}}$  values. Hamilton *et al.* (1966) found a sensitivity of  $V_{\text{max}}$  to temperature variations in pure cultures. Takahashi & Ichimura (1971), measuring heterotrophic uptake of glucose in the North Pacific at different incubation temperatures (5 to  $35^\circ\text{C}$ ), also showed that the uptake was affected by temperature. Data from Wright & Hobbie (1966), Gillespie *et al.* (1976), Griffiths *et al.* (1978), Ducklow & Kirchman (1983) and Wright & Coffin (1983) likewise suggest temperature dependence of  $V_{\text{max}}$  measurements. In the present survey,  $V_{\text{max}}$  was measured at either 5 or  $15^\circ\text{C}$ . Therefore, we corrected the  $V_{\text{max}}$  values using the following Arrhenius equation (Giese, 1973), to facilitate comparisons within and between cruises:

$$\frac{\ln V_{\text{max}2}}{\ln V_{\text{max}1}} = \frac{E}{R} \left( \frac{1}{T_1} - \frac{1}{T_2} \right)$$

where  $V_{\text{max}1}$  and 2 are heterotrophic potentials at absolute temperatures  $T_1$  and  $T_2$ ,  $E$  is the temperature characteristic (or activation energy in calorie) and  $R$  is the gas constant ( $R \approx 2.0 \text{ cal}\cdot^{-1}\cdot\text{K}^{-2}$ ). The  $V_{\text{max}}$  data were transformed to values at the mean temperature of incubation:  $5^\circ\text{C}$  in March and November, and  $10^\circ\text{C}$  in June-July. Using the data of Takahashi & Ichimura (1971) for the Northwestern Pacific we calculated an average value of  $E = 15,000 \text{ cal}$  for bacteria. With limited data from the Hudson River plume (Ducklow & Kirchman, 1983) and from the Beaufort Sea (Griffiths *et al.*, 1978), we calculated values of 12,800 and 18,600 cal, respectively, in close agreement with Takahashi & Ichimura (1971). A

value of  $E = 15,000 \text{ cal}$  was therefore used in this study.

## Results

The horizontal and vertical distributions of the different variables are shown in Figures 2, 3 and 4, for the three sampling periods (spring, summer and fall 1980). In March (Fig. 2), the whole Estuary shows a nearly homogeneous horizontal and vertical temperature distribution (within the range  $0$ - $5^\circ\text{C}$ ), except for the top 100 km of the lower Estuary, where temperature  $< 0^\circ\text{C}$  is observed. The lower Estuary is also relatively homogeneous in November (Fig. 4), while strong horizontal and vertical temperature gradients are observed in the upper and the lower Estuary, respectively, during the summer period (Fig. 3). Maximum summer temperatures around  $16^\circ\text{C}$  are observed at the head of the upper Estuary. Summer temperatures in the range of  $10$ - $15^\circ\text{C}$  are typical of the surface waters of the lower Estuary. Low temperatures ( $0$ - $5^\circ\text{C}$ ) are observed in the surface waters in the vicinity of the Saguenay (Fig. 3) and the deep waters of the lower Estuary, which can be interpreted as evidence of upwelling in this region (Therriault & Levasseur, 1985).

Salinity shows equally steep horizontal gradients in the upper Estuary during the summer

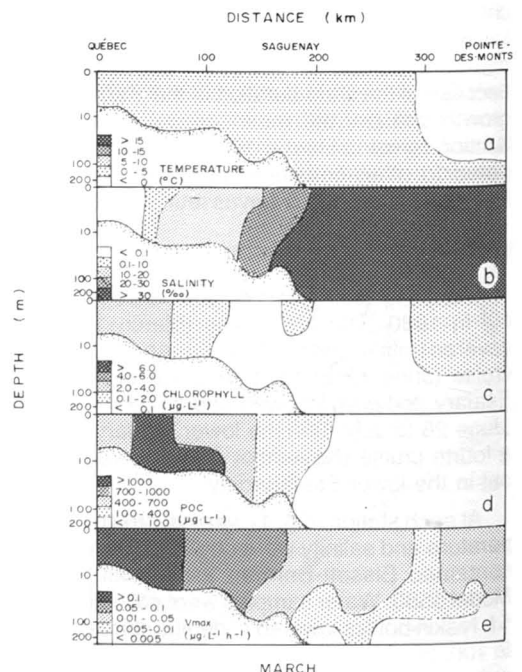


Figure 2. Longitudinal profiles: (a) temperature, (b) salinity, (c) Chl a, (d) POC and (e)  $V_{\text{max}}$  in the St. Lawrence Estuary (March 1980). Vertical axis is logarithmic.

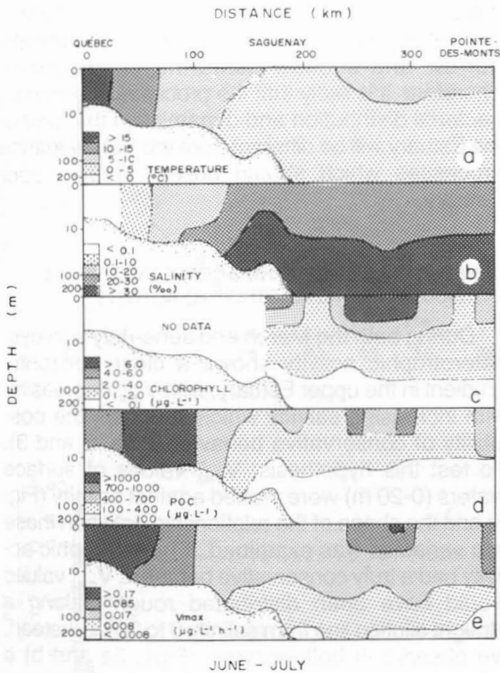


Figure 3. Longitudinal profiles: (a) temperature, (b) salinity, (c) Chl *a*, (d) POC and (e)  $V_{\max}$  in the St. Lawrence Estuary (June-July 1980). Vertical axis is logarithmic.

(Fig. 3) and the spring (Fig. 2) sampling periods (no sampling was done in November in the upper Estuary). The lower Estuary shows a stronger vertical salinity gradient in the summer (Fig. 3) and fall (Fig. 4) than in the spring (Fig. 2). In the upper Estuary, freshwater ( $< 0.1\%$ ) extends to about 20-30 km downstream of Québec City. From this point on, salinity increases rapidly to reach 20-30‰ near the Saguenay. In the lower Estuary, salinities in the range 20-30‰ are also found in the surface waters, in summer (Fig. 3) and fall (Fig. 4), while values  $> 30\%$  are observed throughout the water column in March (Fig. 2).

In March, chlorophyll *a* shows a decreasing horizontal gradient from values around 2.0 to 4.0  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$  in the upstream section of the upper Estuary to very low values ( $< 0.1 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ) about 125 km downstream Québec. These very low values are found in most of the lower Estuary except for two surface water patches of chlorophyll values in the 0.1 to 2.0  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$  range near the Saguenay and in the last 100 km of the lower Estuary. Chlorophyll *a* values in this range were found in the top 100 m throughout the lower Estuary in the fall (Fig. 4). During summer (Fig. 3), strong vertical and horizontal heterogeneity in chlorophyll is observed in the lower Estuary. The location of the two patches of high chlorophyll concentrations is in good agreement with the

phytoplankton production and biomass distribution patterns described by Therriault & Levasseur (1985). Chlorophyll data are not available for the upper Estuary during the summer.

POC concentrations in the upper Estuary show a strong horizontal gradient in the spring and summer (Fig. 2 and 3), but highest concentrations ( $> 1000 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ) are always found between salinity 1 and 10‰ coinciding with the location of the turbidity maximum. In March, very low POC values ( $< 100 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ) are observed throughout the lower Estuary, while in the summer (Fig. 3) a strong horizontal and vertical heterogeneity is observed. The spatial distribution of POC in the lower Estuary during the summer closely corresponds to the distribution of chlorophyll *a* values, as is also the case in November.

$V_{\max}$  shows a general decreasing gradient from higher values in the freshwater part of the system to lower values downstream. Generally higher  $V_{\max}$  values are observed during the summer than during the spring and fall. Higher  $V_{\max}$  values, corresponding to higher chlorophyll *a* and POC values, are generally observed in the lower Estuary during the summer. A strong vertical gradient in  $V_{\max}$  is observed for the three sampling periods in the lower Estuary. Deep water always had very low heterotrophic potential ( $< 0.005 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ).

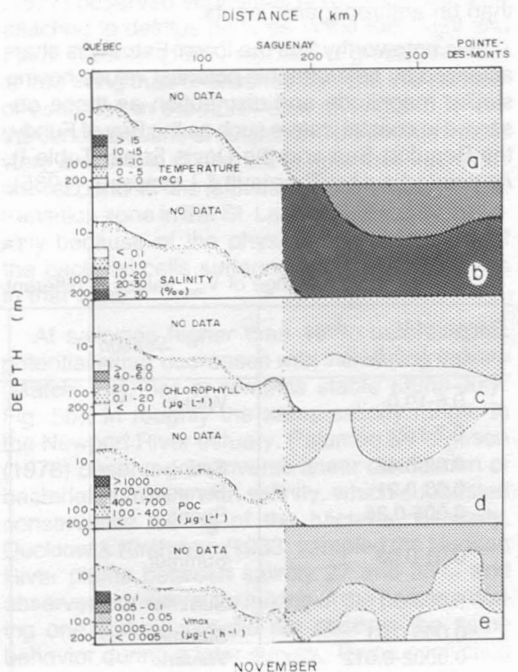


Figure 4. Longitudinal profiles: (a) temperature, (b) salinity, (c) Chl *a*, (d) POC and (e)  $V_{\max}$  in the St. Lawrence Estuary (November 1980). Vertical axis is logarithmic.

## Discussion

### COMPARISON WITH OTHER ESTUARINE AND COASTAL ENVIRONMENTS

Glutamate  $V_{max}$  values measured in different bodies of water are compared in Table I.  $V_{max}$  values from the upper St. Lawrence Estuary are comparable to those found in Davis Strait (Bunch, 1979) and in Halifax Harbor (Novitsky, 1983), but lower than those measured in Yaquina Bay (Griffiths *et al.*, 1974) and Pamlico River (Crawford *et al.*, 1974). It was assumed that large amounts of organics were introduced in St. Lawrence River from the heavily populated shores between Québec City and the Great Lakes. Moreover, it was also assumed that the untreated sewage outfalls from the Québec City urban area (population  $\sim 0.5 \times 10^6$ ) were important sources of non-degraded organics at the head of the Estuary. Therefore, the upper Estuary at least was expected to be highly heterotrophic. The somewhat moderate  $V_{max}$  values observed are therefore surprising, but Pocklington & Tan (1983) recently pointed out that although the contribution of organic matter by the St. Lawrence River to the Estuary is significant, it is nevertheless dwarfed by autochthonous organic production in the receiving waters. The supply of substrates to microheterotrophs in the upper Estuary is therefore probably largely dependent on natural processes rather than on anthropogenic inputs.

It is noteworthy that the lower Estuary is characterized by heterotrophic potential values having similar magnitude and distribution as those observed in coastal waters such as the Bay of Fundy, the Beaufort Sea and the Davis Strait (Table I). As pointed out by Therriault & Levasseur (1985),

this part of the St. Lawrence is more comparable to shelf and open coastal inlets than to a typically narrow and shallow estuarine environment. Therefore, it is likely that the processes controlling bacterial distribution and dynamics in that part of the Estuary will be different from the truly estuarine processes which should prevail in the upper Estuary.

### CONSERVATIVE VERSUS NON-CONSERVATIVE DISTRIBUTION OF HETEROTROPHIC ACTIVITY

During both the March and June-July surveys, heterotrophic activity shows a clear horizontal gradient in the upper Estuary, with  $V_{max}$  decreasing with increasing salinity which suggests the possibility of conservative behavior (Figs. 2 and 3). To test this hypothesis,  $V_{max}$  values of surface waters (0-20 m) were plotted against salinity (Fig. 5) and the shape of the relationship between these two variables was examined. If heterotrophic activity had a truly conservative behavior,  $V_{max}$  values would have been distributed roughly along a straight dilution line from salinity 0 to 30‰. Instead, we observe in both surveys (Figs. 5a and b) a relationship which can be broken down into two parts. Between salinity 0.1 and 10‰ (salinity transition zone),  $V_{max}$  decreases rapidly. Between salinity 10 to 30‰ (salt water zone), two different situations are observed: in March (Fig. 5a),  $V_{max}$  decreased linearly with increasing salinity, but at a slower rate than between salinity 0 to 10‰; in June-July (Fig. 5b), no significant decrease in  $V_{max}$  is observed over the same salinity range. We conclude from these observations that different processes are controlling bacteria in the salinity transition and in the salt water parts of the Estuary.

TABLE I

Range of  $V_{max}$  values in different estuarine and coastal environments

Range of $V_{max}$ values ( $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )	Season	Locations	Reference
0.6-19.0	Winter	Pamlico River	Crawford <i>et al.</i> (1974)
0.2-1.2	—	Yaquina Bay	Griffiths <i>et al.</i> (1974)
0.02-0.42	Spring	Davis Strait	Bunch (1979)
0.03-0.21	Summer	Davis Strait	Bunch (1979)
0.005-0.35	Spring	Davis Strait	Bunch (1979)
0.01-0.03	Summer	Bay of Fundy	Cammen & Walker (1982)
0.005-0.1	Summer	Halifax Harbor	Novitsky (1983)
0.005-0.01	Summer	Beaufort Sea	Griffiths <i>et al.</i> (1978)
0.0002-0.012	Winter	Beaufort Sea	Griffiths <i>et al.</i> (1978)
0.001-0.09	Austral summer	Antarctic waters	Gillespie <i>et al.</i> (1976)
0.02-0.8	Spring-summer	St. Lawrence (upp. Est.)	This study
0.005-0.15	Spring-summer-fall	St. Lawrence (low. Est.)	This study



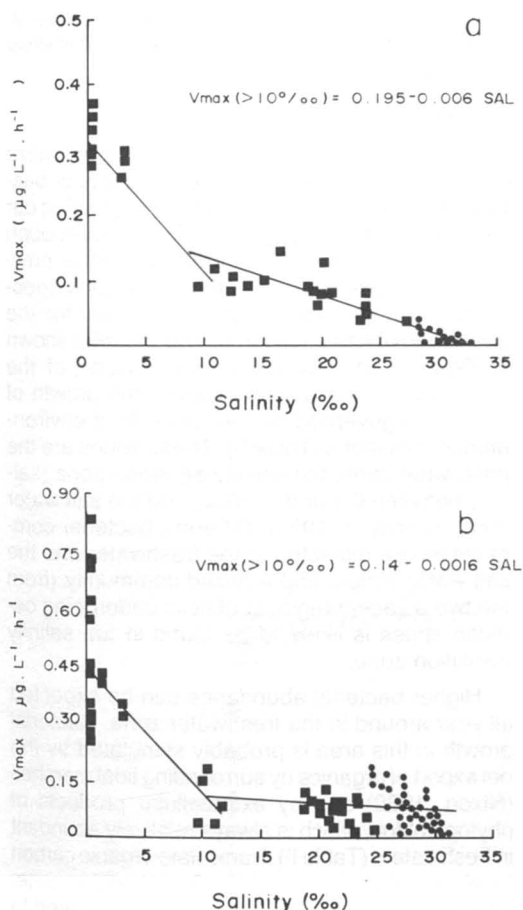


Figure 5. Relationship between  $V_{max}$  and salinity in the surface waters (0-20 m) in (a) March and (b) June-July 1980. ■: upper Estuary. ●: lower Estuary.

The relationship between  $V_{max}$  and salinity shows significant seasonal variations (at  $P \leq 0.01$ : analysis of covariance; Sokal & Rohlf, 1969) in the salt water zone.

The rapid decrease of  $V_{max}$  observed in the salinity transition zone suggests either death and inactivation (by osmotic shock) or removal (sedimentation and/or grazing) of bacteria in those waters. Similar observations were noted in other estuaries. Wright (1978), reporting on the specific glutamate uptake in the Merrimack River estuary, found highest activity in the fresh water zone of the estuary, with brackish waters characterized by a drastic drop of specific activity (by a factor of 10). Valdés & Albright (1981), using diffusion chambers, showed significant injury to native Fraser River bacteria with increasing salinity: glucose heterotrophic activities of the freshwater bacteria were greatly reduced when salinity reached approximately 3‰. Morris *et al.* (1978)

in a study of biogeochemical interactions in the very low salinity region (0.1 - 1.0‰) of the Tamar Estuary, observed that  $O_2$  minimum, chlorophyll fluorescence minimum and dissolved organic carbon maximum coincided with salinities  $\approx 1$ ‰. He concluded that mass mortality of freshwater halophobic phytoplankton due to osmotic change was taking place in this transition zone. The present observations coupled with those mentioned above suggest that bacteria, under osmotic stress, show a conservative behavior between salinity 0 and 10‰ in the upper Estuary. The freshwater bacterial community is probably replaced gradually by an estuarine community when salinity increases. Thus, the transition zone seems an important area for the understanding of estuarine bacterial dynamics, where, however, little information is available. A more detailed study, centered on the fate of bacteria in waters between salinity 0 and 10‰ will be reported elsewhere.

An interesting feature in the transition zone is the occurrence of a turbidity maximum with high levels of particulate organic carbon ( $1-3 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ). A large body of literature, going back to Zobell (1943) has claimed that particles are necessary, or at least beneficial to bacterial growth. Numerous studies in different estuaries have also linked bacterial numbers or activity with suspended POC concentrations. On the other hand, Rheinheimer (1977) observed very small numbers of bacteria attached to detritus particles in the Kiel Bight and Fjord. Goulder (1977) reported a greater number of free-living than of attached bacteria in a number of estuaries in the north east of England where the concentrations of suspended particulate matter were small. It is of interest to note that  $V_{max}$  does not respond to the elevated POC values in the transition zone in the St. Lawrence Estuary, probably because of the physiological incapacity of the bacterial cells suffering from osmotic stress in that zone.

At salinities higher than 10‰, heterotrophic potential either decreases with increasing salinity (March: Fig. 5a) or remains stable (June-July: Fig. 5b). In roughly the same salinity range, in the Newport River estuary, Palumbo & Ferguson (1978) observed an inverse linear distribution of bacterial numbers with salinity, which suggested conservative mixing of the bacteria. Similarly, Ducklow & Kirchman (1983) sampled the Hudson River plume between salinity 27 and 33‰ and observed conservative mixing of the bacteria during one survey, but did not observe the same behavior during a later survey. These conflicting observations raise many questions as to the apparent conservative behavior of bacteria in estuaries. We believe this contradiction can be resolved in terms of the balance between estuarine



flushing times and bacterial generation times. It can be assumed that when bacteria have a slow growth rate and/or the estuary has a rapid flushing time, the residence time of bacteria in one particular section of the estuary is shorter than their generation time, which results in an apparently conservative distribution. On the other hand, when bacterial growth is intense and/or the estuary has a slow flushing time, bacterial production can make up for losses due to mixing and entrainment and no decrease of bacterial abundance with increasing salinity can be observed.

In the lower reaches of the Estuary (salinity > 10‰), the freshwater flow was roughly the same during March and June-July (Therriault & Levasseur, 1985), such that the flushing times are assumed to be approximately equal during those two periods. However, we observed a shift from an apparently conservative (March, Fig. 5a) to a non-conservative (June-July, Fig. 5b) distribution of  $V_{\max}$  values. Clearly, differences in flushing time alone cannot explain our results. Indeed, heterotrophic activity at higher salinities is stimulated during summer, possibly due to higher temperature and greater phytoplankton production.

The increase in bacterial activity with increased temperature is well documented for laboratory and field conditions (Hamilton *et al.*, 1966; Wright & Hobbie, 1966; Takahashi & Ichimura, 1971; Gillespie *et al.*, 1976; Griffiths *et al.*, 1978; Wright & Coffin, 1983; Ducklow & Kirchman, 1983). Many studies have also indicated a strong relationship between phytoplankton and various bacterial parameters in coastal waters (Ferguson & Palumbo, 1979; Fuhrman *et al.*, 1980; Keller *et al.*, 1982; Linley *et al.*, 1983; Lancelot & Billen, 1984).

In the lower St. Lawrence Estuary, we observed significant relationships (at  $P \leq 0.01$ ) between  $V_{\max}$ , chlorophyll *a* and POC for the June-July sampling period. The vertical distribution of  $V_{\max}$  in the lower Estuary is also significantly related (at  $P \leq 0.01$ ) to the vertical profiles of chlorophyll in our data (Figs. 2, 3, 4 and 6). This correspondance between  $V_{\max}$  and chlorophyll thus suggests that bacteria in the lower St. Lawrence Estuary, as in other coastal environments, are largely dependent on the local production of substrates by phytoplankton rather than on import of allochthonous carbon. Therefore, during summer, when phytoplankton provides the bacteria with abundant substrates and when surface water temperatures are relatively high, heterotrophic activity in the lower end of the Estuary can reach higher rates. At that time, we hypothesize that bacteria are growing at a rate rapid enough to make up for the losses caused by entrainment downstream due to estuarine circulation. In other seasons,

when conditions are not favorable for bacterial growth, an apparent conservative behavior is likely to be observed.

#### CONCEPTUAL MODEL OF BACTERIAL DYNAMICS

In an attempt to summarize and generalize our observations, we conceived a model of bacterial dynamics which is capable of explaining our data, but which we believe, is also general enough to be applicable to many other estuarine environments. Such a model, although partially speculative, can become a most useful tool for the orientation of future research. This model is shown in Figure 7. It is based on the division of the Estuary into three zones in which the growth of bacteria is governed by different sets of environmental conditions (Table II). These zones are the freshwater zone, the salinity transition zone (salinity between 0.1 and  $\approx 10\%$ ) and the salt water zone (salinity > 10‰). Different bacterial communities are expected in the freshwater and the salt water zones, and a mixed community (from the two adjacent regions) of cells undergoing osmotic stress is likely to be found in the salinity transition zone.

Higher bacterial abundance can be expected all year around in the freshwater zone. Bacterial growth in this area is probably stimulated by the net export of organics by surrounding tidal marshes (Nixon, 1980) and by extracellular products of phytoplankton, which is always relatively abundant in freshwaters (Table II). Particulate organic carbon levels are also always relatively high in this zone. The higher summer abundance is also related to an increase in the bacterial growth rate due to a large increase in the ambient temperature ( $\approx 15$  to  $20^{\circ}\text{C}$ ), which also coincides with an equally important increase in phytoplankton abundance. Due to strong tidal mixing in that region, no vertical gradients are found either in the physical and the biological variables which results in a homogeneous vertical distribution of bacteria. Entrained downstream by the estuarine circulation, the freshwater bacterial community soon reaches the transition zone (Fig. 7) where mixing of salt and freshwater begins. The freshwater and salt water bacteria are then faced with severe osmotic problems. Consequently, in the salinity transition zone, the estuarine circulation entrain bacteria at a rate much faster than their generation time and the result is a conservative dilution of the bacteria such as described by Ketchum (1955) for coliform bacteria. Tidal mixing is also strong such that no vertical gradients are usually observed in the physico-chemical or the biological variables, even if strong horizontal gradients are always present.

In the salt water zone of the Estuary, the surface distribution of the bacteria might depend largely

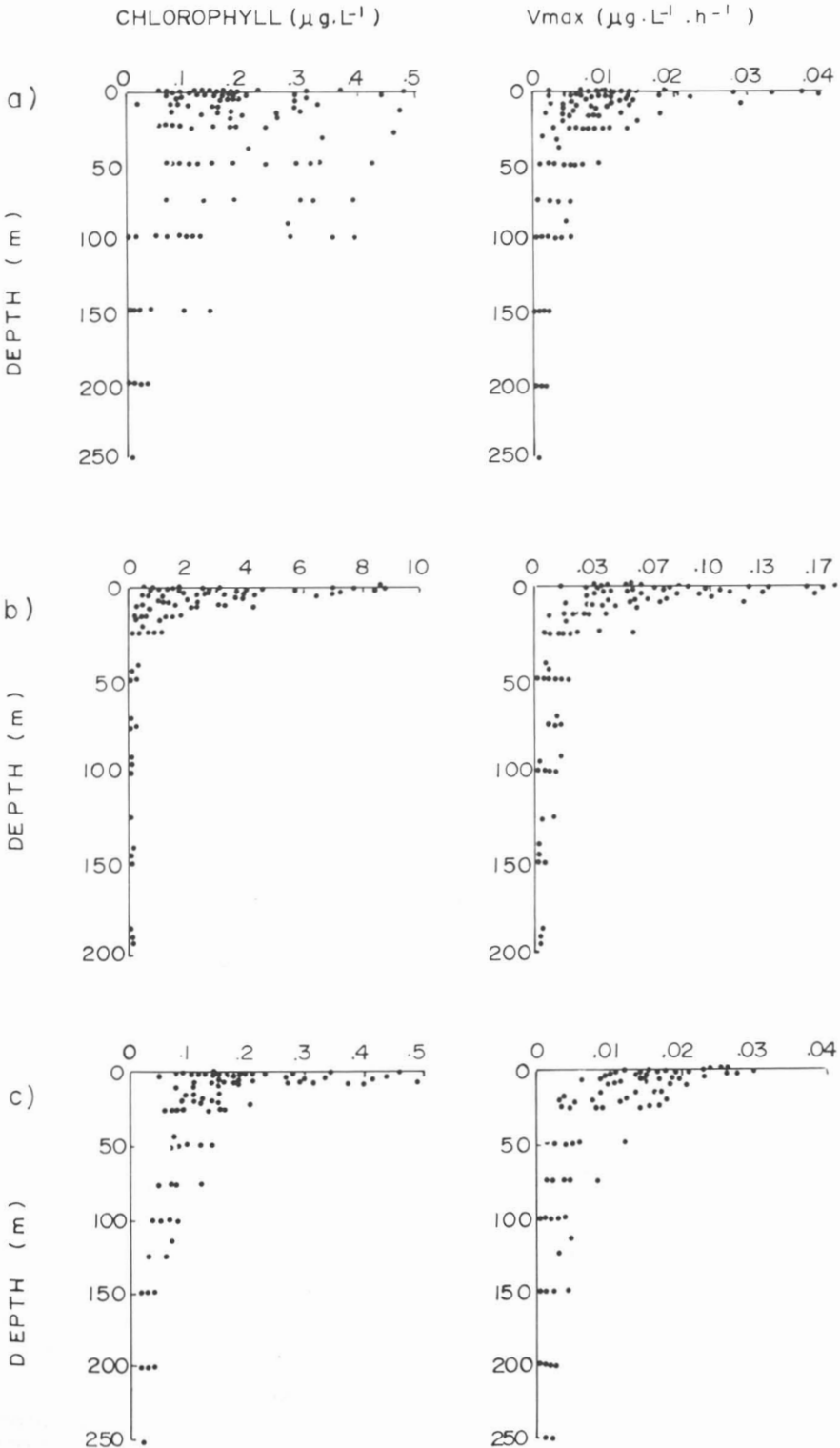


Figure 6. Vertical profiles of chlorophyll and  $V_{max}$  in the lower Estuary in (a) March, (b) July and (c) November 1980.

TABLE II

Mean values of temperature, particulate organic carbon, chlorophyll a and heterotrophic potential for the freshwater, salinity transition and salt water zones in the St. Lawrence

		Freshwater zone (0‰)	Transition zone (0.1-10‰)	Saltwater zone (10-30‰)
March 1980	T (°C)	1.3	0.8	0.1
	POC ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ )	727	1,230	199
	Chl a ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ )	2.5	2.3	0.2
	Vmax ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ )	0.308	0.209	0.023
June-July 1980	T (°C)	14.9	13.5	6.8
	POC ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ )	1,910	3,564	341
	Chl a ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ )	6.5*	3.5*	2.8
	Vmax ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ )	0.433	0.262	0.066

\* Chlorophyll data from August 1982

on a balance between two processes: the intensity of horizontal advection (dilution) and the growth rate of the bacteria. The estuarine circulation is dependent on the freshwater runoff, so that during the periods of high flow, bacteria are likely to be entrained faster than they can grow, resulting in a conservative dilution. During periods of low flushing rate and high growth rate, bacteria can make up for losses and a non-conservative behavior is observed. The growth rate of the bacteria

is largely dependent on temperature and on the production of substrates by phytoplankton. Therefore, the seasonal abundance of bacteria is likely to depend mainly on the temporal variations of those two factors and the spatial distribution of bacteria in this zone should follow largely that of phytoplankton.

To conclude, this study suggests that bacteria are a dynamical component of an estuarine ecosystem. Bacteria respond to a variety of physical, chemical and biological processes and the passage from fresh to salt waters appears to be the most significant of them.

### Acknowledgments

We would like to thank J. Béchard, N. Gagnon and L. Gagnon for assistance in field and laboratory. We also extend our thanks to the crew of the M. V. Gulf Star, M. V. St-Barnabé and CCCS J. E. Bernier. We benefited greatly from frequent encouragement and constructive discussions with M. Levasseur. The first author (J. P.) thank specially his father for use of his sailboat in preliminary technique-testing cruises. S. Demers, L. Fortier, M. Gagnon, M. Levasseur and two anonymous referees offered useful comments on the manuscript.

### References

- ALBRIGHT, L. J., 1983. Heterotrophic bacterial bio-masses, activities, and productivities within the Fraser River plume. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 40 (Suppl. 1): 216-220.
- AZAM, F., T. FENCHEL, J. G. FIELD, J. S. GRAY, L. A. MEYER-REIL & F. THINGSTAD, 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. — *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10: 257-263.
- BELL, C. R. & L. J. ALBRIGHT, 1981. Attached and free-floating bacteria in the Fraser River Estuary, British Columbia, Canada. — *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 6: 317-327.

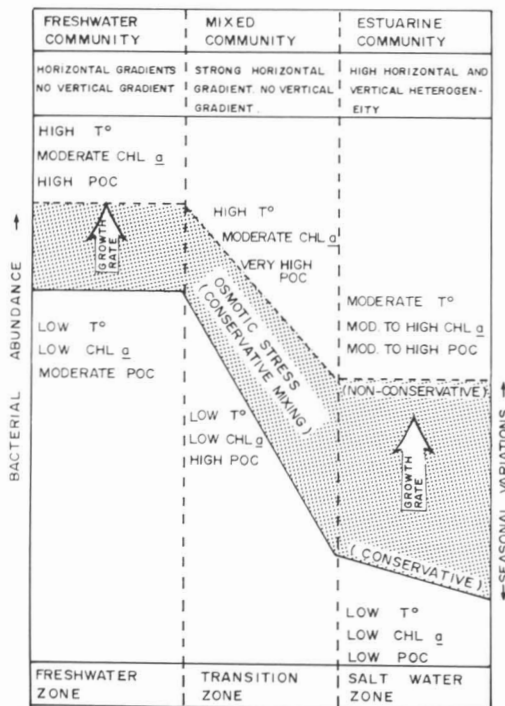


Figure 7. Conceptual model of bacterial dynamics in an estuarine environment.

- BILLEN, G., C. JOIRIS, J. WIJNANT & G. GILLAIN, 1980. Concentration and microbiological utilization of small organic molecules in the Scheldt Estuary, the Belgian coastal zone of the North Sea and the English Channel. — *Estuar. coastal mar. Sci.*, 11: 279-295.
- BUNCH, J. N., 1979. Microbiological observations in South Davis Strait. — *Fish. Mar. Ser. Mar. Report*, no. 1515, 92 p.
- CAMMEN, L. M. & J. A. WALKER, 1982. Distribution and activity of attached and free-living suspended bacteria in the Bay of Fundy. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 39: 1655-1663.
- CARDINAL, A. & L. BÉRARD-THERRIALT, 1976. Le phytoplancton de l'estuaire moyen du Saint-Laurent en amont de l'Île-aux-Coudres (Québec). — *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 61: 639-648.
- CARDINAL, A. & P.-E. LAFLEUR, 1977. Le phytoplancton estival de l'estuaire maritime du Saint-Laurent. — *Bull. Soc. phycol. Fr.*, 22: 150-160.
- CRAWFORD, C. C., J. E. HOBBIE & K. L. WEBB, 1974. The utilization of dissolved free amino acids by estuarine microorganisms. — *Ecology*, 55: 551-563.
- D'ANGLEJAN, B., 1981. On the advection of turbidity in the St. Lawrence middle Estuary. — *Estuaries*, 4: 2-15.
- D'ANGLEJAN, B. & E. C. SMITH, 1973. Distribution, transport and composition of suspended matter in the St. Lawrence Estuary. — *Can. J. Earth Sci.*, 10: 1380-1396.
- DEMERS, S., P.-E. LAFLEUR, L. LEGENDRE & C. L. TRUMP, 1979. Short-term covariability of chlorophyll and temperature in the St. Lawrence Estuary. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 36: 568-573.
- DUCKLOW, H. W. & D. L. KIRCHMAN, 1983. Bacterial dynamics and distribution during a spring diatom bloom in the Hudson River Plume, U.S.A. — *J. Plank. Res.*, 5: 333-356.
- FERGUSON, R. L. & A. V. PALUMBO, 1979. Distribution of suspended bacteria in neritic waters south of Long Island during stratified conditions. — *Limnol. Oceanogr.*, 24: 697-705.
- FORTIER, L., L. LEGENDRE, A. CARDINAL & C. L. TRUMP, 1978. Variabilité à court terme du phytoplancton de l'estuaire du Saint-Laurent. — *Mar. Biol.*, 46: 349-354.
- FUHRMAN, J. A., J. W. AMMERMAN & F. AZAM, 1980. Bacterioplankton in the coastal euphotic zone: distribution and possible relationships with phytoplankton. — *Mar. Biol.* 60: 201-207.
- GIESE, A. C., 1973. Cell physiology. — W. B. Saunders Co., Toronto, 741 p.
- GILLESPIE, P. A., R. Y. MORITA & L. P. JONES, 1976. The heterotrophic activity for amino acids, glucose and acetate in Antarctic waters. — *J. oceanogr. Soc. Japan*, 32: 74-82.
- GOBEIL, C., B. SUNDBY & N. SILVERBERG, 1981. Factors influencing particulate matter geochemistry in the St. Lawrence Estuary turbidity maximum. — *Mar. Chem.*, 10: 123-140.
- GOCKE, K., 1977. Heterotrophic activity. — Pages 198-222 in G. Rheinheimer (ed.). *Microbial ecology of a brackish water environment*. Springer-Verlag, Berlin, 291 p.
- GOULDER, R., 1977. Attached and free bacteria in an estuary with abundant suspended solids. — *J. appl. Bacteriol.*, 43: 399-405.
- GRIFFITHS, R. P., F. J. HANUS & R. Y. MORITA, 1974. The effects of various water-sample treatments on the apparent uptake of glutamic acid by natural marine microbial populations. — *Can. J. Microbiol.*, 20: 1261-1266.
- GRIFFITHS, R. P., S. S. HAYASAKA, T. M. MCNAMARA & R. Y. MORITA, 1977. Comparison between two methods of assaying relative microbial activity in marine environments. — *Appl. environ. Microbiol.*, 34: 801-805.
- GRIFFITHS, R. P., S. S. HAYASAKA, T. M. MCNAMARA & R. Y. MORITA, 1978. Relative microbial activity and bacterial concentrations in water and sediment samples taken in the Beaufort Sea. — *Can. J. Microbiol.*, 24: 1217-1226.
- HAMILTON, R. D., K. M. MORGAN & J. D. H. STRICKLAND, 1966. The glucose uptake kinetics of some marine bacteria. — *Can. J. Microbiol.*, 12: 995-1003.
- HANSON, R. B. & W. J. WIEBE, 1977. Heterotrophic activity associated with particulate size fractions in a *Spartina alterniflora* salt marsh estuary, Sapelo Island, Georgia, U.S.A. and the continental shelf waters. — *Mar. Biol.*, 42: 321-330.
- HOLM-HANSEN, O., C. J. LORENZEN, R. N. HOLMES & J. D. H. STRICKLAND, 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. — *J. Cons. int. Explor. Mer.*, 30: 3-15.
- HYDROGRAPHIC SERVICE, CANADA, 1984. Canadian tide and current tables, Vol. 3.
- JOINT, I. R. & A. J. POMEROY, 1982. Aspects of microbial heterotrophic production in a highly turbid estuary. — *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 58: 33-46.
- KELLER, M. D., T. H. MAGUE, M. BADENHAUSEN & H. E. GLOVER, 1982. Seasonal variations in the production and consumption of amino acids by coastal microplankton. — *Estuar. coast. Shelf Sci.*, 15: 301-315.
- KETCHUM, B. H., 1955. Distribution of coliform bacteria and other pollutants in tidal estuaries. — *Sewage ind. Wastes*, 27: 1288-1296.
- KRANCK, K., 1979. Dynamics and distribution of suspended particulate matter in the St. Lawrence Estuary. — *Naturaliste can.*, 106: 163-173.
- LAFLEUR, P.-E., L. LEGENDRE & A. CARDINAL, 1979. Dynamique d'une population estuarienne de diatomées planctoniques: effet de l'alternance des marées de morte-eau et de vive-eau. — *Oceanol. Acta*, 2: 307-315.
- LANCELOT, C. & G. BILLEN, 1984. Activity of heterotrophic bacteria and its coupling to primary production during the spring phytoplankton bloom in the southern bight of the North Sea. — *Limnol. Oceanogr.*, 29: 721-730.
- LINLEY, E. A. S., R. C. NEWELL & M. I. LUCAS, 1983. Quantitative relationship between phytoplankton, bacteria and heterotrophic microflagellates in shelf waters. — *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 12: 77-90.

- MORRIS, A. W., R. F. C. MANTOURA, A. J. BALE & R. J. M. HOWLAND, 1978. Very low salinity regions of estuaries: important sites for chemical and biological reactions. — *Nature*, 274: 678-680.
- NEU, H. J. A., 1970. A study on mixing and circulation in the St. Lawrence Estuary up to 1964. — *Atlantic oceanogr., Lab., Bedford Inst. Oceanogr., Dartmouth, Nova Scotia, AOL Rep.* 1970-9, 31 p.
- NIXON, S. W., 1980. Between coastal marshes and coastal waters — a review of twenty years of speculation and research on the role of salt marshes in estuarine productivity and water chemistry. — Pages 437-525 in P. Hamilton & K. B. MacDonald (eds.). *Estuarine and wetland processes with emphasis on modelling*. Plenum Press, New York, 653 p.
- NOVITSKY, J. A., 1983. Heterotrophic activity throughout a vertical profile of seawater and sediment in Halifax Harbor, Canada. — *Appl. Environ. Microbiol.*, 45: 1753-1760.
- PALUMBO, A. V. & R. L. FERGUSON, 1978. Distribution of suspended bacteria in the Newport River Estuary, North Carolina. — *Estuar. coast. mar. Sci.*, 7: 521-529.
- POCKLINGTON, R. & F. TAN, 1983. Organic carbon transport in the St. Lawrence River. — *SCOPE/UNEP Sonderband*, 55: 243-251.
- RHEINHEIMER, G., 1977. Conclusion. — Pages 281-287 in G. Rheinheimer (ed.). *Microbial ecology of a brackish water environment*. Springer-Verlag, Berlin, 291 p.
- SILVERBERG, N. & B. SUNDBY, 1979. Observations in the turbidity maximum of the St. Lawrence Estuary. — *Can. J. Earth Sci.*, 16: 939-950.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF, 1969. *Biometry*. — W. H. Freeman Co., San Francisco, 776 p.
- TAKAHASHI, M. & S. E. ICHIMURA, 1971. Glucose uptake in ocean profiles with specific references to temperature. — *Mar. Biol.*, 11: 206-213.
- THERRIault, J.-C. & M. LEVASSEUR, 1985. Control of phytoplankton production in the lower St. Lawrence Estuary: light and freshwater runoff. — *Naturaliste can.*, 112: 77-96.
- VALDÉS, M. & L. J. ALBRIGHT, 1981. Survival and heterotrophic activities of Fraser River and Strait of Georgia bacterioplankton within the Fraser River Plume. — *Mar. Biol.*, 64: 231-241.
- WILLIAMS, P. J. Le. B., 1981. Incorporation of micro-heterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food web. — *Kieler Meeresforschungen, Sonderheft*, 5: 1-28.
- WRIGHT, R. T., 1978. Measurement and significance of specific activity in the heterotrophic bacteria of natural waters. — *Appl. environ. Microbiol.*, 36: 297-305.
- WRIGHT, R. T. & R. B. COFFIN, 1983. Planktonic bacteria in estuaries and coastal waters of northern Massachusetts: spatial and temporal distribution. — *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11: 205-216.
- WRIGHT, R. T. & J. E. HOBBIIE, 1966. Use of glucose and acetate by bacteria and algae in aquatic ecosystems. — *Ecology*, 47: 447-464.
- YENTSCH, C. S. & D. W. MENZEL, 1963. A method for the determination of phytoplankton, chlorophyll and pheophytin by fluorescence. — *Deep-Sea Res.*, 10: 221-231.
- ZOBELL, C. E., 1943. The effect of solid surfaces upon bacterial activity. — *J. Bacteriol.*, 46: 39-56.

## CONTROL OF PHYTOPLANKTON PRODUCTION IN THE LOWER ST. LAWRENCE ESTUARY: LIGHT AND FRESHWATER RUNOFF<sup>1</sup>

J.-C. THERRIAULT and M. LEVASSEUR

*Centre Champlain des sciences de la mer,  
Ministère des Pêches et des Océans  
C.P. 15 500, 901 Cap Diamant, Québec G1K 7Y7*

### Résumé

En 1979-1980, un échantillonnage mensuel à 29 stations a été effectué afin de déterminer le patron de la répartition spatio-temporelle de la production primaire et de la biomasse phytoplanctonique dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Le cycle annuel est caractérisé par une production phytoplanctonique essentiellement estivale (de juin à septembre) dans la majeure partie de l'Estuaire. La lumière et les débits d'eau douce sont identifiés comme les plus importants facteurs de contrôle de la production phytoplanctonique. La production primaire annuelle moyenne ( $104 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ) est peu élevée par rapport à celle des eaux côtières de même latitude en raison principalement de la courte saison de production. On y observe une forte hétérogénéité spatiale, comme l'indiquent les valeurs moyennes de production (11 à  $179 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$  selon la station). En tenant compte des modes de répartition de la production primaire, l'Estuaire maritime a été divisé en 4 régions. L'analyse discriminante indique qu'il y a une ségrégation significative des régions selon deux axes expliquant respectivement 81 et 11% de la variance entre les régions. Ces quatre régions se distinguent par la turbidité, la température et les sels nutritifs selon l'axe I et par la température et la salinité selon l'axe II. Chacune de ces régions est dominée par un processus hydrodynamique différent qui influence les conditions de turbidité et de stabilité de la colonne d'eau. La région I est la plus pauvre ( $\bar{X} = 36 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ). Elle se caractérise par une forte instabilité et une forte turbidité de la colonne d'eau due au mélange de marée intense des eaux saumâtres provenant de l'Estuaire moyen et du Saguenay avec les eaux plus salées de l'Estuaire maritime. La région III, située dans la partie centrale de l'Estuaire, est la plus riche ( $\bar{X} = 134 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ). Elle est sous l'influence stabilisatrice du panache d'eau douce des rivières Manicouagan et aux Outardes. La région II est influencée principalement par les processus de remontées d'eau profonde. La région IV, qui est la plus stable à long terme, subit l'influence d'une limitation en sels nutritifs. Selon ces résultats, les données obtenues à une seule station ne peuvent représenter l'estuaire maritime du Saint-Laurent dans son ensemble.

### Abstract

Over a period of two years (1979-1980), monthly sampling was carried out on a grid of 29 stations to determine the spatio-temporal distribution of phytoplankton production and biomass in the lower St. Lawrence Estuary. The annual cycle is characterized by phytoplankton production essentially occurring during the summer (from June to September) in most of the Estuary. Light and freshwater runoff have been identified as the most important factors controlling phytoplankton production in the Estuary. The mean annual primary production is low ( $104 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ) compared to other coastal environments at similar latitude, mainly due to the short duration of the growing season. High spatial heterogeneity is observed in the Estuary and the mean production values varied between 11 and  $179 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ , depending on the station considered. On the basis of recurrent spatial patterns of production, the lower Estuary was divided into four regions. These regions were submitted to a discriminant analysis and the results indicated a significant segregation of the regions along two axes which account for 81 and 11% of the variance between regions, respectively. Turbidity,

<sup>1</sup> Contribution to the 2<sup>nd</sup> Symposium on the oceanography of the St. Lawrence Estuary (St. Lawrence Estuary: oceanographic and ecological processes).

temperature and nutrients were the factors distinguishing the regions following axis I, and temperature and salinity segregated the regions according to the second axis. It is concluded, from this analysis, that each one of the four regions studied is dominated by different hydrodynamical processes which have a different influence on the turbidity and stability conditions of the water column. Region I is the least productive and is characterized by a high turbidity and instability of the water column, due to intense tidal mixing of water masses of different origin (marine waters from the lower Estuary with low salinity waters from the Saguenay and upper Estuary). Region III, occupying most of the central part of the Estuary, is the most productive ( $X = 134 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ) and is under the stabilizing influence of the freshwater plume of the Manicouagan and Aux Outardes rivers. Region II is under the main control of upwelling processes. Region IV, which is the most stable in the long term, experiences some nutrient limitation. We conclude from these results that the data obtained at only one station are not representative of the whole lower Estuary.

## Introduction

Despite recent efforts to understand the short term dynamics of phytoplankton in the lower St. Lawrence Estuary (Auclair *et al.*, 1982; Demers & Legendre, 1982; Fortier & Legendre, 1979; Fortier *et al.*, 1978; Fréchette & Legendre, 1978, 1982; Levasseur *et al.*, 1983; Sinclair *et al.*, 1980; Therriault & Lacroix, 1976; Walsh & Legendre, 1982, 1983), the need still remains for a seasonal scale model of phytoplankton dynamics in the lower Estuary as a whole.

So far, the meso- and large scales spatio-temporal distribution of the phytoplankton biomass and production in the lower Estuary has not been described adequately. The only available information on the temporal cycle comes from the studies of Steven (1975), Sinclair (1978) and Levasseur *et al.* (1984) which rely completely on data collected in a very restricted area of the lower Estuary, in the vicinity of Rimouski and Pointe-au-Père. In addition, in the first two studies, data were collected during the summer period only. Information on the spatial distribution of the phytoplankton is even scarcer with a few surveys carried out at infrequent intervals over a three-year period by Steven (1975) and one survey by Sinclair (1978) describing the spatial distribution of chlorophyll and ATP at 5 m over a one-week period in July 1975. Recent studies by El-Sabh (1979) and El-Sabh *et al.* (1982) have clearly demonstrated the complex character and the strong spatial and temporal variability of the hydrodynamical processes in the lower Estuary. On the other hand, it is well known from the phytoplankton literature in general (see the review by Legendre & Demers, 1984), and from that of the St. Lawrence Estuary in particular (see references above), that phytoplankton growth is controlled mainly by physical processes in aquatic environments.

The present study was designed to make up for our lack of knowledge on the large scale temporal and spatial distribution of phytoplankton

productivity and biomass in the lower St. Lawrence Estuary and to identify the hydrodynamical processes responsible for the observed variability. This basic knowledge at the first trophic level is essential for any other long term study of trophic dynamics in this estuarine ecosystem.

## Materials and methods

### SAMPLING AND ANALYTICAL TECHNIQUES

Over a period of two years, a grid of 29 stations was sampled at 16 occasions in the lower St. Lawrence Estuary (Fig. 1 and Table I). Cruises generally took place during the first half of the month and, depending on meteorological conditions, 6 to 9 days were necessary to cover the whole grid of stations.

Sampling at each station usually consisted in measuring water transparency (Secchi disk), vertical profiles of temperature and salinity, and a cast of 5 L Niskin bottles at depths corresponding to 100, 60, 30, 16 and 1% of the surface incident radiation and, below the photic zone, at fixed depths of 25, 50, 100, 150, 200 and 250 m (station depth permitting). In 1979, only temperature profiles using a bathythermograph were recorded, while in 1980 profiles of temperature and salinity were obtained using a self-contained Bissett-Berman thermosalinograph Model 5580.

All subsamples drawn off each Niskin bottle (between 250 and 1000 mL) were prefiltered through a nylon net (160  $\mu\text{m}$  mesh size) before being used for the determination of adenosine triphosphate (ATP) and chlorophyll *a* (Chl *a*) concentrations, using 47 mm Whatman GF/C glass fiber filters, and particulate organic carbon (POC) and nitrogen (PON), using precombusted 25 mm Whatman GF/C glass fiber filters. These filters were stored frozen for further analysis (within 3 months). The filtrate from POC and PON filtrations was dispensed into three 50 mL polyethylene bottles (prewashed in HCl 0.15 N) and stored frozen for further (within 2 months) determination

of nutrient concentrations (ammonium, nitrite, nitrate, phosphate and silicate). Other subsamples were collected for salinity and alkalinity determinations, or were fixed with acid-Lugol and neutralized formaldehyde for phytoplankton identification and counting using the inverted microscope method (Lund *et al.*, 1958).

At the same time, three 125 mL pyrex bottles (2 clear and 1 dark) were filled from each one of the water samples collected in the photic zone. These were inoculated with 5  $\mu$ Ci of a solution of  $\text{NaOH}^{14}\text{CO}_3$ , covered with a nylon net reproducing the light intensity at the sampling depth and incubated for 4 h (always between 9 h and 16 h) under natural light conditions in a tank of circulating surface water. The incident radiation during the incubation was measured using a Weather Measure Corporation (R-401) pyranometer. When the incubation was completed, the

samples were filtered immediately on 0.45  $\mu\text{m}$  HA Millipore filters which were then dried and stored in a dessicator.

In the laboratory, the  $^{14}\text{C}$  filters were exposed to HCl fumes for 15 min before scintillation counting on a Rack Beta 1215-005 (LKB Wallac) liquid scintillation counter, using the channels-ratio method. The scintillation fluid was a 50:50 mixture of toluene and ethylene glycol monoethyl ether containing 4  $\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$  of PPO and 50  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$  of POPOP. Chlorophyll *a* was measured by the fluorometric method of Yentsch & Menzel (1963) as modified by Holm-Hansen *et al.* (1965). Carbon and nitrogen contents of the particulate matter on the filters were determined using a Perkin-Elmer model 240B Elemental Analyzer. ATP was analyzed by the method of Holm-Hansen & Booth (1966). Alkalinity and nutrients (using a Technicon autoanalyzer) were determined following essen-

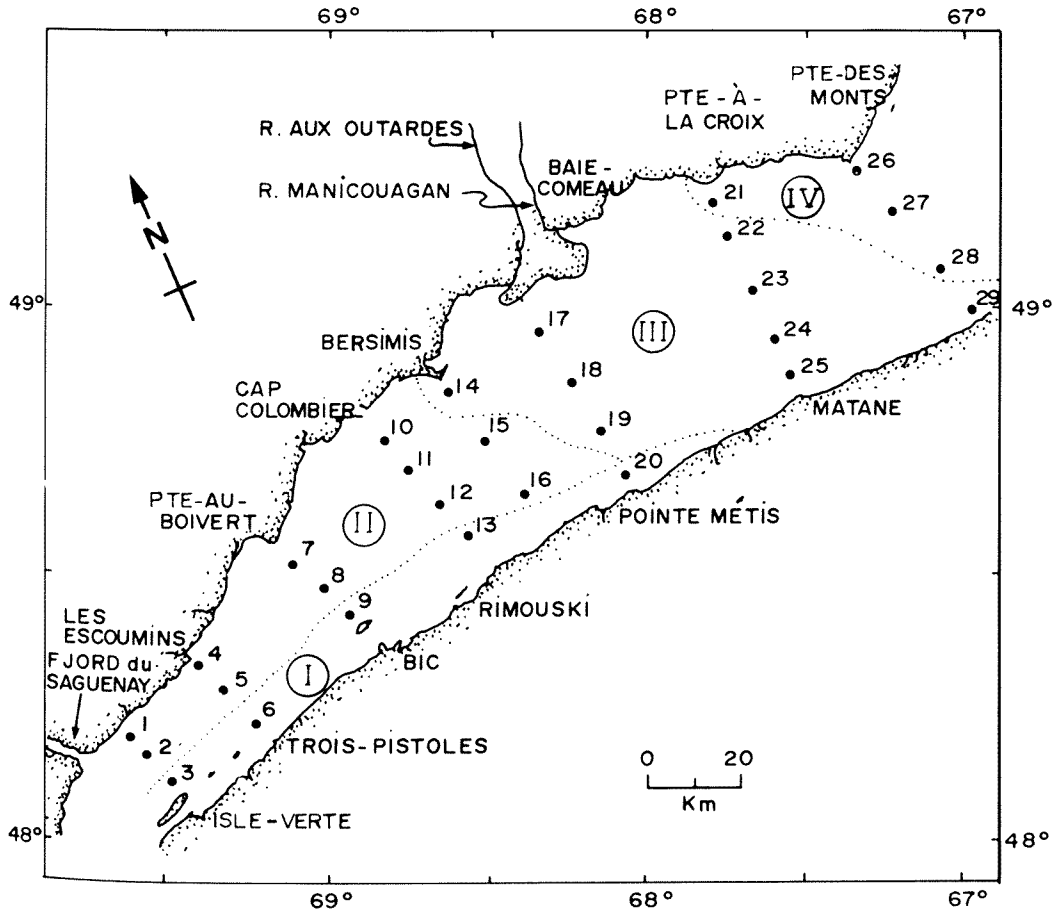


Figure 1. Locations of the sampling stations in the lower St. Lawrence Estuary. The Estuary is subdivided into 4 subareas delimited by the dotted lines (see Discussion).



tially the methods described in Strickland & Parsons (1972). Salinity was measured using a Kalsico (model RS7-C) induction salinometer.

#### ESTIMATION OF PHYTOPLANKTON PRODUCTION

At any given station, where productivity measurements were carried out, rates of carbon production per square metre over the incubation period ( $P_{int}$  in  $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{4 h}^{-1}$ ) were obtained by integrating the  $^{14}\text{C}$ -uptake results at the different depths ( $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{4 h}^{-1}$ ) in the photic zone. Since incident radiation during the incubation period was quite variable and  $^{14}\text{C}$ -uptake is strongly dependent on the total amount of energy received during the incubation period, the production results had to be converted into rates per unit radiation before an estimate of daily, monthly or annual production could be made. With the assumption that photosynthesis per unit radiation was constant throughout the day, that is no attempt was made to allow for diurnal periodicity in photosynthetic activity (e.g. Vollenweider, 1965; MacCaull & Platt, 1977), carbon production per unit radiation ( $P_r$ ;  $\text{mgC}\cdot\mu\text{Ein}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ ) was simply obtained by dividing the total integrated production ( $P_{int}$ ;  $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{4 h}^{-1}$ ) by the total radiation ( $I$ ;  $\mu\text{Ein}\cdot\text{m}^{-2}$ ) received during the same incubation period (usually 4 h). The equation expressing those calculations is the following:

$$P_r = \frac{P_{int}}{\int_{t_1}^{t_2} I(t) dt}$$

At any given station, daily production (in  $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ ) could then be obtained by multiplying  $P_r$  by the total amount of radiation ( $\mu\text{Ein}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ ) on any given day. Since a strong correlation could be observed between our radiation measurements made on the ship for each sampling day and those recorded at the nearby Sept-Iles land station ( $P \leq 0.05$ ), it was justified to use the Sept-Iles radiation data (Environment Canada, 1979, 1980) to estimate the monthly production. Daily radiation values of the 15 days preceding and the 15 days following the sampling date were used to obtain this monthly estimate. The annual production estimate could be calculated simply by adding the monthly estimates.

For various reasons, it was not always possible to carry out a  $^{14}\text{C}$ -uptake experiment at every station on every sampling occasion. The missing production values were then estimated for each sampling station by using the linear regression equation relating the integrated values (over the photic zone) of chlorophyll a with those of production per unit radiation for each sampling cruise. Table I indicates that the relationship between those two variables is always significant

TABLE I

Sampling cruise period, number of stations (N) where production measurements were made and the coefficients of the linear regression<sup>1</sup>

Sampling cruise period	N	a	b	$r^2$	
15-30 March 1979	0	—	—	—	—
8-17 June	0	—	—	—	—
4-13 July	24	242.0	21.0	0.61	**
31 July-8 August	18	147.3	15.8	0.43	**
25 October-11 November	17	36.8	15.8	0.79	**
1-5 December	8	-115.7	57.9	0.92	**
3-13 February 1980	0	—	—	—	—
17-26 March	0	—	—	—	—
10-15 May	6	0	84.2	0.60	*
3-11 June	14	73.6	15.8	0.75	**
29 June-6 July	17	168.3	26.3	0.61	**
1-9 August	13	341.9	15.8	0.52	**
2-10 September	17	199.9	21.0	0.74	**
1-10 October	10	5.3	47.3	0.92	**
1-10 November	6	-21.0	26.3	0.99	**
1-8 December	0	—	—	—	—
All data pooled	150	136.8	21.0	0.51	**

<sup>1</sup> a (Y-intercept) and b (slope) are the coefficients of the following linear regression model  $P_r = a + b \text{Chl } a$ , relating the integrated values of chlorophyll a (Chl a) with those of production per unit radiation ( $P_r$ ) for each sampling cruise.  $r^2$  is the coefficient of determination for each regression equation. \*\* significant relationship at  $P \leq 0.01$ . \* significant relationship at  $0.01 \leq P < 0.05$ .

( $P \leq 0.05$ ) and gives the coefficients of the linear regression calculated for each equation. The ecological implications of this relationship are discussed below. It is of interest to note that the analysis of covariance (Sokal & Rohlf, 1969) could not detect significant differences ( $P \leq 0.01$ ) between the slopes (b) of the regression equation between the different sampling cruises. This table also gives information on the number of stations where productivity measurements were carried out for each sampling cruise. No production data were available for sampling periods 1, 2, 7 and 8. For these cruises, the production data were estimated using the chlorophyll data and the regression equation of the closest sampling period.

**Results**

**ANNUAL PHYTOPLANKTON PRODUCTION**

Table II compares, for 1980, the different estimates of phytoplankton production in the lower Estuary. There is a strong variability between the various station estimates. The annual production

estimates vary from  $11 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$  at station 3, to  $179 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$  at station 22, with a grand station mean value (arithmetic) of  $99 \pm 7 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ . Integration by surface using the approach suggested by Parsons *et al.* (1980), gives an annual mean production estimate of  $104 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ .

An idea of the accuracy of our production estimates can be obtained by comparing our results with those of Levasseur *et al.* (1984) who measured phytoplankton production at station 13 (Fig. 1) on a twice-a-week frequency from July 1979 to July 1980. For comparable months, the two production estimates made using the two sampling frequencies (Table III) were very close. Using the data of Levasseur *et al.* (1984), an annual production estimate of  $73 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$  was obtained at station 13. This annual estimate is of the same order of magnitude as our own estimate of  $49 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$  for station 13 in 1980 (Table II). Sinclair (1978) estimated a production value of  $50 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$  for this same area in 1974. Also, the comparison between the monthly means for comparable months of the two years 1979 and 1980 (Table IV) shows very similar values.

TABLE II

Estimation of annual phytoplankton production in the lower St. Lawrence Estuary for 1980 by station and by region (see Discussion)

Estimation by station			
Station number	Production ( $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ )	Station number	Production ( $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ )
1	72.6	16	88.2
2	93.7	17	104.7
3	11.4	18	133.8
4	85.1	19	156.8
5	142.3	20	52.6
6	26.9	21	98.3
7	112.7	22	178.9
8	103.2	23	165.2
9	36.0	24	118.2
10	91.2	25	123.4
11	94.7	26	99.6
12	89.2	27	103.4
13	49.4	28	100.7
14	112.4	29	115.9
15	97.0		

Estimation by region	
Region	Production ( $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ )
I	$31.0 \pm 7.99$
II	$93.6 \pm 6.21$
III	$134.4 \pm 8.76$
IV	$100.5 \pm 1.08$

TABLE III

Comparisons between phytoplankton production estimates calculated from monthly (this study) and a twice-a-week (Levasseur *et al.*, 1984) sampling frequencies at station 13 in the Estuary

Month	Primary production ( $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$ )	
	Monthly sampling frequency	Twice-a-week sampling frequency
July 1979	28.1	33.9
August 1979	14.0	11.6
October 1979	0.3	3.1
May 1980	0.5	0.4
June 1980	2.9	4.4

#### TEMPORAL PATTERNS OF VARIATION

In an attempt to characterize the temporal pattern of variability of the physical, chemical and biological variables in the lower St. Lawrence Estuary taken as a whole, mean values of each measured variable (mean of the 29 station values obtained by averaging or integrating over the photic zone) were calculated for every sampling occasion. The temporal patterns obtained are illustrated in Figures 2, 3 and 4.

The annual cycle of the mean temperature in the photic zone (defined as the depth of occurrence of the 1% surface light intensity) shows a typical sinusoid in the lower Estuary (Fig. 2a), reflecting the annual cycle of solar radiation. During both sampling years (1979 and 1980), the minimum mean temperatures ( $\sim -0.5^\circ\text{C}$ ) were recorded in February-March and the maximum mean temperatures ( $6-9^\circ\text{C}$ ) during the summer period. The annual cycle of the mean salinity in the photic zone (Fig. 2b) shows a significant inverse relationship ( $P \leq 0.01$ ) with the temperature cycle, higher mean salinities (29.5-30.5‰) being observed during February-March, followed by a drastic decrease toward the minimum values (24.5-26.5‰) during the May-June period, followed again

by a more or less regular increase from the beginning of the summer to the next spring period. The rapid spring decrease in mean salinity is coincident with the maximum freshwater runoff (Fig. 2e) during April-May. This is also the period when maximum turbidities are observed in the Estuary (Fig. 2c). More interannual differences are observed between the two mean salinity cycles than between the two mean temperature cycles.

A number of studies have indicated that the parameter  $\langle I \rangle$ , the mean light intensity in the mixed layer (Riley, 1957), has a major influence on the phytoplankton dynamics in many coastal environments (Hitchcock & Smayda, 1977; Lively *et al.*, 1983; Levasseur *et al.*, 1984). The mean light intensity in the mixed layer,  $\langle I \rangle$  ( $\text{Ein} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ ), was estimated using the following equation (Riley, 1957, 1967):

$$\langle I \rangle = \frac{I_0 (1 - e^{-kz})}{kz}$$

where  $I_0$  ( $\text{Ein} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ ) is the mean daily solar radiation,  $k$  is the coefficient of extinction ( $k = 1.44/\text{Secchi disk depth}$ ; Holmes, 1970) corrected for extinction of light by phytoplankton (Lorenzen,

TABLE IV

Phytoplankton production estimates for comparable months in 1979 and 1980 for the whole Estuary

Month	Primary production ( $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$ )	
	1979	1980
July	43.8	35.1
August	16.8	14.2
October	0.8	7.4
December	0.9	0.5

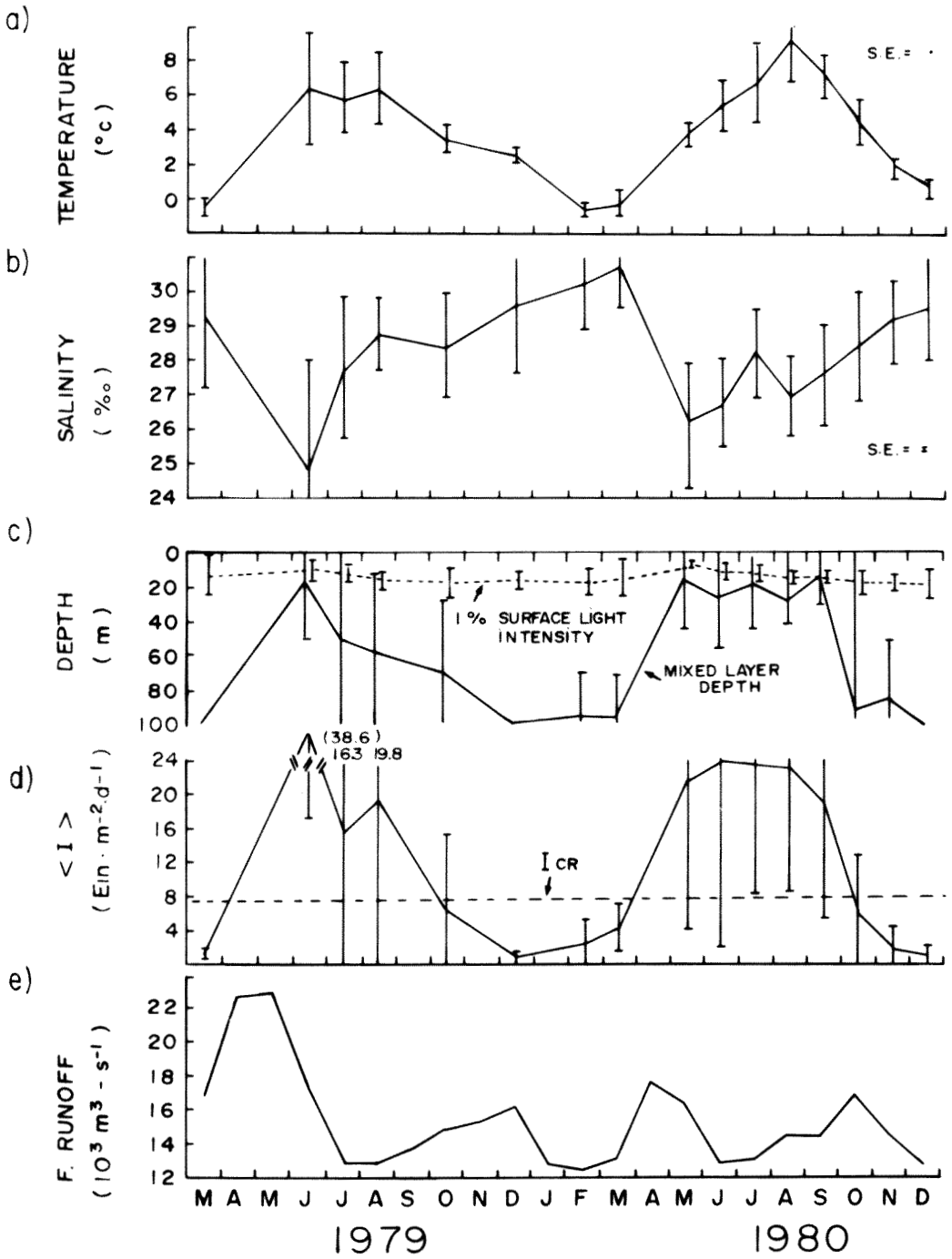


Figure 2. Temporal variations for the whole lower Estuary: a) of the mean temperature and b) the mean salinity in the photic zone, c) the mean depth of the photic zone and the mean depth of the mixed layer, d) the mean light intensity in the mixed layer ( $I_{CR}$  is the empirical light limitation level: Riley, 1957), and e) the freshwater runoff in the Estuary at the Tadoussac — Trois-Pistoles transect. S.E. indicates the relative importance of the analytical error variance associated with the standard deviation around each mean values of temperature and salinity (see text).

1972) and  $z$  is the depth of the mixed layer defined as the depth where  $\Delta\sigma_t \cdot m^{-1} \geq 0.2$  (maximum depth used is 100 m, the depth of our shallowest station). Figure 2d shows the mean temporal variations

of  $\langle I \rangle$ . Also indicated in this figure is the level of the critical light intensity,  $I_{cr}$ , which has been set empirically at  $7.6 \text{ Ein} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$  ( $40 \text{ gCal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ ; Riley, 1957).  $I_{cr}$  represents the

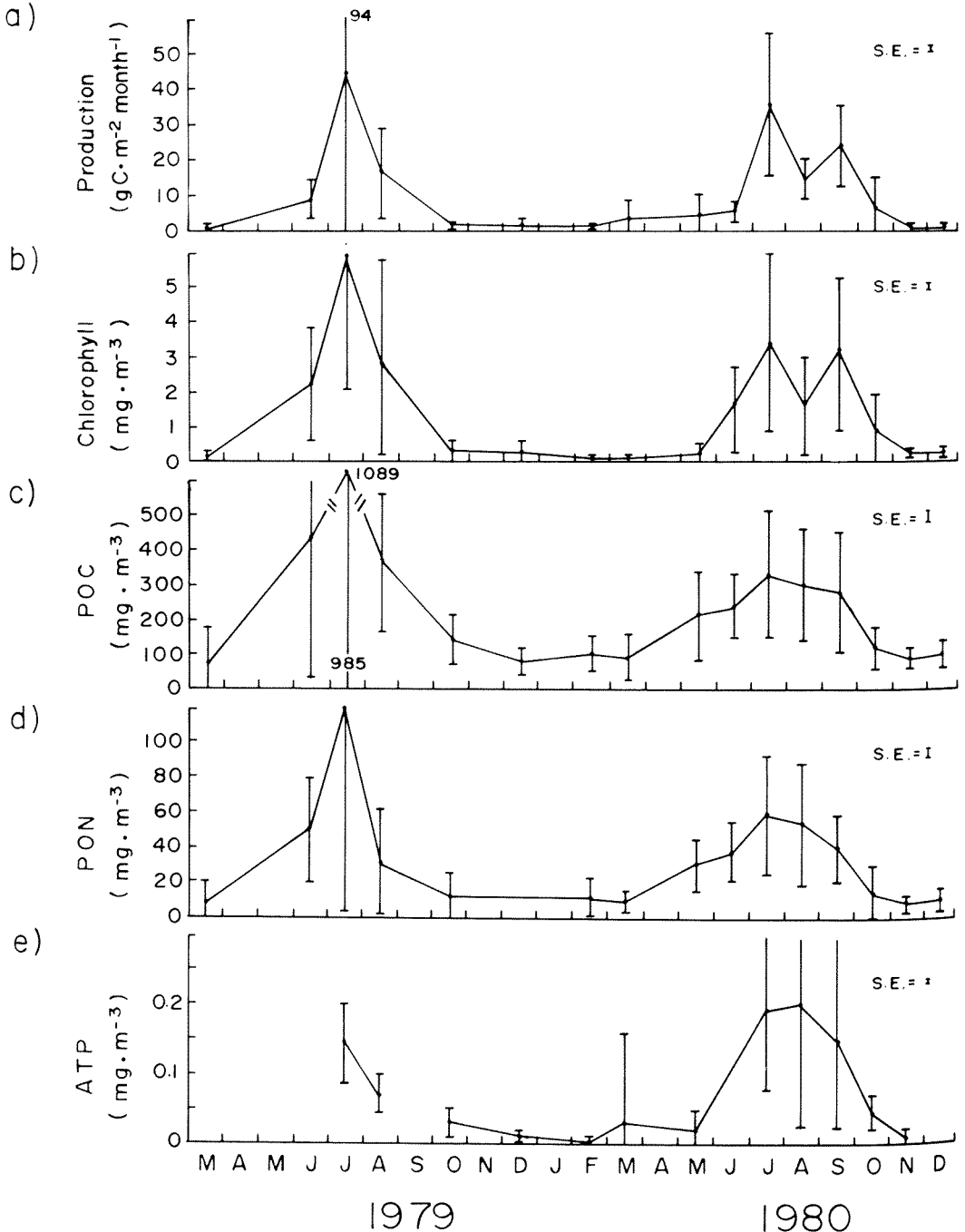


Figure 3. Temporal variations for the whole lower Estuary of: a) phytoplankton production and the four biomass indices in the photic zone, b) chlorophyll a, c) POC, d) PON and e) ATP. S.E. indicates the relative importance of the analytical error variance associated with the standard deviation around each mean value.

light level under which phytoplankton growth is light-limited in the mixed layer.

The mean mixed layer depth varies on an annual cycle from a shallow 15 to 30 m during the summer period to a deeper 80 m and over during the winter (Fig. 2c). The mean photic layer depth shows a similar pattern of annual variations, although the range of depth variation is much less important (from 5-10 m in the spring to 15-17 m in the winter). The mean light intensity in the mixed layer closely follows the temporal variations of the mixed layer depth (Fig. 2d). For both years, the mean light in the mixed layer is above the critical threshold between May and September.

The mean phytoplankton production and the mean biomass indices (Chl a, POC, PON and ATP) generally show similar patterns of temporal variations over the two years of the study (Fig. 3) and these five biological variables are consequently strongly interrelated. Typically, we observe for both years very low phytoplankton production and biomass from October to May and higher values from June to September.

Nutrients ( $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$ ,  $\text{SiO}_4$ ,  $\text{PO}_4$  and  $\text{NH}_4$ ) are generally abundant throughout the year in the lower Estuary (Fig. 4) and their seasonal patterns of variation are mostly related to the biological activity in the Estuary as suggested by the significant inverse relationship ( $P \leq 0.01$ ) observed between the temporal variations of the mean nutrient concentrations and that of the phytoplankton production and biomass indices.

#### SPATIAL PATTERNS OF VARIATIONS

The variability of annual mean values between the different stations is illustrated in Figure 5 for some of the variables studied in 1980 (the year with most months sampled: Table I). We observe that the spatial pattern of distribution of the annual means is very similar for the phytoplankton production and the various biomass indices. This spatial pattern is characterized by a zone of very low biomass and production values located along the south shore of the Estuary where the highest mean turbidities are observed (Fig. 5j). Another zone of very low biomass annual mean values and to a lesser extent of phytoplankton production values is located at the north-eastern end of the Estuary (Gulf of St. Lawrence) and corresponds to a zone where, interestingly, the least turbid waters are observed (Fig. 5j). Between those two boundary regions, two zones of higher biomass and productivity can be observed, one covering the main part of the middle region of the Estuary and the other located more or less along the north shore in the upstream region. The spatial pattern

of nutrient distribution (Fig. 5e, f, g) is generally characterized by a decreasing gradient from the higher mean values at the head of the Estuary to the lower values in the near Gulf region. Such increasing or decreasing gradients are also observed in the spatial distribution of the mean annual temperature, salinity and coefficient of extinction data (Fig. 5h, i, j). In addition a clear north-south gradient is evident in the turbidity values. The two main sources of freshwater input in the system (the upper Estuary-Saguenay River and the Manicouagan-Aux Outardes rivers) are also clearly evidenced in Figure 5i. The spatial patterns for 1979 (not shown) are essentially similar to those of 1980.

With the sampling scheme of the present study, care must be exercised in the interpretation of the spatial pattern of variability, since sources of variability other than spatial are also included. The estimates of the standard deviation for each mean value of each variable are shown in Figures 2, 3 and 4 as error bars around each mean. In these standard deviation estimates, three main sources of variance are included: 1) the analytical error variance, 2) the temporal variance (the grid of 29 stations was visited over a period of 6 to 9 days, irrespective of the time of day or the tidal phase), and 3) the spatial variance (the real difference between station means). As indicated in the upper right hand corner of each graph (Figs. 2 to 4), the analytical error variance is not very important at the scale of this study. Therefore, most of the deviation around the mean can be ascribed to spatio-temporal variance. However, it is difficult to separate statistically these two sources of variance in the present study. Nevertheless, the fact that similar spatial patterns were observed from month to month and from year to year (at least between 1979 and 1980), and the fact that these spatial patterns are linked to large scale geographical differences in the hydrodynamics, as will be discussed later, clearly indicate that a significant portion of the variance around the station mean values is due to real spatial differences. Moreover, Levasseur *et al.* (1983) estimated, at a much smaller scale in the Estuary (~ 2 km), that on the average, 50% of the total variance in Chl a was attributable to spatial differences.

Figure 6 shows typical examples of the spatial variability observed during the winter (February), the high freshwater runoff (May) and the summer (July) periods in 1980 for some selected factors (chlorophyll a, salinity, coefficient of extinction and nitrate). It is evident from this figure that the annual spatial pattern of Figure 5 is mainly representative of the summer growth period.

### Discussion

#### PHYTOPLANKTON PRODUCTION, LIGHT AND FRESH-WATER RUNOFF

Primary productivity in nutrient-rich estuarine environments has been shown to be a function of phytoplankton biomass, biomass-specific carbon assimilation rate and light availability (Boyton *et al.*, 1982; Cole & Cloern, 1984). Empirical functions relating productivity to phytoplankton biomass and light were developed for the North Sea

(Gieskes & Kraay, 1975), the Peconic Bay Estuary (Bruno *et al.*, 1980), the New York Bight (Falkowski, 1981) and the Barrier Island Estuary (Lively *et al.*, 1983), for example. More recently, Cole & Cloern (1984) showed a relationship between production and a composite parameter  $BI_0/\epsilon$  (where  $B$  = phytoplankton biomass,  $I_0$  = daily surface insolation and  $\epsilon$  = attenuation coefficient) in San Francisco Bay. These empirical relationships explained between 69 and 82% of the variability in primary production in these various

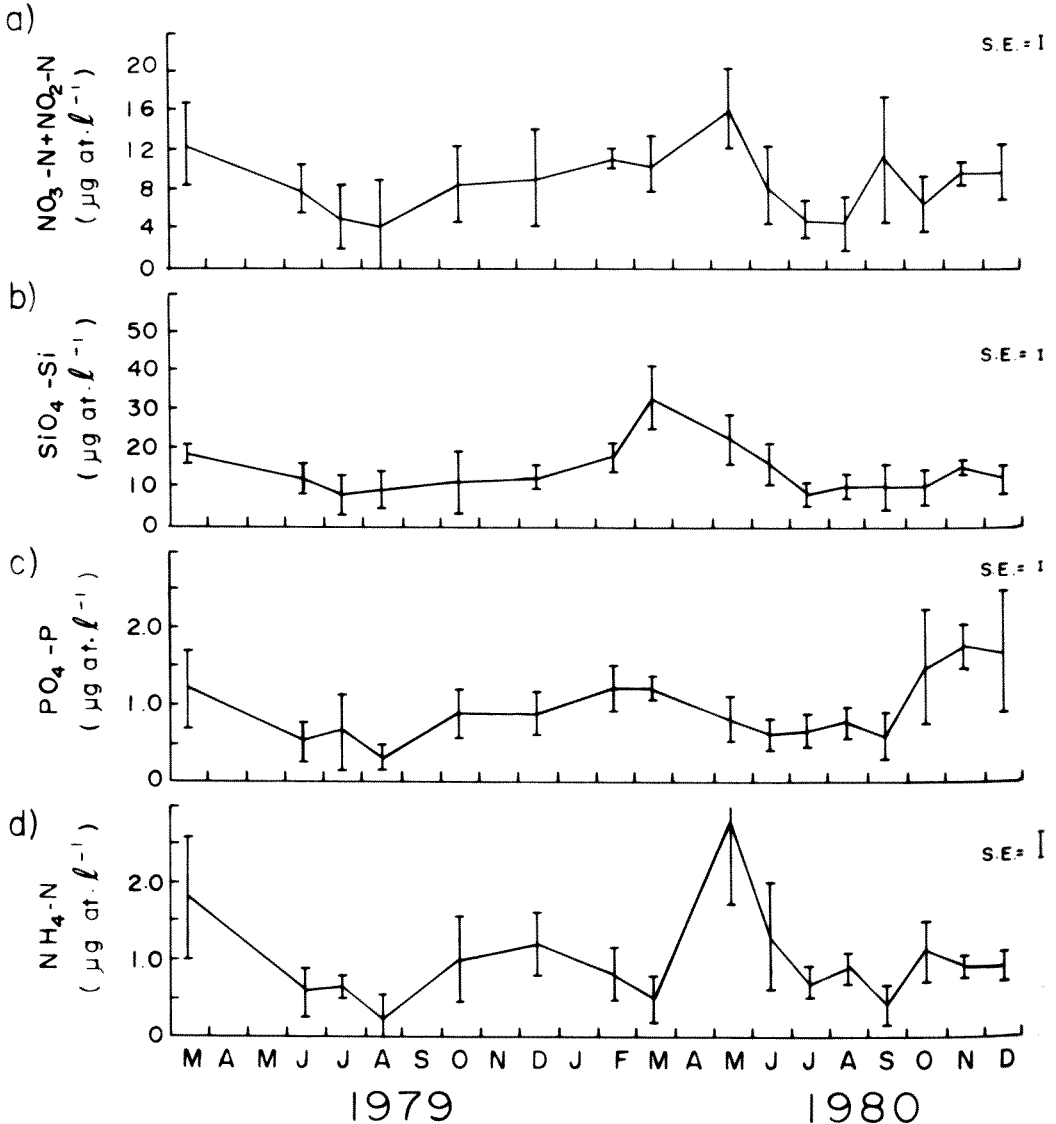


Figure 4. Temporal variations for the whole lower Estuary of the four nutrients in the photic zone: a) nitrate + nitrite, b) silicate, c) phosphate and d) ammonium. S.E. indicates the relative importance of the analytical error variance associated with the standard deviation around each mean value.

environments. In the St. Lawrence Estuary, nutrients are always abundant and no relationship is found between the ratio production/Chl *a* and any of the 4 nutrients measured during the period

of maximum utilization. On the other hand, significant relationships between Chl *a* and production per unit radiation were evidenced for each sampling cruise as indicated in Table I. Therefore, it

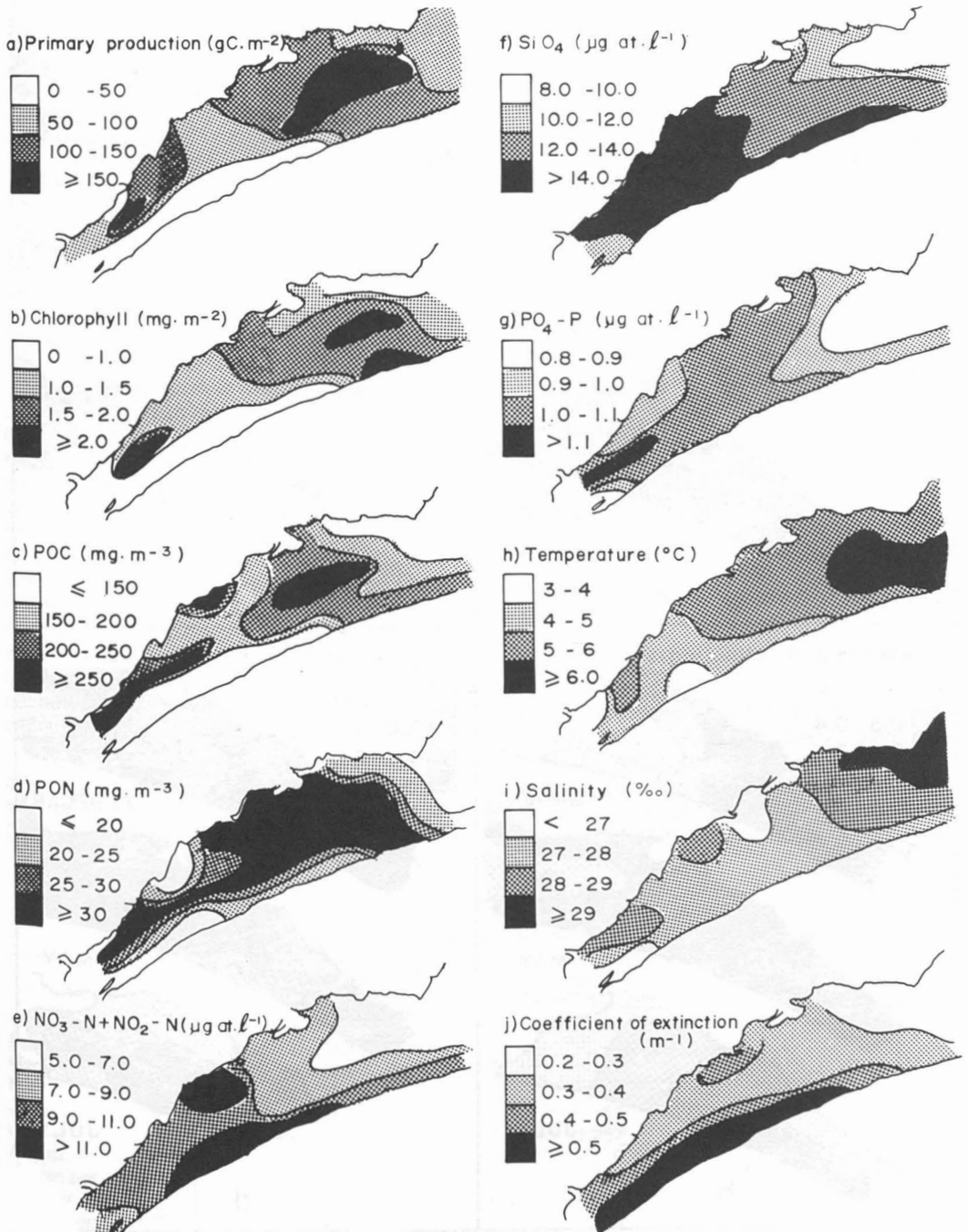


Figure 5. Spatial patterns of variation (1980) of the annual mean photic zone values of: a) primary production, b) chlorophyll *a*, c) POC, d) PON, e) nitrate + nitrite, f) silicate, g) phosphate, h) temperature, i) salinity and j) the coefficient of extinction.



seems that primary production can be roughly forecasted in the lower Estuary with only two variables, chlorophyll a and light availability using the general equation of Table I. It is of interest,

however, to note that this forecast is more accurate for the winter period ( $r^2$  between 79 and 99%) than for the summer period ( $r^2$  between 43 and 75%). This result clearly indicates that, at the scale of

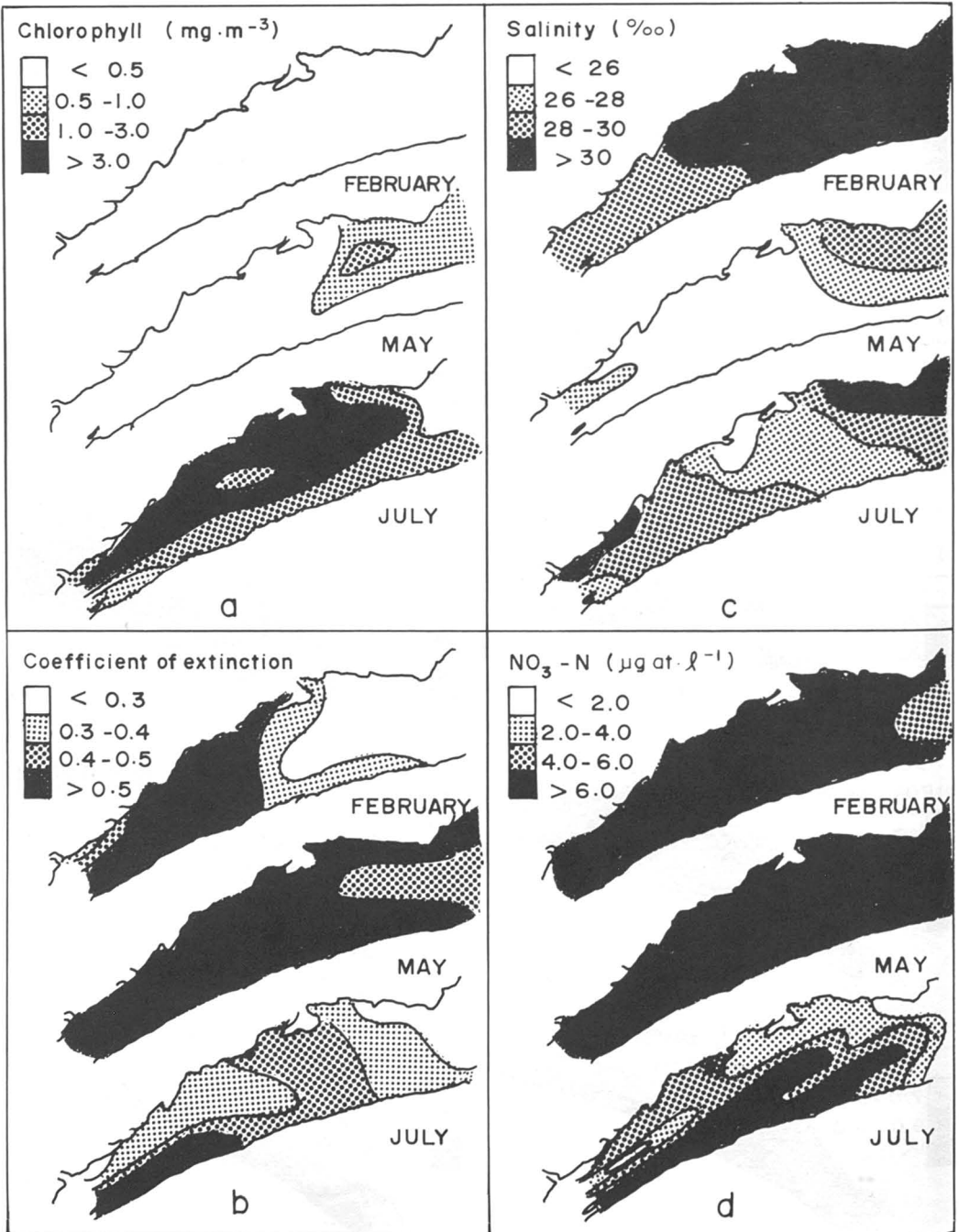


Figure 6. Spatial patterns of variation in the photic zone of a) chlorophyll a, b) coefficient of extinction, c) salinity and d) nitrate + nitrite for the winter (February), the high freshwater runoff (May) and the summer (July) periods in 1980.

this study, light is the most important variable controlling phytoplankton growth in the lower St. Lawrence Estuary.

The influence of light on phytoplankton growth is also illustrated in Figures 2 and 3 which show that high phytoplankton growth (production and biomass) in the lower Estuary coincides with the availability of light in the mixed layer. When the mean light conditions are limiting in the mixed layer, such as between October and March, no substantial phytoplankton growth occurs. Between June and September, the mean light conditions in the mixed layer are well above  $I_{cr}$  and phytoplankton responds with an intense growth. This strong relationship between  $\langle I \rangle$  and phytoplankton growth was expected since the calculation of  $\langle I \rangle$  combined the influence of three important factors for the phytoplankton dynamics, that is the external radiation energy, the depth penetration of that energy and the stratification factor (the lowest depth to which the phytoplankton cells are circulated). These results are in agreement with earlier studies by Riley (1957, 1967), Hitchcock & Smayda (1977), Lively *et al.* (1983) and with the scale critical depth model presented by Sinclair *et al.* (1981). However, as was also found by Sinclair (1978) and Levasseur *et al.* (1984), phytoplankton growth in the lower Estuary is not initiated until June, even if mean light conditions are appropriate in the mixed layer from April. Levasseur *et al.* (1984) suggested that shorter residence times and the prevention of diatom seeding during higher freshwater runoff periods were two likely explanations for the retardation of phytoplankton growth in early summer.

The shorter residence time hypothesis implies a prevention of cell accumulation in the mixed layer by increased flushing rates (Malone, 1977; Côté & Lacroix, 1979; Malone & Chervin, 1979;

Sinclair *et al.*, 1981). This flushing rate hypothesis is relevant when considering estuaries of such a size that the residence time of a water particle is about the same order of magnitude or less than the doubling time of phytoplankton (Malone & Chervin, 1979). To test this hypothesis, one can compare the residence time of freshwater in the Estuary with the doubling time of phytoplankton. A simple way to estimate this residence time is to divide the length of our study area (300 km) by some mean value of the long-channel residual current ( $\sim 20\text{-}25 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  in May 1979; El-Sabh *et al.*, 1982), which gives a minimum residence time estimate (no transverse circulation is considered here) of the order of 17-20 days. Considering a normal doubling time of phytoplankton of the order of 1 to 3 days and also considering that it usually takes less than a week for bloom conditions to develop (e.g. Takahashi *et al.*, 1977; Levasseur *et al.*, 1984), this residence time is certainly sufficient for phytoplankton biomass to accumulate at least in the downstream part of the Estuary. In support of this hypothesis are the results of Figure 6a which indicate, at the time of higher freshwater runoff in May 1980, some chlorophyll accumulation in the downstream region of the Estuary. But since no phytoplankton bloom value of Chl *a* is observed (such as in July), there must be another explanation than flushing rate to account for the delayed main phytoplankton growth.

As also noted by Levasseur *et al.* (1984), diatoms, which form the bulk of phytoplankton biomass during the bloom period, are in low number in the Estuary before June (Table V). Since their presence in the photic zone is dependent upon different resuspension processes (see Levasseur *et al.*, 1984), one can hypothesize that high freshwater runoff must have a restricting effect on these

TABLE V

Monthly average number of cells per taxon for the whole lower Estuary in 1980

Month	Flagellates ( $10^3 \text{ cells}\cdot\text{L}^{-1}$ )	Diatoms ( $10^3 \text{ cells}\cdot\text{L}^{-1}$ )	Dinoflagellates ( $10^3 \text{ cells}\cdot\text{L}^{-1}$ )
February	145	4	†
March	228	17	1
May	374	†	1
June	2,305	57	20
July	1,000	1,267	7
August	1,713	9	117
September	2,157	494	26
October	570	51	7
November	187	3	†
December	158	†	†

† Below detection level of our counting method

processes. Bugden (1981) has indicated that the main effect of increasing freshwater discharge and surface heat flux in the spring seems to be a decrease in eddy exchange between the surface and the deeper layers due to increased stratification. These restricted exchanges are well illustrated by the different types of salinity profiles observed at different times of the year at station 8, for example (Fig. 7). Significant phytoplankton growth only starts when exchanges between the surface and deeper waters have occurred, in June and mainly July. Therefore, as was suggested by Levasseur *et al.* (1984), the increased freshwater runoff during the spring delays the initiation of phytoplankton growth by preventing the seeding of the surface mixed layer by diatom cells.

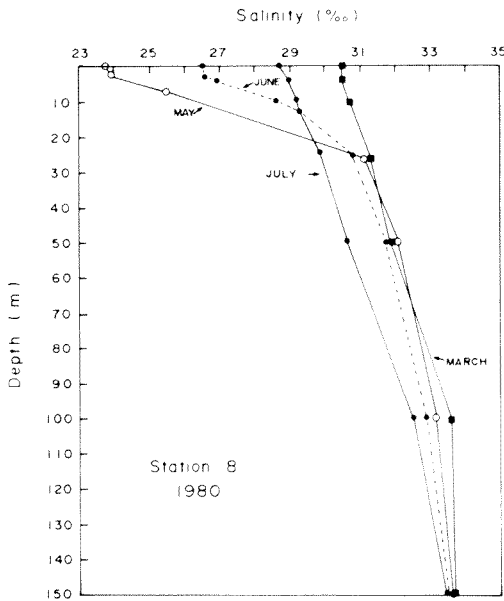


Figure 7. Vertical profiles of salinity for different months at station 8 in 1980.

#### REGIONAL VARIATIONS DUE TO DIFFERENCES IN HYDRODYNAMICAL PROCESSES

Figure 5 clearly indicates the existence of strong spatial patterns in the annual mean values, so that the lower Estuary cannot be considered as a single entity. The lower Estuary was divided into 4 subareas (Fig. 1) which were defined on the basis of recurrent patterns in the spatial distributions of the phytoplankton production and biomass indices in 1979 (not shown) and 1980 (Fig. 5). These 4 subareas or regions correspond to the 4 zones of phytoplankton growth described in the results. We may now wonder what explains these regional differences?

A discriminant analysis (Legendre & Legendre, 1983), using the potentially more important chemical and physical factors listed in Table VI, was carried out on the 4 regions identified in the lower Estuary (Fig. 1). We have used the ratio  $\text{NO}_3 + \text{NO}_2/\text{PO}_4$  as representative of nutrient factors. This ratio is recognized as a good index of nutrient utilization by phytoplankton (Rhee, 1978; Wafar *et al.*, 1983). The analysis indicates that significant between-regions heterogeneity can be found along two main axes ( $P \leq 0.01$  for both axes, according to the Wilks'  $\lambda$  test). These first two classification functions can explain 81 and 11% of the variance between regions (Table VI), respectively, and result in a proper *a posteriori* classification of 93% of the stations. The spatial positions of these 4 regions and their centroid by reference to the first discriminant axes are shown in Figure 8. The 4 regions are strongly discriminated along the first axis for which turbidity, temperature and nutrients are diagnostic and regions I and III are discriminated from regions II and IV along the second axis which responds to temperature and salinity. The results of this analysis therefore indicate, along axis I, a clear separation between region I which is characterized by high turbidity (shallow photic zone), low temperatures and high nutrient concentrations and region IV which has the less turbid waters (deep photic zone), the highest mean temperatures and the lowest nutrient concentrations; region II and III are intermediate between I and IV on this axis. Along the second axis, regions I and III show differences in temperature and salinity from regions II and IV. These results suggest that the four regions, on an annual basis, are under the main control of different hydrodynamical processes. The results of the discriminant analysis for 1979 (not shown) are essentially the same as for 1980.

Figure 9 shows that the annual patterns of variation of the mean chlorophyll and production (since these two variables are always highly interrelated at  $P \leq 0.01$ ) differ with the region con-

TABLE VI

Relative contribution of chemical and physical variables to the first two discriminant axes

Variables	Axis I 81%	Axis II 11%
Temperature	-0.418	0.718
Salinity	0.097	-0.651
Turbidity (k)	0.764	0.087
(l)	-0.069	0.122
$\text{NO}_3 + \text{NO}_2/\text{PO}_4$	0.227	0.256
$\text{NH}_4$	0.329	0.064

sidered. Similar annual patterns for each area are observed for salinity, temperature and nitrates, but regional differences are apparent in terms of the relative magnitude of the mean values for those three variables. Many of the particular features of the annual cycles of production and biomass in the different regions can be explained by changes in community structure (at the taxon level) as suggested by Table V. This will be dealt with elsewhere.

Region I is the least productive with the shortest duration of the growth period (Fig. 9). This region corresponds to a zone of high flushing rates (El-Sabh *et al.*, 1982) of the freshwaters coming from the Saguenay and the upper Estuary. Higher turbidities are associated with this freshwater input as is also observed on the north shore of the Estuary for the Manicouagan and Aux Outardes freshwater runoffs (Figs. 5j and 6b). In spite of the stabilizing potential of this large flow of freshwater, region I is nevertheless characterized by a very high instability of the water column due to strong tidal mixing (Fortier & Legendre, 1979; Pingree & Griffiths, 1979; Sinclair *et al.*, 1981; Simpson-Hunter stratification index). This instability and the high flushing rates are the two main

reasons that explain the much reduced phytoplankton growth in this region. We have estimated a mean residence time of the waters in this region to be of the order of 2-3 days, comparable to the doubling time of phytoplankton. Therefore, we cannot expect phytoplankton biomass to accumulate in this region, especially as the photic zone is greatly reduced in the area.

Region II shows an annual cycle very similar to the mean cycle of the whole Estuary (Figs. 3a and b), with phytoplankton activity mostly restricted between June and September and a decrease in biomass and production in August (Fig. 9). This region corresponds to an area of higher mean salinity and nutrient values and of lower mean temperature (Figs. 5, 6 and 8). These mean conditions result from the frequent upwelling events that occur in this region, as evidenced by our 1980 July data, for example (Fig. 5), which produce nutrient enrichment of the surface waters (see review by Demers *et al.*, in press). This nutrient upwelling results from isopycnal shoaling, shear instabilities and tidal mixing (Greisman & Ingram, 1977) due to the generation of large amplitude internal tides (50 to 100 m) near the head of the Laurentian Channel (Forrester, 1974; Ingram,

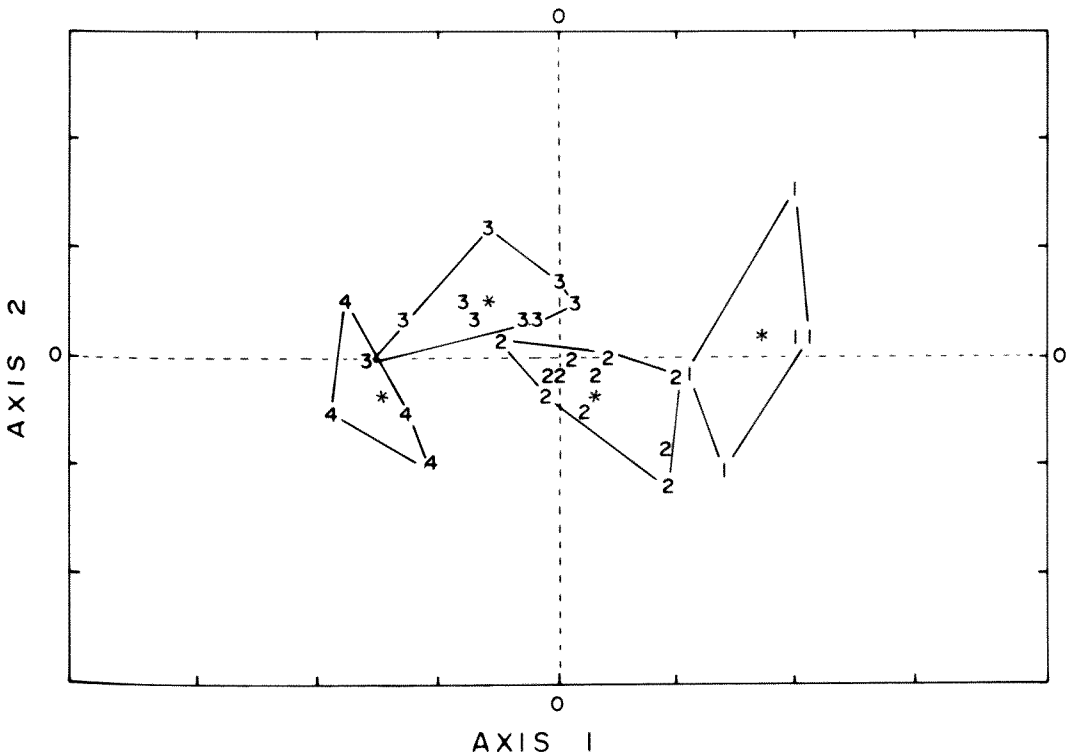


Figure 8. Position of the 4 regions (see Fig. 1) and of their centroids with respect to the first two discriminant axes (see text).

1975; Theriault & Lacroix, 1976). Since there is a neap-spring relationship in the internal tide amplitude (Theriault & Lacroix, 1976; Greisman &

Ingram, 1977), destabilization of the water column associated with the upwelling event occurs during the spring tides, while stability of the water column

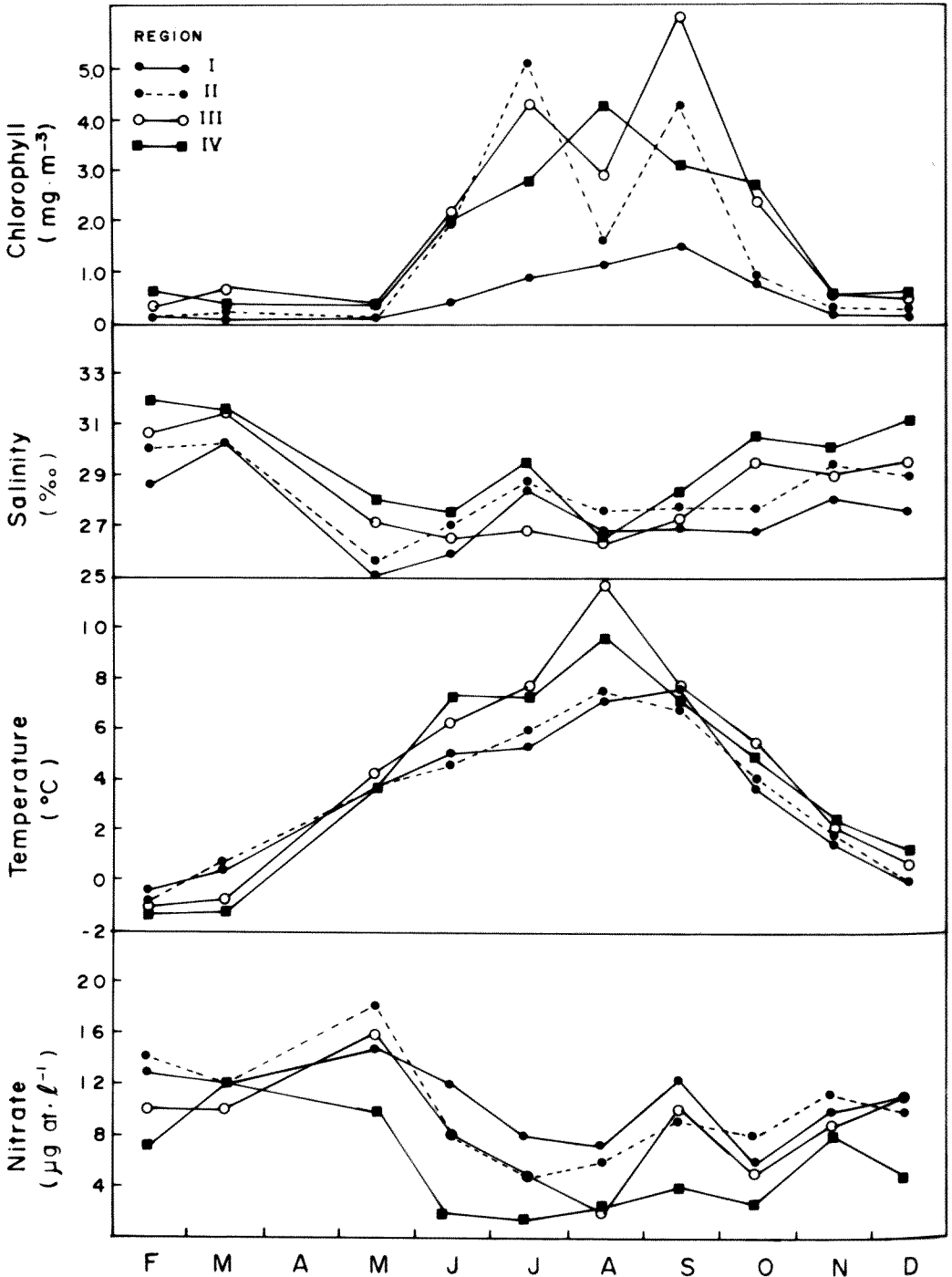


Figure 9. Temporal variations of mean chlorophyll, salinity, temperature and nitrate in the photic zone in each region for 1980.

may be reestablished during neap tide with the relaxation of upwelling. The stabilization of the surface waters following enrichment events is the reason for a higher productivity in region II as compared to region I, in agreement with the stabilization-destabilization model of Legendre (1981).

Region III shows a summer production cycle similar to region II, but more phytoplankton growth can be observed during late fall and winter in this region (Fig. 9). This region is an area that is closely associated with the freshwater plume from the Manicouagan and Aux Outardes rivers (Fig. 1), particularly during the summer period (e.g. Fig. 5 in July). The eastern boundary of this plume forming a sharp density front was described by Tang (1980). The location of the density front closely corresponds to the delimitation between our regions III and IV. Tidal mixing in this region is less intense and the internal tide has lost most of its energy (Forrester, 1974; Therriault & Lacroix, 1976), such that the limited freshwater inputs from those two rivers are sufficient to insure the stabilization of the surface waters over a large area. Since those freshwaters flow over, and are continuously and moderately vertically mixed with the nutrient-rich water mass which is advected from regions I and II, nutrient replenishment of the surface waters in region III is continuously insured, with the consequence of high phytoplankton growth in this region.

Region IV shows a phytoplankton growth cycle similar to region III, except for the absence of an August decrease (Fig. 9). This region is located at the other end of the turbidity scale, with the less turbid waters and the deepest photic zone (Figs. 5 and 6). This region is also the most stable of all four subareas of the Estuary as suggested by the lower nutrient values and the higher temperatures always observed (Fig. 9). This is also the region where tidal mixing has the less influence. In fact, the temporal cycles of the various parameters in this region are more typical of the conditions encountered generally in the Gulf of St. Lawrence (Steven, 1974; Sévigny *et al.*, 1979) than in the lower Estuary. We should therefore observe in this region the presence of a massive diatom bloom in early spring (April-May), followed by the classical temperate latitude nutrient-limited reduction of growth during the summer months (Sévigny *et al.*, 1979). Since no sampling was carried out in region IV in early spring for both sampling years, the diatom bloom was probably missed, but for the rest of the summer period, we observed the same low nutrient conditions (Fig. 9), as those of the Gulf (Sévigny *et al.*, 1979). Data from the IBP program for 1969 to 1971 (Steven, 1974) and those of Sévigny *et al.* (1979) provide evidence for the presence of a spring diatom bloom in this region.

Using the 4 regions defined earlier we obtain 4 annual production estimates (Table II) which

TABLE VII  
Phytoplankton production in different environments

Type of environment	Location	Production estimates (gC·m <sup>-2</sup> ·a <sup>-1</sup> )	Reference
Estuary	St. Lawrence	11 to 178	Present study
	St. Lawrence	500 (?)	Steven (1974)
	St. Lawrence	50	Sinclair <i>et al.</i> (1976)
	Gulf of St. Lawrence	178	Sévigny <i>et al.</i> (1979)
	Hudson	200	Malone (1977)
	Bristol Channel	7 to 165	Joint & Pomeroy (1981)
	Wassaw	90	Turner <i>et al.</i> (1979)
	Morlaix Bay	314	Wafar <i>et al.</i> (1983)
	Peconic Bay	162 to 213	Bruno <i>et al.</i> (1980)
	Barrier Island	450	Lively <i>et al.</i> (1983)
Sound	Long Island	380	Riley (1956)
	Puget	465	Winter <i>et al.</i> (1975)
	Strait of Georgia	150 - 500	Stockner <i>et al.</i> (1979)
Bay	St. Margaret's	190	Platt (1971)
	Bedford Basin	220	Platt (1975)
	Narragansett	218 to 429	Oviatt <i>et al.</i> (1981)
Continental Shelf	Georges Bank	225 to 415	O'Reilly & Busch (1984)
	Gulf of Maine	260 to 470	O'Reilly & Busch (1984)
	Washington, Oregon coast	60 to 152	Anderson (1964)
	Eastern Scotian shelf	102 to 128	Mills & Fournier (1979)

are significantly different from one another (Student *t* test at  $P \leq 0.01$ ). The annual production estimate of region IV has probably been underestimated, since, as mentioned above, the early spring bloom production values are not included in our calculations. Our production values are of the same order of magnitude as those in some other estuarine and coastal environments such as the Hudson River (Malone, 1977), the Bristol Channel (Joint & Pomeroy, 1981) or the Eastern Scotian shelf (Mills & Fournier, 1979), but are lower than in some other regions or inlets such as the adjacent Gaspé current in the Gulf of St. Lawrence (Sévigny *et al.*, 1979), the Long Island Sound (Riley, 1956), the Puget Sound (Winter *et al.*, 1975), St. Margaret's Bay (Platt, 1971), the Bedford Bassin (Platt, 1975) or other Atlantic coast area mentioned in Table VII. The duration of the diatom production cycle, the latitudinal differences in the availability of light and the relative importance of the photic zone are the main factors that account for the geographical variability observed in Table VII. However, because of its size and topography the lower St. Lawrence Estuary should probably not be compared to the typical narrow and shallow estuarine environment, but rather to more open coastal inlets.

### Conclusions

Light is the most important single factor explaining the annual cycle of phytoplankton growth in the lower St. Lawrence Estuary as indicated by the significant relationships always observed between P, B and I, and by the similarity between the two annual cycles of phytoplankton growth and mean light availability in the mixed layer.

Freshwater runoff is another important factor which determines the time of occurrence and the length of the main phytoplankton production cycle (diatom bloom) in the lower Estuary and contributes to the greater stability and consequently higher productivity of the middle region of the lower Estuary.

The lower Estuary cannot be considered as a single entity since clear regional differences in the hydrodynamics conduct to different phytoplankton yields.

### Acknowledgments

The authors wish to thank R. de Ladurantaye, J. Béchard, E. Bonneau, N. Gagnon, I. Lamontagne, J.-Y. Bellavance and many summer students who participated to the field collection and/or laboratory analysis of the samples. We also wish to thank the crew members of the ships M. V. St. Barnabé, N.G.C.C. J. E. Bernier, C. S. S. Dawson and M. V. Gulf Starr for their invaluable help in the field program, L. Corriveau for drafting the

figures and S. Demers, L. Fortier, J. Painchaud and L. Legendre for commenting the manuscript. We also wish to extend our grateful thanks to the GIROQ and in particular to J.-Y. Anctil for the logistic support they provided. Finally, we wish to acknowledge the help of the anonymous referees, whose constructive comments were most useful in the preparation of the final version of this paper.

### References

- ANDERSON, G. C., 1964. The seasonal and geographic distribution of primary productivity of the Washington and Oregon coasts. — *Limnol. Oceanogr.*, 9: 284-302.
- AUCLAIR, J.-C., S. DEMERS, M. FRÉCHETTE, L. LEGENDRE & C. L. TRUMP, 1982. High frequency endogenous periodicities of chlorophyll synthesis in estuarine phytoplankton. — *Limnol. Oceanogr.*, 27: 348-352.
- BOYTON, W. R., W. M. KEMP & C. W. KEEFE, 1982. A comparative analysis of nutrients and other factors influencing estuarine phytoplankton production. — Pages 69-90 in V. S. Kennedy (ed.). *Estuarine comparison*. Academic Press, New York, 709 p.
- BRUNO, S. F., R. D. STAKER & G. M. SHARMA, 1980. Dynamics of phytoplankton productivity in the Peconic Bay Estuary, Long Island. — *Estuar. coast. Mar. Sci.*, 10: 247-263.
- BUGDEN, G. L., 1981. Salt and heat budgets for the Gulf of St. Lawrence. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 38: 1153-1167.
- COLE, B. E. & E. CLOERN, 1984. Significance of biomass and light availability to phytoplankton productivity in San Francisco Bay. — *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 17: 15-24.
- CÔTÉ, R. & G. LACROIX, 1979. Influence des débits élevés et variables d'eau douce sur le régime saisonnier de production primaire d'un fjord subarctique. — *Oceanol. Acta*, 2: 299-306.
- DEMERS, S. & L. LEGENDRE, 1982. Water column stability and photosynthetic capacity of estuarine phytoplankton: long-term relationships. — *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 7: 337-340.
- DEMERS, S., L. LEGENDRE & J.-C. THERRIault (in press). Phytoplankton responses to vertical tidal mixing. — In M. J. Bowman, C. M. Yentsch & W. T. Petersons (eds.). *Tidal mixing and plankton dynamics*. Springer, New York.
- EL-SABH, M. I., 1979. The lower St. Lawrence Estuary as a physical oceanographic system. — *Naturaliste can.*, 106: 44-73.
- EL-SABH, M. I., H.-J. LIE & V. G. KOUTITONSKI, 1982. Variability of the near-surface residual current in the lower St. Lawrence Estuary. — *J. geophys. Res.*, 87: 9589-9600.
- ENVIRONMENT CANADA, Atmospheric Environment Service, 1979, 1980. Monthly radiation summary. Vol. 20, 21 (1-12).
- FALKOWSKI, P. G., 1981. Light-shade adaptation and assimilation numbers. — *J. Plankton Res.* 3: 203-216.

- FORRESTER, W. D., 1974. Internal tides in St. Lawrence Estuary. — *J. mar. Res.*, 32: 55-66.
- FORTIER, L. & L. LEGENDRE, 1979. Le contrôle de la variabilité à court terme du phytoplancton: stabilité verticale et profondeur critique. — *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 36: 1325-1335.
- FORTIER, L., L. LEGENDRE, A. CARDINAL & C. L. TRUMP, 1978. Variabilité à court terme du phytoplancton de l'estuaire du Saint-Laurent. — *Mar. Biol.*, 46: 349-354.
- FRÉCHETTE, M. & L. LEGENDRE, 1978. Photosynthèse phytoplanctonique: réponse à un stimulus simple, imitant les variations de la lumière engendrées par les vagues. — *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 32: 15-25.
- FRÉCHETTE, M. & L. LEGENDRE, 1982. Phytoplankton photosynthesis response to light in an internal tide dominated environment. — *Estuaries*, 5: 287-293.
- GIESKES, W. W. C. & G. W. KRAAY, 1975. The phytoplankton spring bloom in Dutch coastal waters of the North Sea. — *Neth. J. Sea Res.*, 9: 166-196.
- GREISMAN, P. & G. INGRAM, 1977. Nutrient distribution in the St. Lawrence Estuary. — *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 34: 2117-2123.
- HITCHCOCK, G. L. & T. J. SMAYDA, 1977. The importance of light in the initiation of the 1972-1973 winter-spring bloom in Narragansett Bay. — *Limnol. Oceanogr.*, 22: 126-131.
- HOLMES, R. W., 1970. The Secchi disk in turbid coastal waters. — *Limnol. Oceanogr.*, 15: 688-694.
- HOLM-HANSEN, O. & C. R. BOOTH, 1966. The measurement of adenosine triphosphate in the ocean and its ecological significance. — *Limnol. Oceanogr.*, 11: 510-519.
- HOLM-HANSEN, O., C. J. LORENZEN, R. N. HOLMES & J. S. STRICKLAND, 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. — *J. Cons. int. Explor. Mer*, 30: 3-15.
- INGRAM, R. G., 1975. Influence of tidal-induced vertical mixing on primary productivity in the St. Lawrence estuary. — *Mém. Soc. r. Sci. Liège*, 6: 59-74.
- JOINT, I. R. & A. J. POMEROY, 1981. Primary production in a turbid estuary. — *Estuar. coast. Shelf Science*, 13: 303-316.
- LEGENDRE, L., 1981. Hydrodynamic control of marine phytoplankton production: the paradox of stability. — Pages 181-207 in J. C. J. Nihoul (ed.). *Ecohydrodynamics*. Elsevier, Amsterdam, 359 p.
- LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1983. Numerical ecology. Developments in environmental modelling, 3 — Elsevier Scientific Publisher Co., Amsterdam, 419 p.
- LEGENDRE, L. & S. DEMERS, 1984. Towards dynamic biological oceanography and limnology. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 41: 2-19.
- LEVASSEUR, M., J.-C. THERRIAULT & L. LEGENDRE, 1983. Tidal currents, winds and the morphology of phytoplankton spatial structure. — *J. mar. Res.*, 41: 655-672.
- LEVASSEUR, M., J.-C. THERRIAULT & L. LEGENDRE, 1984. Hierarchical control of phytoplankton succession by physical factors. — *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 19: 211-222.
- LIVELY, J. J., Z. KAYMAN & E. J. CARPENTER, 1983. Phytoplankton ecology of a barrier island estuary: Great South Bay, N.Y. — *Estuar. coast. Shelf Science*, 16: 51-68.
- LORENZEN, C. J., 1972. Extinction of light in the ocean by phytoplankton. — *J. Cons. int. Explor. Mer*, 36: 262-267.
- LUND, J. W. G., C. KIPLING & E. D. LECREN, 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. — *Hydrobiologia*, 11: 143-170.
- MACCAULL, W. A. & T. PLATT, 1977. Diel variations in the photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton. — *Limnol. Oceanogr.*, 22: 723-731.
- MALONE, T. C., 1977. Environmental regulation of phytoplankton productivity in the lower Hudson Estuary. — *Estuar. coast. mar. Sci.*, 5: 157-171.
- MALONE, T. C. & M. B. CHERVIN, 1979. The production and fate of phytoplankton size fractions in the plume of the Hudson River, New York Bight. — *Limnol. Oceanogr.*, 24: 683-696.
- MILLS, E. L. & R. O. FOURNIER, 1979. Fish production and the marine ecosystem of the Scotian Shelf, eastern Canada. — *Mar. Biol.*, 54: 101-108.
- O'REILLY, J. E. & D. A. BUSCH, 1984. Phytoplankton primary production on the northwestern Atlantic shelf. — *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 183: 255-268.
- OVIATT, C., B. BUCKLEY & S. NIXON, 1981. Annual phytoplankton metabolism in Narragansett Bay calculated from survey field measurements and microcosm observations. — *Estuaries*, 4: 167-175.
- PARSONS, T. R., L. J. ALBRIGHT & J. PARSLow, 1980. Is the Strait of Georgia becoming more eutrophic? — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 37: 1043-1047.
- PINGREE, R. D. & D. K. GRIFFITHS, 1980. A numerical model of the M<sub>2</sub> tide in the gulf of St. Lawrence. — *Oceanol. Acta*, 3: 221-225.
- PLATT, T., 1971. The annual production by phytoplankton in St. Margaret's bay, Nova Scotia. — *J. Cons. int. Explor. Mer*, 33: 324-333.
- PLATT, T., 1975. Analysis of the importance of spatial and temporal heterogeneity in the estimation of annual production by phytoplankton in a small, enriched, marine basin. — *J. exp. mar. Biol.*, 18: 1-11.
- RHEE, G-YULL, 1978. Effects of N:P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition, and nitrate uptake. — *Limnol. Oceanogr.*, 23: 10-25.
- RILEY, G. A., 1956. Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. IX. Production and utilization of organic matter. — *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 15: 324-334.
- RILEY, G. A., 1957. Phytoplankton of the north central Sargasso sea. — *Limnol. Oceanogr.*, 2: 252-270.
- RILEY, G. A., 1967. The plankton of estuaries. — Pages 316-326 in G. Lauff (ed.). *Am. Ass. adv. Sci. Pub.* 83, Estuaries. Washington, D.C., 757 p.



- SÉVIGNY, J.-M., M. SINCLAIR, M. EL-SABH, S. POULET & A. COOTE, 1979. Summer plankton distribution associated with the physical and nutrient properties of the northwestern Gulf of St. Lawrence. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 36: 187-203.
- SINCLAIR, M., 1978. Summer phytoplankton variability in the lower St. Lawrence Estuary. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 35: 1171-1185.
- SINCLAIR, M., M. EL-SABH & J. R. BRINDLE, 1976. Seaward nutrient transport in the lower St. Lawrence Estuary. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 33: 1271-1277.
- SINCLAIR, M., J.-P. CHANUT & M. EL-SABH, 1980. Phytoplankton distributions observed during a 3 $\frac{1}{2}$  day fixed-station in the Lower St. Lawrence Estuary. — *Hydrobiologia*, 75: 129-147.
- SINCLAIR, M., P. V. SUBBA RAO & R. COUTURE, 1981. Phytoplankton temporal distribution in estuaries. — *Oceanol. Acta*, 4: 239-246.
- SOKAL, R. R. & F. S. ROHLF, 1969. *Biometry*. — Freeman, San Francisco, 776 p.
- STEVEN, D. M., 1974. Primary and secondary production in the Gulf of St. Lawrence. — MS Rep., McGill Univ. mar. Sci. Center, no. 26, 115 p.
- STEVEN, D. M., 1975. Biological production in the Gulf of St. Lawrence. — Pages 229-248 in T. W. M. Cameron (ed.). *Energy flow — its biological dimensions. A summary of the IBP in Canada 1964-1974*. Ottawa, Royal Society of Canada, 319 p.
- STOCKNER, J. G., D. D. CLIFF & K. R. S. SHORTREED, 1979. Phytoplankton ecology of the Strait of Georgia, British Columbia. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 36: 657-666.
- STRICKLAND, J. D. & T. R. PARSONS, 1972. *A practical handbook of seawater analyses*. — *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, no. 167, 310 p.
- TAKAHASHI, M., D. L. SEIBERT & W. H. THOMAS, 1977. Occasional blooms of phytoplankton during summer in Saanish Inlet, B.C., Canada. — *Deep-Sea Res.*, 24: 775-780.
- TANG, C. L., 1980. Mixing and circulation in the North-western Gulf of St. Lawrence: A study of a buoyancy-driven current system. — *J. geophys. Res.*, 85: 2787-2796.
- THERRIault, J.-C. & G. LACROIX, 1976. Nutrients, chlorophyll, and internal tides in the St. Lawrence Estuary. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 33: 2747-2757.
- TURNER, R. E., S. W. WOO & H. R. JITTS, 1979. Phytoplankton production in a turbid, temperate salt marsh estuary. — *Estuar. coast. mar. Sci.*, 9: 603-613.
- VOLLENWEIDER, R. A., 1965. Calculation models of photosynthesis-depth curves and some implications regarding day rate estimates in primary production measurements. — *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, 18 (suppl.): 425-457.
- WAFAR, M. V. M., P. LE CORRE & J. L. BIRRIEN, 1983. Nutrients and primary production in permanently well-mixed temperate coastal waters. — *Estuar. coast. Shelf Science*, 17: 431-446.
- WALSH, P. & L. LEGENDRE, 1982. Effets des fluctuations rapides de la lumière sur la photosynthèse du phytoplancton. — *J. Plankton Res.*, 4: 313-327.
- WALSH, P. & L. LEGENDRE, 1983. Photosynthesis of natural phytoplankton under high frequency light fluctuations simulating those induced by sea surface waves. — *Limnol. Oceanogr.*, 28: 688-697.
- WINTER, D. F., K. BANSE & G. C. ANDERSON, 1975. The dynamics of phytoplankton blooms in Puget Sound, a Fjord in the northwestern United States. — *Mar. Biol.*, 29: 139-176.
- YENTSCH, C. S. & D. W. MENZEL, 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. — *Deep-Sea Res.*, 10: 221-231.

# ABUNDANCE, ENERGY, AND DIVERSITY OF ZOOPLANKTON IN THE THREE WATER LAYERS OVER SLOPE DEPTHS IN THE LOWER ST. LAWRENCE ESTUARY<sup>1</sup>

L. A. RAINVILLE and B. M. MARCOTTE

Institute of Oceanography, McGill University  
3620 University, Montréal (Québec) H3A 2B2

## Résumé

Au cours de 1979 et 1981, nous avons étudié la répartition verticale du zooplancton habitant les trois nappes d'eau de l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Nous présentons ici le résumé des résultats d'une seule année. Les populations de 9 espèces (3 taxons : Copepoda, Ostracoda, Euphausiacea) représentaient de 80 à 100% du nombre total d'individus. *Calanus finmarchicus* s. l. dominait nettement en abondance et biomasse. Les variations annuelles d'abondance, d'énergie et de diversité obéiraient aux changements saisonniers de la stabilité du milieu (stratification thermique surtout). Aux séjours prolongés et réguliers d'espèces majeures dans des masses d'eau très froides ( $T = -2$  à  $5^{\circ}\text{C}$ ; couches intermédiaire glaciale et profonde) correspondrait le maintien d'une énergie élevée dans le zooplancton. Une couche saisonnière de mélange favoriserait le développement d'espèces à cycle de développement court et celui du méroplancton (abondance maximale, diversité élevée). Il existe une corrélation négative entre l'énergie (caloricité) ( $\text{cal} \cdot \text{mg}^{-1}$ ) et l'information (diversité) ( $\text{bits} \cdot \text{ind.}^{-1}$ ). Ces deux variables seules pourraient servir à résumer l'état du zooplancton du Chenal laurentien.

## Abstract

The distribution of zooplankton inhabiting the three water layers in the lower St. Lawrence Estuary were studied for two years. Data are summarized here for only one year. Populations of 9 species (3 taxa: Copepoda, Ostracoda, Euphausiacea) contributed 80 to 100% of the total number of individuals. *Calanus finmarchicus* s. l. was clearly dominant in both abundance and biomass. Yearly abundance, diversity and energy variations followed the seasonal variations of stability (mostly thermal stratification). High energy levels of the community were linked with occurrence of important species in very cold water masses (cold intermediate and deep layers;  $T = -2$  to  $5^{\circ}\text{C}$ ). A seasonal mixed layer was associated with maximum abundance and high diversity of species with a short life cycle. A negative correlation existed between zooplankton energy (caloricity) ( $\text{cal} \cdot \text{mg}^{-1}$ ) and information (diversity) ( $\text{bits} \cdot \text{ind.}^{-1}$ ). These two variables alone can be used to summarize the seasonal dynamics of zooplankton in the lower St. Lawrence Estuary.

## Introduction

The Laurentian Channel is a feature common to both the lower St. Lawrence Estuary and the Gulf of St. Lawrence. Its depth of 350 m upstream near the Saguenay Fjord increases to 500 m downstream (Cabot Strait, Atlantic Shelf). Two permanent water layers flow upstream: the Atlantic deep layer ( $T = 3$  to  $6^{\circ}\text{C}$ ;  $S > 33\text{‰}$ ) beneath the cold intermediate layer ( $T = -2$  to  $2^{\circ}\text{C}$ ;  $S \approx 32\text{‰}$ ) which is formed *in situ* each winter

(Forrester, 1964). A mixed layer is present at the surface from late spring to mid-fall with a seasonal thermocline ( $T = 3$  to  $19^{\circ}\text{C}$ ;  $S = 18$  to  $31\text{‰}$ ) (Lauzier & Trites, 1958; Lauzier *et al.*, 1957; Trites, 1971). The seasonal distribution of zooplankton in these water masses has been studied only once (Côté, 1972) and the relationships among secondary productivity, energy storage and structure of the community were not determined.

A broad outline is presented here of how the zooplankton in the Laurentian Channel adapts to seasonal changes in the physical and biological characteristics of a three-layered water column. Only abundance, diversity and energy values are

<sup>1</sup> Contribution to the 2<sup>nd</sup> Symposium on the oceanography of the St. Lawrence Estuary (St. Lawrence Estuary: oceanographic and ecological processes).

presented and interpreted here. A comparison with the vertical distribution of Arctic zooplankton (Longhurst *et al.*, 1984) is discussed. Metabolic strategies of zooplankton are examined according to the seasonal variation and the vertical distribution of food (Dagg, 1977). Results of studies concerning zooplankton life cycles, secondary productivity and niche breadth will be presented elsewhere. We will also present a more thorough comparison of our results with studies concerning the seasonal succession and the vertical distribution of temperate and subarctic zooplankton.

### Materials and methods

One station was sampled monthly from August to November 1980, in February and March 1981, and every 10 days from June 1 to August 31, 1981. It was located in the middle of the Channel (depth 350 m; 48°40.20'N, 68°47.70'W), 31 km from the south shore of the lower Estuary, off Rimouski (Québec).

Before each zooplankton sampling, a bathythermograph was used to determine the depth and thickness of the different water layers. A cast of 10 Niskin bottles (5 L) at depths of 0, 5, 10, 20, 30, 50, 100, 150, 200 and 250 m was done to determine salinity,  $\sigma_t$ , chlorophyll *a* and particulate organic matter (POM). Salinity was measured with a Guildline "Autosal" conductivity salinometer Model 8400A and a STD. Water samples for chlorophyll and POM were filtered and preserved according to Strickland & Parsons (1972). A fluorometer was used for chlorophyll determinations and a Hewlett-Packard CHN-analyser Model 185B for POM data. Zooplankton was sampled with stepped oblique net tows ( $t = 5$  min) within each layer. A conical standard net (0.5 m; mesh size 153  $\mu\text{m}$ ) with a flowmeter (General Oceanics) and opening-closing device was used.

Preserved organisms (4% formalin) were counted and identified. A Folsom plankton splitter was used. Fresh organisms were freeze-dried ( $T < -30^\circ\text{C}$ ) and saved for dry weight and calorimetric determinations (Phillipson, 1966; Scott, 1965).

Calorimetry values are given in  $\text{cal}\cdot\text{m}^{-3}$  and  $\text{cal}\cdot\text{mg}^{-1}$ . The former units are associated to standing stock values. The later ones were used as an index of the "magnitude of calorificity" (Shushkina & Musayeva, 1980) of an organism or a community which expresses the gross qualitative composition of organisms or standing stock (e.g. proteins =  $5.6 \text{ cal}\cdot\text{mg}^{-1}$ , carbohydrates =  $4.5 \text{ cal}\cdot\text{mg}^{-1}$ , lipids =  $9.55 \text{ cal}\cdot\text{mg}^{-1}$ ) (Winberg, 1971; Scott, 1965). The calorificity of a community is energetically compatible to indices of diversity

derived from information theory, e.g. bits per individual (Morowitz, 1968; Patten, 1959, 1961; Scott, 1965).

Brillouin's diversity (H) and Pielou's dominance (1-J) indices were calculated as given by Pielou (1966, 1977).

Niche breadth as developed from the "community matrix" by Levins (1968) and used by May (1974) and Vandermeer (1970, 1972) has been applied to the study of zooplankton communities (e.g. Lane & McNaught, 1970; Lane *et al.*, 1975). This index is used here to interpret the distribution of species among habitats (e.g. mixed, cold and deep layer).

Log transformations ( $\log \times + 1$ ) of abundance ( $\text{no. ind.}\cdot\text{m}^{-3}$ ) and standing stock ( $\text{cal}\cdot\text{m}^{-3}$ ) data and diversity ( $\text{bits}\cdot\text{ind.}^{-1}$ ) values were normally distributed according to the Kolmogorov-Smirnov goodness of fit test (Zar, 1984). Each water layer was sampled once during each sampling occasion, and these were considered to be stratified random samples (triplicates) for estimation of station variables and parameters: abundance, standing stock, and diversity. The null-hypothesis that annual mean values do not differ among water layers was tested using an ANOVA Model I test for fixed factors (Underwood, 1981). Fisher's variance *F* test, degrees of freedom, and probability *P* are given when statistically discernable results were obtained. The null-hypotheses that the annual frequency distributions of abundance, energy and diversity were the same among the three layers were tested using Kolmogorov-Smirnov goodness of fit test (Zar, 1984). Sample results were correlated using simple Pearson product-moment correlation (*r*).

## Results

### PHYSICAL CONDITIONS

The two shallow and deep  $2^\circ\text{C}$  isotherms were chosen to delimit the thickness of the intermediate cold water layer ( $T = -2$  to  $2^\circ\text{C}$ ; 75 - 150 m in thickness and located between 0 to 50 m below the surface). The bottom of the seasonal thermocline in the mixed layer (30 to 50 m in thickness) was taken to be at the level of the  $4^\circ\text{C}$  isotherm (15 to 25 m in depth). Physical (mostly thermal) instability, preceded and followed the occurrence of the mixed layer, in November and early June. The vertical density differences ( $\sigma_t$ ) were respectively 1.2 and 2.7. The mean summer  $\sigma_t$  was 4.6.

### CHLOROPHYLL AND PARTICULATE ORGANIC MATTER

Temporal variations of chlorophyll *a* followed an expected pattern: maximum in summer (3.7

mg·m<sup>-3</sup>) and minimum in winter (0.1 mg·m<sup>-3</sup>) in the mixed layer.

The seasonal pattern was different for POM. Based on the mean value from all 10 water depths sampled, lowest mean values of POM occurred in the fall (C = 6.4 mg·m<sup>-3</sup>, N = 1.5 mg·m<sup>-3</sup>). Higher values occurred in summer (C = 15.3, N = 4.3) and winter (C = 17.7, N = 6.2). POM was not distributed homogeneously throughout the water column, however. In summer, the concentration of POM decreased from the mixed layer (C = 27.8, N = 7.6) to the cold (C = 15.3, N = 4.2) and deep layers (C = 12.4, N = 3.6). In winter (no mixed layer), concentrations stayed high in the cold (C = 22.7, N = 9.3) and deep (C = 14.8, N = 4.9) layers, despite the very low phytoplankton biomass.

The C/N ratio was roughly the same in summer in the three layers (C/N = 3.4 to 3.7). In winter, it was lower (2.4 to 3.0) because of a disproportionate increase of N.

#### ZOOPLANKTON COMPOSITION

Of the 43 species identified, the 9 major ones were distributed amongst 3 large taxa (Copepoda, Ostracoda, Euphausiacea). They were responsible for 80 to 100% of the annual variation in abundance.

Ostracods (*Conchoecia elegans* Sars) had an unexpectedly high abundance. They formed the third most important group ( $\bar{X}$  = 9%). Only *Calanus finmarchicus* s. l. — i.e. *C. finmarchicus* (Gunnerus) and *C. glacialis* Jaschnov — ( $\bar{X}$  = 52%) and *C. hyperboreus* (Krøyer) ( $\bar{X}$  = 11%) had higher relative abundances, together fluctuating between 65% in summer and almost 100% in winter.

*Oithona similis* (Claus) was the only important cyclopoid copepod ( $\bar{X}$  = 6%). Its abundance reached a relative maximum during periods of instability (e.g. November) and winter.

Other forms (*Acartia* spp., *Eurytemora* spp., Cladocera, meroplankton, etc.) developed in summer after stabilization of the mixed layer when the thermocline was present.

Results of niche breadth and of analyses of variance of vertical distribution are in agreement. Populations of the copepod *C. finmarchicus* s. l., and the euphausiids, *Meganctiphanes norvegica* (M. Sars) and *Thysanoessa raschii* (M. Sars) were evenly distributed in the water column. Nevertheless, calanoids IV-VI of *C. finmarchicus* s. l. and adults of euphausiids were more abundant in the cold layer. *O. similis* and *Acartia longiremis* (Lilljeborg) inhabited the mixed layer, *Euchaeta norvegica* (Boeck) and *Metridia longa* (Lubbock),

the cold layer, and *C. hyperboreus* and *C. elegans* (Ostracoda), the deep layer with other forms like Ctenophora and Cnidaria.

#### ABUNDANCE

Zooplankton was most abundant during the summer months in the mixed layer (ANOVA  $F = 6.86$ ;  $d.f. = 2,39$ ;  $P < 0.01$ ) (Fig. 1). The highest mean abundance was reached in the mixed layer, in August. The appearance of meroplanktonic larvae and species with short life cycles (e.g. *Acartia* spp., *Eurytemora* spp., Cladocera) caused this high summer abundance. A decline in abundance followed a period of unstable physical conditions (summer/winter transition). A second maximum was caused by recruitment of *O. similis* and *Calanus* spp. in the two permanent water layers. High abundances of eggs and nauplii I-III of *C. finmarchicus* s. l. were also recorded.

#### DIVERSITY

Diversity (H) and dominance (1-J) (Fig. 2) were inversely correlated (e.g. total water column:  $r = -0.730$ ;  $d.f. = 12$ ;  $P < 0.01$ ). Seasonal variations were statistically discernable ( $F = 8.18$ ;  $d.f. = 13,28$ ;  $P < 0.0001$ ). Diversity was highest in summer (H = 3; 1-J = 0.25-0.50). In winter, only dominant species (*Calanus* spp., *O. similis*) maintained large populations (H = 1; 1-J = 0.50 - 0.75).

The zooplankton contained more information (species) during summer (H = 3 bits·ind.<sup>-1</sup>). Information content was lost in autumn (H = 2), a

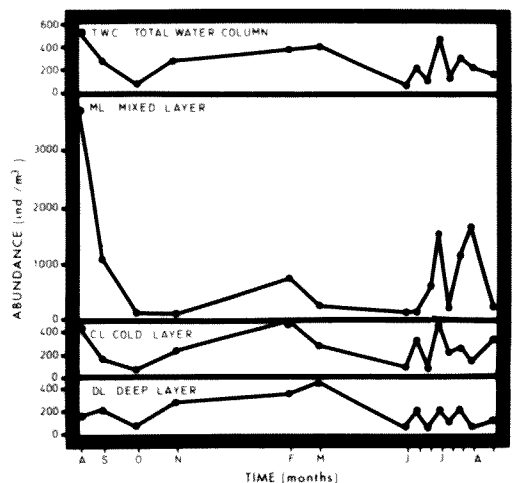


Figure 1. Annual variations in the abundance of all organisms (August 1980 to August 1981). Key to abbreviations: TWC: total water column; ML: mixed layer; CL: cold layer; DL: deep layer.

period of instability in the water column, and reached a minimum in winter ( $H = 1$ ).

STANDING STOCK

Since yearly energy ( $\text{cal}\cdot\text{m}^{-3}$ ) and biomass ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) variations used for estimating standing stock were strongly correlated ( $r = 0.974$ ;  $d.f. = 40$ ;  $P < 0.001$ ), only energy is discussed. The pattern of energy variations (Fig. 3) was similar in some respects to that of abundance (minima before and after winter). However, an important phenomenon occurred in winter: community energy was at least as high as in summer (e.g. total water column:  $F = 14.78$ ;  $d.f. = 1, 12$ ;  $P < 0.005$ ). Furthermore in summer, most of the zooplankton energy was contained in the cold intermediate layer, not in the warm mixed layer (Fig. 3). The cold layer contained the highest annual mean of energy of the three layers ( $\bar{X} = 269.3 \text{ cal}\cdot\text{m}^{-3}$ ).

The *Calanus* species ( $\bar{X} = 7.2 \text{ cal}\cdot\text{mg}^{-1}$ ) were responsible for the yearly energy fluctuations of the total zooplankton. Ostracods ( $7.3 \text{ cal}\cdot\text{mg}^{-1}$ ) and euphausiids ( $6.5 \text{ cal}\cdot\text{mg}^{-1}$ ), *M. longa* ( $6.5 \text{ cal}\cdot\text{mg}^{-1}$ ) and *E. norvegica* ( $8.4 \text{ cal}\cdot\text{mg}^{-1}$ ), in spite of high energy content, played a minor role in this respect.

CALORICITY AND DIVERSITY

Caloricity values ( $\text{cal}\cdot\text{mg}^{-1}$ ) were calculated as energy ( $\text{cal}\cdot\text{m}^{-3}$ ) / biomass ( $\text{mg dry wt}\cdot\text{m}^{-3}$ ). This parameter is a qualitative measurement of the energy produced and stored by the zooplankton. The annual pattern (Fig. 4) fluctuated according to seasons and their transition periods ( $F = 2.81$ ;  $d.f. = 13, 28$ ;  $P < 0.05$ ).

Yearly patterns of variations of both parameters were loosely inversely correlated within the layers

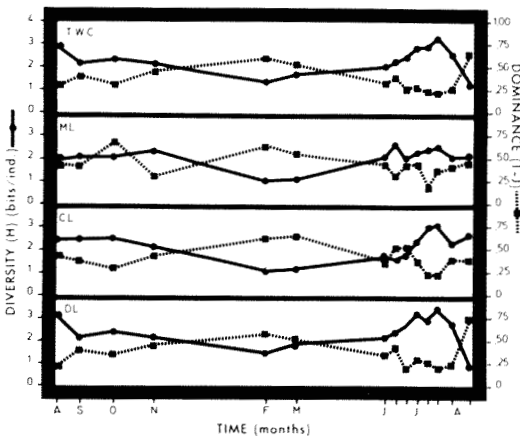


Figure 2. Annual variations of diversity and dominance (August 1980 to August 1981).

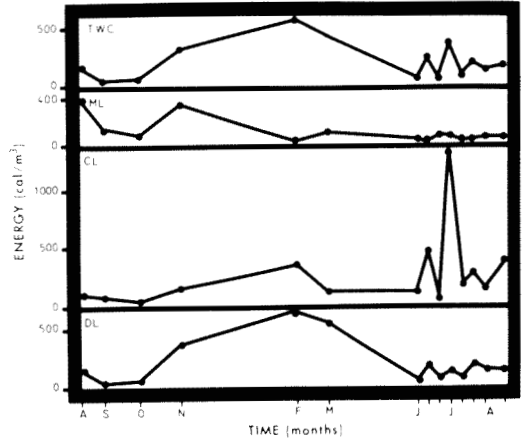


Figure 3. Annual variations of energy (August 1980 to August 1981).

( $r = -0.382$  to  $-0.519$ ;  $d.f. = 12$ ;  $P = 0.18$  to  $0.06$ ). However, when paired values from the three layers were pooled, a stronger inverse correlation was demonstrated ( $r = -0.468$ ;  $d.f. = 40$ ;  $P < 0.002$ ). A correlation of this kind could not be obtained with values of standing stock (energy or biomass) per area ( $\text{m}^{-2}$ ) or volume ( $\text{m}^{-3}$ ) units.

Discussion

The vertical distribution of the zooplankton of the Laurentian Channel shows some strong similarities with the vertical distribution of the zoo-

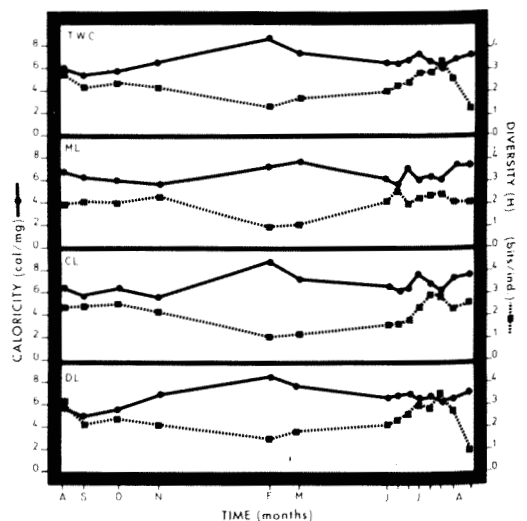


Figure 4. Compared annual variations of energy/biomass (caloricity) and diversity (August 1980 to August 1981).

plankton of the eastern Canadian Archipelago (Longhurst *et al.*, 1984). As in the Channel, there are three water layers with their own physical characteristics in the archipelago: The Arctic surface water, the intermediate Arctic Ocean water and the deep Labrador Sea water. Each layer has its own zooplankton association. *O. similis* is a surface water species, *M. longa* and *E. norvegica* — both carnivorous — are interzonal migrants. Ostracoda (more than *C. hyperboreus*) are associated with the deep Labrador Sea layer. *C. finmarchicus* and *C. glacialis* are more abundant in the intermediate cooler Arctic Ocean water, the former sometimes avoiding the Arctic surface water. The vertical distribution of biomass is like that in the Laurentian Channel where the surface epiplankton represents a very small part of the total energy (biomass). Nevertheless, our deep water layer is warmer and possesses small but abundant predatory forms which are almost exclusively confined to it (e.g. Ctenophora and Cnidaria). Such an association could be explained by the intrusion of the Western North Atlantic water in the deep layer of the Laurentian Channel.

Features other than physical ones can favor species associations: vertical food distribution and different seasonal food regimes (Dagg, 1977). Seasonal qualitative and quantitative variations of chlorophyll and POM could induce it. POM is more abundant during summer than winter, but in summer POM is probably mostly plant debris: high chlorophyll values in the mixed layer are associated with higher POM values than in the two deep layers. Nevertheless, in summer the C/N ratio is roughly the same in the three layers. In winter, the C/N ratio is lower because of a higher proportion of N. This difference in winter POM composition could indicate an animal origin. The break down of the mixed layer caused by the fall cooling could generate a possible mass mortality of the remaining summer zooplankton. Non-living organic particles, including, for example, fecal pellets, can be a source of food as qualitatively and quantitatively important as living organic particles (e.g. phytoplankton) (Poulet, 1976, 1978; Paffenhöfer & Knowles, 1978). Furthermore, calanoid copepods, better adapted to variable patchy distributions of food (e.g. *C. helgolandicus*) (Dagg, 1977), can also adapt to variable food regimes (Mayzaud & Poulet, 1978).

The maximum calorificity value for the total zooplankton ( $\approx 9 \text{ cal} \cdot \text{mg}^{-1}$ ) was close to the energy contained in samples of pure lipids ( $\approx 10 \text{ cal} \cdot \text{mg}^{-1}$ ) (Winberg, 1971), which has been demonstrated to be the type of biomass having the highest energy content (Morowitz, 1968). The two most important species of the zooplankton (*Calanus* spp.) produced a high biomass with a high

energy content (annual  $\bar{X} = 7.2 \text{ cal} \cdot \text{mg}^{-1}$ ; summer  $\bar{X} = 6.7$ ; winter  $\bar{X} = 7.8$ ). Other important but less abundant species also had a high energy content (e.g. *M. longa*, *E. norvegica*, *C. elegans*). They are carnivorous or euryphagous. All of them inhabit the two deep layers. Residence in these layers may promote a slowdown of the basic metabolism and thus help to conserve energy (McLaren, 1963; Clarke, 1983).

High energy values are a consequence of the constant production of high lipid reserves. In zooplankton, it could be explained by (1) food regimes and food distributions (Dagg, 1977), and (2) the path which energy follows inside the food web of a community (Clarke, 1983). We can assume that summer and winter food webs are different in the Laurentian Channel. From summer to winter, the information content of the zooplankton went from 3 bits-ind.<sup>-1</sup> to 1 bit-ind.<sup>-1</sup>. There is a loss of information or a gain in certainty (Pielou, 1977). Dominance increased in winter. Only a few species maintained populations and exhibited standing stock increases from fall to winter. The zooplankton tended toward species uniformity.

In summer, physical and biological stability increased with the development of the thermocline in the mixed layer and of populations of species which only grew during summer. Diversity increased, *Calanus* spp. were less dominant and laid down lipids. Available energy (food) was more evenly distributed amongst a greater number of species in a more complex food web. Short life cycles did not allow species to store a large amount of energy. Rather, their metabolic strategy was to use most (if not all) of their ration for rapid growth and maturation (cf. Dagg, 1977).

The standing stock and calorificity increments recorded in winter were associated with population recruitments: very high abundance of eggs and nauplii of *Calanus* spp. This was a situation which could indicate a possible net production (Dagg, 1977). It was not associated with high chlorophyll values but it was related to high POM standing crop (like in summer) which was qualitatively different than that of the summer months (higher proportion of particulate nitrogen).

Energy storage by the populations of the zooplankton was favored by (1) permanent deep layers allowing residence in very cold water and (2) special food conditions which could favor a prolonged synthesis of biomass of high calorificity.

Theoretically, one assumes the following cause and effect chain for zooplankton community succession: Environmental stability  $\rightarrow$  Community stability (Predictability?)  $\rightarrow$  High diversity giving frequent energy transfers (Margalef, 1968; Pielou, 1975; Parsons *et al.*, 1977). It is the case in sum-

mer. In winter, the zooplankton of the Laurentian Channel area consists mainly of very few numerically dominant, little specialized or opportunistic and physiologically tolerant species with high calorificity. Energy is stored. This storage introduces energetic predictability which could attenuate the consequences of the physical instability on the community.

### Conclusion

The zooplankton of the Laurentian Channel maintained a high mean annual abundance owing to many summer forms (mixed layer) and to the dominant species, *C. finmarchicus* s. l., during winter. Annual diversity and dominance fluctuations support this finding. Community standing stock and calorificity were higher in the intermediate cold layer and in the water column generally during winter. Calorificity and diversity were negatively correlated: the summer diversification of the community corresponded to a decrease in calorificity. Energetic reserves were produced in winter when the community became strongly dominated by one species (*C. finmarchicus* s. l.). The vertical distribution and composition of the zooplankton of the Laurentian Channel showed similarities with the zooplankton of the eastern Canadian Arctic Archipelago. The relatively high winter standing crop of POM could maintain the winter recruitment undertaken by *Calanus* spp. populations. Therefore, there is the possibility of a net winter secondary production for the total zooplankton since during that season *Calanus* spp. are by far the dominant forms.

### Acknowledgments

This work was supported partially by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada through grants to Drs. M. J. Dunbar, R. G. Ingram and J. B. Lewis. Partial logistic support was provided by Fisheries and Oceans Canada (Québec Division) (Special thanks to Mr. R. de Ladurantaye and Dr. J.-C. Theriault), INRS-Océanologie and Drs. N. Silverberg and B. Sundby (Université du Québec à Rimouski). We have greatly appreciated comments given by Drs. P. Brunel and D. L. Mackas, and by an anonymous referee for the improvement of that publication.

### References

- CLARKE, A., 1983. Life in cold water: the physiological ecology of polar ectotherms. — *Oceanogr. mar. Biol. ann. Rev.*, 21: 341-453.
- CÔTÉ, R., 1972. Influence d'un mélange intensif de différents types d'eau sur la distribution spatiale et temporelle du zooplancton de l'estuaire du Saint-Laurent. — Thèse M.Sc., Univ. Laval, Québec, 266 p.
- DAGG, M., 1977. Some effects of patchy food environments on copepods. — *Limnol. Oceanogr.*, 22: 99-107.
- FORRESTER, W. D., 1964. A quantitative temperature - salinity study of the Gulf of St. Lawrence. — Canada, Dept. of the Environment, Rept. b.c. 64-11: 22 p.
- LANE, P. A. & D. C. McNAUGHT, 1970. A mathematical analysis of the niches of Lake Michigan zooplankton. — *Proc. 13th Conf. Great Lakes Res.*, p. 47-57.
- LANE, P. A., G. H. LAUFF & R. LEVINS, 1975. The feasibility of using a holistic approach to ecosystem analysis. — *Ecosystem analysis and prediction*, S. A. Levins ed., Soc. Ind. Appl. Math., p. 111-128.
- LAUZIER, L. & R. W. TRITES, 1958. The deep waters in the Laurentian Channel. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 15: 1247-1257.
- LAUZIER, L., R. W. TRITES & H. B. HACHEY, 1957. Some features of the surface layer of the Gulf of St. Lawrence. — *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, 111: 195-212.
- LEVINS, R., 1968. Evolution in changing environments. — Princeton University Press, Princeton, 120 p.
- LONGHURST, A., D. SAMEOTO & A. HERMAN, 1984. Vertical distribution of Arctic zooplankton in summer eastern Canadian Archipelago. — *J. Plankton Res.*, 6: 137-168.
- MARGALEF, R., 1968. Perspectives in ecological theory. — The University of Chicago Press, Chicago, 111 p.
- MAY, R. M., 1974. Ecosystem patterns in randomly fluctuating environments. — *Prog. theor. Biol.*, 3: 1-48.
- MAYZAUD, R. & S. A. POULET, 1978. The importance of the time factor in the response of zooplankton to varying concentrations of naturally occurring particulate matter. — *Limnol. Oceanogr.*, 23: 1144-1154.
- McLAREN, I. A., 1963. Effects of temperature on growth of zooplankton, and the adaptive value of vertical migration. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 20: 685-727.
- MOROWITZ, H. J., 1968. Energy flow in biology. — Academic Press Inc., New York, 179 p.
- PAFFENHÖFER, G.-A. & S. C. KNOWLES, 1978. Ecological implications of fecal pellet size, production and consumption by copepods. — *J. mar. Res.*, 37: 35-49.
- PARSONS, T. R., M. TAKAHASHI & B. HARGRAVE, 1977. Biological oceanographic process. — Pergamon Press, Oxford, 332 p.
- PATTEN, B. C., 1959. An introduction to the cybernetics of the ecosystem: the trophic-dynamic aspect. — *Ecology*, 40: 221-231.
- PATTEN, B. C., 1961. Negentropy flow in communities of plankton. — *Limnol. Oceanogr.*, 6: 26-30.
- PHILLIPSON, J., 1966. A miniature bomb calorimeter for small biological samples. — *Oikos*, 15: 130-139.
- PIELOU, E. C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. — *J. theor. Biol.*, 13: 131-144.
- PIELOU, E. C., 1975. Ecological diversity. — John Wiley and Sons Inc., New York, 165 p.

- PIELOU, E. C., 1977. *Mathematical ecology*. — John Wiley and Sons Inc., New York, 385 p.
- POULET, S. A., 1976. Feeding of *Pseudocalanus minutus* on living and non-living particles. — *Mar. Biol.*, 34: 117-125.
- POULET, S. A., 1978. Comparison between five co-existing species of marine copepods feeding on naturally occurring particulate matter. — *Limnol. Oceanogr.*, 23: 1126-1143.
- SCOTT, D., 1965. The determination and use of thermodynamic data in ecology. — *Ecology*, 46: 673-680.
- SHUSHKINA, E. A. & E. I. MUSAYEVA, 1980. Energy equivalents of the body mass of marine planktonic animals. — *Oceanology*, 20: 607-612.
- STRICKLAND, J. D. & T. R. PARSONS, 1972. *A practical handbook of seawater analysis*. — *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, no. 167, 310 p.
- TRITES, R. W., 1971. The Gulf as a physical oceanographic system. — 2nd Gulf of St. Lawrence Workshop, Bedford Inst. of Oceanography, Dartmouth, Nova Scotia, Nov. 30 — Dec. 3, 1970, p. 32-63.
- UNDERWOOD, A. J., 1981. Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. — *Oceanogr. mar. Biol. ann. Rev.*, 19: 513-605.
- VANDERMEER, J. H., 1970. The community matrix and the number of species in a community. — *Am. Nat.*, 104: 73-83.
- VANDERMEER, J. H., 1972. Niche theory. — *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 3: 107-132.
- WINBERG, G. G., 1971. *Methods for the estimation of production of aquatic animals*. — Academic Press Inc., London, 175 p.
- ZAR, J. H., 1984. *Biostatistical analysis*. — Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 718 p.





## STRUCTURE GÉNÉTIQUE DE QUATRE POPULATIONS DE HARENG DE L'ESTUAIRE DU SAINT-LAURENT ET DE LA BAIE DES CHALEURS<sup>1</sup>

D. RIVIÈRE, D. ROBY<sup>2</sup>, A. C. HORTH, M. ARNAC et M. F. KHALIL

Département d'océanographie, Université du Québec à Rimouski  
300 avenue des Ursulines, Rimouski (Québec) G5L 3A1

### Résumé

Quatre populations de hareng sur le point de frayer ont été échantillonnées à l'Isle-Verte (estuaire du Saint-Laurent, Québec) et à Carleton (baie des Chaleurs, Québec), au printemps et à l'automne. Les fréquences alléliques et le polymorphisme génétique des populations, établies à partir de séparations électrophorétiques, sont comparés afin d'estimer la différenciation génétique des populations. Dix loci correspondant à six systèmes enzymatiques sont analysés de cette façon. Les résultats montrent une très faible différenciation des populations, quoique la comparaison à chacun des loci fasse ressortir des différences, particulièrement aux loci MDH et EST-1.

### Abstract

Four populations of herring were sampled at Isle-Verte (St. Lawrence Estuary, Québec) and at Carleton (baie des Chaleurs, Québec) during the spring and the fall spawning periods. The allelic frequencies and the genetic polymorphism of the populations, obtained from electrophoresis analyses were compared in order to evaluate their genetic differentiation. Ten loci corresponding to six enzymes were analysed. Results indicate little differentiation between the populations although some differentiation at loci MDH and EST-1 seemed to be more important.

### Introduction

L'identification des stocks de hareng (*Clupea harengus harengus*) du golfe du Saint-Laurent a été l'objet de nombreuses études depuis maintenant presque 30 ans. La différenciation des populations qui fraient au printemps de celles qui fraient en automne à un même endroit, a suscité maintes questions. L'hypothèse de Jean (1956, 1967) sur l'homogénéité des populations fut réfutée par Messieh & Tibbo (1971) et Parsons & Hodder (1971) à partir de données méristiques et de taux de croissance. D'autres études basées sur des analyses univariées et multivariées de données méristiques confirment cette distinction (Messieh, 1975; Messieh & Longmuir, 1978). En 1980, Côté et al. établissent par une analyse méristique et morphométrique la présence d'au moins deux populations distinctes de hareng

frayant au printemps, l'une à l'Isle-Verte et l'autre autour de la péninsule gaspésienne, en plus d'une population de hareng frayant à l'automne autour de la péninsule gaspésienne, quoique la présence de stocks locaux soit soupçonnée.

Ces travaux visant à distinguer les stocks de hareng s'appuyaient sur des données morphologiques et méristiques. Il a été démontré, chez certaines espèces de salmonidés (Lindsay et al., 1984) et de cyprinidés (Harrington & Crossman, 1976), que de tels caractères étaient soumis à l'influence de l'environnement et cela, chez des individus partageant un bagage génétique uniforme. Or, un stock est défini comme un groupe infraspécifique conservant une intégrité spatiale et/ou temporelle (Ihssen et al., 1981; Altukhov, 1981). L'existence d'un stock distinct présuppose donc son isolement reproducteur ou du moins une restriction du flux génique (MacLean & Evans, 1981) et ceci devrait nécessairement être reflété au niveau de sa structure génétique. Wheeler & Winters (1984) ont récemment démontré par des études de marquage que le taux de *homing* du hareng des eaux de Terre-Neuve était d'environ 90%, ce qui vient appuyer l'hypothèse d'isolement reproducteur ou, du moins, celle de restriction du

<sup>1</sup> Contribution au 2<sup>e</sup> Symposium sur l'océanographie de l'estuaire du Saint-Laurent (Estuaire du Saint-Laurent: processus océanographiques et écologiques).

<sup>2</sup> Pour demande de tiré à part. Adresse actuelle: Centre de recherche en écologie des pêches, Pêches et Océans Canada, 310 avenue des Ursulines, Rimouski (Québec) G5L 3A1.

flux génique entre les stocks. Une étude de la structure génétique des populations de hareng devrait donc nous permettre de vérifier cette hypothèse.

En 1982, Kornfield *et al.* présentent les résultats d'une étude électrophorétique de la structure génétique de plusieurs populations du golfe du Saint-Laurent et du golfe du Maine. Ces résultats montrent une différenciation significative des populations de hareng de printemps de celles d'automne. Par contre, aucune des comparaisons printemps-automne ne s'applique à des populations frayant au même endroit (les échantillons de printemps proviennent de l'Isle-Verte et de Carleton alors que les échantillons d'automne proviennent de localités différentes). De plus, les paires de populations pour lesquelles les différences observées sont considérées comme significatives, ne sont pas les mêmes d'une année à l'autre.

L'objectif de cette étude est donc de vérifier si des populations de hareng frayant au même endroit en des saisons différentes représentent des stocks génétiquement distincts et de vérifier si les trois groupes de hareng, reconnus par Côté *et al.* (1980) à partir de caractères méristiques et morphométriques, sont aussi génétiquement différenciés.

### Matériel et méthodes

La méthode utilisée consiste à détecter la variation génétique qui existe au sein des populations naturelles en utilisant des marqueurs biochimiques, les alloenzymes. Comme plusieurs gènes dans l'organisme contrôlent la production de protéines, la variabilité du génome est estimée à partir de la variabilité des protéines enzymatiques produites par les individus.

#### ECHANTILLONNAGE ET PRÉPARATION DES EXTRAITS

Des échantillons de harengs sur le point de frayer furent prélevés au filet maillant et à l'aide de fascines (Isle-Verte) sur les frayères de l'Isle-Verte, dans l'estuaire du Saint-Laurent (69°30'0", 48°0'N.), et à Carleton, dans la baie des Chaleurs (66°20'0", 48°10'N.), pour les deux saisons de frai, au printemps (mai, 1982) et à l'automne (fin d'août, 1982) et conservés dans la glace. Le sexe, la longueur totale, le poids total et le poids des gonades ont été déterminés pour chaque individu. L'âge de chaque poisson a été déterminé par observation des otolithes selon la convention établie par l'ICNAF Ageing Workshop (Hunt *et al.*, 1973). Les extraits furent préparés dès l'arrivée des échantillons au laboratoire, à partir de tissus du muscle, du cœur et du foie. L'extraction des

protéines fut effectuée par broyage de chacun des tissus dans un volume égal d'eau distillée. L'homogénat fut centrifugé puis le surnageant récupéré et conservé à -70°C. Des systèmes enzymatiques pour lesquels un polymorphisme avait été observé chez *Clupea harengus* (Odense *et al.*, 1966; Lush, 1969; Ridgway *et al.*, 1970; Andersson *et al.*, 1981; Kornfield *et al.*, 1982) ont été sélectionnés pour cette étude, soit l'enzyme malique (ME: EC 1.1.1.40), les estérases (EST: EC 3.1.1.1), la déshydrogénase lactique (LDH: EC 1.1.1.28), la déshydrogénase malique (MHD: EC 1.1.1.37), la phosphoglucomutase (PGM: EC 2.7.5.1) et la phosphoglucose isomérase (PGI: EC 5.3.1.9). Environ 125 individus ont été utilisés pour les analyses de la LDH et 55 pour les autres enzymes.

#### ELECTROPHORÈSE

La séparation électrophorétique fut effectuée sur des gels de polyacrylamide (7%). Les solutions tampons utilisées étaient les suivantes: TRIS-glycine pH 8.3 (MDH, ME, EST), TRIS-glycine pH 9.3 (LDH), TRIS-borate pH 8.0 (PGI) et TRIS-citrate pH 9.3 (PGM). Les gels furent ensuite teints selon les méthodes histochimiques de Shaw & Prasad (1970) et Siciliano & Shaw (1976). Tous les produits chimiques utilisés proviennent de Sigma Chemicals Co. et de Bio-Rad.

L'interprétation génétique du polymorphisme enzymatique est confirmée par les études de croisements de Kornfield *et al.* (1981) et King (1983). Les allèles d'un locus sont désignés selon Allendorf & Utter (1979), d'après leur mobilité relative à celle de l'allèle commun, à laquelle on attribue la valeur de 100. Les fréquences sont calculées à l'intérieur des loci à partir des proportions relatives des génotypes observés dans chacune des populations.

#### INTERPRÉTATION STATISTIQUE DE LA VARIATION GÉNÉTIQUE OBSERVÉE

Afin de s'assurer que les différences observées entre les fréquences alléliques de nos échantillons ne sont pas dues à des erreurs d'échantillonnage, nous appliquons un test d'hétérogénéité (test G; Sokal & Rohlf, 1982) aux fréquences génotypiques des populations comparées deux à deux.

$$G = 2 \sum_{i=1}^b \sum_{j=1}^a f_{ij} \ln \left( \frac{f_{ij}}{f_i} \right)$$

où  $b$  = nombre de populations  
 $a$  = nombre de classes génotypiques  
 $f_i$  = fréquence observée dans la classe génotypique  $i$

$\hat{f}_i$  = fréquence attendue dans la classe génotypique  $i$ , dans l'hypothèse où les deux populations constituent une même population homogène  
 $n$  = nombre total d'individus

Sous l'hypothèse nulle,  $G$  se comporte comme  $\chi^2$ , avec un nombre de degrés de liberté:  $(b - 1)(a - 1)$ .

Le test est effectué indépendamment sur chaque locus, en utilisant la correction de Williams (1976) pour les petits échantillons. Les statistiques calculées à chacun des loci sont ensuite additionnées afin d'évaluer de façon globale la signification de la différence entre deux échantillons.

$G = G/q$  (correction de Williams, 1976)

où  $q = 1 + [(a^2 - 1)/6n]$

#### ESTIMATION DE LA SIMILITUDE ENTRE LES POPULATIONS

Deux indices sont utilisés pour estimer la similitude entre chaque paire de populations, à partir des fréquences alléliques:

$$I_s = \sum_{l=1}^L \sum_{i=1}^{l_i} (x_i y_i)^2 \cdot L^{-1} \text{ (Sokal \& Sneath, 1963)}$$

$$I_N = L^{-1} \frac{\sum_{i=1}^{l_i} x_i y_i}{\sqrt{\sum_{i=1}^{l_i} x_i^2 \cdot \sum_{i=1}^{l_i} y_i^2}} \text{ (Nei, 1972)}$$

où  $x_i$  = fréquence du  $i$ ème allèle dans la population P  
 $y_i$  = fréquence du  $i$ ème allèle dans la population Q  
 $L$  = nombre de loci

L'indice de Nei normalise la variabilité des fréquences de chacun des allèles. Cette manipulation confère le même poids aux enzymes peu variables qu'aux enzymes plus variables, dans l'estimation de la similitude entre les populations. Comme il n'est pas évident que cette normalisation de poids soit toujours désirable, les résultats calculés à partir des deux indices sont présentés.

#### ESTIMATION DU POLYMORPHISME

Des mesures de polymorphisme sont calculées pour chacune des populations à l'aide de deux

indices:  $A$ , nombre moyen d'allèles par locus;  $H$ , taux moyen d'hétérozygoté par individu, la variance étant calculée selon la formule proposée par Nei & Roychoudhury (1974).

Une comparaison des valeurs observées ( $H$ ) et des valeurs attendues ( $H_e$ ) (calculées à partir des fréquences alléliques selon la loi d'équilibre de Hardy-Weinberg) nous permet d'observer un excès ou une déficience d'hétérozygotes dans une population.

Afin de savoir si la variation observée dans l'ensemble des populations est répartie de façon homogène ou si elle est subdivisée en stocks distincts, nous utilisons l'indice  $F_{ST}$  (Wright, 1943; Hartl, 1980):

$$F_{ST} = \frac{H_T - \bar{H}_S}{H_T}$$

où  $H_T$ , l'hétérozygoté totale, correspond à la probabilité que deux gamètes choisis au hasard dans l'ensemble des populations, portent des allèles différents.

$$H_T = 1 - \sum_{i=1}^{l_i} p_i^2$$

où  $p_i$  correspond aux fréquences alléliques moyennes à un locus pour l'ensemble des populations.

$\bar{H}_S$  représente l'hétérozygoté moyenne au sein des populations.

L'isolation reproductrice entre les populations et l'action de la dérive génétique, devraient entraîner une réduction de  $H_S$  par rapport à  $H_T$ .  $F_{ST}$  mesure l'importance relative de cette réduction. En d'autres termes, cet indice mesure la quantité de variation génétique dans l'ensemble des populations qui est attribuable à la différenciation génétique entre les populations. Cet indice est calculé pour chacun des loci polymorphiques.

## Résultats

La méthode utilisée nous a permis d'analyser 10 loci dont 6 sont polymorphiques. Les fréquences alléliques ainsi que le nombre d'individus à partir desquels elles ont été déterminées sont présentés dans le tableau I. Les déviations du taux d'hétérozygoté ( $H$ ) par rapport aux proportions d'équilibre de Hardy-Weinberg ( $H_e$ ) ont été calculées à chaque locus et pour chaque échantillon et leur signification a été évaluée à l'aide d'un test de  $\chi^2$ . Aucune des déviations n'était

TABLEAU I

Fréquences alléliques des loci analysés dans les populations étudiées

Locus	Allèle	Carleton		Isle-Verte	
		Printemps	Automne	Printemps	Automne
LDH-1	B	0,9866	0,9634	0,9795	0,9622
	B'	0,0134	0,0366	0,0205	0,0378
	(N)	(112)	(123)	(122)	(119)
LDH-5	A	0,9732	0,9959	1,0000	0,9915
	A'	0,0268	0,0041	0,0000	0,0085
	N	(112)	(123)	(122)	(119)
MDH	(100)	0,5000	0,4000	0,5638	0,5326
	(90)	0,5000	0,5800	0,4362	0,4674
	(115)	0,0000	0,0204	0,0000	0,0000
	N	(50)	(49)	(47)	(46)
EST-1	(100)	1,0000	0,9445	0,9811	0,9906
	(98)	0,0000	0,0370	0,0189	0,0094
	(102)	0,0000	0,0185	0,0000	0,0000
	N	(53)	(54)	(53)	(53)
EST-2	(100)	0,9894	0,9717	1,0000	0,9712
	(103)	0,0106	0,0000	0,0000	0,0096
	(97)	0,0000	0,0283	0,0000	0,0192
	N	(47)	(53)	(45)	(52)
EST-3	(100)	0,9306	0,9400	0,9889	0,9565
	(95)	0,0138	0,0200	0,0000	0,0000
	(98)	0,0556	0,0400	0,0111	0,0435
	N	(36)	(50)	(45)	(46)
ME	(100)	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	N	(54)	(54)	(54)	(54)
PGM-1	(100)	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	N	(54)	(54)	(54)	(54)
PGM-2	(100)	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	(54)	(54)	(54)	(54)	(54)
PGI	(100)	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	N	(54)	(54)	(54)	(54)

statistiquement significative, ce qui indique que les populations sont en équilibre panmictique. Même si la variation des fréquences alléliques est faible dans l'ensemble, il est intéressant de noter une plus grande similitude saisonnière des fréquences de l'allèle B' du locus LDH-1, ainsi que de l'allèle 100 et de l'allèle 97 (ce dernier n'apparaissant que dans les échantillons d'automne) du locus EST-2. Au locus EST-3, les deux échantillons de Carleton partagent des fréquences semblables des allèles 100 et 95, ce dernier étant d'ailleurs absent des échantillons de l'Isle-Verte. Aux loci MDH et EST-1, l'échantillon d'automne de Carleton se distingue par la présence d'allèles rares, MDH (115) et EST-1 (102).

Les résultats présentés au tableau II indiquent une hétérogénéité des fréquences alléliques, particulièrement au locus LDH-5 où trois des comparaisons font ressortir des différences si-

gnificatives ( $P < 0,10$ ). Une comparaison basée sur l'ensemble des loci polymorphiques montre une hétérogénéité globale significative des fréquences alléliques entre les populations de hareng qui fraient au printemps et à l'automne à Carleton, entre les populations qui fraient au printemps à l'Isle-Verte et à Carleton, ainsi qu'entre la population qui fraie au printemps à l'Isle-Verte et celle qui fraie à l'automne à Carleton.

La faible différenciation entre les populations est reflétée par des valeurs très élevées des indices de similitude de Nei et de Sneath (tableau III). Les valeurs de l'indice de Nei que nous avons obtenues sont d'ailleurs du même ordre que celles de Kornfield *et al.* (1982) pour des populations de hareng de l'Atlantique nord-ouest, celles d'Andersson *et al.* (1981) pour des populations de l'Atlantique nord-est et de la mer Baltique et celles de Grant (1984) pour des populations des deux

TABLEAU II  
Différences génotypiques des populations,  
selon les valeurs corrigées du test d'hétérogénéité de G<sup>1</sup>

Locus	Carleton-P/ Carleton-A	Isle-Verte-P/ Isle-Verte-A	Carleton-P/ Isle-Verte-P	Carleton-A/ Isle-Verte-A	Carleton-A/ Isle-Verte-P	Carleton-P/ Isle-Verte-A
LDH-1	2,709 (1)*	1,360 (1)	0,358 (1)	0,044 (1)	1,180 (1)	2,748 (1)*
LDH-5	4,569 (1)**	2,795 (1)*	8,931 (1)***	0,414 (1)	1,388 (1)	2,395 (1)
MDH	6,059 (4)	1,878 (2)	1,215 (2)	6,789 (4)	9,560 (4)**	0,605 (2)
EST-1	8,321 (2)**	0,349 (1)	2,811 (1)	4,727 (2)*	3,430 (2)	1,363 (1)
EST-2	5,350 (2)*	4,390 (2)	0,698 (1)	1,648 (2)	3,683 (1)*	2,630 (2)
EST-3	0,103 (1)	1,955 (1)	4,460 (2)	0,316 (2)	4,340 (2)	1,780 (2)
Somme	27,111 (11)***	12,727 (8)	18,473 (8)**	13,938 (12)	23,581 (11)**	11,521 (9)

<sup>1</sup> Les degrés de liberté sont indiqués entre parenthèses.

\*  $P < 0,10$ ; \*\*  $P < 0,05$ ; \*\*\*  $P < 0,01$

côtes de l'Atlantique. On peut toutefois remarquer que la population d'automne de Carleton présente, dans toutes les comparaisons, les indices de similitude les moins élevés; elle serait donc, de façon globale, la plus différenciée.

Ces deux indices ( $I_S$  et  $I_N$ ) sont établis sur l'ensemble des loci. Ils démontrent que les populations sont globalement peu différenciées, il est toutefois possible qu'à un locus ou quelques loci, la variabilité soit subdivisée entre les populations et que de telles différences aient été diluées dans l'ensemble des données lors des calculs. L'indice  $F_{ST}$  (tableau V), appliqué à chaque locus, nous permet de détecter une plus grande subdivision de la variabilité totale aux loci EST-1 et MDH. Les deux populations de Carleton sont différenciées au locus EST-1: l'allèle commun semble fixé dans la population du printemps de Carleton alors que deux autres allèles, 98 et 102, apparaissent dans la population d'automne de Carleton. Les deux populations de l'Isle-Verte portent l'allèle commun 100 et l'allèle 98 à des fréquences semblables (tableau I). Le locus de la MDH est d'ailleurs celui pour lequel l'étendue de variation des fréquences est la plus grande.

Les taux de polymorphisme diffèrent d'une population à l'autre (tableau IV). Les trois indices de polymorphisme sont les plus faibles pour la population de printemps de l'Isle-Verte ( $H_e$ :  $t = 2,287$ ,  $P < 0,05$ ;  $H$ :  $t = 2,344$ ,  $P < 0,05$ ), et les plus élevés pour la population d'automne de Carleton ( $H_e$ :  $t = 2,069$ ,  $P < 0,05$ ;  $H$ :  $t = 2,344$ ,  $P < 0,05$ ); les deux autres populations présentent des valeurs intermédiaires.

### Discussion

Globalement, les résultats de notre étude viennent appuyer ceux de Kornfield *et al.* (1982) et de Grant (1984). Toutefois, lorsque les mêmes loci sont analysés aux mêmes sites, les équivalences de loci sont difficiles à établir à cause de différences méthodologiques (composition du gel, systèmes de solutions tampons, notation des loci). Les fréquences que nous observons pour la MDH dans la population de printemps de Carleton sont très semblables à celles qu'observe Grant (1984) dans la baie des Chaleurs au printemps, quoiqu'il observe une fréquence plus faible de variants aux loci de la LDH. Cette différence

TABLEAU III  
Indices de similitude génétique pour les populations étudiées

$I_S$	Carleton		Isle-Verte	
	Printemps	Automne	Printemps	Automne
Carleton				
Printemps		0,920	0,933	0,926
Automne	0,997		0,926	0,918
Isle-Verte				
Printemps	0,999	0,994		0,933
Automne	0,999	0,995	0,999	

## TALBEAU IV

Mesures de polymorphisme génétique pour les populations étudiées<sup>1</sup>

	Carleton		Isle-Verte	
	Printemps	Automne	Printemps	Automne
$\bar{A}$	1,6	1,9	1,4	1,7
$\bar{H}$	0,0683 (0,0199)	0,0838 (0,0205)	0,0518 (0,0167)	0,0798 (0,0276)
$\bar{H}_s$	0,0730 (0,0242)	0,0858 (0,0236)	0,0591 (0,0234)	0,0746 (0,0231)

<sup>1</sup> La variance ( $\sigma^2$ ) est indiquée entre parenthèses.

pourrait être due à la taille réduite de son échantillon (45 individus). Kornfield *et al.* (1982) ont aussi analysé la LDH. En supposant, après comparaison des patrons de séparation électrophorétique, que le locus LDH-2 de cette étude corresponde à celui que nous avons identifié LDH-1, nous observons des fréquences semblables pour les populations de printemps de l'Isle-Verte et de Carleton, surtout lorsque leurs fréquences sont établies à partir d'échantillons de taille semblable aux nôtres.

Quoique les trois études s'appuient sur des ensembles de loci différents, les indices de similarité calculés sont du même ordre et indiquent, dans chaque cas, une très faible différenciation des populations.

## COMPARAISON DES FRÉQUENCES ALLÉLIQUES

L'indice et le test statistique que nous avons utilisés pour comparer les populations à chacun des loci nous apportent des résultats différents. En effet, l'hétérogénéité des fréquences alléliques est plus grande aux loci MDH et EST-1 qu'au locus LDH-5, ce qui est d'ailleurs reflété par l'indice  $F_{ST}$  (tableau V). Par contre, la taille de l'échantillon analysé aux loci MDH et EST-1 n'est pas assez élevée pour que ces différences de fréquence soient considérées comme significatives d'après

TABLEAU V

Calcul des indices  $F_{ST}$  pour les loci polymorphiques

Locus	$F_{ST}$
LDH-1	0,004
LHD-5	0,005
MDH	0,013
EST-1	0,015
EST-2	0,009
EST-3	0,009

le test G, pour toutes les comparaisons de populations. Ces tests ne permettent pas non plus de mettre en évidence la présence ou l'absence d'allèles rares dans certaines populations. Ainsi, seul l'examen des fréquences alléliques nous permet d'observer la présence de l'allèle 95 au locus EST-3 dans les populations de Carleton et son absence dans les populations de l'Isle-Verte. L'ensemble des comparaisons de fréquence allélique ne suggère au plus qu'une restriction du flux génique entre les populations, plus particulièrement aux loci MDH et EST-1, puisque la taille de nos échantillons ne nous permet pas d'obtenir de résultats statistiquement significatifs pour l'ensemble des comparaisons.

Il est d'ailleurs surprenant d'observer aussi peu de différenciation génétique entre les populations de Carleton et celles de l'Isle-Verte. Elles constituent pourtant des entités écologiques définies, (1) dont la distinction a déjà été établie à partir de plusieurs caractères biologiques (Côté *et al.*, 1980; Messieh, 1975; Messieh & Tibbo, 1971; Messieh & Longmair, 1978; Messieh *et al.*, 1979), (2) possédant des zones de rétention larvaire différentes (Iles & Sinclair, 1982), (3) et dont les différences de pression de sélection liées aux conditions environnementales (gradient de salinité et de température) sont aussi importantes, les eaux de surface de l'Isle-Verte étant de 5° à 10°C plus froides que celles de la baie des Chaleurs.

La première hypothèse serait d'attribuer le manque de différenciation génétique à un flux génique (gene flow) entre populations adjacentes. Le hareng est une espèce migratrice et les deux localités d'où proviennent nos échantillons de populations sont relativement peu distantes. Malgré que Wheeler & Winters (1984) aient observé un comportement de *homing* chez le hareng, il suffirait d'introduire un nombre très faible (une soixantaine) d'individus migrants d'une population à une autre pour expliquer les différences génétiques observées chez le hareng (Grant, 1984). Cette hypothèse est donc plausible pour expliquer nos résultats. Pourtant Grant (1984) écarte cette hypothèse puisque le flux génique ne peut expliquer la similitude trans-océanique des populations de hareng sur lesquelles portait son étude.

Une autre hypothèse proposée par Grant (1984) suppose une séparation récente des groupes de hareng à partir d'une même population originale ou d'un nombre restreint de populations homogènes suivie d'une colonisation des aires libérées au retrait des glaciers. La divergence des populations ainsi isolées aurait été ralentie par une réduction de l'effet de la dérive génique due à la dimension élevée des populations de hareng. Or, la population de printemps de l'Isle-

Verte, reconnue comme une population de petite dimension (Iles & Sinclair, 1982), n'est pas la plus différenciée des trois autres à partir des loci que nous avons étudiés.

#### COMPARAISON DES MESURES DE POLYMORPHISME

La variabilité ou polymorphisme génétique qui existe au sein d'une population est un indice de sa capacité d'adaptation face à des conditions environnementales variables (si on accepte l'hypothèse de la valeur adaptative du polymorphisme génétique). Toutefois, une propriété écologique à laquelle la présence d'allèles rares et les taux d'hétérozygotie d'allèles sélectivement neutres ont été clairement reliés par des modèles théoriques, est la dimension d'une population (Wright, 1931; Nei *et al.*, 1975; Chakraborty & Nei, 1977), les taux de polymorphisme augmentant avec la dimension effective de la population ( $N_e$ ).

Une comparaison des débarquements côtiers de hareng de 1961 à 1979 (Courtois & Lamoureux, 1983) indique de fait des débarquements généralement plus élevés pour la région de Bonaventure, origine des populations de Carleton. Ce n'est cependant pas confirmé si l'on considère les captures par pêcheur. Les données de débarquement et les données de prises par unité d'effort sont soumises à plusieurs sources de variation, dont la dimension d'une population.

Nous croyons donc qu'une étude basée sur des échantillons plus élevés d'individus, incluant d'autres populations du golfe de Saint-Laurent, ainsi qu'une meilleure connaissance de la dimension de chacune des populations nous permettrait de mieux évaluer l'importance relative des différences de fréquences alléliques et des différences de variabilité génétique que nous avons observées au sein de nos populations.

#### Remerciements

Cette étude a pu être réalisée grâce à l'appui financier du Fonds institutionnel et du Fonds de développement de la recherche de l'Université du Québec à Rimouski, du Fonds F.C.A.C. pour l'aide et le soutien à la recherche (Québec), de la Fondation de l'Université du Québec à Rimouski Inc. et du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie (Canada). Nous désirons remercier M. René Canuel pour son aide technique et M. David Saukoff pour son aide dans la révision du manuscrit.

#### Références

- ALLEN DORF, F. W. & F. M. UTTER, 1979. Population genetics. — Pages 407-454 in W. S. Hoar, D. S. Randall & J. R. Brett (eds.). Fish physiology, Vol. 8. Academic Press, New York, 785 p.
- ALTUKHOV, Y. P., 1981. The stock concept from the viewpoint of population genetics. — Can. J. Fish. aquat. Sci., 38: 1523-1538.
- ANDERSSON, L., N. RYMAN, R. ROSENBERG & G. STAHL, 1981. Genetic variability in Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*): description of protein loci and population data. — Hereditas, 95: 69-78.
- CHAKRABORTY, R. & M. NEI, 1977. Bottleneck effects on average heterozygosity and genetic distance with the stepwise mutation model. — Evolution, 31: 347-356.
- CÔTÉ, G., P. LAMOUREUX, J. BOULVA & G. LACROIX, 1980. Séparation des populations de harengs de l'Atlantique (*Clupea harengus harengus*) de l'estuaire du St-Laurent et de la péninsule gaspésienne. — Can. J. Fish. aquat. Sci., 37: 66-71.
- COURTOIS, R. & P. LAMOUREUX, 1983. L'exploitation du hareng au Québec. Analyse des débarquements de 1959 à 1981. — Cah. Inf. MAPAQ, n° 106, 88 p.
- GRANT, W. S., 1984. Biochemical population genetics of Atlantic herring (*Clupea harengus*). — Copeia, 2: 357-364.
- HARRINGTON, R. W. & R. A. CROSSMAN, Jr., 1976. Temperature-induced meristic variation among three homozygous genotypes (clones) of the self-fertilizing fish *Rivulus marmoratus*. — Can. J. Zool., 54: 1143-1155.
- HARTL, D. L., 1980. Principles of population genetics. — Sinauer Assoc. Inc., Massachusetts, 488 p.
- HUNT, J. J., L. S. PARSONS, J. E. WATSON & G. H. WINTERS, 1973. Report of herring ageing workshop. — ICNAF Res. Doc. 73/2, 2 p.
- IHSSEN, P. E., H. E. BOOKE, J. M. CASSELMAN, J. M. MCGLADE, N. R. PAYNE & F. M. UTTER, 1981. Stock identification: materials and methods. — Can. J. Fish. aquat. Sci., 38: 1838-1855.
- ILES, T. D. & M. SINCLAIR, 1982. Atlantic herring: stock discreteness and abundance. — Science, 215: 627-633.
- JEAN, Y., 1956. A study of spring and fall spawning herring (*Clupea harengus* L.) at Grande-Rivière, Bay of Chaleur, Québec. — Contr. Dép. Pêch. Québec, n° 49, 76 p.
- JEAN, Y., 1967. A comparative study of herring (*Clupea harengus*) from the Estuary and the Gulf of St. Lawrence. — Naturaliste can., 94: 7-27.
- KING, D. P. F., 1983. Genetic analysis of enzyme polymorphisms in herring (*Clupea harengus* L.). — Heredity, 52: 121-131.
- KORNFELD, I., P. S. GAGNON & B. D. SIDELL, 1981. Inheritance of allozymes in Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*). — Can. J. Genet. Cytol., 32: 715-720.
- KORNFELD, I., B. D. SIDELL & P. S. GAGNON, 1982. Stock definition in Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*): genetic evidence for discrete fall and spring spawning populations. — Can. J. Fish. aquat. Sci., 39: 1610-1621.
- LINDSAY, C. C., A. M. BRETT, D. P. SWAIN & A. N. ARNASON, 1984. Responses of vertebral numbers



- in rainbow trout to temperature changes during development. — *Can. J. Zool.*, 62: 391-396.
- LUSH, I. E., 1969. Polymorphism of a phosphoglucosmutase isoenzyme in the herring (*Clupea harengus*). — *Comp. Biochem. Physiol.*, 30: 391-395.
- MacLEAN, J. A. & D. O. EVANS, 1981. The stock concept, discreteness of fish stock, and fisheries management. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 38: 1889-1898.
- MESSIEH, S. N., 1975. Delineating spring and autumn herring population in the southern Gulf of St. Lawrence by discriminant function analysis. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 32: 471-477.
- MESSIEH, S. N. & J. LONGMUIR, 1978. The interrelationships between herring stocks in the Canadian Atlantic fisheries as revealed by multivariate analyses of their meristic characters. — *CAFSAC Res. Doc.* 78/45, 25 p.
- MESSIEH, S. N. & S. N. TIBBO, 1971. Discreteness of Atlantic herring (*Clupea harengus* L.) populations in spring and autumn fisheries in the southern Gulf of St. Lawrence. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 28: 1009-1014.
- MESSIEH, S. N., G. CÔTÉ & J. BOULVA, 1979. La pêche du hareng de Gaspé. — *Naturaliste can.*, 106: 255-271.
- NEI, M., 1972. Genetic distance between populations. — *Am. Nat.*, 106: 283-292.
- NEI, M. & A. K. ROYCHOUDHURY, 1974. Sampling variances of heterozygosity and genetic distance. — *Genetics*, 76: 279-390.
- NEI, M., T. MARUMAYA & R. CHAKRABORTY, 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. — *Evolution*, 29: 1-10.
- ODENSE, P. H., T. M. ALLEN & T. C. LEUNG, 1966. Multiple forms of lactate dehydrogenase and aspartate aminotransferase in herring (*Clupea harengus harengus*). — *Can. J. Biochem. Physiol.*, 44: 1319-1326.
- PARSONS, L. S. & W. M. HODDER, 1971. Meristic differences between spring and autumn spawning Atlantic herring (*Clupea harengus harengus* L.) from southwest Newfoundland. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 28: 553-558.
- RIDGWAY, G. S., S. W. SHERBURNE & R. D. LEWIS, 1970. Polymorphism in the esterases of Atlantic herring. — *Trans. Am. Fish. Soc.*, 99: 147-151.
- SHAW, C. R. & R. PRASAD, 1970. Starch gel electrophoresis of enzymes — a compilation of recipes. — *Biochem. Genet.*, 4: 297-320.
- SICILIANO, M. J. & C. R. SHAW, 1976. Separation and visualization of enzymes on gels. Pages 185-209 in I. Smith (ed.). *Chromatographic and electrophoretic techniques*. W. Heinemann Medical Books, London.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF, 1981. *Biometry*, 2<sup>nd</sup> ed. W. H. Freeman and Co., San Francisco, 859 p.
- SOKAL, R. R. & P. H. A. SNEATH, 1963. *Principles of numerical taxonomy*. W. H. Freeman and Co., San Francisco, 359 p.
- WHEELER, J. P. & G. H. WINTERS, 1984. Homing of Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*) in Newfoundland waters as indicated by tagging data. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 41: 108-117.
- WILLIAMS, D. A., 1976. Improved likelihood ratio tests for complete contingency tables. — *Biometrika*, 63: 33-37.
- WRIGHT, S., 1931. Evolution in Mendelian populations. — *Genetics*, 16: 97-159.
- WRIGHT, S., 1943. Isolation by distance. — *Genetics*, 28: 114-138.

## THE ACTIVITY BUDGET AND BEHAVIOR PATTERNS OF FEMALE THREESPINE STICKLEBACKS, *GASTEROSTEUS ACULEATUS* (L.), IN A QUÉBEC TIDAL SALT MARSH<sup>1</sup>

F. G. WHORISKEY, A. GAUDREAU, N. MARTEL, S. CAMPEAU AND G. J. FITZGERALD<sup>2</sup>

Département de biologie  
Université Laval, Québec G1K 7P4

### Résumé

Le comportement et la répartition du temps d'activité chez les épinoches femelles à trois épines (*Gasterosteus aculeatus* L.) vivant dans les marelles d'un marais salant ont été étudiés en 1983. Les femelles étaient actives le jour, mais en repos le soir. Elles se sont adaptées aux concentrations basses en oxygène dissous en allant respirer à la surface de l'eau et aux températures élevées en cherchant dans leurs marelles des abris contre la chaleur. D'autres corrélations significatives entre le comportement des poissons et certaines variables environnementales sont décrites. Ces modèles de comportement aident les poissons à exploiter, pour des fins de reproduction, un habitat particulièrement instable.

### Abstract

The behavior and time budget of female threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.) in salt marsh tide pools were studied during 1983. Females were diurnal, being quiescent at night. They responded to low levels of dissolved oxygen by performing aquatic surface respiration and to high temperatures by seeking refuge in slightly cooler parts of the pools. Other significant correlations between environmental variables and female activity are also reported. These behavior patterns presumably facilitate the exploitation of this highly variable habitat for stickleback reproduction.

### Introduction

The first reactions of most organisms to shifting environmental conditions are changes in behavior (Manning, 1979). Fish provide good examples of behavioral adaptations: laboratory studies show that most species adjust their activities to variations in water temperature, dissolved oxygen concentration and light levels (e.g. Thorpe, 1978). But as fish are difficult to observe in nature, field studies of their behavioral ecology are relatively rare.

Despite the popularity of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., in ethological research, few field studies have examined its behaviour (Wootton, 1976). At Isle-Verte (Québec), this species breeds in tide pools subjected to large fluctuations in water temperature and dissolved oxygen concentration (Ward & FitzGerald,

1983). Recently, Reeb *et al.* (1984) observed that territorial male *G. aculeatus* at this site adjusted their behavior in response to fluctuations in these two environmental variables. However, there are no field investigations of the activity patterns of female *G. aculeatus* nor of their behavioral adaptations to large environmental changes. The specific objectives of this field study were to measure the activity budget of female *G. aculeatus*, and to describe their behavioral adaptations to changes in their environment.

### Materials and methods

#### THE SITE

The study was done in a salt marsh along the south shore of the St. Lawrence Estuary near Isle-Verte, Québec. This area contains an extensive series of tide pools ranging in surface area from 1 to 1000 m<sup>2</sup>. Further details on the study site are provided in Reed & Moisan (1971), Worgan & FitzGerald (1981a) and Ward & FitzGerald (1983). Three species of sticklebacks, the three-

<sup>1</sup> Contribution to the 2<sup>nd</sup> Symposium on the oceanography of the St. Lawrence Estuary (St. Lawrence Estuary: oceanographic and ecological processes).

<sup>2</sup> Author to whom all correspondence should be addressed.

spine (*Gasterosteus aculeatus*), the blackspotted (*G. wheatlandi*), and the ninespine (*Pungitius pungitius*) migrate from the St. Lawrence Estuary to the tide pools to spawn during May and June. With the exception of rare occurrences of fourspine sticklebacks (*Apeltes quadracus*) and mummichogs (*Fundulus* sp.) no other fish are present.

#### BEHAVIOR

Observations of female *G. aculeatus* were conducted from 19-22 June, 1983 toward the end of their breeding period. At this time diel fluctuations in water temperature and dissolved oxygen are most pronounced (Ward & FitzGerald, 1983). Nineteen females from 11 pools were captured with a dip net, and individually marked with a small segment of colored electrical wire insulation slipped over a dorsal fin spine. The females were then returned to their original pools and given 24 h to recover from the tagging procedure before observations started. No adverse effects of tagging were noted. We observed only *G. aculeatus* because most *G. wheatlandi* had returned to the St. Lawrence Estuary at this time, while *P. pungitius* spent most of its time hidden in the algae and was difficult to observe.

We took care not to disturb the fish when approaching the pools. If they fled upon our arrival, we waited until they had resumed normal activity before starting our observations.

One 10 min observation per fish was collected during each of the following time periods: 1) 04h00-06h00, 2) 08h00-10h00, 3) 12h00-14h00, 4) 16h00-18h00 and 5) 20h00-22h00. We also used a Javelin model 226 night vision scope on 21 June to make two hours of casual observations of female behavior at night. The apparatus permitted direct, non-intrusive, observations of fish by magnifying ambient moonlight levels. We abandoned our original plan to make regular nocturnal observations of tagged females because we were unable to locate them rapidly in the narrow field of the Javelin scope. Consequently our night observations were made on untagged fish. Behavioral events were recorded with a Datamyte model 800 event recorder (Electrogeneral Corporation), or with a tape recorder. We registered the frequency of and time spent (duration data) in the following activities: 1) movements (swimming) from one part of a pool to another, 2) feeding, 3) resting, 4) performing aggression, 5) receiving aggression, 6) nest raiding, 7) hiding, 8) courtship and 9) disrupting other females' courtship rituals. Movements consisted of slow swimming from one part of a pool to another. When feeding, the fish fed mostly upon the benthos. They took bits of mud into their mouth and spat them into the water

column, separating potential prey from the non-edible fraction. Suitable items were then captured. Occasionally the fish rose and struck at prey, probably copepods, in the water column. In resting behavior, the fish were motionless, floating above the pool's bottom. Performing aggression involved the female charging at another fish. In receiving aggression, females were either attacked by other females, or charged by territorial males. Nest raiding involved a female trying to force its way into a nest to eat the eggs within. Since this behavior does not seem to be related to food availability (Whoriskey, unpubl. data), we did not classify it as feeding. When hiding, females were concealed in algal patches or under a pool's bank. We defined as courtship the activities from a male's initial approach to the point where the female was chased from the nest following spawning. Wootton (1976) provides an excellent description of the courtship ritual of these fish. Disruption of courtship occurred when a female or a group of females entered a male's territory as he was courting another female. No aggression was shown by the intruder(s) at this time, but a male broke off courtship behavior to chase the invader(s) out of his territory. With the exceptions of hiding, courtship, disrupting courtship, and aggression we also determined whether these behaviors were performed either in groups or alone. A group was defined as 2 or more individuals within 1 m of each other showing synchronous behavior. This gave us a total of 13 behavior patterns.

Concomitant with these observations of behavior, we measured water temperatures and dissolved oxygen levels (Yellow Springs Instruments, model 57 oxygen meter) about 5 cm below a pool's surface. Mean pool depths, and the percentage of surface area covered with algae were also determined.

#### STATISTICAL ANALYSIS

Behavior data were non-normal, not transformable to a normal distribution, and heteroscedastic, so we used non-parametric statistics. Comparisons of female behavior between daily periods were made with a Friedman ANOVA by ranks followed by STP tests (Sokal & Rohlf, 1969). Correlation coefficients (Kendall's  $\tau$ ) were calculated between behavior and selected environmental variables using Statistical Analysis Systems programs (Helwig & Council, 1979).

#### Results

Females spent most of their time resting in groups (19%), hidden (31%) or swimming in groups (14%) (Table I). Excluding the time spent

TABLE I

Percent of time spent by female *G. aculeatus* at different activities

Behavior	% total time
Movements alone	8.59
Movements in group	13.71
Feeding alone	6.69
Feeding in groups	6.46
Resting alone	11.20
Resting in groups	19.29
Nest raiding alone	0.23
Nest raiding in groups	0.13
Performing aggression	0.03
Receiving aggression	0.07
Courtship	2.16
Interrupting courtship of other females	0.00
Hidden	31.44
Total	100.00

Data are from pooled samples from 5 daily observation periods (see text). Total observation time 945.38 min.  $n = 19$  in each period.

hidden, females were in groups 58% of the time. The only statistically significant differences in behavior among time periods were that females spent more time swimming in groups at 04h00-06h00 than at 20h00-22h00 (duration data, Friedman's ANOVA and STP tests; Fig. 1), and they hid less often between 04h00-06h00 than later in the day (frequency data, Friedman's ANOVA and STP tests; not illustrated). Our two hours of night observations between 23h30 and 01h30 showed that, after dark, females dispersed throughout the pools and rested alone.

Dissolved oxygen concentration and water temperature were at minimal values (0.04 mg/L and 16°C) between 04h00-06h00 (Table II). The maximal dissolved oxygen concentration (18.6 mg/L) was recorded between 16h00 and 18h00, while the peak temperature of 29°C was registered in both the 12h00-14h00 and 16h00-18h00 time periods.

Fish responded differently to low oxygen stress than to high temperatures. In the former case females grouped together and performed aquatic surface respiration (Lewis, 1970), obtaining oxygen from the water layer at the pool's surface where  $pO_2$  is maximal due to diffusion of atmospheric oxygen. In the latter case, as water temperatures rose above 28°C, all females took cover under a pool's bank or in algal clumps where water temperatures were 0.2-1.0°C lower than in the rest of the pool.

Females fed significantly more often and spent less time moving in groups as dissolved oxygen

concentrations increased (Table III). They hid more, and were attacked more often and for longer periods by territorial males as the temperature rose. By contrast, in pools with greater algal cover we noted a decrease in the duration and frequency of the attacks the females received, and a decrease in the number of attacks they directed to other fish. Finally, fish in deeper pools were more likely to rest alone than fish in shallower pools.

## Discussion

Jones (1952) reported that threespine sticklebacks showed strong respiratory stress at dissolved oxygen concentrations of <0.3 mg/L, while Jordan & Garside (1972) estimated 28.8°C as the

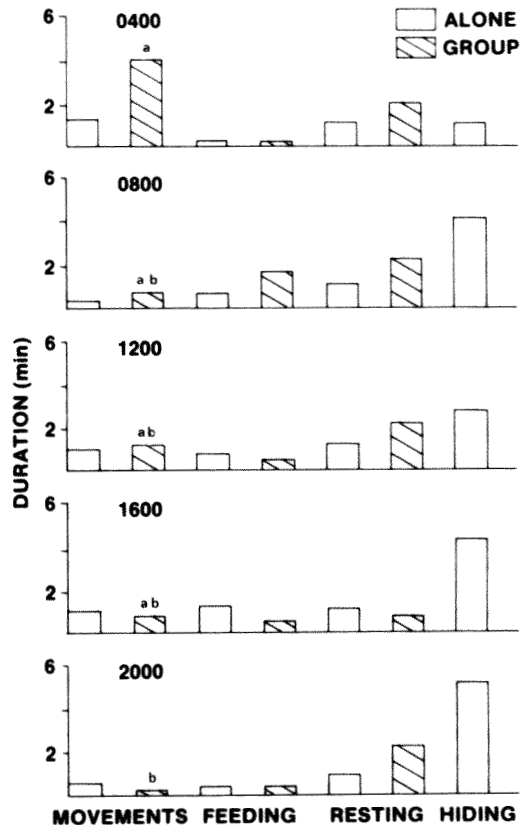


Figure 1. Daily patterns of the most frequently occurring female behavior. Values are the mean number of minutes a behavior was performed, per 10 min observation period. Significant differences (Friedman ANOVA followed by a STP test) between time periods are indicated by letters above the histograms. Histograms with a letter in common are not significantly different from each other. If no letters are present, no significant differences occurred. Nineteen 10 min observations were made during each time period.

TABLE II

Daily patterns in dissolved oxygen concentration and water temperature

Period	Dissolved oxygen concentration (mg/L)		Temperature (°C)		n
	Mean	Range	Mean	Range	
04:00-06:00	1.83	0.04-3.00	17	16-20	19
08:00-10:00	6.64	2.40-15.00	18	17-24	19
12:00-14:00	14.11	12.00-17.80	26	20-29	19
16:00-18:00	14.20	8.80-18.60	27	24-29	17
20:00-22:00	8.40	4.40-12.20	21	20-23	19

Data were collected from 11 tide pools between 19 and 22 June, 1983.

upper lethal temperature for the same species adapted to our salinities. Between 04h00-06h00, 12h00-14h00 and 16h00-18h00 respectively, the dissolved oxygen concentrations or water temperatures approached or exceeded these thresholds, and the fish performed special behaviors to counter these stresses. During periods of low dissolved oxygen levels they banded into schools and performed aquatic surface respiration (Lewis, 1970), a common response to hypoxia (Kramer, 1983). But even with the use of the surface oxygenated layer the fish became sluggish and failed to show the antipredator flight behaviors necessary to avoid bird predation at the site (Whoriskey & FitzGerald, 1985). The schools they used for performing aquatic surface respiration may serve as an antipredator tactic, as individuals in a school are less likely to be captured than isolated fish (Keenleyside, 1979). At high temperatures (>28°C), the fish took cover in refuges slightly cooler (0.2-1.0°C) than the surrounding water. We recorded a maximum water temperature of 29°C, so the small differences in the refuges may determine whether a fish survived as it labored near its thermal maximum.

Contrary to Worgan & FitzGerald (1981b), but in accordance with Walsh & FitzGerald (1984) we found no early morning feeding peak (Fig. 1). Walsh & FitzGerald (1984) attributed the difference between their results and those of Worgan & FitzGerald (1981b) to different weather patterns in the different years in which the respective studies were done. The former was conducted on a cloudy day at a minimum air temperature of 2°C, while the latter occurred on a sunny day at a minimum air temperature of 7°C. Our work, similar to Worgan & FitzGerald's (1981b), was conducted on sunny days at high temperatures (Table II), but we still found no feeding periodicity. Other factors, possibly differences in prey availability, may explain why our results differ from those of Worgan & FitzGerald

(1981b). The three feeding studies, taken together, demonstrate clearly how prevailing field conditions can alter daily cycles.

Most fish which have been studied alter their behavior in response to the often regular cycles of environmental variation which occur in nature (Spieler & Kendall, 1984; Thorpe, 1978). We have presented limited data showing that these females are diurnally active, in response to predictable day/night changes in light intensity. Evening activity is uncommon in some fish (Helfman, 1981), but others are specialized for nocturnal life (McFarland *et al.*, 1979). Sticklebacks depend heavily on their visual senses for information about the environment (Wootton, 1976), and they are probably limited in their night activities by low light levels.

Two other important environmental variables, water temperature and dissolved oxygen concentration, also influenced female behavior at this site (Table III). However, these variables may or may not show regular diel cycles (Table II; Ward & FitzGerald, 1983). For example, the pools are shallow (usually 30 cm or less in depth) and are easily agitated by the wind. This agitation mixes atmospheric oxygen into the water and prevents the expected occurrence of oxygen depletion by evening algal respiration. Also, oxygen production by algae kept the dissolved oxygen concentration of the water high during the periods of high temperature (Table II) when oxygen solubility was lowest. Thus the behavior of the females should be quite variable, and care must be taken to account for the effects of these environmental influences when collecting data on fish behavior at this site.

These results illustrate some of the behaviors of female threespine stickleback which enable them to breed in the tide pools despite the rapid environmental fluctuations which occur there.

TABLE III

Kendall's correlation coefficients between the duration and frequency of behavior, and environmental variables

	<i>Duration</i>					<i>Frequency</i>				
	<i>Movements in group</i>	<i>Feeding alone</i>	<i>Giving aggression</i>	<i>Receiving aggression</i>	<i>Hidden</i>	<i>Resting alone</i>	<i>Feeding alone</i>	<i>Giving aggression</i>	<i>Receiving aggression</i>	<i>Hidden</i>
Dissolved oxygen concentration <sup>1</sup>	-0.2313**	0.2076**	NS	NS	0.2372**	NS	0.2043*	NS	NS	0.2825**
Water temperature <sup>2</sup>	NS	NS	NS	0.2120*	0.2494**	NS	NS	NS	0.2344**	0.3132**
Percent algal cover <sup>3</sup>	NS	NS	-0.2001*	-0.2399**	NS	NS	NS	-0.1998*	-0.2773**	NS
Depth <sup>3</sup>	NS	NS	NS	NS	—	0.1853*	NS	NS	NS	NS

Outside of the values presented in the table, no other significant correlations were found.

<sup>1</sup>  $n = 91$

<sup>2</sup>  $n = 93$

<sup>3</sup>  $n = 95$

\*  $P < 0.05$

\*\*  $P < 0.01$

NS = not significant

### Acknowledgments

We thank the Canadian Wildlife Service for permission to work in the marsh. The research was supported by N.S.E.R.C.C. and F.C.A.C. grants. J. Bédard graciously loaned us the Javelin scope. H. Guderley critically read the manuscript. The senior author gratefully acknowledges his N.S.E.R.C.C. doctoral support.

### References

- HELFMAN, G., 1981. Twilight activities and temporal structure in a freshwater fish community. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 38: 1405-1420.
- HELWIG, J. & K. COUNCIL (eds.), 1979. SAS users guide. — SAS Institute, Raleigh, 494 p.
- JONES, J. R. E., 1952. The reactions of fish to water of low oxygen concentration. — *J. exp. Biol.*, 29: 403-415.
- JORDAN, C. & E. GARSIDE, 1972. Upper lethal temperature of threespine sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* (L.) in relation to thermal and osmotic acclimation, ambient salinity and size. — *Can. J. Zool.*, 50: 1405-1411.
- KEENLEYSIDE, M. H. A., 1979. Diversity and adaptation in fish behavior. — Springer-Verlag, New York, 208 p.
- KRAMER, D., 1983. The evolutionary ecology of respiratory mode in fishes: an analysis based on the costs of breathing. — *Environ. Biol. Fishes*, 9: 145-158.
- LEWIS, W., 1970. Morphology and adaptations of cyprinodontids for inhabiting oxygen deficient waters. — *Copeia*, 1970: 319-326.
- MANNING, A., 1970. An introduction to animal behavior. — Addison-Wesley Publishing Company, Reading, 329 p.
- McFARLAND, W., J. OGDEN & J. LYTHGOE, 1979. The influence of light on the twilight migrations of grunts. — *Environ. Biol. Fishes*, 4: 9-22.
- REES, S., F. WHORISKEY & G.J. FITZGERALD, 1984. Diel patterns of fanning activity, egg respiration, and the nocturnal behavior of male three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L. (f. *trachurus*). — *Can. J. Zool.*, 62: 329-334.
- REED, A. & G. MOISAN, 1971. The *Spartina* tidal marshes of the St. Lawrence Estuary and their importance to aquatic birds. — *Naturaliste can.*, 98: 905-922.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF, 1969. Biometry. — W. H. Freeman and Co., San Francisco, 776 p.
- SPIELER, R. E. & R. L. KENDALL, 1984. Rhythmicity in fishes. — *Trans. Am. Fish. Soc.*, 113: 411-413.
- THORPE, J. (ed.), 1978. Rhythmic activity of fishes. — Academic Press, New York, 312 p.
- WALSH, G. & G. J. FITZGERALD, 1984. Resource utilization and coexistence of three species of sticklebacks (*Gasterosteidae*) in tidal salt marsh pools. — *J. Fish Biol.*, 25: 405-420.
- WARD, G. & G. J. FITZGERALD, 1983. Macrobenthic abundance and distribution in tidal pools of a Québec salt marsh. — *Can. J. Zool.*, 61: 1071-1085.
- WHORISKEY, F.G. & G.J. FITZGERALD, 1985. The effects of bird predation on an estuarine stickleback (*Pisces: Gasterosteidae*) community. — *Can. J. Zool.*, 63: 301-307.
- WOOTTON, R. J., 1976. The biology of the sticklebacks. — Academic Press, New York, 387 p.
- WORGAN, J. P. & G. J. FITZGERALD, 1981a. Habitat segregation in a salt marsh among adult sticklebacks (*Gasterosteidae*). — *Environ. Biol. Fishes*, 6: 105-109.
- WORGAN, J. P. & G. J. FITZGERALD, 1981b. Diel activity and diet of three sympatric sticklebacks in tidal salt marsh pools. — *Can. J. Zool.*, 59: 2375-2379.

## TEMPS DE SUBMERSION DES MARAIS À SCIRPE (*SCIRPUS AMERICANUS*)

### DE L'ESTUAIRE DU SAINT-LAURENT<sup>1</sup>

J.-B. SÉRODES, J. DESCHÊNES et J.-P. TROUDE

Département de génie civil  
Université Laval, Québec G1K 7P4

#### Résumé

Les pourcentages des temps de submersion des zones intertidales ont été calculés pour cinq stations de l'estuaire moyen et supérieur du Saint-Laurent (Québec) à partir de l'ensemble des enregistrements horaires disponibles des niveaux d'eau. Les résultats montrent la grande influence du débit fluvial en amont de Québec. Il est possible d'utiliser de courtes périodes d'enregistrement pour établir les temps de submersion à condition d'utiliser les mois d'été et de n'appliquer ces résultats qu'à la portion inférieure de l'estran. La limite inférieure de la bande de scirpe d'Amérique varie de 1,20 m à 3,63 m (marégraphique) de Portneuf à Cap-Tourmente ce qui correspond à des temps de submersion passant de 87 à 37%. L'intrusion saline est le principal responsable de cette baisse de tolérance à la submersion.

#### Abstract

The percentages of time of submersion for various intertidal zones were calculated for five stations in the middle and upper St. Lawrence Estuary (Québec) using all the available hourly records for water levels. Results show the important influence of the river discharge for stations located upstream from Québec City. Short periods of data could be used to establish the percentage of submersion, if one uses the summer months and does not apply it to the upper portion of the tidal marsh. The lower limit of the *Scirpus* band varies from 1.20 m to 3.63 m (maregraphic scale) from Portneuf to Cap-Tourmente, corresponding to submersion decreasing from 87 to 37%. Salinity is the principal cause of this change of tolerance to submersion.

#### Introduction

Les zones intertidales ou estrans appartiennent à la zone littorale soumise à l'inondation et à l'exondation périodique des marées. Les marais intertidaux constituent une zone de première importance tant par leur forte productivité (Reid & Wood, 1976) et leur rôle dans la nidification et la migration de la sauvagine que par leur capacité de transformation et de recyclage de polluants véhiculés par les eaux du Saint-Laurent. Une foule d'organismes spécialisés colonisent cette section du littoral selon leur tolérance spécifique à la submersion. C'est ainsi que différentes associations d'organismes se distribuent de la partie basse du littoral vers la partie haute du littoral selon leur tolérance à des submersions périodiques plus ou moins longues (Odum, 1976; Chapman, 1938).

L'inondation périodique des marées peut être calculée en terme de pourcentage du temps total durant lequel une cote altimétrique donnée est inondée. Plusieurs auteurs utilisent ce concept de temps de submersion pour caractériser un facteur du milieu régissant la répartition de la végétation dans les marais intertidaux sans toutefois prendre les mêmes bases de calcul ou les mêmes références. Adam (1963) compare l'élévation moyenne occupée par une espèce végétale au niveau moyen de la mer tel que défini par l'amplitude moyenne de la marée. Ewing (1983) se base sur le zéro marégraphique pour définir les élévations occupées par des communautés végétales. Mountford (1980) établit un niveau moyen de la mer à partir de 186 lectures durant la période de juin 1975 à décembre 1977. D'autres auteurs (Gauthier, 1982; Hutchinson, 1982; Sérodes & Dubé, 1983) calculent les temps de submersion à partir d'enregistrements horaires des niveaux d'eau à des ports de référence. La durée et la période de ces enregistrements sont variables

<sup>1</sup> Contribution au 2<sup>e</sup> Symposium sur l'océanographie de l'estuaire du Saint-Laurent (Estuaire du Saint-Laurent: processus océanographiques et écologiques).



selon les auteurs et dépendent surtout de la disponibilité des mesures aux ports de référence.

De nombreux facteurs influencent les niveaux d'eau mesurés aux ports de référence. La période de l'année, le début fluvial, les vents, les différentes composantes de la marée sont autant de facteurs dont il faut tenir compte lorsque l'on analyse les temps de submersion en fonction des cotes altimétriques. Un programme d'études a été entrepris pour évaluer le rôle de divers facteurs tels le pourcentage de submersion, la déformation de l'onde de marée, le débit fluvial ainsi que d'autres causes comme les courants, la pénétration saline, la sédimentation et l'action des glaces sur l'étendue de la bande de végétation intertidale. Cet article vise à établir des courbes standards afin d'estimer les temps de submersion en fonction de l'altitude pour différents endroits dans l'estuaire moyen et supérieur du Saint-Laurent. Les écarts engendrés par l'influence du débit fluvial et la durée des temps d'enregistrement des niveaux d'eau ont été également considérés. De plus, une discussion sur la position altimétrique de la limite inférieure de la végétation des marais intertidaux, les temps de submersion et la pénétration saline dans l'Estuaire nous amène à formuler une hypothèse pour définir la limite de tolérance du scirpe d'Amérique à la submersion dans différents endroits de l'Estuaire.

### Méthodes

Cinq stations marégraphiques ont été choisies pour définir les temps de submersion sur les estrans à différents endroits de l'estuaire du Saint-Laurent. Il s'agit d'Île-aux-Grues, Saint-François (île d'Orléans), Québec, Neuville et Portneuf (fig. 1). Un programme en FORTRAN permet de calculer les temps de submersion pour une série de cotes altimétriques données à partir des enregistrements de niveaux sur ruban magnétique fournis par le Service des données sur le milieu marin de Pêches et Océans Canada pour chacune des stations marégraphiques. Les calculs s'effectuent pour des périodes successives sans données manquantes. La période maximale a été fixée à 14 jours de façon à limiter les besoins en espace mémoire tout en permettant de vérifier facilement l'influence des cycles successifs de morte-eau et de vive-eau dont la durée est voisine de 14 jours (ces cycles imposent à l'onde de marée se propageant dans l'estuaire du Saint-Laurent des caractéristiques qui influencent directement les temps de submersion). La période minimale a été fixée à 3 jours car la méthode de calcul exige la suppression d'une demi-heure d'enregistrement par série traitée (si les calculs

s'effectuent sur un grand nombre de périodes trop courtes, le biais introduit par ces 30 minutes perdues peut influencer les résultats). Enfin, le programme élimine automatiquement toute période de données manquantes.

Dans le calcul des temps de submersion, les niveaux horaires sont d'abord interpolés aux 15 minutes, puis les cotes altimétriques sont localisées par rapport aux niveaux de l'onde de marée ainsi précisés. On détermine alors le temps précis où l'eau atteint la cote fixée et le temps ainsi défini est rangé dans un compteur différent pour la submersion et l'exondation. À la fin de la période de calcul, les compteurs s'ajoutent aux valeurs précédemment définies par cote altimétrique et par station, puis un nouveau cycle de données horaires continues remplace le précédent et le processus recommence.

Dans un premier temps, nous avons traité l'ensemble des enregistrements de niveaux pour chaque station marégraphique afin d'obtenir les temps de submersion de référence pour chaque endroit. Les temps de submersion pour Saint-François, Île-aux-Grues, Québec, Neuville et Portneuf se basent respectivement sur 51 328, 4 164, 14 230, 5 054 et 15 855 enregistrements horaires. Idéalement, il aurait fallu avoir en main les enregistrements de niveaux pour une période de 18,61 ans pour chacune des cinq stations marégraphiques de façon à couvrir l'ensemble des variations de la marée dues aux variations cycliques de l'inclinaison de l'orbite lunaire sur l'équateur (Verger, 1968).

À l'intérieur de l'estuaire du Saint-Laurent, les variations de niveaux d'eau sont surtout dues à l'action de la lune au cours d'un mois et à l'action du soleil durant l'année (Godin, 1979). Des calculs de temps de submersion ont été réalisés sur des enregistrements de 28 jours consécutifs pour différents mois de l'année aux stations de Saint-François et de Portneuf. Une autre série de calculs des temps de submersion a ensuite été faite pour une même période de 28 jours consécutifs et synchrones, en mai et juin, pour les cinq stations marégraphiques afin d'évaluer l'influence du débit fluvial de l'amont vers l'aval. Enfin des calculs des temps de submersion sur des périodes de 14, 28 et 56 jours consécutifs ont été faits durant les mois de juillet et août à Saint-François pour établir la marge d'erreur rattachée à l'utilisation de courtes périodes d'enregistrement. Les temps de submersion obtenus à partir des calculs sur de courtes périodes d'enregistrement sont comparés aux courbes-références établies par les calculs des temps de submersion réalisés sur l'ensemble des enregistrements disponibles pour chaque station.

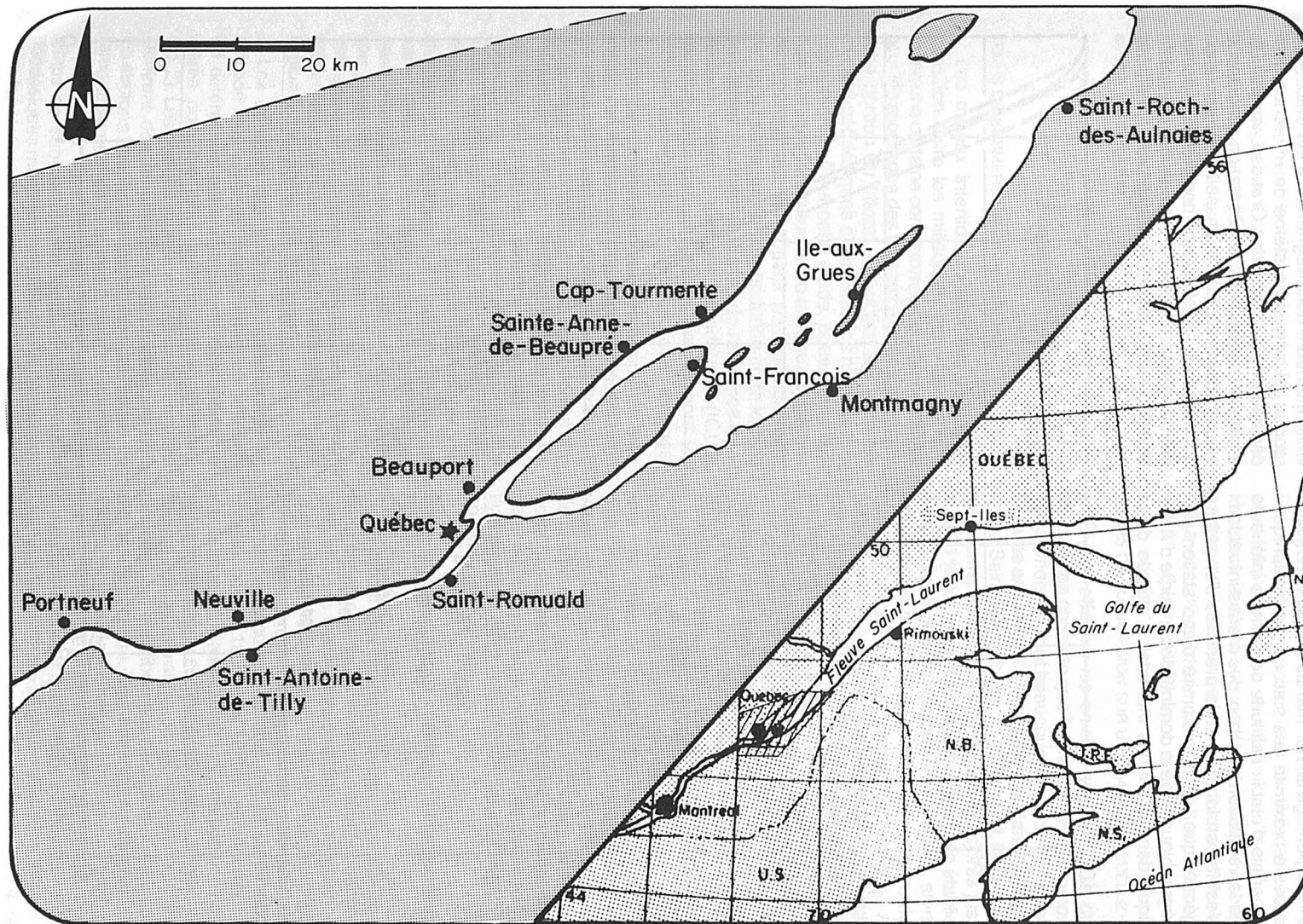


Figure 1. Localisation des sites d'étude.

L'arpentage de huit marais intertidaux à scirpe situés à proximité des stations marégraphiques a permis d'établir l'altitude de la limite inférieure de la végétation. Le choix des marais intertidaux s'est fait en fonction de la présence d'un repère géodésique, de la proximité d'une station marégraphique et de la dominance du scirpe d'Amérique dans le marais intertidal. L'altitude de la

limite inférieure de la végétation a été établie par rapport au zéro du système de référence géodésique internationale des Grands Lacs (IGLD). La limite inférieure de la végétation correspond à la zone où la végétation passait d'une présence clairsemée à une absence complète. Le scirpe d'Amérique est la seule espèce qui occupe la limite inférieure de la végétation dans les marais

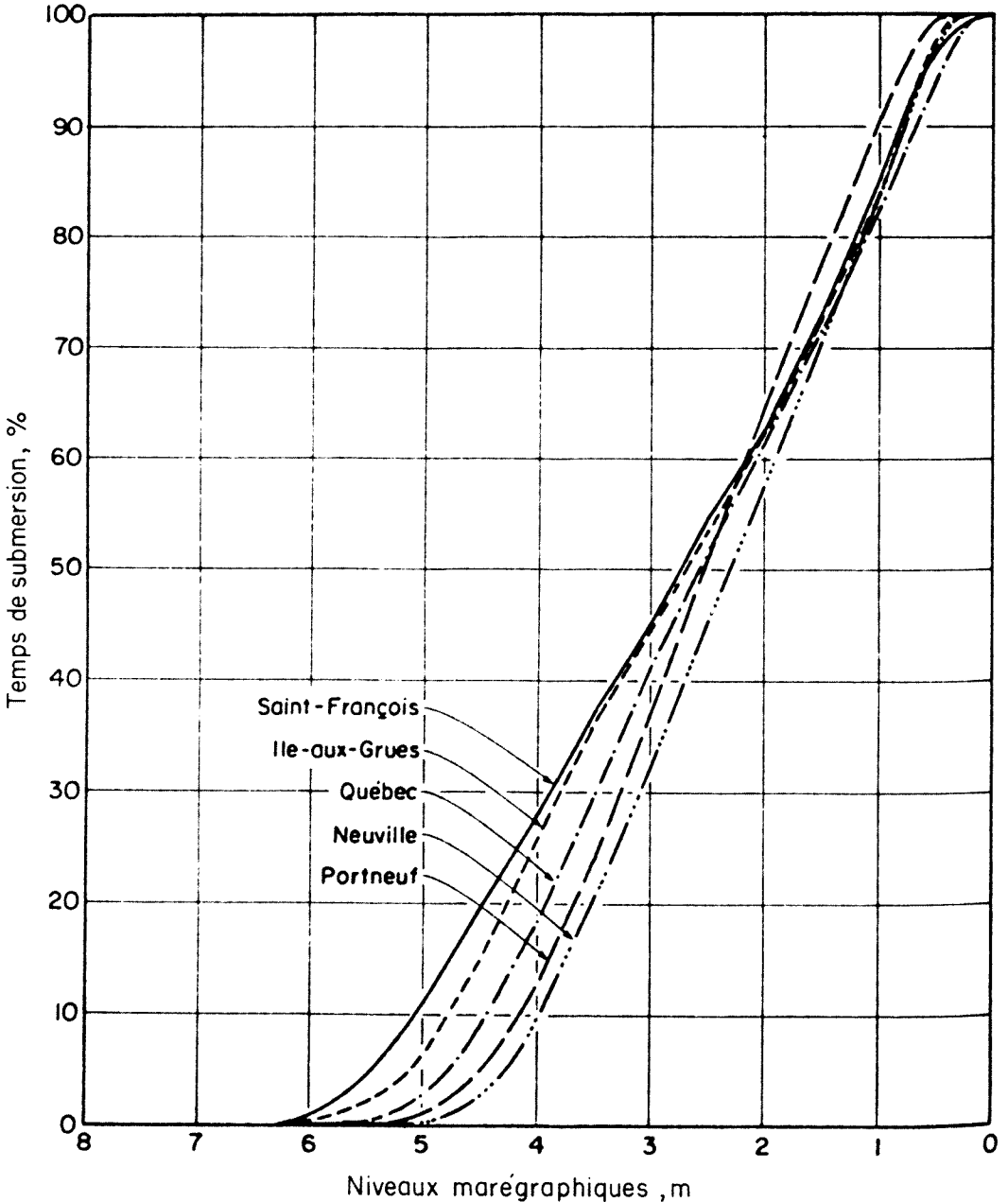


Figure 2. Temps de submersion pour différents ports de référence selon les niveaux marégraphiques.

intertidaux de la zone d'étude. Seul le marais intertidal de Saint-Roch-des-Aulnaies fait exception à la règle, car l'accroissement de la salinité dans cette partie de l'Estuaire modifie la répartition du scirpe d'Amérique sur l'estran alors que la spartine alterniflore occupe la partie basse de l'estran. Dans ce cas, la limite inférieure de la végétation correspond à la limite inférieure du scirpe d'Amérique.

## Résultats

### TEMPS DE SUBMERSION DE RÉFÉRENCE

Les milieux intertidaux étant des zones de transition entre les milieux terrestre et marin, il existe une certaine confusion des systèmes utilisés pour les repérages des niveaux altimétriques dans cette portion du littoral. On utilise sur terre les niveaux géodésiques et sur l'eau les niveaux marégraphiques. Pour cette étude, nous avons calculé la correspondance entre les deux systèmes de repérage afin de pouvoir passer facilement de l'un à l'autre. La correspondance entre le zéro des cartes marines et le plan de référence géodésique internationale des Grands lacs (IGLD) se fait à partir des valeurs disponibles pour les stations marégraphiques sur les cartes marines.

Les courbes-références des temps de submersion en fonction de l'altitude apparaissent dans les deux systèmes de repérage aux figures 2 et 3. Ces courbes constituent d'un point de vue statistique les meilleures estimations des temps de submersion pour les stations marégraphiques considérées. Elles représentent le calcul des temps de submersion basé sur l'ensemble des données enregistrées sur bande magnétique pour chacune des cinq stations. La validité des courbes reste relative aux nombres d'enregistrements horaires effectués pour chaque station. Saint-François possède la meilleure estimation avec 51 320 enregistrements horaires alors qu'Île-aux-Grues présente le nombre d'enregistrements horaires le plus faible, soit 4 164 (tableau I).

Les courbes des temps de submersion en fonction des niveaux marégraphiques reflètent les différences entre l'amplitude des ondes de marée pour les cinq stations marégraphiques (fig. 2). Les stations situées en aval dans l'Estuaire montrent des amplitudes plus prononcées que les stations situées en amont, caractéristique de l'amortissement de la marée à mesure que celle-ci progresse dans l'Estuaire. Les courbes des temps de submersion en fonction des niveaux géodésiques montrent les différences de niveaux entre les stations pour la partie de l'estran soumise à 100% du temps de submersion, soit le zéro

marégraphique (fig. 3). On note aussi sur la figure 3 un décalage de l'amont vers l'aval de la section altimétrique soumise aux jeux des marées. À Portneuf, à Québec et à Saint-François, cette section de l'estran s'étend respectivement de + 4,3 à - 0,85 m, de + 3,5 à - 1,8 m et de + 3,8 à - 2,8 m (IGLD).

### TEMPS DE SUBMERSION SUR UNE BASE MENSUELLE

Si l'on effectue les calculs sur une base de 28 jours, on constate que les variations des temps de submersion sont beaucoup plus grandes dans la partie amont, soit à Portneuf, que dans la partie aval à Saint-François (fig. 4). À Portneuf, les temps de submersion au mois de mai sont majorés jusqu'à 21% par rapport à la courbe-référence établie à partir de 15 855 enregistrements horaires, alors que pour les mois de juin à octobre les temps de submersion sont sous-estimés, de 1 à 6%. À Saint-François, la distribution des écarts se traduit par une majoration pour les mois d'avril, mai, juin, septembre et d'octobre, alors que les mois de juillet et août présentent un écart négatif par rapport à la référence. L'écart ne dépasse pas 3% pour les mois de juillet à septembre alors que les mois d'avril, mai et d'octobre présentent des variations atteignant jusqu'à 5%. Le calcul des temps de submersion à partir d'une série de 28 jours consécutifs pour chacun des mois montre donc une tendance à la surestimation des temps d'inondation lors des périodes de forts débits fluviaux (mai et juin) et des périodes de conjonction de la lune et du soleil (avril et octobre). Les phénomènes astronomiques affectent moins les stations situées en amont de Québec où le débit fluvial prime, alors que c'est la situation inverse en aval de Québec.

### TEMPS DE SUBMERSION EN PÉRIODE DE FORTS DÉBITS FLUVIAUX

Le calcul des temps de submersion sur une série synchrone de 28 jours consécutifs pour les cinq stations marégraphiques met en évidence la grande sensibilité des niveaux d'eau au débit fluvial dans toute la zone d'étude mais particulièrement en amont de Québec (fig. 5). La période choisie, soit du 16 mai au 12 juin, se caractérise par la crue du Saint-Laurent et des périodes de vents fréquents du secteur ouest (renseignements fournis par le ministère de l'Environnement du Québec) qui contribuent à accentuer la hauteur des niveaux d'eau. Des majorations de plus de 13% pour Neuville et de plus de 10% pour Portneuf sur les temps de submersion de référence sont enregistrées durant cette période alors que pour Québec, Saint-François et Île-aux-Grues, les majorations atteignent respectivement 6,8, 6,4 et 4,8% au plus.

Cette période de l'année (mai et juin) montre les plus fortes accentuations des niveaux d'eau. La simultanéité de la crue fluviale et de la période de forts vents affecte grandement la masse d'eau du fleuve Saint-Laurent et par le fait même les estimations des temps de submersion pour cette période de l'année. Il n'est donc pas justifié de retenir cette période pour estimer les temps de submersion à partir de courtes périodes de 28 jours.

#### INFLUENCE DE LA DURÉE DES ENREGISTREMENTS

L'utilisation de courtes séries d'enregistrement de niveaux d'eau pour établir les courbes des temps de submersion en fonction de l'altitude peut être intéressante pour les chercheurs ne disposant pas de moyens de calcul élaborés. De plus, si l'on s'intéresse à la portion inférieure de l'estran, une variation de quelques unités de pourcentage est acceptable; par contre, il n'en

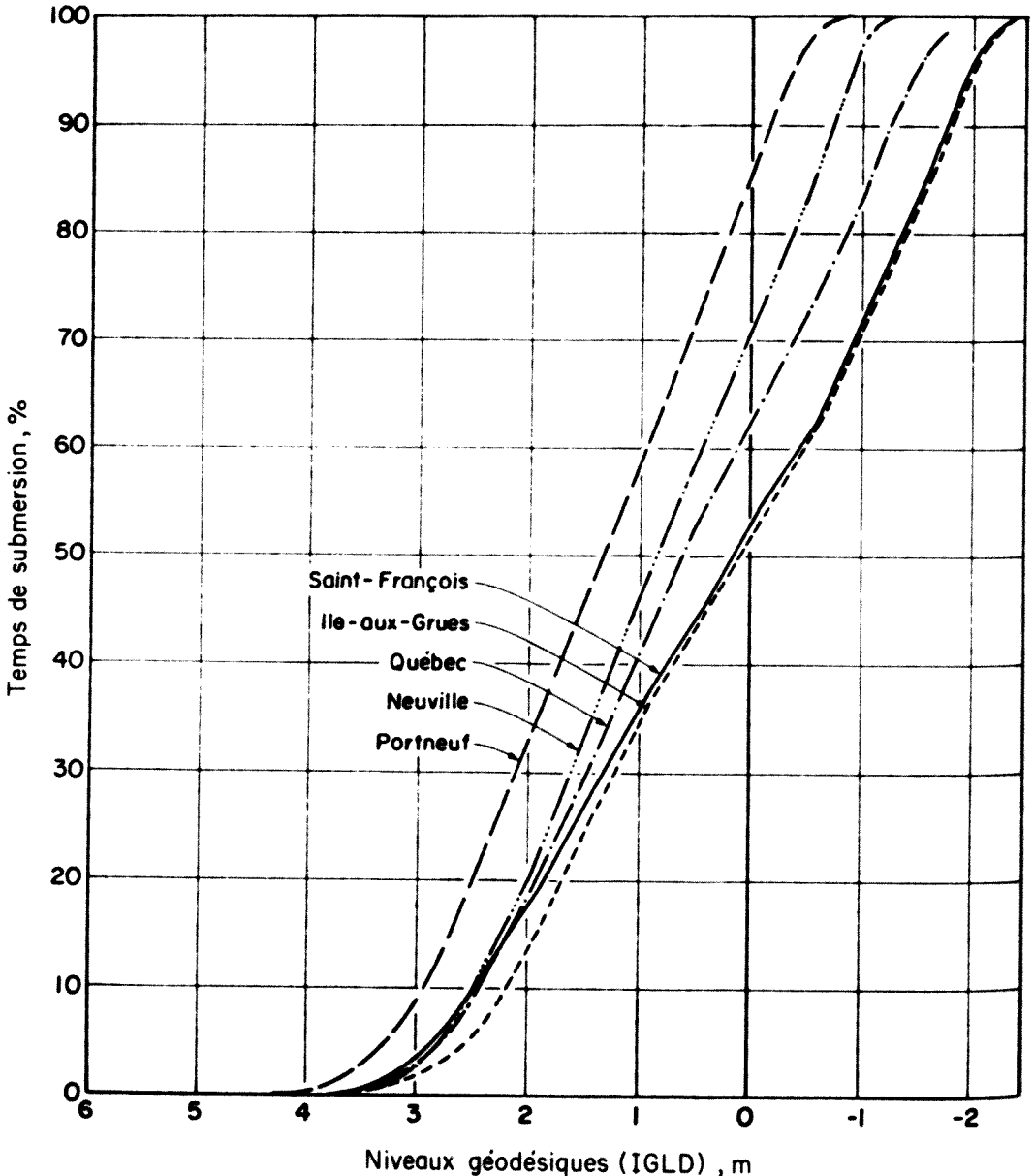


Figure 3. Temps de submersion pour différents ports de référence selon les niveaux géodésiques (IGLD).

TABLEAU I

Temps de submersion en fonction de l'altitude pour différentes stations dans l'estuaire du Saint-Laurent calculés à partir des enregistrements de hauteurs d'eau disponibles

Altitude marégraphique (cm)	Temps de submersion									
	Saint-François		Île-aux-Grues		Québec		Neuville		Portneuf	
	Heures	%	Heures	%	Heures	%	Heures	%	Heures	%
25	51 060	99,48	4 154,7	99,78	14 033	98,62	5 041,8	99,77	15 846	99,94
50	49 796	97,02	4 053,9	97,33	13 482	94,74	4 926,3	97,48	15 761	99,41
75	47 186	91,93	3 844,7	92,33	12 695	89,21	4 572,8	90,49	15 245	96,15
100	44 076	85,87	3 572,0	85,78	11 838	83,19	4 216,7	83,44	14 379	90,69
150	38 132	74,29	3 061,0	73,51	10 270	72,17	3 561,9	70,48	12 304	77,60
200	32 905	62,53	2 629,4	63,15	8 866,2	62,31	2 928,7	57,95	10 234	64,55
250	28 026	54,60	2 237,0	53,72	7 454,8	52,39	2 300,4	45,52	8 121	51,22
300	23 495	45,77	1 869,5	44,90	5 911,9	41,55	1 681,3	33,27	5 971	37,66
350	19 179	37,37	1 499,5	36,01	4 256,1	29,91	1 066,9	21,11	3 871,2	24,42
400	14 747	28,73	1 089,2	26,16	2 671,4	18,77	482,39	9,55	1 968,3	12,41
450	10 071	19,62	625,06	15,01	1 340,0	9,42	119,46	2,36	695,29	4,39
500	5 567,3	10,85	256,85	6,19	489,74	3,44	7,52	0,15	161,17	1,02
550	2 301,6	4,48	77,02	1,85	96,02	0,67	0,48	0,01	24,73	0,16
600	576,98	1,12	12,53	0,30	9,63	0,07	0,00	0,00	3,88	0,02
625	225,77	0,44	2,47	0,06	0,12	0,00	0,00	0,00	0,90	0,01
650	64,40	0,13	0,79	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
650	17,58	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
700	6,23	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
TOTAL	51 328 (5,86 ans)	100	4 164,0 (0,48 an)	100	14 230 (1,6 an)	100	5 053,5 (0,58 an)	100	15 855 (1,8 an)	100

est pas de même pour la partie supérieure où la submersion ne correspond qu'à 1 ou 2% et où une plus grande précision s'impose.

Le choix de courtes séries de 56 jours, 28 jours ou même de 14 jours consécutifs à l'intérieur des mois de juillet et d'août à Saint-François, ne provoque un écart maximal que de 2, 3 et 4% respectivement par rapport à la courbe-référence (fig. 6). Les séries de 14 jours en juillet ou août montrent des écarts comparables à ceux observés pour les périodes de 28 jours en mai et juin.

Si on calcule le rapport entre l'écart observé et les pourcentages de submersion de référence (fig. 2), on note que celui-ci s'accroît très rapidement en fonction de l'altitude sur l'estran. Les séries de 14 jours présentent une erreur de plus de 23% par rapport à la valeur de référence au niveau marégraphique 5,5 m et une erreur de 100% au niveau marégraphique 6,0 m. À Saint-François, au-dessus du niveau marégraphique 5,0 m il n'est pas possible d'utiliser de courtes séries de 14, 28 ou même 56 jours sans risquer une marge d'erreur importante. Par contre, une erreur de 5% et moins caractérise les estimations effectuées sur les courtes séries pour la portion inférieure de l'estran (0,25 à 4,0 m).

L'emploi de courtes séries de 56, 28 ou même 14 jours prises à l'intérieur des mois de juillet et d'août pour la région de Saint-François, demeure une approximation valable pour évaluer les pourcentages du temps de submersion dans la portion inférieure des marais intertidaux.

#### ALTITUDE DE LA LIMITE INFÉRIEURE DE LA VÉGÉTATION

La limite inférieure du scirpe d'Amérique dans les marais intertidaux qui ont été arpentés se situe à des cotes altimétriques (IGLD) variant de + 1,04 m à - 1,20 m (tableau II). Lorsqu'on établit la correspondance entre le système géodésique et le système marégraphique pour chaque port de référence, on remarque alors que la limite inférieure de cette plante se situe entre 1,20 et 3,73 m au-dessus du zéro marégraphique. Il existe donc des différences marquées entre les temps de submersion qui sont tolérés par le scirpe d'Amérique selon l'endroit où il se trouve dans l'estuaire.

Comme on peut l'observer au tableau II, à Portneuf, la limite inférieure du scirpe se situe à 1,2 m marégraphique, ce qui correspond à un temps de submersion de 87%. À Saint-Antoine-de-Tilly, cette limite n'est plus qu'à 65% alors que

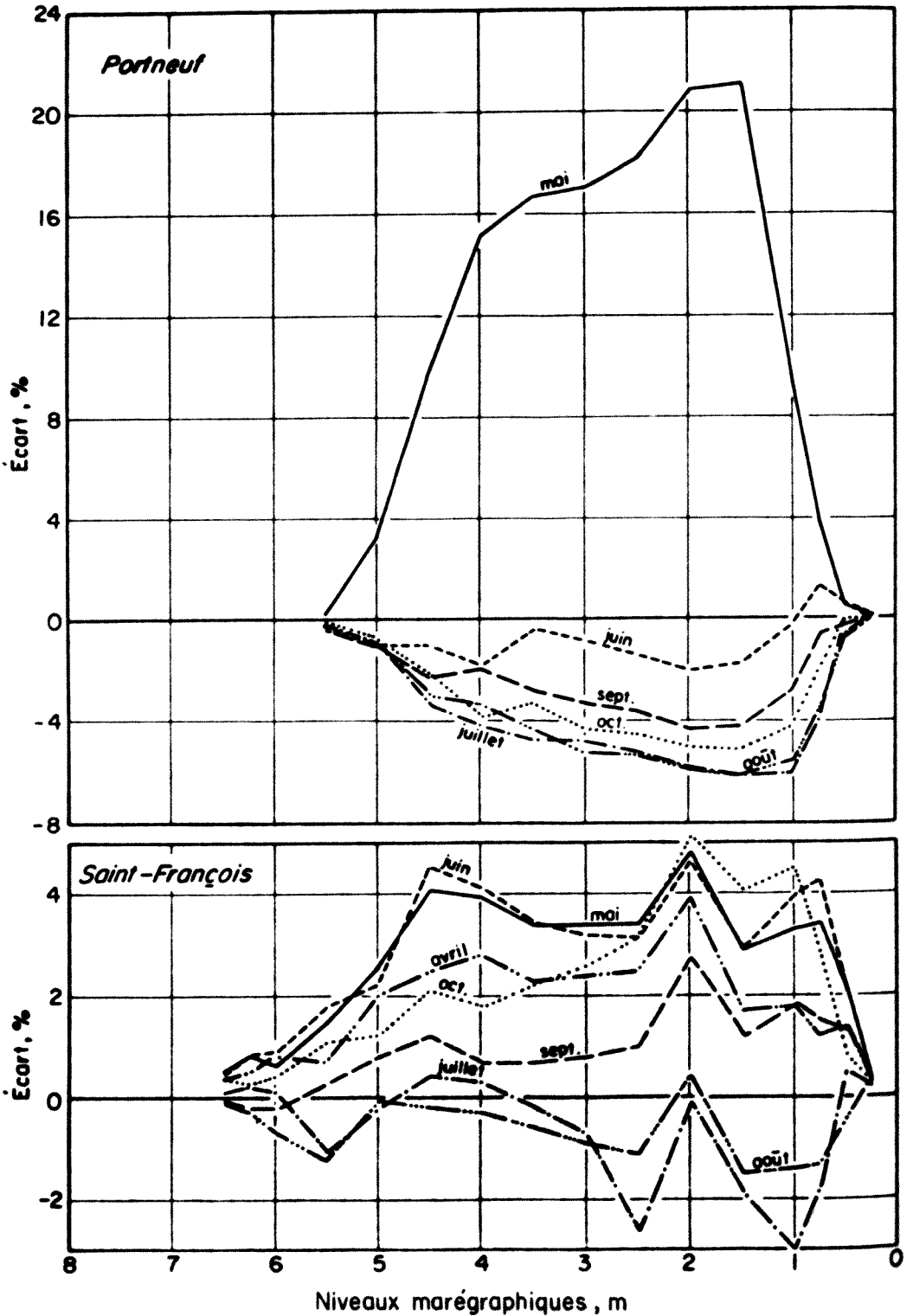


Figure 4. Variation des temps de submersion selon les mois de l'année.

dans la région de Québec et à Montmagny, le scirpe se maintient jusqu'à une altitude équivalant à un temps de submersion de 72 à 75%. Dans la zone de mélange des eaux douces et des eaux salées, le scirpe n'occupe plus qu'une bande s'étendant jusqu'à 33 à 37% de temps de submersion. Dans une étude passant en revue les divers facteurs pouvant influencer la distribution de *Scirpus americanus* et rapportant l'influence particulière de la salinité, Deschênes & Sérodes (sous presse) montrent que l'intrusion saline est le principal facteur expliquant la diminution de la tolérance de cette plante à la submersion.

Pour arriver à définir la position de la limite de la végétation par rapport au temps de submersion, il est important de mesurer à la fois l'altitude, la submersion locale et la correspondance entre les deux systèmes. La proximité d'un point géodésique à chaque localité échantillonnée nous a permis de réaliser le premier point. Le temps de submersion a par contre été calculé à des stations marégraphiques distantes des marais intertidaux de quelques mètres à quelques kilomètres. Idéalement, l'enregistrement marégraphique devrait être fait à quelques mètres seulement de l'endroit où l'on veut définir les temps

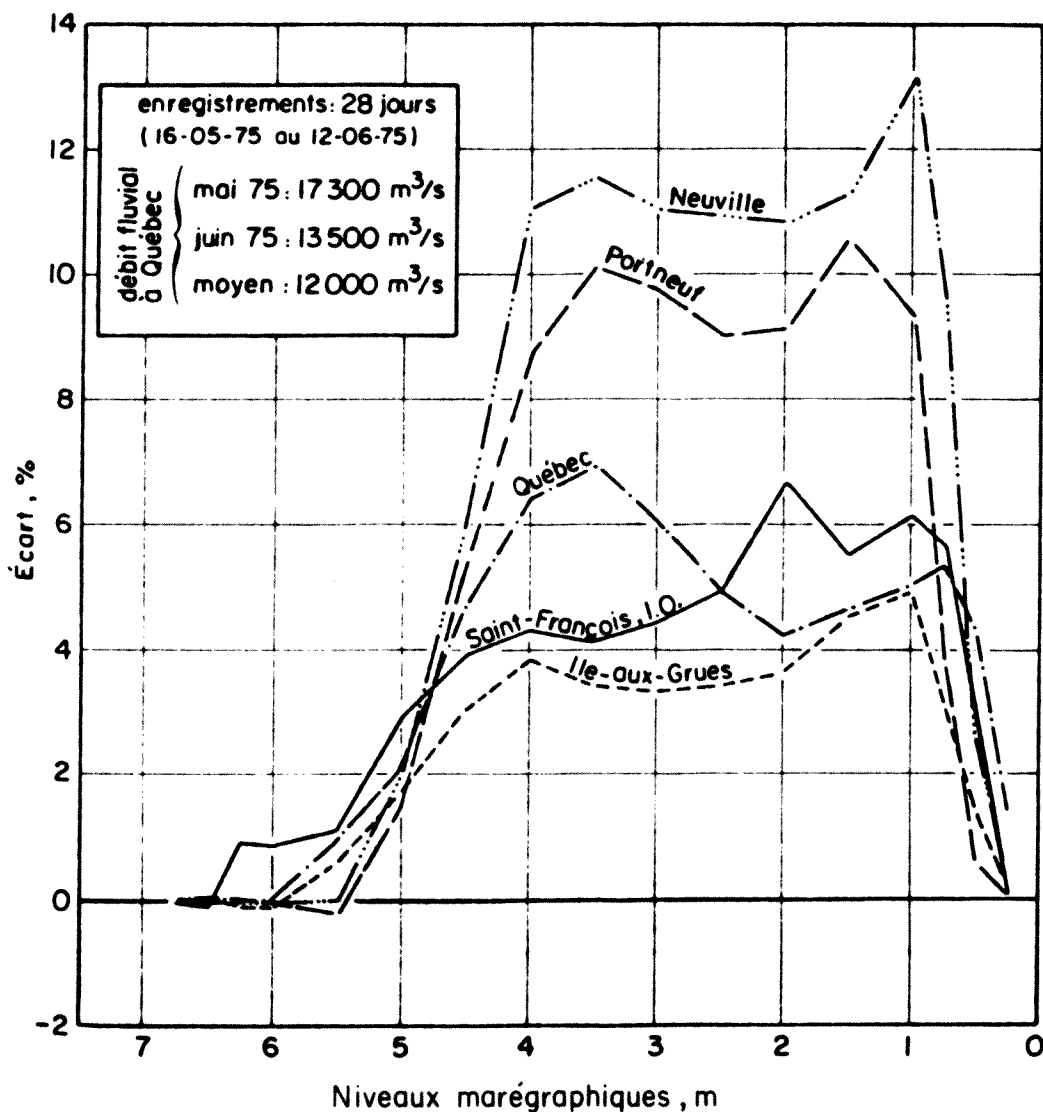


Figure 5. Variation des temps de submersion pour divers ports de référence en période de fort débit fluvial.



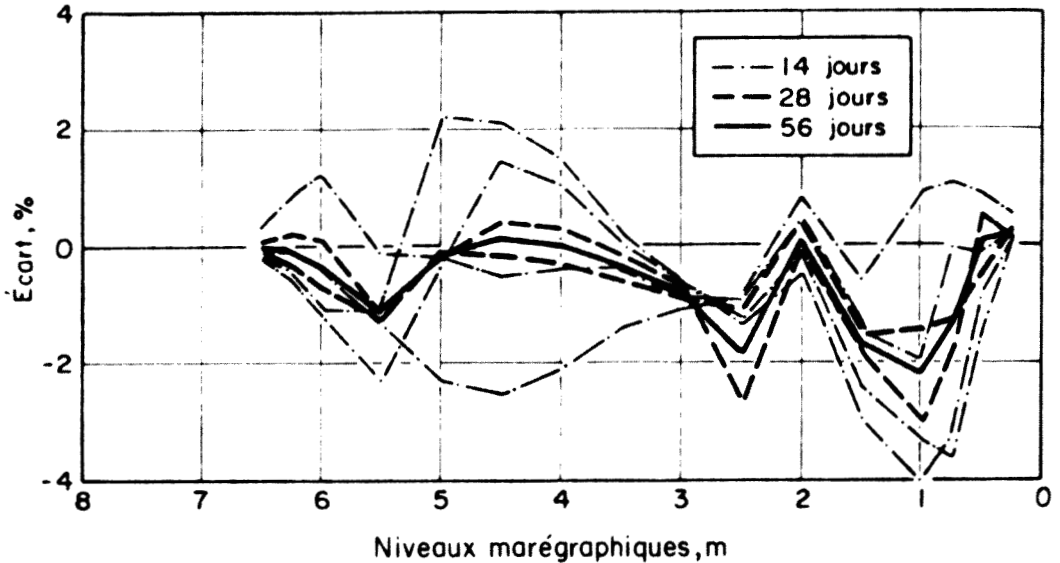


Figure 6. Variation des temps de submersion selon la durée des enregistrements, Saint-François.

de submersion (Jensen, 1974). Les distances respectives entre les marais intertidaux échantillonnés et leurs stations marégraphiques de référence sont de quelques mètres à Portneuf, d'environ 1 km à Saint-Romuald et Beauport, de près de 6 km à Saint-Antoine-de-Tilly, Sainte-Anne-de-Beaupré et Cap-Tourmente, d'environ 3 km à Montmagny et de plus de 30 km à Saint-Roch-des-Aulnaies. On peut présumer une bonne approximation des temps de submersion pour la zone comprise entre Portneuf et Île-aux-Grues où la localisation des places-échantillons se situe à moins de 6 km. Par contre, le marais de Saint-Roch-des-Aulnaies se situe à plus de 30 km en

aval de la station marégraphique d'Île-aux-Grues et représente la station où l'estimation des temps de submersion est la moins bonne.

D'autre part, même si la présence de salinité explique en grande partie la différence dans les temps de submersion de la limite inférieure de la bande de scirpe entre les marais en amont et en aval de l'Estuaire, d'autres caractéristiques estuariennes (courants, glace, substrat sédimentaire, etc.) peuvent intervenir. Ainsi, il doit exister une équation régissant l'extension de la bande de végétation intertidale dans laquelle ces divers facteurs agissent, de façon cumulative ou synergique.

TABLEAU II

Temps de submersion de la limite inférieure de *Scirpus americanus* de quelques marais intertidaux de l'estuaire du St-Laurent

Marais intertidal	Altitude (IGLD) de la limite inférieure de la végétation (m)	Port de référence	Correspondance IGLD marégraphique	Altitude marégraphique de la limite inférieure de la végétation (m)	Temps de submersion (%)
Portneuf	+ 0,03	Portneuf	1,17	1,20	87
Saint-Antoine-de-Tilly	+ 0,32	Neuville	1,40	1,72	65
Saint-Romuald	- 0,49	Québec	2,04	1,55	75
Beauport	- 0,71	Québec	2,04	1,33	72
Montmagny	- 1,20	Île-aux-Grues	2,59	1,39	75
Sainte-Anne-de-Beaupré	- 0,06	Saint-François	2,59	2,53	55
Cap-Tourmente	+ 1,04	Saint-François	2,59	3,63	37
Saint-Roch-des-Aulnaies	+ 1,14	Île-aux-Grues	2,59	3,73	33

## Conclusion

L'emploi de courtes séries d'enregistrement des niveaux d'eau pour l'évaluation des temps de submersion d'une zone intertidale en fonction de l'altitude devrait être exclu là où le débit fluvial a un effet notable sur les hauteurs d'eau, soit en amont de Québec. Pour la portion en aval, les mois de juillet, août et septembre constituent une période représentative des temps de submersion de référence. À Saint-François, la diminution de la durée des enregistrements des niveaux d'eau à 14 jours pour le calcul des temps de submersion n'amène qu'un écart maximal de l'ordre de 4% par rapport aux temps de submersion de référence. Cependant, l'utilisation d'une courte série d'enregistrement de niveaux d'eau n'est valable que pour la portion inférieure du marais intertidal où les temps de submersion sont importants.

Le scirpe d'Amérique n'occupe pas la même portion de l'estran selon l'endroit où il se trouve dans l'Estuaire. Il existe une nette diminution de la tolérance du scirpe à la submersion, vers l'aval de l'Estuaire. Cette baisse de tolérance à la submersion peut s'expliquer en grande partie par l'intrusion saline dans l'Estuaire et par d'autres facteurs limitants tels que les courants ou les glaces. Une meilleure connaissance de l'importance de chacun des facteurs limitants sur le scirpe serait très utile aux gestionnaires impliqués dans l'aménagement et la protection des marais intertidaux.

## Remerciements

Cette étude a été réalisée grâce à la participation financière de la Direction des Eaux intérieures, région du Québec, d'Environnement Canada.

## Références

- ADAM, D. A., 1963. Factors influencing vascular plant zonation in North Carolina salt marshes. — *Ecology*, 44 : 445-456.
- CHAPMAN, V. J., 1938. Studies in salt marsh ecology. — *J. Ecol.* 26: 144-179.
- DESCHÊNES, J. & J.-B. SÉRODES (sous presse). The influence of salinity on *Scirpus americanus* tidal marshes in the St. Lawrence River estuary, Québec. — *Can. J. Bot.*
- EWING, K., 1983. Environmental controls in Pacific Northwest intertidal marsh plant communities. — *Can. J. Bot.*, 61 : 1105-1116.
- GAUTHIER, B., 1982. L'étagement des plantes vasculaires en milieu saumâtre, estuaire du Saint-Laurent. — *Naturaliste can.*, 109: 189-203.
- GODIN, G., 1979. La marée dans le golfe et l'estuaire du Saint-Laurent. — *Naturaliste can.*, 106: 105-121.
- HUTCHINSON, I., 1982. Vegetation — environment relations in a brackish marsh, Lulu Island, Richmond, B.C. — *Can. J. Bot.*, 60: 452-462.
- JENSEN, A., 1974. A method of measuring salt marsh inundation. — *Oikos*, 25: 252-254.
- MOUNTFORD, K., 1980. Aspects of the ecology of a small estuarine embayment. — *Mar. biol.*, 61: 53-67.
- ODUM, E. P., 1976. *Ecology*. — Holt, Reinhart and Winston, New York, 254 p.
- REID, G. K. & R. D. WOOD, 1976. *Ecology of inland waters and estuaries*, 2nd ed. — D. Van Nostrand Co., Toronto, 485 p.
- SÉRODES, J.-B. & M. DUBÉ, 1983. Dynamique sédimentaire d'un estran à spartines (Kamouraska, Québec). — *Naturaliste can.*, 110: 11-26.
- VERGER, F., 1968. *Marais et wadden du littoral français*. — Biscaye Frères, Bordeaux, 540 p.



## EFFET DES PROPRIÉTÉS HIVERNALES SUR LES PEUPELEMENTS ÉPIBENTHIQUES INTERTIDaux DANS UN MILIEU SUBARCTIQUE, L'ESTUAIRE DU SAINT-LAURENT<sup>1,2</sup>

E. BOURGET, D. ARCHAMBAULT et P. BERGERON

GIROQ, Département de biologie  
Université Laval, Québec G1K 7P4

### Résumé

Considérant la fréquence et la durée des périodes de basses températures sur le terrain, les températures médianes létales des organismes et l'influence des conditions écologiques locales sur la communauté épibenthique, il est probable que les basses températures ont un effet direct réduit sur les peuplements littoraux. Par ailleurs, les changements d'abondance sur une période allant jusqu'à 6 ans, montrent que les propriétés hivernales peuvent causer des diminutions importantes de densité. Ces diminutions sont nettement plus marquées sur les surfaces exposées que sur les surfaces protégées (v.g. les crevasses). Une étude des variations mensuelles de densité et de biomasse indique que les diminutions marquées surviennent au moment de la débâcle. L'étude quantitative sur les espèces dominantes, *Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum*, *Balanus balanoides* et *Mytilus edulis*, indique que l'ampleur et la régularité des perturbations, de même que les caractéristiques biologiques des espèces, influencent grandement la structure et la succession de la communauté. Outre les effets directs de la glace sur les peuplements, il y a vraisemblablement des effets indirects liés soit à la sélection des organismes au comportement cryptique, soit au grégarisme.

### Abstract

Taking into account the lethal temperatures of the organisms, the frequency and duration of periods of low temperatures and local environmental conditions, the effect of cold temperatures on littoral assemblages is considered to be relatively unimportant. Changes in the abundance of populations composing the assemblages were assessed during a period of up to 6 years. These changes indicate that winter conditions can cause important reductions in the abundance of the fauna and flora, particularly on exposed surfaces. A detailed study of monthly variations in the density and biomass of mussels show that marked reductions occur during ice breakup. The community analysis focusses on dominant species, *Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum*, *Balanus balanoides* and *Mytilus edulis*. It indicates that the magnitude and regularity of disturbances as well as the biological characteristics of the species greatly influence the structure and succession of the community. In addition to the direct effects of ice on the assemblages, indirect effects associated with the selection of cryptic individuals or related to gregarism are suggested.

### Introduction

Outre les facteurs biotiques tels la prédation, la compétition et le mutualisme (Menge, 1976; Menge & Sutherland, 1976; Peterson, 1979; Paine, 1980, 1984), on sait que les stress physiques (Connell, 1975; Connell & Slatyer, 1977; Lewis,

1977), les perturbations irrégulières (Dayton, 1971; Osman, 1977; Connell, 1975; Sousa, 1979; Paine & Levin, 1981; Dethier, 1984), ou régulières (Paine, 1979; Paine & Levin, 1981; Suchanek, 1981) sont des facteurs importants contrôlant l'abondance et la répartition des organismes intertidaux dans les régions tempérées.

Dans les milieux arctiques et subarctiques, les facteurs qui contrôlent la structure et le développement des peuplements intertidaux semblent surtout associés aux propriétés hivernales comme le froid et la glace (voir la revue de Bergeron & Bourget, 1984). Ceci devient particulièrement

<sup>1</sup> Contribution au programme du GIROQ (Groupe interuniversitaire de recherches océanographiques du Québec).

<sup>2</sup> Contribution au 2<sup>e</sup> Symposium sur l'océanographie de l'estuaire du Saint-Laurent (Estuaire du Saint-Laurent: processus océanographiques et écologiques).

évident au printemps après le départ des glaces, alors qu'on observe des surfaces rocheuses dénudées de leur faune et de leur flore et des substrats meubles affouillés par l'action glacielle. Toutefois, il existe peu d'études quantitatives évaluant les effets des propriétés hivernales sur les peuplements benthiques intertidaux (Smidt, 1944; Wethey, 1979; Mathieson *et al.*, 1982; Archambault & Bourget, 1983; Bolton, 1983).

Il est difficile de séparer les effets du froid de ceux de la glace sur les substrats rocheux, puisque les périodes de basses températures coïncident habituellement avec les périodes glacielles. Plus précisément, eu égard au froid, il existe deux périodes cruciales pour les organismes littoraux, soit la période précédant immédiatement l'englacement et la période suivant la débâcle. Selon Bergeron & Bourget (1984), le couvert glacielle de l'hiver assurerait la protection des organismes intertidaux contre l'action des basses températures et des vagues. Par contre, les glaces pourraient aussi, selon eux, exercer un effet négatif sur les peuplements intertidaux, surtout ceux du médio-littoral inférieur, durant la période de l'englacement et surtout durant la débâcle.

Dans cet article, nous posons la question suivante : « Quel est l'effet des propriétés hivernales sur les peuplements épibenthiques intertidaux en milieu subarctique ? » En prenant exemple sur les peuplements intertidaux de l'estuaire du Saint-Laurent, un estuaire aux caractéristiques subarctiques (Dunbar, 1968; Bourget & Lacroix, 1973), nous examinons l'influence relative des basses températures et de la glace sur la structure et la succession des peuplements littoraux. Nous discutons d'abord de l'influence possible des basses températures, puis nous examinons comment certains organismes échappent à l'action abrasive des glaces dans les milieux fortement perturbés.

Eu égard aux changements quantitatifs survenant dans les peuplements et leurs conséquences sur l'organisation de la communauté intertidale, le suivi de ces communautés, qui s'étend maintenant sur 6 années, permet d'examiner les hypothèses émises par Archambault & Bourget (1983) après deux années de manipulations expérimentales dans les mêmes communautés. Ces hypothèses sont les suivantes : 1) la structure et la succession des communautés intertidales sont contrôlées par le régime de dénudation; 2) la dominance des espèces opportunistes, *Fucus vesiculosus* et *Balanus balanoides*, persiste dans la mesure où les perturbations sont fortes et régulières; 3) lorsque la communauté est plus faiblement perturbée, l'écart initial entre l'abondance de *F. vesiculosus* et celle de *A. nodosum* et entre celle de *B. balanoides* et

celle de *M. edulis* se rétrécit constamment, puis s'approche de celui de la communauté à maturité dominée par *A. nodosum* et *M. edulis*. Notre travail montre que ces hypothèses se vérifient en partie seulement.

## Matériel et méthodes

Les résultats présentés ici découlent de plusieurs travaux expérimentaux réalisés en laboratoire et sur le terrain dans l'estuaire du Saint-Laurent depuis 1975 (Bourget, 1983; Archambault & Bourget, 1983; Bergeron & Bourget, 1984; Bergeron, 1985) et de travaux inédits.

### IMPACT DES BASSES TEMPÉRATURES

L'impact des basses températures est évalué en examinant d'abord les températures létales des organismes telles que mesurées en laboratoire et dans des conditions simulant les conditions naturelles (Bourget, 1983). Puis, nous examinons la fréquence et la durée des basses températures durant les périodes critiques (automne et printemps) sur les côtes de l'Estuaire. La fréquence et la durée des périodes froides ont été compilées sur une période de 18 ans (1963-1981) pour les périodes critiques mentionnées plus haut. Les données furent recueillies à Mont-Joli, une localité située le long des côtes de l'Estuaire (Environnement Canada, 1963-1981).

### IMPACT DE LA GLACE

#### *Peuplements de substrat rocheux de faible hétérogénéité*

La colonisation des surfaces rocheuses après dénudation naturelle et la succession des peuplements d'organismes sessiles ont été étudiées à trois stations sur la rive sud de l'Estuaire (Cacouna, Pointe-Métis et Ruisseau-à-Sem), situées dans le médiolittoral moyen, en mode semi-abrité. Les surfaces étudiées (jusqu'à 6 par station) ont une taille de 25 × 25 cm (voir Archambault & Bourget, 1983). L'abondance des individus (densité ou % de couverture) a été suivie sur une période de 2 (Cacouna) à 6 ans (Pointe-Métis et Ruisseau-à-Sem). Les stations ont été visitées hebdomadairement ou mensuellement d'avril à décembre au cours des deux premières années (juin 1977 - mai 1979) (Archambault & Bourget, 1983), puis semi-annuellement (novembre 1981 - mai 1983) par la suite. Notre analyse porte sur les espèces qui occupent la majeure partie du substrat primaire rocheux : deux espèces d'algues, *Fucus vesiculosus* et *Ascophyllum nodosum*, et deux espèces animales, *Balanus balanoides* et *Mytilus edulis*.

### Peuplements de substrats rocheux de forte hétérogénéité

Dans les sites exposés de l'étage intertidal de l'Estuaire, les organismes benthiques sont souvent localisés dans les crevasses et les anfractuosités du substrat. Conséquemment, dans le but d'examiner l'ampleur des fluctuations des peuplements de ces microhabitats, on a étudié en 1980 et 1981, vingt et une crevasses parallèles au rivage dont l'angle à la base varie de 40 à 120° (angle de 40 à 60°:  $n = 7$ ;  $\angle$  de 60 à 90°:  $n = 8$ ;  $\angle$  de 90 à 120°:  $n = 6$ ) et les surfaces horizontales voisines exposées. Dans chacune, la position exacte de tous les individus (adultes et juvéniles de *Balanus balanoides*) a été marquée sur des plastiques transparents. On a aussi noté la position occupée par les moules et les crampons de *Fucales* sur les parois rocheuses. Toutes les crevasses ont été visitées au moins à trois reprises sur une période d'une année, soit à l'été et à l'automne 1980 et au printemps et à l'été 1981.

### Variations saisonnières d'abondance d'un peuplement de moules bleues

L'étude a été réalisée à Pointe-Métis de juillet 1979 à août 1980. Trois aires de 15 × 30 m réparties entre le médiolittoral moyen ( $n = 2$ ; 2, 15 et 1,65 m) et le médiolittoral inférieur ( $n = 1$ ; 1,20 m) et une aire de 2 × 20 m au niveau de la frange infralittorale ont été délimitées pour un échantillonnage stratifié intensif. À chaque mois, on a prélevé toutes les moules contenues dans 10 quadrats de 10 × 10 cm lancés au petit hasard («haphazardly»). On a déterminé l'âge de tous les individus par la méthode des stries annuelles de croissance pour ensuite les grouper par classe d'âge. Par ailleurs, on a pesé au milligramme près l'ensemble des individus de chacune des classes d'âge (M. Bousquet, M. Fréchette et E. Bourget, données inédites).

## Résultats

### IMPACT DES BASSES TEMPÉRATURES

Nous tentons ici de répondre à la question suivante: «Dans un milieu subarctique où présumément les organismes sont déjà acclimatés au froid, les basses températures peuvent-elles provoquer une mortalité importante dans les populations littorales?»

Pour répondre à cette question, nous examinons d'abord les températures létales des organismes telles que mesurées en laboratoire et dans des conditions simulant les conditions naturelles. Puis, nous examinons la fréquence des basses températures durant les périodes critiques

(automne et printemps) sur les côtes de l'Estuaire. Nous examinons enfin les changements d'abondance dans les peuplements durant les périodes critiques.

Les mesures de résistance au froid des espèces intertidales ont été revues récemment par Bourget (1983). Les températures létales médianes, couramment utilisées comme indice de résistance au froid, sont inférieures à  $-12^{\circ}\text{C}$  pour les espèces abondantes de l'Estuaire durant la période hivernale (*B. balanoides* =  $-18,6^{\circ}\text{C}$ , Cook & Gabbott, 1972; *M. edulis* =  $-12,5^{\circ}\text{C}$ , pour les juvéniles et  $-17,5^{\circ}\text{C}$  pour les adultes, Bourget, 1983). Ces mesures sont obtenues en soumettant les organismes à des températures basses fixes, pour des périodes d'une durée de 16 ou 18 heures. Ces périodes expérimentales relativement longues s'avèrent nécessaires en raison de l'abaissement relativement lent des températures dans les chambres expérimentales (Bergeron & Bourget, 1984). Par contre, ces périodes n'ont rien de comparable aux durées des périodes d'exposition aux basses températures auxquelles sont soumis les organismes dans l'étage intertidal.

En effet, si nous prenons exemple dans l'Estuaire, la partie supérieure de l'étage intertidal est peu ou pas colonisée par les organismes sessiles, si bien que les organismes dominants, *B. balanoides* et *M. edulis*, qui occupent la moitié inférieure de cet étage, subissent des émerSIONS d'une durée maximale de 6 heures. Par conséquent, considérant les températures létales médianes obtenues en laboratoire, les durées d'émerSION réelles des organismes dans le milieu naturel doivent être considérées comme trop courtes pour produire une mortalité importante des organismes.

En milieu naturel, les organismes peuvent être exposés à des basses températures pour des périodes prolongées, mais ces périodes sont alors entrecoupées par des périodes d'immersion à  $-1^{\circ}\text{C}$ , périodes qui peuvent durer 6 heures ou plus. Une expérience au cours de laquelle *M. edulis* a été soumis à des émerSIONS cycliques successives à  $-8^{\circ}\text{C}$  pour des durées variant de 3 à 10,5 h à toutes les 12,4 h (la période du cycle de marée) a montré que des chocs thermiques habituellement considérés comme sublétaux, c'est-à-dire des températures inférieures aux températures létales médianes, pouvaient provoquer des dommages irréversibles chez des animaux provenant de l'Estuaire (Bourget, 1983).

En situation naturelle, les organismes intertidaux sont soumis à de tels chocs répétés dans la mesure où les basses températures de l'air s'étalent sur une période englobant plusieurs

émersions successives. Une évaluation grossière de la fréquence de telles périodes froides a donc été entreprise. La fréquence et la durée des périodes froides ont été compilées sur une période de 18 ans (1963-1981) pour les périodes critiques mentionnées plus haut. Les données furent recueillies à Mont-Joli, une localité située le long des côtes de l'Estuaire (Environnement Canada, 1963-1981). Les résultats présentés à la figure 1 montrent que les basses températures ( $< -10^{\circ}\text{C}$ ), susceptibles de causer des dommages aux organismes se prolongent rarement au-delà de deux jours, soit quatre périodes successives d'émersion. Au cours des 18 années considérées, une séquence de trois jours consécutifs à des températures inférieures à  $-10^{\circ}\text{C}$  a été observée un peu moins de deux fois par année, en décembre et en mars.

Par ailleurs, d'autres facteurs doivent aussi être considérés. La station de Mont-Joli est située à une distance d'environ 1 km de la côte. On peut donc présumer que l'étage intertidal, bien que directement soumis à l'action des conditions atmosphériques durant l'émersion, demeure sous l'influence de l'humidité et jouit d'un microclimat qui tamponne les écarts marqués de température (M. Fréchette, comm. pers.). De plus, en l'absence d'un couvert glaciaire permanent (hivernal) dans l'étage intertidal, les basses températures de l'air (de l'ordre de  $-10^{\circ}\text{C}$ ) entraînent presque automatiquement un recouvrement des organismes intertidaux et du substrat par une mince couche de glace qui isole la communauté et prévient les pertes excessives de chaleur (fig. 2A).

Donc, en raison (1) des températures létales médianes relativement basses des organismes intertidaux, (2) des durées d'émersion relativement courtes ( $< 6$  heures) auxquelles ils sont soumis, (3) de la faible fréquence de longues périodes de basses températures de l'air ( $< -10^{\circ}\text{C}$ ) durant les périodes sans couverture glaciaire, (4) de l'effet tampon de l'humidité lié à l'immersion périodique à une température voisine de  $-1^{\circ}\text{C}$ , et (5) de la formation d'une couverture glaciaire temporaire durant les périodes froides, il est probable que la mortalité par le froid dans l'Estuaire n'est pas aussi fréquente que l'avait supposé Bourget (1983) et ne représente pas souvent un élément majeur structurant directement les communautés intertidales.

#### L'ACTION DES GLACES

Dans l'Estuaire, le pied de glace de haut estran, cette lisière de glace soudée à la partie haute du rivage, est généralement présent pendant environ 4 mois, de la mi-décembre à la mi-avril (El-Sabh, 1979). Son importance physique peut être considérable, comme en témoigne la figure 2B. Par contre, le pied de glace de bas estran se forme plus tard et se disloque plus tôt que celui de haut estran. Les modes d'action de la glace sur les peuplements littoraux sont divers. Les glaces agissent soit par prise en charge du matériel, soit par simple érosion, laissant intacts uniquement les organismes logés dans les anfractuosités du substrat (fig. 3A et B). Selon Bergeron & Bourget (1984), l'action des glaces sur les peuplements intertidaux pourrait se faire sentir non seulement

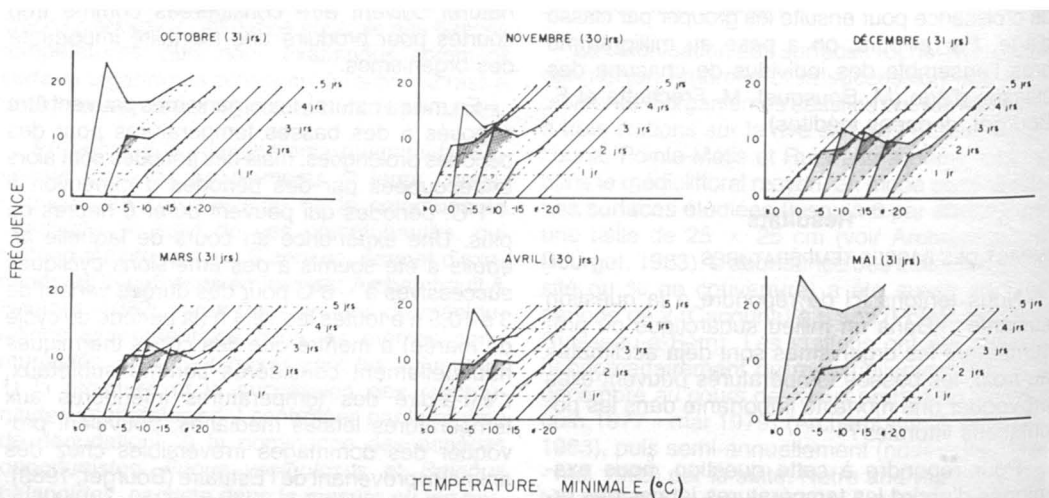


Figure 1. Durée moyenne (jours) et fréquence (nombre de fois par mois) des périodes de basses températures au cours des mois précédant l'englacement et suivant la débâcle. La température minimale atteinte a été utilisée comme indice des températures quotidiennes. Les données provenant de la station météorologique de Mont-Joli ont été compilées pour les années de 1963 à 1981 inclusivement.

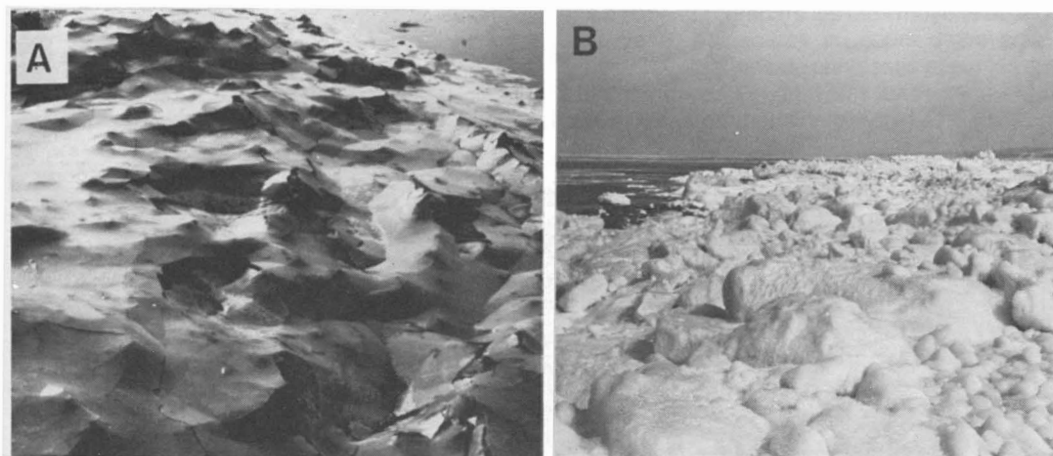


Figure 2.(A) Couche de glace mince recouvrant le littoral à marée basse en décembre 1975 à Saint-Jean-Port-Joli. (B) Pied de glace de haut estran atteignant plusieurs mètres d'épaisseur, le 8 mars 1976, à Pointe-Métis. Les tempêtes ont projeté des blocs de différentes tailles à la surface du pied de glace.

au printemps au moment de la débâcle, mais peut-être aussi à la fin de l'automne, au moment de l'englacement, en particulier si cette période est ponctuée de séquences de déglacement. Par contre, durant les mois les plus froids (janvier et février), le couvert glaciaire assure une protection aux organismes contre l'effet des basses températures et des vagues.

#### Variations saisonnières d'abondance sur les surfaces homogènes

Dans l'Estuaire, selon Archambault & Bourget (1983), lorsqu'une surface rocheuse est dénudée tôt au printemps, on observe d'abord la colonisation du substrat par les algues éphémères (Ulothricales et Ulvales), suivie d'une recolonisation par les Fucales, surtout par *Fucus vesiculosus* et plus faiblement par *Ascophyllum nodosum*. La recolonisation du substrat par les Fucales s'effectue par bourgeonnement, par germination des spores ou par ces deux processus. Simultanément, au début de la période estivale, on note une colonisation du substrat par le cirripède *Balanus balanoides*, suivie plus tard en saison par l'installation de *Mytilus edulis*, juvéniles et adultes.

La figure 4 résume les fluctuations saisonnières des peuplements intertidaux à trois stations d'étude le long de l'Estuaire. Tout d'abord, il faut noter que l'abondance des organismes s'accroît durant les périodes estivales et automnales, mais que les diminutions se produisent durant la période hivernale (décembre-avril). Trois situations ont été observées. Lorsque les perturbations hivernales sont de moyenne intensité (stations de Gros Cacouna et de Pointe-Métis: 1978, 1979), c'est-

à-dire lorsque les populations d'organismes intertidaux fixés subissent des diminutions moyennes pendant l'hiver, elles récupèrent durant la saison estivale suivante (*Fucus* et *Ascophyllum*). Cette récupération s'effectue soit par la fixation de nouveaux arrivants, spores de *Fucus* ou d'*Ascophyllum*, larves de *Balanus* et de *Mytilus*, adultes de *Mytilus* ou par des processus de bourgeonnement (*Fucus* et *Ascophyllum*) (voir Archambault & Bourget, 1983). Lorsque les perturbations sont très faibles ou inexistantes (station de Pointe-Métis, 1978-1983), les peuplements d'*Ascophyllum* s'accroissent au détriment des *Fucus*. La situation est nettement moins claire en ce qui concerne les espèces animales puisqu'il semble, en effet, que l'abondance de *Mytilus* n'atteint pas un niveau tel qu'elle influence la persistance de *Balanus*; cette abondance semble tout au plus régler l'intensité de sa fixation. Les deux espèces coexistent, mais l'abondance de *Balanus* fluctue beaucoup plus sur une base annuelle que celle de *Mytilus*. Par contre, lorsque les perturbations hivernales sont prononcées, et que l'on constate à chaque année une diminution printanière significative d'abondance des espèces, comme à Ruisseau-à-Sem (fig. 4C), la communauté du printemps devient presque exclusivement constituée d'individus localisés dans les fissures (fig. 5A, B, C, D). La recolonisation estivale et automnale conduit à une communauté juvénile comparable d'une année à l'autre, particulièrement pour les algues, dominée par *Fucus* ou, pour les animaux, par *Balanus* ou *Mytilus*, selon le succès de la colonisation. Dans le cas de ces deux dernières espèces, une abondance de *Mytilus* semble limiter la colonisation de *Balanus* (fig. 4C: 1977, 1981 et 1982).



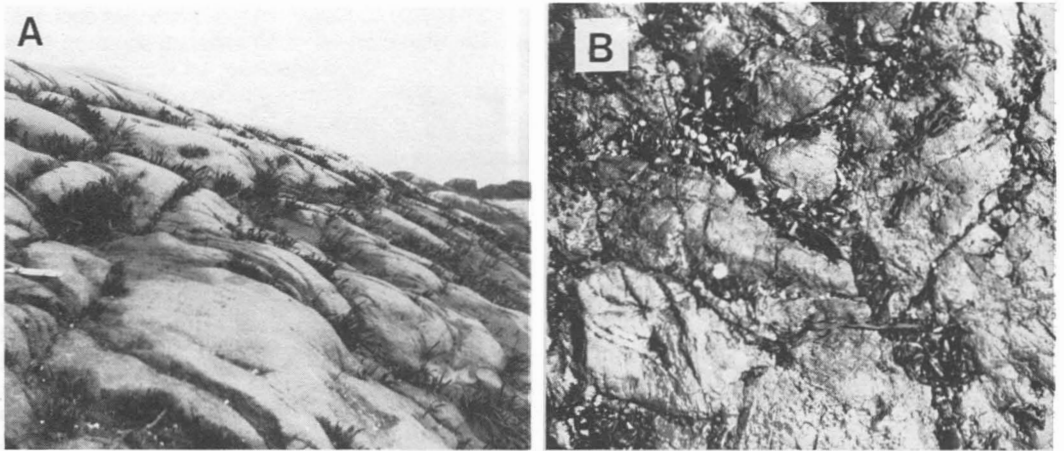


Figure 3. (A) Stipes de Fucales (*Fucus* et *Ascophyllum*) à la suite du passage des glaces à Pointe-Métis au printemps 1975. Notez la localisation des organismes dans les crevasses. (B) Microhabitats occupés par *Mytilus edulis* et *Balanus balanoides* sur les surfaces rocheuses à la suite du passage des glaces. Ruisseau-à-Sem, le 22 avril 1978.

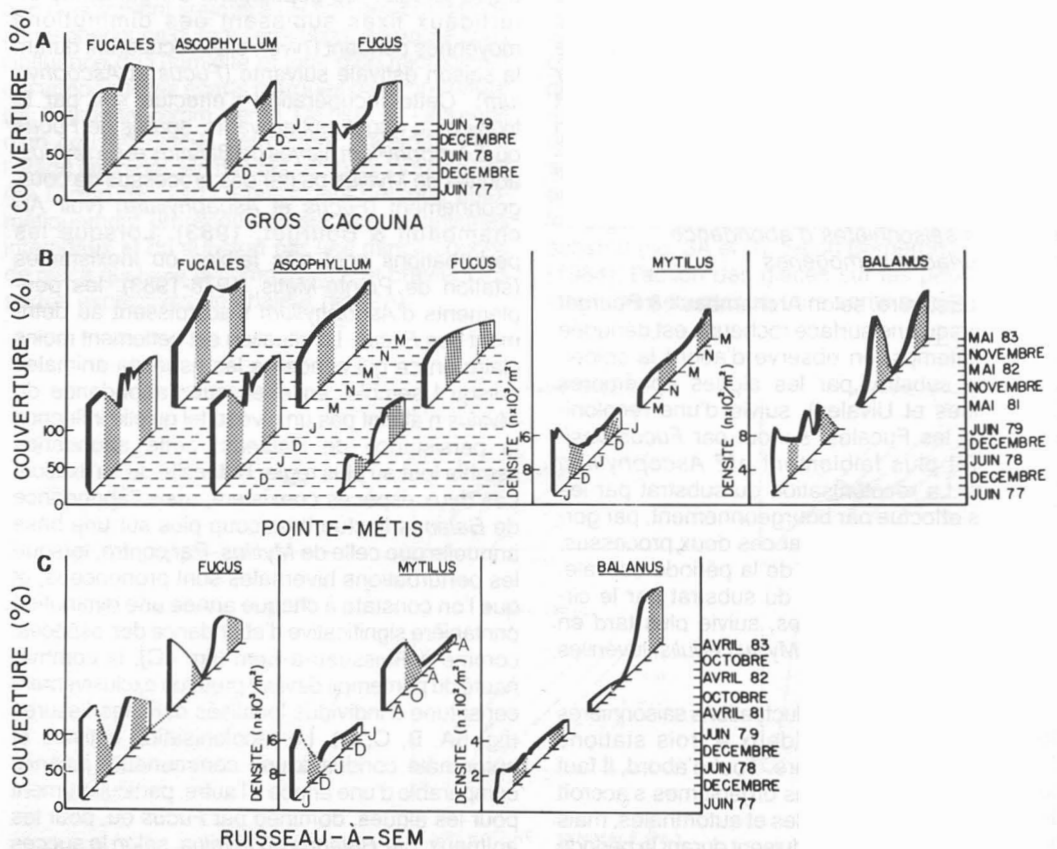


Figure 4. Évolution saisonnière des peuplements intertidaux à trois stations d'étude le long de l'Estuaire. (A) Gros Cacouna. (B) Pointe-Métis. (C) Ruisseau-à-Sem. Les peuplements ont été suivis mensuellement en 1978, hebdomadairement en 1979 et semi-annuellement (fin d'avril ou début de mai et fin de novembre ou début de décembre) de 1981 à 1983. Les zones sombres correspondent aux périodes hivernales.

### Variations saisonnières sur les surfaces hétérogènes

Une portion des peuplements fortement perturbés parvient à se maintenir dans les crevasses et les anfractuosités du substrat. Le long des portions rectilignes de la côte, là où la glace a le plus d'impact, les crevasses de l'étage intertidal sont presque les seuls habitats occupés par les organismes (v.g. fig. 3). L'abondance de la faune et de la flore intertidales devient alors directement proportionnelle à l'abondance des crevasses (voir fig. 11 de Bergeron & Bourget, 1984). La question de la colonisation différentielle des surfaces homogènes et hétérogènes sera présentée ailleurs. Toutefois, il convient d'examiner ici l'impact des conditions hivernales sur les organismes colonisant ces deux catégories d'habitats, plus particulièrement sur *B. balanoides*.

Le tableau I compare les taux moyens de mortalité de *B. balanoides* au cours d'une année dans trois catégories de crevasses et sur les surfaces exposées ( $\angle$  de  $180^\circ$ ) avoisinantes. Les taux moyens de mortalité observés au cours de l'été et de l'automne demeurent relativement faibles ( $< 0,08\%/d$ ) et contrastent singulièrement avec les taux de mortalité observés durant l'hiver ( $> 0,16\%/d$ ), une mortalité qui implique environ 25% de la population. En général, pour une même période, les taux moyens de mortalité obtenus pour un type donné de crevasse sont comparables pour les adultes et les juvéniles, et ce, pour les trois catégories de crevasse, à l'exception des juvéniles localisés dans les crevasses dont l'angle à la base variait de  $60$  à  $90^\circ$ , au printemps de 1981. Par comparaison, les taux moyens de mortalité observés en hiver à l'extérieur des crevasses sont de  $0,73\%/d$ , soit une mortalité totale de  $95,1\%$

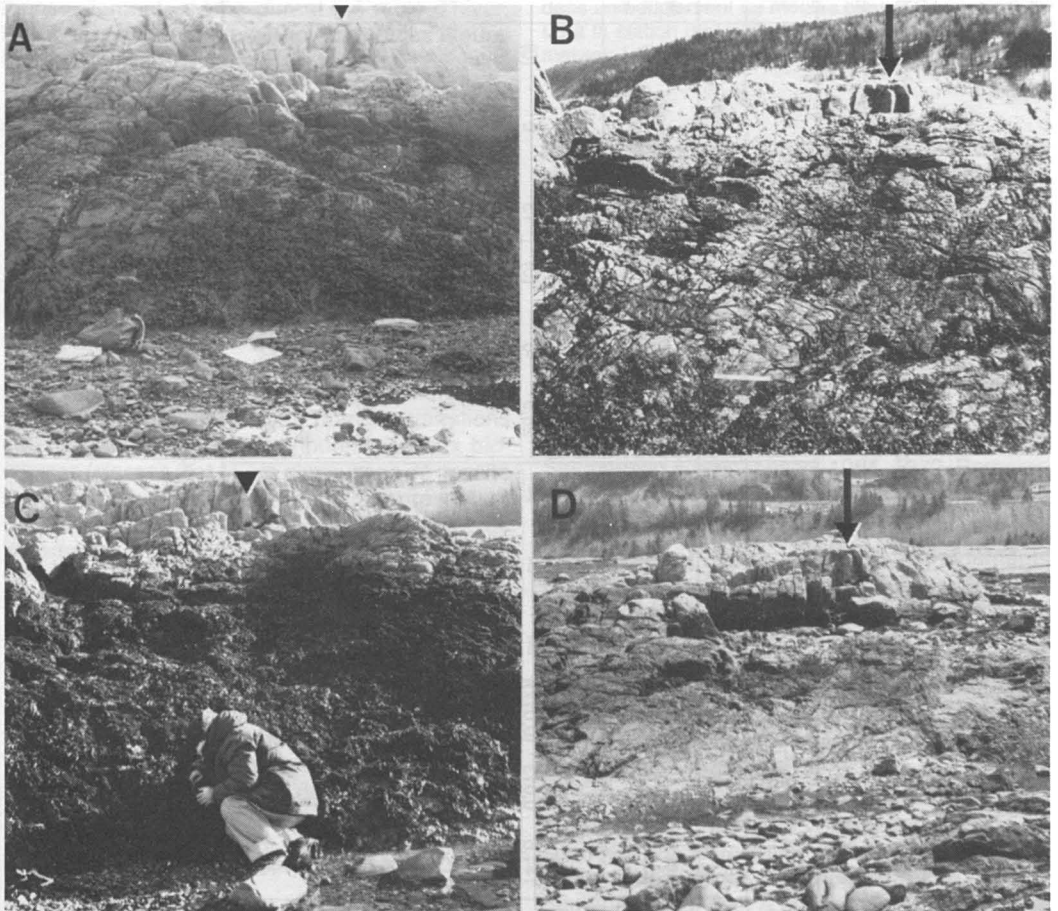


Figure 5. Changements observés dans les peuplements au cours de l'hiver à la station de Ruisseau-à-Sem. (A) Peuplement en novembre 1978. (B) Même peuplement en avril 1979. (C) Peuplement en novembre 1981. (D) Même peuplement en avril 1982. (→) indique le même site.

TABLEAU I

Taux moyens de mortalité (%/d) dans les peuplements de *Balanus balanoides* de différents microhabitats à Capucins<sup>1</sup>

Crevasses																	Surfaces horizontales							
Angle de 40° à 60° n = 10 à 14*																	Angle de 60° à 90° n = 2 à 14			Angle de 90° à 120° n = 6 à 12				
Période	Adultes			Juvéniles			Adultes			Juvéniles			Adultes			Juvéniles			Juvéniles					
	Nombre initial moyen	Mortalité moyenne (s)**		Nombre initial moyen	Mortalité moyenne (s)		Nombre initial moyen	Mortalité moyenne (s)		Nombre initial moyen	Mortalité moyenne (s)		Nombre initial moyen	Mortalité moyenne (s)		Nombre initial moyen	Mortalité moyenne (s)		Nombre initial	Mortalité				
Été juin à sept. 1980	144,6	0,013 (0,017)		—	—	—	28,5	0 (0)		13	0 (0)		16	0,016 (0,026)		6	0 (0)		—	—				
Automne sept. à nov. 1980	115,7	0,008 (0,017)		20,9	0,035 (0,074)		130,8	0,013 (0,020)		39,0	0,013 (0,022)		33,5	0,051 (0,152)		19,7	0,001 (0,002)		—	—				
Hiver nov. 1980 à avril 1981	46,7	0,184 (0,142)		24,4	0,195 (0,162)		129,5	0,259 (0,064)		26,3	0,255 (0,155)		28,1	0,190 (0,163)		19,9	0,185 (0,181)		63	0,73				
Printemps avril 1981 à juin 1981	29,4	0,019 (0,059)		13,9	0,048 (0,082)		46,5	0,012 (0,017)		9,5	0,278 (0,556)		14,8	0,017 (0,049)		5,8	0,040 (0,105)		—	—				

<sup>1</sup> Le nombre de surfaces considérées peut varier d'une période à l'autre, celles-ci n'ayant pas toutes été échantillonnées aux mêmes périodes.

\* Nombre de surfaces considérées

\*\* Écart-type

des individus présents au début de la période considérée. Aucune donnée n'est disponible pour les adultes en dehors des crevasses, car les quelques individus survivants de l'hiver précédent qui s'y retrouvent sont trop peu nombreux et ils doivent déjà leur survie à de petites dépressions sur un substrat lisse par ailleurs.

#### Variations mensuelles d'abondance dans un peuplement de moules bleues

L'étude des peuplements intertidaux durant la période hivernale est extrêmement difficile. Pour cette raison, nos travaux comparent les abondances entre les périodes automnale (décembre) et printanière (avril ou mai), juste après la débâcle. L'information ainsi obtenue ne permet pas de déterminer à quelle période précise se produit la mortalité, ni l'importance relative de la mortalité automnale au moment de la formation de la glace et de la mortalité printanière au moment de la débâcle. En 1979-80, nous avons réussi à suivre mensuellement, même durant les mois d'hiver, l'abondance d'un peuplement de moules bleues localisé à Pointe-Métis, sur la rive sud de l'Estuaire.

Les mesures d'abondance présentent des chutes importantes au cours des mois de mars et avril, c'est-à-dire durant la période coïncidant avec la débâcle printanière ou la suivant de peu (fig. 6). Par ailleurs, on note peu de changements durant la période de formation des glaces. L'ampleur des variations d'abondance est nettement plus prononcée au niveau de la frange infralittorale (< 1 m) et du médiolittoral inférieur (1,20 m) que dans le médiolittoral moyen (1,65 et 2,15 m). Exception faite de l'importante chute de densité observée au niveau de la frange infralittorale en août 1979, et qui est surtout due aux variations des classes d'âge qui contribuent peu aux biomasses (classes 0 et 1), les diminutions de densité et de biomasse observées en mars représentent sans conteste les variations négatives les plus importantes à survenir dans la population au cours de l'année. Il est important de signaler qu'en 1980 le déglacement s'est effectué très tôt dans la saison (février-mars), mais que la glace de dérive était encore présente en mars. Par ailleurs, les changements notés à chacun des niveaux ne sont pas nécessairement attribuables à une mortalité d'organismes puisque certains individus délogés se refixent à d'autres niveaux (M. Bousquet, M. Fréchette & E. Bourget, données inédites).

### Discussion

Nos résultats montrent que les perturbations hivernales sont susceptibles de causer des diminutions importantes d'abondance, diminutions nettement plus marquées sur les surfaces ex-

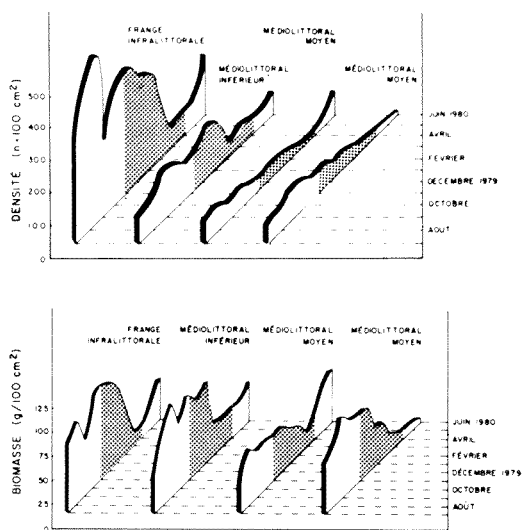


Figure 6. Variations mensuelles d'abondance dans un peuplement de moules bleues (*Mytilus edulis* L.) à la station de Pointe-Métis. (A) Densités. (B) Biomasses. Les zones sombres correspondent aux périodes hivernales.

posées que sur les surfaces protégées (v.g. les crevasses). Les relevés mensuels effectués sur un peuplement de moules bleues au cours de la période hivernale indiquent que ces changements d'abondance surviennent principalement au moment de la débâcle. Ceci confirme le rôle protecteur des glaces au cours de la période précédant la débâcle, un rôle qui avait été souligné à plusieurs reprises (Groenland: Madsen, 1936; Petersen, 1977; Spitsberg: Feyling-Hanssen, 1953; Alaska: Southward & Southward, 1967; Suède: Steenstrup, 1905; golfe du Saint-Laurent: Stephenson & Stephenson, 1954, 1972, Bergeron & Bourget, 1984), mais qui n'avait jamais été décrit quantitativement auparavant.

L'ampleur de la régularité des changements printaniers d'abondance, associés aux caractéristiques biologiques des espèces principales influencent beaucoup la structure de la communauté épibenthique. Les perturbations hivernales prononcées et régulières maintiennent la communauté dans un état juvénile. Les espèces opportunistes à fixation hâtive et à croissance rapide telles que *Fucus vesiculosus* et *Balanus balanoides* (tableau II) dominent, mais l'abondance de cette dernière espèce semble être influencée par le maintien de *Fucus* et *Mytilus*. Dans ces conditions, l'abondance d'*Ascophyllum* demeure très faible. À cet égard, les résultats de Keser *et al.* (1981) montrant la récupération plus rapide de *Fucus vesiculosus* que d'*Ascophyllum nodosum* à la suite de coupes effectuées près

du crampon, une situation qui prévaut souvent dans l'Estuaire après le passage des glaces au printemps, sont en accord avec les observations d'Archambault & Bourget (1983) sur la vitesse relative de bourgeonnement de ces deux espèces.

Par contre, les perturbations hivernales modérées libèrent partiellement le substrat et permettent au cours de l'été et de l'automne suivants le développement des espèces à colonisation plus tardive (*Ascophyllum* et *Mytilus*), mais les régressions printanières suivantes fixeront une limite au développement de ces espèces généralement plus compétitives et assurera la coexistence des espèces (voir Paine & Levin, 1981). C'est cette situation qui prévalait à Pointe-Métis et à Gros Cacouna de 1977 à 1979 (notons que Gros Cacouna se situe au-delà de la limite de répartition de *Balanus* et de *Mytilus* dans l'Estuaire). Dans cette situation, le léger avantage conféré par une durée de vie longue ou par le mode de colonisation (tableau II) est trop faible, compte tenu du temps requis pour que ces espèces parviennent à éliminer leurs concurrents, si bien que la progression vers un peuplement monospécifique est contrecarrée par les perturbations, même non fréquentes (voir Seip, 1980). Enfin, une période prolongée sans perturbation importante permettra aux espèces avantagées sur le plan de la concurrence (v.g. *Ascophyllum*) de réduire graduellement l'abondance des espèces sous-dominantes (v.g. *Fucus*). On observe cette situation à Pointe-Métis depuis 1979.

Ce modèle basé sur des observations réparties sur 6 années concorde avec les prédictions d'Archambault & Bourget (1983). Par contre, nos observations sur la même période ne confirment

pas le remplacement de *Balanus* par *Mytilus* prévu par ces auteurs et qui avait été observé ailleurs (Dayton, 1971). Tout au plus, la fixation de *Balanus* semble-t-elle limitée par l'abondance de *Mytilus*, possiblement parce que cette dernière espèce occupe les sites préférentiellement sélectionnés par *Balanus* à la fixation. Ce mécanisme d'inhibition de la fixation de *Balanus* par *Mytilus* dans les crevasses est bien documenté dans la région d'étude (Bergeron, 1985). Toutefois, il est possible aussi que dans le médiolittoral moyen, où les observations ont été faites, *Mytilus* n'atteigne pas les densités suffisantes pour recouvrir totalement *Balanus* et l'éliminer des sites d'observations.

À l'exception de la station de Gros Cacouna où *Balanus* et *Mytilus* sont absents, les peuplements étudiés sont constitués par les mêmes espèces. Chacun de ces peuplements représente donc une étape plus ou moins avancée du développement d'un même assemblage dominé par *Ascophyllum*, *Fucus*, *Balanus* et *Mytilus*. Cette communauté semble « stable » dans la mesure où il est possible de trouver ces quatre espèces en coexistence à une même station de l'Estuaire. Toutefois, à chacun des endroits considérés (Pointe-Métis, Ruisseau-à-Sem et Capucins), donc à l'échelle locale (quelques dizaines de mètres ou de quelques centimètres), on peut observer sur une même paroi rocheuse plusieurs combinaisons d'abondance relative des différentes espèces. Chacune représente une étape intermédiaire dans le développement d'une communauté plus ou moins perturbée à la suite d'une régression hivernale plus ou moins forte. Par contre, certains peuplements localisés dans les crevasses sont plus constants sur le plan temporel.

TABLEAU II

Principales caractéristiques biologiques des espèces dominantes\*  
des substrats rocheux de l'estuaire du Saint-Laurent

	Période de fixation	Mode(s) de colonisation	Croissance	Longévité approximative
A. Algues				
Ulothricales	printemps	spores	rapide	3 mois
Ulvalves	printemps	spores	rapide	3 mois(?)
<i>Fucus vesiculosus</i>	été-automne	spores et bourgeonnement	rapide	4-5 ans
<i>Ascophyllum nodosum</i>	été	spores et bourgeonnement	lente	10-15 ans
B. Animaux				
<i>Balanus balanoides</i>	juin	larves	rapide	4-5 ans(?)
<i>Mytilus edulis</i>	été (mai-octobre)	larves juvéniles et adultes	rapide	10 ans

\* Durée de génération des algues et des animaux : 1 an.

Selon Bergeron (1985), dans ces microhabitats, le partage de l'espace est marqué, la partie supérieure est libre, *Balanus* occupe avec *Fucus* la partie intermédiaire alors que *Mytilus* en occupe la partie inférieure. Ces strates semblent résister assez bien à l'invasion par d'autres espèces. La limite supérieure de *Balanus* et de *Mytilus* est fixée par les facteurs physiques et topographiques, mais la limite inférieure de *Balanus* est fixée par la concurrence avec *Mytilus*.

Nos résultats montrent un effet marqué de la glace sur les surfaces exposées et en plusieurs endroits de l'Estuaire, on observe une quasi-absence d'organismes à l'extérieur des crevasses. Nous suggérons ici que des effets indirects, probablement tout aussi importants que l'effet direct de la glace sur les surfaces exposées, agissent en plus sur la structure de la communauté. Par exemple, en éliminant systématiquement les organismes sur les surfaces exposées, la glace exerce probablement une pression de sélection favorisant les individus dont le comportement larvaire est cryptique. Par ailleurs, dans un deuxième temps, le maintien des organismes dans les crevasses pourrait entraîner une fixation accrue dans ces microhabitats par suite de l'influence du grégarisme, en particulier chez les cirripèdes (Crisp & Meadows, 1963; Hudon *et al.*, 1983). Enfin, la présence d'organismes dans les crevasses accroît l'hétérogénéité biotique et par ricochet pourrait faciliter la fixation d'autres espèces (v.g. *Mytilus* et *Fucus*) (Brault & Bourget, 1985). Ces effets indirects font actuellement l'objet de travaux expérimentaux.

En résumé, il ressort de notre analyse que les basses températures ne jouent probablement pas un rôle direct de premier plan sur la structure de la communauté épibenthique intertidale de l'Estuaire. Par contre, comme il y a une quasi-absence des prédateurs intertidaux (du moins dans le médio littoral moyen) et que l'effet des brouteurs intertidaux (v.g. *Littorina*) sur les quatre espèces dominantes semble peu importante (Archambault & Bourget, 1983), l'ampleur et la régularité des perturbations causées par la glace doivent être considérées comme les principaux facteurs agissant sur la structure des assemblages d'organismes. Le rôle des glaces dans ce système subarctique est tel qu'il empêche la monopolisation de l'espace par les dominants, un rôle attribué aux perturbations physiques en milieu tempéré (Dayton, 1971); Paine & Levin, 1981). Étant donné le caractère non sélectif d'un agent perturbateur telle la glace, l'ampleur des perturbations semble dans une large mesure contrôlée par l'hétérogénéité spatiale. Quant aux assemblages perturbés, leur maintien et leur évolution subséquente

dépendent dans une large mesure de l'hétérogénéité à petite échelle (crevasses).

### Remerciements

Nous remercions Monic Bousquet et Alain Gagné pour leur assistance sur le terrain, Marcel Fréchette pour ses commentaires sur le manuscrit et la récolte des échantillons de moules et Yves Mercier pour les figures. Les commentaires de C. Hudon et P. Brunel ont grandement contribué à améliorer le manuscrit. Le travail a été rendu possible grâce à l'assistance financière du C.R.S.N.G. à E.B. (A 0511) et du ministère de l'Éducation du Québec (F.C.A.C.).

### Références

- ARCHAMBAULT, D. & E. BOURGET, 1983. Importance du régime de dénudation sur la structure et la succession des communautés intertidales de substrat rocheux en milieu subarctique. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 40: 1278-1292.
- BERGERON, P., 1985. Hétérogénéité du substrat et structure d'une communauté épibenthique intertidale. — Thèse M.Sc., Univ. Laval, Québec, 117 p.
- BERGERON, P. & E. BOURGET, 1984. Effet du froid et des glaces sur les peuplements intertidaux des régions nordiques, particulièrement dans l'estuaire du Saint-Laurent. — *Oceanis*, 10: 279-305.
- BOLTON, J. J., 1983. Effects of short-term ice scouring on a Newfoundland rocky shore community. — *Astarte*, 12: 39-43.
- BOURGET, E., 1983. Seasonal variations of cold tolerance in intertidal mollusks and relation to environmental conditions in the St. Lawrence Estuary. — *Can. J. Zool.*, 61: 1193-1201.
- BOURGET, E. & G. LACROIX, 1973. Aspects saisonniers de la fixation de l'épifaune benthique de l'étage infralittoral de l'estuaire du Saint-Laurent. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 30: 867-880.
- BRAULT, S. & E. BOURGET, 1985. Structural changes in an estuarine subtidal epibenthic community: biotic and physical causes. — *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 21: 63-73.
- CONNELL, J. H., 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. — Pages 460-490 in M. L. Cody & J. M. Diamond (eds.) *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts, 545 p.
- CONNELL, J. H. & R. O. SLAYTER, 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. — *Am. Nat.*, 111: 1119-1144.
- COOK, P. A. & P. A. GABBOTT, 1972. Seasonal changes in the biochemical composition of the adult barnacle, *Balanus balanoides*, and the possible relationships between biochemical composition and cold tolerance. — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 52: 805-825.

- CRISP, D. J. & P. S. MEADOWS, 1963. Adsorbed layers: the stimulus to settlement in barnacles. — *Proc. R. Soc. Series B*, 158: 364-387.
- DAYTON, P. K., 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. — *Ecol. Monogr.*, 41: 351-388.
- DETHIER, M., 1984. Disturbance and recovery in intertidal pools: maintenance of mosaic patterns. — *Ecol. Monogr.*, 54: 99-118.
- DUNBAR, M. J., 1968. Ecological development in polar regions. — Prentice Hall, Englewood Cliffs, N.J. 119 p.
- EL-SABH, M. I., 1979. The lower St. Lawrence Estuary as a physical oceanographic system. — *Naturaliste can.*, 106: 55-73.
- ENVIRONMENT CANADA, 1963-1981. Monthly record. Meteorological observations in Canada. — Department of Transport, Ottawa.
- FEYLING-HANSSSEN, R. W., 1953. The barnacle *Balanus balanoides* (Linné, 1766) in Spitsbergen. — *Skr. norsk Polarinst.*, 98: 1-64.
- HUDON, C., E. BOURGET & P. LEGENDRE, 1983. An integrated study of the factors influencing the choice of the settling site of *Balanus crenatus* cyprid larvae. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 40: 1186-1194.
- KESER, M., R. L. VADAS & B. R. LARSON, 1981. Regrowth of *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus* under various harvesting regimes in Maine, USA. — *Bot. mar.*, 24: 29-38.
- LEWIS, J. R., 1977. The role of physical and biological factors in the distribution and stability of rocky shore communities. — Pages 417-423 in B. F. Keegan, P.O'Ceidigh & P. J. S. Boaden (eds.). *Biology of benthic organisms*. Pergamon Press, Oxford, 630 p.
- MADSEN, H., 1936. Investigations on the shore fauna of East Greenland with a survey of the shores of other Arctic regions. — *Meddr Grønland.*, 100: 1-79.
- MATHIESON, A. C., C. A. PENNIMAN, P. K. BUSSE & E. TVETER-GALLAGHER, 1982. Effects of ice on *Ascophyllum nodosum* within the Great Bay Estuary system of New Hampshire-Maine. — *J. Phycol.*, 18: 331-336.
- MENGE, B. A., 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition and environmental heterogeneity. — *Ecol. Monogr.*, 46: 355-393.
- MENGE, B. A. & J. SUTHERLAND, 1976. Species diversity gradients: synthesis of the role of predation, competition, and temporal heterogeneity. — *Am. Nat.*, 110: 351-369.
- OSMAN, R. W., 1977. The establishment and development of marine epifaunal community. — *Ecol. Monogr.*, 47: 37-63.
- PAINE, R. T., 1979. Disaster, catastrophe, and local persistence of the sea palm *Postelsia palmaeformis*. — *Science*, 205: 685-687.
- PAINE, R. T., 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. — *J. Anim. ecol.*, 49: 667-685.
- PAINE, R. T., 1984. Ecological determinism in the competition for space. — *Ecology*, 65: 1339-1348.
- PAINE, R. T. & S. A. LEVIN, 1981. Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. — *Ecol. Monogr.*, 51: 145-178.
- PETERSEN, G. H., 1977. Biological effects of sea-ice and icebergs in Greenland. — Pages 319-329 in M. J. Dunbar (ed.). *Polar Oceans*. Arctic Institute of North America, Calgary, 682 p.
- PETERSON, C. H., 1979. The importance of predation and competition in organizing the intertidal epifaunal communities of Barnegat Inlet, New Jersey. — *Oecologia*, 39: 1-24.
- SEIP, K. L., 1980. A mathematical model of competition and colonization in a community of marine benthic algae. — *Ecol. Model.*, 10: 77-104.
- SMIDT, E. L. B., 1944. The effects of ice winters on marine littoral faunas. — *Folia geogr. dan.*, 2: 5-36.
- SOUSA, W. P., 1979. Disturbance in marine intertidal boulder fields: the non-equilibrium maintenance of species diversity. — *Ecology*, 60: 1225-1239.
- SOUTHWARD, A. J. & E. C. SOUTHWARD, 1967. On the biology of an intertidal chthamaliid (Crustacea, Cirripedia) from the Chukchi sea. — *Arctic*, 20: 8-20.
- STEENSTRUP, K. J. V., 1905. Kan Tangranden benyttes til Bestemmelse af Forandringer i Vands-tranden? — *Meddr Grønland H.* 33, Kjøbenhavn.
- STEPHENSON, T. A. & A. STEPHENSON, 1954. Life between tide marks in North America. III. Nova Scotia and Prince Edward Island. — *J. Ecol.*, 42: 14-70.
- STEPHENSON, T. A. & A. STEPHENSON, 1972. *Life between tidemarks on rocky shores*. — W. H. Freeman and Co., San Francisco, 425 p.
- SUCHANEK, T. H., 1981. The role of disturbance in the evolution of life history strategies in the intertidal mussels *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus*. — *Oecologia*, 50: 143-152.
- WETHEY, D. S., 1979. Demographic variation in intertidal barnacles. — Ph.D. thesis, Univ. Michigan, 260 p.

## ORGANIZATION OF ROCKY SUBTIDAL COMMUNITIES IN THE ST. LAWRENCE ESTUARY<sup>1,2</sup>

J. H. HIMMELMAN

Département de biologie and GIROQ  
Université Laval, Québec G1K 7P4

and

Y. LAVERGNE

Recherche sur les pêches, Pêches et Océans Canada  
901 Cap Diamant, Québec G1K 3W8

### Résumé

Grâce à l'utilisation de scaphandres autonomes, nous avons effectué des observations qualitatives sur les communautés macrobenthiques de 111 sites répartis le long de l'estuaire du Saint-Laurent. Deux étages distincts se dégagent: (1) un peu profond dominé par les algues et où s'effectue la production primaire; (2) un profond dominé par les oursins, où la production secondaire des herbivores et des invertébrés filtreurs est importante. Le premier se divise en trois sous-étages: (1) l'intertidal caractérisé par des espèces de diatomées, des algues fucacées, *Mytilus edulis*, *Balanus* spp. et *Littorina* spp.; (2) une frange d'algues incluant de grandes phéophycées, *Alaria esculenta* et *Laminaria* spp. et plusieurs autres macrophytes; (3) un sous-étage d'algues caractérisé par *Agarum cribrosum* et *Ptilota serrata* qui semblent résister au broutage des oursins. L'étage profond présente deux sous-étages: (1) un premier dénudé, à fortes densités d'oursins; et (2) un sous-étage d'invertébrés filtreurs abondants et diversifiés accompagnés d'oursins qui limitent l'abondance des macrophytes. Nous décrivons les variations de ces modes de distribution le long de l'Estuaire. Nous présentons par la suite un modèle préliminaire des interactions prédateurs-proies. Les oursins sont importants dans la structure de la communauté benthique non seulement parce que leur broutage limite la répartition et l'abondance de la plupart des espèces d'algues mais parce qu'il affecte plusieurs espèces d'invertébrés. Nous croyons que les macrophytes foliacés ne sont présents dans l'étage infralittoral que grâce aux vagues, aux faibles salinités et à l'abrasion par les glaces, qui réduisent le nombre d'oursins ou gênent leur activité. Dans la communauté à oursins, l'étoile de mer *Leptasterias polaris* est extrêmement abondante et son activité prédatrice pourrait expliquer la quasi-absence des moules et des balanes.

### Abstract

Using SCUBA, qualitative observations were made of the macrobenthic community at 111 locations around the St. Lawrence Estuary. Two major zones are evident: (1) a shallow algae-dominated zone where most primary productivity occurs, and (2) a deeper urchin-dominated zone where secondary productivity by herbivores and filter feeders is of major importance. The algal zone has three subdivisions: (1) the intertidal zone, characterized by such species as diatoms, fucoid algae, mussels, littorines and barnacles; (2) the fringe algal zone where there is a conspicuous presence of large phaeophytes, *Alaria esculenta* and *Laminaria* spp., and numerous other foliose algae; and (3) a zone of grazing-resistant algae, such as *Agarum cribrosum* and *Ptilota serrata* which coexist with urchins. The deeper urchin-dominated zone has two main subdivisions: (1) a barren zone, where there is a high

<sup>1</sup> Contribution to the program of GIROQ (Groupe interuniversitaire de recherches océanographiques du Québec).

<sup>2</sup> Contribution to the 2<sup>nd</sup> Symposium on the oceanography of the St. Lawrence Estuary (St. Lawrence Estuary: oceanographic and ecological processes).



density of urchins but few other conspicuous species, except for crustose coralline algae; and (2) a zone of filter feeders, where there is an abundance of filter feeding species and in which urchins are less abundant, although their number remains sufficient to strongly limit algal abundance. We describe variations in this zonation pattern in different regions of the Estuary. Further, we present a preliminary model of predator-prey interactions. Urchins play a major role in structuring the subtidal community. Their grazing strongly limits the distribution and abundance of most algal species and also affects a number of invertebrate species. We hypothesize that macroalgae only exist in the subtidal region in refuges, where such factors as wave action, low salinities and ice abrasion reduce urchin numbers or otherwise limit urchin grazing. Within the urchin-dominated community the sea star, *Leptasterias polaris*, is extremely abundant and its predation probably accounts for the near absence of mussels and barnacles.

## Introduction

Our knowledge of benthic communities in the St. Lawrence Estuary is based largely on species lists for different locations (Whiteaves, 1901; Préfontaine, 1931; Larocque, 1953; Bousfield, 1956, 1964; Brunel, 1970; Cardinal & Villalard, 1971; Bousfield & Laubitz, 1972; Bousfield & Thomas, 1975; Gauthier *et al.*, 1980). The fauna and flora are subarctic and boreal and more closely resemble those of the north shore of the Gulf of St. Lawrence and the Labrador coast than those of the southern Gulf and Maritimes. Detailed ecological studies of subtidal benthic species in the Estuary have only recently appeared in the literature. The majority deals with larval settlement and colonization on artificial substrates (Bourget & Lacroix, 1972, 1973; Fradette & Bourget, 1980, 1981; Hudon & Bourget, 1983; Hudon *et al.*, 1983; Brault & Bourget, 1985). One study reports seasonal changes in the growth of *Laminaria longicruris* in relation to nutrient availability and physical conditions (Anderson *et al.*, 1981). The green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, is the most abundant invertebrate in the rocky subtidal zone. Himmelman *et al.* (1983a) examine changes in the abundance and size-structure of urchin populations along the salinity gradient of the Estuary. Further, Himmelman *et al.* (1983b) describe community changes following the removal of urchins from an experimental site.

In the present study, based on diving observations at a large number of locations, we present a general model for the distribution of macroorganisms in the subtidal zone and discuss variations in the model in the different regions of the Estuary. Further, based on the above published reports for the Estuary, on studies done elsewhere but concerning species found in the Estuary, and on observations of community changes following the urchin removal experiment reported by Himmelman *et al.* (1983b), we provide a perspective on the factors structuring subtidal communities in the Estuary.

## Methods

Using SCUBA diving, observations were made of the subtidal zone at 111 locations along the north and south shores of the St. Lawrence Estuary (Fig. 1). With the aid of a writing pad and waterproof paper, notes were made of changes in the subtidal community in relation to depth, slope of the shore and substratum type. For example, when an algal bed was encountered we recorded its width (depth range) and the major algae making up the canopy and understory. Emphasis was given to describing conspicuous changes, such as changes in the dominant algal species or the sudden disappearance of algae. Further, particular importance was placed on evaluating the abundance of urchins, because of their importance in eastern Canadian waters (Himmelman, 1969, 1984; Mann, 1982) and because of interest by governmental agencies in evaluating urchin resources (Lavergne & Himmelman, 1984). Since we were interested in biological interactions in the community, we noted when large predators (e.g. sea stars, crabs) were present and when predation was observed. Each dive was begun in the intertidal zone and continued in a line perpendicular to the shore, usually until the substratum became sand or mud. However, on the south shore, due to the very gentle slope, it was not always possible to complete the transect to the end of the rocky bottom zone, and the maximum depth attained was usually 10-12 m. The duration of each dive varied from 15 to 40 min. Our approach did not permit enumerating all species present. Instead, we focused on evaluating the distributional patterns of conspicuous algae and invertebrates over a large geographical area.

Our discussion of community structure integrates the observations of distributional patterns in the Estuary with previously published information, in particular with the urchin removal experiment performed in the Estuary by Himmelman *et al.* (1983b). We further report community changes following the latter experiment with the invasion of the experimental site by urchins.

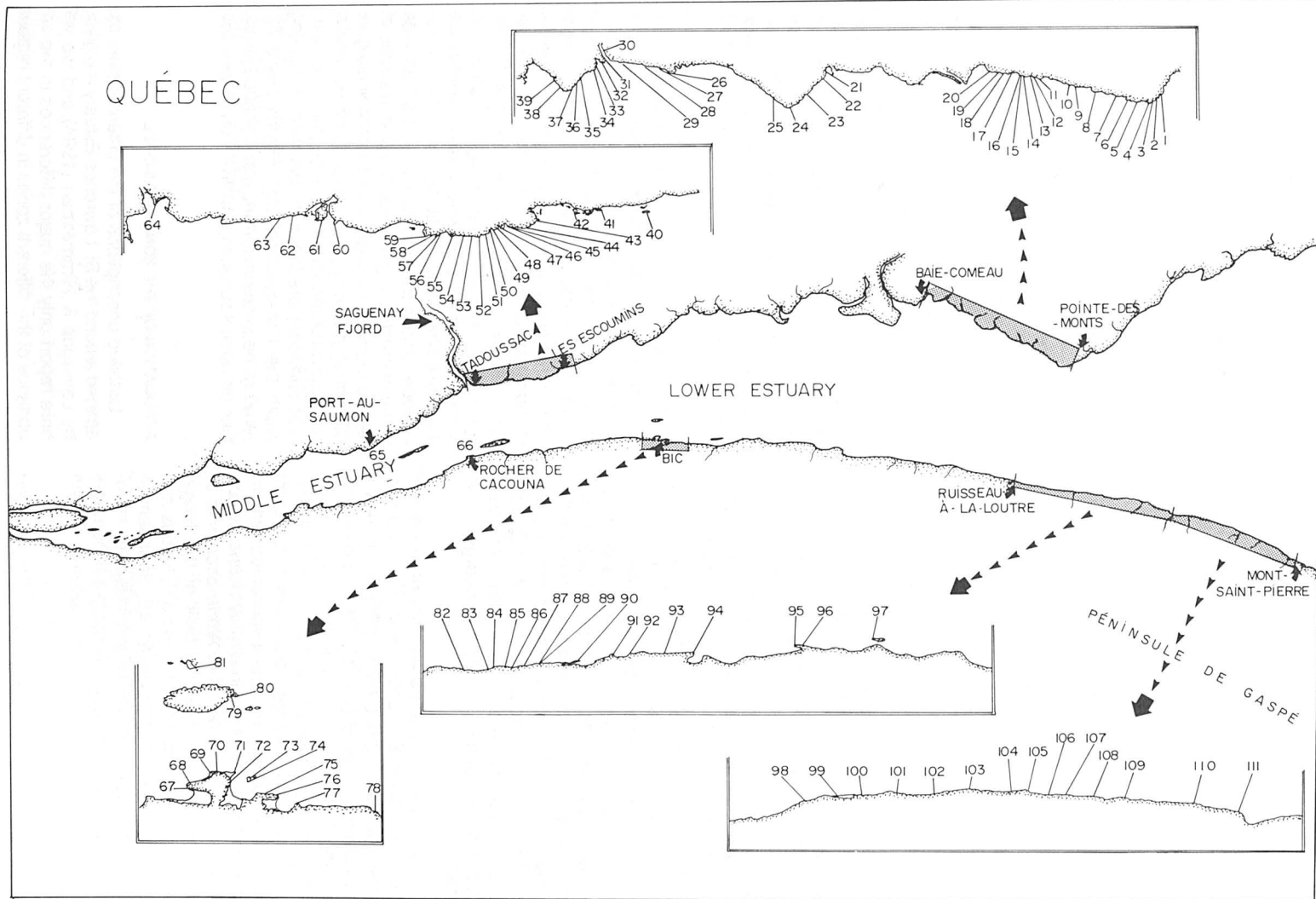


Figure 1. Map of the St. Lawrence Estuary showing the location of sites where observations were made of rocky subtidal communities.

## Results and discussion

### GENERAL ZONATION MODEL

Shallow benthic communities in rocky bottom areas of the St. Lawrence Estuary fall into two distinct zones based on functional aspects of the community and on the species present: (1) an upper zone dominated by algae, where most primary productivity occurs, and (2) a deeper zone where urchin grazing strongly limits algal abundance and hence secondary productivity is of major importance. Based on the species present, the upper algal zone has three subdivisions: (1) the intertidal zone, (2) a fringe algal zone, and (3) a zone of grazing-resistant algae. Also, the deeper urchin-dominated zone has two subdivisions: (1) a barren zone in which there are great numbers of urchins with few other species except for crustose coralline algae, and (2) a zone of filter feeders where there is an abundance of large suspension feeders and where urchin abundance is reduced, although still sufficient to maintain a low algal abundance. All of these zones are not always present. For example, in some locations the fringe algal zone and zone of grazing-resistant algae is absent and the urchin-dominated barrens extends to the low intertidal zone.

The *intertidal zone* in the Estuary is relatively depauperate, the algal and faunal diversity being low and there often being extensive areas of bare rock. The major species are diatoms, furoid algae, mussels, littorines and barnacles (Table I). We only made cursory observations of the intertidal zone. An excellent discussion of the intertidal communities along the south shore of the Estuary is already given by Archambault & Bourget (1983), Bergeron & Bourget (1984) and Bourget *et al.* (1985).

The *fringe algal zone* extends from the low intertidal region to a depth of up to 4 m below lowest water of spring tides (LWST) and has a high diversity of algae (Table I). There is frequently a vertical separation of some of the algae within the fringe, *Spongomorpha arcta*, *Chordaria flagelliformis* and *Petalonia fascia* being dominant in the low intertidal region, *Halosaccion ramentaceum* being dominant in slightly deeper water, and finally a dense zone of *Alaria esculenta* or *Laminaria* spp. forming the bulk of the fringe. Various gammarid and caprellid amphipods and small herbivorous gastropods are abundant in the fringe algal zone. *Mytilus edulis* is often abundant in the upper part of the fringe but its numbers usually decrease rapidly at some point within the fringe.

The *zone of grazing-resistant algae* when present usually begins just below the fringe algal

zone and is characterized by the phaeophyte *Agarum cribrosum* and a number of small red algae (Table I). *Agarum* sometimes forms dense beds in which *Ptilota serrata* and other red algae are understory plants, while in other situations there are dense growths of *Ptilota* in the absence of an *Agarum* canopy. The abundance of urchins in this zone is intermediate. In many locations grazing-resistant algae occur only in patches on vertical faces, on large boulders and on bedrock prominences.

The *barren zone*, as the term implies, is lacking in species and unproductive. Most rocky surfaces are covered with coralline algae (Table I). The most conspicuous animals, apart from urchins, are limpets and chitons. The small bivalve *Hiatella arctica* is common under coralline algae and the anemone *Tealia felina* sometimes occurs in depressions. The barren zone usually begins abruptly at the lower limit of the fringe, there suddenly being no foliose algae and many urchins. However when an *Agarum* zone is present just below the fringe, there is a more gradual increase in urchin numbers with increasing depth. *Desmarestia viridis* is often of scattered occurrence in this zone and the zone of grazing-resistant algae.

The *zone of filter feeders* is found at greater depths, beginning at 4 to 10 m, where the density of urchins is much reduced. Where rocky substrates penetrate to a considerable depth, it covers a much greater depth range than the other zones. The characteristic species are large filter feeders including the anemone, *Metridium senile*, the alcyonarian, *Gersemia rubiformis*, and several sea cucumbers, tunicates and sponges (Table I). In crevices and spaces between loose lying boulders there are often ophiuroids, hydroids, foliose ectoprocts, and brachiopods. There is a transition in the encrusting algal species within the zone of filter feeders. In the upper part the coralline algae, *Clathromorphum* spp. (particularly on horizontal surfaces) and *Lithothamnion* spp. (mainly on vertical surfaces) predominate but with increasing depth the non-coralline alga *Peyssonnelia rosenvingii* becomes important, first in shaded areas, then on vertical surfaces, and finally on all surfaces.

### APPLICATION OF THE ZONATION MODEL

Detailed descriptions of the different sites examined around the St. Lawrence Estuary are given by Lavergne & Himmelman (1984) and we will here report only the major differences in the importance of the different zones in different regions of the Estuary.

## North shore of the lower Estuary

Most of the region between Pointe-des-Monts and Baie-Comeau (transects 1-39, Fig. 1), and between Les Escoumins and Tadoussac (tran-

sects 40-64) is steep with bedrock in the intertidal and upper subtidal region followed by a boulder slope. When there was a steep bedrock bottom in shallow water the fringe algal zone was narrow and immediately followed by the urchin-dominated

TABLE I

List of the main algae and invertebrates which characterize the five benthic zones in the St. Lawrence Estuary

Algae	Invertebrates
Intertidal zone	
<i>Fucus</i> spp. <i>Ascophyllum nodosum</i> Colonial diatoms <i>Scytosiphon lomentaria</i>	<i>Mytilus edulis</i> <i>Littorina saxatilis</i> <i>Littorina obtusata</i> <i>Balanus</i> spp.
Fringe algal zone	
<i>Alaria esculenta</i> <i>Laminaria</i> spp. <i>Saccorhiza dermatodea</i> <i>Spongomorpha arcta</i> <i>Chordaria flagelliformis</i> <i>Petalonia fascia</i> <i>Ulvaria obscura</i> <i>Halosaccion ramentaceum</i> <i>Palmaria palmata</i> <i>Rhodomela confervoides</i> <i>Desmarestia aculeata</i> <i>Polysiphonia urceolata</i> <i>Porphyra</i> spp.	<i>Mytilus edulis</i> <i>Lacuna vincta</i> <i>Margarites groenlandica</i> <i>Margarites costalis</i> <i>Acmaea testudinalis</i> <i>Tonicella</i> spp. <i>Caprella</i> spp. Gammarid amphipods
Zone of grazing-resistant algae	
<i>Agarum cribrosum</i> <i>Ptilota serrata</i> <i>Clathromorphum</i> spp. <i>Lithothamnion</i> spp. <i>Phycodrys rubens</i> <i>Callophyllis cristata</i> <i>Desmarestia viridis</i>	<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i> <i>Acmaea testudinalis</i> <i>Tonicella</i> spp.
Barren zone	
<i>Clathromorphum</i> spp. <i>Lithothamnion</i> spp. <i>Desmarestia viridis</i>	<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i> <i>Acmaea testudinalis</i> <i>Tonicella</i> spp. <i>Hiatella arctica</i>
Zone of filter feeders	
<i>Clathromorphum</i> spp. <i>Lithothamnion</i> spp. <i>Peyssonnelia rosenvingii</i>	<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i> <i>Metridium senile</i> <i>Tealia felina</i> <i>Chondractinia tuberculata</i> <i>Ophiopholis aculeata</i> <i>Psolus fabricii</i> <i>Cucumaria frondosa</i> <i>Halocynthia pyriformis</i> <i>Ascidia</i> spp. <i>Boltenia ovifera</i> <i>Didemnum candidum</i> Sponges Ectoprocts Hydroids

barren zone (transects 1, 3, 4, 5, 8, 9, 11, 15, 24, 26, 30, 31, 33, 35, 36, 37, 55, 56, 57, 58), or the fringe was absent with the barren zone extending to near low water level (transects 23, 25, 27, 31, 38, 39, 44, 46, 47, 64). By contrast, when there was a moderately to gently sloped bedrock bottom, the fringe zone was much larger and could penetrate to a depth of 2 m (transects 2, 6, 7, 10, 13, 14, 16, 17, 18, 20, 40, 43, 45, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 59). In sites with little wave exposure, the barrens extended into shallow water irrespective of the type substratum and even when the shore was very gently sloped (transects 19, 21, 22, 29, 34, 41, 42, 54). In the fringe zone, *Alaria* was predominant and *Laminaria* rare between Pointe-des-Monts and Baie-Comeau, whereas both *Laminaria* and *Alaria* were common at a number of sites between Les Escoumins and Tadoussac (transects 40, 48, 53, 59).

In many locations, *Agarum* and other grazing-resistant algae occurred only in patches within the barren zone and zone of filter feeders. Nevertheless, at 8 sites between Pointe-des-Monts and Baie-Comeau which all had a moderately-sloped bedrock or boulder bottom, there was a distinct *Agarum* zone just below an extensive *Alaria* fringe (transects 6, 10, 13, 14, 16, 17, 18, 20), and at 3 sites (transects 26, 28, 33) there was an *Agarum* zone in deeper water below an urchin-dominated barren zone. Between Les Escoumins and Tadoussac, there was an *Agarum* zone on bedrock at 3 sites (transects 43, 44, 55), and an extensive *Ptilota* bed at 2 sites, one on bedrock (transect 43) and another on a boulder slope (transect 54). When a zone of *Agarum* was present just below the fringe zone there was a gradual increase in urchin numbers with increasing depth, rather than a sudden increase at the lower edge of the fringe.

The zone of filter feeders was particularly luxuriant along the north shore. It began at depths varying between 6 and 10 m and continued to the end of the rocky bottom. At numerous locations between Les Escoumins and Cap de Bon-Désir the abundance of large *Psolus fabricii* was striking (transects 43, 44, 45, 50, 55, 56, 57, 58, 59). Between Les Escoumins and Tadoussac the stalked tunicate *Boltenia ovifera* was observed at about half the sites and the red alga *Kallymenia schmitzii* at 6 sites whereas between Pointe-des-Monts and Baie-Comeau they were not observed. Similarly, the large sponge, *Pallina sitiens*, was found at 7 sites between Les Escoumins and Tadoussac and at only 1 site (transect 17) between Pointe-des-Monts and Baie-Comeau. Inversely, between Les Escoumins and Tadoussac the articulated ectoproct, *Microporina articulata*, was not seen, and *Gersemia* was noted at only 2 sites (transects 41, 47), whereas between Pointe-des-

Monts and Baie-Comeau they occurred at most sites.

The shallow platform between Cap de Bon-Désir (transect 59) and the Saguenay Fjord was in marked contrast to the usually abrupt shore described above. There was a *Laminaria* bed on the closely packed boulders in the low intertidal region. It was particularly wide between Cap de Bon-Désir (transect 59) and Pointe à John (transect 60). It ended abruptly near the level of LWST where a high density of urchins began. Subtidally the sediment platform was dominated by urchins and there were algae only on scattered boulders surrounded by sand.

#### Middle Estuary

The 2 sites examined in the middle Estuary (transects 65, 66) were very different from those along the north shore of the lower Estuary, urchins being absent in shallow water (0-2 m) and in low numbers in deeper water. Coinciding with the much reduced urchin grazing there was a luxuriant algal zone. At Port-au-Saumon (transect 65) between 0 and 2 m there was a fringe zone with a canopy of *Laminaria longicruris*, *L. digitata*, *L. saccharina* and *Alaria* and an understory of red algae, *Polysiphonia urceolata*, *Odonthalia dentata*, *Halosaccion*, *Palmaria palmata* and *Rhodomela confervoides*. At 2 to 3 m, *Phycodrys rubens*, *Membranoptera alta*, *Ptilota* and *Phyllophora truncata* became abundant and a few *Agarum* were present. The latter probably represented the zone of grazing-resistant algae. At Rocher de Cacouna between 0 and 2 m there was an abundance of *Polysiphonia*, *Antithamnion* sp., *Odonthalia* and *Halosaccion* and a few *Alaria* and *Laminaria*. At 2-3 m the foliose algae disappeared coinciding with the appearance of large urchins. At both sites starting at 3 m deep, immediately below the foliose algal zone, there was an abundance of encrusting sponges and hydroids. At Port-au-Saumon, below 9 m deep in addition of a continued abundance of encrusting sponges, there was an abundance of anemones, *Tealia felina* and *Chondractinia tuberculosa*, the solitary hydroid, *Turbellaria larynx*, and occasional funnel sponges, *Prakellia ventilabrum*. By contrast at Rocher de Cacouna (transect 66) the sponges became sparse at 4 m deep coinciding with the lack of a suitably stable substratum and at greater depths the only filter feeding species noted were a few *Gersemia* on small rocks.

#### South shore of the lower Estuary

The south shore of the lower Estuary was very different from the north shore. At all sites there was a gentle shore profile, with a sandy bottom

beginning at shallow depths (< 8 m at all but 9 sites). Bedrock was found below 10 m deep at only 2 sites (transects 105, 110). The fringe algal zone was diversified. The canopy included *Laminaria* spp. in addition to *Aleria* at all but 3 sites (transects 67, 68, 69) and many other macroalgal species were common. The distribution of these algae was often patchy corresponding to the heterogeneity of the bottom, which was composed of a mixture of flat bedrock, bedrock outcrops, boulder and cobble, and gravel and sand areas. The largest kelp bed found in the Estuary was at the Grande Anse on Ile du Bic (transect 79). Large *Laminaria* spp., *Saccorhiza* and *Alaria* covered the shallow bay, most of which drained during extreme low tides. Urchins and *Agarum* became common only along the outer rim of the bay. The kelps did not penetrate below 2 m in depth. Anderson *et al.* (1981) describe the growth cycle of *L. longicruris* in this bay. In the Bic region (transects 67-81), a sparse *Agarum* zone was found at a number of sites (transects 70, 72, 74, 79, 80) and a distinct *Agarum* zone occurred at 2 sites (transects 73, 76), while between Ruisseau-à-la-Loutre and Mont-Saint-Pierre, *Agarum* was generally sparse and a distinct *Agarum* zone was found at only 2 sites (transects 89, 110). In contrast with the north shore, *Agarum* was more often associated with *Phycodrys* than *Ptilota*. The relative sparsity of urchins along the south shore was striking. In the fringe algal zone, they were present in patches, or in spaces between boulders, and below the fringe zone, while urchins were always present, they were rarely abundant. Aggregations of urchins were found just below the fringe zone at only 8 sites (transects 67, 73, 82, 85, 87, 91, 93, 111) where there was a moderately to steeply sloped bedrock bottom. Species representative of the zone of filter feeders were found at only 18 of the 45 sites examined on the south shore. *Cucumaria* was the most abundant filterer, *Psolus* was second and *Metridium* and *Halocynthia* were third. With the barren zone being less important on the south shore, the zone of filter feeders often began just below the algal zone. Thus, the south shore of the lower Estuary was distinctive in that urchins were of decreased importance and the different zones were less well defined.

#### COMMUNITY STRUCTURE: KNOWN RELATIONSHIPS AND HYPOTHESIS

##### *Trophic relationships*

Predator-prey relationships observed during our study are summarized in Figure 2. Other relationships reported in the literature have been added to give a more complete representation of the food web. The most striking relationship was

the grazing of macroalgae by urchins. This was seen during almost all dives. The small grazers, *Lacuna vincta*, *Margarites groenlandicus* and *Margarites costalis*, while less conspicuous were common on the blades of *Alaria*, *Laminaria* and *Saccorhiza*, and the limpet, *Acmaea testudinialis*, and the chiton, *Tonicella marmorea* and *Tonicella rubra*, were common grazers on algal films and encrusting fauna. The sea star, *Leptasterias polaris*, was abundant throughout the lower Estuary and its most frequent preys were *Acmaea* and the filter feeders, *Mytilus* and *Halocynthia*. We only observed *Leptasterias groenlandica* feeding on amphipods, suggesting that its food resources differ from those of *L. polaris*. *Asterias vulgaris* was rare in the Estuary: a few individuals were seen at 7 of the 30 sites visited between Pointe-des-Monts and Baie-Comeau, and none were observed in the other regions of the Estuary. This is in marked contrast with Newfoundland and the Maritime provinces where *Asterias* is abundant (Smith, 1940; Emerson, 1973). *Solaster endeca* was seen at 6 sites between Pointe-des-Monts and Baie-Comeau and at 2 sites between Les Escoumins and Tadoussac but was not encountered along the south shore. It was only seen feeding on sea cucumbers. *Crossaster papposus* was often found along the north shore, was not observed in the Bic region and was seen at only 7 sites between Ruisseau-à-la-Loutre and Mont-Saint-Pierre. While in the Estuary we only observed it preying on nudibranchs, *Metridium* and *Gersemia*, in the Gulf it frequently feeds on urchins and sea stars (Himmelman, unpublished). The sea star, *Pteraster militaris*, was found twice (transects 11, 47), both times on rocky faces. Two predatory crabs, *Cancer irroratus* and *Hyas araneus*, were common in the rocky subtidal zone. The snow crab, *Chionoecetes opilio*, normally associated with greater depths, was observed on gravel slopes at about 20 m in depth at 2 sites (transects 29, 33). The hermit crab, *Pagurus* spp. and the whelk, *Buccinum undatum*, were common but their predation was not observed. The anemone, *Tealia felina*, traps organisms which fall from above and was frequently found eating large urchins (14 incidences of this were observed during 2 dives at site 59). The smaller anemone, *Chrodactinia tuberculosa*, was common at greater depths between Les Escoumins and Tadoussac but its predation was not observed. There was not a great diversity of fish in the subtidal zone. The most common species were *Myoxocephalus scorpius*, *Pseudopleuronectes americanus* and *Pholis gunnellus*. The important urchin predators in the northwest Atlantic, the cunner, the wolffish and the lobster, were absent in the Estuary and the ocean pout, *Macrozoarces americanus*, was uncommon.

*Urchin-algal interaction*

The importance of urchins in determining the structure of the subtidal community was demonstrated by the urchin removal experiment performed by Himmelman *et al.* (1983b) at Anse-aux-Basques (transect 46). Prior to the experiment there was an urchin-dominated barren zone in shallow water, and removal of urchins resulted in a dramatic transformation to an algae-dominated community. While *Alaria* became abundant, suggesting it to be a climax dominant species, it is possible that *Laminaria* is a competitively superior species and that the experiment was not sufficiently long to permit it to replace *Alaria*. This is suggested by the predominance of *Laminaria* in areas of the Estuary where urchins are naturally

less abundant, such as at Port-au-Saumon (transect 65) and at many places along the south shore.

The rate of algal colonization following urchin removal at Anse-aux-Basques decreased sharply with increasing depth. The *Alaria* canopy developed in 4 months at 0-3 m deep, whereas it took 1 year to develop at 4-5 m deep and 2 years at 5-6 m deep (Himmelman *et al.*, 1983b). In the middle Estuary where there are naturally few urchins, algae were restricted to shallow water (transects 65, 66). By contrast, in the non-estuarine situation in Nova Scotia, mass urchin mortalities caused by a disease resulted in *Laminaria* colonization to at least 16 m in depth (Moore & Miller, 1983). The decrease in algal growth with

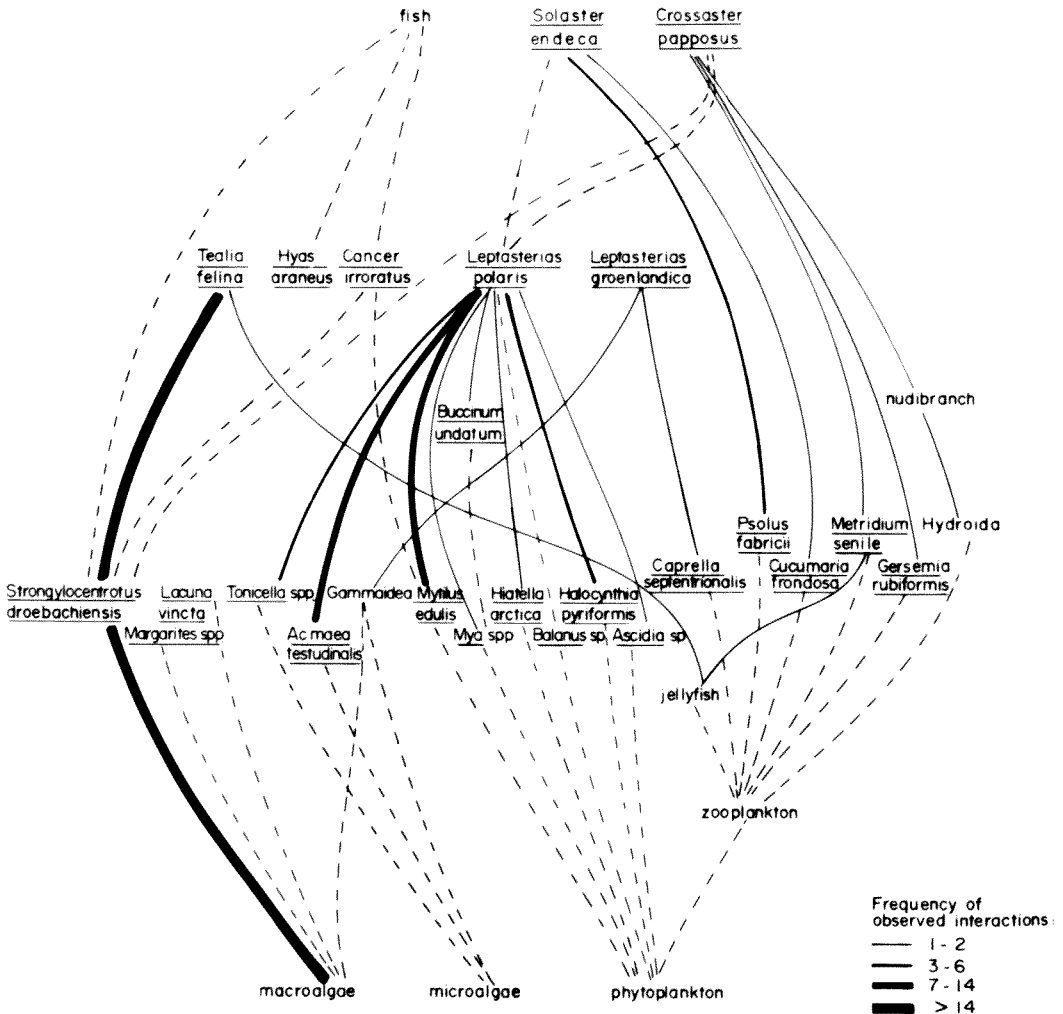


Figure 2. Schematic representation of predator-prey relationships in rocky subtidal communities of the St. Lawrence Estuary. The solid lines indicate interactions observed during the present study and the broken lines relationships reported in the literature.

increasing depth is probably due to decreasing light penetration and this effect is amplified going up the Estuary by the increasing turbidity. Thus, with increasing depth and penetration of the Estuary, light becomes an important factor affecting the equilibrium between algal growth and urchin grazing.

*Zone of grazing-resistant algae.* A mechanism causing the formation of a zone of grazing-resistant algae was suggested by the events following the urchin removal experiment previously reported by Himmelman *et al.* (1983b). There was an immigration of larger urchins into the urchin removal site and intensive grazing. In early July 1981, 1 year after the experiment, a dense urchin aggregation was present at 0.5 m deep, which then corresponded to the lower limit of *Alaria*. However, not all of the newly colonized algae had been eliminated. Throughout the site there was a moderately dense growth of *Agarum*. The hydroid, *Abeitenaria turgida*, which became abundant during the second year of the experiment, also remained indicating its resistance to urchin grazing. The situation was similar in June 1983, there being a narrow *Alaria* fringe and a sparse *Agarum* bed at greater depths, but by late May 1984 there was a marked change. The community closely resembled that prior to the removal of urchins in 1978. The *Alaria* fringe was absent, although a zone of small opportunistic algae, *Petalonia*, *Scytosiphon*, *Spongomorpha*, and colonial diatoms, was present in shallow water. At the lower limit of these algae, about 0.5 m deep, a dense urchin cover began and urchins were abundant at greater depths. Only 2 *Agarum* plants remained and *Abeitenaria* was found only on one vertical face at about 5 m deep. The major difference compared to community prior to the experiment was that *Mytilus* was abundant amongst the urchins. Many *Leptasterias* had immigrated into the experimental site and were actively preying on these mussels. Thus, the reintroduction of urchins into the urchin removal site initially resulted in a selective elimination of preferred algae and left a broad zone of *Agarum*. The presence of such an *Agarum* zone at greater depths allowed a narrow zone of *Alaria* and *Halosaccion* to persist near the surface. A similar distributional pattern was observed at many locations in the Estuary. Where there was a denser zone of *Agarum*, urchins were less abundant and did not aggregate at the *Alaria*-*Agarum* transition. Thus, the presence of a zone of grazing-resistant algae below the fringe algal zone appears to reduce grazing on the fringe.

Tremblay & Chapman (1980) hypothesize that *Agarum* beds are a transition situation during the destruction of kelp beds by urchins. However,

Keats *et al.* (1981) point out that *Agarum* beds exist for long periods and further that *Agarum* can grow in *Laminaria* beds in the absence of urchins. In the Estuary, *Agarum* occurred below 10 m deep where *Laminaria* was never observed, and in the urchin removal experiment of Himmelman *et al.* (1983b) *Agarum* colonized under a dense *Alaria* canopy in the virtual absence of urchin grazing. It is likely that *Agarum* and other grazing-resistant algae become established whenever there are sufficient reductions in urchin grazing. Their ability to survive among urchins must be at least in part attributable to their low palatability for urchins (Himmelman, 1984). Urchin numbers and size generally decrease with increasing depth (Himmelman, 1969; Himmelman *et al.*, 1983a) thus decreasing the intensity of urchin grazing. The nutritional value of grazing-resistant algae is insufficient to permit urchins to increase in size (Keats *et al.*, 1984). Thus, the intensity of urchin grazing in deeper water cannot increase unless there is food carried in from shallow water or immigration of urchins from shallow water. A gentle shore profile would limit both transport of algal debris from shallow water and urchin immigration, thus favoring the growth of grazing-resistant algae at greater depths.

*Refuges from urchin grazing.* The marked increase in both preferred and non-preferred algae in the urchin removal experiment at Anse-aux-Basques (Himmelman *et al.*, 1983b) demonstrates that all foliose algae are susceptible to urchin grazing. We hypothesize that foliose algae only occur in the subtidal zone in refuges where urchin grazing is limited. Refuges can be attributed to the following factors:

- (1) Wave action impedes urchin attacks on algae as urchins are repelled by moving algal fronds (Himmelman, 1969, 1984). While urchins aggregate to feed at the lower edge of the fringe algal zone when conditions are calm, they are dispersed downward by waves. As a result the algal fringe extends to greater depths at more exposed sites (Himmelman, 1984). The slope of the shore also appears to affect the lower limit of the fringe. When there was a very gentle slope and moderate to great exposure, there was an extensive algal fringe, whereas when the shore profile was steep the algal fringe was usually small or absent. An extension of the algal fringe occurs during the winter when there is strong wave activity (Himmelman, 1969, 1984). On steep shores, the newly colonized zone is narrow, probably because the area affected by wave action is smaller. In the spring and summer urchins move upward to graze and they can rapidly eliminate the narrow zone of new algal growth on steep



shores. By contrast, the recession of the wider algal zone on gently sloping shores is much slower.

(2) Low salinities may kill urchins (Himmelman *et al.*, 1984) permitting the growth of algae. This can explain the well developed algal zone in the middle Estuary (transects 65, 66) (Himmelman *et al.*, 1983a). The presence of algae in regions with low salinity indicates they are more resistant to osmotic stress than urchins. Hypoosmotic conditions could also explain the presence of small *Laminaria* beds near some small rivers in the lower Estuary (transect 12).

(3) Ice abrasion may reduce urchin numbers in shallow water. We hypothesize that the low urchin numbers and generally broad algal zone along the south shore of the lower Estuary are due to destruction of urchins by ice. The impact of ice should be greater on the south shore because of the gentle shore profile and because prevailing winds are towards the south. The strong tidal currents there would also increase ice abrasion. Nevertheless, the presence of older phaeophytes and extensive coralline algal cover indicates that there is not a widespread annual destruction by ice. It more likely occurs erratically, every several years or even at longer intervals. After such destruction algal recolonization would be rapid, as evidenced by the luxuriant growth of *Alaria* down to 4-5 m deep during the first year after urchin removal at Anse-aux-Basques (Himmelman *et al.*, 1983b). By contrast, urchin recruitment would be slow as little or no recruitment occurred in the Estuary between 1978 and 1981 (Himmelman *et al.*, 1983a). (The low numbers of urchin predators in the Estuary can not account for the low urchin numbers on the south shore.) Thus, we suggest that on the south shore (1) the periodic destruction of the subtidal community by ice, (2) the rapid colonization by algae compared to urchins, (3) the time lapse between urchin settlement and when they reach a size (2-3 cm) where their grazing is important, and (4) the slow rate at which urchins can eliminate mature algal beds on gently sloped platforms, act to reduce urchin numbers and favor algal colonization.

(4) Unstable substrates, such as sand or mud, may form barriers impeding urchin attacks on algae. For example, at a number of sites we observed a narrow fringe algal zone in shallow water and then at greater depths, where there was a mixture of rocky substrates and sand, *Laminaria* and *Alaria* were again found. We postulate that either urchins may be less able to move across such substrates or that during periods of strong wave activity such substrates are perilous to urchins.

(5) Below the fringe, macroalgae are often restricted to rocky prominences and boulder tops. When algae with narrow stipes (e.g. *Laminaria*, *Alaria*, *Agarum*) or finely branched species (e.g. *Desmarestia* spp.) are located on such elevated surfaces, even weak wave activity will keep their fronds in motion, thus limiting attacks by urchins (Himmelman, 1984). In many locations grazing-resistant algae occur only in such refuges within the barren zone or the zone of filter feeders. With increasing depth, these refuges became less frequent.

#### *Urchin-animal interactions*

Urchin grazing also limits many animal species. The urchin removal experiment demonstrated that urchin predation directly eliminates numerous benthic species, including hydroids and juvenile mussels and limpets (Himmelman *et al.*, 1983b). Further, urchin grazing indirectly limit invertebrates such as *Lacuna vincta*, *Margarites* spp. and various amphipods which require algae for food and habitat. At Port-au-Saumon (transect 65) and Rocher de Cacouna (transect 66) encrusting sponges were abundant immediately below the foliose algal zone. As the negative impact of urchin grazing on sponges and other encrusting fauna is well documented for other subtidal communities (e.g. Vance, 1979; Sandnes & Gulliksen, 1980; Sammarco, 1982) the abundance of sponges in the middle Estuary is likely due to the low intensity of urchin grazing and lack of spatial competition with algae which are limited by the low light penetration. Thus, where urchins are abundant their grazing also contributes to the paucity of invertebrates.

#### *Predation by Leptasterias polaris*

The predation of *L. polaris* was frequently observed and its diet was highly varied (Fig. 2). Given the abundance of *L. polaris* in the Estuary, and the known voracity of sea stars in eating mussels and barnacles in many marine communities (Sloan, 1980), we hypothesize that there are strong interactions between *Leptasterias* and *Mytilus* and *Leptasterias* and *Balanus* spp. Beds of mussels were found in the low intertidal zone and upper part of the fringe, but were rare in deeper water. We frequently observed large numbers of *Leptasterias* feeding at the lower edge of the mussel bed within the *Alaria* fringe (transects 11, 13, 16, 20, 33). We did not observe *Leptasterias* preying on *Balanus* but this can be explained by the near absence of *Balanus* in the subtidal zone. Bourget & Lacroix (1972) and Brault & Bourget (1985) observed an abundant colonization of *Mytilus*, *Balanus crenatus*, and *B. balanoides* on artificial substrates showing that subtidal con-

ditions are favourable for these species. Therefore, we hypothesize that *Leptasterias* predation accounts for this rarity of *Mytilus* and *Balanus*. Juvenile mussels and barnacles which escape predation by urchins probably fall prey to *Leptasterias*. Exclusion experiments, where the numbers of *Leptasterias*, and *Leptasterias* and urchins together, are strongly reduced are required to further elucidate their roles in structuring the subtidal community.

### Acknowledgments

The field observations during the initial part of this study were supported by MAPAQ (Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec) and by Fisheries and Oceans Canada grants to E. Bourget and A. Cardinal at Université Laval, and later observations and the analysis of the data was supported by a N.S.E.R.C. grant to J.H.H. We are indebted to Philippe Jalbert, Guy Martel and Christophe Gros for their aid with the field observations, to Lionel Corriveau (Pêches et Océans, Canada) for preparing the figures, and to Helga Guderley and Pierre Brunel for critical reading of the manuscript.

### References

- ANDERSON, M. R., A. CARDINAL & J. LAROCHELLE, 1981. An alternate growth pattern for *Laminaria longicruris*. — *J. Phycol.*, 17: 405-411.
- ARCHAMBAULT, D. & E. BOURGET, 1983. Importance du régime de dénudation sur la structure et la succession des communautés intertidales de substrat rocheux en milieu subarctique. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 40: 1278-1292.
- BERGERON, P. & E. BOURGET, 1984. Effet du froid et des glaces sur les peuplements intertidaux des régions nordiques, particulièrement dans l'estuaire du Saint-Laurent. — *Océanis*, 10: 279-304.
- BOURGET, E., D. ARCHAMBAULT & P. BERGERON, 1985. Effet des propriétés hivernales sur les peuplements benthiques intertidaux dans un milieu subarctique, l'estuaire du Saint-Laurent. — *Naturaliste can.*, 112: 131-142.
- BOURGET, E. & G. LACROIX, 1972. Colonisation et inhibition de la colonisation des cirripèdes dans l'estuaire du Saint-Laurent. — *Naturaliste can.*, 99: 279-285.
- BOURGET, E. & G. LACROIX, 1973. Aspects saisonniers de la fixation de l'épifaune benthique de l'étage infralittoral de l'estuaire du Saint-Laurent. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 30: 867-880.
- BOUSFIELD, E. L., 1956. Studies on the shore fauna of the St. Lawrence Estuary and Gaspé coast. — *Bull. nat. Mus. Canada*, no. 136: 95-101.
- BOUSFIELD, E. L., 1964. Coquillage des côtes canadiennes de l'Atlantique. — *Mus. nat. Canada*, n° 6, 72 p.
- BOUSFIELD, E. L. & D. R. LAUBITZ, 1972. Station lists and new distributional records of littoral marine invertebrates of the Canadian Atlantic and New England regions. — *Publ. biol. Oceanogr.* no. 5, 51 p.
- BOUSFIELD, E. L. & M. L. H. THOMAS, 1975. Post-glacial changes in distribution of littoral marine invertebrates in their Canadian Atlantic region. — *Proc. N.S. Inst. Sci.*, 27: 47-60.
- BRAULT, S. & E. BOURGET, 1985. Structural changes in a northern estuarine epibenthic community: biotic and physical causes. — *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 21: 63-73.
- BRUNEL, P., 1970. Catalogue d'invertébrés benthiques du golfe Saint-Laurent recueillis de 1951 à 1966 par la Station de Biologie marine de Grande-Rivière. — *Trav. Pêch. Québec*, n° 32, 54 p.
- CARDINAL, A. & M. VILLALARD, 1971. Inventaire des algues marines benthiques de l'estuaire du Saint-Laurent (Québec). — *Naturaliste can.*, 98: 887-904.
- EMERSON, I. P., 1973. Aspects of the biology and local distribution of sea stars inhabiting a sloped, rocky bottom in Logy Bay, Newfoundland. — *M.Sc. thesis, Memorial Univ., Newfoundland*, 302 p.
- FRADETTE, P. & E. BOURGET, 1980. Ecology of benthic epifauna of the Estuary and Gulf of St. Lawrence: factors influencing their distribution and abundance on buoys. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 37: 979-999.
- FRADETTE, P. & E. BOURGET, 1981. Groupement et ordination appliqués à l'étude de la répartition de l'épifaune benthique de l'estuaire maritime et du golfe du Saint-Laurent. — *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 50: 133-152.
- GAUTHIER, B., A. CARDINAL & J. H. HIMMELMAN, 1980. Limites amont de distribution des algues marines benthiques dans l'estuaire du Saint-Laurent (Québec), et addition de quelques espèces à la flore de cette région. — *Naturaliste can.*, 107: 195-197.
- HIMMELMAN, J. H., 1969. Some aspects of the ecology of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, in eastern Newfoundland. — *M.Sc. thesis, Memorial Univ., Newfoundland*, 159 p.
- HIMMELMAN, J. H., 1984. Urchin feeding and macroalgal distribution in Newfoundland, eastern Canada. — *Naturaliste can.*, 111: 337-348.
- HIMMELMAN, J. H., Y. LAVERGNE, F. AXELSEN, A. CARDINAL, & E. BOURGET, 1983a. Sea urchins in the St. Lawrence Estuary: their abundance, size-structure, and suitability for commercial exploitation. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 40: 474-486.
- HIMMELMAN, J. H., A. CARDINAL & E. BOURGET, 1983b. Community development following removal of urchins, *Strongylocentrotus droebachiensis*, from the rocky subtidal zone of the St. Lawrence Estuary, eastern Canada. — *Oecologia*, 59: 27-39.
- HIMMELMAN, J. H., H. E. GUDERLEY, G. VIGNEAULT, G. DROUIN & P. W. WELLS, 1984. Response of the sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, to reduced salinities: importance of size, acclimation and interpopulation differences. *Can. J. Zool.*, 62: 1015-1021.
- HUDON, C. & E. BOURGET, 1983. The effect of light on the vertical structure of epibenthic diatom communities. — *Botanica mar.*, 26: 317-330.

- HUDON, C., E. BOURGET & P. LEGENDRE, 1983. An integrated study of the factors influencing the choice of the settling site of *Balanus crenatus* cyprid larvae. — Can. J. Fish. aquat. Sci., 40: 1186-1194.
- KEATS, D. W., G. R. SOUTH & D. H. STEELE, 1981. The occurrence of *Agarum cribrosum* (Mert.) Bory (Phaeophyta, Laminariales) in relation to some of its competitors and predators in Newfoundland. — J. Phycol., 21: 189-191.
- KEATS, D. W., D. H. STEELE & G. R. SOUTH, 1984. Depth-dependent reproductive output of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis* (O. F. Müller), in relation to the nature and availability of food. — J. exp. mar. Biol. Ecol., 80: 77-91.
- LAROCQUE, A., 1953. Catalogue of the recent mollusca of Canada. — Bull. nat. Mus. Canada, no. 129, 406 p.
- LAVERGNE, Y. & J. H. HIMMELMAN, 1984. Localisation des stocks d'oursins et leur situation dans la communauté benthique dans l'estuaire du Saint-Laurent. — Cah. Inf. Dir. Pêches marit. Québec, n° 108.
- MANN, K. H., 1982. Kelp, sea urchins and predators: a review of strong interactions in rocky subtidal systems in eastern Canada. — Neth J. Sea Res. 16: 414-423.
- MOORE, D. S. & R. J. MILLER, 1983. Recovery of macroalgae following widespread sea urchin mortality with description of the nearshore hard-bottom habitat on the Atlantic coast of Nova Scotia. — Can. Tech. Rept. Fish. aquat. Sci., no. 1230, 94 p.
- PRÉFONTAINE, G., 1931. Notes préliminaires sur la faune de l'estuaire du Saint-Laurent dans la région de Trois-Pistoles. — Naturaliste can., 59: 213-227.
- SAMMARCO, P. W., 1982. Echinoid grazing as a structuring force in coral communities: whole reef manipulations. — J. exp. mar. Biol. Ecol., 61: 31-35.
- SANDNES, O. K. & B. GULLIKSEN, 1980. Monitoring and manipulation of a subtidal hard bottom biocoenosis in Balsfjord, northern Norway. — Helgoländer wiss. Meeresunters, 33: 467-472.
- SLOAN, N. A., 1980. Aspects of the feeding biology of asteroids. — Oceanogr. mar. Biol. ann. Rev., 18: 57-124.
- SMITH, G. F. M., 1940. Factors limiting distribution and size in the starfish. — J. Fish. Res. Bd Canada, 5: 84-103.
- TREMBLAY, V. & A. R. O. CHAPMAN, 1980. The local occurrence of *Agarum cribrosum* in relation to the presence or absence of its competitors and predators. — Proc. N.S. Inst. Sci., 30: 165-170.
- VANCE, R. R., 1979. Effects of grazing by the sea urchin, *Centrostephanus coronatus*, on prey community composition. — Ecology, 60: 537-546.
- WHITEAVES, J. F., 1901. Catalogue of the marine invertebrata of eastern Canada. — Geol. Surv. Canada, 772: 1-272.

## POSSIBLE MECHANISMS OF COLD RESISTANCE IN *MYTILUS EDULIS*<sup>1</sup>

H. GUDERLEY, D. VALLIÈRE and M.-J. LEMIRE

Département de biologie  
Université Laval, Québec G1K 7P4

### Résumé

La variation saisonnière d'un groupe de glycoprotéines de faible poids moléculaire ayant la propriété de séparer le point de congélation du point de surfusion d'une solution (hystérèse) a été déterminée à l'aide d'une chromatographie d'affinité au Concanavalin-A-Sépharose. Bien qu'il soit probable que cette méthode ne purifie pas tous les agents responsables de l'activité d'hystérèse, elle permet par contre une isolation et une quantification reproductible de ces molécules. La quantité de glycoprotéines purifiées était élevée en hiver, basse au printemps et à l'automne mais élevée en juillet. Nous avons également trouvé que les extraits de moule possèdent un pouvoir de nucléation considérable et que cette capacité n'est détruite qu'en partie par l'ébullition. Les glycoprotéines purifiées possèdent également cette activité de nucléation. Il est possible que l'activité d'hystérèse associée à ces glycoprotéines soit seulement un effet secondaire de leur affinité élevée pour l'eau essentielle à l'activité d'un nucléateur.

### Abstract

The seasonal variation of a group of low molecular weight glycoproteins possessing thermal hysteresis activity was determined using Concanavalin-A-Sepharose affinity chromatography. While this method probably isolates only certain of the agents responsible for the thermal hysteresis, it permits the reproducible isolation and quantification of these molecules. The levels of the purified glycoproteins were high in the winter, low in spring and fall but high in July. We found that mussel extracts possess considerable nucleating potential, that this nucleating activity is partially destroyed by heating, and that the purified glycoproteins also possessed a nucleating potential. Possibly the limited thermal hysteresis activity of these glycoproteins simply reflects the high affinity for water which is needed for their nucleating action.

### Introduction

During the winter along the northeastern coast of North America, the daily low tides can expose intertidal organisms such as *Mytilus edulis* to sub-freezing temperatures. In the St. Lawrence Estuary, as intertidal ice build-up is extensive during the winter, exposure to low air temperatures is most likely to occur early in the winter or after the break-up of the ice cover. During such periods of cold exposure, the air temperature can drop below the range of median lethal temperatures ( $-12.5$  to  $-20^{\circ}\text{C}$ ) of the resident mussels. Bourget (1983) shows an increase in cold resistance with age and suggests that these periodic ex-

posures to cold may select for the more cold resistant individuals in this population.

While many studies indicate that *Mytilus edulis* and other intertidal organisms can tolerate considerable quantities of tissue ice (for recent reviews see Aarset, 1982; Murphy, 1983), the mechanisms of this cold resistance are not understood. In a comparison of a cold resistant bivalve (*M. edulis*) and a cold susceptible species (*Venus mercenaria*), Williams (1970) found that while for both species 64% of tissue water is frozen at the temperature which causes freezing injury, *M. edulis* consistently showed less body water frozen at any given temperature. The presence of 20% osmotically inactive water seemed to explain the greater cold resistance of *M. edulis*. Williams (1970) suggests that macromolecular products are responsible for this effect. Antifreeze glycoproteins which could reduce the osmotic activity

<sup>1</sup> Contribution to the 2<sup>nd</sup> Symposium on the oceanography of the St. Lawrence Estuary (St. Lawrence Estuary: oceanographic and ecological processes).

of water have been isolated from *M. edulis* (Theede *et al.*, 1976), although their quantitative importance and seasonal variation was not established. *M. edulis* also possesses nucleating agents which presumably assure that hemolymph freezes at high sub-zero temperatures. These agents are more abundant in winter than summer (Aunaas, 1982). To evaluate the importance of these different mechanisms in the cold resistance of *M. edulis*, we quantified the seasonal variation of a group of glycoproteins which possess antifreeze properties and determined the nucleating capacity of the mussel extracts as well as the purified glycoproteins. Our results indicate a seasonal variation in antifreeze glycoprotein abundance, and suggest that these glycoproteins also have a strong nucleating capacity.

### Materials and methods

#### SAMPLING

*M. edulis* were sampled at Pointe Métis near Rimouski, on the south shore of the St. Lawrence Estuary in September, October, November 1981, February, May and July 1982. Additional samples were obtained in October and December 1982. Animals were transported on ice to Laval University and stored at  $-20^{\circ}\text{C}$  until further study.

#### PREPARATION OF TISSUE EXTRACTS

Mussels were dissected from their shells and homogenized in 1 mL/g of 10mM TRIS-HCl, 100 mM NaCl, pH 7.5. This homogenate was centrifuged at  $48,000 \times g$  for 60 min in a Sorvall RC5B refrigerated centrifuge. The supernatant was dialyzed against 10 mM TRIS-HCl, 100 mM NaCl, pH 7.5 in a dialysis bag with an exclusion limit of 1000d. This exclusion limit was chosen to prevent the loss of low molecular weight antifreeze glycoproteins such as occur in Arctic and Antarctic fishes (de Vries, 1980).

#### PURIFICATION AND QUANTIFICATION OF ANTIFREEZE GLYCOPROTEINS

The initial steps of this method were derived from the method of Theede *et al.* (1976). Mussels were dissected out of their shells and homogenized in 1 mL/g of 25 mM TRIS-HCl, 0.5 M NaCl, 1 mM  $\text{MgCl}_2$ , 1 mM  $\text{MnCl}_2$ , 1 mM  $\text{CaCl}_2$ , pH 7.2. The homogenate was centrifuged at  $24,000 \times g$  for 20 min. The supernatant was heated to  $65^{\circ}\text{C}$  for 5 min, rapidly cooled to  $4^{\circ}\text{C}$  and then centrifuged at  $24,000 \times g$  for 20 min. This supernatant was dialyzed against several changes of the homogenization buffer. For all samples, 11 mL of the dialyzed extract was applied to a column of Con-

canavalin-A-Sepharose (10 mL total volume) previously equilibrated with the homogenization buffer. Following sample application, the column was washed with this buffer until the absorbance at 280 nm dropped to that of the buffer. Specific elution of adhering glycoproteins was initiated with 10 mL of a solution of 0.4 M  $\alpha$  methyl-D-mannoside in the homogenization buffer, followed by additional homogenization buffer to completely elute the glycoproteins displaced by a  $\alpha$  methyl-D-mannoside. Fractions with an increased absorbance at 280 nm were pooled, dialyzed extensively against deionized water and lyophilized. After lyophilization, the sample was resuspended in a minimal volume of deionized water (0.2 to 0.4 mL) and further dialyzed to remove any salts remaining after lyophilization. Protein concentrations were determined by the method of Lowry as modified by Peterson (1977).

We chose this method of affinity chromatography to quantify the seasonal variation of antifreeze glycoproteins as it simply and reproducibly isolates certain glycoproteins from mussel extracts. This method will quantify extra- and intracellular glycoproteins with  $\alpha$  D-mannosyl,  $\alpha$  D-glycosyl or sterically similar residues. That antifreeze glycoproteins were included among the purified glycoproteins was indicated by their thermal hysteresis activity. The affinity of mussel antifreeze glycoproteins for Concanavalin A indicates that they differ from fish antifreeze glycoproteins which interact appreciably only with Osage orange lectins (Chuba *et al.*, 1973). While this Concanavalin A method may not isolate all of the antifreeze proteins and glycoproteins present in the mussel, it does permit a quantification of seasonal variation in the concentration of certain antifreeze glycoproteins.

#### DETERMINATION OF THERMAL HYSTERESIS ACTIVITY

Thermal hysteresis capacity is the capacity of a solute to decrease the freezing point of a solution without affecting its melting point. Our determinations of thermal hysteresis activity were carried out by two different methods. The first used a nanoliter osmometer (Clifton Physics, New Jersey) with which the freezing and melting behaviour of nanoliter samples are observed under a microscope. This method gives an excellent determination of the melting point of a sample (the temperature at which the last crystal disappears) while it is somewhat less precise in the determination of the freezing point (the temperature at which a single crystal grows). This decreased precision seems due to the rotation of the initial crystal in the sample droplet and to a certain variability in the thermal equilibration of the sample. The second method used a conventional os-

mometer (Advanced Instruments, Mass.), modified for the study of microliter samples and for the continuous recording of sample temperature. We followed the silver iodide nucleation method described by Slaughter & Hew (1981). In our hands, this method provided an excellent precision for the determination of freezing points, but was unreliable for the determination of melting points. Hence we always compared the freezing point of a sample with that of the buffer against which the sample had been extensively dialyzed. As the sample and the buffer were at osmotic equilibrium and as the freezing point of the buffer equals its melting point, the melting point of the sample could be deduced from the freezing point of the buffer. Thus, with the second method, the thermal hysteresis activity was determined as the difference between the freezing points of the sample and its dialysis buffer. All determinations of thermal hysteresis activity were carried out at least three times.

#### DEMONSTRATION OF NUCLEATING AGENTS

The simplest method available involves the determination of supercooling points. For these measurements, the sample was placed in a 1  $\mu$ L glass capillary tube to which we attached a copper constantan thermocouple (Omega Engineering Corp.). This assembly was put into a closed container so that the capillary only touched the thermocouple. The container was placed in a 1 L beaker filled with cotton wool, which was in turn held in an ethanol-dry ice bath whose temperature was maintained below  $-50^{\circ}\text{C}$ . All samples were cooled at  $1.5^{\circ}\text{C}/\text{min}$ . The temperature of the sample was continuously recorded (Fisher Recordall Series 5000). The supercooling point was defined as the temperature at which there was a sudden increase in the temperature of the sample due to the liberation of heat during freezing. The supercooling points of the mussel extracts and purified glycoproteins were always compared to the supercooling points of the corresponding dialysis buffer (10 mM TRIS-HCl, 100 mM NaCl, pH 7.5).

#### SDS POLYACRYLAMIDE ELECTROPHORESIS

The glycoproteins purified by the affinity chromatography method were separated by SDS polyacrylamide electrophoresis following the method of Weber & Osborne (1969). An initial staining with Coomassie Blue was followed by the more sensitive Silver Stain method.

#### CHEMICALS

Concanavalin-A-Sepharose was purchased from Pharmacia Fine Chemicals (Montréal, Can-

ada).  $\alpha$  methyl-D-mannoside was purchased from Sigma (St. Louis, USA). Electrophoresis reagents were obtained from Biorad Canada (Mississauga, Canada). All other chemicals were reagent grade. Dialysis bags were supplied by Spectrum Medical Industries (Los Angeles, USA). Molecular weight standards for the electrophoresis were obtained from Sigma.

### Results and discussion

The thermal hysteresis activity of mussel extracts before purification is shown in Table I. While there was some variation among the animals sampled at different levels in the intertidal zone (data not shown), generally the thermal hysteresis activity was low. If the thermal hysteresis proteins are limited to the hemolymph and if their activity shows a linear concentration dependence, our method underestimates the value by  $\approx 50\%$ . Nonetheless, the values are low. As Murphy (1977) found an accumulation of calcium associated with an increased freezing resistance, we hypothesized that calcium could potentiate the thermal hysteresis activity and thus increase the freezing resistance. As a control for a general cation effect we compared the effect of calcium and magnesium on this thermal hysteresis activity. Calcium (15 mM  $\text{CaCl}_2$ ) diminished the activity while 15 mM  $\text{MgCl}_2$  did not change the hysteresis. This thermal hysteresis activity was enhanced 3 to 7 fold by the affinity chromatography purification (Table II). Since the concentration dependence of the factors responsible for this hysteresis is yet undetermined, we cannot estimate the yield of this affinity method. However, it is unlikely that we have obtained all of the classes of macromolecules responsible for the hysteresis. SDS electrophoresis indicates that at least two glycoproteins are purified by this method. The lower molecular weight band (approximately 23,000 d) was diffuse and contained

TABLE I

Thermal hysteresis activity in *Mytilus edulis* extracts

Tissue	Hysteresis* ( $^{\circ}\text{C}$ )
Crude mussel extract	$0.023 \pm 0.011$
Crude mussel extract with 15 mM $\text{CaCl}_2$	$0.010 \pm 0.002$
Crude mussel extract with 15 mM $\text{MgCl}_2$	$0.025 \pm 0.004$
NaCl	0.00

\* Hysteresis activity was determined using a conventional osmometer, as described in Materials and methods.

TABLE II

Thermal hysteresis activity of purified glycoproteins from *Mytilus edulis*

Sampling data	Intertidal position	Hysteresis* °C	Protein concentration (mg/mL)
October 1981	low	0.093 ± 0.015	0.38
	high	0.152 ± 0.038	0.94
November 1981	low	0.126 ± 0.005	1.33
	high	0.074 ± 0.025	0.87
	tide pool	0.121 ± 0.014	0.85
February 1982	low	0.075 ± 0.012	1.39
	high	0.159 ± 0.042	0.836
	tide pool	0.137 ± 0.049	0.70
NaCl, 538m0sm	—	0.011 ± 0.002	—
Bovine serum albumin	—	0.021 ± 0.009	10.0

\* Hysteresis values were determined with a nanoliter osmometer as described in Materials and methods. All values represent the mean of at least three determinations of the thermal hysteresis activity of the glycoproteins within 24 h of their solubilization. Repeated freezing and thawing led to a decrease in thermal hysteresis activity.

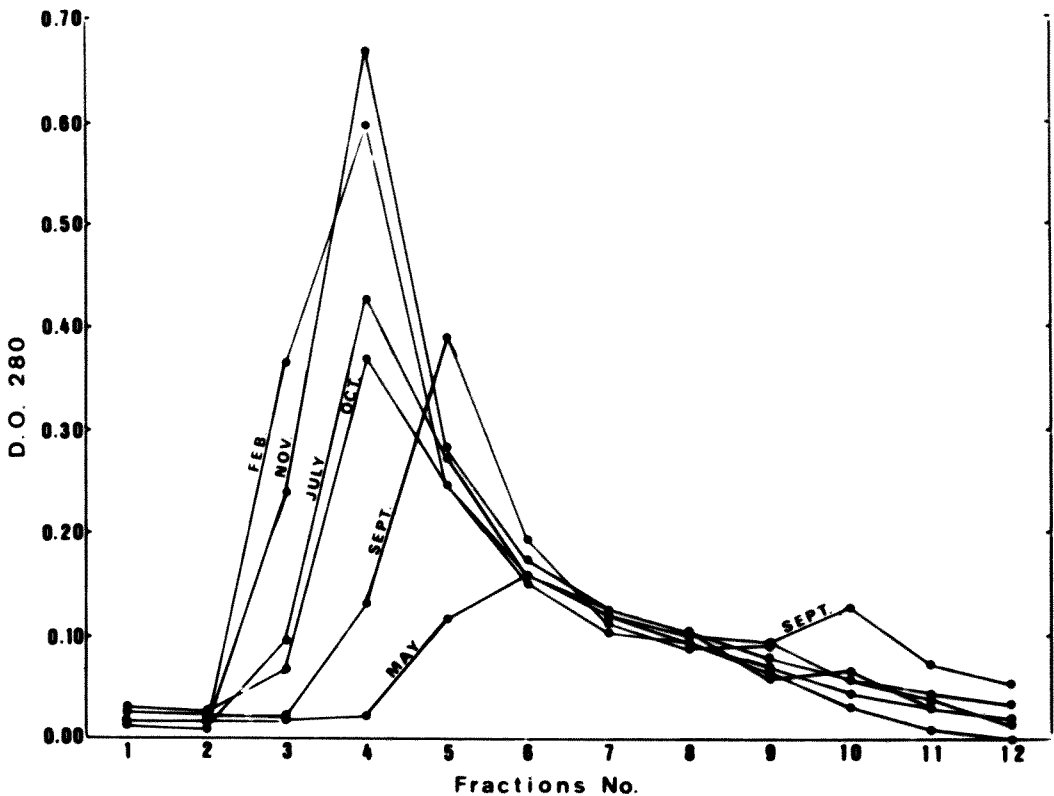


Figure 1. Elution profiles of *Mytilus edulis* extracts applied to Concanavalin-A-Sepharose columns. Fraction 1 corresponds to the application of  $\alpha$  methyl-D-mannoside to the column. The volume of each fraction was 2.5 mL.

three lines. We do not know which of these glycoproteins are responsible for the observed thermal hysteresis.

The seasonal variation of these copurified glycoproteins is shown in Figures 1 and 2. Figure 1 shows the elution profiles for the different samples chromatographed on the Con-A affinity columns. Since the variation was quantitatively similar at our three intertidal sampling sites (low intertidal, high intertidal and permanent tide pool) we show the data for the tide pool site. The bulk of the glycoprotein is eluted directly after application of  $\alpha$  methyl-D-mannoside, but a slight trailing is observed. The elution profiles indicate generally high levels during October, November, February and July with a decrease in May and September. The quantitative variation of these glycoproteins with the sampling date is shown more clearly in Figure 2. Here the generalized increase during the winter months is confirmed, and the marked increase in July becomes evident. This pattern is similar whether the data are expressed as the protein

content of the peaks or as the ratio of the purified glycoproteins to the total protein in the sample applied to the column. Thus, this cyclic response does not reflect a cycle in the protein concentration of the mussels. As the midsummer increase in glycoproteins coincides with gonadal maturation, gonad-specific, non-antifreeze glycoproteins may be present. We can neither accept nor refute this possibility currently.

The thermal hysteresis activity of these peaks of purified glycoproteins is shown in Table II. As mentioned before, the hysteresis effect is generally 3 to 7 fold stronger than that observed with the crude mussel extract. However, the effect does not exceed  $0.15^{\circ}\text{C}$ . Theede *et al.* (1976) showed that a 40 mg/mL solution of several of their glycoprotein fractions had an hysteresis effect of approximately  $0.3^{\circ}\text{C}$ . Although our solutions were considerably less concentrated, we observed hysteresis effects of approximately the same magnitude. This may be due to the non-linear concentration dependence of the effect of such

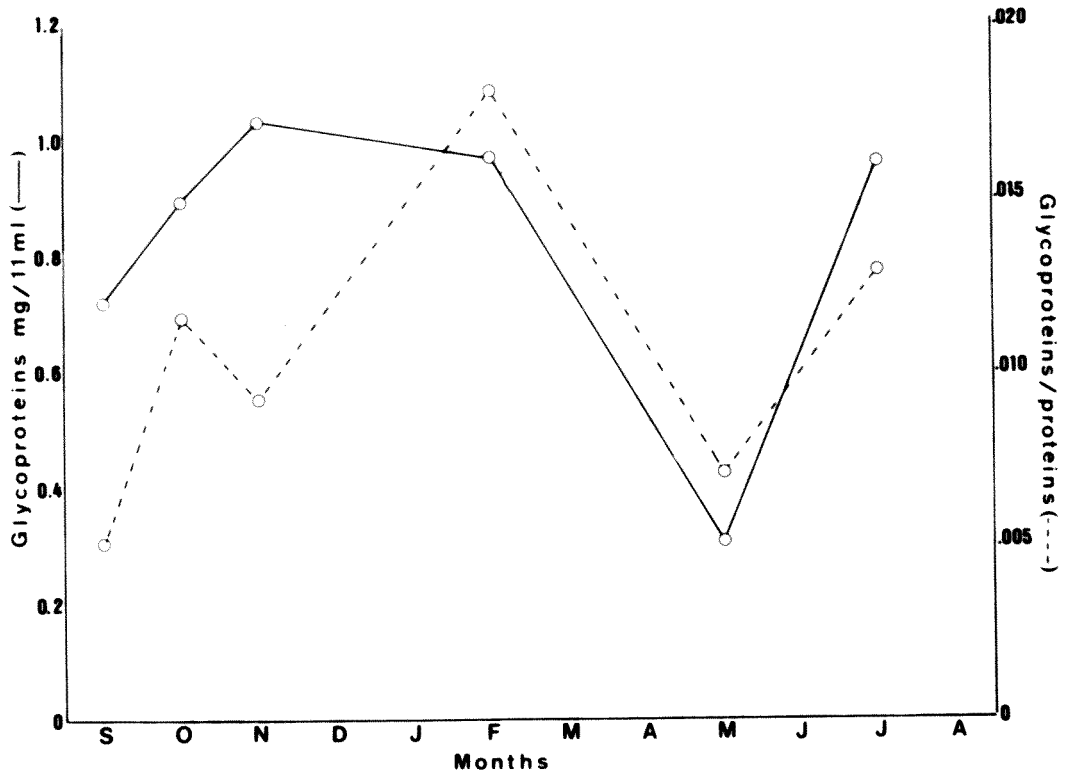


Figure 2. Seasonal variation in the content of thermal hysteresis glycoproteins in *Mytilus edulis*. Although the sampling dates do not necessarily correspond with the beginning of each month, the values for given month are placed directly over the letter for the month in question. The total contents of the samples were determined as described in Materials and methods. The dotted line indicates the ratio of glycoproteins/proteins while the solid line indicates the total protein content in the peak of purified glycoproteins.



antifreeze glycoproteins (de Vries *et al.*, 1970) or to a synergistic effect between several glycoproteins leading to a proportionally greater effect at low concentrations (Mulvihill *et al.*, 1980; Osuga *et al.*, 1980). Nonetheless, the magnitude of the effect is not large and would scarcely offer a significant protection to animals exposed to  $-20^{\circ}\text{C}$  or  $-30^{\circ}\text{C}$ .

The seasonal variation of nucleating agents in the hemolymph of *M. edulis* (Aunaas, 1982) partially resembles that shown by the purified thermal hysteresis glycoproteins (Fig. 2). Since nucleating agents and thermal hysteresis glycoproteins both need a strong ability to interact with water molecules, we investigated the nucleating potential of the glycoproteins isolated from the mussels as well as that of centrifuged mussel extracts. The nucleation potential of the mussel extract was considerable as its supercooling point was markedly higher than that of the corresponding dialysis buffer (Table III). A 1:10 dilution of the extract only slightly decreased the supercooling point. Boiling and centrifuging the extract decreased the supercooling point further, suggesting that the nucleating agents are macromolecular. As a control we measured the supercooling point of dialyzed rabbit serum, and found it to be similar to that of the dialysis buffer. Thus, the presence of nucleators does not simply reflect the presence of proteins in solution. The glycoproteins purified by our affinity chromatography method showed a significant nucleating effect, even though the effect was smaller than that of the mussel extract (Table III). Boiling the purified glycoproteins decreased the supercooling point, although it was not decreased to that of the dialysis buffer. As

these molecules have a relatively low molecular weight, it is possible that boiling does not completely destroy their nucleating capacity. Similar properties have been reported for the proteinaceous nucleating agents in freeze tolerant insects (Zachariassen & Hammel, 1976). Thus, our results indicate that some of the endogenous nucleators in *M. edulis* are these relatively low molecular weight glycoproteins purified by Concanavalin-A-Sepharose. As this method copurifies several molecules, we cannot be certain as to which molecule carries out which function. However, it is possible that the thermal hysteresis activity and nucleating activity are associated with the same molecule, as both actions require a strong affinity for water molecules. Thus, for *M. edulis* the thermal hysteresis activity of these glycoproteins is probably not their biologically significant activity but may simply reflect the high affinity for water necessary for their nucleating action. The increase in the levels of these glycoproteins in the winter is consistent with a role in the initiation of ice formation. However, the increase observed in July suggests that these molecules are also involved in other functions; possibly their ability to interact with water protects the mussel against desiccation. Current theories suggest that freezing injury is caused by cellular dehydration (Meryman, 1971). Thus, mechanisms which protect against cold induced dehydration may also protect against desiccation at higher temperatures. In fact in *Acmaea digitalis* and *Ilyanassa obsoletus* freezing and desiccation tolerances seem closely related (Roland & Ring, 1977; Murphy & McCausland, 1980). Interestingly, Bourget (1983) has observed an increase in the cold tolerance of *M. edulis* from the St. Lawrence Estuary in the summer. This

TABLE III  
Glycoprotein nucleating agents in *Mytilus edulis*,  
collected in December 1982

Sample	Suprcooling point $^{\circ}\text{C}$
Mussel extract	$- 5.5 \pm 1.2^{\text{a,b}}$
Mussel extract, boiled and centrifuged	$- 12.2 \pm 1.7$
Mussel extract, diluted 1:10 with 0.9% NaCl	$- 8.9 \pm 1.3$
0.9% NaCl	$- 19.9 \pm 1.7$
Dialysis buffer	$- 19.9 \pm 1.4$
Purified glycoproteins	$- 13.5 \pm 0.6^{\text{c}}$
Purified glycoproteins, boiled and centrifuged	$- 15.2 \pm 0.5$
Dialysis buffer	$- 19.9 \pm 1.4$
Rabbit serum	$- 21.0 \pm 1.3$

<sup>a</sup> All values represent the  $\bar{x} \pm \text{S.D.}$  of 5 determinations with the same sample.

<sup>b</sup> The mussel extract was prepared as described in Materials and methods and dialyzed against 10 mM TRIS HCl, 100 mM NaCl, pH 7.5.

<sup>c</sup> The glycoproteins were purified by affinity chromatography as described in Materials and methods and dialyzed against 10 mM TRIS HCl, 100 mM NaCl, pH 7.5 before the measurement of the supercooling point.

may well reflect the interplay of the increase in salinity experienced during the summer with the mid-summer increase in "antifreeze" glycoproteins, and suggests that in *M. edulis* protection against freezing and desiccation is achieved by related mechanisms.

### Acknowledgments

This study was supported by an N.S.E.R.C. operating grant to H.G. Many thanks are due to Roy Parker at Bedford Institute of Oceanography for the loan of the nanoliter osmometer, to Don Slaughter for helpful discussions, to Paul Fields for his permission to use the equipment for measuring supercooling points and for helpful discussions, to Lucie Martineau for technical assistance, and to Marcel Fr chet, Ted Hutchinson and John Himmelman for assistance in collecting the mussels.

### References

- AARSET, A. V., 1982. Freezing tolerance in intertidal invertebrates (A review). — *Comp. Biochem. Physiol.*, 73A: 571-580.
- AUNAAS, T., 1982. Nucleating agents in the haemolymph of an intertidal mollusc tolerant to freezing. — *Experientia*, 38: 1456-1457.
- BOURGET, E., 1983. Seasonal variations of cold tolerance in intertidal mollusks and relation to environmental conditions in the St. Lawrence Estuary. — *Can. J. Zool.*, 61: 1193-1201.
- CHUBA, J. V., W. J. KUHNO, R. F. NIGRELLI, J. R. VANDENHEEDE, D. T. OSUGA & R. E. FEENEY, 1973. Inhibition of lectins by antifreeze glycoproteins from an Antarctic fish. — *Nature*, 242: 342-343.
- DeVRIES, A. L., 1980. Biological antifreezes and survival in freezing environments. — Pages 583-607 in R. Gilles (ed.). *Animals and environmental fitness*. Vol. 1. Pergamon Press, Oxford, England, 619 p.
- DeVRIES, A. L., S. K. KOMATSU & R. E. FEENEY, 1970. Chemical and physical properties of freezing point-depressing glycoproteins from Antarctic fishes. — *J. Biol. Chem.*, 245: 2901-2908.
- MERYMAN, H. T., 1971. Osmotic stress as a mechanism of freezing injury. — *Cryobiology*, 12: 530-539.
- MULVIHILL, D. M., K. F. GEOGHEGAN, Y. YEH, K. DE REMER, D. T. OSUGA, F. C. WARD & R. E. FEENEY, 1980. Antifreeze glycoproteins from polar fish. — *J. Biol. Chem.*, 255: 659-662.
- MURPHY, D. J., 1977. A calcium-dependent mechanism responsible for increasing the freezing tolerance of the bivalve mollusc *Modiolus demissus*. — *J. exp. Biol.*, 69: 13-21.
- MURPHY, D. J., 1983. Freezing resistance in intertidal invertebrates. — *Ann. Rev. Physiol.*, 45: 289-299.
- MURPHY, D. J. & E. McCAUSLAND, 1980. The relationship between freezing and desiccation tolerance in the marine snail, *Ilyanassa obsoleta* (Stimpson). — *Estuaries*, 3: 318-320.
- OSUGA, D. T., R. E. FEENEY & Y. YEH, 1980. Co-functional activities of two different antifreeze proteins: the antifreeze glycoprotein from polar fish and the non-glycoprotein from a Newfoundland fish. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 63B: 401-406.
- PETERSON, G. L., 1977. A simplification of the protein assay method of Lowry *et al.* which is more generally applicable. — *Analyt. Biochem.*, 83: 346-356.
- ROLAND, W. & R. A. RING, 1977. Cold, freezing and desiccation tolerance of the limpet, *Acrmaea digitalis* (Eschscholtz). — *Cryobiology*, 14: 228-235.
- SLAUGHTER, D. & C. L. HEW, 1981. Improvements in the determination of antifreeze protein activity using a freezing point osmometer. — *Analyt. Biochem.*, 115: 212-218.
- THEEDE, H., R. SCHNEPRENHEIM & L. BERESS, 1976. Frostschutzglykoproteine bei *Mytilus edulis*? — *Mar. Biol.*, 36: 183-189.
- WEBER, K. & M. OSBORNE, 1969. The reliability of molecular weight determinations by dodecyl sulfate polyacrylamide gel electrophoresis. — *J. Biol. Chem.*, 244: 4406-4412.
- WILLIAMS, R. J., 1970. Freezing tolerance in *Mytilus edulis*. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 35: 145-161.
- ZACHARIASSEN, K. E. & H. T. HAMMEL, 1976. Nucleating agents in the hemolymph of insects tolerant to freezing. — *Nature*, 262: 285-286.



## DIRECTIVES AUX AUTEURS

### ORIENTATION DE LA REVUE

Le Naturaliste canadien (*Revue d'écologie et de systématique*) publie des articles inédits, rédigés en français ou en anglais, découlant de travaux de recherche en écologie fondamentale et appliquée, en systématique et dans certains domaines apparentés. Tout manuscrit soumis est l'objet d'une évaluation externe par des pairs.

### PRÉSENTATION GÉNÉRALE

Les manuscrits, dactylographiés à double interligne sur le recto de feuilles de 21,5 × 28 cm, seront expédiés en quatre exemplaires à l'adresse suivante: LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4 (Canada).

Les éléments du manuscrit sont les suivants: (1) le titre, le nom de l'auteur, le nom et l'adresse de l'institution à laquelle appartient l'auteur; (2) un titre courant d'un maximum de 60 lettres et espaces; (3) un résumé français et un résumé anglais; (4) le texte; (5) sur des feuilles séparées, les tableaux (numérotés en chiffres romains) et les légendes des figures (numérotées en chiffres arabes).

### TEXTE

La Direction de la revue recommande le plan suivant: résumé, *abstract*, introduction, matériel et méthodes, résultats, discussion, conclusion, remerciements et références bibliographiques.

On tiendra compte des remarques suivantes: (1) les caractères soulignés d'un trait simple sont composés en italique; (2) les notes inframarginales doivent être réduites à un strict minimum et numérotées consécutivement; (3) pour les unités de mesure, on doit utiliser le SI (système international d'unités).

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Elles sont indiquées dans le texte par le nom de l'auteur et l'année de publication. Dans la liste, à la fin du manuscrit, elles sont citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, en s'inspirant de la présentation suivante:

BOUCHARD, A. & P. F. MAYCOCK, 1978. Les forêts décidues et mixtes de la région appalachienne du sud québécois. — *Naturaliste can.*, 105: 383-415.

LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1979. *Écologie numérique*. 1. Le traitement multiple des don-

nées écologiques. — Masson, Paris & Les Presses de l'Université du Québec, Montréal, 197 p.

LEVINS, R., 1975. Evolution in communities near equilibrium. — Pages 16-50 in M. L. Cody & J. M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 545 p.

Les titres des périodiques doivent être abrégés selon «World List of Scientific Periodicals».

### ILLUSTRATIONS

Les photographies doivent être tirées sur papier glacé et fortement contrastées. On regroupe, autant que possible, les photographies sur une même planche, en les collant sur un carton rigide, sans oublier de les numérotter proprement et lisiblement au coin droit. Quatre séries sont requises.

Les dessins doivent être faits à l'encre de Chine sur papier à dessin blanc. Le lettrage doit être fait à l'aide d'un appareil à dessin ou l'équivalent (mais non à la machine à écrire ou par l'imprimante d'un ordinateur). Il doit être suffisamment grand pour avoir, après la réduction finale, au moins 2 mm de hauteur. En plus de l'original, on est prié de fournir trois copies de chacun des graphiques.

Dans le cas des dessins et des photographies, bien tenir compte de leur réduction à un format ne dépassant pas 12,5 × 20 cm, légende comprise.

On présentera la liste des légendes sur une page séparée. On indiquera cependant à l'endos des photographies et des dessins le nom de l'auteur et le numéro de figure.

### FRAIS

La revue n'impose aucune charge aux auteurs, mais elle invite ceux qui le peuvent à contribuer aux frais de publication.

Par ailleurs, la Direction de la revue limite ses frais de clichage à trois clichés par article. Les clichés additionnels, les hors-textes, les tableaux démesurés ou trop denses, de même que les corrections d'auteur, sont entièrement à la charge des auteurs.

### TIRÉS À PART

La revue offre gracieusement vingt-cinq tirés à part de chaque article.

## INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

### EDITORIAL POLICY

Are considered for publication in "*Le Naturaliste canadien*" (Revue d'écologie et de systématique) manuscripts in French or in English, based on *original research* in basic and applied ecology, systematics, and related sciences. Every manuscript will be subjected to normal reviewing process by external referees.

### GENERAL PRACTICES

Manuscripts should be typewritten in *double* spacing throughout, on one side of bond paper 21.5 × 28 cm, and submitted in *four* copies to: LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4 (Canada).

The sequence of material should be: (1) title, author's name, author's affiliation and address; (2) a running head of no more than 60 letters and spaces; (3) a French and an English abstract; (4) the manuscript proper; (5) on separate pages, Tables (numbered consecutively in Roman numerals) and Figure captions (numbered consecutively in Arabic numerals).

### MANUSCRIPT DETAILS

The arrangement of the contents should generally be as follows: *Résumé*, Abstract, Introduction, Materials and methods, Results, Discussion, Conclusion, Acknowledgments, and References.

In preparing copy please take the following remarks into account: (1) underscore only where italics are intended; (2) footnotes are to be avoided as far as possible, but if they must be used they should be numbered consecutively; (3) SI units should be used.

### REFERENCES

Literature references in the text should be by author, followed by year of publication. All papers referred to in the manuscript should be listed alphabetically by first author, according to the following examples:

BOUCHARD, A. & P. F. MAYCOCK, 1978. Les forêts décidues et mixtes de la région appalachienne du sud québécois. — *Naturaliste can.*, 105: 383-415.

LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1979. *Écologie numérique*. 1. Le traitement multiple des données écologiques. — Masson, Paris & Les Presses de l'Université du Québec, Montréal, 197 p.

LEVINS, R., 1975. Evolution in communities near equilibrium. — Pages 16-50 in M. L. Cody & J.M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 545 p.

Abbreviations for titles of periodicals should follow the "World List of Scientific Periodicals".

### ILLUSTRATIONS

Prints of *photographs* should be made on glossy paper with a wide range in tone. They should be cropped, mounted with rubber cement on white cardboard, and clearly numbered at the right corner of each photograph. Four complete sets of photographs must be submitted.

*Drawings* should be made with black india ink on white drawing paper. All lettering should be made with a lettering system (but no part of it type-written nor computer-printed). All lettering must be sufficiently large to be at least 2 mm on final reproduction. One original and three clean copies of each drawing should be submitted.

Drawings and photographs must be made to a scale allowing reduction to an area not exceeding 12.5 × 20 cm inclusive of captions.

Captions should be typed in paragraph form on a separate page. Each illustration should be clearly labelled on the back, giving the name of the author and the figure number.

### CHARGES

There is no systematic page charges, but any contribution toward cost of publication is welcomed.

The first three figures of each paper are free of charge. However, additional Figures, Tables or Figures requiring a fold-out leaf, broad or unusually dense Tables, as well as alterations in proof are fully charged to the author.

### REPRINTS

Twenty-five reprints are offered free of charge.

SÉRODES, J.-B., J. DESCHÈNES & J.-P. TROUDE Temps de submersion des marais à scirpe ( <i>Scirpus americanus</i> ) de l'estuaire du Saint-Laurent .....	119-129
BOURGET, E., D. ARCHAMBAULT & P. BERGERON Effet des propriétés hivernales sur les peuplements épibenthiques intertidaux dans un milieu subarctique, l'estuaire du Saint-Laurent	131-142
HIMMELMAN, J.H. & Y. LAVERGNE Organization of rocky subtidal communities in the St. Lawrence Estuary .....	143-154
GUDERLEY, H., D. VALLIÈRE & M.-J. LEMIRE Possible mechanisms of cold resistance in <i>Mytilus edulis</i> .....	155-161



**Estuaire du Saint-Laurent: processus océanographiques et écologiques**

***St. Lawrence Estuary: oceanographic and ecological process***

LACROIX, G.		
	Avant-propos .....	3
LEGENDTRE, L. & S. DEMERS		
	Auxiliary energy, ergoclines and aquatic biological production .....	5-14
NIHOUL, J.C.J.		
	Modélisation des processus physiques, chimiques et biologiques dans un estuaire: exemple de l'estuaire et de la plume de l'Escaut .....	15-29
INGRAM, R.G.		
	Frontal characteristics at the head of the Laurentian Channel .....	31-38
BAH, A. & L. LEGENDRE		
	Biomasse phytoplanctonique et mélange de marée dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent .....	39-49
DRAPEAU, G. & R. MORIN		
	Influence du glacié sur la répartition minéralogique de la fraction sableuse de la zone littorale dans la région de Trois-Pistoles .....	51-56
GAGNÉ, J.-P. & J.-R. BRINDLE		
	Composés phénoliques en milieu côtier: contribution de la région de Baie-Comeau et du fjord du Saguenay .....	57-64
PAINCHAUD, J. & J.-C. THERRIAULT		
	Heterotrophic potential in the St. Lawrence Estuary: distribution and controlling factors .....	65-76
THERRIAULT, J.-C. & M. LEVASSEUR		
	Control of phytoplankton production in the lower St. Lawrence Estuary: light and freshwater runoff .....	77-96
RAINVILLE, L.A. & B.M. MARCOTTE		
	Abundance, energy, and diversity of zooplankton in the three water layers over slope depths in the lower St. Lawrence Estuary .....	97-103
RIVIÈRE, D., D. ROBY, A.C. HORTH, M. ARNAC & M.F. KHALIL		
	Structure génétique de quatre populations de hareng de l'estuaire du Saint-Laurent et de la baie des Chaleurs .....	105-112
WHORISKEY, F.G., A. GAUDREAU, N. MARTEL, S. CAMPEAU & G.J. FITZGERALD		
	The activity budget and behavior patterns of female threespine sticklebacks, <i>Gasterosteus aculeatus</i> (L.), in a Québec tidal salt marsh .....	113-118

(Suite au verso)

(Continued on inside back cover)



# LE NATURALISTE CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 112  
NUMÉRO 2  
1985



UNIVERSITÉ LAVAL  
QUÉBEC



# LE NATURALISTE CANADIEN

Revue d'écologie et de systématique

CN ISSN 0028-0798

RÉDACTEUR

GUY LACROIX

RÉDACTEUR-ADJOINT

PIERRE MORISSET

ADMINISTRATEUR

ANDRÉ CARDINAL

## COMITÉ DE RÉDACTION

DENIS BARABE, *Jardin botanique de la ville de Montréal*

CYRILLE BARRETTE, *Département de biologie, Université Laval*

PIERRE BELLEFLEUR, *Département des sciences forestières, Université Laval*

BERNARD BERNIER, *Faculté de foresterie et de géodésie, Université Laval*

CARL M. BOYD, *Département d'océanographie, Université Dalhousie, Halifax*

EDWIN BOURGET, *Département de biologie, Université Laval*

PIERRE COUILLARD, *Département des sciences biologiques, Université de Montréal*

JEAN-MARC DESCHÉNES, *Station de recherches, Agriculture Canada, Sainte-Foy, Québec*

ROBERT GAUTHIER, *Herbier Louis-Marie, Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation, Université Laval*

PIERRE LEGENDRE, *Département de sciences biologiques, Université de Montréal*

WILLIAM C. LEGGETT, *Département de biologie, Université McGill*

JEREMY McNEIL, *Département de biologie, Université Laval*

BERNARD J.R. PHILOGENE, *Département de biologie, Université d'Ottawa*

Publication trimestrielle de l'Université Laval, LE NATURALISTE CANADIEN (Revue d'écologie et de systématique) publie des articles *inédits*, rédigés en français ou en anglais, découlant de travaux de recherche en écologie, en systématique et dans certains domaines apparentés. La revue s'intéresse également aux aspects appliqués, notamment dans la perspective des ressources agricoles, forestières et halieutiques du Québec et du Canada oriental et nordique.

LE NATURALISTE CANADIEN (Revue d'écologie et de systématique) est placé sous la responsabilité des doyens de trois facultés de l'Université Laval: Faculté des sciences et de génie, Faculté de foresterie et de géodésie et Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation. Il est publié grâce à des subventions du Fonds F.C.A.R. du Québec pour l'aide et le soutien à la recherche et du Conseil de la recherche en sciences naturelles et en génie du Canada.

Toute demande concernant les droits de reproduction doit être soumise à: L'Administrateur, LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4.

Toute correspondance touchant les abonnements doit être adressée aux Presses de l'Université Laval, Case postale 2447, Québec G1K 7R4. L'abonnement annuel est de \$19 (personnel), \$21 (personnel, étranger) et \$37 (collectif, multi-user). Le numéro régulier se vend \$6.

Répertorié dans Biological Abstracts, Asher's  
Guide, Botanical Periodicals, RADAR et Périodex

Courrier de la deuxième classe — Enregistrement n° 1768

Dépot légal — Deuxième trimestre 1985. Bibliothèque nationale du Québec — Bibliothèque nationale d'Ottawa

**SHOAL SPAWNING OF BROOK TROUT, *SALVELINUS FONTINALIS*,  
IN A PRECAMBRIAN SHIELD LAKE<sup>1</sup>**

J. M. FRASER

Ontario Ministry of Natural Resources  
Research Section, Fisheries Branch  
Box 50, Maple (Ontario) L0J 1E0

**Résumé**

La truite mouchetée (*Salvelinus fontinalis*) du lac Dickson (Ontario) fraie dans deux zones peu profondes, d'une superficie respective d'environ 450 et 80 m<sup>2</sup>. La plus importante frayère est sur un fond de sable graveleux, a la forme d'un demi-cercle et s'étend à près de 25 m de la rive, dans moins de 1 m de profondeur. Il semble que les géniteurs soient attirés par l'eau souterraine qui filtre à travers le fond à différents endroits. Les femelles concentrent leur nidification dans ces zones et, bien que l'on puisse distinguer quelques sillons seulement, la frayère est en réalité composée de sillons contigus qui forment plusieurs zones aux contours irréguliers. Celles-ci comptent pour environ 25% de la superficie. Des études d'étiquetage et de recapture, effectuées en octobre 1967, ont établi à 1 300 la population de poissons adultes, d'une longueur moyenne de 41 cm. L'âge des reproducteurs variait de 2+ à 8+, mais 80% d'entre eux étaient de 3+ et 4+. Les mâles et femelles étaient en nombre identique, et chaque femelle produisait en moyenne 2 300 œufs. Le frai a eu lieu de la mi-octobre jusqu'à la fin de novembre, alors que les plus importantes pontes sont survenues pendant les dix premiers jours de novembre. L'éclosion s'est produite pendant le mois de février et les alevins se sont détachés du gravier en mars-avril. Des carottes-échantillons ont révélé que le taux élevé de mortalité des œufs (plus ou moins 30%) est dû à la superposition des sillons. La cause du décès des embryons dans les dernières phases de leur développement pourrait être liée à la baisse des teneurs en O<sub>2</sub> dissous. Le nombre restreint de frayères convenables dans le lac Dickson explique probablement la faible densité de la population.

**Abstract**

Brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in Dickson Lake, Ontario, spawn on two shoal areas of approximately 450 m<sup>2</sup> and 80 m<sup>2</sup>, respectively. The larger spawning bed is a gravel-sand shoal that extends in the form of a semi-circle up to 25 m from the shore in water less than 1 m deep. Spawning fish are apparently attracted to groundwater which seeps slowly up through the shoal at various locations. Females concentrate their redd-digging activities over the seepage areas and, although a few individual redds are distinguishable, the actual spawning bed is made up of contiguous redds which form several irregularly shaped "cleaned" areas on about 25% of the shoal area. Tag and recapture studies, in October 1967, placed the adult population at 1,300 fish averaging 41 cm in length. Spawners ranged from 2+ to 8+ years of age, but 80% were in the age 3+ and 4+ classes. The sex ratio was even and egg production averaged 2,300 per female. Spawning occurred from mid-October to late November, with peak egg deposition occurring during the first ten days of November. Hatching occurred during February, and fry emerged from the gravel through March into April. Core samples removed from the spawning bed indicated substantial egg mortality

<sup>1</sup> Contribution no. 83-04 of the Ontario Ministry of Natural Resources, Research Section, Fisheries Branch, Box 50, Maple (Ontario) L0J 1E0.

(>30%) due to superimposition of redds. Also, there was evidence of mortality of embryos in late stages of development that was probably related to decreased levels of dissolved oxygen. The limited amount of suitable spawning facilities available to Dickson Lake brook trout has probably limited the size of the population.

## Introduction

This paper describes the shoal spawning of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in a Precambrian Shield lake, and assesses factors essential for successful reproduction of the population. Brook trout are primarily stream spawners, and their spawning behaviour in streams has been well described (e.g. White, 1930; Greeley, 1932; Hazard, 1932; Ricker, 1932). However, many lake populations of brook trout are dependent on the availability of suitable spawning areas within the lake basin. Webster's (1962) studies in the waters of the Adirondack Mountains of New York identified lack of suitable bottom types or spring seepage as limiting factors on natural reproduction of brook trout. A corollary is that the size of the population is dependent, to a point, on the amount of suitable spawning area available. To explore this relationship, and to better understand shoal spawning, investigations were conducted on the ancestral spawning area of brook trout in Dickson Lake, Algonquin Park, Ontario. Specific spawning bed studies conducted in 1966 and 1969, combined with general population studies and observations made during 1962-1982, are the basis of this paper. The population study will be reported on later.

## Study area

Dickson Lake, located at approximately 45°47' N and 78°13' W, is 986 ha in area and has a maximum depth of 21 m and a mean depth of 8.5 m. Its waters are slightly acidic (pH 6.4-6.9), poorly buffered (total alkalinity 10 mg/L) and relatively infertile (TDS 58 mg/L). The fish community, in addition to brook trout, is made up of lake trout (*Salvelinus namaycush*), lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*), cisco (*Coregonus artedii*), ling (*Lota lota*), white sucker (*Catostomus commersoni*), longnose sucker (*Catostomus catostomus*), brown bullhead (*Ictalurus nebulosus*), yellow perch (*Perca flavescens*), pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*), and a number of cyprinid species.

Brook trout are known to spawn on two ancestral spawning areas in Dickson Lake: a) the "main spawning bed", which is a gravel-sand shoal approximately 450 m<sup>2</sup> in area; and b) the "Cisco Bay bed", a smaller gravel-sand shoal about 80 m<sup>2</sup> in area. Both areas are in the south part of

the lake but they are about 3 km apart. All studies were conducted on the main spawning bed.

## Methods

Tag and recapture studies were conducted in most years between 1962 and 1982, but, for the purpose of this paper, the 1967 data were used to describe the brook trout spawning population. In 1967, the main spawning bed was seined on October 24, October 30 and November 6. Captured brook trout were tagged with a modified Carlin tag, fin-clipped, measured and sexed before release. The seine was constructed of 2.5 cm square mesh nylon, and was 60 m long and 2.4 m deep. Ratios of tagged to untagged fish, caught by anglers during the following spring, were used to calculate modified Petersen-type estimates (Bailey, 1951) of the spawning population. Confidence limits (95%) were determined from Clopper & Pearson's (1934) charts for binomial proportions. During the spring fishery in 1968 (April 28-May 21), anglers were interviewed twice daily and their catches were examined.

Agres were determined by counting annuli on scales that were collected at spawning time. The ovaries of 37 mature brook trout caught during 1964-1972 were removed and preserved in Gilson's fluid (Bagenal & Braum, 1978). Later, the total number of maturing eggs were counted for each female, and a regression equation was calculated to describe the relationship with fish length.

To measure the spawning area of the shoal, a wooden frame (3.05 x 3.05 m) was placed on the shoal near the end of the spawning season and photographed from the air. The known area within the frame provided a scale with which to measure the area cleaned by spawning brook trout. Random samples of the gravel-sand substrate were removed from the cleaned areas and adjacent areas of the shoal. The samples were separated into six classes by washing through six standard sorting sieves with the following square mesh openings (mm): 25.0; 16.0; 12.5; 4.75; 1.18; and 0.30. In September 1982, intra-gravel water temperatures, in and adjacent to the spawning area, were mapped by taking readings with a thermistor thermometer at approximately 30 cm intervals along lines transecting the area. A shielded thermistor probe was forced into the gravel to a depth of 10 cm, and temperature was recorded after 30 s.

Winter spawning bed studies were conducted mainly between 1965 and 1969. During January-March 1966, temperature of intragravel water was monitored at three stations with Taylor temperature recorders (7-day). In the winter of 1969, intragravel water temperatures were recorded at two stations with Ryan model G thermographs (30-day).

Intragravel water samples were taken from standpipes (McNeil, 1962) at five stations on February 8, March 9 and 17, 1966 and were analyzed for dissolved oxygen content by a micro Winkler method (McNeil, 1962). During January-March 1969, dissolved oxygen content of water samples taken from two stations on four occasions was measured by means of a Hach kit. To assess the degree of acid precipitation, water samples were collected monthly, either through holes in the ice or from the lake surface, during February-May 1979. Sample pH was measured using Radiometer 29 and Corning 109 pH meters.

To measure the deposition of eggs in a "preferred spawning site", five metal cylinders (10.2 cm dia. x 20.3 cm long with pull wires attached) were buried 20 cm deep (in a vertical position) and 25 cm apart in a line under the site prior to spawning in October 1965. Gravel core samples, containing eggs, were obtained by pulling the cylinders up through the substrate in February 1966. In February 1969, ten random samples were removed from the spawning bed by using a hand boat bailer in conjunction with a stream bed core sampler (McNeil & Ahnell, 1964).

Emergent fry traps were set and catches were recorded five times during February 23-May 7, 1966. The traps (20 x 20 cm; 10 cm deep) were constructed of perforated aluminum sheet with hardware cloth (6 mm mesh) on the bottom, which was covered by a 2 cm deep layer of medium size gravel.

## Results

### THE SPAWNING POPULATION

The 1967 tag and recovery data are representative of fall spawning of Dickson Lake brook trout. Spawning brook trout ranged from 2+ to 8+ years of age with the majority (80%) in the 3+ and 4+ age classes (Table I). Only a few fish were mature at age 2+. Females were more numerous than males in the sample of fish for which ages could be assigned but, overall, the sex ratio was about even (51% female). The preponderance of females in the aged sample was due to the relative difficulty of removing scales from male fish at spawning time. Apart from this, however, more older females than older males were caught. Only mature brook trout were captured on the spawning area, averaging  $41.0 \pm 0.37$  cm fork length (range 29.5-53.3 cm).

Egg counts of ovaries collected in the month of October in 1964-1972 were found to be correlated curvilinearly ( $\log Y = 3.3128 + 2.9632 X$ ,  $r^2 = 0.8367$ ) with female length (Fig. 1). On this

TABLE I  
Length distribution by age of adult brook trout captured on the main spawning bed in Dickson Lake, fall 1967

Fork length (cm)	Age (years)							Not aged	Total	No. of females
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+			
28.0-29.9	1							1	2	1
30.0-31.9	3	2							5	2
32.0-33.9	2	9							11	3
34.0-35.9		23							23	14
36.0-37.9		21							21	11
38.0-39.9		16	4					3	23	11
40.0-41.9		6	17						23	13
42.0-43.9		2	22					6	30	15
44.0-45.9			12	4	1			10	27	13
46.0-47.9			2	7	3			5	17	9
48.0-49.9				4	4	1		2	11	7
50.0-51.9						3		1	4	3
52.0-53.9							1	1	2	
Total	6	79	57	15	8	4	1	29	199	102
% age computed	4	46	34	9	5	2	1			
% female	33	55	51	56	88	100	0	34	51	

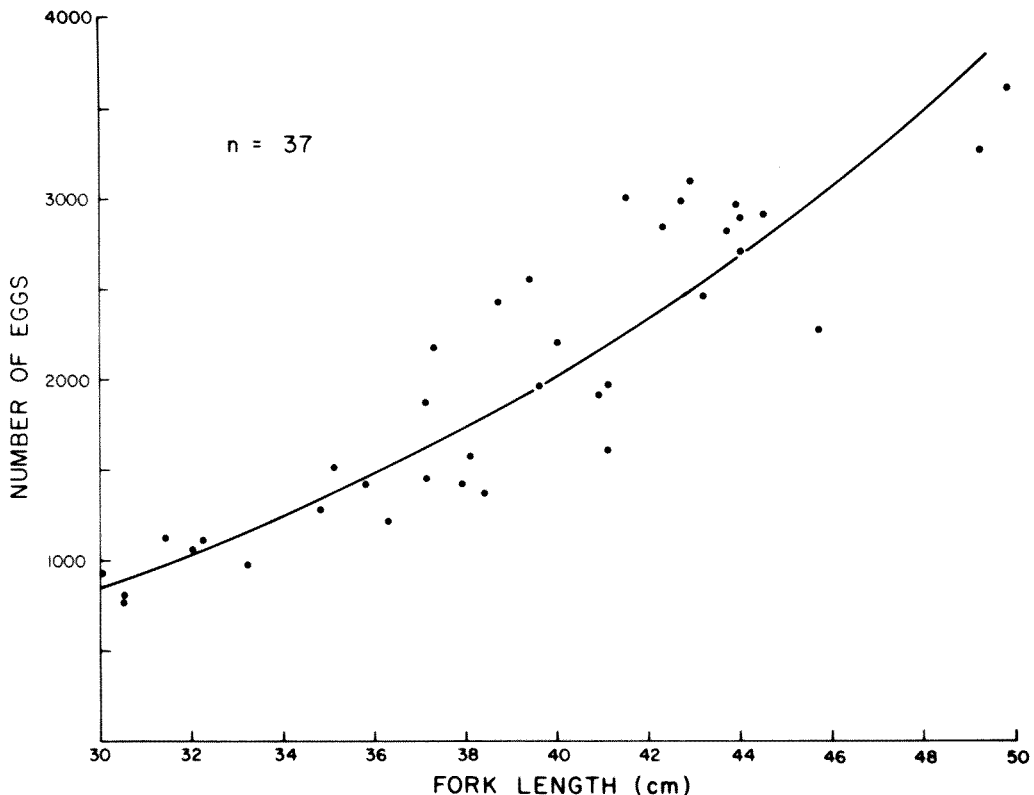


Figure 1. Relationship between the number of eggs produced and the length of the female brook trout caught in Dickson Lake in October during 1964-1972.

basis, the 1967 spawning population produced 2,300 eggs per female (range 800-3,800). The fecundity of Dickson Lake brook trout was slightly greater than that of several other large brook trout strains, as listed by Power (1980). Egg size was apparently not related to the size of the female. For example, twenty eggs from a 33.0 cm female averaged 4.9 mm in diameter, compared to a mean of 4.8 mm for 20 eggs from a 43.8 cm female.

The 1967 fall spawning population of brook trout in Dickson Lake is estimated to have numbered 1,296 fish (95% confidence limits 1,023-1,582). This estimate is based on the capture of 73 tagged trout (173 were tagged and released in October 1967) and 475 untagged adults by anglers in May 1968. The effect of recruitment of young fish on the estimate was eliminated by using only those fish in the anglers' catch exceeding 30 cm in length.

Tag recaptures from fish tagged several years suggest that brook trout spawn each year at the same spawning bed. Of the 24 fish (17 females, 7 males) recaptured in 1967, six had been tagged

in 1964 and three of these had been recaptured in 1965. Fifteen of the recaptures had been tagged in 1965 and, of these, four had been recaptured in 1966. Undoubtedly, more tagged fish used the spawning bed in 1966, but seining was restricted to only one haul in that year on account of very poor weather conditions which persisted during the fall period.

#### MAIN SPAWNING BED

The main spawning bed is a semi-circular gravel-sand shoal that extends about 25 m from shore and about 30 m along a low sloping shore. The depth of water over most of the shoal is 50-75 cm and, at the outer edge, about 85 cm. The water level can fluctuate up to 15 cm during spawning season, and as much as 30 cm at other times. Brook trout spawn on only part of the shoal. This part is well defined and takes on a "cleaned" appearance due to the redd-digging activities of female trout and courtship behaviour of the males (Fig. 2). Aerial photographs in various years between 1962 and 1982 show that the cleaned portion of the shoal is practically identical in shape

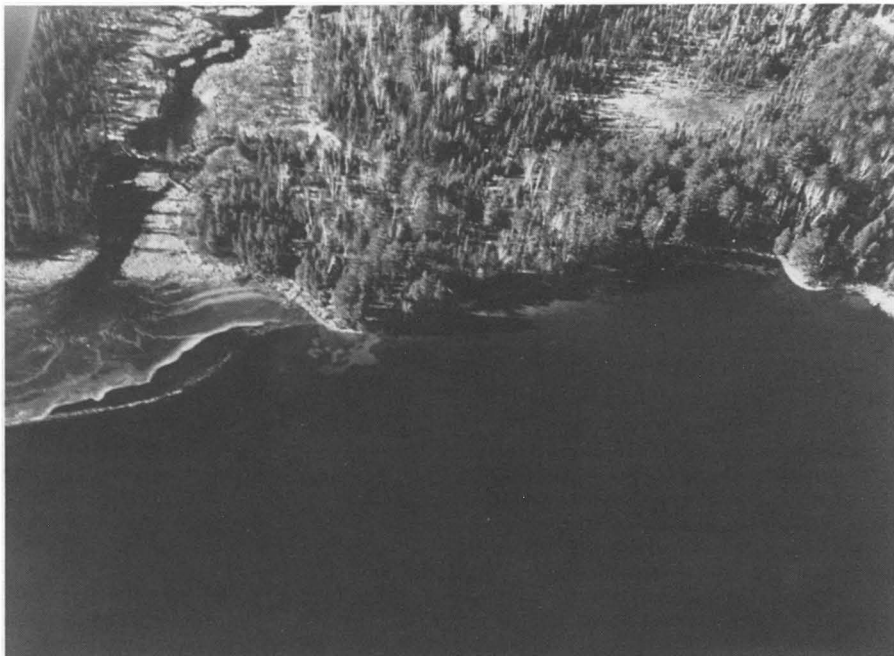


Figure 2. Aerial photograph of the main brook trout spawning area in Dickson Lake, October 1962.

and area from year to year. The cleaned area where the eggs are deposited measures about 112 m<sup>2</sup>.

Spawning brook trout appear to select this specific area to spawn because of the groundwater seepage through the gravel-sand substrate. No measurements of the rate of seepage have been made, but dispersal of fluorescein dye placed at the substrate-water interface is very slow. Some seepage was visible at the junction of the cleaned area with the shoreline (Fig. 2). The location and extent of seepage was determined by measuring the temperature of intragravel water (at gravel depth 10 cm) at approximately 30 cm intervals along lines transecting the cleaned areas (Fig. 3). This series of temperature readings on September 1, 1982 shows that intragravel water in the cleaned area was 1.5°C colder on average than intragravel water in immediately adjacent, undisturbed areas (Table II). Although the cleaned area had a deposit of fine silt on the substrate at this time, it was still distinguishable from adjacent areas.

The substrate in the cleaned portion of the spawning area was made up of a mixture of about 70% gravel, 20% sand and 10% finer material (Table III). Much of the gravel was coarse (>1 cm) and contained some rocks up to 10 cm in diameter. In contrast, the adjacent areas consisted of about 60% fine and coarse sand compacted with gravel. Pipewort (*Eriocaulon* sp.) was sparse in the sandy areas.

#### SPAWNING

Adult brook trout first appear on the spawning bed in mid-October. Numbers increase during the following two weeks and reach a peak in early November. Although egg deposition has been observed as early as October 17 in 1963, peak deposition consistently occurs during the first 10 days of November. Eggs have been stripped from female brook trout as late as November 18, and it is likely that spawning is not complete until the end of November.

Data collected during the 1964 spawning season on five different seining dates describe the spawning activities of male and female trout (Table IV). Males were more numerous on the spawning bed, especially early in the season, and females were present in equal numbers only at the spawning peak (about November 7). Males apparently spent a longer period of time on the spawning area, probably 15-20 days, while females were seldom seen on the bed more than 10 days after their first appearance (Table IV). This is in agreement with Hatch & Webster's (1961) estimate of a mean spawning time of 11.8 days for female brook trout. Although the sex ratio over the period October 24-November 11 was almost even, more males were captured because they remained on the spawning bed longer. Note that at peak spawning (November 7), 78% of females captured were new arrivals compared to 41%

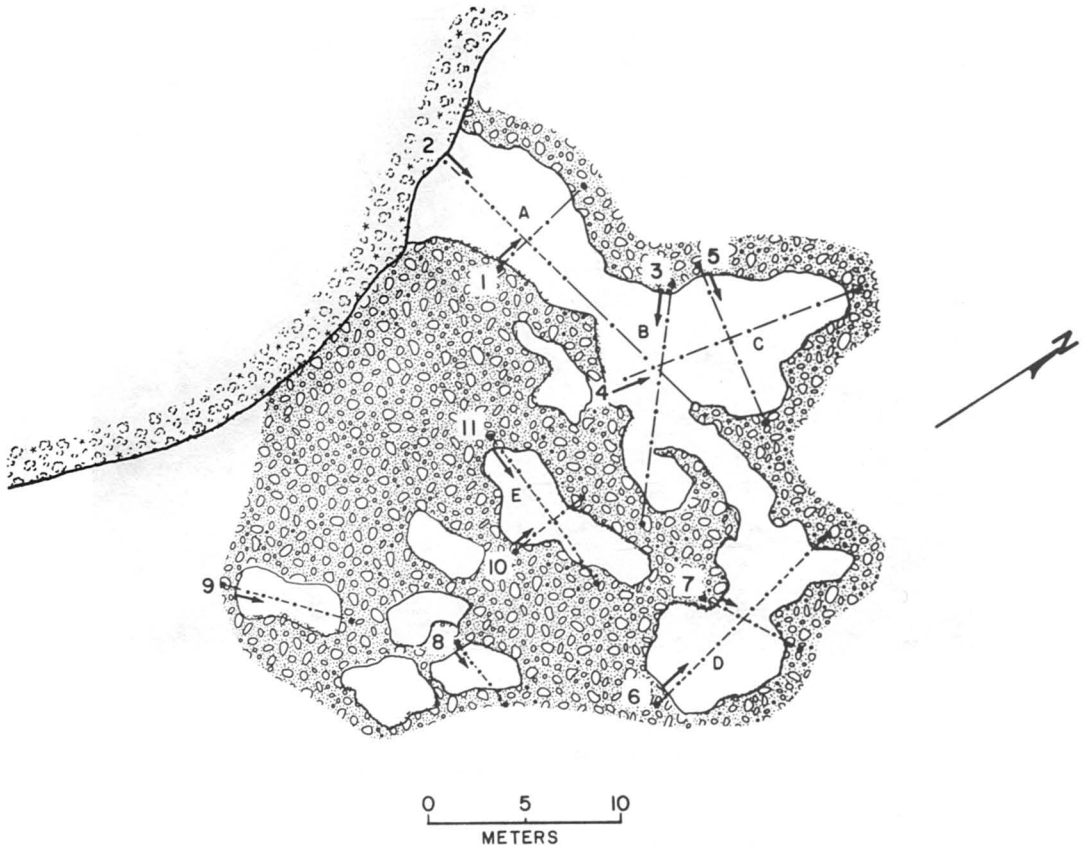


Figure 3. Sketch, roughly to scale, of main brook trout spawning area in Dickson Lake. Numbered transect lines show locations (indicated by dots) of intragravel water temperatures recorded in Table II. Locations of temperature and oxygen stations (Table VI) are designated by letter.

TABLE II

Temperature (°C) of intragravel water at various stations within and adjacent to redd-digging area on September 1, 1982 (see Fig. 3)

Transect no.	Water depth (cm)	Temperatures												
		Undisturbed area	Redd-digging (cleaned) area									Undisturbed area		
1.	50	15.9	14.5	14.4	14.0									15.7
2.	5-75	16.4	16.4	15.4	14.3	14.3	14.0	14.1	13.9	13.6	13.7	13.4		15.6
3.	72	16.1	14.8	14.6	14.5	14.2	13.6	13.7					15.7	
4.	70-75	—	14.9	14.6	13.6	14.2	14.7	14.1	13.8				15.6	
5.	70-75	16.2	15.5	15.1	14.1	14.8	15.1						16.0	
6.	80	15.7	13.6	12.7	13.3	14.1	13.8	13.5	13.5	14.4	14.6	14.7	16.0	
7.	85	16.0	15.7	14.7	13.8	14.9							16.0	
8.	62	15.8	14.7	14.4	13.8	14.9							15.8	
9.	62	15.8	14.1	14.2	14.4	14.4	14.6	14.9					16.1	
10.	65	16.0	13.0	13.0	13.5								15.3	
11.	65-73	16.0	14.2	13.5	13.4	12.3	13.6	13.6	12.5	14.0	14.2	13.5	15.5	

TABLE III  
Mean percent by weight of gravel and sand retained by standard sieves

	No. of samples	% total weight of samples retained by sieve with opening of					
		25.0	16.0	12.5	4.75	1.18	0.30
Cleaned spawning area	20	29 <sup>a</sup>	14	7	20	19	11
Adjacent area	6	10	8	4	18	13	48

<sup>a</sup> Approximately 10% of material in the 25.0 mm sieve exceeded 50.0 mm in diameter.

new male arrivals (Table IV). Females evidently leave the spawning bed soon after spawning. Of the 23 females tagged on November 3, 1964, ten were recaptured on November 7 as "spent females" and apparently vacated the area soon after.

Spawning activities, especially redd-digging, are concentrated in the centers of the cleaned areas where seepage appears to be strongest. Periodic observations from a perch in a tree overlooking the spawning bed indicate that fish dig redds and spawn in these "preferred sites" throughout the spawning season. Only rough estimates of the deposition and distribution of eggs in the spawning bed are available. In January 1969, the number of eggs and alevins contained in ten core samples collected at random through

holes in the ice covering the cleaned areas averaged  $21.9 \pm 13.8$  per sample, indicating a contagious distribution of eggs in the spawning bed (Table V). This density is very similar to the average density of  $19.4 \pm 7.1$  determined by Baldwin (1954, unpublished) in the same spawning bed 15 years earlier (Table V). By comparison, four core samples removed from a preferred site averaged 117 eggs and alevins per sample (Table V). The mean deposition, however, from the two random series is one egg/4 cm<sup>2</sup> or 2,500 eggs/m<sup>2</sup>.

#### WINTER CONDITIONS OF SPAWNING SITES

Groundwater seepage not only attracts the spawning fish, but it provides a favourable medium for development of the embryos during the extremely cold winter climate. Winter temperature

TABLE IV  
Numbers of brook trout tagged and recaptured on the main spawning bed of Dickson Lake during 1964 spawning season\*

	Oct. 24	Oct. 29	Nov. 3	Nov. 7	Nov. 11	Total tagged
Males	17T	6 29T	7 13 28T	11 17 20 33T	6 16 20 26 3T	
Daily total	17	35	48	81	71	110
Females	4T	1 22T	6(2) 23(2)T	1(1) 4(4) 11(10) 57(5)T	(1) 26(11) 2(1)T	
Daily total	4	23	29(4)	73(20)	29(13)	108
Males & females	21	58	77	154	100	218
% females	19	40	38	47	29	49.5

\* Original tagging designated by "T". Other values on same line represent recaptures of these fish. Spent females (in parentheses) are included in preceding number.



TABLE V

Numbers of brook trout eggs and alevins collected from random core samples (10.2 cm dia. × 20.3 cm long) removed from cleaned area of shoal, Dickson Lake

Core sample	Temp. °C	Dissolved oxygen (mg/L)	Live		Dead			Total
			Eyed eggs	Alevins	Pre-eyed eggs	Eyed eggs	Alevins	
<i>Series A (1969)<sup>a</sup> - random</i>								
1	5.0	6	54	22	62			138
2	4.0	7	3					3
3	—	5	2		3			5
4	4.0	3		3	1			4
5	3.8	4						3
6	3.0	5						6
7	3.7	6						0
8	1.8	7		1				1
9	5.6	5	1	50	2			53
10	4.0	6		1	5			6
Total			60	77	82			219
% of total			27	35	37			
<i>Series B (1954)<sup>b</sup> - random</i>								
1	5.5							0
2	—							0
3	5.5		2	21	26	1		50
4	6.3	7		1				1
5	6.3							0
6	—		11	7	9	13		40
7	4.4		6	2				8
8	3.3							0
9	3.2							0
10	—		6	58	9	1	2	76
11	4.1			3				3
12	—			32	3		3	38
13	4.1		1	26	6	1	2	36
Total			26	150	53	16	7	252
% of total			10	60	21	6	3	
<i>Series C (1966)<sup>c</sup>, from preferred site</i>								
1				38	56	58		152
2				10	129	167		306
3				3	3	2		8
4				0	0	0		0
Total				51	188	227		466
% of total				11	40	49		

<sup>a</sup> Series A samples were removed on February 19, 1969 using core sampler (McNeil & Ahnell 1964) and hand bilge pump.

<sup>b</sup> Series B samples were removed on February 16, 1954 (Baldwin, unpublished data) by pulling buried metal cylinders up through gravel substrate.

<sup>c</sup> Series C samples were removed from preferred site (Station C) on February 23, 1966 by pulling buried metal cylinders up through the gravel substrate.

(January-March) of intragravel water varied spatially, ranging from 7°C in the centers of the cleaned areas to 1.6°C in the peripheral areas (Fig. 3, Table VI). In late summer, warmer intragravel water temperatures, ranging from 12.3 to 15.7°C (Table II) in the cleaned areas, suggest that the source of seepage is at or near the surface of the watershed and is influenced by atmospheric conditions. During the period of ice cover, the temperature of intragravel water at any particular site changes very little (Table VI). Freezing in the gravel near shore is prevented by the warm seepage and, consequently, the ice cover varies from several centimetres thick near shore to about 60 cm thick over the deep part of the shoal. Over much of the spawning bed at mid-winter, there is only a 15 cm (or less) deep layer of water between the bottom of the ice and the gravel surface.

The dissolved oxygen content of intragravel water also varied spatially throughout the spawning bed, apparently influenced by the rate of seepage. Water samples collected from five stations in the spawning bed during January-March 1966 contained 4-8 mg/L of dissolved oxygen (Table VI). Although oxygen content varied from station to

station, there were only slight fluctuations in content at any station during that two-month period. This situation contrasts with 1969 data which show a decrease in oxygen content from January-March of that year (Table VI).

The pH of ambient water on and in the vicinity of the spawning bed was found to decrease from 6.4-6.7 in February-March to about 5.1 in April 1969 (Table VII). This pH depression, which is associated with spring runoff, roughly coincided with the emergence of brook trout fry from the spawning beds.

#### EMBRYONIC DEVELOPMENT

Brook trout eggs, in the spawning bed, hatch during February after a developmental period of approximately 100 days. Random core samples removed on February 19, 1969 contained 77 live alevins and 60 live eyed eggs (Table V). Baldwin (unpublished) reported 150 live alevins and 26 live eyed eggs removed on February 16, 1954. Core samples removed from a preferred site (station C) on February 23, 1966 contained 51 live alevins and no live eggs (Table V). Given that egg deposition is spread over five weeks in the

TABLE VI  
Temperature (°C) and O<sub>2</sub> (mg/L) intragravel water on spawning area (Top),  
and at stations B and C (Bottom)

Winter 1966	Station					
	A	B	C	D	E	
<i>Temperature (10-day mean)</i>						
Jan. 28-Feb. 6		3.2(2.2-3.5) <sup>a</sup>	3.4(2.5-4.0)		1.6(1.1-2.2)	
Feb. 7-16		3.3(2.2-4.2)	3.4(2.8-4.0)		1.6(1.1-2.5)	
Feb. 17-26		3.2(2.2-3.5)	2.8(2.2-3.3)		2.5(1.9-3.0)	
Feb. 27-Mar. 8		3.6(3.0-4.2)	2.8(2.2-3.0)		1.6(1.1-2.2)	
Mar. 9-18		4.1(3.0-4.4)	2.8(2.2-3.3)		1.9(1.7-3.0)	
Mar. 19-25		2.8(2.2-3.0)	3.0(2.2-3.3)			
<i>Dissolved oxygen</i>						
Feb. 8	7.0	6.5	4.5	5.0	6.0	
Mar. 9	8.0	5.5	4.0	4.5	7.0	
Mar. 17	6.5	6.0	4.0	5.0	6.5	
Winter 1969	Station B			Station C		
	Temperature min. <sup>c</sup>	Temperature max. <sup>c</sup>	Dissolved oxygen <sup>b</sup>	Temperature min. <sup>c</sup>	Temperature max. <sup>c</sup>	Dissolved oxygen
Jan. 14-27	4.5	5.5	7	6.5	7.0	8
Jan. 28-Feb. 12	4.5	5.5	8	6.5	7.0	6
Feb. 18-Mar. 6	4.0	5.5		6.5	7.0	5
Mar. 6-Mar. 20	4.5	5.0	5	6.5	7.0	5

<sup>a</sup> Range of daily mean temperatures is in parentheses.

<sup>b</sup> Oxygen determinations made on first day of period.

<sup>c</sup> Mean minimum-maximum.

fall, and that variable temperature and dissolved oxygen conditions exist throughout the spawning bed, the hatching period likely extends through February. Newly-hatched alevins ( $n = 15$ ) averaged  $20.4 \pm 0.3$  mm in length on February 16, 1965.

After hatching, brook trout alevins remain in the gravel, deriving nourishment from their yolk sacs until March, when they emerge as new fry. Emergent fry traps set on the spawning bed in February 1966 caught only 22 fry from March 9 to May 7. Since 10 of these were caught during March 17-28, this period was likely the time of peak emergence. The small catch of the fry traps was due to poor trap design. It was found that the bottom of the traps did not fit firmly against the rough gravel surface of the spawning bed, and fry were observed to escape the trap by emerging in the space between trap and gravel. Fry caught in the emergent traps had used up their yolk sacs. The period of fry emergence extended into April and possibly early May.

### Discussion

This study has focused on the importance of two factors that are required for the successful reproduction of brook trout: suitable substrate and percolation of water through the substrate. The substrate must be made up of material that female trout can move to form a nest. After eggs have been deposited, it must provide protection for the developing embryo and allow it to escape when

development is complete. For most salmonids, gravel is the most suitable and common spawning substrate — usually large gravel for large salmonids and small gravel for small salmonids (Hartman, 1969). The preferred substrate for brook trout spawning is gravel or a gravel-sand mixture, although they have been observed to spawn on sand with marginal success (Hatch & Webster, 1961; Webster, 1962; Carline & Brynildson, 1977). Brook trout have also been reported spawning over "a bottom of mud and vegetable debris" (Ricker, 1932) and on waterlogged sticks, wood chips and debris (Fraser, 1982), but such sites are certainly atypical.

The second requirement for successful reproduction is percolation of water through the substrate to carry dissolved oxygen to, and metabolic wastes away from, the developing embryo. In streams, the circulation of intragravel water can be provided by the hydraulics of running water (Stuart, 1953). In lakes, percolation must be provided by upwelling groundwater. The problem in many Precambrian Shield lakes, however, is the scarcity of sites in which groundwater upwells through suitable substrate. This appears to be the case in Dickson Lake in which repeated searches of the shoreline and four small tributary streams have not revealed additional spawning areas. The two known spawning areas are, therefore, subject to competition among spawners and superimposition of redds by late spawners over redds of early spawners. This has been observed to occur repeatedly at the main spawning bed in Dickson Lake. Webster & Eiriksdottir (1976) have noted in their Adirondack brook trout studies that "the same exact spot was selected by a succession of females on some of the spawning areas we examined over a period of years, suggesting precise orientation to environmental stimuli". Superimposition of brook trout redds has been reported in a Prince Edward Island stream by White (1930) who felt, however, that the loss was not critical on account of the abundance of spawning sites. Carline & Brynildson (1977) found that survival of brook trout embryos was as low as 40% in areas of high redd density in Wisconsin spring ponds, and Carline (1980) stated that lack of suitable spawning sites often limits standing crops of trout. Hobbs (1937) noted superimposition by brown trout (*Salmo trutta*) in certain New Zealand streams in which suitable spawning sites were scarce. Superimposition of redds by pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum (*O. keta*) salmon caused density-dependent mortality in an Alaskan stream (McNeil, 1969). In all, superimposition by salmonids is a common occurrence and may be a substantial mortality factor where the amount of spawning area is limited.

TABLE VII

pH of Dickson Lake waters on, and in the vicinity of the brook trout spawning bed during February-May 1979

Date	Series <sup>b</sup>	Station <sup>a</sup>				
		1	2	3	4	5
Feb. 8	A	6.7	6.4	6.4	6.4	6.45
Mar. 7	A	6.45	6.25	6.30	6.40	6.45
	B	6.2	6.0	6.2	6.25	6.3
Apr. 3	A	5.25	5.42	5.55	5.40	4.60
	B	4.52	5.24	5.20	5.37	4.56
May 1	A	5.90	5.95	6.20	6.25	6.25

<sup>a</sup> Station 1 – 700 m south of spawning area  
 Station 2 – 150 m southwest of spawning area  
 Station 3 – spawning area  
 Station 4 – 150 m northeast of spawning area  
 Station 5 – 500 m east of spawning area

<sup>b</sup> Series A determinations using Radiometer pH meter  
 Series B determinations using Corning pH meter

In addition to early egg losses attributed to superimposition of nests, there is mortality of embryos in advanced stages of development. This late mortality of eyed embryos appears in the preferred nesting sites, where egg density is greatest. In view of the low level of dissolved oxygen at the site and, in the absence of other apparent mortality factors, one may speculate that the total oxygen requirement of a high density of live embryos and decaying dead eggs may become greater than the supply provided by groundwater at the site.

The Dickson Lake brook trout population is known to have been reasonably stable during 1962-1983 (Fraser, unpublished data), but its size is small and apparently limited by the amount of suitable spawning area available to it. The adult population (age 3+ and older) in October 1967, numbered about 1,300 fish weighing about 1,000 kg. If an allowance (probably generous) of 1,000 kg for age 0+ to 2+ fish is added, the total standing stock of brook trout still amounts to only 2.0 kg/ha. This estimate is low when compared with the mean of 4.6 kg/ha reported for 18 trout lakes by Carlander (1955). Saunders & Power (1970) estimated the standing stock of brook trout in Matamek Lake, Québec to be 3.1 kg/ha, but attributed the low stock to environmental factors affecting growth. In contrast, the growth of Dickson Lake brook trout is rapid — higher than any reported in Power (1980) — suggesting a high availability of food to a limited number of recruits to the population.

### Acknowledgments

The late N.S. Baldwin (deceased 1971) initiated brook trout spawning studies in two Algonquin Park lakes in 1949-1954. I have had the benefit of reference to his field notes and have used some of the data he collected (as noted). Various colleagues and assistants provided help at one time or another during 1962-1982. I am indebted to K. Buckingham, D. Jeffrey and G. Betteridge who successively provided field and laboratory assistance; to the staff of the Harkness Laboratory of Fisheries Research, especially D. Cucin, J. Murdock and B. Kukhta whose expertise I solicited regularly; to J. MacLean and D. Cucin for reviewing the manuscript. I acknowledge with thanks the valuable suggestions made by an anonymous reviewer.

### References

BAGENAL, T. B. & E. BRAUM. Eggs and early life history. — Pages 165-201 in T. Bagenal (ed.). I.B.P. Handbook no. 3. Methods for assessment of fish production in fresh waters, 3rd. ed., 365 p.

- BAILEY, N. J. J., 1951. On estimating the size of mobile populations from recapture data. — *Biometrika*, 38: 293-306.
- CARLANDER, K. D., 1955. The standing crop of fish in lakes. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 12: 543-570.
- CARLINE, R. F., 1980. Features of successful spawning site development for brook trout in Wisconsin ponds. — *Trans. Am. Fish. Soc.*, 109: 453-457.
- CARLINE, R. F. & O. M. BRYNILDSON, 1977. Effects of hydraulic dredging on the ecology of native trout populations in Wisconsin spring ponds. — *Tech. Bull. Wis. Dep. nat. Res.*, no. 98, 39 p.
- CLOPPER, C. J. & E. S. PEARSON, 1934. The use of confidence or fiducial limits applied to the case of the binomial. — *Biometrics*, 26: 404-413.
- FRASER, J. M., 1982. An atypical brook charr (*Salvelinus fontinalis*) spawning area. — *Env. Biol. Fish.*, 7: 385-388.
- GREELEY, J. R., 1932. The spawning habits of brook, brown and rainbow trout and the problem of egg predators. — *Trans. Am. Fish. Soc.*, 62: 239-248.
- HARTMAN, G. F., 1969. Reproductive biology of the Gerrard stock rainbow trout. — Pages 53-70 in T. G. Northcote (ed.). Symposium on salmon and trout in streams. H. R. MacMillan lectures in Fisheries. Univ. British Columbia, Vancouver, 388 p.
- HATCH, R. W. & D. A. WEBSTER, 1961. Trout production in four central Adirondack Mountain lakes. — *Mem. Cornell Exp. Stn.*, no. 373, 81 p.
- HAZZARD, A. S., 1932. Some phases of the life history of the eastern brook trout, *Salvelinus fontinalis* Mitchell. — *Trans. Am. Fish. Soc.*, 62: 344-350.
- HOBBS, D. F., 1937. Natural reproduction of quinnat salmon, brown and rainbow trout on certain New Zealand waters. — *Fish. Bull. N.Z.*, no. 6, 104 p.
- MCNEIL, W. J., 1962. Variations in the dissolved oxygen content of intragravel water in four spawning streams of southeastern Alaska. — *Spec. sci. Rep. U.S. Fish Wildl. Serv.*, no. 402, 13 p.
- MCNEIL, W. J., 1969. Survival of pink and chum salmon eggs and alevins. — Pages 101-120 in T. G. Northcote (ed.). Symposium on salmon and trout in streams. H. R. MacMillan lectures in Fisheries. Univ. British Columbia, Vancouver, 388 p.
- MCNEIL, W. J. & W. H. AHNELL, 1964. Success of pink salmon spawning relative to size of spawning bed materials. — *Spec. sci. Rep. U.S. Fish Wildl. Serv.*, no. 469, 15 p.
- POWER, G., 1980. The brook charr, *Salvelinus fontinalis*. — Pages 141-203 in E. K. Balon (ed.). Charrs, salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Dr. W. Junk Publ., The Hague, The Netherlands, 928 p.
- RICKER, W. E., 1932. Studies of speckled trout (*Salvelinus fontinalis*) in Ontario. — *Publs Ont. Fish. Res. Lab.*, no. 44, p. 67-110 (Univ. Toronto Stud., *biol. Ser.* no. 36.).
- SAUNDERS, L. H. & G. POWER, 1970. Population ecology of the brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in Matamek Lake, Québec. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 27: 413-424.

- STUART, T. A., 1953. Water currents through permeable gravels and their significance to spawning salmonids, etc. — *Nature*, London, 172: 407-408.
- WEBSTER, D. A., 1962. Artificial spawning facilities for brook trout, *Salvelinus fontinalis*. — *Trans. Am. Fish. Soc.*, 91: 168-174.
- WEBSTER, D. A. & G. EIRIKSDOTTIR, 1976. Upwelling water as a factor influencing choice of spawning sites by brook trout (*Salvelinus fontinalis*). — *Trans. Am. Fish. Soc.*, 105: 416-421.
- WHITE, H. C., 1930. Some observations on the eastern brook trout (*S. fontinalis*) of Prince Edward Island. — *Trans. Am. Fish. Soc.*, 60: 101-108.

## APPROCHE MICROMORPHOLOGIQUE DE LA GENÈSE DES GLOSSES

M. CAILLIER

Département des sols, Faculté des sciences de l'agriculture et de  
l'alimentation, Université Laval, Québec G1K 7P4

### Résumé

L'analyse micromorphologique permet d'expliquer la formation des glosses dans un sol brun lessivé glossique développé dans un matériel limoneux sur une terrasse alluviale. Les différentes étapes de formation du profil sont les suivantes: une phase de cryoturbation dont il ne reste comme témoin que l'horizon IIBt; un dépôt de matériel limoneux où vont se former, à la suite de variations climatiques, des fentes verticales qui donneront naissance aux glosses blanchies caractéristiques des sols glossiques.

### Abstract

Micromorphological analysis explained the formation of the albic tongues in a «sol brun lessivé glossique» formed in a silty deposit on an alluvial terrace. The micromorphology showed the various stages of the formation of the profile. The first stage was a stage of cryoturbation. It is left only of that the horizon IIBt. After the deposit of silty material, vertical fissures were formed as a result of climatic variations. These fissures will give rise to albic tongues of glossic soils.

### Introduction

Il est possible, par le biais de la micromorphologie, de préciser la nature, l'intensité et la chronologie des processus de genèse qui interviennent dans la formation des sols. Le système canadien de classification des sols (Commission canadienne de pédologie, 1978) reconnaît l'utilité de la micromorphologie dans la définition de l'horizon Bt. Cependant certaines difficultés peuvent survenir au niveau de la quantification des processus (McKeague *et al.*, 1980). L'étude proposée se veut être une contribution de l'analyse micromorphologique à la compréhension des processus cryogéniques en climat périglaciaire. Le sol brun lessivé glossique étudié permet de suivre les différentes phases de formation et d'évolution qui conduisent des fentes verticales primaires aux glosses blanchies caractéristiques des sols glossiques.

### Matériel et méthodes

Le profil étudié est situé sur une terrasse alluviale en rive gauche de la Moselle (département des Vosges, France; feuille I.G.N. 1/25 000 Épinal 3-4; 6°26'12" E. — 48°12'47" N. — altitude: 325 m). Cette terrasse constitue un vaste replat qui domine le lit majeur actuel de la rivière d'une

vingtaine de mètres (fig. 1). Elle est formée par d'anciennes alluvions quaternaires fluviales grossières (sables siliceux, graviers et galets de quartzite, granite et gneiss) recouvertes de limons. Les échantillons pour les lames minces ont été prélevés sur une même verticale tant pour les glosses que pour les matrices avec trois répétitions. Des échantillons supplémentaires ont été prélevés au niveau des transitions entre les différents horizons et entre la glosse et la matrice. Les échantillons ont été séchés à l'air libre (1 à 2 mois), puis à l'étuve à 100°C jusqu'à poids constant et imprégnés par une résine polyester. La dimension des lames terminées était de 2,5 par 5 cm. La terminologie pour leur description est de Brewer (1964). L'analyse granulométrique a été réalisée selon la méthode préconisée par Rouiller *et al.* (1972); le fer extrait au citrate-bicarbonate-dithionite selon Mehra & Jackson (1960); la matière organique dosée par l'analyseur de carbone Carmograph.

### Résultats

#### MACROMORPHOLOGIE

La description macromorphologique est la suivante (tableau I).

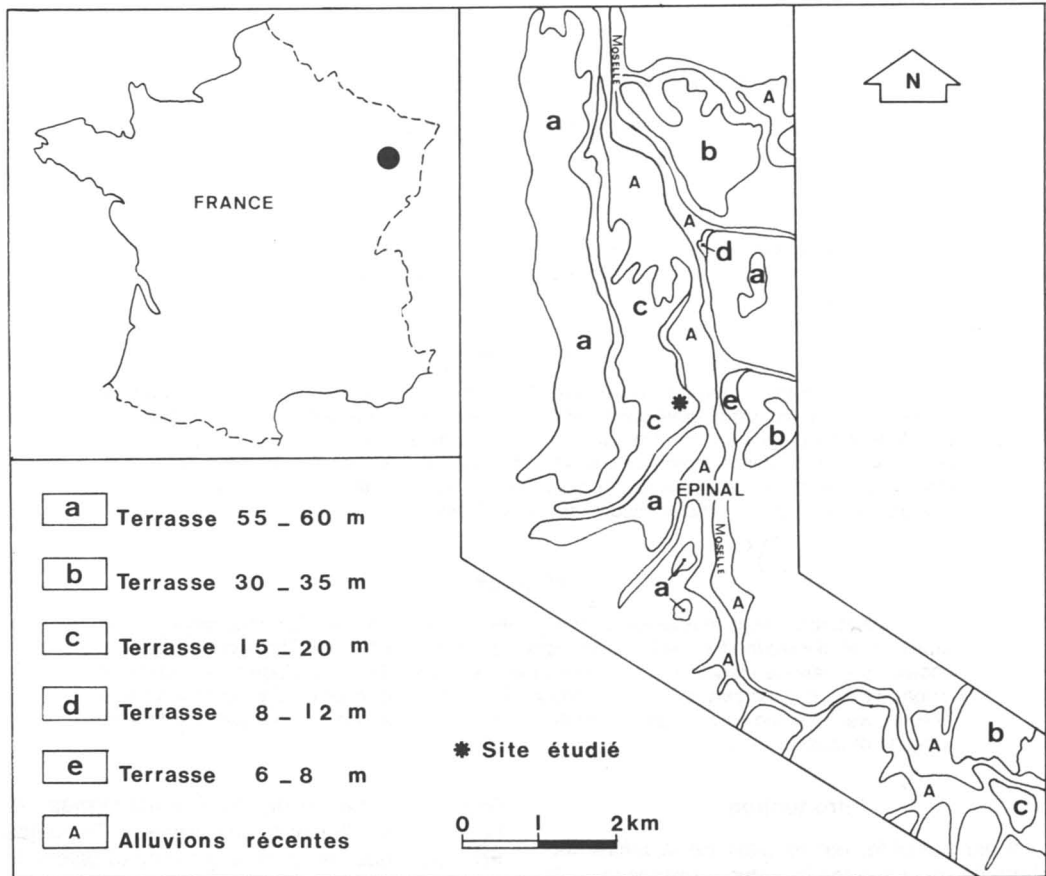


Figure 1. Situation géographique du sol brun lessivé glossique.

Ap (0-15 cm): limon argileux brun à brun foncé (7,5 YR 4/2) à l'état humide (h); structure grumeleuse hétérogène bien développée, très poreuse; quelques petits galets siliceux; feutrage dense de radicelles dû à une végétation de graminées; limite distincte ondulée.

A<sub>2</sub>g (15-60 cm): limon argilo-sableux brun jaune pâle (10 YR 6/4 h) avec quelques taches diffuses et peu contrastées jaune rougeâtre (7,5 YR 6/6 h) et jaune brun (10 YR 6/8 h); structure polyédrique subangulaire fine peu développée, friable, légèrement tassée; nombreuses racines; quelques petits galets siliceux; nombreux tubules verticaux et obliques; limite distincte subhorizontale.

A<sub>2</sub>Bt (60-80 cm): limon argilo-sableux jaune rougeâtre (7,5 YR 6/6 h) caractérisé par de fréquentes taches diffuses et peu contrastées jaune brun (10 YR 6/8 h) et par des linéoles gris pâle (7,5 YR 7/0 h) ébauchant l'entonnoir des glosses souligné par un liséré jaune brunâtre (10 YR 6/6 h); structure polyédrique subangulaire à la-

mellaire fine très bien développée et à surstructure prismatique fine pour la matrice, fondue dans les glosses; quelques revêtements argileux brun foncé (7,5 YR 5/6 h), minces et discontinus, sur les faces lamellaires; quelques nodules ferromanganiques de taille moyenne 2 mm; porosité moyenne; pas de racines; limite distincte irrégulière.

B<sub>21</sub>tg (80-110 cm): limon argilo-sableux jaune rougeâtre (7,5 YR 6/6-8 h) à structure lamellaire à polyédrique subangulaire moyenne très bien développée, devenant prismatique moyenne vers la base de l'horizon; quelques revêtements argileux minces et discontinus sur les faces lamellaires; nombreuses chambres et terriers comblés d'un matériel limono-argileux; les glosses à texture argilo-limoneuse passent du gris (7,5 YR 6/0 h) au gris rougeâtre (5 YR 4/2 h); limite ondulée distincte.

B<sub>22</sub>tg (110-140 cm): limon argilo-sableux jaune rougeâtre (7,5 YR 6/6-8 h) à structure granulaire

TABLEAU I

Principales caractéristiques macromorphologiques du sol brun lessivé glossique

Profondeur (cm)	Horizons*		Structure	Texture	Autres caractères
	1	2			
0-15	Ap	Ap	Grumeleuse	Limono-argileuse	
15-60	A <sub>2</sub> g	Aeg	Polyédrique subangulaire fine	Limono-argilo-sableuse	
60-80	A <sub>2</sub> Bt	A&B	Polyédrique subangulaire fine à lamellaire fine	Limono-argilo-sableuse	Quelques revêtements argileux sur les faces lamellaires
		Glosse	Fondue	Limono-argilo-sableuse	
80-110	B <sub>21</sub> tg	Matrice	Polyédrique subangulaire moyenne	Limono-argilo-sableuse	Revêtements minces et discontinus sur les plans horizontaux
		Btg <sub>1</sub>	Fondue	Argilo-limoneuse	
110-140	B <sub>22</sub> tg	Matrice	Lamellaire fine puis granulaire très fine	Limono-argilo-sableuse	Revêtements argileux et galets siliceux subverticaux
		Btg <sub>2</sub>	Fondue	Argilo-limoneuse	
140-220	IIbI	Matrice	Granulaire moyenne	Limono-sablo-argileuse	Charbon de bois – galets subverticaux enrobés d'argiles
		Macrofente	Fondue	Argilo-limoneuse	
220 +	IIC	IIC	Particulaires	Sableuse	

\* Horizons : 1) classification française ; 2) classification canadienne



très fine à fine bien développée, à tendance lamellaire à revêtements argileux discontinus mais relativement épais localement; texture argilo-limoneuse et structure fondue dans les macrofentes de couleur gris rougeâtre foncé (5 YR 4/2 h); fragments de charbon de bois; quelques galets siliceux subverticaux; limite ondulée soulignée par un lit de cailloux siliceux redressés.

IIBt (140-220 cm): graviers à matrice limono-argilo-sableuse brun rougeâtre (5 YR 4/4 h); structure granulaire moyenne bien développée organisée secondairement en agrégats empâtés par des revêtements argileux épais gris rougeâtre foncé (5 YR 4/2 h); nombreux fragments de charbon de bois; nombreux galets siliceux et cristallins plus ou moins altérés, fréquemment redressés et enrobés d'argiles; dichotomisation des macrofentes à colmatage argileux dans le cailloutis, au sommet des alluvions.

IIC (>220 cm): graviers à matrice sableuse brun foncé (7,5 YR 5/6 h) et à structure particulière.

#### ANALYSES PHYSIQUES ET CHIMIQUES

L'analyse granulométrique (tableau II) indique une augmentation de la teneur en sable des matrices depuis les horizons de surface jusqu'aux alluvions. Le pourcentage de sable fin et grossier varie de 11,2 à 13,9 entre 0 et 60 cm, de 21,3 à 29,1 entre 60 et 140 cm et il est de 41,6 entre 140 et 220 cm. Cependant les courbes cumulatives effectuées pour la fraction 2-2000  $\mu\text{m}$  (fig. 2) montrent deux ensembles distincts: des horizons

superficiels relativement homogènes et l'horizon IIBt. Pour les teneurs en argile, elles sont constantes dans les matrices de tous les horizons, variant entre 28,5 et 31,2%; par contre, on observe une accumulation d'argile importante dans les macrofentes verticales surtout au niveau de l'horizon IIBt (44,5%) par rapport à l'entonnoir de la glosse (22,1%). Les analyses du fer libre ( $\text{Fe}_d$ ) montrent une relative constance dans les matrices (13,6 à 15,0‰), sauf une diminution au niveau de l'horizon  $A_{2g}$  (8,2‰). Il faut remarquer également la constance du rapport  $\text{Fe}_d/\text{argile}$  dans les matrices (0,46 à 0,48) et sa brusque diminution au niveau de l'horizon  $A_{2g}$  (0,27). Le fer libre augmente de la glosse (2,9‰) vers la macrofente (8,3‰), de même que le rapport  $\text{Fe}_d/\text{argile}$  (0,12 vers 0,18). Il faut noter également l'augmentation de la teneur en matière organique de l'horizon IIBt, corrélable avec l'observation microscopique des charbons de bois dans le profil.

#### MICROMORPHOLOGIE

La description micromorphologique est la suivante (tableau III).

L'horizon  $A_{2g}$  est formé d'agrégats à faible porosité, localement incomplètement déferrifiés, séparés par des vides d'entassement et par un réseau de fentes déviées assez ouvert. La distribution du plasma est aléatoire. On peut l'observer en plages isolées orientées (insépique) et autour des vides (vosépique). On note quelques bioturbations et quelques papules ramenées par

TABLEAU II

Principales caractéristiques physiques et chimiques du sol brun lessivé glossique

Profondeur (cm)	Horizons	Granulométrie (%)					M.O. (%)	$\text{Fe}_d$ (‰)	$\text{Fe}_d/\text{Argile}$
		SG.	SF.	LG.	LF.	A			
0-15	Ap	8,2	5,7	22,4	43,9	19,8	5,3	—	—
15-60	$A_{2g}$	5,7	5,5	24,5	34,8	29,5	1,5	8,2	0,27
60-80	$A_{2g}$ Matrice	8,9	12,4	18,6	31,6	28,5	0,7	13,6	0,47
		Glosse	8,9	12,4	25,3	31,3	22,1	0,6	2,9
80-140	$B_{21tg}$ $B_{22tg}$ Matrice	18,6	10,5	15,8	23,9	31,2	0,6	15,0	0,48
		Glosse	18,6	9,1	12,5	20,7	39,1	0,8	4,8
140-220	IIBt Matrice	28,1	13,5	9,7	18,1	30,6	1,3	14,2	0,46
		Macrofente	21,7	9,9	8,1	15,8	44,5	1,3	8,3
220 +	IIC	91,8	3,7	1,2	0,3	3,0	0,2	—	—

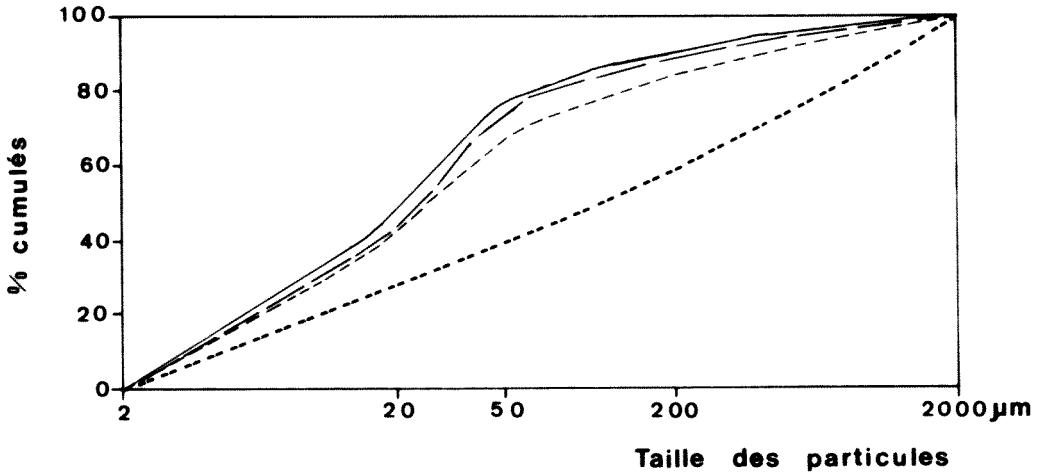


Figure 2. Courbes cumulatives des fractions 2-2000  $\mu\text{m}$ .

la faune. Des nodules organo-ferrugineux à contours diffus sont répartis dans le fond matriciel. Quelques ferranes s'observent sur le bord de certains pores radiculaires.

L'horizon  $A_2Bt$  est un horizon de transition. La matrice montre une structure lamellaire (planche 1, n° 1) formée par un réseau de fentes déviées orthogonales à parois lisses non complémentaires. La porosité est liée à la présence de pores oblongs et de vésicules. Les séparations plasmiques sont de type masépique et vosépique. Des revêtements s'observent également autour des grains du squelette. Une argile brun jaune, bien orientée, a été illuviée dans quelques vides et biopores qu'elle obture presque totalement (planche 1, n° 2). Une autre phase argileuse de couleur jaune clair revêt quelques agrégats et s'observe le long de certaines fentes déviées. Elle est moins bien orientée et fréquemment associée à des passées limoneuses. Dans la glosse, le fond matriciel déferrifié est appauvri en argile. Les argiles observables sont de couleur jaune très pâle. On note quelques rares bioturbations non revêtues ainsi que quelques nodules ferrugineux diffus. Très localement apparaît dans les biopores une illuviation silteuse mal triée qui est exceptionnelle le long des fentes subverticales.

La matrice de l'horizon  $B_{21}tg$  est semblable à celle de l'horizon  $A_2Bt$  à quelques nuances près. La fréquence des fentes déviées décroît, par contre on observe de nombreux pores oblongs subhorizontaux qui confèrent au fond matriciel une structure lamellaire grossière à polyédrique. Des traces de bioturbations anciennes sont relativement nombreuses. La quasi-totalité des biopores et certaines fentes déviées sont obturées par des ferriargilanes. Des argilanes se rencontrent

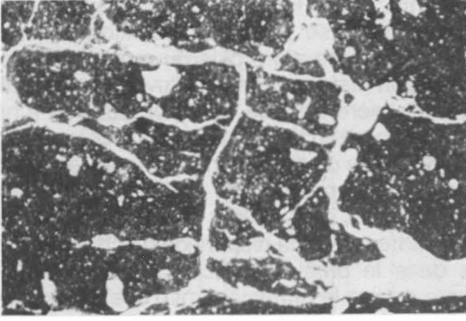
quant à eux très fréquemment dans un grand nombre de pores oblongs subhorizontaux.

L'horizon  $B_{22}tg$  a une matrice caractérisée par un débit en petits agrégats ovoïdes de 1 à 2 mm de diamètre. Ils sont séparés par des mésosides d'entassement et par des fentes déviées subverticales. Le fond matriciel dont l'assemblage élémentaire est porphyrique montre une augmentation de la fraction sableuse. Le squelette, composé à 80% de quartz, comprend également muscovite, biotite et orthose. On peut y observer localement une ébauche de stratification. Certaines plages qui englobent plusieurs agrégats peuvent être partiellement déferrifiées mais sans que la configuration et l'arrangement spatial des agrégats ne soient modifiés. Une grande partie des vides est obturée par d'épais ferriargilanes. À proximité des fentes principales s'observe une accumulation importante d'hydroxydes de fer sous forme d'imprégnation ferrugineuse des agrégats, sous la forme de nodules arrondis diffus, parfois même sous forme de ferranes dans certains pores. Enfin à la base de l'horizon apparaissent des fragments de charbon de bois qui peuvent être intégrés dans des agrégats. La glosse à ce niveau montre un réseau anastomosé de fentes déviées colmatées par d'épais revêtements argileux complexes plus ou moins déferrifiés (planche 1, n° 3). Ils sont formés par l'interdigitation de ferriargilanes, d'argilanes et de siltanes et ils correspondent aux partcutanes décrits par Jamagne (1972), Targulian *et al.* (1974) et Eimberck-Roux (1976). Ils peuvent incorporer des agrégats ovoïdes issus de la matrice et même localement des ferranes. Ils se poursuivent vers l'horizon IIBt par d'épais ferriargilanes.

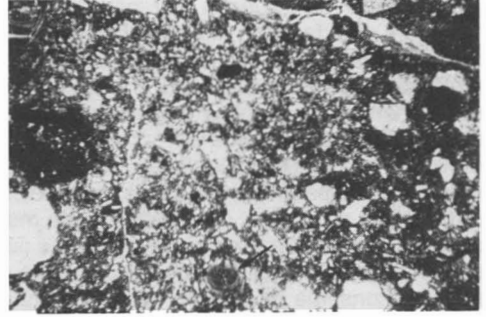
TABLEAU III

Principales caractéristiques micromorphologiques du sol brun lessivé glossique

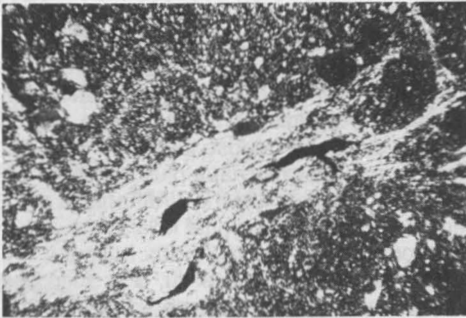
<i>Horizons</i>	<i>Porosité</i>	<i>Structure</i>	<i>Traits pédologiques</i>	<i>Autres caractères</i>
A <sub>2</sub> g	Fentes déviées Pores d'entassement	Polyédrique	Nodules organo-ferrugineux	Déferrification des agrégats
A <sub>2</sub> Bt	Fentes déviées Vésicules	Lamellaire	Ferriargilanes Argilanes jaune clair	Fond matriciel déferrifié dans la glosse
B <sub>21</sub> tg	Fentes déviées Pores oblongs, vésicules	Lamellaire	Ferriargilanes Argilanes jaune clair	Fond matriciel déferrifié dans la glosse
B <sub>22</sub> tg	Matrice Fentes déviées Pores d'entassement	Lamellaire puis granulaire	Ferriargilanes épais	Hydroxyde de fer en bordure des fentes principales
	Glosse Fentes déviées		Revêtements argileux épais et complexes	
IIBt	Matrice Vides d'entassement Absence de fentes déviées	Granulaire	Revêtements autour des grains du squelette	Charbons de bois
	Macrofente Plans verticaux anastomosés		Épais ferriargilanes	



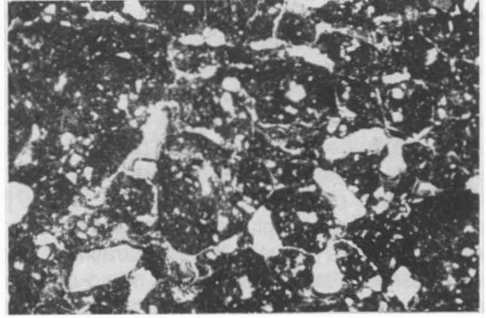
①



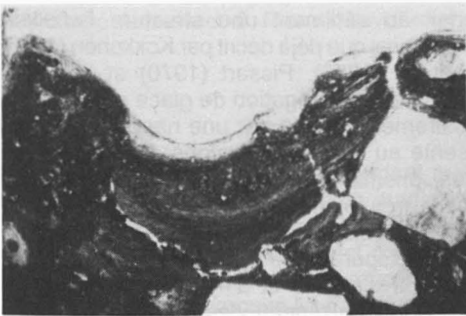
②



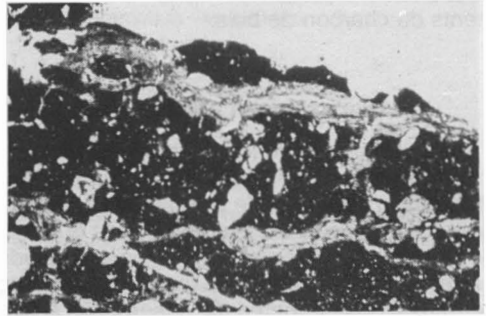
③



④



⑤



⑥

Planche I. Traits micromorphologiques caractéristiques du sol brun lessivé glossique. 1. Fentes déviées dessinant une structure lamellaire dans l'horizon  $A_2Bt$  (10 X). 2. Pore radiculaire obturé (indiqué par la flèche) dans l'horizon  $A_2Bt$  (35 X). 3. Revêtements argileux complexes plus ou moins déferrifiés observés en lumière polarisée dans l'horizon  $B_{22}tg$  (35 X). 4. Agrégats ovoïdes caractérisant la structure granulaire de l'horizon IIBt (10 X). 5. Ferriargilane d'illuviation souligné par un argilane dans un pore grossier de l'horizon IIBt (35 X). 6. Réseau anastomosé de fissures revêtues de ferriargilanes incorporant localement des agrégats dans la macrofente au niveau de l'horizon IIBt (10 X).

La matrice de l'horizon IIBt est constituée d'agrégats ovoïdes bien individualisés de 2 à 3 mm de diamètre (planche 1, n° 4) présentant un revêtement plus ou moins régulier de particules fines à orientation variable. Par leur morphologie, ces agrégats peuvent être assimilés à des pédoreliques et ils correspondent aux agrégats ovoïdes décrits par Fedoroff (1966). Le squelette est constitué de quartz, de feldspaths, de muscovite et de biotite dont les plans de clivage sont soulignés par des exsudations d'hydroxydes de fer. Il est constitué également de fragments de roches cristallines (granite, gneiss) et sédimentaires (grès). Le fond matriciel ne montre aucune trace de déferrification. Les séparations plasmiques ont une organisation masépique. La porosité est constituée par les très nombreux vides d'entassement des agrégats et il est à noter l'absence de fentes déviées. Les pores les plus importants sont colmatés par une illuviation d'argiles grossières de couleur brun jaune foncé, terminée parfois par un argilane blanc jaunâtre (planche 1, n° 5). Les pores les plus fins ne sont affectés que par une illuviation d'argiles fines très légèrement déferrifiées. À la base de l'horizon, lorsque le matériel devient plus sableux, on observe une accumulation d'argiles fines et d'hydroxydes de fer dans les pores les plus grossiers et à la surface des galets. Elles peuvent être interstratifiées avec des passées silteuses, voire des micro-agrégats limono-argileux. On observe dans tout l'horizon des nodules et des concrétions à contours nets et qui semblent hérités. La macrofente est formée par un réseau de plans verticaux anastomosés comblés par de très épais ferriargilanes (planche 1, n° 6) qui peuvent intégrer des agrégats ovoïdes comparables à ceux de la matrice voisine. Enfin il est à noter la présence de très nombreux fragments de charbon de bois.

### Discussion et conclusion

Les études macromorphologiques et micro-morphologiques liées aux analyses physico-chimiques permettent de préciser la chronologie des processus qui sont intervenus dans la genèse des glosses du sol brun lessivé glossique étudié. Les études morphologiques montrent l'existence de deux types de matériaux superposés au matériel alluvial grossier. À partir de la surface, sur environ 150 cm, on observe un squelette limoneux de nature quartzreuse à peu près homogène. Certains grains de la taille des sables grossiers présentent un émoussé rond mat, ce qui indiquerait qu'une fraction du squelette est d'origine éolienne. Sous cette formation limoneuse apparaît une formation limono-argilo-sableuse où les grains minéraux de la taille des sables grossiers sont plus

abondants. Cette formation est séparée de la couche limoneuse par une discontinuité structurale. Elle passe alors plus ou moins progressivement au matériel grossier alluvial sous-jacent. D'une première période de différenciation il ne reste que l'horizon IIBt. Cette période correspond à une phase de cryoturbation comme en témoigne l'organisation en agrégats ovoïdes (Morozova, 1965; Romans *et al.*, 1966; Fedoroff, 1966), les galets redressés et la dispersion de charbons de bois dans le profil. Ceux-ci ont probablement comme origine le remaniement d'une surface incendiée, phénomène fréquent dans les taïgas selon Paulisen & Munaut (1969), Rowe & Scotters (1973), Viereck (1973). Il est très difficile de préciser l'époque à laquelle se sont déroulés ces événements. En effet, la datation des charbons de bois par le  $^{14}\text{C}$  indique, sur des échantillons décontaminés par un traitement alcalin et acide, un résultat supérieur à 40 000 ans BP. L'observation d'épais ferriargilanes dans les vides ménagés entre les agrégats ovoïdes permet de conclure que cette illuviation est nécessairement postérieure à l'organisation cryogénique. Sur cet horizon cryoturbé se dépose alors une formation de limons argileux colluviaux plus ou moins enrichis en matériaux éoliens, qui remanie la partie supérieure de l'horizon comme le laisse supposer la plus forte teneur en sable des horizons Btg. Une structure prismatique a dû, à la suite d'un assèchement, affecter vraisemblablement le sédiment et provoquer des fissures de retrait. Par la suite, lors de l'installation du permafrost, ces plans de faiblesse du sédiment ont été accentués et approfondis jusqu'aux alluvions par rétraction thermique et par ségrégation de lames verticales de glace (Bertouille, 1972; Washburn, 1973). Simultanément, une ségrégation de glace en lentilles donnait au sédiment une structure lamellaire (fig. 3A) ainsi que déjà décrit par Kokkonen (1926), Fitzpatrick (1956), Pissart (1970) et Van Vliet (1976). Cette ségrégation de glace a dû être nécessairement nourrie par une nappe phréatique présente au sein des alluvions. Ces caractéristiques, prismation et structure lamellaire, s'expriment très bien dans les sols de taïga sur permafrost (Sokolov *et al.*, 1976). L'épisode suivant voit disparaître le permafrost et s'opérer les migrations d'argiles et d'hydroxydes de fer en milieu aéré. Le réseau des fentes canalise l'illuviation vers la base du profil. Simultanément, les argiles diffusent latéralement vers les matrices (fig. 3B) en effectuant un tri. Un gradient de classement s'observe en effet sur les lames minces, les argiles les plus fines étant les plus éloignées des macrofentes. Cette diffusion se matérialise par des ferriargilanes comblant les pores et déposés, d'autre part, sur les plans structuraux créés par le gel. Ainsi cette illuviation d'argiles et d'hy-

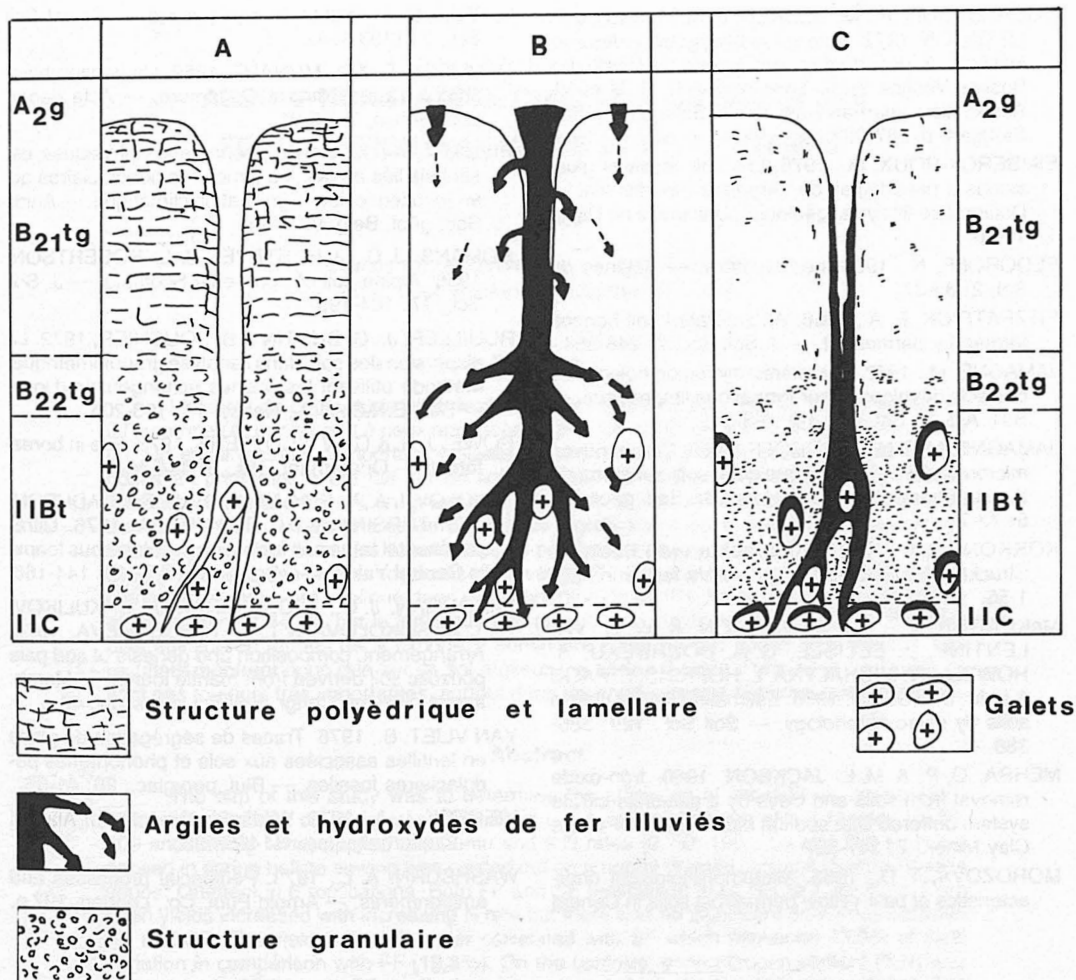


Figure 3. Schéma du mécanisme de formation des fentes et de genèse des glosses. A. Phase de structuration du matériel. B. Phase d'illuviation d'argile. C. phase de formation des glosses.

droxydes de fer associés correspondant à l'illuviation primaire décrite par maints auteurs (De Coninck & Herbillon, 1969; Jamagne & Fedoroff, 1969; Duchaufour *et al.*, 1972) est caractérisée par une migration sélective des particules fines. Le colmatage de la porosité lié à cette migration favorise la formation d'une nappe perchée engendrée par de nouvelles conditions climatiques. L'hydromorphie provoque la déferrification de l'horizon  $A_2$  et du sommet des macrofentes. Progressivement, les ferriargilanes perdent leur fer, se désorganisent et prennent l'aspect caractéristique des particutanes. La genèse des glosses blanches s'effectue *per descensum* au détriment des ferriargilanes des macrofentes (fig. 3C).

## Références

- BERTOUILLE, H., 1972. Théories physiques appliquées à quelques phénomènes de cryergie. — Bull. Cent. Géomor. Caen, 13-15: 131-155.
- BREWER, R., 1964. Fabric and mineral analysis of soils. — John Wiley and Sons, Inc., New York, 470 p.
- COMMISSION CANADIENNE DE PÉDOLOGIE, 1978. Le système canadien de classification des sols. — Publication du ministère de l'Agriculture du Canada, Ottawa, Approvisionnement et Services Canada, n° 1646, 170 p.
- DE CONINCK, F. & A. HERBILLON, 1969. Évolution minéralogique et chimique des fractions argileuses dans des alfisols et des spodosols de la Campine (Belgique). — Pédologie, Gand, 19: 159-272.

- DUCHAUFOR, P., M. BECKER, J. M. HETIER & F. LE TACON, 1972. Note sur la pédogénèse des sols lessivés à pseudogley sur limons anciens des Basses-Vosges et de Lorraine. — C. R. V et VI, Association internationale de la Science du Sol, Stuttgart, p. 287-293.
- EIMBERCK-ROUX, M., 1976. Les sols lessivés glosiques à pseudogley de l'Argonne méridionale. — Doctorat de 3<sup>e</sup> cycle (géologie), Université de Dijon, 107 p.
- FEDOROFF, N., 1966. Les cryosols. — *Science du Sol*, 2: 33-37.
- FITZPATRICK, E. A., 1956. An indurated soil horizon formed by permafrost. — *J. Soil Sci.*, 7: 248-254.
- JAMAGNE, M., 1972. Caractères micromorphologiques des sols développés sur formations limoneuses. — *Bull. Ass. fr. Sci. Sol*, 1-2: 9-32.
- JAMAGNE, M. & N. FEDOROFF, 1969. Comparaison micromorphologique de quelques sols sur limon du Bassin Parisien. — *Mém. Hors Sér. Soc. géol. Fr.*, 5: 73-79.
- KOKKONEN, P., 1926. Beobachtungen über die Struktur des Bodenfrosts. — *Acta for. fenn.*, 30: 1-55.
- McKEAGUE, J. A., R. K. GUERTIN, K. W. G. VALENTINE, J. BÉLISLE, G. A. BOURBEAU, A. HOWELL, W. MICHALYNA, L. HOPKINS, F. PAGE & L. M. BRESSON, 1980. Estimating illuvial clay in soils by micromorphology. — *Soil Sci.*, 129: 386-388.
- MEHRA, O. P. & M. L. JACKSON, 1960. Iron-oxide removal from soils and clays by a dithionite-citrate system buffered with sodium bicarbonate. — *Clays Clay Miner.*, 7: 317-327.
- MOROZOVA, T. D., 1965. Micromorphological characteristics of pale yellow permafrost soils in Central Yakoutia in relation to cryogenesis. — *Soviet Soil Sci.*, 7: 1333-1342.
- PAULISEN, E. & A. MUNAUT, 1969. Un horizon blanchâtre d'âge Bölling a Opgrimbre. — *Acta geogr. Lovaniensa*, 7: 65-91.
- PISSART, A., 1970. Les phénomènes physiques essentiels liés au gel, les structures périglaciaires qui en résultent et leur signification climatique. — *Annls Soc. géol. Belg.* 93: 7-49.
- ROMANS, J. C., J. H. STEVEN & L. ROBERTSON, 1966. Alpine soil of north-east Scotland. — *J. Soil Sci.*, 17: 184-199.
- ROUILLER, J., G. BURTIN & B. SOUCHIER, 1972. La dispersion des sols dans l'analyse granulométrique. Méthode utilisant les résines échangeuses d'ions. — *Bull. E.N.S.A.I.A.*, Nancy, 14: 193-205.
- ROWE, J. S. & G. W. SCOTTERS, 1973. Fire in boreal forest. — *Quaternary Res.*, 3: 444-464.
- SOKOLOV, I. A., Y. E. M. NAUMOV, B. P. GRADUSON, T. V. TURSINA & I. G. TSYURUPA, 1976. Ultracontinental taiga soil formation in calcareous loams in Central Yakutia. — *Soviet Soil Sci.*, 18: 144-166.
- TARGULIAN, J. O., A. G. BIRINAN, A. U. KULIKOV, T. A. SOKOLOVA & L. K. TSELISCHEVA, 1974. Arrangement, composition and genesis of sod pale podzolic soil derived from mantle loams. — *Morph. Invest.* 10<sup>th</sup> Int. Congr. Soil Sci., Moscow, 48 p.
- VAN VLIET, B., 1976. Traces de ségrégation de glace en lentilles associées aux sols et phénomènes périglaciaires fossiles. — *Biul. peryglac.*, 26: 41-55.
- VIERECK, L. A., 1973. Wildfire in the taiga of Alaska. — *Quaternary Res.*, 3: 465-495.
- WASHBURN, A. L., 1973. Periglacial processes and environments. — *Arnold Publ. Co.*, London, 197 p.

## ABSORPTION D'AZOTE CHEZ LE MAÏS SELON UNE FERTILISATION D'AUTOMNE ET DE PRINTEMPS<sup>1</sup>

D. ISFAN

Station de recherches, Agriculture Canada  
2560, boul. Hochelaga, Québec G1V 2J3

### Résumé

L'objectif de cette étude était de déterminer l'efficacité des engrais azotés appliqués à l'automne (A) par rapport à ceux appliqués au printemps (P) chez le maïs grain (*Zea mays* L.). Un essai factoriel comportant 4 doses d'azote ( $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ) appliquées à l'automne et 5 doses au printemps a été fait sur un sol argileux, mal drainé de la série Sainte-Rosalie (Québec). Les rendements en grains ont augmenté significativement avec l'augmentation des doses, mais il n'y a pas eu de différences significatives entre A et P. Le pourcentage d'azote des grains ainsi que l'azote exporté par les grains ont été par contre plus élevés avec A surtout à des doses moyennes et élevées (100-250 kgN/ha). L'azote exporté par les plantes (graines) a été expliqué dans une proportion de 43,0% par la fertilisation d'automne et de seulement 34,3% par la fertilisation de printemps. L'azote appliqué à l'automne a été plus efficace en termes de N exporté/N administré surtout à des doses plus élevées. Les résultats montrent donc que sur ce sol argileux les pertes d'azote d'une année à l'autre ne sont pas toujours très importantes, surtout dans les années moins humides que la normale.

### Abstract

The aim of this study was to determine the efficiency of fall (FF) vs. spring (SF)-nitrogen fertilization on grain corn (*Zea mays* L.). A split-plot design with 4 N rates (0, 50, 100 and 150 kg N/ha) applied in autumn and 5 N rates (0, 50, 100, 150 and 200 kg N/ha) applied in spring before sowing was carried out on a poorly drained clay soil (Sainte-Rosalie series; Québec) in 6 replications. Both FF and SF fertilization used  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  fertilizer. Corn grain yields increased with increasing N rate but there was no significant difference between FF and SF. The yield were still better correlated with SF which explained 43,3% of yield variation in comparison with FF (19,3%). On the contrary, grain nitrogen content (%N) was in most cases higher with FF, particularly at medium to high N rates (100-250 kg N/ha). The %N was also better correlated with FF which explained 54.8% of %N variation whereas SF explained only 29.6%. As a result, nitrogen yield (NY) (total N-uptake, kg N/ha) was higher and better correlated with FF than with SF. FF explained 43.0% of NY variation, while SF explained only 34.3%. Consequently, the FF substitution rates were lower than SF rates. Therefore, to obtain the same effect as with 50, 100 and 150 kg N/ha applied in spring, lower rates of only 44, 75 and 104 kg N/ha respectively, were required in autumn. The fall applied nitrogen was thus more efficiently used than SF in terms of NY per unit of applied nitrogen. The results suggest that on this clay soil the nitrogen losses from one year to another are not always high, and that the amount of soil mineral nitrogen at planting may affect the optimum N rate to be added in spring time.

### Introduction

L'application des engrais azotés à l'automne a été souvent controversée à cause des pertes d'azote par lessivage ou dénitrification qui peuvent survenir jusqu'au semis du printemps suivant.

Certains chercheurs suggèrent que la dénitrification peut être une cause majeure des pertes

(Stevenson & Baldwin, 1969; Miller *et al.*, 1975). Dans les zones très humides, une grande partie de l'azote peut être perdue par lessivage (Nelson & Umland, 1955; Olson & Kurtz, 1982).

Les études faites au Québec ont montré que le lessivage de l'azote est souvent moins important que ne le laissent croire les précipitations élevées habituelles de la région (Dionne, 1974; Chamberland, 1976). En Ontario, Bolton *et al.* (1970) ont observé des pertes d'azote importantes par l'eau de drainage. Malhi & Nyborg (1983) en Al-

<sup>1</sup> Contribution n° 265 de la Station de recherches, Agriculture Canada, Québec.



berta ont trouvé que l'azote appliqué à l'automne n'a pas été lessivé au-dessous de 60 cm et que les pertes se sont produites plutôt par dénitrification.

À la suite des applications d'automne, les rendements ont été différents selon les conditions pédo-climatiques de l'expérimentation. Dans certains cas, l'application d'automne a été inférieure à celle de printemps (Miller *et al.*, 1975; Nyborg *et al.*, 1977). En 18 essais chez le maïs en Illinois, l'application d'automne a été seulement 8% moins efficace que celle de printemps (Tisdale & Nelson, 1975).

D'autres chercheurs ont trouvé que l'application d'automne a été aussi efficace que celle de printemps (Boswell, 1971; Boswell *et al.*, 1974; Beauchamp, 1977; Hane, 1981). Des effets résiduels importants ont été remarqués sur des sols à texture moyennement fine ou fine (Olson, 1980; Russelle *et al.*, 1981). Sur un sol à texture fine, l'azote résiduel des engrais a été absorbé en quantité plus élevée que celui provenant des engrais appliqués au printemps, et cela en condition d'irrigation (Russelle *et al.*, 1983).

L'objectif de cet essai fut de déterminer l'effet des engrais azotés administrés à l'automne et au printemps sur les rendements et l'absorption d'azote par les plantes. Une étude a été entreprise au Québec sur un sol lourd, argileux, en assumant que sur ce type de sol, l'application d'engrais azotés à l'automne pourrait être efficace, dans certaines conditions et sans trop de risques de pertes.

### Matériel et méthodes

L'essai a été effectué en 1978-1979 sur une argile lourde Sainte-Rosalie (près de Saint-Hyacinthe) mal drainée et pauvre en matière organique. La couche 0-20 cm a une teneur de 71,7% d'argile et 20,4% de limon, 2,9% de matière organique et un pH de 7,3. Sous cette couche, la proportion d'argile varie de 67 à 73%.

Les précipitations annuelles moyennes à Saint-Hyacinthe (sur 10 ans) sont de 992 mm (480 mm de novembre à avril et 444 mm de mai à septembre). Entre novembre 1978 et avril 1979 (fertilisation d'automne effectuée le 1 novembre 1978), les précipitations furent beaucoup plus faibles (282 mm) que la normale. En juin et juillet (1979), les précipitations furent aussi sous la normale. L'essai comportait 2 facteurs: fertilisation à l'automne avec des doses de 0, 50, 100 et 150 kg N/ha ( $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ) et fertilisation de printemps, avant semis avec 0, 50, 100, 150 et 200 kg N/ha pour un total de 20 traitements disposés en split-plot et 6 répétitions. Les engrais P et K ont été ap-

pliqués à l'automne aux doses de 80 kg/ha  $\text{P}_2\text{O}_5$  et 100 kg/ha de  $\text{K}_2\text{O}$ . Dans tous les cas, les engrais ont été épandus à la volée et ensuite incorporés avec une herse à disques. Les parcelles avaient 30 m<sup>2</sup> dont 8 m<sup>2</sup> récoltables. La teneur en azote (%N) a été déterminée par la méthode Kjeldahl. L'azote exporté par les grains est la quantité totale d'azote dans le rendement des grains. Les doses équivalentes (ou de substitution) sont les doses administrées à l'automne qui ont eu le même effet que les doses de 50, 100 et 150 kg N/ha administrées au printemps. Ces doses ont été calculées à l'aide de régressions multiples.

## Résultats et discussion

### RENDEMENTS EN GRAINS

Les engrais azotés administrés à l'automne et au printemps ont augmenté les rendements en grains de façon significative (tableau I), mais il n'y a pas eu de différences significatives entre les deux fertilisations. La réponse aux engrais azotés a été plutôt faible (fig. 1) en raison, peut-être, des faibles précipitations d'hiver et d'été.

L'analyse de variance montre que les rendements en grains ont été significativement influencés par la fertilisation, surtout par celle de printemps. Il y a eu aussi une interaction significative entre les deux fertilisations: l'effet d'une fertilisation a diminué avec l'augmentation des doses de l'autre (tableau I et fig. 1). Ainsi, l'application d'automne a été efficace surtout quand les doses d'azote au printemps étaient nulles ou faibles. Le rendement maximum fut obtenu à la dose de 200 kg N/ha appliquée au printemps. Barber (cité par Tisdale & Nelson, 1975, p. 528) a obtenu des résultats semblables en étudiant l'effet résiduel des engrais sur l'efficacité des doses actuelles en Indiana.

L'effet favorable de la fertilisation d'automne suggère qu'il n'y a pas eu de pertes importantes d'azote pendant l'hiver et que l'éventuel lessivage de l'azote en profondeur n'a pas dépassé la zone active des racines. Les résultats suggèrent aussi que l'azote minéral existant dans le sol au semis peut avoir un effet important et influencer ainsi le niveau de la dose optimale d'azote à appliquer au printemps. Les analyses de sol montrent en effet qu'au début du printemps le maximum de  $\text{N-NO}_3$ , dans le traitement  $\text{N}_{100}$  appliqué en automne, était dans la couche de sol 0-20 cm (14,56 ppm). La couche 40-60 cm en comportait 3,15 ppm et la couche 20-40 cm, 2,97 ppm. Dans la couche 80-100 cm la quantité de  $\text{N-NO}_3$  a été très faible (0,75 ppm). Le sol étant lourd et mal drainé, il a empêché une percolation excessive d'eau. En plus, les précipitations de novembre-

TABLEAU I

Analyse de variance pour les rendements en grain, la teneur en N des grains et l'azote exporté par les grains

Source de variation	df	Rendement grains		% de N		N exporté	
		MC	F	MC	F	MC	F
Fertilisation à l'automne (A)	3	26,1	7,5**	0,496	33,1**	2100	30,0**
Erreur	15	3,5		0,015		70	
Fertilisation au printemps (P)	4	44,2	11,9**	0,165	9,2**	1006	13,2**
A × P	12	12,4	3,3**	0,060	3,3**	282	3,7**
Erreur	80	3,7		0,018		76	

df: degrés de liberté; MC: moyenne des carrés; F: rapport F; \*\*: significatif à 1%.

avril (282 mm), ont été de beaucoup inférieures à la moyenne (480 mm). Ainsi, ni le sol ni les précipitations n'étaient de nature à favoriser une perte d'azote importante par lessivage.

#### TENEUR EN AZOTE

La teneur en azote des grains a augmenté de

$$\begin{aligned} \%N = & 1,48 + 0,000115 A + 0,0000524 A^2 \\ & - 0,000000243 A^3 + 0,000683 P + \\ & 0,0000196 P^2 - 0,0000000767 P^3 \quad (1) \\ & - 0,00000808 AP, \\ R^2 = & 0,895; E.S. = 0,06; F = 102,6 \end{aligned}$$

montre que dans les 2 cas (A et P) le pourcentage d'azote augmente peu aux faibles doses et beaucoup plus aux doses plus élevées, pour ensuite plafonner, d'où une croissance en forme de «S» (fig. 2), phénomène déjà remarqué par d'autres chercheurs (Fernandez & Laird, 1959).

L'application d'automne a été plus efficace que celle de printemps, surtout à des doses plus éle-

çon significative avec l'augmentation des doses d'azote, aussi bien avec la fertilisation d'automne qu'avec celle de printemps (tableau I et fig. 2).

La régression multiple de la teneur en azote en fonction des doses d'azote appliquées à l'automne (A) et au printemps (P):

vées (régression n° 1 et tableau I). À la même dose d'azote total, (A + P) le pourcentage d'azote était dans la plupart des cas plus élevé quand la proportion d'azote appliqué à l'automne était prépondérante.

D'autres chercheurs ont trouvé eux aussi des effets résiduels importants sur des sols à texture moyennement fine ou fine (Olson, 1980; Russelle

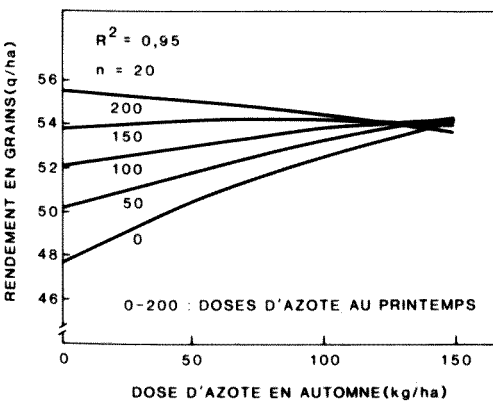


Figure 1. Rendements en grains (matière sèche) en fonction des doses d'azote administrées à l'automne et au printemps.

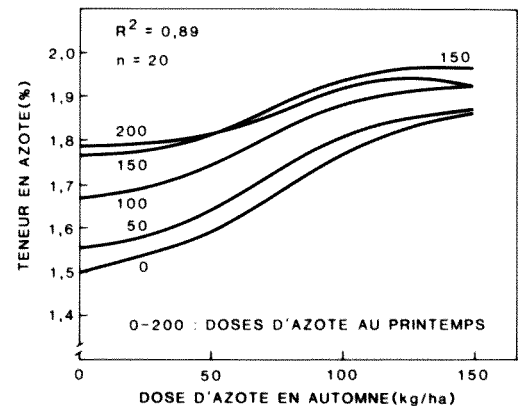


Figure 2. Teneur en azote des grains en fonction des doses d'azote administrées à l'automne et au printemps.

et al., 1981). Russelle et al. (1983) ont remarqué que l'azote absorbé de l'azote résiduel a été même plus élevé que celui provenant de l'azote appliqué au printemps.

La régression n° 1 montre aussi que l'azote administré à l'automne a été plus efficace en terme d'azote absorbé par unité d'azote appliqué. Ainsi, le %N obtenu avec 50, 100 ou 150 kg N/ha appliqué au printemps a été obtenu avec seulement 44, 72 et 100 kg N/ha appliqués à l'automne.

Si le pourcentage d'azote a été plus élevé à l'application d'automne, c'est sans doute en raison d'une utilisation plus tardive de cet azote, causée par un lessivage modéré en hiver. En été le sol étant plus humide en profondeur, l'azote disponible dans cette zone a été plus accessible aux racines que celui de surface où le sol était plutôt sec. C'est bien connu que chez les céréales et le maïs, les applications tardives d'azote ont un effet plus marqué sur la teneur en azote que sur le rendement en grains lui-même (Anderson et al., 1982).

#### AZOTE EXPORTÉ

L'azote exporté par les grains ( $N_{exp}$ ) a été lui aussi, comme le pourcentage d'azote, plus influencé par la fertilisation d'automne que par celle de printemps (tableau 1 et fig. 3).

L'efficacité de la fertilisation automnale a été plus élevée dans les traitements sans ou avec peu d'azote appliqué au printemps et elle a diminué avec l'augmentation de cette dernière. Dans la plupart des cas, les quantités plus élevées de  $N_{exp}$  ont été obtenues là où la proportion d'azote appliqué à l'automne était prépondérante.

La régression multiple de l'azote exporté ( $N_{exp}$ , en kg/ha):

$$N_{exp} = 71,2 + 0,0354 A + 0,003542 A^2 - 0,00001639 A^3 + 0,1090 P + 0,000811 P^2 - 0,00000324 P^3 - 0,000846 AP \quad (2)$$

$$R^2 = 0,922; E.S. = 3,66; F = 141,4$$

montre que, comme dans le cas du %N, c'est la fertilisation automnale qui a été plus efficace en terme d'azote exporté par unité d'azote appliqué et surtout aux doses plus élevées, de 100 à 150 kg N/ha. Ainsi, la même quantité de  $N_{exp}$  qui a été obtenue à des doses de 50, 100 et 150 kg N/ha appliquées au printemps a été obtenue avec seulement 44, 75 et 104 kg N/ha respectivement appliqués à l'automne. La fertilisation automnale a été par conséquent, avec 12, 25 et 31% respectivement, plus efficace que la fertilisation printanière. Les résultats montrent donc que sur ce sol argileux les pertes d'azote d'une année à l'autre ne sont pas toujours très importantes.

#### Remerciements

L'auteur tient à remercier Monsieur J. Santerre, Agriculture Canada, pour avoir révisé le manuscrit et apporté des améliorations, et l'Université Laval pour l'aide accordée à la réalisation de ce projet.

#### Références

- ANDERSON, C. K., L. R. STONE & L. S. MURPHY, 1982. Corn yield as influenced by in-season application of nitrogen with limited irrigation. — *Agron. J.*, 74: 396-401.
- BEAUCHAMP, E. G., 1977. Slow release N fertilizer applied in fall for corn. — *Can. J. Soil Sci.*, 57: 487-496.
- BOLTON, E. F., J. W. AYLESWORTH & F. R. HORE, 1970. Nutrient losses through tile drains under three cropping systems and two fertility levels on a Brookston clay soil. — *Can. J. Soil Sci.*, 50: 275-279.
- BOSWELL, F. C., 1971. Comparison of fall, winter or spring N-P-K fertilizer applications for corn and cotton. — *Agron. J.*, 63: 905-907.
- BOSWELL, F. C., J. G. FUTRAL & O. E. ANDERSON, 1974. Comparison of fall-applied N under formed beds with conventional spring N application for corn production. — *Agron. J.*, 66: 374-377.
- CHAMBERLAND, E., 1976. Évaluation des nitrates dans quelques systèmes sol-eau du Québec. — *Can. J. Soil Sci.*, 56: 257-269.
- DIONNE, J.-L., 1974. Engrais chimique et pollution des eaux. — *Canada Agriculture*, 19(1): 16-17.
- FERNANDEZ, R. G., & R. J. LAIRD, 1959. Yield and protein content of wheat in Central Mexico as affected by available soil moisture and nitrogen fertilization. — *Agron. J.*, 51: 33-36.

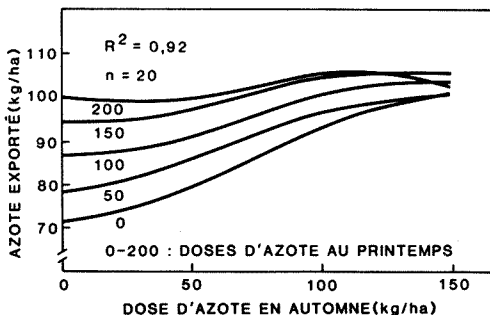


Figure 3. Azote exporté par les grains en fonction des doses d'azote administrées à l'automne et au printemps.

- HANE, J. W., 1981. Nitrogen behavior and uptake by corn as affected by time of application, nitrapyrin, and supplemental winter heat. — *Diss. Abstr. Int.*, B, 42(6) 2169, Illinois Univ. Urbana, U.S.A.
- MALHI, S. S. & M. NYBORG, 1983. Field study of the fate of fall-applied <sup>15</sup>N-labelled fertilizers in three Alberta soils. — *Agron. J.*, 75: 71-74.
- MILLER, H. F., J. KAVANAUGH & G. W. THOMAS, 1975. Time of N application and yields of corn in wet, alluvial soils. — *Agron. J.*, 67: 401-404.
- NELSON, L. B. & R. E. UHLAND, 1955. Factors that influence loss of fall applied fertilizers and their probable importance in different sections of the United States. — *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 19: 492-496.
- NYBORG, M., S. S. MALHI, J. TIMMERMANS & R. H. LEITCH, 1977. Losses of crop-available nitrogen from soils. — *Agric. Forest. Bull. (Univ. Alberta)*, no. 33, p. 33-39.
- OLSON, R. V., 1980. Fate of tagged nitrogen fertilizer applied to irrigated corn. — *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 44: 514-517.
- OLSON, R. A. & L. T. KURTZ, 1982. Crop nitrogen requirements, utilization and fertilization. — Pages 567-604 in F. J. Stevenson (ed.). *Nitrogen in agricultural soils*. ASA, Madison, Wisconsin, U.S.A., 940 p.
- PEARSON, R. W., H. W. JORDON, O. L. BENNETT, C. E. SCARSBROOK, W. E. ADAMS & A. W. WHITE, 1961. Residual effects of fall and spring-applied nitrogen fertilizers on crop yields in the southeastern United States. — *Tech. Bull. U.S. Dep. Agric.*, no. 1254.
- RUSSELLE, M. P., E. J. DEIBERT, R. D. HAUCK, M. STEFANOVIC & R. A. OLSON, 1981. Effects of water and nitrogen management on yield and <sup>15</sup>N-depleted fertilizer use efficiency of irrigated corn. — *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 45: 553-558.
- RUSSELLE, M. P., R. D. HAUCK & R. A. OLSON, 1983. Nitrogen accumulation rates of irrigated maize. — *Agron. J.*, 75: 593-598.
- STEVENSON, C. K. & C. S. BALDWIN, 1969. Effect of time and method of nitrogen application and source of nitrogen on the yield and nitrogen content of corn. — *Agron. J.*, 61: 381-384.
- TISDALE, S. & W. L. NELSON, 1975. *Soil fertility and fertilizers*. — Macmillan Publishing Co., Inc., 694 p.



# MORPHOLOGIE COMPARÉE DES LARVES DE PTEROSTICHINI (COLEOPTERA: CARABIDAE): DESCRIPTIONS ET TABLES DE DÉTERMINATION DES ESPÈCES DU NORD-EST DE L'AMÉRIQUE DU NORD

Y. BOUSQUET

Institut de recherches biosystématiques  
Agriculture Canada, Ottawa K1A 0C6

## Résumé

L'auteur décrit les larves de 34 espèces appartenant à 8 genres de la tribu des Pterostichini (Coleoptera: Carabidae) du nord-est de l'Amérique du Nord, incluant pour la première fois les représentants de 14 espèces. Aucune caractéristique n'a pu être mise en évidence toutefois pour séparer les paires d'espèces suivantes: *P. luctuosus* - *P. tenuis*, *P. coracinus* - *P. stygicus*, *P. corvinus* - *P. castor* et, au premier stade seulement, *P. patruelis* - *P. femoralis* et *P. pinguedineus* - *P. arcticola*. L'ouvrage inclut une table de détermination des larves de premier stade et une autre des larves de deuxième et troisième stades, ainsi qu'une description de la tribu. L'information sur la répartition géographique et l'habitat est présentée brièvement pour chaque espèce.

## Abstract

Larvae of 34 species representing 8 genera of the tribe Pterostichini (Coleoptera: Carabidae) from northeastern North America are described, including members of 14 species for the first time. No character states has been found to separate the following pairs of species: *P. luctuosus* - *P. tenuis*, *P. coracinus* - *P. stygicus*, *P. corvinus* - *P. castor* and, in the first stage only, *P. patruelis* - *P. femoralis* and *P. pinguedineus* - *P. arcticola*. A key to the first instar larvae and another to the second and third instars, and a description of the tribe are provided. Information on distribution and habitat is reviewed for each species.

## Introduction

La tribu des Pterostichini (*sensu stricto*<sup>1</sup>) forme une unité taxonomique hétérogène de près de 2500 espèces, représentée dans toutes les régions biogéographiques (Kryzhanovsky, 1976). En Amérique du Nord, le groupe comprend quelque 250 espèces dont 48 se trouvent dans le nord-est du continent (Erwin *et al.*, 1977).

Grâce notamment aux révisions taxonomiques de Darlington (1931), Ball (1965, 1966), Hacker (1968), Freitag (1969), Barr (1971) et Allen (1972, 1980) sur divers groupes et de Lindroth (1966) sur la faune du Canada et de l'Alaska, la morphologie externe des adultes a été étudiée de façon adéquate pour la majorité des espèces nord-

américaines. Les larves par contre ont jusqu'à maintenant fait l'objet de peu de recherche. Schaupp (1881) et Dimmock & Knab (1904) ont décrit de façon superficielle les larves de 4 espèces; Kirk (1972) a illustré et caractérisé la capsule céphalique de 5 espèces; Goulet (1974) a présenté les caractéristiques différenciant les larves de *Pterostichus adstrictus* et *P. pensylvanicus*, et Thompson (1979) a récemment décrit les larves de deuxième ou troisième stade de 23 espèces. Enfin 4 espèces introduites en Amérique du Nord ont été étudiées par des auteurs européens. En somme, seulement 26 espèces nord-américaines de la tribu sont connues à l'état larvaire et, par surcroît, la plupart des descriptions sont superficielles ou ne portent que sur le deuxième ou troisième stade.

L'objet de cette étude est de faciliter la détermination des larves de la plupart des espèces de Pterostichini du nord-est de l'Amérique du Nord à l'aide de tables de détermination et de descriptions. Dans ce travail, j'entends par nord-est

<sup>1</sup> Le concept taxonomique de la tribu des Pterostichini adopté dans cette étude est le même que celui de Ball (1960). C'est dire que les Platynini (= Agonini), inclus par Lindroth (1966) parmi les Pterostichini, en sont exclus.

de l'Amérique du Nord, les provinces canadiennes à l'est du Manitoba et les états américains à l'est du Minnesota, au sud jusqu'au Wisconsin, Michigan et New York.

Ce travail demeure descriptif. Trop peu d'espèces de la tribu sont connues à l'état larvaire pour présenter une analyse phylogénétique sérieuse des taxons étudiés. Éventuellement, certaines caractéristiques morphologiques de la larve, analysées conjointement avec les caractéristiques de l'adulte, serviront à définir ou à remanier certains groupes à l'intérieur de la tribu (en préparation).

### Matériel et méthodes

Ce travail est basé sur l'étude de 1085 larves représentant 34 espèces. La majorité des larves proviennent d'élevage (*ex ovo*) et sont conservées dans la collection de l'auteur. Le matériel étudié pour chaque espèce est indiqué à la suite de la description du taxon.

#### TECHNIQUE D'ÉLEVAGE

Les élevages ont été réalisés entre 1978 et 1980, et en 1982. Les adultes étaient gardés dans des boîtes en polystyrène (9 x 13 x 7 cm) contenant quelques centimètres de terre noire tamisée. Le nombre d'individus placés dans chaque boîte variait selon la disponibilité de l'espèce et sa taille. À tous les deux ou trois jours, j'ai fouillé le sol de façon systématique et déposé les œufs obtenus dans des vases de Pétri (5 cm de diamètre x 1,5 cm de profondeur) contenant une mince couche de terre tamisée. Peu après l'éclosion, chaque larve était transférée et élevée individuellement, dans certains cas jusqu'au stade adulte, dans un vase de Pétri contenant environ 1 cm de terre tamisée.

Les adultes et les larves ont été nourris avec des morceaux de larves de ténébrions renouvelés à tous les deux ou trois jours. J'ai remplacé le substrat une fois par mois dans les boîtes en polystyrène et une fois par semaine dans les vases de Pétri.

Les adultes étaient gardés à  $20 \pm 1^\circ\text{C}$ , sous une humidité relative de 60% et une photopériode de 16 heures d'éclairement; les larves étaient placées à l'obscurité, à une température de  $20 \pm 0,5^\circ\text{C}$  et sous une humidité relative de 40-70%.

#### TECHNIQUE D'ÉTUDE DES LARVES

Les larves ont été tuées par immersion dans un bain d'eau bouillante; cette pratique permet d'obtenir des spécimens distendus et générale-

ment droits. Les larves étaient ensuite conservées dans une solution d'éthanol 70% contenant 4% de glycérine.

Plusieurs larves (au moins un spécimen de chaque stade pour toutes les espèces) ont été éclaircies à la potasse 10% (P/V), glycinées (cf. Goulet, 1977; Bousquet & Goulet, 1984), placées à l'intérieur d'un anneau de cuivre collé sur une lame et contenant de la glycérine pure, puis étudiées au microscope optique (grossissement 100-400X), ou à la loupe binoculaire (grossissement 40-80X) pour les spécimens de troisième stade de grande taille. Certaines larves ont été étudiées à la loupe binoculaire sans traitement préalable à la potasse.

#### ILLUSTRATIONS ET MENSURATIONS

Les dessins, à l'exception de l'habitus général (fig. 1), ont été exécutés à l'aide d'une chambre claire montée sur une loupe binoculaire Wild M-5 ou un microscope Nikon Optiphot. Les photographies ont été prises au moyen d'un microscope électronique à balayage Phillips ARM-100 à un voltage de 7 Kv.

L'expression LC/IC représente le rapport entre la longueur de la capsule céphalique (mesurée du bord latéral de l'adnasal au bord postérolatéral de la capsule céphalique) et la largeur maximale de la capsule céphalique. Les mesures ont été prises à l'aide d'un dispositif électronique de mesure de longueur Wild/Censor (graduation fine: 0,01 mm) monté sur une loupe binoculaire Wild M-5.

#### CLASSIFICATION ET FORMAT DES DESCRIPTIONS

La classification supraspécifique des Pterostichini adoptée dans ce travail suit celle de Lindroth (1966) sauf pour les points suivants: 1) les taxons *Lophoglossus* (= groupe *scrutator* de Lindroth), *Poecilus* (= groupe *lucublandus*), *Stereocerus* (= groupe *haematopus*) et *Cyclotrachelus* (= groupe *sigillatus*) sont reconnus comme des genres distincts de *Pterostichus*; 2) *Abacidus* est considéré comme un sous-genre de *Pterostichus*; 3) *Pterostichus adoxus* et son taxon-frère *P. tristis*, associés par Lindroth au sous-genre *Monoferonia* (= groupe *mancus*) sont transférés au sous-genre *Hypherpes* (= groupe *amethystinus*); 4) les espèces associées aux taxons *Dysidius* (= groupe *mutus*) et *Bothriopterus* (= groupe *adstrictus*) sont placées dans une même unité taxonomique, soit le sous-genre *Bothriopterus* (cf. Goulet, 1974); 5) *Pterostichus luctuosus* et son taxon-frère *P. tenuis*, associés par Lindroth au sous-genre *Melanianus* (= groupe *corvinus*) appartiennent à un groupe distinct, soit le sous-genre *Pseudomaseus* (cf. Bousquet & Pilon, 1983).

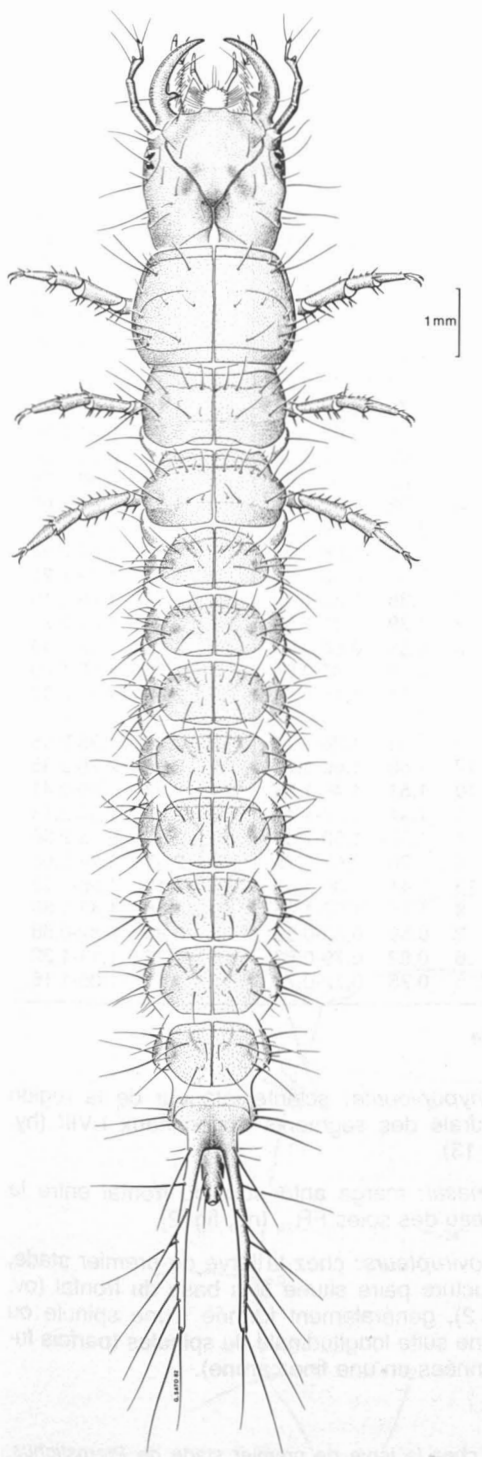


Figure 1. *Pterostichus diligendus* (Chaudoir), larve de troisième stade.

Ces changements taxonomiques, qui sont basés sur une analyse des caractères morphologiques de l'adulte (données non publiées) et de la larve, seront discutés dans une publication ultérieure portant sur la classification supraspécifique des Pterostichini néarctiques.

Afin d'éviter la répétition des caractéristiques communes aux espèces traitées dans ce travail, j'ai inclus une description de la tribu, des genres et des sous-genres représentés sur le territoire considéré. Notons que la description des taxons supraspécifiques est fondée uniquement sur les espèces décrites dans cette étude. Il est indéniable que les caractéristiques morphologiques établies dans ce travail pour les genres et sous-genres devront être modifiées à mesure que seront connues les larves d'autres espèces.

Les premier et troisième stades de chaque taxon sont décrits en détail car les caractéristiques morphologiques portent souvent sur des structures différentes. Le deuxième stade est décrit brièvement en comparaison avec le troisième car les caractéristiques de ces deux stades portent en général sur les mêmes structures.

On trouvera au tableau I la liste des espèces incluses dans ce travail.

### Terminologie

La majorité des termes morphologiques utilisés dans cette étude sont d'usage courant en entomologie. Toutefois, afin de rendre les tables de détermination et les descriptions facilement accessibles, les termes suivants sont définis.

*adnasal*: marge antérieure du frontal, du bord latéral jusqu'au niveau de la soie  $FR_{10}$  (ad, fig. 2)

*aire discale*: sur le pronotum, mésonotum, métanotum et tergites abdominaux I-VIII, zone fortement sclérifiée portant la presque totalité des soies et pores primaires (adc, fig. 4-5). La région antérieure à la carène notale (mésonotum et métanotum) ou à la carène tergale (tergites abdominaux) est nommée *aire antérodiscopale* (aad, fig. 5) et la région postérieure, *aire postérodiscopale* (apd, fig. 5).

*aire marginale*: sur le pronotum, mésonotum, métanotum et tergites abdominaux I-VIII, zone finement sclérifiée entourant complètement ou partiellement l'aire discale (amg, fig. 4-5).

*aire membraneuse*: encoche membraneuse sur la marge latérale du stipe, postérieure au niveau de la soie  $MX_2$  (amb, fig. 10). L'aire membraneuse se prolonge parfois jusque sur la face ventrale du stipe (fig. 57-58, 60-62).



TABLEAU I

Largeur de la capsule céphalique (en mm) des larves de Pterostichini du nord-est de l'Amérique du Nord\*

Espèces	L <sub>1</sub>			L <sub>2</sub>			L <sub>3</sub>		
	n	$\bar{x}$	min-max	n	$\bar{x}$	min-max	n	$\bar{x}$	min-max
<i>Loxandrus velocipes</i>	12	0,50	0,46-0,53	1	0,79	—	1	1,30	—
<i>Lophoglossus scrutator</i>	6	0,74	0,73-0,75	3	1,09	1,04-1,14	5	1,66	1,56-1,80
<i>Poecilus lucublandus</i>	10	0,61	0,60-0,62	11	1,01	0,86-1,10	14	1,46	1,31-1,62
<i>P. chalcites</i>	10	0,62	0,60-0,64	4	1,07	0,98-1,11	7	1,72	1,61-1,85
<i>Stereocerus haematopus</i>	4	0,80	0,78-0,84	6	1,26	1,21-1,35	11	1,85	1,76-1,94
<i>Myas cyanescens</i>	—	—	—	—	—	—	2	1,72	1,69-1,74
<i>Abax parallelepipedus</i>	1	1,39	—	1	2,09	—	2	3,21	3,18-3,23
<i>Cyclotrachelus seximpressus</i>	11	0,80	0,78-0,83	1	1,13	—	—	—	—
<i>Pterostichus honestus</i>	9	0,52	0,50-0,55	7	0,78	0,71-0,83	10	1,12	1,06-1,18
<i>P. leconteianus</i>	8	0,50	0,49-0,50	7	0,72	0,69-0,77	6	1,10	1,08-1,11
<i>P. strenuus</i>	2	0,46	0,44-0,48	3	0,65	0,62-0,67	3	0,94	0,91-0,96
<i>P. patruelis</i>	5	0,45	0,42-0,47	4	0,67	0,65-0,68	4	0,97	0,95-0,98
<i>P. femoralis</i>	8	0,43	0,41-0,44	7	0,63	0,55-0,67	5	0,93	0,90-0,96
<i>P. mutus</i>	10	0,65	0,63-0,67	3	1,02	1,00-1,05	9	1,57	1,46-1,66
<i>P. pensylvanicus</i>	15	0,77	0,73-0,81	10	1,17	1,14-1,20	18	1,72	1,54-1,83
<i>P. adstrictus</i>	12	0,78	0,74-0,81	19	1,19	1,06-1,31	26	1,83	1,64-2,02
<i>P. caudicalis</i>	6	0,68	0,66-0,71	8	0,91	0,88-0,99	3	1,22	1,19-1,25
<i>P. corvinus</i>	8	0,85	0,82-0,90	12	1,38	1,33-1,45	16	1,99	1,76-2,15
<i>P. castor</i>	7	0,83	0,82-0,86	12	1,39	1,31-1,54	9	2,02	1,84-2,27
<i>P. luctuosus</i>	9	0,54	0,52-0,55	5	0,88	0,86-0,90	10	1,43	1,36-1,49
<i>P. tenuis</i>	2	0,53	—	2	0,88	0,86-0,89	2	1,29	1,18-1,40
<i>P. diligendus</i>	11	1,06	1,00-1,10	12	1,54	1,44-1,64	7	2,28	2,17-2,37
<i>P. permundus</i>	5	0,76	0,73-0,79	—	—	—	—	—	—
<i>P. melanarius</i>	14	1,02	0,98-1,05	9	1,52	1,28-1,74	16	2,30	1,95-2,58
<i>P. lachrymosus</i>	11	1,27	1,24-1,31	12	1,69	1,60-1,77	4	2,30	2,25-2,35
<i>P. coracinus</i>	12	0,97	0,90-1,01	10	1,51	1,46-1,58	14	2,27	1,89-2,41
<i>P. stygicus</i>	6	0,89	0,86-0,91	5	1,41	1,37-1,45	6	2,03	1,96-2,13
<i>P. punctatissimus</i>	5	1,00	0,95-1,02	4	1,57	1,50-1,62	10	2,37	2,16-2,56
<i>P. rostratus</i>	4	1,09	1,03-1,13	6	1,70	1,62-1,75	8	2,51	2,24-2,65
<i>P. adoxus</i>	11	0,86	0,83-0,90	13	1,41	1,30-1,46	14	2,10	1,96-2,22
<i>P. tristis</i>	5	0,79	0,78-0,81	9	1,15	1,05-1,25	10	1,66	1,43-1,88
<i>P. brevicornis</i>	2	0,43	0,42-0,44	2	0,59	0,58-0,59	5	0,85	0,82-0,88
<i>P. pinguedineus</i>	10	0,51	0,47-0,53	6	0,82	0,79-0,83	15	1,22	1,11-1,32
<i>P. arctica</i>	10	0,47	0,46-0,49	5	0,75	0,72-0,78	11	1,11	1,05-1,16

\* L<sub>1</sub>: premier stade; L<sub>2</sub>: deuxième stade; L<sub>3</sub>: troisième stade

*carène notale*: carène antérotransverse sur le mésonotum et le métanotum (cn, fig. 5).

*carène tergale*: carène antérotransverse sur les tergites abdominaux I-IX (ct, fig. 6-7).

*épipléurite*: sclérite supérieur de la région pleurale des segments abdominaux I-IX (ep, fig. 13).

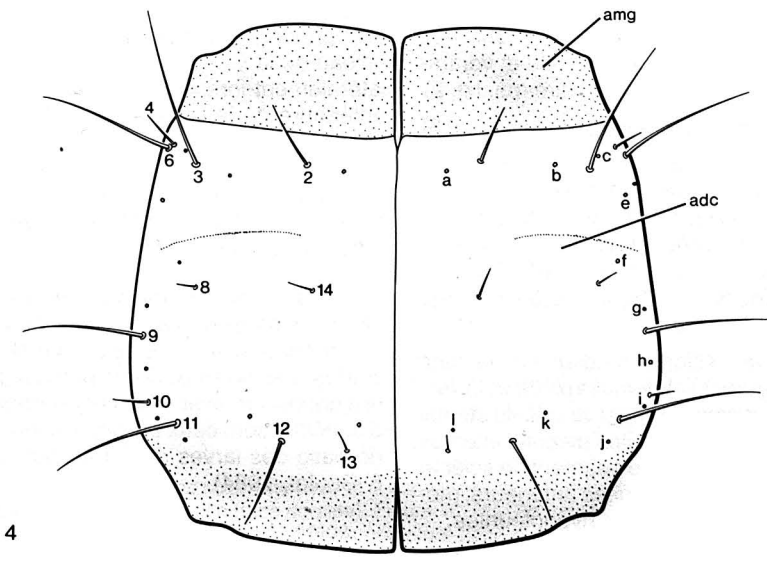
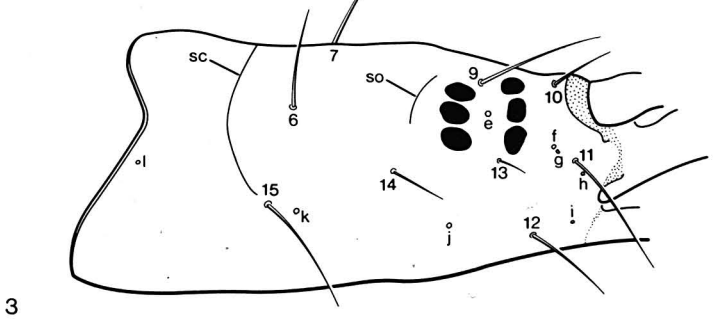
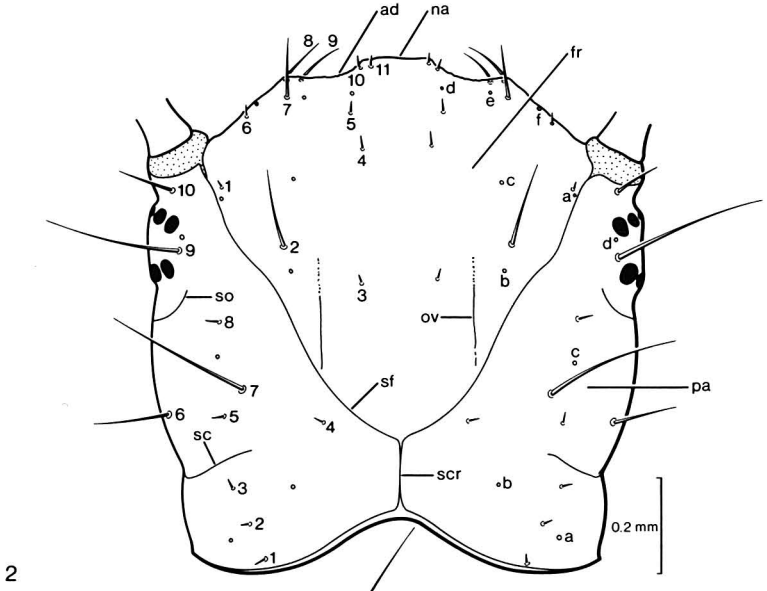
*frontal*: sclérite médian, sur le dessus de la capsule céphalique, délimité postérieurement par la suture frontale (fr, fig. 2).

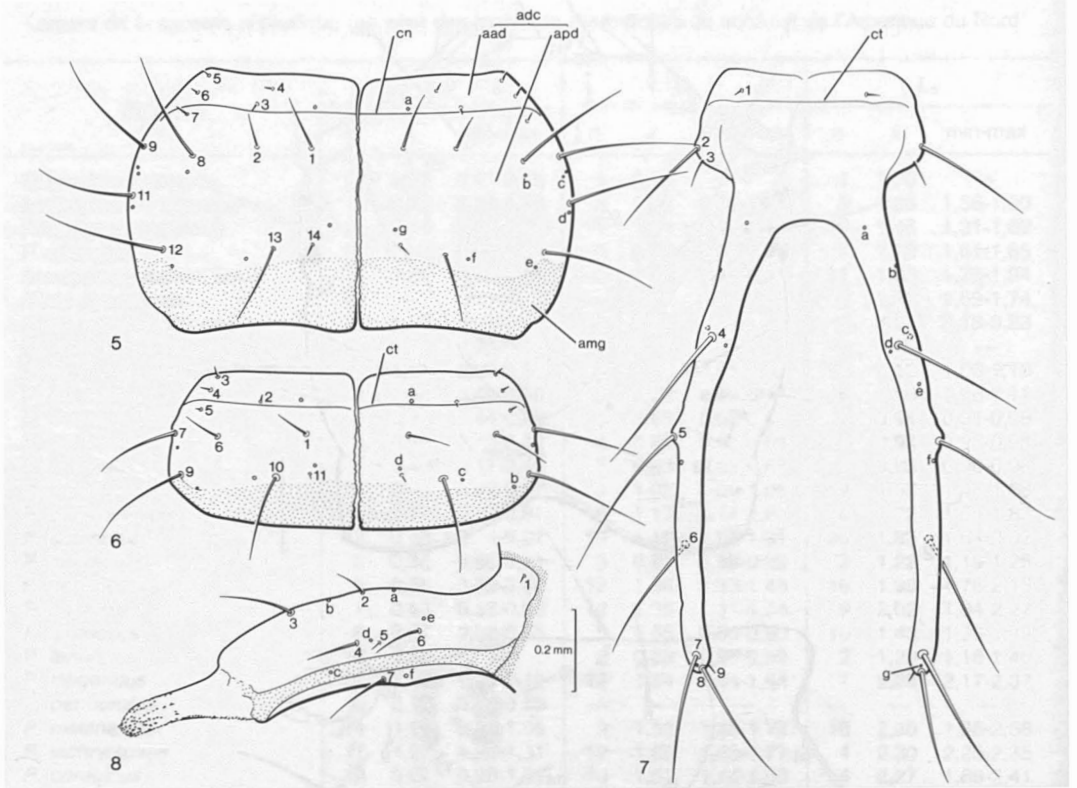
*hypopleurite*: sclérite inférieur de la région pleurale des segments abdominaux I-VIII (hy, fig. 13).

*nasal*: marge antérieure du frontal entre le niveau des soies FR<sub>10</sub> (na, fig. 2).

*ovirupteurs*: chez la larve de premier stade, structure paire située à la base du frontal (ov, fig. 2), généralement formée d'une spinule ou d'une suite longitudinale de spinules (parfois fusionnées en une fine carène).

Figures 2-4. Position des soies et pores primaires chez la larve de premier stade de *Pterostichus diligendus*. Figure 2. Capsule céphalique (face dorsale). Figure 3. Capsule céphalique (face latérale). Figure 4. Pronotum, ad: adnasal; adc: aire discale; amg: aire marginale; fr: frontal; na: nasal; ov: ovirupteurs; pa: pariétal; sc: sillon cervical; scr: suture coronale; sf: suture frontale; so: sillon oculaire.





Figures 5-8. Position des soies et pores primaires chez la larve de premier stade de *Pterostichus diligendus*. Figure 5. Mésonotum. Figure 6. Tergite abdominal I. Figure 7. Tergite abdominal IX et urogomphes (face dorsale). Figure 8. Pygidium (face latérale), aad: aire antérodorsale; adc: aire discale; amg: aire marginale; apd: aire postérodorsale; cn: carène notale; ct: carène tergale.

**pariétal:** sclérite formant la capsule céphalique à l'exclusion du frontal, séparé dorsalement chez les *Pterostichini* par la suture coronale et ventralement par une suture d'origine gulaire (pa, fig. 2).

**pygidium:** dixième segment abdominal (fig. 8).

**réтинacle:** prolongement, le plus souvent dentiforme, de la marge médiale de la mandibule (re, fig. 9). Selon sa largeur (IR) par rapport à celle de la mandibule mesurée au-dessus du réтинacle (IM), le réтинacle est qualifié d'étroit ( $IR/IM < 0,7$ ), modérément large ( $0,75 < IR/IM < 0,95$ ) ou large ( $IR/IM > 1,0$ ).

**sclérite sternal:** sclérite médian sur la face ventrale des segments abdominaux VIII et IX (ss, fig. 13). Sur le huitième segment, le sclérite sternal résulte de la fusion des sternites médian, internes et externes. Sur le neuvième segment, le sclérite provient de la fusion des sternites antérieurs, médian, internes, externes et des hypopleurites.

**sillon cervical:** sillon parcourant la région postérodorsale (sc, fig. 2) et latérale (sc, fig. 3) de

chaque côté du pariétal. Le sillon est qualifié de non prolongé latéralement lorsqu'il s'arrête au niveau de la soie PA<sub>15</sub> (cf. fig. 3) et de prolongé latéralement lorsqu'il se continue vers la région antérieure de la capsule céphalique (cf. fig. 82-83).

**sillon oculaire:** court sillon situé en arrière de la rangée postérieure des stemmates de chaque côté du pariétal (so, fig. 2-3).

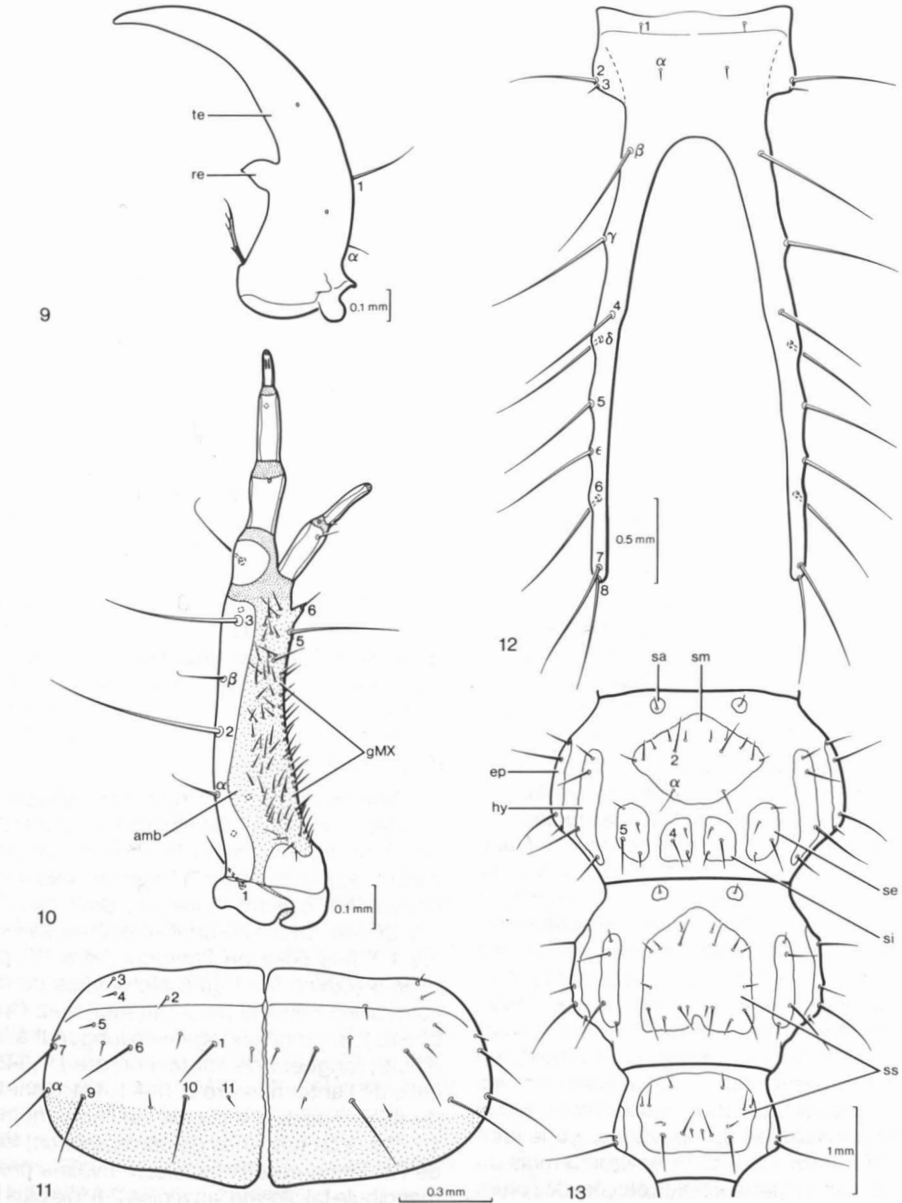
**soies et pores primaires:** soies et pores de la larve de premier stade et les organes correspondants chez la larve de deuxième et troisième stades. Les soies et pores primaires ancestraux (en opposition avec soies et pores primaires additionnels) sont ceux qui appartiennent au patron de base des larves de Carabidae (cf. Bousquet & Goulet, 1984).

**soies et pores secondaires:** soies et pores de la larve de deuxième et troisième stades à l'exception des soies et pores primaires.

*sternites*: sclérites de la face ventrale des segments abdominaux I-VII (fig. 13). On distingue les sternites antérieurs (sa), médian (sm) (ventrite de van Emden, 1942), internes (si) (*inner post-ventrite* de van Emden, 1942) et externes (se) (*outer postventrite* de van Emden, 1942).

*suture coronale*: suture longitudinale et médiane séparant le pariétal sur le dessus de la capsule céphalique (scr, fig. 2).

*suture frontale*: suture séparant le frontal du pariétal (sf, fig. 2).



Figures 9-13. Position des soies primaires et secondaires chez la larve de deuxième stade de *Pterostichus diligendus*. Figure 9. Mandibule droite (face dorsale). Figure 10. Maxille gauche (face dorsale). Figure 11. Tergite abdominal I. Figure 12. Tergite abdominal IX et urogomphes (face dorsale). Figure 13. Segments abdominaux VII, VIII et IX (face ventrale), ep: épipleurite; hy: hypopleurite; re: rétinacle; sa: sternite antérieur; se: sternite externe; si: sternite interne; sm: sternite médian; ss: sclérite sternal; te: térébra.

*térébra*: région apicale (au-dessus du rétinacle) de la mandibule (te, fig. 9).

*vésicule hyaline*: organe sensoriel situé sur le bord antérolatéral de l'antennomère III (vh, fig. 84), formé d'une zone basale, scléifiée et annulaire, et d'une zone apicale, non scléifiée et conique.

La notation des soies et pores primaires utilisés dans ce travail est celle proposée par Bousquet & Goulet (1984). La position des soies et pores primaires d'intérêt taxonomique chez les Pterostichini est illustrée aux figures 2-8. Les soies secondaires importantes ont été notées par deux lettres majuscules (les mêmes que celles utilisées pour les soies primaires) et une lettre grecque et sont indiquées aux figures 9-13.

Les qualificatifs suivants sont utilisés pour désigner différents types de microsculpture: isodiamétrale (microlignes formant des polygones à côtés plus ou moins égaux), transverse (microlignes formant des polygones plus larges que longs), pointée (fig. 99) (spinules isolées les unes des autres), multipointée (fig. 100) (spinules disposées en courtes rangées transverses).

### Biologie des larves

Il existe peu de données sur la nourriture des larves de Pterostichini, mais il est probable qu'elles sont essentiellement carnivores comme la plupart des larves de Carabidae étudiées jusqu'ici (cf. Thiele, 1977: 122-125). Les adultes de Pterostichini par contre sont carnivores ou omnivores (données de Davies, 1953; Skuhravý, 1959; Dawson, 1965; Cornic, 1973; Luff, 1974; Sunderland, 1975; Hengeveld, 1980).

La larve passe par trois stades. Chez plusieurs groupes de Pterostichini, tels *Poecilus*, *Bothriopterus*, *Melanius*, *Pseudomaseus*, *Lophoglossus*, *Argutor* et *Gastrellarius*, le développement larvaire est rapide et requiert en général de 2 à 3 mois durant l'été et de 25 à 50 jours en laboratoire à 20°C. Par contre chez des groupes tels *Euferonia*, *Monoferonia*, *Cylindrocharis* et *Hyperperes*, les espèces ont une diapause contrôlée par la température (*thermic parapause* de Thiele, 1977: 257) durant leur développement larvaire. En nature, les larves de ces espèces hibernent, en général au troisième stade. En laboratoire, les larves ne complètent leur développement que si elles sont soumises, au dernier stade, à une température inférieure à 8°C pour environ 3 mois ou plus, puis à une température plus élevée, de l'ordre de 20°C.

Vers la fin de son développement, la larve prend une position caractéristique de la période prénympheale: elle se renfle et s'immobilise sur le dos, les pattes repliées vers les côtés du corps.

Cette période dure quelques heures (en général moins de 72 heures) avant la nymphose.

Les larves, pour une espèce donnée, se trouvent dans le même habitat que les adultes.

### Tribu des Pterostichini

#### DESCRIPTION

##### *Premier stade*

Chétotaxie: soies et pores primaires ancestraux (cf. Bousquet & Goulet, 1984) présents, à l'exception de la soie LA<sub>4</sub> sur le prémentum. Soies FR<sub>1</sub>, FR<sub>3</sub> et FR<sub>4</sub> sur le frontal courtes et en général non apparentes; soie FR<sub>2</sub> médiale au niveau de FR<sub>1</sub>; soies PA<sub>5</sub>, PA<sub>8</sub> et PA<sub>13</sub> sur le pariétal courtes et en général non apparentes; soie PA<sub>8</sub> postérieure au niveau de PA<sub>9</sub>; soie PA<sub>17</sub> postérieure au niveau de PA<sub>18</sub>; pore MX<sub>b</sub> sur le stipe plus proche de MX<sub>a</sub> que de MX<sub>c</sub>; groupe sétal gMX avec au moins 15 soies; soie MX<sub>6</sub> insérée latéralement sur la lacinie. Soies PR<sub>8</sub>, PR<sub>13</sub> et PR<sub>14</sub> sur le pronotum courtes et en général subégales en longueur; soies ME<sub>3</sub>-ME<sub>7</sub> et ME<sub>14</sub> sur le mésonotum et le métanotum courtes et en général subégales en longueur. Soies TR<sub>2</sub>-TR<sub>3</sub>, TR<sub>5</sub> et TR<sub>7</sub> sur le trochanter, FE<sub>2</sub>-FE<sub>5</sub> sur le fémur, et Tl<sub>1</sub>-Tl<sub>6</sub> sur le tibia, spiniformes; soies TA<sub>2</sub> et TA<sub>7</sub> sur le tarse subégales en longueur, spiniformes; soies UN<sub>1</sub>-UN<sub>2</sub> sur les griffes très courtes et non apparentes. Soies TE<sub>2</sub>, TE<sub>3</sub> et TE<sub>11</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII courtes et en général non apparentes. Soies EP<sub>1</sub> sur l'épipleurite plus courte que EP<sub>2</sub>. Soie ST<sub>3</sub> sur le sternite interne plus courte que ST<sub>4</sub>; soie ST<sub>5</sub> sur le sternite externe plus longue que ST<sub>6</sub>.

Tête: capsule céphalique sans rétrécissement collaire; ovirupteurs formés de plusieurs spinules souvent plus ou moins fusionnées en une fine carène sur la moitié postérieure; nasal non ou légèrement saillant, convexe, droit ou concave (fig. 26-56); suture coronale présente, sa longueur 0,2-1,7 fois celle de l'antennomère IV; pariétal avec 5 (*Loxandrus*) ou 6 stemmates de chaque côté; sillon cervical présent (sauf chez *Cyclotrachelus*); antenne subégale en longueur à la mandibule; longueur de l'antennomère I 1,8-2,8 fois celle de l'antennomère II, 0,9-1,4 (1,6 chez *Abax parallelepipedus*) fois celle de l'antennomère III, 1,3-2,0 (3,0 chez *Abax parallelepipedus*) fois celle de l'antennomère IV; vésicule hyaline présente; mandibule falciforme, au moins 2,5 fois plus longue que sa largeur à la base; pénicille présent (sauf probablement chez *Myas*), formé de quelques soies denticulées très rapprochées à la base; rétinacle avec la marge antérieure courbée, la marge postérieure lisse, non serrulée; stipe 1,8-

3,5 fois plus long que large; lacinie présente, formée d'un court tubercule plus ou moins acuminé à l'apex (fig. 63-68); longueur du galéomère I 0,5-1,4 (en général 0,9-1,1) fois celle du galéomère II; longueur du palpomère maxillaire II 0,7-2,4 fois celle du palpomère III, 1,0-2,5 fois celle du palpomère IV; prémentum avec une courte ligule (fig. 70) ou sans ligule (fig. 69); longueur du palpomère labial I 0,5-1,6 (en général 0,9-1,1) fois celle du palpomère II.

Thorax: aire marginale du pronotum entourant complètement l'aire discale; aire marginale du mésonotum et du métanotum présente latéralement et postérieurement à l'aire discale; carène notale présente.

Patte: tarse avec 2 griffes légèrement inégales ou subégales en longueur.

Abdomen: tergite plus étroit que le segment correspondant, exposant les épipleurites en vue dorsale; carène tergale présente; urogomphes fixes, non articulés, sans protubérances, et proportionnellement longs (leur longueur 2,5-5,0 [environ 7,5 chez *Abax parallelepipedus*] fois celle du tergite IX); pygidium avec le sclérite dorsal et le sclérite ventral non fusionnés, et avec une paire de sacs éversibles; hypopleurite apparent.

#### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour le caractère suivant.

Chétotaxie: stipe avec en général une seule soie secondaire (MX<sub>n</sub>) postérieure au niveau de MX<sub>2</sub> (fig. 10).

#### Troisième stade

Chétotaxie: soies et pores primaires comme pour le premier stade; soies secondaires présentes sur la plupart des sclérites et organes mais en nombre restreint (sauf sur les premiers tergites abdominaux de *Lophoglossus scrutator*); mandibule avec au moins une soie secondaire (MN<sub>n</sub>) postérieure au niveau de MN<sub>1</sub> (sauf chez *Loxandrus* et *Abax*); stipe avec au moins une soie secondaire (MX<sub>n</sub>) entre le niveau de MX<sub>2</sub> et MX<sub>3</sub> (sauf chez *Loxandrus*), et en général avec plus d'une soie secondaire (MX<sub>n</sub> incluse) postérieure au niveau de MX<sub>2</sub>; urogomphes sans soies secondaires chez *Cyclotrachelus*, avec 1-4 (exceptionnellement 5) soies secondaires apparentes chez les autres espèces étudiées.

Tête: capsule céphalique sans rétrécissement collaire; nasal non ou légèrement saillant, convexe, droit ou concave (fig. 26-56); suture coronale présente, sa longueur 0,3-2,6 fois celle de l'antennomère IV; pariétal avec 5 (*Loxandrus*) ou 6

stemmates de chaque côté; sillon cervical présent (sauf chez *Cyclotrachelus*); antenne subégale en longueur à la mandibule; longueur de l'antennomère I 1,5-2,5 (2,5-3,1 chez *Abax parallelepipedus*) fois celle de l'antennomère II, 0,8-1,7 (2,0-2,3 chez *Abax parallelepipedus*) fois celle de l'antennomère III, 1,4-3,0 (4,0-6,0 chez *Abax parallelepipedus*) fois celle de l'antennomère IV; vésicule hyaline présente; mandibule falciforme, au moins 2,5 fois plus longue que sa largeur à la base; pénicille présent (sauf chez *Myas*), formé de quelques soies denticulées très rapprochées à la base; rétinacle avec la marge antérieure courbée, la marge postérieure lisse; stipe 2,0-5,8 fois plus long que large; lacinie présente, formée d'un court tubercule plus ou moins acuminé à l'apex (fig. 63-68); longueur du galéomère I 0,6-1,7 (en général 0,8-1,2) fois celle du galéomère II; longueur du palpomère maxillaire II 0,7-1,7 (en général 0,8-1,2) fois celle du palpomère III, 1,1-3,4 fois celle du palpomère IV; prémentum avec une courte ligule (fig. 70) ou sans ligule (fig. 69); longueur du palpomère labial I 0,5-1,6 (en général 0,8-1,2) fois celle du palpomère II.

Thorax: comme pour le premier stade.

Patte: comme pour le premier stade.

Abdomen: comme pour le premier stade sauf longueur des urogomphes 2,2-5,0 (6-7 chez *Abax parallelepipedus*) fois celle du tergite IX.

#### REMARQUES

Les larves des espèces de la tribu Pterostichini ressemblent surtout à celles des espèces de Platynini (= Agonini), mais en diffèrent principalement par la lacinie plus ou moins acuminée à l'extrémité et la position latérale de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie. À l'exception des espèces des genres *Platynus* et *Atranus*, les larves des représentants des Platynini ont une lacinie conique et la soie MX<sub>6</sub> insérée dorsalement sur la lacinie. Notons aussi que chez les larves des Platynini, l'aire membraneuse est absente ou très courte (n'atteignant pas le niveau de la soie MX<sub>2</sub>), le sillon cervical n'est pas prolongé latéralement chez les larves de deuxième et troisième stades et que, chez la majorité des espèces, la soie MN<sub>n</sub> sur la mandibule est absente. Chez les larves des Pterostichini, l'aire membraneuse s'étend au moins jusqu'au niveau de la soie MX<sub>2</sub> chez plusieurs espèces, le sillon cervical est prolongé latéralement chez plusieurs espèces aux deuxième et troisième stades, et la soie MN<sub>n</sub> est présente (sauf chez *Loxandrus* et *Abax*).

Les tables de détermination présentées par van Emden (1942) et Thompson (1978) permettent de distinguer les larves des Pterostichini de celles des autres tribus de Carabidae.

### Tables de détermination

Bien que la majorité des caractéristiques mentionnées dans les tables de détermination soient observables à la loupe binoculaire sur des spécimens préservés en alcool, certaines (précédées par un \*) ne peuvent être observées de façon adéquate qu'au microscope sur des spécimens glycélinés.

Plusieurs caractéristiques utilisées dans les

tables portent sur la chétotaxie. Il est donc essentiel de se familiariser avec la position des soies primaires et secondaires d'importance (cf. fig. 2-13) avant d'utiliser les tables.

Une soie qualifiée d'« apparente » signifie qu'elle est visible à la loupe binoculaire à un grossissement de 40X ou moins. La largeur de la capsule céphalique de chaque espèce étudiée est indiquée au tableau I.

1. Frontal avec une paire d'ovirupteurs à la base (fig. 2,14-25). Hypopleurite sans soies. Mandibule avec une soie ( $MN_{1l}$ ) latérale (fig. 14-25). Stipe avec 2 soies ( $MX_2$ - $MX_3$ ) sur la marge latérale (fig. 57-62). Urogomphes avec chacun 5 ou 6 (*Stereocerus haematopus*) soies apparentes (fig. 7,71-75) ..... Premier stade p. 200
- Frontal sans ovirupteurs (fig. 76-81). Hypopleurite avec des soies. Mandibule avec au moins 2 (1 seulement chez *Loxandrus* et *Abax*) soies ( $MN_{1l}$  et  $MN_{1a}$ ) latérales (fig. 9,89-92). Stipe avec au moins 4 (3 seulement chez *Loxandrus*) soies ( $MX_2$ - $MX_3$  et  $MX_{2a}$ - $MX_{3a}$ ) sur la marge latérale (fig. 10,86-87). Urogomphes avec chacun 5-10 (en général 9) soies apparentes (fig. 12,93-98) ..... Deuxième et troisième stades p. 202

#### Premier stade ( $L_1$ )

1. Sillon cervical absent (fig. 18) ..... *Cyclotrachelus seximpressus* p. 222
- Sillon cervical présent (fig. 2,14-17,19-25) ..... 2
2. Antennomère I avec une zone circulaire membraneuse près de la base (fig. 17). Fémur avec 2 soies additionnelles, médianes et spiniformes, sur la face ventrale. Urogomphes longs (fig. 73), leur longueur environ 7 fois celle du tergite abdominal IX ..... *Abax parallelepipedus* p. 221
- Antennomère I sans zone circulaire membraneuse près de la base (fig. 14-16, 19-25). Fémur sans soies additionnelles. Urogomphes plus courts (fig. 7,71-72,75), leur longueur 5 fois ou moins celle du tergite abdominal IX ..... 3
3. Pariétal avec 5 stemmates peu apparents de chaque côté .... *Loxandrus velocipes* p. 207
- Pariétal avec 6 stemmates bien apparents de chaque côté (fig. 3) ..... 4
4. Sillon cervical prolongé dorsalement jusqu'au niveau du pore  $PA_6$  (fig. 15). Nasal avec une courte protubérance au centre (fig. 27) ..... *Lophoglossus scrutator* p. 211
- Sillon cervical prolongé dorsalement jusqu'au niveau de la soie  $PA_3$  ou  $PA_7$  (fig. 19-25). Nasal sans protubérance au centre (fig. 29-56) ..... 5
5. Soie  $FR_2$  sur le frontal non apparente ..... 6
- Soie  $FR_2$  sur le frontal bien apparente ..... 7
6. Soie  $PR_3$  sur le pronotum non apparente ..... *Pterostichus tristis* p. 247
- Soie  $PR_3$  sur le pronotum bien apparente ..... *Pterostichus adoxus* p. 246
7. Soie  $UR_2$  sur le tergite abdominal IX à peu près de même longueur que  $UR_3$  (fig. 75) .... 8
- Soie  $UR_2$  sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que  $UR_3$  (fig. 7,72) ..... 9
8. Aire membraneuse prolongée sur la face ventrale du stipe (fig. 60). Nasal droit (fig. 49). Mandibule fortement courbée, rétinacle large (fig. 25). \*Groupe sétal gMX avec plus de 70 soies ..... *Pterostichus permundus* p. 240
- Aire membraneuse non prolongée sur la face ventrale du stipe (fig. 59). Nasal convexe vers le centre (fig. 33). Mandibule modérément courbée, rétinacle étroit (fig. 19). \*Groupe sétal gMX avec moins de 30 soies ..... *Pterostichus honestus* p. 224
9. Soie  $TE_{10}$  sur les tergites abdominaux I-VIII non apparente, sa longueur 0,1 fois ou moins celle de  $TE_9$ . Suture frontale, entre les niveaux de  $FR_2$  et des ovirupteurs, parallèle à la suture coronale (fig. 16) ..... 10

- Soie TE<sub>10</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII bien apparente (sauf parfois sur les deux derniers tergites), sa longueur 0,3-1,0 (en général 0,6-0,9) fois celle de TE<sub>9</sub>. Suture frontale, entre les niveaux de FR<sub>2</sub> et des ovirupteurs, légèrement à distinctement oblique (fig. 20-25) ..... 11
10. Aire membraneuse prolongée sur la face ventrale du stipe (fig. 57). \*Aire discale du pronotum avec de chaque côté une mince bande transverse de microsculpture pointée au-dessus de PR<sub>8</sub> et PR<sub>1</sub> ..... *Poecilus chalcites* p. 213  
Aire membraneuse non prolongée sur la face ventrale du stipe (comme sur la fig. 59).  
\*Aire discale du pronotum sans microsculpture ..... *Poecilus lucublandus* p. 212
11. Urogomphes avec chacun 6 soies apparentes (fig. 72), longueur de la soie UR<sub>9</sub> 0,2-0,3 fois celle de UR<sub>7</sub>-UR<sub>8</sub> ..... *Stereocerus haematopus* p. 215  
Urogomphes avec chacun 5 soies apparentes (fig. 7), longueur de la soie UR<sub>9</sub> 0,1 fois ou moins celle de UR<sub>7</sub>-UR<sub>8</sub> ..... 12
12. Marge médiale de la térébra distinctement et régulièrement serrulée (fig. 21) ..... 13  
Marge médiale de la térébra faiblement et irrégulièrement serrulée chez *Pterostichus strenuus* (fig. 20), lisse chez les autres espèces (fig. 22-24) ..... 14
13. \*Soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie dépassant l'extrémité de la lacinie, sa longueur 0,5-0,7 fois celle de MX<sub>5</sub> (fig. 67). \*Ovirupteurs formés de 10-15 spinules bien distinctes les unes des autres (fig. 21) ..... *Pterostichus patruelis* et *P. femoralis* p. 227  
\*Soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie ne dépassant pas l'extrémité de la lacinie, sa longueur 0,1-0,2 fois celle de MX<sub>5</sub> (fig. 68). \*Ovirupteurs formés de 20-30 spinules très rapprochées et plus ou moins distinctes les unes des autres .....  
..... *Pterostichus luctuosus* et *P. tenuis* p. 238
14. Aire membraneuse prolongée sur la face ventrale du stipe (fig. 61-62) ..... 15  
Aire membraneuse non prolongée sur la face ventrale du stipe (comme sur la fig. 59) ... 18
15. Mandibule fortement courbée, rétinacle large (fig. 24). Stipe 2,0-2,2 fois plus long que large. Longueur du palpomère labial I 0,5-0,7 fois celle du palpomère II .....  
..... *Pterostichus caudicalis* p. 235  
Mandibule modérément courbée, rétinacle étroit (comme sur les fig. 22-23). Stipe 2,8-3,3 fois plus long que large. Longueur du palpomère labial I 1,0-1,6 fois celle du palpomère II ..... 16
16. Sillon cervical non prolongé latéralement (comme sur la fig. 3). Capsule céphalique aussi longue que large. Soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum non apparente, sa longueur 0,1-0,2 fois celle du PR<sub>11</sub> ..... *Pterostichus melanarius* p. 241  
Sillon cervical prolongé latéralement jusqu'au niveau des stemmates (comme sur la fig. 82). Capsule céphalique légèrement allongée. Soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum apparente, sa longueur 0,3-0,6 fois celle de PR<sub>11</sub> ..... 17
17. Longueur du palpomère maxillaire II 0,8-1,0 fois celle du palpomère III. Longueur de la suture coronale 1,5-1,7 fois celle de l'antennomère IV. Longueur de la soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium 0,5-0,7 fois celle de PY<sub>4</sub> ..... *Pterostichus lachrymosus* p. 241  
Longueur du palpomère maxillaire II 1,4-1,7 fois celle du palpomère III. Longueur de la suture coronale 1,0-1,1 fois celle de l'antennomère IV. Longueur de la soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium 0,1-0,2 fois celle de PY<sub>4</sub> ..... *Pterostichus coracinus* et *P. stygicus* p. 242
18. \*Soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie dépassant nettement l'extrémité de la lacinie, sa longueur 0,5-0,8 fois celle de MX<sub>5</sub> (comme sur la fig. 67) ..... 19  
\*Soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie dépassant légèrement ou non l'extrémité de la lacinie, sa longueur 0,1-0,2 fois celle de MX<sub>5</sub> (comme sur la fig. 68) ..... 24
19. Soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium apparente, sa longueur 0,7-1,0 fois celle de PY<sub>4</sub>. Capsule céphalique nettement transverse (LC/IC = 0,82-0,86) (fig. 22). Longueur de la suture coronale 0,2-0,4 fois celle de l'antennomère IV ..... *Pterostichus mutus* p. 232  
Soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium non ou peu apparente, sa longueur 0,2-0,4 fois celle de PY<sub>4</sub>. Capsule céphalique légèrement transverse ou aussi longue que large (LC/IC = 0,92-0,99) (fig. 23). Longueur de la suture coronale 0,5-0,8 fois celle de l'antennomère IV ..... 20



20. Largeur de la capsule céphalique 0,70-0,85 mm. \*Aire discale du pronotum avec une microsculpture légèrement transverse, en partie isodiamétrale. \*Groupe sétal gMX avec plus de 50 soies ..... 21  
 Largeur de la capsule céphalique 0,40-0,50 mm. \*Aire discale du pronotum sans microsculpture. \*Groupe sétal gMX avec moins de 40 soies ..... 22
21. Soie ME<sub>13</sub> sur le métanotum non apparente, sa longueur 0,1 fois ou moins celle de ME<sub>12</sub>. Longueur de la soie TE<sub>10</sub> sur le tergite abdominal VIII 0,1-0,3 fois celle de TE<sub>9</sub> ..... *Pterostichus pensylvanicus* p. 233  
 Soie ME<sub>13</sub> sur le métanotum apparente, sa longueur 0,5-0,7 fois celle de ME<sub>12</sub>. Longueur de la soie TE<sub>10</sub> sur le tergite abdominal VIII 0,5-0,7 fois celle de TE<sub>9</sub> ..... *Pterostichus adstrictus* p. 234
22. Soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum non apparente, sa longueur environ 0,1 fois celle de PR<sub>11</sub>. Soie ME<sub>13</sub> sur le mésonotum et le métanotum non apparente, sa longueur environ 0,1 fois celle de ME<sub>12</sub> ..... *Pterostichus brevicornis* p. 248  
 Soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum apparente, sa longueur 0,6-0,8 fois celle de PR<sub>11</sub>. Soie ME<sub>13</sub> sur le mésonotum et le métanotum apparente, sa longueur 0,6-0,9 fois celle de ME<sub>12</sub> ..... 23
23. Nasal avec la zone centrale large, les angles externes non saillants (fig. 35). \*Ovirupteurs formés de plusieurs spinules très rapprochées et plus ou moins fusionnées dans la moitié postérieure ..... *Pterostichus leconteianus* p. 225  
 Nasal avec la zone centrale étroite, les angles externes saillants (fig. 36). \*Ovirupteurs formés de 10-12 spinules bien distinctes les unes des autres (fig. 20) ..... *Pterostichus strenuus* p. 226
24. Largeur de la capsule céphalique 0,45-0,55 mm. Stipe 1,9-2,2 fois plus long que large. Longueur de la suture coronale 0,5-0,7 fois celle de l'antennomère IV. \*Groupe sétal gMX avec moins de 40 soies ..... *Pterostichus pinguedineus* et *P. arctica* p. 248  
 Largeur de la capsule céphalique 0,80-1,15 mm. Stipe 2,7-3,5 fois plus long que large. Longueur de la suture coronale 0,8-1,4 fois celle de l'antennomère IV. \*Groupe sétal gMX avec plus de 40 soies ..... 25
25. Soie PR<sub>2</sub> sur le pronotum non apparente, sa longueur 0,1-0,2 fois celle de PR<sub>3</sub>. Soies ME<sub>1</sub> et ME<sub>8</sub> sur le mésonotum et le métanotum non ou peu apparentes, leur longueur 0,1-0,4 fois celle de ME<sub>9</sub>. Soies TE<sub>1</sub>, TE<sub>6</sub> et TE<sub>7</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII non ou peu apparentes ..... *Pterostichus rostratus* p. 245  
 Soie PR<sub>2</sub> sur le pronotum apparente, sa longueur 0,4-0,8 fois celle de PR<sub>3</sub>. Soies ME<sub>1</sub> et ME<sub>8</sub> sur le mésonotum et le métanotum apparentes, leur longueur 0,6-1,0 fois celle de ME<sub>9</sub>. Soies TE<sub>1</sub>, TE<sub>6</sub> et TE<sub>7</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII apparentes .. 26
26. \*Aire postérodiscopale des tergites abdominaux I-VIII avec sur chaque moitié une microsculpture pointée restreinte à une mince bande antérieure et, sur les segments VII et VIII, aussi à une petite zone circulaire postérieure à TE<sub>6</sub> ..... *Pterostichus diligendus* p. 239  
 \*Aire postérodiscopale des tergites abdominaux I-VIII avec une microsculpture pointée répartie sur toute la surface ..... 27
27. \*Urogomphes avec une microsculpture pointée sur toute la longueur. Longueur de la suture coronale 1,2-1,4 fois celle de l'antennomère IV ..... *Pterostichus punctatissimus* p. 244  
 \*Urogomphes avec une microsculpture pointée jusqu'aux environs du niveau du pore UR<sub>6</sub>, multipointée par la suite. Longueur de la suture coronale 0,8-1,1 fois celle de l'antennomère IV ..... *Pterostichus corvinus* et *P. castor* p. 236

#### Deuxième et troisième stades (L<sub>2</sub>-L<sub>3</sub>)

1. Sillon cervical absent. Pleures abdominaux I-VIII avec un petit sclérite antérieur à l'épipleurite. Urogomphes avec chacun 5 soies apparentes ..... *Cyclotrachelus seximpressus*, L<sub>2</sub> p. 222  
 Sillon cervical présent. Pleures abdominaux I-VIII sans sclérite antérieur à l'épipleurite. Urogomphes avec chacun au moins 6 soies apparentes (fig. 12,93-98) ..... 2

2. Antennomère I avec une zone circulaire membraneuse près de la base (fig. 84). Urogomphes longs (leur longueur 6,0-7,0 fois celle du tergite abdominal IX) et pubescents sur la moitié apicale (fig. 96). Antennomère II avec 4-5 soies apicales (fig. 84) ... *Abax parallelepipedus*
- a. Largeur de la capsule céphalique 2,09 mm ..... L<sub>2</sub> p. 221
- b. Largeur de la capsule céphalique 3,18-3,23 mm ..... L<sub>3</sub> p. 221
- Antennomère I sans zone circulaire membraneuse près de la base. Urogomphes plus courts (leur longueur 2,2-5,0 fois celle du tergite abdominal IX) et non pubescents (fig. 12,93-95,97-98). Antennomère II avec 1 (exceptionnellement 2) soie apicale (fig. 85) ou sans soie ..... 3
3. Soie MN<sub>α</sub> sur la mandibule absente. Soie MX<sub>β</sub> sur le stipe absente. Pariétal avec 5 stemmates peu apparents de chaque côté ..... *Loxandrus velocipes*
- a. Largeur de la capsule céphalique 0,79 mm. Stipe 3,1-3,3 fois plus long que large ..... L<sub>2</sub> p. 207
- b. Largeur de la capsule céphalique 1,30 mm. Stipe 3,7-3,9 fois plus long que large ..... L<sub>3</sub> p. 208
- Soie MN<sub>α</sub> sur la mandibule présente. Soie MX<sub>β</sub> sur le stipe présente. Pariétal avec 6 stemmates bien apparents de chaque côté ..... 4
4. Pénicille absent. Urogomphes fortement courbés vers l'intérieur sur la moitié apicale (fig. 95). Nasal postérieur à l'adnasal, distinctement concave (fig. 31) ..... *Myas cyanescens*. L<sub>3</sub> p. 220
- Pénicille présent (fig. 9,89-92). Urogomphes droits, ou légèrement à modérément courbés vers l'intérieur sur la moitié apicale (fig. 12, 93-94,97-98). Nasal au même niveau ou antérieur à l'adnasal, convexe, droit ou légèrement concave (fig. 27-30, 33-56) ..... 5
5. Urogomphes avec chacun 6 soies apparentes (fig. 98) ..... *Pterostichus brevicornis*
- a. Largeur de la capsule céphalique 0,58-0,59 mm ..... L<sub>2</sub> p. 248
- b. Largeur de la capsule céphalique 0,82-0,88 mm ..... L<sub>3</sub> p. 248
- Urogomphes avec chacun au moins 7 soies apparentes (fig. 12,93-94,97) ..... 6
6. Urogomphes avec chacun 7 soies apparentes (fig. 97). Soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX à peu près de même longueur que UR<sub>3</sub> (fig. 97) ..... *Pterostichus honestus*
- a. Largeur de la capsule céphalique 0,71-0,83 mm ..... L<sub>2</sub> p. 224
- b. Largeur de la capsule céphalique 1,06-1,18 mm ..... L<sub>3</sub> p. 224
- Urogomphes avec chacun au moins 8 soies apparentes (fig. 12,93-94). Soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub> (fig. 12,93-94) ..... 7
7. Urogomphes avec chacun 10 soies apparentes (fig. 94). Antennomère I avec une courte soie sur le bord médial ..... *Stereocerus haematopus*
- a. Largeur de la capsule céphalique 1,21-1,35 mm ..... L<sub>2</sub> p. 216
- b. Largeur de la capsule céphalique 1,76-1,94 mm ..... L<sub>3</sub> p. 219
- Urogomphes avec chacun 8-9 soies apparentes (fig. 12, 93). Antennomère I sans soie ..... 8
8. Soie FR<sub>2</sub> sur le frontal non apparente ..... 9
- Soie FR<sub>2</sub> sur le frontal bien apparente ..... 10
9. Soie PR<sub>3</sub> sur le pronotum non apparente. Urogomphes avec chacun 8 soies apparentes ..... *Pterostichus tristis*
- a. Largeur de la capsule céphalique 1,05-1,25 mm ..... L<sub>2</sub> p. 247
- b. Largeur de la capsule céphalique 1,43-1,88 mm ..... L<sub>3</sub> p. 247
- Soie PR<sub>3</sub> sur le pronotum bien apparente. Urogomphes avec chacun 9 soies apparentes ..... *Pterostichus adoxus*
- a. Largeur de la capsule céphalique 1,30-1,46 mm ..... L<sub>2</sub> p. 246
- b. Largeur de la capsule céphalique 1,96-2,22 mm ..... L<sub>3</sub> p. 246
10. Soie TE<sub>10</sub> non apparente sur tous les tergites abdominaux ..... 11
- Soie TE<sub>10</sub> bien apparente au moins sur les 6 premiers tergites abdominaux ..... 14
11. Pariétal sans sillon entre les soies PA<sub>6</sub> et PA<sub>7</sub>. Largeur de la capsule céphalique 0,86-1,11 mm ..... 12
- Pariétal avec un court sillon longitudinal entre les soies PA<sub>6</sub> et PA<sub>7</sub> (fig. 76). Largeur de la capsule céphalique 1,31-1,85 mm ..... 13

12. Soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium apparente, sa longueur environ 0,5 fois celle de PY<sub>4</sub>. Soie AN<sub>α</sub> sur l'antennomère II absente ..... *Poecilus lucublandus*, L<sub>2</sub> p. 213  
 Soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium non apparente, sa longueur 0,1 fois ou moins celle de PY<sub>4</sub>. Soie AN<sub>α</sub> sur l'antennomère II présente (mais courte et plus ou moins apparente) ..... *Poecilus chalcites*, L<sub>2</sub> p. 213
13. Capsule céphalique aussi longue que large (LC/IC = 0,99-1,03). Mandibule généralement avec 3 soies latérales ..... *Poecilus lucublandus*, L<sub>3</sub> p. 213  
 Capsule céphalique légèrement transverse (LC/IC = 0,87-0,94). Mandibule avec 2 soies latérales ..... *Poecilus chalcites*, L<sub>3</sub> p. 213
14. Marge médiale de la térébra serrulée (fig. 89) ..... 15  
 Marge médiale de la térébra lisse (fig. 90-92) ..... 19
15. Soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie ne dépassant pas l'extrémité de la lacinie, sa longueur 0,1-0,2 fois celle de MX<sub>5</sub> (comme sur la fig. 68). Aire membraneuse prolongée au-delà du niveau de MX<sub>2</sub> sur la marge latérale du stipe (comme sur la fig. 86) ..... *Pterostichus luctuosus* et *P. tenuis*  
 a. Largeur de la capsule céphalique 0,86-0,90 mm ..... L<sub>2</sub> p. 238  
 b. Largeur de la capsule céphalique 1,18-1,49 mm ..... L<sub>3</sub> p. 238  
 Soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie dépassant l'extrémité de la lacinie, sa longueur 0,5-0,7 fois celle de MX<sub>5</sub> (comme sur la fig. 67). Aire membraneuse non prolongée au-delà du niveau de MX<sub>2</sub> sur la marge latérale du stipe (comme sur la fig. 87) ..... 16
16. Largeur de la capsule céphalique 0,55-0,68 mm ..... 17  
 Largeur de la capsule céphalique 0,90-0,98 mm ..... 18
17. Capsule céphalique et pronotum brun jaunâtre, reste du dessus du corps jaune brunâtre. Soie UR<sub>α</sub> sur le tergite abdominal IX apparente, sa longueur 2-4 fois celle de UR<sub>1</sub> ..... *Pterostichus patruelis*, L<sub>2</sub> p. 227  
 Capsule céphalique et pronotum jaunes, reste du dessus du corps blanc jaunâtre. Soie UR<sub>α</sub> sur le tergite abdominal IX non ou peu apparente, sa longueur subégale à celle de UR<sub>1</sub> ..... *Pterostichus femoralis*, L<sub>2</sub> p. 228
18. Capsule céphalique et pronotum brun jaunâtre, reste du dessus du corps jaune brunâtre. Longueur de la soie UR<sub>α</sub> sur le tergite abdominal IX 0,5-0,7 fois celle de TE<sub>10</sub> du tergite VIII ..... *Pterostichus patruelis*, L<sub>3</sub> p. 227  
 Capsule céphalique et pronotum jaunes, reste du dessus du corps blanc jaunâtre. Longueur de la soie UR<sub>α</sub> sur le tergite abdominal IX 0,2-0,4 fois celle de TE<sub>10</sub> du tergite VIII ..... *Pterostichus femoralis*, L<sub>3</sub> p. 228
19. Tergites abdominaux I-II avec de nombreuses courtes soies secondaires (fig. 88) ... *Lophoglossus scrutator*  
 a. Largeur de la capsule céphalique 1,04-1,14 mm. Stipe 3,4-3,6 fois plus long que large ..... L<sub>2</sub> p. 211  
 b. Largeur de la capsule céphalique 1,56-1,80 mm. Stipe 4,4-4,6 fois plus long que large ..... L<sub>3</sub> p. 211  
 Tergites abdominaux I-II sans nombreuses courtes soies secondaires (fig. 11) ..... 20
20. Antennomère II avec une soie (AN<sub>α</sub>) sur le bord médial (fig. 85) ..... 21  
 Antennomère II sans soie sur le bord médial ..... 29
21. Longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,5-0,6 fois celle de MX<sub>5</sub> ..... 22  
 Longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,1-0,3 fois celle de MX<sub>5</sub> ..... 26
22. Capsule céphalique nettement transverse (LC/IC = 0,80-0,85) (fig. 78). Longueur de la suture coronale 0,3-0,7 fois celle de l'antennomère IV. \*Aire postérodiscopale du tergite abdominal I sans microsculpture ..... *Pterostichus mutus*  
 a. Largeur de la capsule céphalique 1,00-1,05 mm ..... L<sub>2</sub> p. 232  
 b. Largeur de la capsule céphalique 1,46-1,66 mm ..... L<sub>3</sub> p. 232  
 Capsule céphalique légèrement transverse (LC/IC = 0,87-0,98) (fig. 79). Longueur de la suture coronale 0,9-1,9 fois celle de l'antennomère IV. \*Aire postérodiscopale du tergite abdominal I avec sur chaque moitié une microsculpture transverse répartie sur la moitié médiale ..... 23

23. Largeur de la capsule céphalique 1,06-1,31 mm. Mandibule avec 2 soies latérales ..... 24  
 Largeur de la capsule céphalique 1,54-2,02 mm. Mandibule généralement avec 3 soies latérales (fig. 90) ..... 25
24. Longueur de la soie ME<sub>13</sub> sur le métanotum 0,2 fois ou moins celle de ME<sub>12</sub>. Longueur de la soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum 0,2 fois ou moins celle de PR<sub>11</sub> .....  
 ..... *Pterostichus pensylvanicus*, L<sub>2</sub> p. 233  
 Longueur de la soie ME<sub>13</sub> sur le métanotum 0,5-0,8 fois celle de ME<sub>12</sub>. Longueur de la soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum 0,4-0,7 fois celle de PR<sub>11</sub> .....  
 ..... *Pterostichus adstrictus*, L<sub>2</sub> p. 234
25. Longueur de la soie ME<sub>13</sub> sur le métanotum 0,2-0,5 fois celle de ME<sub>12</sub>. Longueur de la soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum 0,1-0,4 fois celle de PR<sub>11</sub> .....  
 ..... *Pterostichus pensylvanicus*, L<sub>3</sub> p. 233  
 Longueur de la soie ME<sub>13</sub> sur le métanotum 0,5-0,8 fois celle de ME<sub>12</sub>. Longueur de la soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum 0,4-0,7 fois celle de PR<sub>11</sub> .....  
 ..... *Pterostichus adstrictus*, L<sub>3</sub> p. 234
26. Aire membraneuse non prolongée sur la face ventrale du stipe (comme sur la fig. 59).  
 \*Aire discale du pronotum avec une microsculpture isodiamétrale et légèrement transverse répartie sur toute la surface. Nasal droit à légèrement convexe (fig. 53) .....  
 ..... *Pterostichus punctatissimus*  
 a. Largeur de la capsule céphalique 1,50-1,62 mm. Sillon cervical prolongé latéralement jusqu'aux environs du niveau de la soie PA<sub>14</sub>, le prolongement peu marqué ..... L<sub>2</sub> p. 244  
 b. Largeur de la capsule céphalique 2,16-2,56 mm. Sillon cervical prolongé latéralement jusqu'aux environs du niveau du sillon oculaire, le prolongement bien marqué ..... L<sub>3</sub> p. 244  
 Aire membraneuse prolongée sur la face ventrale du stipe (comme sur les fig. 61-62).  
 \*Aire discale du pronotum avec sur chaque moitié une microsculpture isodiamétrale et légèrement transverse limitée à une étroite zone au milieu. Nasal en général légèrement concave (fig. 80-81) ..... 27
27. Capsule céphalique à peu près aussi longue que large (LC/IC = 0,95-1,00) (fig. 80).  
 Longueur du palpomère labial I 1,4-1,5 fois celle du palpomère II. Longueur de la suture coronale 1,2-1,5 fois celle de l'antennomère IV ... *Pterostichus melanarius*  
 a. Largeur de la capsule céphalique 1,50-1,62 mm ..... L<sub>2</sub> p. 241  
 b. Largeur de la capsule céphalique 2,16-2,56 mm ..... L<sub>3</sub> p. 241  
 Capsule céphalique élancée (LC/IC = 1,06-1,10) (fig. 81). Longueur du palpomère labial I 0,8-1,2 fois celle du palpomère II. Longueur de la suture coronale 1,5-2,0 fois celle de l'antennomère IV ..... 28
28. \*Aire postérodiscopale des tergites abdominaux I-II avec sur chaque moitié une microsculpture légèrement transverse sur la moitié médiale. Nasal non saillant (comme sur la fig. 51). Longueur du galéomère I 0,7-0,8 fois celle du galéomère II .....  
 ..... *Pterostichus lachrymosus*  
 a. Largeur de la capsule céphalique 1,60-1,77 mm ..... L<sub>2</sub> p. 242  
 b. Largeur de la capsule céphalique 2,25-2,35 mm ..... L<sub>3</sub> p. 242  
 \*Aire postérodiscopale des tergites abdominaux I-II sans microsculpture transverse sur la moitié médiale de chaque moitié. Nasal légèrement saillant (comme sur la fig. 50). Longueur du galéomère I 1,0-1,2 fois celle du galéomère II .....  
 ..... *Pterostichus coracinus* et *P. stygicus*  
 a. Largeur de la capsule céphalique 1,37-1,58 mm ..... L<sub>2</sub> p. 243  
 b. Largeur de la capsule céphalique 1,89-2,41 mm ..... L<sub>3</sub> p. 243
29. Sillon cervical prolongé latéralement jusqu'au niveau de la rangée postérieure des stemmates (fig. 82) ..... 30  
 Sillon cervical non prolongé latéralement (comme sur la fig. 3) ou prolongé au plus jusqu'aux environs du niveau de la soie PA<sub>14</sub> (fig. 83). ..... 32
30. Stipe 3,2-3,6 fois plus long que large. Longueur du palpomère maxillaire II 1,4-1,6 fois celle du palpomère III. Longueur de la capsule céphalique 1,11-1,32 mm .....  
 ..... *Pterostichus pinguedineus*, L<sub>3</sub> p. 249

- Stipe 3,9-5,8 fois plus long que large. Longueur du palpomère maxillaire II 0,8-1,1 fois celle du palpomère III. Longueur de la capsule céphalique 1,31-2,37 mm ..... 31
31. Aire membraneuse non prolongée jusqu'au niveau de la soie  $MX_2$  sur la marge latérale du stipe (fig. 87). \*Aire postérodiscopale du tergite abdominal II sans microsculpture ..... *Pterostichus diligendus*  
 a. Largeur de la capsule céphalique 1,44-1,64 mm .....  $L_2$  p. 239  
 b. Largeur de la capsule céphalique 2,17-2,37 mm .....  $L_3$  p. 239
- Aire membraneuse prolongée au-delà du niveau de la soie  $MX_2$  sur la marge latérale du stipe (fig. 86). \*Aire postérodiscopale du tergite abdominal II avec une microsculpture pointée répartie sur presque toute la surface .....  
 ..... *Pterostichus corvinus* et *P. castor*  
 a. Largeur de la capsule céphalique 1,31-1,54 mm .....  $L_2$  p. 236  
 b. Largeur de la capsule céphalique 1,76-2,27 mm .....  $L_3$  p. 236
32. Aire membraneuse prolongée sur la face ventrale du stipe (comme sur la fig. 60) .....  
 ..... *Pterostichus caudicalis*  
 a. Largeur de la capsule céphalique 0,88-0,99 mm .....  $L_2$  p. 235  
 b. Largeur de la capsule céphalique 1,19-1,25 mm .....  $L_3$  p. 235
- Aire membraneuse non prolongée sur la face ventrale du stipe (comme sur la fig. 59) ..... 33
33. Largeur de la capsule céphalique 1,62-2,65 mm. Longueur de la suture coronale 1,9-2,6 fois celle de l'antennomère IV ..... *Pterostichus rostratus*  
 a. Largeur de la capsule céphalique 1,62-1,75 mm .....  $L_2$  p. 245  
 b. Largeur de la capsule céphalique 2,24-2,65 mm .....  $L_3$  p. 245
- Largeur de la capsule céphalique 0,62-1,32 mm. Longueur de la suture coronale 0,8-1,6 fois celle de l'antennomère IV ..... 34
34. Longueur de la soie  $MX_6$  sur la lacinie 0,5-0,7 fois celle de  $MX_5$ . Longueur du palpomère maxillaire II 0,8-1,0 fois celle du palpomère III ..... 35
- Longueur de la soie  $MX_6$  sur la lacinie 0,1-0,2 fois celle de  $MX_5$ . Longueur du palpomère maxillaire II 1,2-1,6 fois celle du palpomère III ..... 38
35. Largeur de la capsule céphalique 0,62-0,77 mm ..... 36
- Largeur de la capsule céphalique 0,91-1,11 mm ..... 37
36. Nasal avec les angles externes non saillants (comme sur la fig. 35). Soie  $UR_n$  sur le tergite abdominal IX apparente, sa longueur 2-4 fois celle de  $UR_1$  .....  
 ..... *Pterostichus leconteianus*,  $L_2$  p. 225
- Nasal avec les angles externes saillants (fig. 37). Soie  $UR_n$  sur le tergite abdominal IX non apparente, sa longueur subégale à celle de  $UR_1$  ..... *Pterostichus strenuus*,  $L_2$  p. 227
37. Nasal avec les angles externes non saillants (comme sur la fig. 35). Longueur de la soie  $UR_n$  sur le tergite abdominal IX 0,4-0,6 fois celle de  $TE_{10}$  du tergite VIII .....  
 ..... *Pterostichus leconteianus*,  $L_3$  p. 226
- Nasal avec les angles externes saillants (fig. 37). Longueur de la soie  $UR_n$  sur le tergite abdominal IX 0,2-0,4 fois celle de  $TE_{10}$  du tergite VIII .....  
 ..... *Pterostichus strenuus*,  $L_3$  p. 227
38. Largeur de la capsule céphalique 0,72-0,83 mm ..... 39
- Largeur de la capsule céphalique 1,05-1,32 mm ..... 40
39. Sillon cervical non prolongé latéralement ..... *Pterostichus arcticola*,  $L_2$  p. 249
- Sillon cervical prolongé latéralement jusqu'aux environs du niveau de la soie  $PA_{14}$ , le prolongement peu marqué ..... *Pterostichus pinguedineus*,  $L_2$  p. 248
40. Sillon cervical prolongé latéralement jusqu'aux environs du niveau de la soie  $PA_{14}$ , le prolongement peu marqué. Soie  $UR_n$  sur le tergite abdominal IX non apparente ..... *Pterostichus arcticola*,  $L_3$  p. 249
- Sillon cervical prolongé latéralement jusqu'aux environs du niveau du sillon oculaire, le prolongement bien marqué (fig. 83). Soie  $UR_n$  sur le tergite abdominal IX apparente ..... *Pterostichus pinguedineus*,  $L_3$  p. 249

## 1. Genre *LOXANDRUS* LeConte

### DESCRIPTION

#### Premier stade

Chétotaxie: adnasal, prémentum et fémur sans soies additionnelles; soie  $FR_4$  sur le frontal antérieure au niveau du pore  $FR_c$ ; pore  $PA_b$  sur le pariétal latéral au niveau de la soie  $PA_4$ ; longueur de la soie  $MX_6$  sur la lacinie environ 0,2 fois celle de  $MX_5$ ; groupe sétal  $gMX$  avec 25-35 soies; soies  $PR_3$  et  $PR_{11}$  sur le pronotum apparentes; soies  $PR_{12}$  apparente, sa longueur 0,6-0,9 fois celle de  $PR_{11}$ ; soie  $ME_{12}$  sur le mésonotum et le métanotum apparente; soie  $ME_{13}$  apparente, sa longueur 0,7-1,0 fois celle de  $ME_{12}$ ; soie  $TE_{10}$  sur les tergites abdominaux I-VIII apparente, sa longueur 0,4-0,8 fois celle de  $TE_9$ ; soie  $UR_2$  sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que  $UR_3$ ; urogomphes avec chacun 5 soies apparentes ( $UR_4$ - $UR_9$ ).

Tête: nasal concave (fig. 26); ovirupteurs atteignant le niveau de la soie  $FR_2$ ; suture frontale, entre le niveau de la soie  $FR_2$  et celui des ovirupteurs, oblique (fig. 14); pariétal avec 5 stemmates peu délimités de chaque côté (3 dans la rangée antérieure et 2 dans la rangée postérieure); sillon cervical présent, prolongé dorsalement jusqu'au niveau du pore  $PA_b$  (fig. 14); antennomère I sans zone membraneuse près de la base; mandibule (fig. 14) modérément courbée; rétinacle modérément large; marge médiale de la térébra lisse; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 1,5-1,7 fois celle du palpomère III.

Patte: griffes subégales en longueur.

Abdomen: urogomphes plutôt droits sur la moitié apicale; pleures abdominaux I-VIII sans sclérite additionnel antérieur à l'épipleurite.

#### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour le caractère suivant.

Tête: longueur du palpomère maxillaire II 1,5 fois celle du palpomère III.

#### Troisième stade

Chétotaxie: adnasal avec 2 soies ( $FR_8$ - $FR_9$ ); antennomères I-II sans soie; soie  $MN_n$  sur la mandibule absente; soie  $MX_{11}$  sur le stipe absente; longueur de la soie  $MX_6$  sur la lacinie 0,2-0,3 fois celle de  $MX_5$ ; soies  $PR_3$  et  $PR_{11}$  sur le pronotum apparentes; soie  $PR_{12}$  apparente, sa longueur 0,6-0,9 fois celle de  $PR_{11}$ ; soie  $ME_{12}$  sur le mésonotum et le métanotum apparente; soie  $ME_{13}$  apparente, sa longueur 0,7-1,0 fois celle de  $ME_{12}$ ; tibia sans soies secondaires; tergites abdominaux sans nombreuses courtes soies secondaires; soie  $TE_{10}$  sur les tergites abdominaux I-VIII apparente, sa longueur 0,4-1,0 fois celle de  $TE_9$ ; soie  $TE_n$  apparente au moins sur les 5 premiers tergites abdominaux; soie  $UR_2$  sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que  $UR_3$ ; urogomphes avec chacun 9 soies apparentes ( $UR_4$ - $UR_8$ ,  $UR_{11}$ - $UR_{12}$ ).

Tête: nasal concave; pariétal avec 5 stemmates peu délimités (3 dans la rangée antérieure et 2 dans la rangée postérieure) de chaque côté; sillon oculaire

présent; sillon cervical présent; pariétal sans sillon longitudinal entre les soies  $PA_6$  et  $PA_7$ ; antennomère I sans zone membraneuse près de la base; mandibule modérément courbée; pénicille présent; rétinacle étroit; marge médiale de la térébra lisse; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 1,1 fois celle du palpomère III.

Patte: griffes subégales en longueur.

Abdomen: urogomphes légèrement courbés vers l'intérieur sur la moitié apicale; pleures abdominaux I-VIII sans sclérite additionnel antérieur à l'épipleurite.

### ESPÈCE EXAMINÉE

*Loxandrus velocipes* Casey ( $L_1$ ,  $L_2$ ,  $L_3$ ).

### REMARQUES

Le genre *Loxandrus* compte une centaine d'espèces réparties en Amérique du Nord, en Amérique Centrale, aux Antilles, en Australie et en Nouvelle-Guinée; près de la moitié des espèces se rencontrent en Amérique du Nord (Allen, 1972). La taxonomie des espèces néarctiques du groupe a été révisée par Allen (1972) et Allen & Ball (1980).

La larve de *L. velocipes*, seule espèce disponible du genre, se distingue de celles des autres Pterostichini étudiés par la présence de seulement 5 stemmates de chaque côté du pariétal, et aux deuxième et troisième stades aussi par l'absence de la soie  $MX_{11}$  sur le stipe et (à l'exception de *Abax parallelepipedus*) par l'absence de la soie  $MN_n$  sur la mandibule.

#### 1.1. *Loxandrus velocipes* Casey

Fig. 14, 26

*Loxandrus velocipes*: Thompson, 1979: 53, fig. 28a-d.

### DESCRIPTION

#### Premier stade

Microsculpture: aire discale du pronotum sans microsculpture; aire postérodiscal des tergites abdominaux I-VIII avec une microsculpture pointée répartie sur toute la surface; urogomphes avec une microsculpture pointée jusqu'aux environs du niveau de la soie  $UR_4$ , progressivement multipointée par la suite.

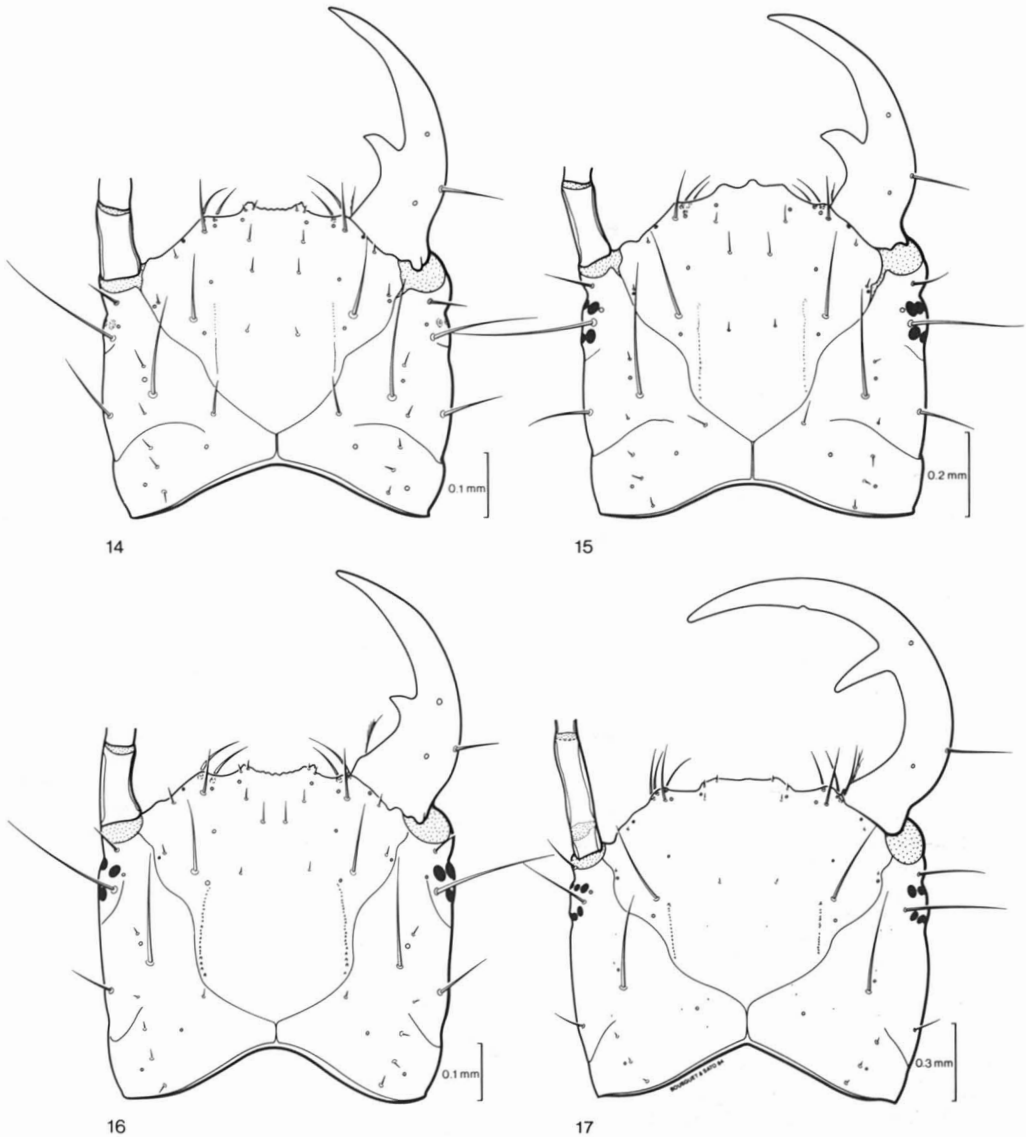
Chétotaxie: longueur de la soie  $PY_6$  sur le pygidium 0,7-1,0 fois celle de  $PY_4$ .

Tête: longueur de la suture coronale 0,4-0,5 fois celle de l'antennomère IV; stipe 2,3-2,6 fois plus long que large.

#### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Tête: longueur de la suture coronale 0,6-0,7 fois celle de l'antennomère IV; stipe 3,1-3,3 fois plus long que large.



Figures 14-17. Capsule céphalique, mandibule droite et antenne I gauche (face dorsale), L<sub>1</sub>. Figure 14. *Loxandrus velocipes*. Figure 15. *Lophoglossus scrutator*. Figure 16. *Poecilus chalcites*. Figure 17. *Abax parallelepipedus*.

#### Troisième stade

Microsculpture : aire postérodiscopale des tergites abdominaux I-II avec de chaque côté une microsculpture pointée restreinte à une étroite bande antérieure (parfois absente) et une bande latérale.

Chétotaxie : fémur avec 4 courtes soies spiniformes sur les bords antérieur et postérieur; soie UR<sub>1</sub> sur le tergite abdominal IX non apparente; soie ST<sub>1</sub> sur le sternite médian des segments II-VII présente.

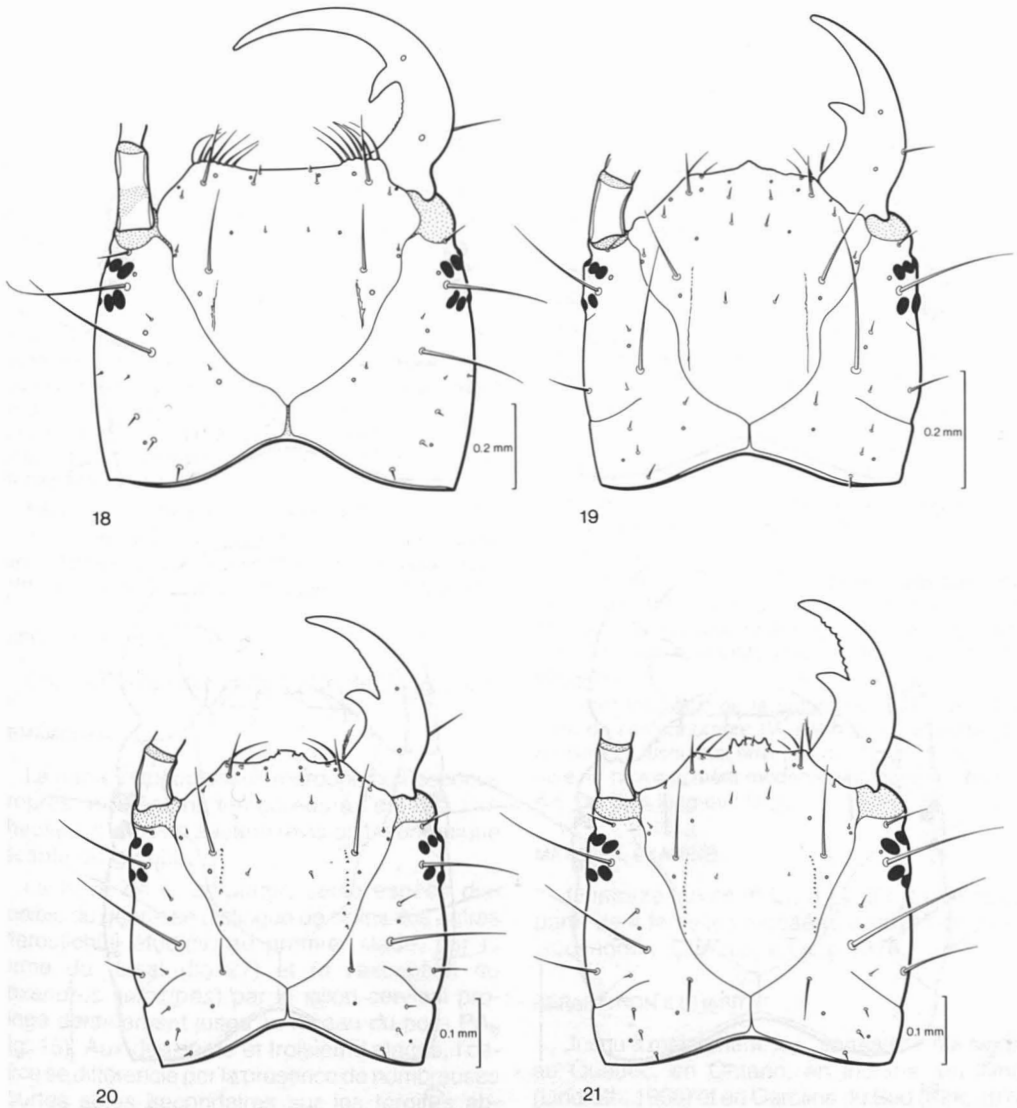
Tête : longueur de la suture coronale 0,8-0,9 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical non prolongé latéralement; stipe 3,7-3,9 fois plus long que large.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

Quatorze larves (12 L<sub>1</sub>, 1 L<sub>2</sub>, 1 L<sub>3</sub>) obtenues à partir d'individus récoltés à Dagmar Wildlife Management Area, Monroe Co., Arkansas, par R. Thompson.

#### RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce se rencontre dans les régions tempérées de l'est de l'Amérique du Nord depuis l'extrême sud de l'Ontario et le Minnesota jusqu'en



Figures 18-21. Capsule céphalique, mandibule droite et antenne I gauche (face dorsale), L<sub>1</sub>. Figure 18. *Cyclotrachelus seximpressus*. Figure 19. *Pterostichus honestus*. Figure 20. *P. strenuus*. Figure 21. *P. patruelis*.

Caroline du Sud, l'Alabama et l'Arkansas (Erwin *et al.*, 1977). Les individus se trouvent probablement surtout dans les milieux marécageux, en forêt.

## 2. Genre *LOPHOGLOSSUS* LeConte

### DESCRIPTION

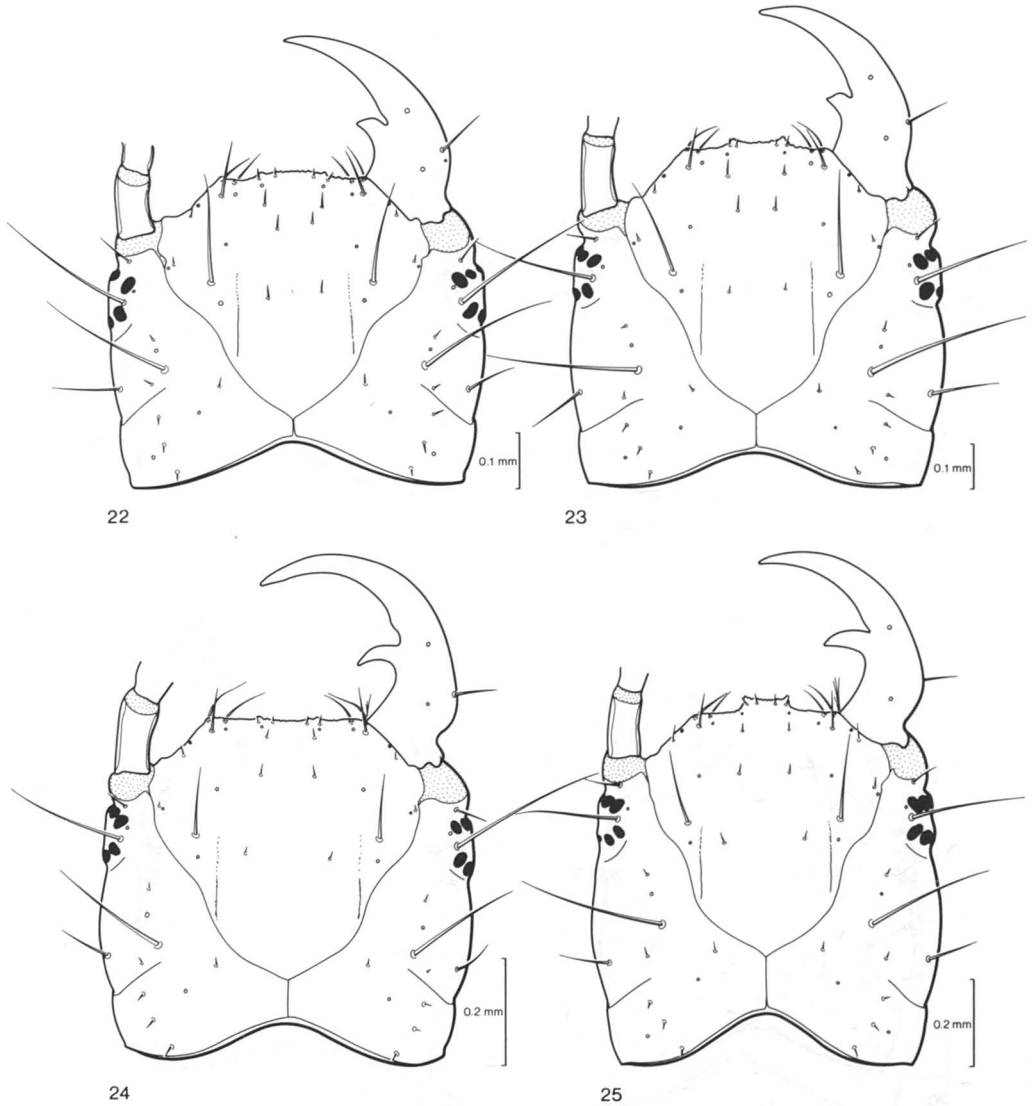
#### Premier stade

Chétotaxie: adnasal, prémentum et fémur sans soies additionnelles; soie FR<sub>4</sub> sur le frontal antérieure au

niveau du pore FR<sub>c</sub>; pore PA<sub>b</sub> sur le pariétal latéral au niveau de la soie PA<sub>4</sub>; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,1-0,2 fois celle de MX<sub>5</sub> (fig. 63); groupe sétal gMX avec 40-50 soies; soies PR<sub>3</sub> et PR<sub>11</sub> sur le pronotum apparentes; soie PR<sub>12</sub> apparente, sa longueur 0,5-0,7 fois celle de PR<sub>11</sub>; soie ME<sub>12</sub> sur le mésonotum et le métanotum apparente; soie ME<sub>13</sub> apparente, sa longueur 0,7-1,0 fois celle de ME<sub>12</sub>; soie TE<sub>10</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII apparente, sa longueur 0,5-0,8 fois celle de TE<sub>3</sub>; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que la soie UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun 5 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>).

Tête: nasal plus ou moins droit, avec une courte protubérance au centre (fig. 27); ovirupteurs atteignant





Figures 22-25. Capsule céphalique, mandibule droite et antenne I gauche (face dorsale), L<sub>1</sub>. Figure 22. *P. mutus*. Figure 23. *P. pennsylvanicus*. Figure 24. *P. caudalis*. Figure 25. *P. permundus*.

le niveau de la soie FR<sub>2</sub>; suture frontale, entre le niveau de la soie FR<sub>2</sub> et celui des ovirupteurs, légèrement oblique (fig. 15); pariétal avec 6 stemmates de chaque côté; sillon cervical présent, prolongé dorsalement jusqu'au niveau du pore PA<sub>b</sub> (fig. 15); antenne I sans zone membraneuse près de la base; mandibule (fig. 15) modérément courbée; rétinae modérément large; marge médiale de la térébra lisse; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 0,8-0,9 fois celle du palpomère III.

Patte: griffes subgales en longueur.

Abdomen: urogomphes droits à légèrement courbés vers l'intérieur sur la moitié apicale (fig. 71); pleures

abdominaux I-VIII sans sclérite additionnel antérieur à l'épipleurite.

#### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade.

#### Troisième stade

Chétotaxie: adnasal avec 2 soies (FR<sub>6</sub>-FR<sub>9</sub>); antenne I sans soie, antenne II avec une soie (AN<sub>1</sub>) sur le bord médial; soie MN<sub>1</sub> sur la mandibule présente; soie MX<sub>β</sub> sur le stipe présente; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,1-0,2 fois celle de MX<sub>5</sub>; soies PR<sub>3</sub> et PR<sub>11</sub> sur le pronotum apparentes; soies PR<sub>12</sub> apparente, sa longueur 0,6-0,8 fois celle de PR<sub>11</sub>;

soie ME<sub>12</sub> sur le mésonotum et le métanotum apparente; soie ME<sub>13</sub> apparente, sa longueur 0,8-1,0 fois celle de ME<sub>12</sub>; tibia sans soies secondaires; tergites abdominaux I-V avec de nombreuses courtes soies secondaires surtout apparentes sur les 2 premiers segments (fig. 88); soie TE<sub>10</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII apparente, sa longueur 0,5-0,8 fois celle de TE<sub>9</sub>; soie TE<sub>11</sub> apparente au moins sur les 5 premiers tergites abdominaux; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun 9 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>, UR<sub>10</sub>-UR<sub>11</sub>).

Tête: nasal plus ou moins droit; pariétal avec 6 stemmates de chaque côté; sillon oculaire présent; sillon cervical présent; pariétal sans sillon longitudinal entre les soies PA<sub>6</sub> et PA<sub>7</sub>; antenne I sans zone membraneuse près de la base; mandibule modérément courbée; pénicille présent; rétinae étroites; marge médiale de la térébra lisse; aire membraneuse légèrement prolongée sur le bord latéral de la face ventrale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 0,8-1,0 fois celle du palpomère III.

Patte: griffes subgales en longueur.

Abdomen: urogomphes droits à légèrement courbés vers l'intérieur sur la moitié apicale; pleures abdominaux I-VIII sans sclérite additionnel antérieur à l'épipleurite.

#### ESPÈCE EXAMINÉE

*Lophoglossus scrutator* LeConte (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>).

#### REMARQUES

Le genre *Lophoglossus* regroupe huit espèces propres aux régions tempérées à l'est des Rocheuses. Il n'existe aucune révision taxonomique récente du groupe.

La larve de *L. scrutator*, seule espèce disponible du genre, se distingue de celles des autres Pterostichini étudiés, au premier stade, par la forme du nasal (fig. 27) et (à l'exception de *Loxandrus velocipes*) par le sillon cervical prolongé dorsalement jusqu'au niveau du pore PA<sub>6</sub> (fig. 15). Aux deuxième et troisième stades, l'espèce se différencie par la présence de nombreuses courtes soies secondaires sur les tergites abdominaux I-V (fig. 88).

En plus de *L. scrutator*, la larve de *L. haldemani* LeConte est connue (Thompson, 1979).

### 2.1. *Lophoglossus scrutator* (LeConte)

Fig. 15, 27-28, 63, 71, 88

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: pariétal latéralement (entre la rangée postérieure des stemmates et le sillon cervical) avec une microsculpture légèrement transverse bien marquée; aire discale du pronotum sans microsculpture; aire postérodiscale des tergites abdominaux I-VIII avec une microsculpture pointée répartie sur toute la surface;

urogomphes avec une microsculpture pointée sur toute la longueur (éparse après le niveau de la soie UR<sub>6</sub>).

Chétotaxie: longueur de la soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium environ 0,1 fois celle de PY<sub>4</sub>.

Tête: longueur de la suture coronale 0,8-0,9 fois celle de l'antennomère IV; stipe 3,0-3,4 fois plus long que large.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Chétotaxie: fémur avec 5-7 courtes soies spiniformes sur le bord antérieur et 5 (exceptionnellement 6) sur le bord postérieur; soie UR<sub>11</sub> sur le tergite abdominal IX non ou peu apparente.

Tête: sillon cervical prolongé latéralement jusqu'aux environs du niveau de la soie PA<sub>14</sub>, le prolongement peu marqué; stipe 3,4-3,6 fois plus long que large.

##### Troisième stade

Microsculpture: aire postérodiscale des tergites abdominaux I-II avec une microsculpture pointée répartie sur toute la surface.

Chétotaxie: fémur avec 7-9 courtes soies spiniformes sur le bord antérieur et 5-7 sur le bord postérieur; soie UR<sub>11</sub> sur le tergite abdominal IX généralement apparente; soie ST<sub>11</sub> sur le sternite médian des segments II-VII présente.

Tête: longueur de la suture coronale 0,9-1,1 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical prolongé latéralement jusqu'aux environs du niveau du sillon oculaire, le prolongement modérément marqué; stipe 4,4-4,6 fois plus long que large.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

Quatorze larves (6 L<sub>1</sub>, 3 L<sub>2</sub>, 5 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 4 femelles récoltées à Havelock, cté de Huntingdon, Québec, en juin 1978.

#### REPARTITION ET HABITAT

Jusqu'à maintenant, le *L. scrutator* a été signalé au Québec, en Ontario, en Indiana, en Illinois (Lindroth, 1966) et en Caroline du Sud (Kirk, 1970). Les individus fréquentent les endroits humides près des marais et des marécages ainsi que les rives boisées des lacs.

## 3. Genre *POECILUS* Bonelli

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Chétotaxie: adnasal, prémentum et fémur sans soies additionnelles; soie FR<sub>4</sub> sur le frontal antérieure au niveau du pore FR<sub>1</sub>; pore PA<sub>6</sub> sur le pariétal latéral au niveau de la soie PA<sub>4</sub>; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,5-0,7 fois celle de MX<sub>5</sub>; groupe sétal gMX avec 40-60 soies; soies PR<sub>3</sub> et PR<sub>11</sub> sur le pronotum apparentes; soie PR<sub>12</sub> non apparente, sa longueur 0,1 fois ou moins celle de PR<sub>11</sub>; soie ME<sub>12</sub> sur le mésonotum

et le métanotum apparente; soie ME<sub>13</sub> non apparente, sa longueur 0,1 fois ou moins celle de ME<sub>12</sub>; soie TE<sub>10</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII non apparente, sa longueur 0,1 fois ou moins celle de TE<sub>9</sub>; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun 5 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>).

Tête: nasal concave (fig. 29); ovirupteurs n'atteignant pas ou à peine le niveau de la soie FR<sub>2</sub>; suture frontale, entre le niveau de la soie FR<sub>2</sub> et celui des ovirupteurs, parallèle à la suture coronale (fig. 16); pariétal avec 6 stemmates de chaque côté; sillon cervical présent, prolongé dorsalement jusqu'au niveau de la soie PA<sub>3</sub> (fig. 16); antennomère I sans zone membraneuse près de la base; mandibule (fig. 16) modérément courbée; rétinacle étroit; marge médiale de la térébra lisse; aire membraneuse restreinte à la marge latérale ou prolongée sur la face ventrale du stipe (fig. 57) selon les espèces; longueur du palpomère maxillaire II 1,9-2,4 fois celle du palpomère III.

Patte: griffes subégales en longueur.

Abdomen: urogomphes plutôt droits sur la moitié apicale; pleures abdominaux I-VIII sans sclérite additionnel antérieur à l'épipleurite.

#### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Chétotaxie: antennomère II avec une soie (AN<sub>1</sub>) ou sans soie sur le bord médial.

Tête: pariétal sans sillon longitudinal entre les soies PA<sub>6</sub> et PA<sub>7</sub>.

#### Troisième stade

Chétotaxie: adnasal avec 2 soies (FR<sub>8</sub>-FR<sub>9</sub>); antennomère I sans soie, antennomère II avec une soie (AN<sub>1</sub>) sur le bord médial; soie MN<sub>1</sub> sur la mandibule présente; soie MX<sub>11</sub> sur le stipe présente; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,7-0,9 fois celle de MX<sub>5</sub>; soies PR<sub>3</sub> et PR<sub>11</sub> sur le pronotum apparentes; soie PR<sub>12</sub> non ou peu apparente, sa longueur environ 0,1 fois celle de PR<sub>11</sub>; soie ME<sub>12</sub> sur le mésonotum et le métanotum apparente; soie ME<sub>13</sub> non ou peu apparente, sa longueur environ 0,1 fois celle de ME<sub>12</sub>; tibia sans soies secondaires; tergites abdominaux I-V sans nombreuses courtes soies secondaires; soie TE<sub>10</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII non ou peu apparente, sa longueur 0,1 fois ou moins celle de TE<sub>9</sub>; soie TE<sub>11</sub> apparente sur les 5 premiers tergites abdominaux ou non apparente sur tous les tergites; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun 9 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>, UR<sub>11</sub>-UR<sub>1</sub>).

Tête: nasal concave; pariétal avec 6 stemmates de chaque côté; sillon oculaire présent; sillon cervical présent; pariétal avec un court sillon longitudinal entre les soies PA<sub>6</sub> et PA<sub>7</sub> (fig. 76); antennomère I sans zone membraneuse près de la base; mandibule modérément courbée; pénicille présent; rétinacle étroit; marge médiale de la térébra lisse; aire membraneuse prolongée sur toute la largeur de la face ventrale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 1,0-1,2 fois celle du palpomère III.

Patte: griffes subégales en longueur.

Abdomen: urogomphes droits à légèrement divergents sur la moitié apicale (fig. 93); pleures abdominaux I-VIII sans sclérite additionnel antérieur à l'épipleurite.

#### ESPÈCES EXAMINÉES

*Poecilus lucublandus* Say (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>), *P. chalcites* Say (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>).

#### REMARQUES

Le genre *Poecilus* regroupe plus de 70 espèces réparties dans la région holarctique. Une dizaine d'espèces se rencontrent en Amérique du Nord alors que les autres espèces sont répandues dans toute la région paléarctique y compris le nord de l'Afrique. Une révision taxonomique des espèces de ce groupe serait utile.

Les larves de *P. lucublandus* et *P. chalcites*, seules espèces disponibles du genre, se distinguent de celles des autres Pterostichini étudiés (à l'exception de celle du *cyclotrachelus seximpressus*) par la soie TE<sub>10</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII non ou peu apparente, sa longueur étant 0,1 fois ou moins celle de TE<sub>9</sub>. Chez les larves des autres Pterostichini, la soie TE<sub>10</sub> est apparente au moins sur les 3 premiers tergites abdominaux et sa longueur est de 0,1-1,0 (en général 0,3 ou plus) fois celle de TE<sub>9</sub>. Les larves des *Poecilus* étudiés diffèrent de celle du *Cyclotrachelus seximpressus* entre autres par la présence du sillon cervical sur le pariétal. Au troisième stade larvaire, les *Poecilus* étudiés se caractérisent aussi par la présence d'un court sillon longitudinal entre les soies PA<sub>6</sub> et PA<sub>7</sub> sur le pariétal (fig. 76).

En plus des espèces étudiées ici, on connaît les larves de *P. coerulescens* Linné (Raynaud, 1936; Sharova, 1958; Larsson, 1968), *P. coerulescens encopoleus* Solsky (Habu & Sadanaga, 1961), *P. cupreus* Linné (Raynaud, 1936; Sharova, 1958; Larsson, 1968), *P. koyi goricianus* Müller (Brandmayr, 1973), *P. lepidus* Leske (Sharova, 1958; Larsson, 1968), *P. sericeus* fischer von Waldheim (Sharova, 1958) et *P. corvus* LeConte (Thompson, 1979).

### 3.1. *Poecilus lucublandus* (Say)

Fig. 29

*Pterostichus lucublandus*: Schaupp, 1881: 88; Kirk, 1972: 1355, fig. 28; Thompson, 1979: 74, fig. 41a-g.

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: pariétal latéralement (entre la rangée postérieure des stemmates et le sillon cervical) sans microsculpture; aire discale du pronotum sans micros-

culpture; aire antérodiscopale des tergites abdominaux III-VIII avec une microsculpture pointée; aire postérodiscopale des tergites abdominaux I-VIII avec une microsculpture multipointée répartie sur toute la surface (sauf la zone postémédiale sur le premier ou les deux premiers segments); urogomphes avec une microsculpture pointée (en partie bipointée) jusqu'aux environs du niveau de la soie UR<sub>5</sub>, multipointée par la suite.

Chétotaxie: longueur de la soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium 0,1-0,2 fois celle de PY<sub>4</sub>.

Tête: ovirupteurs formés de courtes spinules plus ou moins fusionnées dans la moitié postérieure; longueur de la suture coronale 0,3-0,4 fois celle de l'antennomère IV; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe; stipe 2,2-2,5 fois plus long que large.

#### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Chétotaxie: soie AN<sub>6</sub> sur l'antennomère II absente; mandibule avec 2 soies latérales (MN<sub>1</sub> et MN<sub>2</sub>); fémur avec 5-7 courtes soies spiniformes sur le bord antérieur et 4-5 sur le bord postérieur; soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium apparente, sa longueur environ 0,5 fois celle de PY<sub>4</sub>.

Tête: longueur de la suture coronale 0,6-0,8 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical prolongé latéralement jusqu'aux environs du niveau de la soie PA<sub>14</sub>, le prolongement peu ou modérément marqué; stipe 2,5-2,7 fois plus long que large.

#### Troisième stade

Microsculpture: aire postérodiscopale des tergites abdominaux I-II avec une microsculpture pointée restreinte au tiers latéral, parfois seulement à une petite zone antérolatérale.

Chétotaxie: soie AN<sub>6</sub> sur l'antennomère II présente; mandibule en général avec 3 soies latérales (MN<sub>1</sub> et MN<sub>2</sub>, incluses); fémur avec 5-9 (en général 6-7) courtes soies spiniformes sur le bord antérieur et 4-9 (généralement 5-7) sur le bord postérieur; soie UR<sub>5</sub> sur le tergite abdominal IX non ou peu apparente; longueur de la soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium 0,7-0,9 fois celle de PY<sub>4</sub>; soie ST<sub>6</sub> sur le sternite médian des segments II-VII présente mais non ou peu apparente.

Tête: capsule céphalique aussi longue que large (LC/IC = 0,99-1,03;  $\bar{x}$  = 1,00;  $n$  = 13); longueur de la suture coronale 0,8-1,0 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical prolongé latéralement jusqu'aux environs du niveau de la soie PA<sub>14</sub>, le prolongement bien marqué; stipe 3,1-3,3 fois plus long que large.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

Trente-cinq larves (10 L<sub>1</sub>, 11 L<sub>2</sub>, 14 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 4 femelles récoltées à Rigaud, cté de Vaudreuil, Québec, en avril 1978; vingt-sept larves (5 L<sub>2</sub>, 22 L<sub>3</sub>) récoltées dans diverses localités du sud du Québec.

#### RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce se rencontre dans les régions tempérées depuis la Colombie-Britannique jus-

qu'en Nouvelle-Écosse, et vers le sud jusqu'au Missouri dans l'est et l'Oregon dans l'ouest (Lindroth, 1966). Les individus se trouvent sous les pierres et les débris de toutes sortes en milieux ouverts, lieux incultes, champs cultivés, bords de routes, sablières, gravières, parfois aussi en lisière de forêts.

#### REMARQUE

La larve de *P. lucublandus* se distingue de celle de *P. chalcites*, au premier stade, par l'aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe; au deuxième stade, par la longueur relative de la soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium et l'absence de la soie AN<sub>6</sub> sur l'antennomère II; et au troisième stade, par la capsule céphalique aussi longue que large et la mandibule généralement avec 3 soies latérales.

### 3.2 *Poecilus chalcites* (Say)

Fig. 16, 57, 76, 93, 100

*Pterostichus chalcites*: Kirk, 1972: 1355, fig. 29; Thompson, 1979: 62, fig. 33a-f.

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Mêmes caractéristiques que *P. lucublandus* sauf pour les caractères suivants.

Microsculpture: aire discale du pronotum avec une mince bande transverse de microsculpture pointée au-dessus de PR<sub>6</sub> et PR<sub>7</sub>; aire antérodiscopale des tergites abdominaux III-VIII sans microsculpture; urogomphes avec une microsculpture multipointée sur toute la longueur.

Tête: ovirupteurs formés de 20-30 courtes spinules distinctes les unes des autres; aire membraneuse prolongée sur le tiers médial et le tiers latéral de la face ventrale du stipe (fig. 57).

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques que *P. lucublandus* sauf pour les caractères suivants.

Chétotaxie: soie AN<sub>6</sub> sur l'antennomère II présente mais courte et plus ou moins apparente; soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium non apparente, sa longueur 0,1 fois ou moins celle de PY<sub>4</sub>.

Tête: capsule céphalique légèrement transverse (LC/IC = 0,92-0,97;  $\bar{x}$  = 0,94;  $n$  = 4); stipes, 2,7-2,9 fois plus long que large.

##### Troisième stade

Mêmes caractéristiques que *P. lucublandus* sauf pour les caractères suivants.

Chétotaxie: mandibule avec 2 soies latérales (MN<sub>1</sub> et MN<sub>2</sub>); longueur de la soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium 0,5-0,6 fois celle de PY<sub>4</sub>.

Tête: capsule céphalique légèrement transverse (LC/IC = 0,87-0,94;  $\bar{x}$  = 0,91;  $n$  = 7); stipe 3,4-3,7 fois plus long que large.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

Vingt et une larves (10 L<sub>1</sub>, 4 L<sub>2</sub>, 7 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 3 femelles récoltées à Longueuil, cité de Chambly, Québec, en mai 1978; deux larves (1 L<sub>2</sub>, 1 L<sub>3</sub>) récoltées à Longueuil.

#### RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce se rencontre depuis le sud du Québec et de l'Ontario jusqu'à la Louisiane vers le sud (Lindroth, 1966) et jusqu'au Dakota du Sud et le Nebraska vers l'ouest (Kirk, 1975). Les individus se trouvent sous divers débris en terrains vagues, champs cultivés et parfois aussi en lisière de forêts.

#### REMARQUES

La larve de cette espèce se distingue de celle de *P. lucublandus* par les caractéristiques mentionnées dans la description.

### 4. Genre *STEREOCERUS* Kirby

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Chétotaxie: adnasal, prémentum et fémur sans soies additionnelles; soie FR<sub>4</sub> sur le frontal antérieure au niveau du pore FR<sub>c</sub>; pore PA<sub>b</sub> sur le pariétal latéral au niveau de la soie PA<sub>4</sub>; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,7-1,0 fois celle de MX<sub>5</sub> (fig. 64); groupe sétal gMX avec 40-50 soies; soies PR<sub>3</sub> et PR<sub>11</sub> sur le pronotum apparentes; soie PR<sub>12</sub> apparente, sa longueur 0,8-1,0 fois celle de PR<sub>11</sub>; soie ME<sub>12</sub> sur le mésonotum et le métanotum apparente; soie ME<sub>13</sub> apparente, sa longueur 0,8-1,0 fois celle de ME<sub>12</sub>; soie TE<sub>10</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII apparente, sa longueur 0,8-1,0 fois celle de TE<sub>9</sub>; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun 6 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>9</sub>).

Tête: nasal droit (fig. 30); ovirupteurs atteignant le niveau de la soie FR<sub>2</sub>; suture frontale, entre le niveau de la soie FR<sub>2</sub> et celui des ovirupteurs, oblique; pariétal avec 6 stemmates de chaque côté; sillon cervical présent, prolongé dorsalement jusqu'au niveau de la soie PA<sub>7</sub>; antennomère I sans zone membraneuse près de la base; mandibule modérément courbée; rétinacle étroit; marge médiale de la térébra lisse; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 1,2-1,4 fois celle du palpomère III.

Patte: griffes subégales en longueur.

Abdomen: urogomphes courbés vers l'intérieur sur la moitié apicale (fig. 72); pleures abdominaux I-VIII sans sclérite additionnel antérieur à l'épipleurite.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade.

##### Troisième stade

Chétotaxie: adnasal avec 2 soies (FR<sub>8</sub>-FR<sub>9</sub>); antennomère I avec une courte soie sur le bord médial, antennomère II avec une soie (AN<sub>1</sub>) sur le bord médial; soie MN<sub>1</sub> sur la mandibule présente; soie MX<sub>1</sub> sur le stipe présente; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,7-1,0 fois celle de MX<sub>5</sub>; soies PR<sub>3</sub> et PR<sub>11</sub> sur le pronotum apparentes; soie PR<sub>12</sub> apparente, sa longueur 0,8-1,0 fois celle de PR<sub>11</sub>; soie ME<sub>12</sub> sur le mésonotum et le métanotum apparente; soie ME<sub>13</sub> apparente, sa longueur 0,8-1,0 fois celle de ME<sub>12</sub>; tibia sans soies secondaires; tergites abdominaux I-V sans nombreuses courtes soies secondaires; soie TE<sub>10</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII apparente, sa longueur 0,8-1,0 fois celle de TE<sub>9</sub>; soie TE<sub>11</sub> apparente au moins sur les 6 premiers tergites abdominaux; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun 10 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>9</sub>, UR<sub>11</sub>-UR<sub>1</sub>).

Tête: nasal droit ou légèrement concave; pariétal avec 6 stemmates de chaque côté; sillon oculaire présent; sillon cervical présent; pariétal sans sillon longitudinal entre les soies PA<sub>6</sub> et PA<sub>7</sub>; antennomère I sans zone membraneuse près de la base; mandibule modérément courbée; pénicille présent; rétinacle étroit; marge médiale de la térébra lisse; aire membraneuse prolongée sur la moitié latérale de la face ventrale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 1,0-1,2 fois celle du palpomère III.

Patte: griffes subégales en longueur.

Abdomen: urogomphes courbés vers l'intérieur sur la moitié apicale (fig. 94); pleures abdominaux I-VIII sans sclérite additionnel antérieur à l'épipleurite.

#### ESPÈCE EXAMINÉE

*Stereocerus haematopus* Dejean (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>).

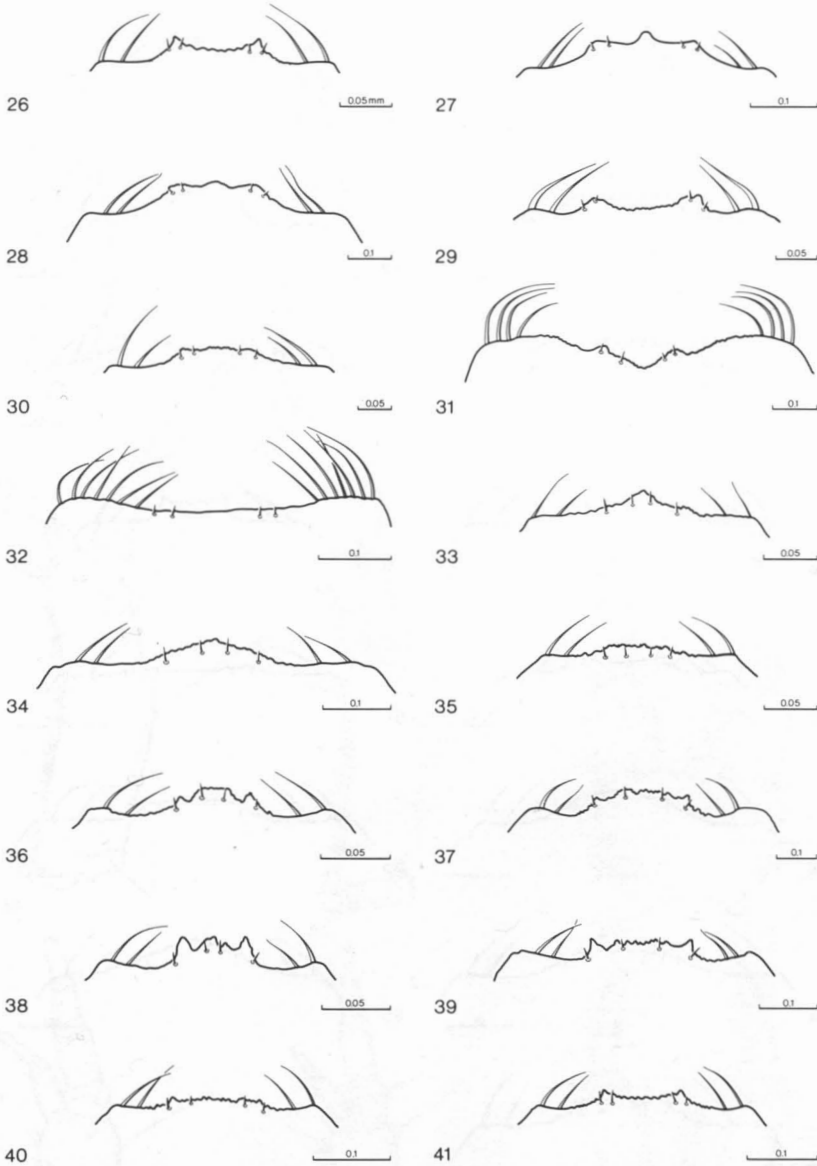
#### REMARQUES

Ce genre est représenté dans les régions boréales et arctiques par deux espèces holarctiques, *S. rubripes* Motschulsky et *S. haematopus*.

La larve de *S. haematopus*, seule espèce disponible du genre, se différencie de celles des autres Pterostichini étudiés par ses urogomphes distinctement courbés vers l'intérieur sur la moitié apicale (fig. 72, 94) et par la présence de 6 (premier stade) ou 10 (deuxième et troisième stades) soies apparentes sur chacun des urogomphes, la soie UR<sub>9</sub> étant apparente bien que plus courte que les soies UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>. Chez les larves des autres espèces étudiées, les urogomphes portent chacun 5 (premier stade) ou 5-9 (deuxième et troisième stades) soies apparentes, la soie UR<sub>9</sub> étant très courte et non apparente.

#### 4.1. *Stereocerus haematopus* (Dejean) Fig. 30, 64, 72, 94

*Pterostichus haematopus*: Thompson, 1979: 68, fig. 36a-h.



Figures 26-41. Nasal et adnasal. Figure 26. *Loxandrus velocipes*, L<sub>1</sub>. Figure 27. *Lophoglossus scrutator*, L<sub>1</sub>. Figure 28. *L. scrutator*, L<sub>2</sub>. Figure 29. *Poecilus lucublandus*, L<sub>1</sub>. Figure 30. *Stereocerus haematopus*, L<sub>1</sub>. Figure 31. *Myas cyanescens*, L<sub>3</sub>. Figure 32. *Cyclotrachelus seximpressus*, L<sub>1</sub>. Figure 33. *Pterostichus honestus*, L<sub>1</sub>. Figure 34. *P. honestus*, L<sub>3</sub>. Figure 35. *P. leconteianus*, L<sub>1</sub>. Figure 36. *P. strenuus*, L<sub>1</sub>. Figure 37. *P. strenuus*, L<sub>3</sub>. Figure 38. *P. patruelis*, L<sub>1</sub>. Figure 39. *P. patruelis*, L<sub>3</sub>. Figure 40. *P. mutus*, L<sub>1</sub>. Figure 41. *P. pensylvanicus*, L<sub>1</sub>.

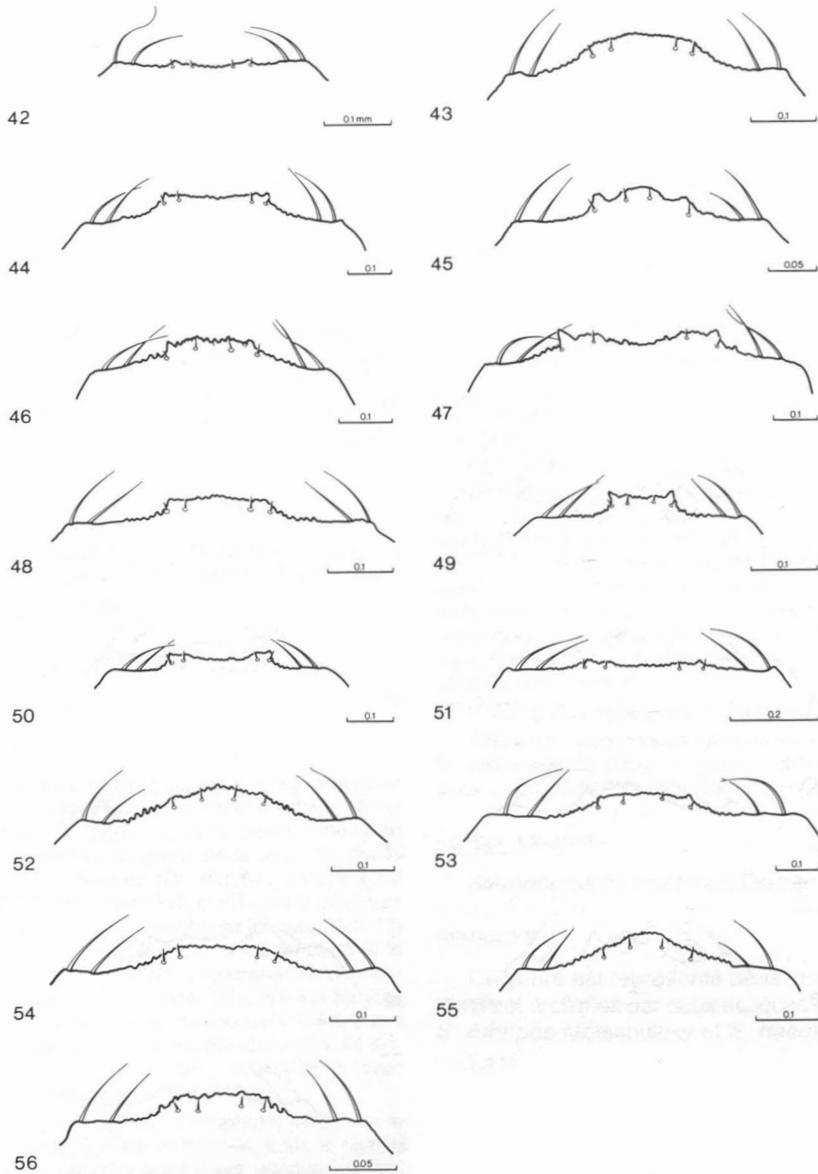
#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture : pariétal latéralement (entre la rangée postérieure des stemmates et le sillon cervical) sans patron distinct de microsculpture; aire discale du pronotum sans microsculpture; aire postérodiscopale des tergites abdominaux I-VIII avec de chaque côté une

microsculpture pointée restreinte à une étroite bande antérieure et latérale (au-dessus de TE<sub>6</sub>) sur les 3-4 premiers segments, progressivement de plus en plus répandue sur les autres segments; urogomphes avec une microsculpture pointée sur toute la longueur.

Chétotaxie: soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium 0,2-0,4 fois celle de PY<sub>4</sub>.



Figures 42-56. Nasal et adnasal. Figure 42. *P. caudicalis*, L<sub>1</sub>. Figure 43. *P. corvinus*, L<sub>1</sub>. Figure 44. *P. corvinus*, L<sub>2</sub>. Figure 45. *P. luctuosus*, L<sub>1</sub>. Figure 46. *P. luctuosus*, L<sub>2</sub>. Figure 47. *P. luctuosus*, L<sub>3</sub>. Figure 48. *P. diligendus*, L<sub>1</sub>. Figure 49. *P. permundus*, L<sub>1</sub>. Figure 50. *P. melanarius*, L<sub>1</sub>. Figure 51. *P. lachrymosus*, L<sub>1</sub>. Figure 52. *P. punctatissimus*, L<sub>1</sub>. Figure 53. *P. punctatissimus*, L<sub>2</sub>. Figure 54. *P. rostratus*, L<sub>1</sub>. Figure 55. *P. adoxus*, L<sub>1</sub>. Figure 56. *P. pinguetinus* L<sub>1</sub>.

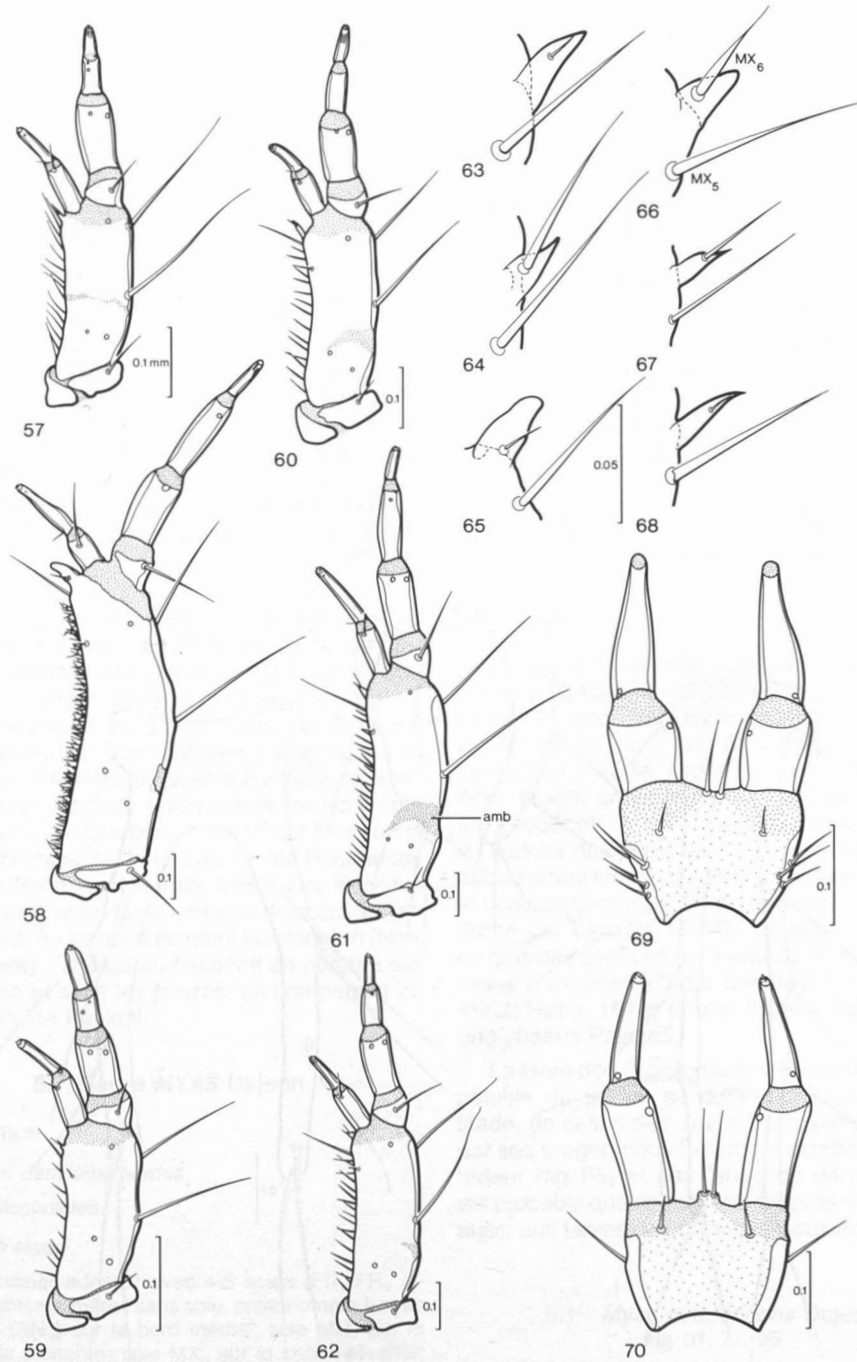
Tête: longueur de la suture coronale 0,9-1,1 fois celle de l'antennomère IV; stipe 2,1-2,4 fois plus long que large.

#### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

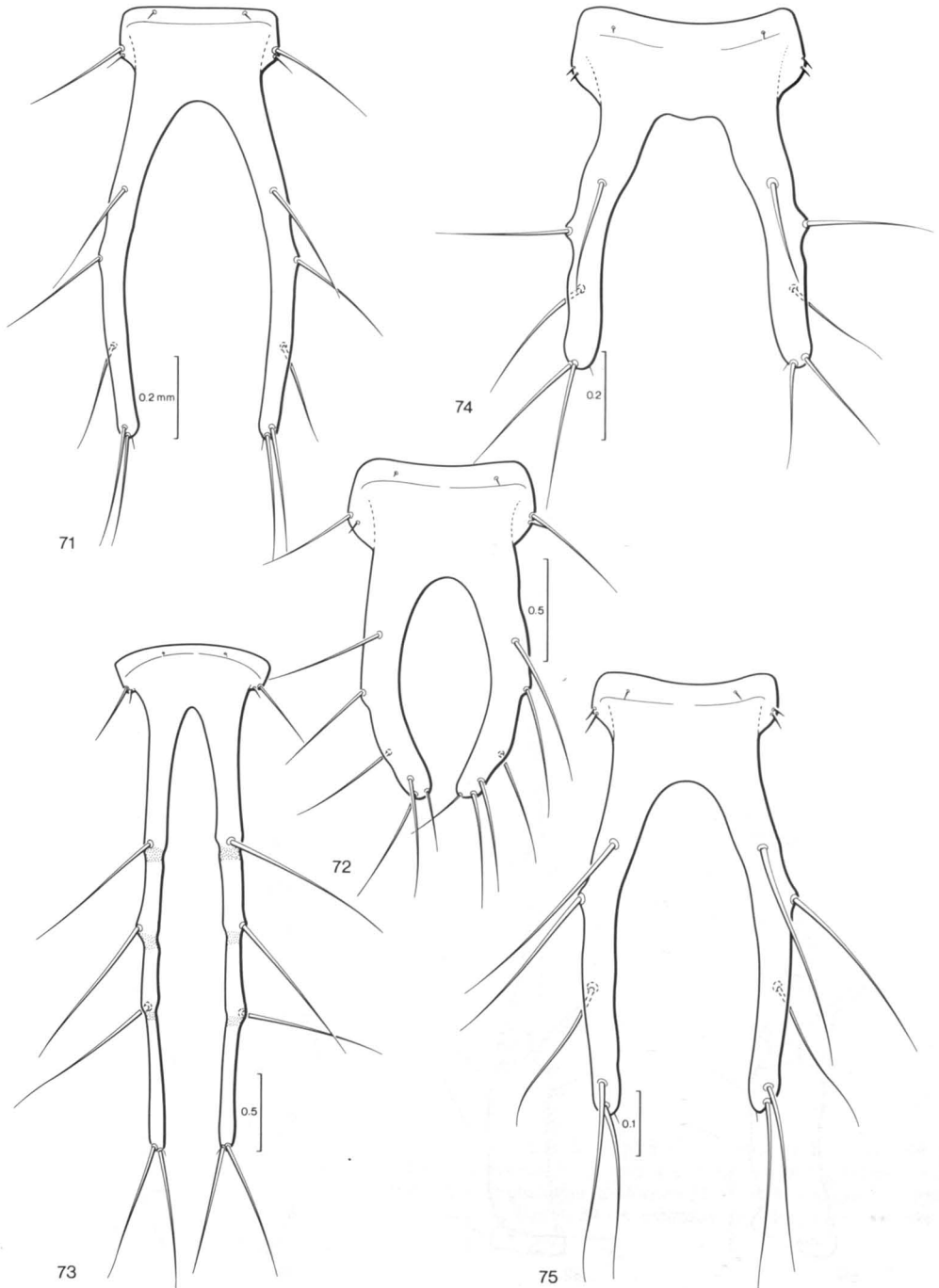
Chétotaxie: fémur avec 6-9 courtes soies spiniformes sur le bord antérieur et 4-7 sur le bord postérieur; soie UR<sub>9</sub> sur le tergite abdominal IX généralement non apparente.

Tête: longueur de la suture coronale 1,5-1,6 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical non prolongé latéralement; stipe 2,7-3,0 fois plus long que large.



Figures 57-70. Figures 57-62. Maxille gauche (face ventrale), L<sub>1</sub>. Figure 57. *Poecilus chalcites*. Figure 58. *Abax parallelepipedus*. Figure 59. *Pterostichus honestus*. Figure 60. *P. permundus*. Figure 61. *P. lachrymosus*. Figure 62. *P. coracinus*. Figures 63-68. Lacinie et sole MX<sub>5</sub> (face dorsale), L<sub>1</sub>. Figure 63. *Lophoglossus scrutator*. Figure 64. *Stereocerus haematopus*. Figure 65. *Abax parallelepipedus*. Figure 66. *Cyclotrachelus seximpressus*. Figure 67. *Pterostichus patruelis*. Figure 68. *P. luctuosus*. Figures 69-70. Prémentum et palpes labiaux (face dorsale), L<sub>1</sub>. Figure 69. *Cyclotrachelus seximpressus*. Figure 70. *Pterostichus diligendus*, amb: aire membraneuse.





Figures 71-75. Tergite abdominal IX et urogomphes (face dorsale), L<sub>1</sub>. Figure 71. *Lophoglossus scrutator*. Figure 72. *Stereocerus haematopus*. Figure 73. *Abax parallelepipedus*. Figure 74. *Cyclotrachelus seximpressus*. Figure 75. *Pterostichus honestus*.

*Troisième stade*

Microsculpture: aire postérodiscal des tergites abdominaux I-II sans microsculpture ou avec de chaque côté une microsculpture pointée restreinte à une petite zone antérolatérale.

Chétotaxie: fémur avec 8-12 (rarement 7) courtes soies spiniformes sur le bord antérieur et 6-9 (rarement 5) sur le bord postérieur; soie UR<sub>1</sub> sur le tergite abdominal IX généralement apparente; soie ST<sub>1</sub> sur le sternite médian des segments II-VII présente.

Tête: longueur de la suture coronale 1,7-1,9 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical prolongé latéralement jusqu'aux environs du niveau de la soie PA<sub>14</sub>, le prolongement peu marqué; stipe 3,2-3,4 fois plus long que large.

## MATÉRIEL EXAMINÉ

Dix-sept larves (6 L<sub>1</sub>, 3 L<sub>2</sub>, 8 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 9 femelles récoltées au mont Washington, New Hampshire, en juin 1979; treize larves (1 L<sub>1</sub>, 5 L<sub>2</sub>, 7 L<sub>3</sub>) récoltées au mont Washington.

## RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce holarctique a été signalée en Mandchourie (sous le nom de *Pterostichus strigicollis* Sahlberg, Jedlička, 1962: 228), en Sibérie orientale (Lindroth, 1955) et en Amérique du Nord. Sur le continent nord-américain, l'espèce est transcontinentale aux latitudes subarctiques et arctiques; on la retrouve aussi à quelques endroits dans les Appalaches, entre autres sur les monts Chic-Chocs, au Québec, et les White Mountains du New Hampshire, ainsi que sur les Rocheuses jusqu'au Wyoming (Lindroth, 1966). Les individus sont surtout abondants dans la toundra et les prés alpins; au sommet du mont Washington (New Hampshire), j'ai capturé l'espèce en nombre sur la mousse et sous les pierres, en compagnie de *Amara alpina* Paykull.

**5. Genre MYAS Dejean**

## DESCRIPTION

*Premier et deuxième stades*

Non disponibles.

*Troisième stade*

Chétotaxie: adnasal avec 4-6 soies (FR<sub>6</sub>-FR<sub>9</sub> incluses); antennomère I sans soie, antennomère II avec une soie (AN<sub>1</sub>) sur le bord médial; soie MN<sub>1</sub> sur la mandibule présente; soie MX<sub>1</sub> sur le stipe présente; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,9-1,0 fois celle de MX<sub>5</sub>; soies PR<sub>3</sub> et PR<sub>11</sub> sur le pronotum apparentes; soie PR<sub>12</sub> apparente, sa longueur 0,6-0,8 fois celle de PR<sub>11</sub>; soie ME<sub>12</sub> sur le mésonotum et le métanotum apparente; soie ME<sub>13</sub> apparente, sa longueur 0,6-0,8 fois celle de ME<sub>12</sub>; tibia sans soies secondaires; tergites abdominaux I-V sans nombreuses courtes soies secondaires; soie TE<sub>10</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII

apparente, sa longueur 0,8-1,0 fois celle de TE<sub>9</sub>; soie TE<sub>11</sub> apparente sur les 8 premiers tergites abdominaux; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun 9 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>, UR<sub>9</sub>-UR<sub>11</sub>).

Tête: nasal distinctement concave, postérieur à l'adnasal (fig. 31); pariétal avec 6 stemmates de chaque côté; sillon oculaire présent; sillon cervical présent; pariétal sans sillon longitudinal entre les soies PA<sub>6</sub> et PA<sub>7</sub>; antennomère I sans zone membraneuse près de la base; mandibule modérément courbée; pénicille absent; rétinacle étroit; marge médiale de la térébra lisse; aire membraneuse prolongée sur la moitié latérale de la face ventrale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 0,9-1,0 fois celle du palpomère III.

Patte: griffes subégales en longueur.

Abdomen: urogomphes fortement courbés vers l'intérieur sur la moitié apicale (fig. 95); pleures abdominaux I-VIII sans sclérite additionnel antérieur à l'épipleurite.

## ESPÈCE EXAMINÉE

*Myas cyanescens* Dejean (L<sub>3</sub>).

## REMARQUES

Le genre *Myas* regroupe une vingtaine d'espèces adaptées aux régions tempérées de l'hémisphère nord. Trois espèces se rencontrent en Amérique du Nord, soit *M. coracinus* Say, *M. cyanescens* et *M. lindrothi* Allen. Récemment Allen (1980) créait le genre *Neomyas* pour ces trois espèces. À mon avis, les caractéristiques de l'adulte des espèces néarctiques ne justifient aucunement leur isolation et je préfère conserver le concept taxonomique du genre *Myas* tel qu'adopté par Lindroth (1966). Le genre renferme, en plus des espèces nord-américaines, une quinzaine d'espèces d'Asie orientale (cf. Jedlička, 1962; Habu, 1978) et une espèce d'Europe, *M. chalybaeus* Palliardi.

La larve de *M. cyanescens*, seule espèce disponible du genre, se différencie, au troisième stade, de celles des autres Pterostichini étudiés par ses urogomphes fortement courbés vers l'intérieur (fig. 95) et par l'absence de pénicille. Il est probable que ces caractéristiques s'appliquent aussi aux larves de premier et deuxième stades.

**5.1 *Myas cyanescens* Dejean**

Fig. 31, 77, 95

*Myas cyanescens*: Thompson, 1979: 54, fig. 29a-9.

## DESCRIPTION

*Premier et deuxième stades*

Non disponibles.

*Troisième stade*

Microsculpture : aire postérodiscopale des tergites abdominaux I-II sans microsculpture pointée.

Chétotaxie : mandibule avec 3-4 soies latérales (MN<sub>1</sub> et MN<sub>2</sub> incluses); stipe avec 4 soies (MX<sub>1</sub> incluse) entre les soies MX<sub>1</sub> et MX<sub>2</sub>; soies PR<sub>2</sub> sur le pronotum et ME<sub>1</sub> et ME<sub>2</sub> sur le mésonotum et le métanotum non apparentes; fémur avec 9-12 courtes soies spiniformes sur le bord antérieur et 5-9 sur le bord postérieur; soies TE<sub>1</sub> et TE<sub>2</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII non apparentes; soies UR<sub>1</sub> sur le tergite abdominal IX non apparente; soie ST<sub>1</sub> sur le sternite des segments II-VII présente.

Tête : longueur de la suture coronale 0,6-0,7 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical non prolongé latéralement; stipe 2,0-2,2 fois plus long que large.

## MATÉRIEL EXAMINÉ

Deux larves de troisième stade récoltées en Ontario, l'une en juillet, l'autre en août.

## RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce occupe la zone tempérée de l'est de l'Amérique du Nord depuis le sud du Québec et de l'Ontario jusqu'en Caroline du Nord vers le sud et la Minnesota vers l'ouest (Allen, 1980). Les individus se trouvent principalement sous les feuilles mortes en lisière de forêts et en forêt décidue, parfois aussi en forêt mixte.

## REMARQUES

Malgré plusieurs tentatives, je n'ai pu obtenir de larves de cette espèce par élevage. Les larves récoltées en nature ont été identifiées par élimination.

**6. Genre ABAX Bonelli**

## DESCRIPTION

*Premier stade*

Chétotaxie : adnasal avec 1 soie additionnelle; prémentum avec 1-2 soies additionnelles; fémur avec 1-2 soies additionnelles médianes sur la face ventrale; soie FR<sub>4</sub> sur le frontal postérieure au niveau du pore FR<sub>1</sub>; pore PA<sub>2</sub> sur le pariétal latéral au niveau de la soie PA<sub>4</sub>; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,2-0,3 fois celle de MX<sub>5</sub> (fig. 65); groupe sétal gMX avec plus de 70 soies; soies PR<sub>3</sub> et PR<sub>11</sub> sur le pronotum apparentes; soie PR<sub>12</sub> apparente, sa longueur 0,6-0,8 fois celle de PR<sub>11</sub>; soie ME<sub>12</sub> sur le mésonotum et le métanotum apparente; soie ME<sub>13</sub> apparente, sa longueur 0,6-0,7 fois celle de ME<sub>12</sub>; soie TE<sub>10</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII apparente, sa longueur 0,3-0,6 fois celle de TE<sub>9</sub>; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun 5 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>).

Tête : nasal plus ou moins droit (fig. 17); ovirupteurs n'atteignant pas le niveau de la soie FR<sub>2</sub> (fig. 17); suture

frontale, entre le niveau de la soie FR<sub>2</sub> et celui des ovirupteurs, oblique (fig. 17); pariétal avec 6 stemmates de chaque côté; sillon cervical présent, prolongé dorsalement jusqu'au niveau de la soie PA<sub>3</sub>; antennomère I avec une zone membraneuse circulaire près de la base (fig. 17); mandibule (fig. 17) fortement courbée; rétinacle large; marge médiale de la térébra lisse; aire membraneuse prolongée légèrement sur le bord latéral de la face ventrale du stipe (fig. 58); longueur du palpomère maxillaire II 0,8-0,9 fois celle du palpomère III.

Patte : griffes subégales en longueur.

Abdomen : urogomphes plutôt droits sur la moitié apicale (fig. 73), longs, avec une mince zone membraneuse postérieure au niveau des soies UR<sub>4</sub>, UR<sub>5</sub> et UR<sub>6</sub>; pleures abdominaux I-VIII sans sclérite additionnel antérieur à l'épipleurite.

*Deuxième stade*

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour le caractère suivant.

Chétotaxie : tibia sans soies secondaires.

*Troisième stade*

Chétotaxie : adnasal avec 3 soies (FR<sub>8</sub>-FR<sub>9</sub> incluses); antennomère I avec 3-4 soies apicales disposées en verticille, antennomère II avec 5-6 soies (AN<sub>1</sub> incluse) apicales disposées en verticille; soie MN<sub>1</sub> sur la mandibule absente; soie MX<sub>1</sub> sur le stipe présente; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,2-0,3 fois celle de MX<sub>5</sub>; soies PR<sub>3</sub> et PR<sub>11</sub> sur le pronotum apparentes; soie PR<sub>12</sub> apparente, sa longueur 0,4-0,5 fois celle de PR<sub>11</sub>; soie ME<sub>12</sub> sur le mésonotum et le métanotum apparente; soie ME<sub>13</sub> apparente, sa longueur environ 0,5 fois celle de ME<sub>12</sub>; tibia avec 1-2 soies secondaires; tergites abdominaux sans nombreuses courtes soies secondaires; soie TE<sub>10</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII apparente, sa longueur 0,5-0,7 fois celle de TE<sub>9</sub>; soie TE<sub>11</sub> non apparente sur tous les tergites abdominaux; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun 8 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>, UR<sub>11</sub>-UR<sub>13</sub>).

Tête : nasal droit; pariétal avec 6 stemmates de chaque côté; sillon oculaire présent (mais court et très peu marqué); sillon cervical présent; pariétal sans sillon longitudinal entre les soies PA<sub>6</sub> et PA<sub>7</sub>; antennomère I avec une zone membraneuse circulaire près de la base (fig. 84); mandibule fortement courbée; pécicille présent; rétinacle large; marge médiale de la térébra lisse; aire membraneuse prolongée sur le tiers latéral de la face ventrale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 0,8-0,9 fois celle du palpomère III.

Patte : griffes subégales en longueur.

Abdomen : urogomphes (fig. 96) plutôt droits, longs, pubescents sur la moitié apicale, et avec une zone membraneuse postérieure au niveau des soies UR<sub>4</sub>, UR<sub>5</sub>, UR<sub>6</sub>; pleures abdominaux I-VIII sans sclérite additionnel antérieur à l'épipleurite.

## ESPÈCE EXAMINÉE

*Abax parallelepipedus* Piller & Mitterpacher (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>).

## REMARQUES

Le genre *Abax* compte 17 espèces (Brandmayr & Zetto Brandmayr, 1979) particulières aux régions tempérées de l'Europe. Une espèce, *A. parallelepipedus*, a été capturée en Amérique du Nord, plus précisément à Sydney, Nouvelle-Écosse (Lindroth, 1969); il est possible que l'espèce ne soit pas établie sur le continent nord-américain.

La larve de *A. parallelepipedus*, seule espèce disponible du genre, se distingue de celles des autres Pterostichini étudiés par les urogomphes longs et (à l'exception de *Cyclotrachelus seximpressus*) par la présence d'une zone membraneuse sur la moitié basale de l'antennomère I. Aux deuxième et troisième stades, la larve de cette espèce se différencie aussi par la présence de 3-4 soies sur l'antennomère I et de 5-6 soies sur l'antennomère II et par la pubescence sur la moitié apicale des urogomphes.

### 6.1 *Abax parallelepipedus* (Piller & Mitterpacher) Fig. 17, 58, 65, 73, 84, 96

*Pterostichus striola* Fabricius: Schiødte, 1872: 179, Tableau I, fig. 3-8.

*Abax ater* (Villers): Larsson, 1968: 389, fig. 53g; Raynaud, 1976: 170, Pl. XVIII, fig. 1-7.

## DESCRIPTION

*Premier stade*

Microsculpture: pariétal latéralement (entre le niveau de la rangée postérieure des stemmates et le sillon cervical) avec une microsculpture isodiamétrale et légèrement transverse, bien marquée; aire discale du pronotum avec une microsculpture isodiamétrale et légèrement transverse, bien marquée; aire postérodiscopale des tergites abdominaux I-VIII avec de chaque côté une microsculpture légèrement transverse, peu marquée, sur la zone postéromédiale et une microsculpture multipointée sur le reste de la surface sur les premiers segments, avec une microsculpture multipointée répartie sur toute la surface sur les autres segments; urogomphes avec une microsculpture pointée jusqu'aux environs du niveau de la soie UR<sub>4</sub>, multipointée par la suite.

Chétotaxie: longueur de la soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium 0,2-0,3 fois celle de PY<sub>4</sub>.

Tête: longueur de la suture coronale 0,8 fois celle de l'antennomère IV; stipe 2,7-2,9 fois plus que large.

*Deuxième stade*

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour le caractère suivant.

Tête: longueur de la suture coronale 1,0-1,1 fois celle de l'antennomère IV.

*Troisième stade*

Microsculpture: aire postérodiscopale des tergites abdominaux I-II avec une microsculpture isodiamétrale et légèrement transverse, plus ou moins marquée.

Chétotaxie: fémur avec 7-9 courtes soies spiniformes sur le bord antérieur et 5-6 sur le bord postérieur; soie UR<sub>6</sub> sur le tergite abdominal IX non ou peu apparente; soie ST<sub>6</sub> sur le sternite médian des segments II-VII présente.

Tête: longueur de la suture coronale 1,4-1,5 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical non prolongé latéralement; stipe 2,4-2,7 fois plus long que large.

## MATÉRIEL EXAMINÉ

Deux larves (1 L<sub>1</sub>, 1 L<sub>2</sub>) obtenues à partir d'individus récoltés en Bohémie occidentale, Tchécoslovaquie, par K. Hürka. Deux larves de troisième stade obtenues par P. Brandmayr à partir d'individus récoltés à Trieste, Italie.

## RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce se rencontre dans toute l'Europe moyenne et septentrionale (Jeannel, 1942). En Amérique du Nord, *A. parallelepipedus* n'est connu que de sept spécimens récoltés en Nouvelle-Écosse. Les individus se trouvent principalement dans les morceaux de bois en décomposition, la mousse et la litière en forêt (Jeannel, 1942; Lindroth, 1945).

7. Genre *CYCLOTRACHELUS* Chaudoir

## DESCRIPTION

*Premier stade*

Chétotaxie: adnasal avec 5 soies additionnelles; prémentum avec 2-4 soies additionnelles; fémur sans soies additionnelles; soie FR<sub>4</sub> sur le frontal à peu près au même niveau que le pore FR<sub>6</sub>; pore PA<sub>6</sub> sur le pariétal médial au niveau de la soie PA<sub>4</sub>; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,5-0,7 fois celle de MX<sub>5</sub> (fig. 66); groupe sétal gMX avec plus de 70 soies; soies PR<sub>3</sub> et PR<sub>11</sub> sur le pronotum non apparentes; soie PR<sub>12</sub> apparente, distinctement plus longue que PR<sub>11</sub>; soie ME<sub>12</sub> sur le mésonotum et le métanotum non apparente; soie ME<sub>13</sub> apparente, distinctement plus longue que ME<sub>12</sub>; soie TE<sub>10</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII non apparente, sa longueur 0,1 fois ou moins celle de TE<sub>9</sub>; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX à peu près de même longueur que UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun 5 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>).

Tête: nasal droit (fig. 32); ovirupteurs n'atteignant pas le niveau de la soie FR<sub>2</sub>; suture frontale, entre le niveau de la soie FR<sub>2</sub> et celui des ovirupteurs, oblique (fig. 18); pariétal avec 6 stemmates de chaque côté; sillon cervical absent; antennomère I avec une zone membraneuse circulaire près de la base (fig. 18); mandibule (fig. 18) fortement courbée; rétinacle large; marge médiale de la térébra lisse; aire membraneuse prolongée sur la moitié latérale de la face ventrale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 0,7-0,8 fois celle du palpomère III.

Patte: griffes inégales en longueur, longueur de la griffe postérieure 0,7-0,8 fois celle de la griffe antérieure.

Abdomen : urogomphes légèrement à distinctement divergents sur la moitié apicale (fig. 74); pleures abdominaux I-VIII avec un petit sclérite (peu apparent sur le premier segment) additionnel antérieur à l'épileurite.

#### Deuxième stade

Chétotaxie : adnasal avec 7 soies (FR<sub>8</sub>-FR<sub>9</sub> incluses); antennes I et II sans soie; soie MN<sub>1</sub> sur la mandibule présente; soie MX<sub>11</sub> sur le stipe présente; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,5-0,7 fois celle de MX<sub>5</sub>; soies PR<sub>3</sub> et PR<sub>11</sub> sur le pronotum non apparentes; soie PR<sub>12</sub> apparente, distinctement plus longue que PR<sub>11</sub>; soie ME<sub>12</sub> sur le mésonotum et le métanotum non apparente; soie ME<sub>13</sub> apparente, distinctement plus longue que ME<sub>12</sub>; tibia sans soies secondaires; tergites abdominaux sans nombreuses courtes soies secondaires; soie TE<sub>10</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII non apparente, sa longueur 0,1 fois ou moins celle de TE<sub>9</sub>; soie TE<sub>11</sub> non apparente sur tous les tergites abdominaux; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX à peu près de même longueur que UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun 5 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>).

Tête : nasal droit; pariétal avec 6 stemmates de chaque côté; sillon oculaire absent; sillon cervical absent; pariétal sans sillon longitudinal entre les soies PA<sub>6</sub> et PA<sub>7</sub>; antenne I avec une zone membraneuse près de la base; mandibule fortement courbée; pénicille présent; rétinacle modérément large; marge médiale de la térébra lisse; aire membraneuse prolongée sur la face ventrale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 0,7-0,8 fois celle du palpomère III.

Patte : griffes inégales en longueur, longueur de la griffe postérieure 0,7-0,8 fois celle de la griffe antérieure.

Abdomen : urogomphes plutôt droits dans la moitié apicale; pleures abdominaux I-VIII avec un petit sclérite additionnel antérieur à l'épileurite.

#### Troisième stade

Non disponible.

#### ESPÈCE EXAMINÉE

*Cyclotrachelus seximpressus* LeConte (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>).

#### REMARQUES

Le genre *Cyclotrachelus* (= *Evarthrus* LeConte) regroupe une cinquantaine d'espèces particulières aux régions tempérées à l'est des Rocheuses. La taxonomie des espèces du genre a été révisée par Freitag (1969).

La larve de *C. seximpressus*, seule espèce disponible du genre, se distingue bien facilement de celles des autres espèces de Pterostichini par l'absence de sillon cervical sur le pariétal. Cette caractéristique s'applique aussi aux larves de *C. parasodalis* Freitag (Thompson, 1979), *C. alternans* Casey et *C. torvus torvus* LeConte (Kirk, 1972), seules autres espèces du genre connues à l'état larvaire. Notons aussi que la larve de *C. seximpressus* se caractérise par la présence d'un petit sclérite additionnel antérieur à l'épileurite et, aux deuxième et troisième stades, par l'absence

de soies secondaires sur les urogomphes; ces caractéristiques se retrouvent aussi sur la larve du *C. parasodalis* (Thompson, 1979).

#### 7.1 *Cyclotrachelus seximpressus* LeConte Fig. 18, 32, 66, 69, 74

*Evarthrus seximpressus*: Thompson, 1979: 52, fig. 27a-g.

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture : pariétal latéralement sans microsculpture; aire discale du pronotum sans microsculpture; aire postérodiscal des tergites abdominaux I-VIII avec une microsculpture pointée restreinte à une bande antérieure sur les 4-5 premiers segments, progressivement avec une microsculpture multipointée de plus en plus sclérifiée sur les autres segments; urogomphes avec une microsculpture pointée sur toute la longueur (éparse à l'apex).

Chétotaxie : soies ME<sub>1</sub>, ME<sub>2</sub> et ME<sub>8</sub>-ME<sub>9</sub> sur le mésonotum et le métanotum non apparentes; soies TE<sub>1</sub>, TE<sub>6</sub>-TE<sub>7</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII non apparentes; longueur de la soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium 0,1 fois ou moins celle de PY<sub>4</sub>.

Tête : longueur de la suture coronale 0,5-0,7 fois celle de l'antennomère IV; stipe 2,0-2,2 fois plus long que large.

##### Deuxième stade

Microsculpture : aire postérodiscal des tergites abdominaux I-II sans microsculpture pointée.

Chétotaxie : soies ME<sub>1</sub>, ME<sub>2</sub> et ME<sub>8</sub> sur le mésonotum et le métanotum non apparentes; soies TE<sub>1</sub>, TE<sub>6</sub>-TE<sub>7</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII non apparentes; fémur avec 4 courtes soies spiniformes sur le bord antérieur et 3 sur le bord postérieur; soie UR<sub>11</sub> sur le tergite abdominal IX non apparente; soie ST<sub>11</sub> sur le sternite médian des segments II-VII absente.

Tête : longueur de la suture coronale 0,5 fois celle de l'antennomère IV; stipe 2,0 fois plus long que large.

##### Troisième stade

Non disponible.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

Douze larves (11 L<sub>1</sub>, 1 L<sub>2</sub>) obtenues à partir d'individus récoltés à Fayetteville, Arkansas, par R. Thompson.

#### RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce se rencontre depuis le Michigan et l'Indiana jusqu'en Oklahoma et au Texas (Freitag, 1969). Des individus de l'espèce ont été récoltés sous divers débris dans des prés (Freitag, 1969).

## 8. Genre *PTEROSTICHUS* Bonelli

### DESCRIPTION

#### Premier stade

Chétotaxie: adnasal, prémentum et fémur sans soies additionnelles<sup>2</sup>; soie FR<sub>4</sub> sur le frontal antérieur au niveau du pore FR<sub>2</sub>; pore PA<sub>6</sub> sur le pariétal latéral au niveau de la soie PA<sub>4</sub>; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,1-0,7 fois celle de MX<sub>5</sub>; groupe sétal GMX avec de 15 à plus de 70 soies; soies PR<sub>3</sub> et PR<sub>11</sub> sur le pronotum apparentes (sauf PR<sub>3</sub> chez *P. tristis*); soie PR<sub>12</sub> apparente ou non (en général apparente), sa longueur 0,1-1,0 (généralement 0,3-0,8) fois celle de PR<sub>11</sub>; soie ME<sub>12</sub> sur le mésonotum et le métanotum apparente; soie ME<sub>13</sub> apparente ou non (en général apparente), sa longueur 0,1-1,0 (généralement 0,3-1,0) fois celle de ME<sub>12</sub>; soie TE<sub>10</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII apparente (sauf parfois sur le dernier ou les deux derniers tergites), sa longueur 0,3-1,0 (en général 0,6-1,0) fois celle de TE<sub>9</sub>; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX à peu près de même longueur ou distinctement plus longue que UR<sub>3</sub> selon les espèces; urogomphes avec chacun 5 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>).

Tête: nasal de forme variable selon les espèces (fig. 33-56); ovirupteurs atteignant le niveau de la soie FR<sub>2</sub>; suture frontale, entre le niveau de la soie FR<sub>2</sub> et celui des ovirupteurs, légèrement à distinctement oblique; pariétal avec 6 stemmates de chaque côté; sillon cervical présent, prolongé dorsalement jusqu'au niveau de la soie PA<sub>3</sub> ou PA<sub>7</sub>; antennomère I sans zone membraneuse près de la base<sup>3</sup>, mais avec une zone peu scléifiée chez *P. caudicalis*; mandibule modérément ou fortement courbée; rétinacle étroit à large; marge médiale de la térébra lisse ou serrulée; aire membraneuse restreinte à la marge latérale ou prolongée sur la face ventrale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 0,8-1,9 (en général 1,3-1,8) fois celle du palpomère III.

Patte: griffes légèrement inégales en longueur chez *P. honestus*, subégales chez les autres espèces étudiées.

Abdomen: urogomphes droits ou légèrement courbés vers l'intérieur sur la moitié apicale; pleures abdominaux I-VIII sans sclérite additionnel antérieur à l'épipleurite.

#### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade.

#### Troisième stade

Chétotaxie: adnasal avec 2 soies (FR<sub>8</sub>-FR<sub>9</sub>); antennomère I sans soie; antennomère II avec ou sans soies sur le bord médial; soie MN<sub>11</sub> sur la mandibule présente; soie MX<sub>11</sub> sur le stipe présente; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,1-0,7 fois celle de MX<sub>5</sub>; soies PR<sub>3</sub> et PR<sub>11</sub> sur le pronotum apparentes (sauf

PR<sub>3</sub> chez *P. tristis*); soie PR<sub>12</sub> apparente ou non, sa longueur 0,1-1,0 (en général 0,3-1,0) fois celle de PR<sub>11</sub>; soie ME<sub>12</sub> sur le mésonotum et le métanotum apparente; soie ME<sub>13</sub> apparente ou non, sa longueur 0,1-1,0 (en général 0,3-1,0) fois celle de ME<sub>12</sub>; tibia sans soies secondaires; tergites abdominaux I-V sans nombreuses courtes soies secondaires; soie TE<sub>10</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII apparente au moins sur les 3 premiers segments, sa longueur 0,1-1,0 (en général 0,3-1,0) fois celle de TE<sub>9</sub>; soie TE<sub>11</sub> apparente ou non sur les tergites abdominaux; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX à peu près de même longueur ou distinctement plus longue que UR<sub>3</sub> selon les espèces; urogomphes avec chacun 6 à 9 soies apparentes.

Tête: nasal variable selon les espèces (fig. 33-56); pariétal avec 6 stemmates de chaque côté; sillon oculaire présent (mais parfois très peu marqué et difficile à observer); sillon cervical présent; pariétal sans sillon longitudinal entre les soies PA<sub>6</sub> et PA<sub>7</sub>; antennomère I sans zone membraneuse près de la base<sup>3</sup>, mais avec une zone peu scléifiée chez *P. caudicalis*; mandibule modérément à fortement courbée; pénicille présent; rétinacle étroit à modérément large<sup>4</sup>; marge médiale de la térébra lisse ou serrulée; aire membraneuse restreinte à la marge latérale ou prolongée sur la face ventrale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 0,8-1,6 (en général 0,8-1,1) fois celle du palpomère III.

Patte: griffes légèrement inégales en longueur chez *P. honestus*, subégales chez les autres espèces étudiées.

Abdomen: urogomphes droits à légèrement courbés vers l'intérieur sur la moitié apicale; pleures abdominaux I-VIII sans sclérite additionnel antérieur à l'épipleurite.

### ESPÈCES EXAMINÉES

Les espèces étudiées sont citées après la description de chaque sous-genre.

### REMARQUES

Le genre *Pterostichus* forme une unité taxonomique hétérogène comptant environ 200 espèces néarctiques réparties dans près de 25 sous-genres. Le groupe est aussi largement représenté dans la région paléarctique.

Les larves des espèces étudiées du genre se distinguent de celles des autres Pterostichini, au premier stade, par l'ensemble des caractéristiques suivantes: sillon cervical prolongé dorsalement jusqu'au niveau de PA<sub>3</sub> ou PA<sub>7</sub>; antennomère I sans zone membraneuse près de la base; soie TE<sub>10</sub> apparente au moins sur les 3 premiers tergites abdominaux; urogomphes avec chacun 5 soies apparentes. Aux deuxième et troisième stades, les larves des espèces étudiées de ce genre se différencient par l'ensemble des caractéristiques suivantes: antennomère I sans zone membraneuse près de la base; soie MN<sub>11</sub> présente;

<sup>2</sup> La larve de *P. madilus* (Fabricius) et *P. melas* Creutzer d'Europe porte des soies additionnelles sur le prémentum (Bousquet, 1984).

<sup>3</sup> Il existe une zone membraneuse près de la base de l'antennomère I chez la larve de *P. superciliosus* (Say), *P. moestus* (Say), *P. madidus* et *P. melas* (Bousquet, 1984).

<sup>4</sup> Le rétinacle est large chez la larve de *P. moestus* (Bousquet, 1984).

soie TE<sub>10</sub> apparente au moins sur les 3 premiers tergites abdominaux; tergites abdominaux I-V sans nombreuses courtes soies secondaires; urogomphes droits à légèrement courbés vers l'intérieur sur la moitié apicale.

En plus des espèces décrites ici et celles citées pour chaque sous-genre, les larves des espèces suivantes sont connues: *P. (Cheporus) metallicus* Fabricius (Weidemann, 1971), *P. (Corax) madidus* (Raynaud, 1936; Larsson, 1968), *P. (Eurythoracana) haptoderoides japonensis* Lutshnik (Habu & Sadanaga, 1961), *P. (Feronidius) melas* (Sharova, 1958; Larsson, 1968), *P. (Holciophorus) lama* Ménétries (Thompson, 1979), *P. (Leptoferonia) sphodrinus* LeConte (Thompson, 1979), *P. (Lianoe) dufouri* Dejean (Raynaud, 1936), *P. (Oriophilus) morio* Duftschmid (Hürka, 1958), *P. (Oriophilus) multipunctatus* Dejean (Raynaud, 1936), *P. (Platypterus) panzeri* Panzer (Geiler, 1981), *P. (Platysma) fortis* Morawitz (Habu & Sadanaga 1971), *P. (Platysma) niger* Schaller (Sharova, 1958; Larsson, 1968; Witzke, 1974), *P. (Pterostichus) femoratus* Dejean (Raynaud, 1936), *P. (Rhagadus) microcephalus* Motschulsky (Habu & Sadanaga, 1961), *P. (Steropus) moestus* (Bousquet, 1984), et *P. (Steropus) superciliosus* (Bousquet, 1984).

### 8.1 Sous-genre *GASTRELLARIUS* Casey

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: aire discale du pronotum sans microsculpture; aire postérodiscal des tergites abdominaux I-VIII avec une microsculpture pointée répartie sur toute la surface.

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; groupe sétal gMX avec 15-25 soies; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie environ 0,2 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX à peu près de même longueur que UR<sub>3</sub>.

Tête: nasal convexe vers le centre (fig. 33); ovirupteurs formés de courtes spinules plus ou moins fusionnées dans la moitié postérieure; longueur de la suture coronale 0,5-0,6 fois celle de l'antennomère IV; mandibule (fig. 19) modérément courbée; rétinacle étroit; marge médiale de la térébra lisse; stipe 1,9-2,2 fois plus long que large; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Tête: longueur de la suture coronale 0,8-0,9 fois celle de l'antennomère IV; stipe 2,5-2,6 fois plus long que large.

##### Troisième stade

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; soie AN<sub>n</sub> sur l'antennomère II présente; longueur de la soie

MX<sub>6</sub> sur la lacinie environ 0,2 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie TE<sub>n</sub> non apparente sur tous les tergites abdominaux; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX à peu près de même longueur que UR<sub>3</sub>; urogomphes (fig. 97) avec chacun 7 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>6</sub>, UR<sub>7</sub>, UR<sub>8</sub>); soie ST<sub>n</sub> sur le sternite médian des segments II-VII absente.

Tête: nasal convexe (fig. 34); longueur de la suture coronale 1,1-1,3 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical non prolongé latéralement; marge médiale de la térébra lisse; stipe 2,8-3,1 fois plus long que large; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 1,0-1,1 fois celle du palpomère III.

#### ESPÈCE EXAMINÉE

*Pterostichus honestus* Say (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>).

#### REMARQUES

Ce groupe inclut trois espèces des régions tempérées de l'est de l'Amérique du Nord; deux espèces, *P. blanchardi* Horn et *P. uncarum* Darlington sont confinées aux montagnes du sud des Appalaches. Une seule espèce, *P. honestus*, atteint le territoire considéré ici. La taxonomie des espèces du groupe a été étudiée par Darlington (1931).

La larve de *P. honestus*, seule espèce disponible du sous-genre, se distingue de celles des autres *Pterostichus* étudiés, au premier stade, par la soie UR<sub>2</sub> subégale en longueur à celle de UR<sub>3</sub> en combinaison avec l'aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe. Aux deuxième et troisième stades, l'espèce diffère par la présence de seulement 7 soies apparentes sur chacun des urogomphes. Les autres espèces du genre *Pterostichus* ont 6 (*P. brevicornis*) ou 8-9 soies apparentes sur chacun des urogomphes.

#### 8.1.1 *Pterostichus honestus* (Say)

Fig. 19, 33-34, 59, 75, 97

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: pariétal latéralement (entre la rangée postérieure des stemmates et le sillon cervical) sans patron distinct de microsculpture; urogomphes avec une microsculpture pointée sur toute la longueur (éparse vers l'apex.)

Chétotaxie: longueur de la soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum 0,6-0,8 fois celle de PR<sub>11</sub>; longueur de la soie ME<sub>13</sub> sur le mésonotum et le métanotum 0,6-0,9 fois celle de ME<sub>12</sub>; longueur de la soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium 0,2-0,3 fois celle de PY<sub>4</sub>.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade.

##### Troisième stade

Microsculpture: aire postérodiscal du tergite abdominal I avec de chaque côté une microsculpture

pointée restreinte au tiers latéral, celle du tergite II avec une microsculpture pointée, éparse (particulièrement sur la moitié médiale), répartie sur toute la surface.

Chétotaxie: longueur de la soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum 0,6-0,9 fois celle de PR<sub>11</sub>; longueur de la soie ME<sub>13</sub> sur le mésnotum et le métanotum 0,6-0,9 fois celle de ME<sub>12</sub>; soie UR<sub>1</sub> sur le tergite abdominal IX non apparente.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

Vingt-six larves (12 L<sub>1</sub>, 6 L<sub>2</sub>, 8 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 3 femelles récoltées au mont Le Pinnacle, côté de Missisquoi, Québec, en mai 1978; deux larves (1 L<sub>2</sub>, 1 L<sub>3</sub>) récoltées au mont Le Pinnacle, Québec.

#### RÉPARTITION ET HABITAT

*Pterostichus honestus* se rencontre à l'est du Mississippi, depuis le sud du Canada jusqu'en Caroline du Nord (Lindroth, 1966). Les individus se trouvent presque exclusivement sous l'écorce des arbres tombés et en décomposition, en forêt décidue et mixte.

### 8.2 Sous-genre *LAGARUS* Chaudoir

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: aire discale du pronotum sans microsculpture; aire postérodiscal des tergites abdominaux I-VIII avec une microsculpture pointée (en partie multipointée) répartie sur toute la surface (éparse autour des soies, particulièrement sur les premiers segments).

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; groupe sétal gMX avec 30-35 soies; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,5-0,7 fois celle de MX<sub>4</sub>; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>.

Tête: nasal droit à légèrement convexe (fig. 35); ovirupteurs formés de courtes spinules très rapprochées les unes des autres; longueur de la suture coronale 0,6-0,8 fois celle de l'antennomère IV; mandibule modérément courbée; rétinacle modérément large; marge médiale de la térébra lisse; stipe 1,8-2,2 fois plus long que large; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Tête: longueur de la suture coronale 0,9-1,0 fois celle de l'antennomère IV; stipe 2,1-2,4 fois plus long que large.

##### Troisième stade

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; soie AN<sub>1</sub> sur l'antennomère II absente; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,5-0,7 fois celle de MX<sub>4</sub>; soie TE<sub>1</sub> apparente au moins sur les 5 premiers tergites abdo-

minaux; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun 9 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>, UR<sub>9</sub>-UR<sub>1</sub>); soie ST<sub>1</sub> sur le sternite médian des segments II-VII présente.

Tête: nasal droit; longueur de la suture coronale 1,1-1,3 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical non prolongé latéralement; marge médiale de la térébra lisse; stipe 2,7-3,0 fois plus long que large; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 0,8-1,0 fois celle du palpomère III.

#### ESPÈCE EXAMINÉE

*Pterostichus leconteianus* Lutshnik (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>).

#### REMARQUES

Le sous-genre *Lagarus* renferme huit espèces paléarctiques et une espèce néarctique, *P. leconteianus*. La taxonomie des espèces du groupe a été révisée récemment par Lafer (1983).

La larve de *P. leconteianus*, seule espèce disponible du groupe, ressemble beaucoup à celles des espèces du sous-genre *Argutor*, en particulier *P. strenuus*, mais en diffère principalement par la forme du nasal dont la zone centrale est large et les angles externes non saillants (fig. 35). Notons aussi qu'au premier stade, les ovirupteurs de la larve du *P. leconteianus* sont formés de spinules peu distinctes les unes des autres tandis que chez les larves des espèces du groupe *Argutor*, ceux-ci sont formés de spinules bien distinctes les unes des autres.

En plus de *P. leconteianus*, les larves de *P. vernalis* Panzer (Sharova, 1958; Larsson, 1968; Desender & Panné, 1983), *P. dulcis* Bates (Habu & Sadanaga, 1971) et *P. sulcitaris* Morawitz (Habu & Sadanaga, 1963) sont connues.

#### 8.2.1 *Pterostichus leconteianus* (Lutshnik)

Fig. 35

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: pariétal latéralement (entre la rangée postérieure des stemmates et le sillon cervical) sans microsculpture; urogomphes avec une microsculpture pointée jusqu'aux environs du niveau du pore UR<sub>11</sub>, graduellement multipointée par la suite.

Chétotaxie: longueur de la soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum 0,6-0,8 fois celle de PR<sub>11</sub>; longueur de la soie ME<sub>13</sub> sur le mésnotum et le métanotum 0,6-0,9 fois celle de ME<sub>12</sub>; longueur de la soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium 0,2-0,4 fois celle de PY<sub>4</sub>.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour le caractère suivant.



Chétotaxie: soie UR<sub>1</sub> sur le tergite abdominal IX apparente, sa longueur 2-4 fois celle de UR<sub>1</sub>.

#### Troisième stade

Microsculpture: aire postérodiscopale des tergites abdominaux I-II sans microsculpture pointée.

Chétotaxie: longueur de la soie UR<sub>1</sub> sur le tergite abdominal IX 0,4-0,6 fois celle de TE<sub>10</sub> du tergite abdominal VIII.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

Vingt-sept larves (13 L<sub>1</sub>, 8 L<sub>2</sub>, 6 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de sept femelles récoltées à Choisy, cté de Vaudreuil, Québec, en mai 1979.

#### RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce se rencontre en région tempérée depuis la Colombie-Britannique jusqu'au Québec et vers le sud jusqu'à la Caroline du Sud (Kirk, 1970) et le Colorado (Lindroth, 1966). Sur le territoire considéré, les individus se trouvent sous divers débris en terrains sablonneux et humides près des étangs et des mares d'eau.

### 8.3 Sous-genre ARGUTOR Dejean

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: aire discale du pronotum sans microsculpture; aire postérodiscopale des tergites abdominaux I-VIII avec une microsculpture pointée (en partie multipointée) répartie sur toute la surface (éparse autour des soies, particulièrement sur les premiers segments).

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; groupe sétal gMX avec 25-35 soies; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,5-0,7 fois celle de MX<sub>5</sub> (fig. 67); soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>.

Tête: nasal droit à légèrement convexe, les angles externes saillants et plus ou moins dentiformes (fig. 36, 38); ovirupteurs formés de 10-15 courtes spinules bien distinctes les unes des autres; longueur de la suture coronale 0,7-0,8 fois celle de l'antennomère IV; mandibule (fig. 20-21) modérément courbée; rétinacle modérément large; marge médiale de la térébra serrulée, finement et irrégulièrement (fig. 20), ou fortement et régulièrement (fig. 21) selon les espèces; stipe 1,8-2,2 fois plus long que large; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Tête: longueur de la suture coronale 0,8-1,2 fois celle de l'antennomère IV; stipe 2,0-2,5 fois plus long que large.

##### Troisième stade

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; soie AN<sub>1</sub> sur l'antennomère II absente; longueur de la soie

MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,5-0,7 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie TE<sub>10</sub> apparente au moins sur les 5 premiers tergites abdominaux; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun 9 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>6</sub>, UR<sub>10</sub>-UR<sub>11</sub>); soie ST<sub>10</sub> sur le sternite médian des segments II-VII présente.

Tête: nasal droit à légèrement convexe (fig. 37, 39); sillon cervical non prolongé latéralement; longueur de la suture coronale 1,2-1,4 fois celle de l'antennomère IV; marge médiale de la térébra lisse ou régulièrement serrulée (fig. 89) selon les espèces; stipe 2,5-3,0 fois plus long que large; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 0,8-1,0 fois celle du palpomère III.

#### ESPÈCES EXAMINÉES

*Pterostichus strenuus* Panzer (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>), *P. patruelis* Dejean (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>), *P. femoralis* Say (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>).

#### REMARQUES

Le sous-genre *Argutor* inclut 4 espèces en Amérique du Nord, soit *P. strenuus*, *P. patruelis*, *P. femoralis* et *P. corruscus* LeConte, dont une est introduite d'Europe (*P. strenuus*), ainsi qu'une trentaine d'espèces paléarctiques. Il n'existe aucune révision taxonomique récente des espèces de ce groupe et un tel travail serait fort utile.

Les larves des trois espèces examinées diffèrent de celles des autres espèces de *Pterostichus* par la forme du nasal dont les angles externes sont saillants en combinaison avec la soie MX<sub>6</sub> qui est au plus 0,5 fois plus courte que MX<sub>5</sub>.

On connaît, en plus des espèces décrites ici, les larves de *P. longinquus* Bates (Habu & Sadanaga, 1971) et *P. diligens* Sturm (Sharova, 1958; Larsson, 1968).

#### 8.3.1 *Pterostichus strenuus* (Panzer)

Fig. 20, 36-37

*Pterostichus strenuus*: Sharova, 1958: 62; Larsson, 1968: 388; Desender & Panné, 1983: 141, fig. 1, 2a-g, 3a-g, 4a-g.

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: frontal avec une microsculpture isodiamétrale au centre (entre le niveau du pore FR<sub>c</sub> et celui de la soie FR<sub>2</sub>).

Tête: nasal avec les angles externes un peu plus bas que la zone centrale (fig. 36); marge médiale de la térébra faiblement et irrégulièrement serrulée à la base (fig. 20).

*Deuxième stade*

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour le caractère suivant.

Chétotaxie: soie UR<sub>n</sub> sur le tergite abdominal IX non ou peu apparente, sa longueur subégale à celle de UR<sub>1</sub>.

*Troisième stade*

Microsculpture: aire postérodiscopale des tergites abdominaux I-II sans microsculpture pointée.

Chétotaxie: longueur de la soie UR<sub>n</sub> sur le tergite abdominal IX 0,2-0,4 fois celle de TE<sub>10</sub> du tergite VIII.

Coloration: capsule céphalique et pronotum brun jaunâtre, mésonotum, métanotum et tergites abdominaux jaune brunâtre.

Tête: nasal avec les angles externes un peu plus bas que la zone centrale (fig. 37); marge médiale de la térébra lisse.

## MATÉRIEL EXAMINÉ

Huit larves (2 L<sub>1</sub>, 3 L<sub>2</sub>, 3 L<sub>3</sub>) obtenues à partir d'individus récoltés en Grande-Bretagne (localité inconnue) par M. L. Luff.

## RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce se rencontre sur presque toute l'Europe et en Sibérie occidentale. En Amérique du Nord, l'espèce est introduite et restreinte au sud-est de Terre-Neuve où les individus se trouvent dans les endroits ouverts, en particulier dans les champs cultivés (Lindroth, 1955); en Europe, les individus se rencontrent aussi régulièrement dans les forêts décidues (Thiele, 1977).

## REMARQUES

La larve de *P. strenuus* se différencie de celles des deux autres espèces du sous-genre *Argutor* étudiées par la marge médiale de la térébra finement et irrégulièrement serrulée au premier stade et lisse aux deuxième et troisième stades. Chez les larves de *P. femoralis* et *P. patruelis*, la marge médiale de la térébra est fortement et régulièrement serrulée et ce à tous les stades. En fait, la larve de *P. strenuus* ressemble surtout à celle de *P. leconteianus*, mais elle en diffère par la forme du nasal dont la zone centrale est étroite et les angles externes saillants (fig. 36-37) ainsi qu'au premier stade par les ovirupteurs formés de courtes spinules bien distinctes les unes des autres.

8.3.2 *Pterostichus patruelis* (Dejean)

Fig. 21, 38-39, 67, 89

*Pterostichus patruelis*: Thompson, 1979: 77, fig. 43a-f.

## DESCRIPTION

*Premier stade*

Microsculpture: frontal sans microsculpture bien définie au centre (entre le niveau du pore FR<sub>c</sub> et celui de la soie FR<sub>2</sub>).

Tête: nasal avec les angles externes aussi élevés que la zone centrale (fig. 38); marge médiale de la térébra fortement et régulièrement serrulée (fig. 21).

*Deuxième stade*

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour le caractère suivant.

Chétotaxie: soie UR<sub>n</sub> sur le tergite abdominal IX apparente, sa longueur 2-4 fois celle de UR<sub>1</sub>.

*Troisième stade*

Microsculpture: aire postérodiscopale des tergites abdominaux I-II sans microsculpture pointée.

Chétotaxie: longueur de la soie UR<sub>n</sub> sur le tergite abdominal IX 0,5-0,7 fois celle de TE<sub>10</sub> du tergite VIII.

Coloration: capsule céphalique et pronotum brun jaunâtre, mésonotum, métanotum et tergite abdominaux jaune brunâtre.

Tête: nasal avec les angles externes aussi élevés que la zone centrale (fig. 39); marge médiale de la térébra fortement et régulièrement serrulée (fig. 89).

## MATÉRIEL EXAMINÉ

Dix-neuf larves (9 L<sub>1</sub>, 5 L<sub>2</sub>, 5 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 10 femelles récoltées à Lanoraie, cté de Berthier, Québec, en juin 1979.

## RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce transcontinentale se rencontre depuis l'Alaska jusqu'à Terre-Neuve et vers le sud jusqu'au Kansas (Lindroth, 1966). Les individus se trouvent dans les marais en écrasant les sphaignes et les *Carex*, dans les marécages et les tourbières, aux abords des étangs et parfois dans les parois des huttes à castor.

## REMARQUES

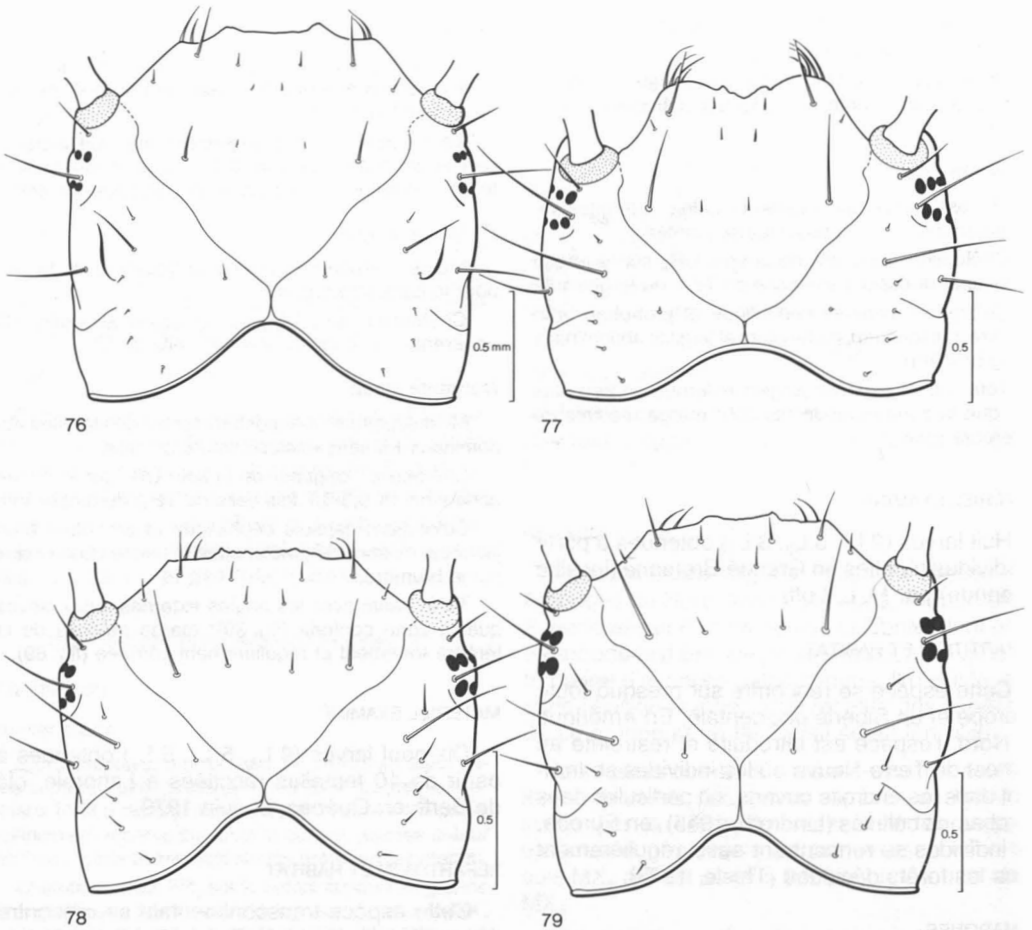
La larve de *P. patruelis* se distingue de celle de *P. femoralis*, aux deuxième et troisième stades, par sa coloration plus foncée et la soie UR<sub>n</sub> plus longue. Avec le matériel en main, je n'ai pas noté de différences morphologiques entre les larves de premier stade des deux espèces.

8.3.3 *Pterostichus femoralis* (Say)

## DESCRIPTION

*Premier stade*

Mêmes caractéristiques que *P. patruelis*.



Figures 76-79. Capsule céphalique (face dorsale), L<sub>3</sub>. Figure 76. *Poecilus chalcites*. Figure 77. *Myas cyanescens*. Figure 78. *Pterostichus mutus*. Figure 79. *P. pensylvanicus*.

#### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour le caractère suivant.

Chétotaxie: soie UR<sub>11</sub> sur le tergite abdominal IX non ou peu apparente, sa longueur subégale à celle de UR<sub>1</sub>.

#### Troisième stade

Mêmes caractéristiques que *P. patruelis* sauf pour les caractères suivants.

Chétotaxie: longueur de la soie UR<sub>11</sub> sur le tergite abdominal IX 0,2-0,4 fois celle de TE<sub>10</sub> du tergite VIII.

Coloration: dessus du corps plus pâle, capsule céphalique et pronotum jaunes, mésonotum, métanotum et tergites abdominaux blanc jaunâtre.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

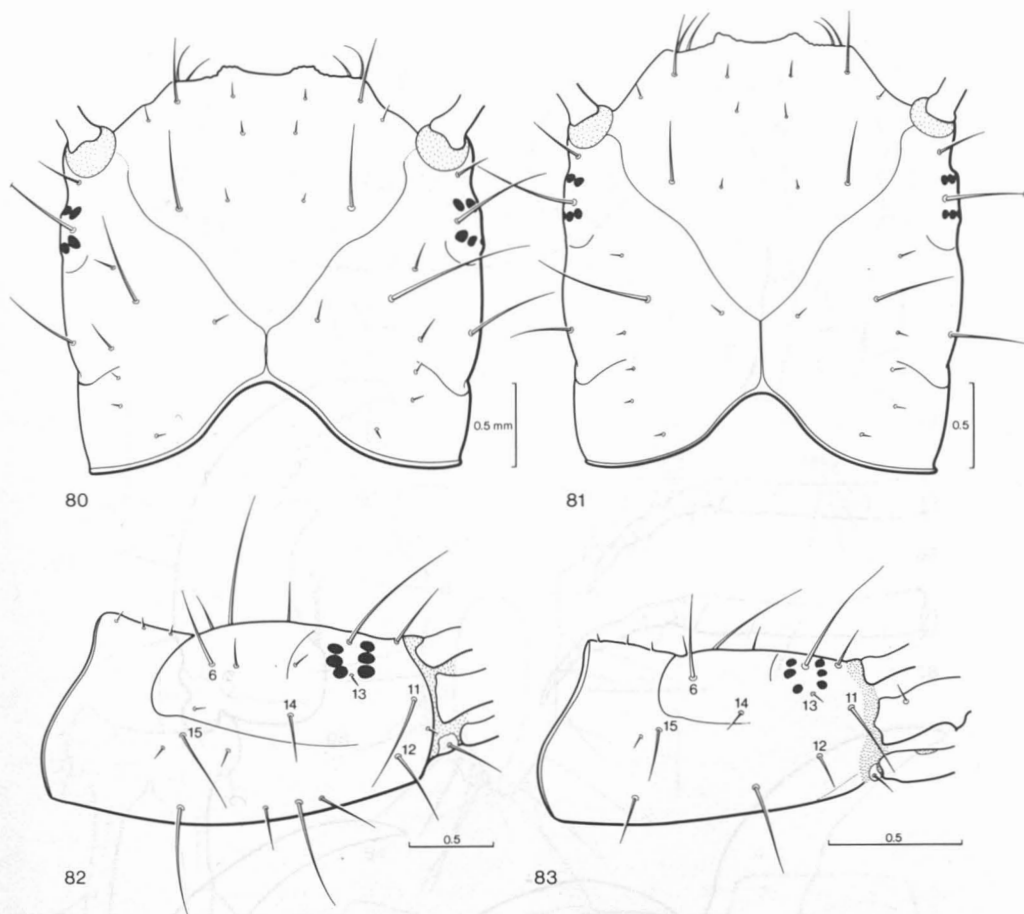
Vingt-quatre larves (10 L<sub>1</sub>, 9 L<sub>2</sub>, 5 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 2 femelles récoltées à Rigaud, cté de Vaudreuil, Québec, en avril 1978.

#### RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce se trouve à l'est des Rocheuses, depuis l'Alberta jusqu'au Québec et vers le sud jusqu'au Kansas (Lindroth, 1966). Les individus se rencontrent le plus souvent sous les pierres et les morceaux de bois, aux endroits sablonneux en milieu ouvert ou semi-ouvert, souvent à proximité des forêts.

#### REMARQUES

La larve décrite par Dogger & Olson (1966) sous le nom de *Micromaseus femoralis* (Kirby) n'appartient pas à cette espèce. Certaines caractéristiques mentionnées, comme «nasal concave» et «tergites with single prominent seta at each posterolateral corner» de même que la forme de la capsule céphalique et celle de la mandibule illustrées suggèrent qu'il s'agit d'une quelconque espèce du genre *Poecilus*.



Figures 80-83. Figures 80-81. Capsule céphalique (face dorsale), L<sub>3</sub>. Figure 80. *Pterostichus melanarius*. Figure 81. *P. coracinus*. Figures 82-83. Capsule céphalique (face latérale), L<sub>3</sub>. Figure 82. *Pterostichus diligendus*. Figure 83. *P. pinguedineus*.

Aux deuxième et troisième stades, la larve de *P. femoralis* se distingue de celle de *P. patruelis* par les caractéristiques mentionnées dans la description.

#### 8.4 Sous-genre *BOTHRIOPTERUS* Chaudoir

##### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: aire discale du pronotum avec ou sans microsculpture selon les espèces; aire postéro-discale des tergites abdominaux I-VIII avec une microsculpture pointée (en partie multipointée), très dense, répartie sur toute la surface.

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; groupe sétal gMX avec 35-70 soies; longueur de la soie MX<sub>6</sub>

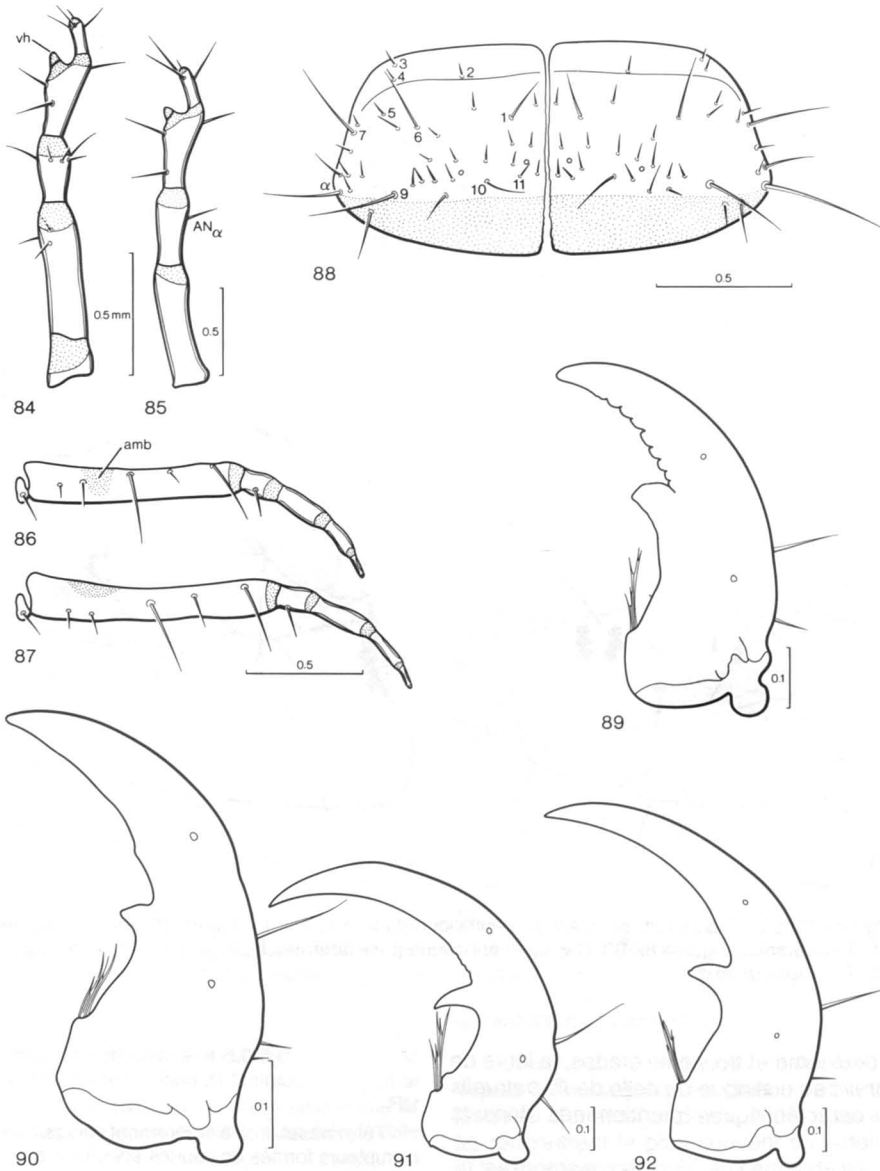
sur la lacinie 0,5-0,6 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>.

Tête: nasal droit à légèrement concave (fig. 40-41); ovirupteurs formés de courtes spinules fusionnées dans la moitié postérieure; longueur de la suture coronale 0,2-0,7 fois celle de l'antennomère IV; mandibule (fig. 22-23) modérément courbée; rétinae étroite; marge médiale de la térébra lisse; stipe 2,0-2,5 fois plus long que large; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Tête: longueur de la suture coronale 0,3-1,2 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical prolongé ou non latéralement selon les espèces; stipe 2,5-2,9 fois plus long que large; aire membraneuse prolongée sur le bord latéral de la face ventrale du stipe.



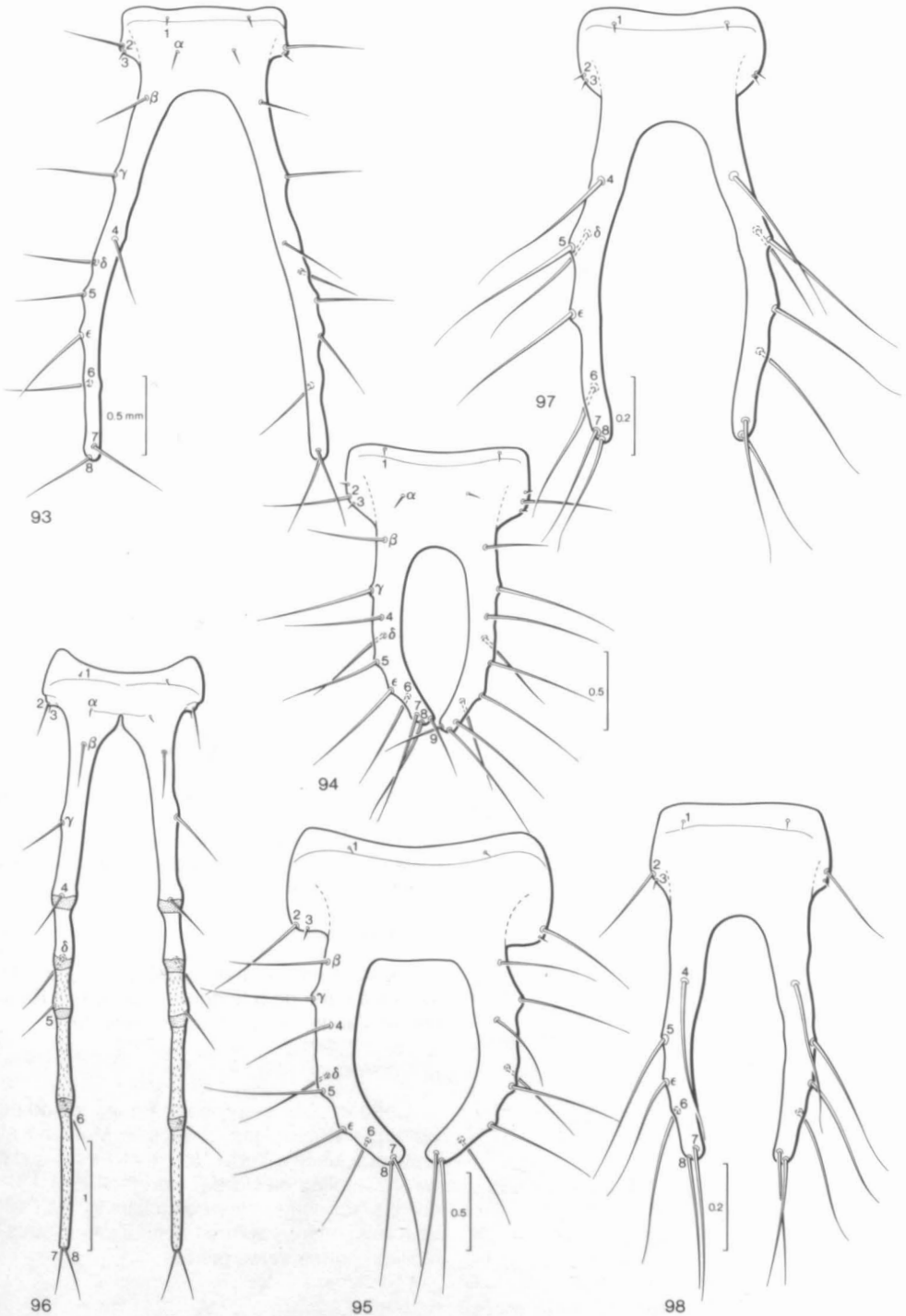
Figures 84-92. Figures 84-85. Antenne droite (face dorsale), L<sub>3</sub>. Figure 84. *Abax parallelepipedus*. Figure 85. *Pterostichus melanarius*. Figures 86-87. Maxille droite (face latérale), L<sub>3</sub>. Figure 86. *Pterostichus corvinus*, Figure 87. *P. diligendus*. Figure 88. Tergite abdominal I du *Lophoglossus scrutator*, L<sub>3</sub>. Figures 89-92. Mandibule droite (face dorsale). Figure 89. *Pterostichus patruelis*, L<sub>3</sub>. Figure 90. *P. pensylvanicus*, L<sub>3</sub>. Figure 91. *P. caudicalis*, L<sub>2</sub>. Figure 92. *P. corvinus*, L<sub>3</sub>, amb: aire membraneuse; vh: vésicule hyaline.

### Troisième stade

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; soie AN<sub>II</sub> sur l'antennomère II présente; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,5-0,6 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie TE<sub>II</sub> apparente au moins sur les 5 premiers tergites abdominaux; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun

9 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>, UR<sub>11</sub>-UR<sub>14</sub>); soie ST<sub>II</sub> sur le sternite médian des segments II-VII présente.

Tête: nasal droit ou légèrement concave; longueur de la suture coronale 0,5-1,8 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical prolongé latéralement; marge médiale de la térébra lisse; stipe 2,8-3,4 fois plus long que large; aire membraneuse prolongée sur la moitié latérale de



Figures 93-98. Tergite abdominal IX et urogomphes (face dorsale). Figure 93. *Poecilus chalcites*, L<sub>3</sub>. Figure 94. *Stereocerus haematopus*, L<sub>3</sub>. Figure 95. *Myas cyanescens*, L<sub>3</sub>. Figure 96. *Abax parallelepipedus*, L<sub>3</sub>. Figure 97. *Pterostichus honestus*, L<sub>2</sub>. Figure 98. *P. brevicornis*, L<sub>2</sub>.

la face ventrale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 0,8-1,0 fois celle du palpomère III.

#### ESPÈCES EXAMINÉES

*Pterostichus mutus* Say (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>), *P. pensylvanicus* LeConte (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>), *P. adstrictus* Eschscholtz (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>).

#### REMARQUES

Ce groupe est représenté par une quinzaine d'espèces habitant les régions tempérées et boréales de l'hémisphère nord; six de ces espèces sont néarctiques, soit *P. mutus*, *P. ohionis* Csiki, *P. lustrans* LeConte, *P. oregonus* LeConte, *P. pensylvanicus* et *P. tropicalis* Bates, une est circumboréale (*P. adstrictus*), et les autres sont de la région paléarctique. La taxonomie des espèces néarctiques du groupe, à l'exception de *P. tropicalis* du Mexique, a été révisée par Lindroth (1966).

Les larves des espèces de *Bothriopterus* se distinguent de celles des autres *Pterostichus* examinés, au premier stade, par la longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie qui est de 0,5 fois ou plus celle de MX<sub>5</sub> en combinaison avec la capsule céphalique relativement large (IC > 0,60 mm). Aux deuxième et troisième stades, les larves des *Bothriopterus* se reconnaissent par la longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie qui est de 0,5 fois ou plus celle de MX<sub>5</sub> en combinaison avec la présence de la soie AN<sub>11</sub> sur l'antennomère II. Superficiellement, les larves des espèces de *Bothriopterus* ressemblent à celles des espèces de *Poecilus*; cependant les larves des *Bothriopterus* se distinguent avec facilité par la soie TE<sub>10</sub> des tergites abdominaux bien apparente et, au troisième stade, aussi par l'absence d'un court sillon longitudinal entre les soies PA<sub>6</sub> et PA<sub>7</sub>.

En plus des trois espèces étudiées ici, les larves de *P. angustatus* Duftschmid (Paarmann, 1966) et *P. oblongopunctatus* Fabricius (Schiodte, 1867; Sharova, 1958; Paarmann, 1966; Larsson, 1968) de la région paléarctique sont décrites.

#### 8.4.1 *Pterostichus mutus* (Say)

Fig. 22, 40, 78

*Pterostichus mutus*: Schaupp, 1881: 89.

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: pariétal latéralement (entre la rangée postérieure des stemmates et le sillon cervical) sans microsculpture; aire discale du pronotum et aire postérodiscopale du mésonotum et métanotum, sur les deux tiers basaux, sans microsculpture; aire marginale des tergites abdominaux I-VIII sans microsculpture.

Chétotaxie: soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum apparente, sa longueur 0,6-0,8 fois celle de PR<sub>11</sub>; soie ME<sub>13</sub> sur le mésonotum et le métanotum apparente, sa longueur 0,7-0,9 fois celle de ME<sub>12</sub>; longueur de la soie TE<sub>10</sub> sur le tergite abdominal VIII 0,6-0,9 fois celle de TE<sub>9</sub>; soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium longue, sa longueur 0,7-1,0 fois celle de PY<sub>4</sub>.

Tête: capsule céphalique (fig. 22) transverse (LC/IC = 0,82-0,86;  $\bar{x}$  = 0,84;  $n$  = 6); longueur de la suture coronale 0,2-0,4 fois celle de l'antennomère IV.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Tête: longueur de la suture coronale 0,3-0,4 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical non prolongé latéralement.

##### Troisième stade

Microsculpture: aire discale du pronotum avec de chaque côté une microsculpture isodiamétrale peu marquée, limitée à une mince bande longitudinale au milieu; aire postérodiscopale du mésonotum et métanotum avec de chaque côté une microsculpture isodiamétrale peu marquée, limitée à une mince bande longitudinale au milieu; aire postérodiscopale du tergite abdominal I sans microsculpture.

Chétotaxie: mandibule avec 2 soies latérales (un exemplaire observé avec 3 soies latérales sur une des mandibules); groupe sétal gMX avec 2 soies de la région antérieure distinctement plus grosses que les autres soies; longueur de la soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum 0,5-0,8 fois celle de PR<sub>11</sub>; longueur de la soie ME<sub>13</sub> sur le mésonotum 0,5-0,8 fois celle de ME<sub>12</sub>.

Tête: capsule céphalique (fig. 78) transverse (LC/IC = 0,80-0,85;  $\bar{x}$  = 0,83;  $n$  = 5); longueur de la suture coronale 0,5-0,7 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical prolongé latéralement jusqu'aux environs du niveau de la soie PA<sub>14</sub>, le prolongement peu ou modérément marqué.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

Quarante-deux larves (22 L<sub>1</sub>, 11 L<sub>2</sub>, 9 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 5 femelles récoltées à Rigaud, cté de Vaudreuil, Québec, en avril 1978.

#### RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce se rencontre dans le sud de la Colombie-Britannique, depuis le Montana et le Manitoba jusqu'à Terre-Neuve et vers le sud jusqu'en Caroline du Nord (Lindroth, 1966). Les individus fréquentent les bois clairs et les lisières de forêts; on les capture habituellement sous les feuilles mortes et les pierres.

#### REMARQUES

La larve de *P. mutus* se distingue facilement de celles des autres espèces étudiées du groupe entre autres par la capsule céphalique transverse et la suture coronale proportionnellement plus

courte et, au premier stade, aussi par la soie  $PY_6$  proportionnellement plus longue.

#### 8.4.2 *Pterostichus pennsylvanicus* LeConte

Fig. 23, 41, 79, 90

*Pterostichus pennsylvanicus*: Goulet, 1974: 19; Thompson, 1979: 80, fig. 44a-d.

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: pariétal latéralement (entre la rangée postérieure des stemmates et le sillon cervical) avec une microsculpture isodiamétrale et légèrement transverse, bien marquée; aire discale du pronotum avec une microsculpture légèrement transverse (en partie isodiamétrale latéralement), bien marquée; aire postérodiscale du mésonotum et métanotum, sur les deux tiers basaux de chaque moitié, avec une microsculpture légèrement transverse, bien marquée; aire marginale des tergites abdominaux III-VIII avec une microsculpture pointée à multipointée.

Chétotaxie: soie  $PR_{12}$  sur le pronotum non apparente, sa longueur moins de 0,1 fois celle de  $PR_{11}$ ; soie  $ME_{13}$  sur le mésonotum et le métanotum non apparente, sa longueur 0,1 fois ou moins celle de  $ME_{12}$ ; longueur de la soie  $TE_{10}$  sur le tergite abdominal VIII 0,1-0,3 fois celle de  $TE_9$ ; soie  $PY_6$  sur le pygidium courte, sa longueur 0,2-0,3 fois celle de  $PY_4$ .

Tête: capsule céphalique (fig. 23) aussi longue que large ( $LC/IC = 0,92-0,99$ ;  $\bar{x} = 0,96$ ;  $n = 8$ ); longueur de la suture coronale 0,6-0,7 fois celle de l'antennomère IV.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Chétotaxie: mandibule avec 2 soies latérales; longueur de la soie  $PR_{12}$  sur le pronotum 0,2 fois ou moins celle de  $PR_{11}$ ; longueur de la soie  $ME_{13}$  sur le mésonotum 0,2 fois ou moins celle de  $ME_{12}$ .

Tête: longueur de la suture coronale 0,9-1,3 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical prolongé latéralement jusqu'aux environs du niveau de la soie  $PA_{14}$ , le prolongement peu marqué (parfois à peine suggéré).

##### Troisième stade

Microsculpture: aire discale du pronotum avec une microsculpture isodiamétrale et légèrement transverse bien marquée, répartie sur toute la surface; aire postérodiscale du mésonotum et métanotum avec une microsculpture isodiamétrale et légèrement transverse bien marquée, répartie sur toute la surface; aire postérodiscale du tergite abdominal I avec de chaque côté une microsculpture transverse bien marquée, répartie sur la moitié médiale (sauf le quart antérieur).

Chétotaxie: mandibule avec 3 soies latérales; groupe sétal gMX avec les soies à peu près toutes de même grosseur; longueur de la soie  $PR_{12}$  sur le pronotum 0,1-0,4 fois celle de  $PR_{11}$ ; longueur de la soie  $ME_{13}$  sur le mésonotum 0,2-0,5 fois celle de  $ME_{12}$ .

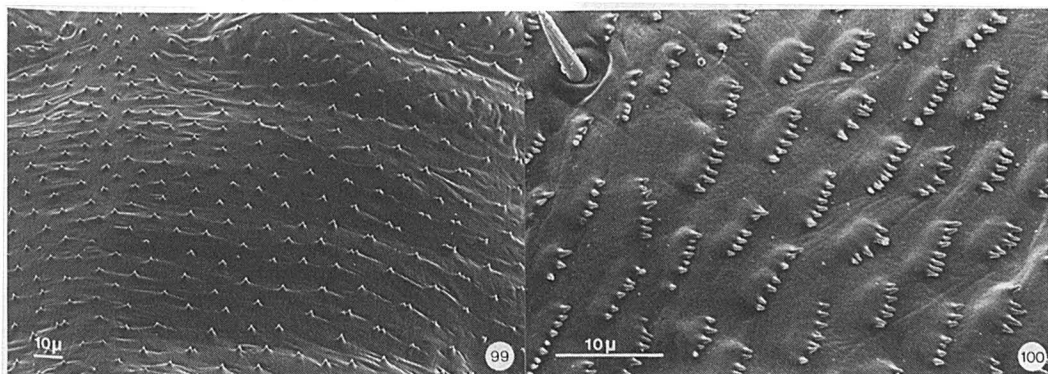
Tête: capsule céphalique (fig. 79) légèrement transverse ( $LC/IC = 0,90-0,98$ ;  $\bar{x} = 0,95$ ;  $n = 7$ ); longueur de la suture coronale 1,3-1,8 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical prolongé jusqu'aux environs du niveau de la soie  $PA_{14}$ , le prolongement modérément ou bien marqué.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

Quarante larves (21  $L_1$ , 10  $L_2$ , 9  $L_3$ ) obtenues à partir de 11 femelles récoltées à Saint-Hippolyte-de-Kilkenny (Station de biologie de l'Université de Montréal), cté de Terrebonne, Québec, en mai 1978; trente-quatre larves (7  $L_1$ , 5  $L_2$ , 22  $L_3$ ) récoltées dans diverses localités du sud du Québec.

#### RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce transcontinentale se rencontre depuis la Colombie-Britannique jusqu'à Terre-Neuve et vers le sud jusqu'en Pennsylvanie et le Dakota du Sud (Goulet, 1974). Les individus



Figures 99-100. Figure 99. Microsculpture pointée (tergite abdominal IX de *Pterostichus adoxus*,  $L_1$ ). Figure 100. Microsculpture multipointée (tergite abdominal VIII de *Poecilus chalcites*,  $L_1$ ).



fréquentent les forêts décidues, mixtes et de conifères (Goulet, 1974; Levesque *et al.*, 1976). Au printemps et à l'automne, les adultes se rencontrent surtout parmi la litière alors qu'en été, durant leur période d'estivation, on les trouve principalement sous les branches d'arbres et les troncs de faible diamètre au sol. Les larves se trouvent surtout dans la litière.

#### REMARQUES

La larve de cette espèce se distingue de celle de *P. adstrictus* à laquelle elle ressemble, surtout par la longueur relative de la soie ME<sub>13</sub> sur le mésonotum. Notons aussi qu'au troisième stade le prolongement du sillon cervical est en général moins marqué et la coloration du corps est plus pâle chez la larve de *P. pensylvanicus* que chez celle de *P. adstrictus*.

#### 8.4.3 *Pterostichus adstrictus* Eschscholtz

*Pterostichus adstrictus*: Goulet, 1974: 21; Thompson, 1979: 59, fig. 30a-e.

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Mêmes caractéristiques que *P. pensylvanicus* sauf pour les caractères suivants.

Chétotaxie: soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum apparente, sa longueur 0,2-0,4 fois celle de PR<sub>11</sub>; soie ME<sub>13</sub> sur le mésonotum et le métanotum apparente, sa longueur 0,3-0,4 (mésonotum) à 0,5-0,7 (métanotum) fois celle de ME<sub>12</sub>; longueur de la soie TE<sub>10</sub> sur le tergite abdominal VIII 0,5-0,7 fois celle de TE<sub>9</sub>.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Chétotaxie: mandibule avec 2 soies latérales.

Tête: longueur de la suture coronale 0,9-1,2 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical prolongé latéralement jusqu'au niveau du sillon oculaire, le prolongement modérément marqué.

##### Troisième stade

Mêmes caractéristiques que *P. pensylvanicus* sauf pour les caractères suivants.

Chétotaxie: longueur de la soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum 0,4-0,7 fois celle de PR<sub>11</sub>; longueur de la soie ME<sub>13</sub> sur le mésonotum 0,5-0,8 fois celle de ME<sub>12</sub>.

Tête: capsule céphalique modérément transverse (LC/IC = 0,87-0,92;  $\bar{x}$  = 0,90;  $n$  = 7); sillon cervical prolongé latéralement jusqu'au niveau du sillon oculaire ou de la rangée postérieure des stemmates, le prolongement bien marqué.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

Quarante-sept larves (21 L<sub>1</sub>, 10 L<sub>2</sub>, 16 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 6 femelles récoltées à Port-au-Saumon, cté de Charlevoix-Est, Québec, en mai 1978; soixante-six larves (2 L<sub>1</sub>, 15 L<sub>2</sub>, 49 L<sub>3</sub>) récoltées au Québec.

#### RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce circumboréale se rencontre dans la région paléarctique sur l'ensemble du territoire européen jusqu'en Sibérie et en Mongolie, et dans la région néarctique depuis l'Alaska jusqu'à Terre-Neuve. On l'a signalée aussi, à moyennes et hautes altitudes, jusqu'en Arizona et au Nouveau-Mexique dans l'ouest et jusqu'en Virginie dans l'est (Goulet, 1974). Sur le territoire considéré, les individus se trouvent dans la litière en forêt de conifères et mixte et occasionnellement en forêt décidue.

#### REMARQUES

La larve de cette espèce se distingue de celle de *P. pensylvanicus* par les caractéristiques mentionnées dans la description.

#### 8.5 Sous-genre *MELANIUS* Bonelli

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: aire discale du pronotum sans microsculpture; aire postérodiscal des tergites abdominaux I-VIII avec une microsculpture pointée (en partie multipointée) répartie sur toute la surface (sauf la moitié médiale des segments I-II chez *P. caudicalis*).

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; groupe sétal gMX avec plus de 45 soies; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,1-0,4 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>.

Tête: nasal droit ou légèrement convexe (fig. 42-43); ovirupteurs formés de courtes spinules plus ou moins fusionnées dans la moitié postérieure; longueur de la suture coronale 0,8-1,1 fois celle de l'antennomère IV; mandibule modérément ou fortement courbée; rétinacle étroit ou large; marge médiale de la térébra lisse; stipe 2,0-3,4 fois plus long que large; aire membraneuse restreinte à la marge latérale ou prolongée sur la face ventrale du stipe selon les espèces.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Tête: longueur de la suture coronale 1,0-1,3 fois celle de l'antennomère IV; stipe 2,5-4,5 fois plus long que large.

## Troisième stade

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; soie AN<sub>6</sub> sur l'antennomère II absente; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,1-0,3 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie TE<sub>6</sub> apparente au moins sur les 5 premiers tergites abdominaux; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun 9 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>, UR<sub>9</sub>-UR<sub>13</sub>); soie ST<sub>6</sub> sur le sternite médian des segments II-VII présente.

Tête: nasal droit ou légèrement concave (fig. 44); longueur de la suture coronale 1,3-1,6 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical prolongé ou non latéralement selon les espèces; marge médiale de la térébra lisse; stipe 2,9-5,8 fois plus long que large; aire membraneuse prolongée sur la face ventrale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 0,7-1,1 fois celle du palpomère III.

## ESPÈCES EXAMINÉES

*Pterostichus caudicalis* Say (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>), *P. corvinus* Dejean (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>), *P. castor* Goulet et Bousquet (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>).

## REMARQUES

Ce sous-genre regroupe 4 espèces en Amérique du Nord, soit *P. caudicalis*, *P. corvinus*, *P. castor* et *P. ebeninus* Dejean, et 4 autres dans la région paléarctique. La taxonomie des espèces néarctiques a été révisée par Lindroth (1966).

D'après les caractéristiques larvaires, il est probable que ce groupe soit formé de deux lignées indépendantes, l'une incluant *P. caudicalis*, l'autre *P. noguchii*, *P. corvinus*, *P. castor* et probablement aussi les autres espèces du sous-genre. Les larves de *P. corvinus* et *P. castor* se rapprochent surtout de celle de *P. diligendus* mais s'en distinguent au premier stade par la microsculpture pointée répartie sur toute la surface des tergites abdominaux I-VIII et, aux deuxième et troisième stades, par l'aire membraneuse prolongée sur le bord latéral du stipe jusqu'au niveau de la soie MX<sub>2</sub>. Au premier stade, la larve de *P. caudicalis* se distingue de celles des autres *Pterostichus* étudiés par l'ensemble des caractéristiques suivantes: mandibule fortement courbée et rétinacle large, aire membraneuse prolongée sur la face ventrale du stipe, soie UR<sub>2</sub> distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>. Aux deuxième et troisième stades, la larve se différencie par l'ensemble des caractéristiques suivantes: sillon cervical non prolongé latéralement, antennomère II sans soie, aire membraneuse prolongée sur la moitié latérale du stipe.

Les larves de *P. noguchii* Bates (Habu & Sandanaga, 1965) et *P. aterrimus* Dejean (Raynaud 1936), en plus des trois espèces traitées ici, sont décrites.

8.5.1 *Pterostichus caudicalis* (Say)

Fig 24, 42, 91

## DESCRIPTION

## Premier stade

Microsculpture: pariétal dorso-postérieurement (entre la suture coronale et les soies PA<sub>1</sub>-PA<sub>3</sub>) et latéralement (entre la rangée postérieure des stemmates et le sillon cervical) sans microsculpture: aire postérodiscopale du tergite abdominal I avec sur chaque moitié une microsculpture pointée restreinte à la moitié latérale.

Chétotaxie: groupe sétal gMX avec plus de 70 soies; soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie dépassant l'extrémité de la lacinie, sa longueur 0,3-0,4 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie PR<sub>2</sub> sur le pronotum non apparente, sa longueur 0,1-0,2 fois celle de PR<sub>3</sub>; soie PR<sub>12</sub> non apparente, sa longueur 0,1-0,2 fois celle de PR<sub>11</sub>; soies ME<sub>1</sub> sur le mésonotum et le métanotum non apparente, plus courte que ME<sub>8</sub>; soie ME<sub>13</sub> non ou peu apparente, sa longueur 0,1-0,2 fois celle de ME<sub>12</sub>; soies TE<sub>1</sub> et TE<sub>6</sub> sur le tergite abdominal VIII non apparentes, plus courtes que TE<sub>7</sub>.

Tête: nasal non saillant, droit (fig. 42); mandibule (fig. 24) fortement courbée; rétinacle large; stipe 2,0-2,2 fois plus long que large; aire membraneuse prolongée sur la moitié latérale de la face ventrale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 0,8 fois celle du palpomère III; longueur du palpomère labial I 0,5-0,7 fois celle du palpomère II.

## Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour le caractère suivant.

Tête: stipe 2,5-2,6 fois plus long que large.

## Troisième stade

Microsculpture: aire discale du pronotum avec sur chaque moitié une microsculpture isodiamétrale restreinte à une mince bande longitudinale au milieu; aire postérodiscopale du mésonotum et métanotum avec sur chaque moitié une microsculpture isodiamétrale restreinte à 2-3 zones étroites; aire postérodiscopale des tergites abdominaux II-IV sans microsculpture ou avec sur chaque moitié une microsculpture pointée restreinte à la moitié latérale.

Chétotaxie: soie PR<sub>2</sub> sur le pronotum non apparente; soie PR<sub>12</sub> non apparente, sa longueur 0,1 fois ou moins celle de PR<sub>11</sub>; soies ME<sub>1</sub> et ME<sub>2</sub> sur le mésonotum et le métanotum non apparentes; soie ME<sub>13</sub> non apparente, sa longueur 0,1 fois ou moins celle de ME<sub>12</sub>; soies TE<sub>1</sub> et TE<sub>6</sub> sur le tergite abdominal VIII non apparentes; soie UR<sub>6</sub> sur le tergite abdominal IX non ou peu apparente, sa longueur subégale à celle de UR<sub>1</sub>.

Tête: pariétal sans dépression au niveau de la suture coronale; nasal non saillant; sillon cervical non prolongé latéralement; sillon oculaire peu marqué; antennomère I avec une zone peu scléifiée près de la base; longueur de l'antennomère II 0,8-0,9 fois celle de l'antennomère IV; stipe 2,9-3,1 fois plus long que large; aire membraneuse prolongée sur la moitié latérale de la face ventrale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 0,7-0,9 fois celle du palpomère III; longueur du palpomère labial I 0,6-0,7 fois celle du palpomère II.

## MATÉRIEL EXAMINÉ

Cinq larves (2 L<sub>1</sub>, 2 L<sub>2</sub>, 1 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 4 femelles récoltées à Rigaud, cté de Vaudreuil, Québec, en mai 1982. Deux larves (2 L<sub>3</sub>) récoltées à Rigaud et douze larves (5 L<sub>1</sub>, 6 L<sub>2</sub>, 1 L<sub>3</sub>) récoltées à Swanton, Franklin Co., Vermont.

## RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce transcontinentale se rencontre depuis la Colombie-Britannique jusqu'à Terre-Neuve et vers le sud jusqu'au Maryland dans l'est et le Colorado et l'Utah dans l'ouest (Lindroth, 1966). Les individus fréquentent les marécages et les endroits boisés et humides près des rivières et des lacs; on les capture généralement sous les morceaux de bois au sol, et à l'occasion sous les pierres.

## REMARQUES

La larve de *P. caudicalis* se distingue facilement de celles des autres espèces disponibles du sous-genre *Melanius* par plusieurs caractéristiques, entre autres par les soies PR<sub>2</sub>, PR<sub>12</sub> et ME<sub>13</sub> non apparentes et, aux deuxième et troisième stades, aussi par le sillon cervical non prolongé latéralement.

Bien que l'adulte de *P. caudicalis* ressemble à celui des autres espèces du groupe, les caractères larvaires montrent que cette espèce n'a aucune relation immédiate avec les espèces du sous-genre *Melanius*. Sa position à l'intérieur du genre est incertaine et pour cette raison il est préférable pour le moment de garder *P. caudicalis* dans le sous-genre *Melanius*.

8.5.2 *Pterostichus corvinus* (Dejean)

Fig. 43-44, 86, 92

*Pterostichus corvinus*: Thompson, 1979: 65, fig. 34a-g.

## DESCRIPTION

## Premier stade

Microsculpture: pariétal dorso-postérieurement (entre la suture coronale et les soies PA<sub>1</sub>-PA<sub>3</sub>) avec une microsculpture isodiamétrale et légèrement transverse et latéralement (entre la rangée postérieure des stemmates et le sillon cervical) avec une microsculpture légèrement transverse; aire postérodiscopale du tergite abdominal I avec une microsculpture pointée répartie sur toute la surface.

Chétotaxie: groupe sétal gMX avec 45-60 soies; soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie ne dépassant pas l'extrémité de la lacinie, sa longueur 0,1 fois ou moins celle de MX<sub>5</sub>; soie PR<sub>2</sub> sur le pronotum apparente, sa longueur 0,6-0,8 fois celle de PR<sub>3</sub>; soie PR<sub>12</sub> apparente, sa longueur 0,5-0,8 fois celle de PR<sub>11</sub>; soies ME<sub>1</sub> sur le mésonotum

et métanotum apparente, aussi longue que ME<sub>8</sub>; soie ME<sub>13</sub> apparente, sa longueur 0,5-0,8 fois celle de ME<sub>12</sub>; soies TE<sub>1</sub> et TE<sub>6</sub> sur le tergite abdominal VIII apparentes, aussi longues que TE<sub>7</sub>.

Tête: nasal saillant, légèrement convexe (fig. 43); mandibule modérément courbée; rétinacle étroit; stipe 3,2-3,4 fois plus long que large; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 1,5-1,8 fois celle du palpomère III; longueur du palpomère labial I 1,0-1,2 fois celle du palpomère II.

## Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Tête: longueur de l'antennomère II 1,2-1,4 fois celle de l'antennomère IV; stipe 3,9-4,5 fois plus long que large; aire membraneuse prolongée seulement sur l'extrémité latérale de la face ventrale du stipe.

## Troisième stade

Microsculpture: aire discale du pronotum avec sur chaque moitié une microsculpture légèrement transverse (en partie isodiamétrale) répartie sur la moitié postérieure; aire postérodiscopale du mésonotum et métanotum avec sur chaque moitié une microsculpture légèrement transverse (en partie isodiamétrale) répartie sur la surface délimitée par les soies ME<sub>1</sub>-ME<sub>8</sub>-ME<sub>12</sub>-ME<sub>14</sub>; aire postérodiscopale des tergites abdominaux II-IV avec une microsculpture pointée répartie sur presque toute la surface.

Chétotaxie: soie PR<sub>2</sub> sur le pronotum apparente; soie PR<sub>12</sub> apparente, sa longueur 0,6-0,9 fois celle de PR<sub>11</sub>; soie ME<sub>1</sub> et ME<sub>2</sub> sur le mésonotum et métanotum apparentes; soie ME<sub>13</sub> apparente, sa longueur 0,6-0,9 fois celle de ME<sub>12</sub>; soies TE<sub>1</sub> et TE<sub>6</sub> sur le tergite abdominal VIII apparentes; soie UR<sub>6</sub> sur le tergite abdominal IX apparente, sa longueur au moins 2 fois celle de UR<sub>1</sub>.

Tête: pariétal avec une dépression au niveau de la suture coronale; nasal saillant (fig. 44); sillon cervical prolongé latéralement jusqu'au niveau des stemmates, le prolongement bien marqué; sillon oculaire bien marqué; antennomère I sans zone peu scléifiée près de la base; longueur de l'antennomère II 1,5-1,7 fois celle de l'antennomère IV; stipe 4,6-5,6 fois plus long que large; aire membraneuse prolongée sur la moitié ou le tiers latéral de la face ventrale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 1,0-1,1 fois celle du palpomère III; longueur du palpomère labial I, 1,0-1,2 fois celle du palpomère II.

## MATÉRIEL EXAMINÉ

Trois larves (1 L<sub>1</sub>, 1 L<sub>2</sub>, 1 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 5 femelles récoltées à Rigaud, cté de Vaudreuil, Québec, en juin 1979; trente-trois larves (7 L<sub>1</sub>, 11 L<sub>2</sub>, 15 L<sub>3</sub>) récoltées dans diverses localités du sud du Québec.

## RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce se retrouve depuis la Colombie-Britannique jusqu'au Nouveau-Brunswick et vers

le sud jusqu'en Georgie (Lindroth, 1966). Les individus se capturent dans les marais à sphaignes et à *Carex* en écrasant la végétation, sous les pierres et les débris de toutes sortes aux endroits humides à proximité des lacs, des rivières et des marécages et occasionnellement dans les parois des huttes à castor.

#### REMARQUES

La larve de *P. corvinus* diffère de celle de *P. caudicalis* par plusieurs caractéristiques dont les plus faciles à observer sont les soies PR<sub>2</sub>, PR<sub>12</sub> et ME<sub>13</sub> apparentes et, aux deuxième et troisième stades, aussi le sillon cervical prolongé latéralement jusqu'au niveau des stemmates.

### 8.5.3 *Pterostichus castor* Goulet et Bousquet

#### DESCRIPTION

Mêmes caractéristiques que *P. corvinus*.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

Vingt et une larves (11 L<sub>1</sub>, 5 L<sub>2</sub>, 5 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 5 femelles récoltées au lac Clermont, cté de Papineau, Québec, en mai 1982; quarante-deux larves (13 L<sub>1</sub>, 14 L<sub>2</sub>, 15 L<sub>3</sub>) récoltées dans diverses localités du sud du Québec.

#### RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce est actuellement connue de l'Ontario, du sud du Québec, du Vermont et du New Hampshire (Goulet & Bousquet, 1983). Les individus se capturent exclusivement dans les huttes à castor habitées ou récemment abandonnées.

#### REMARQUES

Avec le matériel en main, je n'ai pas observé de différences morphologiques entre la larve de cette espèce et celle de *P. corvinus*.

### 8.6 Sous-genre *PSEUDOMASEUS* Chaudoir

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: aire discale du pronotum sans microsculpture; aire postérodiscal des tergites abdominaux I-VIII avec une microsculpture pointée (en partie multipointée) répartie sur toute la surface.

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; groupe sétal gMX avec 35-45 soies; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,1-0,2 fois celle de MX<sub>5</sub> (fig. 68); soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>.

Tête: nasal légèrement convexe, angles externes saillants et plus ou moins dentiformes (fig. 45); ovirupteurs formés de 20-30 courtes spinules très rapprochées les unes des autres; longueur de la suture coronale 0,8-0,9 fois celle de l'antennomère IV; mandibule modérément courbée; rétinaclé modérément large; marge médiale de la térébra régulièrement serrulée; stipe 2,3-2,5 fois plus long que large; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Tête: nasal droit à légèrement convexe (fig. 46); longueur de la suture coronale 0,9-1,0 fois celle de l'antennomère IV; stipe 2,8-3,1 fois plus long que large; aire membraneuse prolongée sur l'extrémité latérale de la face ventrale du stipe.

##### Troisième stade

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; soie AN<sub>1</sub> sur l'antennomère II absente; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,1-0,2 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie TE<sub>1</sub> apparente au moins sur les 5 premiers tergites abdominaux; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun 9 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>6</sub>, UR<sub>11</sub>-UR<sub>12</sub>); soie ST<sub>1</sub> sur le sternite médian des segments II-VII présente.

Tête: nasal droit à légèrement concave, angles externes saillants et plus ou moins dentiformes (fig. 47); longueur de la suture coronale 1,2-1,3 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical prolongé latéralement; marge médiale de la térébra régulièrement serrulée; stipe 3,9-4,3 fois plus long que large; aire membraneuse prolongée sur le tiers latéral de la face ventrale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 0,8-1,0 fois celle du palpomère III.

#### ESPÈCES EXAMINÉES

*Pterostichus luctuosus* Dejean (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>), *P. tenuis* Casey (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>).

#### REMARQUES

De répartition holarctique, le sous-genre *Pseudomaseus* compte deux espèces néarctiques, *P. luctuosus* et *P. tenuis*, ainsi qu'une dizaine d'espèces paléarctiques. Il n'existe aucune révision taxonomique récente des espèces du sous-genre et une telle étude serait utile.

Les larves des deux espèces néarctiques du groupe sont les seules, parmi les Pterostichini étudiés, avec celles de *P. patruelis* et *P. femoralis*, dont la marge médiale de la térébra est régulièrement serrulée. Les larves de *P. luctuosus* et *P. tenuis* diffèrent principalement de celles de *P. patruelis* et *P. femoralis* par la longueur relative de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie.

En plus des deux espèces décrites ici, les larves de *P. rotundangulus* Morawitz (Habu & Sadanaga, 1971), *P. nigrita* Fabricius (Schiodt,

1867; Raynaud, 1936; Sharova, 1958; Larsson, 1968), *P. anthracinus* Illiger (Sharova, 1958; Larsson, 1968), *P. gracilis* Dejean (Larsson, 1968) et *P. minor* Gyllenhal (Larsson, 1968) sont connues.

### 8.6.1 *Pterostichus luctuosus* (Dejean)

Fig. 45-47, 68

*Pterostichus luctuosus*: Thompson, 1979: 74, fig. 40a-g.

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: pariétal latéralement (entre le niveau de la rangée postérieure des stemmates et le sillon cervical) avec une microsculpture légèrement transverse.

Chétotaxie: soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum apparente, sa longueur 0,7-0,9 fois celle de PR<sub>11</sub>; soies ME<sub>1</sub> et ME<sub>2</sub> sur le mésonotum et le métanotum apparentes et aussi longues que ME<sub>3</sub>; soie ME<sub>13</sub> apparente, sa longueur 0,7-1,0 fois celle de ME<sub>12</sub>; soies TE<sub>1</sub> et TE<sub>6</sub> sur le tergite abdominal VIII apparentes et aussi longues que TE<sub>7</sub>.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Chétotaxie: soie UR<sub>11</sub> sur le tergite abdominal IX non ou peu apparente.

Tête: longueur de l'antennomère II 0,9 fois celle de l'antennomère IV.

##### Troisième stade

Microsculpture: aire discale du pronotum avec sur chaque moitié une microsculpture isodiamétrale et légèrement transverse répartie sur la moitié postérieure; aire postérodiscal du mésonotum et métanotum avec une microsculpture isodiamétrale et légèrement transverse répartie sur la surface délimitée par les soies ME<sub>1</sub>-ME<sub>8</sub>-ME<sub>12</sub>-ME<sub>14</sub>; aire postérodiscal des tergites abdominaux I-II avec une microsculpture pointée, dense, répartie sur presque toute la surface.

Chétotaxie: soie UR<sub>11</sub> sur le tergite abdominal IX apparente.

Tête: sillon cervical prolongé latéralement jusqu'au niveau des stemmates, le prolongement bien marqué; longueur de l'antennomère II 1,3 fois celle de l'antennomère IV.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

Vingt-huit larves (10 L<sub>1</sub>, 8 L<sub>2</sub>, 10 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 6 femelles récoltées à Rigaud, cté de Vaudreuil, Québec, en avril 1978.

#### RÉPARTITION ET HABITAT

Le *P. luctuosus* se rencontre depuis Terre-Neuve jusqu'à la Colombie-Britannique et l'État de Washington et vers le sud jusqu'en Virginie et l'Illinois (Bousquet & Pilon, 1983). Les individus

fréquentent les marais, marécages et endroits humides près des lacs et des rivières; on les trouve régulièrement associés à ceux de *P. corvinus*.

### 8.6.2 *Pterostichus tenuis* (Casey)

#### DESCRIPTION

Mêmes caractéristiques que *P. luctuosus*.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

Dix larves (3 L<sub>1</sub>, 3 L<sub>2</sub>, 4 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 6 femelles récoltées à Pointe-Calumet, cté de Deux-Montagnes, Québec, en avril 1979.

#### RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce se rencontre depuis Terre-Neuve jusqu'en Alberta et vers le sud jusqu'au New Jersey, l'Illinois et le Colorado (Bousquet & Pilon, 1983). L'habitat de *P. tenuis* reste à préciser. La presque totalité des individus que j'ai récoltés ont été trouvés en hibernation, sous les pierres et les troncs d'arbres abattus en lisière de forêts et sur des buttes sablonneuses à proximité d'un vaste marécage. Il est probable que l'habitat de l'espèce soit le même que celui de *P. luctuosus*.

#### REMARQUES

Avec le matériel en main, je n'ai pas noté de différences morphologiques entre la larve de cette espèce et celle de *P. luctuosus*. Les deux espèces sont d'ailleurs très voisines et ont été longtemps confondues.

### 8.7 Sous-genre *MONOFERONIA* Casey

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: aire discale du pronotum sans microsculpture; aire postérodiscal des tergites abdominaux I-VIII avec sur chaque moitié une microsculpture pointée (en partie bipointée) restreinte à une mince bande antérieure et, sur les segments VII et VIII, aussi à une petite zone circulaire postérieure à TE<sub>6</sub>.

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; groupe sétal gMX avec plus de 70 soies; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie environ 0,2 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>.

Tête: nasal droit (fig. 48); ovirupteurs formés de courtes spinules très rapprochées les unes des autres; longueur de la suture coronale 0,8-0,9 fois celle de l'antennomère IV; mandibule modérément courbée; rétinacle modérément large; marge médiale de la térébra lisse; stipe 3,1-3,5 fois plus long que large; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe.

*Deuxième stade*

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Tête: longueur de la suture coronale 1,2-1,4 fois celle de l'antennomère IV; stipe 4,0-4,4 fois plus long que large.

*Troisième stade*

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; soie AN<sub>1</sub> sur l'antennomère II absente; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie environ 0,2 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie TE<sub>1</sub> apparente au moins sur les 5 premiers tergites abdominaux; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun 9 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>, UR<sub>11</sub>-UR<sub>15</sub>); soie ST<sub>1</sub> sur le sternite médian des segments abdominaux II-VII présente.

Tête: nasal droit; longueur de la suture coronale 1,4-1,5 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical prolongé latéralement (fig. 82); marge médiale de la térébra lisse; stipe 5,3-5,7 fois plus long que large; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe (fig. 87); longueur du palpomère maxillaire II 0,8-1,0 fois celle du palpomère III.

## ESPÈCE EXAMINÉE

*Pterostichus diligendus* Chaudoir (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>).

## REMARQUES

Le groupe est représenté par quatre espèces habitant les régions tempérées de l'est de l'Amérique du Nord: trois espèces, *P. carolinus* Darlington, *P. mancus* LeConte et *P. primus* Darlington, sont restreintes aux montagnes du sud des Appalaches. La taxonomie des espèces du groupe a été révisée par Darlington (1931).

La larve de *P. diligendus* ressemble surtout à celles de *P. corvinus* et *P. castor*. Elle s'en distingue, au premier stade, par la microsculpture pointée des tergites abdominaux non répartie sur toute la surface et, aux deuxième et troisième stades, par l'aire membraneuse non prolongée au-delà du niveau de la soie MX<sub>2</sub> sur la marge latérale du stipe (fig. 87).

8.7.1 *Pterostichus diligendus* (Chaudoir)

Fig. 1-13, 48, 70, 82, 87

## DESCRIPTION

*Premier stade*

Microsculpture: pariétal latéralement (entre la rangée postérieure des stemmates et le sillon cervical) avec une microsculpture isodiamétrale et légèrement transverse restreinte à la portion antérieure; urogomphes avec une microsculpture pointée jusqu'au niveau de la soie UR<sub>4</sub>, progressivement multipointée par la suite.

Chétotaxie: soie PR<sub>2</sub> sur le pronotum apparente, sa longueur 0,4-0,6 fois celle de PR<sub>3</sub>; longueur de la

soie PR<sub>12</sub> 0,8-0,9 fois celle de PR<sub>11</sub>; soies ME<sub>1</sub> et ME<sub>8</sub> sur le mésonotum et le métanotum apparentes, leur longueur 0,6-0,8 fois celle de ME<sub>9</sub>; longueur de la soie ME<sub>13</sub> 0,8-1,0 fois celle de ME<sub>12</sub>; soies TE<sub>1</sub>, TE<sub>6</sub> et TE<sub>7</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII apparentes; longueur de la soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium environ 0,8 fois celle de PY<sub>4</sub>.

*Deuxième stade*

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade.

*Troisième stade*

Microsculpture: aire postérodiscopale des tergites abdominaux I-II sans microsculpture.

Chétotaxie: soie UR<sub>1</sub> sur le tergite abdominal IX généralement apparente.

Tête: sillon cervical prolongé latéralement jusqu'au niveau des stemmates, le prolongement bien marqué (fig. 82).

## MATÉRIEL EXAMINÉ

Vingt-six larves (14 L<sub>1</sub>, 7 L<sub>2</sub>, 5 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 4 femelles récoltées au mont Le Pinnacle, cté de Missisquoi, Québec, en juin 1978; dix larves (1 L<sub>1</sub>, 6 L<sub>2</sub>, 3 L<sub>3</sub>) récoltées dans diverses localités du sud du Québec.

## RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce se trouve dans la majeure partie des Appalaches depuis l'extrême sud du Québec jusqu'en Virginie et les régions qui bordent le Tennessee et la Caroline du Nord, ainsi que dans l'Illinois (Lindroth, 1966; Barr, 1969). Les individus fréquentent presque exclusivement les endroits très humides le long des ruisseaux et les marécages en forêt décidue et mixte. Au Québec, j'ai capturé l'espèce régulièrement en compagnie de la salamandre à deux lignes (*Eurycea bislineata bislineata* Green).

8.8 Sous-genre *ABACIDUS* LeConte

## DESCRIPTION

*Premier stade*

Microsculpture: aire discale du pronotum sans microsculpture; aire postérodiscopale des tergites abdominaux I-VIII avec une microsculpture pointée répartie sur toute la surface.

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; groupe sétal gMX avec plus de 70 soies; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,2-0,3 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX à peu près de même longueur que UR<sub>3</sub>.

Tête: nasal plutôt droit (fig. 49); ovirupteurs formés de courtes spinules plus ou moins fusionnées dans la moitié postérieure; longueur de la suture coronale 1,1-1,3 fois celle de l'antennomère IV; mandibule (fig. 25) fortement courbée; rétina large; marge médiale de

la térébra lisse; stipe 2,3-2,6 fois plus long que large; aire membraneuse prolongée jusqu'au niveau de la face ventrale du stipe (fig. 60).

*Deuxième et troisième stades*

Non disponibles.

ESPÈCE EXAMINÉE

*Pterostichus permundus* Say (L<sub>1</sub>).

REMARQUES

Ce groupe renferme 6 espèces, soit *P. obesus* LeConte, *P. hamiltoni* Horn, *P. fallax* Dejean, *P. permundus*, *P. sculptus* LeConte et *P. atratus* Newman, particulières aux régions tempérées de l'est de l'Amérique du Nord. On trouvera dans le travail de Lindroth (1966) une table de détermination des espèces du groupe.

La larve de *P. permundus*, seule espèce disponible du groupe, diffère au premier stade de celles des autres *Pterostichus* étudiés par la soie UR<sub>2</sub> à peu près de même longueur que UR<sub>3</sub> en combinaison avec l'aire membraneuse prolongée sur la face ventrale du stipe.

8.8.1 *Pterostichus permundus* (Say)

Fig. 25, 49, 60

*Abacisus permundus*: Kirk, 1972: 1355, fig. 2.17, 3.17; Thompson, 1979: 49, fig. 25a-g.

DESCRIPTION

*Premier stade*

Microsculpture: pariétal latéralement (entre la rangée postérieure des stemmates et le sillon cervical) avec une microsculpture légèrement transverse, en partie effacée au milieu; urogomphes avec une microsculpture pointée sur toute la longueur.

Chétotaxie: longueur de la soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum 0,3-0,5 fois celle de PR<sub>11</sub>; longueur de la soie ME<sub>13</sub> sur le mésonotum et le métanotum 0,3-0,5 fois celle de ME<sub>12</sub>.

Tête: longueur du palpomère labial I 0,8-0,9 fois celle du palpomère II.

*Deuxième et troisième stades*

Non disponibles.

MATÉRIEL EXAMINÉ

Cinq larves de premier stade obtenues à partir d'individus récoltés à Fayetteville et Crockett's Bluff, Arkansas, par R. Thompson.

RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce est connue du Wisconsin et du Dakota du Sud jusqu'au Texas (Lindroth, 1966). Son habitat reste à préciser.

8.9 Sous-genre *EUFERONIA* Casey

DESCRIPTION

*Premier stade*

Microsculpture: aire discale du pronotum avec ou sans microsculpture selon les espèces; aire postérodiscale des tergites abdominaux I-VIII avec une microsculpture pointée à multipointée répartie sur toute la surface.

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; groupe sétal gMX avec plus de 70 soies; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,2-0,3 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>.

Tête: nasal droit à légèrement concave (fig. 50-51); ovirupteurs formés de courtes spinules fusionnées dans la moitié postérieure; longueur de la suture coronale 0,8-1,7 fois celle de l'antennomère IV; mandibule modérément courbée; rétinacle étroit; marge médiale de la térébra lisse; stipe 2,8-3,3 fois plus long que large; aire membraneuse prolongée sur la face ventrale du stipe (fig. 61-62).

*Deuxième stade*

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Tête: longueur de la suture coronale 1,2-1,8 fois celle de l'antennomère IV; stipe 3,2-3,8 fois plus long que large.

*Troisième stade*

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; soie AN<sub>1</sub> sur l'antennomère II présente (fig. 85); longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,2-0,3 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie TE<sub>1</sub> apparente au moins sur les 5 premiers tergites abdominaux; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun 9 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>6</sub>, UR<sub>7</sub>-UR<sub>9</sub>); soie ST<sub>1</sub> sur le sternite médian des segments abdominaux II-VII présente.

Tête: nasal droit ou légèrement concave; longueur de la suture coronale 1,3-2,0 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical prolongé latéralement jusqu'au niveau de la rangée antérieure des stemmates; marge médiale de la térébra lisse; stipe 3,9-4,4 fois plus long que large; aire membraneuse prolongée sur la face ventrale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 0,8-1,0 fois celle du palpomère III.

ESPÈCES EXAMINÉES

*Pterostichus melanarius* Illiger (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>), *P. lachrymosus* Newman (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>), *P. coracinus* Newman (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>), *P. stygicus* Say (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>).

REMARQUES

De répartition holarctique, le sous-genre *Euferonia* regroupe actuellement une quinzaine d'espèces dont huit se trouvent en Amérique du Nord, soit *P. coracinus*, *P. ingens* Casey, *P. iripennis* Nicolay et Weiss, *P. lachrymosus*, *P. novus*

Straneo, *P. relictus* Newman, *P. stygicus* et le *P. melanarius* introduit d'Europe. Dans la région néarctique, les espèces de ce groupe se rencontrent dans les régions tempérées à l'est des Rocheuses. Une révision taxonomique des espèces du sous-genre serait utile.

Au premier stade, les larves des espèces étudiées de ce groupe diffèrent de celles des autres *Pterostichus* examinés par l'aire membraneuse prolongée sur la face ventrale du stipe en combinaison avec la mandibule modérément courbée et le rétinacle étroit. Aux deuxième et troisième stades, les larves de ces espèces se distinguent par l'ensemble des caractéristiques suivantes: soie AN<sub>1</sub> présente; longueur de la soie MX<sub>6</sub> moins de 0,5 fois celle de MX<sub>5</sub>; aire membraneuse prolongée sur la face ventrale du stipe; tergites abdominaux sans nombreuses courtes soies secondaires.

#### 8.9.1 *Pterostichus melanarius* (Illiger)

Fig. 50, 80, 85

*Pterostichus melanarius*: Schiødte, 1867: 511; Thompson, 1979: 77, fig. 42a-f.

*Pterostichus vulgaris* Linné: Sharova, 1958: 64; Larsson, 1968: 387, fig. 53d.

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: aire discale du pronotum sans microsculpture; urogomphes avec une microsculpture pointée jusqu'aux environs du niveau du pore UR<sub>6</sub>, progressivement multipointée par la suite.

Chétotaxie: longueur de la soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum 0,1-0,2 fois celle de PR<sub>11</sub>; longueur de la soie ME<sub>13</sub> sur le mésonotum et le métonotum 0,1-0,2 fois celle de ME<sub>12</sub>; soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium très courte, sa longueur 0,1-0,2 fois celle de PY<sub>4</sub>.

Tête: capsule céphalique subcarrée (LC/IC = 0,99-1,01;  $\bar{x}$  = 1,00;  $n$  = 6); nasal légèrement saillant et légèrement concave (fig. 50); longueur de la suture coronale 0,8-0,9 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical non prolongé latéralement; aire membraneuse large sur la face ventrale du stipe et prolongée jusqu'au niveau du pore MX<sub>6</sub>; longueur du galéomère I 1,0-1,3 fois celle du galéomère II; longueur du palpomère maxillaire II 1,7-1,9 fois celle du palpomère III; longueur du palpomère labial I 1,4-1,6 fois celle du palpomère II.

Abdomen: urogomphes plutôt droits vers l'apex.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade.

##### Troisième stade

Microsculpture: aire postérodiscal des tergites abdominaux I-II sans microsculpture transverse sur la moitié médiale.

Coloration: capsule céphalique et pronotum ordinairement brun rougeâtre, mésonotum brun jaunâtre et métonotum jaune brunâtre.

Tête: capsule céphalique (fig. 80) aussi longue que large (LC/IC = 0,95-1,00;  $\bar{x}$  = 0,98;  $n$  = 5); nasal légèrement saillant; longueur de la suture coronale 1,2-1,5 fois celle de l'antennomère IV; longueur du galéomère I 0,9-1,1 fois celle du galéomère II; longueur du palpomère labial I 1,4-1,5 fois celle du palpomère II.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

Vingt-cinq larves (9 L<sub>1</sub>, 9 L<sub>2</sub>, 7 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 3 femelles récoltées à Longueuil, cté de Chambly, Québec, en août 1978; vingt larves (5 L<sub>1</sub>, 4 L<sub>2</sub>, 11 L<sub>3</sub>) récoltées dans diverses localités du sud du Québec.

#### RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce paléarctique se rencontre depuis les îles britanniques jusqu'en Sibérie et vers le sud jusqu'en Espagne et l'Italie (Lindroth, 1945). En Amérique du Nord, le *P. melanarius* est introduit depuis 1926 dans les régions de l'Atlantique (Brown, 1950) et depuis 1927 dans les régions du Pacifique (Hatch, 1933); on l'a signalé jusqu'ici dans toutes les provinces canadiennes, à l'exception de l'île-du-Prince-Édouard et de la Saskatchewan, et de quelques états du nord des États-Unis. Les individus se capturent sous les pierres et les débris de toutes sortes en milieu ouverts, lieux incultes, fossés, bords de routes, champs cultivés, aussi à la lisière des forêts, dans les bois et le long des rivières.

#### REMARQUES

La larve de *P. melanarius* se distingue facilement au premier stade de celles des autres espèces étudiées du groupe par le sillon cervical non prolongé latéralement, la capsule céphalique aussi longue que large, la soie PR<sub>12</sub> non ou peu apparente et le palpomère labial I proportionnellement plus long. Aux deuxième et troisième stades, la larve de cette espèce se distingue par la capsule céphalique aussi longue que large, le palpomère labial I proportionnellement plus long, la suture coronale proportionnellement plus courte et par sa coloration généralement plus foncée.

#### 8.9.2 *Pterostichus lachrymosus* (Newman)

Fig. 51, 61

*Pterostichus lachrymosus*: Thompson, 1979: 71, fig. 38a-g.

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: aire discale du pronotum avec une microsculpture isodiamétrale et légèrement transverse;



urogomphes avec une microsculpture pointée jusqu'aux environs du niveau de la soie UR<sub>6</sub>, progressivement multipointée par la suite.

Chétotaxie : longueur de la soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum 0,3-0,5 fois celle de PR<sub>11</sub>; longueur de la soie ME<sub>13</sub> sur le mésonotum et le métanotum 0,4-0,6 fois celle de ME<sub>12</sub>; soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium modérément longue, sa longueur 0,5-0,7 fois celle de PY<sub>4</sub>.

Tête : capsule céphalique légèrement allongée (LC/IC = 1,06-1,09;  $\bar{x}$  = 1,08;  $n$  = 5); nasal non saillant et plutôt droit (fig. 51); longueur de la suture coronale 1,5-1,7 fois celle de l'antennomère IV; sillou cervical prolongé latéralement jusqu'au niveau des stemmates; aire membraneuse large sur la face ventrale du stipe et prolongée jusqu'au niveau du pore MX<sub>6</sub> (fig. 61); longueur du galéomère I 0,6-0,8 fois celle du galéomère II; longueur du palpomère maxillaire II 0,8-1,0 fois celle du palpomère III; longueur du palpomère labial I 1,0-1,2 fois celle du palpomère II.

Abdomen : urogomphes légèrement courbés vers l'intérieur sur la moitié apicale.

#### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour le caractère suivant.

Tête : longueur du palpomère labial I 0,8-0,9 fois celle du palpomère II.

#### Troisième stade

Microsculpture : aire postérodiscal des tergites abdominaux I-II avec sur chaque côté une microsculpture légèrement transverse sur la moitié médiale.

Coloration : capsule céphalique et pronotum ordinairement jaune brunâtre, mésonotum et métanotum jaunes.

Tête : capsule céphalique élançée (LC/IC = 1,06-1,09;  $\bar{x}$  = 1,08;  $n$  = 5); nasal non saillant; longueur de la suture coronale 1,5-2,0 fois celle de l'antennomère IV; longueur du galéomère I 0,7-0,8 fois celle du galéomère II; longueur du palpomère labial I 1,1-1,2 fois celle du palpomère II.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

Trente-quatre larves (18 L<sub>1</sub>, 9 L<sub>2</sub>, 7 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 3 femelles récoltées au mont Bear, cté de Brome, Québec, en juin 1978.

#### RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce se rencontre depuis le sud du Québec et de l'Ontario jusqu'en Caroline du Nord et au Tennessee et vers l'ouest jusqu'à l'Ohio (Lindroth, 1966). Les individus se capturent parmi la litière, et sous les pierres et les troncs d'arbres en forêt décidue et mixte. Selon Levesque *et al.* (1976), les individus du *P. lachrymosus* se trouvent surtout dans les érablières au Québec.

#### REMARQUES

La larve de *P. lachrymosus* diffère de celles des autres espèces étudiées du sous-genre, au

premier stade, par la présence de microsculpture isodiamétrale et légèrement transverse sur l'aire discale du pronotum, le nasal non saillant, le galéomère I et le palpomère maxillaire II proportionnellement plus courts et par la soie PY<sub>6</sub> proportionnellement plus longue. Aux deuxième et troisième stades, la larve de cette espèce se distingue par la présence de microsculpture transverse sur la moitié médiale de l'aire postérodiscal des tergites abdominaux I-II, le nasal non saillant et le galéomère I proportionnellement plus court.

Un fait intéressant chez cette espèce concerne la taille des œufs; ceux-ci sont proportionnellement plus gros que ceux des autres *Pterostichini* étudiés. La capsule céphalique d'ailleurs est nettement plus large chez la larve de premier stade de *P. lachrymosus* que chez les larves de premier stade des autres espèces du sous-genre (cf. tableau I).

#### 8.9.3 *Pterostichus coracinus* (Newman)

Fig. 62, 81

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture : aire discale du pronotum sans microsculpture; urogomphes avec une microsculpture pointée jusqu'aux environs du niveau de la soie UR<sub>4</sub>, progressivement multipointée par la suite.

Chétotaxie : longueur de la soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum 0,2-0,5 fois celle de PR<sub>11</sub>; longueur de la soie ME<sub>13</sub> sur le mésonotum et le métanotum 0,3-0,6 fois celle de ME<sub>12</sub>; soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium très courte, sa longueur 0,1-0,2 fois celle de PY<sub>4</sub>.

Tête : capsule céphalique légèrement allongée (LC/IC = 1,08-1,10;  $\bar{x}$  = 1,09;  $n$  = 5); nasal légèrement saillant et légèrement concave; longueur de la suture coronale 1,0-1,1 fois celle de l'antennomère IV; sillou cervical prolongé latéralement jusqu'au niveau des stemmates; aire membraneuse étroite sur la face ventrale du stipe et prolongée ou non jusqu'au niveau du pore MX<sub>6</sub> (fig. 62); longueur du galéomère I 1,0-1,2 fois celle du galéomère II; longueur du palpomère maxillaire II 1,4-1,7 fois celle du palpomère III; longueur du palpomère labial I 1,1-1,2 fois celle du palpomère II.

Abdomen : urogomphes légèrement courbés vers l'intérieur sur la moitié apicale.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade.

##### Troisième stade

Microsculpture : aire postérodiscal des tergites abdominaux I-II de chaque côté sans microsculpture transverse sur la moitié médiale.

Coloration : capsule céphalique et pronotum ordinairement jaune brunâtre, mésonotum et métanotum jaunes.

Tête: capsule céphalique (fig. 81) élancée (LC/IC = 1,08-1,10;  $\bar{x}$  = 1,09;  $n$  = 5); nasal légèrement saillant; longueur de la suture coronale 1,5-2,0 fois celle de l'antennomère IV; longueur du galéomère I 0,9-1,0 fois celle du galéomère II; longueur du palpomère labial I 1,0-1,2 fois celle du palpomère II.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

Quarante larves (19 L<sub>1</sub>, 11 L<sub>2</sub>, 10 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 3 femelles récoltées à Saint-Hippolyte-de-Kilkenny (Station de biologie de l'Université de Montréal), cté de Terrebonne, Québec, en juin 1978; treize larves (1 L<sub>1</sub>, 3 L<sub>2</sub>, 9 L<sub>3</sub>) récoltées dans diverses localités du Québec.

#### RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce se rencontre depuis les provinces maritimes jusqu'en Ontario et au Dakota du Sud (Kirk & Balsbaugh, 1975) et vers le sud jusqu'en Caroline du Sud (Kirk, 1970) et au Tennessee (Lindroth, 1966). Les individus se trouvent principalement dans la litière en forêt décidue et mixte, parfois en forêt de conifères (Levesque *et al.*, 1976) et en lisière de forêts (Barlow, 1970).

#### REMARQUES

À l'exception de celle de *P. stygicus*, la larve de *P. coracinus* se distingue de celles des deux autres espèces étudiées du groupe par la capsule céphalique élancée en combinaison avec le nasal saillant.

#### 8.9.4 *Pterostichus stygicus* (Say)

*Pterostichus stygicus*: Dimmock & Knab, 1904: 41, Pl. 4, fig. 1, 4.

#### DESCRIPTION

Mêmes caractéristiques que *P. coracinus*.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

Dix-sept larves (6 L<sub>1</sub>, 5 L<sub>2</sub>, 6 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 4 femelles récoltées au mont Le Pinacle, cté de Missisquoi, Québec, en juin 1978.

#### RÉPARTITION ET HABITAT

L'aire de répartition de cette espèce s'étend depuis l'extrême sud du Québec et de l'Ontario jusqu'en Caroline du Nord et en Louisiane et vers l'ouest jusqu'au Missouri (Lindroth, 1966) et au Dakota du Sud (Kirk & Balsbaugh, 1975). Les individus de *P. stygicus* se capturent généralement sous les pierres et dans la litière en forêt décidue et mixte, en lisière de forêts et dans les champs.

#### REMARQUES

Avec le matériel en main, je n'ai pas noté de différences morphologiques entre la larve de cette espèce et celle de *P. coracinus*.

#### 8.10 Sous-genre LYPEROPHERUS Motschulsky

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: aire discale du pronotum sans microsculpture; aire postérodiscal des tergites abdominaux I-VIII avec une microsculpture pointée (en partie multipointée) répartie sur toute la surface.

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; groupe sétal gMX avec 40-50 soies; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie environ 0,2 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>.

Tête: nasal légèrement convexe (fig. 52); ovirupteurs formés de courtes spinules très rapprochées les unes des autres; longueur de la suture coronale 1,2-1,4 fois celle de l'antennomère IV; mandibule modérément courbé; rétinacle étroit; marge médiale de la térébra lisse; stipe 3,0-3,4 fois plus long que large; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Tête: longueur de la suture coronale 1,8-2,0 fois celle de l'antennomère IV; stipe 3,0-3,4 fois plus long que large.

##### Troisième stade

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; soie AN<sub>1</sub> sur l'antennomère II présente; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie environ 0,2 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie TE<sub>1</sub>, apparente au moins sur les 5 premiers tergites abdominaux; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun 9 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>, UR<sub>9</sub>-UR<sub>10</sub>); soie ST<sub>1</sub> sur le sternite médian des segments abdominaux II-VII présente.

Tête: nasal droit ou légèrement convexe (fig. 53); longueur de la suture coronale 1,9-2,2 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical prolongé latéralement; marge médiale de la térébra lisse; stipe 3,5-3,8 fois plus long que large; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 0,8-1,0 fois celle du palpomère III.

#### ESPÈCE EXAMINÉE

*Pterostichus punctatissimus* Randall (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>).

#### REMARQUES

De répartition holarctique, le sous-genre *Lyperoperus* groupe sept espèces habitant les ré-

gions boréales et arctiques: *P. punctatissimus* exclusivement néarctique, *P. agonus* Horn, *P. costatus* Ménétries et *P. vermiculosus* Ménétries de répartition holarctique, et *P. rugosipennis* Jedlička, *P. subrugosus* Straneo et *P. cancellatus* Motschulsky d'Asie. La plupart des auteurs, dont Budarin (1976), incluent aussi dans ce sous-genre le *P. mirus* Tschitschérine et *P. rugosus* Gebler dont les individus se trouvent dans les régions montagneuses du sud de la province des Yukoutes, du lac Baïkal et du nord de la Mongolie. Ces deux espèces toutefois n'ont aucune relation phylogénétique immédiate avec les espèces du sous-genre *Lyperopherus* et devraient être placées dans un sous-genre distinct (données non publiées). La taxonomie des espèces du groupe a été révisée par Budarin (1976).

La larve de *P. punctatissimus*, seule espèce disponible du groupe, ressemble surtout à celles de *P. diligendus*, *P. corvinus* et *P. castor* ainsi qu'à celles des espèces du sous-genre *Euferonia*. Elle s'en distingue, au premier stade, par la microsculpture pointée sur toute la longueur des urogomphes et, aux deuxième et troisième stades, par la présence de la soie AN<sub>1</sub> sur l'antennomère II en combinaison avec l'aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe.

#### 8.10.1 *Pterostichus punctatissimus* (Randall) Fig. 52-53

*Pterostichus punctatissimus*: Thompson, 1979:  
80, fig. 45a-i.

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: pariétal latéralement (entre la rangée postérieure des stemmates et le sillon cervical) avec une microsculpture légèrement transverse; urogomphes avec une microsculpture pointée (en partie bipointée) sur toute la longueur (éparse à l'apex).

Chétotaxie: soie PR<sub>2</sub> sur le pronotum apparente, sa longueur 0,7-0,9 fois celle de PR<sub>3</sub>; longueur de la soie PR<sub>12</sub> 0,7-0,9 fois celle de PR<sub>11</sub>; soies ME<sub>1</sub> et ME<sub>8</sub> sur le mésonotum et le métanotum apparentes, leur longueur 0,6-0,8 fois celle de ME<sub>9</sub>; longueur de la soie ME<sub>13</sub> 0,7-0,9 fois celle de ME<sub>12</sub>; soies TE<sub>1</sub>, TE<sub>6</sub> et TE<sub>7</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII apparentes.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour le caractère suivant.

Tête: sillon cervical prolongé latéralement jusqu'aux environs du niveau de la soie PA<sub>14</sub>, le prolongement peu marqué.

##### Troisième stade

Microsculpture: aire discale du pronotum avec une microsculpture isodiamétrale et légèrement transverse

répartie sur toute la surface; aire postérodiscopale du tergite abdominal I avec de chaque côté une microsculpture pointée sur la portion latérale (parfois restreinte au coin antérolatéral seulement) et une microsculpture isodiamétrale et légèrement transverse sur presque toute la moitié médiale.

Chétotaxie: soie UR<sub>1</sub> sur le tergite abdominal IX apparente.

Tête: sillon cervical prolongé latéralement jusqu'au niveau du sillon oculaire ou de la rangée postérieure des stemmates, le prolongement bien marqué.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

Dix-sept larves (6 L<sub>1</sub>, 6 L<sub>2</sub>, 5 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 3 femelles récoltées à Baie-Sainte-Catherine, cté de Saguenay, Québec, en mai 1978; neuf larves de troisième stade récoltées dans la région de Charlevoix, Québec.

#### RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce se rencontre dans les régions boréales du Canada depuis Terre-Neuve jusqu'aux Rocheuses où elle remonte vers le nord pour atteindre le Territoire du Yukon; on l'a aussi signalée dans certains états de la Nouvelle-Angleterre (Lindroth, 1966). Sur notre territoire, les individus fréquentent surtout les forêts mixtes et de conifères et se trouvent sous ou à l'intérieur des morceaux de bois pourris et sous les feuilles mortes. Cette espèce se rencontre aussi à l'occasion dans les prés alpins, sous divers débris.

#### 8.11 Sous-genre *CYLINDROCHARIS* Casey

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: aire discale du pronotum sans microsculpture; aire postérodiscopale des tergites abdominaux I-VIII avec une microsculpture pointée (en partie multipointée) répartie sur toute la surface (sauf la zone postéromédiale sur les segments I-II).

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; groupe sétal gMX avec plus de 60 soies; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie environ 0,2 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>.

Tête: nasal plutôt droit (fig. 54); ovirupteurs formés de courtes spinules plus ou moins fusionnées dans la moitié postérieure; longueur de la suture coronale 1,1-1,3 fois celle de l'antennomère IV; mandibule modérément courbée; rétinacle étroit; marge médiale de la térébra lisse; stipe 2,7-3,1 fois plus long que large; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Tête: longueur de la suture coronale 1,9-2,2 fois celle de l'antennomère IV; stipe 3,5-3,6 fois plus long que large.

#### Troisième stade

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; soie AN<sub>1</sub> sur l'antennomère II absente; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie environ 0,2 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie TE<sub>1</sub> apparente au moins sur les 5 premiers tergites abdominaux; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun 9 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>, UR<sub>9</sub>-UR<sub>11</sub>); soie ST<sub>1</sub> sur le sternite médian des segments abdominaux II-VII présente.

Tête: nasal droit ou légèrement concave; longueur de la suture coronale 2,2-2,6 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical non prolongé latéralement; marge médiale de la térébra lisse; stipe 3,8-4,2 fois plus long que large; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 0,8-1,0 fois celle du palpomère III.

#### ESPÈCE EXAMINÉE

*Pterostichus rostratus* Newman (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>).

#### REMARQUES

Ce groupe exclusivement néarctique renferme 3 espèces particulières aux régions tempérées à l'est du Mississippi. Deux de ces espèces, *P. acutipes* Barr et *P. hypogeus* Barr, se rencontrent au Kentucky et dans les montagnes du sud des Appalaches (Barr, 1971). La taxonomie des espèces de ce groupe a été révisée par Barr (1971).

La larve de *P. rostratus*, seule espèce disponible du groupe, diffère de celles des autres espèces du genre, au premier stade, par sa grande taille (IC > 1,0 mm) en combinaison avec l'aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe et les soies PR<sub>2</sub>, ME<sub>1</sub>, TE<sub>1</sub>, TE<sub>6</sub> et TE<sub>7</sub> non ou peu apparentes. Aux deuxième et troisième stades, l'espèce se reconnaît par sa grande taille (IC > 1,6 mm) en combinaison avec le sillon cervical non prolongé latéralement et la soie FR<sub>2</sub> apparente.

#### 8.11.1 *Pterostichus rostratus* (Newman)

Fig. 54

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: pariétal latéralement (entre la rangée postérieure des stemmates et le sillon cervical) avec une microsculpture isodiamétrale, peu marquée particulièrement au centre; urogomphes avec une microsculpture pointée sur toute la longueur (éparse à l'apex).

Chétotaxie: soie PR<sub>2</sub> sur le pronotum très courte et non apparente, sa longueur 0,1-0,2 fois celle de PR<sub>3</sub>; longueur de la soie PR<sub>12</sub> 0,3-0,5 fois celle de PR<sub>11</sub>;

soies ME<sub>1</sub> et ME<sub>6</sub> sur le mésonotum et le métanotum courtes et non ou peu apparentes, leur longueur 0,1-0,4 fois celle de ME<sub>9</sub>; longueur de la soie ME<sub>13</sub> 0,5-0,7 fois celle de ME<sub>12</sub>; soies TE<sub>1</sub>, TE<sub>6</sub> et TE<sub>7</sub> sur les tergites abdominaux I-VIII courtes et non ou peu apparentes; longueur de la soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium environ 0,8 fois celle de PY<sub>4</sub>.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade.

##### Troisième stade

Microsculpture: aire postérodiscopale des tergites abdominaux I-II sans microsculpture ou avec de chaque côté une microsculpture pointée restreinte à la région antérolatérale.

Chétotaxie: soie UR<sub>1</sub> sur le tergite abdominal IX non apparente.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

Vingt-trois larves (9 L<sub>1</sub>, 8 L<sub>2</sub>, 6 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 4 femelles récoltées au mont Le Pinnacle, cté de Missisquoi, Québec, en juin 1978; six larves (2 L<sub>2</sub>, 4 L<sub>3</sub>) récoltées dans diverses localités du sud du Québec.

#### RÉPARTITION ET HABITAT

L'aire de répartition de cette espèce s'étend à l'est du Mississippi, depuis le sud du Canada jusqu'en Caroline du Nord et au Tennessee (Barr, 1971). Les individus se trouvent surtout à l'intérieur et sous les morceaux de bois en décomposition, occasionnellement sous l'écorce d'arbres abattus et les pierres, en forêt décidue ou mixte.

#### 8.12 Sous-genre *HYPHERPES* Chaudoir

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Microsculpture: aire discale du pronotum avec une microsculpture légèrement transverse, en partie isodiamétrale latéralement; aire postérodiscopale des tergites abdominaux I-VIII avec une microsculpture pointée (en partie multipointée) répartie sur toute la surface.

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal non apparente; groupe sétal gMX avec 40-70 soies; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,2-0,3 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>.

Tête: nasal convexe (fig. 55); ovirupteurs formés de courtes spinules plus ou moins fusionnées dans la moitié postérieure; longueur de la suture coronale 0,4-0,8 fois celle de l'antennomère IV; mandibule modérément courbée; rétinaclé modérément large; marge médiale de la térébra lisse; stipe 2,4-2,7 fois plus long que large; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe.

*Deuxième stade*

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade pour les caractères suivants.

Tête: longueur de la suture coronale 0,8-1,2 fois celle de l'antennomère IV; stipe 2,8-3,3 fois plus long que large.

*Troisième stade*

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal non apparente; soie AN<sub>6</sub> sur l'antennomère II absente; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,2-0,3 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie TE<sub>6</sub> apparente au moins sur les 5 premiers tergites abdominaux; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun 8 (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>, UR<sub>7</sub>-UR<sub>1</sub>) ou 9 (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>, UR<sub>8</sub>-UR<sub>1</sub>) soies apparentes; soie ST<sub>6</sub> sur le sternite médian des segments abdominaux II-VII présente ou non selon les espèces.

Tête: nasal convexe; longueur de la suture coronale 1,2-2,0 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical non prolongé latéralement; marge médiale de la térébra lisse; stipe 3,5-4,3 fois plus long que large; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 1,0-1,2 fois celle du palpomère III.

## ESPÈCES EXAMINÉES

*Pterostichus adoxus* Say (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>), *P. tristis* Dejean (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>).

## REMARQUES

De répartition exclusivement néarctique, le sous-genre *Hypherpes* compte environ 70 espèces dont la majorité sont confinées à la région occidentale du continent et en particulier à la chaîne Côtière. Deux espèces, *P. adoxus* et *P. tristis*, se rencontrent dans l'est de l'Amérique du Nord depuis le sud du Canada jusqu'aux régions appalachiennes de la Caroline du Nord et du Tennessee. Il n'existe aucune révision récente des espèces de ce groupe et un tel travail serait fort utile.

Les larves de *P. adoxus* et *P. tristis*, seules espèces disponibles du groupe, diffèrent de celles de tous les autres *Pterostichini* étudiés ici par la soie FR<sub>2</sub> non apparente.

8.12.1 *Pterostichus adoxus* (Say)

Fig. 55,99

## DESCRIPTION

*Premier stade*

Microsculpture: pariétal latéralement (entre la rangée postérieure des stemmates et le sillon cervical) avec une microsculpture isodiamétrale; urogomphes avec une microsculpture pointée sur toute la longueur.

Chétotaxie: soie PR<sub>3</sub> sur le pronotum bien apparente; soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium très courte et non apparente.

Tête: longueur de la suture coronale 0,7-0,8 fois celle de l'antennomère IV.

*Deuxième stade*

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Tête: longueur de la suture coronale 1,1-1,2 fois celle de l'antennomère IV; stipe 3,1-3,3 fois plus long que large.

*Troisième stade*

Microsculpture: aire postérodiscopale du tergite abdominal I avec de chaque côté une microsculpture pointée sur la moitié latérale et une microsculpture isodiamétrale et légèrement transverse sur presque toute la moitié médiale.

Chétotaxie: soie PR<sub>3</sub> sur le pronotum bien apparente; soie UR<sub>6</sub> sur le tergite abdominal IX non apparente; urogomphes avec chacun 9 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>, UR<sub>8</sub>-UR<sub>1</sub>); soie ST<sub>6</sub> sur le sternite des segments abdominaux II-VII présente.

Tête: longueur de la suture coronale 1,8-2,0 fois celle de l'antennomère IV; stipe 4,0-4,3 fois plus long que large.

## MATÉRIEL EXAMINÉ

Trente-huit larves (17 L<sub>1</sub>, 11 L<sub>2</sub>, 10 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 6 femelles récoltées au mont Le Pinnacle, cté de Missisquoi, Québec, en mai 1978; vingt-huit larves (2 L<sub>1</sub>, 12 L<sub>2</sub>, 14 L<sub>3</sub>) récoltées dans diverses localités du sud du Québec.

## RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce se rencontre à l'est du Mississippi depuis le sud du Québec et de l'Ontario jusqu'en Caroline du Nord et au Tennessee. Les individus se trouvent surtout sous ou dans les morceaux de bois pourris, sous l'écorce d'arbres pourris tombés au sol, à l'occasion sous les pierres, en forêt décidue et mixte. Selon Levesque *et al.* (1976), ce *Pterostichus* fréquente surtout les érablières au Québec.

## REMARQUES

La larve de *P. adoxus* se distingue de celle de *P. tristis* par la soie PR<sub>3</sub> apparente, la suture coronale proportionnellement plus longue, et aux deuxième et troisième stades, aussi par la présence de 9 soies apparentes sur chacun des urogomphes, le stipe proportionnellement plus long et la soie ST<sub>6</sub> présente.

8.12.2 *Pterostichus tristis* (Dejean)

*Pterostichus adoxus*: Dimmock & Knab, 1904: Pl. 4, fig. 6.

## DESCRIPTION

*Premier stade*

Mêmes caractéristiques que *P. adoxus* sauf pour les caractères suivants.

Chétotaxie: soie PR<sub>3</sub> sur le pronotum très courte et non apparente.

Tête: longueur de la suture coronale 0,4-0,5 fois celle de l'antennomère IV.

*Deuxième stade*

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Tête: longueur de la suture coronale 0,8 fois celle de l'antennomère IV; stipe 2,8-2,9 fois plus long que large.

*Troisième stade*

Mêmes caractéristiques que *P. adoxus* sauf pour les caractères suivants.

Chétotaxie: soie PR<sub>3</sub> sur le pronotum très courte et non apparente; urogomphes avec chacun 8 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>, UR<sub>7</sub>-UR<sub>1</sub>); soie ST<sub>1</sub> sur le sternite médian des segments abdominaux II-VII absente.

Tête: longueur de la suture coronale 1,2-1,5 fois celle de l'antennomère IV; stipe 3,5-3,8 fois plus long que large.

## MATÉRIEL EXAMINÉ

Vingt-trois larves (9 L<sub>1</sub>, 8 L<sub>2</sub>, 6 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 9 femelles récoltées au mont Le Pinacle, cté de Missisquoi, Québec, en juin 1978; treize larves (1 L<sub>1</sub>, 4 L<sub>2</sub>, 8 L<sub>3</sub>) récoltées dans diverses localités du sud du Québec.

## RÉPARTITION ET HABITAT

L'aire de répartition de cette espèce est semblable à celle de *P. adoxus*. Sur le territoire considéré, les individus de *P. tristis* fréquentent les mêmes habitats que ceux de *P. adoxus*. À plusieurs reprises, j'ai capturé des individus des deux espèces ensemble sous un morceau de bois pourri ou sous l'écorce d'un arbre abattu.

## REMARQUES

La larve de cette espèce se distingue facilement de celle de *P. adoxus* par les caractéristiques mentionnées dans la description.

La larve décrite sous le nom de *Pterostichus adoxus* par Dimmock & Knab (1904) est celle de *P. tristis*.

8.13 Sous-genre *CRYOBIUS* Chaudoir

## DESCRIPTION

*Premier stade*

Microsculpture: aire discale du pronotum sans microsculpture; aire postérodiscal des tergites abdo-

minaux I-VIII avec une microsculpture pointée (en partie multipointée) répartie sur toute la surface (éparse autour des soies).

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; groupe sétal gMX avec 15-35 soies; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,1-0,8 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>.

Tête: nasal plutôt droit (fig. 56); ovirupteurs formés de courtes spinules plus ou moins fusionnées dans la moitié postérieure; longueur de la suture coronale 0,5-0,7 fois celle de l'antennomère IV; mandibule modérément courbée; rétinacle modérément large; marge médiale de la térébra lisse; stipe 1,9-2,2 fois plus long que large; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe.

*Deuxième stade*

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Tête: longueur de la suture coronale 0,5-1,1 fois celle de l'antennomère IV; stipe 2,0-2,8 fois plus long que large.

*Troisième stade*

Chétotaxie: soie FR<sub>2</sub> sur le frontal apparente; soie AN<sub>1</sub> sur l'antennomère II absente; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,1-0,8 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie TE<sub>1</sub> apparente au moins sur les 5 premiers tergites abdominaux; soie UR<sub>2</sub> sur le tergite abdominal IX distinctement plus longue que UR<sub>3</sub>; urogomphes avec chacun 6 (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>, UR<sub>1</sub>) ou 9 (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>, UR<sub>8</sub>-UR<sub>1</sub>) soies apparentes; soie ST<sub>1</sub> sur le sternite médian des segments abdominaux II-VII présente ou non selon les espèces.

Tête: nasal droit; longueur de la suture coronale 0,8-1,4 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical prolongé (fig. 83) ou non latéralement selon les espèces; marge médiale de la térébra lisse; stipe 2,8-3,6 fois plus long que large; aire membraneuse restreinte à la marge latérale du stipe; longueur du palpomère maxillaire II 1,2-1,6 fois celle du palpomère III.

## ESPÈCES EXAMINÉES

*Pterostichus brevicornis* Kirby (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>), *P. pinguedineus* Eschscholtz (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>), *P. arcticola* Chaudoir (L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>).

## REMARQUES

Ce groupe holarctique compte quelque 70 espèces particulières aux régions boréales, subarctiques et arctiques; de ce nombre, une trentaine se rencontrent en Amérique du Nord. La taxonomie des espèces néarctiques du groupe a été révisée par Ball (1966).

Bien que le sous-genre *Cryobius* forme probablement un groupe naturel, les larves des espèces étudiées ici diffèrent considérablement entre elles. La larve de *P. brevicornis* se distingue de celles des autres *Pterostichus*, au premier stade, par sa petite taille (IC < 0,5 mm) en combinaison

avec les soies PR<sub>12</sub> et ME<sub>13</sub> non apparentes, et aux deuxième et troisième stades par la présence de seulement 6 soies apparentes sur chacun des urogomphes. Quant aux larves de *P. pinguedineus* et *P. arctica*, elles ressemblent surtout à celles des espèces des sous-genres *Lagarus* et *Argutor* mais s'en distinguent par la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie proportionnellement plus courte et, aux deuxième et troisième stades, aussi par le palpomère maxillaire II proportionnellement plus long.

En plus des espèces traitées ici, les larves de *P. negligens negligens* Sturm (Hürka, 1958) d'Europe et *P. riparius* Dejean (Thompson, 1979) d'Amérique du Nord sont décrites.

### 8.13.1 *Pterostichus brevicornis* (Kirby) Fig. 98

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Chétotaxie : groupe sétal gMX avec une vingtaine de soies; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,7-0,8 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum non apparente, sa longueur 0,1 fois ou moins celle de PR<sub>11</sub>; soie ME<sub>13</sub> sur le mésonotum et le métanotum non apparente, sa longueur 0,1 fois ou moins celle de ME<sub>12</sub>; longueur de la soie TE<sub>10</sub> sur le tergite abdominal I 0,3-0,4 fois celle de TE<sub>9</sub>; soie TE<sub>10</sub> sur le tergite abdominal VIII non apparente, sa longueur 0,1-0,2 fois celle de TE<sub>9</sub>; soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium non apparente, sa longueur 0,1-0,2 fois celle de PY<sub>4</sub>.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Tête : longueur de la suture coronale 0,5-0,6 fois celle de l'antennomère IV; stipe 2,0-2,2 fois plus long que large.

##### Troisième stade

Chétotaxie : groupe sétal gMX avec 20-30 soies; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,6-0,7 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum non apparente, sa longueur 0,1-0,2 fois celle de PR<sub>11</sub>; soie ME<sub>13</sub> sur le mésonotum et le métanotum non apparente, sa longueur 0,1-0,2 fois celle de ME<sub>12</sub>; longueur de la soie TE<sub>10</sub> sur le tergite abdominal I 0,1-0,3 fois celle de TE<sub>9</sub>; soie TE<sub>10</sub> sur le tergite abdominal VIII non apparente, sa longueur 0,1 fois ou moins celle de TE<sub>9</sub>; soie UR<sub>n</sub> sur le tergite abdominal IX non apparente; urogomphes (fig. 98) avec chacun 6 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>, UR<sub>1</sub>); soie ST<sub>n</sub> sur le sternite médian des segments II-VII absente.

Tête : longueur de la suture coronale 0,8-0,9 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical non prolongé latéralement; stipe 2,7-2,9 fois plus long que large.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

Cinq larves (2 L<sub>1</sub>, 2 L<sub>2</sub>, 1 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 12 femelles récoltées à Baie-Sainte-Catherine,

cté de Saguenay, Québec, en mai 1978. Trois larves de dernier stade récoltées à Baie-Sainte-Catherine; une larve de troisième stade récoltée au mont Washington, New Hampshire.

#### RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce holarctique se rencontre depuis la péninsule Kola, en U.R.S.S., jusqu'à Terre-Neuve, au Canada. Vers le sud, on l'a signalée jusqu'à Okhotsk en Sibérie, jusqu'à la rivière Testa en Colombie-Britannique et sur quelques monts des Appalaches du Québec et des états de la Nouvelle-Angleterre (Ball, 1966). Sur le territoire considéré, les individus se trouvent en forêt mixte et de conifères, parmi la litière, dans les morceaux de bois en décomposition et occasionnellement sous l'écorce d'arbres abattus; les individus de *P. brevicornis* vivent aussi dans la toundra et les prés alpins, sur la mousse et sous les pierres.

#### REMARQUES

La larve de cette espèce se distingue facilement de celles des autres espèces disponibles du groupe par la soie MX<sub>6</sub> proportionnellement plus longue, les soies PR<sub>12</sub>, ME<sub>13</sub> et TE<sub>10</sub> sur le tergite abdominal VIII non apparentes ainsi qu'aux deuxième et troisième stades par la suture coronale proportionnellement plus courte, le stipe moins élancé et par la présence de seulement 6 soies apparentes sur chacun des urogomphes.

### 8.13.2 *Pterostichus pinguedineus* (Eschscholtz) Fig. 56, 83

#### DESCRIPTION

##### Premier stade

Chétotaxie : groupe sétal gMX avec une trentaine de soies; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,1-0,2 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum apparente, sa longueur 0,5-0,7 fois celle de PR<sub>11</sub>; soie ME<sub>13</sub> sur le mésonotum et le métanotum apparente, sa longueur 0,5-0,7 fois celle de ME<sub>12</sub>; longueur de la soie TE<sub>10</sub> sur le tergite abdominal I 0,7-0,8 fois celle de TE<sub>9</sub>; soie TE<sub>10</sub> sur le tergite abdominal VIII apparente, sa longueur 0,4-0,6 fois celle de TE<sub>9</sub>; soie PY<sub>6</sub> sur le pygidium apparente, sa longueur 0,8-1,0 fois celle de PY<sub>4</sub>.

##### Deuxième stade

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour les caractères suivants.

Chétotaxie : soie UR<sub>n</sub> sur le tergite abdominal IX non ou peu apparente.

Tête : longueur de la suture coronale 0,8-1,1 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical prolongé latéralement jusqu'aux environs du niveau de la soie PA<sub>14</sub>, le prolongement peu marqué; stipe 2,5-2,8 fois plus long que large.

*Troisième stade*

Chétotaxie: groupe sétal gMX avec 30-45 soies; longueur de la soie MX<sub>6</sub> sur la lacinie 0,1-0,2 fois celle de MX<sub>5</sub>; soie PR<sub>12</sub> sur le pronotum apparente, sa longueur 0,3-0,6 fois celle de PR<sub>11</sub>; soie ME<sub>13</sub> sur le mésonotum et le métanotum apparente, sa longueur 0,4-0,6 fois celle de ME<sub>12</sub>; longueur de la soie TE<sub>10</sub> sur le tergite abdominal I 0,5-0,7 fois celle de TE<sub>9</sub>; soie TE<sub>10</sub> sur le tergite abdominal VIII apparente, sa longueur 0,2-0,5 fois celle de TE<sub>9</sub>; soie UR<sub>α</sub> sur le tergite abdominal IX apparente; urogomphes avec chacun 9 soies apparentes (UR<sub>4</sub>-UR<sub>8</sub>, UR<sub>β</sub>-UR<sub>γ</sub>); soie ST<sub>α</sub> sur le sternite médian des segments abdominaux II-VII présente.

Tête: longueur de la suture coronale 1,0-1,4 fois celle de l'antennomère IV; sillon cervical prolongé latéralement jusqu'au niveau du sillon oculaire ou de la rangée postérieure des stemmates, le prolongement bien marqué; stipe 3,2-3,6 fois plus long que large.

## MATÉRIEL EXAMINÉ

Vingt-huit larves (13 L<sub>1</sub>, 5 L<sub>2</sub>, 10 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 8 femelles récoltées au mont Washington, New Hampshire, en juin 1979; seize larves (3 L<sub>1</sub>, 1 L<sub>2</sub>, 12 L<sub>3</sub>) récoltées au mont Washington.

## RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce holarctique se rencontre depuis la rivière Yenisei en Sibérie jusqu'au district de MacKenzie dans les Territoires du Nord-Ouest et à quelques endroits dans les Appalaches, au Québec et en Nouvelle-Angleterre (Ball, 1966). Sur le territoire considéré, les individus se trouvent uniquement dans les prés alpins, sous les pierres et les débris de toutes sortes ainsi que sur la mousse.

## REMARQUES

La larve de cette espèce diffère de celle de *P. brevicornis* par la soie MX<sub>6</sub> proportionnellement plus courte, les soies PR<sub>12</sub>, ME<sub>13</sub> et TE<sub>10</sub> sur le tergite abdominal VIII apparentes ainsi qu'aux deuxième et troisième stades par la suture coronale proportionnellement plus longue, le stipe plus élané et par la présence de 9 soies apparentes sur chacun des urogomphes. La larve de *P. pinguedineus* diffère de celle de *P. arctica* aux deuxième et troisième stades par la soie UR<sub>α</sub> généralement plus longue et par le prolongement du sillon cervical en général plus marqué et un peu plus étendu.

8.13.3 *Pterostichus arctica* (Chaudoir)

## DESCRIPTION

*Premier stade*

Mêmes caractéristiques que *P. pinguedineus*.

*Deuxième stade*

Mêmes caractéristiques qu'au troisième stade sauf pour le caractère suivant.

Tête: sillon cervical non prolongé latéralement.

*Troisième stade*

Mêmes caractéristiques que *P. pinguedineus* sauf pour les caractères suivants.

Chétotaxie: soie UR<sub>α</sub> sur le tergite abdominal IX non apparente.

Tête: sillon cervical prolongé latéralement jusqu'aux environs du niveau de la soie PA<sub>14</sub>, le prolongement peu marqué.

## MATÉRIEL EXAMINÉ

Trente et une larves (14 L<sub>1</sub>, 5 L<sub>2</sub>, 12 L<sub>3</sub>) obtenues à partir de 5 femelles récoltées au mont Washington, New Hampshire; deux larves de dernier stade récoltées au mont Washington.

## RÉPARTITION ET HABITAT

Cette espèce occupe les régions subarctiques et arctiques depuis l'Alaska jusqu'au Labrador. On la retrouve aussi sur quelques hauts plateaux des Appalaches, entre autres dans les Chics-Chocs au Québec, les Adirondacks à New York et les White Mountains au New Hampshire (Ball, 1966). Sur le territoire considéré, les individus se trouvent sur la mousse et sous les pierres et débris de toutes sortes dans la toundra et les prés alpins.

## REMARQUES

La larve de cette espèce diffère de celle de *P. pinguedineus* aux deuxième et troisième stades par les caractéristiques mentionnées dans la description. Avec le matériel en main, je n'ai pas noté de différences morphologiques entre les larves de premier stade de ces deux espèces.

## Remerciements

Je remercie P. Brandmayr de l'Université Trieste (Italie), K. Hürka de l'Université Charles (Tchécoslovaquie) et M. L. Luff de l'University of Newcastle upon Tyne (Angleterre) pour m'avoir envoyé les larves de certaines espèces européennes et les personnes suivantes pour m'avoir accompagné dans diverses expéditions reliées à ce travail: H. Goulet (Ottawa, Ontario), S. Laplante (Longueuil, Québec), A. Larochelle (Rigaud, Québec), J.-P. Lebel (Dorion, Québec), F. Liard (Joliette, Québec) et J. P. Tchang (Sainte-Anne-de-Bellevue, Québec). Le texte a été revu par H. Goulet et J.-F. Landry (University of Alberta, Edmonton). L'habitus et la mise à l'encre des dessins ont été réalisés par Go Sato de l'Institut de recherches biosystématiques, Ottawa.



## Références

- ALLEN, R. T., 1972. A revision of the genus *Loxandrus* LeConte (Coleoptera: Carabidae) in North America. — *Entomologica am.*, 46: 1-184.
- ALLEN, R. T., 1980. A review of the subtribe Myadi: description of a new genus and species, phylogenetic relationships, and biogeography (Coleoptera: Carabidae: Pterostichini). — *Coleopt. Bull.*, 34: 1-29.
- ALLEN, R. T. & G. E. BALL, 1980. Synopsis of Mexican taxa of the *Loxandrus* series (Coleoptera: Carabidae: Pterostichini). — *Trans. Am. ent. Soc.*, 105: 481-576.
- BALL, G. E., 1960. Carabidae (Latreille, 1810). — Pages 55-181 in R. H. Arnett, Jr. *The beetles of the United States*. Catholic University of America Press, Washington (D.C.), 1112 p.
- BALL, G. E., 1965. Two new subgenera of *Pterostichus* Bonelli from western United States, with notes on characteristics and relationships of the subgenera *Paraferonia* Casey and *Feronina* Casey (Coleoptera: Carabidae). — *Coleopt. Bull.*, 19: 104-112.
- BALL, G. E., 1966. A revision of the North American species of the subgenus *Cryobius* Chaudoir (*Pterostichus*, Carabidae, Coleoptera). — *Opusc. ent. Suppl.*, 28: 1-166.
- BARLOW, C. A., 1970. Phenology and distribution of some *Pterostichus* (Coleoptera: Carabidae) of eastern Canada. — *Jl. N.Y. ent. Soc.*, 78: 215-236.
- BARR, T. C., 1969. Evolution of the (Coleoptera) Carabidae in the Southern Appalachians. — Pages 67-92 in P. C. Holt (ed.). *The distributional history of the biota of the Southern Appalachians*. Part 1: Invertebrates. Virginia Polytechnic Institute, Research division, Monograph I, 295 p.
- BARR, T. C., 1971. The North American *Pterostichus* of the subgenus *Cylindrocharis* Casey (Coleoptera, Carabidae). — *Am. Mus. Novit.*, 2445: 1-14.
- BOUSQUET, Y., 1984. The subgenus *Steropus* Dejean (Coleoptera: Carabidae: *Pterostichus*): adult and larval character states, with notes on taxonomic limits and relationships. — *Can. Ent.*, 116: 1611-1621.
- BOUSQUET, Y. & H. GOULET, 1984. Notation of primary setae and pores on larvae of Carabidae (Coleoptera: Adephaga). — *Can. J. Zool.*, 62: 573-588.
- BOUSQUET, Y. & J.-G. PILON, 1983. Redescription of *Pterostichus* (*Pseudomaseus*) *tenuis* (Casey), a valid species (Coleoptera: Carabidae). — *Coleopt. Bull.*, 37: 389-396.
- BRANDMAYR, P., 1973. Allevamento di *Pterostichus* (*Poecilus*) *koyi goricianus* Müll. e descrizione dei suoi stadi preimmaginali (Coleoptera: Carabidae). — *Boll. Soc. ent. ital.*, 105: 92-105.
- BRANDMAYR, P. & T. ZETTO BRANDMAYR, 1979. The evolution of parental care phenomena in pterostichine ground beetles, with special reference to the genera *Abax* and *Molops* (Coleoptera, Carabidae). — *Miscellaneous Papers* 18 (1979). Landbouwhogeschool Wageningen, The Netherlands: 35-49.
- BROWN, W. J., 1950. The extralimital distribution of some species of Coleoptera. — *Can. Ent.*, 82: 197-205.
- BUDARIN, A. M., 1976. Review of ground-beetles of the subgenus *Lyperopherus* Motsch. of the genus *Pterostichus* Bon. (Coleoptera, Carabidae) [en russe]. — *Trudy zool.*, 67: 32-38.
- CORNIC, J. F., 1973. Étude du régime alimentaire de trois espèces de carabiques et de ses variations en verger de pommiers. — *Annls Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 9: 69-87.
- DARLINGTON, P. J., 1931. On some Carabidae, including new species, from the mountains of North Carolina and Tennessee. — *Psyche, Camb.*, 38: 145-164.
- DAVIES, M. J., 1953. The contents of the crops of some British Carabid beetles. — *Ent. mon. Mag.*, 89: 18-23.
- DAWSON, N., 1965. A comparative study of the ecology of eight species of Fenland Carabidae (Coleoptera). — *J. Anim. Ecol.*, 34: 299-314.
- DESENDER, K. & V. PANNÉ, 1983. The larvae of *Pterostichus strenuus* Panzer and *Pterostichus vernalis* Panzer (Coleoptera, Carabidae). — *Annls Soc. r. zool. Belg.*, 113: 139-154.
- DIMMOCK, G. & F. KNAB, 1904. Early stages of Carabidae. — *Springfield Mus. nat. hist. Bull.*, 1: 1-55.
- DOGGER, J. R. & C. A. OLSON, 1966. Larval characteristics of some North Dakota carabids (Coleoptera: Carabidae). — *Coleopt. Bull.*, 20: 91-96.
- EMDEN, F. I. van, 1942. A key to the genera of larval Carabidae (Col.). — *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 92: 1-99.
- ERWIN, T., D. R. WHITEHEAD & G. E. BALL, 1977. Family 4. Carabidae, the ground beetles. — Pages 4.1-4.68 in R. E. Blackwelder & R. H. Arnett, Jr (eds.). *Checklist of the beetles of Canada, United States, Mexico, Central America, and the West Indies* (yellow version). Kinderhook, NY, World Digest Publications.
- FREITAG, R., 1969. A revision of the species of the genus *Evarthrus* LeConte (Coleoptera: Carabidae). — *Quaest. ent.*, 5: 88-211.
- GEILER, H., 1981. Zur Entwicklung von *Pterostichus panzeri* (Panzer 1805) (Insecta: Coleoptera, Carabidae). — *Ber. naturw.-med. Ver. Innsbruck*, 68: 125-136.
- GOULET, H., 1974. Biology and relationships of *Pterostichus adstrictus* Eschscholtz and *Pterostichus pensylvanicus* LeConte (Coleoptera: Carabidae). — *Quaest. ent.*, 10: 3-33.
- GOULET, H., 1977. Technique for the study of immature coleoptera in glycerine. — *Coleopt. Bull.*, 31: 381-382.
- GOULET, H. & Y. BOUSQUET, 1983. Description of a new *Pterostichus* (Coleoptera, Carabidae) from beaver houses in eastern North America. — *Can. Ent.*, 115: 281-286.
- HABU, A., 1978. Notes and descriptions of Formosan Carabidae taken by Dr. S.-I. Uéno in 1961 (Coleoptera, Carabidae). VII. Pterostichini. — *Ent. Rev. Japan*, 31: 5-11.
- HABU, A. & K. SADANAGA, 1961. Illustrations for identification of larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddy-fields (I) [en japonais]. — *Bull. natn. Inst. agric. Sci. Ser. C.*, 13: 207-248.

- HABU, A. & K. SADANAGA, 1963. Illustrations for identification of larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddy-fields (II) [en japonais]. — Bull. natn. Inst. agric. Sci. Ser. C., 16: 151-179.
- HABU, A. & K. SADANAGA, 1965. Illustrations for identification of larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddy-fields (III) [en japonais]. — Bull. natn. Inst. agric. Sci. Ser. C., 19: 81-216.
- HABU, A. & K. SADANAGA, 1971. Description of some larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddy-fields (III) [en japonais]. — Kontyû, 39: 159-166.
- HACKER, H. A., 1968. The species of the subgenus *Leptoferonia* Casey (Coleoptera: Carabidae: *Pterostichus*). — Proc. U.S. natn. Mus., 124: 1-61.
- HATCH, M. H., 1933. Notes on Carabidae. — Pan-Pacif. Ent., 9: 117-121.
- HENGEVELD, R., 1980. Polyphagy, oligophagy and food specialization in ground beetles (Coleoptera, Carabidae). — Neth. J. Zool., 30: 564-584.
- HURKA, K., 1958. Beschreibung der Larven von *Pterostichus negligens* ssp. *negligens* Sturm und *Pterostichus morio* ssp. *carpathicus* Kult (Col., Carabidae). — Čas. čsl. Spol. ent., 55: 7-11.
- JEANNEL, R., 1942. Coléoptères Carabiques. Deuxième partie. — Faune de France, vol. 10. Paris, Librairie de la Faculté des Sciences, p. 573-1173.
- JEDLIČKA, A., 1962. Monographie des Tribus Pterostichini aus Ostasien (Pterostichi, Trigonotomi, Myadi) (Coleoptera-Carabidae). — Abh. Ber. st. Mus. Tierk., Dresden, 26: 177-346.
- KIRK, V. M., 1970. A list of the beetles of South Carolina. Part 2. Mountain, Piedmont, and Southern coastal Plain. — Tech. Bull. S. Carolina agric. Exp. Stn no. 1038, 117 p.
- KIRK, V. M., 1972. Identification of ground beetle larvae found in cropland in South Dakota. — Ann. ent. Soc. Am., 65: 1349-1356.
- KIRK, V. M., 1975. Biology of *Pterostichus chalcites*, a ground beetle of cropland. — Ann. ent. Soc. Am., 68: 855-858.
- KIRK, V. M. & E. U. BALSBAUGH Jr., 1975. A list of the beetles of South Dakota. — Tech. Bull. S. Dak. agric. exp. Stn no. 42, 139 p.
- KRYZHANOVSKY, O. L., 1976. An attempt at a revised classification of the family Carabidae (Coleoptera). — Ent. Rev., Wash., 55: 56-64.
- LAFER, G. S., 1983. On the composition of the subgenus *Lagarus* Chaud. and its relations to the allied subgenera of the genus *Pterostichus* Bon. (Coleoptera, Carabidae) [en russe]. — Ent. obozr., 62: 331-340.
- LARSSON, S. G., 1968. Løbebillernes Larver. — Pages 282-433 in V. Hansen, Biller XXIV: Sandspringere og løbebiller. Danm. Fauna, 76, 451 p.
- LEVESQUE, C., J. DUBÉ & J.-G. PILON, 1976. Inventaire et étude biocénotique des coléoptères Carabidae de biotopes forestiers des Laurentides (Québec). — Naturaliste can., 103: 569-582.
- LINDROTH, C. H., 1945. Die Fennoskandischen Carabidae: Eine tiergeographische Studie. I. — Spezieller Tiel. Kungl. Vetensk. Vitterh. Samh. Handling, Ser. B, 4: 1-709.
- LINDROTH, C. H., 1955. The carabid beetles of Newfoundland, including the French islands St. Pierre and Miquelon. — Opusc. ent. Suppl., 12: 1-160.
- LINDROTH, C. H., 1966. The ground-beetles (Carabidae, excl. Cicindelinae) of Canada and Alaska. Part 4. — Opusc. ent. Suppl., 29: 409-648.
- LINDROTH, C. H., 1969. The ground-beetles (Carabidae, excl. Cicindelinae) of Canada and Alaska. Part 6. — Opusc. ent. Suppl., 34: 945-1192.
- LUFF, M. L., 1974. Adult and larval feeding habits of *Pterostichus madidus* (F.) (Coleoptera: Carabidae). — J. nat. Hist., 8: 403-409.
- PAARMANN, W., 1966. Vergleichende Untersuchungen über die Bindung zweier Carabidenarten (*P. angustatus* Dft. und *P. oblongopunctatus* F.) an ihre verschiedenen Lebensräume. — Z. wiss. Zool., 174: 83-176.
- RAYNAUD, P., 1936. Contribution à l'étude des larves. — Misc. Ent., 37: 33-56.
- RAYNAUD, P., 1976. Stades larvaires de coléoptères Carabiques. — Entomologiste, 32: 166-174.
- SCHAUPP, F. G., 1881. Description of the larvae of *Pterostichus lucublandus* and *Pt. mutus* Say. — Bull. Brooklyn ent. Soc., 3: 88-89.
- SCHIØDTE, J. C., 1867. De metamorphosi eleutheratorum observationes: Bidrag til insekternes udviklingshistorie. — Naturh. Tidsskr., 4: 415-552.
- SCHIØDTE, J. C., 1872. De metamorphosi eleutheratorum observationes: Bidrag til insekternes udviklingshistorie. — Naturh. Tidsskr., 8: 165-226.
- SHAROVA, I. K., 1958. The larvae of Carabidae beneficial and noxious to agriculture [en russe]. — Uchen. Zap. mosk. gos., 124: 1-165.
- SKUHRAVÝ, V., 1959. Diet of field carabids [en tchèque]. — Acta Soc. Ent. csl., 56: 1-18.
- SUNDERLAND, K. D., 1975. The diet of some predatory arthropods in cereal crops. — J. appl. Ecol., 12: 507-515.
- THIELE, H.-U., 1977. Carabid beetles in their environments: a study on habitat selection by adaptations in physiology and behavior. — Zoophysiology and Ecology, vol. 10, Springer-Verlag, New York, 369 p.
- THOMPSON, R. G., 1978. Larvae of North American Carabidae with a key to the tribes. — Pages 209-291 in T. L. Erwin, G. E. Ball, D. R. Whitehead and R. L. Halpern (eds.). Carabid beetles: their evolution, natural history, and classification. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, 635 p.
- THOMPSON, R. G., 1979. A systematic study of larvae in the tribes Pterostichini, Morionini, and Amarini (Coleoptera: Carabidae). — Bull. Ark. Univ. agric. exp. Stn no. 837, 105 p.
- WEIDEMANN, G., 1971. Zur Biologie von *Pterostichus metallicus* F. (Coleoptera, Carabidae). — Faun.-Ökol. Mitt., 4: 30-36.
- WITZKE, G., 1974. Die Larve von *Pterostichus (Platysma) niger* (Schaller 1783). — Ent. B., 70: 5-11.



## ANALYSES ET COMMENTAIRES

### ANALYSE DE TIGE: UNE MÉTHODE À REDÉCOUVRIR

R. ZARNOVICAN

*Centre de recherches forestières des Laurentides  
Service canadien des forêts  
1055, rue du P.E.P.S., Sainte-Foy (Québec) G1V 4C7*

#### Résumé

Mise au point en Allemagne au début du 19<sup>e</sup> siècle, l'analyse de tige reste encore la seule méthode directe et précise pour étudier le développement des arbres et les différents aspects de leur croissance. Cet article en examine le fondement, les différentes étapes de sa réalisation ainsi que l'équipement pour la saisie et le traitement des données. À l'aide d'exemples, nous illustrons l'application de cette méthode dans différents domaines de l'activité forestière.

#### Abstract

Stem analysis was developed in Germany in the 1800's and it is still the only precise and direct method to investigate the development of trees and the various aspects of their growth. This paper describes the principles underlying stem analysis, the necessary procedures, and the equipment for the acquisition and handling of tree ring growth data. Examples illustrate some applications of this method in forestry.

#### Introduction

Parmi les méthodes et les techniques de la dendrométrie moderne, l'analyse de tige est sans aucun doute la méthode la plus intéressante. Quoique destructive, complexe dans sa réalisation et exclusive aux essences avec cernes annuels distincts, elle reste néanmoins la seule méthode directe et suffisamment précise pour étudier le développement des arbres et les différents aspects de leur croissance. Développée en Allemagne au début du 19<sup>e</sup> siècle pour étudier les accroissements des arbres et des peuplements forestiers (Nagel & Athari, 1982), l'analyse de tige a connu depuis un essor remarquable, grâce aux outils électroniques qui ont rendu pratiquement automatique la saisie et le traitement des données (Eklund, 1949; Johann, 1977; Van der Beek & Maessen, 1981; Ulbricht, 1981).

Malgré les avantages évidents que représente l'analyse de tige en dendrométrie, elle reste pratiquement méconnue dans le milieu forestier québécois. À cause de son importance en recherche forestière, mais aussi en foresterie pratique, il apparaît opportun de fournir à ceux qui travaillent en dendrométrie, biologie et dendro-

chronologie, une description de l'analyse de tige, et en particulier de sa réalisation sur le terrain et en laboratoire. De plus, nous illustrons par quelques exemples l'application de cette méthode en recherche forestière.

#### Fondements de l'analyse de tige

À l'examen de la section transversale d'un arbre, on peut observer la présence de cercles concentriques ou cernes annuels. Le phénomène des cernes est lié aux conditions climatiques et, en particulier, à l'alternance de périodes chaudes et de périodes froides. Le cambium inactif en hiver, se met à produire au printemps, dès l'éclosion des bourgeons, des cellules à parois minces et de dimensions considérables; c'est le bois de printemps. En été, par contre, les cellules produites par le cambium sont petites et pourvues de parois épaisses; c'est le bois d'été ou d'automne. Ainsi l'accroissement radial de l'année prend l'aspect d'un cerne distinct à cause de la variation dans le métabolisme de l'arbre, reflété par la structure particulière du bois.

C'est grâce au contraste entre le bois de printemps et le bois d'été, qu'il est possible d'effectuer l'analyse de tige, et d'examiner la croissance radiale des arbres. D'ailleurs, l'observation et l'analyse des cernes annuels a permis à l'astronome américain Andrew Elliott Douglass, d'établir lors de ses observations sur le climat du passé, que les cernes annuels d'un arbre d'une région semi-aride sont une mesure de l'approvisionnement en eau et des précipitations (Douglass, 1914). Grâce à ses travaux, la dendrochronologie a acquis le statut de discipline scientifique (Robinson, 1976). C'est cependant en foresterie que l'analyse des cernes annuels a pris toute son importance. En effet, on dénombre les cernes annuels sur une carotte de bois, extraite à l'aide de la tarière de Pressler, pour déterminer l'âge de l'arbre ou bien pour mesurer l'accroissement radial. L'analyse de carottes de bois ne fournit cependant pas la précision nécessaire pour établir, par exemple, le volume d'une tige. Les études (Siostrzonek, 1958; Abetz, 1960; Smelko, 1965) ont de plus montré que l'analyse de carottes est entachée d'erreurs et ne correspond pas aux exigences actuelles de la recherche sur la croissance des arbres. L'analyse de tige, qui permet d'estimer avec une plus grande précision la croissance des arbres est fondamentalement meilleure.

### Réalisation d'une analyse de tige

Plusieurs publications et traités de dendrométrie ont été consacrés en tout ou en partie à décrire l'analyse de tige (Korf, 1953; Turnbull, 1958; Prodan, 1965; Johann, 1977; Nagel & Athari, 1982). De façon générale, les méthodologies décrites sont pratiquement les mêmes et l'analyse de tige se résume à l'exécution de travaux de terrain et de laboratoire.

Sur le terrain, on procède judicieusement au choix d'un arbre, sur lequel on marque la hauteur de la souche (généralement à 0,4 ou 0,3 m) et la hauteur de 1,3 m à l'aide d'un ruban d'acier et on procède à l'abattage de l'arbre. Sur l'arbre abattu, on prend les mesures morphologiques usuelles (cf. Zarnovican, 1982a) et on démarque les sections du tronc et des branches dont le diamètre au fin bout est supérieur à 7 cm. La délimitation des sections s'effectue selon la méthode de Huber ou celle de Smalian et on prélève des disques de 2 à 6 cm d'épaisseur. En outre, on note la longueur de la flèche terminale et les diamètres de la flèche au gros bout avec et sans écorce. Pour compléter les travaux de terrain, l'observateur prend en note les renseignements pertinents sur les conditions de la station. Les disques sont identifiés, numérotés, emballés et expédiés dans le plus bref délai au laboratoire,

afin de prévenir toute infection ou destruction du bois.

Au laboratoire, on apprête la surface des disques de manière à rendre les cernes annuels distincts, ce qui est relativement facile dans le cas des essences résineuses, car la structure et les dimensions des trachéides du bois de printemps et du bois d'été sont remarquablement différentes. D'habitude, un simple rafraîchissement de la section transversale par un rabot électrique bien affûté est suffisant pour permettre une prise de mesure sur les cernes annuels. Par contre, dans le cas d'essences feuillues, la reconnaissance des cernes annuels est plus ardue. La disposition de pores n'offre pas toujours le contraste marqué entre le bois de printemps et le bois d'été, comme c'est le cas des essences au bois à zones poreuses (le chêne, le frêne, le caryer ou l'orme) ou semi-poreuses (le noyer, le cerisier tardif) et l'usage de techniques de fluorescence s'impose dans le cas des essences à bois aux pores diffus (l'érable, le bouleau, le hêtre, l'ostryer, le peuplier, le saule et le tilleul). Parfois, il peut arriver que la définition des cernes annuels soit rendue difficile par la présence de cernes discontinus et de faux cernes. Leur présence est causée par le gel, la défoliation, le feu ou dans certains cas par l'oppression prolongée pendant le jeune âge de l'arbre. Pour éviter ce problème, on peut suggérer d'échantillonner les arbres vigoureux et dominants, bien apprêter la surface de disques et choisir un bon procédé de fluorescence. Soulignons enfin, que l'usinage du bois sec est meilleur que celui du bois humide.

### Prise des mesures

Le principal but de l'analyse de tige est de reconstituer la croissance d'un arbre dans le temps, d'une manière fidèle et précise, dans ses principales grandeurs dendrométriques. À cette fin, on prélève des disques au milieu ou aux extrémités de chaque section et c'est à partir des disques qu'on peut établir les données de base. Ainsi on peut mesurer les rayons à l'aide d'une règle ou les surfaces délimitées par les cernes annuels à l'aide d'un planimètre. La prise de mesures sur les rayons est pour l'instant plus économique que celle des surfaces et la méthode des rayons est de loin la plus utilisée. Cependant, cette dernière méthode entraîne inévitablement des erreurs dans le calcul et il est nécessaire de déterminer le nombre minimal de rayons et la manière de les mesurer, afin de satisfaire à un niveau donné de précision. Un examen poussé de la détermination du nombre et de la manière de mesurer les rayons a été effectué par Siostrzonek (1958). Ce dernier a conclu que pour obtenir



Figure 1. Équipement d'analyse de tige: (1) caméra, (2) moniteur, (3) compteur électronique, (4) générateur de pulsations électriques, (5) moteur électrique, (6) interrupteur de mouvement, (7) interface programmable, (8) bouton d'acquisition, (9) imprimante et (10) enregistreuse.

des résultats d'une précision satisfaisante, il faut utiliser la moyenne quadratique d'au moins quatre rayons sous forme de croix, dont le premier axe est décalé de 22,5 degrés par rapport au plus grand diamètre. La même question fut abordée récemment par Weise (1982). À partir de l'analyse d'un épicéa, cet auteur a conclu que pour calculer la surface terrière, le volume et leurs accroissements avec une exactitude acceptable, il suffisait de mesurer quatre rayons dans la partie inférieure du tronc et deux seulement dans la partie supérieure. Cependant, l'auteur rappelle aussi qu'il faut éviter, dans la mesure du possible, les arbres avec des sections difformes et les arbres pour lesquels le calcul de la surface terrière peut être compromis par la présence de grosses branches et de blessures. La question de la longueur des sections a fait l'objet des recherches de Korsun (*in* Korf, 1953). Il a conclu que la longueur d'un mètre, dans une formule de Huber dite par section, est la plus précise et que la formule de Huber peut être considérée comme la formule volumétrique de référence. Dans le but de rendre l'analyse de tige plus économique, Weise (1982) a examiné l'utilisation des sections à longueur variable. Selon ses recherches, il est possible d'utiliser les longueurs de sections allant de 4 à 6 mètres, tout en économisant jusqu'à 40% du coût total. Cependant, selon cet auteur, il apparaît indispensable de calculer le volume des sections de longueurs variables avec la méthode de Smalian, tout en précisant que la partie basse du tronc doit comprendre les mesures de rayons sur au moins trois sections dans les trois premiers mètres du tronc.

### Équipement à mesurer les cernes

Depuis la construction et la mise en marché du premier équipement complet à mesurer les cernes, par le suédois Bo Eklund et les compagnies ADDO et STALEX en 1949, plusieurs appareils ont été développés (v.g. Kennel, 1968; Johann, 1977; Van der Beek & Maessen, 1981; Ulbricht, 1981). Les améliorations successives, très appréciables, ont facilité la saisie des données. Les tendances récentes montrent l'utilisation accrue de systèmes vidéo pour la reconnaissance des cernes et de compteurs électroniques pour la prise de mesure, ce qui permet de réduire les erreurs liées à la manipulation des données, et d'accroître le rendement de l'appareillage. L'apparition de micro-processeurs sur le marché, a permis d'ajouter à l'équipement une interface programmable. Une telle interface permet d'initialiser les données, de les enregistrer sur une cassette ou de les acheminer directement dans la mémoire de l'ordinateur pour un traitement ul-

térieur. Par ailleurs, comme il s'agit d'un équipement assez complexe et pour lequel il y a une très faible demande sur le marché, les prix d'achat sont très élevés.

Afin de répondre aux demandes en dendrométrie, en production des forêts et en évaluation des pertes de croissance en volume, nous avons conçu et réalisé au Centre de recherches forestières des Laurentides, un équipement d'analyse de tige dont les principales parties sont illustrées sur la figure 1.

Cet équipement est formé de quatre modules. (1) Un module de reconnaissance et d'identification des cernes. Les composantes en sont une caméra couleur (Panasonic WV-CD 101), un moniteur couleur de 50 cm (Panasonic CT-2000 MC). La caméra est munie d'un télé-objectif avec zoom d'un grossissement variable de 3 à 40 fois. (2) Un module de la prise de mesures, composé d'un compteur électronique Veeder-Root (modèle 790606-201, bidirectionnel programmable qui donne à la sortie la mesure au dixième de millimètre et soit analogique ou en mode BCD), d'un générateur de pulsations électriques ACCU CODER 500, fixé sur un plateau mobile avec 500 pulsations par révolution. D'un moteur électrique NSH modèle 11DS à vitesse linéaire variable de 0 à 70 cm à la minute, fixé également sur le plateau mobile et qui assure le déplacement de la caméra grâce à un engrenage sur rail, sur une longueur de 95 cm et d'un interrupteur de mouvement de la caméra. (3) Une interface programmable munie d'un micro-processeur qui assure la communication entre le module de prise de mesure, le module de l'enregistrement et du contrôle, et ceci en code «BCD» et en «RS-232-C» avec un bouton d'acquisition. (4) Un module de contrôle et d'enregistrement des données, comportant une imprimante DEC LA-34 et une enregistreuse Tektronix 4923.

### Traitement des données

À l'aide de cet équipement, nous sommes en mesure d'obtenir des données sur la croissance en rayons par section et de les acheminer dans la mémoire de l'ordinateur. Grâce aux programmes établis, on procède à la vérification de données et si nécessaire, à leur correction.

À l'aide d'un programme conversationnel, on traite les données pour établir dans un ordre chronologique les principales caractéristiques dendrométriques de l'arbre. À titre d'exemple, nous avons reproduit les résultats d'un tel traitement au tableau I. Il s'agit de l'analyse de tige d'un cerisier tardif (*Prunus serotina* Ehrh.) de 33 ans. Les principales caractéristiques calculées

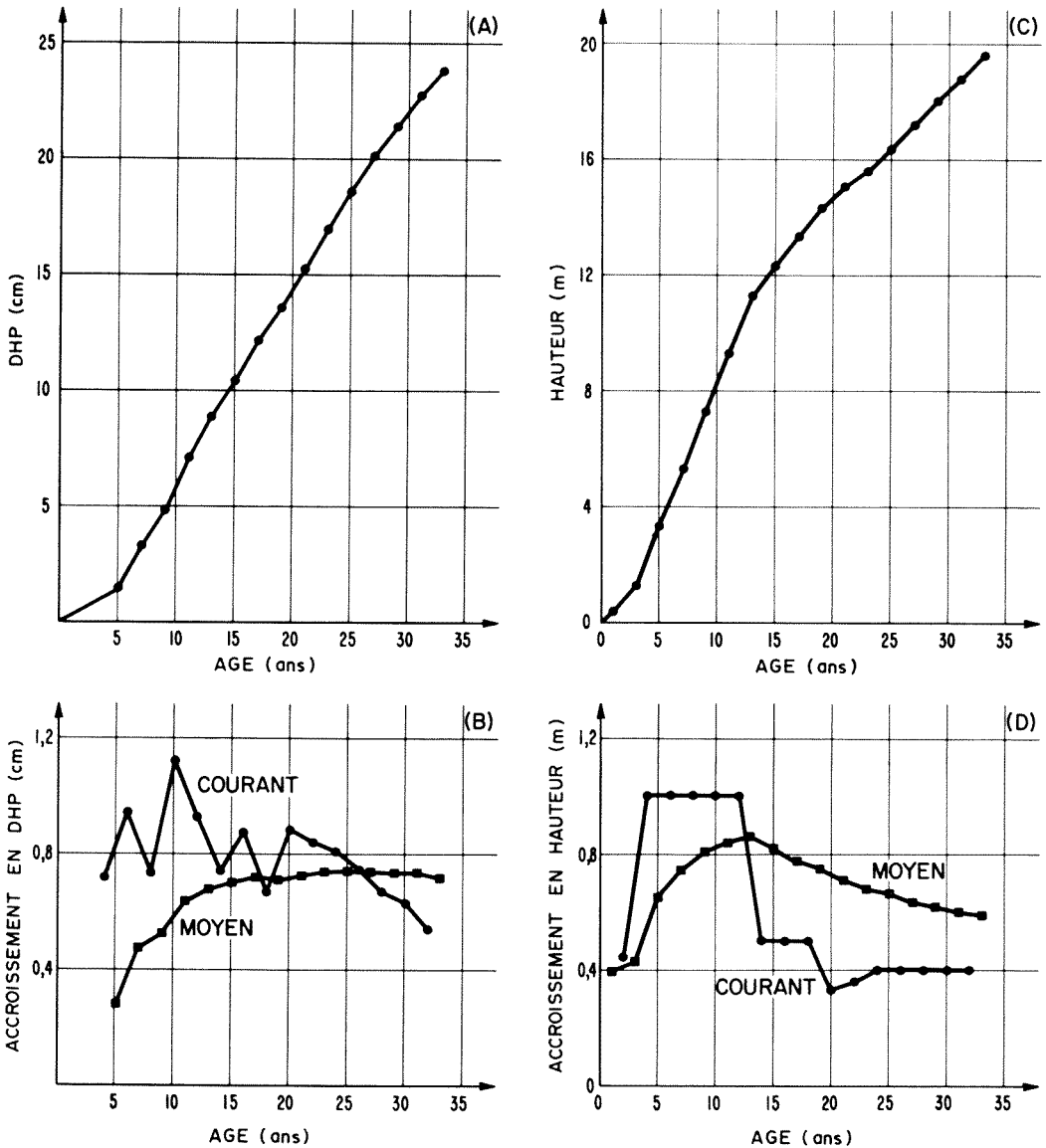


Figure 2. Développement d'un cerisier tardif (*Prunus serotina* Ehrh.) en diamètre à 1,3 m (dhp) (A) et ses accroissements (B), ainsi qu'en hauteur (C) et ses accroissements (D) suivant l'âge.

sont: l'âge, le dhp, la surface terrière, le volume, la hauteur, le coefficient de forme, la hauteur réduite et les accroissements respectifs. Les différentes caractéristiques de la croissance de l'arbre sont illustrées (fig. 2 et 3).

#### Application en foresterie

L'analyse de tige est fréquemment appliquée à la construction des courbes des indices de fertilité ou de «site index» (v.g. Turnbull, 1958; Stage,

1963; Curtis, 1964; Brickell, 1968; Beck, 1971). L'analyse de tige est aussi une méthode de base pour étudier le volume et les accroissements en volume des arbres et pour établir les tarifs de cubage (v.g. Siostrzonek, 1958; Prodan, 1965; Smelko, 1965; Pollanschutz, 1980; Zarnovican, 1981, 1982a; Nagel & Athari, 1982). À l'aide de l'analyse de tige, il semble possible d'évaluer avec suffisamment de précision l'effet de l'éclaircie, du drainage ou de la fertilisation sur l'accroissement en volume ou sur le changement de la forme de



TABLEAU I

Principales caractéristiques dendrométriques d'un cerisier tardif (*Prunus serotina* Ehrh.) établies par l'analyse de tige\*

Âge	Dhp		St		Vol		Haut		Coeff forme	Hauteur réduite
	(cm)	Accroissement cour moyen	(cm <sup>2</sup> )	Accroissement cour moyen	(dm <sup>3</sup> )	Accroissement cour moyen	(m)	Accroissement cour moyen		
1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,40	0,40	0,00	0,00
3	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,01	1,30	0,43	0,00	0,00
5	1,43	2,29	1,61	0,32	0,62	0,12	3,30	0,66	1,16	3,83
7	3,33	0,47	8,70	1,24	3,34	0,48	5,30	0,76	0,72	3,84
9	4,80	0,53	18,09	2,01	7,73	0,86	7,30	0,81	0,59	4,27
11	7,07	0,64	39,21	3,56	18,37	1,67	9,30	0,84	0,50	4,69
13	8,93	0,69	62,66	4,82	34,37	2,64	11,30	0,87	0,49	5,48
15	10,41	0,69	85,15	5,68	52,87	3,52	12,30	0,82	0,51	6,21
17	12,16	0,72	116,22	6,84	76,30	4,49	13,30	0,78	0,50	6,56
19	13,51	0,71	143,40	7,55	99,29	5,23	14,30	0,75	0,48	6,92
21	15,29	0,73	183,64	8,74	136,57	6,50	14,97	0,71	0,49	7,44
23	16,98	0,74	226,36	9,84	177,49	7,72	15,69	0,68	0,50	7,84
25	18,61	0,74	272,05	10,88	229,16	9,17	16,47	0,66	0,51	8,42
27	20,11	0,74	317,62	11,76	274,33	10,16	17,25	0,64	0,50	8,64
29	21,45	0,74	361,52	12,47	321,14	11,07	18,04	0,62	0,49	8,88
31	22,73	0,73	405,83	13,09	366,13	11,81	18,82	0,61	0,48	9,02
33	23,82	0,72	445,81	13,51	400,17	12,13	19,60	0,59	0,46	8,98
AVEC ÉCORCE										
33	25,08		493,99		444,97		19,60		0,46	9,01

\* Dhp—diamètre à 1,3 m, St—surface terrière, Vol—volume sans écorce, Haut—hauteur, Coeff forme—coefficient de forme, Cour—accroissement courant, Moyen—accroissement moyen

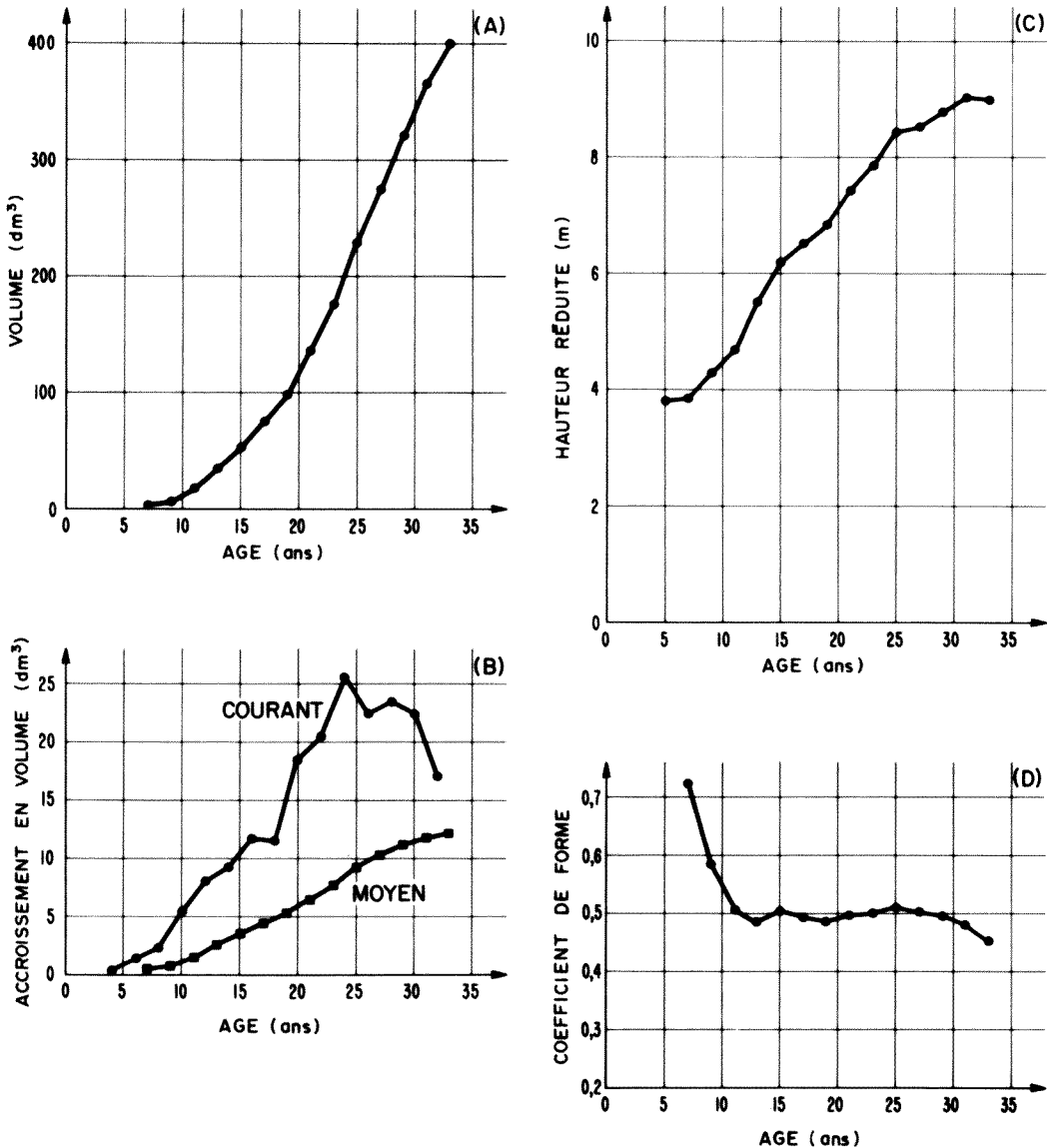


Figure 3. Développement d'un cerisier tardif (*Prunus serotina* Ehrh.) en volume (A) et ses accroissements (B), ainsi qu'en hauteur réduite (C) et en coefficient de forme (D) suivant l'âge.

l'arbre (Pollanschutz, 1974; Johann, 1980; Sterba, 1978, 1980; Seibt, 1977; Abetz, 1977) ou encore d'évaluer l'effet de la production des cônes sur la croissance en volume (Chalupka *et al.*, 1975).

Enfin, l'analyse de tige s'est révélée la technique par excellence, pour évaluer avec précision les pertes en volume de la matière ligneuse causées par les maladies et les insectes (Williams, 1967; Vins, 1967; Baskerville & Maclean, 1979; Zarnovican, 1982b; Archambault, 1983).

### Références

- ABETZ, P., 1960. Die Genauigkeit der Radialzuwachs- und Jahringbreitenmessung mit der Eklundschen Jahringmessmaschine. — Allg. forst- u. Jagdztg., 131: 74-80.
- ABETZ, P., 1977. Zuwachsveränderung in verschiedenen Schafthohen. — Mitt. dt. Forstl. Bundesvers. Anstalt Wien, Band 120: 11-24.
- ARCHAMBAULT, L., 1983. Impact of defoliation caused by the spruce budworm on volume growth in three fir stands. — Notes Can. For. Serv. Res., 3: 8-9.

- BASKERVILLE, G. L. & D. A. MACLEAN, 1979. Budworm-caused mortality and 20-year recovery in immature balsam fir stands. — Rep. mar. For. Res. Centre Inf., no. M-X-102, 23 p.
- BECK, D. E., 1971. Polymorphic site-index curves for white pine in the Southern Appalachians. — Pap. U.S.D.A. For. Ser. Res., no. SE-80, 8 p.
- BRICKELL, J. E., 1968. A method for constructing site-index curves from measurements of tree age and height — its application to inland Douglas-fir. — Rep. intermountain Forest & Range exp. Sta., U.S. Forest. Serv. Res., no. INT-47, 23 p.
- CHALUPKA, W., M. GIERTYCH & Z. KROLIKOWSKI, 1975. The effect of the cone crops on growth in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). — Arbor-etum kórn., 20: 201-211.
- CURTIS, R. O., 1964. A stem-analysis approach to site-index curves. — Forest Sci., 10: 241-256.
- DOUGLASS, A. E., 1914. A method of estimating rainfall by the growth of trees. — Pages 101-122 in E. Huntington (ed.). The climatic factor. Carnegie Institution of Washington, Publ. no. 192.
- EKLUND, B., 1949. Skogsforskningsinstituts Arsring matings-maskiner. — Meddn St. Skogsforsk Inst. 38: 21-25.
- JOHANN, K., 1977. Eine neue Jahrringmessanlage für Borrkern und Stammscheiben-Ein Beitrag zur Fortentwicklung der integrierten Datenverarbeitung. — Forstarchiv, 48: 204-206.
- JOHANN, K., 1980. Zuwachs in verschiedenen Schafthoehen ausgewählter Analysebaume nach Duedung. — Mitt. dt. Forstl. Bundesvers. Anstalt, Wien, 130: 109-127.
- KENNEL, R., 1968. Die Auswertung eines Praxisdun-gungsversuches als einfaches Beispiel integrierter Datenverarbeitung in der Forstwirtschaft. — Forstwiss. Cbl., 87: 269-275.
- KORF, V., 1953. Dendrometrie. — S.Z.N., Praha, 327 p.
- NAGEL, J. & S. ATHARI, 1982. Stammanalyse und ihre Durchfuehrung. — Allg. forst. Jagdztg., 153: 179-182.
- POLLANSCHUTZ, J., 1974. Formzahlfunktionen der Hauptbaumarten Oesterreichs. — Informationsdienst der FBVA Wien, Série 153, 12 p.
- POLLANSCHUTZ, J., 1980. Jahrringmessung und Referenzpruefung. Ein Beitrag zur Frage der Zuver-lässigkeit bestimmter Verfahren der Zuwachsermittlung. — Mitt. dt. Forstl. Bundesvers. Anstalt, Wien, 130: 263-285.
- PRODAN, M., 1965. Holzmesserlehre. — J. D. Sauer-landers Verlag, Frankfurt a.M., 644 p.
- ROBINSON, W. J., 1976. Tree-ring dating and archeol-ogy in the American Southwest. — Tree-Ring Bull., 36: 9-20.
- SEIBT, G., 1977. Zur Frage des Zuwachses in ver-schiedenen Schafthoehen. — Mitt. dt. Forstl. Bun-dervers. Anstalt, Wien, Band 120: 43-52.
- SIOSTRZONEK, E., 1958. Radialzuwachs und Flach-enzuwachs. Genauere Bestimmung des Grund-flachenzuwachses mit Bohrspanen und Stammscheiben. — Forstwiss. Cbl., 77: 237-254.
- SMEJKO, S., 1965. Zaklady urcovania hrubkoveho pri-rastku stromov a porastov. — S.A.V., Bratislava, 176 p.
- STAGE, A. R., 1963. A mathematical approach to po-lymorphic site-index curves for grand fir. — Forest Sci., 9: 167-180.
- STERBA, H., 1978. Methodische Erfahrungen bei Ein-zelstammdundungsversuchen. — Allg. forst. u. holzm. Ztg., 149: 35-40.
- STERBA, H., 1980. Auswirkungen von Zuwachsver-lagerungen am Stamm auf die Zuwachsberechnung über Formzahlfunktionen. — Mitt. dt. Forstl. Bun-desvers. Anstalt, Wien, 130: 241-252.
- TURNBULL, K. J., 1958. Stem analysis techniques and applications, and some studies of second-growth Douglas fir in western Washington. — M.Sc. thesis, Univ. Washington, 108 p.
- ULBRICHT, R., 1981. Die Jahrringmessanlage JRM. — Forstw., 2: 106-108.
- VAN DER BEEK, J. & P. P. MAESSEN, 1981. The «Dorschkamp» equipment for measuring width of annual growth rings. — Ned. Bosbouw Tijdschr., 53: 158-163.
- VINS, B., 1967. Beitrag zur technischen Durchfuehrung der Jahrringanalyse. — Forstl. Bundesvers. Anstalt, Mariabrunn, 77: 263-276.
- WEISE, U., 1982. Zur Aufnahmefethodik bei Stam-manalysen. — AFJZ, 153: 201-205.
- WILLIAMS, C. B., 1967. Spruce budworm damage symptoms related to radial growth of grand fir, Douglas fir, and Engelmann spruce. — Forest Sci., 13: 274-285.
- ZARNOVICAN, R., 1981. À propos de l'âge du sapin baumier et de sa détermination. — Can. J. For. Res., 11: 805-811.
- ZARNOVICAN, R., 1982a. Examen de quelques re-lations allométriques chez le sapin baumier et l'épi-nette blanche. — Can. J. For. Res., 12: 171-180.
- ZARNOVICAN, R., 1982b. Pertes en volume et carac-téristiques dendrométriques du sapin baumier après défoliation par la tordeuse des bourgeons de l'épi-nette. — Naturaliste can., 109: 129-133.

# LES PLANTES RARES: BIOLOGIE ET CONSERVATION

## AVANT-PROPOS

Le monde des végétaux est essentiel à la vie humaine. Notre nourriture et beaucoup de produits courants en proviennent directement ou indirectement. Malgré cela, le potentiel économique et génétique des plantes est encore mal connu. Par exemple, toute notre agriculture repose sur l'utilisation d'une trentaine d'espèces seulement. Or, beaucoup d'autres végétaux, dont certaines plantes rares, pourraient se révéler des producteurs potentiels d'aliments ou de nouvelles substances biochimiques, ou encore posséder des qualités génétiques irremplaçables. En fait, à chaque année, de nouveaux usages sont découverts chez les plantes, bien que de telles découvertes se produisent à un rythme nettement plus lent que celui de la destruction du tapis végétal. Face à cette situation, la protection des plantes rares devient de plus en plus importante.

Les articles qui suivent ont été rédigés dans cette perspective. Ils sont issus des communications présentées au quatrième colloque annuel de la Société botanique du Québec, qui s'est tenu en mai 1984, dans le cadre du 52<sup>e</sup> congrès de l'Association canadienne-française pour l'avancement des sciences (ACFAS). Il avait pour but de faire l'état des connaissances actuelles sur les plantes rares au Québec et d'examiner les moyens disponibles pour en assurer la protection.

Le premier article traite des fondements du concept de rareté. Les aspects biologiques, taxonomiques, géographiques et humains de ce concept, ainsi que les éléments de génétique, de démographie et d'autécologie qui gravitent autour de cette notion, font ressortir le fait que, pour protéger adéquatement un taxon menacé, il faut non seulement connaître sa biologie, surtout celle de sa reproduction, et sa démographie, mais aussi son ambiance naturelle et sa valeur génétique. Comme cette dernière n'est généralement pas connue au départ, il est préférable de protéger plusieurs populations séparées pour préserver toute sa diversité.

Dans le deuxième article, la répartition de 408 taxons rares du Québec est analysée à l'aide de techniques d'ordination et de groupement. Il en ressort que l'on connaît assez bien quelles sont les plantes rares du Québec, quelle est leur répartition et, partiellement, leur habitat, bien que cela soit vrai seulement pour les plantes vasculaires; 85 de ces dernières constitueraient les cas prioritaires. Les études devraient porter autant sur leurs populations et communautés que sur leur écologie.

Pour ce qui est des différentes façons de conserver le patrimoine génétique, il apparaît qu'il vaut toujours mieux le faire dans l'habitat naturel car conserver un *pool* génétique artificiellement de façon intégrale est presque impossible. Dans le cas où on opérerait pour la conservation hors de l'habitat naturel, la meilleure façon de le faire semble être la création d'une banque de graines.

Enfin, la problématique de la protection des plantes rares en milieu naturel fut examinée dans une autre communication, non publiée ici. Cet examen faisait ressortir que la protection des plantes n'est pas aussi simple que celle des animaux et qu'il faudra encore changer beaucoup de mentalités. Il semble aussi que la stratégie de protection doit être la plus globale possible et pas seulement juridique. En fait, ce problème devrait concerner autant les scientifiques que les gouvernants, les groupes de militants que le public averti, car il s'agit du patrimoine qui appartient à toute la communauté québécoise et dont la protection nécessitera la création d'un véritable courant d'opinions.

À une époque où la destruction des espèces et des milieux naturels prend des proportions de plus en plus inquiétantes, la protection des plantes rares apparaît

comme essentielle et le besoin d'obtenir des informations sur elles et de disposer des moyens pour assurer leur bien-être écologique, voire leur survie, semble plus pressant. La tenue d'un colloque portant sur ces problèmes ne pouvait pas survenir à un meilleur moment.

Miroslav M. Grandtner

Président du 4<sup>e</sup> colloque annuel de la  
Société botanique du Québec

## LA CONSERVATION DES PLANTES RARES: LE FONDEMENT BIOLOGIQUE

L. BROUILLET

*Herbier Marie-Victorin, Institut botanique  
Université de Montréal, 4101 est, rue Sherbrooke  
Montréal (Québec) H1X 2B2*

### Résumé

Après un bref examen de la notion de rareté, l'auteur passe en revue les principales hypothèses concernant la genèse de celle-ci, retenant en particulier celle d'une interaction de facteurs géohistoriques et écologiques. On s'attarde ensuite aux conséquences génétiques de l'isolement des populations de plantes rares, puis on examine certains éléments biologiques fondamentaux qui entrent en jeu dans le contrôle des colonies de taxons rares. L'auteur conclut avec une liste des données nécessaires pour déterminer les meilleures méthodes pour préserver les espèces rares de plantes.

### Abstract

The notion of rarity and the main hypotheses regarding its genesis are examined. The widely held hypothesis of an interaction between geo-historical and ecological factors is favored. The genetic consequences of the isolation of populations of rare plants are reviewed. The basic biological factors that play a role in controlling colonies of rare taxa are surveyed. In conclusion, the informations needed to determine the best methods for the preservation of rare plants are listed.

### Introduction

La préservation des espèces et des habitats naturels est devenue de nos jours une préoccupation majeure dans la société occidentale. L'érosion du patrimoine naturel mondial a pris des proportions telles que plusieurs prévoient une catastrophe écologique d'ampleur internationale (Ehrlich, 1980; Elfing, 1984; UICN/PNUE/WWF, 1980). Ce phénomène résulte surtout de l'activité humaine sous toutes ses formes (v.g. Bratton & White, 1981; Dagenais, 1984; Raven, 1976; Sukopp & Trautmann, 1981; Terborgh & Winter, 1980), malgré les bénéfices multiples (ex. potentiel agro-alimentaire ou pharmaceutique, qualité de vie, etc.) dont jouirait l'homme à maintenir écosystèmes et espèces, alors même qu'il méconnaît leur potentiel (Farnsworth, 1984; Lowrance *et al.*, 1984; Nuvick, 1984; UICN/PNUE/WWF, 1980). L'un des aspects prioritaires d'un programme de conservation des ressources naturelles est la sauvegarde de la diversité génétique. Or les espèces rares constituent une fraction importante de cette diversité. C'est pourquoi, partout au monde, on s'est affairé à rédiger des listes de plantes rares (Ayensu, 1981; Jarvis *et al.*, 1981; Lucas & Syngé, 1981).

Au Québec, les premiers travaux d'inventaire systématique des ressources floristiques remontent à la «Flore laurentienne» de Marie-Victorin (1935). Cependant, ce n'est que récemment qu'une liste des plantes vasculaires rares du Québec voyait le jour (Bouchard *et al.*, 1983). Or il ne s'agit là que d'une première étape. Nous devons ensuite connaître les paramètres de la survie de ces espèces, les facteurs qui en limitent la répartition. Comme l'écrit Rabinowitz (1981), il faut disséquer la rareté pour la mieux comprendre.

Dans le présent article, je discute de façon brève la notion de rareté pour m'arrêter ensuite sur son fondement biologique. L'objectif est de déterminer les types de données sur lesquelles devraient reposer les politiques de protection des plantes rares.

### Notion de rareté

La notion de rareté a fait l'objet de nombreuses discussions (v.g. Ayensu, 1981; Belousova & Denissova, 1981; Bouchard *et al.*, 1983; Drury, 1980; Harper, 1981; IUCN, 1981; Rabinowitz, 1981). Soulignons d'abord qu'il s'agit d'un concept

de nature subjective. Ce qui est spectaculaire et beau est souvent perçu comme rare et, à l'inverse, l'on revêt des attributs de la beauté ce qui est rare. L'orchidée, même la plus répandue ou la plus banale, représente dans l'imaginaire populaire le type même de la plante rare. De plus, tout comme dans le cas des flores, la rareté se définit en termes de frontières politiques et on la rattache à la notion de patrimoine national. Cependant, le consensus actuel se fait autour de critères géographiques: une espèce rare ne se trouve qu'en un petit nombre d'individus ou encore seulement dans une aire très restreinte sur un territoire donné. Par exemple, Bouchard *et al.* (1983) considèrent qu'est rare au Québec un taxon qui y compte moins de 20 colonies, concentrées sur une petite aire ou dispersées sur un vaste territoire (tableau I). À ces critères, Rabinowitz (1981) ajouterait celui de l'amplitude écologique du taxon. On constate cependant, en général, qu'une plante est rare parce que son habitat l'est aussi, à cause de caractéristiques biologiques intrinsèques ou parce qu'elle se situe à la limite de son aire.

Dans son texte intitulé «*The meaning of rarity*», Harper (1981) soulève le problème du niveau taxonomique auquel on reconnaît la rareté. Ainsi, qu'en est-il des formes inusitées, morphotypes ou écotypes, d'espèces autrement abondantes? Ne s'inscrivent-elles pas au registre de la diversité biologique? Par exemple, Anderson (1980) a montré que *Prunus gravesii* Small, connu d'une seule localité au Connecticut, n'est qu'un clone mutant de *P. maritima* Marsh, une espèce côtière répandue. Il paraît donc essentiel d'établir d'emblée le statut taxonomique de l'objet examiné, avant d'en étudier à fond la biologie. Cependant, cela ne peut pas toujours se réaliser sans certaines controverses (Drury, 1980).

### Genèse de la rareté

Une fois reconnue la rareté, la question se pose: quels sont les mécanismes qui causent la rareté d'un taxon? Drury (1980) et Stebbins (1980),

entre autres, se sont intéressés aux diverses hypothèses proposées par le passé. Elles pourraient se regrouper comme suit:

#### HYPOTHÈSES HISTORIQUES

La rareté est liée à l'âge du taxon; dans un cas, ce dernier est rare parce que jeune et n'ayant pas eu le temps de se répandre; dans l'autre, un taxon est rare parce que «sénescant», donc moins capable de s'adapter et de s'étendre; le fait qu'on retrouve des taxons rares à la fois parmi les espèces nouvelles (ex. *Stephanomeria malheurensis* L. D., Gottlieb, 1973), d'âge moyen (ex. *Pinus radiata* D. Don, Stebbins, 1980) et anciennes (ex. *Ginkgo biloba* L.) infirme ces explications.

#### HYPOTHÈSES GÉNÉTIQUES

La rareté est liée à la diversité génétique des populations; on fait appel, entre autres, au concept d'appauvrissement du génome; il n'existe aucune évidence à cet effet, plusieurs taxons localisés montrant de hauts niveaux de diversité génétique (Levin *et al.*, 1979; Primack, 1980). Stebbins (1980) propose la «*gene pool-niche interaction theory*». Il y associe facteurs écologiques localisés et diversité génétique au sein des populations, avec mention de l'importance de l'histoire des lignées évolutives. Drury (1980) signale à juste titre qu'on n'a aucune évidence quant à un lien entre faible diversité génétique et restriction écologique. De plus, bien qu'on reconnaisse l'importance de la diversité génétique lorsque entrent en jeu les facteurs aléatoires dans la fluctuation des populations, on peut se demander si, dans l'adaptation immédiate à certaines conditions, ce n'est pas tant la quantité d'allèles différents *per se* que leur qualité qui importe, car elle détermine l'amplitude écologique du taxon.

#### HYPOTHÈSE D'UNE INTERACTION CONSTANTE DE FACTEURS GÉOHISTORIQUES ET ÉCOLOGIQUES

Vuilleumier & Simberloff (1980) soulignent l'importance de l'interaction de ces facteurs dans

TABLEAU I  
Types d'espèces rares

Taille des populations	Répartition géographique	
	Étendue	Restreinte
Grande	<i>Arethusa bulbosa</i> L. <i>Hamamelis virginiana</i> L.	<i>Aster linariifolius</i> L. <i>Pinus rigida</i> Mill.
Petite	<i>Cypripedium reginae</i> Walt.	<i>Cirsium minganense</i> Vict.

la détermination des motifs de répartition de type insulaire d'espèces d'oiseaux des Hautes-Andes. De même, Morisset (1983) utilise de tels arguments pour expliquer la présence et la survie de plantes cordillériennes autour du golfe du Saint-Laurent. En prémisses on peut supposer que les espèces, qu'elles soient largement répandues ou restreintes, possèdent une certaine diversité génétique qui joue un rôle dans les phénomènes d'adaptation (Wallace, 1981). Toutes jouissent d'une certaine amplitude écologique et elles peuvent s'adapter plus ou moins bien, selon les génomes présents au moment de l'établissement des populations, à des conditions variables de milieu à l'intérieur de cette gamme de tolérance. À partir de cela, il est clair que la répartition actuelle des taxons est le produit de l'interaction entre les facteurs écologiques favorables à une espèce et leur localisation dans l'espace et dans le temps (v.g. Reymont, 1983). Des facteurs aléatoires, par exemple des extinctions accidentelles, jouent aussi un rôle dans ce processus, particulièrement au niveau des populations petites ou isolées.

### Insularité

Les colonies de taxons rares sont souvent de faible taille et éloignées les unes des autres (ex. *Eucalyptus caesia* L., Moran & Hopper, 1983), en conséquence de la répartition irrégulière et de l'exiguïté des stations où se trouve leur habitat sur le territoire. Elles sont analogues à des îlots dispersés de façon plus ou moins dense sur l'océan. Le modèle de la biogéographie insulaire de MacArthur & Wilson (1967) (MacArthur, 1972) semblerait approprié pour discuter des effets de l'insularité sur les populations de plantes rares (Berry, 1983), d'autant plus que plusieurs s'en servent comme fondement théorique de la conservation (Dajoz, 1981; Simberloff & Abele, 1976; Wilcox, 1980), malgré les problèmes que soulèvent la théorie et son application (v.g. Janzen, 1983). Bien que ce modèle soit de nature probabiliste, plusieurs auteurs en étendent les conclusions à des cas particuliers (Grant & Grant, 1983; Jennersten *et al.*, 1983; Wright & Hubbell, 1983). Ainsi, selon les prédictions de cette théorie, plus la taille d'une colonie est petite et plus elle est éloignée d'autres colonies, moins grandes sont les chances que de nouveaux immigrants surviennent, alors que la probabilité d'extinction, à la suite de fluctuations aléatoires du nombre d'individus, s'accroît d'emblée.

### Conséquences génétiques

Une telle structure des populations, petites et isolées, peut avoir des conséquences génétiques

à long terme. Ces populations sont sujettes à la dérive génétique et à la consanguinité. Franklin (1980) mentionne trois effets principaux: 1) augmentation du fardeau génétique, avec une perte d'hétérozygoté qui s'accroît à chaque génération de façon inversement proportionnelle à la taille de la population effective; 2) changements aléatoires du phénotype et 3) perte de variabilité génétique et réponse plus lente à la sélection. L'hétérozygoté affecte la longévité, la croissance et la reproduction de certaines espèces (v.g. *Liatris cylindracea* Michx., Schaal & Levin, 1976; *Pinus rigida* Mill., Ledig *et al.*, 1983). Soulé (1980) montre une chute dramatique de l'hétérozygoté lorsque la taille de populations isolées tombe sous un seuil critique. Le fardeau génétique, notoire chez les animaux maintenus en captivité et chez les plantes cultivées (Soulé, 1980), se retrouve aussi dans les populations naturelles, particulièrement lorsqu'elles sont soumises à de hauts niveaux de consanguinité (Klelowski, 1984; Levin, 1984). Les systèmes polymorphes équilibrés, tels ceux retrouvés chez *Oenothera* sous-genre *Oenothera* (Cleland, 1972), imposent un fardeau de ségrégation (Wallace, 1981). Pourtant *O. laciniata* Hill, qui possède un tel système, maintient une forte diversité génétique (Ellstrand & Levin, 1982). On ne sait cependant sous quelle taille critique le fardeau génétique pourrait jouer un rôle défavorable à la survie de la population (Soulé, 1980). La question se pose donc de savoir dans quelle mesure les phénomènes de nature génétique peuvent être tenus responsables de la rareté d'une espèce en nature. Wallace (1981) rappelle d'ailleurs que, même si les membres d'une espèce paraissent bien adaptés à leurs conditions de vie, ils ne le sont pas nécessairement de façon parfaite. Un milieu qui se situe à l'intérieur des seuils écologiques critiques peut permettre la survie de génotypes moins bien intégrés.

À ces problèmes se greffe celui de l'effet du nombre d'individus fondateurs. Il peut influencer de façon directe le patron de variation d'une nouvelle colonie (Franklin, 1980). L'effet du nombre de fondateurs se remarque surtout dans les populations excentriques, qui ont souvent une moins grande diversité génétique que les populations centrales, comme l'illustre le cas du *Pinus rigida* Mill. (Guries & Ledig, 1982), quoiqu'ici la différence soit peu marquée. Cette diversité moindre n'a pas empêché chez cette espèce le développement de caractéristiques qui paraissent liées aux conditions locales (Ledig, Drew & Clark, 1976; Ledig *et al.*, 1977), ou non (Ledig *et al.*, 1975; Ledig, Lambeth & Linzer, 1976).

Par ailleurs, il convient de rappeler que plusieurs caractéristiques biologiques des populations affectent leur structure génétique: démographie



et chevauchement des générations (Soulé, 1980), subdivision de la population et microhabitats (Clegg & Allard, 1972; Hamrick & Holden, 1979), biologie de la reproduction (Esser, 1976; Heslop-Harrison, 1976; Jefferies & Gottlieb, 1983; Levin, 1984; Waller, 1984), mode de pollinisation (Levin, 1979), etc. En retour, la composition génétique de la population influencera les caractéristiques écophysiologiques et la plasticité des individus qui la composent (Antonovics, 1976; Cook, 1976; Jain, 1979; Johnson, 1979; Naylor, 1983).

### Biologie des populations

Avant d'aborder ce sujet, il convient de souligner l'importance des données autécologiques (et plus particulièrement écophysiologiques) pour une telle étude (v.g. Antonovics, 1976; Bazzaz, 1979; Cook, 1976; Mooney, 1976), bien que ces données manquent en général pour les plantes rares (Cook, 1976; Hartmann, 1981). De plus, des observations nombreuses montrent que la plupart des espèces sont rares sur un territoire à cause des caractéristiques particulières de leur habitat (ex. Morisset, 1983; Pigott, 1981). Harper (1981) mentionne également le problème des sites habitables pour des périodes limitées: par exemple, certaines espèces préfèrent les premiers stades successionnels. Cependant, la rareté de certaines conditions abiotiques ne parvient pas à expliquer complètement la rareté d'un taxon, son absence de sites en apparence convenables, le nombre des individus au sein des colonies et leurs variations au cours des ans (Bradshaw, 1981). D'autres facteurs jouent, qu'on peut déceler en étudiant la biologie des populations.

De nombreux travaux présentent les grands principes de la biologie des populations, entre autres ceux de Harper (1977), Jain & Solbrig (1976) et Solbrig *et al.* (1979). On y traite les populations comme des systèmes dynamiques ouverts et on en fournit des modèles (Harper, 1977; Solbrig *et al.*, 1979). Dans ceux-ci, les individus franchissent les différentes étapes du cycle vital — germination, établissement, reproduction, dissémination — et le nombre d'individus qui survit d'une phase à l'autre est réglementé par des taux de mortalité qui résultent de l'interaction entre, d'une part, le programme physiologique et morphogénétique propre à une espèce et, d'autre part, son environnement. Des boucles de rétroaction augmentent la complexité de ces relations. Les composantes abiotiques (climat, sol) du milieu sont indépendantes de la densité de la population, alors que les facteurs biotiques forment des liens complexes avec celle-ci (cf. Gilbert, 1980) et y réagissent de façon dépendante (prédation, compétition, pollinisation zoidophile, etc.). Ce-

pendant, à cause de l'isolement des populations de plantes rares, un facteur peut être minimisé: le taux d'immigration, nul ou presque dans plusieurs cas. Malgré cela, le taux de recrutement ne sera pas nécessairement faible car la reproduction locale est toujours présente. C'est autour des quatre phases principales du développement que s'articulent les recherches concernant la biologie des populations (v.g. Harper, 1977; Wells, 1981): germination, établissement, reproduction, dissémination. C'est ainsi qu'on doit aborder celle des plantes rares.

### GRAINES

Le nombre de graines produites chez plusieurs espèces peut être énorme. Malgré cela, un grand nombre est perdu par suite de la forte mortalité qui survient entre la dissémination et la germination (Cavers, 1983). Certaines espèces possèdent des réservoirs de graines viables dans le sol (Frost, 1981; Harvey & Meredith, 1981), alors que d'autres n'en ont pas (Watkinson, 1981). La longévité des graines d'espèces rares dans le sol est mal connue. On sait cependant que de tels réservoirs existent dans divers types d'habitats (Cavers, 1983) et que, sur un site donné, leur composition varie dans le temps et l'espace (Reichman, 1984). Plusieurs espèces subissent des périodes de dormance, mais on connaît en général peu de choses de la levée de celles-ci chez les taxons rares (Heslop-Harrison, 1976). Cependant, la perturbation du couvert végétal par le feu (Boucher, 1981; Ledig & Fryer, 1974; Moll & Gubb, 1981), le piétinement ou d'autres facteurs (Frost, 1981; Harvey & Meredith, 1981; Prince & Hare, 1981), en réduisant la compétition et en mettant le sol à nu, créent des conditions favorables à la germination de plusieurs espèces.

### PLANTULES

La phase d'établissement des plantules est l'une des plus cruciales pour la survie d'une espèce, et la mortalité est fréquemment élevée à ce stade, bien que cela varie grandement selon les taxons (Cook, 1979). Cette mortalité peut dépendre de facteurs abiotiques (Frost, 1981; Graber, 1980) ou biotiques (Harvey & Meredith, 1981); le succès de l'établissement d'une plantule peut dépendre de la création d'un lien interactif avec une autre espèce, que ce soit par parasitisme (Macior, 1980) ou par symbiose (Wells, 1981). La survie des plantules varie dans le temps et dans l'espace (Tremlett *et al.*, 1984). Enfin, la composition génétique des individus d'une cohorte joue aussi un rôle; ainsi, Waller (1984) a montré une différence dans le taux de survie des plantules

provenant de fleurs cléistogames et chasmogames chez *Impatiens*.

#### INDIVIDUS ÉTABLIS

Le mode de développement (annuel, bisannuel, vivace, arbustif ou arborescent) et la stratégie reproductrice (sémelparie ou itéroparie) conditionnent en grande partie les caractéristiques démographiques (longévité, survie, âge à la reproduction, etc.) des populations de plantes (Harper, 1977). La forme et le taux de croissance sont des paramètres importants de la survie et de la longévité (Dransfield, 1981; Frost, 1981). D'ailleurs, certaines populations se maintiennent beaucoup plus par la propagation végétative que par les graines (Keddy *et al.*, 1983). Les facteurs abiotiques (Graber, 1980; Harvey & Meredith, 1981) aussi bien que la prédation (Harper, 1981; Harvey & Meredith, 1981), les pathogènes (Boucher, 1981) ou la compétition (Frost, 1981; Ledig & Fryer, 1974; Prince & Hare, 1981; Ranwell, 1981) peuvent agir à ce niveau. Harper (1977) passe d'ailleurs ces facteurs en revue. Certains taxons rares sont parfois plus compétitifs dans leur habitat que les espèces plus communes (Rabinowitz, 1981). Enfin, l'allocation des ressources aux divers organes se fait selon les contraintes du milieu (Davy & Jefferies, 1981) et cela pourrait affecter la longévité d'un individu. On sait par exemple qu'un effort de reproduction accru peut parfois réduire la longévité de façon significative.

#### REPRODUCTION

Dransfield (1981), Esser (1976) et Heslop-Harrison (1976) soulignent l'importance de la biologie de la reproduction dans le maintien des espèces rares. Il s'agit sans aucun doute d'une étape critique dans le cycle vital d'une espèce, qui affecte à la fois la survie à long terme de la colonie et celle, plus immédiate, des individus matures. L'allocation des ressources détermine souvent les individus qui pourront se reproduire (Wolfe, 1983). On trouve les principes généraux et des exemples de la biologie de la reproduction, entre autres, chez Godley (1979) pour les systèmes reproducteurs, chez Faegri & Van der Pijl (1979) pour la pollinisation, et chez Van der Pijl (1983) pour la dissémination. Le système reproducteur détermine la façon dont les graines sont produites: allogamie (Ledig & Fryer, 1974), autogamie, ou apomixie (Graber, 1980), et influence aussi en partie le nombre de graines produites. Les conditions de l'environnement déterminent la phénologie (Frost, 1981). Le broutage peut, par exemple, affecter l'intensité de la reproduction (Harvey & Meredith, 1981). L'étalage floral détermine l'attraction des pollinisateurs (De Steven, 1983). Ces derniers sont en général peu spéci-

fiques (Feinsinger, 1983) et certaines espèces sont visitées par un véritable cortège d'insectes (Keddy *et al.*, 1983; Macior, 1980). Par contre, on peut penser que ces pollinisateurs, eux-mêmes non spécialisés, ont besoin d'une cohorte d'hôtes pour subsister. Si ces plantes sont adversement affectées par un changement dans le milieu et que la floraison s'effectue mal, il est possible que le nombre de pollinisateurs tombe, ce qui affecterait en retour l'espèce rare. D'autre part, certaines espèces de plantes ont des pollinisateurs très spécifiques, souvent étroitement coévolués. Dans le cas de colonies isolées ou de populations nouvelles, il est possible qu'elles attendent longtemps l'arrivée du pollinisateur, qui doit d'abord trouver les plantes. Parfois aussi, l'habitat peut s'avérer marginal pour le pollinisateur, qui n'arrive pas à s'établir ou à se maintenir à long terme. De plus, certains pathogènes parasitent le système de pollinisation et affectent directement la reproduction (Jennersten *et al.*, 1983). Parfois, une espèce fleurit rarement, ce qui affecte sa dissémination (Philbrick, 1981, 1982, 1984; Philbrick & Crow, 1983). Une fois la pollinisation effectuée, divers facteurs, intrinsèques (par exemple les systèmes d'incompatibilité) ou encore extrinsèques (par exemple la température ou la sécheresse), peuvent empêcher la fécondation. La production de graines peut être réduite par avortement ou prédation (De Steven, 1982; Greig-Smith & Sagar, 1981). Cette production est d'ailleurs sujette à des variations significatives d'année en année, comme chez *Hamamelis virginiana* L. (De Steven, 1983). Le mode de dissémination des graines détermine en partie le potentiel de colonisation de nouveaux sites ou d'élargissement d'une colonie (Frost, 1981; Graber, 1980; Harvey & Meredith, 1981; Keddy *et al.*, 1983). Ces exemples illustrent bien la complexité des facteurs en interaction qui régissent la reproduction d'une espèce rare.

#### Conclusion

On peut résumer ainsi les connaissances modernes concernant la biologie des espèces rares:

(1) L'interaction constante de facteurs géo-historiques et écologiques semble responsable de la rareté de certaines plantes. En général, les espèces rares le sont parce que leur habitat l'est aussi.

(2) Bien qu'il soit difficile d'établir une causalité génétique de la rareté, on peut penser que la structure insulaire et la marginalité des populations d'espèces rares pourraient avoir des conséquences défavorables, à long terme, sur leur diversité génétique.

(3) Des facteurs qui agissent à tous les stades du cycle vital d'une espèce de plante peuvent limiter la taille de ses populations et leur dissémination. On ne peut établir, *a priori*, de causes uniformes ou générales à ce phénomène.

Quelles conclusions tirer alors en ce qui concerne la protection des plantes rares? Il est plus facile et moins coûteux de maintenir des populations, et la diversité génétique qui s'y trouve, en milieu naturel que de le faire en culture (Raven, 1976). Or il est essentiel de connaître à fond la biologie des espèces que l'on veut préserver (Ayensu, 1981; Dransfield, 1981; Drury, 1980; Frankel, 1976; Hartmann, 1981; Massey & Whitson, 1980; Wells, 1981; White & Bratton, 1981), surtout lorsqu'on réalise qu'il est impossible d'établir réserves ou parcs sans un certain niveau

d'intervention de la part des gestionnaires (Elfing, 1984; Foster, 1980; Gilbert, 1980; Goodman, 1980; Frost, 1981; Harvey & Meredith, 1981; Moll & Gubb, 1981; Pyle, 1980; Soulé & Wilcox, 1980; Tikhomirov, 1981). Or une telle politique reste vraie même lorsque, en dernier recours, on décide de cultiver ces taxons pour les sauver (Esser, 1976; Hawkes, 1976; Heslop-Harrison, 1976; Keddy, 1983). Quant à la diversité génétique, il est préférable de maintenir un nombre maximal de sites de chaque espèce, afin de leur fournir la plus grande amplitude écotypique possible et compte tenu des probabilités d'extinction accidentelle.

Au Québec, à l'heure actuelle, il n'existe aucun programme systématique d'étude de la biologie des espèces végétales rares, particulièrement

TABLEAU II

Données biologiques nécessaires pour la gestion des populations d'espèces rares<sup>1</sup>

Génétique	Structure génétique Caryologie
Autécologie	Écophysiologie Variation phénotypique aux différentes phases du cycle vital Biologie des populations <ol style="list-style-type: none"> <li>1 – Établissement               <ul style="list-style-type: none"> <li>Présence et importance d'un réservoir de graines</li> <li>Présence, nombre et origine des nouveaux individus</li> <li>Mode et conditions d'établissement</li> <li>Causes de mortalité</li> </ul> </li> <li>2 – Maintien               <ul style="list-style-type: none"> <li>Structure démographique</li> <li>Présence et origine des cohortes</li> <li>Relations spatiales entre individus ou cohortes</li> <li>Facteurs biotiques (prédation, compétition, etc.)</li> <li>Causes de mortalité</li> </ul> </li> <li>3 – Reproduction               <ul style="list-style-type: none"> <li>Présence et taille de la population effective</li> <li>Phénologie</li> <li>Allocation des ressources</li> <li>Système reproducteur</li> <li>Mode de pollinisation</li> <li>Production des fruits et graines</li> <li>Facteurs affectant la reproduction</li> <li>Causes de mortalité des graines</li> </ul> </li> <li>4 – Dissémination               <ul style="list-style-type: none"> <li>Types de propagule</li> <li>Mode de dissémination</li> <li>Efficacité de la dissémination</li> <li>Causes de mortalité</li> </ul> </li> </ol>
Synécologie	Communauté végétale Stade successional (pour les différentes phases du cycle vital, selon le cas) Cadre biophysique Stabilité et susceptibilité de la communauté aux perturbations

<sup>1</sup> Voir Ayensu (1981); Bratton & White (1980); Drury (1980); Massey & Whitson (1980) pour de plus amples détails.

celles qui sont menacées. Tout au plus disposons-nous de quelques rapports du Comité pour la sauvegarde des espèces menacées au Québec de l'Association des biologistes du Québec (Dagenais, 1984) et du Comité sur le statut des espèces menacées d'extinction au Canada (CSEMDC/COSEWIC) (v.g. Vincent, 1981). Ces rapports montrent surtout l'étendue de notre ignorance. Le tableau II résume les données principales qu'il serait nécessaire de réunir pour une préservation et une gestion adéquates de ces ressources naturelles. Cependant, des données ne suffisent pas à protéger les espèces de plantes rares. Il appartient aux gestionnaires du patrimoine naturel, aux décideurs publics, d'établir d'abord une politique de base quant à la préservation des espèces et des habitats naturels en général, et des espèces rares en particulier. Une loi des espèces vulnérables et menacées ne représenterait qu'un élément de cette politique. Il faudrait s'assurer de plus que celle-ci s'intègre aux autres politiques, notamment à celles touchant l'aménagement du territoire.

Par ailleurs, il faut procéder à un inventaire des espèces à protéger, et récolter les données de base à leur sujet, tel que mentionné plus haut. Il s'agit ensuite d'établir une liste des priorités de recherche et d'aménagement. C'est à partir des données scientifiques recueillies que l'on pourra élaborer des modèles d'aménagement pour les espèces et leurs habitats. À cette fin, il est nécessaire de s'assurer que des sites suffisamment grands soient protégés, que ce soit au sein de parcs, de réserves écologiques ou par tout autre moyen. L'impact de l'activité humaine autour et possiblement dans ces sites devrait être évalué avec soin, comme le montre l'exemple de *Potentilla robbinsiana* Oakes (Graber, 1980). On devrait aussi préserver le plus grand nombre possible de populations indépendantes, dans l'ensemble de l'aire du taxon à protéger : cela seul peut assurer la survie à long terme et le maintien de la diversité génétique. Enfin, lorsque le permettent les conditions, on devrait tenter de rétablir les populations éteintes d'espèces menacées ou vulnérables. Ce n'est que par une politique cohérente et globale, fondée sur une connaissance approfondie de la biologie des populations, que pourront être sauvegardées les espèces de plantes rares.

### Remerciements

Je tiens à remercier Monsieur Raymond Martin pour de nombreuses discussions sur les systèmes écologiques, Monsieur Pierre Morisset, Madame Lesley Lovett Doust et un réviseur anonyme pour avoir commenté la version originale de ce texte, y apportant de nombreuses améliorations.

### Références

- ANDERSON, G. J., 1980. The status of the very rare *Prunus gravesii* Small. — *Rhodora*, 82: 13-129.
- ANTONOVICS, J., 1976. The input from population genetics: «The new ecological genetics». — *Syst. Bot.*, 1: 233-245.
- AYENSU, E. S., 1981. Assessment of threatened plant species in the United States. — Pages 19-58 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- BAZZAZ, F. A., 1979. The physiological ecology of plant succession. — *An. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 351-371.
- BELOUSSOVA, L. & L. DENISSOVA, 1981. The USSR Red Data Book and its compilation. — Pages 93-99 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- BERRY, R. J., 1983. Diversity and differentiation: the importance of island biology for general theory. — *Oikos*, 41: 523-529.
- BOUCHARD, A., D. BARABÉ, M. DUMAIS & S. HAY, 1983. Les plantes vasculaires rares du Québec. — *Syllogeus*, n° 98, 79 p.
- BOUCHER, C., 1981. Autecological and population studies of *Orothamnus zeyheri* in the Cape of South Africa. — Pages 343-353 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- BRADSHAW, M. E., 1981. Monitoring grassland plants in Upper Teesdale, England. — Pages 241-251 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- BRATTON, S. P. & P. S. WHITE, 1981. Rare and endangered plant species management: Potential threats and practical problems in US national parks and preserves. — Pages 459-474 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- CAVERS, P. B., 1983. Seed demography. — *Can. J. Bot.*, 61: 3578-3590.
- CLEGG, M. T. & R. W. ALLARD, 1972. Patterns of genetic differentiation in the slender wild oat species *Avena barbata*. — *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, 69: 1820-1824.
- CLELAND, R. E., 1972. *Oenothera*: Cytogenetics and evolution. — Academic Press, London, 370 p.
- COOK, C. D. K., 1976. Autecology. — Pages 207-210 in J. B. Simmons, R. I. Beyer, P. E. Brandham, G. L. Lucas, & V. T. H. Parry (eds.). Conservation of threatened plants. NATO Conf. Series I, Ecology. Vol. 1. Plenum Press, New York, 336 p.
- COOK, R. E., 1979. Patterns of juvenile mortality and recruitment in plants. — Pages 207-231 in O.T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson & P. H. Raven (eds.). Topics in plant population biology. Columbia University Press, New York, 589 p.
- DAGENAIS, J., 1984. Rapport sur la situation de l'ail des bois (*Allium tricoccum*) au Québec (rapport préliminaire). — Rapport COSEMEQ, ABQ. Québec, 62 p.

- DAJOZ, R., 1981. Le peuplement des îles et la théorie de MacArthur et Wilson. Application aux coléoptères Tenebrionidae des îles grecques. Conséquences pratiques pour la conservation des espèces. — Mém. Soc. Biogéogr. (Paris) (3ième série), II: 23-26.
- DAVY, A. J. & R. L. JEFFERIES, 1981. Approaches to the monitoring of rare plant populations. — Pages 219-232 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- DE STEVEN, D., 1982. Seed production and seed mortality in a temperate forest shrub (witch-hazel, *Hamamelis virginiana*). — J. Ecol., 70: 437-443.
- DE STEVEN, D., 1983. Floral ecology of witch-hazel (*Hamamelis virginiana*). — Mich. Bot., 22: 163-171.
- DRANSFIELD, J., 1981. The biology of Asiatic rattans in relation to the rattan trade and conservation. — Pages 179-186 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- DRURY, W. H., 1980. Rare species of plants. — Rhodora, 82: 3-48.
- EHRlich, P. R., 1980. The strategy of conservation, 1980-2000. — Pages 329-344 in M. E. Soulé & B. A. Wilcox (eds.). Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, Sunderland, Mass., 395 p.
- ELFING, C., 1984. Can technology save tropical forests? — BioScience, 34: 350-352.
- ELLSTRAND, N. C. & D. A. LEVIN, 1982. Genotypic diversity in *Oenothera laciniata* (Onagraceae), a permanent translocation heterozygote. — Evolution, 36: 63-69.
- ESSER, K., 1976. Genetic factors to be considered in maintaining living plant collections. — Pages 185-198 in J. B. Simmons, R. I. Beyer, P. E. Brandham, G. L. Lucas, & V. T. H. Parry (eds.). Conservation of threatened plants. NATO Conf. Series I, Ecology. Vol. 1. Plenum Press, New York, 336 p.
- FAEGRI, K. & L. VAN DER PIJL, 1979. The principles of pollination ecology. 3<sup>rd</sup> revised edition. — Pergamon Press, Oxford, 244 p.
- FARNSWORTH, N. R., 1984. How can the well be dry when it is filled with water? — Econ. Bot., 38: 4-13.
- FEINSINGER, P., 1983. Coevolution and pollination. — Pages 283-310 in D. J. Futuyama & M. Slatkin (eds.). Coevolution. Sinauer Associates Sunderland, Mass., 555 p.
- FOSTER, R. B., 1980. Heterogeneity and disturbance in tropical vegetation. — Pages 75-92 in M. E. Soulé & B. A. Wilcox (ed.). Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, Sunderland, Mass., 395 p.
- FRANKEL, O., 1976. The time scale of concern. — Pages 245-248 in J. B. Simmons, R. I. Beyer, P. E. Brandham, G. L. Lucas, & V. T. H. Parry (eds.). Conservation of threatened plants. NATO Conf. Series I, Ecology. Vol. 1. Plenum Press, New York, 336 p.
- FRANKLIN, I. R., 1980. Evolutionary change in small populations. — Pages 135-149 in M. E. Soulé & B. A. Wilcox (eds.). Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, Sunderland, Mass., 395 p.
- FROST, L. C., 1981. The study of *Ranunculus ophio-glossifolius* and its successful conservation at the Badgeworth nature reserve, Gloucestershire. — Pages 481-489 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- GILBERT, L. E., 1980. Food web organization and the conservation of neotropical diversity. — Pages 11-33 in M. E. Soulé & B. A. Wilcox (eds.). Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, Sunderland, Mass., 395 p.
- GODLEY, E. J. (ed.), 1979. Reproduction in flowering plants. Int. Symp., Christchurch, N.Z., 5-10 Feb. 1979. — New Zealand J. Bot., 17: 425.
- GOODMAN, D., 1980. Demographic intervention for closely managed populations. — Pages 171-195 in M. E. Soulé & B. A. Wilcox (ed.). Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, Sunderland, Mass., 395 p.
- GOTTLIEB, L. D., 1973. Genetic differentiation, sympatric speciation and the origin of a diploid species of *Stephanomeria*. — Amer. J. Bot., 60: 545-553.
- GRABER, R. E., 1980. The life history and ecology of *Potentilla Robbinsiana*. — Rhodora, 82: 131-140.
- GRANT, B. R. & P. R. GRANT, 1983. Fission and fusion in a population of Darwin's finches: an example of the value of studying individuals in ecology. — Oikos, 41: 530-547.
- GREIG-SMITH, J. & G. R. SAGAR, 1981. Biological causes of local rarity in *Carlina vulgaris*. — Pages 389-400 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- GURIES, R. P. & F. T. LEDIG, 1982. Genetic diversity and population structure in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.). — Evolution, 36: 387-402.
- HAMRICK, J. L., 1979. Genetic variation and longevity. — Pages 84-114 in O. T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson & P. H. Raven (eds.). Topics in plant population biology. Columbia University Press, New York, 589 p.
- HAMRICK, J. L. & L. R. HOLDEN, 1979. Influence of microhabitat heterogeneity on gene frequency distribution and gametic phase disequilibrium in *Avena barbata*. — Evolution, 33: 521-533.
- HARPER, J. L., 1977. Population biology of plants. — Academic Press, London, 892 p.
- HARPER, J. L., 1981. The meanings of rarity. — Pages 189-203 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- HARTMANN, H. E. K., 1981. Ecology, distribution and taxonomy in Mesembryanthemaceae as a basis for conservation decisions. — Pages 297-303 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- HARVEY, H. J. & T. C. MEREDITH, 1981. Ecological studies of *Peudacenum palustre* and their implications for conservation management at Wicken Fen, Cambridgeshire. — Pages 365-378 in H. Synge (ed.).

- The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- HAWKES, J. G., 1976. Sampling gene pools. — Pages 145-154 in J. B. Simmons, R. I. Beyer, P. E. Brandham, G. L. Lucas & V.T.H. Parry (ed.). Conservation of threatened plants. NATO Conf. Series I, Ecology. Vol. 1. Plenum Press, New York, 336 p.
- HESLOP-HARRISON, J., 1976. Reproductive physiology. — Pages 199-205 in J. B. Simmons, R. I. Beyer, P. E. Brandham, G. L. Lucas, & V. T. H. Parry (eds.). Conservation of threatened plants. NATO Conf. Series I, Ecology. Vol. 1. Plenum Press, New York, 336 p.
- IUCN, 1981. The IUCN Red Data Book categories. — Pages 531-540 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- JAIN, S., 1979. Adaptive strategies: Polymorphism, plasticity, and homeostasis. — Pages 160-187 in O. T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson, & P. H. Raven (eds.). Topics in plant population biology. Columbia University Press, New York, 589 p.
- JAIN, S. & O. T. SOLBRIG (eds.), 1976. Plant population biology at the crossroads. Symposium, ASPT and Systematics Section of BSA, 1976. — Syst. Bot., 1: 201-316.
- JANZEN, D. H., 1983. No park is an island: increase in interference from outside as park size decreases. — *Oikos*, 41: 402-410.
- JARVIS, C., C. LEON & S. OLDFIELD, 1981. Appendix 2. Bibliography of Red Data Books and threatened plant lists. — Pages 513-529 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- JEFFERIES, R. L. & L. D. GOTTLIEB, 1983. Genetic variation within and between populations of the asexual plant *Puccinellia x phryganodes*. — *Can. J. Bot.*, 61: 774-779.
- JENNERSTEN, O., S. G. NILSSON & U. WASTLJUNG, 1983. Local plant populations as ecological islands: the infection of *Viscaria vulgaris* by the fungus *Ustilago violacea*. — *Oikos*, 41: 391-395.
- JOHNSON, G. B., 1979. Enzyme polymorphism: Genetic variation in the physiological phenotype. — Pages 62-83 in O. T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson, & P. H. Raven (eds.). Topics in plant population biology. Columbia University Press, New York, 589 p.
- KEDDY, C. J., P. A. KEDDY & R. J. PLANCK, 1983. An ecological study of *Cyripedium passerinum* Rich. (sparrow's egg lady-slipper, Orchidaceae) on the north shore of Lake Superior. — *Can. Field-Nat.*, 97: 268-274.
- KEDDY, P. A., 1983. Transplanting rare plants to protect them: a plant ecologist's perspective. — *CBA/ABC Bull.*, 16: 13-15.
- KLELOWSKI, E. J. Jr., 1984. Mutational load in clonal plants: A study of two fern species. — *Evolution*, 38: 417-426.
- LEDIG, F. T. & J. H. FRYER, 1974. Genetics of pitch pine. — Pap. USDA For. Serv. Res. no. WO-27, 14 p.
- LEDIG, F. T., J. G. CLARK & A. P. DREW, 1977. The effects of temperature treatment on photosynthesis of pitch pine from northern and southern latitudes. — *Bot. Gaz.*, 138: 7-12.
- LEDIG, F. T., A. P. DREW & J. G. CLARK, 1976. Maintenance and constructive respiration, photosynthesis, and net assimilation rate in seedlings of pitch pine (*Pinus rigida* Mill.). — *Ann. Bot.*, 40: 289-300.
- LEDIG, F. T., R. P. GURIES & B. A. BONEFELD, 1983. The relation of growth to heterozygosity in pitch pine. — *Evolution*, 37: 1227-1238.
- LEDIG, F. T., C. C. LAMBETH & D. I. H. LINZER, 1976. Nursery evaluation of a pitch pine provenance trial. — Pages 93-108 in Proc. 23rd northeastern Forest Tree Improvement Conf., New Brunswick, N. J.
- LEDIG, F. T., B. J. ZOBEL & M. F. MATTHIAS, 1975. Geoclimatic patterns in specific gravity and tracheid length in wood of pitch pine. — *Can. J. For. Res.*, 5: 318-329.
- LEVIN, D. A., 1979. Pollinator foraging behavior: Genetic implications for plants. — Pages 131-153 in O. T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson, & P. H. Raven (eds.). Topics in plant population biology. Columbia University Press, New York, 589 p.
- LEVIN, D. A., 1984. Inbreeding depression and proximity-dependent crossing success in *Phlox drummondii*. — *Evolution*, 38: 116-127.
- LEVIN, D. A., K. RITTER & N. C. ELLSTRAND, 1979. Protein polymorphism in the narrow endemic *Oenothera organensis*. — *Evolution*, 33: 534-542.
- LOWRANCE, R., R. TODD, J. FAIL Jr., O. HENDRICKSON Jr., R. LEONARD & L. ASMUSSEN, 1984. Riparian forests as nutrient filters in agricultural watersheds. — *BioScience*, 34: 374-377.
- LUCAS, G. & H. SYNGE, 1981. The assessment and conservation of threatened plants around the world. — Pages 3-18 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- MacARTHUR, R. H., 1972. Geographical ecology: Patterns in the distribution of species. — Harper & Row, New York, 269 p.
- MacARTHUR, R. H. & E. O. WILSON, 1967. The theory of island biogeography. — Princeton University Press, Princeton, N. J., 203 p.
- MACIOR, L. W., 1980. Population ecology of the furbish lousewort, *Pedicularis furbishiae* S. Wats. — *Rhodora*, 82: 105-111.
- MARIE-VICTORIN, Fr., 1935. Flore laurentienne. — Imprimerie de La Salle, Montréal, 917 p.
- MASSEY, J. R. & P. D. WHITSON, 1980. Species biology, the key to plant preservation. — *Rhodora*, 82: 97-103.
- MOLL, E. J. & A. A. GUBB, 1981. Aspects of the ecology of *Staavia dodii* in the South Western Cape of South Africa. — Pages 331-342 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- MOONEY, H. A., 1976. Some contributions of physiological ecology to plant population biology. — *Syst. Bot.*, 1: 269-283.

- MORAN, G. F. & S. D. HOPPER, 1983. Genetic diversity and the insular population structure of the rare granite rock species, *Eucalyptus caesia* Benth. — *Aust. J. Bot.*, 31: 161-172.
- MORISSET, P., 1983. Localisation et abondance des plantes vasculaires arctiques-alpines et rares des falaises du Parc national Forillon. — Parcs Canada, Québec, Rapport non publié, 468 p.
- NAYLOR, J. M., 1983. Studies on the genetic control of some physiological processes in seeds. — *Can. J. Bot.*, 61: 3561-3567.
- NUVICK, D. N., 1984. Genetic diversity in major farm crops on the farm and in reserve. — *Econ. Bot.*, 38: 161-179.
- PHILBRICK, C. T., 1981. Some notes regarding pollination in a New Hampshire population of *Podostemum ceratophyllum* Michx. (Podostemaceae). — *Rhodora*, 83: 319-321.
- PHILBRICK, C. T., 1982. New locations for *Podostemum ceratophyllum* Michx. (Podostemaceae) in New Hampshire and Maine, with some comments on a unique floral form. — *Rhodora*, 84: 301-303.
- PHILBRICK, C. T., 1984. Aspects of floral biology, breeding system, and seed and seedling biology in *Podostemum ceratophyllum* (Podostemaceae). — *Syst. Bot.*, 9: 166-174.
- PHILBRICK, C. T. & G. E. CROW, 1983. The distribution of *Podostemum ceratophyllum* Michx. (Podostemaceae). — *Rhodora*, 85: 325-341.
- PIGOTT, C. D., 1981. The status, ecology and conservation of *Tilia platyphyllos* in Britain. — Pages 305-317 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- PRIMACK, R. B., 1980. Phenotypic variation of rare and widespread species of *Plantago*. — *Rhodora*, 82: 87-95.
- PRINCE, S. D. & A. D. R. HARE, 1981. *Lactuca saligna* and *Publicaria vulgaris* in Britain. — Pages 379-388 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- PLYLE, R. M., 1980. Management of nature reserves. — Pages 319-327 in M. E. Soulé & B. A. Wilcox (eds.). Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, Sunderland, Mass., 395 p.
- RABINOWITZ, D., 1981. Seven forms of rarity. — Pages 205-217 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- RANWELL, D. S., 1981. Introduced coastal plants and rare species in Britain. — Pages 413-419 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- RAVEN, P. H., 1976. Ethics and attitudes. — Pages 155-180 in J. J. Simmons, R. I. Beyer, P. E. Brandham, G. L. Lucas, & V. T. H. Parry (eds.). Conservation of threatened plants. NATO Conf. Series I, Ecology. Vol. 1. Plenum Press, New York, 336 p.
- REICHMAN, O. J., 1984. Spatial and temporal variation in seed distribution in Sonoran Desert soils. — *J. Biogeogr.*, 11: 1-11.
- REYMENT, R. A., 1983. Palaeontological aspects of island biogeography: colonization and evolution of mammals on Mediterranean islands. — *Oikos*, 41: 299-306.
- SCHAAL, B. A. & D. A. LEVIN, 1976. The demographic genetics of *Liatrix cylindracea* Michx. (Compositae). — *Am. Nat.*, 110: 191-206.
- SIMBERLOFF, D. S. & L. G. ABELE, 1976. Island biogeography theory and conservation practice. — *Science*, 191: 285-286.
- SOLBRIG, O. T., S. JAIN, G. B. JOHNSON & P. H. RAVEN (eds.), 1979. Topics in plant population biology. — Columbia University Press, New York, 589 p.
- SOULÉ, M. E., 1980. Thresholds for survival: Maintaining fitness and evolutionary potential. — Pages 151-169 in M. E. Soulé & B. A. Wilcox (eds.). Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, Sunderland, Mass., 395 p.
- STEBBINS, G. L., 1980. Rarity of plant species: a synthetic viewpoint. — *Rhodora*, 80: 77-86.
- SUKOPP, H. & W. TRAUTMANN, 1981. Causes of the decline of threatened plants in the Federal Republic of Germany. — Pages 113-116 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- TERBORGH, J. & B. WINTER, 1980. Some causes of extinction. — Pages 119-133 in M. E. Soulé & B. A. Wilcox (eds.). Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, Sunderland, Mass., 395 p.
- TIKHOMIROV, V. N., 1981. Regional rare plant conservation schemes in the USSR. — Pages 101-104 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- TREMLETT, M., J. W. SILVERTOWN & C. TUCKER, 1984. An analysis of spatial and temporal variation in seedling survival of a monocarpic perennial, *Conium maculatum*. — *Oikos*, 43: 41-45.
- UICN/PNU/WWF, 1980. Stratégie mondiale de la conservation. 2<sup>e</sup> édition. — UICN, Suisse.
- VAN DER PIJL, L., 1983. Principles of dispersal in higher plants. 3<sup>rd</sup> revised edition. — Springer-Verlag, Berlin, 214 p.
- VINCENT, G., 1981. *Phegopteris hexagonoptera*, espèce rare et menacée. — *Bull. SAJIB*, 6: 2-24.
- VUILLEUMIER, F. & D. SIMBERLOFF, 1980. Ecology versus history as determinants of patchy and insular distribution in High Andean birds. — *Evol. Biol.*, 12: 235-379.
- WALLACE, B., 1981. Basic population genetics. — Columbia University Press, New York, 688 p.
- WALLER, D. M., 1984. Differences in fitness between seedlings derived from cleistogamous and chasmogamous flowers in *Impatiens capensis*. — *Evolution*, 38: 427-440.

- WARD, L. K., 1981. The demography, fauna and conservation of *Juniperus communis* in Britain. — Pages 319-329 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- WATKINSON, A. R., 1981. The population ecology of winter annuals. — Pages 253-264 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- WELLS, T. C. E., 1981. Population ecology of terrestrial orchids. — Pages 281-295 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- WHITE, P. S. & S. P. BRATTON, 1981. Monitoring vegetation and rare plant populations in US national parks and preserves. — Pages 265-278 in H. Synge (ed.). The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley & Sons, Chichester, 558 p.
- WILCOX, B. A., 1980. Insular ecology and conservation. — Pages 95-117 in M. E. Soulé & B. A. Wilcox (eds.). Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, Sunderland, Mass., 395 p.
- WOLFE, L. M., 1983. The effect of plant size on reproductive characteristics in *Erythronium americanum* (Liliaceae). — Can. J. Bot., 61: 3489-3493.
- WRIGHT, S. J. & S. P. HUBBELL, 1983. Stochastic extinction and reserve size: a focal species approach. — Oikos, 41: 466-476.





## LA CONSERVATION ARTIFICIELLE DES PLANTES RARES

D. BARABÉ, N. CORNELLIÉ

Jardin botanique de la Ville de Montréal  
4101 est, rue Sherbrooke, Montréal (Québec) H1X 2B2

et

S. LALIBERTÉ

Département des sciences forestières  
Université Laval, Québec G1K 7P4

### Résumé

Les auteurs présentent différentes façons de conserver artificiellement les plantes rares: l'entretien de collections de plantes vivantes, les banques de semences et la culture *in vitro*. Les exigences techniques, les avantages et les désavantages sont discutés dans chaque cas.

### Abstract

The authors present different methods to preserve rare plants artificially: the maintenance of living collections, seed banks and *in vitro* culture. Technical requirements, advantages and disadvantages are discussed for each method.

### Introduction

Certains auteurs estiment qu'il existerait environ 10 millions d'espèces d'organismes dans le monde. Sur ce nombre, 8,5 millions ne seraient pas encore décrites (Raven *et al.*, 1971) et, comme l'écrit Brumback (1981), au rythme auquel les organismes sont détruits sur notre planète, plusieurs de ces espèces vont disparaître avant de l'avoir été. À la fin du 20<sup>e</sup> siècle, le taux d'extinction des espèces, s'il n'y a pas de changement dans notre politique face à la conservation, sera de 100 à 1000 fois le taux normal (Lovejoy, 1976). Ceci représente une réduction de 1/3 dans la diversité des organismes vivants et une disparition d'au moins 500 000 espèces (Brumback, 1981).

En ce qui concerne les végétaux par exemple, il existe entre 225 000 et 250 000 espèces de plantes à fleurs, selon l'auteur considéré. Lucas & Syngé (1978) estiment que 10% d'entre elles nécessiteraient une protection. Un autre chercheur (Simmons, 1976) évalue ce nombre à 50 000. Ces chiffres montrent que le problème des espèces végétales en danger est bel et bien réel, tant à l'échelle locale qu'internationale (Koopowitz & Kaye, 1983).

La rareté est un phénomène qui résulte de la biologie de l'espèce et de l'écologie de l'habitat (Brouillet, 1985; Frankel & Soulé, 1981; Reveal & Broome, 1979; Syngé, 1981). Comme la survie des espèces est dépendante de l'habitat, la destruction ou l'altération de ce dernier peut conduire à leur disparition. Il ne reste alors que la culture artificielle pour assurer la conservation de certains représentants.

*Paphiopedilum spicerianum* (Reichb. f.) Pfitzer est une orchidée qui est cultivée depuis au moins 100 ans, partout à travers le monde, par presque tous les orchidophiles amateurs. De culture facile, cette espèce s'est répandue rapidement comme plante ornementale. Originaire des Indes, elle est considérée comme rare dans ce pays. À l'opposé, nous avons l'*Hyophorbe amarilicaulis* Martius. Ce palmier originaire de la Mauritanie, où il ne subsisterait maintenant qu'un seul représentant à l'état naturel, est cultivé au Jardin botanique de Montréal. Or, d'après les données de l'Union internationale pour la conservation de la nature, il n'est cultivé que dans un autre jardin botanique. Laquelle de ces deux espèces est la plus en danger, si l'on fait abstraction du nombre de re-

présentants qu'on trouve à l'état naturel? La réponse est claire pour plusieurs d'entre nous: la culture répandue du *Paphiopedilum spicerianum* le sauvera de l'extinction, s'il vient à disparaître de son milieu naturel. Mais, la culture sauve-t-elle réellement l'espèce, en tant qu'entité biologique, ou des représentants génétiquement modifiés, au fil des ans, de celle-ci? Malgré l'écart génétique qui risque de se creuser entre les spécimens cultivés et ceux qui croissent ou croissaient dans leurs niches écologiques naturelles, nous sommes portés à croire, pour des raisons d'ordre esthétique, scientifique et économique, qu'il vaut mieux conserver une espèce en culture que de la voir disparaître complètement.

Les raisons qui justifient la conservation artificielle des espèces rares ont été exposées dans d'autres travaux (v.g. Brumback, 1981; Syngé & Townsends, 1979). Dans le présent article, nous traiterons sommairement des problèmes que pose la conservation artificielle des plantes, tout en considérant l'aspect de leur intégrité génétique. Nous disons bien problèmes, car la conservation naturelle, c'est-à-dire la protection de l'habitat où vit une espèce, est de loin préférable à la conservation artificielle. Cette dernière présente plusieurs désavantages: la difficulté de préserver intégralement le *pool* génétique de l'espèce, des problèmes cultureux, phytosanitaires, économiques, etc. Nous verrons trois façons de conserver artificiellement les espèces en danger: les collections de plantes vivantes, les banques de graines et la culture *in vitro*.

### Les collections de plantes vivantes

Il faut bien réaliser que dans les collections, les plantes sont souvent dans des situations encore plus précaires que dans leur habitat naturel. Cependant, il y a des cas où la conservation artificielle est la seule façon d'assurer la survie de l'espèce. Elle doit être conçue en fonction de buts précis et faire partie d'une approche globale pour sauver une espèce particulière.

Lorsqu'on parle des collections de plantes vivantes, on se tourne tout naturellement vers les jardins botaniques. Ce sont eux qui, depuis près de 400 ans, cultivent des plantes à des fins scientifiques et éducatives (Barabé, 1979). Ils possèdent généralement — du moins les plus importants d'entre eux — les infrastructures nécessaires pour participer concrètement à la conservation des espèces rares. Les quelque 600 jardins botaniques et plus que l'on trouve à travers le monde peuvent contribuer à sauver un grand nombre d'espèces de l'extinction (Simmons *et al.*, 1976), particulièrement celles de la forêt tropicale pluviale. Dans

ce cas précis, les agents pollinisateurs sont spécifiques et les graines de plusieurs espèces ne survivent pas dans les banques de semences.

Brumback (1981) a bien décrit les façons dont les jardins botaniques peuvent aider à la conservation des espèces en danger. (1) En les cultivant, afin de maintenir un stock de réserve au cas où elles seraient détruites dans la nature. Ceci peut aussi inclure la mise sur pied d'une banque de graines, sujet sur lequel nous reviendrons plus loin. Naturellement, les jardins botaniques de chaque région devraient tenter de conserver en culture le plus grand nombre possible de plantes endémiques de leur région. (2) En les multipliant pour réduire l'exploitation des populations sauvages. Ceci est particulièrement important dans le cas de groupes comme les cycadées, les orchidées et les cactées dont plusieurs représentants sont en danger à cause de la récolte de spécimens à des fins commerciales. (3) En suscitant des travaux scientifiques sur leur biologie et leur écologie, à la fois dans les collections et dans la nature. (4) En sensibilisant le public aux problèmes de conservation qui leurs sont reliés. (5) En accumulant des données sur leur culture.

Il va de soi qu'il n'y a pas que les jardins botaniques qui puissent jouer un rôle dans la conservation des espèces en danger. En réalité, parmi les actions énumérées précédemment, seule la culture des plantes concerne directement les jardins botaniques; les autres activités peuvent aussi bien être réalisées indépendamment de la présence de collections. Dans les lignes qui suivent nous ne traiterons que de la conservation de plantes rares en collection.

L'Union internationale pour la conservation de la nature a mis sur pied un comité (*The Threatened Plants Committee*) qui s'occupe, entre autres, de recenser les plantes rares cultivées dans les différents jardins botaniques du monde et de susciter des recherches sur leur culture. Ce comité publie périodiquement des données sur le nombre de plantes rares en culture. Prenons le cas de deux fougères arborescentes recensées au Jardin botanique de Montréal: *Dicksonia antarctica* Labillardière est cultivé dans 35 autres jardins botaniques alors que *Cyathea novae-caledoniae* (Mett.) Copeland n'est cultivé nulle part ailleurs. Le comité de coordination considère que les jardins botaniques doivent tenter de multiplier les plantes rares qui sont cultivées dans cinq jardins botaniques et moins. Ces listes constituent également un point de départ pour des recherches sur la biologie des espèces en danger.

Cependant, dans quelle mesure les collections de plantes permettent-elles de maintenir l'intégrité génétique des espèces? Thompson (1979), l'un

des spécialistes de la conservation artificielle des plantes, a déterminé les conditions essentielles au maintien du patrimoine génétique des espèces en collection.

(1) Il faut récolter une représentation adéquate de la diversité génétique de l'espèce dans son habitat naturel. Mais que signifie au juste une représentation adéquate? En réalité, il ne semble pas encore exister de méthodes d'échantillonnage absolues pour inclure toute la variabilité d'une espèce (Allard, 1970). Le développement de collections à partir de graines demeure la meilleure méthode, parce qu'elle permet de cultiver une grande diversité d'individus (Simmons, 1979) d'une même espèce. Cependant, même pour les graines, il est généralement difficile d'en obtenir de grandes quantités dans le cas des plantes rares. Pour avoir une représentation adéquate du *pool* génétique, Hawkes (cité par Simmons, 1979) recommande de prendre 50 capsules sur des spécimens différents, sur une superficie de 1 km<sup>2</sup>. Comme les populations de plantes rares sont plutôt restreintes, ces conditions demeurent souvent impossible à remplir, particulièrement sous les Tropiques où la densité des plantes d'une même espèce est faible (Brumback, 1981).

L'établissement d'une collection à partir de graines peut poser des difficultés. Il faut alors prendre des boutures sur des spécimens sauvages ou transplanter en collection de jeunes plantules. Dans ce dernier cas, il est encore plus difficile de conserver le *pool* génétique. On recommande alors de prendre 10 individus dispersés sur une superficie de 1 km<sup>2</sup> (Brumback, 1981). Certains chercheurs suggèrent de prendre 12 individus pour chaque population différente (Thompson, 1979). Selon Thompson, pour qu'une population soit représentative, il faut un minimum de 60 individus. Ces chiffres, qui demeurent encore approximatifs et contradictoires, indiquent quand même une chose: le nombre d'individus à maintenir en collection pour conserver le *pool* génétique est considérable.

(2) Une fois acquis un nombre suffisant d'individus, il faudrait empêcher qu'il y ait sur les plantes en culture une pression sélective différente de celle qui existe dans l'habitat naturel. Sinon, la sélection naturelle peut créer une distance génétique qui va aller en s'accroissant entre les plantes en culture et celles que l'on trouve en nature.

(3) Il faut aussi essayer de préserver l'intégrité génétique de l'espèce en empêchant l'hybridation ou le «flux» génétique. Il s'agit là de deux phénomènes qui peuvent se produire entre les populations d'une même espèce ou entre des espèces différentes.

(4) Il ne faut pas oublier qu'en culture nous n'avons pas les agents pollinisateurs qui se trouvent normalement dans l'habitat où l'espèce croît. Dès lors, il devient difficile de respecter les modèles de croisements naturels; pourtant ceci demeure une condition importante pour le maintien de l'intégrité génétique. De plus, la culture peut causer des changements dans le développement de la plante et amener de l'infertilité.

(5) Les collections de plantes rares font face à tous les problèmes que l'on rencontre dans le maintien de collections de plantes vivantes: problèmes de culture, d'identification, d'espace, de personnel, de coût, etc. Il faut donc penser à leur assurer une permanence au fil des ans.

Il peut être extrêmement coûteux et difficile de maintenir des collections de plantes rares dans le but de conserver leur *pool* génétique. En fait, les collections de plantes vivantes doivent être vues comme la dernière solution à la conservation des plantes rares. Elles représentent plus une précaution au cas où l'espèce disparaîtrait complètement qu'une solution définitive.

### Les banques de semences

Les premières expériences sur les conditions idéales d'entreposage ont été réalisées par Lila Barton, en 1939, sur des cultivars de légumes. Elle a aussi travaillé sur la conservation de quelques espèces indigènes des genres *Pinus*, *Pseudotsuga*, *Picea*, *Thuja*, *Ulmus* et *Lilium* (Barton, 1954; Crocker & Barton, 1953). Par après, les recherches sur ce sujet se sont énormément développées (Bewley & Block, 1982; Roberts, 1983) et l'on considère aujourd'hui que les facteurs qui limitent le temps d'entreposage des graines sont la température, l'humidité, l'oxygène de l'air et la lumière (Harrington, 1970). De façon générale, la conservation prolongée des semences exige une température qui se situe près du point de congélation ou plus bas. Selon Hondelman (1976), la température idéale pour conserver les graines est de -18°C, et celles-ci doivent être séchées de façon à ne garder que 5% d'humidité. Si ces deux conditions sont remplies, les semences pourront être conservées durant une longue période sans qu'il soit nécessaire de porter une attention particulière à la composition de l'air ambiant, pourvu qu'elles soient gardées dans un contenant scellé. L'*International Board for Plant Genetics Resources* recommande cependant de conserver les graines sèches à -20°C avec 5% d'humidité (Bewley & Block, 1982).

Les petites semences sèches sont celles qui se conservent le plus longtemps et le plus facilement. Comme elles contiennent peu d'eau, il

n'y a pas de formation de cristaux de glace à l'intérieur des tissus. Par contre, les semences gorgées d'eau sont sensibles à la congélation. Ainsi, les graines de plusieurs espèces d'arbres ne supportent pas la dessiccation et les basses températures (Thompson, 1979); mentionnons, entre autres, les genres *Juglans*, *Quercus*, *Acer*, *Citrus*, *Populus* et *Salix* (Bewley & Block, 1982). Plusieurs de ces semences demandent des conditions spéciales. Farmer (cité par Suszka & Tylkowski, 1982), par exemple, a montré que l'on peut conserver des glands durant 2 ou 3 ans pourvu que leur teneur en eau ne baisse pas au-dessous de 32,5 à 41,2% et que la température se situe entre 1° et 3°C.

Aujourd'hui, pour la conservation des semences qui renferment beaucoup d'eau, on s'oriente vers la cryoconservation. Certains chercheurs affirment que, grâce à la cryoconservation dans l'azote liquide, les semences pourront se conserver indéfiniment (Roberts, 1983).

Les centres de conservation de semences possèdent généralement deux chambres (Arnklit, 1978). La première, où l'humidité est contrôlée, est gardée à une température au-dessus du point de congélation. La seconde est gardée sous le point de congélation, soit entre -10°C et -20°C. Dans ce dernier cas, les semences sont entreposées dans des contenants scellés, et il n'est pas nécessaire de contrôler l'humidité et le taux d'oxygène. Le centre de conservation d'Ottawa, par exemple, possède une chambre où la température est de 4°C et l'humidité relative de 40%, et une seconde chambre maintenue à -20°C. Autre exemple: au centre de Kew, en Angleterre, la première chambre est gardée entre 0°C et 5°C et la seconde entre -10°C et -12°C (Thompson & Brown, 1972).

Les banques de graines présentent deux avantages principaux. Le premier est la possibilité de conserver un grand nombre d'espèces dans un espace restreint, à un coût moindre que les collections de plantes vivantes. Le second est la durée pendant laquelle les semences peuvent être conservées. Présentement, la plupart des institutions visent une période de 25 ans, mais il existe des semences qui peuvent facilement se conserver 100 ans ou plus (Bewley & Block, 1982). Certains chercheurs ont fait des prédictions sur la longévité des semences d'orge gardées à -20°C et contenant 5% d'humidité et sont arrivés à la conclusion que l'on pourrait atteindre 27 000 ans (Anonyme, 1974-75; Roberts, 1972). La viabilité des semences doit être contrôlée régulièrement afin de s'assurer qu'elles ont gardé leur pouvoir germinatif.

Il existe quand même un désavantage intrinsèque à la conservation des semences. En effet,

celles qui sont conservées longtemps ont tendance à subir des transformations génétiques (Bewley & Block, 1982; Roberts, 1983); lors de la germination, on observe alors souvent des anomalies dans les plantules.

Comme pour les collections de plantes vivantes, on tente d'établir une coordination entre les banques de graines. Ainsi, par exemple, la Suède s'occupe de conserver les plantes de la Scandinavie, l'Italie celles du bassin méditerranéen, l'U.R.S.S. celles du centre-est de l'Europe et l'Allemagne de l'Ouest celles du centre-ouest de l'Europe. De même que les jardins botaniques, les banques de graines, pour des raisons d'ordre scientifique et économique, ont tendance à se spécialiser dans des groupes particuliers.

### La culture *in vitro*

Une troisième voie est aussi envisagée pour la conservation des plantes rares: la culture *in vitro*. Par rapport aux méthodes décrites précédemment, cette technique s'avère particulièrement avantageuse lorsque la production de graines est peu abondante ou cyclique; par exemple, certaines espèces de bambous fleurissent à tous les 120 ans (Janzen, 1976). Dans ce contexte, la culture *in vitro* peut être utilisée soit pour obtenir une multiplication massive rapide, soit pour réaliser un stockage à long terme du *pool* génétique. Jusqu'à ce jour, peu de plantes rares ont été multipliées *in vitro*. L'application de cette méthode à des espèces indigènes est d'ailleurs, en soi, relativement nouvelle (Wochok, 1981). Deux groupes ont été spécialement étudiés: le genre *Pediocactus* et les Cycadales. Plusieurs espèces du premier taxon ont fait l'objet de travaux au *Plant Resources Institute* (Utah), dans le cadre d'une entente avec le *Bureau of Land Management of Arizona* (Wochok, 1981); la production de tiges *in vitro* a été rapportée pour le *Pediocactus paradinei* B. W. Benson (Sluis & Wochok, 1980). Chez les Cycadales, une callogenèse ou une organogénèse à partir de portions d'embryons (Webb *et al.*, 1983) ou de gamétophytes femelles (De Lucas *et al.*, 1979; Laliberté *et al.*, 1983; voir aussi Sangwan-Norreel & Duhoux, 1982 pour une revue de littérature) ont été induites chez des représentants des genres *Ceratozamia*, *Cycas*, *Encephalartos*, *Macrozamia* et *Zamia*.

Bien que les techniques standards conviennent aux espèces rares, un aspect problématique de la culture *in vitro* se pose avec encore plus d'acuité pour ce type de matériel. Il s'agit de la variabilité génétique souvent observée chez les individus produits. Celle-ci se manifeste au niveau du degré de ploïdie, du nombre chromosomique et du ka-

ryotype; elle résulte à la fois de la condition nucléaire *in vivo* de l'explantat et des changements qui surviennent lors de l'induction de la callogenèse ou durant la croissance subséquente (D'Amato, 1977). Ce problème peut être contourné en initiant les cultures à partir de méristèmes, étant donné que ceux-ci sont dotés d'une stabilité génétique absente chez les autres tissus (D'Amato, 1977), et en provoquant une organogénèse axillaire plutôt qu'adventive, lors des étapes de multiplication (Murashige, 1974).

Dans la perspective d'un stockage à long terme du «*germplasm*», la cryopréservation de méristèmes constitue une technique idéale, tant du point de vue de la stabilité génétique que de l'absence de pathogènes. Consistant essentiellement à conserver les méristèmes à la température de l'azote liquide ( $-196^{\circ}\text{C}$ ), en présence d'un cryoprotecteur comme le diméthylsulfoxyde (DMSO) ou le glycérol, elle comporte plusieurs étapes qui doivent être adaptées aux espèces concernées et à l'état physiologique du matériel prélevé (Kantha, 1981, 1982). En comparaison avec la culture cellulaire, la cryopréservation de méristèmes est confrontée à de plus grands problèmes à cause de leur dimension, de la diversité des cellules qu'ils renferment et de la nécessité de maintenir à la fois leur organisation et la viabilité de leurs cellules. De plus, la reprise régulière de la croissance normale des méristèmes originaux après cryopréservation reste, en général, à confirmer. Aussi, bien qu'elle ait été pratiquée avec succès chez quelques espèces, son utilisation routinière à l'échelle d'un nombre élevé de taxons n'est pas encore possible (Henshaw, 1982).

L'emploi d'un milieu de culture favorisant un taux de croissance minimal représente une alternative à la cryopréservation. En augmentant l'osmolarité du milieu par l'addition de mannitol et en maintenant les cultures à une température de 2 à 10°C, l'intervalle entre les repiquages a été porté de 1 mois à au moins 1 an chez plusieurs espèces (Henshaw, 1982).

S'il est possible de minimiser le taux de variation induit par la culture *in vitro*, la valeur, en terme de représentativité, des plantes produites est discutable dans le contexte de la conservation d'une espèce rare. Le problème ne se pose pas si l'emploi de cette technique vise à rendre disponible sur le marché un grand nombre d'individus d'un taxon particulier, de telle sorte que le besoin de le récolter de façon excessive dans son habitat naturel soit éliminé. Il est cependant critique dans la perspective où l'on veut créer des banques de matériel vivant ou, éventuellement, tenter d'augmenter la population de ce taxon en milieu naturel

en introduisant des individus issus de culture *in vitro*. Sur quel nombre minimal d'individus doit-on prélever les explantats afin d'avoir une bonne représentativité du *pool* génétique de l'espèce? Dans l'éventualité où l'on induit un taux de multiplication élevé à partir d'un certain nombre d'explantats, à quoi correspond cet ensemble d'individus génétiquement semblables? Ce sont là autant de questions auxquelles il est encore difficile de répondre.

## Conclusion

Nous venons de voir différentes façons de conserver une partie du patrimoine génétique des plantes rares. Il faut bien se rappeler qu'aucune ne peut se substituer à la préservation des espèces dans leur milieu naturel. Cependant, parmi ces méthodes, certaines, dépendant du but que l'on vise, s'avèrent plus appropriées que d'autres. Dans le tableau I sont rassemblés les problèmes reliés à chacune des méthodes.

Au total, il apparaît que les banques de graines constituent la meilleure façon de préserver les espèces en danger, si l'on parle en terme de représentativité du *pool* génétique. D'ailleurs, à partir d'une banque de graines, on peut monter une collection de plantes vivantes ou une banque de tissu *in vitro*.

Toutes ces recherches sur la préservation artificielle des plantes rares ne doivent pas nous faire oublier que, même si une espèce est cultivée par tous les horticulteurs du monde, elle demeure dans une situation précaire, comme entité biologique, si elle est en voie de disparition dans la nature.

TABLEAU I

Problèmes reliés à chacune des méthodes de multiplication artificielle (Thompson, 1979)

Méthodes	Problèmes
Collection de plantes vivantes	Régénération (plantes annuelles) Espace (nombre de populations) Ressources (coût de l'entretien) Survie (conditions climatiques) Stabilité (changements génétiques)
Collection de graines	Survie (viabilité) Stabilité (changements cytologiques)
Culture <i>in vitro</i>	Technique (maintenir les cultures) Stabilité (changements génétiques) Ressources (coût de l'entretien) Survie (erreur humaine)

## Références

- ALLARD, R. W., 1970. Population structure and sampling methods. — Pages 97-107 in O.H. Frankel & E. Bennett (eds.). Genetic resources in plants — their exploration and conservation. F. A. Davis Co., Philadelphia, 489 p.
- ANONYME, 1974-75. Royal Botanic Gardens, Kew. — List of seeds 1974-75. p. i-vii.
- ARNKLIT, F., 1978. Setting up a practical small seed bank. — Gärtnerisch-Botanischer Brief, 58: 46-47.
- BARABÉ, D., 1979. Rôle et organisation des collections de plantes vivantes. — Gärtnerisch-Botanischer Brief, 61: 5-17.
- BARTON, L. V., 1954. Effect of subfreezing temperatures on viability of conifer seeds in storage. — Contr. Boyce Thompson Inst., 18: 21-24.
- BEWLEY, J. D. & M. BLOCK, 1982. Physiology and biochemistry of seeds. Tome 2. — Springer-Verlag, Berlin, New York, 375 p.
- BROUILLET, L., 1985. Les plantes rares: le fondement biologique. — Naturaliste can., 112: 263-273.
- BRUMBACK, W. E., 1981. Endangered plant species programs for botanic gardens with examples from North American institutions. — M. Sc. thesis. Univ. Delaware, 232 p.
- CROCKER, W. & L. BARTON, 1953. Physiology of seeds. — Chronica Botanica Co., Waltham, Mass., 267 p.
- D'AMATO, F., 1977. Cytogenetics of differentiation in tissue and cell cultures. — Pages 343-356 in J. Reinert & Y. P. S. Bajaj (eds.). Applied and fundamental aspects of plant, cell, tissue and organ culture. Springer-Verlag, Berlin and New York, 803 p.
- DE LUCAS, P., A. MORETI & S. SABATO, 1979. Regeneration in megagametophytes of Cycads. — G. Bot. Ital., 113: 129-143.
- FRANKEL, O. H. & M. E. SOULÉ, 1981. Conservation and evolution. — Cambridge University Press, London, 327 p.
- HARRINGTON, J. F., 1970. Seed and pollen storage for conservation of plant gene resources. — Pages 501-521 in O. H. Frankel & E. Bennett (eds.). Genetic resources in plants — their exploration and conservation. F. A. Davis Co., Philadelphia, 489 p.
- HENSHAW, G. G., 1982. Tissue culture methods and germplasm storage. — Pages 789-792 in A. Fujiwara (ed.). Plant tissue culture 1982. Proc. 5th Int. Cong. Plant Tissue and Cell Culture. The Japanese Association for Plant Tissue Culture, Japan, 839 p.
- HONDELMAN, W., 1976. Seed banks. — Pages 213-214 in J. B. Simmons, R. I. Beyer, P. E. Brandham, G. L. Lucas & V.T.H. Parry (eds.). Conservation of threatened plants. Plenum Press, New York and London, 336 p.
- JANZEN, D. H., 1976. Why bamboos wait so long to flower. — A. Rev. Ecol., 7: 347-391.
- KARTHA, K. K., 1981. Meristem culture and cryopreservation — methods and applications. — Pages 181-211 in T. A. Thorpe (ed.). Plant tissue culture — Methods and applications in agriculture. Academic Press, New York, London, Toronto, Sydney, San Francisco, 379 p.
- KARTHA, K. K., 1982. Cryopreservation of plant meristems: a novel approach for the preservation of germplasm in a disease — free condition. — Pages 795-796 in A. Fujiwara (ed.). Plant tissue culture 1982. Proc. 5 th Int. Cong. Plant Tissue and Cell Culture. The Japanese Association for Plant Tissue Culture, Japan, 839 p.
- KOPOWITZ, H. & H. KAYE, 1983. Plants extensions — A global crisis. — Stone Wall Press, Washington, 256 p.
- LALIBERTÉ, S., C. BERTRAND & J. VIETH, 1983. Callogenèse et degré de différenciation dans des cultures d'endosperme d'*Encephalartos villosus* (Zamiaceae). — Rev. can. Biol. exptl., 42: 7-11.
- LOVEJOY, T. E., 1976. We must decide which species will go forever. — Smithsonian, 7: 52-59.
- LUCAS, G. & H. SYNGE, 1978. The IUCN plant red data book. — IUCN, Morges, Switzerland, 540 p.
- MURASHIGE, T., 1974. Plant propagation through tissue culture — Ann. Rev. Plant Physiol., 25: 135-166.
- RAVEN, P. H., B. BERLIN & D. E. BREEDLOVE, 1971. The origins of taxonomy. — Science, 174: 1210-1213.
- REVEAL, J. L. & C. R. BROOME, 1979. Plant rarity — Real and Imagined. — The Adature Conservancy News, 29: 4-8.
- ROBERTS, E. H., 1972. Viability of seeds. — Chapman and Hall, London, 448 p.
- ROBERTS, E. H. 1983. Loss of seed viability during storage. — Pages 9-34 in J. R. Thomson (ed.). Advance in research in technology of seeds. Pudoc, Wageningen. 124 p.
- SANGWAN-NORREEL, B. S. & E. DUHOUX, 1982. Les conditions de la gyonogenèse et de l'androgenèse expérimentales *in vitro* chez les arbres. — Rev. Cytol. Biol. Végét. Bot., 5: 171-187.
- SIMMONS, J. B., 1976. Preface. — Pages ix-xii in J. B. Simmons, R. I. Beyer, P. E. Brandham, G. L. Lucas & V.T.H. Parry (eds.). Conservation of threatened plants. Plenum Press, New York and London, 336 p.
- SIMMONS, J. B., 1979. The collection, establishment and distribution of natural source plant material. — Pages 75-84 in H. Synge & H. Townsend (eds.). Survival or extinction. Royal Botanic Gardens, Kew, 250 p.
- SIMMONS, J. B., R. I. BEYER, P. E. BRANDHAM, G. L. LUCAS & V.T.H. PARRY (eds.), 1976. Conservation of threatened plants. — Plenum Press, New York, London, 336 p.
- SLUIS, C. J. & Z. S. WOCHOK, 1980. *In vitro* propagation of an endangered *Pediocactus paradinei* species. — Plant Physiol., 65 (6 suppl.): 36.
- SUSZKA, B. & F. TYLKOWSKI, 1982. Storage acorns of the northern red oak (*Quercus borealis* Michx.: *Q. rubra* L.) over 1-5 winters. — Arboretum korn., 26: 253-301.
- SYNGE, H. (ed.), 1981. The biological aspects of rare plant conservation. — John Wiley and Sons, Chichester, 558 p.
- SYNGE, H. & H. TOWNSEND, (eds.), 1979. Survival or extinction. — Royal Botanic Gardens, Kew, 250 p.

- THOMPSON, P. A., 1979. Preservation of plants resources in gene banks within botanic gardens. — Pages 179-184 in H. Synge & H. Townsend (eds.). *Survival or extinction*. Royal Botanic Gardens, Kew, 250 p.
- THOMPSON, P. A. & G. BROWN, 1972. The seed bank of the Royal Botanic Gardens, Kew. — *Kew Bull.*, 26: 445-456.
- WEBB, D. T., M. E. RIVERIA, E. STARSZAK & J. MATOS, 1983. Callus initiation and organized development from *Zamia pumila* embryo explants. — *Ann. Bot.*, 51: 711-717.
- WOCHOK, Z. S., 1981. The role of tissue culture in preserving threatened and endangered plant species. — *Biol. Conserv.*, 20: 83-89.





## LA PHYTOGÉOGRAPHIE DES PLANTES VASCULAIRES RARES DU QUÉBEC

A. BOUCHARD

*Institut botanique de l'Université de Montréal et  
Jardin botanique de la Ville de Montréal  
4101 est, rue Sherbrooke, Montréal (Québec) H1X 2B2*

D. BARABÉ

*Jardin botanique de la Ville de Montréal  
4101, rue Sherbrooke est  
Montréal (Québec) H1X 2B2*

Y. BERGERON<sup>1</sup>

*Centre de recherches écologiques de Montréal  
Université de Montréal, C.P. 6128, Succ. «A»  
Montréal (Québec) H3C 3J7*

M. DUMAIS et S. HAY

*Institut botanique de l'Université de Montréal  
4101 est, rue Sherbrooke, Montréal (Québec) H1X 2B2*

### Résumé

Les distributions des 408 plantes vasculaires rares du Québec, réparties dans une trentaine de régions géographiques (Outaouais, archipel d'Hochelaga, Richelieu, etc.), ont été analysées à l'aide de techniques numériques. Des matrices d'association entre chacune des régions et entre les 408 taxons en fonction des régions ont été élaborées. Deux analyses de groupement par agglomération hiérarchique ont par la suite permis de mettre en évidence certains regroupements géographiques ainsi que des groupes d'espèces dont les distributions sont identiques ou similaires. Les groupes d'espèces rares sont analysés en fonction des facteurs écologiques et historiques. Enfin, 85 plantes vasculaires rares du Québec sont considérées comme prioritaires quant aux recherches à entreprendre, de même qu'aux mesures de protection à adopter.

### Abstract

The distribution of 408 rare vascular plants, from some 30 geographic regions in Québec (Ottawa Valley, Hochelaga Archipelago, Richelieu, etc.), were examined by numerical analysis. Similarity matrices were used to compare the regions and the 408 taxa in relation to them. Two analyses by clustering agglomeration show the relationships among certain geographic regions, and reveal groups of species which have the same or similar distribution patterns. Ecological and geobotanical information for the resulting groups of rare species are surveyed. Finally, 85 of Québec's rare vascular plants are considered to be priority cases for future research and preservation.

### Introduction

Le programme des plantes rares et menacées du Musée national des sciences naturelles du

Canada a permis d'accumuler des données sur la distribution et l'habitat des plantes vasculaires rares du Québec (Bouchard *et al.*, 1983). Une analyse de celles-ci, à l'aide de groupements par agglomération hiérarchique, devrait permettre de mieux cerner les facteurs historiques et écologiques responsables de leur rareté.

<sup>1</sup> Adresse actuelle: Département de biologie, Université du Québec à Montréal, B.P. 8888, Montréal (Québec) H3C 3P8.

## Méthodologie

Les 408 plantes vasculaires rares du Québec ont été déterminées en suivant la méthodologie présentée par Bouchard *et al.* (1983). Bien que nous croyons qu'il y ait peu d'espèces rares au Québec omises dans ce premier inventaire, celui-ci devra être mis à jour à mesure que des publications scientifiques apporteront des précisions sur l'aire de distribution des espèces rares ou des additions à la flore du Québec. D'un autre côté, nous pensons qu'un certain nombre des 408 taxons présentés perdront éventuellement leur statut de plantes rares, lorsque leur distribution sera mieux connue. Il pourrait s'agir surtout d'espèces de régions telles que l'Hémiarctique et l'Arctique, grands territoires moins densément explorés.

Pour l'esquisse phytogéographique des plantes vasculaires rares du Québec, nous avons utilisé la présence des 408 taxons dans 32 régions géographiques (Outaouais, Richelieu, etc.) (fig. 1). Dans un premier temps, une matrice de similarité entre chacune des régions a été dressée à l'aide de la présence ou de l'absence des 408 taxons. Le coefficient de Jaccard (Legendre & Legendre, 1984) a servi à son élaboration. Une analyse de groupement par agglomération hiérarchique a par la suite permis de mettre en évidence certains regroupements géographiques (fig. 2). Cette analyse a été réalisée à l'aide du modèle agglomératif de Lance & Williams (1966, 1967) en fixant la valeur du paramètre  $\beta$  à  $-0,25$ .

Dans un deuxième temps, une matrice inverse, représentant les relations entre les 408 taxons en fonction des régions, a été dressée en suivant les mêmes procédures. L'analyse de cette matrice, à l'aide d'un groupement par agglomération hiérarchique, a permis de mettre en évidence des groupes d'espèces dont les distributions étaient identiques ou similaires. Tout comme la précédente, cette analyse a été réalisée à l'aide du modèle agglomératif de Lance & Williams, mais en utilisant les liens complets plus appropriés aux associations d'espèces (Legendre & Legendre, 1984). Pour les besoins de l'analyse et de la discussion, nous n'avons traité que les groupes formés de deux espèces ou plus ayant des distributions identiques à travers les 32 régions géographiques. Notre analyse est donc basée sur 55 distributions différentes (régions ou associations de régions) de 252 des 408 plantes vasculaires rares du Québec.

Ainsi, *Adiantum pedatum* var. *aleuticum* et *Pellaea densa*, ne se retrouvant que dans les Cantons de l'Est et la Gaspésie, forment un groupe de deux espèces réparties exclusivement dans ces deux régions. Inversement, pour qu'une région

puisse se singulariser, il lui faut au moins deux espèces exclusives. Par exemple, la région de l'Abitibi est caractérisée par *Aster modestus* et *Mimulus glabratus*.

La plus grande faiblesse de l'approche utilisée découle de la délimitation des régions (Montérégiennes, Gaspésie, etc.). Celles-ci sont avant tout des régions physiographiques et géographiques, surtout utiles pour présenter globalement les aires de distribution. Leur délimitation ne découle pas d'un cadre rigoureux d'analyse. La phytogéographie des 408 espèces rares sera beaucoup mieux comprise lorsqu'on aura une classification et une cartographie écologiques du Québec, donnant des régions identifiées et caractérisées par les composantes biophysiques les plus permanentes de l'écosystème.

Enfin, étant donné que « Les plantes vasculaires rares du Québec » (Bouchard *et al.*, 1983) comprend une liste d'environ 350 références bibliographiques, nous renvoyons le lecteur à cet ouvrage s'il désire obtenir plus d'information sur l'un ou l'autre des taxons analysés. De plus, nous avons utilisé la même nomenclature que dans l'ouvrage précité.

## Résultats

Une analyse de groupement (fig. 2) a permis de faire ressortir les liens existant entre les différentes régions, allant de l'Outaouais à l'Arctique. Sur le dendrogramme, on peut reconnaître trois grands groupements, le sud du Québec (Outaouais aux Montérégiennes), un ensemble de régions plus ou moins bien interreliées (Beauce à l'Abitibi), et l'ensemble du golfe du Saint-Laurent, de la Gaspésie et de l'Arctique (Îles-de-la-Madeleine à Arctique).

### LES TROIS GRANDS GROUPEMENTS

#### *Le sud du Québec*

Le sud du Québec est composé de huit régions interreliées, partant d'un groupe de régions possédant de grandes affinités, l'Outaouais, l'archipel d'Hochelaga et le Richelieu, allant aux régions des Cantons de l'Est et des Montérégiennes. Au milieu de ce groupement du sud du Québec, on peut reconnaître l'enchaînement de trois régions, la région montréalaise de la plaine du Saint-Laurent, la région trifluvienne de la plaine du Saint-Laurent, et la région de Québec.

#### *Un ensemble de régions plus ou moins bien interreliées*

Ce groupement, arbitrairement défini, comprend les régions allant de la Beauce à l'Abitibi. Il comprend des régions ayant pas ou peu d'es-

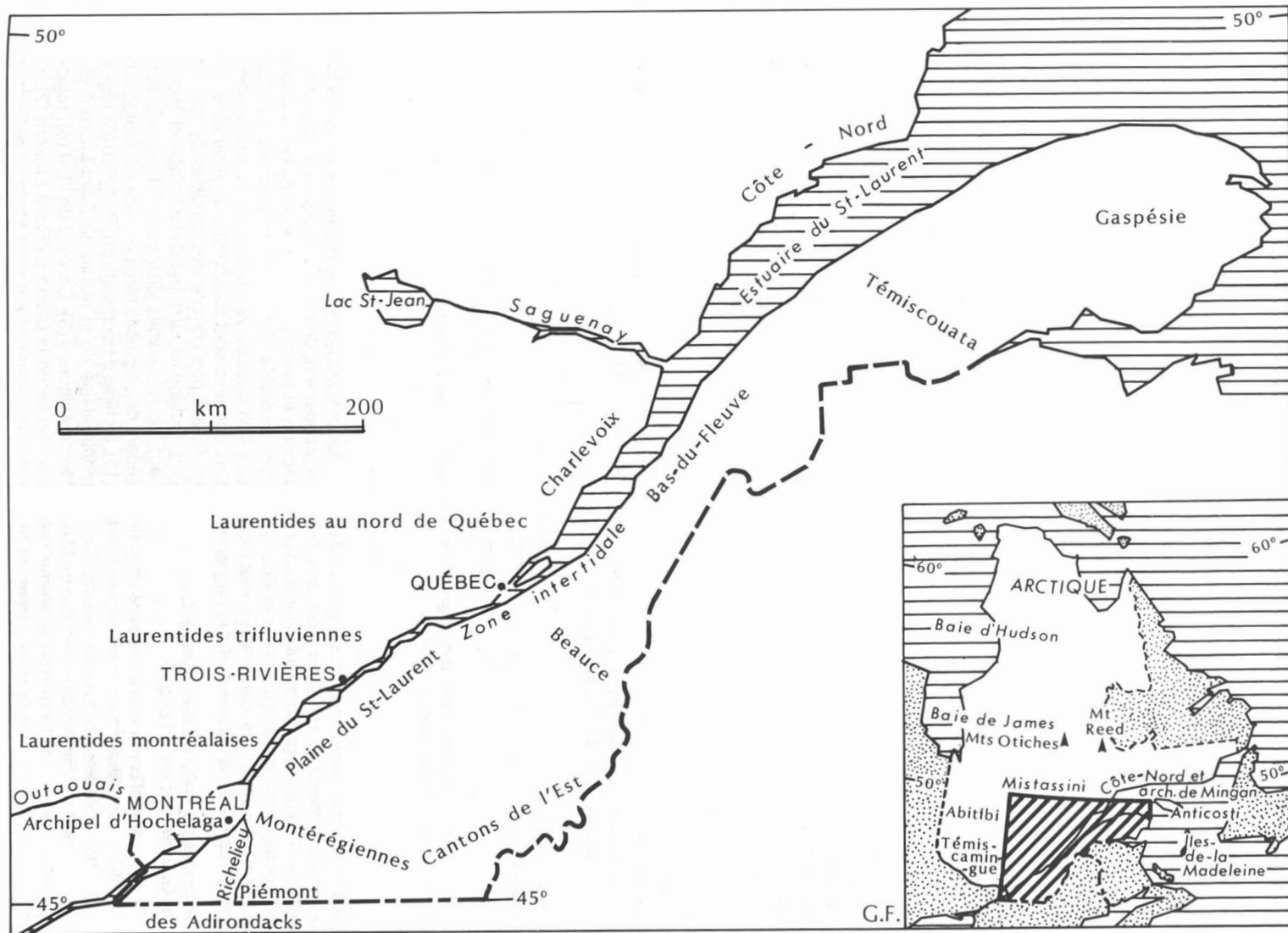


Figure 1. Les régions géographiques utilisées pour l'analyse de la distribution des plantes vasculaires rares du Québec.

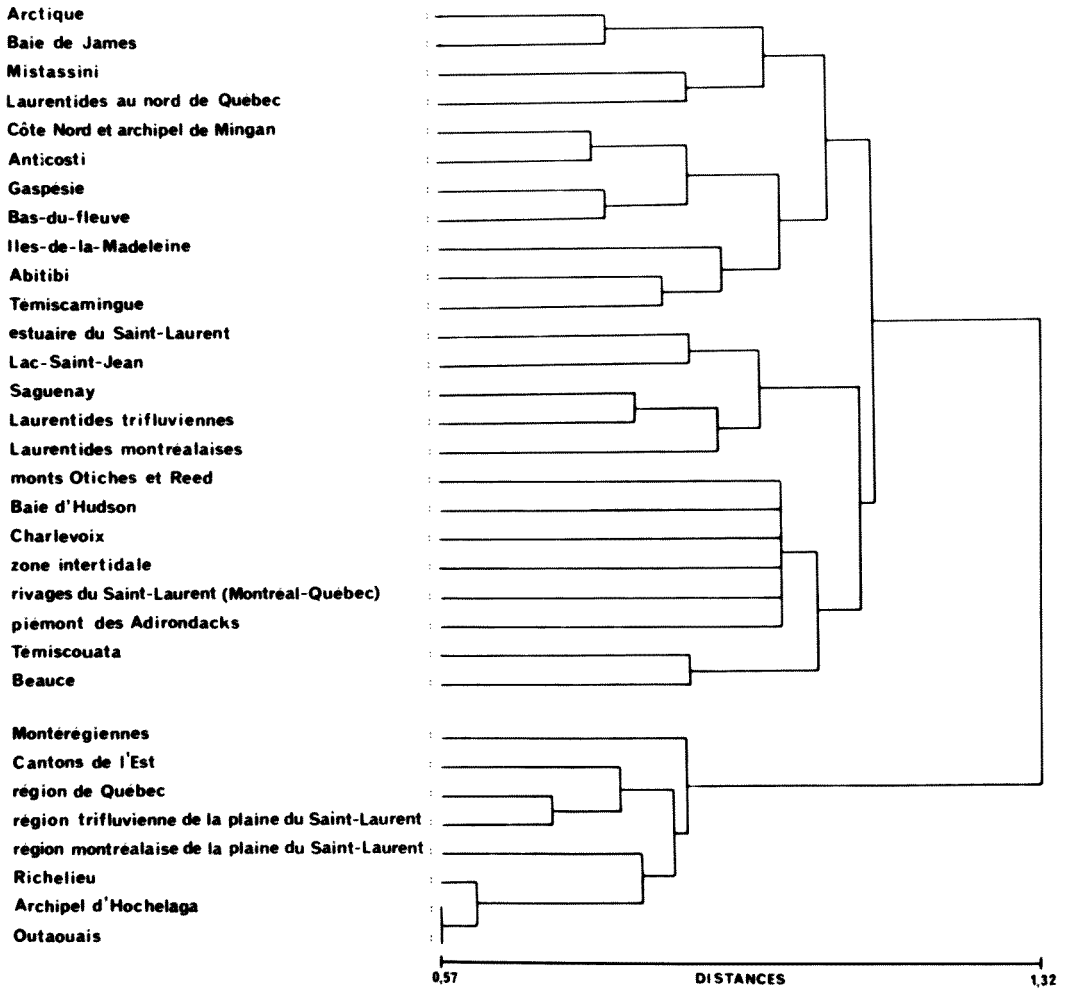


Figure 2. Dendrogramme des régions géographiques en fonction de la présence ou de l'absence des 408 plantes vasculaires rares du Québec.

pèces en commun avec les autres régions, telles que la zone intertidale ou le piémont des Adirondacks. De plus, ce groupement comprend une bonne partie des régions situées sur le Bouclier canadien, telles que les Laurentides montréalaises, les Laurentides trifluviennes et le Saguenay.

*L'ensemble du golfe du Saint-Laurent, de la Gaspésie et de l'Arctique*

Ce groupement comprend les régions du golfe du Saint-Laurent, assez bien interreliées, telles que Îles-de-la-Madeleine, Bas-du-Fleuve, Gaspésie, Anticosti et Côte-Nord (+ archipel de Mingan). Enfin, en haut du dendrogramme, se retrouvent les régions de la Baie James et de l'Arctique.

En utilisant les liens complets, nous avons fait le groupement des espèces pour les différentes régions et les groupes de régions. Nous avons donc pu établir 55 distributions différentes de 252 des 408 plantes vasculaires rares du Québec. Ces données sont présentées à l'appendice. En ne tenant pas compte des groupes de régions (v.g. Outaouais, archipel d'Hochelaga et Richelieu), nous pouvons distinguer 19 régions possédant des espèces rares exclusives : Outaouais (15), archipel d'Hochelaga (9), Richelieu (6), région montréalaise de la plaine du Saint-Laurent (8), Montréalaises (3), Cantons de l'Est (6), région trifluviennne de la plaine du Saint-Laurent (2), rivages du Saint-Laurent entre Montréal et Québec (2), zone intertidale (12), Laurentides montréalaises (2).

laises (3), Témiscamingue (2), Abitibi (2), Côte-Nord et archipel de Mingan (5), Anticosti (6), Îles-de-la-Madeleine (5), Gaspésie (14), Baie James (7), Baie d'Hudson (2) et Arctique (26). Des 32 régions du dendrogramme (fig. 2), plusieurs n'ont pas été retenues parce qu'elles n'ont pas au moins deux espèces exclusives. Par exemple, la région de Québec, intéressante au point de vue phytogéographique à cause des limites nord-est de quelques espèces, n'apparaît pas puisque les espèces atteignant cette région sont des extensions vers l'est d'espèces du sud-ouest du Québec. Il en est de même pour le Bas-du-Fleuve, vu que cette région partage ses espèces rares, surtout avec la Gaspésie (appendice).

#### L'ANALYSE DE RÉGIONS ET DE QUELQUES GROUPES DE RÉGIONS

Une analyse des distributions et des habitats pour les espèces de chacune des régions permet de mieux cerner les facteurs abiotiques responsables de ces groupements. Nous présentons ces analyses pour plusieurs régions et quelques groupes de régions afin de mieux élucider la phytogéographie des plantes vasculaires rares du Québec.

L'Outaouais est une région particulièrement riche en plantes rares. Plusieurs de ces éléments, tels que *Helianthus divaricatus*, *Polygonum douglasii* et *Rhus aromatica* var. *aromatica*, auraient atteint la vallée de l'Outaouais lors des connections post-glaciaires avec les Grands Lacs (Marie-Victorin, 1935; Raymond, 1950). En général, ces plantes rares colonisent des milieux rocheux, secs et ouverts. Plusieurs plantes rares se retrouvent dans les milieux les plus xériques et chauds de l'escarpement d'Eardley. Le climat relativement chaud et sec de la vallée de l'Outaouais, accentué sur l'escarpement, est probablement responsable de la présence de tant de taxons méridionaux, plutôt adaptés à ces milieux secs (Gagnon & Bouchard, 1981). Selon Dansereau (1957), les éléments du «*Midwest*» présents dans la vallée du Saint-Laurent seraient des reliques de la période xéothermique postglaciaire, caractérisée par un climat plus chaud et moins humide qu'aujourd'hui.

Dans l'archipel d'Hochelega, plusieurs plantes rares atteignent leur limite nord dans l'est de l'Amérique du Nord, grâce à la voie de migration du fleuve Saint-Laurent. Elles se retrouvent surtout sur les rivages et dans les bois ouverts et rocheux. Plusieurs espèces, telles qu'*Agastache nepetoides*, *Sporobolus asper* et *Verbena simplex*, sont des éléments de la Plaine centrale ou du «*Midwest*» américain (Rousseau, 1974).

Plusieurs plantes rares atteignent leur limite nord, pour l'est de l'Amérique du Nord, dans l'Ou-

taouais et dans le Richelieu, deux voies de migration. Certaines espèces, telles que *Carex lupuliformis* et *Scirpus lineatus*, colonisent des habitats humides, alors que d'autres, telles qu'*Arenaria stricta* var. *stricta* et *Woodsia obtusa*, se retrouvent sur des rochers calcaires et secs. Pour cette dernière, Raymond (1950) avait indiqué que les enclaves dolomitiques du comté de Missisquoi sont des avant-poste qui permettent à des espèces plus méridionales de se maintenir beaucoup plus au nord que les conditions climatiques ne leur permettent habituellement.

Quelques autres plantes rares du Québec semblent restreintes au Richelieu. Tout comme celles qui se retrouvent à la fois dans l'Outaouais et dans le Richelieu, elles sont des espèces qui atteignent leur limite nord, pour l'est de l'Amérique du Nord, dans le sud-ouest du Québec. Aussi, certaines espèces, telles que *Juncus torreyi* et *Thelypteris simulata*, colonisent respectivement des champs tourbeux et des bois marécageux, alors que d'autres, telles que *Hemicarpha micrantha* et *Ranunculus aquatilis* var. *calvescens*, se retrouvent sur des rivages. Tout comme *Woodsia obtusa*, connu des rochers calcaires et secs de l'Outaouais et du Richelieu, *Asplenium ruta-muraria* colonise de tels habitats restreints au Richelieu.

Dans l'extrémité sud-ouest du Québec, lorsqu'on ajoute la région montréalaise de la plaine du Saint-Laurent aux régions de l'Outaouais, de l'archipel d'Hochelega et du Richelieu, on remarque plusieurs espèces rares intéressantes, telles que *Claytonia virginica* et *Quercus alba*, deux éléments de la forêt décidue de l'Amérique orientale. Dans le sud-ouest du Québec, huit espèces rares sont restreintes à la région montréalaise de la plaine du Saint-Laurent. La majorité de ces espèces sont à leur limite nord, pour l'est de l'Amérique du Nord. Quelques-unes de ces espèces sont, soit possiblement introduites, telles que *Corylus americana* et *Samolus parviflorus*, soit des éléments de lisières de forêt, tels que *Crataegus crus-galii* et *C. dilatata*. Les autres espèces, *Bartonia virginica*, *Carex cumulata*, *C. muhlenbergii* et *Rhus glabra*, sont associées aux tourbières du sud-ouest du Québec, habitats très particuliers et devenus extrêmement restreints.

L'ajout des Montérégiennes et des Cantons de l'Est, aux régions de l'Outaouais, de l'archipel d'Hochelega, du Richelieu et de la plaine montréalaise du Saint-Laurent, enrichit le sud-ouest du Québec en plantes rares. Les quelques espèces exclusives aux Montérégiennes sont à leur limite nord et semblent se retrouver surtout dans les bois secs. Mentionnons *Asclepias exaltata* et *Carex digitalis* de même qu'*Agrimonia pubescens*,

cette dernière peut-être disparue au Québec, puisqu'elle n'était connue que du mont Royal, dans l'archipel d'Hochelaga. Dans les Cantons de l'Est, les espèces rares sont aussi à leur limite nord. *Carex laxiculmis*, *C. swanii* et *Hydrophyllum canadense* se retrouvent dans des érablières et *Carex virescens*, dans une clairière rocheuse ou un pâturage calcaire, tous ces milieux étant plutôt eutrophes. Enfin, *Polemonium van-bruntiae*, une espèce appalachienne selon Rousseau (1974), se retrouve dans une tourbière, une aulnaie marécageuse ou un bois mixte très humide. Les Cantons de l'Est et la Gaspésie possèdent en commun deux plantes rares, dont la présence à ces endroits s'explique par l'existence de sols serpentiniques; il s'agit d'*Adiantum pedatum* var. *aleuticum* et de *Pellaea densa*. Selon Rune (1954), *Adiantum pedatum* var. *aleuticum* possède une assez grande amplitude écologique dans le sud-est asiatique et l'ouest américain jusqu'aux Rocheuses, alors que dans l'est du continent, il est strictement restreint à des sols serpentiniques. D'après Rousseau (1974), l'éclairement maximum et la très faible humidité du sol sont probablement deux autres facteurs écologiques fort importants. *Pellaea densa* constitue une espèce propre à l'Ouest qui atteint sa limite est au Québec, où elle est restreinte à des sols serpentiniques.

Plusieurs espèces atteignent leur limite est dans la région trifluvienne de la plaine du Saint-Laurent, le fleuve étant une importante voie de migration. De plus, ce secteur est à la limite des deux zones bioclimatiques les plus méridionales du Québec, > 3 250 degrés-jours et 2 750 à 3 250 (Rousseau, 1974). Mentionnons *Arisaema dracontium*, *Justicia americana* et *Saururus cernuus*, trois plantes aquatiques ou de milieux humides qui sont aussi à leur limite nord.

Quelques plantes rares du sud-ouest du Québec atteignent leur limite est dans la région de Québec, ces espèces ne dépassant pas la zone bioclimatique des 2 750 à 3 250 degrés-jours (Rousseau, 1974). Par exemple, deux éléments de la grande forêt décidue de l'Amérique orientale, *Dentaria laciniata* et *Pedicularis canadensis*, ont leur limite nord-est québécoise dans des érablières de la région de Québec.

La zone intertidale possède plusieurs taxons exclusifs, colonisant les grèves et les rivages du Saint-Laurent. La moitié, soit *Cicuta maculata* var. *victorinii*, *Epilobium ciliatum* var. *ecomosum*, *Gentianella crinita* ssp. *victorinii*, *Gratiola neglecta* var. *glaberrima*, *Lycopus americanus* var. *laurentianus* et *Zizania aquatica* var. *brevis*, seraient des endémiques restreintes à ces habitats particuliers du Québec. Les autres taxons sont surtout des éléments du nord-est du Canada et des États-

Unis. Il semble donc que la zone intertidale soit propice à la différenciation de taxons. Cependant, ces variations demeurent le plus souvent mineures puisque la plupart de ces taxons constituent, dans les travaux récents, des variétés ou des sous-espèces d'espèces possédant des distributions plus étendues. Même si leur statut taxonomique est souvent contesté, il n'en demeure pas moins que leur différenciation morphologique mériterait d'être analysée sous l'angle de la taxonomie et de l'écophysiologie.

Compte tenu de l'étendue des Laurentides montréalaises, le nombre de plantes rares y est remarquablement bas. Deux plantes de l'Outaouais et de la région montréalaise de la plaine du Saint-Laurent se rencontrent aussi dans les Laurentides montréalaises: *Hedeoma hispida* et *Penstemon hirsutus*. La première est un élément de la Plaine centrale qui se rencontre surtout à l'ouest des Appalaches alors que la seconde serait un élément de la grande forêt décidue de l'Amérique orientale, dont la limite septentrionale sur le continent se situerait au Québec (Rousseau, 1974). Trois plantes rares, rencontrées uniquement dans les Laurentides montréalaises, possèdent de grandes distributions vers le sud s'étendant jusqu'à la Floride (*Eleocharis robbinsii* et *Viburnum dentatum* var. *lucidum*) et même jusqu'à l'Amérique centrale (*Utricularia purpurea*). Les Laurentides possèdent donc peu d'habitats propices aux plantes rares, à la limite nord-est de leur aire de distribution.

Tout comme les Laurentides montréalaises, le Témiscamingue et l'Abitibi possèdent peu de plantes rares caractéristiques. Au Témiscamingue, nous en retrouvons deux: *Astragalus aboriginum* var. *major* et *Vicia americana*. La première est une espèce de l'Amérique occidentale à sa limite est, alors que la deuxième est transcontinentale avec une distribution tronquée vers le nord dans son secteur est (Rousseau, 1974). La nature calcaire des sites en bordure du lac Témiscamingue pourrait expliquer leur présence à la limite est de leur aire de distribution. La région de l'Abitibi, située dans la ceinture d'argile, a toujours été considérée pauvre au point de vue floristique (Baldwin, 1958). Il en est de même pour les plantes rares, avec seulement deux espèces caractéristiques: *Aster modestus* et *Mimulus glabratus*. Depuis notre analyse de groupement par agglomération hiérarchique, Grondin & Ouzilleau (1983) ont publié une extension d'aire en Jamésie pour *Aster modestus*. Dans un nouveau traitement, l'Abitibi ne serait donc plus retenue comme une région distincte. *Aster modestus* et *Mimulus glabratus* sont deux espèces de l'Amérique occidentale à la limite est de leur aire de distribution. Certaines caractéristiques édaphiques particu-

lières, dues à la présence de dépôts fortement alcalins dans la zone d'argile, pourraient être responsables de leur présence en Abitibi.

Tout comme l'Abitibi, la Baie James est caractérisée par des plantes rares, telles qu'*Arabis arenicola* var. *pubescens*, *Arnica chamissonis*, *Carex richardsonii*, *Juncus ensifolius*, *Lactuca tatarica* et *Thalictrum dasycarpum*, dont la limite orientale se situe dans cette région (Dutilly et al., 1958; Lepage, 1958; Rousseau, 1974). *Antennaria rosea* fait exception avec une distribution s'étendant jusqu'au nord du Labrador.

Le golfe du Saint-Laurent est particulièrement riche en plantes rares. D'ailleurs, cette richesse en plantes endémiques ou disjointes d'affinité arctique a retenu l'attention des botanistes, suite aux explorations de Fernald et de Marie-Victorin, au début de ce siècle. Morisset (1971, 1974) et Rousseau (1974) ont discuté et présenté les hypothèses biogéographiques et écologiques formulées pour expliquer cette concentration de plantes rares dans le golfe du Saint-Laurent. Elles appartiendraient à deux groupes floristiques, dépendant de leurs affinités géographiques. Le groupe d'espèces arctiques-alpines comprend celles qui ont une distribution circumpolaire-arctique (holarctique) ou arctique-américaine (néarctique) et qui se retrouvent dans des stations disjointes, autour du golfe du Saint-Laurent. Le groupe des espèces cordillériennes et amphibéringiennes (sibéro-américaines) est constitué d'éléments dont l'aire principale est située dans le nord-ouest de l'Amérique du Nord. Cependant, la distinction entre ces deux groupes n'est pas toujours facile, vu qu'il existe plusieurs exemples intermédiaires.

L'île d'Anticosti possède plusieurs plantes rares des plus intéressantes. *Habenaria unalascensis* var. *unalascensis*, *Lesquerella arctica* et *Stellaria calycantha* var. *sitchana* sont des éléments cordillériens avec des disjonctions considérables dans l'est de l'Amérique du Nord. *Braya humilis* var. *laurentiana* et *Erigeron hyssopifolius* var. *villicaulis* sont des variétés appartenant à des espèces arctiques/cordillériennes, alors que *Carex hostiana* var. *laurentiana* appartient à une espèce amphiatlantique. Cependant l'isolement de ces trois variétés endémiques aurait causé le développement de caractères distinctifs. En général, les plantes rares caractéristiques de l'île d'Anticosti sont restreintes aux graviers, platières, rivages, talus et rochers calcaires.

La Gaspésie est remarquable pour ses plantes rares caractéristiques. Plusieurs, telles qu'*Astragalus aboriginum* var. *aboriginum*, *Athyrium distentifolium* var. *americanum*, *Polystichum mohrioides* var. *scopulinum*, *Senecio resedifolius*

et *Woodsia oregana* var. *lyallii*, sont des éléments cordillériens avec des stations disjointes dans l'est de l'Amérique du Nord. Tout comme l'île d'Anticosti, la Gaspésie possède des taxons d'affinité cordillérienne, tels qu'*Arnica louiseana* ssp. *griscomii*, *Draba peasei* [possiblement éteint (Morisset, 1974)] et *Oxytropis leucantha* var. *gaspensis*, ou d'affinité arctique, tel que *Draba hirta* var. *pycnosperma*, dont l'isolement aurait permis le développement de caractères morphologiques particuliers, leur méritant un statut taxonomique distinctif en tant qu'endémiques du golfe du Saint-Laurent. Les plantes rares caractéristiques de la Gaspésie, pour une bonne partie, colonisent des graviers, des platières, des rivages, des talus et des rochers calcaires. D'autres habitats, tels que les talus et les rochers serpentins ou les prairies humides, permettent l'établissement et le maintien de quelques plantes rares caractéristiques.

Dans le golfe du Saint-Laurent, les îles-de-la-Madeleine retiennent aussi l'attention par un ensemble très particulier de plantes rares caractéristiques. Dans l'ensemble, il s'agit d'éléments de la plaine côtière atlantique de l'est des États-Unis, qui auraient atteint cet archipel grâce aux bancs exondés du plateau continental lors de la période tardi-glaciaire. L'existence d'une telle voie de migration a été suggérée dans plusieurs études récentes (Brouillet & Simon, 1981; Keddy, 1983; Maher et al., 1978; Rousseau, 1974). *Bidens heterodoxa* et *Euphorbia polygonifolia* atteignent leur limite septentrionale sur le continent aux îles de la Madeleine. Par contre, l'aire de distribution de *Corema conradii* et de *Myrica pensylvanica* s'étend vers le nord-est jusqu'à Terre-Neuve. *Euphorbia polygonifolia* est peut-être disparue au Québec. Ces espèces, colonisant surtout les rivages et les dunes, se maintiendraient à l'extrémité nord-est de leur aire de distribution grâce au climat océanique, plus clément et humide, du golfe du Saint-Laurent (Damman, 1965).

La Gaspésie et le Nouveau-Québec ont en commun quelques plantes rares, surtout des éléments arctiques-alpins. Des espèces telles que *Cerastium cerastoides* et *Sagina saginoides* appartiennent au groupe arctique-alpin circumpolaire avec des populations disjointes au sud. Par contre, *Saxifraga nivalis* var. *gaspensis*, un taxon endémique de l'est de l'Amérique du Nord, serait une variété d'une espèce caractérisée par une distribution arctique et circumpolaire.

Toutes ces plantes rares du golfe du Saint-Laurent, avec affinités arctique ou cordillérienne, semblent s'être détachées de leur aire principale de distribution selon le scénario présenté par Morisset (1974). Les espèces arctiques-alpines au-



TABLEAU I

Répartition au Québec des plantes considérées comme rares au Canada

	Outaouais	Archipel d'Hochelega	Richelieu	Plaine Saint-Laurent montréalaise	Plaine Saint-Laurent trifluvienne	Rivages Saint-Laurent	Montréalaises	Cantons de l'Est	Québec	Piémont Adirondacks	Zone intertidale	Bas-du-Fleuve	Lac-Saint-Jean	Charlevoix	Côte-Nord	Minganie	Gaspésie	Anticosti	Îles-de-la-Madeleine	Laurentides montréalaises	Abitibi-Témiscamingue	Mistassini	Baie James	Hémisphérique	Arctique
<i>Agastache nepetoides</i>	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Agrimonia pubescens</i>	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Amelanchier amabilis</i>	X	X	X	X	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Antennaria straminea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	X	.	.	.	.	.	.
<i>Aplectrum hyemale</i>	.	.	.	X	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	X	.	.	.	.	.	.
<i>Arabis canadensis</i>	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Arenaria marcescens</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Arisaema dracontium</i>	.	X	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Arnica louiseana</i> spp. <i>griscomii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Asclepias exaltata</i>	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Asplenium ruta-muraria</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Astragalus robbinsii</i> var. <i>fernaidii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Bidens discoidea</i>	X	.	X	X	.	.	.	.	.	X	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Bidens eatonii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Bidens heterodoxa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.
<i>Braya humilis</i> var. <i>laurentiana</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Calamagrostis lacustris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	X	.	.
<i>Carex formosa</i>	.	X	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex hirsutella</i>	.	.	.	.	.	.	X	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex hostiana</i> var. <i>laurentiana</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex laxiflora</i> var. <i>gracillima</i>	X	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex lupuliformis</i>	X	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex petricosa</i> var. <i>misandroides</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	X	.	X	.
<i>Carex prasina</i>	X	X	X	.	X	.	X	X	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex radiata</i>	X	X	.	.	.	.	X	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex swanii</i>	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex typhina</i>	X	X	X	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.



TABLEAU I (suite)  
Répartition au Québec des plantes considérées comme rares au Canada

	Outaouais	Archipel d'Hochelaga	Richelieu	Plaine Saint-Laurent montrealaise	Plaine Saint-Laurent trifluvienne	Rivages Saint-Laurent	Montérégiennes	Cantons de l'Est	Piémont Adirondacks	Québec	Zone intertidale	Bas-du-Fleuve	Lac-Saint-Jean	Charlevoix	Côte-Nord	Minganie	Gaspésie	Anticosti	Iles-de-la-Madeleine	Laurentides montrealaises	Abitibi-Témiscamingue	Mistassini	Baie James	Hémisarcitique	Arctique	
<i>Sporobolus asper</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Streptopus amplexifolius</i> var. <i>oreopolus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Strophostyles helvola</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Thelypteris hexagonoptera</i>	.	.	.	X	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Viburnum dentatum</i> var. <i>lucidum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.
<i>Viola rotundifolia</i>	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Viola sagittata</i> var. <i>sagittata</i>	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Woodsia obtusa</i>	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Zizania aquatica</i> var. <i>brevis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	23	21	19	11	12	3	12	14	1	6	11	2	1	1	4	2	13	5	1	3	2	2	2	1	1	1

TABLEAU II

Affinité géographique des plantes rares au Québec  
également considérées comme rares au Canada

	Forêt décidue Amérique orientale				Nord-américaines, aires séparées	Amphi-atlantique	Plaine côtière atlantique	Prairie, Plaine centrale	Endémique de l'Estuaire	Endémique du nord-est
	Appalachien	Grands Lacs-Saint-Laurent	Forêt décidue	« Midwest »						
<i>Agastache nepetoides</i>	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.
<i>Agrimonia pubescens</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Amelanchier amabilis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
<i>Antennaria straminea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
<i>Aplectrum hyemale</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Arabis canadensis</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Arenaria marcescens</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
<i>Arisaema dracontium</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Arnica louiseana</i> spp. <i>griscomii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
<i>Asclepias exaltata</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Asplenium ruta-muraria</i>	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Astragalus robbinsii</i> var. <i>fernaldii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
<i>Bidens discoidea</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Bidens eatonii</i>	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.
<i>Bidens heterodoxa</i>	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.
<i>Braya humilis</i> var. <i>laurentiana</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
<i>Calamagrostis lacustris</i>	X	X	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex formosa</i>	X	X	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex hirsutella</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex hostiana</i> var. <i>laurentiana</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
<i>Carex laxiflora</i> var. <i>gracillima</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex lupuliformis</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex petricosa</i> var. <i>misandroides</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
<i>Carex prasina</i>	X	X	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex radiata</i>	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex swanii</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex typhina</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cicuta maculata</i> var. <i>victorinii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.
<i>Cinna arundinacea</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cirsium foliosum</i> var. <i>minganense</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
<i>Conopholis americana</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cyperus houghtonii</i>	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.
<i>Cypripedium calceolus</i> var. <i>planipetalum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
<i>Cypripedium passerinum</i> var. <i>minganense</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
<i>Draba hirta</i> var. <i>pycnosperma</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
<i>Draba peasei</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
<i>Echinochloa walteri</i>	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.
<i>Elodea nuttallii</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Elymus riparius</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Elymus villosus</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Epilobium ciliatum</i> var. <i>ecomosum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.
<i>Erigeron hyssopifolius</i> var. <i>villicaulis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
<i>Erigeron philadelphicus</i> var. <i>provancheri</i>	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.
<i>Eriocaulon parkeri</i>	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.
<i>Floerkea proserpinacoides</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Gentianella crinita</i> ssp. <i>victorinii</i>	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.

TABLEAU II (suite)

Affinité géographique des plantes rares au Québec  
également considérées comme rares au Canada

	Forêt décidue Amérique orientale				Nord-américaines, aires séparées	Amphi-atlantique	Plaine côtière atlantique	Prairie, Plaine centrale	Endémique de l'Estuaire	Endémique du nord-est
	Appalachien	Grands Lacs-Saint-Laurent	Forêt décidue	«Midwest»						
<i>Gratiola neglecta</i> var. <i>glaberrima</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.
<i>Hemicarpha micrantha</i>	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.
<i>Hydrophyllum canadense</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Justicia americana</i>	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.
<i>Lindernia dubia</i> var. <i>inundata</i>	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.
<i>Listera australis</i>	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.
<i>Lophotocarpus spongiosus</i>	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.
<i>Lycopus americanus</i> var. <i>laurentianus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.
<i>Mimulus glabratus</i>	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.
<i>Muhlenbergia sylvatica</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Muhlenbergia tenuiflora</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Najas guadalupensis</i>	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Oxytropis leucantha</i> var. <i>gaspensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
<i>Panax quinquefolius</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Panicum bicknellii</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Panicum philadelphicum</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Pellaea atropurpurea</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Peltandra virginica</i>	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.
<i>Pinus rigida</i>	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Polemonium van-bruntiae</i>	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Potamogeton gemmiparus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
<i>Quercus bicolor</i>	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.
<i>Rosa williamsii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
<i>Salix sericea</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Saxifraga nivalis</i> var. <i>gaspensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
<i>Scirpus clintonii</i>	X	X	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Scirpus heterochaetus</i>	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.
<i>Scirpus smithii</i>	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.
<i>Sedum villosum</i>	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.
<i>Sparganium androcladum</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sporobolus asper</i>	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.
<i>Streptopus amplexifolius</i> var. <i>oreopolis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
<i>Strophostyles helvola</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Thelypteris hexagonoptera</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Viburnum dentatum</i> var. <i>lucidum</i>	X	X	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Viola rotundifolia</i>	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Viola sagittata</i> var. <i>sagittata</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Woodsia obtusa</i>	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
<i>Zizania aquatica</i> var. <i>brevis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.
	10	6	30	4	1	1	9	3	7	19

raient suivi le déplacement de la calotte glaciaire vers le sud et survécu dans des refuges côtiers ou dans des zones de toundra péri-glaciaire. Les espèces cordillériennes auraient pu migrer jusqu'à l'est du continent par un corridor discontinu de toundra à la marge sud du glacier. Des travaux récents en paléobotanique, au Vermont, semblent appuyer cette hypothèse (Miller & Thompson, 1979). Lors de la période tardi-glaciaire, ces taxons, qui ont souvent un comportement pionnier, étaient probablement beaucoup plus répandus dans des habitats propices, tels que les dépôts morainiques. Peu compétitrices, ces espèces n'ont persisté que dans quelques habitats reliques de l'époque tardi-glaciaire, tels que des rivages, des plaines, des talus et des rochers calcaires, de même que sur des sommets dénudés.

L'Arctique québécois est particulièrement riche en plantes rares caractéristiques. Cependant, nos connaissances floristiques de ce grand territoire sont tellement fragmentaires qu'il est à prévoir que plusieurs taxons perdront leur statut de plante rare alors que d'autres devront être ajoutés. De plus, certains taxons, tels qu'*Arenaria stricta* var. *uliginosa*, *Arnica plantaginea*, *Carex adelostoma* et *C. atrata*, appartiennent plutôt à l'Hémiarctique (J. Cayouette, comm. pers.). La majorité des plantes rares caractéristiques de l'Arctique québécois sont des taxons arctiques-circumpolaires à distribution continue. Mentionnons, par exemple, *Arnica alpina* s.l., *Braya purpurascens*, *Carex ursina* et *Gentianella tenella*. Ces plantes rares, largement répandues, ne se retrouvent que dans quelques localités au nord de la péninsule Québec/Labrador. Quelques plantes rares, telles que *Lesquerella arctica* var. *arctica* et *Oxytropis arctica*, sont restreintes au territoire arctique de l'Amérique du Nord. *Oxytropis podocarpa* déroge à ces patrons de distribution, étant une espèce cordillérienne avec une aire disjointe dans le sud de l'île de Baffin et au nord de la péninsule Québec/Labrador. La majorité des espèces arctiques, rares au Québec, sont à leur limite sud de distribution, au moins pour l'est de l'Amérique du Nord.

### Les plantes rares prioritaires

Une analyse de la phytogéographie des plantes vasculaires rares du Québec démontre que l'ensemble du territoire possède des taxons rares. Cependant, il est évident qu'une partie de ces plantes rares doivent être considérées comme des cas prioritaires pour des études biogéographiques, écologiques et taxonomiques, de même que pour les mesures de conservation devant être adoptées. Pour déterminer les cas prioritaires, nous avons retenu les taxons déclarés rares dans toutes les provinces ou territoires où la plante se

trouve. Les conditions d'une espèce ou d'une variété au Canada proviennent des listes déjà publiées pour l'Alberta (Argus & White, 1978), la Colombie-Britannique (Taylor, 1982), le Manitoba (White & Johnson, 1980), le Nouveau-Brunswick (Hinds, 1983), la Nouvelle-Écosse (Maher *et al.*, 1978), l'Ontario (Argus & White, 1977; 1982-1983), la Saskatchewan (Maher *et al.*, 1979) et le Yukon (Douglas *et al.*, 1981). Ainsi, 85 des 408 plantes vasculaires rares du Québec sont rares à l'échelle du Canada (tableau I). De plus, nous avons indiqué pour chacun de ces 85 taxons, sa présence dans les différentes régions du Québec (tableau I) et son affinité géographique (tableau II), en nous inspirant de «Géographie floristique du Québec/Labrador» (Rousseau, 1974).

Dans l'extrémité sud-ouest du Québec, 58% dans 85 cas prioritaires se retrouvent dans les régions de l'Outaouais, de l'archipel d'Hochelaga, du Richelieu, de la région montréalaise de la plaine du Saint-Laurent, des Montérégiennes et des Cantons de l'Est. Ce petit secteur du Québec est des plus intéressants pour de nombreux éléments de la forêt décidue de l'Amérique orientale, le plus souvent à leur limite nord-est de distribution.

Ensuite, la zone intertidale retient l'attention avec des plantes telles que *Bidens eatonii*, *Cicuta maculata* var. *victorinii*, *Epilobium ciliatum* var. *ecomosum*, *Erigeron philadelphicus* var. *provancheri*, *Eriocaulon parkeri*, *Gentianella crinita* ssp. *victorinii*, *Gratiola neglecta* var. *glaberrima*, *Lycopus americanus* var. *laurentianus* et *Zizania aquatica* var. *brevis*. Plusieurs sont des endémiques.

Le golfe du Saint-Laurent, avec les régions de la Côte-Nord, de la Minganie, d'Anticosti et de la Gaspésie, est un secteur des plus importants. En effet, 22% des 85 cas prioritaires proviennent de ces régions et une bonne partie de ceux-ci sont des endémiques.

Enfin, l'Arctique, territoire riche en plantes rares, ne possède qu'un cas prioritaire, *Saxifraga nivalis* var. *gaspensis*, taxon partagé avec la Gaspésie.

### Conclusion

Notre analyse de la phytogéographie de plantes vasculaires rares du Québec fait ressortir le chevauchement des facteurs historiques et écologiques qui sont responsables de leur distribution. Ainsi, l'histoire postglaciaire explique, en grande partie, la présence de plantes rares dans des régions telles que l'Outaouais et la Gaspésie. Toutefois, les facteurs climatiques et édaphiques semblent expliquer le maintien des populations de plantes rares à l'intérieur de leur aire de distribution. Dans l'ensemble, les 55 distributions

différentes (régions ou associations de régions) reflètent la présence d'habitats particuliers et restreints qui ne sont pas représentatifs des milieux naturels des régions ou des associations de régions. D'ailleurs, la phytogéographie des plantes rares du Québec ne saurait remplacer une étude approfondie de la biogéographie de l'ensemble des espèces et variétés du Québec.

Enfin, l'extrémité sud-ouest du Québec, la zone intertidale et le golfe du Saint-Laurent, possèdent la majeure partie des 85 plantes vasculaires rares qui devraient être considérées prioritaires quant aux recherches à entreprendre, de même qu'aux mesures de protection à adopter.

### Remerciements

Nous remercions M. A. Leduc, du Centre de recherches écologiques de Montréal, pour son aide en programmation, M. C. Laverdière et M. G. Frumignac pour avoir dessiné la figure 1, M. M. Labrecque pour avoir dessiné la figure 2, M. J. Cayouette pour sa révision critique et Mme E. Lemaire pour avoir dactylographié le manuscrit.

### Références

- ARGUS, G. W. & D. J. WHITE, 1977. Les plantes vasculaires rares de l'Ontario. — *Syllogeus*, n° 14, 66 p.
- ARGUS, G. W. & D. J. WHITE, 1978. Les plantes vasculaires rares de l'Alberta. — *Syllogeus*, n° 17, 47 p.
- ARGUS, G. W. & D. J. WHITE (eds.), 1982-1983. Atlas des plantes vasculaires rares de l'Ontario. Parties 1-2. — *Mus. nat. Sci. nat. Canada*.
- BALDWIN, W. K. W., 1958. Plants of the Clay Belt of northern Ontario and Québec. — *Bull. natn. Mus. Canada*, no. 156, 324 p.
- BOUCHARD, A., D. BARABÉ, M. DUMAIS & S. HAY, 1983. Les plantes vasculaires rares du Québec. — *Syllogeus*, n° 48, 79 p.
- BROUILLET, L. & J.-P. SIMON, 1981. An ecogeographical analysis of the distribution of *Aster acuminatus* Michx. and *A. nemoralis* Ait. (Asteraceae: Astereae). — *Rhodora*, 83: 521-550.
- DAMMAN, A. W. H., 1965. The distribution patterns of northern and southern elements in the flora of Newfoundland. — *Rhodora*, 67: 363-392.
- DANSEREAU, P., 1957. Biogeography. An ecological perspective. — The Ronald Press, New York, 394 p.
- DOUGLAS, G. W., G. W. ARGUS, H. L. DICKSON & D. F. BRUNTON, 1981. Les plantes vasculaires rares du Yukon. — *Syllogeus*, n° 28, 64 p.
- DUTILLY, A., E. LEPAGE & M. DUMAN, 1958. Contribution à la flore des îles (T.N.O.) et du versant oriental (Qué.) de la baie James. — *Contr. Arc. Ins. Cath. Univ. Am.*, no. 9 F, 199 p.
- GAGNON, D. & A. BOUCHARD, 1981. La végétation de l'escarpement d'Eardley, parc de la Gatineau, Québec. — *Can. J. Bot.*, 59: 2667-2691.
- GRONDIN, P. & J. OUZILLEAU, 1983. Les habitats riverains du sud de la Jamésie, Québec. — *Géogr. phys. Quat.*, 37: 253-277.
- HINDS, H., 1983. Les plantes vasculaires rares du Nouveau-Brunswick. — *Syllogeus*, n° 50, 38 p.
- KEDDY, C. J., 1983. Status report on *Coreopsis rosea*, a rare Canadian wetlands plant. — COSEWIC Rep. natn. Mus. nat. Sci. Canada, 17 p.
- LANCE, G. N. & W. T. WILLIAMS, 1966. A generalized sorting strategy for computer classification. — *Nature*, Lond., 212: 218.
- LANCE, G. N. & W. T. WILLIAMS, 1967. A general theory of classificatory sorting strategies. I. Hierarchical systems. — *Comput. J.*, 9: 373-380.
- LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1984. Écologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques. 2<sup>e</sup> édition — Masson, Paris & Les Presses de l'Université du Québec, Québec, 260 p.
- LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1984. Écologie numérique. 2. La structure des données écologiques. 2<sup>e</sup> édition. — Masson, Paris & Les Presses de l'Université du Québec, Québec, 335 p.
- LEPAGE, E., 1958. *Juncus ensifolius* Wikstr., une addition à la flore du Québec et de l'est de l'Amérique. — *Annls ACFAS*, 24: 86.
- MAHER, R. V., D. J. WHITE, G. W. ARGUS & P. A. KEDDY, 1978. Les plantes vasculaires rares de la Nouvelle-Écosse. — *Syllogeus*, n° 18, 38 p.
- MAHER, R. V., G. W. ARGUS, V. L. HARMS & J. H. HUDSON, 1979. Les plantes vasculaires rares de la Saskatchewan. — *Syllogeus*, n° 20, 55 p.
- MARIE-VICTORIN, Fr., 1935. Flore laurentienne. — Imprimerie de la Salle, Montréal, 917 p.
- MILLER, N. G. & G. G. THOMPSON, 1979. Boreal and western North American plants in the Late Pleistocene of Vermont. — *J. Arnold Arbor.*, 60: 167-218.
- MORISSET, P., 1971. Endemism in the vascular plants of the Gulf of St. Lawrence. — *Naturaliste can.*, 98: 167-177.
- MORISSET, P., 1974. Localisation et écologie des plantes arctiques-alpines rares dans le parc national Forillon. — Ministère des Affaires indiennes et du Nord, Direction des parcs nationaux et des lieux historiques, 230 p.
- RAYMOND, M., 1950. Esquisse phytogéographique du Québec. — *Mém. Jard. bot. Montréal*, 5: 1-147.
- ROUSSEAU, C., 1974. Géographie floristique du Québec/Labrador. Distribution des principales espèces vasculaires. — Les Presses de l'Université Laval, Québec, 799 p.
- RUNE, O., 1954. Notes on the flora of the Gaspé Peninsula. — *Svensk bot. Tidskr.*, 48: 117-135.
- TAYLOR, R. L. (ed.), 1982. Preliminary list of the rare plants of British Columbia — Botanical Garden, University of British Columbia, 55 p. Unpubl.
- WHITE, D. J. & K. L. JOHNSON, 1980. Les plantes vasculaires rares du Manitoba. — *Syllogeus*, n° 27, 53 p.

## APPENDICE

Répartition des espèces rares dans les régions ou les groupes de régions révélés par l'analyse agglomérative à liens complets

## OUTAOUAIS

*Arabis canadensis*  
*Asclepias tuberosa* var. *interior*  
*Bromus kalmii*  
*Carex siccata*  
*Chenopodium leptophyllum*  
*Helianthemum canadense*  
*Helianthus divaricatus*  
*Hypericum kalmianum*  
*Lactuca hirsuta* var. *sanguinea*  
*Melica smithii*  
*Muhlenbergia sylvatica*  
*Panicum philadelphicum* var. *philadelphicum*  
*Polygala polygama* var. *obtusata*  
*Polygonum douglasii*  
*Rhus aromatica* var. *aromatica*

## OUTAOUAIS ET ARCHIPEL D'HOCHELAGA

*Ceanothus americanus*  
*Pycnanthemum virginianum* var. *virginianum*  
*Sporobolus heterolepis*

## OUTAOUAIS, ARCHIPEL D'HOCHELAGA ET RICHELIEU

*Acer nigrum*  
*Carex amphibola* var. *turgida*  
*Carex sychnocephala*  
*Cerastium nutans*  
*Cornus racemosa*  
*Isanthus brachiatus*  
*Quercus bicolor*  
*Ranunculus longirostris*  
*Schizachne purpurascens* var. *pubescens*  
*Ulmus thomasii*  
*Viola pubescens* var. *pubescens*  
*Wolffia arhiza*

## OUTAOUAIS ET RICHELIEU

*Arenaria stricta* var. *stricta*  
*Carex lupuliformis*  
*Muhlenbergia tenuiflora*  
*Panicum flexile*  
*Scirpus lineatus*  
*Wolffia punctata*  
*Woodsia obtusa*

## ARCHIPEL D'HOCHELAGA

*Agastache nepetoides*  
*Agrimonia pubescens*  
*Aster ontarionis*  
*Carex atherodes*  
*Desmodium paniculatum*  
*Elymus villosus*  
*Geranium maculatum*

*Sporobolus asper*  
*Verbena simplex*

## ARCHIPEL D'HOCHELAGA ET RICHELIEU

*Agalinis tenuifolia* var. *parviflora*  
*Arabis laevigata* var. *laevigata*  
*Cirsium discolor*  
*Polanisia dodecandra* var. *dodecandra*

## RICHELIEU

*Asplenium ruta-muraria*  
*Carex bicknellii*  
*Hemicarpha micrantha*  
*Juncus torreyi*  
*Ranunculus aquatilis* var. *calvescens*  
*Thelypteris simulata*

## OUTAOUAIS, ARCHIPEL D'HOCHELAGA ET RÉGION MONTRÉALAISE DE LA PLAINE DU SAINT-LAURENT

*Panicum latifolium*  
*Panicum virgatum*

## OUTAOUAIS ET RÉGION MONTRÉALAISE DE LA PLAINE DU SAINT-LAURENT

*Carex atlantica* ssp. *capillacea*  
*Sporobolus cryptandrus*  
*Viburnum rafinesquianum*

## OUTAOUAIS, ARCHIPEL D'HOCHELAGA, RICHELIEU ET RÉGION MONTRÉALAISE DE LA PLAINE DU SAINT-LAURENT

*Agalinis tenuifolia* var. *tenuifolia*  
*Claytonia virginica*  
*Quercus alba*

## ARCHIPEL D'HOCHELAGA, RICHELIEU ET RÉGION MONTRÉALAISE DE LA PLAINE DU SAINT-LAURENT

*Elodea nuttallii*  
*Physostegia virginiana* var. *elongata*

## ARCHIPEL D'HOCHELAGA ET RÉGION MONTRÉALAISE DE LA PLAINE DU SAINT-LAURENT

*Myriophyllum heterophyllum*  
*Taenidia integerrima*  
*Veronica peregrina* var. *peregrina*

## RÉGION MONTRÉALAISE DE LA PLAINE DU SAINT-LAURENT

*Bartonia virginica*  
*Carex cumulata*  
*Carex muhlenbergii*  
*Corylus americana*  
*Crataegus crus-galli*  
*Crataegus dilata*



*Rhus glabra*  
*Samolus parviflorus*

OUTAOUAIS, ARCHIPEL D'HOCHELAGA,  
RICHELIEU, RÉGION MONTRÉALAISE DE LA  
PLAINE DU SAINT-LAURENT ET  
MONTÉRÉGIENNES

*Amelanchier amabilis*  
*Anemone cylindrica*

RÉGION MONTRÉALAISE DE LA PLAINE DU  
SAINT-LAURENT ET MONTÉRÉGIENNES

*Panicum bicknellii*  
*Thelypteris hexagonoptera*

MONTÉRÉGIENNES

*Asclepias exaltata*  
*Carex digitalis*  
*Crataegus pruinosa* var. *pruinosa*

OUTAOUAIS, ARCHIPEL D'HOCHELAGA,  
RICHELIEU, RÉGION MONTRÉALAISE DE LA  
PLAINE DU SAINT-LAURENT, MONTÉRÉGIENNES  
ET CANTONS DE L'EST

*Athyrium pycnocarpon*  
*Hedeoma pulegioides*

OUTAOUAIS, ARCHIPEL D'HOCHELAGA ET  
CANTONS DE L'EST

*Cardamine bulbosa*  
*Carex cephalophora*  
*Carex hitchcockiana*  
*Carex molesta*

OUTAOUAIS, ARCHIPEL D'HOCHELAGA,  
MONTÉRÉGIENNES ET CANTONS DE L'EST

*Carex radiata*  
*Carex sparganioides* var. *sparganioides*

OUTAOUAIS ET CANTONS DE L'EST

*Carex laxiflora* var. *gracillima*  
*Pellaea glabella* var. *glabella*

OUTAOUAIS, RICHELIEU ET CANTONS DE L'EST

*Asplenium platyneuron*  
*Potamogeton vaseyi*

OUTAOUAIS, RICHELIEU, MONTÉRÉGIENNES ET  
CANTONS DE L'EST

*Camptosorus rhizophyllus*  
*Goodyera pubescens*

ARCHIPEL D'HOCHELAGA, RICHELIEU ET  
CANTONS DE L'EST

*Carex annectens*  
*Zizania aquatica* var. *aquatica*

CANTONS DE L'EST

*Carex laxiculmis*  
*Carex swanii*  
*Carex virescens*  
*Houstonia longifolia* var. *longifolia*  
*Hydrophyllum canadense*  
*Polemonium van-bruntiae*

CANTONS DE L'EST ET GASPÉSIE

*Adiantum pedatum* var. *aleuticum*  
*Pellaea densa*

OUTAOUAIS, ARCHIPEL D'HOCHELAGA,  
RICHELIEU ET RÉGION TRIFLUVIENNE DE LA  
PLAINE DU SAINT-LAURENT

*Carex typhina*  
*Cinna arundinacea*  
*Eragrostis hypnoides*

OUTAOUAIS, ARCHIPEL D'HOCHELAGA,  
RICHELIEU, RÉGIONS MONTRÉALAISE ET  
TRIFLUVIENNE DE LA PLAINE DU SAINT-  
LAURENT

*Celtis occidentalis*  
*Woodwardia virginica*

OUTAOUAIS, ARCHIPEL D'HOCHELAGA,  
RÉGIONS MONTRÉALAISE ET TRIFLUVIENNE DE  
LA PLAINE DU SAINT-LAURENT

*Podophyllum peltatum*  
*Podosternum ceratophyllum*  
*Ranunculus flabellaris*

ARCHIPEL D'HOCHELAGA ET RÉGION  
TRIFLUVIENNE DE LA PLAINE DU SAINT-  
LAURENT

*Arisaema dracontium*  
*Justicia americana*  
*Saururus cernuus*

RÉGIONS MONTRÉALAISE ET TRIFLUVIENNE DE  
LA PLAINE DU SAINT-LAURENT

*Ceratophyllum echinatum*  
*Peltandra virginica*

RÉGION TRIFLUVIENNE DE LA PLAINE DU  
SAINT-LAURENT

*Echinochloa walteri*  
*Potamogeton gemmiparus*

OUTAOUAIS, ARCHIPEL D'HOCHELAGA,  
RICHELIEU, MONTÉRÉGIENNES, CANTONS DE  
L'EST, RÉGIONS MONTRÉALAISE ET  
TRIFLUVIENNE DE LA PLAINE DU SAINT-  
LAURENT ET RÉGION DE QUÉBEC

*Hamamelis virginiana*  
*Panax quinquefolius*

OUTAOUAIS, ARCHIPEL D'HOCHÉLAGA,  
RICHELIEU, CANTONS DE L'EST, RÉGION  
TRIFLUVIENNE DE LA PLAINE DU SAINT-  
LAURENT ET RÉGION DE QUÉBEC

*Habenaria flava*  
*Orchis spectabilis*  
*Sparganium androcladum*

OUTAOUAIS, ARCHIPEL D'HOCHÉLAGA,  
MONTÉRÉGIENNES, RÉGIONS MONTRÉALAISE  
ET TRIFLUVIENNE DE LA PLAINE DU SAINT-  
LAURENT ET RÉGION DE QUÉBEC

*Dentaria laciniata*  
*Pedicularis canadensis*

RIVAGES DU SAINT-LAURENT, ENTRE  
MONTRÉAL ET QUÉBEC

*Selaginella apoda*  
*Strophostyles helvola*

ZONE INTERTIDALE

*Bidens eatonii*  
*Cicuta maculata* var. *victorinii*  
*Epilobium ciliatum* var. *ecomosum*  
*Erigeron philadelphicus* var. *provancheri*  
*Eriocaulon parkeri*  
*Gentianella crinita* ssp. *victorinii*  
*Gratiola neglecta* var. *glaberrima*  
*Iris versicolor* var. *shrevei*  
*Lycopus americanus* var. *laurentianus*  
*Physostegia virginiana* var. *granulosa*  
*Polygonum punctatum* var. *parvum*  
*Zizania aquatica* var. *brevis*

OUTAOUAIS, RÉGION MONTRÉALAISE DE LA  
PLAINE DU SAINT-LAURENT ET LAURENTIDES  
MONTRÉALAISES

*Hedeoma hispida*  
*Penstemon hirsutus*

LAURENTIDES MONTRÉALAISES

*Eleocharis robbinsii*  
*Utricularia purpurea*  
*Viburnum dentatum* var. *lucidum*

ABITIBI

*Aster modestus*  
*Mimulus glabratus*

TÉMISCAMINGUE

*Astragalus aboriginum* var. *major*  
*Vicia americana*

ARCHIPEL DE MINGAN

*Cirsium foliosum* var. *minganense*  
*Cypripedium passerinum* var. *minganense*

CÔTE-NORD ET MINGAN

*Astragalus robbinsii* var. *fernaldii*  
*Empetrum nigrum* var. *eamesii*  
*Sedum villosum*

ANTICOSTI

*Braya humilis* var. *laurentiana*  
*Carex hostiana* var. *laurentiana*  
*Erigeron hyssopifolius* var. *villicaulis*  
*Habenaria unalascensis* var. *unalascensis*  
*Lesquerella arctica* var. *purshii*  
*Stelleria calycantha* var. *sitchana*

GASPÉSIE ET ANTICOSTI

*Antennaria straminea*  
*Arnica lonchophylla*

GASPÉSIE, CÔTE-NORD, MINGAN ET ANTICOSTI

*Cypripedium calceolus* var. *planipetalum*  
*Erysimum inconspicuum* var. *coarctatum*  
*Thalictrum alpinum*

ÎLES-DE-LA-MADELEINE

*Bidens heterodoxa*  
*Corema conradii*  
*Euphorbia polygonifolia*  
*Myrica pensylvanica*  
*Sparganium multipedunculatum*

GASPÉSIE ET ARCTIQUE

*Cerastium cerastoides*  
*Gnaphalium norvegicum*  
*Oxtropis deflexa* var. *foliolosa*  
*Ranunculus allenii*  
*Sagina saginoides*  
*Saxifraga nivalis* var. *gaspensis*

GASPÉSIE, ARCTIQUE ET MISTASSINI

*Carex petricosa* var. *misandroides*  
*Cystopteris montana*

GASPÉSIE

*Achillea sibirica*  
*Agrenaria marcescens*  
*Arnica louiseana* ssp. *griscomii*  
*Astragalus aboriginum* var. *aboriginum*  
*Athyrium distentifolium* var. *americanum*  
*Draba hirta* var. *pycnosperma*  
*Draba peasei*  
*Lathyrus venosus* var. *intonus*  
*Lophocarpus spongiosus*  
*Oxytropis leucantha* var. *gaspensis*  
*Polystichum mohrioides* var. *scopulinum*  
*Salix chlorolepis*  
*Senecio rasedifolius*  
*Woodsia oregana* var. *lyallii*

## GASPÉSIE ET BAS-DU-FLEUVE

*Antennaria subviscosa*  
*Arabis holboellii* var. *holboellii*  
*Astragalus americanus*  
*Erigeron compositus*  
*Poa stenantha*  
*Rosa williamsii*

## ARCTIQUE

*Antennaria pygmaea*  
*Arenaria stricta* var. *uliginosa*  
*Arnica alpina*  
*Arnica plantaginea*  
*Braya purpurascens*  
*Carex adelostoma*  
*Carex atrata*  
*Carex langeana*  
*Carex supina* ssp. *spaniocarpa*  
*Carex ursina*  
*Draba corymbosa*  
*Draba crassifolia*  
*Epilobium davuricum*  
*Erigeron uniflorus* var. *eriocephalus*  
*Gentianella tenella*  
*Hierochloa pauciflora*  
*Lesquerella arctica* var. *arctica*  
*Luzula nivalis*  
*Oxytropis arctica*  
*Oxytropis podocarpa*  
*Phippsia algida*  
*Pleuropogon sabinei*  
*Potentilla vahliana*  
*Puccinellia vahliana*  
*Salix alasensis*  
*Tofieldia coccinea*

## BAIE D'HUDSON

*Castilleja raupii*  
*Habenaria straminea*

## ARCTIQUE ET BAIE JAMES

*Antennaria isolepis*  
*Carex amblyorhyncha*  
*Carex capillaris* var. *krausei*  
*Carex heleonastes*  
*Oxytropis leucantha* var. *hudsonica*  
*Pedicularis sudetica*  
*Potentilla multifida*  
*Potentilla pulchella*  
*Ranunculus pallasii*  
*Sagina caespitosa*  
*Sagina nivalis* var. *nivalis*  
*Salix pseudomonticola*

## BAIE JAMES

*Antennaria rosea*  
*Arabis arenicola* var. *pubescens*  
*Arnica chamissonis*  
*Carex richardsonii*  
*Juncus ensifolius*  
*Lactuca tatarica*  
*Thalictrum dasycarpum* var. *dasycarpum*

## BAIE JAMES ET MISTASSINI

*Calamagrostis lacustris*  
*Salix maccalliana*

## REVUE DES LIVRES

NITECKI, M. H. (édit.), 1984. **Extinctions**. — University of Chicago Press, Chicago, 354 p., 15 × 23 cm. Broché, 16 \$ US.

Cet ouvrage collectif traite manifestement d'un problème très particulier dont les données mêmes sont peu familières à la plupart. Pourtant, son importance dans le cadre de la problématique générale de l'évolution est également évidente. Le livre est issu d'un symposium sur la systématique tenu à Chicago en 1983; il en reprend quelques communications. L'introduction est, comme il se doit, écrite par un paléontologue et elle énonce clairement les principales données des problèmes. Ces dernières relèvent des changements climatiques, des chutes possibles de météorites, de l'action de l'homme sur les plantes et les animaux. Parmi les communications, j'ai noté spécialement celle sur l'extinction des hominidés qui nous ont précédés, celle sur l'hypothèse d'une « guerre-éclair » due à des météorites meurtrières pour les dinosaures et celle sur l'avenir menacé de la forêt amazonienne. Les effets de l'influence de l'homme sur la nature depuis 10 000 ou 12 000 ans sont un problème à résonances actuelles; les extinctions marines en sont un autre sur lequel notre ignorance est grande; la question de l'existence possible de cycles réguliers d'extinctions n'est pas moins mystérieuse. Un autre thème que traite un participant est celui de l'extinction « normale » de populations isolées: cet article paraît se détacher, par sa signification profonde, de l'ensemble des autres qui, tous, nous replacent plus ou moins, comme le reconnaît l'auteur de l'introduction, dans le cadre de « catastrophes » qui plaisait à Cuvier. Au total, les auteurs nous proposent beaucoup de suggestions quant aux causes et circonstances des extinctions végétales et animales, mais ils ne nous offrent que peu de conclusions fermes ou de théories cohérentes. Le lecteur pensera sans doute qu'il reste beaucoup à observer et donc à réfléchir sur le sujet. Le livre est de présentation « offset », satisfaisante sans être transcendante. Il s'achève d'abord par un appendice qui consiste, assez curieusement, en sommaires des communications qui précèdent, puis par un index des auteurs et un index des sujets.

Paul PIRLOT

Département des sciences biologiques  
Université de Montréal

POTTS, G. W. & R. J. WOOTTON (édit.), 1984. **Fish reproduction: strategies and tactics**. — Academic Press, Don Mills (Ontario), 410 p., 15 × 23 cm. Relié, 66 \$.

L'étude des stratégies de reproduction animale est récemment devenue très populaire. Les théories courantes en écologie prétendent que la sélection naturelle a pour effet de maximiser le « fitness » reproducteur de chaque organisme (c'est-à-dire le nombre de jeunes qu'un organisme fournit aux générations futures). Dans la nature, de grandes différences dans les stratégies

et les tactiques de reproduction ont été remarquées entre les espèces différentes qui habitent au même endroit, ainsi qu'entre des membres de la même espèce qui sont en cohabitation. En général, les chercheurs postulent que ces différences résultent d'un mécanisme d'adaptation; ce postulat a porté les écologistes à s'interroger sur les coûts, les bénéfices et les limitations des stratégies de reproduction observées en nature.

Les poissons téléostéens sont bien connus pour la variété de leurs modes de reproduction; ils ont considérablement contribué à stimuler l'intérêt pour l'étude des tactiques et des stratégies de reproduction. Selon l'espèce, les poissons peuvent employer diverses tactiques de reproduction: ils peuvent frayer tôt ou tard dans leur vie (parfois aux deux moments) et même changer de sexe. Dans ce livre, nous trouvons une excellente sélection de travaux sur les poissons. La sélection des articles est bien choisie pour montrer la diversité des stratégies de reproduction et illustrer la variété des approches choisies par les chercheurs pour élucider la nature adaptative des stratégies observées. Cet ouvrage provient d'un symposium organisé en 1982 par la « Fishery Society of the British Isles » autour de deux thèmes principaux: la valeur adaptative des types de reproduction utilisés par les poissons et les mécanismes qui les contrôlent. Les 24 auteurs qui ont contribué au volume viennent du Royaume-Uni (15), du Canada (5) et des États-Unis (4, y compris S. Stearns qui vit maintenant en Suède). Le livre tend manifestement à refléter les travaux qui se poursuivent actuellement dans ces pays.

Les vingt chapitres ne sont pas organisés en sections spécifiques à cause de la grande diversité des sujets abordés. La plupart des collaborateurs ont cependant adopté l'une ou l'autre des perspectives suivantes. La première consiste en une analyse des stratégies de reproduction pour une espèce ou une famille de poissons (N. B. Marshall: Progenetic tendencies in deep-sea fishes; P. J. Miller: The tokology of gobioid fishes; K. R. McKaye: Behavioral aspects of cichlid reproductive strategies: patterns of territoriality and brood defense in Central American substratum spawners and African mouth brooders; N. Giles: Implications of parental care of offspring for the antipredator behavior of adult male and female three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L.; J. R. G. Hislop: A comparison of the reproductive tactics and strategies of cod, haddock, whiting and Norway pout in the North Sea; T. D. Iles: Allocations of resources to gonads and soma in Atlantic herring, *Clupea harengus* L.). La deuxième vise à expliquer le pourquoi et la valeur adaptative des différentes stratégies de reproduction observées à partir d'une étude comparative impliquant des espèces différentes (R. J. Wootton: Introduction: strategies and tactics in fish reproduction; S. C. Stearns & R. E. Crandall: Plasticity for age and size at sexual maturity: a life history response to unavoidable stress; E. K. Balon: Patterns in the evolution of reproductive styles in fishes; M. R. Gross: Sunfish,

salmon and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes; D. J. Price: Genetics of sex determination in fishes — a brief review; D. Y. Shapiro: Sex reversal and socio-demographic processes in coral reef fishes; P. R. Dando: Reproduction in estuarine fish; R.H.K. Mann, C.A. Mills & D.T. Crisp: Geographical variation in life history tactics of some species of freshwater fishes; G.W. Potts: Parental behavior in temperature marine teleosts, with special reference to the development of nest structures).

Les autres chapitres portent sur la physiologie de la reproduction des poissons (V. J. Bye: The role of environmental factors in the timing of reproductive cycles; N. E. Stacey: Control of the timing of ovulation by exogenous and endogenous factors) et sur les implications des tactiques de reproduction d'une espèce pour les stratégies d'aménagement des pêches pour cette espèce (P. J. Reay: Reproductive tactics: a non-event in aquaculture?; D. M. Ware: Fitness of different reproductive strategies in teleost fishes; D. J. Garrod & J. W. Horwood: Reproductive strategies and the response to exploitation).

Cet ouvrage est un mélange de revues de la littérature scientifique et de communications de nouveaux résultats. Dans la première catégorie, j'estime que le chapitre de Miller sur les gobies, et celui de McKaye sur les Cichlidae sont particulièrement bien réussis. Ces deux articles démontrent clairement comment les tactiques et les stratégies de reproduction peuvent être différentes même pour des espèces très étroitement liées. L'analyse de Wootton sur les modes de reproduction chez les poissons d'eau douce du Canada présente un intérêt certain pour les ichthyologistes canadiens.

Dans la deuxième catégorie, le chapitre rédigé par Mann, Mills et Crisp est, à mon avis, particulièrement intéressant. Ces chercheurs présentent les résultats d'une transplantation réciproque de *Cottus gobio* dans deux ruisseaux très différents. Ils arrivent à la conclusion que la variance observée dans le nombre des couvées d'œufs produites par les femelles, et dans le taux de croissance des poissons de ces deux ruisseaux, est une variance phénotypique et non génétique. La technique de transplantation réciproque peut fournir beaucoup de renseignements sur la nature des régimes de reproduction chez les poissons mais, dans la pratique, les expériences sont difficiles à réaliser.

Trois chapitres (Stearns & Crandall, Ware, et Garrod & Horwood) présentent des modèles récents de stratégies de reproduction. Ces modèles sont fondés sur des postulats différents ou des approches différentes du problème, et chacun s'appuie sur des données. La vérification de leur applicabilité devra probablement attendre cependant que l'on puisse éviter les conditions restrictives que leurs auteurs ont été forcés d'adopter.

En général, les auteurs et les éditeurs ont fait un travail consciencieux de rédaction. Dans quelques cas, les figures ou les tableaux ne sont pas présentés de façon suffisamment explicite. La plupart des chapitres traitent du thème central, mais celui de Giles, malgré la grande qualité de ses travaux, offre moins de cohérence par rapport à l'ensemble.

Il y a quelques erreurs de typographie (14 au total). Elles sont presque inévitables dans des comptes rendus

d'un symposium. En général, elles n'empêchent pas le lecteur de comprendre le texte. Cependant il m'est arrivé de ne pas pouvoir identifier une référence citée parce que des lettres manquaient. Une référence citée dans le texte n'était pas dans la liste des références.

Cet ouvrage est à la pointe des recherches sur les régimes de reproduction chez les poissons. Il aura sans doute un effet de stimulant important pour la recherche en ce domaine. Il sera un travail de référence utile pour les chercheurs qui s'intéressent aux stratégies de reproduction et à l'ichthyologie, en général.

F. G. WHORISKEY, Jr.

Department of Zoology  
University College of Wales

GUSTAFSON, J. P. (édit.), 1984. **Gene manipulation in plant improvement. 16th Stadler Genetics Symposium.** — Plenum Press, N.Y., 668 p.

C'est un contenu des plus impressionnants que les conférenciers, guidés par les organisateurs de ce symposium international, ont rassemblé d'abord pour un auditoire de près de 2 000 personnes au Missouri et maintenant en un volume. Des chercheurs de 28 pays présentent 24 sujets reliés à ce que la Francophonie dénomme « Amélioration génétique des végétaux ». Le titre anglais « Gene manipulation in plant improvement » rend bien la signification française de ce vaste domaine de recherche scientifique si utile à l'humanité.

L'historique de la phytogénétique appliquée est rappelé par les Drs Burton et Duvick, la mondialisation de cette science par les représentants de CIMMYT et de IRRI et la théorie par le Dr Rasmussen. Ensuite les bases scientifiques de l'art sont introduites: soit la physiologie par le Dr Evans, la génétique quantitative par le Dr Baker, la pathologie par le Dr Hooker, la systématique des Triticeae par le Dr Dewey et l'évolution par le Dr Kimber. Cette première brochette de conférencier démontre les multiples facettes de ce domaine de recherche, prouvent ses nombreuses applications et projettent vers l'avenir des promesses des plus invitantes. Les coopérateurs s'échangeraient plus de matériel génétique, les sciences de base contribueraient plus, une théorie de la sélection végétale conventionnelle verra peut-être le jour. Les approches de travail sont présentées, évaluées et critiquées par chaque auteur. Tous répondent mission accomplie au sujet de la contribution de la phytogénétique pour produire des aliments de qualité en quantité et à prix modique.

Le deuxième souffle de ce symposium est apporté par une brochette de chercheurs désireux de manipuler plus efficacement les gènes que ne le font les sélectionneurs. L'on rassure d'abord les phytogénéticiens conventionnels que les problèmes d'adaptation, de sélection, de caractères quantitatifs et d'évaluation au champ requerront leurs services pour encore quelques générations. Les espoirs de contributions significatives par de nouvelles technologies ont été projetés à l'avant par le Dr Bebrook qui a suggéré « de tenir le prochain symposium après la publication d'un article démontrant de façon non équivoque la contribution du génie génétique pour modifier une plante à valeur commerciale. » Ce jour est proche!

Cette section de nouveautés est très variée. Elle permet aux artisans de plusieurs disciplines de faire rapidement le point sur les découvertes des dix dernières années. L'on y discute des perspectives et des progrès réalisés en manipulation de gènes, d'hybridation interspécifique, d'haploïdes doublés, de protoplasmes, de l'architecture du noyau, de culture de cellules, de séquences d'acides nucléiques introduites et aussi de l'expression des gènes. Ces sujets très variés et très vastes regroupent nécessairement plusieurs autres aspects liés aux nouvelles technologies possibles pour améliorer les végétaux.

Finalement le Dr Simmonds conclut sur les deux volets de ce symposium, soit les manipulations génétiques et la sélection des végétaux. Il réaffirme la puissance de la technologie solidement établie qu'est la sélection des végétaux. Il note la contribution complémentaire de plusieurs disciplines. Il entrevoit l'émergence du génie génétique comme une technologie complémentaire. Il suggère d'abord de transférer des gènes uniques. Il termine en espérant que la sélection des végétaux tant la conventionnelle que la nouvelle doit s'accroître, être meilleure, mieux fondée et viser des objectifs similaires à ceux qu'elle a atteints. La collaboration des chercheurs théoriciens et praticiens est essentielle à cette œuvre.

Le retard de la sélection végétale continue étant en train d'être comblé, il serait essentiel que nous accélérions le processus d'acquisition des nouvelles technologies de sélection des végétaux au Québec. Ce symposium très au fait de ces nouveautés rappelle nos décideurs à l'ordre.

Claude-André SAINT-PIERRE

*Département de phytologie  
Université Laval*

LOCQUIN, M., 1984. **Mycologie générale et structurale**. — Masson, Paris, 551 p., 16 × 24 cm. Relié, 480 FF.

Voici un ouvrage sur la mycologie qui ne ressemble pas aux traités classiques. Dans ce livre, nous sommes confrontés avec une nouvelle conception de la mycologie que seul Marcel Locquin semble être capable de présenter de cette façon, grâce à son expérience et à son implication dans des recherches pluridisciplinaires. Résultat d'un travail phénoménal, la quantité considérable d'informations que l'ouvrage contient lui confère une valeur exceptionnelle.

Le premier chapitre (60 pages) de la partie «Mycologie générale» nous renseigne sur les méthodes taxinomiques: un chapitre qui pourrait se trouver à l'introduction de tous les traités de la taxinomie ou sur la systématique. Le deuxième chapitre (130 pages) nous présente la classification des Mycota jusqu'à la famille, avec une identification très brève de chaque taxon. Le troisième chapitre de cette partie développe brièvement (20 pages) les principes de l'évolution des champignons.

La deuxième partie sur la «Mycologie structurale» inclut aussi bien des notions sur l'écologie des champignons (34 pages), sur les techniques physique, biochimique et microscopique utilisées, ou susceptibles

d'être utilisées, dans l'étude des champignons (107 pages) et sur la morphogénèse (60 pages), avec un accent particulier sur la classification des spores trouvées dans des strates fossiles.

Tous les aspects, mathématique, biochimique, physique et philosophique traités dans cet ouvrage dépassent largement ce qu'un mycologue s'attend d'un livre ayant pour titre Mycologie générale et structurale.

L'approche méthodologique de Locquin s'articule autour de concepts topologiques et de la théorie des catastrophes, pour élaborer une structure spatio-temporelle en classes d'êtres vivants ou taxons. Il ne s'agit plus d'ordonner en les classant un ensemble d'êtres vivants, ou de faire «une distribution ponctuelle d'individus sur un fond indépendant». L'auteur se demande par exemple, utilisant la notion topologique de frontière: «Dans quelle mesure un taxon régule-t-il sa frontière et comment cette frontière évolue-t-elle dans le temps?»

Rejetant le cadre booléen, trop rigide au niveau taxinomique, l'auteur propose d'utiliser la théorie des sous-ensembles flous de Zadeh, où l'incertitude floue (traite du degré plus ou moins fort d'appartenance à plusieurs sous-ensembles simultanément) remplace l'incertitude probabiliste (traite de la probabilité d'appartenance certaine à un sous-ensemble). Comme le dit l'auteur, «être à la fois blanc et noir est possible dans un sous-ensemble flou; être à la fois Amanite et Lépiote est possible dans une compréhension taxique floue mais ne l'est pas dans le cas de la systématique booléenne actuelle».

Vers la fin de son ouvrage l'auteur propose, avec plusieurs illustrations, une interprétation topologique par catastrophes et anastrophes, de l'ontomorphogénèse sporale des Mycota et des morphoclines des champignons, et de l'évolution des carpes. Nous croyons que cette approche d'avant-garde à la classification portera des fruits, pour le moins que les mycologues prendront la peine de s'y arrêter.

L'auteur propose aussi de remplacer les règles actuelles de nomenclature, d'indexage hiérarchique basés sur des suffixes (ales, aceae, oideae, ...) par une utilisation de préfixes conjointement avec la classification numéralogique. Il n'amorce pas toutefois une telle classification, se contentant d'indiquer brièvement comment la faire. Il faut réaliser que les ordinateurs pourtant si séduisants n'ont pas réussi à faire vaincre l'inertie qui a voué jusqu'à maintenant l'implantation de la taxinomie numéralogique à un échec. Par analogie, l'approche pourtant si attrayante de l'auteur avec la topologie, les ensembles flous et la théorie des catastrophes risque de demeurer lettre morte, un épiphénomène de la mycologie, malgré son potentiel taxinomique certain.

L'une des raisons à cela est que l'auteur développe trop peu ses idées mathématiques. Subjectivement très pertinentes en gros, elles demeurent sur le plan du détail pratique peu manipulables, et non efficaces sur le plan de l'enseignement où l'auteur dit vouloir œuvrer. Par exemple, les formules en pages 22-23-24-34-48 devraient être justifiées et illustrées, au moins pour rencontrer les exigences de l'enseignement. La suite des définitions des plus élémentaires de la page 37, où l'auteur a senti le besoin de définir des entités aussi

courantes et universelles que celles de relation et de correspondance, tranche étrangement avec l'obscurité de la présentation mathématique et de la finalité du premier paragraphe de la page 39 et de la page 42, par exemple. Il y aurait lieu en effet d'y définir les notions relativement avancées de vecteur pondéré, de matrice symétrique définie positive, de produit scalaire associé à la matrice de poids, de base associée à des variables... Il nous semble aussi qu'il y ait quelques erreurs, comme en page 12 sur le plan topologique. En effet à la sixième ligne il faut lire F au lieu de E; à la neuvième ligne il faut lire U au lieu de E; il faudrait lire, en adoptant la signification donnée par l'auteur à K, soit l'extérieur de K,  $F(K) = \text{KnK}$  au lieu de  $F(K) = \text{KncK}$ . De plus les symboles c et dK ne sont pas définis et il semble pas utile de poser «K est l'adhérence d'un fermé K» puisqu'au sens topologique un fermé coïncide avec son adhérence.

On pourrait admettre que beaucoup de développements mathématiques soient esquissés cavalièrement, et donc inutilisables directement dans ce livre, à condition qu'un bon système de références soit mis de l'avant. Il est clair que l'auteur a consacré beaucoup trop peu de pages aux méthodes taxinomiques ( $\frac{1}{10}$  du livre environ). L'ouvrage apparaît donc très incomplet de ce point de vue. L'auteur affirme pourtant en page XXV que «ce qui fait une science c'est la méthode et non l'objet» et en page XXVII il dit entendre «donner la première place aux techniques et aux disciplines de pointe récemment découvertes, appliquées ou applicables en mycologie». Relativement à ce qui a été fait ailleurs dans cette direction, le travail de Locquin représente une percée majeure. Mais relativement à ce que l'auteur lui-même entend faire on demeure sur notre appétit. Il est souhaité que l'auteur écrive un ouvrage à caractère pédagogique permettant d'enraciner concrètement et efficacement ses visées mathématiques et méthodologiques.

Une certaine légèreté ou inconstance se présente assez fréquemment dans le texte. Par exemple, les scolytes sont bien responsables du transport et de la propagation de plusieurs champignons mais ce n'est pas *Xyleborus* qui est le vecteur du champignon qui cause la maladie hollandaise des ormes (p. 264). Un autre exemple parmi un grand nombre du même genre: dans la partie *Mycologie générale*, *Paxillus* fait partie de l'ordre des Paxillales, dans la partie structurale, ce chapitre appartient à l'ordre des Boletales.

Toutes les indications nouvelles, tous les stimuli qu'un lecteur reçoit (et il y en a beaucoup) restent souvent superficiels. Des énumérations de noms de champignons, de réactifs ou des réactifs chimiques ne satisfont pas la curiosité. Également, la bibliographie (à l'exception de celle de l'auteur) est peu élaborée. Du point de vue technique, une grande quantité de fautes de frappe et quelques erreurs dans la présentation des tableaux (pages 65, 67, 315) auraient pu facilement être éliminées. L'inégalité de certains chapitres (v.g. champignons myrmécophiles, champignons des termitières) est regrettable; d'un côté on se perd dans le détail — peut-être explicable par le fait que l'auteur a publié sur ces sujets — et d'un autre côté, il y a beaucoup trop de généralités philosophiques, de discussions qui n'ont au premier abord que très peu de relations avec la mycologie.

Toutes ces critiques se veulent évidemment constructives. Elles ne portent pas ombrage au grand mérite de l'auteur qui comme dit le préfacier «a adopté une attitude particulièrement féconde, ne se cantonnant pas dans un classicisme trop souvent rigide et inutile». Marcel Locquin a fait un travail réellement scientifique, il a produit un ouvrage d'avant-garde. Nous souscrivons entièrement à la préface du Professeur Boureau compte tenu de ce que, comme dit l'auteur en page XXVII «nous avons pleinement conscience d'appauvrir la mycologie générale, mais son ensemble est maintenant beaucoup trop vaste et divers pour être condensé dans un manuel comme le nôtre». L'ouvrage déjà très volumineux ne pouvait contenir il est certain le bouillonnement d'idées de cet esprit de grande envergure.

Roger V. JEAN

Département des sciences pures  
Université du Québec à Rimouski

P. NEUMANN

Département de sciences biologiques  
Université de Montréal

PECSI, M. (édit.), 1984. **Lithology and stratigraphy of loess and paleosols.** — Hungarian Acad. Sc. Geogr. Res. Inst., Budapest, 325 p., 86 fig., 80 phot., 16,5 × 23,5 cm.

Des communications présentées au symposium organisé par la Commission sur le loess et la paléopédologie à l'occasion du XI<sup>e</sup> Congrès de l'INQUA tenu à Moscou en août 1982, paraissent sous forme d'articles et de notes un an et demi plus tard, ce qui est très rapide, dans un ouvrage répondant à des conditions honnêtes d'édition. Le livre à couverture flexible réunit trente textes (chacun étant signé par 1,9 auteur), la plupart très courts compte tenu du format de la publication, de son aération, de la vedette des articles, des diverses notes d'accompagnement, des résumés souvent mal construits ou n'étant qu'une répétition allongée du titre, de la place prise par les illustrations nombreuses, des bibliographies, des pages blanches de fin d'article, etc. Les textes ont été traduits en anglais, la plupart des auteurs étant slaves, surtout soviétiques; quatre textes sont signés par des auteurs chinois. Les bibliographies de chacun d'eux ignorent généralement les travaux entrepris par les collègues de communautés culturelles voisines, si elles ne s'enferment pas volontairement à l'intérieur d'une même banque de données, toujours les mêmes. C'est l'une des tristes constatations que l'on peut aisément faire à la lecture de ce type de publication. Par exemple, les deux articles signés par des Britanniques font appel presque exclusivement à des auteurs anglophones (75 références) et à quelques auteurs chinois, l'un des deux textes traitant du loess du centre de la Chine; or, nous savons que ce sont les Slaves qui ont le plus étudié le loess! Il résulte de tout ceci une étrange impression de sectarisme, comme quoi la science, ou du moins son aboutissement qu'est la définition écrite, est bien à l'image de ceux qui la font, c'est-à-dire politique d'abord, ce qui est un trait culturel, compartimenté et exclusif, même si les chercheurs s'en défendent. Quant au véhicule commun qu'est la langue anglaise, des plus pratiques, elle n'en demeure pas moins gênante en de multiples occasions: songeons

aux Soviétiques, fortement majoritaires dans l'étude du sujet, comme obligés de dialoguer entre eux dans une langue étrangère... celle de deux des signataires de l'ouvrage, pourrait-on dire!

Les articles sont groupés dans quatre sections: 1) l'origine des loess et la genèse des paléosols loessiques (p. 11-58); 2) les propriétés lithologiques des loess sous différents climats (p. 59-181); 3) la stratigraphie et la datation des loess et des paléosols (p. 183-270); 4) la mise en valeur des terres loessiques (p. 271-325). Le premier article de l'ouvrage, de Kriger, dit que le loess «as a rock is a yellow-gray silty calcareous macroporous loam (or loamy sand)» (p. 11); il fournit plus loin d'autres de ses caractéristiques dont «the absence of gravel and sand interbeds, its occurrence as a landscape cover, the presence of a regional interbeds of buried soils which are stratigraphically persistent, and the presence of the remains of nonaquatic organisms and the absence of aquatic ones». La définition qu'en donnent Lautridou, Sommé et Jamagne s'approche vraiment de la formule plus ou moins brève correspondant au concept reconnaissable et capable d'en susciter l'élaboration: «The term loess is used in a broad sense to describe a silty sediment deposited in a periglacial environment in which erosion and sedimentation are dominated by wind action and specific biological processes» (p. 121). Pour leur part, Petrov *et al.* font savoir que «the peculiarity of the mineral composition of loess is the coexistence of the rather stable quartz and the more easily dissoluble carbonate» (p. 133).

Nous pourrions, de la sorte, présenter d'autres citations utiles mais ne cernant pas davantage la réalité du loess et de ses paysages, ou celle du loess dans tous ses aspects, ce qu'aurait pu se permettre le préfacier qui est aussi le responsable de la publication, vu que les articles n'ont généralement pas de rapport entre eux, ou si peu, même s'ils appartiennent à un sujet commun. Dans son article d'introduction, l'éditeur aurait dû faire le point sur l'état de nos connaissances sur le sujet, afin de mieux situer tout loessologue comme tout lecteur intéressé. Sa préface débute ainsi: «The research of loess, one of the most important surfacial Quaternary formation gains more and more significance in soil conservation and building construction all over the world».

On définit toujours mal ce qu'est le loess d'abord, son mode de mise en place ensuite, la signification des puissantes formations superficielles qu'ils ont constitué par rapport à d'autres accumulations meubles, ses répartitions géographiques suivant les époques géologiques, ou encore en quoi les sols fossilisés et superposés en grand nombre à l'intérieur de la masse loessique témoignent-ils des climats et des végétations qui ont permis leur genèse? En un mot, en quoi la présence du loess permet-elle la reconstitution du passé de la Terre bien avant de savoir l'utilisation qu'on peut tirer du matériau! Le préfacier qui n'ignore pas ces aspects fondamentaux, a déjà écrit, parmi ses nombreux travaux sur le sujet «Scientific and practical significance of loess research» (*Acta Geol. Acad. Sc. Hungr.*, 1972, XVI, 4, p. 318-328).

L'ouvrage est un recueil de textes plus ou moins indépendants les uns des autres: forts dans certains cas, décevants dans d'autres, surtout s'ils ne font qu'une page ou deux. Chaque équipe ou bien chaque auteur vient comme faire son numéro avant de se retirer, après s'être cité en particulier, davantage s'il est ignoré de collègues souvent sectaires. Il y a là une manifestation du droit à l'existence, comme de la promotion de son savoir faire. L'article devient ainsi un produit de consommation qui s'étale aussi, à travers ses références, une partie de la méthode de l'auteur, des fondements de ses connaissances, de ses appartenances: la bibliographie trahit souvent l'envergure de ses relations. Elle dégage l'école fréquentée qui peut devenir chapelle ou clan; elle met en évidence l'ami à soigner, la personne qui tient le haut du pavé, l'idole à adorer: l'auteur trouve souvent sa force à travers celui qui constitue un chemin à l'avancement. Si certaines bibliographies épuisent généreusement les travaux sur le sujet grâce à des fréquentations éclectiques, d'autres témoignent aussi des méconnaissances de leurs auteurs, de leur refus de se mettre à d'autres écoutes, de leur manque d'efforts pour utiliser toutes les données pertinentes allant jusqu'aux traditions de travaux en langues dites inaccessibles. La mesquinerie permet aussi de s'enfermer dans un cercle étroit: les clubs sélects, ainsi formés, se protègent de contagions étrangères.

La diffusion de la connaissance relève aussi du phénomène mondain: elle possède ses comportements intéressés, elle établit des cotes d'écoute. Il y a des auteurs cités, toujours les mêmes, populaires, d'autres boycottés. Les bilans chiffrés permettent même l'établissement de normes, les seules valables! Un tel type de recensement ignore volontairement certains ouvrages, en encense d'autres. Il y a ici une sociologie du comportement qui, mieux comprise, ferait voir les grandeurs et les misères de l'expression écrite dans la méthodologie scientifique. Le début d'un article de la dernière livraison (1985, XVII, 1, p. 20-31) de *Dimension Science* du Conseil national de recherches du Canada, «La mesure du mérite; ceux dont les idées comptent le plus,» livre ceci: «La meilleure façon de juger de la valeur d'un scientifique est peut-être de compter les citations dont ses travaux font l'objet chez d'autres chercheurs. L'Américain Eugène Garfield a compilé une liste des mille auteurs scientifiques ayant obtenu le plus grand nombre de citations pour des articles publiés entre 1965 et 1978. Voici trois des 23 Canadiens qui font partie de cette élite».

Néanmoins, «Loess and paleosols» permet avant tout, dans des exposés concis, de prendre connaissance de l'état actuel de la recherche chez un certain nombre de personnes qui ne sont pas nécessairement les plus représentatives, il faut le dire, de la famille qui s'emploie à mieux connaître la matière qu'est le loess dans toute sa signification. Que de richesses isolées ici offertes qui prendront toute leur valeur dans une intégration à un grand tout de synthèse sur le sujet.

Camille LAVERDIÈRE

Département de géographie  
Université de Montréal



### La pêche et les pêcheurs des provinces maritimes du Canada : réplique de l'auteur

*M. Jean Chaussade, auteur de «La pêche et les pêcheurs des provinces maritimes du Canada» (Les Presses de l'Université de Montréal, 1983) nous a fait parvenir, par l'intermédiaire de son éditeur, des commentaires sur un compte rendu de son ouvrage, publié dans le n° 3 du volume 111 (p. 331-332) du Naturaliste canadien, sous la signature de Guy Lacroix. Nous les reproduisons intégralement et sans aucune modification.*

Je n'ai pas été étonné outre mesure des propos acerbes que M. Lacroix vient de tenir à l'encontre de mon livre sur la pêche et les pêcheurs des Provinces Maritimes du Canada. Elles font partie des vieilles querelles que les biologistes (pas tous fort heureusement) entretiennent avec les géographes dès lors que ces derniers se donnent le croire d'écrire dans un domaine dont eux, les biologistes, s'estiment être les seuls à pouvoir étudier sérieusement. Mais les temps ont changé : anthropologues, géographes, sociologues, économistes... s'intéressent au domaine maritime. Chacun y apporte son *regard particulier* et c'est un bien pour le progrès des connaissances.

En l'occurrence, M. Lacroix montrent bien, à travers ses critiques tout azimut et quelque peu désordonnées, qu'il n'a pas compris le sens d'une étude de géographie humaine. Il s'étonne, entre autre, d'y trouver des passages à caractère littéraire à côté d'autres considérations plus scientifiques. Mais le passage incriminé sur «le beau coup d'Alphée» appartient-il (comme il le prétend) à la «littérature romanesque» ou n'est-il pas au contraire un bon exemple de tous les avatars auxquels doivent faire face les petits pêcheurs côtiers, des tâtonnements qui président encore aux opérations de capture, de l'état d'esprit qui anime ces artisans-pêcheurs un peu bricoleurs. Ne faudrait-il s'intéresser qu'à ce qui est quantifiable comme le laisse entendre M. Lacroix? Ce serait-là une conception mutilante et extrêmement restrictive du champ de recherche des sciences sociales

Quant aux accusations sur le cadre physique et le milieu nourricier du golfe, elles sont pour le moins exagérées et sans fondement. Il est bien évident que mon intention n'était pas de tout dire et encore moins de décrire à la manière d'un biologiste, mais de montrer les principales caractéristiques de cet ensemble bio-géographique dans la perspective d'une utilisation par les hommes. Rien de plus et rien de moins. D'une façon plus générale, je dirai qu'il n'est pas bon, qu'il n'est pas sain, qu'un homme qui se prétend

scientifique en soit réduit à extraire quelques bouts de phrases qui, sorties de leur contexte ne veulent pas dire grand chose, et que notre polémiste interprète à sa façon dans le seul but de servir son argumentation et de discréditer son adversaire. Au demeurant, il me serait facile de montrer que je n'ai pas fait l'impasse ni sur le rôle des débits d'eau douce ni sur le courant de Gaspé comme M. Lacroix l'affirme doctoralement (ce qui tendrait à prouver que M. Lacroix n'a pas bien lu mon livre!). Je ne dirai rien non plus des critiques émises à l'encontre des références à Québec-Press ou d'une citation de M. Lourmais (océanologue de l'équipe Cousteau). Elles font partie de ces a priori qu'un chercheur en sciences sociales digne de ce nom se doit de ne pas tenir compte. Enfin, je dois constater que M. Lacroix s'est bien gardé de porter le moindre jugement sur le fond et l'objet même de cette recherche. Et c'est pourtant là-dessus que son point de vue eût été intéressant à connaître. Comment se fait-il en effet que ces populations riveraines de ces régions atlantiques du Canada qui ont la chance d'être situées à proximité d'un des secteurs les plus poissonneux de l'hydrosphère n'aient pas réussi à tirer partie de ces richesses et qu'elles soient (à quelques exceptions près) considérées comme des laissés-pour-compte de la société nord-américaine? Comment se fait-il que ces pêcheurs côtiers ne jouissent pas du même niveau économique que leurs homologues des côtes françaises qui pourtant ne bénéficient pas du voisinage de telles richesses? C'est à ces deux questions fondamentales que j'ai essayé de répondre. Mais naturellement, peut-être est-ce un peu loin des préoccupations de M. Lacroix ou peut-être est-ce parce que je l'ai dérangé dans ses certitudes qu'il juge mon livre aussi sévèrement!

Jean CHAUSSADE

*Institut de géographie et  
d'aménagement régional  
de l'Université de Nantes*

*La revue des livres du Naturaliste canadien a pour objectif d'informer ses lecteurs de la parution d'ouvrages pouvant les intéresser ou leur être utiles. Pour accomplir cette tâche honnêtement, l'auteur d'un compte rendu se doit d'examiner de façon critique l'ouvrage qui lui est confié, dans la perspective des intérêts de base des lecteurs de la Revue, c'est-à-dire l'écologie et la systématique. La Revue des livres n'étant ni un véhicule publicitaire, ni une chronique de mondantités, elle ne peut à tout coup rendre les auteurs heureux.*  
- NDLR

## DIRECTIVES AUX AUTEURS

### ORIENTATION DE LA REVUE

Le Naturaliste canadien (*Revue d'écologie et de systématique*) publie des articles inédits, rédigés en français ou en anglais, découlant de travaux de recherche en écologie fondamentale et appliquée, en systématique et dans certains domaines apparentés. Tout manuscrit soumis est l'objet d'une évaluation externe par des pairs.

### PRÉSENTATION GÉNÉRALE

Les manuscrits, dactylographiés à double interligne sur le recto de feuilles de 21,5 × 28 cm, seront expédiés en quatre exemplaires à l'adresse suivante: LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4 (Canada).

Les éléments du manuscrit sont les suivants: (1) le titre, le nom de l'auteur, le nom et l'adresse de l'institution à laquelle appartient l'auteur; (2) un titre courant d'un maximum de 60 lettres et espaces; (3) un résumé français et un résumé anglais; (4) le texte; (5) sur des feuilles séparées, les tableaux (numérotés en chiffres romains) et les légendes des figures (numérotées en chiffres arabes).

### TEXTE

La Direction de la revue recommande le plan suivant: résumé, *abstract*, introduction, matériel et méthodes, résultats, discussion, conclusion, remerciements et références bibliographiques.

On tiendra compte des remarques suivantes: (1) les caractères soulignés d'un trait simple sont composés en italique; (2) les notes inframarginales doivent être réduites à un strict minimum et numérotées consécutivement; (3) pour les unités de mesure, on doit utiliser le SI (système international d'unités).

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Elles sont indiquées dans le texte par le nom de l'auteur et l'année de publication. Dans la liste, à la fin du manuscrit, elles sont citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, en s'inspirant de la présentation suivante:

BOUCHARD, A. & P. F. MAYCOCK, 1978. Les forêts décidues et mixtes de la région appalachienne du sud québécois. — *Naturaliste can.*, 105: 383-415.

LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1979. Écologie numérique. 1. Le traitement multiple des don-

nées écologiques. — Masson, Paris & Les Presses de l'Université du Québec, Montréal, 197 p.

LEVINS, R., 1975. Evolution in communities near equilibrium. — Pages 16-50 in M. L. Cody & J. M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 545 p.

Les titres des périodiques doivent être abrégés selon «World List of Scientific Periodicals».

### ILLUSTRATIONS

Les photographies doivent être tirées sur papier glacé et fortement contrastées. On regroupe, autant que possible, les photographies sur une même planche, en les collant sur un carton rigide, sans oublier de les numérotter proprement et lisiblement au coin droit. Quatre séries sont requises.

Les dessins doivent être faits à l'encre de Chine sur papier à dessin blanc. Le lettrage doit être fait à l'aide d'un appareil à dessin ou l'équivalent (mais non à la machine à écrire ou par l'imprimante d'un ordinateur). Il doit être suffisamment grand pour avoir, après la réduction finale, au moins 2 mm de hauteur. En plus de l'original, on est prié de fournir trois copies de chacun des graphiques.

Dans le cas des dessins et des photographies, bien tenir compte de leur réduction à un format ne dépassant pas 12,5 × 20 cm, légende comprise.

On présentera la liste des légendes sur une page séparée. On indiquera cependant à l'endos des photographies et des dessins le nom de l'auteur et le numéro de figure.

### FRAIS

La revue n'impose aucune charge aux auteurs, mais elle invite ceux qui le peuvent à contribuer aux frais de publication.

Par ailleurs, la Direction de la revue limite ses frais de clichage à trois clichés par article et ses frais de composition de tableau à trois tableaux par article. Les clichés additionnels, les hors-textes, les tableaux démesurés ou trop denses, de même que les corrections d'auteur, sont entièrement à la charge des auteurs.

### TIRÉS À PART

La revue offre gracieusement vingt-cinq tirés à part de chaque article.

## INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

### EDITORIAL POLICY

Are considered for publication in "*Le Naturaliste canadien*" (Revue d'écologie et de systématique) manuscripts in French or in English, based on *original research* in basic and applied ecology, systematics, and related sciences. Every manuscript will be subjected to normal reviewing process by external referees.

### GENERAL PRACTICES

Manuscripts should be typewritten in *double* spacing throughout, on one side of bond paper 21.5 × 28 cm, and submitted in *four copies* to: LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4 (Canada).

The sequence of material should be: (1) title, author's name, author's affiliation and address; (2) a running head of no more than 60 letters and spaces; (3) a French and an English abstract; (4) the manuscript proper; (5) on separate pages, Tables (numbered consecutively in Roman numerals) and Figure captions (numbered consecutively in Arabic numerals).

### MANUSCRIPT DETAILS

The arrangement of the contents should generally be as follows: *Résumé*, Abstract, Introduction, Materials and methods, Results, Discussion, Conclusion, Acknowledgments, and References.

In preparing copy please take the following remarks into account: (1) underscore only where italics are intended; (2) footnotes are to be avoided as far as possible, but if they must be used they should be numbered consecutively; (3) SI units should be used.

### REFERENCES

Literature references in the text should be by author, followed by year of publication. All papers referred to in the manuscript should be listed alphabetically by first author, according to the following examples:

BOUCHARD, A. & P. F. MAYCOCK, 1978. Les forêts décidues et mixtes de la région appalachienne du sud québécois. — *Naturaliste can.*, 105: 383-415.

LEGENDTRE, L. & P. LEGENDRE, 1979. Écologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques. — Masson, Paris & Les Presses de l'Université du Québec, Montréal, 197 p.

LEVINS, R., 1975. Evolution in communities near equilibrium. — Pages 16-50 in M. L. Cody & J.M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 545 p.

Abbreviations for titles of periodicals should follow the "World List of Scientific Periodicals".

### ILLUSTRATIONS

Prints of *photographs* should be made on glossy paper with a wide range in tone. They should be cropped, mounted with rubber cement on white cardboard, and clearly numbered at the right corner of each photograph. Four complete sets of photographs must be submitted.

*Drawings* should be made with black india ink on white drawing paper. All lettering should be made with a lettering system (but no part of it type-written nor computer-printed). All lettering must be sufficiently large to be at least 2 mm on final reproduction. One original and three clean copies of each drawing should be submitted.

Drawings and photographs must be made to a scale allowing reduction to an area not exceeding 12.5 × 20 cm inclusive of captions.

Captions should be typed in paragraph form on a separate page. Each illustration should be clearly labelled on the back, giving the name of the author and the figure number.

### CHARGES

There is no systematic page charges, but any contribution toward cost of publication is welcomed.

The first three figures and the first three Tables of each paper are free of charge. However, additional Figures, Tables or Figures requiring a fold-out leaf, broad or unusually dense Tables, as well as alterations in proof are fully charged to the author.

### REPRINTS

Twenty-five reprints are offered free of charge.

**Estuaire du Saint-Laurent: processus océanographiques et écologiques.** —  
Naturaliste canadien (*Revue d'écologie et de systématique*), vol. 112, n° 1, 1985. 161  
pages, 15\$.

Expédier votre chèque ou mandat à:

Le Naturaliste canadien  
Revue d'écologie et de systématique  
Département de biologie, Pavillon Alexandre-Vachon  
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4

**St. Lawrence Estuary: oceanographic and ecological processes.** — *Naturaliste  
canadien* (*Revue d'écologie et de systématique*), vol. 112, no. 1, 1985. 161 pages, 15\$.

Send your cheque or money order to:

Le Naturaliste canadien  
Revue d'écologie et de systématique  
Département de biologie, Pavillon Alexandre-Vachon  
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4

# LE NATURALISTE CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 112

NUMÉRO 2

1985

---

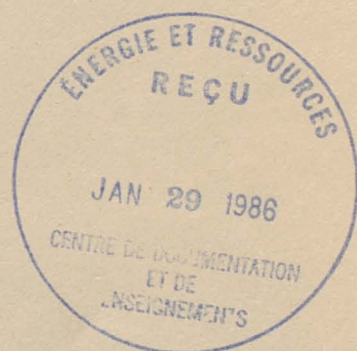
FRASER, J.M.	Shoal spawning of brook trout, <i>Salvelinus fontinalis</i> , in a Precambrian Shield lake .....	163-174
CAILLIER, M.	Approche micromorphologique de la genèse des glosses .....	175-184
ISFAN, D.	Absorption d'azote chez le maïs selon une fertilisation d'automne et de printemps .....	185-189
BOUSQUET, Y.	Morphologie comparée des larves de Pterostichini (Coleoptera: Carabidae): descriptions et tables de détermination des espèces du nord-est de l'Amérique du Nord .....	191-251
<b>ANALYSES ET COMMENTAIRES</b>		
ZARNOVICAN, R.	Analyse de tige: une méthode à redécouvrir .....	253-260
<b>LES PLANTES RARES: BIOLOGIE ET CONSERVATION</b>		
GRANDTNER, M.M.	Avant-propos .....	261-262
BROUILLET, L.	La conservation des plantes rares: le fondement biologique .....	263-273
BARABÉ, D., N. CORNELLIER & S. LALIBERTÉ	La conservation artificielle des plantes rares .....	275-281
BOUCHARD, A., D. BARABÉ, Y. BERGERON, M. DUMAIS & S. HAY	La phytogéographie des plantes vasculaires rares du Québec ....	283-300
<b>REVUE DES LIVRES</b>		
PIRLOT, P.	Extinctions (M.H. Nitecki, édit.) .....	301
WHORISKEY, F.G. Jr.	Fish reproduction: strategies and tactics (G.W. Potts & R.J. Wootton, édit.) .....	301-302
SAINT-PIERRE, C.-A.	Gene manipulation in plant improvement (J.P. Gustafson, édit.) ...	302-303
JEAN, R.V. & P. NEUMANN	Mycologie générale et structurale (M. Locquin) .....	303-304
LAVERDIÈRE, C.	Lithology and stratigraphy of loess and paleosols (M. Pecsí, édit.) .....	304-305
CHAUSSADE, J.	La pêche et les pêcheurs des provinces maritimes du Canada: réplique de l'auteur .....	306



# LE NATURALISTE CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 112  
NUMÉRO 3  
1985



UNIVERSITÉ LAVAL  
QUÉBEC

# LE NATURALISTE CANADIEN

Revue d'écologie et de systématique

CN ISSN 0028-0798

RÉDACTEUR

GUY LACROIX

RÉDACTEUR-ADJOINT

PIERRE MORISSET

ADMINISTRATEUR

ANDRÉ CARDINAL

## COMITÉ DE RÉDACTION

DENIS BARABE, *Jardin botanique de la ville de Montréal*

CYRILLE BARRETTE, *Département de biologie, Université Laval*

PIERRE BELLEFLEUR, *Département des sciences forestières, Université Laval*

BERNARD BERNIER, *Département des sciences forestières, Université Laval*

CARL M. BOYD, *Département d'océanographie, Université Dalhousie, Halifax*

EDWIN BOURGET, *Département de biologie, Université Laval*

PIERRE COUILLARD, *Département des sciences biologiques, Université de Montréal*

JEAN-MARC DESCHÈNES, *Station de recherches, Agriculture Canada, Sainte-Foy, Québec*

ROBERT GAUTHIER, *Herbier Louis-Marie, Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation, Université Laval*

PIERRE LEGENDRE, *Département de sciences biologiques, Université de Montréal*

WILLIAM C. LEGGETT, *Département de biologie, Université McGill*

JEREMY MCNEIL, *Département de biologie, Université Laval*

BERNARD J.R. PHILOGÈNE, *Département de biologie, Université d'Ottawa*

Publication trimestrielle de l'Université Laval, LE NATURALISTE CANADIEN (Revue d'écologie et de systématique) publie des articles *inédits*, rédigés en français ou en anglais, découlant de travaux de recherche en écologie, en systématique et dans certains domaines apparentés. La revue s'intéresse également aux aspects appliqués, notamment dans la perspective des ressources agricoles, forestières et halieutiques du Québec et du Canada oriental et nordique.

LE NATURALISTE CANADIEN (Revue d'écologie et de systématique) est placé sous la responsabilité des doyens de trois facultés de l'Université Laval: Faculté des sciences et de génie, Faculté de foresterie et de géodésie et Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation. Il est publié grâce à des subventions du Fonds F.C.A.R. du Québec pour l'aide et le soutien à la recherche et du Conseil de la recherche en sciences naturelles et en génie du Canada.

Toute demande concernant les droits de reproduction doit être soumise à: L'Administrateur, LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4.

Toute correspondance touchant les abonnements doit être adressée aux Presses de l'Université Laval, Case postale 2447, Québec G1K 7R4. L'abonnement annuel est de \$19 (personnel), \$21 (personnel, étranger) et \$37 (collectif, multi-user). Le numéro régulier se vend \$6.

Répertorié dans Biological Abstracts, Asher's  
Guide, Botanical Periodicals, RADAR et Périodex

Courrier de la deuxième classe — Enregistrement n° 1768

Dépôt légal — Troisième trimestre 1985. Bibliothèque nationale du Québec — Bibliothèque nationale d'Ottawa

## THE CYTOGEOGRAPHY AND POST-GLACIAL MIGRATION OF *SOLIDAGO FLEXICAULIS* (COMPOSITAE) INTO SOUTHERN ONTARIO

J. G. CHMIELEWSKI and J. C. SEMPLE

Department of Biology, University of Waterloo  
Waterloo (Ontario) N2L 3G1

### Résumé

Les nombres chromosomiques ont été déterminés pour 74 populations de *Solidago flexicaulis*. Quatorze d'entre elles étaient diploïdes ( $2n = 18$ ) et 60 étaient tétraploïdes ( $2n = 36$ ). Les diploïdes furent trouvés à l'est du Bouclier canadien, tandis que les tétraploïdes le furent à l'ouest du Bouclier canadien. Aucune population n'a été trouvée sur le Bouclier canadien. La répartition allopatrique est-ouest indique que des phénomènes historiques sont probablement en cause, mais on ne peut écarter complètement l'intervention de facteurs physiologiques.

### Abstract

Chromosome numbers were determined for 74 populations of *Solidago flexicaulis*. Of these, 14 were diploid ( $2n = 18$ ) and 60 were tetraploid ( $2n = 36$ ). The diploids were found in the area east of the Laurentian Shield, whereas the tetraploids were found in the area west of the Laurentian Shield. No populations were found on the Laurentian Shield. The east-west allopatric distribution of the cytotypes indicates that the patterns are more likely to be evidence in favour of historical phenomena as causal agents, but physiological factors should not be totally dismissed.

### Introduction

Cytogeographic patterns of ploidy variation can be used in biosystematic studies for the purpose of delimiting taxa, in determining post-glacial migration patterns, and in determining ecological relationships among the cytotypes of a taxon. Polyploidy is common in many species of *Solidago* (Semple *et al.*, 1981; Semple *et al.*, 1984) in North America. Many species of *Solidago* exist in Ontario at more than one ploidy level (Semple & Ringius, 1984). Detailed cytogeographic studies have been completed for *S. altissima* ( $2n = 54$ ), *S. canadensis* var. *canadensis* and *S. canadensis* var. *hargeri* both of which are consistently diploid ( $2n = 18$ ), *S. gigantea* which is diploid ( $2n = 18$ ) and tetraploid ( $2n = 36$ ), *S. lepida* which is hexaploid ( $2n = 54$ ) (Melville & Morton, 1982), and *S. nemoralis* which is diploid ( $2n = 18$ ) or tetraploid ( $2n = 36$ ) (Brammall, 1979).

*Solidago flexicaulis* L. is a common, rhizomatous herbaceous understory perennial of shaded woodlots. Clones may range in size from

a few shoots to several hundred at any site, depending on the size and suitability of the site.

Kovanda (1978) concluded that the geographic distribution of cytotypes of *S. flexicaulis* (diploid and tetraploid) does not appear to form a definite pattern, but the simultaneous presence of triploids and tetraploids in one locality (Montgomery County, Maryland) indicated that they are at least partly sympatric. Additional information supplied by Semple *et al.* (1981) and Semple *et al.* (1984) led to the hypothesis that diploids occur east of a line running southward through eastern Ontario down to New Jersey and eastern Maryland, whereas tetraploids were found west of this line. Semple *et al.* (1984) concluded that additional counts were needed to determine the degree of sympatry for the respective cytotypes.

*Solidago flexicaulis* is relatively common throughout the deciduous forests of southern Ontario. Since *S. flexicaulis* was known to occur at two ploidy levels in southern Ontario (Semple & Ringius, 1984), this region of the range of the



species was studied to determine the degree of sympatry of the cytotypes.

### Materials and methods

From each of 78 populations examined in southern Ontario several shoots were uprooted, making sure that a large portion of the rhizome was attached to the stalk and transplanted to the greenhouse. Chromosome numbers were determined from freshly prepared root tips following the procedures of Chmielewski & Semple (1983). Root-tip cells were taken from transplanted rootstocks of plants collected in the wild. Mitotic metaphase-stage cells were observed to determine the chromosome number of each individual. Voucher specimens are on deposit in the Department of Biology Herbarium, University of Waterloo (WAT).

### Results

Of the 78 populations transplanted for chromosome number determination, 74 survived. Of these, 14 were diploid and 60 tetraploid. The distribution of cytotypes is shown in Figure 1. Diploid populations occur east of the Frontenac axis, whereas the tetraploid populations occur west of this area. Exact locations of each population are listed in the Appendix.

### Discussion

In southern Ontario *Solidago flexicaulis* is common throughout the deciduous forest region — Niagara section, and the southern portions of the Great Lakes-St. Lawrence forest region — specifically the Huron section and the upper St. Lawrence section (Rowe, 1972). The characteristic association common, in part, to both the Great Lakes-St. Lawrence and the deciduous forest regions, is that both consist primarily of beech and sugar maple stands, together with basswood, red maple, red oak, white oak and bur oak. *Solidago flexicaulis* is absent from the middle Ottawa section of the Great Lakes-St. Lawrence forest region whose usual constituents are sugar maple, beech, yellow birch, red maple and eastern hemlock, with varying amounts of white spruce present throughout. Climatically, the three sections are quite similar. Floristically, the basic difference between the middle Ottawa forest section and the Niagara, Huron and upper St. Lawrence sections, is that white spruce is present in the former, but not in the latter three. The diploid cytotype of *S. flexicaulis* is only found in the Huron and upper St. Lawrence sections, whereas the tetraploid cy-

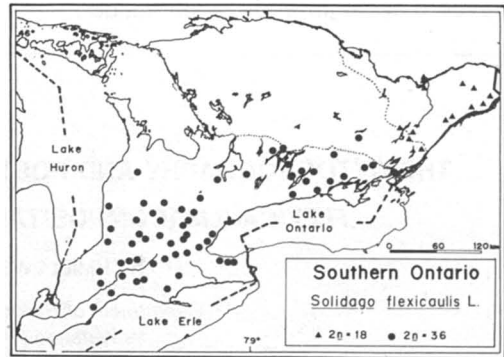


Figure 1. Cyto geography of *Solidago flexicaulis* in southern Ontario. The dotted line marks the limits of the Laurentian Shield. Populations found within this area were on pockets of non-shield bedrock.

totype is only found in the Niagara section. No populations of either cytotype are found growing on the Laurentian Shield. Additionally, no triploids are found, but this is not surprising since the cytotypes are allopatric. *Solidago flexicaulis* is restricted to beech-maple forests. A search of beech-maple forests of the middle Ottawa section, however, revealed that the taxon is absent from this region. Since the species is restricted to this forest stage, but is not found throughout, some other factor(s) must be controlling its presence in these forests.

The presence of the taxon in a woodlot could be predicted by knowing whether the woodlot was on the Laurentian Shield. The abrupt floristic demarcation between the forests of these physiographic regions readily explains the patchy distribution of the taxon in the transition zone between shield and non-shield substrates. The physiography of the forest sections (Rowe, 1972) will be used to explain this patchiness.

The unifying characteristics among the Niagara, Huron and upper St. Lawrence sections is that all are underlain by Paleozoic bedrock, and all have gray brown luvisol soil. Neither of these are characteristic of the middle Ottawa section. Thus, features of the soil and bedrock appear to be more important in terms of the distribution of *S. flexicaulis* than forest type, although the forest type and underlying bedrock do control the development of the soil.

The distribution of cytotypes in *Aster lanceolatus* (Chmielewski & Semple, 1983) and *Aster pilosus* (Semple, 1978) were shown to be controlled by the physiography of the region, whereas in *S. flexicaulis* the Ontario distribution of the taxon, and not just the cytotypes, is controlled by the physiography. The overall distribution in eastern Ontario and southern Québec of monocytypic

*Aster acuminatus* was explained in similar fashion (Brouillet & Simon, 1981).

The post-glacial recolonization events of southern Ontario can be used to explain the allopatric distribution of the cytotypes of *S. flexicaulis* in this region. Because it is impossible to distinguish specific tubiflorous composite pollen from sediments, the post-glacial migration of *S. flexicaulis* from glacial refugia into southern Ontario can only be traced via the movement of the deciduous forests, specifically the beech-maple type, to which *S. flexicaulis* is now restricted. Although little is known relative to post-glacial forest migrations for specific areas in eastern North America, discussion of the post-glacial migration of *S. flexicaulis* into southern Ontario can be based on generalized forest migration patterns presented by Davis (1976), Delcourt & Delcourt (1984) and Webb (1981). This discussion is speculative since the assumption is made that the close relationship which exists today between the beech-maple forest and the taxon also existed in the past, and has not resulted recently as a consequence of man's disruption of the forest ecosystem. Additionally, the relationship of the present to the original vegetation is largely inferential (Clayton *et al.*, 1977).

During the Wisconsin glaciaion, *S. flexicaulis* must have survived in refugia in areas outside its present range along with other components of the deciduous forest. The location of these refugia is unknown (Davis, 1976), but recent evidence suggests they may have persisted in uplands of the Blufflands along the Mississippi River or other major river systems of the southeastern United States (Delcourt & Delcourt, 1984). Polyploidization is assumed to have occurred in only one of the several disjunct refugial areas during this period, or at its end. Once the glaciers began retreating, both cytotypes could expand their ranges.

The tetraploid cytotype was probably the first to arrive in Ontario, following the western expansion of the beech-maple forest. By 12,000 years ago, beech had expanded across the southeastern United States, subsequently migrating northward along and east of the Appalachian Mountains, then crossing westward from New York into Ontario 6,000-8,000 years ago and ultimately reaching its general northern and western limits in Michigan and Wisconsin by 3,000 years ago (Davis, 1976; Delcourt & Delcourt, 1984; Webb, 1981). Maple, however, moved from southwest to northeast across the continent (Delcourt & Delcourt, 1984).

Unlike the tetraploid, the diploid cytotype of *S. flexicaulis* probably migrated along the Appalachian corridor into the Maritimes and southern

Québec following a pattern similar to *Aster acuminatus* (Brouillet & Simon, 1981). Colonization of southeastern Ontario by diploid *S. flexicaulis* would have been delayed until at least the recession of the Champlain Sea and the subsequent migration of the beech-maple forest into the region. The duration of the Champlain Sea is under debate, with dates ranging between 9,900 and 12,800 years B.P. (see Terasmae, 1980). More commonly, dates range between 10,000 and 11,800 years B.P. The exact dating of the Sea is important since it could significantly alter the interpretation of post-glacial events in southeastern Ontario (Terasmae, 1980). The diploids could have reached eastern Ontario 5,000-6,000 years B.P. (Davis, 1976; Webb, 1981) or later (4,000 years B.P.) once the forests of the Great Lakes region achieved their present distributions and relative dominances (Delcourt & Delcourt, 1984). On this basis the tetraploids would have arrived in southwestern Ontario centuries before the diploids arrived in southeastern Ontario.

Although the cytotypes occupy distinct areas of southern Ontario and quite likely became established at different times in their respective areas, we cannot state conclusively whether the actual distribution of the cytotypes is the result of (1) post-glacial colonization in the general sense, or rather, (2) colonization which occurred in the last 200 years after man had cleared the virgin forests of these areas, although the former is likely. In the former, the taxon is tentatively a long term member of the forest ecosystem, whereas in the latter, the taxon is a recent adventive restricted to the small open woodlots of southern Ontario.

The distributions of cytotypes in both *S. gigantea* (Melville & Morton, 1982) and *S. nemoralis* (Brammall, 1979) are also restricted. In *S. gigantea*, the diploid cytotype is restricted to an area of southeastern Ontario predominantly east of the Frontenac axis, whereas the tetraploid cytotype is nearly ubiquitous in Ontario. In *S. nemoralis*, the diploid cytotype is found throughout southern Ontario on and off of the Laurentian Shield, whereas the tetraploid cytotype grows only on the Shield itself in the area of the Frontenac axis.

Including the present study, detailed cytogeographic patterns have been determined for three species of *Solidago* with more than one ploidy level in southern Ontario. In each case, one cytotype is restricted to southeastern Ontario, whereas the other is either ubiquitous or restricted to southwestern Ontario. The unifying factor among these cases is the role of the Frontenac axis as the delimitator of the cytotype distribution. The separation of cytotypes in this area may be

the result of physiological or historical factors. The east-west splits indicate that the patterns are more likely to be evidence in favour of historical phenomena as causal agents, but physiological factors should not be totally dismissed. Furthermore, cytotype distribution patterns suggest that post-glacial Ontario was colonized by plants derived from refugial areas located southwest of and east and south of Ontario. Post-glacial migration into Ontario followed a pincer movement pattern.

In *S. flexicaulis*, both the taxon and its cytotypes are restricted to specific physiographic regions. In both *S. gigantea* and *S. nemoralis* only the distributions of the cytotypes are restricted by the physiography. It would be interesting to sample the extension of the Laurentian Shield into New York State, to determine whether *S. flexicaulis* is in fact absent from this physiographic region in southeastern Ontario solely because of historical factors, or whether the taxon is unable to grow on shield soils.

### Acknowledgments

The authors would like to thank Dan Brunton, Susan Chmielewski, Robin Dick and Ken Walton for their assistance in the field or for the donation of specimens. We would also like to thank Marie-Claude Trudel for the French translation of the abstract. This work was funded by a National Science and Engineering Research Council of Canada operating Grant to JCS.

### Appendix

#### CHROMOSOME NUMBER DETERMINATIONS IN *SOLIDAGO FLEXICAULIS* FROM SOUTHERN ONTARIO<sup>1</sup>

$2n = 18$

DUNDAS CO., Matilda Twp.; Dundas 18, 2.1 km W of Williamsburgh, 2187. Williamsburgh Twp.; 4.4 km E of Williamsburgh, 2188. GLENGARRY CO., Charlottenburgh Twp.; Glengarry 19, 0.7 km S of Glengarry 18, W of St. Raphael, 2190. Kenyon Twp., intersection of Glengarry 20 and Glengarry 24, 2193. Lancaster Twp.; Hwy 34, N of Green Valley, 2191. LANARK CO., North Burgess Twp.; Lanark 10, S of Perth, 2180. LEEDS-GRENVILLE CO., Bastard Twp.; Plum Hallow, 2185. Front of Yonge Twp.; Leeds-Grenville 5, 2 km N of Hwy 2, 2184. Kitley Twp.; intersection of Baker Rd., and Leeds-Grenville Co. 8, W of Toledo, 2186. OTTAWA-CARLETON REG. MUN., Stony Swamp Conservation Area, 1 km S of Hwy 17, along N-S trail, Brunton 4813. PRESCOTT CO., South

Plantagenet Twp.; intersection of Prescott 19 and South Plantagenet 15, 2192. STORMONT CO., Cornwall Twp.; Cornwall Twp. Rd. 23, 1.7 km N of Stormont 18, 2189.

Two additional diploid counts were obtained from Québec (Gatineau County): S of Hwy 148, W side of Gatineau River, Leauy Lake Park, Hull, Brunton 4852. Hull, N of Lacasse St., W. of jail, Val Tetreau, Brunton 4837.

$2n = 36$

BRANT CO., Brantford Twp.; School Rd., 1.7 km W of Hwy 54, 2130. BRUCE CO., Elderslie Twp.; Bruce Co. 19, 1 km N of Gilles Hill, 2033. DUFFERIN CO., East Garafraxa Twp.; 0.6 km E of Craigsholme, Ch & R 2005. DURHAM CO., Brock Twp.; Hwy 12, S of Sunderland, 2196. ELGIN CO., Aldborough Twp.; Aldborough Con. 12, 0.6 km W of Hwy 76, 2213. South Dorchester Twp.; 4.9 km SE of Avon, 2207. FRONTENAC CO., Kennebec Twp.; Hwy 7, 1.5 km E of Elm Tree Rd, 2166. Pittsburgh Twp.; Joyceville Rd., S of Hwy 401, 2183. Portland Twp.; Hwy 38, intersection with Craig Rd., N of Verona, 2163. HALDIMAND-NORFOLK REG. MUN., Charlotteville Twp.; W of Turkey Point, 1947. HALTON CO., Burlington City Limits; Halton 7, Burlington, 2207. Oakville City Limits; 5th line, 7 km S of Derry Rd, 2203. HASTINGS CO., Madoc Twp.; 2.2 km W of Kaladar, Hwy 7, intersection with Harts Rd, 2167. Sydney Twp.; Sidney Con. 8, 3 km E of Hwy 14, S of Sterling, 2151. Tyendinaga Twp.; Hastings 6, 9.5 km E of Blessington, 2157. HURON CO., Goderich Twp.; Ship Granary, Goderich, Ch & R 1989. Hay Twp.; 5.3 km SW of Zurich, Chm & R 1973. Stanley Twp.; intersection of Huron Co. 3 and Rd. to Bairds cemetery, W of Brucefield, 1969. KENT CO., Orford Twp.; N of Moravian Indian Reserve, Ch & L 2090. LENNOX-ADDINGTON CO., Camden East Twp.; 1.4 km W of Hinch, 2161. MIDDLESEX CO., Adelaide Twp.; Hwy 402, NW of Strathroy, 2220. MIDDLESEX CO., Ekrid Twp.; NE of Eppin, 2217. London, Twp.; London Tep. 16, E of Clarke Rd, 2224. Westminster Twp.; Westminster Con. 4, 2.2 km W of Hwy 74, 2208. West Nissouri Twp.; Hwy 7, just W of Oxford Co, 2225. NIAGARA REG. MUN., Clinton Twp.; intersection of Tufford Rd. and S Service Rd., Lincoln, Ch & SCh 2230. Louth Twp.; Balls Falls, Ch & SCh 2231. North Grimsby Twp.; Beamers Falls, Ch & SCh 2229. NORTHUMBERLAND CO. Cramahe Twp., 4.8 km E of Castleton, 2136. Hope Twp.; Wesleyville Rd., N of Wesleyville, 2132. Percy Twp.; Warkworth Hill, 2141. Seymour Twp.; 2.6 km E of Petherwick Corners, 2149. OXFORD CO., Blenheim Twp.; Blandford-Blenheim Twp. Rd. 14, 14.3 km W of Waterloo Reg. Mun. 2112. Dereham Twp.; 2.4 km SE of Mount Elgin, 2206. East Oxford Twp.; East Oxford Rd. 4, W of Muir, 2204. East Nissouri Twp.; 14 km E of Evelyn, 2119. PEEL CO., Caledon Twp.; Caledon no. 10 sideroad, 2226. PERTH CO., Downie Twp.; Perth 20, 1.2 km N of Fairview, 2120. Ellice Twp.; 7 km SW of Moserville, 2123. Elma Twp.; NW of Moncton, 2122. North Easthope Twp.; 4.1 km SW of Phillipsburg, 2121. PETERBOROUGH CO., Asphodel Twp.; intersection of Asphodel 6 and Hwy 7, 2169. Harvey Twp.; Hwy 36, W of Hwy 28, 2194. Otonabee

<sup>1</sup> All collections were done by J. G. Chmielewski (Ch) unless otherwise indicated. SCh = Stanley Chmielewski; D = Robin Dick; L = Colleen Leeder; R = Gordon Ringius; S = J. C. Semple; W = Ken Walton.

Twp., intersection of Otonabee 3rd line and Hwy 7, 2175. Smith Twp.; W of Selwyn, Ch. D & W 2176. SIMCOE CO., Adjala Twp.; Adjala Con. 5, S of Hwy 89, 2227. Border of Innisfil-West Gwillimbury Twp. line, E of Cookstown, 2228. VICTORIA CO., Verulam Twp.; intersection of Kennedy Bay Rd. and Hwy 36, 2195. WATERLOO REG. MUN., North Dumfries Twp.; River Rd., 0.6 km N of Dumfries N 13, 2128. Wilmot Twp.; Trussler Rd., 4 km S of Ottawa St., Kitchener, 1920. WELLINGTON CO., Eramosa Twp.; 1.6 km NW of Armstrong Mills, 2057. Erin Twp.; 5.5 km SW of Coningsby, 2062. Minto Twp.; Minto Sdrd. 2, 0.6 km S of Minto Twp. Con. 2-3, 2022. Peel Twp.; 8 km NE of Parker, 2076. Pilkington Twp.; 6.5 km S of Pentland Corners, 2069. Puslinch Twp.; Puslinch Con. 4, 1.6 km E of Rozell Rd, 2046. Puslinch Twp.; Arkell, S 7398. West Luther Twp.; West Luther Con. 4-5, 6.5 km SE of Damascus, 2083. WENTWORTH CO., Beverly Twp.; Beverly Twp. Con. 8, 3 km E of Hwy 8, 2197. East Flamborough Twp.; 1.5 km E of Carlisle, 2200.

### References

- BRAMMALL, R. A., 1979. A biosystematic study of *Solidago nemoralis* Aiton from Ontario and the United States east of the Mississippi River. — M. Sc. thesis, Univ. Waterloo, 171 p.
- BROUILLET, L. & J.-P. SIMON, 1981. An ecogeographical analysis of the distribution of *Aster acuminatus* Michaux and *A. nemoralis* Aiton (Asteraceae: Astereae). — *Rhodora*, 83: 521-550.
- CHMIELEWSKI, J. G. & J. C. SEMPLE, 1983. The cytogeography of *Aster lanceolatus*. III. Cytoecology in southern Ontario. — *Can. J. Bot.*, 61: 1879-1886.
- CLAYTON, J. S., W. A. EHRlich, D. B. CANN, J. H. DAY & I. B. MARSHALL, 1977. Soils of Canada. Volume 1. — Soil Report. Res. Brch Can. Dep. Agric., 243 p.
- DAVIS, M. B., 1976. Pleistocene biogeography of temperate deciduous forest. — *Geoscience and Man*, 13: 13-26.
- DELCOURT, H. R. & P. A. DELCOURT, 1984. Ice age haven for hardwoods. — *Nat. Hist.*, 93: 2-28.
- KOVANDA, M., 1978. Chromosome numbers of miscellaneous United States dicotyledons. — *Rhodora*, 80: 431-440.
- MELVILLE, M. R. & J. K. MORTON, 1982. A biosystematic study of the *Solidago canadensis* (Compositae) complex. I. The Ontario populations. — *Can. J. Bot.*, 60: 976-997.
- ROWE, J. S., 1972. Forest regions of Canada. — Publ. Dep. Environment can. For. Serv., no. 1300, 71 p.
- SEMPLÉ, J. C., 1978. The cytogeography of *Aster pilosus* (Compositae): Ontario and the adjacent United States. — *Can. J. Bot.*, 56: 1274-1279.
- SEMPLÉ, J. C. & G. S. RINGIUS, 1984. The goldenrods of Ontario: *Solidago* L. and *Euthamia* Nutt. — *Univ. Waterloo Biol. Serv.*, 26: 1-84.
- SEMPLÉ, J. C., R. A. BRAMMALL & J. G. CHMIELEWSKI, 1981. Chromosome numbers of goldenrods, *Euthamia* and *Solidago* (Compositae: Astereae). — *Can. J. Bot.*, 59: 1167-1173.
- SEMPLÉ, J. C., G. S. RINGIUS, C. LEEDER & G. MORTON, 1984. Chromosome numbers of goldenrods, *Euthamia* and *Solidago* (Compositae: Astereae). II. Additional counts with comments on cytogeography. — *Brittonia*, 36: 280-292.
- TERASMAE, J., 1980. Some problems of late Wisconsin history and geochronology in southeastern Ontario. — *Can. J. Earth Sci.*, 17: 361-381.
- WEBB, T., 1981. The past 11,000 years of vegetation change in eastern North America. — *Bioscience*, 31: 501-506.



## THE FLOWERING PHENOLOGY OF SOME COMMON SPECIES IN THE SCHEFFERVILLE REGION OF NOUVEAU-QUÉBEC

A. BRUNEAU<sup>1</sup>

*Department of Biology, McGill University  
1205, avenue Dr. Penfield, Montréal (Québec) H3A 1B1*

I. BARTSCH

*Department of Geography, McGill University  
805 Sherbrooke ouest, Montréal (Québec) H3A 2K6*

### Résumé.

La phénologie de la floraison de quelques espèces communes à fleur apparente, arbustives et herbacées, a été étudiée et comparée dans trois habitats d'une région subarctique (Schefferville, Nouveau-Québec): la prairie humide, le milieu forestier et un milieu perturbé. La plupart des espèces de la forêt et de la prairie humide fleurissent au début de l'été, alors qu'en habitat forestier il y a un deuxième pic de floraison. En milieu perturbé, la floraison est continue. Elle dure en général moins longtemps que dans les régions plus méridionales et les périodes spécifiques de floraison se chevauchent davantage. Soixante pourcent des espèces étudiées avaient des fleurs blanches, proportion plus importante que dans la plupart des autres régions du monde, mais comparable à celle de l'Arctique et de la Nouvelle-Zélande.

### Abstract

The flowering phenology of a selected group of showy-flowered herbaceous and shrub species from a wet meadow, a forest, and an open disturbed habitat in a subarctic environment (Schefferville, Nouveau-Québec) were monitored and compared. The majority of the wet meadow and forest species flowered early in the season, although some of the species from the forest habitat flowered in the late summer. In contrast, species from the disturbed habitat had a continuous distribution of flowering periods. Overall flowering did not last as long as, and blooming periods overlapped more than in communities studied at more southerly latitudes. This is attributed to the shorter growing season in Schefferville. Sixty percent of the species examined had white flowers, a proportion which is higher than in most other parts of the world, but similar to that of the Arctic and of New Zealand.

### Introduction

Despite the relevance of spatial and temporal patterns of flowering phenology to community ecology (Faegri & van der Pijl, 1979; Wielgolaski, 1974), there have been few studies concerning the processes mediating timing and duration of blooming (e.g. Heinrich, 1976; Pojar, 1974). The results of several investigations have suggested that competition for pollinator resources plays a major role in determining flowering sequence (Heinrich, 1975; Mosquin, 1971; Pojar, 1974; Reader, 1975; Small, 1976). The nature of this interaction, however, remains largely unresolved and its importance in a wider sample of plant

communities needs to be demonstrated (Heinrich, 1976; Small, 1976). For example, few studies have been undertaken in subarctic regions where competition for pollinators may be significant, but where the rather extreme environmental constraints may play a greater role in determining flowering patterns. Thorough phenological studies, which are lacking in this region, are essential for an understanding of flowering sequences.

This paper presents an analysis of the flowering phenology of a selected group of species in the Schefferville area of Nouveau-Québec. Due to the presence of a base-rich bedrock, the flora of this subarctic region is relatively diverse with many species being common to both boreal and arctic environments (Hustich, 1970). The study is useful in providing preliminary information for further re-

<sup>1</sup> Present address: Biological Sciences Group, U-43, University of Connecticut, Storrs, Ct, 06268, U.S.A.

search and may serve as a basis for comparison with studies from other areas as well.

### Study area and methods

All observations were made in three fairly heterogeneous habitats (disturbed, forest and wet meadow) within a 3 km distance of the McGill Subarctic Research Station, Schefferville (Québec) (54°43' N, 66°42' W). The disturbed habitat, which includes the periphery of an airport runway, is open and moisture conditions range from dry to wet. A closed spruce-balsam fir forest with a well-developed feathermoss ground layer makes up a major part of the forest habitat. Throughout the summer, conditions are damp and little sunlight reaches the ground except through breaks in the canopy. Also included in the forest habitat is a more open area along the banks of a narrow stream, where ground conditions are equally damp, but where light is more abundant. Finally, the wet meadow includes two small sedge-dominated fens, and the drier areas immediately adjacent to them. The species examined are common, although they are not an exhaustive list of the non-graminoid, herbaceous taxa for the region (cf. Hustich, 1970; Kallio & Makinen, 1980). Taxonomy and nomenclature follows Gleason (1952); authorities for names follow the first mention of each species.

A walking transect through the three habitats was established in early June, and observations were made approximately every four days during June, July and August 1983. The flowering stage of a species, determined by the dominant flowering stage of individuals in one area, was allotted to a blooming category as originally defined by Ellenberg (Dierschke, 1972). For analysis the data were assigned to the following categories (see Figs. 1,2,3): (1) beginning to bloom; (2) up to 25% in blossom; (3) up to 50% in blossom; (4) full bloom and (5) past peak bloom.

### Results

Species in the disturbed habitat bloom throughout the summer (Fig. 1), although the majority are in peak flower between late June and late July (Fig. 4). While the dates of peak flowering coincide for some species, in general the individual phenology of the species were different. Herbaceous plants growing in moist conditions were among the first to bloom [*Rubus acaulis* Michx., *Rubus chamaemorus* L., *Coptis trifolia* (L.) Salisb., *Cornus canadensis* L., *Smilacina trifolia* (L.) Desf.]. These were followed by ericaceous shrubs which have initial and peak blooming dates differing

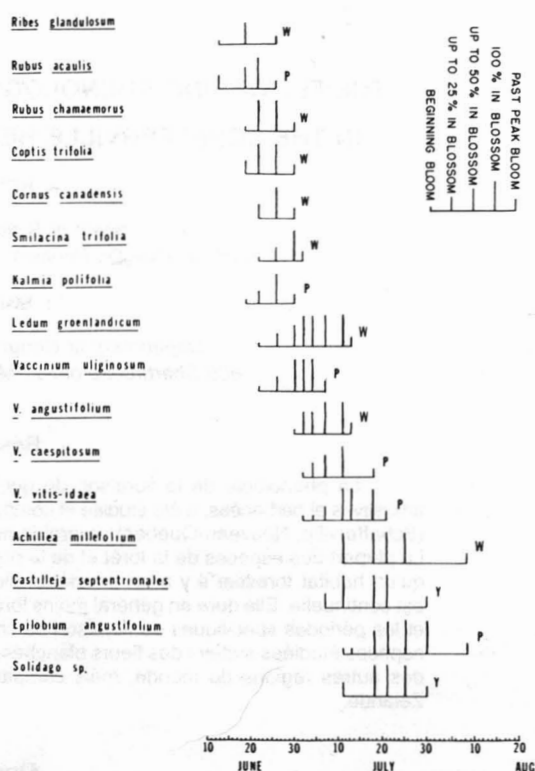


Figure 1. Disturbed habitat. Flowering period and flower colour of species monitored in the Schefferville region. The height of the bar represents the flowering stage for a species on a particular date (see legend). Letters adjacent to the histograms represent flower colour (W: white, P: pink, Y: yellow).

from each other by only a few days (*Kalmia polifolia* Wang, *Ledum groenlandicum* Oeder., *Vaccinium uliginosum* L., *V. angustifolium* Ait., *V. caespitosum* Michx., *V. vitis-idaea* L.). Species found in the drier areas were the last to bloom (*Achillea millefolium* L., *Castilleja septentrionalis* Lindl., *Solidago* sp., *Epilobium angustifolium* L.).

Two somewhat distinct phases of flowering were seen in the forest habitat (Figs. 2,4). The first occurred in late June and included four herbaceous species (*Viola renifolia* Gray, *V. palustris* L., *Coptis trifolia*, *Ranunculus lapponicus* L.). These species grow in humid areas surrounded by taller and later-flowering sedges. Two large shrubs, *Viburnum edule* (Michx.) Raf. and *Ame-lanchier bartramiana* (Tausch) Roemer, were also in bloom in the early summer along stream edges where light is abundant. The five remaining species monitored in this habitat were found within the closed balsam fir-spruce forest where very little light reaches the ground. These had peak flowering periods in late July (*Trientalis borealis* Raf., *Moneses uniflora* Gray, *Mitella nuda* L., *Pyrola*

*secunda* L.) and in early August (*Linnaea borealis* L.).

Within the wet meadow, blooming periods of species overlapped strongly early in the season (Fig. 3) with peak blooming occurring in late June (Fig. 4). No species monitored in this habitat flowered after the end of July. The first plants to bloom in early and mid-June were the shrubs [*Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench., *Andromeda glaucophylla* Link., *Lonicera villosa* (Michx.) R. & S., *Ribes glandulosum* Grauer, *Kalmia polifolia*]. Herbaceous plants (*Smilacina trifolia*, *Menyanthes trifoliata* L., *Coptis trifolia*, *Fragaria virginiana* Duchesne) flowered shortly after, nearly simultaneously in the second and third week of June along with *Viburnum edule* and *Rubus pubescens* Raf. In this habitat, only a few species flowered after the first week of July [*Pyrola asarifolia* Michx., *Geum rivale* L., *Habenaria hyperborea* (L.) R. Br., *Solidago* sp.].

Of 35 species monitored from all three sites, 57% (20) had white-petaled flowers. The others were pink (10), yellow (4) and one, *Geum rivale*, had deep purple sepals. Although white was the dominant colour in each of the three sites, its importance was greatest for forest species (73%) in comparison to wet meadow (56%) and especially disturbed habitat species (50%) (Fig. 5). The species in the disturbed habitat had a higher percentage of pink flowers than the species in either of the other two habitats.

**Discussion**

The flowering patterns of species observed differs in the three habitats examined. The amount

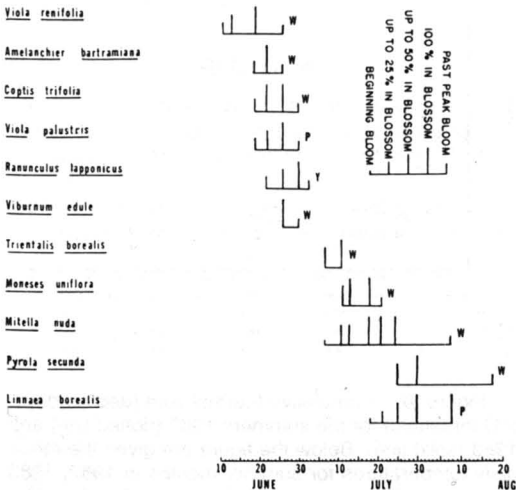


Figure 2. Spruce-fir forest habitat. See Fig. 1 caption for explanation.

of overlap in flowering periods, for instance, appears to be greater in both of the open sites, while the forest habitat exhibits two more or less distinct phases (Fig. 4). For the majority of wet meadow and forest species, peak flowering was in late June, but a second flowering phase occurred in late July for certain other forest herbs. In the disturbed habitat, the peak flowering period for most species occurred throughout the first two weeks of July.

In temperate regions the timing of flowering is generally controlled by day length and temperature. In subarctic regions where, because of the short growing season day length is not important, temperature is the more important climatic factor (Kallio, pers. comm.). For example, sunlight and temperature could play a role in determining the different distributions of flowering times within each habitat. The unrestricted light characteristic of the open sites may be one factor which permits plants in the disturbed habitat to bloom throughout the summer. The two distinct phases of flowering observed for the forest species seem correlated with the heterogeneity, especially in terms of sunlight, which characterizes the habitat. The first flush of flowering consists of herbaceous plants

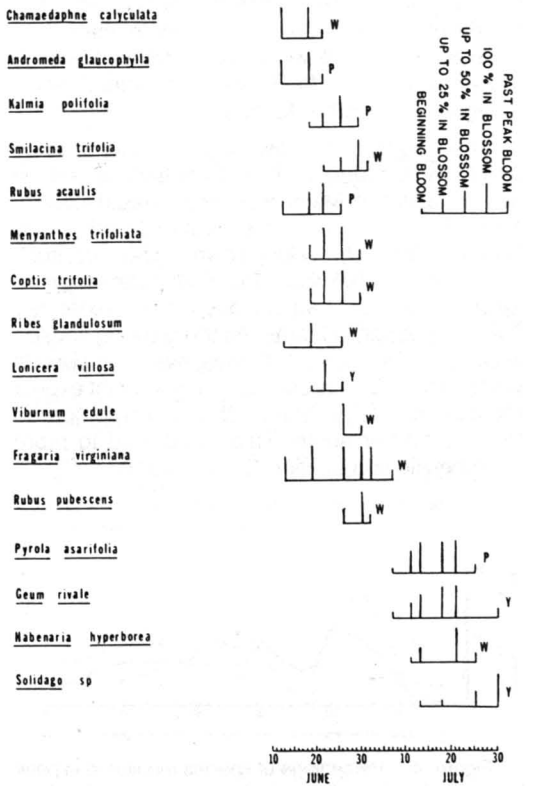


Figure 3. Wet meadow habitat. See Fig. 1 caption for explanation.



that are surrounded by *Carex* species and grow in an open and warmer section of the forest. The later flowering species are found under a cool, dense spruce-balsam fir canopy, where the lack of sunlight prevents early snow melt and shifts the start of the growing season to later in the summer.

Because of the short growing season in Schefferville (102 days above 6.1°C; Barr & Wright, 1981) flowering events tend to occur rapidly in comparison with regions further south. For this reason, it would seem that yearly variations in weather should be important in controlling the distribution of flowering periods. According to Heinrich (1976), however, large differences in weather do not significantly alter flowering times from year to year. We had an opportunity to test this in Schefferville, because the spring temperatures in 1983 were higher than usual and higher than the previous year (Fig. 6; see also Barr & Wright, 1981). The warmer spring in 1983 seemed associated with an earlier initiation of blooming, but by mid-summer flowering periods were nearly synchronous with those of the previous year (pers. obs.). Similarly, in the Arctic, Wiegolaski (1974) found that a late snow melt delayed flowering in the early spring but by fall the delay had been nearly eliminated. This seems to indicate that while plants which flower early can take advantage of warmer weather, the flowering of other species is regulated by other factors.

The lengths of the flowering period for species which were found both in Schefferville and in similar habitats in Maine were compared (Heinrich, 1976). For most species there was little difference. Species with relatively long flowering periods, such as *Achillea millefolium* and *Epilobium angustifolium*, however, had an even more extended flowering period in Maine. As the growing season in Schefferville is only 100 days, blooming periods will tend to be compressed, and one might expect more overlap in flowering in this region compared to ones further south. This could lead to more interspecific competition for pollinators.

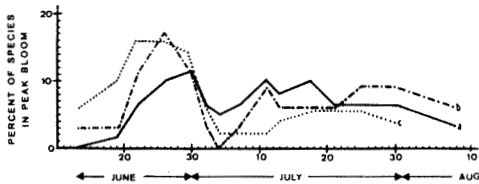


Figure 4. Percentage of species monitored in peak bloom (defined as stages 3, 4, 5) on a particular date. (a) disturbed habitat (solid line), (b) forest habitat (broken line), (c) wet meadow habitat (dotted line).

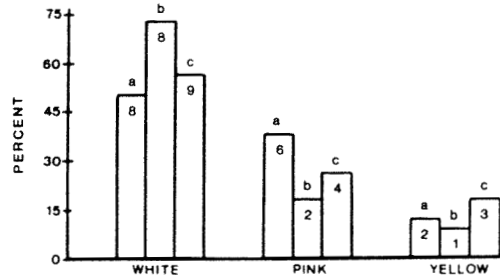


Figure 5. The distribution of flower colour depicted as a percent of the total number of species monitored within each habitat. The number of species within each habitat is shown inside the histograms. (a) disturbed habitat, (b) forest habitat, (c) wet meadow habitat.

The ability to effectively attract pollinators is important for the successful cross pollination of an entomophilous species. It has been suggested that if there is much competition for pollinators at one time in a given area, there will be a selection for the genotypes of species which have the potential to flower at different times (Mosquin, 1971). Because of the short growing season in Schefferville, the complete staggering of blooming periods does not seem possible. For example, the wet meadow ericaceous shrubs, which show blooming sequences similar to those reported in southern Ontario (Judd, 1958; Reader, 1975; Small, 1976) and Maine (Heinrich, 1976), flowered nearly simultaneously in Schefferville. Little or no overlap of flowering occurred further south (e.g. Reader, 1975). A similar pattern of flowering is seen in the disturbed habitat, where there is a strong overlap of blooming periods throughout the summer. If the insect pollinator fauna of the

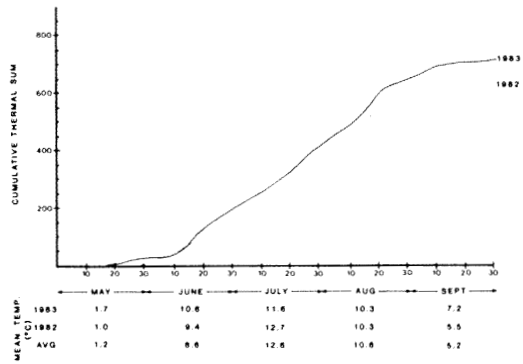


Figure 6. Cumulative thermal sum (degree-days, 5°C threshold) for the summers 1982 (dotted line) and 1983 (solid line). Below the figure are given the mean daily temperatures for summer months in 1982, 1983 and for the 22-year average. Based on data from the Atmospheric Environment Service, Fisheries and Environment Canada, taken at Schefferville Airport.

region is low, the simultaneous flowering of several species in one habitat could be an effective means of ensuring insect visitation to that particular area. However, an assessment of the importance of insect pollination in determining flowering phenology, remains to be done for this region.

The distribution of flower colour observed in this study raises questions about the significance of flower colours in plant communities. In Schefferville, white flowers are more common while red, blue, violet and yellow flowers are less frequent than in other parts of the world (cf. Kevan, 1972). Virtually the same proportion of white flowers occurs in New Zealand, where Godley (1979) proposed that the lack of bright coloured flowers is correlated with an absence of long-tongued bee pollinators. Kevan (1972) noted a similar proportion of white flowers in the High-Arctic, but found yellow flowers to be more frequent than pink ones. The dominance of lighter coloured flowers (e.g. white, yellow, whitish-pink) appears to be significant to both subarctic and arctic plant communities and, although this may be related to pollination phenomena, explanations for the pattern are not known.

### Acknowledgments

We would like to thank Martin J. Lechowicz, Timothy R. Moore and Marcia Waterway for help in starting this project and in reviewing the manuscript. We also thank Gregory J. Anderson and Antoni W. H. Damman for their helpful discussions and suggestions. We extend our sincere appreciation to Douglas R. Barr for his invaluable assistance at the McGill Subarctic Research Station. This research was supported by funds from the Canadian Department of Indian Affairs and Northern Development and in part by a grant from the U.S. National Science Foundation (BSR-8207125).

### References

- BARR, D. R. & R. K. WRIGHT, 1981. Selected climatological data 1955-1980 for the Schefferville (A) Station. — McGill Subarctic Res. Paper, 32: 117-134.
- DIERSCHKE, H., 1972. On the recording and presentation of phenological phenomena in plant communities. — Pages 291-311 [translated by R. E. Wessell and S. S. Talbot] in R. Tuxen (ed.). Basic problems and methods in phytosociology. 1970 International Symposium for Vegetation Science. Junk, The Hague, 533 p.
- FAEGRI, K. & L. VAN DER PIJL, 1979. The principles of pollination ecology. — Pergamon Press, New York, 244 p.
- GLEASON, H. A., 1952. The New Britton and Brown illustrated flora of northeastern United States and adjacent Canada. Vols. 1, 2, 3. — New York Botanical Garden, New York, 1732 p.
- GODLEY, E. J., 1979. Flower biology in New Zealand. — N. Z. J. Bot., 17: 441-466.
- HEINRICH, B., 1975. Bee flowers: a hypothesis on flower variety and blooming times. — Evolution, 29: 325-334.
- HEINRICH, B., 1976. Flowering phenologies: bog, woodland and disturbed habitats. — Ecology, 57: 890-899.
- HUSTICH, I., 1970. On the phytogeography of the eastern part of central Québec-Labrador Peninsula. II. — Commentat. biol., 30: 1-16.
- JUDD, W. W., 1958. Studies of the Byron Bog in southwestern Ontario. II. The succession and duration of blooming of plants. — Can. Fld Nat., 72: 119-121.
- KALLIO, P. & Y. MAKINEN, 1980. Preliminary checklist of the vascular plants in the Schefferville area of the Québec-Labrador Peninsula. — McGill Subarctic Res. Paper, 30: 27-36.
- KEVAN, P. G., 1972. Floral colours in the high Arctic with reference to insect-flower relations and pollination. — Can. J. Bot., 50: 2289-2316.
- MOSQUIN, T., 1971. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering times. — Oikos, 22: 398-402.
- POJAR, J., 1974. Reproductive dynamics of four plant communities of southwestern British Columbia. — Can. J. Bot., 52: 1819-1834.
- READER, R. J., 1975. Competitive relationships of some bog ericads for major insect pollinators. — Can. J. Bot., 53: 1300-1305.
- SMALL, E., 1976. Insect pollinators of the Mer Bleue peat bog of Ottawa. — Can. Fld Nat., 90: 22-28.
- WIEGOLASKI, F. E., 1974. Phenological studies in tundra. — Pages 209-214 in H. Lieth (ed.). Phenology and seasonality modeling. Ecological Studies, Vol. 8. Springer-Verlag, New York, 444 p.



## LISTE ANNOTÉE DE NOMBRES CHROMOSOMIQUES DE LA FLORE VASCULAIRE DU NORD-EST DE L'AMÉRIQUE. <sup>1</sup>

C. GERVAIS

Service de recherche en défense des cultures,  
Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec,  
Complexe scientifique, Québec G1P 3W8

et

J. CAYOUILLE

Département de phytologie et Herbar Louis-Marie,  
Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation,  
Université Laval, Québec G1K 7P4

### Résumé

Cette liste signale les nombres chromosomiques de 20 taxons choisis parmi les plantes de rivages ou d'endroits humides. Sept de ces nombres divergent des résultats connus jusqu'à maintenant ou concernent des espèces étudiées cytologiquement pour la première fois: *Carex flava* ( $n = 32$ ), *C. limosa* ( $2n = 61$ ,  $2n = 63$ ), *C. mackenziei* ( $n = 34$ ), *Erigeron provancheri* ( $n = 9$ ), *Triglochin elatum* ( $n = 75-77$ ), *Utricularia cornuta* ( $2n = 18$ ).

### Abstract

The present list reports the chromosome numbers of 20 taxa chosen among plants which grow in riparian or humid habitats. Seven of these numbers differ from published data or refer to species which have been cytologically studied for the first time: *Carex flava* ( $n = 32$ ), *C. limosa* ( $2n = 61$ ,  $2n = 63$ ), *C. mackenziei* ( $n = 34$ ), *Erigeron provancheri* ( $n = 9$ ), *Triglochin elatum* ( $n = 75-77$ ), *Utricularia cornuta* ( $2n = 18$ ).

### Introduction

Cette quatrième liste annotée de nombres chromosomiques de la flore vasculaire est-américaine continue la série commencée en 1979 dans *Le Naturaliste canadien* (Gervais, 1979). Les auteurs ont voulu la consacrer, cette fois, aux plantes des rivages, aux espèces aquatiques ou croissant pour le moins dans les endroits humides.

### Matériel et méthode

Le premier auteur de ce travail a utilisé, pour les comptages chromosomiques, des plantes vivantes cultivées en serres, des fixations de boutons floraux faites *in situ* ou des plantes obtenues à partir de spécimens possédant des graines.

Les témoins sont conservés en herbar (QUE). Les comptages ont été réalisés par écrasement des tissus (boutons, racines, stolons) colorés au carmin acétique selon la méthode décrite dans le premier travail (Gervais, 1979).

Les comptages effectués chez les *Carex*, *Erigeron provancheri* et une des récoltes de *Glaux maritima* ont été faits par le deuxième auteur sur des plantes cultivées dans les serres ou sur les parcelles de la Faculté d'agriculture et d'alimentation de l'Université Laval, à Québec. Les chromosomes ont été observés sur de jeunes épis mâles pour les *Carex* ou sur des boutons floraux pour *Erigeron* et *Glaux*. Les plants de *Carex* ont fleuri aux serres après avoir été gardés à l'extérieur jusqu'à la fin d'octobre. La floraison a débuté environ deux semaines après l'entrée aux serres.

Les anthères ont été fixées dans un mélange 1:3 d'acide acétique et d'alcool éthylique, colorées au carmin alcoolique de Snow (1963), à une température de 60°C pendant 18 heures et écrasées dans une goutte d'acide acétique à 45%. Pour

<sup>1</sup> Contribution n° 350 de la Direction générale de la recherche et de l'enseignement, ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec.

certaines *Carex*, les anthères ont été colorées et écrasées directement dans une goutte d'orcéine acétique. Les lames ont été rendues permanentes et sont conservées, de même que les témoins (QFA).

## Résultats

### 61) *Carex flava* L.

$n = 32$  (fig. 62)

Québec. Comté de Dubuc: Falardeau, près de Chute-aux-Galets, 48°39'N., 71°12'O., fen calcaire au pied d'une colline, dominé par *Carex lasiocarpa*, *C. flava* et *C. viridula*, 01/10/77, J. Cayouette J77-172-1 (QFA).

Le *Carex flava* a une répartition amphiatlantique boréale (Hultén, 1958) avec une station isolée en Asie. C'est une des espèces de *Carex* dont la cytologie est la mieux étudiée, surtout grâce aux travaux de Davies (1955) et de Schmid (1982). Malgré tout, notre détermination de  $n = 32$  II. Il semble nouvelle pour cette espèce. Dans l'atlas de Fedorov (1969), on retrouve une ancienne détermination de Heilborn (1918) à  $2n = 64$ , mais Heilborn (1924) a précisé par la suite que ce dénombrement était erroné et que la plante témoin n'appartenait pas au *C. flava*.

Les dénombrements qui existent pour le nord-est de l'Amérique du Nord indiquent  $n = 30$  ou  $2n = 60$ : État de New York (Wahl, 1940), Ontario (Moore & Calder, 1964) et Manitoba (Löve & Löve, 1981). Löve et al. (1980) ont aussi signalé  $2n = 60$  pour un *C. flava* var. *gaspensis* Fern. provenant de la rivière Bonaventure. En Europe, le nombre de  $2n = 60$  est le plus répandu (Davies, 1955, 1956; Schmid, 1982) mais Schmid (1982) a signalé également  $n = 31$  sur des individus de quelques localités en Suisse et Tanaka (1942a, 1948)  $n = 29$  au Japon.

Notre récolte de Chute-aux-Galets provient d'un fen où elle côtoie une espèce voisine, *C. viridula* Michx., et un hybride présumé entre les deux. Malgré la présence de ces plantes dans le voisinage et leur hybridation probable, la méiose du *C. flava*, étudiée ici dans quatre cellules, est tout à fait régulière avec 32 bivalents dont un est un peu plus gros que les autres. Les bivalents représentés ici en fin de métaphase I (fig. 62) ont le plus souvent une forme quadrangulaire avec les chromatides rassemblées à deux des extrémités ou dans chaque coin.

Avec la présente mention, quatre cytotypes euploïdes sont maintenant connus pour le *C. flava*:  $n = 29, 30, 31$  et  $32$ .

### 62) *Carex limosa* L.

$2n = 61$  (29 II + 1 III, 30 II + 1 I, 28 II + 2 I + 1 III) (fig. 63)

Québec. Comté de Saguenay: Îlets-Jérémie, baie des Îlets, rive sud-est en direction de la pointe, 48°53'50"N., 68°45'45"W., zone de contact entre la prairie salée et un marécage d'eau douce, avec *Carex salina*, *C. magellanica*, *C. paleacea*, *C. limosa* x *salina*, *Juncus balticus*, *Calamagrostis neglecta*, *Myrica gale* et *Potentilla palustris*, 14/07/78, J. Cayouette J78-68A-1 (QFA) (en culture avec *Carex limosa* x *salina*, récolté aux serres le 27/03/80). Voir le numéro 63 pour les commentaires.

### 63) *Carex limosa* L.

$2n = 63$  (30 II + 1 III, 31 II + 1 I) (fig. 64)

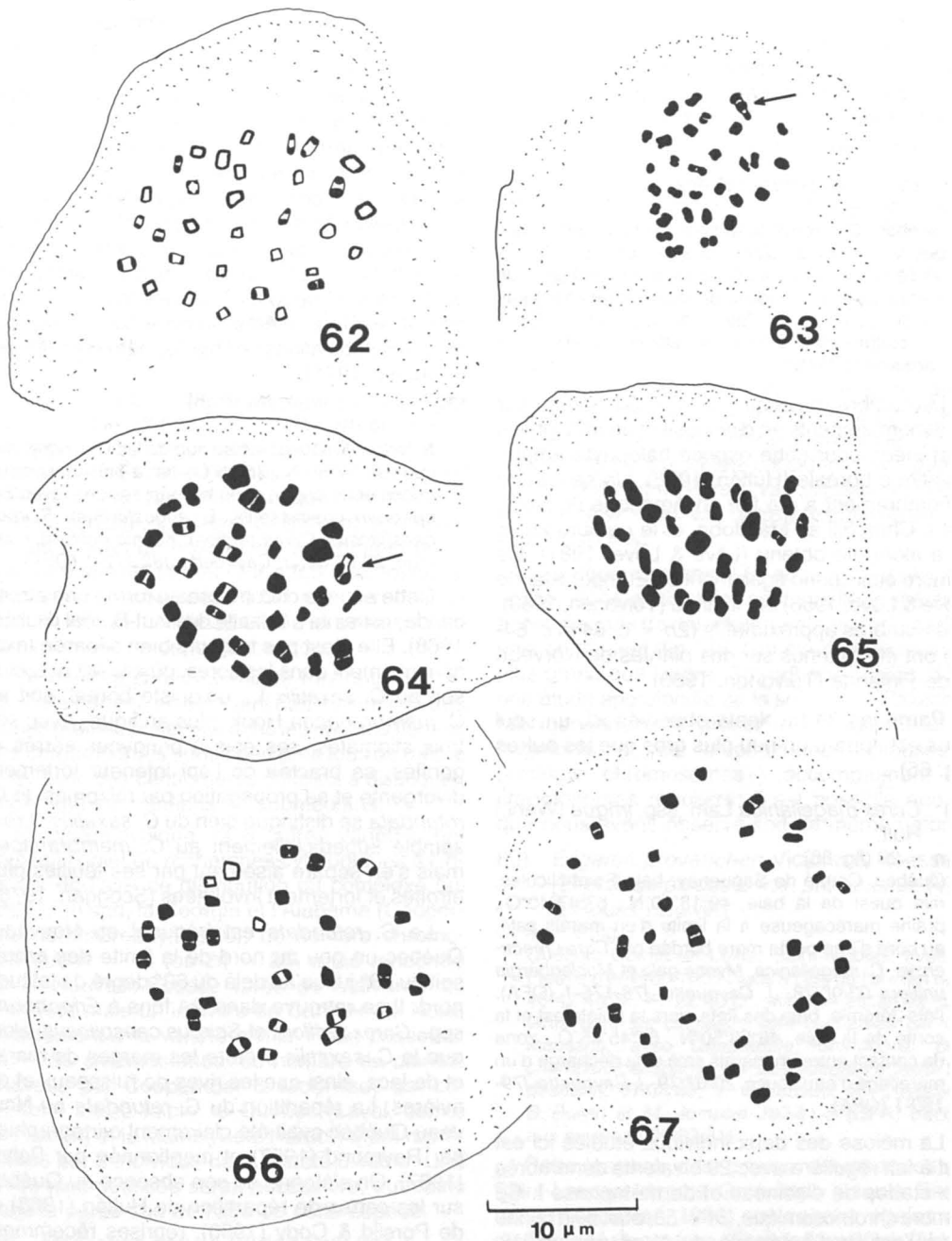
Québec. Comté de Saguenay: Pointe-au-Boisvert, à l'est de la baie de Milles-Vaches, 48°34'25"N., 69°10'05"W., tourbière littorale, avec *Menyanthes trifoliata*, *Carex paleacea* et *Potentilla palustris*, 20/07/79, J. Cayouette J79-173-1 (QFA). — Comté de Charlevoix: île aux Coudres, extrémité nord-ouest de l'île, 47°22'25"N., 70°25'50"W., petit marécage sur le haut rivage, au centre du marécage, avec *Carex canescens*, 30/06/79, J. Cayouette J79-78-1 (QFA).

L'aneuploidie, si fréquente chez le genre *Carex* (cf. Wahl, 1940; Tanaka, 1949) n'avait jamais été signalée dans la section *Limosae*. Le nombre chromosomique de  $2n = 61$  a été déduit à partir de trois combinaisons différentes observées en métaphase I: 29 II + 1 III dans sept cellules (fig. 63), 30 II + 1 I dans deux cellules et 28 II + 2 I + 1 III dans une. À plusieurs reprises, le trivalent observé forme une chaîne hétéromorphe (fig. 63). Faulkner (1972) chez les *Carex* de la section *Acutae* et Cayouette & Morisset (sous presse, a et b) chez les *Cryptocarpae* ont observé fréquemment des trivalents de ce type.

Le nombre de  $2n = 63$  obtenu sur deux plantes de tourbières littorales est également nouveau pour le *C. limosa*. Chez la première plante (J79-173-1) le nombre de  $2n = 63$  est déduit de deux combinaisons différentes en métaphase I: 30 II + 1 III dans deux cellules (fig. 64) et 31 II + 1 I dans une seule. Chez la plante de l'île aux Coudres (J79-78-1), une seule combinaison fut observée soit 30 II + 1 III dans trois cellules.

Malgré le faible nombre de cellules examinées, il semble qu'une différence entre les deux individus réside dans la morphologie du trivalent de la combinaison 30 II + 1 III. Il forme une chaîne hétéromorphe chez la plante de l'île aux Coudres, alors qu'il est du type triangulaire ou «frying-pan» chez la plante de Pointe-au-Boisvert (fig. 64). Des trivalents de ce dernier type sont fréquents chez les *Carex* des sections *Acutae* (Faulkner, 1972) et *Cryptocarpae* (Cayouette & Morisset, sous presse, a et b).

Les seuls autres dénombrements connus du *C. limosa* pour l'Amérique du Nord viennent du Québec (lac Ouareau) (Löve & Löve, 1982b) et du nord-est du Manitoba (Löve & Ritchie, 1966;



Figures 62-67. Fig. 62. *Carex flava* L., fin de métaphase I,  $n = 32$ , CMP. Fig. 63. *Carex limosa* L., métaphase I,  $n = 29 \text{ II} + 1 \text{ III}$  ( $2n = 61$ ), CMP; la flèche indique le trivalent. Fig. 64. *Carex limosa* L., métaphase I,  $n = 30 \text{ II} + 1 \text{ III}$  ( $2n = 63$ ), CMP; la flèche indique le trivalent. Fig. 65. *Carex mackenziei* Krecz., jeune métaphase I,  $n = 34$ , CMP. Fig. 66. *Carex magellanica* Lam. ssp. *irrigua* (Wahl.) Hult., métaphase I,  $n = 29$ , CMP. Fig. 67. *Carex rotundata* Wahl., métaphase I,  $n = 40$ , CMP.

Löve & Löve, 1981) et indiquent  $2n = 64$ . Ce nombre est également plus fréquemment rencontré en Europe (Fedorov, 1969; Löve & Löve, 1975). Un cytotype à  $2n = 62$  est connu de l'Islande (Löve & Löve, 1956) tandis que des populations asiatiques sont à  $2n = 56$ : Japon (Tanaka, 1942b, 1948) et nord-est de l'URSS (Zhukova & Petrovsky, 1975, 1976).

64) *Carex mackenziei* Krecz.

$n = 34$  (fig. 65)

Québec. Comté de Saguenay: Îlets-Jérémie, baie des Îlets, vers la pointe est et la sortie de la baie, 48°53'50"N., 68°45'45"O., zone de contact entre un marais salé et la décharge d'un marécage d'eau douce, 20/07/79, J. Cayouette J79-180A-1 (QFA) (en culture avec *Carex magellanica*, récolté aux serres le 22/06/82).

Le nombre méiotique de  $n = 34$  obtenu sur 12 dénombrements en diacinèse et en métaphase I est inédit pour cette espèce halophyte amphiatlantique boréale (Hultén, 1958). Un seul autre dénombrement a été fait en Amérique du Nord, soit à Churchill au Manitoba, et le nombre  $2n = 64$  a alors été obtenu (Löve & Löve, 1981). Ce nombre était connu également en Europe: Islande (Löve & Löve, 1956) et Finlande (Toivonen, 1980). Des nombres approximatifs ( $2n = c. 64$  et  $c. 64-65$ ) ont été obtenus sur des plantes de Norvège et de Finlande (Toivonen, 1980).

Parmi les 34 bivalents observés ici, un seul nous est apparu un peu plus gros que les autres (fig. 65).

65) *Carex magellanica* Lam. ssp. *irrigua* (Wahl.) Hult.

$n = 29$  (fig. 66)

Québec. Comté de Saguenay: baie Saint-Nicolas, rive ouest de la baie, 49°18'50"N., 67°47'40"O., prairie marécageuse à la limite d'un marais salé, au bord d'une petite mare bordée par *Carex mackenziei*, *C. magellanica*, *Myrica gale* et *Muhlenbergia uniflora* 03/08/78, J. Cayouette J78-175-1 (QFA). Îlets-Jérémie, baie des Îlets, vers la pointe est et la sortie de la baie, 48°53'50"N., 68°45'45"O., zone de contact entre un marais salé et la décharge d'un marécage d'eau douce, 20/07/79, J. Cayouette J79-180-1 (QFA).

La méiose des deux individus étudiés ici est tout à fait régulière avec 29 bivalents dénombrés aux stades de diacinèse et de métaphase I. Ce nombre chromosomique,  $2n = 58$ , était déjà connu dans l'est de l'Amérique du Nord par un dénombrement mitotique fait par Löve & Löve (1966) sur le mont Washington. Ce nombre est connu également ailleurs au Canada, au nord du Manitoba (Löve & Ritchie, 1966; Löve & Löve, 1981). C'est le même qu'on trouve également en Europe (Fedorov, 1969). Le seul dénombrement divergent est approximatif ( $2n = c. 60$ ) et provient des mon-

tagnes Rocheuses canadiennes (Moore & Calder, 1964).

Le *Carex magellanica* est considéré comme une espèce bipolaire (Moore & Chater, 1971). Les populations circumboréales avaient été considérées comme des espèces distinctes: *C. paupercula* Michx. en Amérique du Nord, et *C. irrigua* Wahl. en Europe. Les travaux de Moore & Chater (1971), entre autres, ont permis de démontrer que ces espèces sont conspécifiques avec le *C. magellanica* austral et ne sont distinctes qu'au rang subsppécifique. Un dénombrement effectué sur un individu du *C. magellanica* ssp. *magellanica* de Tierra del Fuego à l'extrémité sud de l'Argentine, a révélé le même nombre ( $2n = 58$ ) que celui des populations de l'hémisphère nord (Moore & Chater, 1971).

66) *Carex rotundata* Wahl.

$n = 40$  (fig. 67)

Nouveau-Québec: lac au sud du lac Chavigny, rive sud-est, 57°59'N., 75°05'O., fen à paises, suite de buttes et de creux, dans les dépressions, avec *Eriophorum chamissonis*, *E. angustifolium*, *Scirpus caespitosus*, *Carex rariflora*, *Kalmia polifolia*, commun, 27/07/82, J. Cayouette J82-172-1 (QFA).

Cette espèce circumboréale forme une étroite bande restreinte à la limite du Haut-Boréal (Hultén, 1968). Elle n'est pas toujours bien séparée taxonomiquement dans les flores, où elle est associée soit au *C. saxatilis* L., ubiquiste boréal, soit au *C. membranacea* Hook. plus arctique. Avec ses trois stigmates, ses épis à périgynes serrés et gonflés, sa bractée de l'épi inférieur fortement divergente et sa propagation par rhizomes, le *C. rotundata* se distingue bien du *C. saxatilis*. Il ressemble superficiellement au *C. membranacea* mais s'en sépare aisément par ses feuilles plus étroites et fortement involutées (Scoggan, 1978).

Le *C. rotundata* est fréquent au Nouveau-Québec un peu au nord de la limite des arbres soit du 58° jusqu'au delà du 60° degré de latitude nord. Il se retrouve dans les fens à *Eriophorum* spp., *Carex rariflora* et *Scirpus caespitosus*, alors que le *C. saxatilis* préfère les marges de mares et de lacs, ainsi que les rives de ruisseaux et de rivières. La répartition du *C. rotundata* au Nouveau-Québec avait été clairement cartographiée par Raymond (1957) et mentionnée par Boivin (1967). On s'étonne de son absence au Québec sur les cartes de répartition de Hultén (1968) et de Porsild & Cody (1980), reprises récemment par Ball & White (1982). Citant la carte nord-américaine de Raymond (1957), Scoggan (1978, p. 415) affirme que: «the N Que. area probably refers to *C. saxatilis* var. *miliaris*», ce qui est sans fondement et tout à fait erroné.

Le *C. rotundata* est peu connu cytologiquement. Il n'existe que quatre dénombrements mi-

totiques à  $2n = 80$ , trois pour le nord-est de l'URSS (Zhukova & Tikhonova, 1973; Zhukova & Petrovsky, 1976; Yurtsev & Zhukova, 1978) et l'autre pour le nord du Manitoba (Löve & Löve, 1981). Le nôtre, probablement le premier dénombrement méiotique pour cette espèce, montre clairement 40 bivalents dans 7 cellules observées en métaphase I. On distingue toujours un bivalent plus gros que les autres, et de 4 à 6 autres qui sont à peine plus petits que le plus gros (fig. 67). Aucune anomalie ne fut décelée sur le présent matériel.

67) *Chelone glabra* L.

$2n = 28$  (fig. 68)

Québec. Comté de Québec: Sainte-Foy, fourrés humides au nord de la rue De la Suète, 11/08/72, Gervais 72-27 (QUE).

Cette espèce occasionnelle dans les fourrés humides, le long des cours d'eau, présente des variations morphologiques qui ont conduit à sa subdivision en diverses formes et variétés. Fernald & Wiegand (1912) soutiennent que dans la partie nord de son aire, *C. glabra* est souvent représenté par des individus possédant, au sommet de la tige, des feuilles larges (2,5 à 5,5 cm), longues, arrondies ou subcordées à la base (var. *dilatata* Fern. & Wieg.). L'individu étudié ici se rapproche sensiblement de cette description.

Le nombre chromosomique rencontré,  $2n = 28$ , a été compté en écrasant des masses de très jeunes graines prélevées dans les boutons floraux. Les chromosomes sont à peu près tous de même taille, avec des centromères difficiles à distinguer, apparemment médians ou submédians.

*C. glabra* typique, et 6 autres variétés, ont déjà fait l'objet de recherches cytologiques à l'intérieur de l'aire de distribution du complexe qui atteint, au sud, la Georgie et l'Alabama (Cooper-ridger & McCready, 1970). Le nombre chromosomique  $n = 14$  (ou  $2n = 28$ ) a été rencontré de la Nouvelle-Écosse (près de Maitland) au Maryland mais un individu de Caroline du Nord, appartenant à la variété *elator* Frick, possédait  $2n = 56$  chromosomes. Le nombre de plantes étudiées par Cooper-ridger & McCready est cependant assez faible, le Québec (Laval, comté de Nicolet) et le Maine (Seal Harbor) étant représentés par 3 individus de la variété *dilatata*. Une étude plus poussée serait nécessaire, au moins dans la partie sud de l'aire de cette espèce.

68) *Eleocharis obtusa* (Willd.) Schultes

$2n = 10$  (fig. 69-70)

Pré-traitement: froid 4°C, 7 h.

Québec. Comté de Québec: Sainte-Foy, terrains vagues au nord du Complexe scientifique, bord de petits étangs, août 1983, R. Trahan, s.n. (QUE).

Cette espèce nord-américaine a déjà fait l'objet de comptages chromosomiques dans la partie

nord-est de son aire par Hicks (1929), Strandhede (1965) et Schuyler (1977). Les plantes de Hicks provenaient de Moncton (N.-B.), Glenwood (Mass.) et de Washington (D.C.), tandis que celles de Schuyler avaient été récoltées dans le Maine (Kennebec River, Sagadahoc Co.) et dans l'État de New York (Suffolk Co.).

Strandhede n'indique pas l'origine exacte de son matériel, sauf pour un individu aberrant «sample from Montreal», ayant  $2n = 9$  chromosomes au lieu du nombre habituel  $2n = 10$ . Cette anomalie pourrait s'expliquer par une fusion, l'un des chromosomes observés (fig. 13 de cet auteur) étant exceptionnellement long.

À l'exception du cas rapporté par Strandhede, le nombre  $n = 5$  ou  $2n = 10$  a toujours été observé, quelle que soit l'origine du matériel utilisé (Queen Charlotte Islands, Taylor & Mulligan, 1968; Kansas, Harms, 1964; Texas, Lewis *et al.*, 1962) et quelle que soit la variété considérée: var. *peasei* Svens. (Kennebec River), var. *ellipsoidalis* Fern. (État de New York), var. *obtusa* (récolte de Sainte-Foy, du moins).

Les chromosomes d'*E. obtusa*, d'après nos observations, avaient des contours flous et étaient accompagnés de deux fragments (fig. 69) parfois unis en un seul (fig. 70), l'un étant généralement plus grand que l'autre. Strandhede (1965), dans une étude approfondie de la sous-série *Palustres*, fait mention de la présence occasionnelle de fragments et de chromosomes minuscules («minute chromosomes») accompagnant les chromosomes réguliers; il est possible que ce que nous avons observé soit de même nature.

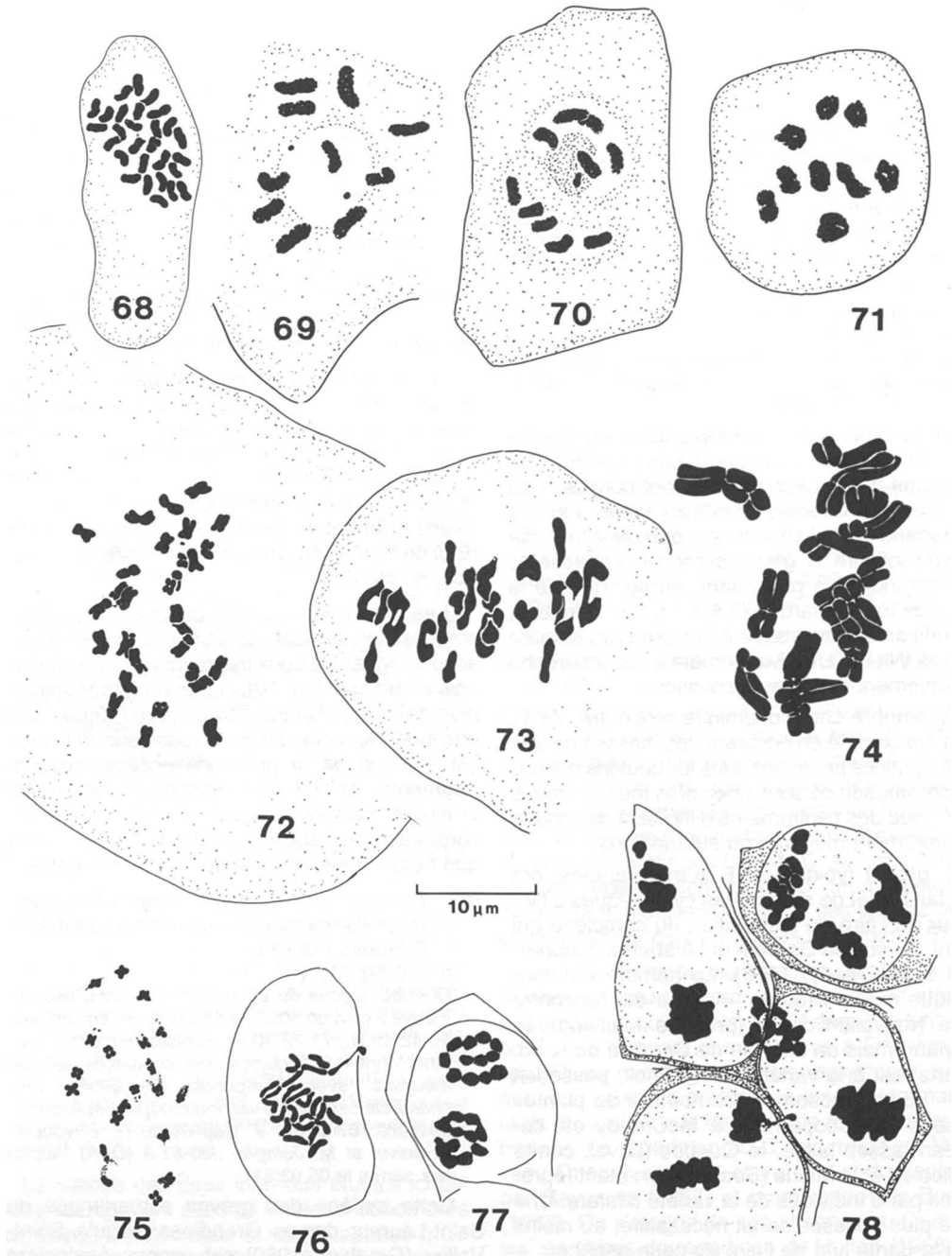
69) *Erigeron provancheri* Victorin & Rousseau  
[*E. philadelphicus* L. var. *provancheri* (Vict. & Rouss.) Boivin]

$n = 9$  (fig. 71)

Québec. Comté de Lévis: Saint-Nicolas, rives du Fleuve à environ 1000 pieds à l'est de l'ancien quai, 46°42'40"N., 71°22'40"O., schistes escarpés suintants dont les diaclases sont colmatées par des mousses, avec *Campanula rotundifolia*, *Deschampsia caespitosa* var. *intercotidialis* et *Aster tradescanti*, 07/08/80, J. Cayouette, R. Cayouette, B. Boivin et M. Jomphe J80-81-3 (QFA) (récolté aux serres le 05/03/81).

Cette espèce des grèves estuariennes du Saint-Laurent depuis Grondines jusqu'à Saint-Vallier (Gauthier, 1980) est connue également du fleuve Hudson dans l'État de New York (Ailes, 1952). Certains la réduisent au rang de variété de l'*E. philadelphicus* L. (Boivin, 1962). Sa répartition est très restreinte au Québec et elle est considérée comme une plante rare (Bouchard *et al.*, 1983). Elle se distingue facilement de l'*E. philadelphicus* par son état pérennant, sa taille plus petite, ses feuilles basilaires en rosettes, sa





Figures 68-78. Fig. 68. *Chelone glabra* L., métaphase,  $2n = 28$ , tissu ovarien (graines embryonnaires). Fig. 69. *Eleocharis obtusa* (Willd.) Schultes, fin de prophase,  $2n = 10 + 2$  fragments, méristème radiculaire. Fig. 70. *Idem*, avec les 2 fragments unis. Fig. 71. *Erigeron provancheri* Victorin & Rousseau, diacnèse,  $n = 9$ , CMP. Fig. 72. *Glaux maritima* L. métaphase,  $2n = 30$ , méristème de stolon. Fig. 73. *Idem*, métaphase I,  $n = 15$ , CMP. Fig. 74. *Lathyrus japonicus* Willd. var. *pellitus* Fern., métaphase,  $2n = 14$ , méristème radiculaire. Fig. 75. *Limosella australis* R. Br., métaphase,  $2n = 20$ , méristème radiculaire. Fig. 76. *Mertensia maritima* (L.) S. F. Gray, métaphase avec cytomixie,  $2n = 24$ , tissu ovarien. Fig. 77. *Idem*, métaphase II,  $n = 12$ , en chaîne, CMP. Fig. 78. *Idem*, métaphase II à télophase II, avec cytomixie, CMP.

glabrescence prononcée, ses ligules presque blanches et son habitat sur rochers ripariens (Marie-Victorin & Rousseau, 1940). Des plants en culture aux serres et au champ ont conservé ces caractéristiques bien que la taille soit plus grande (J. Cayouette et P. Morisset, inédit). Récemment Morton (1981) dénombreait  $2n = 18$  sur un individu d'*E. philadelphicus* provenant de Tobermory, à l'extrémité de la péninsule de Bruce, en Ontario; il décrit cet individu (et les autres des populations adjacentes) comme un écotype des habitats exposés. À la lecture de la description des caractères distinctifs de ces plantes, on croirait reconnaître l'*E. provancheri*. Morton parle en effet d'une plante pérenne, de courte taille, qui pousse dans les fissures des rochers dolomitiques du rivage du lac Huron, et qui porte des capitules à fleurons blancs; il ne mentionne pas la glabréité dans ses observations. En culture, la plante témoin a conservé ces caractères (sauf que la taille est plus forte). Une étude comparative du matériel du lac Huron et de l'*E. provancheri* du Saint-Laurent permettrait de trancher cette question.

Mis à part le dénombrement de Morton (1981), le nôtre constitue le premier nombre publié pour *E. provancheri*. Le nombre de  $n = 9$  obtenu sur quelques diacynèses est le même que chez l'espèce qui s'y apparente le plus, *E. philadelphicus* (Fedorov, 1969).

70) *Glaux maritima* L.

$n = 15$ ,  $2n = 30$  (fig. 72-73)

Pré-traitement: aucun.

Québec. Comté de Chicoutimi: Cap Jaseux, près de Saint-Fulgence, rivage du Saguenay, 14/07/71, Gervais et R. Cayouette 71-174 (QUE). — Comté de Kamouraska: Anse Saint-Denis, marais salé, à la limite d'une colonie de *Spartina patens*, 07/11/80, J. Cayouette J80-105A (QFA). — Comté de Rimouski, Bic, rivage d'un marais saumâtre sur le Saint-Laurent, 23/06/81, Gervais et Grandtner 81-47 (QUE).

Le nombre chromosomique de cette espèce,  $n = 15$  ou  $2n = 30$ , a été déterminé déjà par plusieurs cytologistes, sur du matériel européen. Des comptages sont aussi mentionnés pour la côte ouest du Canada (Taylor & Mulligan, 1968; Pojar, 1973), mais il semble qu'aucune étude chromosomique de ce taxon n'avait encore été faite dans l'est. Les plantes des trois populations québécoises mentionnées ci-dessus possédaient des feuilles plutôt larges et arrondies, caractères distinctifs du ssp. *obtusifolia* (Fern.) Boivin.

Les chromosomes mitotiques (fig. 72) ont été observés sur des méristèmes de tiges rampantes; ils ne sont pas très grands et il n'a pas été nécessaire de recourir à la colchicine, ou à d'autres traitements, pour les raccourcir. Les chromosomes de la paire la plus courte sont métacentriques et

leur longueur est égale à la moitié des plus longs chromosomes. Une paire, au moins, possède de petits satellites. Les quelques divisions méiotiques observées étaient régulières (fig. 73).

71) *Lathyrus japonicus* Willd. var. *pellitus* Fern.  
 $2n = 14$  (fig. 74)

Pré-traitement: froid 4°C, 7 h (peu satisfaisant).

Québec. Comté de Matane: rivage graveleux, entre Cap-Chat et Sainte-Anne-des-Monts, 24/08/78, Gervais et Grandtner 78-200 (QUE). Rivage graveleux entre Baie-des-Sables et Saint-Ulric, 26/08/78, Gervais et Grandtner 78-286 (QUE).

Les deux récoltes étudiées étaient pubescentes et appartenaient au var. *pellitus* Fern. Le nombre chromosomique rencontré,  $2n = 14$ , et la morphologie des chromosomes correspondent à ce que Kapoor (*in* Kapoor & Gervais, 1982) avait déjà observé chez le var. *glaber* (Ser.) Fern. Le caryogramme comprend en effet 2 paires de chromosomes subterminaux et 5 paires de chromosomes submédiens dont une avec des contractions secondaires très apparentes (fig. 74 et fig. 55 *in* Kapoor & Gervais, 1982). Voir le n° 54 dans Kapoor & Gervais (1982), pour les commentaires.

72) *Limosella australis* R. Br. (= *L. subulata* Yves)

$2n = 20$  (fig. 75)

Québec. Comté de Chicoutimi: Cap Jaseux, près de Saint-Fulgence, rivage du Saguenay, 14/07/71, Gervais et R. Cayouette 71-172 (QUE).

Ce taxon est considéré actuellement comme une espèce à vaste distribution géographique (Amérique, Afrique, Australie, Europe). Les seuls comptages chromosomiques que nous connaissons ont été réalisés par Blackburn (1939) sur du matériel récolté dans l'unique colonie européenne connue, au pays de Galles, où la plante s'hybride avec *L. aquatica* L. à  $2n = 40$  (Vachell, 1939; Blackburn, 1939).

Le nombre que nous avons observé,  $2n = 20$ , sur une mitose de tissu floral, est le même que celui qui est rapporté par Blackburn.

Les chromosomes sont assez petits et leur caryogramme n'a pu être établi clairement. Deux paires au moins présentent des satellites minuscules.

73) *Mertensia maritima* (L.) S.F. Gray

$n = 12$ ,  $2n = 24$  (fig. 76-78)

Québec. Comté de Rimouski: Bic, rivage d'un marais saumâtre, sur le Saint-Laurent, 23/06/81, Gervais et Grandtner 81-48 (QUE).

Un seul comptage chromosomique avait été rapporté pour *M. maritima* dans l'est de l'Amérique, celui de Mulligan (1967) sur du matériel récolté à 0,8 km au sud-est du Cap des Rosiers. En revanche, l'espèce a été étudiée en Colombie-

Britannique, en Alaska, en Russie et en Islande. Le même nombre chromosomique,  $2n = 24$  ou  $n = 12$ , est rapporté par tous les auteurs.

Les chromosomes, observés en métaphase II, sur notre matériel, formaient souvent des chaînes plus ou moins lâches et longues, ouvertes ou refermées (fig. 77) et présentaient, dans d'autres cas, de la cytomixie (fig. 78), phénomène généralement observé dans les premiers stades de la microsporogénèse (Gervais, 1973). La fig. 76, représentant une cellule somatique du tissu ovarien, laisse voir également de la cytomixie. Les 24 chromosomes sont assez flous et l'emplacement des centromères reste incertain.

#### 74) *Plantago maritima* L.

$2n = 12$  (fig. 79, 80)

Pré-traitement: colchicine 0,15% 2 h ou froid 4°C, 7 h.

Québec. Comté de Montmorency: rochers maritimes à l'est de Saint-Laurent, sur l'île d'Orléans, 11/07/78, Gervais 78-24 (QUE). — Comté de Matane: rochers maritimes entre Baie-des-Sables et Saint-Ulric, 26/08/78, Gervais et Grandtner 78-287 (QUE).

*P. maritima* s.l., taxon à vaste distribution géographique et aux caractères morphologiques très variables, a fait l'objet de comptages chromosomiques dans plus de 25 pays, surtout européens. Il ne semble pas exister de données cytologiques sur cette plante pour le Québec. Un comptage est rapporté cependant pour le Nouveau-Brunswick (Lorneville) et un autre pour le Maine, par Bassett & Crompton (1968). D'autres résultats ont également été publiés par Gregor (1939), de façon globale, pour l'est de l'Amérique, dans une étude de taxonomie expérimentale complétée plus tard par Earnshaw (1942). Le matériel utilisé par Gregor et Earnshaw comprenait des plantes de Nouvelle-Écosse, du Nouveau-Brunswick, du Québec et des États-Unis mais il semble que les études cytologiques n'ont porté que sur une faible partie de leur collection, soit sur des plantes du Massachusetts et du Connecticut (Earnshaw, 1942, p. 153).

Les comptages que nous rapportons dans ce travail ( $2n = 12$ ) ont été faits sur des plantes dont les feuilles étaient de taille intermédiaire entre les extrêmes à feuilles très larges ou très étroites que l'on peut rencontrer dans nos régions. Ce nombre correspond à celui qui a été observé par tous les chercheurs dans tous les pays, à l'ex-

ception de certains cas particuliers: Rodrigues (1954), Fernandes & França (1972) rencontrent  $2n = 24$  au Portugal, Czapska (1961) indique avoir trouvé des individus triploïdes ( $2n = 18$ ) en Pologne tandis que Gorenflot & Marcotte (1970) mentionnent la présence de nombreuses CMP à 24 chromosomes chez des individus hybrides islandais. Notons que des taxons voisins, *P. alpina* L. et *P. serpentina* All., possédant des races chromosomiques diploïdes et tétraploïdes, ont été parfois incorporés ou confondus avec *P. maritima*, ce qui est une source de confusion dans les Index de nombres chromosomiques.

D'après la figure 79, une paire de chromosomes possède des centromères médians, deux autres des centromères submédians et trois des centromères qu'on pourrait classer dans les subterminaux. Plusieurs constrictions secondaires faibles sont visibles et deux paires de chromosomes subterminaux sont pourvus de petits satellites. Ces observations confirment parfaitement celles de Earnshaw (1942). L'emploi de la colchicine semble avoir un effet trop marqué (fig. 80) qui masque les satellites et les constrictions mieux visibles après un traitement par le froid (fig. 79).

#### 75) *Primula laurentiana* Fern.

$n = 36$  (fig. 81)

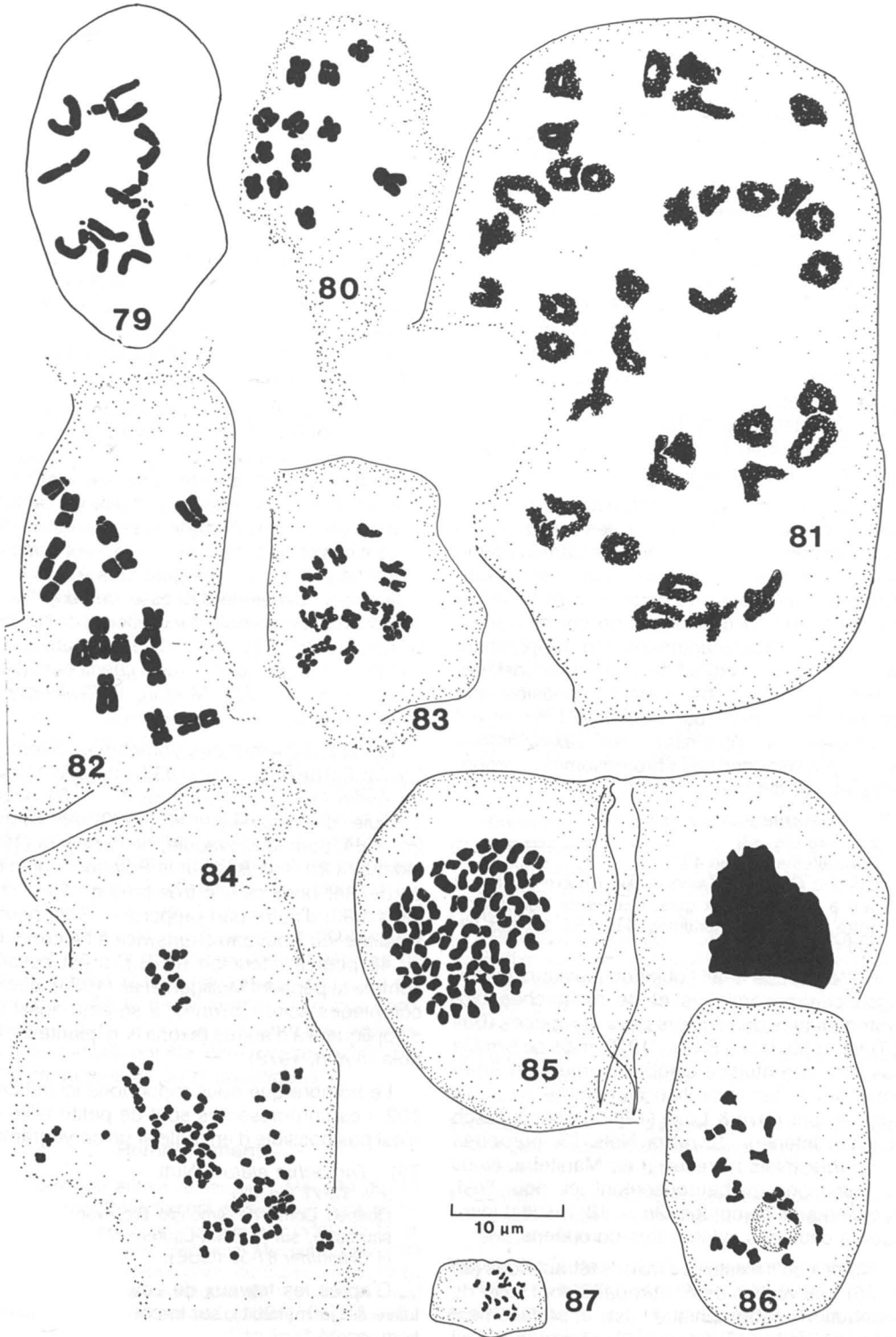
Québec. Comté de Rivière-du-Loup: île aux Basques, anfractuosités de rochers humides sur le rivage nord, 05/06/80, Gervais et Smith 80-46 (QUE).

Ce comptage confirme quelques déterminations antérieures réalisées par Vogelmann (1960) sur du matériel de Rimouski, de Tourelles et de six localités différentes de Terre-Neuve (récoltes de E. Rouleau). Une autre population de Terre-Neuve cependant (Humber District), d'après Vogelmann, possédait  $2n = 54$  chromosomes, mais cet auteur n'a pas approfondi ce problème intéressant.

Le nombre  $2n = 72$  avait déjà été publié par Löve (1954) pour *P. laurentiana* mais les localités de récolte ne sont pas précisées.

Vogelmann mentionne avoir observé la méiose sur une des plantes octoploïdes de Terre-Neuve et note que les appariements sont réguliers. Il en est de même chez l'individu que nous avons étudié (fig. 81) mais nous avons remarqué aussi la présence d'au moins 2 tétravalents sur une autre diacynèse. Les primevères du groupe *Farinosae*

Figures 79-87. Fig. 79. *Plantago maritima* L., métaphase,  $2n = 12$ , méristème radicaire; raccourcissement par le froid. 4°C/7h. Fig. 80. *Idem*, raccourcissement par la colchicine 0,15%/2h. Fig. 81. *Primula laurentiana* Fern., diacynèse,  $n = 36$ , CMP. Fig. 82. *Ranunculus cymbalaria* Pursh, métaphase,  $2n = 16$ , méristème radicaire. Fig. 83. *Salicornia europaea* L., métaphase,  $2n = 18$ , méristème radicaire. Fig. 84. *Stachys palustris* L. métaphase,  $2n = 102$ , méristème radicaire. Fig. 85. *Triglochin elatum* Nutt., métaphase II,  $n = c. 77$ , CMP. Fig. 86. *Utricularia cornuta* Michx., fin de prophase,  $2n = 18$ , méristème de tige aquatique. Fig. 87. *Idem*, métaphase.



posent d'autre part d'intéressants problèmes cytogéographiques qu'il serait opportun d'étudier.

76) *Ranunculus cymbalaria* Pursh

$2n = 16$  (fig. 82)

Pré-traitement: colchicine 0,3%, 2h.

Québec. Comté de Kamouraska: Rivière-Ouelle, un peu à l'est du vieux quai, lisières de sol humide entre les rochers maritimes. 04/09/83. *Gervais 83-103* (QUE).

Le nombre chromosomique de cette espèce ( $2n = 16$ ) a été déterminé déjà par plusieurs chercheurs surtout dans les régions nordiques et centrales de l'Amérique. Du côté est, un comptage est rapporté par Kapoor (1972) pour la Nouvelle-Écosse (Peggy's Cove), tandis que Scott (1974) mentionne deux déterminations pour Terre-Neuve, sans préciser davantage l'origine de son matériel. Goepfert (1974) également a utilisé, pour son étude des caryotypes des renoncules, des plantes du Jardin botanique de Montréal dont l'origine reste incertaine.

Kapoor & Löve (1970) et Goepfert (1974) présentent des caryogrammes et des mesures des chromosomes de *R. cymbalaria*. Le caryogramme de Goepfert, avec 4 paires de chromosomes sub-télocentriques (dont une nettement plus longue que les 3 autres) et 4 paires de chromosomes méta- ou submetacentriques, se rapprochent davantage de celui que l'on pourrait reconstituer à partir de la figure 82. Il est très possible que les plantes étudiées par Kapoor & Löve et qui provenaient du Wyoming (var. *saximontanus* Fern.), possédaient des chromosomes morphologiquement différents.

77) *Salicornia europaea* L.

$2n = 18$  (fig. 83)

Pré-traitement: froid 4°C, 7 h.

Québec. Comté de Kamouraska: Rivière-Ouelle, un peu à l'est du vieux quai, lisières de sol humide entre les rochers maritimes. 04/09/83. *Gervais 83-109* (QUE).

Cette espèce a fait l'objet de plusieurs comptages chromosomiques et de recherches biosystématiques dans divers pays européens (Ball & Tutin, 1959; Ball & Brown, 1970) mais ne semble pas avoir été étudiée cytologiquement en Amérique, si l'on fait exception du nombre  $2n = 18$  rapporté par Löve & Löve (1982a) pour le taxon voisin, et intérieur, *S. rubra* Nels. [*S. europaea* ssp. *rubra* (Nels.) Breitung] au Manitoba. Nous ne disposons malheureusement ici, pour l'est, que d'un seul comptage,  $2n = 18$ , résultat identique à ceux des cytologistes européens.

Notons qu'il existe des taxons tétraploïdes ( $2n = 36$ ) très voisins de *S. europaea* dont l'aire de distribution géographique est imparfaitement connue (Ball & Tutin, 1959) et qui seraient éventuellement à rechercher jusqu'en Amérique.

D'après les quelques cellules que nous avons observées, les chromosomes sont de taille assez petite, avec des centromères médians ou sub-médians (fig. 83).

78) *Stachys palustris* L.

$2n = 102$  (fig. 84)

Pré-traitement: non retenu, probablement colchicine. Québec. Comté de Québec: Saint-Pascal-de-Maizerets, sable sur les batures du port de Québec. 09/09/72. *J. Cayouette 1746* (QUE).

La situation, au sujet des nombres chromosomiques de cette espèce, paraît, à première vue, quelque peu confuse. Les comptages relevés dans la littérature cytologique, aussi bien pour l'Eurasie que pour l'Amérique, indiquent en effet l'existence de plusieurs nombres chromosomiques dans le complexe *S. palustris*.

D'après un travail récent de Mulligan *et al.* (1983), le groupe *palustris* comprendrait en Amérique un taxon introduit à  $2n = 102$  chromosomes (carte p. 682), qui serait le *S. palustris* d'Europe, et d'autres taxons indigènes, diploïdes ou tétraploïdes ( $2n = 34, 68$ ) que les auteurs ne définissent pas encore. Leur assertion vient s'appuyer en partie sur des comptages, tous à  $2n = 102$ , réalisés sur du matériel d'Écosse, de Terre-Neuve, du Nouveau-Brunswick, du Québec et de l'Ontario. Le nombre  $2n = 102$  avait déjà été établi d'autre part pour l'Europe par différents chercheurs (Lang, 1940; Lövkvist, 1963; Morton, 1973; Wilcock & Jones, 1974).

La difficulté vient des comptages divergents ( $2n = c. 64$ ) de Rohweder (1937) et de Wulff (1938), de Aydin (1978) qui rapporte  $2n = 64$  pour la Turquie, de Majovsky *et al.* (1970) mentionnant  $2n = 64$ , pour la Slovaquie, de Przywara (1982) indiquant  $2n = c. 96$  pour la Pologne... bien que ce dernier nombre soit très près de  $2n = 102$ . Gill (1980) d'autre part rapporte  $n = 32$  pour 15 localités, du Nouveau-Brunswick à l'Alberta, et  $n = 48$  pour Fredericton (N.-B.). Il est possible, comme le pensent Mulligan *et al.* (1983), que ces comptages soient erronés; il se peut aussi qu'il s'appliquent à d'autres taxons (v.g. plante de Turquie, Aydin, 1978).

Le nombre que nous rapportons ici est  $2n = 102$ . Les chromosomes sont de petite taille et il n'est pas possible d'en réaliser un caryogramme.

79) *Triglochin elatum* Nutt.

$n = 75-77$  (fig. 85)

Québec. Comté de Rimouski, Bic, rivage d'un marais saumâtre, sur le Saint-Laurent, 23/06/81. *Gervais et Grandtner 81-50* (QUE).

D'après les travaux de Löve & Löve (1958), Löve & Lieth (1961), sur le complexe *maritimum* L. du genre *Triglochin*, ce groupe serait représenté dans le nord-est de l'Amérique par deux taxons

fortement polyploïdes. Le premier, à  $2n = 96$  et de petite taille (5-20 cm), est décrit sous le nom de *T. gaspense* Lieth & D. Löve, tandis que le second, à  $2n = 144$  et beaucoup plus grand, correspondrait à l'espèce décrite par Nuttall (1818) dans l'État de New York, sous le nom de *T. elatum*.

Les plantes étudiées dans le présent travail sont de bonne taille (40-60 cm) et présentent divers caractères les rattachant au *T. elatum*. Le nombre chromosomique, observé sur des métaphases II, paraît toutefois plus élevé que  $n = 72$  ( $2n = 144$ ) et se situe apparemment entre  $n = 74$  et  $n = 80$ . Sur la figure 85 par exemple, le nombre de chromosomes ne paraît pas inférieur à  $n = 75$ . Si nos observations sont exactes, ceci pourrait s'expliquer par de l'aneuploïdie ou par l'existence d'une race encore plus fortement polyploïde que celle à  $2n = 144$  chromosomes. D'autres recherches seraient nécessaires pour vérifier cette hypothèse.

Outre le résultat que nous rapportons pour les individus du Bic, nous avons pu relever, pour *T. elatum*, trois autres indications précises de localités où des comptages à  $2n = 144$  ont été faits: Berthier-sur-Mer, platières de la rivière Bonaventure (Löve *et al.*, 1958) et rivière Bonaventure près du pont des Rapides Plats (Löve *et al.*, 1980).

#### 80) *Utricularia cornuta* Michx.

$2n = 18$  (fig. 86-87)

Pré-traitement: aucun ou froid.

Québec. Comté de Montmorency: Parc de la Jacques-Cartier, tourbière du lac Barette, mare, 22/07/83, Gervais, Grandtner et Favarger 83-56 (QUE).  
Idem 15/08/85, Gervais et Mercier 85-49 (QUE).

Cette espèce ne semble pas avoir encore été étudiée cytologiquement. La figure 86 montre une cellule et des chromosomes de fin de prophase observés sur un individu conservé quelques jours dans un récipient d'eau puis placé au froid (4°C) plus de 24 heures. La figure 87 présente une cellule et des chromosomes métaphasiques de très petite taille provenant d'une plante fixée sur place. Les détails de la morphologie des chromosomes, dans les deux cas, sont peu visibles. Les observations ont été faites sur des extrémités méristématiques de tiges aquatiques.

### Remerciements

Le deuxième auteur remercie P. Morisset de l'Université Laval (Département de biologie) pour les facilités d'utilisation de son laboratoire de cytologie, M. H. Toivonen de Finlande (Botanical Museum, University of Helsinki) pour la vérification du *Carex mackenziei*, et le Centre d'études nordiques de l'Université Laval pour les frais de séjour et de déplacement au Nouveau-Québec. Sylvie Fiset, de l'Herbier Louis-Marie, a aimablement dactylographié le manuscrit.

### Références

- AHLES, H. E., 1952. *Erigeron provancheri* in New York State. — Bull. Torrey bot. Club, 79: 88-89.
- AYDIN, A., 1978. In Å. LÖVE, IOPB chromosome number reports LXI. — Taxon, 27: 375-392.
- BALL, P. W. & K. G. BROWN, 1970. Biosystematic and ecological study of *Salicornia* in the Dee Estuary. — *Watsonia*, 8: 27-40.
- BALL, P. W. & T. G. TUTIN, 1959. Notes on annual species of *Salicornia*. — *Watsonia*, 4: 193-205.
- BALL, P. W. & D. J. WHITE, 1982. *Carex rotundata* Wahlenb. — 1 Page in G. W. Argus & D. J. White (eds.), Atlas des plantes vasculaires rares de l'Ontario. Musée national des sciences naturelles, Ottawa.
- BASSETT, I. J. & C. W. CROMPTON, 1968. Pollen morphology and chromosome numbers of the family Plantaginaceae in North America. — *Can. J. Bot.*, 46: 349-361.
- BLACKBURN, K. B., 1939. The *Limosella* plants of Glamorgan. Part II. Chromosomes and Species. — *J. Bot.*, 77: 67-71.
- BOIVIN, B., 1962. Études astérologiques. II. — *Naturaliste can.*, 89: 66-74.
- BOIVIN, B., 1967. Énumération des plantes du Canada. VI. Monopsides. (2<sup>e</sup> partie). — *Naturaliste can.*, 94: 471-528.
- BOUCHARD, A., D. BARABÉ, M. DUMAIS & S. HAY, 1983. Les plantes vasculaires rares du Québec. — *Syllogeus*, n° 48, 79 p.
- CAYOUILLE, J. & P. MORISSET (sous presse, a). Chromosome studies on the *Carex salina* complex (Cyperaceae, Section *Cryptocarpae*) in northeastern North America. — *Cytologia*.
- CAYOUILLE, J. & P. MORISSET (sous presse, b). Chromosome studies on *Carex paleacea* Wahl., *C. nigra* (L.) Reichard, and *C. aquatilis* Wahl. in northeastern North America. — *Cytologia*.
- COOPERRIDER, T. S. & G. A. MCCREADY, 1970. Chromosome numbers in *Chelone* (Scrophulariaceae). — *Brittonia*, 22: 175-183.
- CZAPSKA, D., 1961. In M. SKALINSKA, M. PIOTROWICZ, A. SOKOLOWSKA-KULCZYCKA *et al.*, Further additions to chromosome numbers of polish Angiosperms. — *Acta Soc. Bot. Pol.*, 30: 463-489.
- DAVIES, E. W., 1955. The cytogenetics of *Carex flava* and its allies. — *Watsonia*, 3: 129-137.
- DAVIES, E. W., 1956. Cytology, evolution and origin of the aneuploid series in the genus *Carex*. — *Hereditas*, 42: 349-365.
- EARNSHAW, F., 1942. Experimental taxonomy. V. Cytological studies in sea plantains allied to *Plantago maritima* L. — *New Phytol.*, 41: 151-164.
- FAULKNER, J. S., 1972. Chromosome studies on *Carex* section *Acutae* in north-west Europe. — *Bot. J. Linn. Soc.*, 65: 271-301.
- FEDOROV, A. (ed.), 1969. Chromosome numbers of flowering plants. — Leningrad, 926 p.
- FERNALD, M. L. & K. M. WIEGAND, 1912. A north-eastern variety of *Chelone glabra*. — *Rhodora*, 14: 225-226.

- FERNANDES, A. & F. FRANÇA, 1972. Contribution à la connaissance cytotoxonomique des Spermato-phyta du Portugal. VI. Plantaginaceae. — Bolm Soc. broteriana, 46: 465-501.
- GAUTHIER, B., 1980. Les limites phytogéographiques du Saint-Laurent. — Provancheria (Mémoires de l'Herbier Louis-Marie, Univ. Laval, Québec), n° 11, 103 p.
- GERVAIS, C., 1973. Contribution à l'étude cytologique et taxonomique des avoines vivaces. — Mém. Soc. helv. sci. nat., 88: 1-166.
- GERVAIS, C., 1979. Liste annotée de nombres chromosomiques de la flore vasculaire du nord-est de l'Amérique. — Naturaliste can., 106: 451-461.
- GILL, L. S., 1980. A study of the *Stachys palustris* L. complex (*Labiatae*) in northern North America. — Phytologia, 46: 231-245.
- GOEPFERT, D., 1974. Karyotypes and DNA content in species of *Ranunculus* L. and related genera. — Bot. Notiser, 127: 464-489.
- GORENFLOT, R. & J. L. MARCOTTE, 1970. Polyploïdisation naturelle dans le complexe du *Plantago maritima* L. s.l. — C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D, 270: 1911-1914.
- GREGOR, J. W., 1939. Experimental taxonomy. IV. Population differentiation in North American and European sea plantains allied to *Plantago maritima* L. — New Phytol., 38: 293-322.
- HARMS, L. J., 1964. Documented chromosome numbers of plants. — Madroño, 17: 266-268.
- HEILBORN, O., 1918. Zur Embryologie und Zytologie einiger *Carex*-Arten. — Svensk bot. Tidskr., 16: 271-274.
- HEILBORN, O., 1924. Chromosome numbers and dimensions, species-formation and phylogeny in the genus *Carex*. — Hereditas, 5: 129-216.
- HICKS, G. C., 1929. Cytological studies in *Cyperus*, *Eleocharis*, *Dulichium* and *Eriophorum*. — Bot. Gaz., 88: 132-149.
- HULTÉN, E., 1958. The amphi-atlantic plants and their phytogeographical connections. — Almqvist & Wiksell, Stockholm, 340 p.
- HULTÉN, E., 1968. Flora of Alaska and neighboring territories. — Stanford Univ. Press, Stanford, California, 1008 p.
- KAPOOR, B. M., 1972. In Á. LÖVE, IOPB Chromosome number reports XXXV. — Taxon, 21: 161-166.
- KAPOOR, B. M. & C. GERVAIS, 1982. Liste annotée de nombres chromosomiques de la flore vasculaire du Nord-est de l'Amérique. III. — Naturaliste can., 109: 91-101.
- KAPOOR, B. M., & Á. LÖVE, 1970. Chromosomes of Rocky Mountains *Ranunculus*. — Caryologia, 23: 575-594.
- LANG, A., 1940. Untersuchungen über einige Verwandtschafts- und Abstammungsfragen in der Gattung *Stachys* L. auf cytogenetischer Grundlage. — Bibliotheca bot., 118: 1-94.
- LEWIS, W. H., H. L. STRIPLING & R. G. ROSS, 1962. Chromosome numbers for some angiosperms of the southern United States and Mexico. — Rhodora, 64: 147-161.
- LÖVE, Á., 1954. Cytotaxonomical evaluation of corresponding taxa. — Vegetatio, 5-6: 212-224.
- LÖVE, Á. & D. LÖVE, 1956. Cytotaxonomical conspectus of the Icelandic Flora. — Acta Horti gothoburg., 20: 65-291.
- LÖVE, Á. & D. LÖVE, 1958. Biosystematics of *Triglochin maritimum* agg. — Naturaliste can., 85: 156-165.
- LÖVE, Á. & D. LÖVE, 1966. Cytotaxonomy of the alpine vascular plants of Mount Washington. — Univ. Colo. Stud. Ser. Biol., 24: 1-74.
- LÖVE, Á. & D. LÖVE, 1975. Cytotaxonomical atlas of the arctic flora. — Cramer, Vaduz, 598 p.
- LÖVE, Á. & D. LÖVE, 1981. In Á. LÖVE, IOPB Chromosome number reports. LXXIII. — Taxon, 30: 829-861.
- LÖVE, Á. & D. LÖVE, 1982a. In Á. LÖVE, IOPB Chromosome number reports. LXXIV. — Taxon, 31: 119-128.
- LÖVE, Á. & D. LÖVE, 1982b. In Á. LÖVE, IOPB Chromosome number reports. LXXVII. — Taxon, 31: 761-777.
- LÖVE, Á. & J. C. RITCHIE, 1966. Chromosome numbers from central northern Canada. — Can. J. Bot., 44: 429-439.
- LÖVE, Á., D. LÖVE & J.-P. BERNARD, 1980. In Á. LÖVE, IOPB Chromosome number reports. LXIX. — Taxon, 29: 703-730.
- LÖVE, D. & H. LIETH, 1961. *Triglochin gaspense*, a new species of arrow grass. — Can. J. Bot., 39: 1261-1272.
- LÖVE, D., J. KUCYNIK & G. JOHNSTON, 1958. A plant collection from interior Québec. — Naturaliste can., 85: 25-69.
- LÖVKVIST, B., 1963. In H. WEIMARK. Skånes flora. Lund.
- MAJOVSKI, J. et al., 1970. Index of chromosome numbers of Slovakian flora (part 2). — Acta Fac. Rerum nat. Univ. Comen., Bot., 18: 45-60.
- MARIE-VICTORIN, F. & J. ROUSSEAU, 1940. Nouvelles entités de la flore phanérogamique du Canada oriental. — Contr. Inst. bot. Univ. Montréal, n° 36, 74 p.
- MOORE, D.M. & A.O. CHATER, 1971. Studies of bipolar disjunct species. I. *Carex*. — Bot. Notiser, 124: 317-334.
- MOORE, R. J. & J. A. CALDER, 1964. Some chromosome numbers of *Carex* species of Canada and Alaska. — Can. J. Bot., 42: 1387-1391.
- MORTON, J. K., 1973. A cytological study of the British *Labiatae* (excluding *Mentha*). — Watsonia, 9: 239-246.
- MORTON, J. K., 1981. Chromosome numbers in Compositae from Canada and the U.S.A. — Bot. J. Linn. Soc., 82: 357-368.
- MULLIGAN, G. A., 1967. In Á. LÖVE, IOPB Chromosome number reports XIV. — Taxon, 16: 552-571.
- MULLIGAN, G. A., D. B. MUNRO & J. McNEILL, 1983. The status of *Stachys palustris* (*Labiatae*) in North America. — Can. J. Bot., 61: 679-682.

- NUTTALL, T., 1818. The genera of North American plants, and a catalogue of the species to the year 1817. Volume I. — Philadelphia.
- POJAR, J., 1973. Levels of polyploidy in four vegetation types of south-western British Columbia. — *Can. J. Bot.*, 51: 621-628.
- PORSILD, A. E. & W. J. CODY, 1980. Vascular plants of continental Northwest Territories, Canada. — *Natn. Mus. Canada*, 667 p.
- PRZYWARA, L., 1982. In E. POGAN, H. WCISLO, R. IZMAILOW, L. PRZYWARA *et al.*. Further studies in chromosome numbers of Polish Angiosperms. Part XVI. — *Acta Biol. cracov. Ser. Bot.*, 24: 159-189.
- RAYMOND, M., 1957. Le *Carex rotundata* Wahlenb. en Amérique du Nord. — *Naturaliste can.*, 84: 175-178.
- RODRIGUES, J. E. de M., 1954. Notas sobre a cytologia de *Cistus palhinhai* Ingram, *C. crispus* L., *Plantago maritima* L. e *Campanula vidalii* Watson. — *Bolm Soc. broteriana*, 28: 117-129.
- ROHWEDER, H., 1937. Versuch zur Erfassung der mengenmässigen. Bedeckung des Darss und Zingst mit polyploiden Pflanzen. Ein Beitrag zur Bedeutung der Polyploidie bei der Eroberung neuer Lebensräume. — *Planta*, 27: 501-549.
- SCHMID, B., 1982. Karyology and hybridization in the *Carex flava* complex in Switzerland. — *Feddes Report.*, 93: 23-59.
- SCHUYLER, A. E., 1977. Chromosome observations on some eastern North American *Eleocharis* (Cyperaceae). — *Brittonia*, 29: 129-133.
- SCOGGAN, H. J., 1978. The flora of Canada, Part 2, *Pteridophyta, Gymnospermae, Monocotyledoneae*. — *Publ. Bot. natn. Mus. nat. Sci. Canada*, no. 7, p. 93-545.
- SCOTT, P. J., 1974. In Å. LÖVE, IOPB Chromosome number reports XLIII. — *Taxon*, 23: 193-196.
- SNOW, R., 1963. Alcoholic hydrochloric acid-carmines as a stain for chromosome in squash preparations. — *Stain Tech.*, 38: 9-13.
- STRANDHEDE, S. O., 1965. Chromosome studies in *Eleocharis*, subser. *Palustres* III. Observations on western European taxa. — *Op. Bot.*, 9: 1-86.
- TANAKA, N., 1942a. Chromosome studies in Cyperaceae. XXV. Chromosome numbers of *Eucarex* species (5). — *Med. Biol.*, 2: 421-424.
- TANAKA, N., 1942b. Chromosome studies in Cyperaceae. XXIII. Chromosome numbers of *Eucarex* (3). — *Med. Biol.*, 2: 297-300.
- TANAKA, N., 1948. The problem of aneuploidy. (Chromosome studies in Cyperaceae, with special reference to the problem of aneuploidy). — *Biol. Contrib. Japan*, no. 4: 1-327.
- TANAKA, N., 1949. Chromosome studies in the genus *Carex*, with special reference to aneuploidy and polyploidy. — *Cytologia*, 15: 15-29.
- TAYLOR, R. L. & G. A. MULLIGAN, 1968. Flora of the Queen Charlotte Islands, part 2. Cytological aspects of the vascular plants. — *Monograph Res. Brch. Can. Dept. Agric.* no. 4, 148 p.
- TOIVONEN, H., 1980. *Carex canescens* X *mackenziei*. A comparative study of two *Carex* species and their spontaneous hybrid. — *Ann. bot. fenn.*, 17: 91-123.
- VACHELL, E., 1939. The *Limosella* plants of Glamorgan. Part I. The history of their discovery. — *J. Bot.*, 77: 64-67.
- VOGELMANN, H. W., 1960. Chromosome numbers in some American farinose primulas with comments on their taxonomy. — *Rhodora*, 62: 31-41.
- WAHL, H. A., 1940. Chromosome numbers and meiosis in the genus *Carex*. — *Am. J. Bot.*, 27: 458-470.
- WILCOCK, C. C. & B. M. JONES, 1974. The identification and origin of *Stachys x ambigua* Sm. — *Watsonia*, 10: 139-147.
- WULFF, H., 1938. Chromosomenstudien an der schleswig-holsteinischen Angiospermen — *Flora*. II. — *Ber dt. bot. Ges.*, 55: 262-269.
- YURTSEV, B. A. & P. G. ZHUKOVA, 1978. The cytological survey of the monocots of the easternmost Chukchi Peninsula [en russe]. — *Bot. Zh. SSSR*, 63: 1132-1144.
- ZHUKOVA, P. G. & V. V. PETROVSKY, 1975. Chromosome numbers of some western Chukotka plant species [en russe]. — *Bot. Zh. SSSR*, 60: 395-401.
- ZHUKOVA, P. G. & V. V. PETROVSKY, 1976. Chromosome numbers of some western Chukotka plant species. II [en russe]. — *Bot. Zh. SSSR*, 61: 963-969.
- ZHUKOVA, P. G. & A. D. TIKHONOVA, 1973. Chromosome numbers of certain plant species indigenous to the Chukotskiy Province. II [en russe]. — *Bot. Zh. SSSR*, 58: 395-402.





## SYNÉCOLOGIE DES PLANTES VASCULAIRES RARES DES MILIEUX FORESTIERS DE L'OUTAOUAIS CENTRAL (QUÉBEC)

D. GAGNON

*Université du Québec à Montréal  
Département des sciences biologiques  
C.P. 8888, Succ. «A», Montréal (Québec) H3C 3P8*

### Résumé

La répartition écologique de 38 plantes vasculaires rares est décrite pour trois unités physiographiques d'un secteur de l'Outaouais (Québec), à partir de 137 quadrats répartis dans 18 communautés végétales forestières. Les communautés renfermant le plus grand nombre de ces espèces sont les chênaies des contreforts du Bouclier précambrien, l'unité physiographique la plus riche. Les habitats forestiers à microclimat chaud et sec, ou à sols riches et mésiques semblent renfermer le plus de plantes rares. Le statut d'espèce rare est remis en question pour certains taxons particulièrement abondants.

### Abstract

The ecological distribution of 38 rare vascular plants is described for three physiographic units of a central sector of the Ottawa Valley (Québec), from 137 plots distributed in 18 forest communities. The greatest numbers of rare species are found in the oak communities of the edge of the Precambrian Shield, the richest physiographic unit. Forest habitats with hot and dry microclimates, or with rich and mesic soils seem to have the most rare plants. The rare species status is questioned for some particularly abundant taxa.

### Introduction

La parution récente de la liste des plantes vasculaires rares du Québec (Bouchard *et al.*, 1983) est une étape très importante pour la conservation de ces espèces. Cependant, le manque de connaissances au sujet de leurs exigences écologiques demeure toujours une lacune considérable. On ignore les caractéristiques de la dynamique des populations de la plupart de ces plantes. De plus, les habitats qu'elles occupent sont souvent mal connus. Pour pallier à une de ces lacunes, il serait intéressant de connaître les types de communautés végétales où l'on peut trouver des espèces rares. Puisque l'on ne peut songer à la conservation des plantes rares sans conserver leur habitat, ce type d'information peut être très utile. En effet, on peut alors établir quelles communautés végétales contiennent le plus de taxons rares, quelles communautés sont les plus menacées, et quels secteurs devraient être transformés en réserves écologiques.

Les objectifs de cette étude sont de répertorier les plantes vasculaires rares trouvées dans les communautés végétales forestières d'un secteur central de la vallée de l'Outaouais, d'identifier et caractériser brièvement les communautés vé-

gétales où se trouvent ces espèces et finalement d'évaluer, à partir des données recueillies, si le statut d'espèce rare semble justifié.

### Méthodologie

Le secteur étudié est situé entre Quyon et Templeton, dans la région de Hull, dans la partie centrale de la vallée de l'Outaouais (fig. 1). Ce secteur se subdivise de façon naturelle en trois unités physiographiques distinctes: (1) les contreforts du Bouclier précambrien, (2) la plaine de débordement de la rivière Outaouais, et (3) la plaine non inondée, située entre les deux unités précédentes (fig. 1).

À l'intérieur de chacune de ces trois unités, la végétation forestière, non perturbée ou sans perturbations récentes, fut échantillonnée dans 137 quadrats de 20 m x 50 m (0,1 ha) selon la méthode utilisée par Gagnon & Bouchard (1981). Une partie de ces données seulement sont présentées ici pour décrire brièvement les communautés (tableaux I et II) et pour établir la constance de la présence des espèces rares (tableau III). Les communautés végétales des contreforts du Bouclier précambrien ont été analysées en détail par

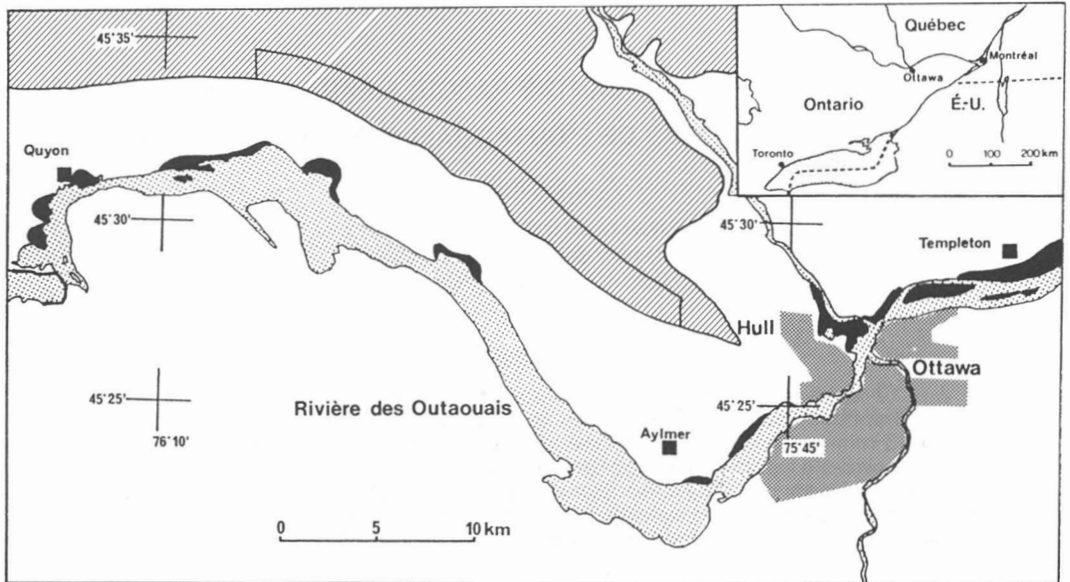


Figure 1. Carte de localisation du secteur étudié. L'unité physiographique des contreforts du Bouclier précambrien est représentée par le trait hachuré (l'escarpement d'Eardley est encadré), celle de la plaine de débordement par le noir, et celle de la plaine non inondée par la plage blanche entre les deux unités précédentes.

Gagnon & Bouchard (1981). Des types de communautés ont aussi été définis pour la plaine de débordement (Gagnon, 1980; Gagnon & Bergeron, données non publiées) ainsi que pour la plaine non inondée (Gagnon & Saint-Jacques, données non publiées). Le tableau I présente le pourcentage d'importance<sup>1</sup> des principales espèces arborescentes. Les caractéristiques écologiques des communautés ont été obtenues par l'analyse de variables écologiques mesurées quantitativement sur le terrain et en laboratoire. Un résumé qualitatif de ces données est présenté au tableau II. Précisons que dans le texte, un microclimat frais signifie généralement une pente forte orientée vers le nord, et un microclimat chaud, une pente forte orientée vers le sud ou le sud-ouest. Des données météorologiques, provenant de quatre stations, permettent aussi d'interpréter les microclimats du secteur des contreforts du Bouclier précambrien (Gagnon & Bouchard, 1981).

Le tableau III présente la constance des espèces rares dans chacune des communautés, la constance totale des espèces dans tous les quadrats échantillonnés, le nombre de communautés où se retrouve chaque espèce et le nombre d'espèces rares trouvées dans chaque communauté. La constance est définie comme étant le pourcentage de quadrats où une espèce est présente.

<sup>1</sup> Pourcentage d'importance = (surface terrière relative + densité relative)/2.

Cependant, il faut tenir compte, dans l'interprétation du tableau III, que la constance des espèces à l'intérieur de quelques communautés est peu représentative, à cause du faible nombre de stations. Toutefois, le nombre de stations offre aussi une certaine indication de la rareté du type de communauté dans le secteur. Les noms des plantes vasculaires rares sont conformes à Bouchard *et al.* (1983).

Les spécimens sont déposés à l'Herbier du Musée national (CAN) ou à l'Herbier Marie-Victorin de l'Université de Montréal (MT), sauf quelques *Carex* déposés uniquement à l'Herbier de l'Université du Michigan (MICH).

## Résultats et discussion

### RÉPARTITION DES ESPÈCES RARES SELON LE TYPE DE COMMUNAUTÉ VÉGÉTALE

L'unité physiographique des contreforts du Bouclier précambrien est la plus riche en plantes rares. Elle renferme, de façon exclusive, 58% des espèces répertoriées. Entre autres, *Juniperus virginiana*, *Rhus aromatica*, *Cardamine parviflora*, *Carex platyphylla* et *Helianthus divaricatus* y sont restreintes (tableau III). Les deux types de chênaies au microclimat le plus chaud, les chênaies à *Quercus rubra* et *Q. alba*, ainsi que les chênaies à *Q. rubra* et *Juniperus virginiana* (tableaux I et II), renferment le plus de taxons rares pour cette

TABLEAU I

Pourcentage d'importance des principales espèces arborescentes des communautés végétales de l'Outaouais

Espèces	Communautés*																					
	Contreforts du Bouclier											Plaine non inondée						Plaine de débordement				
	Pru <sup>1</sup>	PPs <sup>2</sup>	PPr	PPb	CQr	CQa	CJv	ECc <sup>3</sup>	CAs	EFT <sup>4</sup>	EFB	ECc <sup>3</sup>	EFg <sup>4</sup>	EAr	Pru <sup>1</sup>	PAr	PQr <sup>2</sup>	CQm	FTi	FCe	EAI <sub>1</sub>	EAI <sub>2</sub>
<i>Tsuga canadensis</i> †	76	4	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	16	5	63	1	.	.	.	.	.	.
<i>Pinus strobus</i>	10	56	5	13	5	5	.	9	.	.	.	11	2	.	21	44	75	.	.	.	.	.
<i>Pinus resinosa</i>	.	16	75	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	.	.	.	.	.
<i>Pinus banksiana</i>	.	.	.	79	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Quercus rubra</i>	+	12	.	+	88	56	56	10	54	3	.	3	1	.	.	+	15	.	5	.	.	.
<i>Quercus alba</i>	.	.	.	.	1	27	11	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Juniperus virginiana</i>	.	.	.	.	.	+	20	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ostrya virginiana</i>	.	.	.	.	+	4	2	19	11	2	2	8	1	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Acer saccharum</i>	.	1	.	.	.	1	1	28	26	51	57	38	35	27	.	3	.	.	.	.	.	.
<i>Fagus grandifolia</i>	.	+	.	.	.	.	.	+	2	27	22	1	19	11	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Tilia americana</i>	.	.	.	.	.	.	1	11	2	6	9	15	7	.	.	+	.	8	30	25	1	.
<i>Acer rubrum</i>	2	2	8	.	5	+	.	.	+	2	.	.	10	44	8	34	1	1	.	.	.	.
<i>Quercus macrocarpa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	+	.	.	+	50	10	5	3	1
<i>Juglans cinerea</i>	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	3	1	.	.	.	.	.	17	17	.	.
<i>Celtis occidentalis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	17	.	.
<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	9	.	.	.	7	8	4	3	19
<i>Acer saccharinum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	19	3	20	86	77

\* Pru, prucheraies; PPs, pinèdes à *Pinus strobus* et *P. resinosa*; PPr, pinèdes à *P. resinosa*; PPb, pinèdes à *P. banksiana*; CQr, chênaies à *Quercus rubra*; CQa, chênaies à *Q. rubra* et *Q. alba*; CJv, chênaies à *Q. rubra* et *Juniperus virginiana*; ECc, érablières à *Carya cordiformis*; CAs, chênaies à *Acer saccharum*; EFT, érablières à *Fagus grandifolia* et *Tilia americana*; EFB, érablières à *F. grandifolia* et *Betula alleghaniensis*; EFg, érablières à *F. grandifolia*; EAr, érablières à *Acer rubrum*; PAr, pinèdes à *Acer rubrum*; PQr, pinèdes à *Quercus rubra*; CQm, chênaies à *Q. macrocarpa*; FTi, forêts de *Tilia americana* et *Juglans cinerea*; FCe, forêts de *T. americana* et *Celtis occidentalis*; EAI<sub>1</sub>, érablières à *Acer saccharinum* (type intérieur); EAI<sub>2</sub>, érablières à *A. saccharinum* (type riverain).

† Seulement les arbres qui sont les deux premiers dominants d'au moins une communauté sont inscrits au tableau.

1, 2, 3 et 4 indiquent les communautés végétales équivalentes.

unité physiographique, de même que pour tout le secteur étudié (tableau III). Plusieurs espèces qui ne se retrouvent que dans cette unité physiographique sont aussi restreintes à l'Outaouais, au Québec. On note dans ce groupe: *Rhus aromatica*, *Helianthus divaricatus*, *Polygala polygama* et *Polygonum douglasii* (Rousseau, 1974; Bouchard *et al.*, 1983).

L'unité physiographique de la plaine non inondée est la plus pauvre en plantes rares, avec seulement 5% des espèces inventoriées s'y retrouvant exclusivement, c'est-à-dire *Acer nigrum* et *Orchis spectabilis* dans les érablières à *Carya cordiformis* (tableau III). Ces taxons se retrouvent

dans cette communauté seulement dans les sites à sols très riches en calcium (affleurements de roche calcaire en majorité). Les érablières à *Carya cordiformis* des contreforts du Bouclier ont des sols dérivés de tills souvent pauvres en calcium.

Les plaines de débordement sont intermédiaires en termes de richesse. En effet, 18% des plantes rares inventoriées y croissent exclusivement. Parmi ces espèces on retrouve, entre autres, *Celtis occidentalis*, *Carex alopecoidea*, *C. typhina*, *Claytonia virginica* et *Ranunculus flabellaris* (tableau III). Les chênaies à *Quercus macrocarpa* renferment la seule station de *Claytonia virginica* trouvée dans le secteur étudié (Gagnon,

TABLEAU II

Résumé des caractéristiques écologiques des communautés végétales de l'Outaouais

Communautés*	Caractéristiques (sources)
<i>Contreforts du Bouclier précambrien</i>	
Pru	Pentes très fortes d'orientation nord, sols très pauvres, écoulement latéral, mésique (1)
PPs	Pentes moyennes surtout d'orientation ouest ou est, sols pauvres, xérique (1)
PPr	Pentes faibles, haute élévation, sols pauvres et profonds, xérique (1)
PPb	Pentes faibles, haute élévation, sols pauvres, affleurements rocheux, xérique (1)
CQr	Pentes fortes d'orientation sud à sud-ouest, haute élévation, sols très pauvres, xérique (1)
CQa	Pentes fortes d'orientation sud à sud-ouest, élévation moyenne, sols pauvres, xérique (1)
CJv	Pentes très fortes d'orientation sud à sud-ouest, faible élévation, sols souvent riches en Ca, affleurements rocheux, xérique (1)
ECc	Bas de pentes d'orientation sud à sud-ouest, faible élévation, sols riches, écoulement latéral, mésique (1)
CAs	Pentes d'orientation sud à sud-ouest, élévation moyenne, sols pauvres, xérique-mésique (1)
EFT	Pentes faibles, élévation forte à moyenne, sols pauvres à riches, mésique (1)
EFB	Pentes fortes d'orientation nord, sols pauvres à riches, mésique (1)
<i>Plaine non inondée</i>	
ECc	Pente nulle, sols souvent très riches en Ca, xérique-mésique ou mésique (2)
EFg	Pente nulle, sols pauvres à riches, mésique (2)
EAr	Pente nulle, sols très pauvres à pauvres, mésique-hydrique (2)
Pru	Pente nulle, sols très pauvres, mésique-hydrique (2)
PAr	Pente nulle, sols très pauvres, sableux, xérique-mésique (2)
PQr	Pente nulle, sols très pauvres, sableux, xérique (2)
<i>Plaine de débordement</i>	
CQm	Pente nulle, sols riches, argileux, inondation peu fréquente ou rare (3,4)
FTi	Pente nulle, sols riches, sablo-limoneux, inondation fréquente de très courte durée (4)
FCe	Pente nulle, sols riches, sablo-limoneux, inondation régulière de courte durée (4)
EAI <sub>1</sub>	Pente nulle, sols riches, inondation régulière de longue durée (4)
EAI <sub>2</sub>	Pente nulle, sols riches, argileux, inondation régulière de très longue durée (4)

\* Voir le TABLEAU I pour les abréviations des communautés.

- Sources: 1. Gagnon & Bouchard (1981).  
 2. Gagnon & Saint-Jacques, données non publiées.  
 3. Gagnon (1980).  
 4. Gagnon & Bergeron, données non publiées.

1980). Ces communautés sont très semblables à celles qu'a décrites Dansereau (1959) pour le Richelieu, où l'on croyait restreint le *C. virginica* (Rousseau, 1974). Les forêts de *Tilia americana* et *Juglans cinerea*, avec sous-bois de *Matteuccia struthiopteris*, renferment cependant le plus de taxons rares dans cette unité physiographique (tableau III).

Certaines communautés végétales sont très pauvres en espèces rares. Les prucheraies n'en contiennent aucune, et ce dans les deux unités physiographiques où elles se trouvent (tableau III). D'autres communautés très pauvres sont les pinèdes à *Pinus resinosa*, les pinèdes à *P. banksiana*, les érablières à *Fagus grandifolia* et *Betula alleghaniensis*, les érablières à *F. grandifolia* et les érablières à *Acer rubrum* (tableaux I et III). Ces communautés ont en commun des microclimats frais ou des sols pauvres (tableau II). Les érablières à *Acer saccharinum* de type riverain ont aussi très peu de plantes rares, probablement à cause du fort stress imposé par la longue inondation printanière (tableaux II et III). Les érablières à *A. saccharinum* trouvées plus loin à l'intérieur des terres, et inondées moins longuement, sont beaucoup plus riches (tableaux II et III).

Les communautés végétales les plus riches en espèces rares sont sans aucun doute les chênaies des contreforts du Bouclier précambrien, particulièrement les deux types à affinités méridionales (Gagnon & Bouchard, 1981). Viennent ensuite les érablières à *Carya cordiformis*, à l'intérieur de deux unités physiographiques différentes, ainsi que les forêts de *Tilia americana* et *Juglans cinerea* des plaines de débordement. Les chênaies à *Quercus macrocarpa* sont relativement riches en espèces rares, quoique le faible nombre de stations en rend l'interprétation plus difficile (tableau III). Parmi ces communautés, celles des contreforts du Bouclier ont en commun un microclimat chaud, et sec dans le cas des chênaies (tableau II; Gagnon & Bouchard, 1981). Les autres communautés possèdent tous des sols relativement riches en éléments minéraux (tableau II). Les forêts de *Tilia americana* et *Juglans cinerea*, de même que les chênaies à *Quercus macrocarpa* sont les moins longuement inondées des communautés de la plaine de débordement (tableau II).

Il semble donc que les communautés forestières les plus riches en plantes rares occupent des habitats à microclimat chaud et sec, ou des habitats plus mésiques mais à sols riches en éléments minéraux (particulièrement le calcium). Les milieux forestiers à microclimat froid, à sols pauvres, ou bien à longue durée d'inondation renferment très peu ou pas de taxons rares dans le secteur étudié.

Des espèces vasculaires rares se retrouvent aussi dans d'autres habitats, non échantillonnés dans le cadre de cette étude, tels les milieux non forestiers comme les falaises, les rivages, les marais et les tourbières, ou bien dans certains milieux forestiers occupant de très faibles superficies (cédrières). On trouvera par exemple, sur les contreforts du Bouclier, des fougères rares telles que *Pellaea atropurpurea*, *Camptosora rhizophyllus* et *Woodsia obtusa* croissant sur des falaises ou des gros rochers de marbre (Brunton & Lafontaine, 1974). *Corydalis aurea* se retrouve dans ce type de milieu riche en calcium. La zone des rivages abrite des espèces rares, telles que *Hypericum kalmianum* et *Sorghastrum nutans* (Gillett & White, 1978). On retrouvera aussi le *Woodwardia virginica* dans les tourbières et le *Cypripedium reginae* dans les cédrières.

#### LE STATUT D'ESPÈCE RARE

Le statut d'espèce rare est fondé en général sur le nombre de spécimens d'herbier provenant de stations différentes (Bouchard *et al.*, 1983; Gillett & White, 1978). Il peut en résulter un certain biais, selon les facteurs qui ont pu influencer les herborisations. Les caractéristiques des plantes (grosesse de la plante, de la fleur) et de leur habitat (falaises, marais) peuvent influencer fortement l'abondance des récoltes. Par contre, les travaux d'échantillonnage de la végétation permettent souvent la découverte d'espèces rares (Gagnon, 1980; Bouchard *et al.*, 1977; Bergeron *et al.*, 1978, 1981). Les méthodes employées exigent habituellement une certaine objectivité dans la sélection des sites d'échantillonnage. On peut aussi facilement savoir quels types de milieux ont été exclus; c'est un paramètre souvent inconnu, quand on consulte les herbiers. L'effort d'herborisation peut varier énormément d'un secteur à l'autre (v.g. sud et nord du Québec, Bergeron *et al.*, 1978; Richelieu et Outaouais, Gagnon, 1980). C'est pour cette raison que plusieurs espèces sont considérées par Gillett & White (1978) comme étant plus rares du côté québécois de la région d'Ottawa-Hull (v.g. *Quercus macrocarpa*, *Ulmus rubra*, *Xanthoxylum americanum*). L'échantillonnage de la végétation requiert aussi que l'on note et identifie toutes les plantes présentes à l'intérieur d'une surface délimitée. Une étude de l'abondance des espèces rares, effectuée dans le cadre d'une étude générale de la végétation d'un secteur, devrait donc permettre d'obtenir des données plus précises sur leur rareté réelle.

La plupart des espèces du tableau III ont des répartitions typiques de plantes rares. Elles ne se retrouvent que dans une ou quelques stations, et ce dans une ou quelques communautés (ex.



TABLEAU III (suite)

Constance des espèces rares dans les communautés végétales de l'Outaouais

Communautés* (stations)	Constance (%)																					Constance totale (137)	Total des commu- nautés max: 18	
	Contreforts du Bouclier											Plaine non inondée					Plaine de débordement							
	Pru <sup>1</sup> (2)	PPs <sup>2</sup> (7)	PPr (2)	PPb (4)	CQr (6)	CQa (11)	CJv (4)	ECc <sup>3</sup> (11)	CAs (3)	EFT <sup>4</sup> (8)	EFB (2)	ECc <sup>3</sup> (12)	EFg <sup>4</sup> (9)	EAr (5)	Pru <sup>1</sup> (2)	PAr (12)	PQr <sup>2</sup> (6)	CQm (2)	FTi (11)	FCe (4)	EAI <sub>1</sub> (11)			EAI <sub>2</sub> (3)
<i>Carex grayii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	8	.	.	.	.	.	50	55	.	45	.	9,5	4
<i>Carex grisea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	8	.	.	.	.	.	.	27	.	18	.	4,4	3
<i>Carex hirtifolia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	8	.	.	.	.	.	.	9	.	.	.	1,5	2
<i>Carex typhina</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	50	18	25	27	.	5,1	4
<i>Claytonia virginica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	50	.	.	.	.	0,7	1
<i>Celtis occidentalis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	18	100	18	.	5,8	3
<i>Carex alopecoidea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	9	50	.	.	2,2	2
<i>Dryopteris cristata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	9	.	.	.	0,7	1
<i>Muhlenbergia sylvatica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	9	.	.	.	0,7	1
<i>Ranunculus flabellaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	33	0,7	1
nombre d'espèces par communauté	0	5	1	1	8	18	13	7	2	3	0	8	1	1	0	2	1	4	8	3	4	1		

\* Voir le TABLEAU I pour les abréviations des communautés.

1, 2, 3 et 4 indiquent les communautés végétales équivalentes.



*Asplenium platyneuron*, *Carex muhlenbergii*, *Claytonia virginica*, *Muhlenbergia sylvatica*, *Penstemon hirsutus*, *Triosteum perfoliatum*, etc.). Par contre, d'autres taxons semblent relativement communs (tableau III). *Quercus alba*, *Lonicera dioica* et *Panicum latifolium* semblent être abondants dans les chênaies (voir tableau I pour *Q. alba*). *Lonicera dioica* se retrouve dans sept types de communautés végétales sur dix-huit, et ce à l'intérieur de deux unités physiographiques (tableau III). *Q. alba* et *P. latifolium* se retrouvent le long des contreforts du Bouclier, dans les habitats propices, de Waltham Station jusqu'à Pointeau-Chêne. On trouvera aussi dans la région de Hull quelques individus de *Q. alba* sur des sites rocheux le long de la rivière. *Viburnum rafinesquianum* est relativement abondant dans les chênaies et se retrouve aussi, moins abondamment, dans d'autres communautés à l'intérieur des trois unités physiographiques du secteur (tableau III). La répartition de *V. rafinesquianum* est cependant relativement restreinte au Québec (Rousseau, 1974). Dans la région du lac des Deux Montagnes, *V. rafinesquianum* ne se retrouve que dans 3% des stations échantillonnées par Vincent *et al.* (1983), comparativement à 12% pour le secteur de l'Outaouais étudié ici (tableau III). Le cas contraire se présente avec *Hamamelis virginiana*; celui-ci est rare dans l'Outaouais près de Hull (2% des stations, tableau III), mais l'est beaucoup moins dans le secteur du lac des Deux Montagnes (8% des stations, Vincent *et al.*, 1983). *Carex grayii* est abondant dans beaucoup de communautés de la plaine de débordement (tableau III) et présente une distribution assez importante le long des cours d'eau majeurs au sud du Québec (Rousseau, 1974). *Polygonum douglasii*, qui possède la même constance totale que *C. grayii* (tableau III), est véritablement rare, n'occupant au Québec qu'une petite partie du secteur étudié (Rousseau, 1974; Bouchard *et al.*, 1983).

Il se pourrait que les espèces présentes dans plus de 10% des stations échantillonnées ne méritent pas le statut de plante rare (tableau III), particulièrement si celles-ci se retrouvent également à l'extérieur du secteur étudié. *Carex grayii* pourrait, à la limite, perdre son statut d'espèce rare, mais sûrement pas *Polygonum douglasii*.

#### PROTECTION DES HABITATS

S'il est important d'identifier les habitats riches en espèces rares, il est également important de faire un bilan de l'état de leur conservation. L'unité physiographique des contreforts du Bouclier précambrien, particulièrement riche en espèces rares (tableau III; Brunton & Lafontaine, 1974), se trouve adéquatement protégée dans le secteur de l'es-

carpement d'Eardley du parc de la Gatineau. Dans les deux autres unités physiographiques, quelques parcelles boisées appartiennent à la Commission de la capitale nationale et ont ainsi échappé au déboisement. Les communautés matures occupant des sols à fort potentiel agricole sont très rares. En effet, seulement deux stations de chênaies à *Q. macrocarpa* ont pu être trouvées, bien que les dépôts argileux où se retrouve cette communauté soient très abondants dans la vallée de l'Outaouais.

Il apparaît urgent de protéger les quelques habitats de la plaine de débordement qui demeurent encore intacts ou peu perturbés. En effet, cette unité physiographique possède une très faible superficie, et selon Rowntree (1979), plus de 80% des zones humides du sud de l'Ontario (incluant des forêts de plaines de débordement) auraient été perdues aux développements domiciliaires, industriels et agricoles.

#### Conclusion

Ce travail a permis de fournir des renseignements précis sur la présence et la distribution de 38 plantes vasculaires rares à l'intérieur de 18 types de communautés forestières du secteur central de l'Outaouais au Québec. Ceci permettra de mieux cerner les caractéristiques de leurs habitats afin d'en favoriser la conservation.

Les communautés les plus riches en espèces rares ont aussi été identifiées. Il semble que dans le secteur étudié, les habitats forestiers à microclimat chaud et sec, ainsi que ceux à sols riches et mésiques sont particulièrement riches en plantes rares. Par contre, les habitats forestiers à microclimat froid, à sols pauvres, ou inondés de façon prolongée sont les plus pauvres. Les sites non forestiers n'ont pas été inventoriés dans le cadre de cette étude.

L'abondance de certains taxons, tels que *Quercus alba*, *Lonicera dioica*, *Viburnum rafinesquianum*, *Panicum latifolium*, et peut-être *Carex grayii*, ne semble pas justifier le statut d'espèce rare qu'ils possèdent.

Finalement, la priorité pour la conservation des habitats forestiers de plantes rares dans le secteur central de l'Outaouais devrait être la plaine de débordement, le parc de la Gatineau renfermant déjà une importante partie des contreforts du Bouclier précambrien.

#### Remerciements

Je tiens à remercier la Commission de la capitale nationale, l'Université du Québec à Montréal (PAFACC) et la Direction des réserves écologiques et des sites

naturels (ministère de l'Environnement du Québec) pour leur support financier lors d'études de la végétation dans l'Outaouais. Les Drs A.A. Reznicek (Université du Michigan) et J. M. Gillett (Musées nationaux du Canada) ont aimablement vérifié l'identification de certains spécimens. Les commentaires de deux examinateurs anonymes ont permis d'améliorer le manuscrit.

### Références

- BERGERON, Y., A. BOUCHARD & G. N. MASSICOTTE, 1978. Additions à la flore de l'Abitibi, Québec. — *Naturaliste can.*, 105: 479-484.
- BERGERON, Y., A. BOUCHARD, S. CLAYDEN & G. N. MASSICOTTE, 1981. Additions à la flore de l'Abitibi, Québec, II. — *Naturaliste can.*, 108: 56-70.
- BOUCHARD, A., D. BARABÉ & S. HAY, 1977. An isolated colony of *Oreopteris limbosperma* (All.) Holub. in Gros Morne national Park, Newfoundland, Canada. — *Naturaliste can.*, 104: 239-244.
- BOUCHARD, A., D. BARABÉ, M. DUMAIS & S. HAY, 1983. Les plantes vasculaires rares du Québec. — *Syllogeus* n° 48, 79 p.
- BRUNTON, D. F. & J. D. LAFONTAINE, 1974. An unusual escarpment flora in western Québec. — *Can. Fid Nat.*, 88: 337-344.
- DANSEREAU, P., 1959. *Phytogeographia laurentiana*. II. The principal plant associations of the St. Lawrence Valley. — *Contr. Inst. bot. Univ. Montréal*, n° 75, 147 p.
- GAGNON, D., 1980. Addition de *Claytonia virginica* L. à la flore de l'Outaouais au Québec. — *Naturaliste can.*, 107: 301-302.
- GAGNON, D. & A. BOUCHARD, 1981. La végétation de l'escarpement d'Eardley, parc de la Gatineau, Québec. — *Can. J. Bot.*, 59: 2667-2691.
- GILLETT, J. M. & D. J. WHITE, 1978. Liste des plantes vasculaires de la région d'Ottawa-Hull, Canada. — *Mus. natn. Sc. nat. Canada*, 155 p.
- ROUSSEAU, C., 1974. Géographie floristique du Québec/Labrador: distribution des principales espèces vasculaires. — Presses de l'Université Laval, Québec, 798 p.
- ROWNTREE, L. M., 1979. Lowdown on wetlands. — *Ont. Fish Wildl. Rev.*, 18: 11-18.
- VINCENT, G., Y. BERGERON & A. MEILLEUR, 1983. La végétation du lac des Deux-Montagnes. — Centre de recherches écologiques de Montréal, Université de Montréal, Montréal, 89 p.



## BIOSYSTÉMATIQUE DE LA TRIBU LEPTOTHORACINI (FORMICIDAE, HYMENOPTERA)

### 1. LE GENRE *FORMICOXENUS* DANS LA RÉGION HOLARCTIQUE

A. FRANCOEUR et R. LOISELLE

Université du Québec à Chicoutimi  
Chicoutimi (Québec) Canada G7H 2B1

A. BUSCHINGER

Fachbereich Biologie, Institut für Zoologie  
der Technischen Hochschule, Schnittspahnstrasse 3  
D 6100 Darmstadt, Bundesrepublik Deutschland

#### Résumé

Des éléments morphologiques et biologiques, anciens et nouveaux, permettent de reconsidérer la nature et la composition du genre *Formicoxenus* Mayr. Un mode de vie xénobiotique, une production régulière d'intermorphes et une évolution régressive des mâles le rendent unique dans la famille. Il se compose maintenant de sept espèces: deux de l'Eurasie, *nitidulus* (Nylander) et *sibiricus* (Forel) **comb. nov. & stat. rev.** (= *orientalis* Dlussky), et cinq de l'Amérique du Nord, *chamberlini* (Wheeler) **comb. nov.**, *diversipilosus* (Smith), *hirticornis* (Emery), *provancheri* (Emery) **comb. nov.** et *quebecensis* Francoeur **sp. nov.** Parmi ces dernières, quatre étaient traditionnellement associées aux genres *Leptothorax* ou *Symmyrmica*. Des tables d'identification des femelles et des mâles sont présentées et illustrées. Le nombre d'espèces et la répartition géographique des formes les plus primitives indiquent que le genre *Formicoxenus* origine de la région néarctique et qu'il a par la suite envahi l'Eurasie tout en continuant son évolution.

#### Abstract

The nature of the ant genus *Formicoxenus* and the number of its constituent species are reevaluated on the basis of old and new morphological and biological data. A xenobiotic life cycle, a regular production of intermorphs, and a regressive evolution of the males distinguish the genus in the family. It now includes seven species: two from Eurasia, *nitidulus* (Nylander) and *sibiricus* (Forel) **comb. nov. & stat. rev.** (= *orientalis* Dlussky), and five from North America, *chamberlini* (Wheeler) **comb. nov.**, *diversipilosus* (Smith), *hirticornis* (Emery), *provancheri* (Emery) **comb. nov.** and *quebecensis* Francoeur **sp. nov.** Among the last four were traditionally assigned to genera *Leptothorax* or *Symmyrmica*. Identification keys are given and illustrated for females and males. The number of species and the geographic distribution of the most primitive forms support a nearctic origin for the genus *Formicoxenus* which afterwards invaded Eurasia where it further evolved.

#### Zusammenfassung

Auf der Basis bekannter sowie vor allem neuer morphologischer und biologischer Fakten wird die Ameisengattung *Formicoxenus* neu charakterisiert, die zugehörigen Arten werden ermittelt. Die Lebensweise als Gastameisen, das regelmässige Vorkommen von Intermorphen und die regressive Evolution der Männchen kennzeichnen die Gattung innerhalb der Familie. Sie enthält nunmehr sieben Arten: Zwei in Eurasien, *nitidulus* (Nylander) und *sibiricus* (Forel) **comb. nov. & stat. rev.** (= *orientalis* Dlussky), und fünf in Nordamerika, *chamberlini* (Wheeler) **comb. nov.**, *diversipilosus* (Smith), *hirticornis* (Emery), *provancheri* (Emery) **comb. nov.** und *quebecensis* Francoeur **sp. nov.** Unter den letzteren wurden vier üblicherweise den Gattungen *Leptothorax* oder *Symmyrmica* zugeordnet. Illustrierte Bestimmungsschlüssel werden für Männchen und die weiblichen Morphen aufgestellt. Artenzahlen wie auch die Verbreitung der ursprünglichsten Arten legen einen nearktischen Ursprung der Gattung nahe. Sie dürfte später unter weiterer Spezialisierung nach Eurasien eingewandert sein.

## Introduction

La plupart des myrmécologistes reconnaissent présentement qu'une grande confusion règne sur la systématique de la tribu Leptothoracini dont la nature et les limites ont peu varié depuis Emery (1921-1922). Bien que les connaissances sur la diversité et la biologie des espèces aient progressé de façon substantielle, les opinions demeurent partagées, voire opposées, sur la question fondamentale du nombre et des caractéristiques des genres constitutifs. Deux tendances s'affrontent. L'une tend à réduire le nombre de genres au profit du genre *Leptothorax* qui devient ainsi un vaste taxon, plutôt hétéroclite, rassemblant les éléments majeurs de la tribu (Brown, 1973; Baroni Urbani, 1978; Bolton, 1982). L'autre maintient plusieurs genres, souvent à peu d'espèces (Wheeler, 1911; Arnoldi, 1968; Bernard, 1968; Kutter, 1977), dont le nombre s'est accru au cours des dernières décades suscitant des interrogations en particulier sur les liens taxonomiques de plusieurs espèces parasites, dulotiques ou xénotiques (Buschinger, 1981; Buschinger & Francœur, 1983). Cette situation souligne le besoin d'approfondir les connaissances fondamentales de la morphologie des genres et de les unir aux données de la biologie, entre autres celles acquises depuis une quinzaine d'années sur de nombreuses espèces. De plus, ce type de fourmis suscite actuellement un intérêt scientifique croissant dans les recherches éthologiques et socio-biologiques, car elles sont d'un élevage plutôt aisé et demandent peu d'espace.

Grâce à une telle approche aux avenues complémentaires, l'une morphologique et l'autre biologique, nous avons pu constater que la plupart des concepts traditionnels de genres ou de sous-genres dans la tribu représentent, à divers degrés, des mélanges artificiels d'espèces. Ainsi la masse des espèces rassemblées dans le genre *Leptothorax* a perdu presque toute signification taxonomique et masque les véritables unités génériques et leurs relations phylogénétiques. Cette confusion entraîne une interprétation erronée des ressemblances et différences à attribuer au niveau des diverses catégories supraspécifiques. Par ailleurs, le genre a pour fonction de regrouper les espèces parentes et aucunement de séparer les espèces le plus finement possible comme Plateaux (1981) le rappelait récemment. Seules l'observation minutieuse et la comparaison systématique des espèces à l'échelle de leur territoire naturel peuvent permettre de résoudre ces problèmes de classification. Par exemple, bien que négligées jusqu'à présent, il appert que les caractéristiques des mâles, et surtout les genitalia, possèdent une grande importance taxonomique

pour séparer les genres et identifier des groupes de genres ou d'espèces. Bernard (1956) avait pressenti cette importance pour les espèces européennes de *Leptothorax* (lato sensu). Enfin, il devient évident dans notre étude que la connaissance approfondie de la morphologie et de l'éthologie conduit en dernier ressort à des conclusions identiques en ce qui regarde le regroupement naturel des espèces de la tribu.

Les objectifs de cette série d'articles visent à jeter les bases d'une biosystématique renouvelée des Leptothoracini, à présenter une reclassification phylogénétique des genres et une révision taxonomique des genres nordiques de la région holarctique. Nous présentons dans un premier temps l'approche méthodologique et une révision taxonomique du genre *Formicoxenus*. Suivra une étude approfondie de la morphologie comparée des taxons constitutifs de la tribu. Les connaissances ainsi produites commandent une inévitable reclassification qui sera détaillée et justifiée en trois parties distinctes afin de fractionner le formidable changement de nomenclature qui en découle.

## Méthodologie

Une revue des caractères morphologiques traditionnellement utilisés s'est révélée insuffisante pour rendre compte des relations taxonomiques des espèces, d'autant plus que plusieurs apparaissent d'importance secondaire au niveau du genre, alors que d'autres restaient sous-exploités. Des observations inédites et la contribution récente de divers auteurs ont constitué une base stimulante de renouvellement. Ainsi, nous avons disséqué, monté sur lame et analysé les pièces buccales à la manière de Gotwald (1969), l'appareil piqueur tel que décrit et étudié par Kugler (1978) et les genitalia mâles. Des mensurations sur certaines parties de la maxille sont effectuées au microscope. Au besoin, nous décrivons les mandibules en utilisant la terminologie d'Ettershank (1966). La sculpture du tégument est décrite en général selon le glossaire illustré de Harris (1979). Le plus souvent, les espèces et les structures sont illustrées par des photographies, ce qui permet d'offrir plus d'information et de réduire l'ampleur du texte. Les mesures biométriques sont obtenues grâce au dispositif électronique de Wild (MMS235).

L'étude qualitative et biométrique de certaines parties du corps, telles que le front, les antennes, les maxilles ou le postpétiole, a fourni des bases utiles et inédites de comparaison taxonomique et d'interprétation phylogénétique. Certains résultats sont utilisés dans cet article pour la révision du

genre *Formicoxenus*, tandis que d'autres serviront ultérieurement à la comparaison des genres.

Des colonies prélevées sur le terrain sont gardées dans des nids artificiels et élevées dans des chambres à climat contrôlé. Ainsi la production en laboratoire de spécimens vivants, en particulier de mâles, permet de déterminer le nombre de chromosomes (selon la méthode de Imai *et al.*, 1977) et d'observer le comportement de différentes espèces, voire de tenter certaines hybridations. La dissection et l'évaluation de l'état du système reproducteur femelle, selon la méthode décrite par Buschinger & Alloway (1978), fournit également des données hautement significatives, comme on peut le constater ci-après dans la biologie du genre *Formicoxenus*.

#### GENITALIA MÂLES

Les caractéristiques des mâles, et en particulier celles des genitalia, ont une grande importance taxonomique pour séparer et classer les genres de la tribu et parfois les espèces. Nous adoptons dans cette série la terminologie utilisée par Bitsch (1979), laquelle suit en général celle de Snodgrass (1941). Les pièces suivantes de l'organe copulateur sont étudiées : les paramères composés chacun d'un basimère et d'un télomère, les volselles (fig. 1) et les valves péniennes (fig. 2). La plaque sous-génitale et les socii du IX<sup>e</sup> segment sont également typiques du mâle. Nous définissons de nouveaux termes, proposés par W. L. Brown (comm. pers.), qui faciliteront la comparaison des volselles et des valves péniennes. L'orientation naturelle et la position latérale de ces pièces guident leur description.

**Antrum** : espace généralement allongé, s'étendant entre le corps principal de la volselle et le digitus, de superficie variable, et s'ouvrant ventralement entre le calx et l'extrémité du digitus (fig. 1).

**Calx** : région apico-ventrale du corps principal de la volselle, sous-jacente au cuspis, de forme variée, généralement pileuse (fig. 1).

**Beccus** : processus apico-ventral dentiforme de la valve pénienne, de dimension variable, où se termine la marge ventrale (fig. 2).

**Rictus** : espace de forme et d'importance variable s'ouvrant entre le beccus et la marge ventrale dentée de la valve pénienne (fig. 2).

#### POLYMORPHISME

La nature et l'importance du polymorphisme des femelles seront explorées systématiquement et alliées à la biologie des genres de la tribu. L'étude du genre *Formicoxenus* a permis de pré-

ciser les éléments morphologiques nécessaires pour analyser ce phénomène.

Au niveau de l'espèce, le sexe femelle présente des formes différentes qui sont identifiées par leur morphologie et non par leur fonction. Par exemple, diverses formes peuvent assurer la ponte d'œufs fécondés chez plusieurs genres de Leptothoracini. C'est pourquoi nous préférons utiliser les termes qui suivent, selon le sens que leur donnent Buschinger & Winter (1976), Buschinger & Alloway (1978) et Buschinger *et al.* (1980).

**Ergatomorphe** : forme femelle à développement minimal, sans ailes à la naissance et à thorax réduit et modifié en conséquence. Absence d'ocelles chez les myrmicines, sauf chez les genres *Epimyrma* et *Myrmoxenus* (dans ces deux cas, il faudra vérifier s'il ne s'agit pas justement d'intermorphes).

**Intermorphe** : tout individu femelle dont les caractères morphologiques sont intermédiaires entre une ergatomorphe et une gynomorphe. Ptérothorax diversement développé, toujours incomplet; ailes généralement absentes; lorsque présentes, réduites et non fonctionnelles. Présence d'un à trois ocelles de taille souvent réduite chez les myrmicines.

**Gynomorphe** : forme femelle à développement intégral, avec un ptérothorax complet et des ailes fonctionnelles et caduques. Présence de trois ocelles.

À l'intérieur du genre *Formicoxenus*, le sexe mâle offre également une variété de formes qui traduisent une réduction du dimorphisme sexuel, allant d'une forme normale à une forme ergatoïde. Il ne s'avère pas nécessaire de donner un nom particulier à chacune.

#### MESURES ET INDICES

**Largeur de la tête (LAT)** : valeur maximale lorsque la tête est vue de face, sans les yeux composés.

**Longueur de la tête (LOT)** : longueur maximale selon la ligne sagittale reliant la marge antérieure du clypéus à la marge postérieure de l'occiput, lorsque la tête est vue de face.

**Indice céphalique (IC)** :  $LAT \times 100 / LOT$

**Diamètre de l'œil (DAO)** : mesure du plus grand diamètre de l'œil composé.

**Indice oculaire (IO)** :  $DAO \times 100 / LAT$

**Longueur du scape (LOS)** : longueur maximale du scape en excluant le condyle et son prolongement, lorsque le scape est vu perpendiculairement au plan de l'articulation du funicule.

**Indice du scape (IS)** :  $LOS \times 100 / LAT$

Largeur du front (LXF): distance maximale entre les arêtes ou les limites des lamelles frontales vues dorsalement.

Longueur du front (LOF): longueur maximale des arêtes ou lamelles frontales en vue dorsale, mesurée à partir du clypéus jusqu'à leur extrémité postérieure ou bien à un point d'intégration au tégument.

Indice du front (IF):  $LXF \times 100 / LOF$

Largeur de l'alitrone (LAA): largeur maximale en vue dorsale, généralement au niveau du pronotum, mesurée en avant des tegulae chez les gynomorphes et les mâles ailés.

Longueur de l'alitrone (LOA): longueur maximale mesurée horizontalement à partir du collet du pronotum jusqu'à la limite de la lamelle métapleurale.

Indice thoracique (IT):  $LAA \times 100 / LOA$

Largeur du pétiole (LAPT): largeur maximale en vue dorsale, mesurée perpendiculairement à l'axe du corps.

Longueur du pétiole (LOPT): en vue dorsale, longueur mesurée à partir des projections antérolatérales dentiformes jusqu'à la base postérieure du nœud.

Hauteur du pétiole (HAPT): hauteur maximale en vue latérale, du sommet du nœud à la limite la plus inférieure de la carène ventrale.

Indice du pétiole (IPT):  $LAPT \times 100 / LOPT$

Largeur du postpétiole (LAPP): valeur maximale en vue dorsale, mesurée perpendiculairement à l'axe du corps.

Longueur du postpétiole (LOPP): en vue dorsale, mesure de la longueur à la jonction des collets d'articulation et des faces antérieure et postérieure du nœud.

Hauteur du postpétiole (HAPP): hauteur maximale en vue latérale, du sommet à la limite la plus inférieure de la marge ventrale.

Indice du postpétiole (IPP):  $LAPP \times 100 / LOPP$ .

### 1. Le genre *Formicoxenus* dans la région holarctique

#### HISTORIQUE DU GENRE

Mayr (1855) créa le genre *Formicoxenus* pour isoler une espèce européenne, alors unique par ses caractéristiques morphologiques et biologiques, que Nylander (1846) avait décrite sous le nom de *Myrmica nitidula*. Après plus d'un siècle, Dlussky (1963) lui associait une deuxième forme, *orientalis*, en provenance de la Sibérie orientale.

Plus récemment, Buschinger (1979) proposait le transfert des espèces nord-américaines *Leptothorax hirticornis* et *diversipilosus* au genre *Formicoxenus* en se basant sur les ressemblances de leur structure sociale et de leur vie xénobiotique avec celles de *nitidulus*. Il remettait ainsi en question le caractère exclusivement paléarctique du genre. Enfin la découverte récente de la nouvelle espèce *quebecensis*, qui produit des mâles ailés et des mâles aptères, a permis de réévaluer en profondeur la conception traditionnelle du genre.

Plusieurs auteurs américains (Wheeler, 1901, 1904; Smith, 1956; Snelling, 1965) ont dans le passé fait des rapprochements entre les xénobiontes néarctiques et *nitidulus*, mais en les classant toujours dans le genre *Leptothorax* à l'exception de *chamberlini* pour laquelle Wheeler (1904) créa le genre *Symmyrmica*. Forel décrit en 1899 une forme sibérienne sous le nom de *Leptothorax sibiricus*. Plus tard, Emery (1921-1922) en fait une sous-espèce de sa fourmi néarctique *L. hirticornis* d'après les seules caractéristiques morphologiques de *sibiricus*, car aucune donnée n'était alors disponible sur sa biologie. L'interprétation des auteurs sur la nature des relations entre ces espèces fut donc largement influencée par leur conception des genres. Cela explique la dispersion des espèces que nous rassemblons dans le genre *Formicoxenus*.

#### SIGLE DES SOURCES DE SPÉCIMENS

AMNH	American Museum of Natural History, New York, U.S.A.
BMNH	British Museum (Natural History), London, England
CAB	Collection de A. Buschinger, Institut für Zoologie, der Technische Hochschule, 6100 Darmstadt, Bundesrepublik Deutschland
CAF	Collection de A. Francœur, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi (Québec) Canada
CIQ	Collection des insectes du Québec, Complexe scientifique du Québec, Sainte-Foy (Québec) Canada
EWSU	Department of Entomology, Washington State University, Pullman, Washington, U.S.A.
LACM	Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles, California, U.S.A.
MCSN	Museo Civico di Storia Naturale Giacomo Doria, Genova, Italia
MCZ	Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass., U.S.A.
MHNG	Muséum d'histoire naturelle, Genève, Suisse

USNM United States National Museum, Washington, D.C., U.S.A.

#### DESCRIPTION DU GENRE *FORMICOXENUS* MAYR

*Formicoxenus* Mayr, 1855: 413-417. Genre monobasique fondé sur *Myrmica nitidula* Nylander, 1846: 1058. ♀ ♀.

*Symmyrmica* Wheeler, 1904: 3-5. Genre monobasique fondé sur *Symmyrmica chamberlini* Wheeler, 1904: 5-7, ♀ ♀ ♂. **Nouveau synonyme.**

#### Formes femelles

ERGATOMORPHE (fig. 51-56, 62-67). Fourmi myrmicine à corps plus ou moins élancé. Tête vue de face distinctement rectangulaire ( $70 \leq IC \leq 82$ ), occiput droit ou à peine concave; vue de profil, dorsum droit jusqu'au clypéus. Yeux composés de taille moyenne à petite, faiblement ovoïdes et bombés, pourvus de poils dressés, larges ou surtout effilés, équivalant en longueur au diamètre de 1-4 ommatidies; extrémité des poils effilés souvent réclinée, celle des poils courts multifide (fig. 11). Ocelles absents. Antennes de 11 articles, ceux du funicule s'élargissant progressivement; massue trapue, peu différenciée, de 3 articles. Fosses antennaires ovoïdes, petites et peu profondes. Front un peu soulevé; lamelles frontales peu développées, subparallèles, très peu ou pas soulevées; espace interlamellaire large et court, plat. Clypéus robuste, s'avancant sur les mandibules; marge antérieure bien convexe, sans échancrure, ni cavité ou invagination antéro-ventrale; partie médiane proéminente, parfois bulbeuse, avec une faible gouttière centrale large et plus ou moins concave, lisse sauf sur le bord antérieur, devenant parfois coriacée ou micro-réticulée; parties latérales du clypéus étroites et non modifiées. Pièces buccales illustrées aux figures 3-8. Mandibule triangulaire, sculptée sauf chez *nitidulus*, ayant 5-6 dents, le plus souvent 6: deux apicales fortes, suivies de 2-3 médianes réduites et d'une basale toujours alignée sur la marge postérieure de la lame mandibulaire; les dents apicales et la dent basale ayant une assise plus large; mandalus compact, offrant un contour de cloche; trulléum en vue dorsale réniforme bien encastré dans la base, ouvert du côté médiodistal, pourvu de 4-8 microtriches; canthellus plutôt épais, n'atteignant pas la marge basale de la lame mandibulaire, avec quelque 4-10 microtriches sur la face latérale opposée au trulléum. Marge distale du labre avec une concavité médiane. Formule palpaire: 4-5, 3. Stipes de la maxille trapu, présentant une saillie transversale au tiers apical; palpe généralement plus court que le stipes, parfois à peine plus long. Alitronc diversement allongé (fig. 19); épaules du pronotum arrondies; profil du promésonotum faiblement convexe ou plat; sillon métathoracique habituellement présent sur

le dorsum et les pleures, distinct et ciselé sauf chez *nitidulus*; lamelles métapleurales basses et arrondies, peu développées; dorsum du propodéum faiblement bombé, parfois plus élevé que le mésonotum; épines courtes et dentiformes, à base large, bien séparées, subparallèles, un peu inférieures au dorsum du propodéum; stigmates minuscules et soulevés. À l'extrémité distale des tibias des pattes médianes et postérieures, présence de 2 éperons peu différenciés, de longueur variable, se confondant à la pilosité adjacente, leur articulation se distinguant à fort grossissement (fig. 12-14). Pétiole sans pédoncule; vu de profil court et assez trapu, à sommet haut et anguleux ou bien bas et arrondi; carène sternale forte, plus développée dans la moitié antérieure, et en général divisée en 2 stries divergentes dans la moitié postérieure; en vue dorsale, de forme rectangulaire, saillies antéro-latérales fortes, dentiformes et soulevées. Postpétiole de taille variable, avec ou sans épine sternale; articulation au gastre de dimensions variables. Gastre oblong et plutôt trapu; en vue dorsale base plus ou moins étroite, sans épaules, bien que le sternum offre 2 saillies minuscules. Stylet de l'aiguillon vu de profil: bulbe trapu avec une marge dorsale aplatie ou fortement convexe, suivie d'une tige dont le dorsum est plus ou moins décalé; tige droite, projetée plus ou moins obliquement par rapport au bulbe, à extrémité postérieure forte et surmontée d'une membrane dorsale courte et basse, ou bien apex simplement pointu (fig. 39-44); gonostyles allongés ou trapus; segment basal plus ou moins large, à marges dorsale et ventrale diversement convergentes en vue latérale, avec des microtriches médio-latérales; segment apical plus petit et étroit, peu distinct ou digitiforme, avec des microtriches latéro-ventrales et apicales (fig. 45-50). Pilosité régulière, souvent abondante et multifide, sur tout le corps et les appendices, dressée à décombante, constituée de poils effilés à marge entière ou pourvu de quelques dents éparses ou bien de poils larges et courts, à extrémité diversement terminée; l'importance relative et la répartition des deux types de poils variant entre les groupes d'espèces. Poils dressés ou subdressés toujours présents sur les appendices, en particulier sur les tibias (fig. 12-14). Tégument ridé selon deux patrons distincts, costé-aréolé et aréolé-réticulé, ou bien lisse (fig. 51-56); gastre toujours lisse. Coloration brun jaunâtre à brun noirâtre ou rubigineuse. Présence parfois d'une spermathèque bien développée. Généralement fonction d'ouvrière, parfois de reproductrice.

INTERMORPHE (fig. 23, 25-28). Globalement similaire à l'ergatomorphe, de taille variable, se distinguant par la présence de 1-3 ocelles minuscules à moyens, et par un développement



plus ou moins accentué des sclérites du méso-métanotum vers la condition de gynomorphe. Spermathèque généralement présente et bien développée. Forme toujours représentée par de nombreux individus dans une colonie. Souvent fonction de reproductrice, sinon d'ouvrière.

**GYNOMORPHE** (fig. 24, 68-71). Caractérisée par 3 ocelles moyens et un développement complet du ptérothorax, munie d'ailes à l'émergence. Autres caractères semblables à ceux de l'ergatomorphe. Spermathèque toujours présente et bien développée. Forme microgyne apparemment très rare: une seule mention connue pour *F. provancheri* (Holliday, 1904). Ailes leptothoraciformes; aile antérieure à cellule submarginale faiblement arquée ou droite et à cellule discoïdale de dimensions variables, fermée ou parfois ouverte (fig. 15-17). Fonction de reproductrice, parfois d'ouvrière.

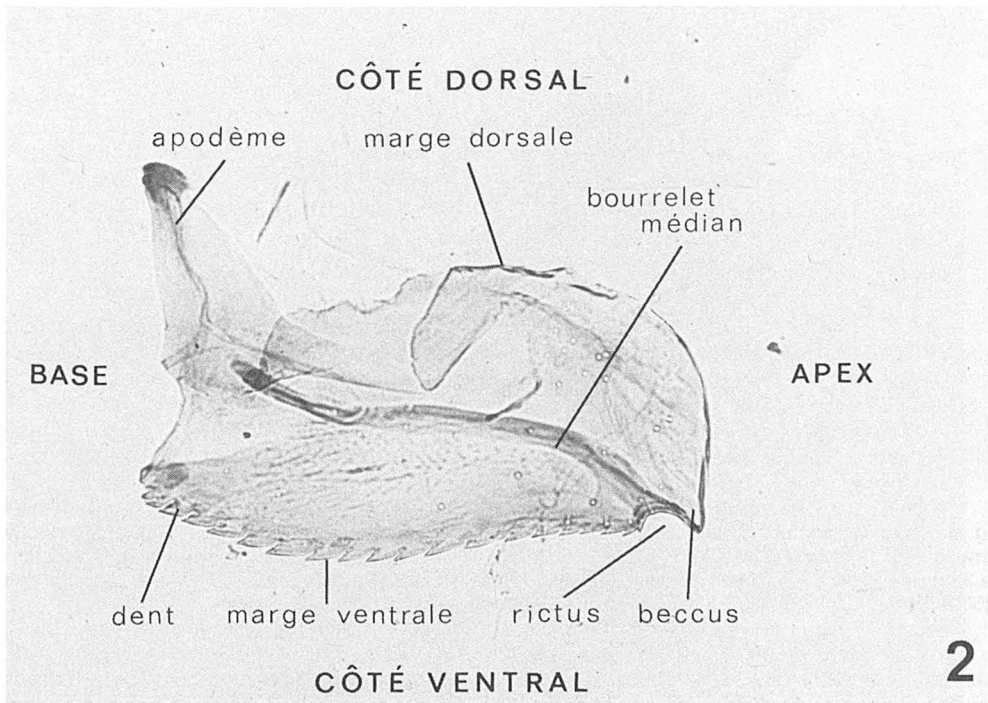
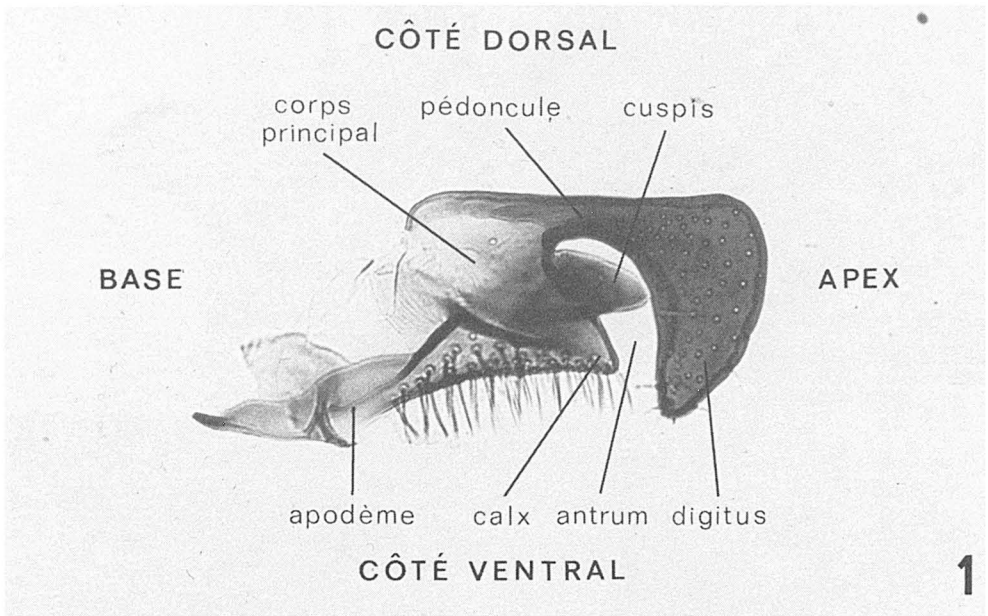
#### Formes mâles

**FORME NORMALE** (fig. 57-58, 72-73). Vue de face, moitié postérieure de la tête faiblement ovoïde ou subrectangulaire. Yeux composés globuleux et volumineux, avec des poils réclinés très fins et très courts, en plus des microtriches entre les ommatidies. Trois ocelles de taille assez forte mais variable (tableau I), ne dépassant pas la marge occipitale lorsque la tête est vue de face. Antennes de 12 articles; scapes longs et droits, à peine incurvés à la base, subcylindriques, plus longs ou égaux aux deux premiers articles du funicule; funicules longs et sans massue, le premier article court, trapu et élargi à l'apex, les autres longs et subcylindriques. Fosses antennaires grandes, mais peu prononcées. Fossettes du tentorium circulaires et profondes. Front sans lamelles, à peine caréné, avec un large sillon médian entre le triangle frontal et l'ocelle médian; triangle frontal soulevé faisant un angle avec le clypéus. Clypéus robuste; partie médiane proéminente, très bombée; marge antérieure convexe. Mandibules rectangulaires, courtes, ne pouvant se rejoindre, édentées et pileuses, parfois un denticule rudimentaire; palpe maxillaire plus long que le stipe. Ptérothorax normalement constitué, large (fig. 18), avec 2 paires d'ailes semblables à celles de la gynomorphe; mésonotum plus élevé que les parties adjacentes; sillons de Mayr bien développés (L'espèce *quebecensis* peut produire des mâles ayant un ptérothorax de forme normale mais sans ailes; dans ce cas, les mesures biométriques indiquent une forme normale, voir fig. 18.). Deux carènes au lieu d'épines sur le propodéum, chacune reliée ventralement ou juxtaposée au sommet des petites lamelles métapleurales. Deux éperons piliformes à l'ex-

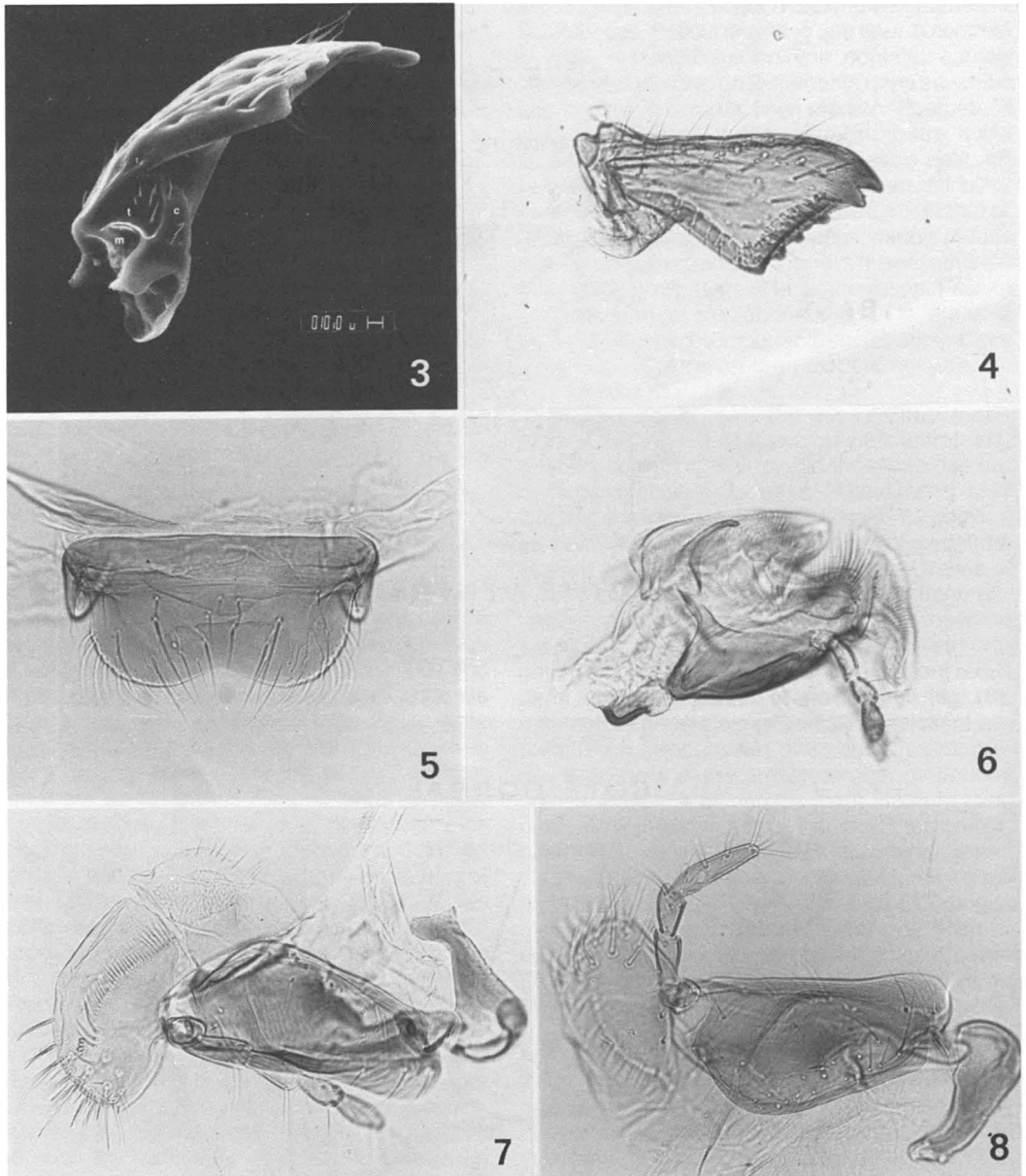
trémité distale des tibias des pattes médianes et postérieures. Pétiole plus long que haut, à sommet arrondi, rectangulaire en vue dorsale; carène sternale subdivisée en 2 éléments dans sa moitié postérieure, créant un sillon médian. Postpétiole globuleux, robuste, fortement uni au gastre, aussi large mais plus haut que long. Gastre petit, un peu allongé. Sculpture du corps surtout réticulée, partiellement ridée et anastomosée sur la tête et le propodéum, faible sur le clypéus, parfois réduite sur le pronotum et plusieurs parties du mésothorax; dorsum du postpétiole et le gastre lisses. Pilosité fine, clairsemée, plus abondante sur la tête et le gastre. Pubescence importante sur les appendices seulement. Coloration brun foncé à noirâtre.

**FORME INTERMÉDIAIRE** (fig. 59, 74-75). Ergatomorphie partielle de la forme normale entraînant, à divers degrés, certaines modifications des caractères typiques du sexe. Mandibules plus longues, mais leurs extrémités distales ne pouvant se rejoindre. Articles du funicule plus courts. Fosses antennaires plus prononcées. Ocelles et yeux composés un peu rapetissés. Alitrone généralement plus élancé, avec ou sans insertion alaire, rarement avec les moignons d'ailes; pronotum plus grand, mésonotum diversement réduit dans toutes ses parties et moins large (fig. 18), métanotum généralement indistinct, laissant apparaître un sillon ciselé; propodéum se rapprochant de celui d'une ergatomorphe, mais sans épines. Pétiole à peine plus long; sternum avec une carène médiane non divisée postérieurement; postpétiole moins globuleux et moins grand. Gastre terminé par des genitalia similaires à ceux de la forme normale. Pilosité du corps plus longue et plus abondante. Sculptures du front, de l'alitrone, du pétiole et du postpétiole semblables à celles de l'ergatomorphe. Coloration brunâtre, plus ou moins foncée.

**FORME ERGATOÏDE** (fig. 60-61, 76-77). Habitus d'une ergatomorphe. Vue de face, tête plus longue que large, subrectangulaire; côtés convexes, convergeant au niveau des joues, réduisant ainsi la largeur de la moitié antérieure de la tête. Yeux d'une ergatomorphe, mais plus grands et plus convexes; 2-3 ocelles minuscules. Antennes de 12 articles, ressemblant à celles d'une ergatomorphe, mais scapes plus larges à l'apex; funicules semblables ou bien plus élancés et plus longs, les articles s'allongeant progressivement, avec ou sans massue peu différenciée. Lamelles frontales présentes, mais rudimentaires, délimitant une surface plate et petite, plus large que longue. Clypéus bombé, surplombant les mandibules; marge antérieure convexe. Mandibules rectangulaires, soit longues avec une dent apicale suivie de 2-4 denticules, et suffisamment longues pour



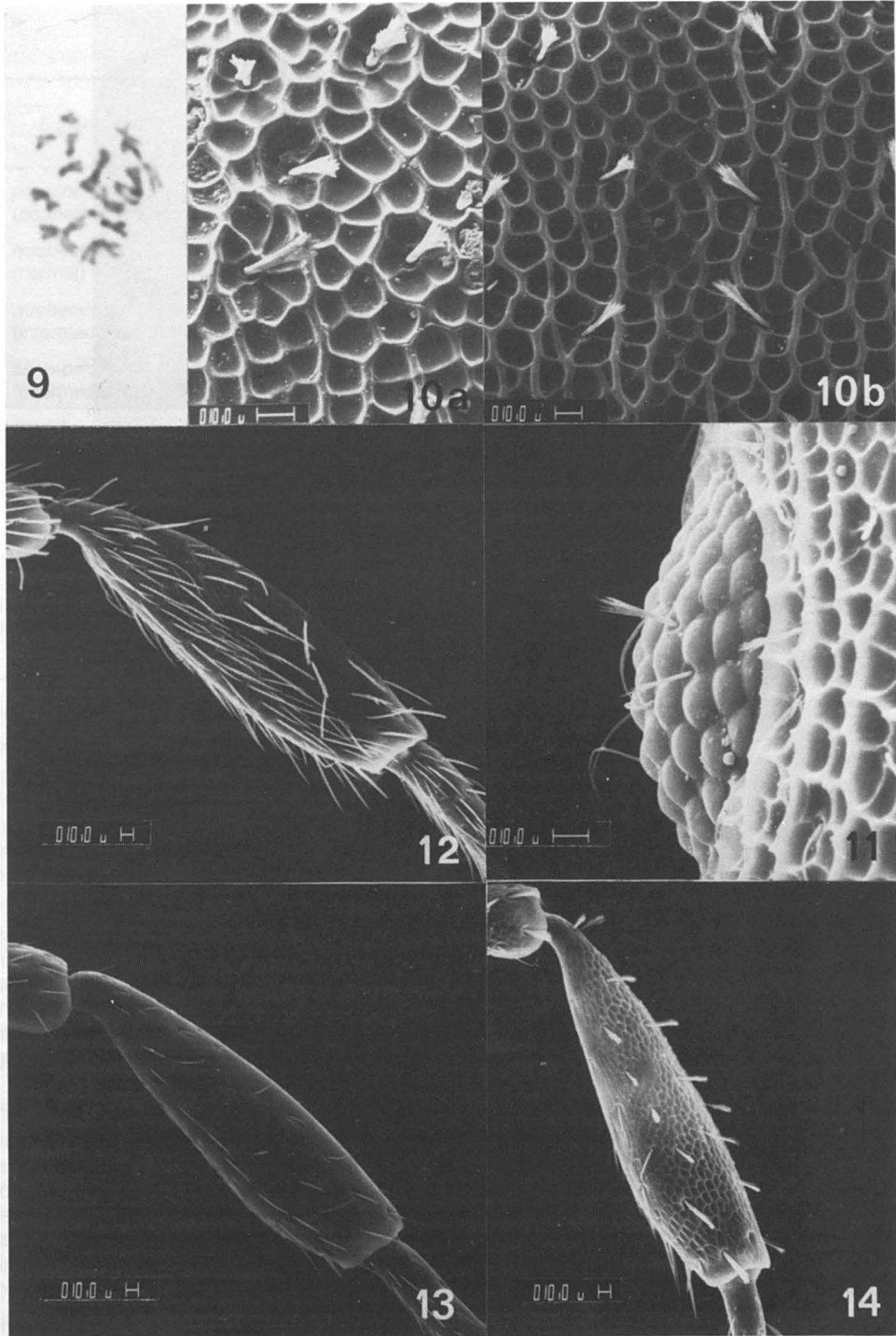
Figures 1-2. Deux pièces génitales d'un mâle de *Leptothorax acervorum*, provenant du lac Guillaume-Delisle (56° 15' N., 76° 17' O.). Nouveau-Québec (CAF-n° 09558). Fig. 1. Volselle (100X). Fig. 2. Valve pénienne (100X).



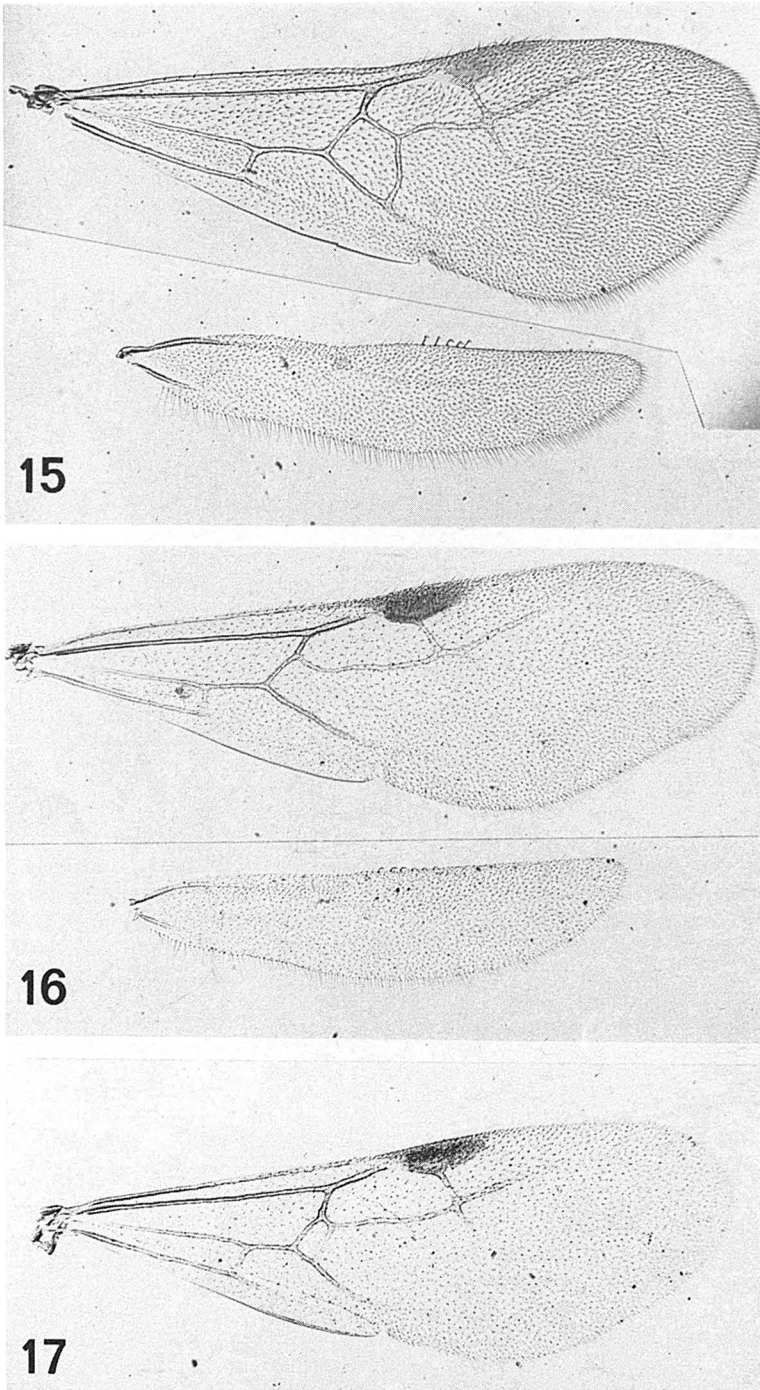
Figures 3-8. Microphotographies des pièces buccales d'une ergatomorphe de *Formicoxenus provancheri*. Fig. 3. Structures basales de la mandibule: canthellus (c), mandalus (m) et trulléum (t). Fig. 4. Mandibule à six dents en vue dorsale (210X). Fig. 5. Labre en vue dorsale (250X). Fig. 6. Labium en vue latérale avec un palpe de 3 articles (175X). Fig. 7. Maxille avec un palpe de 5 articles (250X). Fig. 8. Maxille avec un palpe de 4 articles (250X).

que les dents apicales se chevauchent, soit très courtes et avec un denticule. Alitronc et pédicelle d'ergatomorphe, plus allongés; mésonotum étroit (fig. 18) et encore un peu plus élevé que les parties adjacentes. Postpétole de petite taille, à sommet plus convexe que celui de l'ergatomorphe, arti-

culatation avec le gastre de faibles dimensions. Gastre plus oblong, terminé par des genitalia similaires à ceux de la forme normale, généralement rétractés et invisibles. Pilosité modérée sur tout le corps et les appendices, constituée de poils fins ou larges. Brun rubiginoux.



Figures 9-14. Microphotographies de *Formicoxenus*. Fig. 9. Chromosomes ( $n = 14$ ) de *quebecensis* (par A. Buschinger et K. Fischer). Fig. 10. Sculpture aréolée-réticulée et rosettes pilifères du front chez *hirticornis* (a) et *diversipilosus* (b). Fig. 11. Oeil composé de *diversipilosus* avec deux types de poils. Fig. 12-14. Tibias postérieurs. Fig. 12. de *provancheri*. Fig. 13. de *nitidulus*. Fig. 14. de *diversipilosus*.



Figures 15-17. Ailes (50X) de *Formicoxenus*. Fig. 15. Une paire typique du genre chez un mâle de *provancheri*. Fig. 16. Une paire chez une gynomorphe de *nitidulus*, avec une cellule discoïdale petite et ouverte. Fig. 17. Aile antérieure d'une gynomorphe de *diversipilosus*, avec une cellule discoïdale réduite.



TABLEAU I

Diamètre des ocelles chez les mâles connus du genre *Formicoxenus*<sup>1</sup>

Espèce (N) <sup>2</sup>	Diamètre (D <sub>1</sub> ) (mm)	Distance entre les ocelles postérieurs (D <sub>2</sub> ) (mm)	$\frac{D_1}{D_2}$
<i>provancheri</i> (8) (normal)	0,067- <b>0,0763</b> -0,083	0,154- <b>0,1728</b> -0,191	0,35- <b>0,445</b> -0,51
<i>quebecensis</i> (6) (normal)	0,101- <b>0,1060</b> -0,110	0,156- <b>0,1643</b> -0,173	0,60- <b>0,648</b> -0,69
<i>quebecensis</i> (8) (intermédiaire)	0,079- <b>0,0908</b> -0,099	0,140- <b>0,1560</b> -0,183	0,54- <b>0,583</b> -0,67
<i>chamberlini</i> (3) (intermédiaire)	0,090- <b>0,0960</b> -0,105	0,138- <b>0,1533</b> -0,161	0,58- <b>0,627</b> -0,65
<i>nitidulus</i> (5) (ergatoïde)	0,023- <b>0,0274</b> -0,034	0,110- <b>0,1212</b> -0,134	0,20- <b>0,226</b> -0,27
<i>diversipilosus</i> (5) (ergatoïde)	0,016- <b>0,0252</b> -0,031	0,104- <b>0,1232</b> -0,136	0,17- <b>0,202</b> -0,24
<i>hirticornis</i> (6) (ergatoïde)	0,013- <b>0,0232</b> -0,042	0,128- <b>0,1420</b> -0,154	0,08- <b>0,160</b> -0,28

<sup>1</sup> Valeur minimale-moyenne-valeur maximale.<sup>2</sup> (N): nombre de spécimens utilisés.

### Genitalia mâles

Pièces génitales et terminales du type leptothoraciforme (par comparaison au type myrmicarien caractéristique de l'actuel sous-genre *Myrafant*), globalement plus trapues et moins volumineuses que celles du genre *Leptothorax* (stricto sensu, voir RELATIONS TAXONOMIQUES) (fig. 1-2).

PARAMÈRES (fig. 84-89). Forme générale subtriangulaire et trapue. Basimère triangulaire avec ou sans poils à l'apex. Moitié apicale du télomère courte et digitiforme, avec des soies de longueur variable sur presque toute sa surface, les plus longues à l'apex; pilosité moins longue que celle des *Leptothorax* (s.s.). Suture basitélomérale complète, oblique et forte.

VOLSELLES (fig. 90, 92, 94, 96, 98). Forme générale allongée, d'allure rectangulaire, à lame découpée. Digitus pédonculé, légèrement élargi dans sa partie médiane, marge dorsale continuant celle du corps principal; origine du pédoncule distinctement séparée de celle du cuspis et antérieure au calx. Antrum digitiforme, plus profond que celui des *Leptothorax* (s.s.), de largeur variable. Calx anguleux. Cuspis peu développé, arrondi ou anguleux, entièrement visible dans l'antrum en vue latérale, projeté dans un plan distinct de celui du digitus. Marge ventrale ayant une forte pilosité; poils de longueur moyenne.

VALVES PÉNIENNES (fig. 91, 93, 95, 97, 99). Forme générale subrectangulaire ou subtriangulaire. Lame pourvue de nombreux pores. Marge ventrale faiblement sinueuse ou convexe, de 15-20 dents de scie réparties sur toute sa longueur, terminée par un rictus réduit et un beccus peu prononcé. Apodème faisant un angle de plus de 45° par rapport à l'axe longitudinal de la lame. Spathe large et volumineuse.

PLAQUE SOUS-GÉNITALE (fig. 104-108). Forme générale triangulaire, faiblement allongée, rapport largeur sur longueur 1,00-1,10. Apex arrondi. Moitié postérieure pourvue de soies fines, droites, de longueur variable, les plus longues à l'apex.

SOCII (fig. 100-103). Subcylindriques, peu allongés, 2-3 fois plus longs que larges. Soies sur la moitié postérieure, aussi longues que l'appendice, généralement sans pubescence. Absents chez *diversipilosus* et *hirticornis*.

### LISTE SYNONYMIQUE DES ESPÈCES

#### Groupe *provancheri*

*provancheri* (Emery) **comb. nov.**= *emersoni* Wheeler= *emersoni glacialis* Wheeler= *emersoni hirtipilis* Wheeler*quebecensis* Francoeur **sp. nov.**

#### Groupe *chamberlini*

*chamberlini* (Wheeler) **comb. nov.**

- Groupe *hirticornis*  
*diversipilosus* (Smith)  
*hirticornis* (Emery)  
 = *hirticornis formidolosus* Wheeler  
*sibiricus* (Forel) **comb. nov. & stat. rev.**  
 = *orientalis* Dlussky **syn. nov.**
- Groupe *nitidulus*  
*nitidulus* (Nylander)  
 = *Myrmica laeviuscula* Förster  
 = *Myrmica lucidula* F. Smith  
 = *Formicoxenus nitidulus* var. *picea*  
 Wasmann, **syn. nov.**

## RELATIONS TAXONOMIQUES

Le genre *Formicoxenus*, tel que redéfini et décrit ici, constitue une entité taxonomique naturelle qui rassemble 7 espèces réparties inégalement dans la région holarctique: 5 en Amérique du Nord et 2 seulement en Eurasie. Elles forment 4 groupes nettement distincts. Le vaste territoire asiatique, étant peu inventorié, recèle probablement des formes encore inconnues.

Dans ce regroupement, la fourmi européenne *nitidulus*, l'espèce type du genre, peut sembler à première vue la moins représentative, avec des caractéristiques morphologiques plus spécialisées

(telles que front plus large, scapes plus robustes, épine ventrale au postpétiole) ou de nature régressive (telles que perte quasi-complète de la sculpture du tégument, réduction de la pilosité). Elle partage cependant avec les autres des caractéristiques morphologiques et biologiques communes, surtout avec les plus primitives, comme celles du groupe *provancheri*. L'ensemble des caractères partagés constitue une base taxonomique et phylogénétique très forte qui commande la présente révision.

Le tableau II aligne les attributs les plus distinctifs du genre *Formicoxenus*. La dispersion historique des espèces dans des genres différents (*Leptothorax*, *Symmyrmica* et *Formicoxenus*) a certainement contribué à masquer la valeur diagnostique de ces attributs, comme dans le cas de la pilosité des yeux et des genitalia mâles. Quelques caractères particuliers des antennes des mâles, des pièces buccales, du front, de la sculpture et de la pilosité du corps des femelles, contribuent également à renforcer la diagnose. La présence occasionnelle d'une spermathèque bien développée chez les ergatomorphes qui peuvent alors exercer la fonction de reproductrice, la nécessité d'antennes longues chez les mâles pour réussir l'accouplement, et la position d'appel

TABLEAU II

Caractéristiques morphologiques et biologiques des genres *Formicoxenus* et *Leptothorax* (stricto sensu)

<i>Formicoxenus</i>	<i>Leptothorax</i>
<i>Femelles</i>	
Poils courts sur les yeux composés Front proportionnellement plus grand Marge antérieure du clypéus saillante et entière	Yeux composés glabres Front proportionnellement plus petit Marge antérieure du clypéus réduite et diversement modifiée
Poils dressés ou subdressés toujours présents sur les tibias Stylet de l'aiguillon à bulbe trapu, à tige plus courte avec une membrane dorsale basse à l'apex, sinon apex acuminé Maxille: stipes plus trapus, palpes plus courts ou presque que les stipes Corps plus élancé Production importante et régulière d'intermorphes Gynomorphes rares Espèces xénobiotiques	Poils dressés ou subdressés peu fréquents Stylet de l'aiguillon à bulbe élancé, à tige plus longue avec un apex plus ou moins effilé et sans membrane dorsale Maxille: stipes moins trapus, palpes nettement plus longs que les stipes Corps moins élancé Intermorphes généralement peu nombreux Gynomorphes régulièrement présentes Espèces libres ou parasites
<i>Mâles</i>	
Poils courts, fins et réclinés sur les yeux composés Le plus souvent ergatoïdes Scapes longs et cylindriques chez toutes les formes Genitalia leptothoraciformes mais plus courts et trapus (autres détails dans le texte)	Yeux composés sans poils réclinés De forme normale Scapes courts et renflés Genitalia typiquement allongés

des femelles constituent un ensemble de caractéristiques peu fréquent chez les myrmécines; cependant, des ensembles plus ou moins similaires peuvent se rencontrer chez des genres voisins, à l'intérieur de la tribu Leptothoracini.

En plus de caractériser le genre *Formicoxenus*, le tableau II permet une comparaison avec le genre *Leptothorax* (= sous-genre *Leptothorax* sensu Smith, 1950, en excluant *duloticus*; on démontrera dans le prochain article de cette série que le nom *Leptothorax* ne doit s'appliquer qu'aux espèces de cet actuel sous-genre). Ainsi réévalués, ces deux taxons forment des groupements plus naturels dont il est dès lors possible et révélateur de comparer les caractéristiques. Les genitalia par exemple présentent des différences significatives soit dans la taille du télomère, du cuspis et du digitus, soit dans le nombre de dents sur la marge ventrale de la valve pénienne. L'étude comparée de la maxille révèle un stipes plus trapu et des palpes plus courts ou à peine plus longs que le stipes chez *Formicoxenus*, alors que le stipes est moins trapu et les palpes distinctement plus longs que le stipes chez *Leptothorax* (s.s.). Le rapport longueur du palpe sur longueur du stipes varie respectivement de 0,75 à 1,06 et de 1,09 à 1,21 chez ces deux genres.

Comme le montrent les figures 19 et 20, la gracilité corporelle peut s'exprimer par la relation morphométrique directe qui existe entre l'indice thoracique et l'indice céphalique. Les nuages de points sont obtenus en utilisant au plus 10 spé-

cimens (provenant en général de différentes localités) par espèce disponible de *Formicoxenus* et de *Leptothorax* (s.s.); seulement 2 ergatomorphes types représentent *F. sibiricus*. Il apparaît que le corps des *Formicoxenus* présente un gradient d'allongement similaire à celui des *Leptothorax* (s.s.), mais la tête des premières s'avère proportionnellement plus étroite. L'alitrone des mâles intermédiaires et ergatoïdes devient plus allongé (IT < 44, fig. 20) que celui des mâles normaux chez *Formicoxenus*. Bien que l'espace interlamellaire du front affiche les mêmes caractéristiques de base dans les deux genres, son importance relative par rapport au dorsum de la tête varie de façon différente chez les *Formicoxenus* (fig. 21). C'est la tendance vers une largeur plus grande de l'espace interlamellaire chez ce dernier genre qui explique cette variation.

Le mode de vie xénobiotique et l'existence de mâles aptères caractérisent vraiment la biologie des *Formicoxenus*. Par ailleurs, l'importance des intermorphes semble avoir été sous-estimée jusqu'à maintenant pour le genre *Leptothorax* (s.s.). Nous avons découvert récemment chez deux espèces néarctiques, apparemment nouvelles, l'existence de colonies avec une reine intermorphique (données non publiées), si fréquentes chez les *Formicoxenus* et les *Harpagoxenus* (Buschinger & Winter, 1975; Buschinger & Alloway, 1977).

Tout en présentant des caractéristiques morphologiques, biométriques et biologiques distinc-

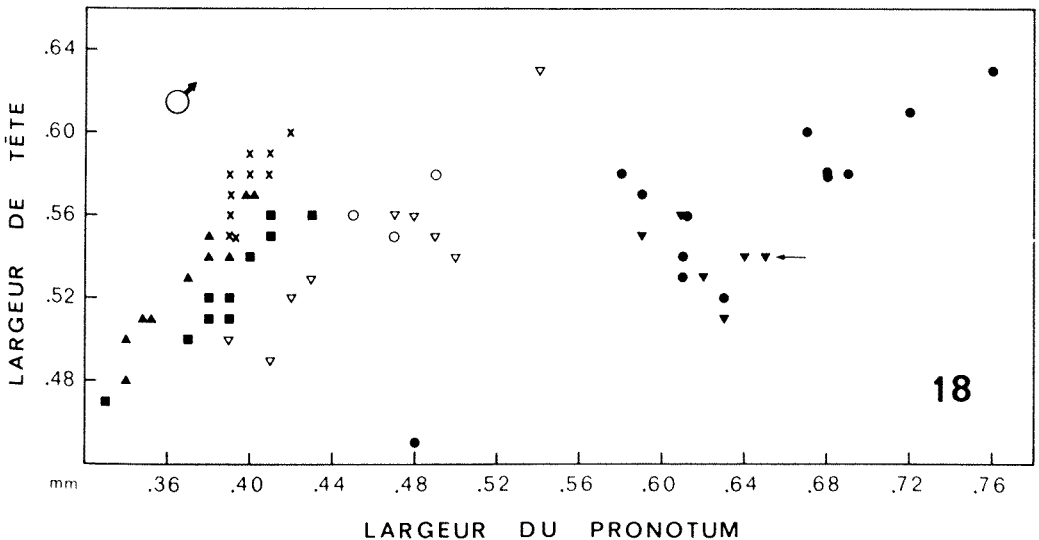


Figure 18. Variations de la largeur de tête par rapport à la largeur du pronotum chez les mâles de *Formicoxenus*. Forme normale: (●) *provancheri*, (▼) *quebecensis* (incluant un individu né aptère, identifié par une flèche). Forme intermédiaire: (▽) *quebecensis*, (○) *chamberlini*. Forme ergatoïde: (▲) *diversipilosus*, (x) *hirticornis*, (■) *nitidulus*.



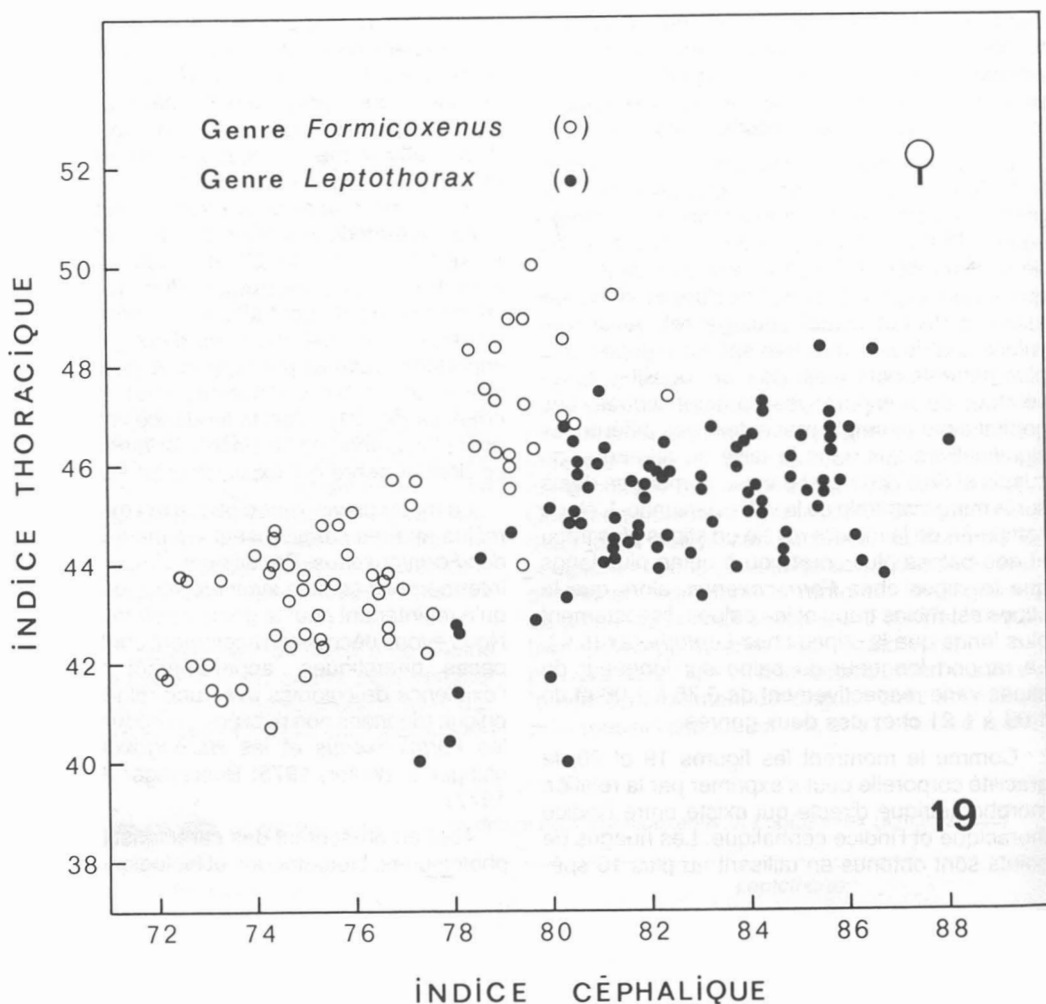


Figure 19. Variations de l'indice thoracique par rapport à l'indice céphalique chez les ouvrières des genres *Formicoxenus* (○) et *Leptothorax* (stricto sensu) (●).

tives, le genre *Formicoxenus* demeure fortement apparenté au genre *Leptothorax* (s.s). L'habitus des larves (Wheeler & Wheeler, 1976) et des adultes, les pièces buccales, les appendices (en particulier les antennes), les genitalia mâles, appartiennent aux mêmes formes fondamentales, appelées leptothoraciformes. Ces ressemblances indiquent que tous deux appartiennent au même groupe de genres. Toutefois, il semble prématuré de conclure que l'un dérive directement de l'autre.

Le phénomène de la production de mâles dimorphiques à l'échelle du genre *Formicoxenus* se retrouve chez plusieurs espèces de *Cardiocondyla* (Kugler, 1983). Il constitue un argument supplémentaire pour inclure ce dernier genre dans la tribu Leptothoracini, comme Bolton (1982) le proposait récemment avec raison, en dépit du

fait que sa démonstration repose sur la conception traditionnelle et fallacieuse du genre *Leptothorax*. Nous réviserons cette position par une analyse comparative plus approfondie de la morphologie du genre *Cardiocondyla*, laquelle devrait mettre en évidence de nouveaux éléments d'affinité.

#### POLYMORPHISME FEMELLE

Dès 1904, Holliday décrivait la grande variation des formes femelles de *Formicoxenus provancheri*, alors nommée *Leptothorax emersoni*. Les onze formes qu'elle identifie, de la microergate à la reine, composent une série discontinue; on y trouve en particulier des «ouvrières» à 1, 2 ou 3 ocelles, possédant ou non un scutellum peu ou pas développé. Cette série résulte d'une interprétation erronée concernant la nature du pre-

mier sclérite à s'individualiser dans la région postérieure du dorsum thoracique chez les intermorphes moyennes. L'analyse morphologique présentée plus loin indique qu'il s'agit du métanotum et non du scutellum.

Quelques années plus tard, Stumper (1918) présentait une série ordonnée d'intermorphes de *F. nitidulus*, sans la détailler. Il faut attendre pour cela l'étude de Buschinger & Winter (1976). La littérature n'offre que des données fragmentaires pour *chamberlini* (Wheeler, 1904; Buschinger & Francoeur, 1983) et *diversipilosus* (Alpert & Akre, 1973).

Ces connaissances dispersées et incomplètes, de même qu'une nouvelle conception du genre *Formicoxenus*, nécessitent de revoir le phénomène du polymorphisme dans ce taxon.

### Morphologie comparée

Un examen approfondi de 285 spécimens femelles a permis d'identifier une série plus ou moins continue de formes intermédiaires entre les gymorphes et les ergatomorphes chez *F. provancheri*, *quebecensis*, *chamberlini*, *diversipilosus* et *nitidulus*. Le tableau III donne les caractères distinctifs de chacune de ces formes; les différences observées entre les espèces s'avèrent négligeables pour une forme précise. Il peut arriver parfois qu'un spécimen présente des attributs de deux formes voisines. Cette série repose sur des bases similaires à celles développées par Plateaux (1970) pour *Leptothorax nylanderi*, en particulier pour la numérotation des différentes formes, sans tenir compte des cas tératologiques. On exploitera les divergences constatées entre les espèces

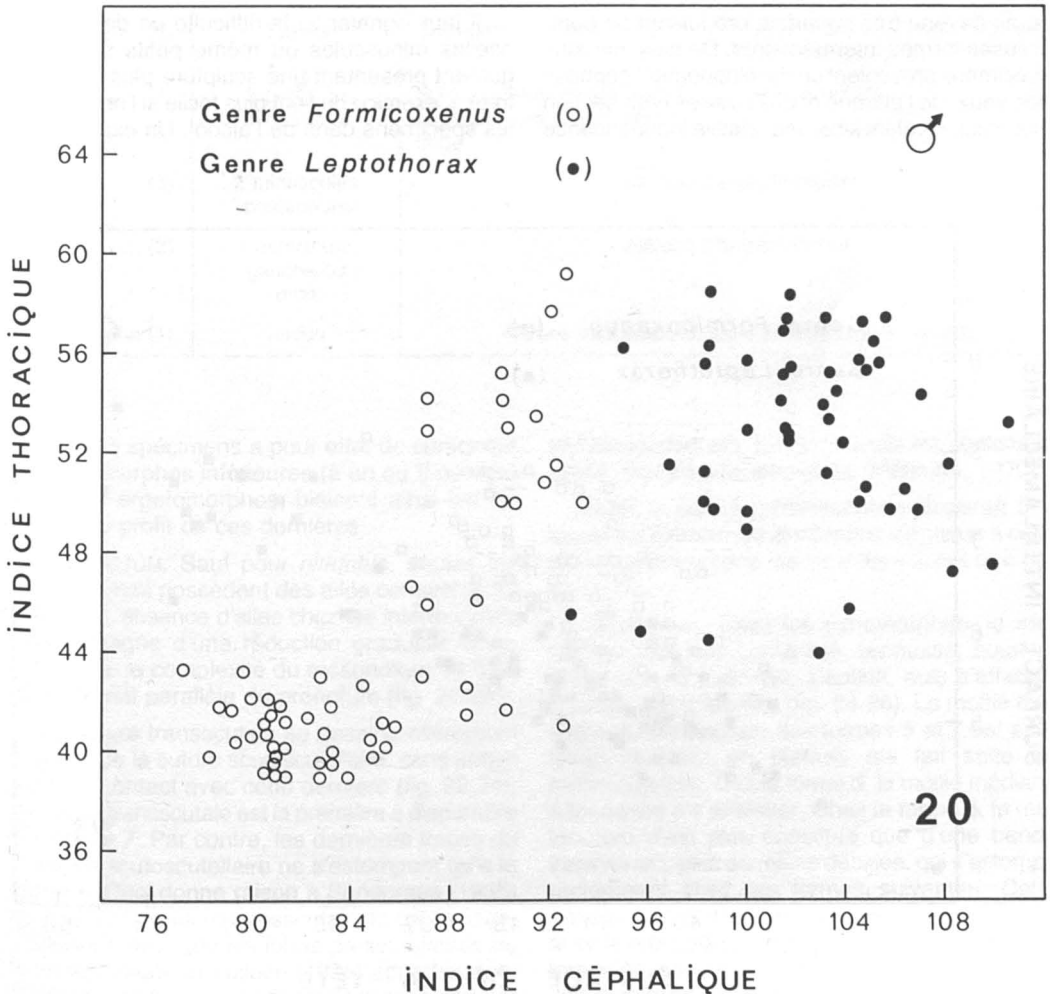


Figure 20. Variations de l'indice thoracique par rapport à l'indice céphalique chez les mâles des genres *Formicoxenus* (○) et *Leptothorax* (stricto sensu) (●).

de *Formicoxenus* et *L. nylanderi*, lors d'une étude comparative de ce phénomène chez les leptothoracines.

Comme on peut le constater au tableau III, une intermorphie donnée correspond à une étape dans la réduction progressive des yeux et de l'alitronc, à partir d'une gynomorphe vers une ergatomorphe. Cette approche réductionnelle permet un examen plus fécond de la variation des principaux caractères morphologiques se manifestant de la forme 9 à la forme 1. La figure 22 indique schématiquement les structures de l'alitronc impliquées dans cette étude. Selon les travaux de Brian (1957, 1965) sur *Myrmica ruginodis*, l'ergatomorphe résulterait du blocage des disques imaginaux dorsaux gouvernant le développement des yeux, des ailes et du système reproducteur. Chez *Formicoxenus*, ce mécanisme de séparation des 2 formes femelles habituelles serait devenu très imparfait, produisant de nombreuses formes intermédiaires. De plus, certains spécimens présentent un développement déphasé des yeux, de l'alitronc et des ovaires (voir section BIOLOGIE), révélant ainsi une relative indépendance

ou un décalage temporel dans le développement de ces trois structures.

**YEUX.** Proportionnellement à la largeur de la tête, le diamètre des yeux composés diminue; ceci se vérifie en comparant l'indice oculaire des trois formes femelles (tableaux VIII-X). La diminution de la taille des ocelles, de moyens à minuscules, accompagne une diminution de leur nombre qui passe de 3 à 0. On peut même observer certains spécimens ayant trois ocelles de taille différente (fig. 23). Deux ocelles ou un ocelle unique se retrouvent généralement en position postérieure. Holliday (1904) rapporte en outre les possibilités suivantes: un ocelle médian, le deuxième postérieur gauche ou droit; un ocelle unique en position médiane. Ce jeu de nombre, de position et de taille révèle un certain degré d'indépendance dans le développement de chacun des ocelles.

Il faut signaler ici la difficulté de déceler des ocelles minuscules ou même petits sur un tégument présentant une sculpture plus ou moins forte. L'exercice devient plus facile si l'on immerge les spécimens dans de l'alcool. Un examen trop

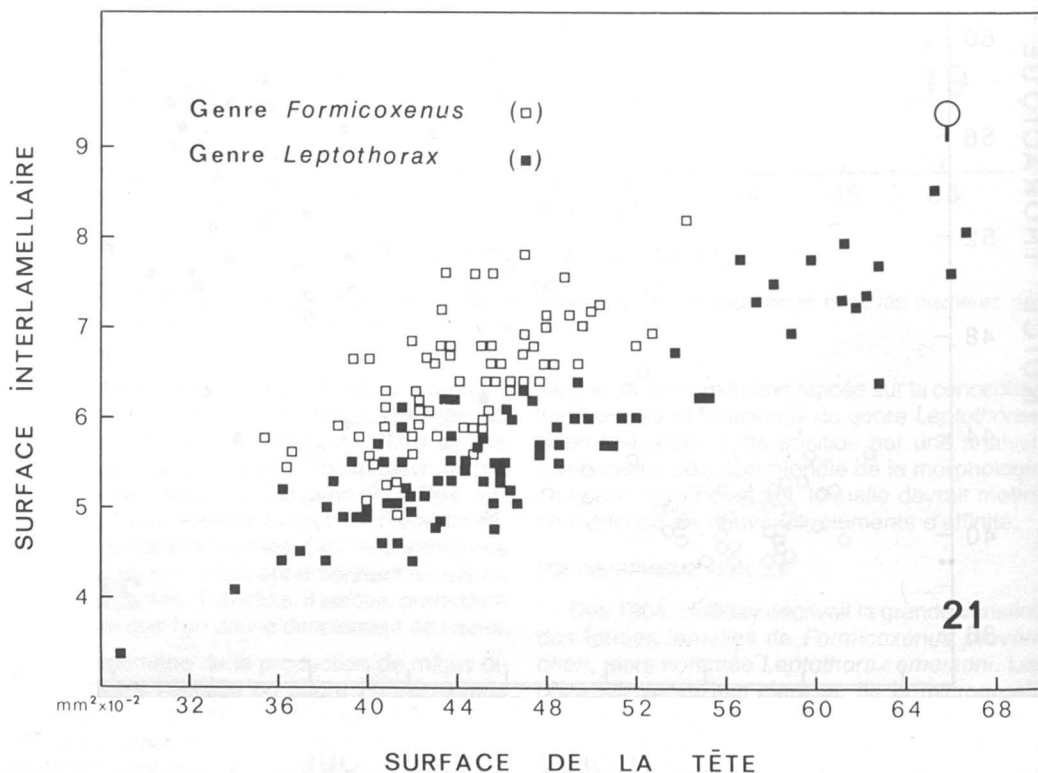


Figure 21. Variations dans l'importance de la surface interlamellaire (LXF x LOF) par rapport à la surface de la tête (LAT x LOT) dans les genres *Formicoxenus* (□) et *Leptothorax* (stricto sensu) (■).

TABLEAU III

Caractérisation des formes femelles rencontrées dans le genre *Formicoxenus*

Formes	Ocelles (Nombre et tailles)	Alitronc	
		Mésanotum	Métanotum
Gynomorphe (9)	3 moyens	Alitronc à développement maximal	
Intermorphes (8)	3 moyens	Sans ailes, ni tegulae; moins large par rapport à la tête	Plus long; moitié médiane soulevée
	3 petits	Suture transscutale absente; scutellum réduit mais évident; zones alaires légèrement creusées	Long; marge postérieure souvent très convexe
	3 petits	Scutellum petit et peu évident; suture scutoscutellaire incomplète ou faiblement dessinée	Plus ou moins long, soulevé ou affaissé
	3 petits	Scutellum non différencié	Sillon métanotal avec rudiment de métanotum
	3 petits ou minuscules	Suture promésanotale parfois absente; mésanotum encore large	Non apparent
	2 minuscules postérieurs	Alitronc d'ergatomorphe	
	1 minuscule, gauche ou droit	Alitronc d'ergatomorphe	
Ergatomorphe (1)	aucun	Alitronc très simplifié, sans aucune suture dorsale	

rapide des spécimens a pour effet de confondre des intermorphes inférieures (à un ou 2 ocelles) avec des ergatomorphes, biaisant ainsi les résultats au profit de ces dernières.

**MÉSONOTUM.** Sauf pour *nitidulus*, seules les gynomorphes possèdent des ailes complètes ou réduites. L'absence d'ailes chez les intermorphes s'accompagne d'une réduction graduelle de la taille et de la complexité du mésanotum, et d'un allongement parallèle du pronotum (fig. 24-28).

La suture transscutale se dessine clairement à l'avant de la suture scutoscutellaire, sans aucun point de contact avec cette dernière (fig. 22-24). La suture transscutale est la première à disparaître à la forme 7. Par contre, les dernières traces de la suture scutoscutellaire ne s'estompent qu'à la forme 5. Ceci donne raison à Snodgrass (1935) qui qualifiait la suture transscutale de secondaire. Il apparaît ainsi que les lobes préscutellaires ou le préscutellum de Tulloch (1935) appartiennent au scutum et devraient par conséquent s'appeler *lobes postéroscutaux*. L'expression «lobes postérolatéraux» utilisée par Saini *et al.* (1982) nous

semble inadéquate. Le terme axilla est également utilisé, malgré son ambiguïté (Matsuda, 1970).

Enfin, la suture promésanotale disparaît à la forme 4; l'alitronc est alors quasi identique à celui d'une ergatomorphe, ne se différenciant que par sa largeur.

**MÉTANOTUM.** Chez les gynomorphes, le métanotum est très comprimé, repoussé, court et transverse. Il s'allonge, s'aplatit, puis s'affaisse chez les intermorphes (fig. 24-28). La moitié médiane du métanotum des formes 8 et 7 est soulevée, formant un plateau qui fait suite au mésoscutellum. Dès la forme 6, la moitié médiane a tendance à s'affaisser. Chez la forme 5, le métanotum n'est plus constitué que d'une bande transversale plus ou moins décalée, qui s'estompe rapidement chez les formes suivantes. Cette transformation graduelle du métanotum coïncide avec la réduction du mésoscutellum. Lorsque différenciés, ces deux sclérites sont séparés par la suture mésométanotale, suture qui n'est plus évidente chez la forme 4. Même si on ne peut plus distinguer la suture mésométanotale chez les in-

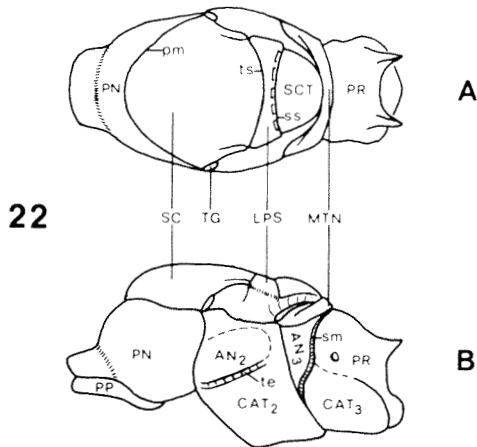


Figure 22. Schéma des structures de l'alitronc, d'après une gynomorphe de *Formicoxenus provancheri*. A. Vue dorsale. B. Vue latérale. AN<sub>2</sub>: anépistère du mésopleure; AN<sub>3</sub>: anépistère du métapleure; CAT<sub>2</sub>: catépistère du mésopleure; CAT<sub>3</sub>: catépistère du métapleure; LPS: lobes postéroscutaux; MTN: méтанотум; pm: suture promésotonale; PN: pronotum, PP: propleure; PR: propodéum; SC: scutum; SCT: scutellum; sm: sillon métapleural; ss: suture scutoscutellaire; te: suture transépisternale; TG: tegula; ts: suture transscutale.

termorphes inférieures, il doit exister chez celles-ci une zone méтанотale, comme l'indiquait Janet (1898, 1899) pour l'ergatomorphe.

La suture méтаното-проподéale s'efface chez la forme 7 au profit du sillon méтанотal; celui-ci correspond donc à la limite postérieure du méтанотум. Sauf pour *nitidulus*, le sillon méтанотal est souvent évident chez les intermorphes moyennes et toujours bien marqué chez les intermorphes inférieures et les ergatomorphes (fig. 27-28, 62-67).

ZONES D'INSERTION ALAIRE. Encore évidentes sur le mésothorax des formes 8 (fig. 25-26), les zones d'insertion alaire des formes 7 et 6 sont réduites à de faibles concavités et déportées vers l'arrière (fig. 27-28). La forme 5 en montre rarement des traces, et en surface seulement.

PLEURES. Les mésopleures des gynomorphes occupent une surface importante; la suture transépisternale est alors bien en évidence et persiste en bonne partie chez les intermorphes. Cette suture reste souvent visible chez l'ergatomorphe, même si la forte réduction du mésothorax provoque la fusion plus ou moins complète des sclérites.

Chez les gynomorphes, la partie supérieure des métapleures est limitée à une petite surface subrectangulaire, l'anépistère. L'examen attentif

de cette région chez différentes formes femelles permet de conclure que le sillon métathoracique (méтанотал + métapleural) observé chez les intermorphes et les ergatomorphes traverse les métapleures à la hauteur de la suture transépisternale. L'anépistère est alors dissimulé par un élargissement du sillon.

#### Classement des intermorphes

Pour faciliter l'analyse, on subdivise la série des différentes formes reconnues d'intermorphes en trois sous-groupes: les inférieures (formes 2 et 3), les moyennes (4 à 6) et les supérieures (7 et 8). Les intermorphes inférieures affichent un alitronc d'ergatomorphe, mais avec 1 ou 2 ocelles, ce qui les distingue parfaitement à la fois des ergatomorphes et des intermorphes moyennes. Les formes supérieures possèdent des zones d'insertion alaire, ce qui les sépare assez bien des formes moyennes; l'absence de tegulae ne permet aucune confusion avec la gynomorphe. En général, les intermorphes supérieures demeurent rare dans les colonies; elles semblent plus fréquentes chez *nitidulus*.

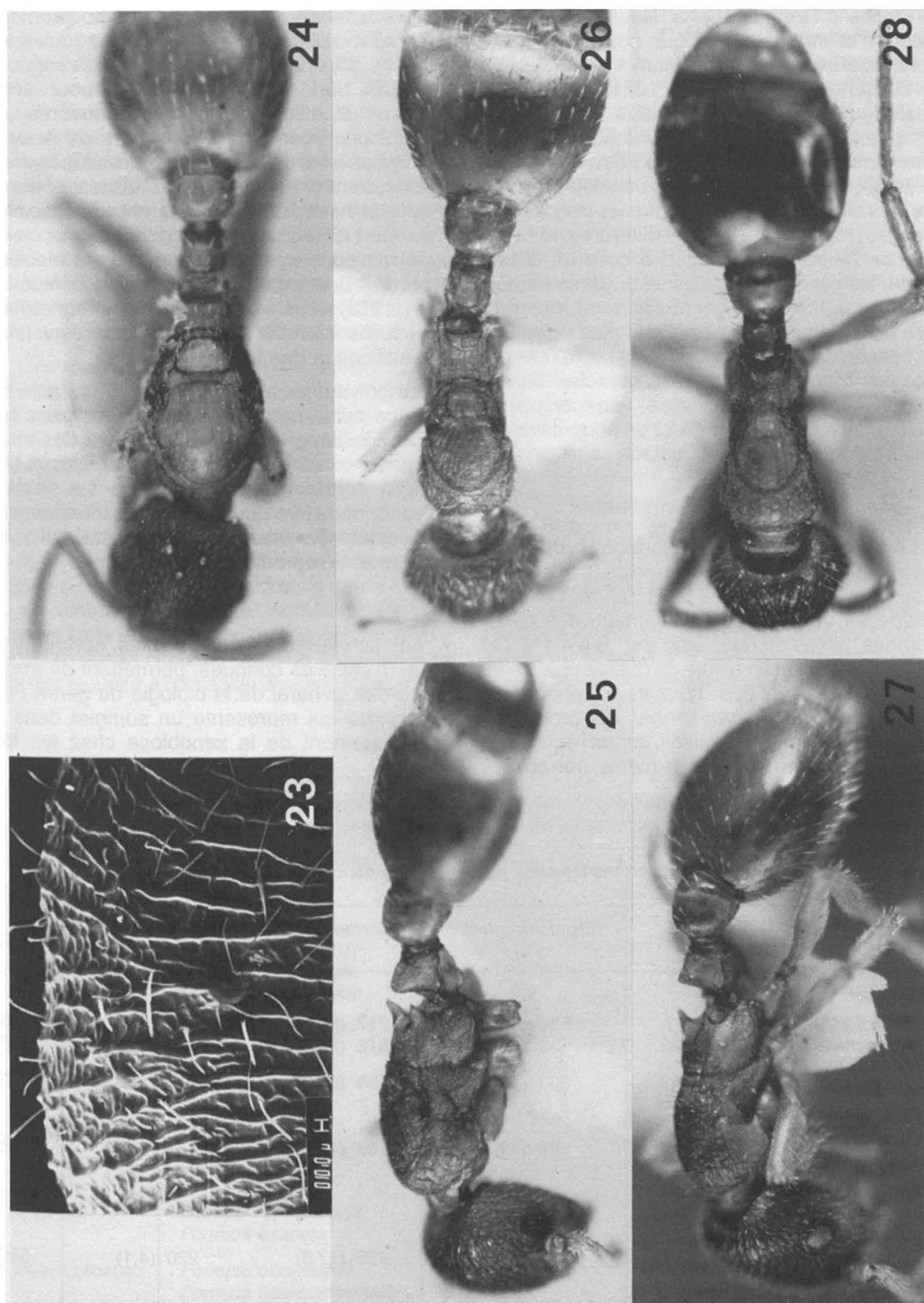
#### Variations de la taille

Les variations de la taille demeurent faibles entre les formes femelles d'une même espèce. Pour s'en convaincre, il s'agit de comparer les moyennes de largeur de tête (LAT) dans les tableaux VIII-X. Ceci constitue une différence essentielle entre un polymorphisme primaire s'exprimant sur un axe gynomorphe-ergatomorphe, tel que discuté ici, et un polymorphisme secondaire où des ergatomorphes se retrouvent aux deux pôles de l'axe des variations (courbes allométriques de Wilson, 1971).

Même si certaines intermorphes affichent une tête plus longue ou plus large que celle des gynomorphes, les moyennes des mesures LAT, LOT, LAA, LOA et DAO calculées pour les intermorphes occupent une position intermédiaire entre les moyennes correspondantes chez les gynomorphes et les ergatomorphes. Ceci se vérifie généralement pour les 5 espèces bien représentées en nombre d'individus.

Une analyse plus fine de ces données chez *provancheri* (27 intermorphes mesurées) montre une diminution graduelle des dimensions de la tête, de l'œil composé et de l'alitronc, allant de l'intermorphe supérieure à l'ergatomorphe; les gynomorphes se distinguent par un alitronc beaucoup plus volumineux et un diamètre légèrement plus grand de l'œil composé.

Le polymorphisme réductionniste, décrit ici avec une précision renouvelée, relie directement la gy-



Figures 23-28. Variations de structures chez quelques formes femelles de *Formicoxenus*. Fig. 23. Microphotographie d'une tête à 3 ocelles de taille différente chez une intermorph 4 de *F. quebecensis*. Fig. 24-28. *F. provancheri* (32X). Fig. 24. Vue dorsale d'une gynomorphe. Fig. 25-26. Vue dorso-latérale et vue dorsale d'une intermorph 8. Fig. 27-28. Idem, intermorph 6.

nomorphe à l'ergatomorphe. Nous n'avons pas décelé d'allométrie diphase entre les ergatomorphes et les intermorphes, comme celle affichée par *Chelaner cinctus* (Wilson, 1971). Par ailleurs, il existe un décalage biométrique normal entre ces deux catégories et les gynomorphes, sauf chez *nitidulus*, une espèce régressive dans le genre. Cette dernière présente une courbe continue de variations de la taille entre les trois formes femelles, mais une allométrie différente de la largeur de l'alitrone par rapport à celle de la tête sépare les gynomorphes des deux autres formes. Le polymorphisme du genre *Formicoxenus* rappelle possiblement le processus le plus archaïque devant conduire à l'apparition de la caste ouvrière chez les fourmis, une femelle caractérisée essentiellement par la réduction des yeux composés, la disparition du ptérothorax et un sous-développement du système reproducteur.

#### Importance relative des intermorphes

Le tableau IV indique l'importance numérique des intermorphes dans le genre selon nos données et celles disponibles dans la littérature. Chez les 5 espèces étudiées, le pourcentage des gynomorphes, ailées ou non, varie de 1,6 à 4,1%. On n'a jamais observé en nature de colonie produisant un grand nombre de gynomorphes. En laboratoire, deux colonies de *F. provancheri* ont produit un total de 16 gynomorphes ailés, durant l'équivalent d'une saison de croissance; de même, une colonie

de *quebecensis* en a produit 8. Le pourcentage des intermorphes s'avère élevé chez toutes les espèces, plus particulièrement chez les espèces primitives où il double celui obtenu pour *diversipilosus* et *nitidulus*. Pour ces dernières, on compte une intermorphe pour près de 4 ergatomorphes alors que le rapport s'élève légèrement au-dessus d'une pour 2 chez les espèces du groupe *provancheri*. Cette tendance semble plus forte chez *chamberlini*. Les données sur *diversipilosus* sont sans doute légèrement biaisées en faveur des ergatomorphes, puisque Alpert & Akre (1973) ne différencient pas les intermorphes inférieures à un ou à 2 ocelles dans leur table d'identification des formes femelles.

Le polymorphisme des femelles, caractérisé par une faible production de gynomorphes par rapport à l'importance et à la variété des intermorphes, constitue donc une caractéristique biologique fondamentale du genre. La section suivante démontre que les femelles intermorphes exercent un rôle essentiel dans le cycle vital d'une colonie et la reproduction des espèces.

#### BIOLOGIE

Les connaissances disponibles, surtout pour 5 des 7 espèces connues, permettent de tracer un portrait général de la biologie du genre *Formicoxenus* qui représente un sommet dans le développement de la xénobiose chez les formicides.

TABLEAU IV  
Proportions de formes femelles adultes chez 5 espèces de *Formicoxenus*

Espèces	N <sup>1</sup>	Ergatomorphes (%)	Intermorphes (%)	Gynomorphes (%)	Total
<i>provancheri</i>					
(Holliday, 1904)	?	536 (60,3)	317 (35,7)	36 (4,1)	889
Nos échantillons <sup>2</sup>	32	539 (61,4)	316 (36,0)	23 (2,6)	878
<i>quebecensis</i> <sup>2</sup>	42	303 (59,6)	194 (38,2)	11 (2,2)	508
<i>chamberlini</i>					
(Wheeler, 1903; Buschinger & Francoeur, 1983)	4	62 (49,2)	62 (49,2)	1 (1,6)	126
<i>diversipilosus</i>					
(Alpert & Akre, 1973)	?	4187 (78,1)	995 (17,8)	220 (4,1)	5362
<i>nitidulus</i>					
(Buschinger & Winter, 1976)	34	757 (76,8)	203 (20,6)	26 (2,6)	986

<sup>1</sup> N = nombre de colonies examinées, incluant des fondatrices seules.

<sup>2</sup> Comprend les adultes obtenus des couvains mis en élevage.



Toutes les espèces de ce genre vivent en étroite dépendance avec une seule ou différentes fourmis hôtes (tableau V) dont les nids, plus volumineux, abritent leurs propres nids. Elles ont ainsi conservé un instinct minimal de territorialité, gardant leur couvain isolé des contacts de l'hôte. Il s'agit d'une différence fondamentale entre la xénobiose et les autres formes de parasitisme social. En outre, elles se révèlent phylogénétiquement plus éloignées des espèces hôtes que ne le sont les parasites sociaux temporaires ou permanents et les formes dulotiques. Ainsi, 4 des 7 *Formicoxenus* utilisent des hôtes qui appartiennent à une sous-famille différente de la leur.

Ces xénobiontes soignent et nourrissent eux-mêmes leur couvain dans des petites chambres, souvent difficiles à localiser. Celles-ci sont construites ou aménagées en général dans le sol minéral (sable ou argile) ou dans la matière organique morte (bois pourri, mousse). Les espèces de *Formicoxenus* qui ont fait l'objet d'observations se montrent apparemment incapables de butiner des sources habituelles d'aliments liquides ou solides hors du nid de la colonie hôte, ou du moins d'en collecter suffisamment pour survivre sans le support indirect de cette dernière. Des butineuses circulant dans un milieu artificiel peuvent recueillir à l'occasion diverses substances.

Elles soutirent plutôt l'essentiel de leur nourriture soit en sollicitant un échange trophallactique par des approches caractéristiques (montage et lèchage par l'arrière ou le côté) des ouvrières hôtes, soit en s'accaparrant furtivement une part du liquide régurgité pendant un échange similaire entre deux ouvrières hôtes. D'autre part, elles apportent à leurs larves des particules de nourriture solide (morceaux d'arthropodes) préparées par ces mêmes ouvrières hôtes. Il semble qu'elles puissent attaquer le couvain hôte si nécessaire ou utiliser ses cadavres, car nous avons vu des larves de *Formicoxenus provancheri* et de *F. quebecensis* avec des restes de couvain de *Myrmica*. Colingwood (1979) rapporte que *F. nitidulus* en captivité détruit des larves de *Leptothorax*. Enfin, des échanges trophallactiques entre xénobiontes sont connus pour *F. provancheri* (nouvelles données) et pour *F. diversipilosus* (Alpert & Akre, 1973). Ce comportement semble moins fréquent que chez les espèces non-parasites. Des conditions inadéquates de développement les incitent à dévorer leur propre couvain.

Le développement des organes de reproduction varie quelque peu avec les catégories de femelles, à l'échelle du genre. Le nombre d'ovarioles reste réduit chez les ergatomorphes et la présence du réceptacle séminal rare; toutefois

TABLEAU V

Comparaison de quatre caractéristiques biologiques chez les espèces du genre *Formicoxenus*

Espèce	Hôte	Mâle	Chromosomes (2n)	Ergatomorphes à 6 ovarioles et spermatheque
<i>F. provancheri</i>	<i>Myrmica incompleta</i> <i>Myrmica fracticornis</i>	Ailé et normal	22	Fréquentes
<i>F. quebecensis</i>	<i>Myrmica alaskensis</i>	Ailé et normal, ou aptère et faiblement ergatoïde	28	Fréquentes
<i>F. chamberlini</i>	<i>Manica mutica</i>	Aptère et faiblement ergatoïde	28	Rares
<i>F. nitidulus</i>	Groupe <i>Formica rufa</i> <i>Formica exsecta</i>	Fortement ergatoïde	30	Rares
<i>F. diversipilosus</i>	<i>Formica obscuripes</i> <i>Formica haemorrhoidalis</i> <i>Formica integroides</i>	Fortement ergatoïde	?	Rares
<i>F. hirticornis</i>	<i>Formica obscuripes</i>	Fortement ergatoïde	?	?
<i>F. sibiricus</i>	<i>Formica pisarskii</i>	Inconnu	?	?



les espèces du groupe *provancheri* produisent régulièrement des ergatomorphes avec des organes complets, donc capables d'assurer la fonction de reproductrice active (tableau V). Par contre, les intermorphes des espèces étudiées ressemblent plus aux gynomorphes en possédant en général le nombre maximal de 6 ovarioles, trois par ovaire, et une spermathèque bien développée.

L'analyse de nos échantillons de colonies naturelles indique que les gynomorphes désaillées, ainsi qu'un fort pourcentage des intermorphes sont inséminées; cette observation se vérifie chez toutes les espèces, sauf dans les cas de *F. hirticornis* et de *F. sibiricus* pour lesquelles ce genre de données manquent encore. Autant que l'on puisse en juger, chaque colonie contient une seule femelle féconde et, souvent, un certain nombre de reproductrices potentielles inséminées, mais infécondes. Ces dernières peuvent devenir fécondes seulement lorsque la reine active disparaît, ou bien si elles quittent le nid parental pour fonder leur propre colonie ailleurs dans le même nid hôte ou dans un autre nid hôte. Récemment Elgert & Rosengren (1977), puis Elgert (1981) ont montré que *nitidulus* peut suivre les pistes chimiques de son hôte, ce qui ouvre la porte à de nouvelles explications sur la dissémination des xénobiontes. Staeger (1925) avait déjà montré que toutes les castes de ce xénobionte pouvaient suivre les pistes (véritables routes) de *Formica pratensis* et même les quitter parfois pour butiner dans les environs, sans la présence des hôtes. La récolte de reproductrices isolées dans une colonie hôte indique la possibilité de fondation par une femelle seule. Le fait qu'une même colonie hôte abrite plusieurs colonies différentes de *Formicoxenus* laisse croire également à la possibilité du bouturage.

La disparition des ailes chez la majorité des mâles et des reproductrices a sans doute influencé la biologie de la reproduction. On sait pour quelques espèces que les femelles ailées et les intermorphes manifestent un comportement d'appel sexuel lorsqu'elles se tiennent à l'extérieur du nid de l'hôte. Elles attirent alors les mâles au moyen d'une phéromone produite par la glande à poison (Buschinger, 1976b; Buschinger *et al.*, 1980). En outre, nous avons noté des tentatives d'accouplements par des mâles aptères, à l'intérieur du nid de *quebecensis*. On ignore si un vol nuptial existe encore chez les espèces du groupe *provancheri* qui peuvent produire simultanément des mâles et des gynomorphes ailés, ou bien si les gynomorphes ailées inséminées au sol effectuent un vol.

Suit maintenant un résumé de la biologie connue des différentes espèces.

### *Formicoxenus provancheri*

Cette fourmi se développe habituellement dans des colonies prospères et polygynes (polygynie fonctionnelle) de *Myrmica incompleta* Provancher (= *brevinodis* Emery, Francœur & Béique, 1966). Kannowski (1957) rapporte un cas d'association avec *Myrmica fraticornis*. Plusieurs auteurs (Wheeler, 1901, 1903, 1910; Holliday, 1904; Buschinger *et al.*, 1980) ont publié des études parfois détaillées sur sa biologie. Nous rapportons ici des observations effectuées en nature et en laboratoire sur deux populations de colonies provenant chacune d'une zone rocheuse et humide d'un pâturage. La première provient de la municipalité de Saint-Augustin, à proximité de la localité d'origine de l'holotype, dans l'actuelle région métropolitaine de Québec, et l'autre, de la région de Lac Mégantic, au sud du Québec, près de la frontière du Maine (É.-U.).

Les chambres de *provancheri* furent trouvées dans le sol, soit sous des herbes et des mousses, soit sous des roches, fréquemment dans la périphérie du nid hôte. Selon la taille des colonies, elles possèdent un diamètre de 0,5 à 3,0 cm. Toujours des galeries et des chambres de l'espèce hôte les entourent ou les jouxtent. Des chambres voisines à l'intérieur du nid de la *Myrmica* hôte peuvent appartenir à une même colonie ou, le plus souvent, à des colonies différentes, issues ou non d'une colonie mère. Des bagarres fréquemment observées entre individus de 2 chambres voisines supportent cette dernière interprétation. La possibilité que des colonies deviennent polycaliques ou bien forment des boutures demeure encore à démontrer. Kannowski (1957) mentionne un cas où une colonie semblait vivre seule parce que son nid n'était pas directement associé à un nid de *Myrmica*. Nos observations en nature sur cette espèce et sur *quebecensis* indiquent qu'il s'agirait d'une situation essentiellement temporaire, suite à un déménagement récent de la colonie hôte.

Des colonies de *provancheri* récoltées dans le nid d'une seule colonie hôte peuvent être fusionnées dans des nids artificiels après des combats plus ou moins importants. Alors des individus se manifestent une intolérance réciproque très visible: ce sont des reines actives ou potentielles. Devant l'impossibilité de s'isoler physiquement des *Myrmica* hôtes, les membres d'une même colonie interdiront avec agressivité à ces dernières l'accès à l'espace environnant immédiatement leur couvain, comme d'ailleurs aux *provancheri* étrangers. Ils peuvent par contre y incorporer des larves de *Myrmica* qui servent peut-être de nourriture au couvain de *provancheri*; fait certain, ce dernier est pourvu de nourriture

solide. Les adultes peuvent dévorer leur couvain lorsque la cohésion sociale semble perdue par suite de bouleversements trop intenses et répétés dans le nid ou sous l'action de conditions inadéquates de développement. Un cas d'échange trophallactique fut observé entre deux individus.

Des *provancheri* furent souvent observés rampant sur le corps, 3 à 5 fois plus grand, de leurs hôtes et le léchant vigoureusement. Wheeler (1910) a déjà noté que, durant ce léchage (shampooing), le xénobionte reçoit de la nourriture régurgitée de son hôte. Nos observations en laboratoire laissent croire que ce léchage de l'hôte représente peut-être une forme de comportement d'apaisement. Lorsqu'une ouvrière de *F. provancheri* approche de front une *Myrmica* au repos, elle touche d'abord une antenne. Habituellement, la *Myrmica* recule brusquement ou chasse le xénobionte. Par contre, si ce dernier approche par l'arrière ou sur le côté, il commence immédiatement à lécher les pattes et le corps de la *Myrmica*, en se dirigeant vers la tête pour finalement atteindre la base des mandibules, sans aucun contact avec les antennes de la *Myrmica*. Cette dernière peut alors lever légèrement la tête permettant à l'autre de lécher la base d'une mandibule et, ainsi, atteindre les autres pièces buccales. La *Myrmica* ouvre alors les mandibules et régurgite une gouttelette de nourriture au xénobionte. Par ailleurs, l'échange de nourriture entre 2 *Myrmica* lui procure une occasion plus facile de s'approvisionner subrepticement. En laboratoire, nous avons pu constater que les *provancheri* circulant dans les chambres de *M. incompleta* manifestent parfois une forte agressivité en s'attaquant au scape d'une antenne, allant jusqu'à déplacer l'hôte qui essaie de rester plaqué au sol, comme dominé. Parfois juchées sur le dos de la *Myrmica*, elles la retiennent alors durant de longs moments.

Les reproducteurs de *provancheri* sont des mâles ailés normaux qui peuvent féconder n'importe quelle forme femelle pourvue d'une spermathèque. Aucun mâle aptère ne fut produit parmi les 140 obtenus en élevage. La production de gynomorphes reste très rare, comparée aux autres catégories de femelles (tableau IV). Des 32 échantillons récoltés en nature (en 1979, 1983 et 1984) dans les deux localités déjà citées, 3 n'ont fourni que 4 gynomorphes désaillées et 3 pupes. Seulement 2 des 24 colonies gardées en laboratoire pendant des périodes variables de temps ont produit quelque 17 adultes et 2 pupes de femelles ailées; ces 2 colonies très prospères provenaient d'un même nid hôte. Par contre, les intermorphes représentent environ 36% des adultes. Les individus avec un tronç d'ergato-

morphe (formes 2 à 4) constituent la majorité des intermorphes.

Les intermorphes, comme les gynomorphes, possèdent généralement deux ovaires de trois ovarioles et une spermathèque. La plupart d'entre elles sont inséminées. Cependant, une seule femelle par colonie semble féconde, exerçant la fonction de reproductrice active (true queen). Fait inhabituel chez les formicides, les ergatomorphes possèdent aussi en général 6 ovarioles (rarement 5 ou 7), mais environ les deux tiers seulement ont une spermathèque. Cette espèce se caractérise donc par une monogynie fonctionnelle et un polymorphisme marqué des reproductrices actives (Buschinger, 1968; Buschinger *et al.*, 1980).

On a pu observer en laboratoire des intermorphes manifestant un comportement d'appel près de leur nid, ainsi que leur accouplement. Au moins une partie des femelles inséminées semble retourner dans la colonie mère et y demeurer. Nous avons aussi trouvé en nature des reproductrices seules, apparemment en voie de fonder leur propre colonie.

#### *Formicoxenus quebecensis*

Cette nouvelle espèce vit dans des colonies prospères et le plus souvent polygynes (polygynie fonctionnelle) de *Myrmica alaskensis* Wheeler (= *kuschei* Wheeler). Des individus furent trouvés circulant dans les chambres et les galeries de l'espèce hôte qui habite les souches et les branches pourries jonchant le sol, ainsi que dans la terre et sous les mousses. Elle creuse en particulier des galeries le long des racines de conifères, où elle entretient des pucerons. Des colonies de *quebecensis* furent trouvées dans de petites chambres creusées dans le bois mort et dans des amas adjacents de mousses, dans l'humus sous-jacent à la litière ou plus rarement sous une roche. Deux des 27 échantillons furent récoltés chacun dans un nid abandonné de *M. alaskensis*. On suppose que les colonies de *Myrmica* avaient déménagé dans un meilleur site de nidification et que les *Formicoxenus* ne les avaient pas encore rejointes, ou bien que la colonie hôte s'était éteinte. Une colonie ne peut survivre sans hôte en laboratoire.

Les relations de *quebecensis* avec son hôte semblent essentiellement identiques à celles de *provancheri*. Vivant dans un nid artificiel, des ergatomorphes et des intermorphes vont régulièrement dans les chambres de la *Myrmica* hôte où elles s'activent constamment. Après les avoir montées, elles les léchent avidement jusqu'à ce qu'elles atteignent finalement les pièces buccales et reçoivent alors de la nourriture régurgitée. Par-

fois, elles se limitent à tâtonner les joues et les antennes de l'hôte avec leurs propres antennes. *F. quebecensis* exhibe une forte tendance à se coucher sur le dos de son hôte et à lui enlacer le thorax de ses 6 pattes. Elles peuvent même s'associer à 3 dans ce manège, écrasant ainsi la *Myrmica*. S'agirait-il d'une méthode d'apaisement ou de domination? On a vu des *Myrmica* lécher le xénobionte. Comme pour *provancheri*, nous avons observé des adultes qui tritureraient leurs propres larves et pupes mortes, ou bien des larves en train de manger des morceaux de pupes. Ce comportement fut probablement induit par des conditions initiales d'élevage inadéquates. Ces observations montrent simplement que les larves ingurgitent des particules solides, apportées par les adultes. Ces derniers lèchent des cadavres frais de drosophiles, mais sans essayer de les dépecer.

*F. quebecensis* produit 2 sortes de mâles: une forme normale ailée et une forme aptère légèrement ergatoïde. Toutes 2 apparaissent en nombre à peu près égaux dans 7 colonies élevées en laboratoire, alors que 9 autres produisirent seulement quelques mâles aptères. Les gynomorphes restent rares en nature. Seulement 3 des 42 échantillons récoltés jusqu'à maintenant contenaient une gynomorphe désailée. Sur 16 colonies gardées en élevage et produisant de nombreuses intermorphes parmi les pupes femelles, une seule donna quelque 8 pupes de gynomorphes.

La majorité des colonies récoltées semblait contenir une seule reine intermorphique, au gastre distendu signalant une ovogénèse en cours. L'une des 3 gynomorphes désailées fut disséquée: bien qu'inséminée, elle n'était pas la reproductrice active de sa colonie. Cette espèce offre aussi une série de formes intermorphiques dominée par les catégories 2 à 4. Les ergatomorphes apparaissent plus abondantes que les intermorphes par une marge de 22% (tableau IV). La dissection de 63 spécimens frais provenant de plusieurs colonies révèlent les possibilités suivantes: a) une gynomorphe désailée possédait 6 ovarioles en début de croissance et une spermathèque pleine; b) une intermorphique supérieure de forme 8 avait 6 courts ovarioles et un réceptacle rempli de sperme; c) 17 intermorphes de forme 4 présentaient 6 ovarioles et une spermathèque; un seul spécimen avait un réceptacle séminal vide, alors que 3 autres offraient des ovarioles en phase de croissance (comme chez la gynomorphe); une reine fonctionnelle affichait de très longs ovarioles et des corps jaunes; d) 4 ergatomorphes avaient 6 courts ovarioles et une spermathèque pleine; les ovarioles de l'une d'elles étaient légèrement en croissance; e) 36 ergatomorphes présentaient 6 courts

ovarioles et un réceptacle séminal vide; f) 4 ergatomorphes avaient 6 ovarioles courts, mais pas de spermathèque.

Ainsi, comme chez *provancheri*, la plupart des femelles reproductrices sont des intermorphes ou même des ergatomorphes, et un nombre considérable de femelles inséminées restent infécondes à l'intérieur des nids. Nous pensons que les quelques spécimens avec des ovarioles en croissance quittent probablement la colonie au printemps pour tenter d'établir leur propre colonie.

L'organisation sociale de *quebecensis* apparaît également similaire à celle de *provancheri*. On a trouvé quelques nids de *Myrmica alaskensis* abritant 2 ou 3 colonies de xénobiontes. Lorsque placés ensemble dans un nid artificiel, leurs membres ont souvent été vus en train de se battre, en particulier les intermorphes au gastre distendu (reines ou individus avec ovarioles en croissance?).

On ne connaît encore rien du comportement d'accouplement ou de la fondation des colonies, si ce n'est les tentatives d'accouplement des mâles aptères, à l'intérieur d'un nid artificiel.

#### *Formicoxenus chamberlini*

Wheeler (1904), puis Buschinger & Francœur (1983) ont présenté des informations fragmentaires sur la biologie de ce xénobionte dont l'espèce hôte est une grande fourmi terricole et plutôt xérophile, *Manica mutica*. Cette dernière niche dans des milieux ouverts, gazonnés ou faiblement arbustifs, et des forêts de conifères plus ou moins ouvertes. Les nids sont construits dans la terre, sous des roches ou des surfaces plus ou moins recouvertes de végétation; des cratères de déblais signalent souvent leur présence (observations complémentaires de Buschinger & Francœur, 1983, au Utah).

Les habitudes de nidification et le comportement alimentaire de *chamberlini* apparaissent similaires à ceux du groupe *provancheri*. Nous avons trouvé des chambres creusées dans le sol, entourées des galeries du nid de l'hôte où le xénobionte circule librement. En laboratoire, il obtient de la nourriture régurgitée de la *Manica* hôte; nous n'avons noté aucun échange trophactique entre les *chamberlini*. Leur agressivité semblait moins forte envers leur hôte que celle des espèces du groupe *provancheri*.

Le mâle ressemble beaucoup au mâle aptère de *quebecensis*, mais apparaît plus ergatoïde surtout par les caractéristiques des antennes, du pronotum et du propodéum. La forme gynomorphe semble aussi rare que dans le groupe *provancheri*

(tableau IV). Nous avons vu une seule gynomorphe pour une récolte de 98 spécimens. Les intermorphes inférieures apparaissent aussi fréquentes que les ergatomorphes, tandis que les formes supérieures restent rares, comme dans le cas des deux espèces précédentes.

Les intermorphes possèdent généralement 6 ovarioles et une spermathèque, alors que les ergatomorphes n'ont que 2 ovarioles et pas de réceptacle séminal. Nous ne pouvons déterminer si *chamberlini* présente une monogynie fonctionnelle, parce que notre échantillonnage s'est fait en août pendant que les mâles et les nouvelles femelles habitaient encore les nids. Nous avons trouvé 2 intermorphes avec une spermathèque remplie, mais dont les ovarioles étaient courts. Ces spécimens auraient pu être inséminés peu de temps avant leur capture, ce qui permet de soutenir que l'accouplement peut se faire à l'intérieur ou près du nid parental. Le comportement sexuel et le mode de fondation de nouvelles colonies demeurent inconnus.

#### *Formicoxenus nitidulus*

La biologie de ce xénobionte européen s'avère la plus connue et la mieux documentée dans le genre. Les principales espèces hôtes sont *Formica rufa*, *F. polyctena*, *F. lugubris*, *F. aquilonia* et *F. pratensis*; il peut vivre aussi avec *F. truncorum* et *F. exsecta* (Wheeler, 1910; Stitz, 1939; Buschinger & Winter, 1976). Les sites de nidification à l'intérieur des monticules en chaume de ces *Formica* peuvent être des brindilles creuses, des tiges d'herbacées, des cônes de pins, des cocons vides de cétoines (coléoptères), le bois et l'écorce de souche d'arbre.

Les ouvrières de *nitidulus* sont capables de voler de la nourriture, lors d'un échange trophallactique entre ouvrières *Formica*, et de solliciter de la nourriture directement des ouvrières de l'espèce hôte (Staeger, 1925; Buschinger, 1976a). Même les mâles peuvent demander de la nourriture à leurs hôtes. Laissées à elles-mêmes, les ouvrières de *nitidulus* peuvent prendre du miel ou même lécher la surface huileuse d'une noisette (Staeger, 1925). Elles mangent souvent leur propre couvain en captivité. Dans des colonies mixtes expérimentales de *F. nitidulus* et d'ouvrières de *Leptothorax acervorum*, ces dernières nourrissent les larves de *Formicoxenus* avec des particules d'aliments solides comme elles le feraient pour leur propre couvain. Les larves consomment ces sources de protéines, généralement des restes d'insectes, selon leur habitude (Buschinger, 1976a).

Les femelles présentent une série complète d'intermorphes, dont l'abondance moyenne ap-

paraît similaire à celle de *diversipilosus* (tableau IV). Alors que les intermorphes et les gynomorphes possèdent le nombre caractéristique de 6 ovarioles et une spermathèque, les ergatomorphes ont habituellement 2 ovarioles et pas de spermathèque. En fait, une spermathèque fut trouvée chez seulement 3 des 128 ergatomorphes disséquées (Buschinger, 1976a).

L'organisation sociale chez *nitidulus* consiste en une monogynie fonctionnelle (Buschinger & Winter, 1976); de façon constante, il n'y a qu'une seule intermorphe ou gynomorphe féconde par colonie, et souvent quelques reines potentielles additionnelles, inséminées mais infécondes. Fréquemment, un monticule de *Formica* héberge quelques colonies séparées, dont les membres se battent lorsque mis en présence artificiellement. Aucune donnée n'est encore disponible sur la polycalie ou le bourgeonnement; cependant, la fondation de colonies par de jeunes reines seules apparaît fréquente (Buschinger & Winter, 1976).

Le comportement sexuel fut décrit par Buschinger (1976b). Il implique un appel avec production de phéromone par les jeunes femelles installées au sommet du nid de l'espèce hôte. Stumper (1918) rapporte que *nitidulus* feint souvent la mort quand elle est attaquée, alors que Staeger (1925) signale qu'elle peut en outre soulever le gastre, sortir l'aiguillon au bout duquel apparaît alors une gouttelette de liquide. Il s'agirait pour l'attaquant d'un répulsif dont la volatilisation serait facilitée par la membrane dorsale de l'aiguillon.

#### *Formicoxenus diversipilosus*

La biologie de cette fourmi, qui s'apparente à celle de *nitidulus*, a fait l'objet d'études sur des populations de l'état de Washington (Smith, 1939, 1956; Alpert & Akre, 1973), ainsi que du parc Yellowstone, au Wyoming (Buschinger, 1979; sous le nom de *hirticornis*). Ses espèces hôtes sont *Formica obscuripes*, *F. haemorrhoidalis* et *F. integroides* (Snelling, 1965; sous le nom de *hirticornis*), qui construisent des monticules de chaume, souvent autour d'une souche d'arbre. C'est à l'intérieur de ceux-ci que *diversipilosus* aménage ses chambres dans des brindilles creuses, des touffes de racines et de brindilles mêlées de terre, ou des amas de matières organiques végétales en décomposition. Elle habite aussi des cavités dans l'écorce et le bois de la souche centrale des monticules. Smith (1956) rapporte la présence d'un nid dans du bois pourri près d'une colonie de *F. obscuripes*.

Alpert & Akre (1973) ont étudié les relations de *diversipilosus* avec ses hôtes. Elle est capable de voler de la nourriture quand 2 ouvrières de

*Formica* s'en échangent ou d'en obtenir directement des pièces buccales d'une ouvrière hôte. Ils observèrent en outre que ce xénobionte peut s'alimenter lui-même de miel, d'eau sucrée, de sucre et d'agar, mais dédaigne les insectes morts. Si une colonie devient déclinante, les adultes attaquent et dévorent leur propre couvain. Des échanges trophallactiques existent entre eux.

Les femelles offrent une série complète de formes intermédiaires entre l'ergatomorphe et la gynomorphe, mais leur importance relative semble moins grande que chez les espèces plus primitives (tableau IV). Les intermorphes supérieures demeurent les plus rares. L'étude de Buschinger (1979) laisse croire à une monogynie fonctionnelle. Les 4 ergatomorphes disséquées possédaient 2 ou 3 ovarioles, mais pas de spermathèque, comme chez *chamberlini*. L'éthologie de l'accouplement ressemble à celle de *nitidulus* (Alpert & Akre, 1973). Le comportement d'appel de la femelle n'a pas encore été observé. Le mode de fondation des colonies n'est pas élucidé. Buschinger (1979) a trouvé deux gynomorphes, désaillées et isolées, qui semblaient se comporter comme des fondatrices. L'organisation sociale observée chez ce xénobionte suggère aussi la possibilité de bouturage.

#### *Formicoxenus hirticornis*

Cette fourmi construit son nid à l'intérieur des nids de chaume de *Formica obscuripes*. On ne sait rien sur la structure des nids, de l'organisation de la colonie, et des relations entre *hirticornis* et son espèce hôte. Weber (1935) rapporte l'attaque par une ouvrière de *Formica obscuripes* d'un *hirticornis* et sa mort peu après, dans des conditions artificielles. Il est fort possible que sa biologie s'apparente beaucoup à celle de *diversipilosus*. L'examen des quelques séries disponibles de spécimens révèle l'existence de plusieurs formes habituelles d'intermorphes.

#### *Formicoxenus sibiricus*

Cette fourmi de la Sibérie orientale fut trouvée dans un monticule de chaume d'une *Formica* appelée *pressilabris* par Dlussky, en 1963. L'année suivante, celui-ci décrit l'hôte de *sibiricus* comme une nouvelle espèce sous le nom de *pisarskii*. Seulement quelques ergatomorphes représentent cette espèce dont la biologie demeure totalement inconnue.

#### PHYLOGÉNIE ET BIOGÉOGRAPHIE

L'analyse comparée des caractéristiques des espèces et des groupes d'espèces permet d'identifier une double tendance évolutive au sein

du genre et des gradients de variations pour quelques structures. Il en découle d'intéressantes conclusions et hypothèses sur la phylogénie et la biogéographie des *Formicoxenus*.

#### Les groupes d'espèces

La reconnaissance de groupes d'espèces se fonde à la fois sur des ressemblances et des différences présentées par les espèces dans les éléments qualitatifs et quantitatifs de leur morphologie et de leur biologie. Le tableau VI condense les caractères les plus significatifs du point de vue de l'évolution. On trouvera d'autres détails dans la description formelle des groupes et des espèces.

Le groupe *provancheri* offre la forme la plus primitive du genre. Cette interprétation se justifie par l'isolement biométrique de son habitus (fig. 19: IC > 78; fig. 20: IC ≥ 85), son association au genre primitif *Myrmica* et la relation générale de ses caractères avec ceux des autres groupes, en particulier l'amorce de l'évolution régressive du mâle vers l'ergatomorphie. Seules ces espèces produisent des mâles normaux et une grande proportion d'ergatomorphes potentiellement fécondes. Au sein du genre, la tendance générale à un allongement du corps se perçoit déjà chez *quebecensis*, en particulier au niveau du tronc et du pédicelle (fig. 31, 62-63).

Le groupe *chamberlini* s'apparente nettement au groupe précédent par l'habitus, la sculpture et la pilosité des femelles. La gracilité du corps augmente et se compare biométriquement à celle du complexe *hirticornis*. L'allongement du scape (fig. 29) et du pédicelle (fig. 31), ainsi qu'une articulation moins grande du postpétiole au gastre sont également significatifs à cet égard. Bien que l'ergatomorphie soit plus avancée, le mâle reste fortement similaire au mâle intermédiaire de *quebecensis*. On observe en particulier chez ces deux mâles la même touffe inusitée de poils sur l'aire triangulaire de l'apex du basimère (fig. 86-87). L'allongement général de la pilosité est un caractère dérivé, unique dans le genre. Les poils à marge denticulée ou à extrémité multifide augmentent en nombre.

Le groupe *nitidulus* présente un mélange révélateur d'éléments dérivés et primitifs. Son habitus se distingue par plusieurs caractères évolués: élargissement important du front (fig. 30), scapes (fig. 29) et tibias (fig. 13) plus courts, ventrum du pédicelle (fig. 65), sculpture et pilosité modifiés. Bien que *nitidulus* ait suivi une voie évolutive singulière, elle possède des caractéristiques femelles qui la relie sans aucun doute au groupe *provancheri*: alitrone ressemblant à celui de *quebecensis* (fig. 63, 65), membrane dorsale de l'ai-

TABLEAU VI

Principales caractéristiques évolutives des groupes d'espèce du genre *Formicoxenus*

Caractères	Groupes			
	<i>provancheri</i>	<i>chamberlini</i>	<i>nitidulus</i>	<i>hirticornis</i>
Généraux				
1. Genre hôte	<i>Myrmica</i>	<i>Manica</i>	<i>Formica</i>	<i>Formica</i>
2. Aile antérieure cellule cubitale cellule discoïdale	plus trapue trapue et arquée grande	inconnue (probablement assez semblable à celles du groupe <i>provancheri</i> )	plus élancée plus allongée et droite petite	plus élancée plus allongée et droite petite
3. Nombre de chromosomes ( $2n$ )	22 et 28	28	30	inconnu (30-34?)
4. Articulation du post- pétiole au gastre	grande	moins grande	moyenne	petite
Des femelles				
5. Gracilité du corps	forme plus compacte	forme plus élancée	forme plus élancée	forme élancée
6. Pilosité du corps	abondante, de longueur moyenne	très abondante et longue	réduite et courte	assez abondante et courte
type de poils	plutôt effilés, marge parfois denticulée, à extrémité simple ou multifide	effilés ou élargis et denticulés, à extrémité multifide	fins et simples	fins et simples ou larges et multifides
7. Sculpture du corps (gastre exclus)	costée-aréolée	plus costée-aréolée	absente, sauf sur les joues où elle est costée et aréolée- réticulée	aréolée-réticulée

TABLEAU VI (suite)

Caractères	Groupes			
	<i>provancheri</i>	<i>chamberlini</i>	<i>nitidulus</i>	<i>hirticornis</i>
8. Aiguillon: stylet	long, membrane postéro-dorsale	moins long, membrane postéro-dorsale	court et compact, membrane postéro-dorsale	court et élancé, sans membrane dorsale
gonostyles	allongés segment apical long et peu distinct	allongés segment apical court et digitiforme	trapus segment apical long et digitiforme	courts et trapus segment apical court et moins distinct
9. Pétiole	trapu et haut sommet anguleux	allongé et bas sommet arrondi	trapu et haut sommet anguleux lamelle ventrale	allongé et bas sommet arrondi
10. Postpétiole	volumineux et transverse	moins volumineux	court et transverse épine ventrale	réduit, avec ou sans épine ventrale
Des mâles				
11. Forme	normale et intermédiaire	intermédiaire	ergatoïde	ergatoïde
12. Socii	allongés poils longs et nombreux	trapus et pubescents poils très longs et nombreux	réduits poils courts et clairsemés	absents
13. Paramères	plus longs que les valves internes, moitié apicale des télomères bien développée	idem	faiblement plus longs que les valves internes, moitié apicale des télomères peu développée	égaux aux valves internes, moitié apicale des télomères peu développée

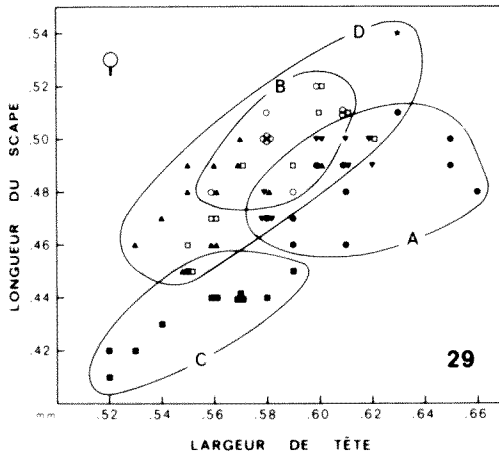


Figure 29. Variations de la longueur du scape par rapport à la largeur de la tête chez les ergatomorphes du genre *Formicoxenus*. A. groupe *provancheri*: (●) *provancheri*, (▼) *quebecensis*. B. groupe *chamberlini*: (○) *chamberlini*. C. groupe *nitidulus*: (■) *nitidulus*. D. groupe *hirticornis*: (▲) *diversipilosus*, (□) *hirticornis*, (★) *sibiricus*.

guillon, dorsum du pédicelle, costae des joues, paramères plus longs que les valves internes. Ce fait constitue une clef essentielle pour comprendre les relations phylogénétiques entre les *Formicoxenus*. En dépit de leurs particularités, les scapes et le pédicelle présentent des valeurs qui s'alignent sur celles du groupe *provancheri* (fig. 29, 31). Le scape des *nitidulus* femelles est le plus court dans le genre, d'où une forme plus massive; par contre, chez le mâle ergatoïde, la longueur du scape s'avère intermédiaire entre celle des groupes *provancheri* et *hirticornis*. On note également des caractères ou des tendances identiques à ceux du groupe *hirticornis*, entre autres l'articulation moins importante du gastre, la sculpture aréolée-réticulée de la moitié postérieure des joues et autour des yeux, la pilosité fine, la forme de l'aile antérieure, le mâle ergatoïde, l'association au genre *Formica*. Le phénomène de la réduction (abondance ou taille) de plusieurs éléments et le syndrome du pédicelle sembleraient indiquer un potentiel évolutif vers un parasitisme encore plus poussé.

Le groupe *hirticornis* apparaît comme le plus récent dans le genre par l'habitus du corps, le type de sculpture et son développement sur les appendices, la pilosité, la forte réduction de l'articulation du gastre, les genitalia mâles et probablement un nombre plus élevé de chromosomes. La dominance des poils courts et multifides au détriment des poils fins laisse croire que le complexe *hirticornis-sibiricus* serait plus évolué que *diversipilosus*. Par contre, chez cette

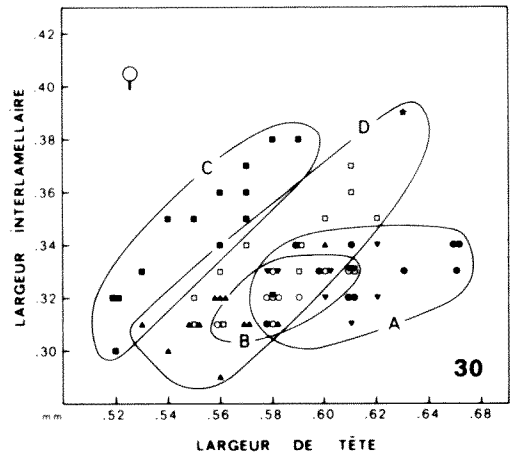


Figure 30. Variations de la largeur interlamellaire par rapport à celle de la tête chez les ergatomorphes du genre *Formicoxenus*. Symboles des espèces comme à la figure 29.

dernière, l'uniformisation de l'épaisseur des rides de la sculpture (voir fig. 10, 55-56) semble un processus plus évolué qui se traduit par un réticulum plus régulier et des rosettes pilifères moins accentuées. L'épine ventrale du postpétiole chez *sibiricus* apparaît comme un caractère récent et nettement secondaire, dérivé directement de la forme du sternum affichée par les deux autres espèces. Ce type de sternum s'apparente à celui de *quebecensis*. Les indices du pétiole et du postpétiole indiquent une tendance différente de variations dans le genre (fig. 31). Ces relations devront être révisées à la lumière de nouvelles données sur les espèces moins connues.

#### Dualité interne du genre

Le tableau VII présente les caractéristiques différentielles des deux branches évolutives identifiées à l'intérieur du genre *Formicoxenus*. À cause du nombre limité d'espèces, nous n'avons pas jugé utile de traduire ce phénomène dans la nomenclature par la création de deux sous-genres.

La branche P rassemble des espèces ayant conservé des caractères plus primitifs, en particulier au niveau de l'habitus du corps, des ailes antérieures, de la sculpture, de la pilosité, du postpétiole, du type de mâle. Par ailleurs, on note des tendances évolutives propres. Le corps, les ailes, l'aiguillon et la capsule génitale demeurent plus robustes. La sculpture évolue vers une forme plus costée. Dans l'ordre suivant des espèces *provancheri* → *quebecensis* → *chamberlini*, des tendances à l'augmentation se manifestent dans la longueur des scapes et de la pilosité, dans le nombre de poils à extrémité multifide ou à marge



denticulée. Inversement, la largeur de la tête et la hauteur du pétiole des femelles, la longueur des articles du funicule et des socii des mâles diminuent. Les ocelles des mâles atteignent un développement maximal chez *quebecensis* (tableau I). La forme la plus évoluée de cette branche est *chamberlini* dont l'isolement serait probablement assez ancien.

Dans la branche E, on observe une transformation de la forme du corps, des ailes antérieures, de l'aiguillon, de la pilosité et de la sculpture, de même qu'une réduction concomitante au niveau de plusieurs structures. On pense que cette tendance aurait provoqué l'apparition des deux nouvelles formes de poils, à partir de ceux de la branche P. Le poil fin court est une diminution d'un poil effilé simple. Le raccourcissement de la tige d'un poil élargi, à marge denticulée et à extrémité bi- ou trifide conduit à une forme en balai où toutes les subdivisions sont concentrées à l'extrémité terminale.

#### Gradients de variations morphologiques

La comparaison de diverses structures a permis de déduire des rapports phylogénétiques entre

les espèces. Reportée globalement à l'échelle du genre, elle met en évidence quelques gradients de variations à partir des espèces ayant conservé des caractères primitifs vers les espèces plus évoluées (*provancheri* → *sibiricus*).

La taille a globalement tendance à diminuer, ce qui a un impact sur des structures comme les maxilles, l'aiguillon des femelles et les genitalia mâles. De plus, le corps devient plus gracile, moins large et plus long, ce qui affecte même les ailes (fig. 15-17). La réduction de l'articulation du postpétiole au gastre, très large dans le groupe *provancheri*, s'amorce chez *chamberlini*, se continue avec *nitidulus* et atteint un maximum dans le groupe *hirticornis*. On note une augmentation de l'importance du front au niveau des lamelles avec la diminution de la largeur de la tête (fig. 30); les valeurs les plus fortes se rencontrent dans ce cas chez *nitidulus*. Le stylet de l'aiguillon d'abord long et relativement droit devient plus court et plus arqué; la membrane dorsale de l'extrémité postérieure disparaît chez le groupe *hirticornis*. Proportionnellement à la taille de la maxille, la longueur des palpes diminue.

Phénomène unique chez les formicides, une modification graduelle de la forme mâle devient

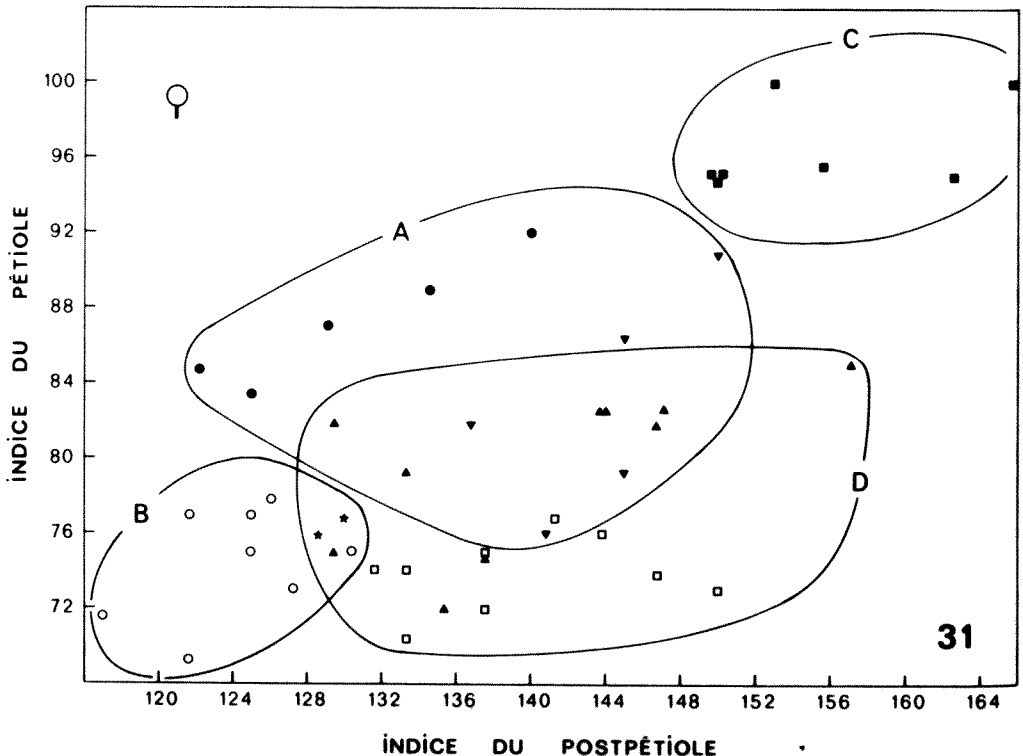


Figure 31. Évolution du pédicelle selon les variations de l'indice du pétiole par rapport à l'indice du postpétiole chez les ergatomorphes du genre *Formicoxenus*. Symboles des espèces comme à la figure 29.

TABLEAU VII

Caractérisation des deux branches évolutives identifiées dans le genre *Formicoxenus*

Caractères	Branche P	Branche E
Généraux		
1. Sous-familles des hôtes	Myrmicinae	Formicinae
2. Ailes antérieures cellule cubitale cellule discoïdale	plus trapues arquée grande	plus élancées droite petite
3. Nombre de chromosomes (2n)	22 et 28	30 et (?)
4. Taille du postpétiole et articulation au gastre	volumineuses	réduites
5. Taille du corps	plus grande	plus petite
6. Profil de l'alitronc	haut et convexe	bas et droit
Des femelles		
7. Pilosité	plus longue, à formes différentes	plus courte, à formes différentes
8. Sculpture	costée-aréolée, sans rosettes pilifères	aréolée-réticulée avec rosettes pilifères
9. Aiguillon	plus long et droit	plus court et convexe
10. Diamètre des yeux	proportionnellement plus grand	proportionnellement plus petit
11. Pilosité à l'apex du gastre	régulière	en touffe
Des mâles		
12. Forme	normale et intermédiaire	ergatoïde
13. Socii	développés	régressés
14. Paramères	allongés	raccourcis
15. Cuspis des volselles	plus grand	plus petit

apparente à l'échelle du genre. Les espèces du groupe *provancheri* produisent des mâles ailés, leptothoraciformes. Chez *F. quebecensis* et *F. chamberlini*, on trouve des mâles aptères qualifiés d'intermédiaires. Ceux-ci présentent non seulement une réduction de l'alitronc, mais aussi un début de transformation des structures qui tend vers la forme ergatoïde. Enfin, les mâles des groupes *nitidulus* et *hirticornis* ressemblent fortement à des ergatomorphes. Cette réduction du dimorphisme sexuel s'accompagne de modifications de l'extrémité du gastre des mâles ergatoïdes: les genitalia au repos sont plus rentrés dans le gastre; les télomères sont réduits; les poils sont moins nombreux et plus courts sur la huitième sternite; les socii régressent chez *nitidulus* et disparaissent chez *diversipilosus* et *hirticornis*.

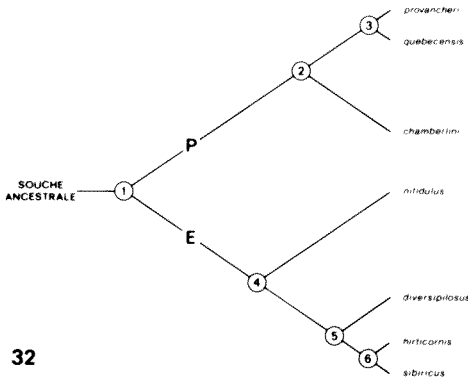
Les variations présentées par les antennes des mâles s'avèrent particulièrement intéressantes. Dans le groupe *provancheri*, elles sont

très longues et les articles 2 à 10 du funicule sont cylindriques, allongés et subégaux. Ces articles deviennent plus trapus chez *chamberlini*, mais restent encore subégaux. Les antennes des mâles ergatoïdes présentent une conformation totalement différente: comme chez les femelles, les articles 2 à 10 du funicule ont une forme trapézoïdale et leur volume augmente graduellement. L'imitation est quasi parfaite chez *nitidulus* dont le funicule se termine par une faible massue. Les mâles de *diversipilosus* et de *hirticornis* possèdent des antennes dont les derniers articles sont plus allongés mais non renflés (fig. 35-38).

#### Phylogénie

Une synthèse des observations et des interprétations accumulées jusqu'ici permet d'esquisser une phylogénie illustrée à la figure 32.

Le genre *Formicoxenus* exhibe plusieurs caractères dérivés qui unissent ses espèces consti-



32

Figure 32. Phylogénie des espèces dans le genre *Formicoxenus*. P. Branche à caractères plus primitifs : à mâles de forme normale ou intermédiaire; espèces hôtes : des myrmicines. E. Branche à caractère plus évolués : mâles de forme ergatoïde; espèces hôtes : des formicines. Autres explications dans le texte.

tutives : pilosité des yeux composés, membrane dorsale à l'extrémité postérieure du stylet de l'aiguillon (secondairement régressée chez les espèces les plus récentes), poils à extrémité multifide, présence constante de poils dressés ou subdressés sur les appendices (scapes et tibias), genitalia mâles trapus, mode de vie xénobiotique, production régulière et importante d'intermorphes. De plus, les gradients de variations évolutives mis en évidence pour plusieurs structures, en particulier pour la transformation d'un mâle normal en mâle ergatoïde, renforcent les liens génériques entre les espèces.

Le prototype de la souche ancestrale aurait eu un habitus ressemblant à celui de *provancheri*, mais avec les caractéristiques suivantes : sculpture également costée et aréolée, pilosité moyennement abondante et longue sur le corps, à poils plus ou moins effilés et simples, et possiblement un nombre moins élevé de chromosomes (18-20). Il s'agit d'une forme libre, produisant très peu d'intermorphes et des mâles normaux. L'isolement s'établit progressivement par l'apparition de la xénobiose et de modifications morphologiques parallèles au niveau de la tête (clypéus, maxilles, yeux composés, scapes) et du gastre (aiguillon des femelles et genitalia des mâles), et par

l'amorce de l'ergatomorphie des mâles. Après l'adoption définitive d'un mode de vie xénobiotique et d'une production importante d'intermorphes, une nouvelle tendance à la variation morphologique et à la spécialisation dans la sélection des espèces hôtes se développe au point de scinder la souche ancestrale en deux lignées évolutives distinctes (fig. 32, n° 1), mais complémentaires par rapport au potentiel initial. L'une utilisera des myrmicines pour hôtes et conservera des caractères primitifs rappelant la souche ancestrale (1-3), tandis que l'autre utilisera des formicines et se spécialisera davantage dans sa morphologie (1-6), tout en conservant quelques éléments primitifs (1-4). En 2, 4 et 5, des transformations particulières surviennent dont les détails ont déjà été donnés dans les sections précédentes.

Le genre *Formicoxenus*, tel que défini maintenant, correspond donc à une lignée phylogénétique véritablement naturelle et probablement assez ancienne. Il est intéressant de constater que son évolution interne affiche, par delà les sous-familles, un parallélisme avec celui de ses hôtes : les formes les plus primitives sont associées à des genres primitifs, les formes les plus évoluées à un genre plus évolué.

*Biogéographie*

Le genre *Formicoxenus* s'est différencié dans la région néarctique à partir d'une souche illustrée en partie par *provancheri* dont la répartition est transcontinentale. Le fait que cette région recèle encore le plus grand nombre d'espèces et les formes les plus primitives supporte cette conclusion.

La lignée phylogénétique associée au genre *Formica* se spécialise d'abord en Amérique du Nord. Assez tôt, une forme encore primitive traverse en Asie par le détroit de Béring, où des transformations morphologiques particulières vont donner une espèce à caractères régressifs, *nitidulus*. Entretemps, une nouvelle poussée évolutive donne naissance dans la région néarctique à un nouveau groupe. Une forme identique à celle de *hirticornis* ira en Asie par le même chemin pour donner naissance à *sibiricus*.

**Table d'identification des formes femelles**

1. Postpétiole pourvu d'une épine sternale projetée vers l'avant. Espèces de la région paléarctique .....	2
Postpétiole sans épine sternale. Espèces de la région néarctique .....	3

2. Tête et alitronc possédant une sculpture régulière fortement réticulée (fig. 56). Postpétiole avec une épine sternale courte (fig. 67). Sibérie orientale. Associée à *Formica pisarskii* ..... *sibiricus* p. 382
- Tête et alitronc presque totalement lisses (fig. 54). Postpétiole avec une épine sternale longue (fig. 65). Eurasie. Associée aux espèces du groupe *Formica rufa* ..... *nitidulus* p. 380
3. Postpétiole volumineux, articulation au gastre de fortes dimensions impliquant environ la moitié de la hauteur du gastre vu de côté (fig. 62-64). Front et occiput ayant de fortes rides longitudinales, plus ou moins anastomosées, sans rosettes pilifères (fig. 51-53) ..... 4
- Postpétiole petit, articulation au gastre de faibles dimensions, impliquant moins du tiers de la hauteur du gastre vu de côté (fig. 65-67). Front et occiput microréticulés, avec des rosettes pilifères (fig. 55-56) ..... 6
4. Dorsum du postpétiole brillant, lisse ou faiblement coriacé. Pétiole trapu, à sommet haut et anguleux (fig. 62, 63). Pilosité du corps plus courte: poils dressés les plus longs du premier tergite gastrique  $\cong 0,8$  fois le plus grand diamètre du métafémur. Espèces associées au genre *Myrmica* ..... 5
- Dorsum du postpétiole mat, à sculpture réticulée. Pétiole élancé, à sommet bas et arrondi (fig. 64). Pilosité du corps plus longue: poils dressés les plus longs du premier tergite gastrique  $\cong 1,0$  fois le plus grand diamètre du métafémur. Associée à *Manica mutica* ..... *chamberlini* p. 379
5. Sternum du postpétiole non comprimé sagitalement, aussi long que haut (fig. 62). Épines propodéales généralement plus longues que leur base. Nombre de chromosomes,  $2n = 22$ . Associée à *Myrmica incompleta* ..... *provancheri* p. 377
- Sternum du postpétiole comprimé sagitalement, plus court que haut (fig. 63). Épines propodéales généralement plus courtes que leur base. Nombre de chromosomes,  $2n = 28$ . Associée à *Myrmica alaskensis* ..... *quebecensis* p. 378
6. Rosettes pilifères du front prononcées et bien visibles (fig. 10a, 56). Dorsum de la tête et du thorax nettement dominés par des poils courts et à extrémité multifide. Chez les ergatomorphes et les intermorphes, uniquement des poils courts et larges sur le dorsum du propodéum et le nœud du pétiole. Associée à *Formica obscuripes* ..... *hirticornis* p. 382
- Rosettes pilifères du front délicates et peu visibles (fig. 10b, 55). Dorsum de la tête et du thorax nettement dominés par des poils effilés sur le dorsum du propodéum et le nœud du pétiole. Associée au groupe *Formica rufa* ..... *diversipilosus* p. 381

### Table d'identification des formes mâles

1. Formes ayant un ptérothorax, avec ou sans ailes (fig. 72-75). Yeux composés volumineux,  $l_0 > 40$ . Trois gros ocelles, diamètre  $> 0,060$  mm. Articulation très grande du postpétiole au gastre, impliquant au moins la moitié de la hauteur du gastre vu de côté ..... 2
- Formes ergatoïdes sans ptérothorax (fig. 76-77). Yeux composés plus petits,  $l_0 < 30$ . Deux ou trois petits ocelles, diamètre  $< 0,045$  mm. Articulation réduite du postpétiole au gastre, impliquant moins du tiers de la hauteur du gastre vu de côté ..... 5
2. Forme normale à ptérothorax complètement développé, avec 2 paires d'ailes (fig. 72-73) ..... 3
- Formes intermédiaire à ptérothorax réduit dans toutes ses parties, sans ailes (fig. 74-75) ..... 4
3. Diamètre des ocelles  $< 0,086$  mm (fig. 57). Indice du scape généralement  $< 55,0$ . Sommet du pétiole élevé, distinctement plus haut que le collet de l'articulation postérieure (fig. 72) ..... *provancheri* p. 377

- Diamètre des ocelles  $> 0,096$  mm (fig. 58). Indice du scape généralement  $> 55,0$ . Sommet du pétiole affaissé jusqu'au niveau du collet de l'articulation postérieure (fig. 73)..... *quebecensis* p. 378
4. Dorsum du postpétiole entièrement lisse ou faiblement coriacé. Scape égalant environ les 2,5 premiers articles du funicule. Pilosité du corps moins abondante et plus courte, en particulier sur le ventrum de la tête, le pétiole et le postpétiole (fig. 74) ..... *quebecensis* p. 378
- Dorsum du postpétiole densément réticulé. Scape égalant au moins les 3,0 premiers articles du funicule. Pilosité du corps plus abondante et plus longue, en particulier sur le ventrum de la tête, le pétiole et le postpétiole (fig. 75) ..... *chamberlini* p. 379
5. Postpétiole sans épine ventrale. Espèces néarctiques ..... 6  
Postpétiole avec une épine ventrale. Espèces paléarctiques ..... 7
6. Rides et rosettes pilifères indistinctes sur le dorsum de la tête. Marge occipitale droite. Poils effilés sur le front (fig. 61a, 77) ..... *diversipilosus* p. 381  
Rides et rosettes pilifères bien marquées sur le dorsum de la tête. Marge occipitale convexe. Poils larges et multifides sur le front (fig. 61b) ..... *hirticornis* p. 382
7. Postpétiole avec une épine ventrale longue. Tête et tronc lisses en grande partie. Sternum du pétiole avec une lamelle antérieure. Eurasie (fig. 60, 76) ..... *nitidulus* p. 380  
Postpétiole avec une épine ventrale courte. Tête et tronc sculptés. Sternum du pétiole sans lamelle antérieure. Sibérie. (Hypothétique) ..... *sibiricus* p. 382

### Description des espèces

#### LE GROUPE *PROVANCHERI*

FORMES FEMELLES. Corps faiblement élancé. Tête peu rectangulaire, IC  $> 76$ ; marge occipitale avec une faible concavité médiane. Yeux composés pourvus de poils fins et souvent très réclinés. Moitié médiane du clypéus convexe. Scapes lisses entre les punctures pilifères. Palpes maxillaires de 5-4 articles, palpes labiaux de 3 articles. Alitrunc plutôt trapu, vu de profil; sillon métathoracique profond et ciselé chez les ergatomorphes et les intermorphes. Ailes antérieures de la gynomorphe avec une grande cellule discoïdale, parfois ouverte, et une cellule cubitale arquée; moitié distale de ces ailes trapue (fig. 15). Épines du propodéum reliées par un mince filet aux lamelles métapleurales oblongues. Pétiole trapu, nettement plus étroit que le postpétiole, à sommet haut et anguleux; saillies antéro-latérales fortes et relevées. Postpétiole et son articulation au gastre volumineux, subglobuleux; dorsum transverse, lisse et luisant au centre, d'apparence coriacé sur les côtés. Striction basale du gastre peu marquée et scrobiculée. Stylet de l'aiguillon vu de profil: bulbe plus ou moins élancé et aplati dorsalement; tige forte et longue, un peu décalée par rapport au dorsum du bulbe, apex surmonté d'une membrane courte et basse (fig. 39-40). Gonostyle allongé, avec de nombreuses microtriches; segment apical plus petit que le basal, long (fig. 45-46). Sculpture du dorsum de la tête costée-aréolée: composée de rides longitudinales, anastomosées principalement sur l'occiput et les côtés, et d'un réseau secondaire de rides transverses courtes et moins soulevées (fig. 51-52); absence de rosettes pilifères. Corps brun jaunâtre à foncé. Pilosité régulière et abondante sur le corps et les appendices; poils de longueur moyenne,  $\leq 0,12$  mm, surtout effilés et simples, parfois élargis, denticulés, à extrémité multifide; pilosité de la face ventrale des

patte plus dense, dressée et subdressée sur la face dorsale des tibiaux (fig. 12).

FORMES MÂLES. Normales ou intermédiaires. Mandibules plus ou moins courtes, ne se chevauchant jamais, parfois avec 1-2 denticules rudimentaires. Formule des palpes: 5,3. Yeux composés volumineux, IO  $> 40$ . Ocelles importants, de taille variable (tableau I). Scape égalant au plus les 2,5 premiers articles du funicule; deuxième article du funicule très allongé, la longueur  $> 2,0X$  la largeur, plus long que le premier (fig. 37). Lorsque présentes, ailes semblables à celles de la gynomorphe. Propodéum avec 2 carènes postéro-latérales allongées, directement reliées ou juxtaposées au début des petites lamelles métapleurales. Pétiole allongé; sommet abaissé et arrondi, lisse dans sa partie médiane. Postpétiole lisse et luisant, volumineux, largement relié au gastre. Genitalia typique du genre; capsule génitale en vue dorsale, paramères plus longs que les valves internes (fig. 78-79). Corps brun foncé à noirâtre. Pilosité du corps de longueur moyenne,  $\leq 0,10$  mm, courte et uniforme sur les pattes; poils longs à l'apex du 8<sup>e</sup> sternite gastrique.

Les membres du groupe *provancheri* se distinguent nettement par un corps moins élancé et un postpétiole volumineux dont l'articulation au gastre occupe presque toute la base de ce dernier. Les femelles ont un pétiole à sommet anguleux. De nombreuses ergatomorphes possèdent six ovarioles et un réceptacle séminale, pouvant assurer ainsi la fonction de reproductrice active. On connaît seulement un mâle ailé normal pour *provancheri*, tandis qu'une même colonie de *quebecensis* peut produire simultanément un mâle ailé normal et un mâle aptère légèrement ergatoïde. Il s'agit de deux espèces jumelles en particulier par l'habitue des formes femelles, mais

qui se séparent nettement par le nombre de chromosomes, l'espèce hôte, l'habitat et la biogéographie. Dans ce contexte, il s'avère intéressant de souligner que des différences morphologiques mineures, sinon triviales, peuvent avoir une valeur et une signification taxonomiques.

Ce groupe rassemble deux espèces de la région néarctique, associées au genre *Myrmica* sous des climats tempérés ou boréaux. Son territoire s'avère le plus vaste parmi ceux des autres groupes; transcontinental dans le sud du Canada, il s'étend aux États-Unis jusqu'au Massachusetts du côté est (et probablement encore plus loin, le long des Appalaches), et jusqu'au Nouveau-Mexique du côté ouest.

*Formicoxenus provancheri* (Emery) **comb. nov.**

*Leptothorax provancheri* Emery, 1895: 320, ♀. Origine: Cap-Rouge, d.r. Québec, Québec. Holotype examiné, MCSN.

*Leptothorax emersoni* Wheeler, 1901: 433-436, ♀ ♀ ♂. Origine: Colebrook, Connecticut, É.-U. Syntypes examinés, MCZ, USNM. Synonymie par Creighton, 1950, p. 279.

*Leptothorax emersoni glacialis* Wheeler, 1907: 71-72, ♀ ♀ ♂. Origine: Florissant, Colorado, É.-U. Syntypes examinés, MCZ, USNM. Synonymie par Cole, 1954, p. 241.

*Leptothorax emersoni hirtipilis* Wheeler, 1917: 515, intermorphé. Origine: Banff, Alberta, Canada. Holotype examiné, MCZ. Synonymie par Creighton, 1950, p. 279.

SYNONYMIE. Les références aux publications de Provancher (1881, 1883) faites par Emery (1895) ne sont pas valables, ni celles de Creighton (1950, p. 279). En particulier, le premier auteur ne mentionne pas de postpétiole lisse et luisant, typique chez cette espèce. Bien que l'holotype porte une étiquette manuscrite de Provancher au nom de *Myrmica tuberculum*, l'examen des spécimens de la Collection Provancher (Université Laval, Sainte-Foy, Québec) portant cette identification révèle qu'ils appartiennent tous à *Leptothorax muscorum* (Francoeur & Béique, 1966). On peut donc estimer qu'ils représentent essentiellement la forme que Provancher (1881) avait découverte sous l'écorce d'arbres et décrivait sous le nom de *M. tuberculum*. Ce dernier nom disparaît dans la révision que Provancher (1883) fit de ses travaux, alors qu'une nouvelle espèce est décrite comme *Leptothorax canadensis*, dont les types s'avèrent semblables à ceux prénommés *M. tuberculum*.

La synonymie d'*emersoni* ne suscite aucun doute. Par ailleurs, les taxons *glacialis* et *hirtipilis* illustrent une variation occidentale de *provancheri* à sculpture un peu plus forte (en particulier, rides céphaliques plus soulevées et moins anastomosées). Il faudrait de nouveaux échantillons pour déterminer définitivement leur valeur taxonomique, et en particulier leur nombre chromosomique.

FORMES FEMELLES. Rides longitudinales du front fortes, généralement bien séparées, un peu sinueuses

ou brisées, atteignant la marge occipitale et les tempes; anastomoses nombreuses; souvent une bande médiane étroite moins ridée; sculpture secondaire faible, aréolée. Formule des palpes: 5-4, 3. Alitrunc avec des rides réticulées surtout sur le pronotum. Profil du mésoscutellum de la gynomorphe un peu soulevé par rapport au scutum. Épines du propodéum bien développées, leur longueur plus grande que la moitié de la distance séparant leur base. Lamelles métapleurales grandes, plus hautes que longues. En vue dorsale, pétiole à bords parallèles; carène sternale forte. Sternum du postpétiole allongé, vu de profil plus important du côté postérieur. Aiguillon vu de profil: tige du stylet peu décalée par rapport au bulbe (fig. 39). Gonostyle: segment apical peu distinct, en continuité avec le basal; sur ce dernier, soies de différente longueur, présentes en particulier sur la marge ventrale (fig. 45). Nombre de chromosomes,  $2n = 22$ . Habitus de l'ergatomorphe, figures 51, 62, et de la gynomorphe, figure 24; mensurations aux tableaux VIII-X.

MÂLE. Forme ailée normale, leptothoraciforme. Tête faiblement ovoïde ou subrectangulaire. Ocelles de taille moyenne (tableau I). Carènes postérieures du propodéum le plus souvent soulevées et directement reliées aux lamelles métapleurales. Sommet du pétiole élevé, nettement plus haut que le collet de l'articulation postérieure. Sternum du postpétiole long, plus développé à l'arrière. Sculpture du corps principalement aréolée-réticulée, peu soulevée; rides fines plus ou moins abondantes sur la tête, longitudinales sur le front, anastomosées en polygones aileurs; mésonotum avec de petites zones lisses. Dorsum du postpétiole lisse ou faiblement coriacé sur les côtés. Volselles à pédoncule long; base de ce dernier moins antérieure par rapport au calx. Habitus, figures 57, 72; mensurations au tableau XI; genitalia, figures 78-79, 84, 90-91; socii, figure 100; plaque sous-génitale, figure 104; 8<sup>e</sup> sternite, figure 109.

ORIGINE DES SPÉCIMENS EXAMINÉS. CANADA. ALBERTA. Banff national Park: Banff (MCZ). ONTARIO. Fuller (CNC). QUÉBEC. Châteauguay: St-Antoine-Abbé (CAF, CIQ). Frontenac: Lac Mégantic (CAF). Hull: Hull (MCZ). Arthabaska: St-Louis-de-Blandford (CAF, MCZ). Mégantic: Plessisville (CIQ). Portneuf: St-Augustin (CAB, CAF). Québec: Ancienne-Lorette (CAF). St-Jean: Henryburg (CAF, CIQ). Terrebonne: Ste-Adèle (CAF, CIQ). ÉTATS-UNIS. COLORADO. Boulder Co.: Gold Hill (Left Hand Canyon) (USNM). Gilpin Co.: Tolland (USNM). Teller Co.: Florissant (MCZ). CONNECTICUT. Litchfield Co.: Colebrook (MCZ, USNM). Sans localité (BMNH). MAINE. Cumberland Co.: South Harpswell (MCZ). MASSACHUSETTS. Berkshire Co.: New Boston (MCZ). NEW-MEXICO. Colfax Co.: North Eagle Nest (MCZ, USNM). VERMONT. Essex Co.: Norton Mills (CAF, CIQ).

MENTIONS DANS LA LITTÉRATURE. ÉTATS-UNIS. COLORADO. Boulder Co.: Ward (Gregg, 1963). MICHIGAN. Cheboygan Co.: Mud Lake Bog (Kannowski, 1957). NORTH DAKOTA. Pembina Co. et Renville Co. (Wheeler & Wheeler, 1963). Ramsey Co. (Kannowski, 1957).

AIRE DE RÉPARTITION ET ÉCOLOGIE. Le territoire géographique connu (Smith, 1979) de cette fourmi comprend à l'est du continent le sud du Canada et la Nouvelle-Angleterre, et s'étend vers l'ouest jusqu'en Alberta, puis vers le sud jusqu'au Colorado et le nord du Nouveau-Mexique. C'est le plus vaste de tous ceux des espèces de *Formicoxenus*. Cette répartition couvre celle de son hôte, *Myrmica incompleta*.

Elle habite essentiellement des milieux ouverts tels que champs et pâturages, ou faiblement ombragés comme des bordures de zones aquatiques, et des peuplements boisés peu denses, plus rarement dans des tourbières (Kannowski, 1957). Elle se localise surtout dans des micromilieus qui tendent à rester humides durant la saison de croissance : tapis végétal sur affleurement rocheux ou associé à de grosses roches, touffes d'herbes ou de mousses sur sol mal drainé, pièces de bois en décomposition. Elle préfère construire ses nids dans le sol minéral (sable ou terre), parfois dans la matière organique (bois pourri, sphaigne). Au Québec, nous l'avons trouvée dans des zones humides et rocheuses de champs pâturés ou de peuplements ouverts de *Thuja*, et dans des pinèdes à pin blanc (*Pinus strobus*) et feuillus divers.

*Formicoxenus quebecensis* Francœur **sp. nov.**

FORMES FEMELLES. Rides longitudinales du front en général peu distancées, rectilignes, fines, souvent réduites sur l'occiput; anastomoses peu nombreuses; sculpture secondaire forte, aréolée-réticulée. Rides bien développées sur tout le notum de l'alitrone. Formule des palpes: 5,3. Épines du propodéum petites; leur longueur < 0,35X la distance qui sépare leur base. Lamelles métapleurales petites et arrondies. Pétiole le plus souvent à bords convergents vers l'avant en vue dorsale. Sternum du postpétiole compact, plus court que haut. Aiguillon vu de profil: tige un peu oblique par rapport au bulbe (fig. 40). Gonostyle plus court: segment basal assez trapu, soies réduites (fig. 46). Nombre de chromosomes,  $2n = 28$  (fig. 9). Habitus de l'ergatormorphe, figures 52, 63; celui de la gynomorphe, figure 68; mensurations aux tableaux VIII-X.

FORMES MÂLES. 1. *Mâle ailé normal*. Tête subrectangulaire et large. Ocelles gros, diamètre en général > 0,10 mm (tableau I). Carènes postérieures du propodéum le plus souvent faibles et parallèles aux prolongements dorsaux des petites lamelles métapleurales. Collet de l'articulation postérieure du pétiole presque aussi haut que le sommet affaissé. Sculpture du corps fortement aréolée-réticulée, très soulevée; rides fines et peu abondantes sur la tête; mésonotum avec de grandes zones lisses. Genitalia typiques du groupe (disséqués, mais non illustrés); basimère sans aire triangulaire pileuse à l'apex (fig. 85). [Deux individus sans ailes, mais normaux quant aux caractères du corps et par la biométrie (fig. 18) furent produits en laboratoire]. Corps brun foncé à noirâtre. Habitus, figures 58, 73; mensurations au tableau Xl. 2. *Mâle intermédiaire ap-*

*tère*. Tête subrectangulaire et étroite. Ocelles moyens à grands, diamètre en général < 0,10 mm (tableau I). Antenne, figure 37. Alitrone aptère, rarement avec des moignons d'ailes; légèrement ergatoïde, d'où allongement général, réduction diverse du mésothorax et du propodéum relevé dorso-postérieurement. Corps brun pâle. Pilosité inusitée dans une aire triangulaire à l'apex du basimère. Habitus, figures 59, 74; mensurations au tableau XI; genitalia, figures 86, 92-93; socii, figure 101; plaque sous-génitale, figure 105.

ORIGINE DES SPÉCIMENS EXAMINÉS. QUÉBEC. Charlevoix-Ouest: lac Arthabasca, parc des Grands-Jardins (CAF). Saguenay: baie de Moisie (BMNH, CAB, CAF, MCZ); Grandes-Bergeronnes (BMNH, CAB, CAF, MCZ, USNM); Havre St-Pierre (CAB, CAF, CIQ); île de Havre-St-Pierre (CIQ); Magpie (CAF, LACM, USNM); rivière Romaine (CAF); rivière St-Jean (CAF, MCZ); Sheldrake (CAF).

TYPES. Tous les spécimens recueillis dans la division de recensement Saguenay. Holotype dans la CAF; paratypes: BMNH, CAB, CAF, CIQ, MCZ, USNM.

AIRE DE RÉPARTITION ET ÉCOLOGIE. Pour l'instant, cette nouvelle espèce est connue seulement le long de la rive nord du fleuve Saint-Laurent, à partir de la région de Charlevoix jusqu'à Havre Saint-Pierre, en Minganie. On devrait la retrouver sur un plus vaste territoire, à la mesure de celui de son hôte, *Myrmica alaskensis*, un élément caractéristique de la myrmécophage de la forêt boréale de conifères du Québec (Francœur, 1983).

Cette *Formicoxenus* appartient à ce biome. Elle se rencontre dans les pessières ouvertes d'épinette noire (*Picea mariana*) avec des éricacées et un tapis de mousses et de lichen (*Cladonia* sp.), fréquentes sur des collines rocheuses ou sur des dépôts sablonneux, dans des peuplements secondaires de sapin baumier (*Abies balsamea*) et d'épinette noire (vieux bûchés), dans des arbustais de transition entre une berge rocheuse et des peuplements mixtes de conifères et de feuillus (*Betula* sp., *Populus* sp.), et parfois dans des zones tourbeuses. Elle aménage son nid surtout dans la matière organique: bois pourri de souche, branche ou tronc, humus de type moder sous litière de mousses et de lichen (*Cladonia* sp.), parfois dans le sol minéral.

LE GROUPE CHAMBERLINI

FORMES FEMELLES. Corps assez élancé. Tête nettement allongée, IC < 78. Yeux composés pourvus de poils fins et longs, pouvant dépasser en longueur 3X le diamètre d'une ommatidie, souvent réclinés. Scapes lisses entre les ponctures pilifères. Moitié médiane du clypéus bulbeuse et proéminente. Formule des palpes: 4,3. Alitrone vu de profil, promésonotum haut et convexe, propodéum faiblement convexe et plus haut que le sillon

métathoracique; ce dernier mal délimité et ciselé. Épines du propodéum triangulaires, reliées par un mince filet aux lamelles métapleurales arrondies. Pétiole suballongé, légèrement plus étroit que le postpétiole, à sommet abaissé et arrondi; saillies antéro-latérales distinctes. Postpétiole assez volumineux et largement articulé au gastre, entièrement sculpté et mat. Constriction basale du gastre forte et très ciselée. Stylet de l'aiguillon vu de profil: bulbe plutôt compact et aplati dorsalement, tige courte et forte, droite, décalée par rapport au dorsum du bulbe avec une membrane dorsale à l'apex (fig. 41). Gonostyle moins élargi: segment basal subtriangulaire, avec des microtriches peu nombreuses et longues; segment apical distinct, court et digitiforme (fig. 47). Sculpture du dorsum de la tête costée-aréolée: composée de longues rides longitudinales peu sinueuses, anastomosées sur les côtés; rides secondaires plus fortes dans les zones réticulées (fig. 53); absence de rosettes pilifères. Pilosité du corps régulière et abondante; poils effilés ou élargis, plutôt longs ( $\leq 0,15$  mm), les plus longs sur l'abdomen, parfois denticulés, à extrémité simple ou multifide; pilosité des pattes dense, longue et subdressée. Gynomorphe ailée inconnue; ailes antérieures probablement semblables à celles du groupe *provancheri*.

**MÂLES.** Forme intermédiaire. Mandibules ne se chevauchant pas, parfois avec un denticule médian. Formule des palpes: 4,3. Yeux composés volumineux, IO > 45. Ocelles gros. Scape égalant les 3,5 premiers articles du funicule; deuxième article du funicule allongé, la longueur < 2,0X la largeur, à peine plus court que le premier. Mésonotum moins sculpté que le reste de l'alitrone. Propodéum avec des carènes postérieures allongées, directement reliées aux lamelles métapleurales. Pétiole abaissé et allongé, entièrement sculpté. Postpétiole largement relié au gastre, sculpté. Genitalia typiques du genre; capsule génitale en vue dorsale, paramères plus longs que les valves internes. Poils très longs et forts à l'apex de la plaque sous-génitale (fig. 106); socii trapus et pubescents (fig. 102). Pilosité du corps assez longue  $\leq 0,13$  mm; dense, inégale, hirsute et subdressée sur les pattes; poils longs à l'apex du 8<sup>e</sup> sternite du gastre.

Les traits fondamentaux de ce groupe ressemblent à ceux du groupe *provancheri*. Cependant il s'en distingue par certains caractères morphologiques: corps plus allongé, pilosité globalement plus longue et plus régulièrement multifide, sculpture secondaire plus aréolée, pétiole moins trapu et à sommet abaissé et postpétiole un peu moins volumineux et sculpté; un funicule plus court, des ocelles plus petits, des socii distincts chez les mâles. Le singularise également un genre hôte propre et l'usage d'habitats différents. La biométrie de *F. chamberlini* diffère de celle du groupe *provancheri* et se rapproche de celle du groupe *hirticornis*.

La seule espèce actuellement incluse dans ce groupe se rencontre dans des régions chaudes et sèches de l'ouest des États-Unis. *F. chamberlini* se développe dans des colonies de *Manica mu-*

*tica*. Comme ce dernier genre se retrouve en Eurasie, le groupe pourrait y être représenté.

*Formicoxenus chamberlini* (Wheeler) **comb. nov.**

*Symmyrmica chamberlini* Wheeler, 1904: 5-7, ♀ ♀ ♂, intermorphes. Origine: région de Salt Lake City, Utah, E.-U. Désignation d'un lectotype, AMNH; paratypes AMNH, MCZ, USNM. Nouveaux topotypes: BMNH, CAB, CAF, LACM, MCZ.

**FORMES FEMELLES.** Tête vue de face, marge occipitale droite; rides longitudinales largement séparées, atteignant la marge postérieure de la tête, anastomosées concentrées sur les côtés. Rides anastomosées sur l'alitrone, souvent longitudinales sur le dorsum; sculpture secondaire forte, réticulée-aréolée. Épines du propodéum pointues, pas plus longues que la distance qui séparent leur base. En vue dorsale pétiole à bords parallèles, en moyenne longueur = 1,17X la hauteur; carène sternale développée. Postpétiole en vue dorsale transverse et vaguement trapézoïdal; profil du sternum droit et plat, plus développé du côté postérieur. Corps brun pâle. Nombre de chromosomes,  $2n = 28$ . Habitus de l'ergatomorphe, figures 53, 64 et de la gynomorphe, figure 69; mensurations aux tableaux VIII-X.

**MÂLE.** Forme intermédiaire. Faiblement ergatoïde, en particulier au niveau de l'alitrone. Tête subrectangulaire. Diamètre des ocelles assez fort, en général > 0,90 mm (tableau I). Articles du funicule sauf le dernier, longueur  $\leq 2,0X$  la largeur (fig. 38). Carènes frontales développées. Longueur du pétiole variable, en moyenne = 1,4X la hauteur. Postpétiole en vue dorsale vaguement globuleux, bande médiane moins sculptée; à sommet faiblement bibosselé. Rides sur la tête et l'alitrone abondantes, sauf sur le mésonotum. Corps brunâtre. Pilosité inusitée dans une aire triangulaire à l'apex du basimère. Habitus, figure 75; mensurations au tableau XI; genitalia, figures 87, 94-95.

**ORIGINE DES SPÉCIMENS EXAMINÉS. ÉTATS-UNIS.** OREGON. Harney Co.: Harney Lake basin (west end) (LACM). UTAH. Salt Lake Co.: Jordan River (south of South Lake City) (BMNH, CAB, CAF, MCZ, USNM).

**MENTIONS DANS LA LITTÉRATURE.** UTAH: San Juan Co., 8 milles au nord de Blanding (Allred, 1982).

**AIRE DE RÉPARTITION ET ÉCOLOGIE.** Bien que découverte depuis longtemps, *F. chamberlini* ne fut signalée que très rarement. D'après les efforts de Wheeler au Colorado (1904), de Buschinger & Francoeur (1983) au Utah, pour la retrouver, elle semblerait plutôt rare dans la nature, même dans la localité d'origine. Jusqu'à présent, elle est signalée dans 2 états américains seulement. On devrait s'attendre à la rencontrer dans la plus grande partie du territoire de son hôte qui s'étend dans l'ouest du continent, du Nouveau-Mexique à l'Alaska (Wheeler & Wheeler, 1970).

LE GROUPE *NITIDULUS*

**FORMES FEMELLES.** Yeux composés pourvus de poils fins et très courts,  $\leq 2$  ommatidies, peu nombreux,



parfois réclinés. Partie médiane du clypéus large, soulevée et plutôt plate, débordée latéralement. Front large et court,  $IF > 176$ . Cuticule du scape lisse et luisant entre les ponctures pilifères. Formule des palpes: 4-3; palpes maxillaires les plus courts dans le genre. Profil de l'alitrone haut et droit, dorsum plat ou à peine convexe; sillon métathoracique peu prononcé, superficiel et lisse sur le notum, parfois effacé en partie. Ailes antérieures de la gynomorpe avec une cellule discoïdale de taille moyenne, parfois ouverte; moitié distale de l'aile allongée (fig. 16). Épines du propodéum fortes, reliées aux petites lamelles métapleurales par une faible carène. Pétiole court, haut et trapu, à sommet anguleux, avec une lamelle sternale. Postpétiole haut; son articulation au gastre petite; dorsum fortement transverse et trapézoïdal; sternum projetant une épine vers l'avant. Stylet de l'aiguillon vu de profil: bulbe compact et très aplati dorsalement, tige faiblement décalée à l'origine et projetée obliquement par rapport au bulbe, avec une membrane dorsale basse à l'apex (fig. 42). Gonostyle compact; segment apical bien distinct, long et digitiforme; microtriches du segment basal en zone médiane, courtes et peu nombreuses (fig. 48). Corps lisse et luisant; sculptures faibles sur les joues et sur les côtés du pétiole et du postpétiole. Pilosité du corps fine, courte et réduite; poils dressés et subdressés sur les fémurs et les tibias (fig. 13).

**MÂLE.** Forme ergatoïde. Mandibules courtes, ne se chevauchant jamais, parfois avec un denticule. Yeux composés petits,  $IO < 30$ . Formule des palpes: 4,3. Scape robuste, égalant les 6 premiers articles du funicule; deuxième article du funicule petit, presque 2X plus large que long; les suivants, sauf le dernier, pas plus longs que larges. Propodéum avec 2 épines, triangulaires, reliées par une faible carène aux petites lamelles métapleurales. Pétiole et postpétiole ergatomorphiques, à sommet lisse, coriacés sur les côtés; articulation du postpétiole au gastre de faibles dimensions. Genitalia typiques du genre; capsule génitale en vue dorsale, paramères faiblement plus longs que les autres valves (fig. 80-81); moitié apicale du télomère peu développée; socii réduits, avec seulement quelques poils courts à l'apex. Corps lisse et luisant, sauf sur les joues et les côtés du pétiole et du postpétiole. Pilosité très réduite sur tout le corps et les appendices; poils courts à l'apex du 8<sup>e</sup> sternite du gastre.

Cette *Formicoxenus* se distingue nettement des formes du groupe *hirticornis* par ses attributs morphologiques, alors qu'elle partage des affinités certaines avec le groupe *provancheri*. Les caractères les plus distinctifs résident dans la forme et les dimensions du front, des scapes, du pétiole et du postpétiole, et dans la régression de la sculpture du corps, de la pilosité et des éperons. Plusieurs mesures biométriques la séparent également des autres (fig. 29-31).

#### *Formicoxenus nitidulus* (Nylander)

*Myrmica nitidula* Nylander, 1846: 1058, ♀. Origine: Helsinki, Finlande. Syntypes non examinés.

*Formicoxenus nitidulus*, Mayr, 1855: 418-420, ♀ ♀ (excluant le ♂). Transfert de genre.

*Myrmica laeviuscula* Förster, 1850: 54, ♀. *Nomen nudum*. Synonymie par Mayr, 1855, p. 418.

*Myrmica lucidula* F. Smith, 1858: 39. *Nomen nudum*. Synonymie par Emery, 1921-22, p. 265.

*Formicoxenus nitidulus* var. *picea* Wasmann, 1906: 120, ♀. Origine: Luxembourg. Syntypes non examinés. Description basée sur une série de spécimens un peu plus foncés que la normale (Stitz, 1939). **Nouveau synonyme.**

**FORMES FEMELLES.** Tête vue de face, côtés convergents vers l'occiput dont la marge est droite. Arêtes frontales très divergentes. Scapes trapus, massif à l'apex (fig. 34). Faibles rides et réticulation sur les joues, autour des yeux et la marge antérieure du clypéus. Mandibules lisses entre les punctures pilifères. Éperons des pattes intermédiaires et postérieures courts (fig. 13). Lamelles métapleurales arrondies et sculptées. En vue dorsale, pétiole carré, à bords faiblement convexes et convergents vers l'avant; sommet lisse, réticulé-coriacé ailleurs. Postpétiole vu de profil, tergum élevé et arrondi; partie médiane du sommet lisse. Corps brunâtre, pâle à foncé. Pilosité courte et fine, clairsemée. Habitus de l'ergatomorphe, figures 54, 65, et de la gynomorpe, figure 70; mensurations aux tableaux VIII-X.

**MÂLE.** Forme ergatoïde. Très semblable à l'ergatomorphe, sauf sur les points suivants: tête moins allongée, yeux composés plus grands, mandibules rectangulaires, funicules proportionnellement plus longs et plus épais (fig. 36), pattes plus grêles et gastre terminé par des pièces génitales mâles. Coloration brun jaunâtre. Habitus, figures 60, 76; genitalia, figures 88, 96-97; mensurations au tableau XI.

**ORIGINE DES SPÉCIMENS EXAMINÉS.** ALLEMAGNE (République fédérale). BAVIÈRE: Lindelbach (CAB, CAF). HESSEN: Heubach (Odenwald) (CAB, CAF). ANGLETERRE...?: Gore Heath (BMNH, CAF). Sans localité (BMNH, CAF). SUISSE. GRAUBÜNDEN: S-Chanf (CAB, CAF). GRISON: Sawaden (MCZ). Plusieurs séries du MCZ et du USNM, provenant de: Allemagne, Autriche, Bulgarie, Danemark, Finlande, France, Hollande, Italie, Suisse, Tchécoslovaquie, URSS et Yougoslavie.

**AIRE ET RÉPARTITION.** Cette fourmi se rencontre sur un vaste territoire discontinu allant de l'Espagne à la Sibérie occidentale; du nord de l'Italie à la Finlande où elle atteint le 70° N. de latitude (Collingwood, 1979).

#### LE GROUPE *HIRTICORNIS*

**FORMES FEMELLES.** Yeux composés pourvus de poils fins et parfois réclinés ou de poils larges, de longueur variable (= 1 à 3 ommatidies). Moitié médiane du clypéus convexe ou aplatie. Scapes sculptés et mats. Formule des palpes: 4-5, 3. Profil de l'alitrone droit et abaissé, à dorsum plat; sillon métathoracique distinct, peu profond et ciselé. Ailes antérieures de la gynomorpe avec une petite cellule discoïdale, généralement fermée; moitié distale de l'aile allongée (fig. 17). Épines du propodéum à base plutôt étroite, pointues, plus grandes que 0,60X la distance qui sépare leur base, reliées par une simple carène aux petites lamelles métapleurales. Pétiole plutôt court, à sommet bas et arrondi; bords parallèles en vue dorsale; carène sternale faible. Postpétiole et son articulation au gastre de petite taille, à

peine plus large que le pétiole, entièrement sculpté et mat; profil du sternum court et haut, en général un peu projeté obliquement vers l'avant ou bien développé en une épine oblique; dorsum faiblement trapézoïdal, à profil arrondi. Stylet de l'aiguillon vu de profil: bulbe élané, convexe dorsalement; tige prolongeant le bulbe obliquement, acuminée et sans membrane dorsale à l'apex (fig. 43-44). Gonostyle compact: segment basal variable, segment apical court et peu distinct (fig. 49-50). Sculpture du corps (sauf le gastre) fortement aréolée-réticulée envahissant les appendices; rides longitudinales faibles sur le front et le thorax; rosettes pilifères sur le dorsum de la tête et du promésonotum (fig. 10). Corps rubiginieux. Pilosité régulière, peu dense, constituée d'un mélange variable de poils fins à extrémité simple et de poils larges et courts à extrémité multifide (en forme de balai); celle du gastre plus abondante sur la face ventrale et formant une touffe à l'apex; poils dressés ou subdressés sur les fémurs et les tibias, courts, et clairsemés sur les tibias (fig. 14).

**MÂLE.** Forme ergatoïde. Mandibules dentées, suffisamment longues pour que les dents apicales se chevauchent. Formule des palpes: 4,3. Yeux composés petits, IO < 30. Ocelles très petits (tableau I). Scape élongé, égalant les 6,5 premiers articles du funicule; quatrième article du funicule et les suivants plus longs que larges (fig. 35). Suture promésonotale plus ou moins visible; sillon métathoracique présent. Épines du propodéum pointues, reliées par une faible carène aux petites lamelles métapleurales. Pétiole et postpétiole ergatomorphiques et sculptés; articulation du postpétiole au gastre de faibles dimensions. Corps brun jaunâtre. Genitalia les moins typiques du genre; capsule génitale en vue dorsale, égalité de l'apex des valves (fig. 82-83). Moitié apicale du télomère peu développée; valve pénienne subtriangulaire et trapue, à marge ventrale convexe, avec un rictus en position ventro-apicale; socii absents. Sculpture densément aréolée-réticulée. Pilosité du corps fine, de longueur moyenne à courte ( $\leq 0,11$  mm), de densité variable, plus abondante sur la tête et l'extrémité apicale du gastre; poils très longs sur la marge postérieure des tergites gastriques 2 à 5; poils très courts à l'apex du 8<sup>e</sup> sternite; poils dressés et subdressés sur les fémurs et les tibias. Diagnose établie sur les mâles de *diversipilosus* et de *hirticornis* seulement.

Le groupe *hirticornis* comprend 2 espèces néarctiques et une asiatique, dont les caractéristiques générales sont fortement similaires. Il présente un habitus distinct en particulier par la forme du corps, la pilosité et la sculpture du tégument et une transformation de l'aiguillon. En outre, les genitalia mâles affichent des caractéristiques uniques dans le genre, dont l'absence de socii. Il occupe une aire s'étendant de chaque côté de l'océan Pacifique. Dans la région néarctique, on le signale des Dakota (nord et sud) au Colorado, au Wyoming, puis en Californie et dans l'État de Washington. Seulement deux mentions en Sibérie orientale nous sont connues pour la région paléarctique. Des efforts d'inventaire s'imposent pour mieux délimiter le territoire du groupe.

Ces trois *Formicoxenus* vivent dans les monticules édifiés par diverses espèces des groupes *Formica rufa* et *F. exsecta*.

#### *Formicoxenus diversipilosus* (M.R. Smith)

*Leptothorax diversipilosus* M. R. Smith, 1939: 179-180, ergatomorphe et intermorphe. Origine: Fort Lewis, Washington, E.-U. Désignation d'un lectotype, USNM; paratypes, USNM. *Leptothorax hirticornis* Emery sensu Snelling, 1965: 16-21, gynomorphe et mâle [identification erronée]. Spécimens examinés.

*Formicoxenus hirticornis* (Emery) sensu Buschinger, 1979: 61-68 [identification erronée]. Spécimens examinés. Transfert de genre.

**SYNONYMIE.** Les différences dans les dimensions du pétiole utilisées pour distinguer *diversipilosus* et *hirticornis* apparaissent assez faibles. Il existe une certaine tendance qui donne un pétiole plus étroit en moyenne pour *hirticornis*: 0,23 contre 0,26 mm de largeur. Par ailleurs, la répartition des types de poils sur le dorsum du corps, tel que reformulé dans ce travail (voir Table d'identification), permet de séparer les deux espèces. Les différences d'intensité dans le développement de la sculpture semble aussi un bon indice. Ces nouveaux caractères identifient sans problème à *diversipilosus* les séries de Snelling (1965) et de Buschinger (1979). Ce dernier proposait le transfert de *diversipilosus* et de *hirticornis* du genre *Leptothorax* au genre *Formicoxenus* à partir d'arguments biologiques. Nous le confirmons maintenant par la morphologie.

**FORMES FEMELLES.** Tête vue de face, marge occipitale droite ou faiblement concave. Yeux composés avec des poils effilés réclinés et des poils courts et larges (fig. 11). Sulcus médian du clypéus large et bien délimité, parfois un peu chagriné. Formule des palpes: 4-5,3. Rides longitudinales ténues sur la tête, concentrées dans l'espace interlamellaire du front et sur les joues; rosettes pilifères peu accentuées (fig. 10b). Rides rarement évidentes sur le promésonotum. Pétiole un peu court, à sommet arrondi. Postpétiole sans épine sternale. Pilosité du corps nettement dominée par des poils fins qui sont seuls sur le clypéus, la face ventrale de la tête, les côtés du pronotum et le dorsum du propodéum, du pétiole, du postpétiole et du gastre; ailleurs mélange à divers degrés de poils fins et de poils courts et larges; ces derniers sont seuls sur les tibias (fig. 14), dominants sur le dorsum de la tête (jusqu'au clypéus) et sur la moitié distale des fémurs. Habitus de l'ergatomorphe, figures 55, 66; de la gynomorphe, figure 71; mensurations aux tableaux VIII-X.

**MÂLE.** Forme ergatoïde. Tête vue de face allongée, marge occipitale droite; rides très ténues sur le dorsum, rosettes pilifères indistinctes. Moitié médiane du clypéus bulbeuse, faiblement striée et brillante. Yeux composés petits et pileux. Ocelles minuscules. Articles 2 et 3 du funicule plus courts que larges (fig. 35). Propodéum aligné avec le promésonotum (exceptions rares). Sillon métathoracique grossièrement ciselé. Sculptures régulières et peu accentuées. Pilosité essentiellement

effilée; quantité généralement faible de poils larges et à extrémité multifide dans la région du vertex et de l'occiput, et sur le promesonotum. Habitus, figures 61a, 77; genitalia, figures 89, 98-99; mensurations au tableau XI.

ORIGINE DES SPÉCIMENS EXAMINÉS. ÉTATS-UNIS. CALIFORNIE. Siskiyou Co.: Castle Lake (LACM). WASHINGTON. Adams Co.: Othello (CAF, EWSU), Ritzville (EWSU). Asotin Co.: Anatone (EWSU). Grant Co.: Coulee City (CAF, EWSU). Pacific Co.: Lebam (CAF, EWSU). Pend Oreille Co.: Cusik (EWSU, USNM). Pierre Co.: Fort Lewis (USNM), Spanaway (MCZ, USNM). Thurston Co.: Tenino (USNM). Walla Walla Co.: Waitsburg (CAF, EWSU), Walla Walla (CAF, EWUSA). Whitman Co.: Palouse (CAF, EWSU), Pullman (CAF, EWSU, USNM). Yakima Co.: Sunnyside (EWSU), Yakima (CAF, EWSU). WYOMING. Park Co.: Yellowstone Park (CAF, CAF).

MENTIONS DANS LA LITTÉRATURE. WASHINGTON. Adams Co.: Ritzville. Asotin Co.: Anatone. Ferry Co.: Keller (Alpert & Akre, 1973).

AIRE DE RÉPARTITION ET ÉCOLOGIE. Cette fourmi semble associée au versant ouest des territoires des montagnes Rocheuses, selon les données disponibles. On ne la signale pas à l'est. Elle est plutôt abondante dans l'État de Washington, selon Alpert & Akre (1973) qui présentent un portrait détaillé de son écologie.

Elle vit dans les monticules de chaume de *Formica obscuripes*, *F. haemorrhoidalis* et *F. integroides* (Snelling, 1965). Elle aménage son nid dans des tiges creuses ou des amas de matières organiques et de terre.

### *Formicoxenus hirticornis* (Emery)

*Leptothorax hirticornis* Emery, 1895: 319, ♀. Origine: selon M. R. Smith (1939), il proviendrait de Hill City, South Dakota, plutôt que de Washington, D. C., comme l'indique l'étiquette. Holotype examiné, MCSN.

*Leptothorax hirticornis formidosus* Wheeler, 1915: 415, ♀, intermorphes. Origine: Mont Flagstaff, près de Boulder, Colorado, E.-U. Syntypes examinés, AMNH. Synonymie par Smith, 1939, p. 999.

FORMES FEMELLES. Ergatomorphes et intermorphes. Tête vue de face, marge occipitale avec une concavité médiane. Yeux composés avec des poils courts et larges seulement. Sulcus médian du clypéus étroit, souvent envahi par des sculptures, déformant ses limites. Formule des palpes: 4,3. Rides longitudinales nettes sur le dorsum de la tête, anastomosées sur les côtés; rosettes pilifères très accentuées et abondantes (fig. 10a). Rides lâchement anastomosées sur le dorsum de l'ali-tronc. Pétirole un peu allongé. Postpétirole sans épine sternale. Pilosité du corps nettement dominée par des poils courts et larges qui sont seuls sur le dorsum de la tête de l'occiput jusqu'au clypéus, le dorsum de l'ali-tronc, les côtés du pronotum et les tibias; poils effilés seuls sur la face ventrale de la tête, le postpétirole et

le gastre; ailleurs mélangés à des poils courts et larges, mais demeurant dominants. Habitus de l'ergatomorphe, figure 56; mensurations aux tableaux VIII-IX. Gynomorphe. Un seul exemplaire connu, ailé, du Colorado (MCZ). Caractères des autres formes sauf: poils fins sur les yeux; poils effilés sur les côtés du pronotum, le dorsum du propodéum et du pétirole.

MÂLE. Forme ergatoïde. Tête vue de face, large et trapue, à marge occipitale faiblement convexe; rides nettes sur le dorsum, rosettes pilifères distinctes sur la moitié postérieure. Moitié médiane du clypéus large et bulbeuse, partiellement chagrinée, avec quelques stries latérales importantes. Yeux composés petits et pileux. Ocelles minuscules. Articles 2 et 3 du funicule plus longs que larges. Sillon thoracique fortement ciselé. Propodéum généralement décalé par rapport au mésonotum. Sculptures régulières et bien accentuées. Pilosité surtout effilée, avec des poils larges et à extrémité multifide généralement nombreux sur le dorsum de la tête et le promesonotum. Genitalia disséqués, mais non illustrés; typiques du groupe; cuspis de la volselle plus gros; marge ventrale de la valve pénienne avec une sinuosité au tiers basal. Habitus de la tête, figure 61b; mensurations, tableau XI.

ORIGINE DES SPÉCIMENS EXAMINÉS. ÉTATS-UNIS. COLORADO. Boulder Co.: Flagstaff Mtn., Gregory Canyon, near Boulder (AMNH, BMNH, MCZ). Teller Co.: Florissant (CAF, MCZ, USNM). NORTH DAKOTA. Grand Forks Co.: Arvilla (USNM). Mc Henry Co.: Towner (AMNH, MCZ, USNM). SOUTH DAKOTA. Pennington Co.: Hill City (MCSN, MCZ, USNM).

MENTIONS DANS LA LITTÉRATURE. ÉTATS-UNIS. NORTH DAKOTA. Morton Co.: Glen Ullin (Wheeler & Wheeler, 1963). Ramsey Co. (Kannowsky, 1956).

AIRE DE RÉPARTITION ET ÉCOLOGIE. Les données actuelles indiquent la présence de cette espèce dans l'axe Dakota Nord-Colorado. L'excellent inventaire effectué dans l'État de Washington par Alpert & Akre (1973) n'a livré que des *diversipilosus*. Il est possible que *hirticornis* se confine surtout au versant est des Rocheuses.

Cette fourmi fut trouvée dans des monticules en chaume de *Formica obscuripes*. Cette dernière s'installe dans des habitats tels que prairies mixtes et boisés ouverts (Kannowsky, 1956; Weber, 1935; Wheeler & Wheeler, 1963).

### *Formicoxenus sibiricus* (Forel) **comb. nov., stat. rev.**

*Leptothorax sibiricus* Forel, 1899, 306, ♀. Origine: Sibérie orientale. Deux spécimens types dont l'un est désigné comme lectotype, MHNG.

*Leptothorax hirticornis sibirica*: Emery, 1921: 262.

*Formicoxenus orientalis* Dlussky, 1963: 193, ♀. Origine: rivière Kulinda, province de Chita, Transbaikalie orientale. Syntypes non examinés, Institut de morphologie animale, Moscou, URSS. La description de cette espèce s'accorde entièrement avec les types de *sibiricus*. **Nouveau synonyme.**

TABLEAU VIII

Échantillon biométrique pour les ergatomorphes des espèces du genre *Formicoxenus*

Espèces (N) <sup>1</sup>	Variables	Intervalles (min. - max.)	Moyenne	Écart-type
<i>provancheri</i> (10)	LAT	0,58 - 0,65	0,61	0,024
	LOT	0,73 - 0,81	0,77	0,028
	LOS	0,46 - 0,51	0,48	0,017
	LXF	0,31 - 0,34	0,33	0,010
	LOF	0,20 - 0,23	0,21	0,012
	DAO	0,12 - 0,14	0,13	0,008
	LAA	0,43 - 0,49	0,46	0,018
	LOA	0,90 - 1,01	0,96	0,040
	IC	78,75 - 81,25	79,58	0,728
	IO	19,05 - 23,73	21,75	1,413
	IS	75,38 - 81,67	78,80	2,317
	IF	143,48 - 170,00	155,82	8,793
IT	45,54 - 50,00	47,84	1,547	
<i>quebecensis</i> (10)	LAT	0,58 - 0,62	0,60	0,016
	LOT	0,73 - 0,79	0,76	0,020
	LOS	0,47 - 0,50	0,49	0,012
	LXF	0,31 - 0,34	0,33	0,008
	LOF	0,18 - 0,21	0,20	0,009
	DAO	0,13 - 0,15	0,14	0,007
	LAA	0,40 - 0,45	0,43	0,015
	LOA	0,89 - 0,97	0,93	0,027
	IC	78,38 - 82,43	79,61	1,206
	IO	21,31 - 25,86	23,32	1,444
	IS	78,69 - 83,33	81,22	1,641
	IF	157,14 - 183,33	165,76	7,761
IT	43,96 - 48,35	46,77	1,247	
<i>chamberlini</i> (10)	LAT	0,56 - 0,61	0,59	0,016
	LOT	0,75 - 0,81	0,78	0,019
	LOS	0,48 - 0,52	0,50	0,013
	LXF	0,31 - 0,33	0,32	0,008
	LOF	0,18 - 0,22	0,20	0,010
	DAO	0,13 - 0,15	0,14	0,008
	LAA	0,44 - 0,47	0,45	0,012
	LOA	1,00 - 1,06	1,03	0,022
	IC	72,50 - 77,22	75,07	1,371
	IO	21,67 - 25,86	23,85	1,314
	IS	81,36 - 87,93	85,37	1,929
	IF	140,91 - 172,22	161,97	8,372
IT	42,45 - 46,53	44,12	1,122	

ERGATOMORPHE. Tête vue de face, marge occipitale avec une échancrure médiane. Yeux composés avec des poils courts et larges seulement. Formule des palpes: 4.3. Rides longitudinales abondantes sur le dorsum de la tête, anastomoses sur les tempes. Rosettes pilifères prononcées, évidentes et abondantes sur la tête et le promésonotum. Sulcus médian du clypéus étroit et déformé par les sculptures. Rides ténues et très anastomosées sur l'ailitronc. Pétiole un peu allongé; sommet subarrondi, ayant tendance à s'aplatir légèrement. Postpétiole avec une courte épine sternale, orientée vers l'avant. Pilosité du corps et des appendices essentiellement dominée par des poils courts et larges; poils effilés observés sur la face ventrale de la tête, les coxas, le postpétiole et le gastre. Intermorphe et gynomorphe inconnues. Habitus de l'ergatomorphe, figure 67; mensurations au tableau VIII.

MÂLE INCONNU. Forme ergatoïde très probable.

TERRITOIRE ET ÉCOLOGIE. Pour l'instant, cette espèce n'est connue que de la Sibérie orientale. Dlussky (1963) rapporte l'avoir découverte dans le nid d'une *Formica*, identifiée à *pressilabris*. Cette dernière fut décrite l'année suivante comme une nouvelle espèce, appelée *F. pisarskii* (Dlussky, 1964).

#### Remerciements

Ce travail fut rendu possible grâce aux subventions obtenues du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (A. Francoeur), à la Fondation de l'Université du Québec à Chicoutimi (A.

Françœur) et au Deutsche Forschungsgemeinschaft (RFA) (A. Buschinger). Une subvention pour échange scientifique international du C.R.S.N.G. du Canada a permis au Dr A. Buschinger d'effectuer un séjour de recherche à l'UQAC.

Nous remercions sincèrement les personnes suivantes de diverses institutions pour leur aimable coopération lors de l'emprunt de spécimens ou pour l'usage des collections: Mme Majorie Favreau (AMNH, New York), M. Barry Bolton (BMNH, Londres), Mme Céline Piché (CIQ, Sainte-Foy), Dr Roger D. Akre (EWSU, Pullman), M. Roy R. Snelling (LACM, Los Angeles), Dr Roberto Poggi (MCSN, Gênes), Dr Alfred F. Newton

et Dr Edward O. Wilson (MCZ, Cambridge), Dr Claude Bésuchet (MHNG, Genève), Dr David R. Smith (USNM, Washington).

Le Dr W. L. Brown (Cornell University) et M. B. Bolton (BMNH) nous ont fourni des informations taxonomiques et des commentaires pertinents pour cette étude. Les microphotographies électroniques furent prises par M. J.-P. Richbourg de l'I.N.R.S., Géo-ressources de l'Université du Québec, Sainte-Foy, ainsi que par Mme Odette Desbiens, Laboratoire de microscopie électronique, Département de phytologie, Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation, Université Laval.

TABLEAU VIII (suite)

Échantillon biométrique pour les ergatomorphes des espèces du genre *Formicoxenus*

Espèces (N) <sup>1</sup>	Variables	Intervalles (min. - max.)	Moyenne	Écart-type
<i>nitidulus</i> (12)	LAT	0,52 - 0,59	0,56	0,023
	LOT	0,68 - 0,76	0,73	0,027
	LOS	0,41 - 0,45	0,44	0,012
	LXF	0,32 - 0,38	0,35	0,021
	LOF	0,17 - 0,20	0,19	0,011
	DAO	0,10 - 0,13	0,11	0,008
	LAA	0,36 - 0,43	0,39	0,021
	LOA	0,81 - 0,94	0,88	0,046
	IC	73,97 - 77,63	75,94	1,247
	IO	18,97 - 22,81	20,42	1,101
	IS	75,86 - 81,82	78,43	1,787
	IF	177,78 - 205,56	188,91	7,295
IT	42,39 - 45,74	43,99	1,124	
<i>diversipilosus</i> (15)	LAT	0,50 - 0,60	0,55	0,023
	LOT	0,67 - 0,79	0,75	0,030
	LOS	0,42 - 0,50	0,47	0,021
	LXF	0,28 - 0,34	0,31	0,015
	LOF	0,16 - 0,20	0,18	0,012
	DAO	0,10 - 0,13	0,12	0,009
	LAA	0,35 - 0,42	0,38	0,016
	LOA	0,79 - 0,96	0,90	0,044
	IC	71,05 - 75,95	73,83	1,435
	IO	19,64 - 23,21	20,90	1,055
	IS	81,67 - 89,09	85,37	2,686
	IF	163,16 - 193,75	172,51	8,476
IT	40,66 - 44,83	42,77	1,225	
<i>hirticornis</i> (10)	LAT	0,55 - 0,62	0,58	0,026
	LOT	0,72 - 0,82	0,77	0,037
	LOS	0,45 - 0,52	0,49	0,024
	LXF	0,31 - 0,36	0,33	0,017
	LOF	0,17 - 0,21	0,19	0,013
	DAO	0,10 - 0,13	0,11	0,008
	LAA	0,38 - 0,43	0,41	0,019
	LOA	0,87 - 1,03	0,95	0,060
	IC	74,39 - 77,50	75,77	1,002
	IO	16,39 - 21,82	19,82	1,543
IS	80,65 - 86,67	83,82	1,791	
IF	161,90 - 182,35	173,29	6,356	
IT	41,75 - 43,82	43,02	0,775	

<sup>1</sup> N = nombre de spécimens mesurés en mm

TABLEAU IX

Échantillon biométrique pour les intermorphes des espèces du genre *Formicoxenus*

Espèces (N) <sup>1</sup>	Variables	Intervalles (min. – max.)	Moyenne	Écart-type
<i>provancheri</i> (27)	LAT	0,59 – 0,67	0,64	0,020
	LOT	0,76 – 0,85	0,79	0,024
	LOS	0,46 – 0,53	0,50	0,016
	LXF	0,32 – 0,38	0,34	0,014
	LOF	0,18 – 0,27	0,22	0,022
	DAO	0,12 – 0,17	0,15	0,012
	LAA	0,45 – 0,51	0,48	0,018
	LOA	0,91 – 1,08	1,01	0,037
	IC	77,63 – 82,28	80,12	1,256
	IO	20,31 – 26,15	23,47	1,606
	IS	73,85 – 82,54	78,23	1,882
	IF	140,74 – 180,00	158,26	11,793
IT	45,10 – 50,50	47,70	1,406	
<i>quebecensis</i> (10)	LAT	0,59 – 0,65	0,62	0,022
	LOT	0,76 – 0,81	0,78	0,015
	LOS	0,48 – 0,52	0,50	0,012
	LXF	0,31 – 0,36	0,34	0,015
	LOF	0,20 – 0,21	0,21	0,005
	DAO	0,15 – 0,19	0,17	0,013
	LAA	0,43 – 0,49	0,46	0,018
	LOA	0,92 – 1,02	0,98	0,033
	IC	76,62 – 82,28	79,32	1,650
	IO	25,00 – 29,69	27,32	1,637
	IS	78,13 – 84,75	80,43	1,962
	IF	155,00 – 180,00	165,40	7,252
IT	45,10 – 48,04	46,68	1,200	
<i>chamberlini</i> (12)	LAT	0,60 – 0,62	0,60	0,007
	LOT	0,79 – 0,83	0,81	0,011
	LOS	0,50 – 0,52	0,51	0,009
	LXF	0,32 – 0,34	0,33	0,007
	LOF	0,20 – 0,21	0,21	0,005
	DAO	0,14 – 0,17	0,15	0,010
	LAA	0,45 – 0,49	0,47	0,012
	LOA	1,04 – 1,12	1,08	0,023
	IC	73,49 – 76,54	75,16	0,934
	IO	23,33 – 27,42	25,19	1,341
	IS	82,26 – 86,67	84,86	1,619
	IF	157,14 – 170,00	162,42	4,459
IT	41,28 – 44,76	43,66	1,147	

## Références

- ALLRED, D. M., 1982. Ants of Utah. — *Gt Basin Nat.*, 42: 415-511.
- ALPERT, G. D. & R. D. AKRE, 1973. Distribution abundance and behavior of the inquiline ant *Leptothorax diversipilosus*. — *Ann. ent. Soc. Am.*, 66: 753-760.
- ARNOLDI, K. V., 1968. Wichtige Ergänzungen zur Myrmecofauna (Hym., Formicidae) der USSR, mit einigen Neubeschreibungen. — *Zool. Zh.*, 47: 1800-1820.
- BARONI URBANI, C., 1978. Materiale per una revisione dei *Leptothorax* neotropicali appartenenti al sottogenere *Macromischa* Roger, n. comb. (Hym., Formicidae). — *Entomologica Basiliensia*, 3: 395-618.
- BERNARD, F., 1956. Révision des *Leptothorax* (Hym., Formicidae) d'Europe occidentale, basée sur la biométrie et les genitalia mâles. — *Bull. Soc. zool. Fr.*, 81: 151-165.
- BERNARD, F., 1968. Les fourmis (Hym., Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale. — Masson, Paris, 411 p.
- BITSCH, J., 1979. Morphologie abdominale des insectes. — Pages 291-578 in P.-P. Grassé (éd.). *Traité de zoologie*. Tome VIII, fascicule II. Insectes. Thorax, abdomen. Masson, Paris.
- BOLTON, B., 1982. Afrotropical species of the myrmicine ant genera *Cardiocondyla*, *Leptothorax*, *Melisso-tarsus*, *Messor* and *Cataulacus* (Formicidae). — *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent.)*, 45: 307-370.

TABLEAU IX (suite)

Échantillon biométrique pour les intermorphes des espèces du genre *Formicoxenus*

Espèces (N) <sup>1</sup>	Variabes	Intervalles (min. – max.)	Moyenne	Écart-type
<i>nitidulus</i> (10)	LAT	0,54 – 0,59	0,58	0,016
	LOT	0,73 – 0,79	0,75	0,018
	LOS	0,43 – 0,46	0,45	0,012
	LXF	0,34 – 0,38	0,36	0,011
	LOF	0,17 – 0,20	0,19	0,010
	DAO	0,12 – 0,15	0,14	0,010
	LAA	0,39 – 0,44	0,42	0,014
	LOA	0,86 – 1,04	0,98	0,049
	IC	73,97 – 78,38	76,44	1,782
	IO	22,03 – 26,32	24,08	1,423
	IS	74,58 – 80,70	77,49	1,953
IF	178,95 – 211,76	192,47	10,029	
IT	41,35 – 45,35	43,26	1,452	
<i>diversipilosus</i> (13)	LAT	0,56 – 0,62	0,59	0,014
	LOT	0,75 – 0,83	0,79	0,020
	LOS	0,46 – 0,50	0,49	0,013
	LXF	0,31 – 0,35	0,33	0,012
	LOF	0,18 – 0,20	0,19	0,008
	DAO	0,12 – 0,15	0,14	0,012
	LAA	0,40 – 0,44	0,42	0,014
	LOA	0,94 – 1,05	0,99	0,034
	IC	72,84 – 76,62	74,89	1,097
	IO	20,34 – 25,42	23,26	1,725
	IS	79,66 – 84,75	82,19	1,600
IF	163,16 – 177,78	169,80	4,508	
IT	41,00 – 44,79	42,52	1,086	
<i>hirticornis</i> (3)	LAT	0,62 – 0,64	0,63	0,012
	LOT	0,82 – 0,83	0,82	0,006
	LOS	0,52 – 0,52	0,52	0,000
	LXF	0,37 – 0,38	0,37	0,006
	LOF	0,22 – 0,22	0,22	0,000
	DAO	0,13 – 0,15	0,14	0,010
	LAA	0,45 – 0,47	0,46	0,012
	LOA	1,06 – 1,10	1,08	0,021
	IC	75,61 – 77,11	76,11	0,865
	IO	20,97 – 24,19	22,35	1,664
	IS	81,25 – 83,87	83,00	1,513
IF	168,18 – 172,73	169,70	2,624	
IT	42,06 – 42,73	42,41	0,337	

<sup>1</sup> N = nombre de spécimens mesurés en mmBRIAN, M. V., 1957. Caste determination in social insects. — *A. Rev. Ent.*, 2: 107-120.BRIAN, M. V., 1965. Caste differentiation in social insects. — *Symp. zool. Soc. Lond.*, 14: 13-38.BROWN, W. L., 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest and faunas. — Pages 161-185 in B. I. Meggers, E. S. Ayensu & W. D. Duckworth (eds.), *Tropical forest ecosystems in Africa and South America, a review*. Washington, D. C.BUSCHINGER, A., 1968. Mono- und Polygynie bei Arten der Gattung *Leptothorax* Mayr (Hym., Formicidae). — *Insectes soc.*, 15: 217-226.BUSCHINGER, A., 1976a. Eine Methode zur Zucht der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl.) mit *Leptothorax acervorum* (Fabr.) als «Wirtsameise» (Hym., Form.). — *Insectes soc.*, 23: 205-214.BUSCHINGER, A., 1976b. Giftdrüsensekret als Sexualpheromon bei der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl.) (Hym., Form.). — *Insectes soc.*, 23: 215-225.BUSCHINGER, A., 1979. Functional monogyny in the American guest ant *Formicoxenus hirticornis* (= *Leptothorax hirticornis*) (Hym., Formicidae). — *Insectes soc.*, 26: 61-68.

TABLEAU X

Échantillon biométrique pour les gynomorphes des espèces du genre *Formicoxenus*

Espèces (N) <sup>1</sup>	Variables	Intervalles (min. – max.)	Moyenne	Écart-type
<i>provancheri</i> (7)	LAT	0,62 – 0,68	0,64	0,020
	LOT	0,77 – 0,84	0,80	0,024
	LOS	0,49 – 0,51	0,50	0,008
	LXF	0,33 – 0,36	0,34	0,011
	LOF	0,20 – 0,24	0,22	0,013
	DAO	0,16 – 0,19	0,18	0,010
	LAA	0,49 – 0,59	0,56	0,035
	LOA	1,08 – 1,20	1,14	0,035
	IC	80,25 – 81,25	80,82	0,368
	IO	23,53 – 29,23	27,31	1,943
	IS	75,00 – 80,95	78,09	1,963
	IF	141,67 – 165,00	158,62	7,930
	IT	42,98 – 52,21	49,21	3,191
<i>quebecensis</i> (3)	LAT	0,62 – 0,64	0,63	0,012
	LOT	0,76 – 0,78	0,77	0,010
	LOS	0,49 – 0,50	0,50	0,006
	LXF	0,33 – 0,35	0,34	0,010
	LOF	0,20 – 0,21	0,21	0,006
	DAO	0,18 – 0,20	0,19	0,012
	LAA	0,52 – 0,53	0,52	0,006
	LOA	1,09 – 1,13	1,11	0,020
	IC	80,52 – 82,05	81,38	0,784
	IO	29,03 – 32,26	30,85	1,650
	IS	78,13 – 80,65	79,27	1,276
	IF	157,14 – 170,00	164,60	6,672
	IT	46,02 – 47,75	47,16	0,987
<i>chamberlini</i> (1)	LAT	0,61		
	LOT	0,80		
	LOS	0,52		
	LXF	0,34		
	LOF	0,20		
	DAO	0,18		
	LAA	0,53		
	LOA	1,19		
	IC	76,25		
	IO	29,51		
	IS	85,25		
IF	170,00			
IT	44,54			

BUSCHINGER, A., 1981. Biological and systematic relationships of social parasitic Leptothoracini from Europe and North America. — Pages 211-222 in P. E. Howse, & J. L. Clement (eds.). *Biosystematics of social insects*. Vol. 19. Academic Press, London.

BUSCHINGER, A. & T. M. ALLOWAY, 1977. Population structure and polymorphism in the slave-making ant *Harpagoxenus americanus* (Emery) (Hym., Formicidae). — *Psyche*, 83: 233-242.

BUSCHINGER, A. & T. M. ALLOWAY, 1978. Caste polymorphism in *Harpagoxenus canadensis* Smith, M. R. (Hym. Formicidae). — *Insectes soc.*, 25: 339-350.

BUSCHINGER, A. & A. FRANCOEUR, 1983. The guest ant, *Symmyrmica chamberlini*, rediscovered near Salt Lake City, Utah (Hym., Formicidae). — *Psyche*, 90: 297-305.

BUSCHINGER, A. & U. WINTER, 1975. Polymorphismus der sklavenhaltenden Ameise *Harpagoxenus sub-laevis* (Nyl). — *Insectes soc.*, 22: 333-362.

BUSCHINGER, A. & U. WINTER, 1976. Funktionelle Monogynie bei der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl) (Hym., Formicidae). — *Insectes soc.*, 23: 549-558.

BUSCHINGER, A., A. FRANCOEUR & K. FISCHER, 1980. Functional monogyny, sexual behavior, and



TABLEAU X (suite)

Échantillon biométrique pour les gynomorphes des espèces du genre *Formicoxenus*

Espèces (N) <sup>1</sup>	Variables	Intervalles (min. - max.)	Moyenne	Écart-type
<i>nitidulus</i> (10)	LAT	0,57 - 0,62	0,59	0,015
	LOT	0,73 - 0,79	0,77	0,021
	LOS	0,43 - 0,47	0,45	0,012
	LXF	0,36 - 0,40	0,37	0,014
	LOF	0,18 - 0,22	0,20	0,012
	DAO	0,14 - 0,17	0,16	0,008
	LAA	0,45 - 0,54	0,50	0,030
	LOA	1,02 - 1,14	1,08	0,032
	IC	75,64 - 78,95	77,30	1,179
	IO	24,56 - 29,31	26,19	1,387
	IS	75,41 - 77,97	76,35	0,871
	IF	176,19 - 210,53	190,79	11,515
IT	42,86 - 49,54	46,84	2,315	
<i>diversipilosus</i> (10)	LAT	0,57 - 0,60	0,59	0,009
	LOT	0,75 - 0,80	0,78	0,017
	LOS	0,45 - 0,50	0,48	0,017
	LXF	0,30 - 0,32	0,31	0,007
	LOF	0,17 - 0,20	0,18	0,008
	DAO	0,14 - 0,16	0,15	0,008
	LAA	0,48 - 0,53	0,51	0,016
	LOA	0,99 - 1,11	1,06	0,041
	IC	73,75 - 76,32	75,17	0,819
	IO	23,33 - 27,12	25,21	1,251
	IS	77,59 - 84,75	82,45	2,333
	IF	160,00 - 177,78	171,42	6,366
IT	46,36 - 50,48	47,95	1,576	
<i>hirticornis</i> (1)	LAT	0,65		
	LOT	0,84		
	LOS	0,51		
	LXF	0,35		
	LOF	0,21		
	DAO	0,15		
	LAA	0,59		
	LOA	1,18		
	IC	77,38		
	IO	23,08		
	IS	78,46		
	IF	166,67		
IT	50,00			

<sup>1</sup> N = nombre de spécimens mesurés en mm

- karyotype of the guest ant, *Leptothorax provancheri* Emery (Hym., Formicidae). — *Psyche*, 87: 1-12.
- COLE, A. C., 1954. Studies on New Mexico ants. X. The genus *Leptothorax* (Hym., Formicidae). — *J. Tenn. Acad. Sci.*, 29: 240-241.
- COLLINGWOOD, C. A., 1979. The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. — *Fauna entomologica scandinavica*. Vol. 8. Scandinavian Science Press, Klampenborg, 179 p.
- CREIGHTON, W. S., 1950. The ants of North America. — *Bull. Mus. comp. Zool.*, 104: 1-585.
- DLUSSKY, G. M., 1963. Two new species of ants from eastern Transbaikalia. — *Ént. Obozr.*, 42: 190-194.
- DLUSSKY, G. M., 1964. The ants of the subgenus *Coptoformica* of the genus *Formica* (Hym., Formicidae) in the U.R.S.S. — *Zool. Zh.*, 43: 1026-1040.
- ELGERT, B., 1981. Trail following of the guest ant *Formicoxenus nitidulus*. — *Memo. Soc. Fauna Flora fenn.*, 57: 3.
- ELGERT, B. & R. ROSENGREN, 1977. The guest ant *Formicoxenus nitidulus* follows the scent trail of its

TABLEAU XI

Échantillon biométrique pour les mâles des espèces du genre *Formicoxenus*

Espèces (N) <sup>1</sup>	Variables	Intervalles (min. – max.)	Moyenne	Écart-type
<i>provancheri</i> (10)	LAT	0,45 – 0,63	0,57	0,048
	LOT	0,52 – 0,68	0,62	0,043
	LOS	0,24 – 0,32	0,30	0,026
	LXF	0,17 – 0,25	0,22	0,024
	LOF	0,15 – 0,20	0,17	0,015
	DAO	0,19 – 0,29	0,26	0,029
	LAA	0,48 – 0,74	0,63	0,077
	LOA	1,03 – 1,35	1,20	0,091
	IC	86,54 – 96,72	91,40	2,533
	IO	42,22 – 50,00	46,33	2,414
	IS	49,21 – 55,17	52,58	2,057
	IF	106,25 – 150,00	131,92	13,873
IT	46,60 – 59,20	52,27	3,878	
<i>quebecensis</i> Forme normale (5)	LAT	0,54 – 0,57	0,55	0,013
	LOT	0,61 – 0,64	0,62	0,012
	LOS	0,33 – 0,37	0,35	0,015
	LXF	0,22 – 0,24	0,23	0,009
	LOF	0,16 – 0,19	0,18	0,011
	DAO	0,28 – 0,32	0,30	0,015
	LAA	0,59 – 0,65	0,62	0,024
	LOA	1,18 – 1,28	1,21	0,040
	IC	87,10 – 91,80	89,04	2,028
	IO	50,91 – 57,41	55,07	2,462
	IS	61,11 – 64,91	63,03	1,744
	IF	115,79 – 137,50	128,83	9,367
IT	46,09 – 54,24	51,69	3,416	
Forme intermédiaire (9)	LAT	0,49 – 0,63	0,54	0,044
	LOT	0,54 – 0,71	0,62	0,051
	LOS	0,31 – 0,37	0,33	0,020
	LXF	0,19 – 0,25	0,22	0,020
	LOF	0,15 – 0,19	0,17	0,014
	DAO	0,22 – 0,30	0,28	0,031
	LAA	0,39 – 0,54	0,46	0,050
	LOA	0,95 – 1,30	1,09	0,123
	IC	84,48 – 92,59	87,73	2,880
	IO	44,00 – 55,56	50,19	3,605
	IS	53,97 – 66,07	61,46	3,603
	IF	105,56 – 150,00	128,11	15,829
IT	40,52 – 45,87	41,79	0,893	

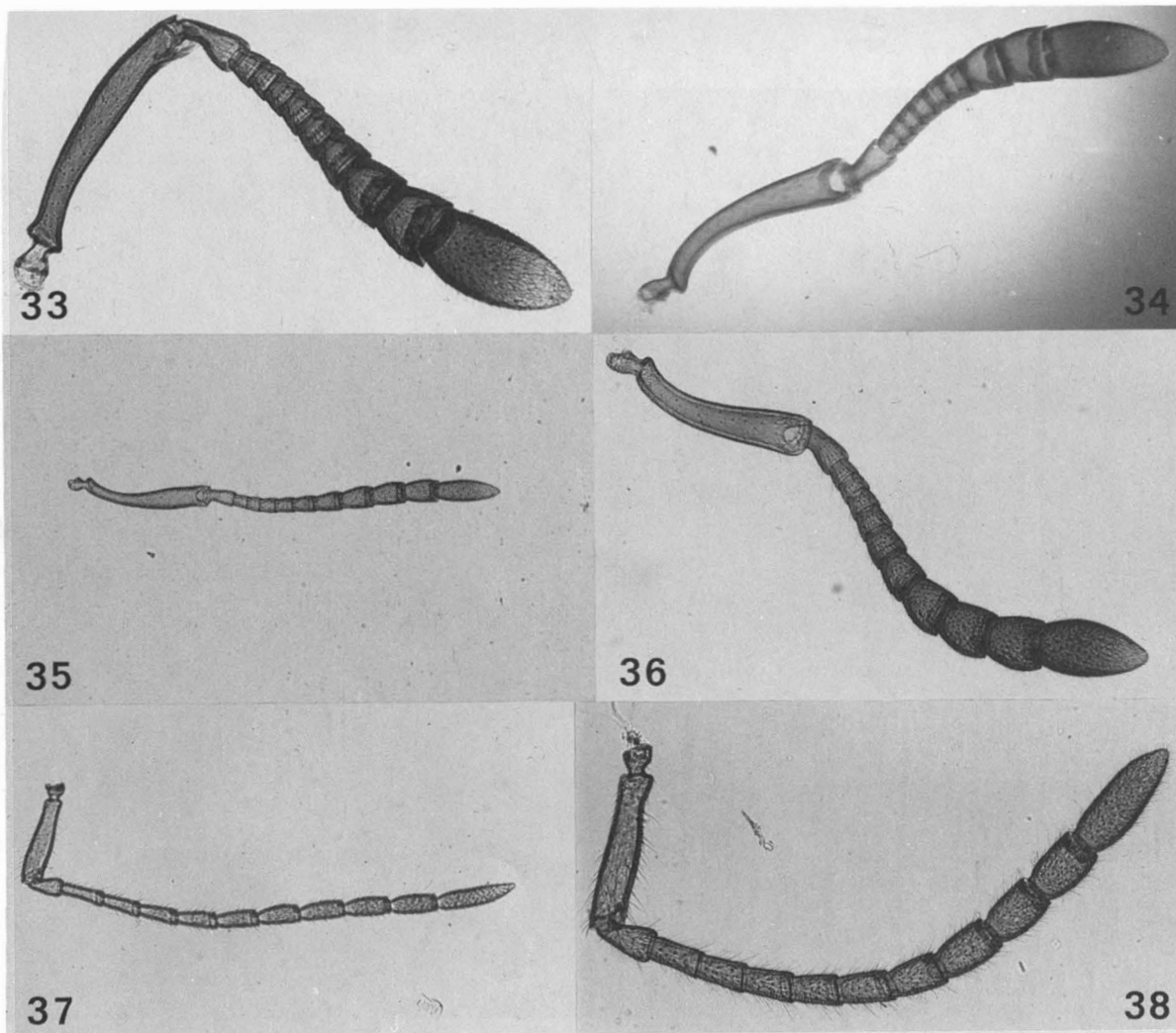
- wood ant host (Hym., Formicidae). — Memo. Soc. Fauna Flora fenn., 53: 35-38.
- EMERY, C., 1895. Beiträge zur Kenntnis der nordamerikanischen Ameisenfauna. — Zool. Jb. (Syst.), 8: 257-360.
- EMERY, C., 1921-22. Myrmicinae. — Wytzman, P.A.G. Genera Insectorum. Hymenoptera. Fascicule 174, 397 p.
- ETTERSHANK, G., 1966. A generic revision of the world Myrmicinae related to *Solenopsis* and *Pheidologeton* (Hym., Formicidae). — Aust. J. Zool., 14: 73-171.
- FOREL, A., 1899. Trois notices myrmécologiques. — Anns. Soc. ent. Belg., 43: 303-310.
- FÖRSTER, A., 1850. Hymenopterologische Studien. Jahresber. höh. Bergerschule Aachen. — Heft 1: 1-74.
- FRANCOEUR, A., 1983. The ant fauna near the three-line in northern Québec (Formicidae, Hymenoptera). — Nordicana, 47: 177-180.
- FRANCOEUR, A. & R. BÉRIQUE, 1966. Les Formicides de Provancher. — Can. Ent., 98: 140-145.
- GOTWALD, W. H., 1969. Comparative morphological studies of the ants, with particular reference to the mouthparts (Hym., Formicidae). — Mem. Cornell Univ. agric. Exp. Stn., no. 408, 150 p.

TABLEAU XI (suite)

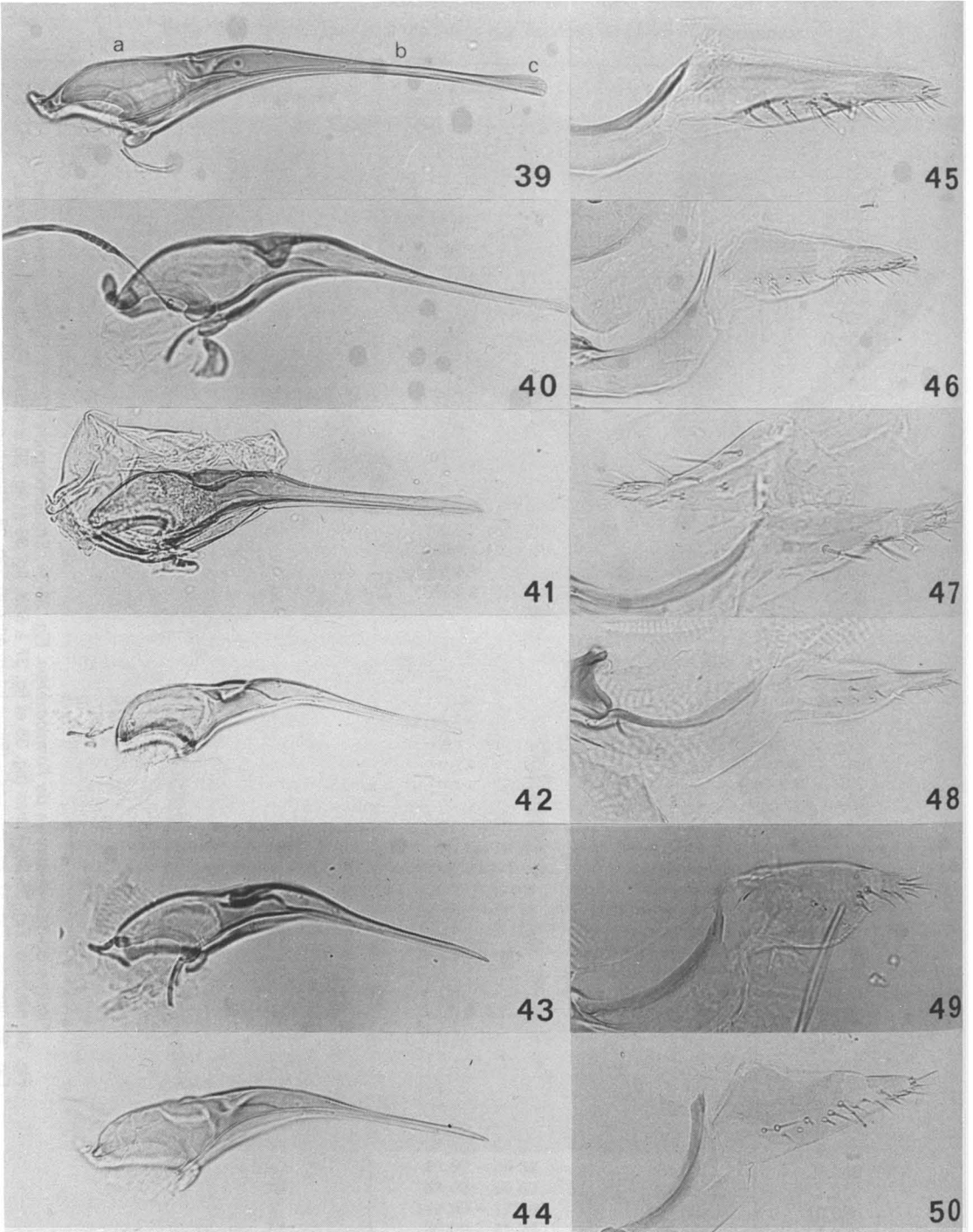
Échantillon biométrique pour les mâles des espèces du genre *Formicoxenus*

Espèces (N) <sup>1</sup>	Variables	Intervalles (min. - max.)	Moyenne	Écart-type
<i>chamberlini</i> (3)	LAT	0,55 - 0,58	0,56	0,015
	LOT	0,66 - 0,72	0,69	0,031
	LOS	0,33 - 0,34	0,34	0,006
	LXF	0,25 - 0,27	0,26	0,010
	LOF	0,19 - 0,20	0,19	0,006
	DAO	0,28 - 0,30	0,29	0,010
	LAA	0,45 - 0,49	0,47	0,020
	LOA	1,13 - 1,25	1,19	0,060
	IC	80,56 - 84,85	82,10	2,390
	IO	50,91 - 51,79	51,47	0,489
	IS	58,62 - 61,82	59,79	1,764
	IF	125,00 - 142,11	134,65	8,761
IT	39,17 - 39,82	39,40	0,370	
<i>nitidulus</i> (10)	LAT	0,47 - 0,56	0,52	0,029
	LOT	0,58 - 0,70	0,65	0,035
	LOS	0,35 - 0,41	0,38	0,016
	LXF	0,27 - 0,33	0,30	0,016
	LOF	0,15 - 0,19	0,17	0,013
	DAO	0,11 - 0,17	0,15	0,018
	LAA	0,33 - 0,43	0,39	0,027
	LOA	0,82 - 1,02	0,93	0,063
	IC	77,27 - 81,16	80,01	1,200
	IO	23,40 - 30,36	27,59	2,178
	IS	69,64 - 76,47	73,16	2,284
	IF	163,16 - 200,00	180,93	10,944
IT	40,24 - 43,33	41,74	1,018	
<i>diversipilosus</i> (10)	LAT	0,48 - 0,57	0,53	0,030
	LOT	0,58 - 0,72	0,66	0,045
	LOS	0,41 - 0,47	0,44	0,019
	LXF	0,23 - 0,28	0,26	0,017
	LOF	0,14 - 0,17	0,16	0,011
	DAO	0,12 - 0,15	0,14	0,013
	LAA	0,34 - 0,40	0,37	0,024
	LOA	0,79 - 0,98	0,91	0,062
	IC	78,26 - 83,33	80,74	1,562
	IO	22,81 - 29,41	25,66	2,174
	IS	78,95 - 86,79	84,05	2,457
	IF	152,94 - 186,67	164,03	11,058
IT	39,58 - 43,04	40,69	1,084	
<i>hirticornis</i> (10)	LAT	0,55 - 0,60	0,57	0,017
	LOT	0,64 - 0,72	0,69	0,024
	LOS	0,45 - 0,52	0,48	0,019
	LXF	0,26 - 0,30	0,28	0,012
	LOF	0,15 - 0,20	0,17	0,015
	DAO	0,12 - 0,15	0,14	0,011
	LAA	0,39 - 0,42	0,40	0,011
	LOA	0,93 - 1,06	0,99	0,044
	IC	81,43 - 85,94	83,48	1,372
	IO	21,82 - 26,32	25,02	1,345
	IS	81,03 - 86,67	82,95	1,912
	IF	145,00 - 173,33	161,63	10,035
IT	39,00 - 41,94	40,18	1,090	

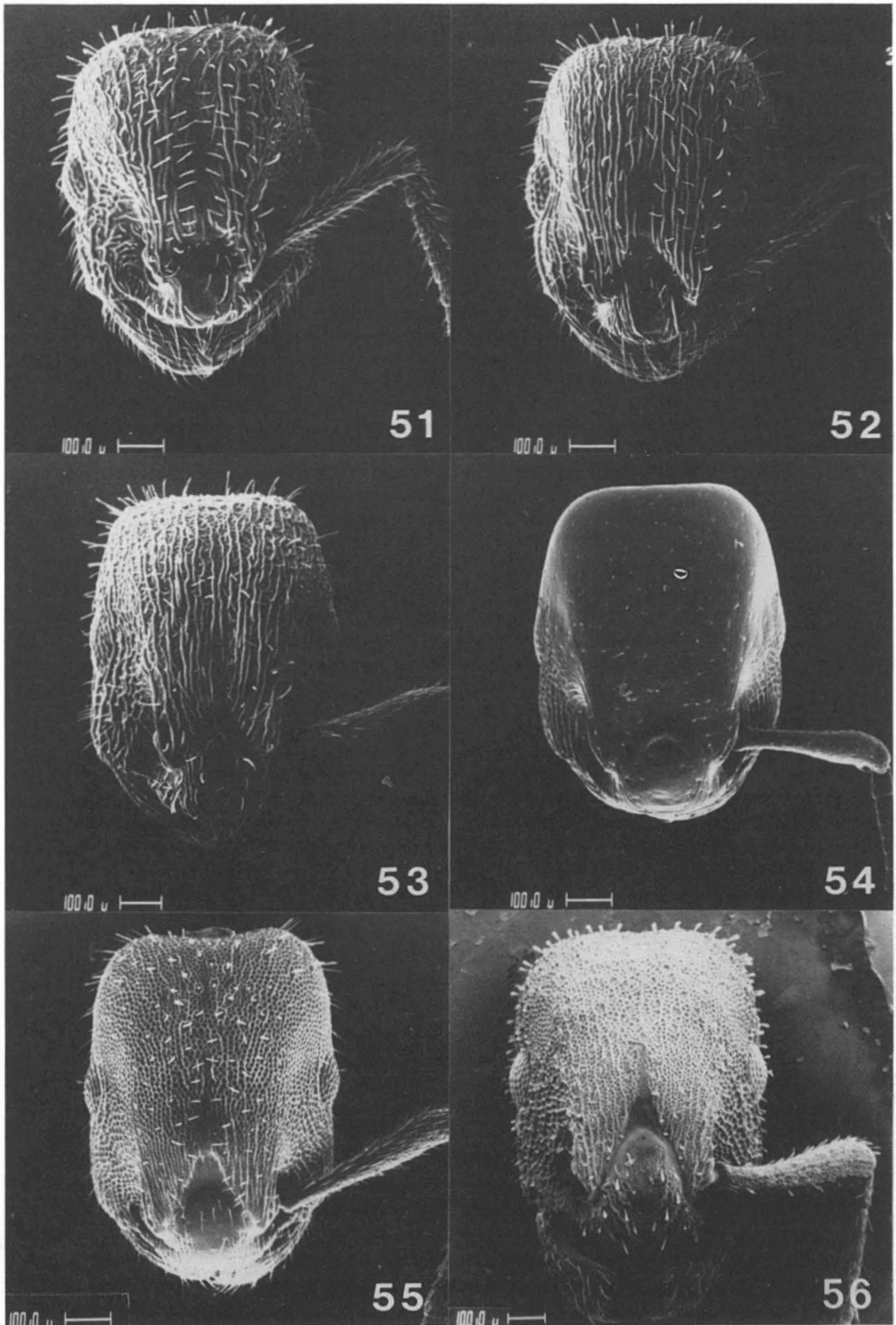
<sup>1</sup> N = nombre de spécimens mesurés en mm



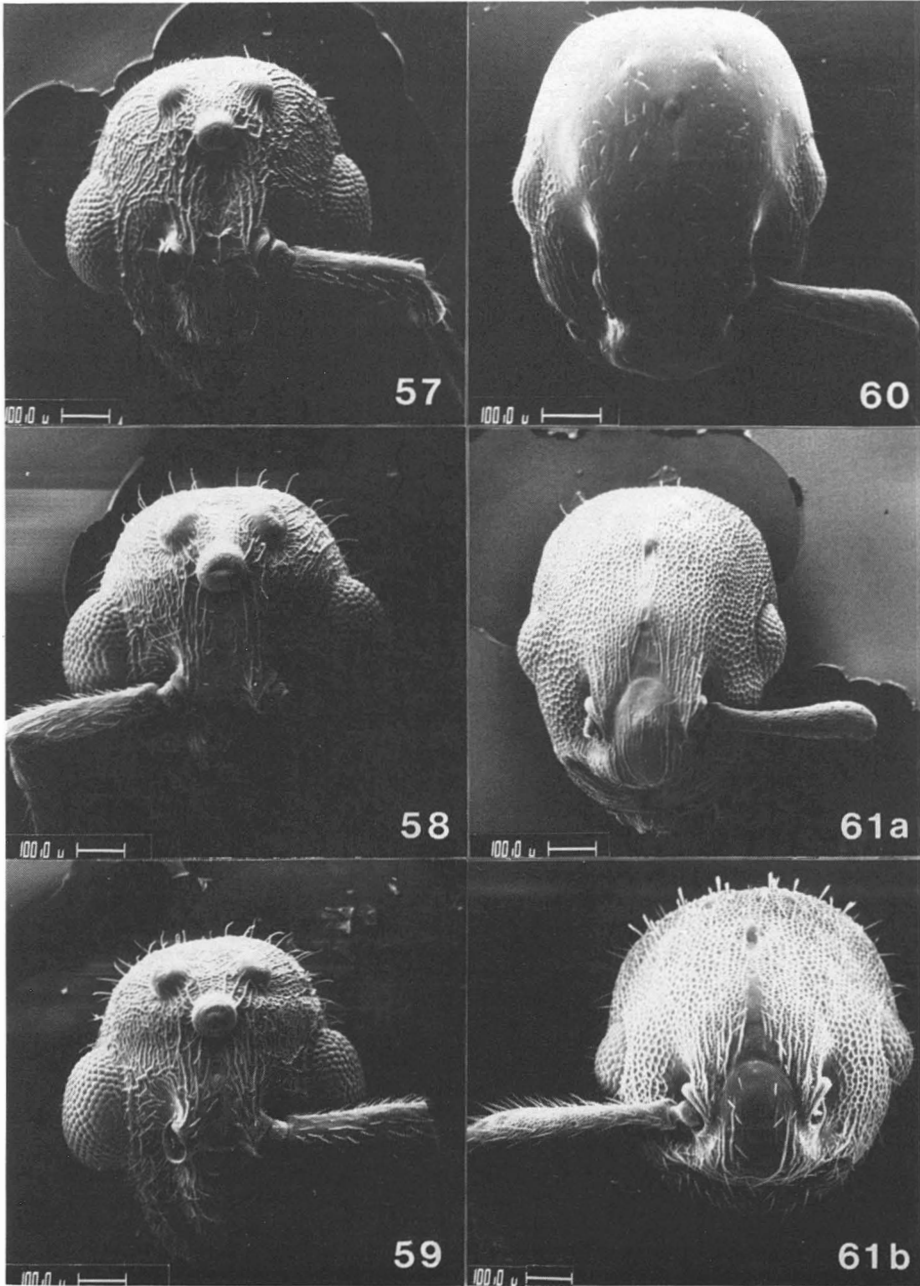
Figures 33-38. Antennes de *Formicoxenus*. Fig. 33-34. Ergatomorphes (125X). Fig. 33. *provancheri*. Fig. 34. *nitidulus*. Fig. 35-38. Mâles (fig. 35 et fig. 37 à 50X, fig. 36 et fig. 38 à 125X). Fig. 35. *diversipilosus*. Fig. 36. *nitidulus*. Fig. 37. *quebecensis* (forme intermédiaire). Fig. 38. *chamberlini*.



Figures 39-50. Aiguillons de *Formicoxenus*. Fig. 39-44. Stylets (310X). Fig. 45-50. Gonostyles (310X, sauf fig. 49 et fig. 50 à 400X). Fig. 39 et 45. *provancheri*. Fig. 40 et 46. *quebecensis*. Fig. 41 et 47. *chamberlini*. Fig. 42 et 48. *nitidulus*. Fig. 43 et 49. *hirticornis*. Fig. 44 et 50. *diversipilosus*. Fig. 39. a, bulbe; b, tige; c, membrane dorsale.

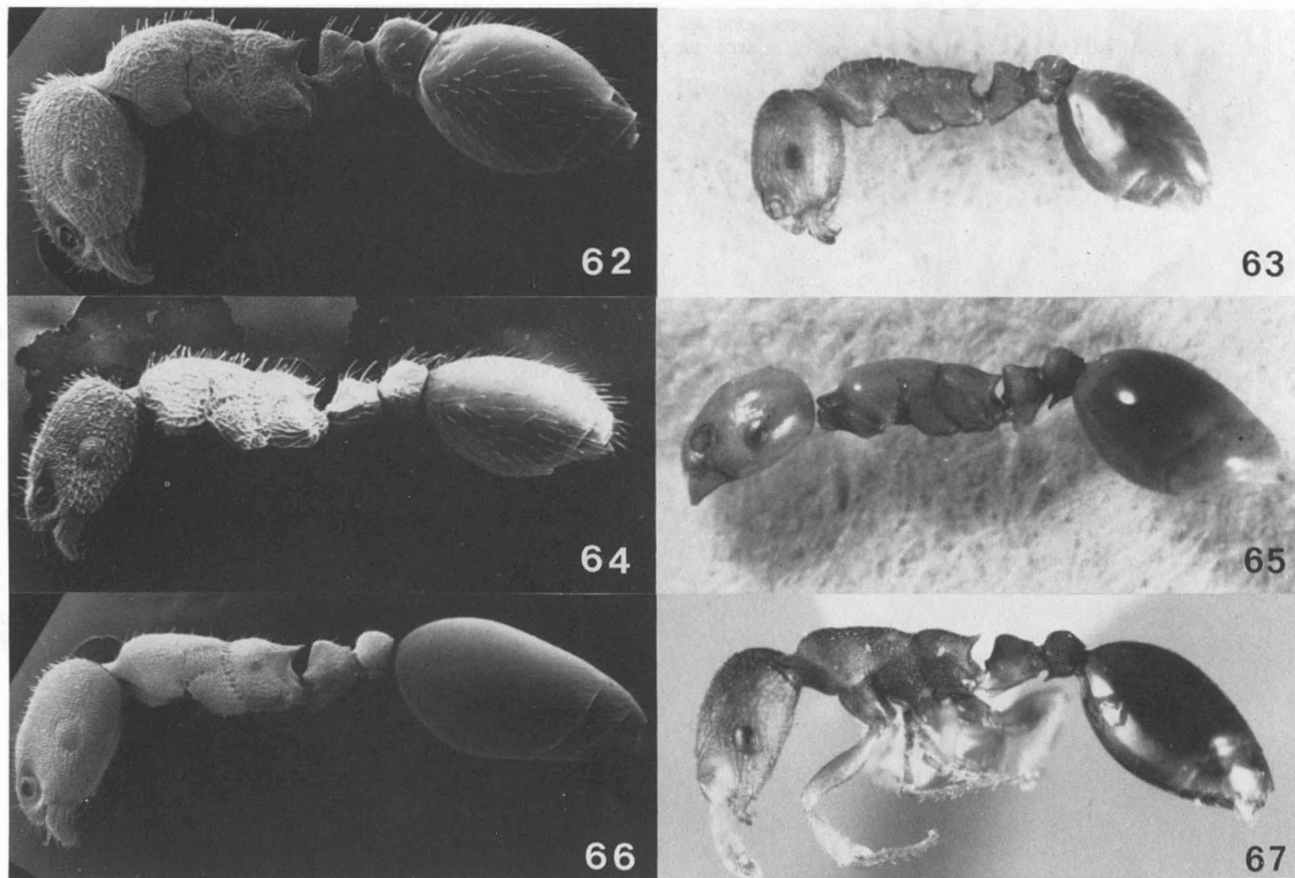


Figures 51-56. Têtes d'ergatomorphes de *Formicoxenus*. Fig. 51. *provancheri*. Fig. 52. *quebecensis*. Fig. 53. *chamberlini*. Fig. 54. *nitidulus* (perte artificielle des poils). Fig. 55. *diversipilosus*. Fig. 56. *hirticornis*.



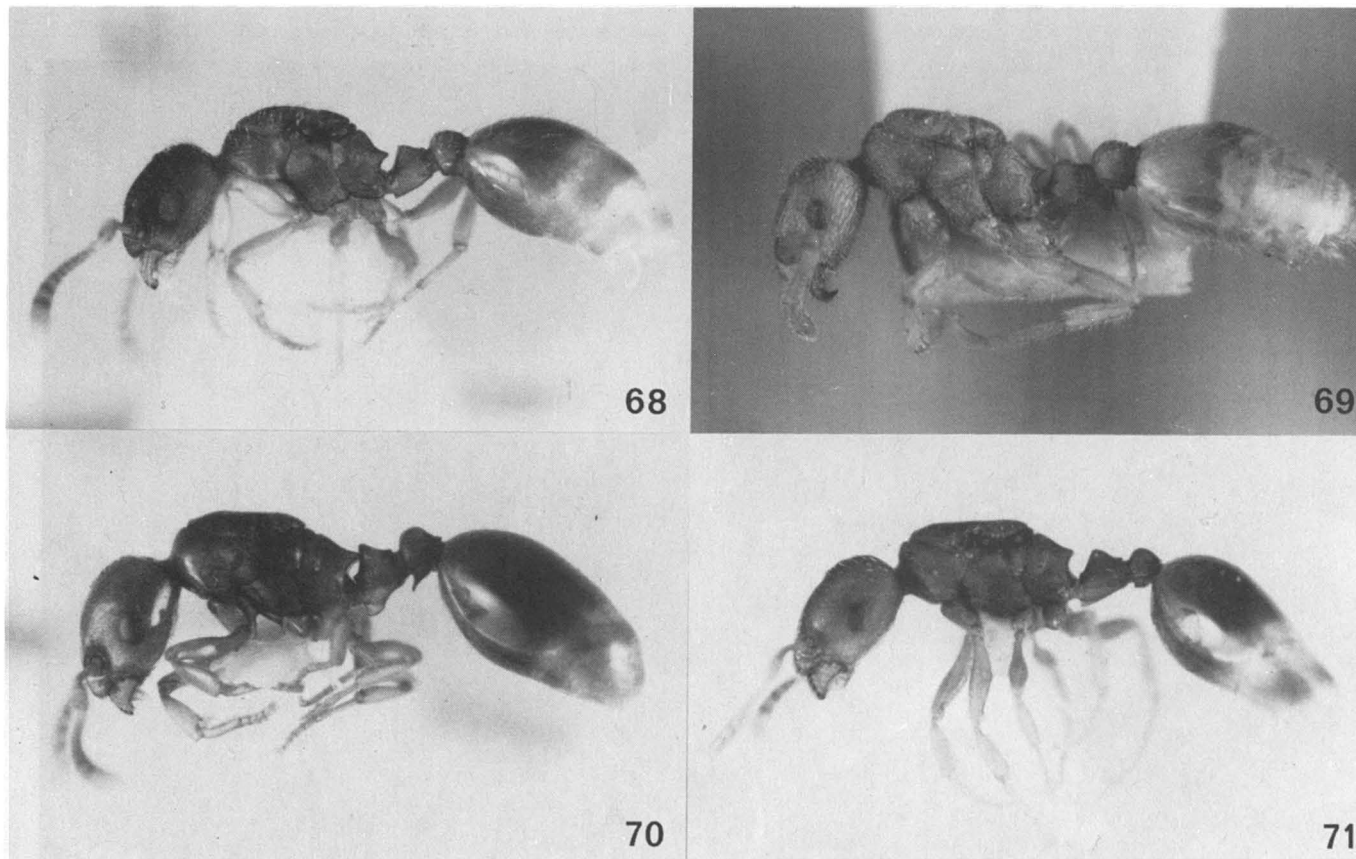
Figures 57-61. Têtes de mâles de *Formicoxenus*. Fig. 57. *provancheri*. Fig. 58. *quebecensis* (forme normale). Fig. 59. *quebecensis* (forme intermédiaire). Fig. 60. *nitidulus* (pilosité un peu arasée). Fig. 61a. *diversipilosus* (pilosité perdue). Fig. 61b. *hirticornis* (courbure exagérée).



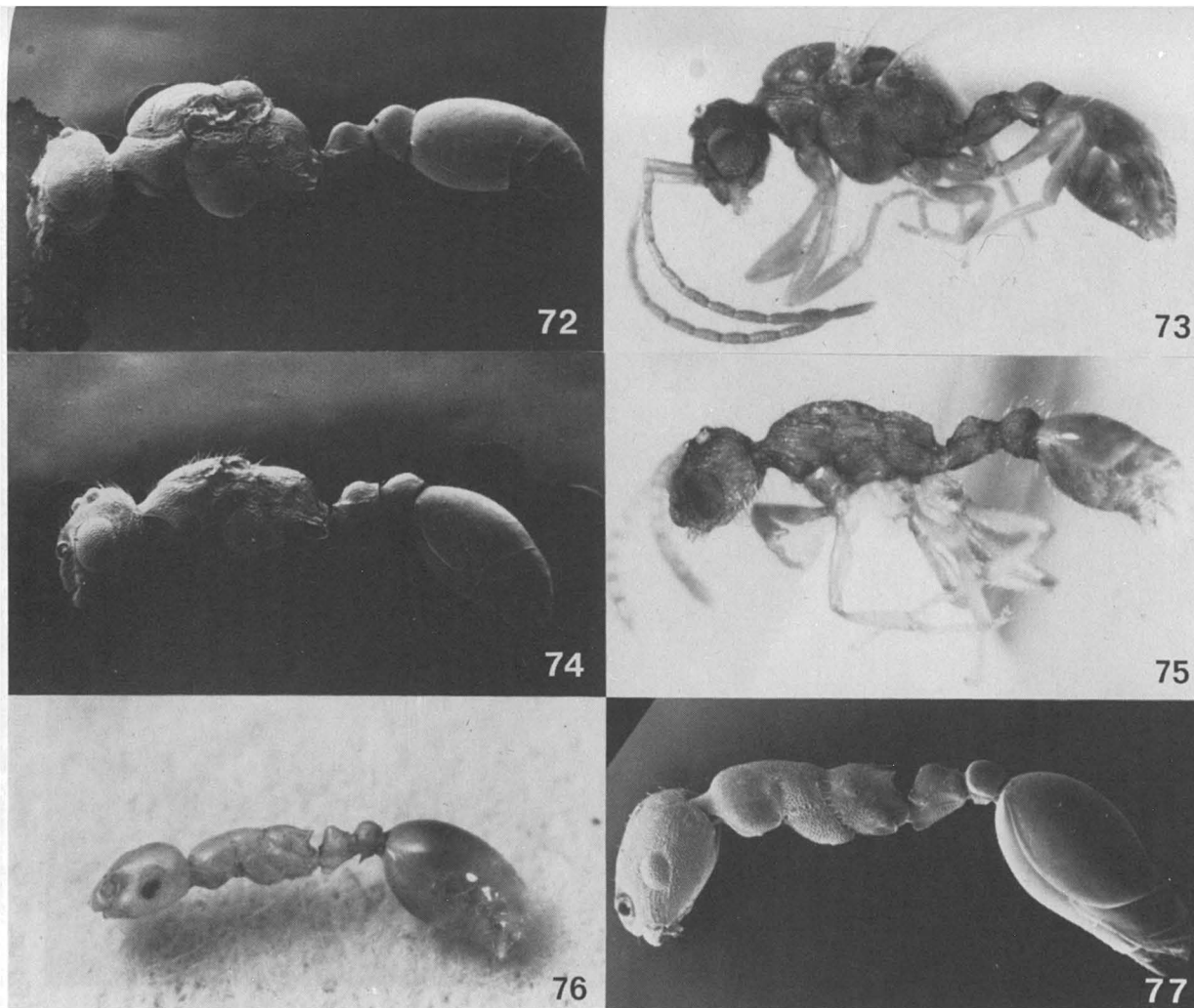


Figures 62-67. Vue latérale des ergatomorphes de *Formicoxenus*, sans appendices. Fig. 62. *provancheri* (40X). Fig. 63. *quebecensis* (25X). Fig. 64. *chamberlini* (35X). Fig. 65. *nitidulus* (25X). Fig. 66. *diversipilosus* (40X). Fig. 67. *sibiricus* (lectotype, 25X).

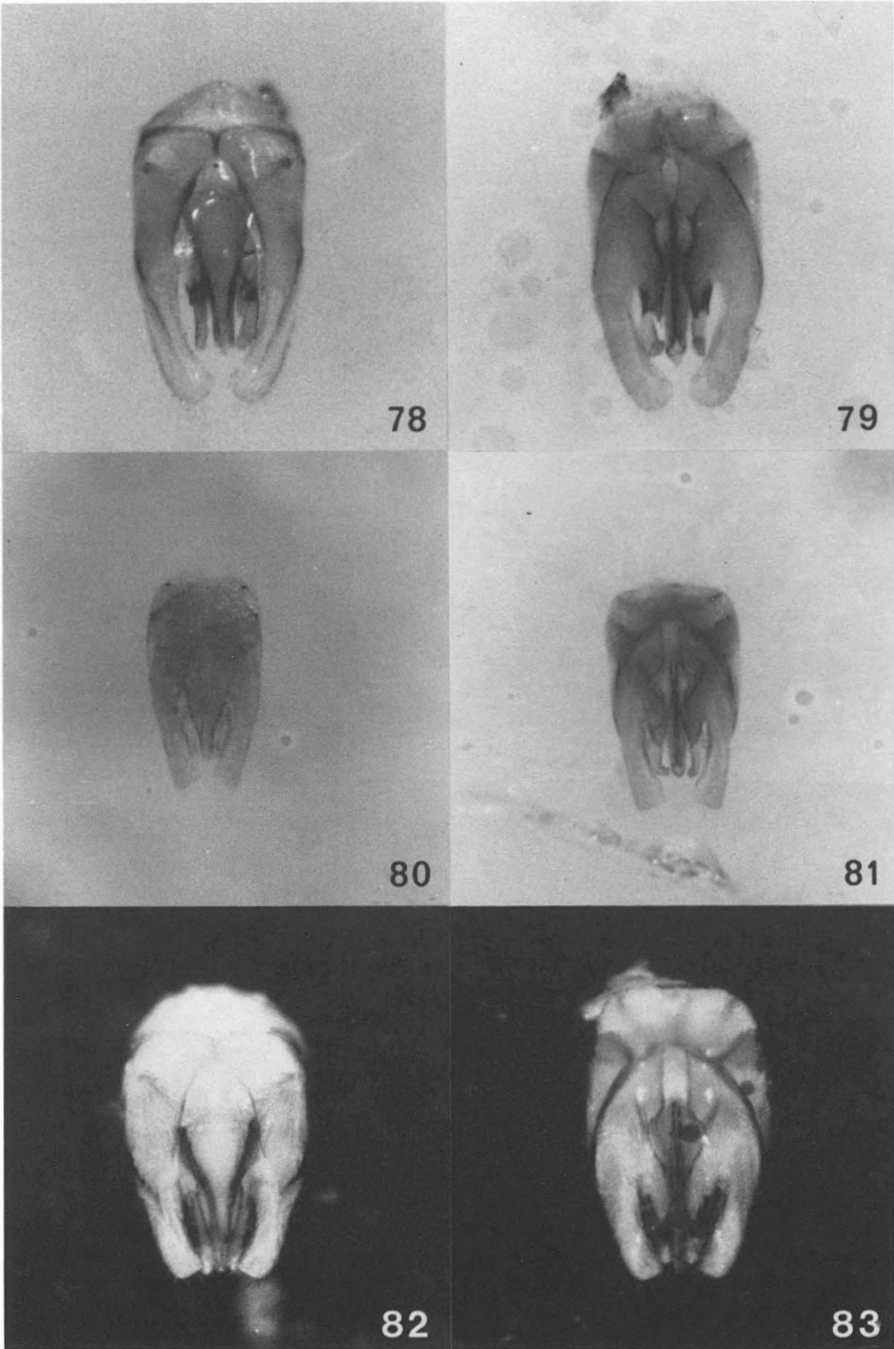




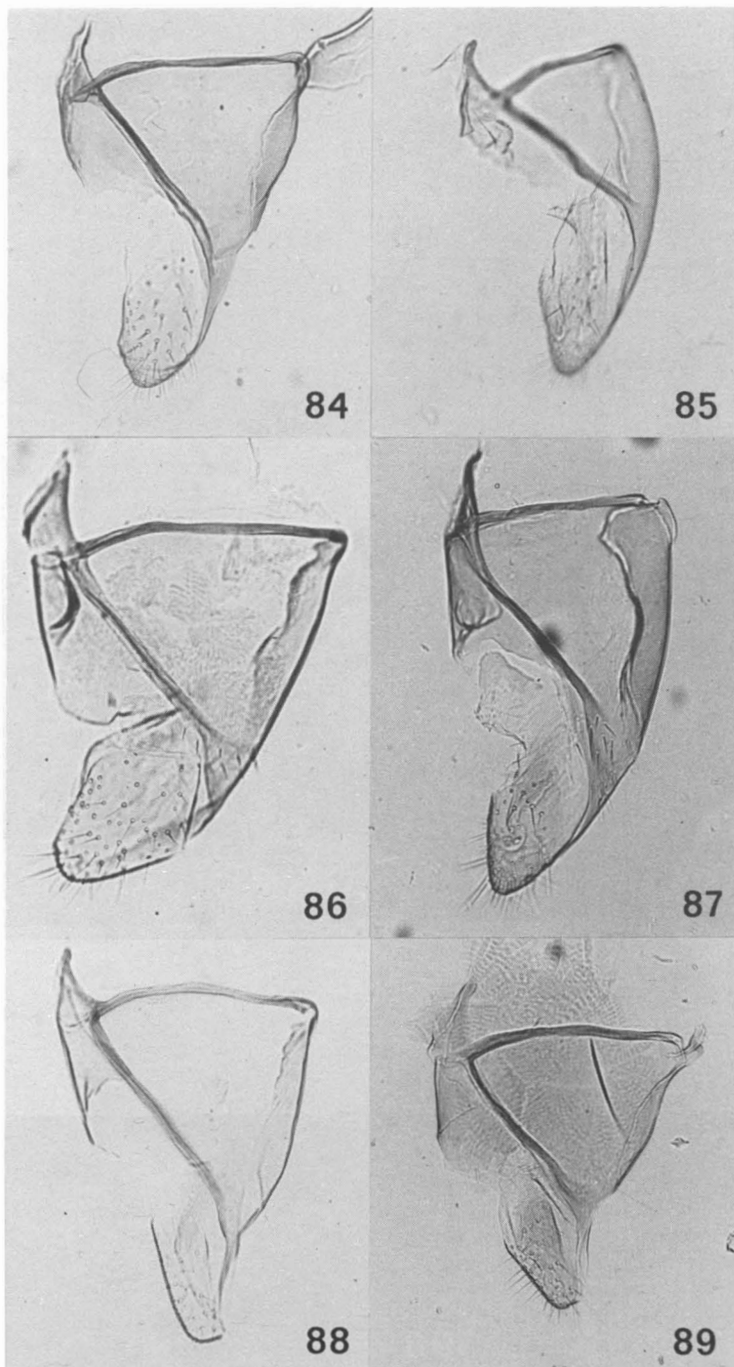
Figures 68-71. Vue latérale de gynomorphes de *Formicoxenus* (25X). Fig. 68. *quebecensis* (paratype).  
Fig. 69. *chamberlini* (paratype). Fig. 70. *nitidulus*. Fig. 71. *diversipilosus*.



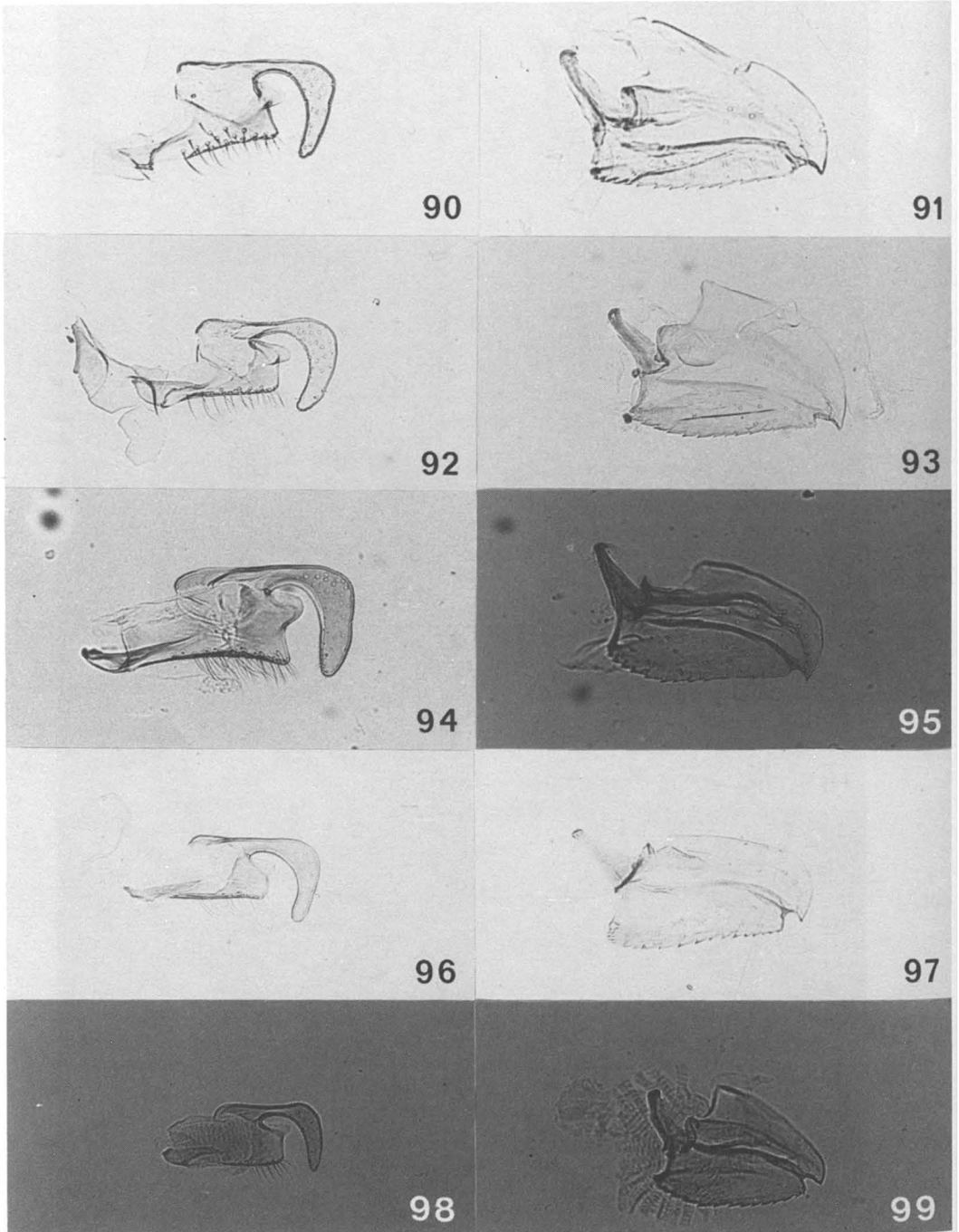
Figures 72-77. Vue latérale de mâles de *Formicoxenus* (sans appendices, sauf fig. 73 et fig. 75) (25X, sauf fig. 77 à 40X). Fig. 72. *provancheri* (ailes enlevées). Fig. 73. *quebecensis* (forme normale). Fig. 74. *quebecensis* (forme intermédiaire). Fig. 75. *chamberlini*. Fig. 76. *nitidulus*. Fig. 77. *diversipilosus*.



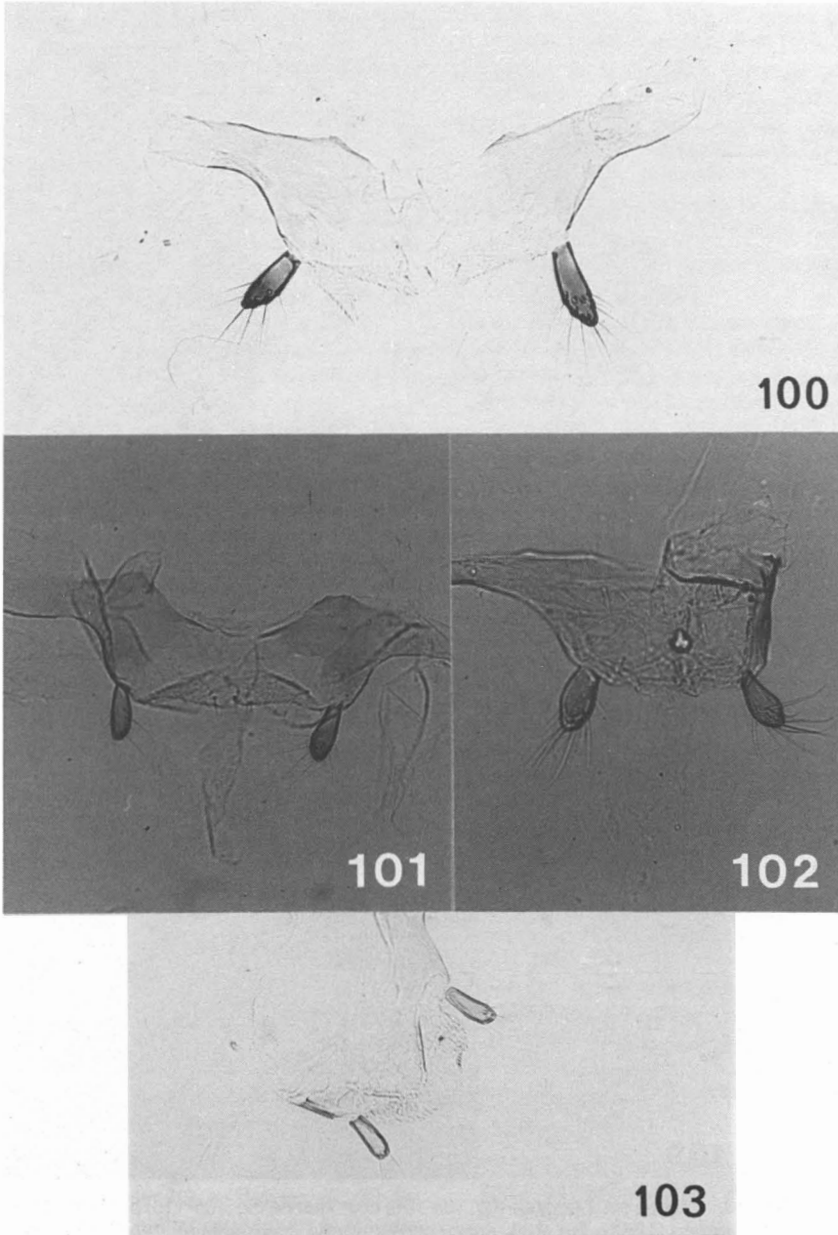
Figures 78-83. Capsule génitale mâle de *Formicoxenus* (vue dorsale à gauche et vue ventrale à droite).  
 Fig. 78-79. *provancheri* (64X). Fig. 80-81. *nitidulus* (64X). Fig. 82-83. *diversipilosus* (120X).



Figures 84-89. Paramères de *Formicoxenus* (160X, sauf fig. 84 et fig. 85 à 125X). Fig. 84. *provancheri*. Fig. 85. *quebecensis* (forme normale). Fig. 86. *quebecensis* (forme intermédiaire). Fig. 87. *chamberlini*. Fig. 88. *nitidulus*. Fig. 89. *diversipilosus*.

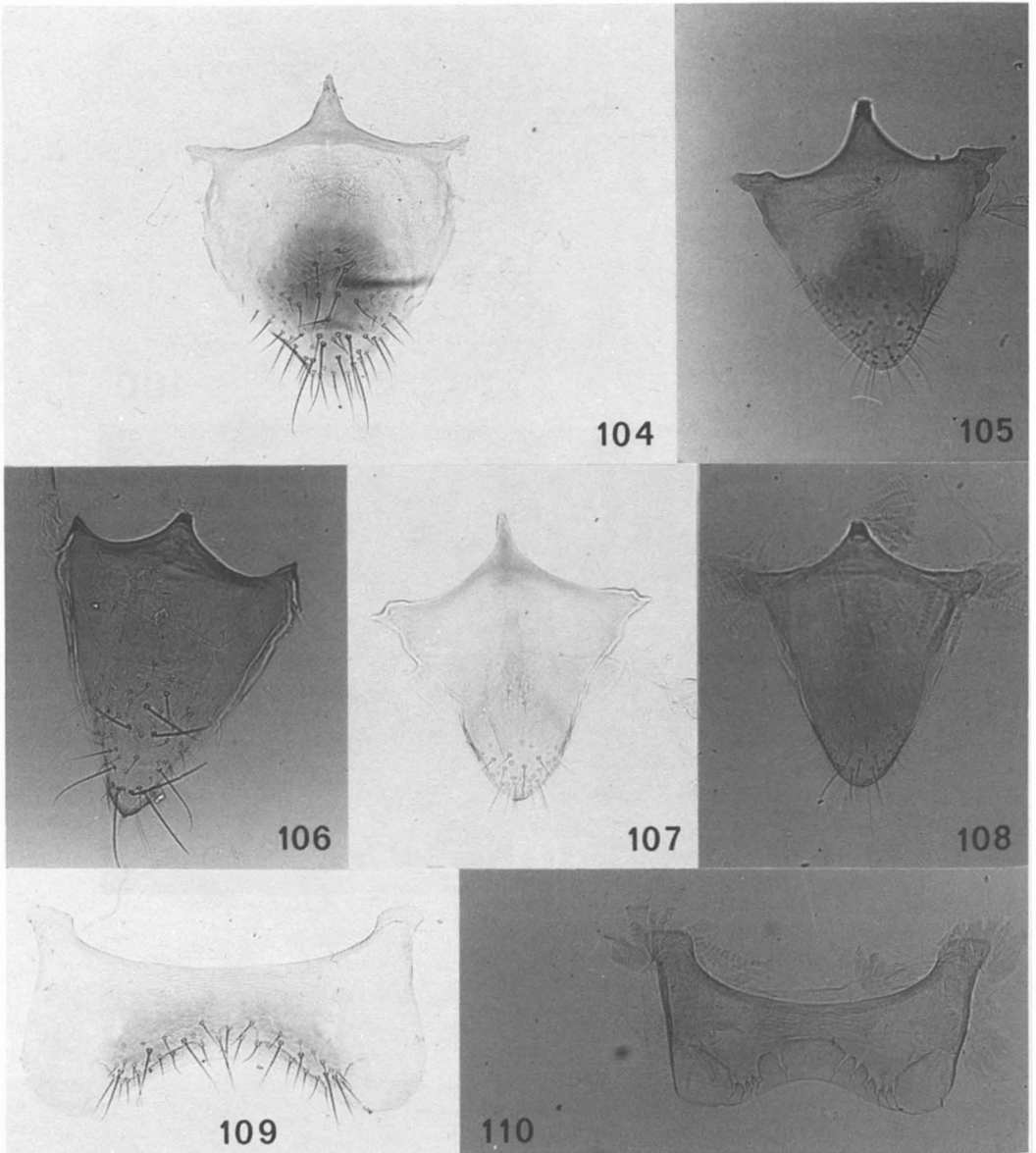


Figures 90-99. Volselles (colonne de gauche; 125X, sauf fig. 94 à 160X) et valves péniennes (colonne de droite; 160X, sauf fig. 91 et fig. 93 à 125X) de *Formicoxenus*. Fig. 90-91. *provancheri*. Fig. 92-93. *quebecensis* (forme intermédiaire). Fig. 94-95. *chamberlini*. Fig. 96-97. *nitidulus*. Fig. 98-99. *diversipilosus*.



Figures 100-103. Socii de mâles de *Formicoxenus*. Fig. 100. *provancheri* (125X). Fig. 101. *quebecensis* (forme intermédiaire, 125X). Fig. 102. *chamberlini* (160X). Fig. 103. *nitidulus* (160X).





Figures 104-110. Plaque sous-génitale (fig. 104-108) et 8<sup>e</sup> sternite (fig. 109-110) de mâles de *Formicoxenus*. Fig. 104 et 109. *provancheri* (125X). Fig. 105. *quebecensis* (forme intermédiaire, 125X). Fig. 106. *chamberlini* (160X). Fig. 107. *nitidulus* (160X). Fig. 108 et 110, *diversipilosus* (160X).

GREGG, R. E., 1963. The ants of Colorado with reference to their ecology, taxonomy and geographic distribution. — Univ. Colorado Press, Boulder, 792 p.  
 HARRIS, R. A., 1979. A glossary of surface sculpturing. — Occ. Pap. in Entomology (Department of Food and Agriculture, State of California), no. 28, 31 p.  
 HOLLIDAY, M., 1904. A study of some ergatogynic ants. — Zool. Jahrb. (Syst.), 19: 293-328.

IMAI, H. T., R. H. CROZIER & R. W. TAYLOR, 1977. Karyotype evolution in Australian ants. — Chromosoma, 59: 341-393.  
 JANET, C., 1898. Anatomie du corselet de la *Myrmica rubra* Reine. — Mém. Soc. zool. Fr., 11: 393-450.  
 JANET, C., 1899. Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'insecte. — G. Curré & C. Naud, Éditeurs, Paris, 74 p.

- KANNOVSKI, P. B., 1956. The ants of Ramsey county, North Dakota. — *Amer. Midl. Nat.*, 56: 168-185.
- KANNOVSKI, P. B., 1957. Notes on the ant *Leptothorax provancheri* Emery. — *Psyche*, 64: 1-5.
- KUGLER, C., 1978. A comparative study of the Myrmicine sting apparatus, (Hymenoptera, Formicidae). — *Stud. Ent.*, 20: 413-548.
- KUGLER, J., 1983. The males of *Cardiocondyla* Emery (Hym., Formicidae) with the description of the winged male of *Cardiocondyla wroughtoni* (Forel). — *Israël J. Ent.*, 17: 1-21.
- KUTTER, H., 1977. Formicidae. — Sauter, W. *Insecta Helvetica Fauna*, Vol. 6. Hymenoptera, 298 p.
- MATSUDA, R., 1970. Morphology and evolution of the insect thorax. — *Mem. ent. Soc. Canada*, 76: 1-431.
- MAYR, G., 1855. *Formicina austriaca*. — *Verh. zool.-bot. Ver. Wien.*, 5: 273-478.
- NYLANDER, W., 1846. Additamentum adnotationum in monographiam formicarum borealium Europae. — *Acta. Soc. Sci. fenn.*, 2: 1041-1062.
- PLATEAUX, L., 1970. Sur le polymorphisme social de la fourmi *Leptothorax nylanderii* Förster. 1. Morphologie et biologie comparées des castes. — *Annls Sci. Nat.*, 12<sup>e</sup> série, 12: 373-478.
- PLATEAUX, L., 1981. Critère mixiologique et notion de genre. — *Bull. Soc. zool. Fr.*, 106: 513-520.
- PROVANCHER, L., 1881. Formicides. — *Naturaliste can.*, 12: 321-333, 351-360.
- PROVANCHER, L., 1883. Formicides. — *Petite faune entomologique du Canada. Volume II*, p. 584-603.
- SAINI, M. S., S. S. DHILLON & R. AGGARWAL, 1982. Skeletomuscular differences in the thorax of winged and non-winged forms of *Camponotus camelinus* (Smith) (Hym., Formicidae). — *Dt. ent. Z.*, 29: 447-458.
- SMITH, D. R., 1979. Family Formicidae. — *Catalogue of Hymenoptera in America North of Mexico*. Smithsonian Inst. Press, Washington D. C., p. 1323-1467.
- SMITH, F., 1858. Notes and observations on the British aculeate Hymenoptera. — *Ent. Ann.*, 1858: 34-46.
- SMITH, M. R., 1939. Notes on *Leptothorax (Mychothorax) hirticornis* Emery, and description of a related new species. — *Proc. ent. Soc. Wash.*, 41: 176-180.
- SMITH, M. R., 1950. On the status of *Leptothorax* Mayr and some of its subgenera. — *Psyche*, 57: 29-30.
- SMITH, M. R., 1956. A further contribution to the taxonomy and biology of the inquiline ant *Leptothorax diversipilosus* Smith. — *Proc. ent. Soc. Wash.*, 58: 271-275.
- SNELLING, R. R., 1965. Studies of California ants. 1. *Leptothorax hirticornis* Emery, a new host and description of the female and ergatoid male (Hym., Formicidae). — *Bull. S. Calif. Acad. Sci.*, 64: 16-21.
- SNODGRASS, R. E., 1935. Principles of insect morphology. — McGraw-Hill, New York, 667 p.
- SNODGRASS, R. E., 1941. The male genitalia of Hymenoptera. — *Smithson. misc. Collns*, 99: 1-86.
- STAEGER, R., 1925. Das Leben der Gastameise (*Formicoxenus nitidulus* Nyl.) in neuer Beleuchtung. — *Z. Morph. Oek.*, (A)3: 452-476.
- STITZ, J., 1939. Ameisen oder Formicidae. — *Die Tierwelt Deutschland*. Vol. 37. Fischer, Jena, 428 p.
- STUMPER, R., 1918. *Formicoxenus nitidulus* Nyl. — *Biol. Zbl.*, 38: 160-179.
- TULLOCH, G. S., 1935. Morphological studies of the thorax of the ant. — *Ent. amer.*, 15: 93-132.
- WASMANN, E., 1906. Zur Kenntnis der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg. — *Archs Inst. gr.-duc. Luxemb. Sect. Sciences*, 1906: 104-124.
- WEBER, N. A., 1935. The biology of the thatching ant *Formica rufa obscuripes* Forel in North Dakota. — *Ecol. Monogr.*, 5: 165-206.
- WHEELER, G. C. & J. WHEELER, 1963. The ants of North Dakota. — *Univ. North Dakota Press*, Grand Forks, 326 p.
- WHEELER, G. C. & J. WHEELER, 1970. The natural history of *Manica* (Hym., Formicidae). — *J. Kans. ent. Soc.*, 43: 129-162.
- WHEELER, G. C. & J. WHEELER, 1976. Ant larvae: review and synthesis. — *Ent. Washington*, 7: 108.
- WHEELER, W. M., 1901. The compound and mixed nests of American ants. I & II. — *Amer. Nat.*, 35: 431-448, 513-539.
- WHEELER, W. M., 1903. Ethological observation on an American ant (*Leptothorax emersoni* Wheeler). — *Arch. Psychol. Neurol.*, 2: 1-31.
- WHEELER, W. M., 1904. Three new genera of inquiline ants from Utah and Colorado. — *Amer. Mus. nat. Hist. Bull.*, 20: 1-17.
- WHEELER, W. M., 1907. Notes on a new guest ant, *Leptothorax glacialis* and the varieties of *Myrmica brevinodis* Emery. — *Bull. Wis. nat. Hist. Soc.*, 5: 70-83.
- WHEELER, W. M., 1910. Ants: their structure, development and behaviour. — *Columbia Univ. Press*, N.Y., 663 p.
- WHEELER, W. M., 1911. A list of the types of the genera and subgenera of ants. — *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 21: 157-175.
- WHEELER, W. M., 1915. Some additions to the North American ant fauna. — *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 34: 389-421.
- WHEELER, W. M., 1917. The mountain ants of western North America. — *Proc. Amer. Acad. Arts Sci. Boston*, 52: 457-569.
- WILSON, E. O., 1971. The insect societies. — *Harvard Univ. Press*, Cambridge, 548 p.





## COMPOSITION ET PHÉNOLOGIE DE COMMUNAUTÉS D'INSECTES DU LAC GEAI, LAC DYSTROPHE DES LAURENTIDES (QUÉBEC)

P.-P. HARPER et L. CLOUTIER

Département de sciences biologiques et Station de biologie  
Université de Montréal

C.P. 6128, Succ. «A», Montréal (Québec) H3C 3J7

### Résumé

Des récoltes d'insectes adultes au moyen de pièges d'émergence ont permis de décrire la composition et la phénologie de l'entomofaune du lac Geai, un petit lac dystrophe des Laurentides (Québec). La zone littorale, en bordure du tapis flottant de végétation, abrite la communauté benthique la plus riche dominée par *Enallagma boreale* (odonates), *Leptophlebia cupida* (éphéméroptères), des trichoptères Polycentropodidae, ainsi que des diptères Ceratopogonidae (*Bezzia glabra*) et Chironomidae (*Ablabesmyia* spp., *Labrundinia pilosella*, *Psectrocladius simulans*, *Zalutschia humphriesiae*, des Tanytarsini et plusieurs Chironomini). La zone sublittorale se caractérise par la présence de trichoptères Limnephilidae et Phryganeidae et des Chironomidae *Procladius* spp., *Guttipeloplia guttipennis*, *Chironomus decorus*, *Einfeldia dorsalis* et *Polypedilum* spp. La zone profonde ne contient guère que des représentants des espèces les plus abondantes des autres zones auxquelles s'ajoutent de petites populations d'espèces caractéristiques (*Tanytarsus* sp. A, *Parachironomus* spp.). *Chaoborus trivittatus* et *C. americanus* représentent l'élément pélagique de cette faune. Par comparaison avec les autres lacs du même bassin, le lac Geai possède une faune réduite en espèces, bien que les densités des peuplements soient comparables. La composition et la structure de communauté accusent de nettes ressemblances avec celles d'autres lacs dystrophes de la région holarctique, et à un degré moindre, avec les lacs soumis aux précipitations acides. Les *patterns* d'émergence observés correspondent généralement à ceux décrits précédemment, sauf chez *Chaoborus trivittatus* qui présente à la fois une émergence printanière et une émergence automnale.

### Abstract

Emergence trap collections of adult insects from Lac Geai, a small bog lake in the Laurentians (Québec), serve as a basis for the description of the composition and the phenology of the entomofauna. The littoral zone bordering the floating vegetation mat harbours the richest benthic community dominated by the damselfly *Enallagma boreale*, the mayfly *Leptophlebia cupida*, polycentropodid caddisflies, together with Ceratopogonidae (*Bezzia glabra*) and Chironomidae (*Ablabesmyia* spp., *Labrundinia pilosella*, *Psectrocladius simulans*, *Zalutschia humphriesiae*, some Tanytarsini, and many Chironomini). The sublittoral zone is characterized by the presence of limnephilid and phryganeid caddisflies, and the midges *Procladius* spp., *Guttipeloplia guttipennis*, *Chironomus decorus*, *Einfeldia dorsalis*, and *Polypedilum* spp. The deep zone contains only the more common species of the other zones, and small populations of characteristic species (*Tanytarsus* sp. A, *Parachironomus* spp.). *Chaoborus trivittatus* and *C. americanus* represent the pelagic element of the fauna. By comparison with other lakes in the same drainage, Lac Geai possesses a fauna reduced in number of species, though not in absolute densities. There are similarities of species composition and community structure between Lac Geai and other holarctic dystrophic lakes, and to a lesser degree, lakes affected by acid rain. The emergence patterns of the species are similar to those reported in the literature, except that in *Chaoborus trivittatus* there are both a spring and a fall emergence.

### Introduction

La dystrophie constitue une étape dans l'évolution naturelle de certains petits lacs; elle se caractérise par une acidification croissante de

l'eau, une baisse de la production primaire intrinsèque, un envahissement progressif du lac par une végétation flottante spécialisée et l'accumulation sur le fond de matière végétale non décomposée (= tourbe). Elle entraîne éven-

tuellement le remplissage et la disparition de la cuvette (Hansen, 1962). Au Québec, ce type de lac est très répandu, particulièrement sur les sols acides du Plateau laurentien et dans les régions froides et mal drainées.

Ces lacs, en phase terminale de leur développement, ont été encore peu étudiés au Québec. Cependant, l'inquiétude grandissante devant le phénomène des pluies acides et leurs conséquences sur le pH des lacs (Likens *et al.*, 1979) augmente l'intérêt que présentent ces milieux naturellement acidifiés et la faune spécialisée qui les habite.

Dans ce travail, nous nous intéressons aux communautés d'insectes aquatiques d'un petit lac dystrophe des Laurentides et nous en décrivons la composition spécifique, la distribution et la phénologie.

### Description du milieu

Le lac Geai est un lac dystrophe dimictique situé sur le territoire de la Station de biologie de l'Université de Montréal à Saint-Hippolyte dans les Basses-Laurentides (46° N., 74° O.). Il se trouve dans une portion isolée du bassin hydrographique du ruisseau Ashby, un tributaire de la rivière de l'Achigan, et ne possède ni émissaire, ni tributaire permanents. La forêt environnante, une bétulaie à *Betula papyrifera* entremêlée d'îlots d'érablière à *Acer saccharum*, s'est développée à la suite d'un incendie (vers 1920). Le pourtour immédiat du lac est cependant colonisé par des conifères, *Picea mariana*, *Abies balsamea* et *Thuja occidentalis*. Le lac (fig. 1) est petit (0,92 ha) et de faible profondeur ( $z_{\max} = 7,5$  m); l'eau (selon Plinski & Magnin, 1979) est acide (pH = 5,8-6,0), fortement colorée (130-180 unités APHA), très douce (10-20 mg  $\text{CaCO}_3/\text{L}$ ) et peu minéralisée (20-60  $\mu\text{S}$ ); en revanche, son contenu en matière organique (5-15 mgC total/L) et en solides dissous (28-230 mg/L) est élevé. En été, la thermocline se situe entre 3 et 4 m; les eaux superficielles atteignent 24°C et les eaux profondes 8°C; l'hypolimnion est complètement désoxygéné vers la mi-août. La végétation littorale est clairsemée; il existe cependant à la marge sud du lac un tapis flottant de végétation d'éricacées et de sphaignes d'une dizaine de mètres de largeur.

### Méthodes

Quatre stations d'échantillonnage ont été choisies, l'une à la marge du tapis flottant dans sa zone d'expansion (station 1), deux dans la zone sublittorale (stations 2 et 3) et une dernière au centre du lac (station 4).

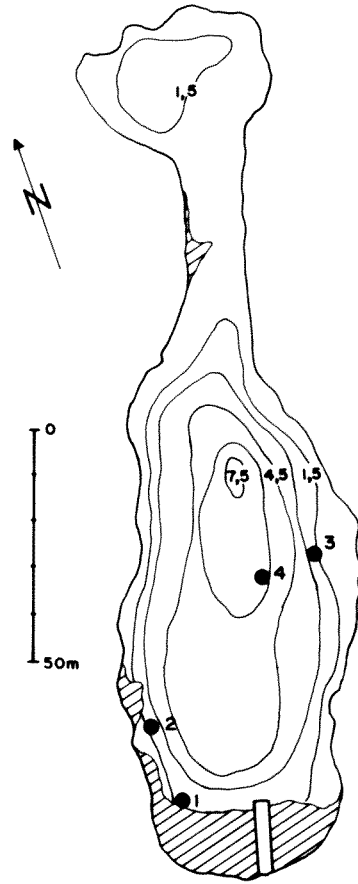


Figure 1. Carte du lac Geai montrant l'emplacement des quatre stations d'échantillonnage. La zone hachurée représente le tapis flottant de végétation.

Le désir de pousser aussi loin que possible la connaissance de la structure taxonomique de la communauté nous a incités à préférer une étude des adultes à celle des larves, souvent impossibles à identifier avec précision. À chacune des stations, les récoltes ont été faites à l'aide d'un piège d'émergence de forme pyramidale, de 0,5 m<sup>2</sup> de base, couvert de moustiquaire et monté sur des flotteurs (modèle de Harper & Magnin, 1971). Les pièges étaient visités trois fois la semaine pendant toute la saison d'émergence, de la mi-mai à la fin de septembre 1974.

Nous avons connu quelques problèmes de détermination du matériel. Chez les diptères Chironomidae, seuls les mâles ont pu être identifiés; nous avons donc, pour chaque genre, réparti les femelles au prorata du nombre de mâles de chaque espèce (elles ne figurent cependant pas à la figure 2). De plus, certaines des espèces de Chironomidae qui ne correspondaient à aucune

description ou appartenait à des genres non révisés, ont été désignées par des lettres. Tout le matériel a été déposé dans la Collection entomologique Ouellet-Robert de l'Université de Montréal (département de sciences biologiques).

La comparaison des récoltes est basée sur l'utilisation de coefficients de similarité.

(1) le coefficient de Jaccard, qui n'est que le pourcentage d'espèces communes dans les deux listes d'espèces à comparer:

$$S_{(x_1, x_2)} = c / (a + b + c)$$

où  $c$  est le nombre d'espèces communes aux deux stations,  $a$  et  $b$  les espèces exclusives respectivement aux stations 1 et 2.

(2) le coefficient de Steinhaus défini comme

$$S_{(x_1, x_2)} = 2W / (A + B)$$

où  $W$  est la somme des abondances minimales de toutes les espèces communes aux deux listes, et  $A$  et  $B$  la somme des abondances respectives de toutes les espèces dans chacune des deux listes.

(3) le coefficient de similarité du chi-carré dont la formule est

$$S_{(x_1, x_2)} = 1 - \left[ \sum_i \frac{1}{y_{i.}} \left( \frac{y_{i1}}{y_{.1}} - \frac{y_{i2}}{y_{.2}} \right)^2 \right]^{1,2}$$

où  $y_{ij}$  est le nombre de spécimens de l'espèce  $i$  dans l'échantillon  $j$ ,  $y_{i.}$  est le nombre total de spécimens de l'espèce  $i$  dans les deux échantillons et  $y_{.j}$  la somme de tous les spécimens de toutes les espèces dans l'échantillon  $j$  (Legendre & Legendre, 1979).

## Résultats

Les récoltes obtenues (près de 11 000 spécimens) comprennent deux éléments: (1) les insectes à larves et nymphes pélagiques représentés seulement par deux espèces de diptères Chaoboridae (*Chaoborus trivittatus* (Loew) 808 ♂, 236 ♀ et *C. americanus* (Johansen) 2 565 ♂, 1 856 ♀), et (2) les autres insectes, dont les stades immatures sont strictement benthiques (5 557 spécimens, 68 espèces, tableau I). Pour des raisons de cohérence, nous traiterons séparément les deux groupes.

Parmi les insectes d'origine pélagique, *Chaoborus trivittatus* est la première espèce à apparaître à la fonte des glaces (fig. 2). Presque toute la population émerge dès la première semaine, bien que l'on retrouve quelques individus jusqu'à la fin de juin; une seconde période d'émergence se produit à la fin de l'été, en septembre. Chez *Chaoborus americanus*, l'espèce la plus abon-

dante, l'émergence s'étale sur presque tout l'été et atteint son maximum à la fin de juin.

Les insectes d'origine benthique sont liés de façon plus stricte au substrat; nous en avons tenu compte en considérant séparément les récoltes de chacune des stations (tableau I). Les nombres d'espèces (22-52) et de spécimens (348-7 724/m<sup>2</sup>) récoltés diffèrent considérablement d'une station à l'autre et suggèrent l'existence d'un gradient de richesse décroissant de la rive au centre. La station littorale (n° 1) contient en effet 76% des espèces et près de 70% des spécimens, bien que seules quelques espèces y soient abondantes. Dans les stations intermédiaires (n° 2, n° 3), la faune est moins riche, mais la diversité plus élevée reflète une distribution plus régulière des espèces. La station profonde (n° 4) est la plus pauvre et la moins diversifiée.

L'analyse de similarité (tableau II) révèle qu'il existe peu d'affinité entre les stations. D'après le coefficient de Steinhaus, qui tient compte à la fois des proportions et des densités absolues des espèces, les deux stations intermédiaires sont les plus semblables ( $S = 0,439$ ). La similarité diminue à la fois vers le centre et vers la rive, à cause de la pauvreté en espèces de la station d'eau profonde et de la dominance à la station littorale d'espèces spécialisées.

Le coefficient de Jaccard, qui confronte les listes d'espèces, met en évidence un gradient décroissant de similarité depuis le littoral, en raison de l'appauvrissement graduel en espèces vers le centre. Le coefficient du chi-carré, fondé sur la composition relative en espèces, sans tenir compte des densités absolues, montre le même gradient.

Le tableau I présente la répartition des espèces dans les stations et la figure 2 en illustre la phénologie.

Chez les odonates, *Enallagma boreale* est particulièrement abondant près du tapis de végétation et son émergence s'étend sur plusieurs semaines au début de l'été. Les autres espèces ne sont représentées que par quelques individus. *Leptophlebia cupida*, la seule espèce d'éphéméroptère, abonde dans la station littorale. Son émergence est très printanière et synchronisée. Il y a une douzaine d'espèces de trichoptères. Les Polycentropodidae, *Polycentropus albipunctus* et *P. smithae* dominant la zone littorale, alors que les Limnephilidae (*Limnephilus infernalis* et *Platycentropus radiatus*) et les Phryganeidae (*Agrypnia improba*) sont surtout présents à la station 3. À l'exception de *Limnephilus infernalis* qui émerge à l'automne, les espèces apparaissent tout au cours de l'été, sans nette ségrégation temporelle.

Les autres espèces, toutes des diptères, appartiennent aux familles Ceratopogonidae et Chironomidae. Les Ceratopogonidae sont peu nombreux. Seul *Bezzia glabra* mérite une mention: c'est une espèce littorale qui apparaît sporadiquement pendant tout l'été. Les Chironomidae sont représentés par 49 taxons et constituent, tant par leur nombre que par leur diversité, le groupe dominant.

Les Tanypodinae (tableau I, espèces 17-25) se retrouvent à toutes les stations, mais de façon plus marquée dans les zones littorale et sublittorale. *Ablabesmyia* spp. et *Labrundinia pilosella*

abondent surtout près du bord, alors que *Procladius* spp. et *Guttipelopia guttipennis* préfèrent les profondeurs intermédiaires. La station profonde n'abrite que quelques représentants des espèces les plus abondantes des autres stations. *Procladius freemani* est une espèce printanière; les autres émergent pendant tout l'été, sans maximum évident (*A. mallochi*) ou alors avec un maximum au milieu de l'été (*G. guttipennis*).

Les Orthoclaadiinae (espèces 26-31) ne comprennent que six espèces, mais deux d'entre elles dominent nettement. Toutes préfèrent la zone littorale et il n'y a plus au centre du lac que

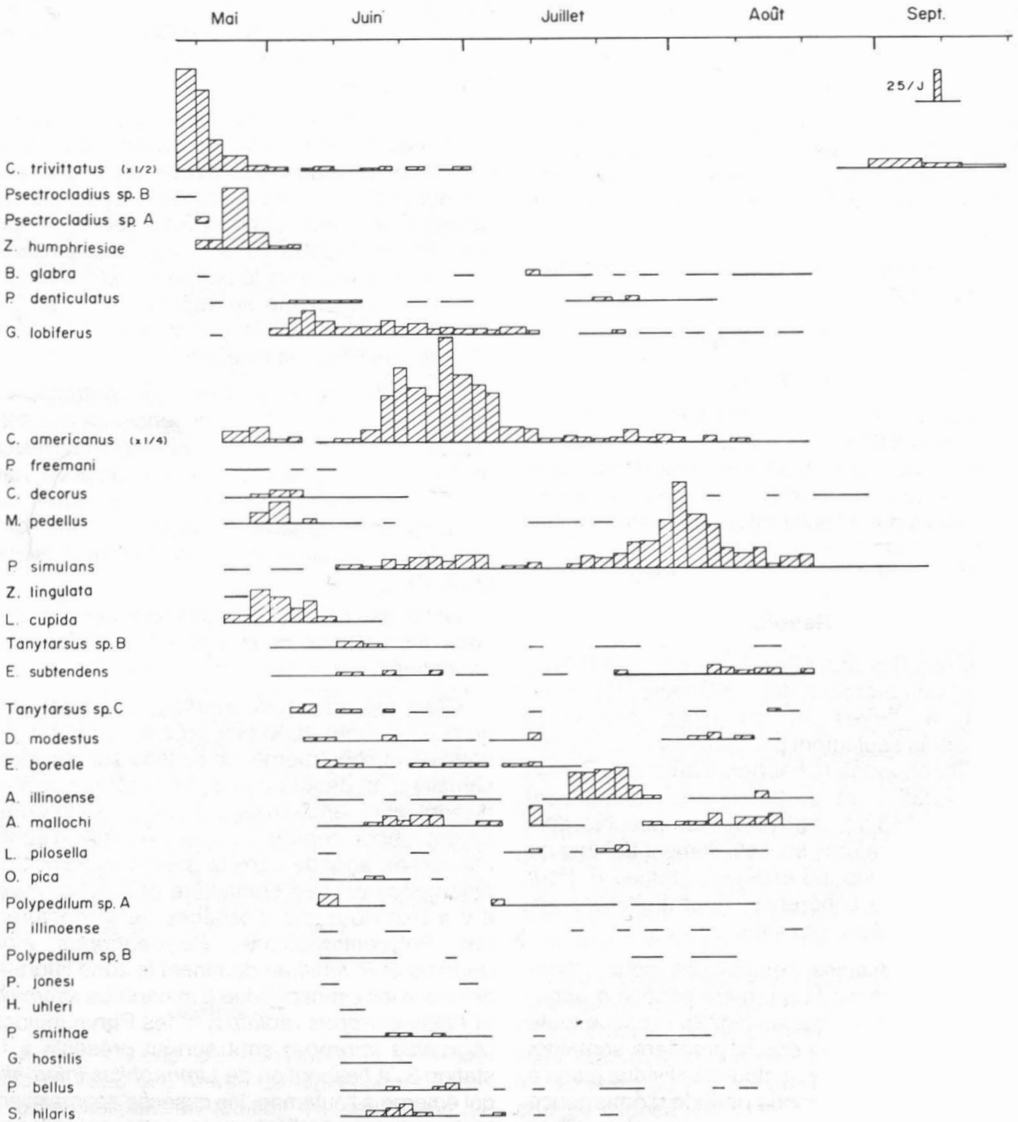


Figure 2. Succession saisonnière des espèces au lac Geai.

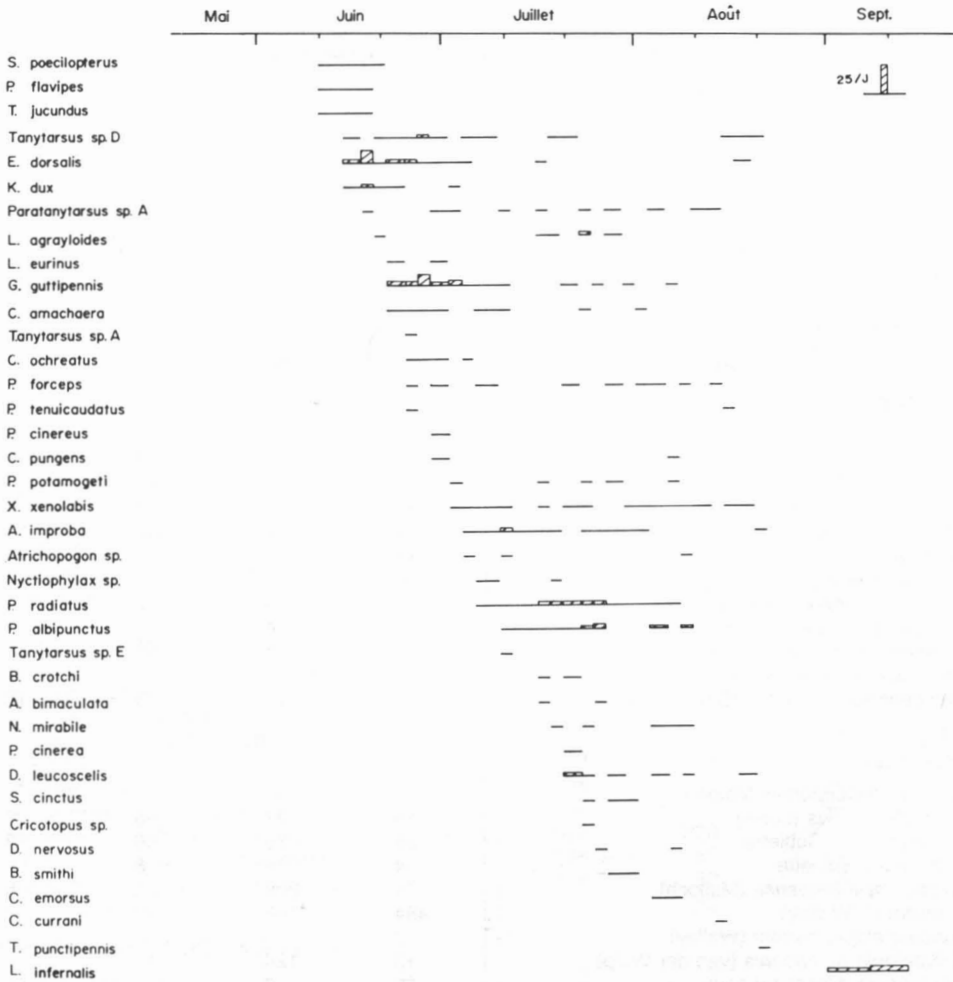


Figure 2 (suite).

quelques spécimens de *Psectrocladius simulans*. Quatre des espèces, *Psectrocladius* sp. A et B, *Zalutschia humphriesiae* et *Z. lingulata*, sont printanières. *Psectrocladius simulans* est estival et émerge pendant tout l'été, mais surtout en août.

Les Chironominae constituent le groupe le plus diversifié et sont représentés par 28 espèces de Chironomini (espèces 32-59) et 6 de Tanytarsini (espèces 60-65). Il faut noter, parmi les Chironomini, des espèces nettement littorales (*Dicrotendipes modestus*, *Endochironomus subtendens*, *Glyptotendipes lobiferus*, *Microtendipes pedellus*, *Stenochironomus hilaris* et *Xenochironomus xenolabis*), d'autres sublittorales (*Chironomus decorus*, *Einfeldia dorsalis* et *Polypedilum* sp. A) et de rares espèces d'eau profonde (*Parachironomus* spp.). Toutes ces espèces

ont des périodes de vol très étendues. Les Tanytarsini habitent presque exclusivement la zone littorale, sauf *Tanytarsus* sp. A, et se métamorphosent pendant tout l'été; il y a peu de ségrégation temporelle entre les espèces.

## Discussion

La méthode de récolte que nous avons utilisée est plus efficace pour les petits insectes, tels les Chironomidae, dont la remontée à la surface est passive (Davies, 1984). En revanche, certains gros insectes, en particulier les odonates, peuvent éviter les pièges lors de leur métamorphose et sont donc sous-représentés dans les récoltes. Pilon & Lebus (1976) ont trouvé au lac Geai une faune d'odonates plus riche (11 espèces) que ne l'indiquent nos récoltes. Néanmoins, *Enallagma*

TABLEAU I  
Faune benthique des quatre saisons d'échantillonnage ( $N/m^2$ )

	Stations			
	1	2	3	4
<b>ODONATA</b>				
1. <i>Helocordulia uhleri</i> (Sélys)	2	—	—	—
2. <i>Lestes eurinus</i> (Say)	2	2	2	—
3. <i>Enallagma boreale</i> (Sélys)	110	18	20	16
<b>EPHEMEROPTERA</b>				
4. <i>Leptophlebia cupida</i> (Say)	304	20	20	60
<b>TRICHOPTERA</b>				
5. <i>Nyctiophylax</i> sp.	—	2	2	—
6. <i>Polycentropus albipunctus</i> (Banks)	40	14	4	2
7. <i>P. cinereus</i> Hagen	—	—	—	2
8. <i>P. smithae</i> Denning	30	22	6	4
9. <i>Agrypnia improba</i> (Hagen)	2	4	36	14
10. <i>Banksiola crotchi</i> Banks	—	2	—	2
11. <i>B. smithi</i> (Banks)	—	—	4	—
12. <i>Phryganea cinerea</i> Walker	—	—	2	—
13. <i>Anabolia bimaculata</i> (Walker)	—	4	—	—
14. <i>Limnephilus infernalis</i> (Banks)	—	6	54	2
15. <i>Nemotaulius hostilis</i> Hagen	4	4	—	—
16. <i>Platycentropus radiatus</i> (Say)	10	16	38	12
<b>DIPTERA</b> (Chironomidae)				
17. <i>Tanytus punctipennis</i> Meigen	—	—	2	—
18. <i>Procladius bellus</i> (Loew)	16	82	68	6
19. <i>P. denticulatus</i> Sublette	28	76	86	12
20. <i>P. freemani</i> Sublette	4	14	8	—
21. <i>Ablabesmyia illinoense</i> (Malloch)	574	202	50	6
22. <i>A. mallochi</i> (Walley)	484	446	92	2
23. <i>Conchapelopia currani</i> (Walley)	2	—	—	—
24. <i>Guttipelopia guttipennis</i> (van der Wulp)	18	128	12	—
25. <i>Labrundinia pilosella</i> (Loew)	68	6	—	—
26. <i>Cricotopus</i> sp.	2	—	—	—
27. <i>Psectrocladius simulans</i> (Johannsen)	1 976	270	124	32
28. <i>Psectrocladius</i> sp. A	30	—	—	—
29. <i>Psectrocladius</i> sp. B	—	4	—	—
30. <i>Zalutschia humphriesiae</i> Dowling & Murray	826	—	—	—
31. <i>Zalutschia lingulata</i> Saether	—	—	4	—
32. <i>Chironomus decorus</i> Johannsen	10	114	22	10
33. <i>C. ochreatus</i> Townes	26	4	—	—
34. <i>C. pungens</i> (Townes)	6	—	—	—
35. <i>Cladopelma amachaera</i> (Townes)	—	20	16	—

*boreale* y est signalé comme l'espèce dominante, avec *Lestes eurinus* Say et *Leucorrhinia glacialis* Hagen, comme espèces importantes.

Par comparaison avec d'autres lacs du même bassin hydrographique (Olivier, 1980; Rochon, 1977; données inédites des auteurs), l'entomofaune benthique du lac Geai s'avère pauvre. En effet, le lac Tracy contient au moins 212 espèces et le lac Croche, 186. Cet appauvrissement se

manifeste dans tous les groupes taxonomiques, mais plus particulièrement chez les éphéméroptères, les trichoptères et les diptères Chironomini. Toutefois, le nombre d'insectes recueillis au mètre carré est du même ordre de grandeur (348-7 724 au lac Geai, 170-6 052 au lac Croche, 298-4 304 au lac Cromwell), sauf dans le cas du lac Triton (3 642-18 568), qui est peu profond et plus productif. Un tel appauvrissement a déjà été signalé dans le lac Grimsgöl, en Suède, par Brundin (1949)

TABLEAU I (suite)

Faune benthique des quatre saisons d'échantillonnage ( $N/m^2$ )

	Stations			
	1	2	3	4
36. <i>Cryptotendipes emorsus</i> (Townes)	—	—	6	—
37. <i>Dicrotendipes leucoscelis</i> (Townes)	26	8	—	—
38. <i>D. modestus</i> (Say)	144	102	22	—
39. <i>D. nervosus</i> (Staeger)	—	12	—	—
40. <i>Einfeldia dorsalis</i> (Meigen)	28	154	—	—
41. <i>Endochironomus subtendens</i> (Townes)	222	40	28	80
42. <i>Glyptotendipes lobiferus</i> (Say)	900	4	—	—
43. <i>Kiefferellus dux</i> (Johannsen)	32	8	—	—
44. <i>Lauterborniella agrayloides</i> (Kieffer)	38	—	—	—
45. <i>Microtendipes pedellus</i> (DeGeer)	216	24	6	—
46. <i>Nilothauma mirabile</i> (Townes)	6	8	4	—
47. <i>Omisus pica</i> Townes	38	12	—	—
48. <i>Parachironomus forceps</i> (Townes)	6	8	12	10
49. <i>P. potamogeti</i> (Townes)	2	—	16	6
50. <i>P. tenuicaudatus</i> (Malloch)	2	—	—	4
51. <i>Phaenopsectra flavipes</i> (Meigen)	10	—	—	—
52. <i>Polypedilum illinoense</i> (Malloch)	10	4	20	—
53. <i>Polypedilum</i> sp. A	58	96	—	20
54. <i>Polypedilum</i> sp. B	22	24	2	—
55. <i>Stenochironomus cinctus</i> Townes	16	—	—	—
56. <i>S. hilaris</i> (Walker)	178	—	—	—
57. <i>S. poecilopterus</i> (Mitchell)	14	—	—	—
58. <i>Tribelos jucundus</i> (Walker)	2	24	—	—
59. <i>Xenochironomus xenolabis</i> (Kieffer)	74	8	4	2
60. <i>Paratanytarsus</i> sp. A	98	12	14	—
61. <i>Tanytarsus</i> sp. A (gr. <i>chinyensis</i> )	—	—	—	46
62. <i>Tanytarsus</i> sp. B (gr. <i>excavatus</i> )	312	220	14	—
63. <i>Tanytarsus</i> sp. C (gr. <i>recurvatus</i> )	298	52	14	—
64. <i>Tanytarsus</i> sp. D (gr. <i>eminulus</i> )	154	52	78	—
65. <i>Tanytarsus</i> sp.	—	12	—	—
DIPTERA (CERATOPOGONIDAE)				
66. <i>Atrichopogon</i> sp.	2	2	2	—
67. <i>Bezzia glabra</i> (Coquillett)	32	18	6	—
68. <i>Palpomyia jonesi</i> (Grogan & Wirth)	—	2	2	—
Nombre d'espèces	52	48	39	22
Densité ( $N/m^2$ )	7 724	2 120	922	348
Diversité spécifique (Shannon) nats/ind.	3,90	4,27	4,42	3,66
Équitabilité	0,41	0,58	0,82	0,82

qui l'expliquait par les conditions défavorables d'oxygénation, de température et de nourriture. Grahn *et al.* (1974) font remarquer que le substrat de sphaignes et de tourbe et les algues filamenteuses qui se développent dans les lacs dystrophes rendent le milieu peu favorable à la majorité des invertébrés aquatiques. L'acidité du milieu joue sans doute un rôle, car les lacs non humiques acidifiés par les précipitations subissent aussi une réduction de leur faune benthique (Hendrey *et al.*, 1976).

Les deux espèces de Chaoboridae pélagiques trouvées au lac Geai, *Chaoborus trivittatus* et *C. americanus*, semblent typiques des lacs tourbeux de notre région, car dans les autres lacs du bassin hydrographique, ce sont plutôt *C. flavicans* (Meigen) et *C. punctipennis* (Say) que l'on observe (Olivier, 1980; données inédites). Les tourbières peuvent cependant abriter des paires d'espèces différentes (von Ende, 1982) et les quatre espèces peuvent habiter des milieux non tourbeux (Carter & Kwik, 1977).



TABLEAU II

Comparaison des stations par les coefficients de Steinhaus, du chi-carré et de Jaccard

	Stations			
	2	3	4	
Steinhaus	0,353	0,142 0,439	0,067 0,145 0,285	1 2 3
Chi-carré	0,982	0,975 0,977	0,960 0,958 0,960	1 2 3
Jaccard	0,387	0,326 0,379	0,229 0,232 0,267	1 2 3

La faune benthique du lac Geai est dominée par un petit nombre d'espèces; il y a néanmoins des différences importantes dans leur distribution bathymétrique. La faune littorale est la plus riche tant par le nombre d'espèces que par le nombre d'individus. La communauté se compose principalement de l'odonate *Enallagma boreale*, de l'éphéméroptère *Leptophlebia cupida*, des trichoptères *Polycentropus albipunctus* et *P. smithae*, des Tanypodidae *Ablabesmyia* spp., des Orthocladiinae *Psectrocladius simulans* et *Zalutschia humphriesiae*, des Chironomini *Dicrotendipes* spp., *Endochironomus subtendens*, *Glyptotendipes lobiferus* et *Microtendipes pedellus* et de quelques espèces de Tanytarsini. Certaines de ces espèces sont ubiquistes et capables de se développer dans une grande variété de milieux aquatiques: *Leptophlebia cupida*, *Ablabesmyia* spp., les Chironomini et les Tanytarsini (Olivier, 1980; Rochon, 1977). L'importance particulière des Tanypodinae carnivores dans les lacs de tourbière a déjà été notée par Brundin (1949) en Suède et particulièrement par Banaszak (1979) en Pologne. D'autres espèces sont caractéristiques des lacs tourbeux: *Enallagma boreale* retrouve presque exclusivement dans ce type de milieu (Pilon & Lebus, 1976). *Polycentropus albipunctus* et *P. smithae* sont récoltés de façon sporadique dans le nord-est américain et paraissent caractéristiques des zones tourbeuses. *Psectrocladius* et *Zalutschia* sont deux genres qui possèdent des espèces typiques de tourbière. La présence d'espèces de *Psectrocladius* dans les tourbières a été signalée à plusieurs reprises (Pankratova, 1951; Smirnov, 1961); c'est d'ailleurs un des seul groupes dont le régime alimentaire contient une part appréciable de tissus de sphaignes (Smirnov, 1961). Plus récemment, Walker & Paterson (1983), dans une étude de la

succession des communautés de chironomides dans les sédiments d'une tourbière du Nouveau-Brunswick, signalent la dominance de *Psectrocladius* (*Monopsectrocladius*) qui coïncide avec le développement des sphaignes dans le lac; au lac Geai, ce sous-genre de *Psectrocladius* n'a cependant pas été trouvé. De même, *Zalutschia mucronata* (Brundin) et *Z. tornetraeskensis* (Edwards) sont caractéristiques du littoral des lacs acides tourbeux paléarctique (Raddum & Saether, 1981); *Z. humphriesiae* est peut-être l'équivalent du premier [il n'a été récolté antérieurement que par Dowling & Murray (1981) dans des tourbières d'Irlande] et *Z. lingulata* est connu comme l'équivalent du second (Saether, 1975).

Les zones sublittorales contiennent des densités réduites des espèces littorales dominantes et quelques espèces caractéristiques, en particulier les trichoptères Phryganeidae et Limnephilidae, les Tanypodinae *Procladius* spp. et les Chironomini *Chironomus*, *Einfeldia* et *Polypedilum*. Toutes ces espèces sont ubiquistes. Harnisch (1924) avait déjà signalé la présence de trichoptères des mêmes familles dans les tourbières et Walker & Paterson (1983) notent l'importance de *Chironomus* dans le lac tourbeux qu'ils ont étudié, tout en expliquant sa présence par un enrichissement survenu à la suite de la colonisation des terres environnantes; tel ne peut être le cas au lac Geai et la présence de *Chironomus* est sans doute caractéristique de ces milieux, comme l'a signalé Saether (1975) (qui n'a pu toutefois préciser l'espèce impliquée).

La zone profonde contient une faune très appauvrie composée surtout de représentants des espèces dominantes des autres zones, avec de très rares additions, en particulier des *Parachironomus* et un *Tanytarsus*. Raddum & Saether

(1981) signalent dans la zone profonde des lacs acides d'Europe du Nord une faune dominée par *Phaenopsectra coracina*, *Dicrotendipes nervosus*, *Pagastiella orophila* et diverses espèces de *Procladius*; au lac Geai, deux de ces taxons se retrouvent, mais de préférence dans la zone sublittorale; la zone profonde elle-même est très appauvrie, sans doute à cause de la désoxygénation qui y sévit en été, une situation déjà observée dans les lacs «extrêmement polyhumiques» de Suède (Brundin, 1949).

Cette composition faunistique n'est pas inattendue. Dans une étude classique du lac Grisbo au Danemark, Berg & Petersen (1956) ont décrit une faune, qui, compte tenu des différences zoogéographiques, rappelle celle du lac Geai: dominance des odonates zygoptères, de l'éphéméroptère *Leptophlebia vespertina* printanier et littoral, des trichoptères littoraux Polycentropodidae *Holocentropus* et *Cyrnus*, du trichoptère Limnephilidae automnal *Limnephilus nigriceps* et des Chironomidae *Ablabesmyia*, *Chironomus*, *Tanytarsus*, *Psectrocladius* et *Zalutschia* (sous le nom d'*Orthocladius naumanni*). Une telle composition semble bien caractéristique des lacs tourbeux, au moins dans la région holarctique; les travaux de Brundin (1949), Dowling & Murray (1981), McLachlan & McLachlan (1975), Paasivirta (1983), Paasivirta & Koskenniemi (1980), Ramcharan & Paterson (1978), Sæwedal (1977), Walker *et al.* (1984) et Wiederholm & Eriksson (1977) décrivent des communautés d'insectes similaires dans le nord de l'Europe et de l'est de l'Amérique du Nord. Notre étude vient confirmer ces résultats.

Bryce (1965) distingue, en Grande-Bretagne, les tourbières à *Tanytarsus* et les tourbières à *Chironomus*. Les premières sont peu profondes et leurs eaux restent constamment oxygénées, les secondes sont profondes et leurs eaux hypolimnétiques sont soumises à des désoxygénations estivales prolongées. En Suède, Mossberg (1979) observe la dominance de *Tanytarsus* dans les lacs moins acides (pH > 5) et celle de *Chironomus* dans les plus acides; de même, Dowling & Murray (1981) notent l'absence des Tanytarsini dans les milieux les plus acides (pH < 4,2). Le lac Geai devrait normalement s'inscrire dans la seconde catégorie à cause de sa désoxygénation estivale, et d'ailleurs les stations 2 et 3 sont dominées par les Chironomini. Par contre, la station 1 est riche en Tanytarsini et la station 4 contient une espèce abondante de *Tanytarsus*, ce qui est en accord avec le niveau d'acidité du lac. Cette classification des lacs tourbeux distingue plus probablement deux niveaux dans la distribution bathymétrique des espèces. Brundin (1949) et Saether (1975) font d'ailleurs remarquer qu'une

typologie des milieux aquatiques basée sur les communautés de Chironomidae doit tenir compte uniquement des espèces hypolimnétiques et ne s'applique qu'à des lacs qui possèdent une zone profonde.

La phénologie des insectes dans le lac Geai (fig. 2) n'est pas facile à décrire, car la majorité des espèces ne sont représentées que par peu d'individus. L'observation des émergences des Chaoboridae au lac Geai constitue la première description de ce phénomène chez ces espèces; le schéma obtenu ne correspond qu'en partie aux résultats d'études antérieures sur les cycles biologiques. Selon Carter & Kwik (1977), les larves de *C. trivittatus* des lacs de la Côte-Nord du Québec, éclosent en mai et atteignent leur dernier stade à l'automne de la même année; les adultes n'émergent qu'au printemps suivant. Par ailleurs, von Ende (1982), au Michigan, a observé un cycle d'un an où les adultes émergent au début de l'automne. Fedorenko & Swift (1972) signalent qu'en Colombie-Britannique le cycle est de deux ans et que l'émergence est printanière, alors que Pastorok (1978, cité par von Ende) indique que dans l'État de Washington l'espèce complète deux cycles par année. Il s'agit donc d'une espèce très plastique. La population du lac Geai se distingue des autres par son émergence à la fois automnale et printanière et occupe donc une position intermédiaire entre celle du Michigan et celle de la Côte-Nord. Sans doute certaines larves arrivées à maturité en automne se métamorphosent-elles immédiatement, d'où l'émergence anticipée qui est interrompue par l'hiver; le même phénomène s'observe chez certains Chironomidae à émergence printanière très hâtive et ne reflète pas l'existence de deux générations annuelles, mais plutôt d'une seule génération comportant deux cohortes (Ringe, 1974). Le cycle de *C. americanus* à émergence estivale est simple et correspond aux descriptions antérieures (Carter & Kwik, 1977; von Ende, 1982): le cycle dure normalement un an, sauf chez une population du lac Galiene sur la Côte-Nord qui en requiert deux. Von Ende (1981) a signalé un polymorphisme dans la vitesse de maturation des larves de dernier stade, ce qui explique l'étalement de l'émergence sur presque tout l'été.

Parmi les espèces benthiques les plus abondantes, on peut distinguer quelques espèces printanières à émergence très synchronisée (*Zalutschia* spp. et *Leptophlebia cupida*) et une espèce automnale (*Limnephilus infernalis*). Les autres espèces sont estivales et se retrouvent pendant presque tout l'été. Il y a un certain décalage entre les périodes d'émergence des espèces dominantes, mais celles-ci appartiennent ordinairement à des groupes taxonomiques et

trophiques différents et le décalage n'a sans doute pas de signification écologique. Pour certaines espèces, il a été possible de comparer les patterns d'émergence observés au lac Geai avec ceux notés dans d'autres lacs de la région (Olivier, 1980; Rochon, 1977); dans tous les cas, ils sont identiques, ce qui dénote que les cycles biologiques sont semblables. Le seul schéma inusité est celui de *Psectrocladius simulans*: un maximum en août est peu courant chez les Chironomidae à émergence estivale.

Si les lacs dystrophes (lacs acides humiques) possèdent une faune relativement uniforme, il n'en est pas nécessairement ainsi des lacs dont l'acidification est due aux précipitations (lacs acides clairs). Les communautés d'insectes qui s'y maintiennent ou qui s'y développent dépendent du degré d'acidité et du statut trophique d'origine du lac (Raddum & Saether, 1981). On y note généralement une diminution du nombre d'espèces, la dominance de certaines d'entre elles, en particulier des *Chironomus* aux acidités les plus fortes, ainsi que l'augmentation des populations d'insectes pélagiques, tels les Chaoboridae, sans doute à cause de la disparition des poissons (Mossberg & Nyberg, 1979). Lorsque les lacs sont déjà dystrophes, l'acidification artificielle vient accentuer l'appauvrissement de la faune. La faune caractéristique des lacs dystrophes (Mossberg, 1979) et la flore dominée par les sphaignes (Grahn *et al.*, 1974) peuvent se développer en certains cas; toutefois aux pH plus bas, la faune se réduit à quelques espèces ubiquistes très tolérantes qui peuvent atteindre des densités considérables (20 000 individus par m<sup>2</sup> chez certains *Chironomus* et *Phaenopsectra*). Mossberg (1979) a même montré que les effets de l'acidification sont accrus dans les lacs dystrophes et qu'ils s'y manifestent à des pH plus élevés que dans des lacs initialement oligotrophes. Dans des expériences de chaulage de lacs acidifiés, Eriksson *et al.* (1983) ont observé qu'une diminution du pH (à la suite des précipitations acides) favorisait le développement d'une communauté benthique semblable à celle trouvée dans les lacs de tourbière, alors qu'une augmentation du pH (par chaulage) amenait un net retour aux communautés d'origine.

Les conditions des lacs de tourbière ne préfigurent donc que partiellement le sort des lacs harmoniques soumis aux précipitations acides. La présence d'une végétation spécialisée et l'accumulation d'importantes quantités de tourbe font des lacs dystrophes des milieux à caractère particulier. Il y a néanmoins de nettes ressemblances de faune et de structure de communauté entre les deux types de lacs. Il importe donc d'affiner nos connaissances sur ces milieux et peut-être

ainsi mettre en évidence les mécanismes communs qui les régissent.

### Remerciements

Cette étude a été subventionnée par le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada et par le Fonds F.C.A.C. du Québec. René Rochon a participé à la récolte des spécimens.

### Références

- BANASZAK, J., 1979. Chironomidae (Diptera) from bottom sediments in various types of water bodies in agricultural areas. — *Acta hydrobiol.*, 21: 167-176.
- BERG, K. & I. C. PETERSEN, 1956. Studies on the humic, acid Lake Grisbø. — *Folia limnol. scand.*, 8: 1-264.
- BRUNDIN, L., 1949. Chironomiden und andere Bodentiere der südschwedischen Urgebirgsseen. — *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 30: 1-914.
- BRYCE, D., 1965. Notes on some Chironomidae (Diptera) from acid peat pools. — *The Entomologist*, 98 (1222): 49-53.
- CARTER, J. C. H. & J. K. KWIK, 1977. Instar succession, vertical distribution, and interspecific competition among four species of *Chaoborus*. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 34: 113-118.
- DAVIES, I. J., 1984. Sampling aquatic insect emergence. — Pages 161-227 in Downing, J. A. (ed.). *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters*. — Blackwell Scientific Publications, Oxford, 501 p.
- DOWLING, C. & D. A. MURRAY, 1981. The distribution of the Chironomidae (Diptera) in two Irish blanket bogs. — *Proc. R. Ir. Acad., Sect. B, biol. geol. chem. Sci.*, 81B: 53-61.
- ERIKSSON, F., E. HOERNSTROEM, P. MOSSBERG & P. NYBERG, 1983. Ecological effects of lime treatments of acidified lakes and rivers in Sweden. — *Hydrobiologia*, 101: 145-164.
- FEDORENKO, A. Y. & M. C. SWIFT, 1972. Comparative biology of *Chaoborus americanus*, and *Chaoborus trivittatus* in Eunice Lake, British Columbia. — *Limnol. Oceanogr.*, 17: 721-730.
- GRAHN, O., H. HULTBERG & L. LANDNER, 1974. Oligotrophication — a self-accelerating process in lakes subjected to excessive supply of acid substances. — *Ambio*, 3: 93-94.
- HANSEN, K., 1962. The dystrophic lake type. — *Hydrobiologia*, 19: 183-191.
- HARNISCH, O., 1924. Studien zur Oekologie der Moorfaua. — *Biol. Zbl.*, 44: 110-127.
- HARPER, F. & E. MAGNIN, 1971. Émergence saisonnière de quelques éphéméroptères d'un ruisseau des Laurentides. — *Can. J. Zool.*, 49: 1209-1221.
- HENDREY, G. R., K. BAALSRUD, T. S. TRAAEN, M. LAAKE & G. RADDUM, 1976. Acid precipitation: some hydrobiological changes. — *Ambio*, 5: 224-227.

- LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1979. Écologie numérique 2. La structure des données écologiques. — Masson, Paris et Les Presses de l'Université du Québec, Montréal, 247 p.
- LIKENS, G. E., R. F. WRIGHT, J. N. GALLOWAY & T. J. BUTLER, 1979. Acid rain. — *Scient. Am.*, 241: 43-51.
- McLACHLAN, A. J. & S. M. McLACHLAN, 1975. The physical environment and bottom fauna of a bog lake. — *Arch. Hydrobiol.*, 76: 198-217.
- MOSSBERG, P., 1979. Bottenfaunans sammansättning sura oligotrofa sjöar. — Enformation från Sötvattens-Laboratoriet Drottningholm, 11: 1-40.
- MOSSBERG, P. & P. NYBERG, 1979. Bottom fauna of small and acid forest lakes. — *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 58: 77-87.
- OLIVIER, L., 1980. Entomofaune du lac Croche (St-Hippolyte-de-Kilkenny, Québec). — *Mémoire M. Sc.*, Univ. Montréal, 108 p.
- PAASIVIRTA, L., 1983. Chironomidae and Chaoboridae (Diptera) of small forest lakes in central Finland. — *Acta ent. fenn.*, 42: 57-63.
- PAASIVIRTA, L. & E. KOSKENNIEMI, 1980. The Chironomidae (Diptera) in two polyhumic reservoirs in western Finland. — Pages 233-238 in D. A. Murray (ed.). *Chironomidae. Ecology, systematics, cytology and physiology*. Pergamon Press, Oxford & New York, 354 p.
- PANKRATOVA, V. J., 1954. Fauna of Tendipendidae and Heleidae larvae in bogs of Zaluchye surroundings [en russe]. — *Zool. Zh.*, 33: 1293-1306.
- PASTOROK, R. A., 1978. Predation by *Chaoborus* larvae and its impact on the zooplankton community. — Ph. D. thesis, Univ. Washington, Seattle, 238 p.
- PILON, J. G. & M. A. LEBUIS, 1976. Analyse comparative de la faune entomologique de quatre milieux de la région de Saint-Hippolyte, comté de Prévost, Québec. — *Ann. ent. Soc. Québ.*, 21: 3-25.
- PLINSKI, M. & E. MAGNIN, 1979. Analyse écologique du phytoplancton de trois lacs des Laurentides (Québec, Canada). — *Can. J. Bot.*, 57: 2791-2799.
- RADDUM, G. G. & O. A. SAETHER, 1981. Chironomid communities in Norwegian lakes with different degrees of acidification. — *Verh. int. Verein. Limnol.*, 21: 399-405.
- RAMCHARAN, V. & C. G. PATERSON, 1978. A partial analysis of ecological segregation in the chironomid community of a bog. — *Hydrobiologia*, 58: 129-135.
- RINGE, F., 1974. Chironomiden-Emergenz 1970 in Breitenbach und Rohrwiesenbach. — *Arch. Hydrobiol., Suppl.* 45: 212-304.
- ROCHON, R., 1977. L'entomofaune benthique du lac Triton à la Station de biologie de Saint-Hippolyte, Québec. — *Mémoire M. Sc.*, Univ. Montréal, 71 p.
- SAETHER, O. A., 1975. Nearctic chironomids as indicators of lake typology. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 19: 3127-3133.
- SÄWEDAL, L., 1977. Fjädermyggfaunan i sura och kalkrika gölar vid Abisko (Dipt., Chironomidae). — *Ent. Tidskr.*, 98: 79-85.
- SMIRNOV, N. N., 1961. Food cycles in sphagnum bogs. — *Hydrobiologia*, 17: 175-182.
- von ENDE, C. N., 1981. Frequencies of developmental morphs of *Chaoborus americanus* in four fishless bog lakes. — *Amer. Midl. Nat.*, 105: 401-404.
- von ENDE, C. N., 1982. Phenology of four *Chaoborus* species. — *Environ. Ent.*, 11: 9-16.
- WALKER, I. R. & C. G. PATERSON, 1983. Post-glacial chironomid succession in two small, humic lakes in the New Brunswick-Nova Scotia (Canada) border area. — *Freshwat. Invert. Biol.*, 2: 61-73.
- WALKER, I. R., C. H. FERNANDO & C. G. PATERSON, 1984. The chironomid fauna of four shallow, humic lakes and their representation by subfossil assemblages in the surficial sediments. — *Hydrobiologia*, 112: 61-67.
- WIEDERHOLM, T. & L. ERIKSSON, 1977. Benthos of an acid lake. — *Oikos*, 29: 261-267.



## CROISSANCE ET MORPHOLOGIE DE LA COQUILLE DE *MYTILUS EDULIS* L. DANS L'ESTUAIRE ET LE GOLFE DU SAINT-LAURENT<sup>1</sup>

D. COSSA

Centre Champlain des sciences de la mer  
Ministère des Pêches et des Océans du Canada  
C.P. 15 500, Québec (Québec) G1K 7Y7

et

E. BOURGET

GIROQ, Département de biologie  
Université Laval, Sainte-Foy  
Québec G1K 7P4

### Résumé

Nous avons déterminé la croissance linéaire moyenne et les coefficients  $k$  de Ford sur 870 moules bleues (*Mytilus edulis*) prélevées à 58 stations sur le littoral de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. Nous avons mesuré aussi l'âge (A), la longueur (L), la largeur (l), la hauteur (H), la masse (P) et le volume intervalvaire (V) de chaque individu. Les taux de croissance absolue varient de 0,40 à 0,67  $\text{cm}\cdot\text{a}^{-1}$  suivant les stations. Ces taux sont semblables aux taux connus pour les régions subarctiques. Les valeurs individuelles des coefficients  $k$  de Ford diffèrent fortement les unes des autres à certaines stations; ces variations obscurcissent la structure de répartition géographique des coefficients  $k$ . Par contre, l'examen, à l'aide d'analyses de variance et de tests Student-Newman-Keuls (SNK), des rapports morphométriques (L/A, l/L, P/L, H/L et V/L) indique l'existence de patrons de répartition géographique de ces rapports. La salinité et la nourriture disponible semblent les principaux facteurs qui tendent à limiter la croissance des moules sur le littoral sud de l'Estuaire et à la favoriser sur la rive opposée, dans la baie des Chaleurs et le long de la péninsule gaspésienne.

### Abstract

Absolute growth and Ford growth coefficients  $k$  were determined on 870 blue mussels (*Mytilus edulis*) from 58 stations along the shores of the Estuary and Gulf of St. Lawrence. The age (A), shell length (L), width (l), height (H), weight (P) and pallial volume (V) were determined on all individuals. Growth rates varied from 0.40 to 0.67  $\text{cm}\cdot\text{a}^{-1}$  depending on the station. These rates are comparable to those reported for subarctic regions. Large individual variations of  $k$  coefficients were observed at some stations. These variations obscure the geographical patterns. ANOVA and SNK tests on various size ratios (L/A, l/L, P/L, H/L, V/L) reveal geographic patterns. Salinity and food availability appear to be the main factors limiting mussel growth on the south shore of the Estuary and promoting growth on the opposite side, in baie des Chaleurs and along the Gaspé coast.

### Introduction

La moule bleue (*Mytilus edulis*) est une espèce très largement répandue dans les deux hémisphères et sous différentes latitudes (Seed, 1976). Sur la côte ouest de l'Atlantique, l'espèce se ren-

contre de l'Arctique à la Caroline du Nord (Dodge, 1952). Elle est commune sur les côtes de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent, où l'on a notamment considéré son écologie dans le cadre d'études sur la diversité et la persistance des peuplements épibenthiques (Robert, 1979; Fradette & Bourget, 1981; Archambault & Bourget, 1983). Par ailleurs, le travail d'Andrews (1972), fait à l'échelle de l'ensemble des côtes canadiennes, ne donne qu'une indication très ponctuelle sur le taux de

<sup>1</sup> Contribution au programme du GIROQ (Groupe interuniversitaire de recherches océanographiques du Québec).

croissance moyen de *M. edulis* du littoral du golfe du Saint-Laurent.

Nous examinons ici les variations géographiques de la croissance de *Mytilus edulis* à l'échelle de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. Nous utilisons deux catégories d'indices obtenus à partir de mesures effectuées sur les coquilles: le coefficient  $k$  de Ford, qui mesure le taux de ralentissement de la croissance de la coquille avec l'âge et des indices morphométriques (longueur/âge, masse/longueur, largeur/longueur, volume/longueur et hauteur/longueur), qui varient avec le taux de croissance et plusieurs facteurs écologiques (Seed, 1968). La nécessité d'obtenir une mesure de la forme de *Mytilus* vient de ce qu'il existe une grande plasticité phénotypique de la coquille. Ainsi, selon Seed (1968, 1976) le taux d'accroissement de la hauteur diminue avec l'âge, alors que la largeur, le volume et le poids s'accroissent par rapport à la longueur de la coquille. Ces variations entraînent la formation de coquilles légèrement incurvées dans la partie ventrale. Ces variations sont liées au taux de croissance et à la densité de la population. En somme, outre les facteurs qui agissent à très grande échelle sur le taux de croissance, les facteurs locaux contribuent grandement aux variations de forme.

### Matériel et méthodes

Nous avons récolté les moules en mode battu, sur substrat rocheux, dans le médiolittoral moyen, à 58 stations réparties le long du littoral de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent (fig. 1). Quinze individus par station ont été examinés. Les longueurs ( $L$ ), largeurs ( $l$ ), hauteurs ( $H$ ), masses ( $P$ ) et volumes intervalvaires ( $V$ ) ont été déterminés sur les coquilles des 870 individus étudiés. Les dimensions linéaires ont été mesurées à l'aide d'un pied à coulisse ( $\pm 0,05$  cm) et la masse par pesée ( $\pm 0,05$  g). Le volume intervalvaire a été mesuré en coulant de la paraffine entre les valves, puis en pesant l'empreinte ainsi formée. La croissance absolue est estimée en utilisant le rapport entre la longueur de la coquille et l'âge des plus vieux individus ( $L/A$ ). La détermination de l'âge a été effectuée par comptage des stries d'accroissement annuel sur la face externe de la coquille ou par comptage des couches mélanisées observées sur des sections longitudinales des coquilles selon la méthode proposée par Lutz (1976). L'examen de la structure interne de la coquille permet de contourner les difficultés liées à la détermination chez les vieux individus des stries d'accroissement lors de l'observation de la surface externe de la coquille. En bref, les coquilles sont sectionnées longitudinalement selon la ligne

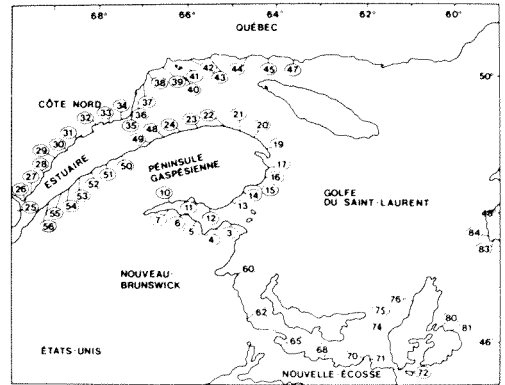


Figure 1. Localisation des stations de prélèvement des moules dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent.

de croissance maximale. Les sections sont ensuite polies puis examinées à la loupe binoculaire.

L'expression du taux de croissance relatif utilisé est le coefficient  $k$  de Ford correspondant à  $e^{-k}$  dans l'équation de Von Bertalanffy:

$$L_t = L_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

où  $t$  = temps,  $L_t$  = longueur de la coquille au temps  $t$  et  $L_{\infty}$  = longueur maximale de la coquille lorsque  $t \rightarrow \infty$ . Cette équation est calculée à partir de la droite de régression établie entre  $L_t$  et  $L_{t-1}$ ;  $L_t$  est la longueur au temps  $t$  indiquée par la distance entre l'umbo et une strie d'accroissement annuel et  $L_{t-1}$  la distance entre l'umbo et la strie suivante. Cette méthode dont les conditions et les limites d'emploi chez les bivalves ont été discutées par Seed (1976), a permis d'apporter des informations fiables sur les taux de croissance relatifs (v.g. Thiesen, 1968, 1973; Dare, 1975).

L'examen des données biométriques a porté sur les rapports  $P/L$ ,  $V/L$ ,  $l/L$  et  $H/L$  à l'aide d'une analyse de variance (oneway, SPSS) suivie d'un test Student-Newman-Keuls (SNK, SPSS). Comme la variabilité des indices utilisés était très élevée à certaines stations, l'homogénéité des variances (tests de Bartlett Box et de  $F$  à  $P < 0,05$ ) n'a pu être obtenue qu'en éliminant une à une de l'analyse les stations aux variances les plus fortes jusqu'à ce que l'homogénéité soit obtenue. Ces stations comportant des mesures très hétérogènes sont réparties assez uniformément sur le territoire étudié. En dépit de l'élimination de ces stations de forte hétérogénéité, les analyses portent sur un nombre élevé de stations ( $L/A = 65$ ;  $P/L = 46$ ;  $V/L = 44$ ;  $l/L = 55$ ;  $H/L = 46$ ).

Nous avons ensuite utilisé une propriété du programme SNK qui permet la détermination de sous-groupes de stations fondée sur les écarts des variances pour effectuer un nouveau grou-

pement des stations. Les stations comprises à l'intérieur des limites de chaque sous-groupe sont ordonnées selon leurs valeurs moyennes croissantes, puis trois groupes sont déterminés. Ces groupes comportent généralement un nombre à peu près équivalent de stations. Ce sont les bornes minimales et maximales de ces groupes, dont les deux extrêmes sont significativement différents, qui sont utilisées sur les figures 2,3 et 4.

## Résultats

### CROISSANCE ABSOLUE

Une estimation du taux moyen de croissance absolue des moules est fournie en calculant la longueur moyenne par unité de temps chez les individus les plus âgés. En certaines stations, réparties sur l'ensemble de la région d'étude (stations 4, 11, 19, 30, 52, 62 et 84), nous avons déterminé l'âge des individus d'après les sections longitudinales des coquilles. Les taux d'accroissement de longueur chez les plus vieux individus varient de 0,40 à 0,67 cm·a<sup>-1</sup>. Les résultats obtenus sont comparés à ceux d'autres régions dans le tableau I.

### CROISSANCE RELATIVE

Afin de déterminer si des différences géographiques dans la croissance à l'échelle de l'Estuaire et du Golfe étaient présentes, nous avons examiné les répartitions géographiques des rapports L/A et les coefficients k de Ford calculés à chacune des 58 stations.

Bien qu'il ne tienne pas compte de la forme sigmoïde de la courbe de croissance, le rapport

L/A donne une indication du taux de croissance moyen des moules. Les rapports L/A ont été établis pour 15 moules à chacune des 58 stations à partir de l'évaluation de l'âge par la détermination des stries annuelles de croissance visibles sur la face externe de la coquille. Dans la région d'étude, comme dans l'Arctique (Savilov, 1953), la faible croissance linéaire pendant la période hivernale, comprenant 3 ou 4 mois de couvert glaciaire, laisse des marques aisément observables sur la surface des coquilles; la lecture des stries est toutefois difficile sur les moules les plus âgées.

Après vérification de l'homogénéité des variances par le test de *F* faisant intervenir le rapport entre la variance maximale et la variance minimale, une analyse de variance à une entrée a été effectuée sur les regroupements par station des rapports L/A. La probabilité qu'ont les rapports L/A d'appartenir à la même population est inférieure à 0,001. Le test SNK, qui permet un regroupement objectif des stations ayant des rapports L/A semblables, montre que les stations de la rive sud de l'Estuaire, de la côte nord du Golfe, du Nouveau-Brunswick et de la Nouvelle-Écosse ont dans l'ensemble des valeurs moyennes ou faibles comparativement aux stations de la rive nord de l'Estuaire maritime, de la péninsule gaspésienne et de la baie des Chaleurs qui ont des valeurs plus fortes dans l'ensemble (fig. 2).

Le coefficient k de Ford donne une autre estimation de la croissance, tenant compte cette fois de la forme sigmoïde de la courbe de croissance. Ce coefficient a aussi été établi pour 15 animaux à toutes les stations. Seuls les coefficients calculés à partir des droites de régression

TABLEAU I

Taux de croissance de *Mytilus edulis* des côtes nord-ouest de l'Atlantique  
(Valeurs extrêmes de l'accroissement annuel moyen de la longueur de la coquille)

Origine	Taux de croissance (cm·a <sup>-1</sup> )	Référence
Estuaire et golfe du Saint-Laurent	0,41	Andrews, 1972
Station 4	0,56 – 0,67	Cette étude
Station 11	0,57 – 0,65	" "
Station 19	0,57 – 0,65	" "
Station 30	0,57	" "
Station 52	0,47 – 0,60	" "
Station 62	0,57	" "
Station 84	0,40 – 0,54	" "
Groenland	0,63	Lubinsky, 1958
Baie d'Hudson	0,36 – 0,54	Lubinsky, 1958
Baie d'Hudson	0,41 – 0,58	Andrews, 1972
Baie d'Ungava	0,54 – 0,72	Lubinsky, 1958
Nouvelle-Écosse (côte atlantique)	0,90 – 1,08	Lubinsky, 1958
Terre-neuve (côte atlantique)	0,85	Thompson, 1984



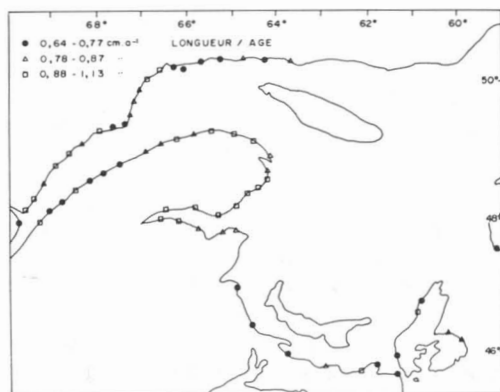


Figure 2. Répartition géographique des valeurs moyennes du rapport L/A.

Ford-Walford significatives à 95% ont été retenus. Les valeurs individuelles varient de 0,03 à 0,74 avec comme moyenne générale et écart-type  $0,26 \pm 0,16$  pour 476 droites de régression. Cette valeur moyenne est intermédiaire entre celles calculées par Thiesen (1973) pour la même espèce en mer du Nord (0,56) et sur le littoral du Groenland (0,05 à 0,16). Ces différences traduisent là encore très probablement des différences dans la température de l'eau, facteur important de croissance (Thiesen, 1968; Davies, 1969).

Le test de  $F$  effectué sur le coefficient  $k$  met en évidence la grande hétérogénéité des variances associées aux moyennes de chaque station. Il s'ensuit qu'à l'échelle de l'Estuaire et du Golfe la variabilité intra-station des coefficients  $k$  de Ford est à certaines stations aussi importante que la variabilité inter-stations. Les stations à forte variabilité se répartissent uniformément dans la région étudiée. Il se peut qu'il existe un biais dans la détermination de  $k$  résultant du fait que chez certains individus le caractère asymptotique de la courbe de croissance ne soit pas très apparent. Dans ce dernier cas l'utilisation du coefficient de Ford est inapproprié (Seed, 1976).

#### CROISSANCE ALLOMÉTRIQUE

À Pointe-Métis (station 52), la morphologie des coquilles de moules a été étudiée sur des individus d'une gamme de taille allant de 1 à 5 cm, c'est-à-dire comprenant les juvéniles d'un an jusqu'aux adultes âgés (environ 9 ans). La figure 3 illustre la croissance allométrique chez ces individus. Il ressort que, dans la gamme d'âge disponible, les relations largeur/longueur (I/L) et hauteur/longueur (H/L) sont linéaires alors que les relations volume intervalvaire/longueur (V/L) et masse/longueur (P/L) sont de type exponentiel.

Ces résultats sont typiques des relations allométriques chez la moule (Seed, 1968, 1973, 1976) et montrent qu'après un ralentissement de la croissance linéaire le volume intervalvaire et le poids des coquilles continuent à croître avec l'âge des animaux. Des résultats semblables obtenus à d'autres stations montrent toutefois que la relation poids/âge est propre à chaque site (tableau II). En conséquence, le rapport poids de la coquille/âge ne peut être utilisé comme indicateur d'âge dans une étude comparative de la croissance des moules d'un site à l'autre mais uniquement comme indice morphologique.

#### VARIATIONS MORPHOLOGIQUES DES COQUILLES

La forme des coquilles de moules peut résulter de divers facteurs biotiques et abiotiques (Seed, 1973). Comme pour le coefficient  $k$  de Ford, les tests d'homogénéité des variances des rapports I/L, H/L, P/L et V/L montrent de très fortes variations intra-station en certains sites particuliers. Si l'on écarte les sites de plus forte hétérogénéité de manière à satisfaire le critère d'homogénéité des variances et que l'on applique une ANOVA et un test SNK aux rapports I/L, H/L, V/L et P/L, des structures de répartition géographique statistiquement significatives apparaissent (fig. 4). Dans l'Estuaire maritime, les rapports I/L et P/L suivent un patron semblable opposant la rive nord et la rive sud. Les coquilles sont donc plus lourdes et plus larges par unité de longueur sur la rive sud (fig. 4). Des rapports V/L élevés se retrouvent surtout sur la côte nord de l'Estuaire et dans la baie des Chaleurs. Par ailleurs, des forts rapports H/L sont surtout localisés en amont et les rapports faibles en aval de l'Estuaire maritime.

TABLEAU II

Caractéristiques des relations linéaires entre la masse des coquilles ( $g$ ) et l'âge ( $A$ ) des moules en quelques stations de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent ( $M = ba + a$ )

Station	Pente $b$	Ordonnée à l'origine $a$ ( $g$ )	Coefficient de corrélation ( $n = 15$ ) ( $r$ )
4	0,93	-0,77	0,75
30	0,33	0,65	0,60
44	0,39	0,50	0,74
52	0,46	0,60	0,65
70	0,79	0,71	0,54
80	1,08	-0,43	0,72
84	0,34	0,58	0,65

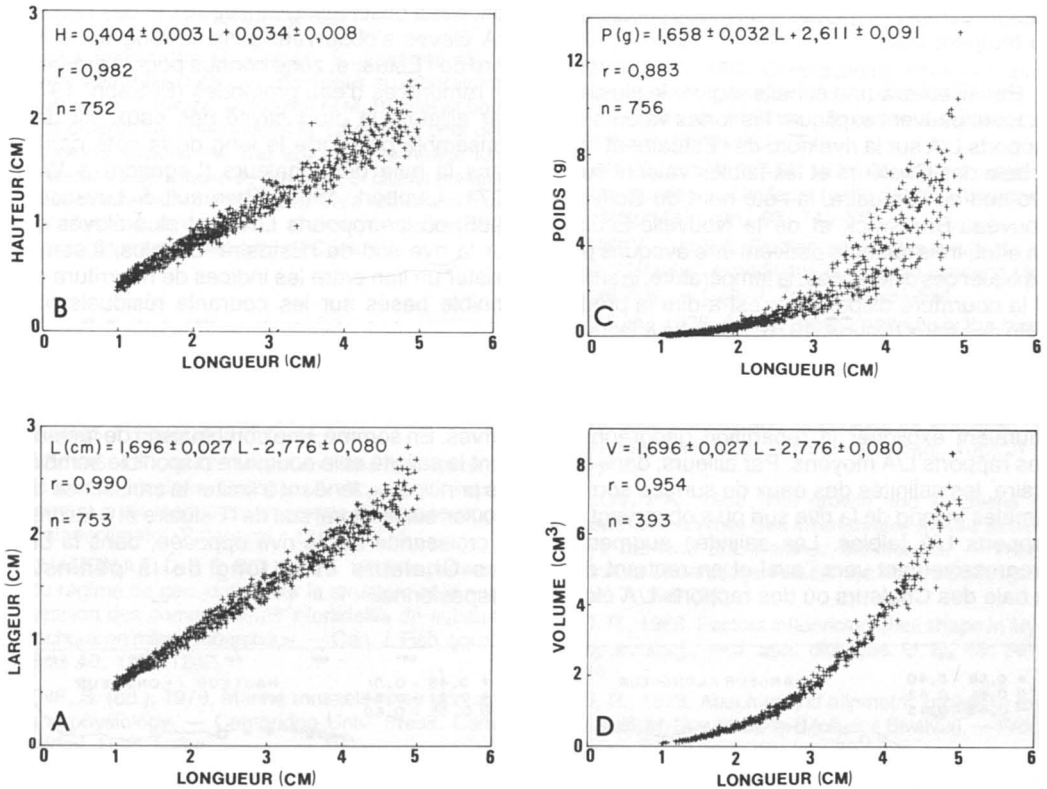


Figure 3. Croissance allométrique de *Mytilus edulis* à Pointe-Métis. (A). Relation entre l et L. (B). Relation entre H et L. (C). Relation entre P et L. (D). Relation entre V et L.

### Discussion

À l'échelle où nous avons étudié la morphologie de la coquille, il n'est pas surprenant d'observer de grandes variations et de constater que leur répartition ne se prête pas à une interprétation simple. Il ressort de l'analyse des variations morphologiques dans l'Estuaire que les coquilles plus lourdes et plus larges par unité de longueur sur la rive sud traduisent probablement la croissance linéaire faible dans cette région résultant d'une production primaire basse (Therriault & Levasseur, 1985). Nous pouvons étendre cette hypothèse au rapport P/L dans le Golfe. Quant aux rapports V/L, les valeurs élevées, présentes surtout sur la côte nord de l'Estuaire et dans la baie des Chaleurs, coïncident avec les zones de production primaire élevées. Les changements relatifs entre la hauteur, la largeur, la longueur et le volume devront toutefois être étudiés expérimentalement avant que la signification des variations observées puisse être comprise.

Les résultats les plus intéressants de cette étude portent sur la croissance absolue et la

croissance relative en longueur. En effet, les taux de croissance absolue mesurés dans la région étudiée sont semblables à ceux déterminés par Andrews (1972) pour les régions nordiques canadiennes (taux moyen de  $0,41 \text{ cm}\cdot\text{a}^{-1}$ ). Pour la baie d'Ungava et la baie d'Hudson, Lubinsky (1958) donne des taux de  $0,36$  à  $0,72 \text{ cm}\cdot\text{a}^{-1}$ , très proches donc des valeurs calculées dans l'Estuaire et le Golfe (tableau I). Par contre, les mesures effectuées sur le littoral atlantique indiquent des taux de croissance nettement supérieurs:  $0,90$  à  $1,08 \text{ cm}\cdot\text{a}^{-1}$  en Nouvelle-Écosse selon Lubinsky (1958) et  $0,85 \text{ cm}\cdot\text{a}^{-1}$  à Terre-Neuve selon Thompson (1984). À titre comparatif, signalons qu'au nord-ouest de l'Europe des moules de 2 à 4 ans atteignent couramment des longueurs de 5 cm (Thiesen, 1973), alors qu'en Espagne, *Mytilus edulis* peut atteindre la même taille 7 mois après sa fixation (Andreu, 1957). De telles variations dans les taux de croissance sont évidemment liées aux différences climatiques, à la température et à la productivité des eaux littorales. Les taux de croissance moyenne de *Mytilus edulis* de l'estuaire et du golfe du Saint-

Laurent semblent typiques d'un milieu subarctique ou tempéré froid.

Par ailleurs, à une échelle régionale plusieurs facteurs peuvent expliquer les fortes valeurs des rapports L/A sur la rive nord de l'Estuaire et dans la baie des Chaleurs et les faibles valeurs sur la rive sud de l'Estuaire, la côte nord du Golfe, du Nouveau-Brunswick et de la Nouvelle-Écosse. En effet, trois facteurs peuvent être évoqués pour expliquer ces différences : la température, la salinité et la nourriture disponible c'est-à-dire la productivité des eaux (Bayne, 1976; Fradette & Bourget, 1980). Dans l'Estuaire, les températures estivales de surface sont plus basses sur la rive nord que sur la rive sud (Fradette & Bourget, 1980) et ne sauraient expliquer la répartition géographique des rapports L/A moyens. Par ailleurs, dans l'Estuaire, les salinités des eaux de surface sont minimales le long de la rive sud où s'observent des rapports L/A faibles. Les salinités augmentent progressivement vers l'aval et en rentrant dans la baie des Chaleurs où des rapports L/A élevés

sont aussi observés. Des salinités et des rapports L/A élevés s'observent aussi le long de la rive nord de l'Estuaire, zone connue pour la présence de remontées d'eau profondes (El-Sabh, 1979). Par ailleurs, la productivité des eaux est dans l'ensemble plus forte le long de la côte nord et dans la baie des Chaleurs (Legendre & Watt, 1971; Lambert, 1983; Therriault & Levasseur, 1985) où les rapports L/A sont plus élevés que sur la rive sud de l'Estuaire. De plus, il semble exister un lien entre les indices de nourriture disponible basés sur les courants résiduels et la biomasse phytoplanctonique (Fradette & Bourget, 1981) et les rapports L/A, des indices d'apports nutritifs élevés étant observés sur les côtes gaspésiennes où des rapports L/A élevés sont observés. En somme, une combinaison de facteurs, dont la salinité et la nourriture disponible semblent les principaux, tendent à limiter la croissance des moules sur le littoral sud de l'Estuaire et à favoriser la croissance sur la rive opposée, dans la baie des Chaleurs et le long de la péninsule gaspésienne.

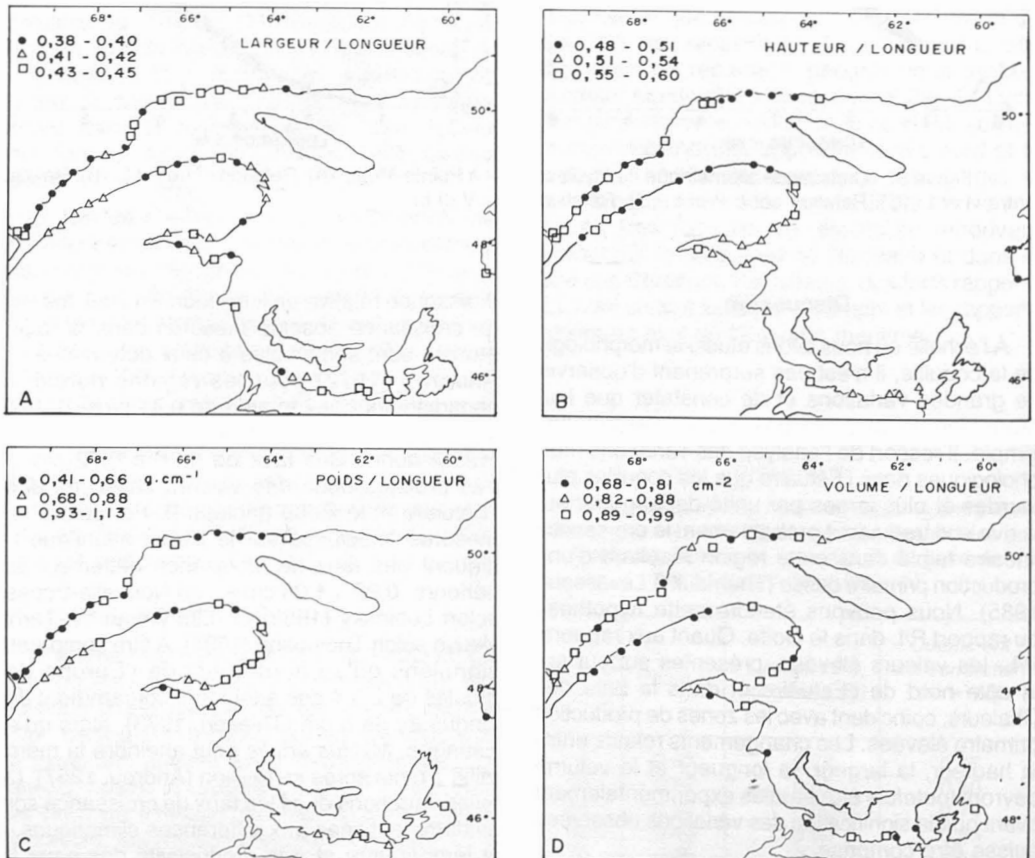


Figure 4. Répartition géographique des valeurs moyennes des rapports L/L (A), H/L (B), P/L (C), V/L (D).

### Remerciements

Nous remercions G. Canuel, S. Lecomte et J.-P. Parent pour les mesures effectuées au laboratoire, D. Berryman, J. Pauzé, D. Pouliot et M. Bousquet pour les traitements informatiques et M. Levasseur pour des discussions stimulantes. Cet article a été rédigé lors d'un séjour au laboratoire de physique et chimie marines de Villefranche-sur-mer (France). Nos remerciements s'adressent au directeur du Centre de recherches océanologiques de Villefranche (CEROV).

### Références

- ANDREU, B., 1957. Sobre el cultivo del mejillon en Galicia. *Biologia, crecimiento y produccion*. — *Industrias Pesqueras*, 745/6: 44-47.
- ANDREWS, J. T., 1972. Recent and fossil growth rates of marine bivalves, Canadian Arctic, and late-quaternary arctic marine environments. — *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Paleoevol.*, 11: 157-176.
- ARCHAMBAULT, D. & E. BOURGET, 1983. Importance du régime de dénudation sur la structure et la succession des communautés intertidales de substrat rocheux en milieu subarctique. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 40: 1278-1282.
- BAYNE, B. (ed.), 1976. *Marine mussels: their ecology and physiology*. — Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K., 506 p.
- DARE, P. J., 1975. Settlement, growth and production of the mussel *Mytilus edulis* L. in Morecambe Bay. *Fishery Investigations*. — Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, London. Serie II, 25 p.
- DAVIES, G., 1969. Observations on the growth of *Mytilus edulis* in the Menai Straits in the period 1962-68. — *ICES, CM 1969/K*, 39: 1-5.
- DODGE, H., 1952. A historical review of the mollusks of Linnaeus. I. The classes Loricata and Pelecypoda. — *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 100: 1-264.
- EL-SABH, M., 1979. The lower St. Lawrence Estuary as a physical oceanographic system. — *Naturaliste can.*, 106: 55-73.
- FRADETTE, P. & E. BOURGET, 1980. Ecology of benthic epifauna of the estuary and gulf of St. Lawrence: factors influencing their distribution and abundance on buoys. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 37: 979-999.
- FRADETTE, P. & E. BOURGET, 1981. Groupement et ordination appliqués à l'étude de la répartition de l'épifaune benthique de l'estuaire maritime et du golfe du Saint-Laurent. — *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 50: 133-152.
- LAMBERT, J. D., 1983. Contribution à l'étude des communautés planctoniques de la baie des Chaleurs. — *Mémoire de maîtrise*, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 131 p.
- LEGENDRE, L. & W. WATT, 1971. Production primaire dans la baie des Chaleurs (golfe du Saint-Laurent). — *Naturaliste can.*, 98: 743-773.
- LUBINSKY, I., 1958. Studies on *Mytilus edulis*. L. of the "Calanus" expeditions to Hudson Bay and Ungava Bay. — *Can. J. Zool.*, 36: 869-881.
- LUTZ, R. A., 1976. Annual growth patterns in the inner shell layer of *Mytilus edulis* L. — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 56: 723-731.
- ROBERT, G., 1979. Benthic mollusca fauna of the St. Lawrence Estuary and its ecology as assessed by numerical methods. — *Naturaliste can.*, 106: 211-227.
- SAVILOV, I. A., 1953. The growth and variations in growth of the White Sea invertebrates *Mytilus edulis*, *Mya arenaria* and *Balanus balanoides*. — *Trudy Instituta Okeanologii. Akademiya nauk SSSR, Moscou*, 7: 198-259.
- SEED, R., 1968. Factors influencing shell shape in *Mytilus edulis* L. — *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 48: 561-584.
- SEED, R., 1973. Absolute and allometric growth in the mussel, *Mytilus edulis* L. (Mollusca Bivalvia). — *Proc. malac. Soc. Lond.*, 40: 343-357.
- SEED, R., 1976. Ecology. — Pages 13-65 in B. L. Bayne (ed.), *Marine mussels: their ecology and physiology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U. K., 506 p.
- STEVEN, D. M., 1974. Primary and secondary production in the Gulf of St. Lawrence. — *Mar. Sci. Cent. McGill Univ.*, MS Rep. no. 26, 116 p.
- THERRIAULT, J.-C. & M. LEVASSEUR, 1985. Control of phytoplankton production in the lower St. Lawrence estuary: light and freshwater runoff. — *Naturaliste can.*, 112: 77-96.
- THIESEN, B. F., 1968. Growth and mortality of culture mussels in the Danish Wadden Sea. — *Meddelelser fra danmark: Fiskeri-og Havundersogelser*, N. S., 6: 47-78.
- THIESEN, B. F., 1973. Growth of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia) from Disko and Thule district, Greenland. — *Ophelia*, 12: 59-77.
- THOMPSON, R. J., 1984. Production, reproductive effort, reproductive value and reproductive cost in a population of the blue mussel *Mytilus edulis* from a subarctic environment. — *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 16: 249-257.



## ABUNDANCE OF GLASS EELS OF THE AMERICAN EEL, *ANGUILLA ROSTRATA*, IN MID-CHANNEL AND NEAR SHORE DURING ESTUARINE MIGRATION

M. R. SHELDON<sup>1</sup> and J. D. McCLEAVE<sup>2</sup>

Department of Zoology and  
Migratory Fish Research Institute  
University of Maine, Orono, Maine 04469, U.S.A.

### Résumé

L'abondance des civelles transparentes au centre et près de la rive de l'estuaire de la rivière Penobscot (Maine) fut déterminée au moyen de filets poussés en surface pendant 6 nuits et à 2 stations, durant les mois d'avril et de mai 1981. L'abondance des civelles transparentes en surface, au centre et à proximité de la rive, était plus grande à marée haute qu'à marée basse. Elles sont vite apparues en surface au début de la marée montante et sont rapidement disparues de la surface après le début de la marée baissante. Quel que soit la phase de la marée, la densité des civelles transparentes en surface était plus grande tant près de la rive qu'au centre de la rivière et autant en amont qu'en aval.

### Abstract

Glass eel abundance in mid-channel and near shore in the Penobscot River estuary, Maine, was determined with pushed surface nets on six nights and at two locations during April and early May 1981. Glass eel abundance in surface waters was greater on flood tides than on ebb tides both in mid-channel and near shore. Eels appeared quickly near the transition from ebb to flood tide at the surface and disappeared quickly following initiation of ebb tide at the surface. At all stages of the tide glass eel density at the surface was greater near shore than in mid-channel and was greater at a more landward station than at a more seaward station.

### Introduction

Investigations of the migrations of glass eels of the European eel (*Anguilla anguilla*) and American eel (*A. rostrata*) have shown that these eels undergo vertical movements in relation to tidal flow to effect a landward transport (Creutzberg, 1958; Deelder, 1960; McCleave & Kleckner, 1982). Little attention, however, has been given to the possibility that the eels may also make lateral movements across the width of a tidal body of water to achieve the same end. For example, glass eels could move out of the stream of fast-ebbing water in mid-channel and continue their upriver movement near shore where currents are not as swift. Lowe (1951) noted that elvers of European eels swam upstream along the shore during ebb tides in the River Severn, England. However, she did not indicate whether they were

present near shore on flood tides as well. Deelder (1952) observed that European eel elvers migrating into fresh water were not carried back by the flow of water but quickly moved to the side where currents were not so swift. Jellyman (1977) also noticed that glass eels of the long-finned eel (*A. dieffenbachii*) and short-finned eel (*A. australis*) swam close to the banks of the Makara Stream in New Zealand when invading against strong ebb tides.

In this study we investigated the possibility that glass eels move shoreward on ebb tides and move toward mid-channel on flood tides during their upestuary migration. The specific objective was to compare glass eel abundance at the surface in mid-channel and near shore in relation to tidal velocity and salinity stratification.

### Area description

Two locations on the Penobscot River, both in the upper riverine portion of the estuary where

<sup>1</sup> Present address: Department of Physical Therapy, Box 3965, Duke University, Medical Center, Durham, N.C. 27710, U.S.A.

<sup>2</sup> Author to whom reprint requests should be sent.

the mean width is 660 m and the mean depth is 10 m, were studied (Fig. 1). Mean tidal ranges were 3.8 m and 4.4 m on neap and spring tides, respectively. Water in this portion of the estuary is turbid. The bottom consists of rocky ledge covered with soft mud and wood fibre material. Mean freshwater discharge was  $650 \text{ m}^3\text{-s}^{-1}$  during April and early May 1981.

The lower station, which was located 7.5 km downriver from the upper station, had salinity stratification (maximum surface to bottom difference: 0-25‰) during three of the four nights sampled. The upper station was generally a tidal freshwater station (salinity < 1‰) (McCleave & Kleckner, 1982), yet on two of the three nights sampled in the present study weak salinity stratification occurred (0-14‰). Surface current speeds ranged from 0 to  $94 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  at the lower station and from 0 to  $74 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  at the upper station.

## Materials and methods

### FIELD COLLECTIONS

A push net supported by a pipe extending forward from each side of a 5 m outboard boat

was used to sample eels. Lines to the net framework ran through pulleys at the end of each pipe. This permitted flexibility in positioning the net framework in front of the boat. A safety line attached to the top of the frame allowed easy deployment and retrieval.

The capture net framework consisted of two nylon-mesh plankton nets lashed side by side to a metal frame. The net frame was weighted from below to hold the net mouths vertically with the tops approximately 20-30 cm below the water surface. Each net was 2 m long, with a mouth opening of 0.5 m diam. and a mesh size of 0.75 mm, ending in a screened cod-end jar. A flowmeter (Rigoshia model 2536b) was set in the mouth of each net.

On four nights at the lower station and two nights at the upper station, alternate 30-min tows were made in mid-channel and near shore. The first tow commenced after dusk and the last tow ended near first light. Sampling dates were chosen to coincide with times when the predicted change of tide was near midnight. To investigate a possible quick response of the glass eels to changing tidal conditions, a series of 22 10-min tows was made in mid-channel only at the upper station on May 8-9. After each tow cod-end jars were changed, the nets were washed, and the flowmeters were reset to zero. All samples were preserved in 10% formalin. Sampling details are summarized in Table I.

During each night of sampling a second crew on another boat recorded profiles of water current speed and direction with a Savonius rotor current meter (InterOcean model 135R) and profiles of salinity and temperature with an induction salinometer (Beckman model RS5-3). Tidal currents were not stable over the 30-min tows. We included in our analysis only those tows made entirely on an ebb or flood tide.

### STATISTICAL ANALYSES

Flows and catches from the two replicate nets of each tow were pooled. Catches were standardized to number of eels caught per  $100 \text{ m}^3$  of water strained. A three-factor analysis of variance was used to analyze the catch data from the 30-min tows. Main effects tested were date (6), river position (2) and tide (2). However, the data were considered in eight cells (2 stations x 2 river positions x 2 tides) when testing for normality (Shapiro-Wilk *W* test) (Shapiro & Wilk, 1965) and homogeneity of variances (Bartlett's test) (Sokal & Rohlf, 1981). Dates within station had to be pooled to provide an adequate sample size for testing of assumptions.

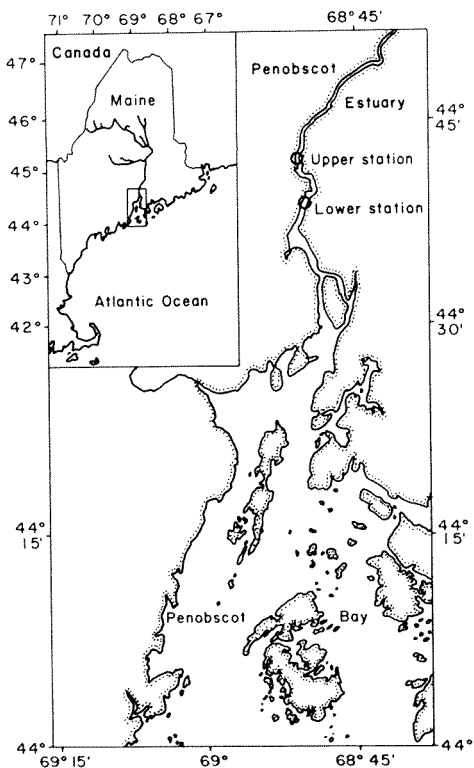


Figure 1. Upper and lower sampling stations in the Penobscot River estuary, Maine.

TABLE I

Summary of sampling for glass eels of the American eel and hydrographic conditions during sampling

Date and station	Number of tows	Total number of eels caught	Temperature range (°C)	Salinity range (‰)	Salt wedge present
April 6-7 Lower station	9	59	4.2-4.6	0.0-0.7	no
April 11-12* Lower station	8	154	—	—	—
April 12-13 Lower station	10	115	3.9-7.3	0.0-25.2	yes
April 21-22 Lower station	10	187	4.0-5.5	0.5-18.2	yes
April 26-27 Upper station	11	1452	4.8-7.2	0.0-14.1	partially
April 27-28 Upper station	11	1203	5.1-8.6	0.5-13.2	partially
May 8-9 Upper station	22	654	13.0-13.8	0.0-1.1	no

\* Recording instrument inoperative; hydrographic conditions believed to be same as April 12-13.

The distribution of raw catch rates was significantly different from normal in five of the eight cells ( $P < 0.05$ ), and the variances among the cells were significantly heterogeneous ( $P < 0.01$ ). Following a logarithmic transformation ( $\log_{10}$  catch + 1), the data distribution of only one cell remained non-normal ( $P < 0.05$ ). The chi-square value for Bartlett's test was reduced by a factor of three but remained significant ( $\chi^2 = 43.59$ , 7 df,  $P < 0.01$ ). The logarithmic transform was more effective than others suggested by Sokal & Rohlf (1981).

In lieu of an appropriate nonparametric analog of the three-way analysis of variance, the results presented below are based upon analysis of variance on logarithmically transformed data. We assume the departures from normality and homogeneity of variances had no marked effect on the significance levels in the analysis.

### Results

Glass eel density near the surface was significantly greater during flood tides than ebb tides both in mid-channel and near shore (Table II; Fig. 2a-f). The density of glass eels was also significantly greater near shore than in mid-channel during both flood and ebb tides (Table II).

Glass eels typically began to accumulate in surface water as surface currents on the ebb tide decreased below approximately  $15 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  (Fig. 2c, e, f). On those occasions when glass eels appeared at the surface in appreciable numbers on

ebb tides the bottom water in mid-channel was already flooding. This was especially true near shore (Fig. 2b, c, f). In some cases, large increases in glass eel density at the surface occurred quickly after the turn of tide from ebb to flood at the surface (Fig. 2a, e). Likewise, quick disappearance from surface water after change from flood to ebb tide at the surface was also witnessed, especially in mid-channel (Fig. 2a, d).

The rapidity of the response of the glass eels to changing tidal conditions was further analyzed by taking a series of 10-min tows in mid-channel at the upper station on May 8-9. In this series glass eel density began increasing within 20 min of the turn of the surface tide from ebb to flood

TABLE II

Analysis of variance of logarithmically transformed catch rates of glass eels of the American eel

Source of variation	df	Mean square	F
Date	5	0.9926	8.29*
River position	1	2.2106	18.45*
Tide	1	1.8356	15.32*
Date × river position	5	0.0760	0.63
Date × tide	5	0.1614	1.35
River position × tide	1	0.0227	0.19
Date × river position × tide	5	0.0437	0.36
Error	33	0.1198	

\*  $P < 0.001$



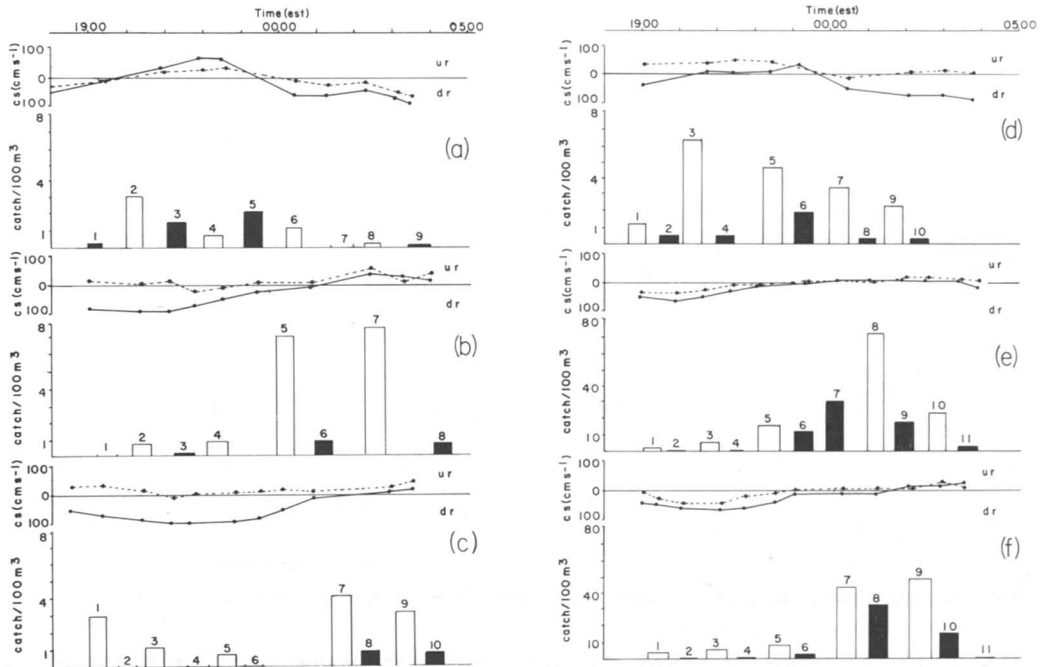


Figure 2. Surface catches of glass eels of the American eel in mid-channel (black bars) and near shore (white bars) in relation to tide and current speed (cs). Catch is expressed as number of eels/100 m<sup>3</sup> of water filtered. ur and dr are upriver and downriver flow, respectively. Dashed line is bottom current speed and solid line is surface current speed. (a) April 6-7, lower station, (b) April 11-12, lower station, (c) April 12-13, lower station, (d) April 21-22, lower station, (e) April 26-27, upper station, (f) April 27-28, upper station. Tow 6 in (b) and tow 6 in (e) were not included in statistical analysis because the surface current direction changed during the tow. Note change of scale in catch/100 m<sup>3</sup> water in (e) and (f).

(Fig. 3). Glass eels remained in surface waters throughout the flooding tide, but decreased in numbers somewhat during high current speeds (Fig. 3). After the following turn of tide, glass eels began decreasing in numbers within 20 min. It should be noted that this series of samples was atypical in terms of tidal motion. The flood tide current speed lingered at < 10 cm·s<sup>-1</sup> for much longer than normal, and the duration of the flood tide was twice as long as on other nights.

There was also a significant difference in glass eel density at the surface among dates (Tables I, II). More glass eels were caught on nights when the upper station was fished than nights when the lower station was fished (Duncan's test,  $P < 0.05$ ). We could not distinguish whether this difference was attributable to changing glass eel behaviour with respect to tidal conditions or to greater glass eel concentrations at the upper station.

### Discussion

This work is consistent with the finding that glass eels of the American eel (*Anguilla rostrata*)

utilize tidal flows to move upriver (McCleave & Kleckner, 1982). Usually, more glass eels were caught in flooding surface water than in ebbing surface water. This was true both in mid-channel and near shore. On only one occasion (27-28 April) did pooled catch from the ebb tide slightly exceed pooled catch from the flood tide in mid-channel. This was possibly attributable to one of the flood tide tows being made in partial daylight when glass eels tend to move out of surface water. Glass eels were also observed to rise into slowly ebbing water at the surface when bottom water was flooding.

The question of whether lateral movement of glass eels across the estuary occurs on a tidal cycle was not completely resolved by our study. There were, however, certain features of our results which, when compared with those of McCleave & Kleckner (1982), suggest that most of the glass eels' movement with respect to tide is vertical rather than lateral. On four nights (April 11-12, 12-13, 26-27, 27-28) we made push-net tows while buoyed and anchored nets (reported in McCleave & Kleckner, 1982) were fished at the same locations, thus allowing direct com-

parisons of glass eel densities vertically in mid-channel and horizontally near the surface.

Flood tide catch rates were always greater than ebb tide catch rates near shore (push nets, all six nights) and almost always greater in mid-channel (push nets, five of six nights; buoyed and anchored nets, all ten nights). This is inconsistent with an abandonment of near-shore waters by glass eels during flood tides. Moreover, substantial movement toward shore during ebb tides should have resulted in large ebb tide catches near shore for two reasons, the concentrating effect of (1) the shoreward movement of the eels and (2) the channelward movement of the shoreline as the water receded from the tidal flats. Yet ebb tide catches near shore only exceeded flood tide catches in mid-channel on four of the six nights of push net tows. On the four nights that direct comparisons with buoyed and anchored nets are possible, mid-channel buoyed and anchored net catches on flood tides were much greater than near shore push net catches on ebb tides. Thus there is no evidence for shoreward movement on ebb tides from these comparisons. Instead the implication from the push net data and buoyed and anchored net data is that the eels move near, onto or into the bottom on ebb tides.

The results of some preliminary photographic sampling of glass eels swimming at the surface support these conclusions (Sheldon & McCleave, unpublished data). Movement to and from mid-channel on each tide would require that glass eels orient across current or across channel. Glass eels photographed near shore during flood tides were oriented along shore with the current, not offshore as would be expected if they were moving into mid-channel. On the other hand, gravity can provide an unambiguous cue for vertical movement in open water as well as near shore.

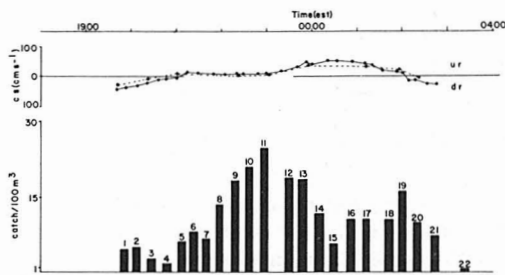


Figure 3. Surface catches of glass eels of the American eel from short duration tows ( $t = 10$  min) in mid-channel, May 8-9, upper station, in relation to tide and current speed (cs). Catch is expressed as number of eels/100 m<sup>3</sup> of water filtered. ur and dr are upriver and downriver flow, respectively. Dashed line is bottom current speed and solid line is surface current speed.

Glass eels appear to react quickly to changing tidal conditions. This has important consequences for the eels, because water in estuaries water is often moving in different directions at different depths. If eels are able to select the appropriate water column position quickly, maximum tidal displacement will be assured. During our study glass eels typically appeared in surface water on slow surface ebbing tides only when the bottom water had already begun to flood. In contrast when bottom and surface water direction and speed corresponded in time, glass eels began accumulating in surface water only after surface water began to flood. These observations support the contention that glass eels remain at or near bottom on ebb tides and rise into the water column when upstream flow commences.

Glass eel abundance at the upper station was greater than at the lower station. Previous investigators have noted that glass eels temporarily cease their migration in transition areas of brackish to fresh water (Deelder, 1958, 1960; Jellyman, 1977, 1979; McCleave & Kleckner, 1982; Tesch, 1971). It has been suggested that this delay period involves some physiological changes within the glass eel (Deelder, 1960). This may explain the numerical differences we observed.

### Acknowledgments

We appreciate the field assistance and advice of Dr. Robert C. Kleckner and Gail S. Wipfelhauser and thank all of the volunteers for their help in field work. This study was funded by the NOAA University of New Hampshire/University of Maine Sea Grant College Program (grant no. NA80-AA-D-0034), the National Science Foundation (grant no. BNS 8122116), the Migratory Fish Research Institute, and the Graduate Student Board of the University of Maine. Computing time was provided by the University of Maine Computing and Data Processing Services.

### References

- CREUTZBERG, F., 1958. Use of tidal streams by migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.). — *Nature*, Lond., 181: 857-858.
- DEELDER, C. L., 1952. On the migration of the elver (*Anguilla vulgaris* Turt.) at sea. — *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 18: 187-218.
- DEELDER, C. L., 1958. On the behaviour of elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) migrating from the sea into fresh water. — *J. Cons. int. Explor. Mer.*, 24: 135-146.
- DEELDER, C. L., 1960. Ergebnisse der holländischen Untersuchungen über den Glassaalzug. — *Arch. Fischwiss.*, 11: 1-10.
- JELLYMAN, D. J., 1977. Invasion of a New Zealand freshwater stream by glass-eels of two *Anguilla* spp. — *N.Z.J. mar. Freshwat. Res.*, 11: 193-209.

- JELLYMAN, D. J., 1979. Upstream migration of glass-eels (*Anguilla* spp.) in the Waikato River. — N. Z. J. mar. Freshwat. Res., 13: 13-22.
- LOWE, R. H., 1951. Factors influencing the runs of eelers in the River Bann, Northern Ireland. — J. Cons. perm. int. Explor. Mer, 17: 299-315.
- McCLEAVE, J. D. & R. C. KLECKNER, 1982. Selective tidal stream transport in the estuarine migration of glass eels of the American eel (*Anguilla rostrata*). — J. Cons. int. Explor. Mer, 40: 262-271.
- SHAPIRO, S. S. & M. B. WILK, 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). — Biometrika, 52: 591-611.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF, 1981. Biometry, 2nd edition. — Freeman, San Francisco, 859 p.
- TESCH, F.-W., 1971. Aufenthalt der Glasaale (*Anguilla anguilla*) an der südlichen Nordseeküste vor dem Eindringen in das Süsswasser. — Vie et Milieu, Suppl., 22: 381-392.

## COMMUNICATIONS BRÈVES

### ADDITION À LA FLORE VASCULAIRE DES MARAIS INTERTIDaux DU SAINT-LAURENT (QUÉBEC): *SPARTINA X CAESPITOSA* A.A. EATON

M. BRIND'AMOUR et V. LAVOIE

Département de phytologie  
Université Laval, Québec G1K 7P4

#### Résumé

Les auteurs mentionnent la présence du *Spartina x caespitosa* dans le marais intertidal de Saint-Germain-de-Kamouraska (lat. N. 47° 35'), taxon qui n'avait pas encore été observé au Québec. D'autre part, cette découverte permet de proposer une nouvelle limite septentrionale de la répartition de ce taxon sur la côte est de l'Amérique du Nord.

#### Abstract

The authors state the presence of *Spartina x caespitosa* in the salt marsh of Saint-Germain-de-Kamouraska (lat. N 47°35'), taxon who was never observed in Québec. Therefore, by this record, we can propose a new northern limit of the distribution of this taxon on the east coast of North America.

La première récolte décrite du *Spartina x caespitosa* (Eaton, 1898 in McDonnell & Crow, 1979) remonte à près d'un siècle. En fait, au moment de sa découverte, Eaton croyait que les spécimens récoltés constituaient une espèce véritable. Ce n'est que beaucoup plus tard que la véritable nature d'hybride de ce taxon fut précisée (Marchant, 1968, 1970; McDonnell & Crow, 1979, 1980). Il s'agit ainsi de l'hybride probable entre *Spartina patens* (Ait.) Mühl et *S. pectinata* Link.

D'autre part, l'aire de répartition du *Spartina x caespitosa* est circonscrite essentiellement à la côte est de l'Amérique du Nord (Mobberley, 1956). Sa limite méridionale a été localisée au niveau des marais intertidaux de la baie de Chesapeake au Maryland (Mobberley, 1956), et sa limite septentrionale, à ceux de l'île du Prince Édouard (Dore & Marchant, 1968).

En 1982, lors d'un inventaire de la flore des marais intertidaux de la région de Kamouraska, nous avons récolté quelques spécimens du *Spartina x caespitosa* (récolte effectuée à la fin d'août dans la paroisse de Saint-Germain-de-Kamouraska, en face de l'île Dumais; lat. N. 47° 35'). L'habitat dans lequel nous avons cueilli les spécimens du *Spartina x caespitosa* se situe dans un secteur limitrophe chevauchant la bande végétale à *S. patens* et l'herbaçaie supérieure

(Brind'Amour & Lavoie, 1984). Ce milieu est caractérisé par la présence de groupements dominés essentiellement par les deux espèces parentes dont *Spartina x caespitosa* est probablement l'hybride. Les spécimens récoltés sont conservés à l'Herbier Louis-Marie (QFA) situé à l'Université Laval à Québec.

La découverte du *Spartina x caespitosa* dans la région de Kamouraska représente une addition à la flore du Québec (Scoggan, 1978). Par ailleurs, elle permet également de déplacer la limite septentrionale de son aire de répartition, des marais intertidaux de l'île du Prince Édouard (Dore & Marchant, 1968) à ceux de l'estuaire du Saint-Laurent, plus spécifiquement au marais intertidal de Saint-Germain-de-Kamouraska.

#### Remerciements

Nous tenons à remercier Madame Germaine Garon, de Saint-Denis-de-Kamouraska, pour sa collaboration à la récolte du *Spartina x caespitosa* et Monsieur Jacques Cayouette, du Département de phytologie, Université Laval, pour son aide à l'identification des spécimens récoltés.

#### Références

BRIND'AMOUR, M. & V. LAVOIE, 1984. Évaluation de la dynamique et de la productivité nette aérienne

- de la végétation vasculaire des marais intertidaux de la région de Kamouraska, Québec. — Rapport non publié, F.S.A.A., Univ. Laval, 138 p. + 3 cartes.
- DORE, W. G. & C. J. MARCHANT, 1968. Observations on the hybrid cord-grass *Spartina x caespitosa* in the Maritime Provinces. — *Can.Fld Nat.*, 82: 181-184.
- EATON, A. A., 1898. Two new species. — *Bull. Torrey bot. Club*, 25: 338-341.
- MARCHANT, C. J., 1968. Evolution in *Spartina* (Gramineae) III. Species chromosome numbers and their taxonomic significance. — *J. Linn. Soc. (Bot.)*, 60: 411-417.
- MARCHANT, C. J., 1970. Chromosome pairing and fertility in *Spartina x caespitosa*. — *Can. J. Bot.*, 48: 183-188.
- McDONNELL, M. J. & G. E. CROW, 1979. The typification and taxonomic status of *Spartina caespitosa* A. A. Eaton. — *Rhodora*, 81: 123-129.
- McDONNELL, M. J. & G. E. CROW, 1980. On the typification of *Spartina caespitosa*: a reply. — *Rhodora*, 82: 513-516.
- MOBBERLEY, D. G., 1956. Taxonomy and distribution of the genus *Spartina*. — *Iowa State Coll. J. Sci.*, 30: 471-574.
- SCOGGAN, H. J., 1978. The flora of Canada. Part 2. — *Publ. Bot. natn. Mus. nat. Sci. Canada*, no. 7, p. 93-545.

## FIRST RECORDS OF THE SPERM WHALE (*PHYSETER MACROCEPHALUS*) FROM NEW BRUNSWICK AND THE BAY OF FUNDY

D. F. McALPINE

*Department of Natural Science, New Brunswick Museum  
277 Douglas Avenue, St. John, N.B. E2K 1E5*

### Résumé

Un cachalot macrocéphale (*Physeter macrocephalus*) de 6,7 m de longueur, retrouvé mort à Val Comeau, comté de Gloucester, au Nouveau-Brunswick (lat. 47°28' N., long. 64°53' O.), le 7 juin 1982, est la première observation de ce cétacé dans les eaux du Nouveau-Brunswick. Une récente observation dans la partie extérieure ouest de la baie de Fundy est également mentionnée ici. Selon ces observations, on peut affirmer que le cachalot macrocéphale ne vient que très rarement ou accidentellement dans les eaux de l'est du Nouveau-Brunswick et dans la partie ouest de la baie de Fundy.

### Abstract

A 6.7 m sperm whale (*Physeter macrocephalus*) discovered dead at Val Comeau, Gloucester County, New Brunswick (Lat. 47°28' N, Long. 64°53' W) on June 7, 1982 is the first record of this cetacean from New Brunswick waters. A recent sight record from the outer western Bay of Fundy is also presented. The sperm whale should be considered of rare and accidental occurrence off the eastern New Brunswick coast and in the western Bay of Fundy.

Although Squires (1968) included the sperm whale (*Physeter macrocephalus*) in his list of cetaceans known or most likely to occur in New Brunswick waters, the occurrence of this whale on the New Brunswick coast has not previously been recorded. Here I document the first report of the sperm whale from New Brunswick and present the only record to date from the Bay of Fundy.

On June 7, 1982 a 6.7 m sperm whale was discovered dead on the shore at Val Comeau, Gloucester County, New Brunswick (Lat. 47°28' N, Long. 64°53' W) (Fig. 1).

Previous reports from the Atlantic region for this species of whale are an individual discovered dead on Sable Island, Nova Scotia on February 6, 1964 (Sergeant *et al.*, 1970) and a compilation of whaling station sighting and kill records for eastern Nova Scotia made between 1966-1972 (Sutcliffe & Brodie, 1977). The 123 sperm whale records included show *Physeter* concentrated just outside the continental shelf and only rarely straying to the 50-fathom (91.4 m) contour in that region. Based on the few eastern North American stranding records for the sperm whale available in 1920, and on linguistic evidence gleaned from the Micmac Indians, Piers (1920) discussed the occurrence of *Physeter macrocephalus* on the

Nova Scotia coast. Although there were no Nova Scotia records known to Piers, he came to the conclusion that the sperm whale was at least of occasional occurrence in Nova Scotia waters prior to the advent of commercial New England whaling operations.

To my knowledge the only sperm whale record for the Bay of Fundy is an observation made by S. D. Kraus, G. S. Stone and P. V. Turnbull in Nova Scotia waters (very close to the New Brunswick-Nova Scotia boundary) during a New England Aquarium aerial cetacean survey. A single sperm whale, estimated at 15.2 m in length was observed and photographed while blowing at the surface about 20 km northwest of Brier Island, Nova Scotia at Lat. 44°22' N, Long. 66°33' W on September 15, 1981. The whale was oriented northeast but was showing little forward movement. Visibility at the time was 2 miles (3.2 km) in haze and the sea-state was Beaufort 2 (S. D. Kraus, pers. comm.). It is perhaps significant that water depth in this area of the Bay of Fundy is over 100 fathoms (182.8 m). This record was mentioned previously in Katona *et al.* (1983). However the details noted above were not included and the month of observation is incorrectly stated as October.

The above records suggest that the sperm whale should be considered of rare and accidental



Figure 1. Sperm whale discovered dead at Val Comeau, New Brunswick on June 7, 1982.

occurrence in New Brunswick waters and the outer western Bay of Fundy.

### Acknowledgments

I am extremely grateful to Alan Madden, New Brunswick Department of natural Resources, for bringing the Gloucester County record to my attention, and to Denis Daigle, Environment New Brunswick, for supplying the photograph and details on the New Brunswick observation. Scott Kraus most generously allowed me to include his Bay of Fundy observation, first mentioned to me by Chris Majka. The comments of A. W. Mansfield on a first draft of this note were appreciated. To all of the above I express my thanks.

### References

KATONA, S.K., V. ROUGH, D.T. RICHARDSON, 1983.

A field guide to the whales, porpoises and seals of the Gulf of Maine and eastern Canada. — Charles Scribner's Sons, New York, 255 p.

PIERS, H., 1920. Accidental occurrence of the pygmy sperm whale (*Kogia breviceps*) on the coast of Nova Scotia: an extension of its known range; with remarks on the probability of the former presence in these waters of the true sperm whale (*Physeter macrocephalus*). — Proc. Nova Scotia Inst. Sci., 15: 95-114.

SERGEANT, D. E., A. W. MANSFIELD & B. BECK, 1970. Inshore records of Cetacea for eastern Canada 1949-1968. — J. Fish. Res. Bd Can., 27: 1903-1915.

SQUIRES, A.W., 1968. The mammals of New Brunswick. — New Brunswick Museum Monographic Series, no. 5, 57 p.

SUTCLIFFE, W. H., Jr. & P. F. BRODIE, 1977. Whale distribution in Nova Scotia waters. — Fish. Marine Serv. Tech. Rep., no. 722, 83 p.

# RECORD OF 61 PARASITIC LAMPREYS (*ICHTHYOMYZON UNICUSPIS*) ON A SINGLE STURGEON (*ACIPENSER FULVESCENS*) NETTED IN THE ST. LAWRENCE RIVER (QUÉBEC)

V. D. VLADYKOV

Department of Biology, University of Ottawa  
Ottawa (Ontario) K1N 6N5

## Résumé

On décrit ici 61 lamproies argentées (*Ichthyomyzon unicuspis*) attachées à un seul esturgeon jaune (*Acipenser fulvescens*).

## Abstract

A description of 61 silver lampreys (*Ichthyomyzon unicuspis*) attached to a single lake sturgeon (*Acipenser fulvescens*) is given.

On June 15, 1961, a fisherman, F. Lefebvre, set his nets in the St. Lawrence River at Saint-Pierre-les-Becquets (Québec) and caught a lake sturgeon (*Acipenser fulvescens*) weighing 16 kg. This fish was 1,300 mm in total length and 1,240 mm in fork length. On this sturgeon were found 61 parasitic silver lampreys (*Ichthyomyzon unicuspis*), which is an unusually high number.

The average length of the lampreys was 104 mm (range: 89-130 mm, Fig. 1), and the average weight was 2.0 g (range: 1.2-3.9). Average length and average weight of lampreys grouped by 5 mm intervals are given in Figure 2. For methods of measuring lampreys, see Vladykov (1949).

By adding lengths of all 61 specimens we obtain a total of 6,341 mm, which is nearly five times longer than the total length of the host sturgeon. Since the lampreys were young individuals, weighing on the average only 2 g, the total weight of the 61 individuals was only 120 g. This was only a fraction of the weight of the 16 kg host sturgeon.

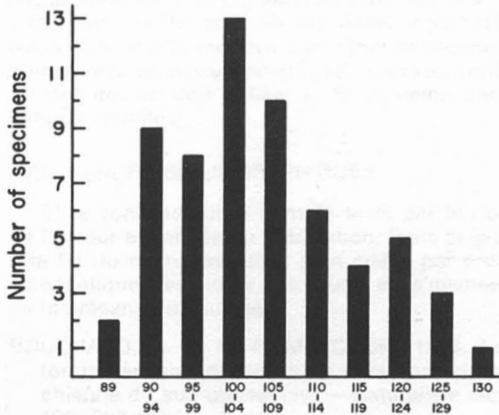


Figure 1. Frequency of length groups of *Ichthyomyzon unicuspis*, arranged in 5 mm intervals.

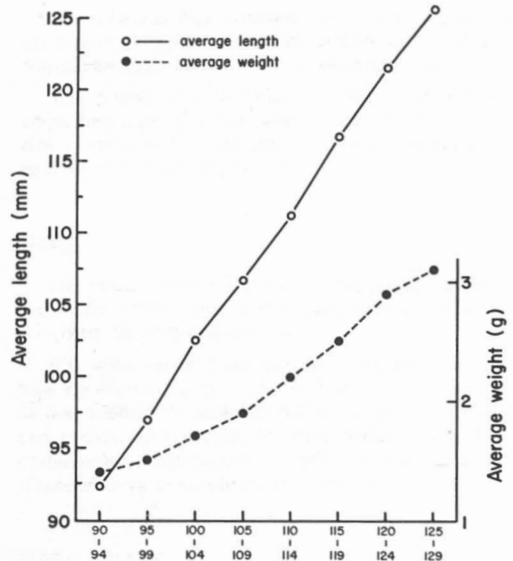


Figure 2. Average length and average weight of *Ichthyomyzon unicuspis*, grouped by 5 mm intervals.



Our earlier observations on the parasitism of *I. unicuspis* on bullhead (*Ictalurus nebulosus*) (Vladykov & Roy, 1948) showed that lampreys stay attached to the same host for several weeks. When the young lampreys were kept alive and fed in an aquarium, from May to the end of the year, their weight had increased considerably by November. Assuming that half of the 61 lampreys consisted of males, weighing on the average 33 g each and the other half of females weighing 42 g, the total weight of all 61 lampreys, had they continued to feed on the sturgeon would have been 2,283 g by November. The assumption of considerable weight increase of parasitic lampreys would still be only about 1/6 of the host's weight. Therefore, the 61 lampreys feeding on the sturgeon's blood, should not be enough to kill it.

The information on the different species of fish in Québec waters, on which *I. unicuspis* feed are given by Vladykov (1949) and Roy (1973).

### Acknowledgments

A sample of 61 lampreys (*Ichthyomyzon unicuspis*) which details of their capture was kindly sent to me by the late Gérard Beaulieu, my friend and research assistant for a number of years. This work was supported by grant A-1736 from the National Sciences and Engineering Research Council of Canada.

### References

- ROY, J.-M., 1973. Croissance, comportement et alimentation de la lamproie du nord (*Ichthyomyzon unicuspis* Hubbs & Trautman) en captivité. — Trav. Pêch. Québec, n° 41, 144 p.
- VLADYKOV, V. D., 1949. Québec lampreys. List of species and their economical importance. — Contr. Dépt. Pêch. Québec, n° 26, 67 p.
- VLADYKOV, V. D. & J.-M. ROY, 1948. Biologie de la lamproie d'eau douce (*Ichthyomyzon unicuspis*) après la métamorphose. — Rev. can. Biol., 7: 483-485.

## DIRECTIVES AUX AUTEURS

### ORIENTATION DE LA REVUE

Le Naturaliste canadien (*Revue d'écologie et de systématique*) publie des articles inédits, rédigés en français ou en anglais, découlant de travaux de recherche en écologie fondamentale et appliquée, en systématique et dans certains domaines apparentés. Tout manuscrit soumis est l'objet d'une évaluation externe par des pairs.

### PRÉSENTATION GÉNÉRALE

Les manuscrits, dactylographiés à double interligne sur le recto de feuilles de 21,5 × 28 cm, seront expédiés en quatre exemplaires à l'adresse suivante: LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4 (Canada).

Les éléments du manuscrit sont les suivants: (1) le titre, le nom de l'auteur, le nom et l'adresse de l'institution à laquelle appartient l'auteur; (2) un titre courant d'un maximum de 60 lettres et espaces; (3) un résumé français et un résumé anglais; (4) le texte; (5) sur des feuilles séparées, les tableaux (numérotés en chiffres romains) et les légendes des figures (numérotées en chiffres arabes).

### TEXTE

La Direction de la revue recommande le plan suivant: résumé, *abstract*, introduction, matériel et méthodes, résultats, discussion, conclusion, remerciements et références bibliographiques.

On tiendra compte des remarques suivantes: (1) les caractères soulignés d'un trait simple sont composés en italique; (2) les notes inframarginales doivent être réduites à un strict minimum et numérotées consécutivement; (3) pour les unités de mesure, on doit utiliser le SI (système international d'unités).

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Elles sont indiquées dans le texte par le nom de l'auteur et l'année de publication. Dans la liste, à la fin du manuscrit, elles sont citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, en s'inspirant de la présentation suivante:

BOUCHARD, A. & P. F. MAYCOCK, 1978. Les forêts décidues et mixtes de la région appalachienne du sud québécois. — *Naturaliste can.*, 105: 383-415.

LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1979. Écologie numérique. 1. Le traitement multiple des don-

nées écologiques. — Masson, Paris & Les Presses de l'Université du Québec, Montréal, 197 p.

LEVINS, R., 1975. Evolution in communities near equilibrium. — Pages 16-50 in M. L. Cody & J. M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 545 p.

Les titres des périodiques doivent être abrégés selon «World List of Scientific Periodicals».

### ILLUSTRATIONS

Les photographies doivent être tirées sur papier glacé et fortement contrastées. On regroupe, autant que possible, les photographies sur une même planche, en les collant sur un carton rigide, sans oublier de les numéroter proprement et lisiblement au coin droit. Quatre séries sont requises.

Les dessins doivent être faits à l'encre de Chine sur papier à dessin blanc. Le lettrage doit être fait à l'aide d'un appareil à dessin ou l'équivalent (mais non à la machine à écrire ou par l'imprimante d'un ordinateur). Il doit être suffisamment grand pour avoir, après la réduction finale, au moins 2 mm de hauteur. En plus de l'original, on est prié de fournir trois copies de chacun des graphiques.

Dans le cas des dessins et des photographies, bien tenir compte de leur réduction à un format ne dépassant pas 12,5 × 20 cm, légende comprise.

On présentera la liste des légendes sur une page séparée. On indiquera cependant à l'endos des photographies et des dessins le nom de l'auteur et le numéro de figure.

### FRAIS

La revue n'impose aucune charge aux auteurs, mais elle invite ceux qui le peuvent à contribuer aux frais de publication.

Par ailleurs, la Direction de la revue limite ses frais de clichage à trois clichés par article et ses frais de composition de tableaux à trois tableaux par article. Les clichés additionnels, les hors-textes, les tableaux démesurés ou trop denses, de même que les corrections d'auteur, sont entièrement à la charge des auteurs.

### TIRÉS À PART

La revue offre gracieusement vingt-cinq tirés à part de chaque article.

## INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

### EDITORIAL POLICY

Are considered for publication in "*Le Naturaliste canadien*" (Revue d'écologie et de systématique) manuscripts in French or in English, based on *original research* in basic and applied ecology, systematics, and related sciences. Every manuscript will be subjected to normal reviewing process by external referees.

### GENERAL PRACTICES

Manuscripts should be typewritten in *double* spacing throughout, on one side of bond paper 21.5 × 28 cm, and submitted *in four copies* to: LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4 (Canada).

The sequence of material should be: (1) title, author's name, author's affiliation and address; (2) a running head of no more than 60 letters and spaces; (3) a French and an English abstract; (4) the manuscript proper; (5) on separate pages, Tables (numbered consecutively in Roman numerals) and Figure captions (numbered consecutively in Arabic numerals).

### MANUSCRIPT DETAILS

The arrangement of the contents should generally be as follows: *Résumé*, Abstract, Introduction, Materials and methods, Results, Discussion, Conclusion, Acknowledgments, and References.

In preparing copy please take the following remarks into account: (1) underscore only where italics are intended; (2) footnotes are to be avoided as far as possible, but if they must be used they should be numbered consecutively; (3) SI units should be used.

### REFERENCES

Literature references in the text should be by author, followed by year of publication. All papers referred to in the manuscript should be listed alphabetically by first author, according to the following examples:

BOUCHARD, A. & P. F. MAYCOCK, 1978. Les forêts décidues et mixtes de la région appalachienne du sud québécois. — *Naturaliste can.*, 105: 383-415.

LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1979. Écologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques. — Masson, Paris & Les Presses de l'Université du Québec, Montréal, 197 p.

LEVINS, R., 1975. Evolution in communities near equilibrium. — Pages 16-50 *in* M. L. Cody & J.M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 545 p.

Abbreviations for titles of periodicals should follow the "World List of Scientific Periodicals".

### ILLUSTRATIONS

Prints of *photographs* should be made on glossy paper with a wide range in tone. They should be cropped, mounted with rubber cement on white cardboard, and clearly numbered at the right corner of each photograph. Four complete sets of photographs must be submitted.

*Drawings* should be made with black india ink on white drawing paper. All lettering should be made with a lettering system (but no part of it type-written nor computer-printed). All lettering must be sufficiently large to be at least 2 mm on final reproduction. One original and three clean copies of each drawing should be submitted.

Drawings and photographs must be made to a scale allowing reduction to an area not exceeding 12.5 × 20 cm inclusive of captions.

Captions should be typed in paragraph form on a separate page. Each illustration should be clearly labelled on the back, giving the name of the author and the figure number.

### CHARGES

There is no systematic page charges, but any contribution toward cost of publication is welcomed.

The first three figures and the first three Tables of each paper are free of charge. However, additional Figures, Tables or Figures requiring a fold-out leaf, broad or unusually dense Tables, as well as alterations in proof are fully charged to the author.

### REPRINTS

Twenty-five reprints are offered free of charge.

**Estuaire du Saint-Laurent: processus océanographiques et écologiques.** —  
Naturaliste canadien (*Revue d'écologie et de systématique*), vol. 112, n° 1, 1985. 161  
pages, 15\$.

Expédier votre chèque ou mandat à:

Le Naturaliste canadien  
Revue d'écologie et de systématique  
Département de biologie, Pavillon Alexandre-Vachon  
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4

**St. Lawrence Estuary: oceanographic and ecological processes.** — *Naturaliste  
canadien* (*Revue d'écologie et de systématique*), vol. 112, no. 1, 1985. 161 pages, 15\$.

Send your cheque or money order to:

Le Naturaliste canadien  
Revue d'écologie et de systématique  
Département de biologie, Pavillon Alexandre-Vachon  
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4

# LE NATURALISTE CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 112

NUMÉRO 3

1985

---

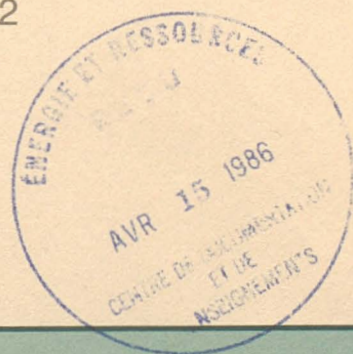
CHMIELEWSKI, J.G. & J.C. SEMPLE The cytogeography and post-glacial migration of <i>Solidago flexicaulis</i> (Compositae) into southern Ontario .....	307-311
BRUNEAU, A. & I. BARTSCH The flowering phenology of some common species in the Schefferville region of Nouveau-Québec .....	313-317
GERVAIS, C. & J. CAYOUILLE Liste annotée de nombres chromosomiques de la flore vasculaire du nord-est de l'Amérique. IV. ....	319-331
GAGNON, D. Synécologie des plantes vasculaires rares des milieux forestiers de l'Outaouais central (Québec) .....	333-341
FRANCOEUR, A., R. LOISELLE & A. BUSCHINGER Biosystématique de la tribu Leptothoracini (Formicidae, Hymenoptera) 1. Le genre <i>Formicoxenus</i> dans la région holarctique .....	343-403
HARPER, P.-P. & L. CLOUTIER Composition et phénologie de communautés d'insectes du lac Geai, lac dystrophe des Laurentides (Québec) .....	405-415
COSSA, D. & E. BOURGET Croissance et morphologie de la coquille de <i>Mytilus edulis</i> L. dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent .....	417-423
SHELDON, M.R. & J.D. McCLEAVE Abundance of glass eels of the American eel, <i>Anguilla rostrata</i> , in mid-channel and near shore during estuarine migration .....	425-430
<b>COMMUNICATIONS BRÈVES</b>	
BRIND'AMOUR, M. & V. LAVOIE Addition à la flore vasculaire des marais intertidaux du Saint-Laurent (Québec): <i>Spartina</i> × <i>caespitosa</i> A.A. Eaton .....	431-432
McALPINE, D.F. First records of the sperm whale ( <i>Physeter macrocephalus</i> ) from New Brunswick and the Bay of Fundy .....	433-434
VLADYKOV, V.D. Record of 61 parasitic lampreys ( <i>Ichthyomyzon unicuspis</i> ) on a single sturgeon ( <i>Acipenser fulvescens</i> ) netted in the St. Lawrence River (Québec) .....	435-436



# LE NATURALISTE CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 112  
NUMÉRO 4  
1985



UNIVERSITÉ LAVAL  
QUÉBEC

# LE NATURALISTE CANADIEN

Revue d'écologie et de systématique

CN ISSN 0028-0798

RÉDACTEUR

GUY LACROIX

RÉDACTEUR-ADJOINT

PIERRE MORISSET

ADMINISTRATEUR

ANDRÉ CARDINAL

## COMITÉ DE RÉDACTION

DENIS BARABÉ, *Jardin botanique de la ville de Montréal*

CYRILLE BARRETTE, *Département de biologie, Université Laval*

PIERRE BELLEFLEUR, *Département des sciences forestières, Université Laval*

BERNARD BERNIER, *Département des sciences forestières, Université Laval*

CARL M. BOYD, *Département d'océanographie, Université Dalhousie, Halifax*

EDWIN BOURGET, *Département de biologie, Université Laval*

PIERRE COUILLARD, *Département des sciences biologiques, Université de Montréal*

JEAN-MARC DESCHÈNES, *Station de recherches, Agriculture Canada, Sainte-Foy, Québec*

ROBERT GAUTHIER, *Herbier Louis-Marie, Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation, Université Laval*

PIERRE LEGENDRE, *Département de sciences biologiques, Université de Montréal*

WILLIAM C. LEGGETT, *Département de biologie, Université McGill*

JEREMY McNEIL, *Département de biologie, Université Laval*

BERNARD J.R. PHILOGÈNE, *Département de biologie, Université d'Ottawa*

Publication trimestrielle de l'Université Laval, LE NATURALISTE CANADIEN (Revue d'écologie et de systématique) publie des articles *inédits*, rédigés en français ou en anglais, découlant de travaux de recherche en écologie, en systématique et dans certains domaines apparentés. La revue s'intéresse également aux aspects appliqués, notamment dans la perspective des ressources agricoles, forestières et halieutiques du Québec et du Canada oriental et nordique.

LE NATURALISTE CANADIEN (Revue d'écologie et de systématique) est placé sous la responsabilité des doyens de trois facultés de l'Université Laval: Faculté des sciences et de génie, Faculté de foresterie et de géodésie et Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation. Il est publié grâce à des subventions du Fonds F.C.A.R. du Québec pour l'aide et le soutien à la recherche et du Conseil de la recherche en sciences naturelles et en génie du Canada.

Toute demande concernant les droits de reproduction doit être soumise à: L'Administrateur, LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4.

Toute correspondance touchant les abonnements doit être adressée aux Presses de l'Université Laval, Case postale 2447, Québec G1K 7R4. L'abonnement annuel est de \$19 (personnel), \$21 (personnel, étranger) et \$38 (collectif, multi-user). Le numéro régulier se vend \$6.

Répertorié dans Biological Abstracts, Asher's  
Guide, Botanical Periodicals, RADAR et Périodex

Courrier de la deuxième classe — Enregistrement n° 1768

Dépôt légal — Quatrième trimestre 1985. Bibliothèque nationale du Québec — Bibliothèque nationale d'Ottawa

## MYCOFLORA OF POSTE-DE-LA-BALEINE, NORTHERN QUÉBEC

## INTRODUCTION

S. HUHTINEN

*Department of Biology, University of Turku  
20500 Turku, Finland*

and

T. NIEMELÄ

*Department of Botany, University of Helsinki  
Unioninkatu 44, 00170 Helsinki, Finland*

## Résumé

À titre d'introduction à une série d'articles sur la mycoflore de Poste-de-la-Baleine (Québec), nous présentons une brève description de la géographie de cette région et les principaux types de forêt et espèces d'arbres. Nous référons aux très fragmentaires études antérieures et comparons la région étudiée et le nord de l'Europe. La végétation, et plus particulièrement la mycoflore y sont très semblables.

## Abstract

The report presents preliminary information for a series of papers devoted to the fungus flora of Poste-de-la-Baleine in Québec, Canada. The geography of the area is briefly summarized, and the main forest types and tree species are described. References are made to the earlier fragmentary mycological literature on northern Québec and a comparison is made between the area under study and Fennoscandia in northern Europe: the vegetation and, in particular, the mycoflora are very similar. The collection sites are mapped and a grid reference system shown for Poste-de-la-Baleine.

## Introduction

The northern peninsula of Québec-Labrador is a vast transitional area, reaching from the temperate South to the Arctic North. Southern parts of the peninsula are mycologically rather well-known, as summarized by Pomerleau (1980). On the other hand, the mycoflora of the northern vegetation zones has received scant attention. Scattered collections have been referred to in various studies (e.g. Linder, 1947; Groves & Hoare, 1954; Groves & Thompson, 1955; Cain, 1957; Groves *et al.*, 1958; Barr, 1959; Bigelow, 1959; Savile, 1959; Bowerman & Groves, 1962; Groves & Elliott, 1971; Elliott & Kaufert, 1974; Redhead & Spicer, 1981), but no checklists or extensive studies have been available so far.

The present study was actually started by Prof. Paavo Kallio (University of Turku, Finland), who

arranged many expeditions to northeastern Canada. Some findings from these visits were published by Heikkilä & Kallio (1969), Kankainen (1969) and Kallio (1980). In recent years, additional material has been collected and a new series of reports started by Huhtinen (1982, 1984). The present contribution results mainly from field studies and collections made by the authors at Poste-de-la-Baleine in 1982.

The collections were made between late July and early September. Most of the material originates from within a 10-kilometre radius of the settlement of Poste-de-la-Baleine. Some fungi were collected in more northern localities, i.e. Manitounuk Islands (55°42'N, 77°04'W), Richmond Gulf (56°08'N, 76°34'W) and Clearwater Lake (56°14'N, 74°20'W). The two latter sites are situated at the timberline. Additional material included from more eastern localities is shown in



Figure 1. The mycoflora in these areas does not differ drastically from that of the main study area, and many of the species reported only from these eastern localities are likely to be found at Poste-de-la-Baleine, too.

### The study area

The main study area, Poste-de-la-Baleine (Great Whale River, Kuujuaqapik) is situated on the east coast of Hudson Bay at 55°17'N, 77°46'W (Fig. 1). It lies in a transitional area between the taiga or boreal woodland and the forest tundra zone (Hustich, 1951). Payette (1983) presented a detailed description on the vegetation of the northern Québec-Labrador Peninsula; he also summarized the floristic descriptions of the most important earlier studies. Different opinions have been expressed about the accurate situation of the vegetational zones in the area. Rousseau (1974) and Forest & Legault (1977) regard Poste-de-la-Baleine as belonging to the hemiarctic zone. The presence of fragmentary forests seems to support this opinion. However, suitable sites and soils are covered by rich, closed forests. The spaced and sparse forest types are explained by the widespread exposed rocks and poor sandy soils, rather than by climatic reasons. Also many features of the lower vegetation support the in-

clusion of Poste-de-la-Baleine in the northern boreal rather than the hemiarctic zone. A very recent compilation of various zonal divisions is presented by Tuhkanen (1984).

The climate is cool and slightly oceanic. During an average year, a mean temperature of above +10°C is recorded for only 50 days and for 200 days it is below 0°C (Wilson, 1968). Some long-term climatological data is presented in Table 1. The collecting period of 1982 was somewhat colder and more rainy than in an average year. The mean temperature for June was 7.5°C and the total precipitation was 87.2 mm. For July the figures were 9.1°C/95.2 mm and for August 9.2°C/121.6 mm (from airport meteo).

### Landscape and geology

The surroundings of Poste-de-la-Baleine consist of barren, low mountains of acidic rock, intermixed with prominent alluvial deposits (Fig. 2). These are mainly composed of sand and are characteristic of the landscape all around the settlement of Poste-de-la-Baleine. Marine clay is only found in the banks of lower Great Whale River. Moraine is principally restricted to the river valley too, occurring in one area about 5 km east of the settlement. Our main collection area was not af-

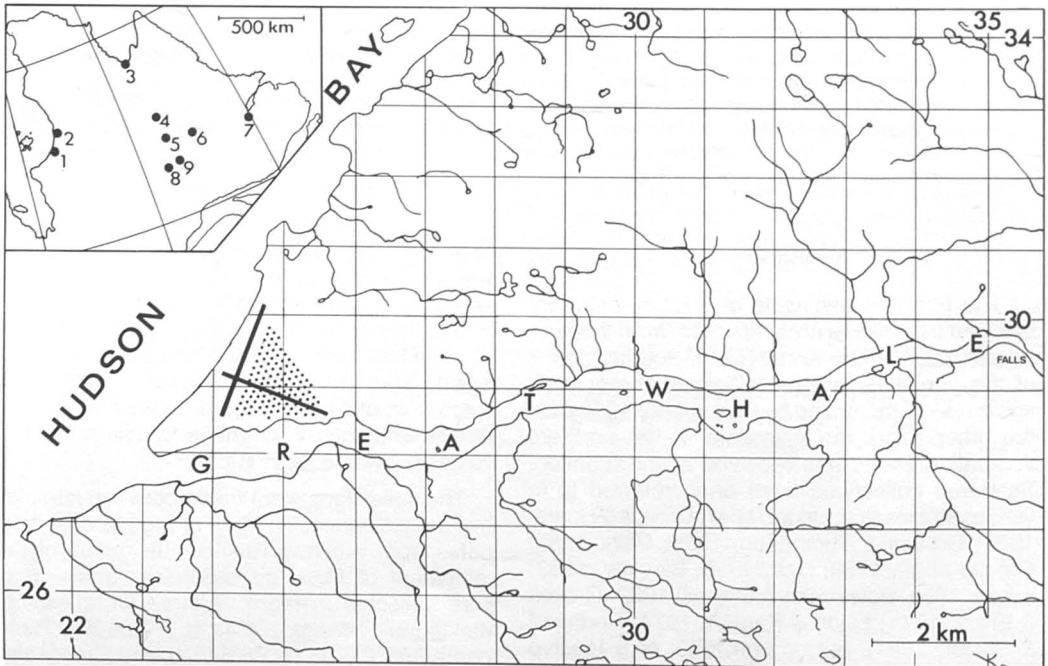


Figure 1. Poste-de-la-Baleine area, with the grid reference system, the airstrips and the settlement indicated. Inset: main collection sites in Québec-Labrador. 1) Poste-de-la-Baleine. 2) Richmond Gulf. 3) Kuujuaq. 4) Schefferville. 5) Esker. 6) Churchill Falls. 7) Goose Bay. 8) Wabush-Labrador City. 9) Ross Bay.

TABLE I

Some long-term climatological parameters of Poste-de-la-Baleine (PDLB), Schefferville (SCH), and Kuujuaq (KUU)\*

		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Year
Mean rainfall (mm)	PDLB	T	0.5	1.8	4.6	22.1	43.9	82.0	91.7	82.3	46.5	7.9	1.8	385.1
	SCH	1.8	0.5	1.8	4.6	20.1	72.6	88.6	96.3	62.0	35.1	11.4	2.0	396.8
	KUU	0.3	0.3	0.3	1.8	15.0	42.4	51.3	58.7	52.1	21.8	4.6	1.0	249.6
Mean snowfall (cm)	PDLB	27.9	24.9	24.1	27.9	21.8	5.1	0.3	0.0	1.3	21.8	53.6	41.9	250.6
	SCH	40.4	37.6	36.3	31.5	24.6	6.4	T	1.8	20.8	36.3	54.4	45.5	335.6
	KUU	31.8	31.5	26.7	19.8	15.2	4.1	T	0.0	6.4	25.9	36.3	39.1	236.8
Number of days with measurable rainfall	PDLB	—	—	1	2	6	10	15	16	17	11	3	1	82
	SCH	1	—	1	2	8	14	18	19	14	8	2	2	89
	KUU	—	—	—	1	5	11	13	15	15	7	2	—	69
Number of days with measurable snowfall	PDLB	12	10	11	11	9	4	—	0	0	9	17	16	100
	SCH	15	13	13	11	10	2	—	—	6	13	17	15	115
	KUU	11	11	12	10	7	2	0	0	2	10	14	15	94
Mean daily temperature °C	PDLB	-22.3	-22.2	-16.5	-6.8	0.9	6.3	10.6	10.3	7.5	2.3	-4.7	-14.8	-4.1
	SCH	-22.7	-21.2	-14.8	-6.9	0.9	8.5	12.6	10.8	5.6	-0.9	-8.7	-18.1	-4.6
	KUU	-23.4	-22.8	-17.2	-9.3	0.1	7.0	11.4	10.4	5.7	-0.4	-7.9	-17.2	-5.3
Number of days with frost	PDLB	31	28	31	29	26	15	1	—	3	19	29	31	243
	SCH	31	28	31	29	26	8	—	—	12	26	30	31	252
	KUU	31	28	31	29	26	11	1	1	10	25	29	31	253

\* Canadian normals 1-2, Environment Canada, Downsview, Ontario, 1975; T = trace

fectured by calcareous deposits (Hillaire-Marcel & de Boutray, 1975). Low soil fertility is typical of most of the area. Since the highest mountain reaches only about 230 m, there are no drastic altitudinal changes in the vegetation.

### Vegetation

Hustich (1949, 1950) described the forests of the northern peninsula in detail. For our purposes, a less elaborate classification of forest site types is adequate.

Lichen woodlands dominate the sandy terraces of Great Whale River. When best developed, these forests consist of widely spaced trees and a continuous lichen carpet in which the *Cladonia* species are dominant (Fig. 3). The deep lichen carpet prevents the birth of new life, as is seen by the scarcity of tree seedlings. Being mainly bedded on sand and with large areas exposed to the sun, lichen woodlands represent a harsh environment for larger fungi, although the humus layer may be 2-4 cm thick in the exposed areas. Most fungi occur in more shaded and mossy areas around small groups of trees, where the stress of desiccation is smaller. The pH reaction of soil falls between 3.9 and 4.5.

Near the outlet of the Great Whale River lichen woodlands are dominated by white spruce (*Picea*

*glauca*). According to Savile (1963), the whole maritime treeline is formed by white spruce, which supplies most of the seeds and is dominant even in boggy areas which, elsewhere, are the domain of black spruce (*P. mariana*). Tamarack (*Larix laricina*) occurs scattered throughout the study area, but pine (*Pinus*) is absent. As all vegetation, the forests are under a strong coastal influence, making lichen woodlands a somewhat more tolerable habitat for fungi. The opposite effect is produced by man. Use of timber and partial strip-ping of forests all around the settlement have diminished the chances of survival of wood-inhabiting fungi, especially the polypores. When in good shape, the lichen woodlands harbour a scanty but highly characteristic composition of lignicolous fungi.

Lichen woodlands often lack the field layer in exposed areas. Around the trees, dwarf birch (*Betula glandulosa*) and *Ledum groenlandicum* are common. *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Cornus canadensis* and *Potentilla tridentata* are characteristic of the ground layer. This is the habitat with the smallest number of vascular plants in the area: only about 6% of 488 species reported from the area occupy this harsh environment (Forest & Legault, 1977).

Conifer feather moss forests represent a moister forest site type (Fig. 4). They become



Figure 2. Steep ravine cutting through a sandy terrace. Vegetation is lush compared with the exposed areas seen in the background. Grid square 2828. Photographs by T. Niemelä.



Figure 3. Lichen woodland, with scattered white spruce and a ground layer of deep lichen carpet. Grid square 2527.

more common towards the east and good examples are found around the first falls of the Great Whale River (grid squares 3429 and 3529). Black spruce is the dominant tree. The forests are closed, shady and moist, and they differ drastically in their mycoflora from lichen-dominated forests. The forests around the falls have a well-developed moss carpet of *Hylocomium* and *Pleurozium*: species of *Sphagnum* are frequently encountered. The field layer consists of *Betula glandulosa*, *Ledum groenlandicum* and *Ribes glandulosus*. The forest floor is frequently occupied by for example *Rubus chamaemorus*, *Cornus canadensis*, *Linnaea borealis* and *Pyrola* species.

The influence of man is far less noticeable. Fallen trunks, mossy stumps and a mostly undisturbed moss carpet with adequate moisture provide a most exciting environment for the search for higher fungi. A botanist (like Hustich, 1965) may feel the peace of death hanging over these forests, but a mycologist sees them as the richest environments for fungal growth in the whole area. This concerns the mycorrhizal and wood-decaying fungi in particular.

Deciduous thickets are characteristic of the river banks and ravines, where small brooks cut through the sandy terraces (Fig. 2). The thickets are often almost impenetrable and consist mainly

of *Alnus crispa* and *Salix* species (especially *S. planifolia*). They support a lush vegetation and are particularly ideal for the hunting of small discomycetes. Fungi growing on wood debris are also common, but the thin trunks seldom support the growth of lignicolous parasitic species. Hardwoods growing to tree size do not occur in the area, with the exception of a small population of *Populus tremuloides*.

Other habitats were visited more rarely. Dunes of different ages (Fig. 5), reforested areas, peat bogs, muskegs, mountains with meager soil and many other types of vegetation surround the settlement. Of these, the clayey banks of the Great Whale River surpass all the others as the favourite habitat of operculate discomycetes. This may be due to the high pH reaction of the clays, often reaching 6.5-7.5.

The vascular plants of Poste-de-la-Baleine were accurately listed by Forest & Legault (1977). Just over half of the flora is circumpolar. Taxa classified as arctic, arctic-subarctic and subarctic conquer nearly equal proportions, about 30 percent each. The families Cyperaceae, Poaceae and Asteraceae comprise nearly one third of the total vascular flora. On the whole, the transition between the coniferous zone and the Arctic is clearly reflected in the study area.



Figure 4. Deciduous thicket and conifer feather moss forest along the Great Whale River. Grid square 3229.

### Comparison to Fennoscandia

Lichen woodland is a strange type of vegetation from the European point of view. In the northern parts of Fennoscandia (i.e. Scandinavia and Finland) dry, sandy soils are occupied by Scots pine (*Pinus sylvestris*) in denser, almost close stands. Spruce (*Picea abies*) is common in northern Europe, but not in the driest soils. Besides, the lichen carpet is only as deep and continuous as in the vast north Canadian lichen woodlands by exception. The differences between these driest forest site types do not greatly affect the general picture of the mycoflora, because the dry forests harbour only a small proportion of the total number of fungus species.

It is the black spruce feather moss forest that stands out as being the most similar to the northern boreal forests of Fennoscandia. The similarities are not restricted to the vascular plants. The great majority of agarics, polypores, ascomycetes and other groups of fungi are the same in these areas. In some cases slight differences in the fruit body characteristics can be seen, though usually not clearly enough to suggest a separation of two taxa. The speciation process seldom results in two distinct species.

This mycofloristic similarity between the northern parts of the two continents is general and not only restricted to the richest spruce forests. Sur-

prisingly few taxa which could be safely classified as American were encountered at Poste-de-la-Baleine. Further, it should be noted that agarics are likely to yield more divergence than the groups studied in this first stage. It is curious to see that the fungal composition of the Poste-de-la-Baleine area undergoes a drastic change within, say, 500 km to the south, but finds a close equivalent on the other continent. The preliminary conclusion is that similarities between the two northern areas are more clearly marked with regard to fungi than to vascular plants.

### Other areas

The more eastern supplementary localities (Fig. 1) are not strikingly different from the Poste-de-la-Baleine area. The main elements of vegetation are similar in all areas: associations, dominant tree species, shrubs, dominant moss species, etc. Their mycoflora also have much in common. This is largely due to the fact that specific habitats can be found in all areas, although in different proportions.

Schefferville (54°49'N, 66°48'W) lies at the southern limit of the forest tundra zone (in the sense of Hustich, 1949). The area around the town was visited by one of the authors (Huhtinen) in 1979 and much of the older material come from this area, too. The town is situated on the border



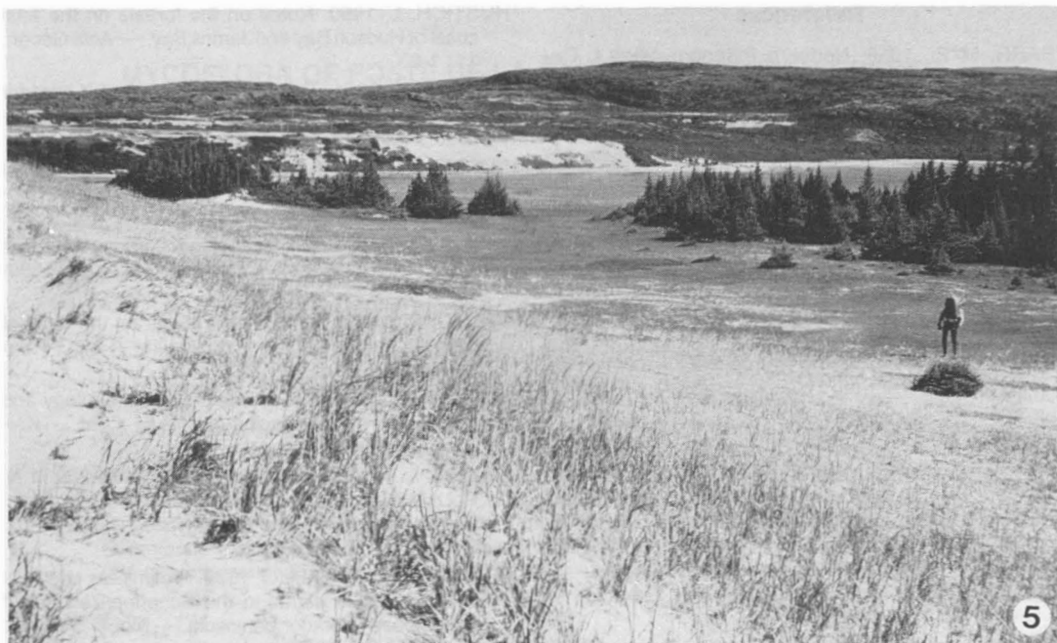


Figure 5. Active and stabilized sand dunes opposite the settlement of Poste-de-la-Baleine. Grid square 2528.

between Québec and Newfoundland. In addition to Table I, climatological data for Schefferville can be found in Tout (1964) and Barr & Wright (1981). For general knowledge about the vegetation of all these eastern localities, the reader should consult Rousseau (1974). The vegetation of Schefferville was mapped by Mäkinen & Kallio (1980), specific features being the grass-herb forests rich in ferns, and the fairly common occurrence of *Abies balsamea*.

The town of Kuujuaq (58°06'N, 68°24'W) is situated on the northern edge of the forest tundra zone. It belongs to the timberline area and corresponds to the regions of Richmond Gulf, about 200 km north of Poste-de-la-Baleine. The other sites, south of Schefferville, are situated in the true taiga. The amount of collections studied from these localities is small. The vegetation of Churchill Falls (53°36'N, 64°18'W) is exceptional. Near the falls, the effect of continuous rain at the spray zone has yielded a rich local vegetation (Kallio, 1969). The flora of Goose Bay was studied by Gillet (1963).

### Collections

The exact collection sites in the surroundings of Poste-de-la-Baleine are indicated on a grid reference system, obtained from a 1:50,000 map of the area. The grid squares are shown in Fig. 1.

Less accurate locating was necessary in the other collection areas because only few of the earlier collections were annotated with the exact grid reference.

In spite of the fairly long collecting period, only a limited picture of the mycoflora could be painted. Even with the support of older material collected between 1963 and 1979, our knowledge of the spring fungi or the late season flora, for instance, is limited. Many fungi are very unpredictable in their fruiting, emerging only rarely and staying invisible for long periods. Notwithstanding these restrictions, we are convinced that our material adds substance to the knowledge of the fungus flora of Poste-de-la-Baleine, and to the northern peninsula in general.

### Acknowledgments

We owe our gratitude to Prof. Paavo Kallio (University of Turku, Finland) and to Prof. Serge Payette (Université Laval, Québec) along with the whole staff of the Centre d'études nordiques (Poste-de-la-Baleine), without whom this project would not have been possible. The amount of help, advice and financial support we received was outstanding. We are further indebted to Dr. Seppo Koponen (University of Turku) for additional collections made in 1983, and to other collectors who put their material at our disposal. The authors also received financial support from the Academy of Finland and the University of Helsinki, Finland.

## References

- BARR, M. E., 1959. Northern Pyrenomycetes I. Canadian eastern Arctic. — *Contr. Inst. bot. Univ. Montréal*, 73: 1-101.
- BARR, D. R. & R. K. WRIGHT, 1981. Selected climatological data, 1955-1980, for the Schefferville (A) station. — *McGill Subarctic Res. Pap.*, 32: 117-141.
- BIGELOW, H. E., 1959. Notes on fungi from northern Canada 4. Tricholomataceae. — *Can. J. Bot.*, 37: 769-779.
- BOWERMAN, C. A. & J. W. GROVES, 1962. Notes on fungi from northern Canada 5. Gasteromycetes. — *Can. J. Bot.*, 40: 239-254.
- CAIN, R., 1957. Studies on coprophilous ascomycetes 6. Species from the Hudson Bay area. — *Can. J. Bot.*, 35: 255-268.
- ELLIOTT, M. E. & M. KAUFERT, 1974. *Peziza badia* and *Peziza badiocnufa*. — *Can. J. Bot.*, 52: 467-472.
- FOREST, P. & A. LEGAULT, 1977. Analyse de la flore vasculaire de Poste-de-la-Baleine, Nouveau-Québec. — *Naturaliste can.*, 104: 543-566.
- GILLET, J. M., 1963. Flora of Goose Bay, Labrador. — *Can. Fid Nat.*, 77: 131-145.
- GROVES, J. W. & M. E. ELLIOTT, 1971. Notes on fungi from northern Canada 6. Additional records of Discomycetes. — *Rep. Kevo Subarctic Res. St.*, 8: 22-30.
- GROVES, J. W. & S. C. HOARE, 1954. Notes on fungi from northern Canada I. Hypocreales and Discomycetes. — *Can. Fid Nat.*, 68: 1-8.
- GROVES, J. W. & S. C. THOMPSON, 1955. Notes on fungi from northern Canada 2. Boletaceae. — *Can. Fid Nat.*, 69: 44-51.
- GROVES, J. W., S. C. THOMPSON & M. PANTIDOU, 1958. Notes on fungi from northern Canada 3. Amanitaceae, Hygrophoraceae, Rhodophyllaceae, and Paxillaceae. — *Can. Fid Nat.*, 72: 133-138.
- HEIKKILÄ, H. & P. KALLIO, 1969. On the problem of subarctic basidiolichens 2. — *Rep. Kevo Subarctic Res. St.*, 4: 90-97.
- HILLAIRE-MARCEL, C. & B. de BOUTRAY, 1975. Les dépôts meubles holocènes de Poste-de-la-Baleine, Nouveau-Québec. — *Nordicana*, 38: 1-47.
- HUHTINEN, S., 1982. Ascomycetes from central and northern Labrador. — *Karstenia*, 22: 1-8.
- HUHTINEN, S., 1984. Additions to the ascomycetous flora of the Canadian North. — *Karstenia*, 24: 1-11.
- HUSTICH, I., 1949. On the forest geography of the Labrador peninsula. A preliminary synthesis. — *Acta Geogr.*, 10: 1-63.
- HUSTICH, I., 1950. Notes on the forests on the east coast of Hudson Bay and James Bay. — *Acta Geogr.*, 11: 1-83.
- HUSTICH, I., 1951. The lichen woodlands in Labrador and their importance as winter pastures for domesticated reindeer. — *Acta Geogr.*, 12: 1-48.
- HUSTICH, I., 1965. A black spruce feather moss forest in the interior of southern Québec-Labrador peninsula. — *Acta Geogr.*, 18: 1-26.
- KALLIO, P., 1969. A task for ecologists around waterfalls in Labrador-Ungava. — *Science*, N.Y., 166: 1598-1601.
- KALLIO, P., 1980. Some observations on the fungi of central Québec-Labrador peninsula. — *McGill Subarctic Res. Pap.*, 30: 1-16.
- KANKAINEN, E., 1969. On the structure, ecology and distribution of the species of *Mitruula* s. lat. — *Karstenia*, 9: 23-34.
- LINDER, D. H., 1947. Fungi. — Pages 234-282 in N. Polunin (ed.). *Botany of the Canadian eastern Arctic*. Part 2. Thallophyta and Bryophyta. *Bull. natn. Mus. Canada*, no. 7, 97, 573 p.
- MÄKINEN, Y. & P. KALLIO, 1980. Preliminary checklist of the vascular plants in the Schefferville area of the Québec-Labrador peninsula. — *McGill Subarctic Res. Pap.* 30: 17-36.
- PAYETTE, S., 1983. The forest tundra and present tree-lines of the northern Québec-Labrador Peninsula. — *Nordicana*, 47: 3-23.
- POMERLEAU, R., 1980. *Flore des champignons au Québec*. — Les Éditions La Presse, Ottawa, 652 p.
- REDHEAD, S. A. & K. W. SPICER, 1981. *Discinella schimperii*, a circumpolar parasite of *Sphagnum squarrosum*, and notes on *Bryophytomyces sphagni*. — *Mycologia*, 73: 904-913.
- ROUSSEAU, C., 1974. Géographie floristique du Québec-Labrador. Distribution des principales espèces vasculaires. — *Trav. Docum. Centre d'études nordiques*, 7: 1-798.
- SAVILE, D. B. O., 1959. Notes on *Exobasidium*. — *Can. J. Bot.*, 37: 641-656.
- SAVILE, D. B. O., 1963. Factors limiting the advance of spruce at Great Whale River, Québec. — *Can. Fid Nat.*, 77: 95-97.
- TOUT, D. G., 1964. The climate of Knob Lake. — *McGill Subarctic Res. Pap.*, 17: 1-236.
- TUHKANEN, S., 1984. A circumboreal system of climatic-phytogeographical regions. — *Acta bot. fenn.*, 127: 1-50 + App. 1: Figs. 1-18, App. 2: Figs. 1-47.
- WILSON, C., 1968. Notes on the climate of Poste-de-la-Baleine, Québec. — *Trav. Div. Centre d'études nordiques*, n° 24 (HUD-6): 1-93.

## MYCOFLORA OF POSTE-DE-LA-BALEINE, NORTHERN QUÉBEC POLYPORES AND THE HYMENOGYNETALES

T. NIEMELÄ

Department of Botany, University of Helsinki  
Unioninkatu 44, 00170 Helsinki, Finland

### Résumé

Trente-quatre espèces de polypores et deux de *Hymenochaete* ont été récoltées dans les forêts du Québec nordique; 31 le furent à Poste-de-la-Baleine. Dans les forêts à la limite des arbres, *Picea glauca* et *P. mariana* sont généralement infestés de champignons, notamment par *Porodaedalea piceina* (*Phellinus piceinus*) et *Trichaptum abietinum*; 15 espèces de polypores y croissent. *Larix laricina* et les arbustes hauts à feuilles décidues (v.g. *Alnus crispa*, *Salix planifolia*) se sont avérés assez résistants aux champignons. Nous décrivons 2 nouvelles espèces de polypores (*Ceriporiopsis balaenae* et *Skeletocutis ochroalba*) et proposons 4 nouvelles combinaisons (*Fibroporia mappa*, *Ochroporus igniarius* var. *trivialis*, *O. igniarius* var. *cinereus*, *Porodaedalea piceina*). Pour chacune des espèces, on présente une brève description et des notes écologiques; plusieurs d'entre elles sont illustrées.

### Abstract

Thirty-four polypores and two species of *Hymenochaete* were collected in the northern forests of Québec, 31 of these were found at Poste-de-la-Baleine. In the timberline forests, *Picea glauca* and *P. mariana* were commonly infested by fungi, mostly by *Porodaedalea piceina* (*Phellinus piceinus*) and *Trichaptum abietinum*; on the whole, 15 polypore species grew on both of them. *Larix laricina* was shown to be relatively resistant, as well as the shrub-sized frondose trees (*Alnus crispa*, *Salix planifolia* and others). Two polypores (*Ceriporiopsis balaenae* and *Skeletocutis ochroalba*) are described as new, and four new combinations (*Fibroporia mappa*, *Ochroporus igniarius* var. *trivialis*, *O. igniarius* var. *cinereus*, *Porodaedalea piceina*) are proposed. Short descriptions and ecological notes are provided for every fungus species, and many of them are illustrated.

### Introduction

The last mycologically almost unexplored frontier of the North American continent lies in the North. The southern continuous forest cover becomes fragmentary in the transitional areas of the northern boreal and the hemiarctic zones. Finally, the forests appear as small patches, occupying the most favourable sites and following the river valleys. Trees suffer in these timberline regions due to harsh climate and generally poor soils. One may well assume, that wood-rotting fungi play an essential role in such extreme ecosystems, perhaps affecting the distributions of the tree species or shortening their life cycles. However, almost no data has been available on this point, nor have we known which lignicolous fungi reach the northern tree limit and which of them are the most important pathogens. This paper gives some clues and answers to these questions.

The research area, Poste-de-la-Baleine, lies in north-western Québec, on the coast of Hudson Bay. It is described in detail in an introductory

paper (Huhtinen & Niemelä, 1985). Contrary to the mycoflora, the vascular plants of Poste-de-la-Baleine are well-documented (Forest & Legault, 1977). Forests are fragmentary, which is related not only to climatic but also to edaphic factors, soils being eroded and washed out during the glacial period. In suitable sites rich, closed forests of white spruce (*Picea glauca*) and black spruce (*P. mariana*) are formed, which indicates that the area belongs to the northern boreal, rather than hemiarctic zone. The spruce forests also contain scattered tamarack (*Larix laricina*), but no pine. Alder (*Alnus crispa*) and willows (*Salix planifolia* in particular) form almost impenetrable thickets on fluvial plains and along brooks; shrub-sized *Betula glandulosa* is common. Only one population of *Populus tremuloides* (ca. 50 thin trees) was studied in the area, but no polypores were found there. Hustich (1949, 1950) has studied the forests and described the main forest site types.

A student of the fungi meets some special features in the North, not to mention practical



difficulties of collecting in the wilderness. The total number of species is rather low. Many of the taxa are northern in their distribution and are absent or rare in warmer zones where some are replaced by an allied, southern species. The fungus flora of timberline in Québec is strikingly different from that of the hemiboreal or temperate southern parts, and resembles much more the species composition of northernmost Scandinavia in Europe. Many of the northern elements were described by Elias Fries and other North European mycologists. It was of special interest to me to observe the variations between these distant areas. The progress of speciation has gone in some cases far enough for the separation of different taxa. It was felt necessary to prepare a description for each species, although containing the most important characters only, and sometimes being based on but a few collections. These descriptions should help future students of the northern polypores because there is still much to be learned.

### Materials and methods

The research is based mainly on my own collections and field observations. The study area was visited on July-August 1982. Because of the relatively dry summer and the fact that some fungi fruit in the autumn, the proportion of annual species is low. Additional material was obtained from TUR (herbarium abbreviations according to Holmgren *et al.*, 1981). These collections are from other localities of northeastern Canada (map in Huhtinen & Niemelä, 1985) and do not necessarily belong to the same vegetational zone.

The study area is centered on both sides of the Great Whale River (La Grande Rivière de la Baleine), between the settlement of Poste-de-la-Baleine (Kuujuarapik in Inuit) on the Hudson Bay coast, and the First Falls, ca. 10 km inland. The collection localities are given in four-number coordinates, referring to the grid squares (cf. Huhtinen & Niemelä, 1985). The collection numbers are those of the author and they appear on the specimen labels. Complete sets of collections are deposited in H (Univ. Helsinki, Finland; the reference herbarium of the author not specified) and DAOM (Ottawa, Canada), followed by TUR (Turku, Finland). A set of voucher specimens was sent to the Centre d'études nordiques (Univ. Laval, Québec, Canada), and a few abundant collections shall be distributed to other museums.

The polypores and also the non-poroid Hymenochaetales are listed in this paper. Corticiaceous and other wood-inhabiting fungi were collected but they are not included here. The taxonomy of polypores is unsettled and the names

used in Europe differ greatly from those which are familiar in North America. An attempt was made to adopt the most up-to-date names, but older synonyms are given in order to facilitate reference to the American classics (Lowe, 1957, 1966, 1975; Overholts, 1953; and local floras). The species are listed in an alphabetic order, notwithstanding their systematic positions.

Every species was studied both macroscopically and microscopically, and the descriptions were constructed from these observations. Therefore the fruit body size and other measurements do not show the total variation for the species. However, by including the local populations only, the descriptions could be made more useful for the studies of taxonomic variations and speciation. Some degree of differentiation can be expected in many taxa which have a disjunct boreal and montane distribution.

The most commonly used media for microscopic mounts were Melzer's reagent (shortened as IKI), showing an amyloid (IKI grey or IKI blue) or dextrinoid (IKI red) reaction (unspecified positive reaction indicated by IKI +), or no colour changes (IKI-); Cotton Blue (CB) shows cyanophily (CB +) or acyanophily (CB-). The degree of cyanophily depends greatly on the dye brand used: in this study Cotton Blue was prepared according to the formula of Singer (1975) by using water soluble aniline blue of the Merck Laboratories (Art. 1275). It gives somewhat stronger reactions than most other brands. KOH is for 5% potassium hydroxide, especially useful for the study of agglutinated hyphae. Lactophenol (LP) was used only exceptionally. This method of indicating the chemical reagents and reactions was introduced by Niemelä (1985).

The illustrations are the author's. Photographs were taken *in situ*, unless otherwise stated. Microscopic drawings were made from free-hand sections mounted in CB or LP, by using a drawing tube attached to a Leitz Dialux 22 microscope.

### Synopsis of the species

In the following synopsis, an asterisk (☆) indicates the species which are evidently new to North America. Species marked with a dot (●) were found in Poste-de-la-Baleine.

- Antrodia heteromorpha* ●
- A. macra* ☆ ●
- A. variiformis* ●
- Ceriporia reticulata* ●
- Ceriporiopsis balaenae*, n.sp. ☆ ●
- C. resinascens* ●
- Cerrena unicolor*
- Coltricia perennis* ●

*Dichomitus squalens* ●  
*Diplomitoporus crustulinus* ●  
*Fibroporia mappa*, n.comb. ●  
*Fomitiporia punctata* ●  
*Fomitopsis cajanderi* ●  
*F. pinicola* ●  
*F. rosea* ●  
*Gloeophyllum protractum* ☆  
*G. sepiarium* ●  
*Hymenochaete cinnamomea* ●  
*H. tabacina* ●  
*Inonotus radiatus* ●  
*Leptoporus mollis* ●  
*Meruliopsis taxicola* ●  
*Ochroporus ignarius* ●  
*O. lundellii* ●  
*Onnia tomentosa*  
*Osteina obducta*  
*Piptoporus betulinus*  
*Polyporus varius* ●  
*Porodaedalea piceina*, n.comb. ●  
*Skeletocutis carneogrisea* ●  
*S. lilacina* ☆ ●  
*S. ochroalba*, n.sp. ☆ ●  
*Spongiporus caesius* ●  
*Trechispora mollusca* ●  
*Trichaptum abietinum* ●  
*T. laricinum* ●

### Descriptions

*Antrodia heteromorpha* (Fr.) Donk (Fig. 1)  
*Trametes heteromorpha* (Fr.) Bres.

Perennial; fruit bodies imbricate, nodulous or effused-reflexed, white, greyish or light ochraceous, seldom over 2 cm wide, projecting 0.5-1 cm. Pores round, sinuous or split, large, 1-2 per mm or larger. Distinctly dimitic, generative hyphae with clamp connections, skeletal hyphae subsolid, refractive; spores ellipsoid-fusiform, arcuate towards apiculus, (9.4-) 10-12 (-14) x (4-) 5-5.8 µm, IKI-, CB-.

Causes brown-rot on *Picea glauca* and evidently also on *P. mariana*, though the latter remains unconfirmed; saprophytic on corticated stumps, seldom on fallen trees. Not rare.

*A. heteromorpha* is easily identified by its light colour, adpressed and numerous fruit bodies which are corky hard both when fresh and dry, and especially by its large, irregular pores. It was collected on open, well-illuminated sites, especially in lichen woodlands. The species tolerates dry periods and great variations in the substrate temperature. Most fruit bodies were found on tall

stumps of spruce, cut by local people during winter for camp fires. They emerged characteristically abundant on all sides of the stumps.

### Collections

Localities<sup>1</sup>: 2426, 2427, 2728, 2828. Specimens: Niemelä 2589, 2621, 2679, 2711. NEWFOUNDLAND. Hamilton Falls (Churchill Falls), *Abies*, 28-VI-1968, Kallio (TUR).

*Antrodia macra* (Sommerf.) Niemelä  
*Antrodia salicina* (Bres.) Niemelä

Annual; fruit bodies resupinate with thinning margin, cream, straw-coloured or light ochraceous, 1-5 cm wide, 0.5-2 mm thick. Pores angular, rather regular, 2-3 per mm. Dimitic, generative hyphae with clamp connections, skeletal hyphae thick-walled, the dimitic condition not always easily observed; spores ellipsoid-fusiform, slightly arcuate towards apiculus, 9-10.5 (-12) x 3.8-4.1 µm, IKI-, CB-.

Causes distinct brown-rot of branches and branch joints on dead *Alnus crispa* and *Salix planifolia*, both standing and fallen. Possibly not rare in riverside thickets, but difficult to find.

The best field characters of *A. macra* are the small size and oval shape of the fruit bodies, size of the pores, colour, and the type of rot. Pore area is slightly darker than the thin, sterile margin. Microscopic examination is needed for sure identification, the dimitic structure and the spore measurements being the critical characters. *A. macra* was discussed by Niemelä (1978, 1985). The present finds fit well with the European material, both in macroscopy, microscopy and ecology. This species has been greatly confused in the literature. Mostly it has been included in *A. heteromorpha* growing rarely on frondose wood (*A. albida*). The latter is, however, easily separated by its larger pores (ca. 1 per mm), thicker growth habit and subsolid skeletal hyphae. *Trametes sepium* Berk. of Overholts (1953) may partly cover this species.

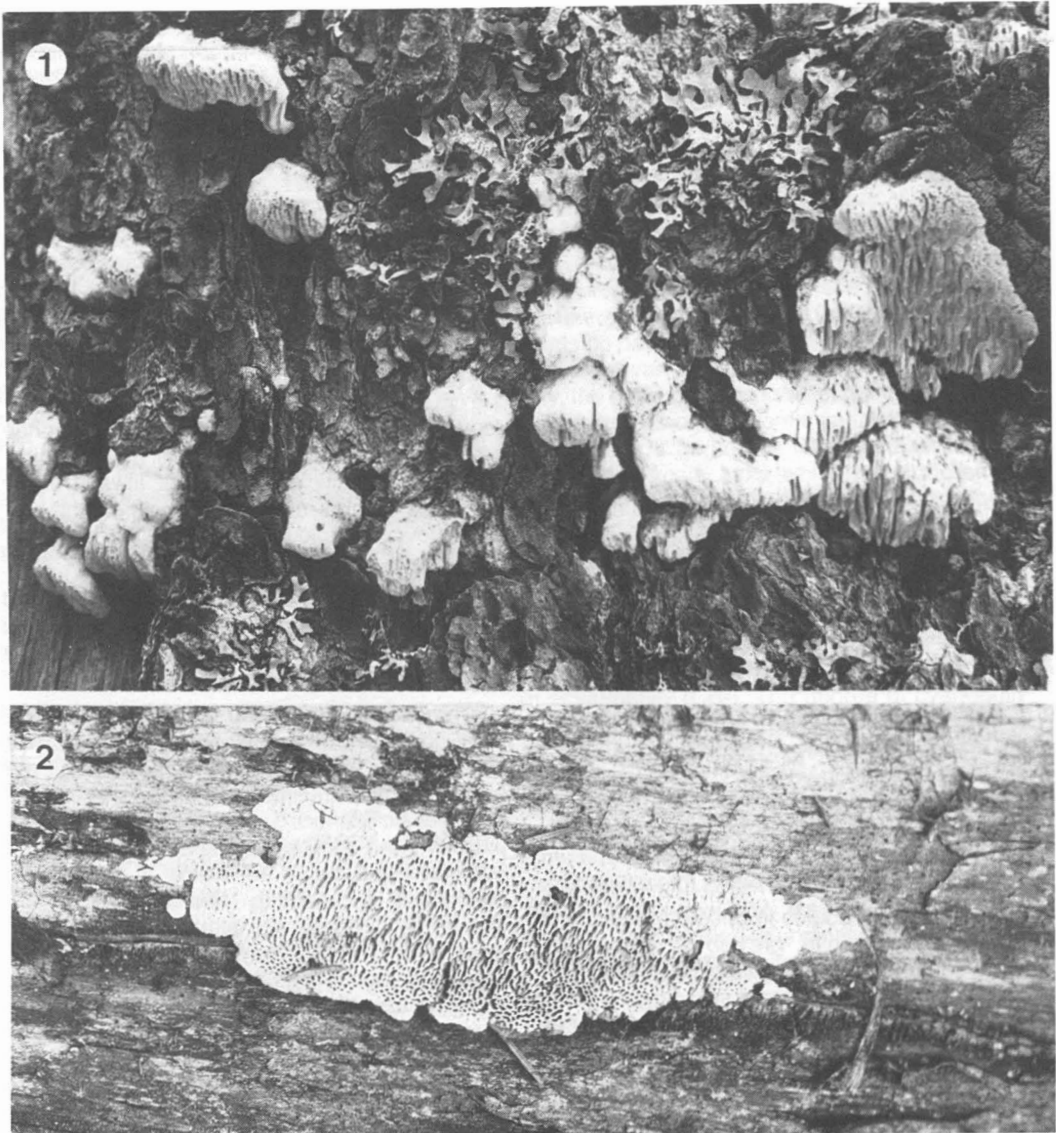
### Collections

Localities: 2528, 2828. Specimens: Niemelä 2602, 2719.

*Antrodia variiformis* (Peck) Donk (Fig. 2)  
*Trametes variiformis* Peck

Annual, reviving or short-lived perennial; fruit bodies resupinate with pronounced margin, corky or papery, 5-10 cm wide or larger, 1-2 mm thick; sometimes with marginal pilei which are single or imbricate, 1-2 cm wide, 2-4 mm thick, projecting 5-10 mm from substrate. Young pore surface straw-coloured, but in age ochraceous or choc-

<sup>1</sup> See Huhtinen & Niemelä (1985; Fig. 1) for the meaning of these four-figure symbols.



Figures 1-2. *Antrodia* species. Fig. 1. *A. heteromorpha* (no. 2621, 1.5x). Fig. 2. *A. variiformis* (no. 2566, 1x).

olate-coloured, the darkening starting from inside of the tubes; cap surface cigar brown, matted. Pores at first round or angular, later sinuous, large, at margin 2-3 (-4) per mm, in old central parts 1-2 per mm or larger. Dimitic, generative hyphae with clamp connections, skeletal hyphae common, subsolid, refractive; pyramidal or rosette-like crystals frequent on the mycelium and in the hymenium, where they can be mistaken for cystidia; spores ellipsoid-cylindrical, 8-9 x 2.8-3  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB-.

Causes hard brown-rot on *Picea mariana*, less often on *P. glauca*; saprophytic on fallen trunks in closed forests, often on decorticated wood, sheltered by moss. Not rare.

*A. variiformis* resembles *A. heteromorpha* in having large pores and in growing on coniferous hosts. It is easily separated by its thinner and widely resupinate fruit bodies, brown colours when mature, and smaller spores. By its colours and the shallow, honeycomb-like pores it greatly re-

sembles *Datronia mollis* (Somm.) Donk, which has different microscopic features, grows on frondose wood and has not been found in the area. Ecologically *A. variiformis* favours a rather moist microclimate. In many respect it is a counterpart of *A. serialis* (Fr.) Donk, common in the northern forests of Europe.

#### Collections

Localities: 3429, 3529, 3530. Specimens: *Niemelä* 2566, 2573, 2657, 2741, 2745.

NEWFOUNDLAND: Unknown River, Twin Falls, *P. mariana*, 29-VI-1963, *Kallio* (TUR).

*Ceriporia reticulata* (Hoffm.) Domański

*Poria reticulata* (Hoffm.) Quéf.

Annual; fruit bodies resupinate, thin and fragile, dirty white, following the substrate without distinct shape. Pores shallow, angular, wide, 2-3 per mm, collapsing when drying. Monomitic, generative hyphae without clamp connections, dichotomously branched, thin-walled, 4-5  $\mu\text{m}$  in diameter; spores narrowly ellipsoid, slightly arcuate, extremely thin-walled but clearly visible in phase contrast, 7.2-8.3 x 2.1-2.8  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB-.

Associated with fragile brown-rot, but the rot may have been caused by another wood-rotting fungus. Grows on decorticated woody debris, in close contact with moist soil, recorded on *Alnus crispa* only. Evidently rare.

*C. reticulata* is easily identified by its thin fruit bodies and the reticulate pores. When drying, the fruit bodies collapse, shrink and peel off and are easily overlooked. The clampless, dichotomously branched and wide hyphae are typical, and the spores are longer than in the other species of the genus. *C. reticulata* has a wide general distribution, but its true occurrence is difficult to establish, because the fruit bodies are very inconspicuous, when fresh and especially after drying.

#### Collection

Locality: 3529. Specimen: *Niemelä* 2600.

*Ceriporiopsis balaenae* Niemelä, *n.sp.* (Figs. 3-4)

*Carposomata resupinata, cremea, in sicco mellea. Pori 1-2 (-3) per mm, tubuli fragiles, 1-5 mm longi, siccantes complanati. Tubuli et subiculum in sectione homogenei, cremei, molles, fragilesque. Systema hypharum monomiticum, hyphis fibulatis, omnino parietibus tenuibus, nec resinosis, nec incrustatis. Sporae ellipsoideae, (3.7-) 4-4.6 (-5) x 2.7-3.1 (-3.4)  $\mu\text{m}$ .*

*Typus:* Canada, Québec nordique: Poste-de-la-Baleine, on *Salix planifolia*, 12-VIII-1982, *Nie-*

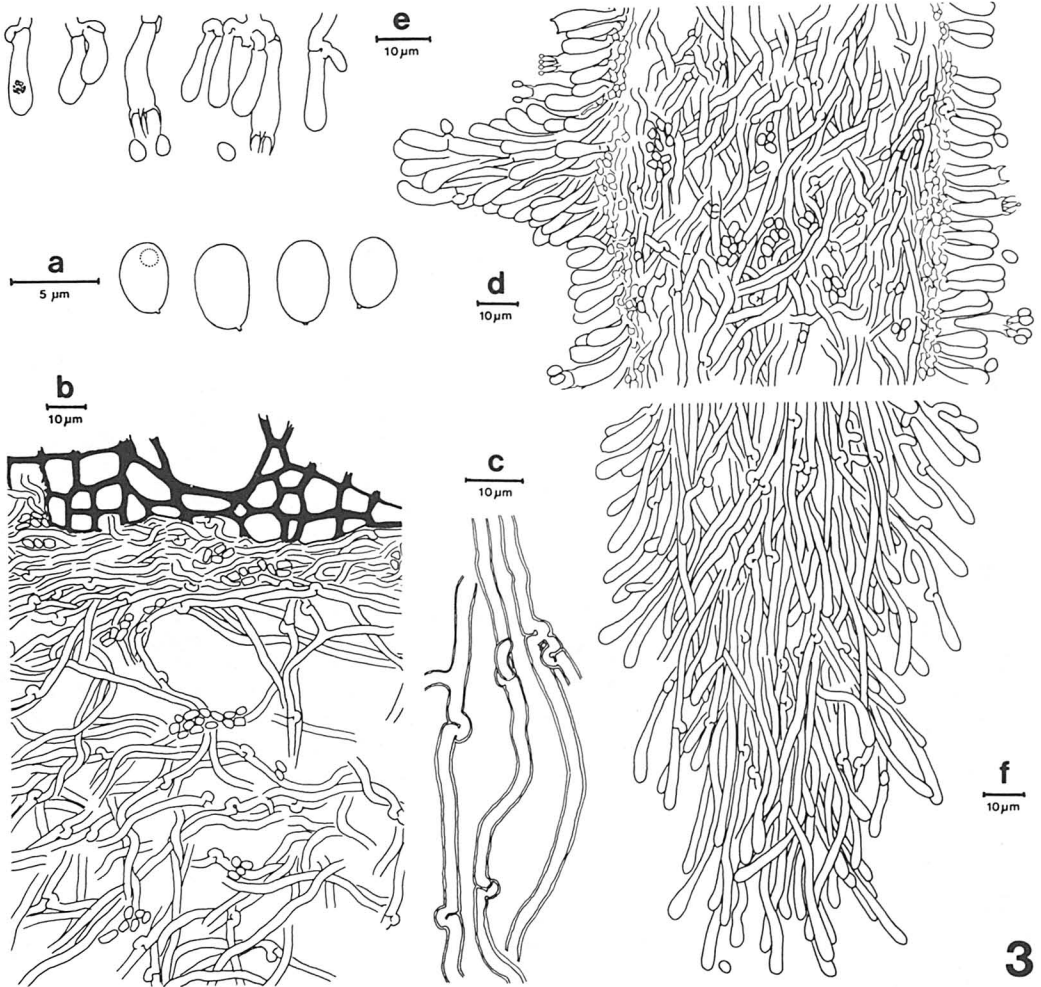
*melä* 2752 (holotype H, isotype DAOM). Etymology: *balaena*, referring to 'whale' in the French and English names of the type locality.

Annual; fruit bodies resupinate, 1.5-5 x 0.5-1.5 cm wide, 1-3 mm thick, soft when fresh, fragile when dry, at first cream-coloured but turning yellow-cream or honey-yellow by age and in drying, bruised parts drying apricot-coloured. No differentiated sterile margin. Pores angular, 2-3 per mm, fusing by age together to form elongated or sinuous ones, 1 per mm; mouths lacerate; in oblique parts the surface formed by split tubes which collapse flat when drying. In section the subiculum ca. 0.5 mm thick, cream-coloured, soft; texture continues unchanged into tubes, tubes up to 5 mm long, apricot-coloured bruised parts brittle, under lens translucent. No distinct odour, taste mild.

Monomitic; generative hyphae with clamp connections, thin-walled in all parts. Subiculum with spaced network of branched hyphae, basal part with thin layer(s) of more compact tissue, subicular hyphae 2-4  $\mu\text{m}$  in diameter, with no encrustations; trama of the dissepiments with intermixed or slightly oriented hyphae 2-3 (-4)  $\mu\text{m}$  in diameter, IKI grey (reaction slow), with no resinous matter. Hyphal tips at dissepiment edges rather straight, slightly swollen, not encrusted. No cystidia or cystidioles, but occasional hyphal pegs present. Average thickness of hymenium 13-15  $\mu\text{m}$ ; basidia (14-18 x 4.5-5  $\mu\text{m}$ ) and basidioles (11-17 x 4-5  $\mu\text{m}$ ) stout-based claviform, forming a fairly regular palisade. Spores ellipsoid or slightly obovate, with convex ventral side, (3.7-) 4-5 x (2.6-) 2.8-3.1 (-3.4)  $\mu\text{m}$ , walls rather thin, IKI-, CB-, contents faintly CB+ and in KOH with numerous, refractive guttules.

Causes stringy, soft white-rot on *Salix planifolia* in rather open willow thickets, fruit bodies emerging on dead branches, from under a peeling, thin bark, or on patches where bark has fallen off. All three collections derive from separate, distant willow stands. Uncommon.

Yellow-cream colour, deep tubes, rather soft structure and white-rot are aids for field identification. In microscope monomitic hyphal structure, clamp connections, ellipsoid spores and lack of special cells reveal the species to belong in *Ceriporiopsis*. *C. resinascens* differs in having resinous interhyphal matter and sclerified subicular hyphae, and its overall colour is different, tubes short and sterile margin distinct. The hyphal structure reminds more of *C. aneirina* (Somm.) Dom., but that species has wider subicular hyphae, many of them heavily encrusted, longer basidia and basidioles, and much longer spores. *C. aneirina* also makes more extensive fruit bodies with wide,



3

Figure 3. *Ceriporiopsis balaenae* (no. 2752, holotype): a) spores; b) subiculum attached to wood; c) generative hyphae from the subiculum; d) section through a dissepiment, showing trama, subhymenium, hymenium and a hyphal peg; e) basidia and basidioles; f) vertical section through a dissepiment edge.

shallow pores. *C. gilvescens* (Bres.) Dom. has narrower spore shape and pinkish colour. The amyloidity of the dissepiment hyphae in *C. balaenae* is unique in the genus.

Types of the following taxa were studied in an attempt to find an older name for this species: *Antrodia serena* Karst. (H 2505-2506), *Leptoporus micantiformis* Pilát (PRM 38285), *Polyporus aneirinus* Sommerf. (O), *P. macer* Sommerf. (O), *P. resinascens* Romell (S 14660), *Poria pseudogilvescens* Pilát (PRM 498233), *P. pulvinascens* Pilát (PRM 756485, UPS 1451), *P. subpudorina* Pilát (PRM 498304), *P. wasjuganica* Pilát (PRM 181718) and *Tyromyces allantoideus* Christiansen (C).

According to the descriptions, *Tyromyces polyetes* Parm. (Parmasto, 1959) differs in being

perennial, and in having smaller pores, thick-walled subicular hyphae and distinctly longer spores. *Fibuloporia cremea* Parm. (Parmasto, 1963) produces rhizomorphs and has thick-walled hyphae, encrustations, and narrower spores.

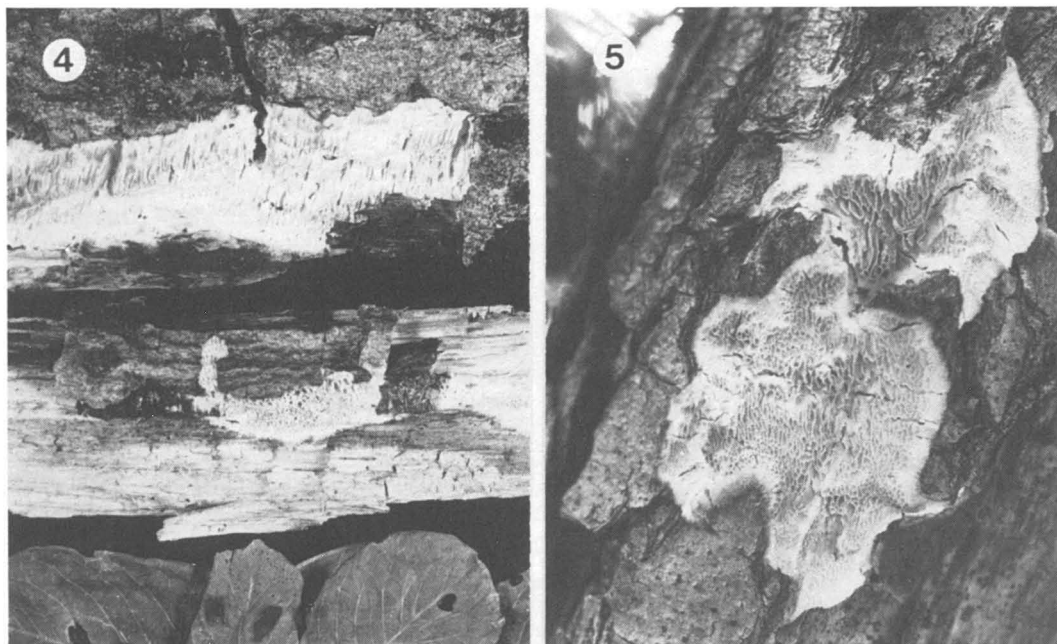
#### Collections

Locality: 2829. Specimens: *Niemelä* 2750, 2752 (type), 2753.

*Ceriporiopsis resinascens* (Romell) Domański (Fig. 5)

*Poria resinascens* (Rom.) Lloyd  
Incl. *Poria pseudogilvescens* Pilát

Annual, resupinate, mostly a few cm in diam, but may become 10 cm wide along the wood grain; ca. 1 mm thick, soft when young and fresh,



Figures 4-5. *Ceriporiopsis* species. Fig. 4. *C. balaenae*, dry specimens (upper no. 2752, lower no. 2750, 1.2x). Fig. 5. *C. resinascens* on dead, standing *Salix planifolia* (no. 2597, 1.5x).

hard after drying; sterile margin sordid straw-coloured, 1-3 mm wide, rough but not rhizomorphic; tubes darkening to resinous brown in drying, in section strongly contrasting with whitish subiculum. Pores angular, variable, 2-3 (-4) per mm. Monomitic, generative hyphae with clamp connections, in subiculum both thin- and thick-walled, 1-3  $\mu\text{m}$  in diameter and with scattered cubical crystals, in dissepiments thin-walled, 2-3  $\mu\text{m}$  in diameter and embedded in resinous matter (especially in subhymenium), visible as oily globules in IKI and CB. Average thickness of hymenium 20  $\mu\text{m}$ , basidia (18-22 x 5-6  $\mu\text{m}$ ) and basidioles (16-22 x 4-6  $\mu\text{m}$ ) narrow-claviform, forming a tight and regular palisade; spores ellipsoid, (4.5-) 4.9-5.5 x 3-3.7  $\mu\text{m}$ , with very thin walls, IKI-, CB- (contents faintly CB+).

Causes hard white-rot on standing, dead *Salix planifolia*, especially in places where branches have fallen off. Found only once in moist, dense *Alnus-Salix* thicket.

The type of rot is important in identification; this single character separates *Ceriporiopsis* species from for example *Antrodia macra*, which may be similar in the young stage. The taxonomy of the genus is difficult and the species variable. *C. resinascens* is characterized by short, resinous-brown tubes which liberate abundant oily globules in microscopic mountants. The presence of both thin- and thick-walled hyphae in the subiculum

makes it differ from *C. aneirina* and the latter also has wider pores, bulbous basidia and basidioles, and bigger spores (6-8 x 3.3-4.5  $\mu\text{m}$  in the type). Compare also *C. balaenae*.

Spore size is very variable, and Ryvar den (1978) separated in Scandinavia two groups: long-spored (6-8.5 x 2.5-3  $\mu\text{m}$ ) in the north and short-spored (4-6.5 x 2.5-3  $\mu\text{m}$ ) in the south. He also noted that *Poria pseudogilvesscens* Pilát may eventually be the name for the short-spored group, but for the time being I tend to keep the collective concept. Lowe (1966) merged *C. resinascens* in *C. aneirina*, although Baxter (1943) kept them apart. Baxter reported *C. resinascens* from Alaska and Wyoming.

#### Collection

Locality: 2528. Specimen: Niemelä 2597.

#### *Cerrena unicolor* (Bull.: Fr.) Murr.

*Daedalea unicolor* Bull.: Fr.

Short-lived perennial; caps imbricate, cream, greyish or greenish (algae), hirsute. Pores at first roundish (1-3 per mm), later sinuous or splitting into irpicoid teeth. Context in section duplex with upper tomentum and corky lower layer, separated by a thin black line. Evidently trimitic; tomentum made up of sclerified generative hyphae; black line consisting of densely packed generative and



skeletal hyphae; lower context appearing trimitic with generative, skeletal and binding hyphae in loose, interwoven texture; tube trama dimitic with interwoven generative and skeletal hyphae. Spores 4.5-6 x 3-4  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB-.

A white-rot fungus on deciduous and coniferous wood. Not recorded from the Poste-de-la-Baleine area.

Generally considered to be a decomposer of birch wood, it is notable that two of the three specimens referred here were growing on spruce. Similar notes have been made in northern Finland. *C. unicolor* is recognized in the field by its hirsute cover, sinuous or dentate pores and by the thin black line which divides the context into two different layers. It is not clear whether the hyphal system is truly trimitic (e.g. *Trametes*) or dimitic with the skeletal becoming branched at their distal ends.

#### Collections

NEWFOUNDLAND: Northwest River, cf. *Betula*, 3-VII-1963, *Kallio* (TUR); *Picea mariana*, 10-VII-1963, *Kallio* (TUR); *P. mariana*, 11-VII-1963, *Kallio* (TUR).

*Coltricia perennis* (L.: Fr.) Murrill  
*Polyporus perennis* L.: Fr.

Annual; fruit bodies stipitate; cap round, 2-4 cm in diameter, 1-2 mm thick, stipe 1-3 cm tall, 3-5 mm in diameter; colour cinnamon brown overall, upper surface variably zonate, stipe matted. Pores angular, 1-3 per mm. Monomitic, generative hyphae parallel, simple-septate, light brown; spores ellipsoid, 5.6-6 x 3.6-4.2  $\mu\text{m}$ , CB+.

Grows on sandy soil, observed in lichen woodlands and on man-disturbed sandy terrain. Evidently rare.

The stipitate fruit bodies with brown colour make this species easily identifiable. However, compare also *Onnia tomentosa*. The overwintered, weathered specimens had faded greyish white, but they showed the characteristic brown colour in section. Suitable soils abound around Poste-de-la-Baleine, but the species was surprisingly rare. The reason may be the lack of caribou and other elements, which would expose the soil under the thick carpet of lichen.

#### Collections

Locality: 2828. Specimen: *Niemelä* 2634. QUÉBEC: Labrador-Ungava, Happy Valley, VII-1963, *Kallio* (TUR). Howell's River, 15-VIII-1979, *Huhtinen* (TUR), 23-VIII-1979, *Huhtinen* & *Kosonen* (TUR). Knob Lake, 23-VIII-1978, *Helwig* (TUR). Val d'Or, 22-VII-1982, *Niemelä* 2503 (H). NEWFOUNDLAND: Ruth Ridge, near Schefferville, 9-VII-1967, *Kallio* (TUR), Lejeune Lake, 2-VIII-1978, *Mäkinen* (TUR). Wabush, 19-VIII-1963, *Kallio* 564 (TUR). Northwest

River, 18-VII-1963, *Kallio* 122 (TUR). Ross Bay, 9-VIII-1963, *Kallio* 341 (TUR).

*Dichomitus squalens* (Karst.) Reid (Fig. 6)  
*Polyporus anceps* Peck

Annual or overwintering; fruit bodies effused-reflexed, imbricate, corky; caps compact, 2-5 cm wide (compound fruit bodies wider), projecting 5-15 mm, surface pale ochraceous and bleaching to almost white in drying fruit bodies, margin blunt but well-delimited; context in section cork-coloured to white, corky or (oldest parts) chalky. Pores cream, finally somewhat resinous and with a greyish tint, 4-5 per mm. Dimitic but appearing trimitic in sections, generative hyphae nodose-septate, arboriform skeletal hyphae (skeletal-binding hyphae) thick-walled, thick and non-branched in basal and central parts, apical parts with numerous, solid, thin, whip-like branches; spores ellipsoid-cylindric, 8.5-10 x 2.8-3  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB-.

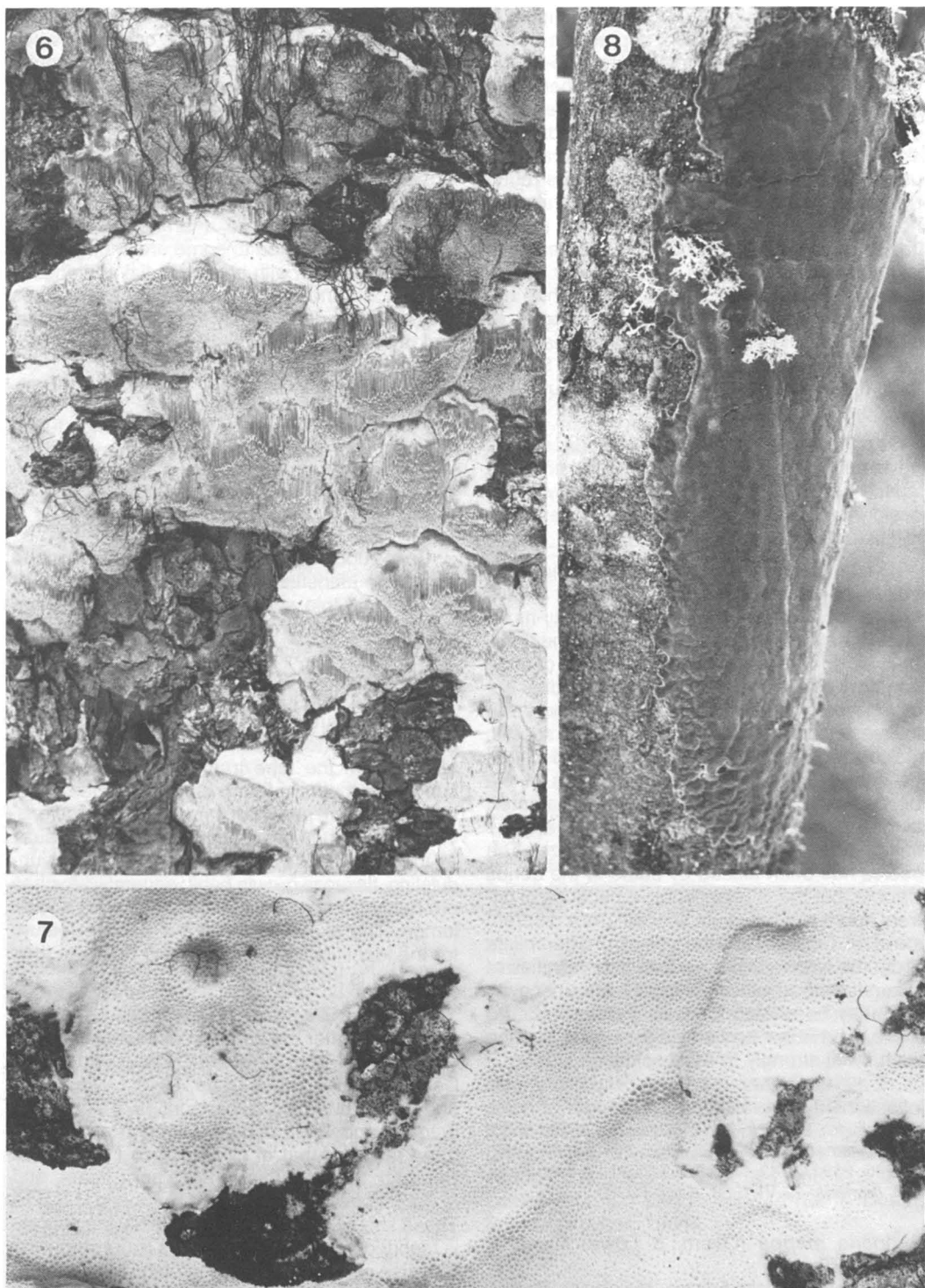
Causes soft white-rot on *Picea glauca* and *P. mariana*, saprophytic on corticated stumps. Not rare.

This is a striking species, producing abundant fructifications on big stumps, commonly in open sites, such as the lichen woodlands. It may be an important decomposing agent of big spruce stumps in the area, but not found everywhere, probably because of the irregular emergence of annual fruit bodies. Overholts (1953) reports it to cause also heart-rot in living trees. Because of the light colour and similar growth habit, it can be mistaken for *Antrodia heteromorpha* at first sight, but pore size reveals its identity. Small fruit bodies resemble *A. serialis* (Fr.) Donk (not found in the area), but the latter produces brown-rot and has larger pores (3-4 per mm). Microscopically the whip-like, thin and solid apical branches of the skeletal hyphae in *D. squalens* are very characteristic and make the species identifiable even if the fruit bodies are half-decomposed and sterile. *D. squalens* has a wide general distribution, reaching the northern timberline regions and extending south to the meridional climate, both in North America and Europe. Some period of high summer temperature seems to be essential to it, the general climate being less exacting. The species clearly flourishes in the Poste-de-la-Baleine area.

#### Collections

Localities: 2125, 2828, 2829. Specimens: *Niemelä* 2522, 2622, 2707.

*Diplomitoporus crustulinus* (Bres.) Domański (Fig. 7)  
*Poria crustulina* Bres.



Figures 6-8. Polypores from Poste-de-la-Baleine. Fig. 6. *Dichomitus squalens* on spruce stump (no. 2622, 1x). Fig. 7. *Diplomitoporus crustulinus* on *Picea mariana* (no. 2662, 2.4x). Fig. 8. *Fomitiporia punctata* on dead, standing *Salix planifolia* (no. 2596, 1x).



Annual or perennial; fruit bodies resupinate, first as small patches on bark depressions, later uniting into a few well-delimited areas, 5-15 cm in longest dimension, 2-10 mm thick; when fresh cream-coloured (often with yellow or green tint), soft-cheesy, wet- or waxy-translucent; in dry condition hard, pores changing resinously ochraceous but sterile margin remaining lighter. Pores round or angular, (2-) 3-4 per mm, tubes ochraceous and layered near the mouths (seen on broken surface of dry, thick specimen), old inner parts disintegrated into chalky mass. Odour weak, pleasant, acidic. Dimitic, generative hyphae nodose-septate, skeletal hyphae dominating in all parts, thick-walled, flexuose, with a weak and slowly developing cyanophilous reaction. Spores reniform, (5-) 5.6-6.8 (-7) x 2.8-3 (-3.3)  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB- (contents CB+).

On dead *Picea glauca* and *P. mariana*: stumps and leaning and fallen trunks, mostly on bark. Causes extensive, soft white-rot, saprophytic and possibly parasitic. Mostly on shady, rather moist localities. Common.

This is a characteristic species of muskegs and spruce-feather moss forests. It is not always easy to identify it in the field: the waxy-moist appearance brings into mind some annual *Tyromyces* or *Spongiporus* species. The change during drying is spectacular, the fruit bodies becoming woody and ochraceous in their pores, but they are seldom large enough to show the specific cracking, reported by Ryvarden (1976) and others. The chalky consistency of deeper parts of the fruit bodies is a good macroscopic character; microscopically the diagnostic features are the dimitic structure and spore form and size. The species has been placed by some in the genus *Antrodia*, but this is unacceptable because of different spore and basidium shapes and a different type of rot. Dimiticity and the type of rot differentiate it from the tyromycetoid genera. The affinities of *D. crustulinus* to other polypores are unknown, but it may be related to *Poria lindbladii* (Berk.) Cooke. The latter has amyloid skeletal hyphae which swell strongly in KOH solution.

#### Collections

Localities: 2427, 2728, 3129, 3429, 3529, 3530. Specimens: Niemelä 2565, 2652, 2653, 2660, 2662, 2686, 2693, 2743. NEWFOUNDLAND: Twin Falls, *P. mariana*, 29-VI-1963, Kallio (TUR).

*Fibroporia mappa* (Overh. & Lowe) Niemelä, *n.comb.* (Fig. 9)

*Poria mappa* Overholts & Lowe, *Mycologia*, 38: 210, 1946.

Annual; fruit bodies resupinate, with irregular but not rhizomorphic margin, 0.5-2 mm thick,

cream-coloured, bruised parts sordid yellow. Consistency when fresh soft waxy or cheesy, when dry soft corky and easy to cut. Pores angular among a few sinuous or rounded ones, (2-) 3 (-4) per mm, mouths entire, pubescent; subiculum very thin. Dimitic (but appearing monomitic), generative hyphae rather thin-walled, richly branched, loosely intermixed, 3-4  $\mu\text{m}$  in diameter, with numerous clamp connections; skeletal hyphae flexuose, refractive, subsolid, unbranched, ca. 3  $\mu\text{m}$  in diameter, restricted to some areas of the subiculum; subiculum with abundant, flat and angular crystals, on and in between the hyphae; spores long, cylindrical, often slightly arcuate at the apical end, thin-walled, (8-) 9.5-10.5 (-11.5) x (2-) 2.5-3  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB-.

Causes brown cubical rot on *Picea glauca*, found only once on ca. 1 m tall, slanting stump, on decorticated wood. Growth site: transition between a slope of spruce-feather moss forest and humid river bank plain with dense growth of *Salix planifolia* and scattered spruce and tamarack.

Based upon its macroscopic features *F. mappa* cannot be identified with certainty. It resembles for example thin species of *Antrodia* and other resupinate, cream-coloured polypores. Microscopically it is easily recognized by the highly characteristic, rod-shaped spores. *F. mappa* is usually mistaken for monomitic, especially if only few sections are studied, or the thicker subicular parts are overlooked. The skeletal hyphae are absent from the tube trama tissue, and in the subiculum they are found only in patches in the thickest, mature parts, but then they are numerous. When seen, they are recognized easily because of their sub-solid and refractive walls and undulating, flexuose growth habit; generative hyphae are richly branched and tortuous, having a wide lumen. The skeletal are not a reliable feature for the identification of specimens because their presence is inconstant.

*F. mappa* is a poorly known species, met only a few times after the original description in 1946. It is reported from New York, Idaho and British Columbia (Overholts & Lowe, 1946; Lowe, 1966) and Alaska (Martin & Gilbertson, 1978), on *Picea mariana* and *Thuja plicata*. I know from Eurasia three records: that of Christiansen (1960) from Denmark, of Binyamini (1981) from Israel, and of Bondarceva (1964) from the European U.S.S.R. These should be re-examined. Mostly the species is reported as monomitic, and this is not surprising because of the rarity of the skeletal hyphae. Overholts & Lowe (1946) describe the subicular hyphae as 'thin-walled to solid'. At least Lowe (1966) and Martin & Gilbertson (1978) consider the species to produce white-rot, but my specimen is

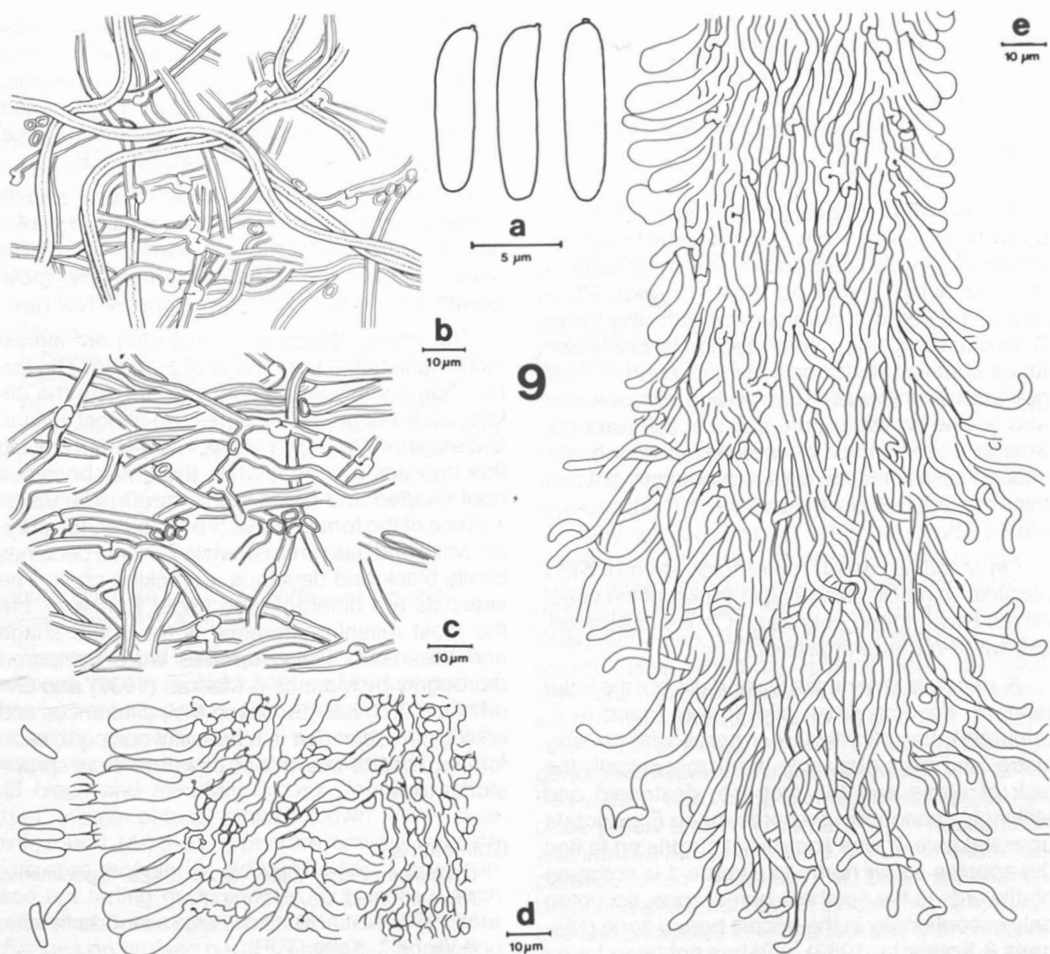


Figure 9. *Fibroporia mappa* (no. 2669): a) spores; b) dimitic subiculum adjoined to the substrate; c) monomitic subiculum close to the tube bottoms; d) section through hymenium, subhymenium with well-spaced hyphae, and densely packed dissepiment trama; e) vertical section through a dissepiment edge.

undoubtedly associated with brown-rot. Brown-rot was proposed also in the original description, in a note of Domański (in litt., 1972), and later by Gilbertson (1981).

This polypore is usually classified in the genus *Poria*. Christiansen (1960) transferred it to *Fibuloporia*, a transfer which was at first followed by Domański (1972). Later he abandoned that generic placement when he determined that the type of rot was brown. In my opinion the species fits well in *Fibroporia*. Firstly, the type of rot agrees. Secondly, *Fibroporia gossypia* (Speg.) Parm. also has the skeletal hyphae which are few and found in the subiculum only, and they are refractive and flexuose, thus the hyphal structure looks similar. The spores are shorter in *F. gossypia* and *F. vaillantii* (D.C.: Fr.) Parm. (type of the genus), but in all three they are thin-walled, about the

same thickness and negative in IKI and CB. All the species of *Fibroporia* are annual, resupinate, soft corky, and cream- to straw-coloured. *Fibroporia* is at present a small genus. The identity of *F. destructor* (Schrad.: Fr.) Parm. has not been clearly established (cf. Domański, 1972). In addition to those already mentioned, the following have been placed in *Fibroporia*: *F. radiculosa* (Peck) Parm., *F. overholtsii* (Pil.) Parm. (Parmasto, 1968), *F. angulopora* Lars. & Lomb. (Larsen & Lombard, 1983) and *F. subrufa* (Ell. & Dearn.) Pouzar (Pouzar, 1984).

#### Collection

Locality: 3129. Specimen: Niemelä 2669. Other specimens studied: CANADA. NEWFOUNDLAND: St. Barbe, Lomond, *Abies balsamea*, 19-VIII-1965, Gilbertson 5208 (SYRF). U.S.A. New York, New-

comb. 29-VIII-1942, *Lowe 2312* (SYRF, paratype); bridge handrail, 20-VIII-1947, *Lowe 3156* (SYRF, H); conifer wood, 23-VIII-1947, *Lowe 3195* (SYRF).

*Fomitiporia punctata* (Karst.) Murrill (Fig. 8)

*Phellinus punctatus* (Karst.) Pil.

*Poria punctata* Karst.

Perennial; fruit bodies resupinate, 10-15 x 3-6 cm wide, up to 1 cm thick, cinnamon brown; young margin golden yellow, the overwintered and not actively growing areas greyish. Pores round, 5-8 per mm, pore surface with silky lustre. Subiculum and tube layer in section yellow-brown, tubes stratified. Indistinctly dimitic, hyphae intergrading from thin-walled and hyaline to thick-walled and yellow-brown, simple-septate, 3-5  $\mu\text{m}$  in diameter; hymenium with ampullaceous or bottle-shaped cystidioles; no setae; spores subglobose, thick-walled, 6-8  $\mu\text{m}$  in diameter, IKI red, strongly CB+.

On standing, dead, rather thick stem of *Salix planifolia* in moist, alluvial plain thicket of the Great Whale River, found only once. Causes a layered, soft white-rot, saproparasitic.

*F. punctata* resembles *O. lundellii*, but the latter tends to develop small pilei (never found in *F. punctata*), has slightly larger pores with no silky lustre, and more rusty colour. Microscopically the lack of setae and the globose, dextrinoid and strikingly cyanophilous spores make *F. punctata* unmistakable. It was somewhat surprising to find the species so far north. In Europe it is common northwards to the southern boreal zone, occurring only exceptionally in the middle boreal zone (Niemelä & Kotiranta, 1982), and has not been found in the timberline regions. The growth close by the main watercourses is characteristic also for the northernmost occurrences in Europe.

For the authors' citations, see Niemelä & Kotiranta (1982) and Fiasson & Niemelä (1984).

#### Collection

Locality: 2528. Specimen: *Niemelä 2596*.

*Fomitopsis cajanderi* (Karst.) Kotl. & Pouz.

*Fomes subroseus* (Weir) Humphr. & Sigg.

Annual or perennial; fruit bodies pileate or effused-reflexed, solitary or imbricate, at first obtuse, later shelf-like, 2-5 cm wide (compound fruit bodies wider still), 4-20 mm thick at base, projecting 1-3 cm from the substrate; surface even, or rough with radial streaks, at first pale peach, finally bay or umber with a lighter undertone; margin acute, pink. Pores bright pink, round, 4-5 (-6) per mm. All colours fading to light grey by winter; freshly growing margin and pore surface turning rust in bruised parts. Di-trimitic, generative hyphae with

clamp connections, scarce; skeletal hyphae dominating in all parts, pink, rather thick-walled; binding hyphae (or terminal branches of skeletals) reminding of the skeletals but being subsolid, narrower, branched; spores cylindrical, arcuate, (5.3-) 5.8-6 (-6.2) x 1.8-2.1  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB-.

Causes brown-rot on *Picea glauca* and *P. mariana*, saprophytic on stumps and fallen trunks, emerging from decorticated parts, mostly from deep cracks in the wood. Both in shady, moist growth sites and in lichen woodlands. Not rare.

The young stages of *F. cajanderi* are almost indistinguishable from those of *F. rosea*. The former has somewhat brighter colours, but the difference is not great; the pores are almost similar. Old stages differ more clearly, *F. cajanderi* staying thin and acute-edged, while the other becomes hoof-shaped and has a blunt margin. The upper surface of the former stays brown, bleaches greyish white and has no crust, while *F. rosea* becomes finally black and develops a cracking crust. The skeletals are different (see under *F. rosea*), but the most reliable difference is the spore shape and thickness. These species were compared thoroughly by Mounce & Macrae (1937) and Overholts (1953) has discussed their differences and ecology. *F. cajanderi* is a beautiful polypore, often forming rosette-like groups on tall, axe-cut spruce stump tops.

#### Collections

Localities: 2728, 2828, 3129, 3429. Specimens: *Niemelä 2633, 2675, 2699, 2740*.

NEWFOUNDLAND: Ruth Ridge near Schefferville, 9-VII-1967, *Kallio* (TUR).

*Fomitopsis pinicola* (Swartz: Fr.) Karst.

*Fomes pinicola* (Swartz: Fr.) Fr.

Perennial; fruit bodies pileate, solitary, obtuse or unguulate, 5-20 cm wide, 2-10 cm thick, projecting 2-10 cm; surface zoned, young zones greyish-cream- or yellow-white, then brownish or vinaceous black, oldest parts greyish black, forming a resinous crust; margin sticky when fresh. Pores cream-coloured, greyish white or yellow, round, 3-4 per mm. Context in section pale cork-coloured, tubes stratified. Odour when fresh characteristic, pungent, acidic. Trimitic, generative hyphae nodose-septate, skeletal hyphae dominating in all parts, in IKI and CB light yellow and appearing thick-walled to subsolid, in KOH reddish brown and with oily refractive contents; binding hyphae subsolid, thin, branched; spores narrowly ellipsoid, 7-8 x 2.4-2.5  $\mu\text{m}$ .

Causes brown-rot on *Picea glauca* and *P. mariana*, saprophytic on stumps and fallen trunks, evidently also a weak parasite. Most observations

from well-spaced lichen woodlands. Scattered, locally common.

*F. pinicola* is easily identified by its large size, reddish black and resinous crust, cork-brown context and odour. As a whole, the species is genetically heterogeneous. The Poste-de-la-Baleine collections are rather dark-coloured, and lack any bright orange hues. Pores are, however, usually more strongly yellow than they are in the European material.

#### Collections

Localities: 2427, 2528, 2627, 2728, 3129. Specimens: *Niemelä* 2530, 2590, 2676, 2677, 2683, 2690, 2712. NEWFOUNDLAND: Ruth Ridge near Schefferville, 2-VIII-1967, *Kallio* (TUR); Slimy Lake, *P. mariana*, 23-VI-1963, *Kallio* (TUR). Hamilton River, Grand Falls, *Abies balsamea*, 28-VI-1963, *Kallio* (TUR). Northwest River, *A. balsamea*, 11-VII-1963, *Kallio* (TUR).

*Fomitopsis rosea* (Alb. & Schw.: Fr.) Karst.

*Fomes roseus* Alb. & Schw.: Fr.

Perennial; fruit bodies pileate or thickly effused-reflexed, mostly solitary, obtuse, triquetrous or (finally) hoof-shaped, 3-10 cm wide, 1-4 cm thick, projecting 1-5 cm; surface even or indistinctly zoned, tar brown with a light pinkish tint, when old black and minutely rimose, forming a thin crust; margin obtuse, pinkish brown. Pores pale pink, round, (4-) 5-6 (-7) per mm, actively growing pore area receding in old fruit bodies. Upper surface not fading during winter, but pores bleach somewhat or become brownish; no strong colour changes on bruised parts. Trimitic but appearing dimitic, generative hyphae with clamp connections, scarce; skeletal hyphae translucent reddish brown, subsolid, subparallel; binding hyphae similar but narrower, solid, branched and freely oriented and restricted to oldest parts only; spores long-ellipsoid, not at all arcuate, (5.1-) 5.7-6.1 (-6.5) x 2.1-2.5  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB-.

Causes weak brown-rot on *Picea glauca* and *P. mariana*, observed on old stumps and thick logs in old campsites, mostly close to the ground. Rather rare.

*F. rosea* resembles *F. cajanderi*, but is generally thicker, more blunt-edged, darker on its upper surface and grows older. The receding pore area of *F. rosea* is characteristic. The best characters are found in the spores: those of *F. cajanderi* are arcuate at least in the apical ends and their mean thickness is slightly less than 2  $\mu\text{m}$ ; those of *F. rosea* are convex also on their ventral sides and the thickness exceeds 2  $\mu\text{m}$ . When sterile, the species can be separated by their skeletal hyphae, studied in KOH mounts. Those of *F. ca-*

*janderi* retain their pink colour and show distinct, rather thick walls; the skeletal of *F. rosea* turn brownish (the change visible by unaided eye), and are oily refractive throughout, with wall thickness not easily seen.

#### Collections

Localities: 2828, 3429. Specimens: *Niemelä* 2625, 2626, 2725.

QUÉBEC: Schefferville, John Lake, 28-VII-1978, *Kallio* 73 (TUR).

*Gloeophyllum protractum* (Fr.) Imazeki

*Trametes protracta* Fr.

Perennial; fruit bodies flat, coriaceous, 3-6 (-10) cm wide, projecting 2-4 (-6) cm, 4-10 mm thick, pale greyish brown, weathering to light ash grey, oldest parts finally darkening to almost black, surface rough or with radial, adpressed streaks, narrowly zonate, margin sharp and often with crowded, blunt spines. Pore surface even, ochraceous when actively growing but soon turning dark greyish brown, pores 2-3 per mm, round, infrequently elongated. Context 1-3 mm thick, deep brown, corky, when dry splitting easily in radial direction. Tube dissepiments in section rust brown, lined inside with white pruina. Mild 'odour of soap' when fresh (collectors' notes). Dimitic (or trimitic), generative hyphae rare but conspicuous, hyaline, thin-walled, with clamp connections; skeletal hyphae yellow brown, in trama 2-3  $\mu\text{m}$  in diameter and interwoven, in context 3.5-5  $\mu\text{m}$  in diameter, parallel, often collapsed (at base sometimes branched and reminding of binding hyphae); basidia and basidioles long and slender, with contents CB+, intermixed with numerous cystidioles, 25-30 x 3-7  $\mu\text{m}$ , with contents CB-; spores narrowly ellipsoid, variable in length, (8.3-) 9-10 (-11.5) x 3.5-4 (-4.3)  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB+.

On fallen, decorticated, preferably charred trunks of *Picea* (evidently also *Pinus* at the Newfoundland sites), causing brown-rot. Often in exposed, sunny sites. Not found in Poste-de-la-Baleine, but possibly occurring in old forest fire areas.

*G. protractum* is closely allied with *G. sepiarium*, but differs in being more flat, paler in its colours, and especially in having a poroid hymenophore.

In the genus *Gloeophyllum*, two groups can be separated: *G. abietinum* (Bull.: Fr.) Karst. and *G. trabeum* (Pers.: Fr.) Murr. show no colour change in KOH mounts; the slight darkening is not much stronger than what mere soaking causes. *G. odoratum* (Wulf.: Fr.) Imaz., *G. protractum* and *G. sepiarium* exhibit the characteristic trametin reaction (Besl et al., 1975; David & Fiasson, 1977;

Steglich, 1980). Thin section of context, placed in a drop of KOH, turns olivaceous, and greenish brown pigment is diluted in the mountant. This pigment, trametin, is seen as brown granules between the hyphae of the context if the microscopic mounts are made in CB or LP.

The genus deserves a thorough revision, especially in North America. This requires a good knowledge of the species in the field and the evaluation of interfertility tests. Therefore the identity of the present material is subject to revision. The specimens resemble closely *G. protractum* in the area where the species was described, North Europe. The resemblance includes both morphology, microscopy and ecology. Three minor deviances could be detected: the fruit bodies are slightly thinner, slightly more streaky on their surface, and the pores are smaller (2-3 per mm, 1-2 per mm in North European specimens). Further studies are needed to determine whether other differences are consistent, and whether they are distinct enough to allow the recognition of two taxa.

Kauffman Fidalgo (1962) and Fidalgo (1974) made extensive comparisons in the present genus (as *Osmoporus*), but they did not satisfactorily resolve the species concepts. They merged all poroid taxa in *G. odoratum*, dividing it into several subspecies and varieties according to the spore measurements and the geographic distribution. They did not recognize the existence of *G. protractum*, but regarded the northern Swedish collections which they studied as somewhat deviating extreme populations of *G. odoratum*, adapted to a cold climate. *G. odoratum* and *G. protractum* differ both in their morphology, odour, (context) microscopy, ecology and distribution, and their separation has been invariably accepted by mycologists working in countries where both species exist, e.g. Norway, Sweden, Finland and the European U.S.S.R. In North America, the whole group is mostly covered by the collective *Trametes americana* Overh.

#### Collections

NEWFOUNDLAND: Ruth Ridge near Shefferville, 9-VII-1967, *Kankainen* (TUR); *Mäkinen 410* (TUR); Esker, 20-VII-1967, *Heikkilä & Kankainen* (TUR); Esker, Tamarack River, *Picea*, 19-VII-1967, *Heikkilä & Kankainen* (TUR). Twin Falls, *P. mariana*, 30-VI-1963, *Kallio* (TUR). Howell's River, 15-VIII-1979, *Huhtinen & Kosonen* (TUR, H). QUÉBEC: Schefferville, Attikamagen Lake, *P. mariana*, 29-VII-1963, *Kallio 149* (TUR).

*Gloeophyllum sepiarium* (Wulf.: Fr.) Karst.  
*Lenzites sepiaria* (Wulf.: Fr.) Fr.

Annual or short-lived perennial; fruit bodies pileate, semicircular or almost stipitate, solitary

or in small groups, 1.5-5 cm wide, 2-5 mm thick, projecting 0.5-4 cm. Surface brown (cigar, coffee, rust, grey-brown; fresh margin bright orange), often zonate, with low and stiff hairs at least near the centre, margin acute and often minutely ciliate (lens!). Hymenophore lamellate or sinuous, brown (golden brown, tan, grey-brown), gills at the margin 16-22 per cm. Dimitic, generative hyphae with clamp connections, skeletal hyphae yellow-brown, thick-walled, flexuose; cystidioles cylindrical, projecting, 28-35 x 3.5-5  $\mu\text{m}$ ; spores cylindrical-ellipsoid, (7-) 8-9 (-11) x (2.7-) 3-3.2 (-3.9)  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB +. Context trametin-positive in KOH.

Causes brown-rot on *Picea glauca* and *P. mariana*, single records on *Larix laricina* and *Salix* sp. Saprophytic on stumps and decorticated, seldom on corticated, fallen trees, preferring open forests. Very common.

The field identification is easy because of the brown colour and the irregularly lamellate hymenophore. *G. abietinum* is similar, but has lamellae 8-12 per cm at the margin and does not exhibit the trametin reaction. *G. protractum* is poroid. These two were not found in Poste-de-la-Baleine, but could possibly occur there. *G. sepiarium* is the commonest polypore species of the conifers in open, dry sites, but is also found in closed forests and in timberwood. It seems to be totally saprophytic, and so its economic importance is small.

#### Collections

Localities: 2426, 2627, 2628, 2828, 2929, 3229, 3429, 3529. Specimens: *Niemelä 2506, 2508, 2509, 2527, 2529, 2533, 2543, 2546, 2559, 2575, 2584, 2627, 2638, 2650, 2723*; observed also in locality 2829.

Numerous collections (in TUR) from the following localities. NEWFOUNDLAND: Astray Lake, Beam Lake, Esker, Hamilton River (Grand Falls), Marble Lake, Menihok Lake, Northwest River, Ruth Ridge, Tamarack River, Wabush. QUÉBEC: Kuujuaq, Hanas Lake, Irony Mountain, John Lake, Knob Lake, Schefferville, Slimy Lake. On *Picea mariana*, *Abies balsamea* and unspecified substrates.

*Hymenochaete cinnamomea* (Pers.) Quél.

Perennial; fruit bodies resupinate, thin, spongy soft, smooth (non-poroid), cinnamon brown overall; margin thin and irregular, often emerging from between the moss. Monomitic, generative hyphae rather thin-walled, yellow-brown, tortuous, simple-septate, 4-5  $\mu\text{m}$  in diameter, structure in old specimens layered; hymenial setae numerous, straight and very sharp, rusty brown, (87-) 100-140 x 6-9  $\mu\text{m}$ ; spores narrowly ellipsoid, 6.7-7.2 x 2.7-3  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB +.

Causes white-rot on *Alnus crispa* and *Salix planifolia*, growing in moist thickets on fallen twigs and other wood debris. Scattered.

*H. cinnamomea* is easily recognized by the bright golden brown colour, lack of pores, and by the pointed setae, seen under lens. This is a characteristic member of the brook- and riverside thickets, but also of the luxuriant, moist depressions found in rocky areas.

#### Collections

Localities: 2628, 2629, 3529. Specimens: Niemelä 2504, 2517, 2541, 2570.

NEWFOUNDLAND: Marble Lake, *Alnus*, 12-VII-1967, Heikkilä & Kankainen (TUR).

#### *Hymenochaete tabacina* (Sow.: Fr.) Lév.

Annual or short-lived perennial; fruit bodies effused-reflexed or resupinate, small and papery thin, greyish brown or cinnamon, upper surface cigar brown; hymenial surface smooth (non-poroid). Monomitic, hyphae with walls of variable thickness, hyaline to yellow brown, simple-septate; cap with thin tomentum and spongy lower context, divided by deep-brown, dense, thin (15-20  $\mu\text{m}$ ) layer; embedded setae in context (75-) 130-200 x (6-) 7-8 (-10)  $\mu\text{m}$ , hymenial setae (45-) 65-85 (-105) x 7-11 (-13)  $\mu\text{m}$ ; spores narrowly ellipsoid, 4.8-6 x (1.4-) 1.7-2.2  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB+.

Causes white-rot on *Alnus crispa*, *Betula glandulosa* and *Salix* species, one record from decayed stump of *Picea mariana*, occurring mostly in rather luxuriant and shady sites. Rather common.

The thin, brown and non-poroid fruit bodies are rather easily identified. *Amylostereum chailletii* (Pers.: Fr.) Boid. is similar, but grows on conifers only, has no setae and has not been found in the area. The hymenial setae of *H. tabacina* can be seen on the lower surface with the aid of a hand-lens.

#### Collections

Localities: 2528, 2628, 2828, 3529, 3530. Specimens: Niemelä 2569, 2604, 2615, 2643, 2720, 2748.

NEWFOUNDLAND: Twin Falls, *Alnus rugosa*, 1-VII-1963, Kallio (TUR).

#### *Inonotus radiatus* (Sow.: Fr.) Karst.

*Polyporus radiatus* Sow.: Fr.

Annual; fruit bodies in small groups, nodulous or triquetrous, fresh yellow or golden brown, after overwintering coffee brown, 1-3 cm wide, projecting 0.5-2 cm. Pores angular, originally 3-5 per mm but fusing together to make 1-3 per mm in mature specimens, mouths finally lacerate, silky lustrous when viewed obliquely. Context brass-

coloured, with metallic lustre when broken in dry condition. Monomitic; hyphae yellow brown, rather thin-walled, with no clamp connections, parallel; embedded tramal setae 40-170 x 9-12  $\mu\text{m}$ , straight, lanceolate; hymenial setae (15-) 20-35 x 8-10 (-12)  $\mu\text{m}$ , mostly with bulbous base and curved apex, unevenly distributed; spores ellipsoid, rather thin-walled, (4.7-) 5-5.7 (-6) x 2.9-4  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB+.

Causes white-rot on dead *Alnus crispa*, one record from *Betula glandulosa*, mostly on fallen thin trunks or at the bases of dead, leaning trunks, in deciduous thickets. Scattered.

The yellowish colours and lustrous tubes and context are characteristic for fruit bodies collected in fresh condition; overwintered are coffee brown throughout, and fragile. The specimens found during the expedition were small in respect to the average size in the species. This is mainly due to the small size of the hosts. Microscopically the hooked, "hawk-head-formed" setae are characteristic, but irregular in their appearance: in most sections they can hardly be found, while they abound in others.

#### Collections

Localities: 2427, 2627, 2728, 3129. Specimens: Niemelä 2537, 2668, 2685, 2701.

NEWFOUNDLAND: Schefferville, Beam Lake, 4-VIII-1978, Kallio 134 (TUR).

#### *Leptoporus mollis* (Pers.: Fr.) Quél.

*Tyromyces mollis* (Pers.: Fr.) Karst.

Annual; fruit bodies solitary, obtuse or thickly effused-reflexed, 2-5 cm wide, projecting ca. 1 cm, pileus surface sometimes ochraceous, otherwise whitish pink overall in fresh condition, pink brown or brick red when dry or overwintered, juicy soft when fresh. Pores angular, glassy translucent when dry (observe in bright light, 50 x), 2-3 per mm. Monomitic, generative hyphae without clamp connections, thin-walled in trama, in subiculum with rather thick walls, oily globules abundant around the sections in microscopic mounts; spores cylindrical, curved, thin-walled, variable in length, 4.9-6 x 2-2.3  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB-.

Saprophytic on *Picea mariana*, growing on bark of fallen or leaning, rather thick trunks, observed in dense muskegs and in spruce-dwarf shrub forests. Evidently causing brown-rot. Uncommon.

The pale pink colour is a good field character; when drying the tubes turn darker, but the light pink is found still in the subiculum. Microscopically the monomitic hyphal structure with no clamp connections is the critical feature. The species is often included in *Tyromyces* s.lat., but it is in fact more closely allied with the species of *Ceriporia*,

sharing with them the colour, hyphal structure, lack of clamp connections and the spore form and size.

#### Collections

Localities: 3129, 3429. Specimens: *Niemelä* 2659, 2737.

*Meruliopsis taxicola* (Pers.) Bond. (Fig. 12)  
*Poria taxicola* (Pers.) Bres.

Annual; fruit bodies resupinate, developing in patches and following the substrate depressions, 10-15 cm wide, thin, pore surface bright brick red, sterile margin cream or white. Pores round or elongated, 3-5 per mm, often multiple (smaller pores deep inside bigger ones), mouths waxy and smoothly rounded. Monomitic; generative hyphae thin- to thick-walled, with no clamp connections, distinct especially in CB; brown oil globules common in mounts; spores cylindrical, curved, 4-5.1 x 1.4-1.7  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB-.

On *Picea glauca* and *P. mariana*: crowns of fallen trees and on big logs, mostly on corticated wood. Associated with white-rot. Rather rare.

*M. taxicola* is a most beautiful resupinate fungus, the bright colour of the pores contrasting with an almost white margin. Different opinions exist on its systematic position; anyway it is rather distant from the core of the polypores. The fact that the hymenium continues uninterrupted around the pore edges (easily seen in microscopic sections) brings it closer to the meruloid genera. Ryvarden (1976) includes it in the same genus with *Gloeoporus dichrous* (Fr.) Bres. The latter has clamped hyphae and grows on deciduous trees.

#### Collections

Localities: 2427, 2728, 3529. Specimens: *Niemelä* 2567, 2680, 2692.

*Ochroporus igniarius* (L.: Fr.) J. Schroet. (Fig. 13)  
*Phellinus igniarius* (L.: Fr.) Quél.  
*Fomes igniarius* (L.: Fr.) Fr.

Perennial; fruit bodies solitary, pileate or effused-reflexed, triquetrous, 3-7 cm wide, 1-4 cm thick at base, projecting 0.5-4 cm. Upper surface black or brownish black, narrowly sulcate, with a hard, cracking crust; margin acute. Pores dark brown, round, 4-6 per mm; in section tubes and context brown, woody hard. Dimitic, generative hyphae simple-septate; skeletal hyphae brown, thick-walled, intermixed, 3-5  $\mu\text{m}$  in diameter; hymenial setae irregularly distributed, small, with bulbous base and very sharp, symmetrical apex, 11-15 x 4-6  $\mu\text{m}$ ; spores ellipsoid to subglobose, rather thin-walled, 5.6-6 x 4.5-5.2  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB+.

Saproparasitic on *Salix planifolia*, growing at the bases of rather thick trunks in moist, dense brook-side thickets and in water-logged sites. Causes, in the final stages, a soft white-rot. Common in suitable growth sites.

All the collections belong to *O. igniarius* var. **trivialis** (Bres. ex Killerm.) Niemelä, *n.comb.* (*Fomes igniarius* [L.: Fr.] Fr. var. *trivialis* Bres. ex Killermann, *Natürl. Pflanzenfam.*, 6: 192, 1928). It is a black-crust, acute-edged variety, described more closely by Niemelä (1975, as *Phellinus igniarius* var. *trivialis*). The species is easily identified by its woody hard, brown, black-crust, triquetrous fruit bodies. Its closest relative in the area is *O. lundellii*, which grows more effused, has more slender setae and less rounded spores. Further, the latter grows on *Alnus crispa*.

#### Collections

Localities: 2528, 2627, 2628, 2629, 2728, 2829. Specimens: *Niemelä* 2515, 2520, 2525, 2535, 2593, 2691, 2756; also observed in locality 2828.

NEWFOUNDLAND: Marble Lake, *Salix planifolia*, 13-VII-1967, *Kallio* (TUR). QUÉBEC: Schefferville, Hanas Lake, *S. planifolia*, 1-VIII-1978, *Kallio* 83 (TUR).

Most of the extra-regional specimens, listed below, represent another variety. They are larger, applanate, reaching 11 cm in width, projecting up to 10 cm and being up to 7 cm thick at base. The young marginal crust is light grey and smooth, but old central parts become widely black and rimose. Microscopically both varieties agree. I refrain from including these in *O. nigricans* (Fr.) Fiasson & Niemelä (*Phellinus nigricans*), but regard them as *O. igniarius* var. **cinereus** (Niemelä) Niemelä *n.comb.* (*Phellinus igniarius* [L.: Fr.] Quél. var. *cinereus* Niemelä, *Ann. Bot. Fennici*, 12: 110, 1975). This variety was collected from birches, in accordance with the situation in northern Europe (Niemelä, 1975).

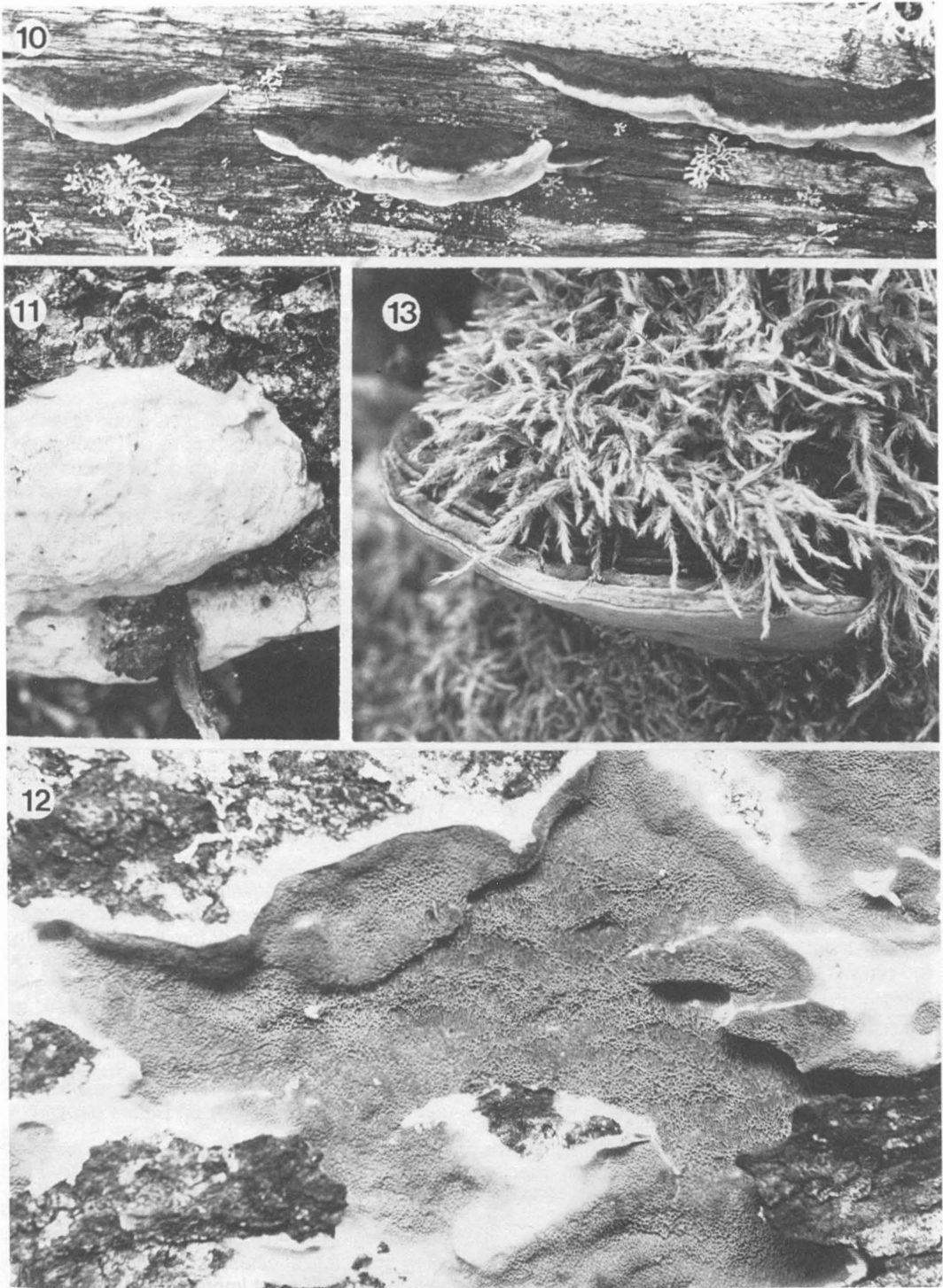
#### Collections

NEWFOUNDLAND: Labrador City, *Betula papyrifera*, 7-VII-1963, *Kallio* (TUR). Schefferville, Twin Falls, *B. papyrifera* var. *cordifolia*, 29-VI-1963, *Kallio* (TUR) & 1-VII-1963, *Kallio* (TUR); Beam Lake, *B. papyrifera*, 2-VIII-1978, *Kallio* (TUR) & 6-VIII-1978, *Kallio* (TUR); Scott Fall, *B. papyrifera* var. *cordifolia*, 27-VI-1963, *Kallio* (TUR). Esker, *Betula*, 21-VII-1967, *Heikkilä* & *Kankainen* (TUR).

*Ochroporus lundellii* (Niemelä) Niemelä  
*Phellinus lundellii* Niemelä

Perennial; fruit bodies solitary, effused-reflexed or resupinate, cushion-shaped, 3-15 cm wide in longest dimension, 3-10 mm thick. Upper surface lacking, or very narrow, brown-black, with a sparsely cracking crust; margin obtuse. Pores





Figures 10-13. Polypores from Poste-de-la-Baleine. Fig. 10. *Fomitopsis cajanderi* on fallen *Picea mariana* (no. 2740, 1x). Fig. 11. *Leptoporus mollis* on fallen spruce (no. 2737, 1.8x). Fig. 12. *Meruliopsis taxicola* from the crown of fallen *Picea mariana* (no. 2567, x 2). Fig. 13. *Ochroporus ignarius* on *Salix planifolia* (no. 2535, 1.2x).



light to dark brown, round, (3-) 4-5 (-6) per mm; in section tubes and the thin context light brown, woody hard. Dimitic, generative hyphae simple-septate; skeletal hyphae yellow brown, thick-walled, intermixed, 2.5-3 (-4)  $\mu\text{m}$  in diameter; hymenial setae irregularly distributed and sometimes almost lacking, narrow, lanceolate or fusiform, often with an undulating profile, (13-) 16-20 (-25)  $\times$  (4-) 4.5-5 (-6)  $\mu\text{m}$ ; spores ellipsoid, rather thin-walled, (4.3-) 5.5-6  $\times$  (3.3-) 4.6- 5.1  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB+.

Saprophytic on *Alnus crispa*, on under-sides of fallen and leaning trunks, causes rather soft white-rot. Scattered in various kinds of alder thickets.

*O. lundellii* is close to *O. ignarius*, but separated from it by an effused growth habit, narrower spores (this difference is only slight in the present material) and more slender setae. It was studied more extensively by Niemelä (1972); in that paper it was compared with *O. laevigatus* (Karst.) Fiass. & Niemelä and it was recorded from North America, but not this far north. In the Poste-de-la-Baleine area it is a characteristic species of the alder thickets of the riversides and also of drier plains.

#### Collections

Localities: 2628, 2728, 2828, 3129. Specimens: Niemelä 2613, 2632, 2639, 2667, 2702.

*Onnia tomentosa* (Fr.) Karst.

*Polyporus tomentosus* Fr.

Annual; fruit bodies stipitate, caps round or reniform, 3-5 cm in diameter, stipe 0.5-2 cm tall and 8-12 mm in diameter; overall colour yellow-brown, upper surface concolorous; both pileus and stipe distinctly duplex with deep and spongy upper layer. Pores mostly 3-4 per mm, mouths lacerate. Odour sweet. Monomitic, hyphae yellow, simple-septate; setae in hymenium prominent, red-brown, straight, 45-80  $\times$  10-14  $\mu\text{m}$ ; spores obovate, 4.7-6.3  $\times$  3-4.1  $\mu\text{m}$ , thin-walled, hyaline, CB-, IKI-.

Found on mossy, almost totally decayed wood, causing white-rot. Not observed in the Poste-de-la-Baleine area.

*O. tomentosa* is rather similar to *Coltricia perennis*, but the surface is soft and spongy, the cap is azonate, pores are smaller; the species has subulate setae in the hymenium and the spores are acyanophilous. It is known to be a root parasite of coniferous trees (see Niemelä & Kotiranta, 1983), but these specimens emerged from deciduous wood.

#### Collection

QUÉBEC: Schefferville, Lake Findlay, 30-VIII-1979, Kosonen & Huhtinen (TUR, H).

*Osteina obducta* (Berk.) Donk

*Polyporus osseus* Kalchbr.

Annual; fruit bodies stipitate, confluent; caps lobate, 3-6 cm in diameter; stipes 2-3 cm long and 1 cm in diameter; colour basically white to cream, smooth upper pellicle grey. Pores angular, 3-4 per mm, mouths lacerate; continuing decurrent on the stipe. Odour sweet, taste mild. Monomitic, generative hyphae densely packed, with clamp connections, walls sclerified and swelling in KOH; spores cylindrical, 5.5-6.3  $\times$  1.9-2.3  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB-.

On ground in moist lichen woodland, lichen cover interrupted by *Betula*, *Ledum* and mosses; connection with wood uncertain. Not found in Poste-de-la-Baleine.

The description is based on the sole collection from Schefferville. The fruit body group resembles closely the picture and description in Lincoff (1981). Overholts (1953) considered *P. osseus* to be northern in its distribution, but the species has not been reported this far north. It resembles the species of *Albatrellus*, especially *A. ovinus* (Schaeff.: Fr.) Kotl. & Pouz., both in its appearance and ecology. That genus, however, is microscopically different in having thin-walled hyphae and subglobose spores.

#### Collection

QUÉBEC: Schefferville, Peter's Creek, 31-VIII-1979, Huhtinen & Kosonen (TUR).

*Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) Karst.

*Polyporus betulinus* Bull.: Fr.

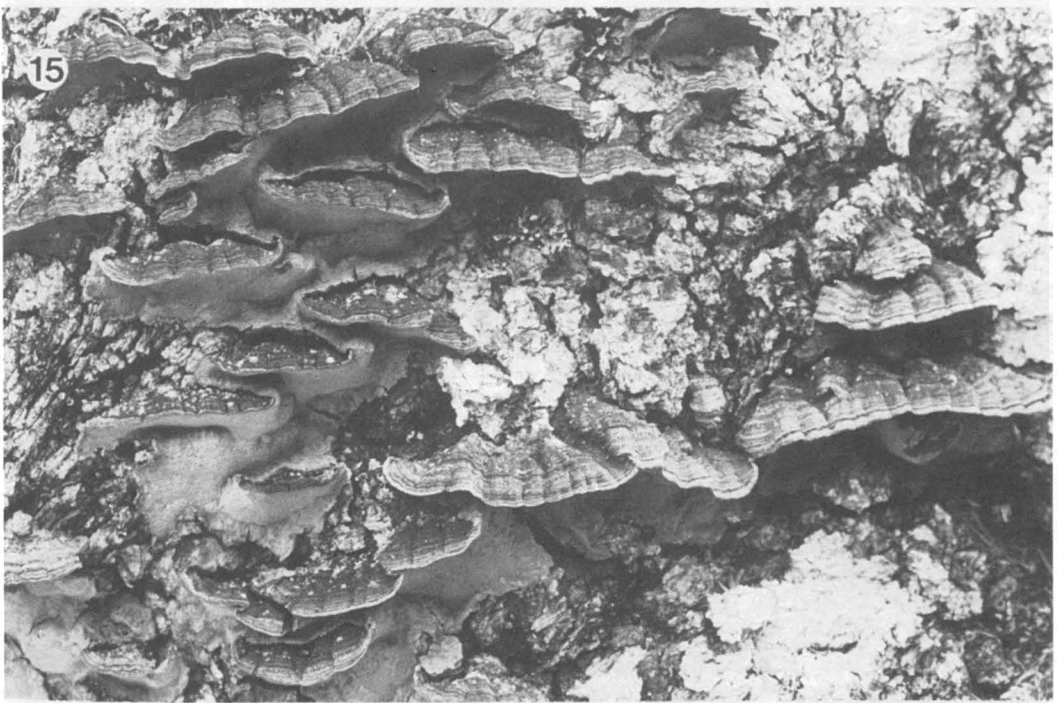
Annual; fruit bodies applanate, reniform, with constricted base, up to 15 cm wide, projecting up to 10 cm, 2-4 cm thick, tan-coloured and bleaching by age, covered with smooth pellicle. Pores angular, 3-4 per mm. Context homogeneous, corky, white. Di- or trimitic, generative hyphae with clamp connections, skeletal thick-walled, refractive, parallel in trama and interwoven in context and there sometimes branched, reminding of binding hyphae. Spores cylindrical, ca. 5  $\times$  1.5  $\mu\text{m}$ .

Not found in the Poste-de-la-Baleine area; one record from Labrador City on *Betula papyrifera*. Causes brown-rot.

The species is described more comprehensively by Overholts (1953) and Ryvarden (1978). It is easily identified because of the characteristic shape and smooth covering pellicle. Growing solely on *Betula* species, its occurrence in Poste-de-la-Baleine is most improbable.

#### Collection

NEWFOUNDLAND: Labrador City, 7-VII-1963, Kallio (H, TUR).



Figures 14-16. Polypores from Poste-de-la-Baleine. Fig. 14. *Ochroporus lundellii* on dead *Alnus crispa* (no. 2667, 1.2x). Figs. 15-16. *Porodaedalea piceina* on dead spruce (nos. 2710 and 2574, 0.7x).

*Polyporus varius* Pers.: Fr. (Fig. 17)

Annual; stipitate, cap circular or flabelliform, (1.7-) 3-7 cm in diameter, smooth, tan or pale mustard brown, discolouring to bone or greyish white in overwintered specimens; stipe 5-30 mm long, 2-7 mm thick, central or lateral, with pale tan-coloured apex and black base, these colours sharply delimited; pores pale brown, round or angular, 3-6 per mm. Dimittic (amphimittic), generative hyphae thin-walled and with clamp connections; binding hyphae thick-walled and richly branched; spores cylindrical, 8-9.1 x 2.8-3  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB- (contents faintly CB+).

On dying and dead stems of *Salix*, mostly *S. planifolia*, in moist and shady thickets. Causes white-rot. Common.

This is the only species of *Polyporus* which has been found in this area. It is very variable in its shape and size, and forms often miniature fruit bodies on small twigs, with small and regularly round caps and thin but long stipes. Especially when laterally attached, the stipe may be rudimentary. The forms are also known in corresponding areas of Europe, but in Europe the species is bigger. The size variations correlate distinctly with the host tree sizes. The fruit bodies die but persist rather well over the winter, then becoming characteristically white.

## Collections

Localities: 2528, 2629, 2728, 3329. Specimens: Niemelä 2514, 2594, 2595, 2608, 2694, Huhtinen 82145.

QUÉBEC: Kuujuaq, Big Elbow Island, *Alnus*, 31-VII-1967, Mäkinen 1255 (TUR); Highfall Creek, *Alnus*, 2-VIII-1967, Mäkinen & Kankainen (TUR). Scheferville, Dolly Lake, *Alnus*, 28-VII-1978, Kallio 39 (TUR); John Lake, 28-VII-1978, Kallio (TUR) & *Populus balsamifera*, 30-VIII-1979, Huhtinen (TUR). NEWFOUNDLAND: Northwest River, Grand Lake, 20-VII-1963, Kallio (TUR); Salt Pond, 15-VII-1963, Kallio (TUR) & 17-VII-1963, Kallio (TUR).

*Porodaedalea piceina* (Peck) Niemelä, *n.comb.* (Figs. 15-16)

*Phellinus piceinus* (Peck) Pat.

*Polyporus piceinus* Peck, New York State Mus. Ann. Rep., 42: 121, 1889. Lectotype: New York, Sandlake, on spruce, coll. & det. C. H. Peck (NYS, studied).

Perennial; pileate or effused-reflexed, imbricate, caps semi-circulate or elongated along fallen trunk, hard, 1.5-5 cm wide, projecting 1-3.5 cm. Surface brown, zonate, some zones with short stiff hairs; margin acute, golden brown. Pore surface concave, cinnamon or golden brown; pores round or angular, regular, (2-) 3-5 (-6) per mm. Dimittic; generative hyphae simple-septate and hyaline; skeletal hyphae brown; embedded setae

lanceolate, 35-65 x 4.5-10  $\mu\text{m}$ , scattered in dissepiment trama; hymenial setae stout, with strong and blunt apex, (29-) 33-41 (-50) x (5.5-) 8-10  $\mu\text{m}$ , common; spores ellipsoid, with slightly thickened walls, (4.5-) 5-5.5 (-6) x (3.6-) 4-4.7  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB+.

Saproparasitic on *Picea glauca* and *P. mariana*, less often on *Larix laricina*. Causes extensive white-rot, in which elongated, small, white cavities are evenly dispersed in darker and harder wood. Fruit bodies are mostly on corticated wood: stumps, fallen trunks and standing, dead trees, creeping often along dead branches (also in living trees). Very common in old and middle-aged spruces in all kinds of biotopes: lichen woodlands, muskegs and rich spruce-feather moss forests. On *Larix* attacking mostly dead lower branches of big and old trees, also observed on a large, axe-made scar of a vigorously growing tree. The most harmful decaying agent of coniferous trees in this region.

In Poste-de-la-Baleine, *P. piceina* can be identified easily by its brown colour, woody consistency, small pores and growth on conifers. The morphology varies greatly, but can be seen in most of the collections containing a number of fruit bodies. This belongs to the complex of *Porodaedalea pini* (Brot.: Fr.) Murr. (*Phellinus pini*), which embraces many taxonomical problems. The closest relative is *P. chrysoloma* (Fr.) Fias. & Niemelä, which is its North European counterpart in many respects. *P. chrysoloma* differs from the present species in being larger, in having larger pores (1-3, rarely 4 per mm, mostly labyrinthine), the hymenial setae are longer and sharper and the embedded setae less common and paler, and therefore almost completely overlooked. A more comprehensive study of these taxa is under preparation.

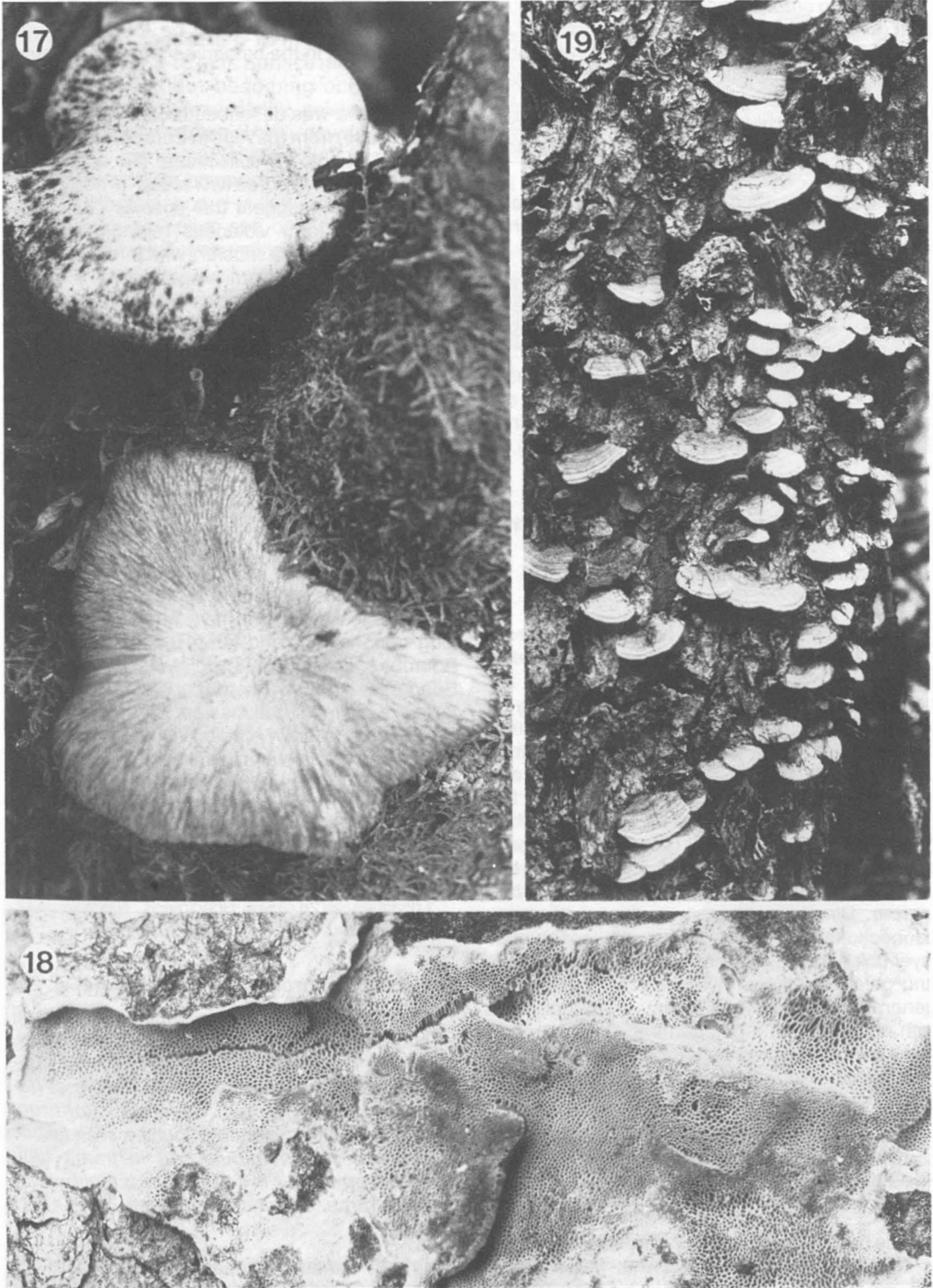
## Collections

Localities: 2125, 2426, 2528, 2728, 2828, 2829, 3129, 3229, 3429, 3529, 3530, 6776. Specimens: Niemelä 2519, 2545, 2551, 2555, 2561, 2562, 2563, 2574, 2588, 2609, 2628, 2635, 2637, 2647, 2648, 2672, 2698, 2708, 2710, 2729, 2744, Huhtinen 82223.

Numerous collections (in TUR) from the following localities. QUÉBEC: Attikamagen Lake. NEWFOUNDLAND: Astray Lake, Esker, Hamilton River (Grand Falls), Marble Lake, Northwest River, Ruth Ridge, Tamarack River, Twin Falls, Unknown River, Wabush. On *Picea mariana* and *Abies balsamea*.

*Skeletocutis carneogrisea* David

Annual; fruit bodies resupinate or nearly so, with cottony but compact margin, forming roundish patches 0.5-2.5 cm in diameter. Pores angular,



Figures 17-19. Polypores from Poste-de-la-Baleine. Fig. 17. *Polyporus varius* on *Salix planifolia*, overwintered (upper) and fresh fruit body (no. 2595, 1.5x). Fig. 18. *Skeletocutis lilacina* on *Picea mariana*; note the narrow pileus in left upper part (no. 2642, 3.3x). Fig. 19. *Trichaptum laricinum* on tall stump of *Picea mariana* (no. 2571, 0.8x).

when young cream, when old light reddish brown with grey tint, 4-5 per mm, waxy gelatinous. Subiculum gelatinous, with sparse cottony hyphae next to substrate. Dimitic, generative hyphae with clamp connections, thin-walled in trama and sclerified in subiculum; skeletal hyphae subsolid; encrusted hyphae not seen in dissepiments; spores lunate, 3-4 x 0.7-0.9  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB-.

Causes white-rot on *Picea* sp., found once on a thin trunk in a conifer-dwarf shrub lichen woodland.

The specimen was young and not yet well developed and this may be why no encrusted hyphae were seen. The species is allied to *Skeletocutis amorpha* (Fr.) Kotl. & Pouz., but differs in having pale fleshy pore colour (*S. amorpha* is orange to salmon-coloured) and more narrow and curved spores. *S. carneogrisea* was reported from Québec (Lac Saint-Joseph) by David (1982).

#### Collection

Locality: 2728. Specimen: *Niemelä* 2703 (in H only).

#### *Skeletocutis lilacina* David & Keller (Fig. 18)

?*Polyporus violaceus* Fries

Annual or reviving; fruit bodies widely resupinate, 1-2 mm thick, small or up to one metre long along wood, sometimes with minute, fingernail-thin pilei at margin. Upper surface greyish white, matted. Lower surface violaceous or amethyst-coloured, with paler sterile margin; tubes slightly constricting in drying to make short and irregular fissures, gelatinous; pores angular, 5-7 per mm, mouths pruinose (lens!). Subiculum when fresh gelatinous, when dry (seen in tube fissure bottoms) sordid straw-coloured, hard. When fresh with pleasant, strong, bitter-sweet odour of *Ribes nigrum*. Dimitic, generative hyphae with clamp connections; subiculum duplex with loose upper layer (thick-walled, unbranched, refractive hyphae) and gelatinous lower layer (tightly agglutinated generative and skeletal hyphae), dissepiments with numerous, tortuous generative hyphae and few skeletal; hyphal tips at dissepiment edges with sparse encrustations; spores allantoid, 3.2-4 x 0.7-0.9  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB-.

On *Picea glauca* and *P. mariana*: fallen, thin, corticated trunks. Collected twice from relatively moist spruce-dwarf shrub-lichen forests. Causes white-rot.

The bright amethyst colour of fresh pore surface is characteristic, but it somewhat fades out in drying. Then the species may be confused with *Trichaptum abietinum*, but the latter has wider pores and lacks the odour. Under the microscope the two are quite different. The two rich collections

from distant localities in Poste-de-la-Baleine give an impression that it could be found relatively easily at least in the timberline forests of eastern Canada.

*S. lilacina* was described recently by David & Keller (1984) from the Alps in Europe. Mme David has studied both my collections. The original descriptions of *Polyporus violaceus* (Fries, 1818, 1821) strongly suggest this species ('color lilacinus'). Fries' term 'violaceus' refers to the amethyst colour of *Viola tricolor*, which fits perfectly. However, I refrain from proposing the Friesian name for the present species because no suitable type specimen was found. The only collection labelled as *Polyporus violaceus* in Fries' herbarium (UPS) was collected by M.N. Blytt in Norway and its label was written by Th.M. Fries. That collection represents *Meruliopsis taxicola*, as shown already by S. Lundell (in herb.) and Ginns (1978). Fries (1821) claims to have seen *P. violaceus* in fresh condition ("v. v."), and therefore the Norwegian collection is of minor value in the typification. Further, the colour of *M. taxicola* could hardly be described with the terms 'lilacinus' and 'violaceus'.

The species must be a rarity in Europe, and its existence seems to have been forgotten for long periods. Egeland (1914), Neuman (1914), Bourdot & Galzin (1928), Pilát (1936-1942) and Bondarcev (1953) refer to *P. violaceus*, but their texts are but modifications from Bresadola (1903), who seems to have studied some other, large-pored, red *Poria* when writing the description. Donk (1974) reviewed the literature of the name *P. violaceus*, but was unaware of the present species and left the identity of the name open.

#### Collections

Localities: 2728, 3529. Specimens: *Niemelä* 2642, 2700.

#### *Skeletocutis ochroalba* Niemelä, n.sp. (Fig. 20)

*Carposomata pileata vel resupinata, superficie glabra, pallide ochracea. Pori aurantiaco-cremei, (5-) 6-7 (-9) per mm. Contextus albus et suberosus, ad strato inferiore translucens et gelatinosus transmutatus. Systema hypharum trimiticum, hyphis generativis fibulatis, skeletalibus in contexto abundantibus, sed in trama deficientibus, ligantibus in contexto frequentibus, in crustatis raris. Sporae allantoideae, 3.5-4 x 0.7-0.8  $\mu\text{m}$ .*

*Typus*: Canada, Québec nordique, Poste-de-la-Baleine, on *Picea* sp., 7-VIII-1982, *Niemelä* 2695 (holotype, H; pileate stage) & 2689 (paratype, H; resupinate stage). Etymology: *ochroalba*, shortened form of ochraceo-alba.



Annual or possibly perennial; fruit bodies pileate or resupinate; caps stiff, 6-15 mm wide, 2-4 mm thick, projecting 2-10 mm. Surface matted, at first cream-coloured but becoming ochraceous, azonate or with a narrow, darker, gelatinous band. Margin of the cap curved slightly downwards, not very sharp, semicircular. Margin of resupinate parts distinct, cream, compactly woolly (seen under  $50\times$ ), becoming honey-yellow where bruised. Context and subiculum soft corky, white, lower parts next to the tubes changing by age gelatinous, translucent and yellowish, and so the structure becoming finally duplex. Pore surface in marginal areas cream, older centre evenly pale salmon- or peach-tinted, pore mouths entire, pores angular, (5-) 6-7 (-9) per mm.

Trimitic; generative hyphae with clamp connections, in trama thin-walled, undulating, tightly subparallel, in context rare and rather thick-walled; skeletal hyphae prevailing in context and subiculum but hardly penetrating into the trama, solid, unbranched, refractive, 4-6  $\mu\text{m}$  in diameter; binding hyphae arbuscule-like, solid and refractive, with branches 2-3  $\mu\text{m}$  in diameter, occurring in context and subiculum only, but there patches are very common. Hyphae in context and subiculum interwoven, in upper layer moderately spaced, in translucent lower part very tightly packed. Hyphal tips in young tomentum richly encrusted; at the dissepiment edges almost straight, not agglutinated, some of them sparsely and minutely encrusted (well visible in phase

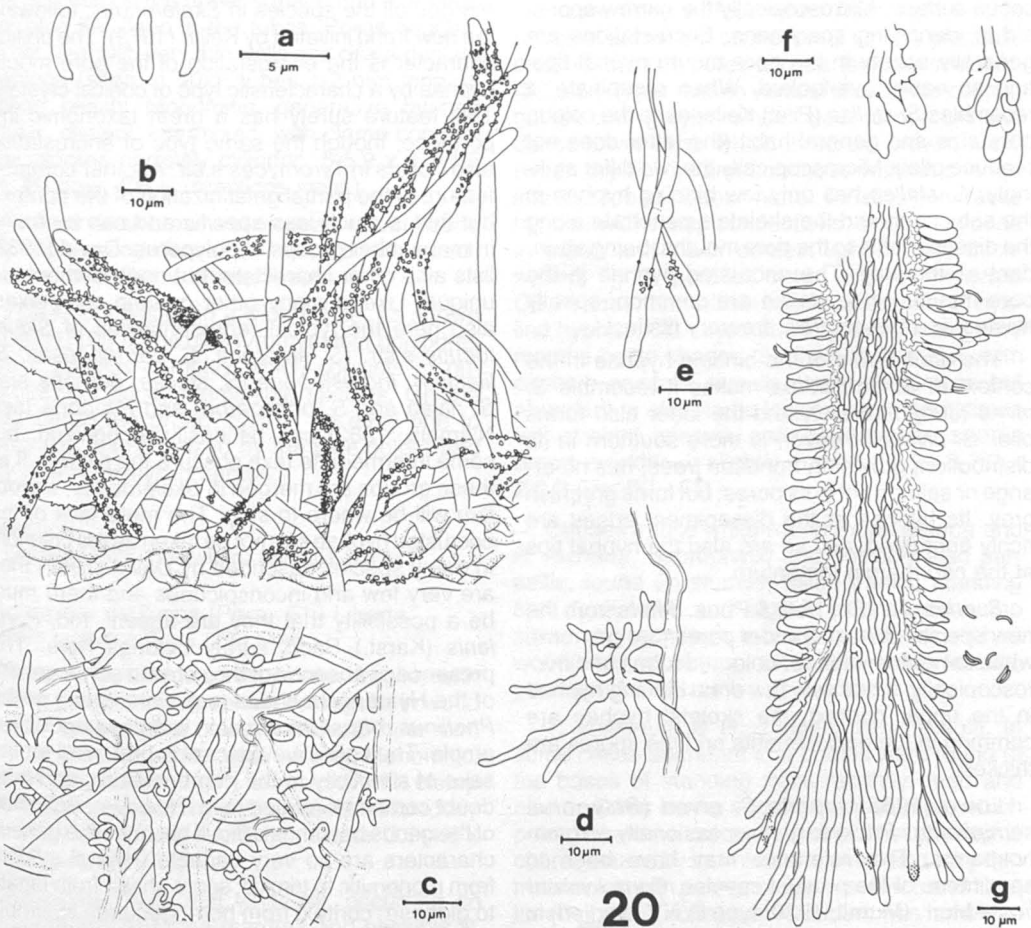


Figure 20. *Skeletocutis ochroalba* (b and e-f from no. 2697, others no. 2695): a) spores; b) encrusted tomentum hyphae arising from dense cortical tissue; c) section through context, showing generative and skeletal hyphae and ramified side-branches reminding the binding hyphae; d) ramified hypha arising from a generative hypha; e) dissepiment edge hyphae; f) cystidioles and basidioles from a squash mount; g) vertical section through a dissepiment edge, showing monomitic trama, hymenium with a hyphal peg, and poorly encrusted dissepiment edge hyphae.

contrast only). Hymenium with weakly differentiated, subulate cystidioles and few hyphal pegs. Spores narrowly allantoid, (3-) 3.5-4 x (0.5-) 0.7-0.8  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB- (contents faintly CB+).

Causing white-rot on *Picea glauca*, possibly also *P. mariana*, though the latter remains unconfirmed. All finds from man-cut, corticated logs, lying deep in the moss, e.g. in abandoned camp sites. In lichen woodlands and conifer-dwarf shrub forests. Evidently rare.

The above description was based on the four, relatively young fruit bodies. It is therefore not complete, and the fruit bodies may eventually grow distinctly larger.

*S. ochroalba* can be recognized in the Poste-de-la-Baleine area by its very small and beautifully orange-tinted pores and small caps with ochraceous surface. Microscopically the narrow spores aid in identifying specimens. Encrustations are generally scanty in the pore mouth hyphal tips, and so easily overlooked. When resupinate, it resembles *S. stellae* (Pilát) Keller as to the colour, pore size and general habit (the latter does not produce pilei). Microscopically the two differ strikingly: *S. stellae* has only few binding hyphae in the subiculum and the skeletal penetrate along the dissepiments to the pore mouths, being abundant all the way. The encrusted hyphae in the pore mouths of *S. stellae* are common, spirally twisted and the crystals are very distinct.

The abundance of the binding hyphae in the context of *S. ochroalba* makes it resemble *S. nivea* (Jungh.) Keller, and the latter also forms pilei. *S. nivea*, however, is more southern in its distribution, grows on frondose trees, has no orange or salmon tint in its pores, but turns greenish grey. Its hyphae at the dissepiment edges are richly encrusted, and so are also the hyphal tips at the cap margin tomentum.

*S. amorpha* (Fr.) Kotl. & Pouz. differs from the new species in having wider pores (3-4 per mm), white tomentum, apricot-coloured tubes and microscopically. It has very few or no binding hyphae in the upper context, the skeletal hyphae are common in the dissepiments and the spores are thicker.

Lowe (1966) reports *S. nivea* (*Polyporus semipileatus* Peck) to grow occasionally on gymnosperms. This reference may have been to specimens of the present species. *Poria hymeniicola* Murr. (Murrill, 1920; type in NY, studied) is not this species: its skeletal extend abundantly to the whole length of the dissepiments. Lowe (1966) regards *P. hymeniicola* as synonymous with *S. nivea*, which may be true (the type is very scanty). *Poria sitchensis* Baxt. (Baxter, 1938; Lowe, 1966) has ellipsoid spores and cystidia.

Mme Alix David (Lyon) studied my collections: I am very grateful for her notes. She emphasized the similarities with *S. nivea*, and regarded *S. ochroalba* to be somewhat in between it and *S. amorpha*. As pointed out by David (1982), the coralloid hyphae of the context are not binding hyphae proper: they arise as clampless side-branches of the generative hyphae. I have called them binding hyphae because they are so conspicuous and because we do not have a sophisticated classification for the various hyphal types. I fully agree that they are not in their ontogeny similar to the binding hyphae of, for instance, *Trametes*. This reservation also concerns the term 'trimitic'.

*S. ochroalba* belongs to a generic complex, discussed thoroughly by David (1982). She merged all the species in *Skeletocutis*, following the new trend initiated by Keller (1979). The uniting character is the encrustation of the pore mouth hyphae by a characteristic type of conical crystals. This feature surely has a great taxonomic importance, though the same type of encrustation also occurs in *Tyromyces* s.str. Another common feature is the partial gelatinization of the context, but this is much less specific and can be found in many other groups of polypores. David (1982) lists also other characters, but none of them are unique. Like in many other generic complexes, also here the typical representatives of *Skeletocutis* s.str. (*S. amorpha*, *S. carneogrisea*, *S. lilacina*), *Incrustoporia* (*S. stellae*), perhaps also *S. nivea* and *S. ochroalba*) and *Piloporia* (see Niemelä, 1982) can be easily recognized, but some intermediate taxa obscure the picture. If all these groups are merged in *Skeletocutis*, a problem will be where to stop. The mere lack of the encrusted hyphae can not be taken as the criterion. In many species described by David (1982) they are very few and inconspicuous and there must be a possibility that they are absent, too. *Poria lenis* (Karst.) Sacc. surely belongs here. The presence or absence of the setae in some genera of the Hymenochaetales (e.g. *Fomitiporia* or the *Phellinus robustus* complex) is an analogous example. The collective concept is preferred for the sake of simplicity in the nomenclature, and it no doubt combines related taxa. However, definition of the genus becomes difficult because the generic characters are so very variable (hyphal system from monomitic to trimitic; spore shape from lunate to globose; context from homogeneous to simply duplex and further to duplex with a separating layer; colour from white to black-brown; encrusted hyphae from abundant to evidently absent; nuclear behaviour [cf. Boidin, 1971] heterocytic or normal, etc.). Finally it may be difficult to keep *Skeletocutis* s.lat. apart from *Tyromyces* (sensu David, 1982).

or *Bjerkandera*, both of which produce white-rot and the latter also having a gelatinous layer in the context. Neither the narrow nor the broad generic concept is completely satisfactory. This, of course, is the ever present problem of all taxonomy.

#### Collections

Localities: 2426, 2427, 2728. Specimens: *Niemelä* 2585, 2689, (paratype), 2695 (holotype), 2697.

*Spongiporus caesius* (Schrad.: Fr.) David  
*Tyromyces caesius* (Schrad.: Fr.) Murr.

Annual; fruit bodies pileate, compact, nodulous, soft and fragile, 1-2 cm wide, 1-4 mm thick, projecting ca. 1 cm from the substrate. Overall colour at first white, by age and when drying attaining blue patches on the upper surface and a general faint blue tint deep in the tubes. Pores angular, 4-5 per mm, with very thin walls and ciliate-dentate openings (seen at 50x); tubes 1-2 mm long, in section bluish. Monomitic, generative hyphae regular, distinct, intermixed, with clamp connections; spores narrowly cylindrical, 5-5.9 x 1.3-1.5  $\mu\text{m}$ , IKI grey, CB+ (reactions weak).

Causes weak brown-rot on dead wood. Found only once, on coniferous driftwood on the beach stones, lower Great Whale River.

This is *S. caesius* in a wide sense. As shown by David (1980), the blue tyromycetoid polypores form a species complex which consists of numerous, not easily identifiable species. On the other hand, the group itself is an easy one to recognize, characterized by the blue colour and very narrow, amyloid spores.

#### Collection

Locality: 2528. Specimen: *Niemelä* 2611.

*Trechispora mollusca* (Pers.: Fr.) Liberta  
*Cristella mollusca* (Pers.: Fr.) Donk

Annual; fruit bodies resupinate, fragile, with thinning margin, cream-coloured, irregular in wood debris. Pores angular or labyrinthine, 2-3 per mm, shallow, breaking down when drying. Monomitic, hyphae thin-walled, richly branched, with clamp connections, covered by crystal rosettes especially in subiculum; spores ovoid, echinulate, 3.7-4.8 x 2.5-3.2  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB+.

Associated with soft white-rot, occurring on woody debris of *Picea mariana* and possibly *P. glauca*. Saprophyte of the final stage of wood decomposition. Rare.

The external appearance of *T. mollusca* is not sufficient for a sure determination, because *Ceriporia reticulata* (Hoffm.: Fr.) Domański and some

other white, fragile, resupinate fungi are similar. Microscopically the species is easily identified because of the echinulate spores. Only two specimens were collected, but it may be commoner; growing on soft wood fragments, it is easily overlooked.

#### Collections

Locality: 3529. Specimens: *Niemelä* 2576, 3529.

*Trichaptum abietinum* (Pers.: Fr.) Ryv.  
*Polyporus abietinus* Pers.: Fr.  
*Hirschioporus abietinus* (Pers.: Fr.) Donk

Annual or reviving; fruit bodies imbricate, on oblique and horizontal surfaces attached by the resupinate portion, small and thin. Surface white to grey, often with narrow zones, indistinctly tomentose. Pore surface when fresh light lilac in marginal areas, old central parts turning gradually cream brownish, pores angular (seldom sinuose), (3-) 4-5 (-7) per mm. In vertical section the context duplex with greyish white upper tomentum and dense lower layer which is sordid brown, waxy (when dry horny) and continues without change into the tubes. Odour none. Dimitic, generative hyphae with clamp connections; skeletal hyphae in trama and lower context light brown, thick-walled, tightly parallel, outer layer of the walls CB+; tomentum with subsolid, unbranched, hyaline hyphae, CB-; cystidia in hymenium and pore mouths bottle-shaped, 5-10  $\mu\text{m}$  in diameter, with capitate crystals, rare in young specimens but abundant in old; sterile lower margin sometimes with straight, sparsely encrusted hyphae; spores broad cylindrical, slightly curved, (5.5-) 6-7.3 x 2.2-3  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB+.

Causes fragile white-rot on *Picea glauca* and *P. mariana*. Saprophytic and possibly also parasitic, found on stumps, fallen trunks, standing and dead trees and logs in abandoned camp sites; very common in various habitats, lichen woodlands, muskegs, rich feather moss forests, etc. Harmful spruce wood decomposer.

*T. abietinum* is ecologically very flexible. In some cases abundant fruit bodies were found at the bases of standing trees recently dead and also on fallen trunks and adjacent stumps, which point towards a parasitic habit. The species is characterized by its imbricate, small and very thin fruit bodies with pale grey upper surface and lilac-tinted pores. *Trichaptum laricinum* has lamellate hymenophore. *T. fuscoviolaceum* (Ehreb.: Fr.) Ryv. was not found in the area. *Skeletocutis lilacina* is softer, has characteristic odour and differs by having allantoid spores and no cystidia. The northern Canada collections differ from the European material in having smaller and more regular



pores. The spores seem to be slightly shorter than in Europe. These deviations are statistical only, and overlapping. The ecology is very similar, too. The American and European collections were compared and paired by Macrae (1967), who found them to be interfertile.

In young fruit bodies encrusted hyphae were found near the hymenophore margin, best seen in IKI. Their tips are covered with small crystals along 30-70  $\mu\text{m}$ , reminding the organs of the *Skeletocutis* complex (Keller, 1979). However, the resemblance was not confirmed by the SEM. The true nature of the tomentum hyphae remained somewhat unclear. In *Skeletocutis* they are said to be skeletal hyphae (Kotlaba & Pouzar, 1958). In *Piloporia* they are definitely generative hyphae with repeated clamp connections (Niemelä, 1982). In *Trichaptum*, clamp connections were found in the basal parts of the tomentum, hyphal walls being thick both before and after the clamps. The clamps were few even there, and absent in the tomentum proper. I am inclined to regard these tomentum hyphae as sclerified generative hyphae, mainly because they differ from the skeletal in being non-pigmented and IKI-, CB-.

#### Collections

Localities: 2125, 2426, 2427, 2627, 2628, 2828, 2829, 3129, 3429, 3529. Specimens: Niemelä 2507, 2510, 2521, 2528, 2564, 2572, 2583, 2586, 2658, 2666, 2681, 2709, 2715, 2732, Huhtinen 82466; observed also in locality 3229.

Numerous collections (in TUR) from the following localities. QUÉBEC: Attikamagen Lake, Dolly Lake, Kuujuaq, Highfall Creek, Knob Lake, Slimy Lake, Squaw Lake. NEWFOUNDLAND: Churchill Falls, Esker, Marble Lake, Ruth Ridge, Tamarack River, Twin Falls, Unknown River, Wabush. On *Abies balsamea*, *Betula papyrifera* and *Picea mariana*.

*Trichaptum laricinum* (Karst.) Ryv. (Fig. 19)  
*Hirschioporus laricinus* (Karst.) Teramoto

Annual; fruit bodies imbricate, semicircular, laterally elongated, small and thin but rigid. Surface grey, often with narrow zones, matted. Hymenophore lamellate, lilac brownish to almost black, gills regular or forked, 1-2 per mm (measured tangentially). In vertical section the context indistinctly duplex, with greyish white upper and brownish lower layer, somewhat waxy when fresh and tough when dry. Odour none. Dimitic; generative hyphae with clamp connections; skeletal hyphae in trama and lower context light brown, rather thick-walled, subparallel, CB+ and distinctly IKI red, especially in the marginal areas and beneath the hymenium; tomentum with thin- to thick-walled, unbranched, hyaline hyphae, IKI- and CB-; cystidia ampullaceous, 5-9  $\mu\text{m}$  in diameter, thick-walled, with or without capitate encrustations,

abundant in hymenium but rare in gill edges; hyphal tips bordering the gills and the cap margin often with sparse encrustations; spores broadly allantoid, (6-) 6.5-7 x (2.3-) 2.6-2.8  $\mu\text{m}$ , IKI-, CB+.

Causes extensive, fragile, lacunose white-rot on *Picea mariana* and perhaps also *P. glauca*, though the latter remains unconfirmed. Parasitic and saprophytic, fruit bodies appearing *en masse* on corticate, dead trunks, notably often on standing, tall stumps. Most common in *Ledum groenlandicum*-spruce heaths but also in muskegs and rich spruce-feather moss forests. Harmful spruce wood decomposer.

*T. laricinum* is identifiable by its small, silvery grey fruit bodies, and dark lilac and lamellate hymenophore. It was studied extensively by Macrae & Aoshima (1966) and Macrae (1967), referring to collections from Québec, Ontario, Saskatchewan and British Columbia. Martin & Gilbertson (1978) report it from New York. The closest relative in the forests of Poste-de-la-Baleine is *T. abietinum*, a distinctly poroid species. They differ in certain microscopical features, too. *T. laricinum* has more thin-walled and only weakly cyanophilous spores, but their sizes overlap. The hymenial cystidia are commoner in the present species, but those on the gill edges are few. The skeletal hyphae are not as thick-walled in *T. laricinum* and show a rather strong dextrinoid reaction. The encrustations on the hyphal tips and the structure of the tomentum were discussed under *T. abietinum*.

*T. laricinum* is an important pathogen of spruces in North European timberline regions. In northern Québec, on the contrary, *T. abietinum* surpasses it in this respect.

#### Collections

Localities: 3129, 3529, 3530. Specimens: Niemelä 2571, 2646, 2655, 2661, 2742.

NEWFOUNDLAND: Hamilton River (Grand Falls), Marble Lake, Northwest River, Twin Falls. On *Picea mariana* and *Abies balsamea* (TUR).

### Discussion

In this study, the total of 34 polypores and two species of *Hymenochaete* were found, of them 33 occurring in Poste-de-la-Baleine. The number is rather high, considering the scanty forests and the fact that collections were made in midsummer rather than in the optimal autumn fruiting period.

Of the host trees, the most susceptible to the wood-rotting fungi were the spruces (*P. glauca* and *P. mariana*), both harbouring ca. 15 fungus species. *Larix laricina* is resistant and was a substrate for two fungus species only. *Salix planifolia*

(host for 7 fungus species) was slightly more susceptible than *Alnus crispa* (4 fungi), and these slender trees did not suffer significantly from any polypore species during their lifetime. *Inonotus radiatus* and *Hymenochaete tabacina* were found growing on *Betula glandulosa*; this shrub-sized birch resembles closely *Betula nana* in northern Europe, on which I do not remember any record of polypores.

From the economic point of view, the most harmful polypores in the area are *Porodaedalea (Phellinus) piceina* and *Trichaptum abietinum* which attack mature spruces in the forests. The common *Gloeophyllum sepiarium* is elsewhere generally harmful as a decomposer of processed wood; in Poste-de-la-Baleine, such wood exists outdoors only in a minimal scale in the village itself, and so *G. sepiarium* is practically harmless. The forest trees do have remarkably often some kind of decay. I regard this mostly as a natural situation, seen also elsewhere along the northern timberline. In Poste-de-la-Baleine, however, the practice of local people to make by axe large scars to the trunks of living trees proceeds the infections. These scars are made to kill the trees, which serve as future firewood at the winter camps.

The northern timberline regions of North America are virtually unexplored as regard to their polypore flora. The reasons are the inaccessibility of the remote areas and the small economic importance of those scanty forests. From the mycological point of view such studies would be desirable, and would surely lead also to a deeper understanding in forest pathology in general. In the harsh, extreme ecosystems the interactions between the trees and their pathogens are seen in the basic, simplified form. The studies in the North could also give new clues for the distributional patterns of fungi and for their competitive potentials. For instance, we do not know the reasons for the absence of *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. in the northern timberline. This polypore is widespread and a notoriously harmful pathogen in more southern latitudes of the northern coniferous zone.

### Acknowledgments

I am grateful to Prof. Serge Payette (Université Laval, Québec) for arranging the research facilities and to the personnel of the Centre d'études nordiques (Poste-de-la-Baleine) for all help. The study was initiated by Prof. Paavo Kallio (Turku, Finland), who also arranged a travel scholarship, supported by the University of Helsinki. Mme Alix David (Lyon, France) and Prof. J. L. Lowe (Syracuse, N.Y.) helped in solving the problems of *Skeletocutis* and *Fibroporia mappa*. The curators of the herbaria C, H, LY, NY, NYS, O, PRM, S, SYRF, TUR

and UPS are thanked for the loans. My friend Seppo Huhtinen (Turku) shared the 'never-before' adventure with me.

### References

- BAXTER, D., 1938 (1937). Some resupinate polypores from the region of the Great Lakes 9. — Pap. Mich. Acad. Sci., 23: 285-305.
- BAXTER, D., 1943 (1942). Some resupinate polypores from the region of the Great Lakes 14. — Pap. Mich. Acad. Sci., 28: 215-233.
- BESL, H., A. BRESINSKY & I. KRONAWITTER, 1975. Notizen über Vorkommen und systematische Bewertung von Pigmenten in höheren Pilzen 1. — Z. Pilzk., 41: 81-98.
- BINYAMINI, N., 1981. Lignicolous Aphyllophorales fungi from Israel 1. — Nova Hedwigia, 35: 357-369.
- BOIDIN, J., 1971. Nuclear behavior in the mycelium and the evolution of the Basidiomycetes. — Pages 129-148 in H. Petersen (ed.). Evolution in the higher Basidiomycetes. Univ. Tennessee Press, Knoxville, Tenn., 562 p.
- BONDARCEV, A., 1953. Trutovye griby evropejskoj časti SSSR i Kavkaza. — Akad. Nauk SSSR. Moskva, 1106 p.
- BONDARCEVA, M., 1964. Novye dlya Leningradskoj Oblasti vidy i formy Polyporaceae i Aporpiaceae. — Nov. Sist. Nizž. Rast., 1964: 186-195.
- BOURDOT, H. & A. GALZIN, 1928. Hyménomycètes de France. — Société mycologique de France, Sceaux, 761 p.
- BRESADOLA, J., 1903. Fungi polonici. — Annals mycol., 1: 65-96.
- CHRISTIANSEN, M., 1960. Danish resupinate fungi 2. — Dansk bot. Ark., 19: 57-388.
- DAVID, A., 1980. Étude du genre *Tyromyces* sensu lato: Répartition dans les genres *Leptoporus*, *Spongiporus* et *Tyromyces* sensu stricto. — Bull. Soc. linn. Lyon, 49: 6-56.
- DAVID, A., 1982. Étude monographique du genre *Skeletocutis* (Polyporaceae). — Naturaliste can., 109: 235-272.
- DAVID, A. & J. L. FIASSON, 1977. Spécification dans le genre *Gloeophyllum* Karst. (Polyporaceae), utilisation des pigments, recherche d'enzymes, interfertilités. — Bull. Soc. linn. Lyon, 46: 304-320.
- DAVID, A. & J. KELLER, 1984. Une nouvelle espèce de *Skeletocutis* (Polyporaceae) récoltée en Suisse. — Mycologia Helvetica, 1: 157-167.
- DOMAŃSKI, S., 1972. Fungi, Polyporaceae 1, Mucronoporaecae 1. — Foreign scientific Publ. Warsaw, 235 p.
- DONK, M., 1974. Check list of European polypores. — Verh. K. ned. Akad. Wet. Natuurk. Tweede Reeks, 62: 1-469.
- EGELAND, J., 1914. Norske resupinate poresopper. — Nyt Mag. Naturvid., 58: 123-171.
- FIASSON, J. L. & T. NIEMELÄ, 1984. The Hymenochaetales: a revision of the European poroid taxa. — Karstenia, 24: 14-28.

- FIDALGO, O., 1974. *Osmoporus odoratus* and its European varieties. — *Rickia*, 6: 27-61.
- FOREST, P. & A. LEGAULT, 1977. Analyse de la flore vasculaire de Poste-de-la-Baleine, Nouveau-Québec. — *Naturaliste can.*, 104: 543-566.
- FRIES, E., 1818. *Observationes mycologicae* 2. — Gerh. Bonnier, Hafniae, 376 p.
- FRIES, E., 1821. *Systema mycologicum* 1. — Berlingius, Lundae, 520 p.
- GILBERTSON, R., 1981. North American wood-rotting fungi that cause brown rots. — *Mycotaxon*, 12: 372-416.
- GINNS, J., 1978. Index to the collections in the herbarium of Elias Fries: The genera *Daedalea*, *Favolus*, *Hexagonia*, *Laschia*, *Lenzites*, *Phlebia*, *Polyporus*, *Trametes*. — Mimeo., 34 p.
- HOLMGREN, P., W. KEUKEN & E. SCHOFIELD, 1981. *Index herbariorum* 1. The herbaria of the world. — Oosthoek, Scheltema & Holkema. Utrecht, 452 p.
- HUHTINEN, S. & T. NIEMELÄ, 1985. Mycoflora of Poste-de-la-Baleine, northern Québec. Introduction. — *Naturaliste can.*, 112: 437-444.
- HUSTICH, I., 1949. On the forest geography of the Labrador Peninsula. A preliminary synthesis. — *Acta geogr.*, Helsinki, 10: 1-63.
- HUSTICH, I., 1950. Notes on the forests on the east coast of Hudson Bay and James Bay. — *Acta geogr.*, Helsinki, 11: 1-83.
- KAUFFMANN FIDALGO, M. E., 1962. The genus *Osmoporus* Sing. — *Rickia*, 1: 95-138.
- KELLER, J., 1979. Ultrastructure des hyphes incrustées dans le genre *Skeletocutis*. — *Persoonia*, 10: 347-355.
- KOTLABA, F. & Z. POUZAR, 1958. Nové nebo málo známé choroše pro Československo 3. — *Česká Mykol.*, 12: 95-104.
- LARSEN, M. & F. LOMBARD, 1983. *Fibroporia angulopora*, a new species (Aphylophorales, Polyporaceae) associated with brown-rot of *Pseudotsuga menziesii* residue in western Oregon. — *Mycologia*, 75: 623-627.
- LINCOFF, G., 1981. The Audubon Society field guide to North American mushrooms. — Alfred A. Knopf Inc., New York, 926 p.
- LOWE, J. L., 1957. Polyporaceae of North America. The genus *Fomes*. — *Techn. Publs State Univ. Coll. For. Syracuse Univ.*, 80: 1-97.
- LOWE, J. L., 1966. Polyporaceae of North America. The genus *Poria*. — *Techn. Publs State Univ. Coll. For. Syracuse Univ.*, 90: 1-183.
- LOWE, J. L., 1975. Polyporaceae of North America. The genus *Tyromyces*. — *Mycotaxon*, 2: 1-82.
- MACRAE, R., 1967. Pairing incompatibility and other distinctions among *Hirschioporus* (*Polyporus*) *abietinus*, *H. fusco-violaceus* and *H. laricinus*. — *Can. J. Bot.*, 45: 1371-1398.
- MACRAE, R. & K. AOSHIMA, 1966. *Hirschioporus* (*Lenzites*) *laricinus* and its synonyms: *L. abietis*, *L. ambigua*, *L. pinicola*. — *Mycologia*, 58: 912-926.
- MARTIN, K. & R. GILBERTSON, 1978. Synopsis of wood-rotting fungi on spruce in North America 2. — *Mycotaxon*, 7: 337-356.
- MOUNCE, I. & R. MACRAE, 1937. The behavior of paired monosporous mycelia of *Fomes roseus* (Alb. & Schw.) Cooke and *Fomes subroseus* (Weir) Overh. — *Can. J. Res.*, 15: 154-161.
- MURRILL, W., 1920. Light-colored resupinate polypores 2. — *Mycologia*, 12: 299-308.
- NEUMAN, J., 1914. The Polyporaceae of Wisconsin. — *Wis. Geol. nat. Hist. Survey Bull.*, 33: 1-156.
- NIEMELÄ, T., 1972. On Fennoscandian polypores 2. *Phellinus laevigatus* (Fr.) Bourd. & Galz. and *P. lundellii* Niemelä, n.sp. — *Ann. Bot. Fennici*, 9: 41-59.
- NIEMELÄ, T., 1975. On Fennoscandian polypores 4. *Phellinus igniarius*, *P. nigricans* and *P. populicola*, n.sp. — *Ann. Bot. Fennici*, 12: 93-122.
- NIEMELÄ, T., 1978. On Fennoscandian polypores 6. *Antrodia plicata*, n.sp. — *Karstenia*, 18: 43-48.
- NIEMELÄ, T., 1982. On Fennoscandian polypores 8. The genus *Piloporia*. — *Karstenia*, 22: 13-16.
- NIEMELÄ, T., 1985. On Fennoscandian polypores 9. *Gelatoporia* n.gen. and *Tyromyces canadensis*, plus notes on *Skeletocutis* and *Antrodia*. — *Karstenia*, 25: 21-40.
- NIEMELÄ, T. & H. KOTIRANTA, 1982. Polypore survey of Finland 2. The genus *Phellinus*. — *Karstenia*, 22: 27-42.
- NIEMELÄ, T. & H. KOTIRANTA, 1983. Polypore survey of Finland 3. The genera *Coltricia*, *Inonotopsis*, *Inonotus* and *Onnia*. — *Karstenia*, 23: 15-25.
- OVERHOLTS, L. O., 1953. The Polyporaceae of the United States, Alaska, and Canada. — Univ. Michigan Press, Ann Arbor, 456 p.
- OVERHOLTS, L. O., & J. L. LOWE, 1946. New species of *Poria*. — *Mycologia*, 38: 202-212.
- PARMASTO, E., 1959. Novye vidy i formy trutovykh gribov, obnaryzennyye v Estonskoj SSR. — *Bot. Mater. Otd. Spor. Rast. bot. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 12: 237-242.
- PARMASTO, E., 1963. K flore gribov poluostrova Kamčatki. — *Issl. Prirody Dal'nego Vostoka*, 1: 221-289.
- PARMASTO, E., 1968. *Conspectus systematis Corticiacearum*. — *Acad. Scient. Estonicae, Tartu*, 261 p.
- PILÁT, A., 1936-1942. Polyporaceae. — Pages 1-624 in C. Kavina & A. Pilát (eds.). *Atlas des champignons de l'Europe*, 3. Privately published, Praha, 624 p., 374 pls.
- POUZAR, Z., 1984. Notes on four European polypores. — *Česká Mykol.*, 38: 203-204.
- RYVARDEN, L., 1976. The Polyporaceae of North Europe 1. *Albatrellus* to *Incrustoporia*. — *Fungiflora*, Oslo, 214 p.
- RYVARDEN, L., 1978. The Polyporaceae of North Europe 2. *Inonotus* to *Tyromyces*. — *Fungiflora*, Oslo, p. 219-507.
- SINGER, R., 1975. The Agaricales in modern taxonomy. — J. Cramer. Vaduz, 912 p.
- STEGLICH, W., 1980. Pigments of higher fungi (Macromycetes). — Pages 393-412 in F. C. Czygan (ed.). *Pigments in plants*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 447 p.

## MYCOFLORA OF POSTE-DE-LA-BALEINE, NORTHERN QUÉBEC

### ASCOMYCETES

S. HUHTINEN

Department of Biology, University of Turku  
20500 Turku, Finland

#### Résumé

Nous avons décrit et illustré quelque 79 ascomycètes appartenant principalement aux Pézizales et aux Hélotiales des régions nordiques du Québec. Trois d'entre elles sont nouvelles; deux croissent sur les feuilles de *Ledum* sp. (*Lachnum labradoricum* sp. nov. et *Crocicreas labradoricum* sp. nov.). La torisième, *Godronia urniformis* sp. nov., est corticole sur *Ribes*. Nous proposons 3 nouvelles combinaisons impliquant *Dasyscyphus altaicus* Raitv., *Peziza dumorum* Rob. ex Desm. et *Peziza misella* Rob. in Desm. Quatorze nouvelles espèces sont signalées pour la première fois en Amérique du Nord, notamment *Mytilidion gemmigenum* Fuckel, *Scutellinia heterosculpturata* Kullman & Raitv., *S. macrospora* (Svrček) Le Gal, *S. superba* (Vel.) Le Gal., *Mollisia ramealis* (Karst.) Karst., *M. ventosa* (Karst.) Karst., *Dasyscyphus clavigerus* Svrček, *Lachnum altaicum* (Raitv.) Huhtinen comb. nov., *L. dumorum* (Rob. ex Desm.) Huhtinen comb. nov., *Hyalopeziza corticicola* (Dennis) Raitv., *Urceolella hamulata* (Rehm) Korf & Kohn, *Discinella boudieri* (Qué.) Boud. var. *spadicea* Boud. et *Sarcoleotia globosa* (Sommerf.: Fr.) Korf. Quelques taxons nécessiteront une reclassification, spécifique ou infraspecific: une espèce pubescente de *Ciborinia* vivant sur les feuilles de *Salix*, une variante foncée d'*Urceolella crispula* et deux espèces de *Hymenoscyphus* à spores ciliés. *Parascutellinia violacea* (Vel.) Svrček et *Lachnea rosella* Schweers sont considérés comme des synonymes de *Parascutellinia carneo-sanguinea* (Fuckel) T. Schum. On présente des nouvelles données écologiques comportant des mesures de pH et des caractères taxonomiques observés au microscope à lumière ultra-violette. L'aire de répartition de plusieurs espèces se trouve considérablement agrandie.

#### Abstract

A list of 79 ascomycetous fungi from the northern areas of Québec-Labrador peninsula is presented. The majority of species considered are fully described and illustrated. Most belong to the Pezizales and Helotiales. Three species are described as new. Two of these grow on leaves of *Ledum*: *Lachnum labradoricum* sp. nov. and *Crocicreas labradoricum* sp. nov. The third, *Godronia urniformis* sp. nov., is corticolous on *Ribes*. Three new combinations are made. They are based on *Dasyscyphus altaicus* Raitv., *Peziza dumorum* Rob. ex Desm. and *Peziza misella* Rob. in Desm. Fourteen species are reported for the first time from North America: *Mytilidion gemmigenum* Fuckel, *Scutellinia heterosculpturata* Kullman & Raitv., *S. macrospora* (Svrček) Le Gal, *S. superba* (Vel.) Le Gal., *Mollisia ramealis* (Karst.) Karst., *M. ventosa* (Karst.) Karst., *Dasyscyphus clavigerus* Svrček, *Lachnum altaicum* (Raitv.) Huhtinen comb. nov., *L. dumorum* (Rob. ex Desm.) Huhtinen comb. nov., *Hyalopeziza corticicola* (Dennis) Raitv., *Urceolella hamulata* (Rehm) Korf & Kohn, *Discinella boudieri* (Qué.) Boud. var. *spadicea* Boud., and *Sarcoleotia globosa* (Sommerf.: Fr.) Korf. Some taxa are likely to merit species or infraspecific reassignment. These were a hairy species of *Ciborinia*, occurring on *Salix* leaves; a dark colored variant of *Urceolella crispula*; and two species of *Hymenoscyphus* with multiliciliated spores. *Parascutellinia violacea* (Vel.) Svrček and *Lachnea rosella* Schweers are reduced to synonymy with *Parascutellinia carneo-sanguinea* (Fuckel) T. Schum. New ecological data with pH observations are provided. The range for a great many species is notably extended. New taxonomic characters were discovered using ultraviolet light.

#### Introduction

The present study results mainly from collections made at Poste-de-la-Baleine (Kuujuarapik,

Great Whale River) area in 1982. The mycoflora of the area was mapped during a two month's period with Dr. Tuomo Niemelä (University of Helsinki). My studies concentrated on ascomy-

cetous fungi; however, a paper dealing with some of the agarics of the area is in preparation. Results of the polypore flora studies are presented by Niemelä (1985). As there is an introductory paper (Huhtinen & Niemelä, 1985), only some criteria are briefly treated here.

Poste-de-la-Baleine lies on the east coast of Hudson Bay at 55°17' N, 77°46' W and falls within the northern boreal zone (Huhtinen & Niemelä, 1985). Collections from the area are referenced with a series of four numbers which allows for their relocation on a grid reference system on a map (1 : 50000). One square kilometer quadrats can be located by a map provided in the introductory paper (Huhtinen & Niemelä, 1985). Other included material comes from more eastern localities of Québec-Labrador peninsula. These sites range from timberline to the boreal zone. The town of Schefferville lies on the border between Québec and Newfoundland, and collections from a small area were separated by their provinces. Dates for collections made from Poste-de-la-Baleine are not usually cited, but they were made from late July to early September during a period somewhat colder and wetter than long term seasonal averages. Selected climatological parameters are also presented in the introductory paper.

List of species may strike the reader as being almost totally "European". This results from the similarity between the mycofloras rather than from any selectivity in determining the collections, which has been assiduously avoided.

## Methods

The material was studied in the dried condition and, unless otherwise stated, characters are described from dried material. Dry apothecia were sectioned with razor blades using devices giving very thin sections of good quality. Sections were revived in moderately heated cotton blue/lactic acid or in Melzer's reagent (unheated). Most observations and drawings were made from these preparations. When other mounting media were used (e.g. erythrosine, KOH), it is so noted. The magnification used was ca. 1500x. Drawings were made using a camera lucida.

All measures are based on newly revived sections and squash mounts. This was to avoid the swelling effect of preparation media as seen in older semipermanent preparations. Measurements made from these revived sections do not always correspond with measurements obtained from fresh apothecia mounted in water. Adding Melzer's reagent to a water mount clearly revealed the immediate shrinking of most particles. In the Helotiales, I have observed a loss of up to 15% of

structure length and width in various taxonomic groups. Further studies will possibly verify this observed phenomenon as a general rule in many ascomycetous groups (cf. Huhtinen, 1985).

When tissue colors were observed, the following adjustment was used: 600x magnification with fully opened condenser diaphragm; observed in lactic acid. Spore measurements exclude ornamentation and are based on means of at least 15 spores. Length to width ratio was calculated for every spore measured in the Pezizales. Colors are coded from Küppers (1981).

Terms used for apothecial layers are slightly different from those presented by Korf (1973). Even though an inner layer has remnants continuing to the margin, it is not automatically considered to belong totally to the ectal excipulum (cf. *Godronia urniformis*). The term "covering layer" refers to a thin layer of narrow hyphae running over the outer layer of the excipulum, as is seen in many species of *Hymenoscyphus* (cf. Fig. 63).

Asci are typically eight-spored unless otherwise stated. Pretreatment with 5% KOH was used in studying the iodine reaction of ascus tips. Acetocarmine was used on KOH pretreated material after rinsing with water. The sections were strongly heated together with additional iron. For dyes, the following abbreviations are used: CB (cotton blue in lactic acid), AC (acetocarmine), ER (erythrosine), CR (Congo red), and IKI (Melzer's reagent). The term "septal collar" is used in the sense of Harmaja (1973) for cyanophilous matter surrounding septa in some hyphae. Observations refer again to newly made sections since the number of these collars seems to be greater in older preparations. In a majority of the operculate genera, de Bary bubbles were found to disappear when spores were pretreated with heated water (Huhtinen, 1983).

An effort was made to fulfill the new requirements of the International Code of Botanical Nomenclature enacted in 1981 (Korf, 1982a, b). But in problematic cases more work was done with the specimen itself than in tracing the absolute truth of nomenclatural matters. Thus, new combinations were in some cases considered to be beyond the scope of this study. The material is deposited in Turku University Herbarium (TUR). Some duplicates of selected collections will be available in TAA, L and CUP. The original drawings and annotations are enclosed in the collections. When specimens of other collectors are cited in the text, they have been studied and used as reference material.

Some pH observations were made for terrestrial species. Two volumes of water were added to

one volume of soil taken under the apothecia (surface to 3 cm deep) and left overnight. For most of the samples, local tap water had to be used. However, distilled water was available for 30 parallel measurements. These revealed no significant differences in pH between the two methods used.

All collections were studied with a fluorescence microscope. Dried apothecia were illuminated with UV excitation light (transmission maximum at 360 nm) from above and the possible autofluorescence was observed with 70x magnification. In general, it was observed that the use of UV light provided little useful information. Some new features were found, however. *Dasyscyphus clavigerus* produced bluish colors except from crystals, which were clearly yellow. With normal light they were hyaline. In most hyaloscyphaceous species the crystals are whitish or dull under UV light. *Cistella grevillei* showed dark colors only, while other light-colored hyaloscyphaceous species had brighter or bluish structures. Even the yellow *Hymenoscyphus* species were bright and whitish under UV light. The use of ultraviolet light is useful in searching for apothecial fragments from old and valuable collections.

## Descriptions

### LOCULOASCOMYCETES

#### HYSTERIACEAE

*Mylidion gemmigenum* Fuckel (Fig. 1)

Hysterothecia minute, 0.5 x 0.3 mm, 0.3 mm high, black. Spores oblong-elliptical with tapering ends, often inequilateral and curved 31-35 x 5-6  $\mu\text{m}$ , first hyaline, becoming brown, 7-9 (-10) - septate.

On a corticated twig of *Larix laricina*.

According to Zogg (1962) this is a well-characterized, rare species reported growing on *Larix* and *Pinus*. The present collection is probably the first reporting from North America (Barr, pers. comm.).

#### Collection

NEWFOUNDLAND: Schefferville, Marble Lake, 13-VII-1967, Mäkinen 67-567a.

#### VENTURIACEAE

*Gibbera grumiformis* (Karst.) Barr (Fig. 4)

Pseudothecia scattered to grouped, black, shining, glabrous, 90-150  $\mu\text{m}$  across, occurring on an inconspicuous immersed stroma. Hyphae going into the mesophyll, brown to greenish, cells varying in shape from cylindrical to pyriform, walls

thin or thickened. Pseudothecial wall composed of polygonal cells, 10-15  $\mu\text{m}$  in diameter. Asci bitunicate, 48-87 x 10-15  $\mu\text{m}$  when mature. Spores at first hyaline, becoming green, 15-19 x 4-5  $\mu\text{m}$ , elliptic-subfusoid, one-septate, slightly constricted at the septum.

On leaves of *Arctostaphylos alpina*.

The collection was determined from a fragment by Dr. Barr. Although rarely collected in North America, it is stated as being very common in Fennoscandia (Eriksson, 1974).

#### Collection

NEWFOUNDLAND: Schefferville, Slimy Lake, 9-VII-1967, Kankainen.

### Sphaeriales

#### SORDARIACEAE

*Lasiothecium ovina* (Pers.: Fr.) Ces. & de Not. (Fig. 2)

On decorticated wood of *Salix* or *Alnus crispa*.

#### Collection

Locality<sup>1</sup>: 2528. Specimen: Huhtinen 82/143.

*Schizothecium glutinans* (Cain) Lundq. (Fig. 3)

Perithecia superficial, barrel-shaped, up to 0.5 mm high, prominently tuberculate, blackish. Spores 32 x 18-19  $\mu\text{m}$  when brown and mature, only one hyaline appendage per spore seen, measuring 13-20 x 2  $\mu\text{m}$ .

On plant debris buried in watery clay, possibly culms of *Carex aquatilis*.

The collection was identified by Dr. Lundqvist, who has two additional, noncoprophilous collections of the species, both of which are on decayed plant remains (Lundqvist, pers. comm.).

#### Collection

Locality: 3228. Specimen: Huhtinen 82/477.

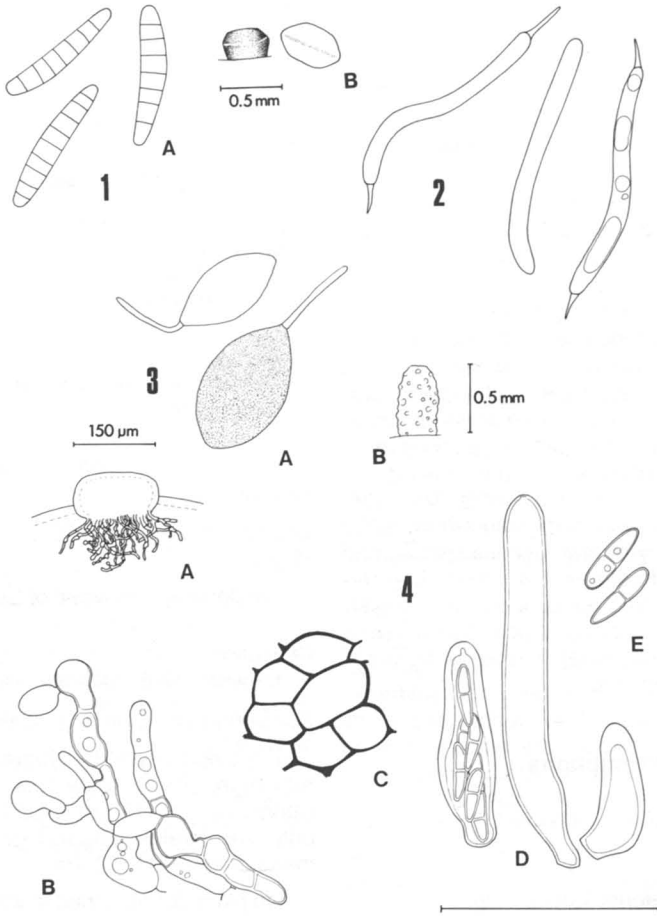
#### HYPOCREACEAE

*Hypocreopsis lichenoides* (Tode: Fr.) Seaver

On dead *Salix* branches.

Stroma typical, but no perithecia were found. At more southern localities one should be constantly aware of the existence of a close and rare species, *H. rhododendri* Thaxter. Without information about spores, these two species are perhaps indistinguishable, but their distribution is likely to be different. In addition to *Salix*, *H. lichenoides*

<sup>1</sup> See Huhtinen & Niemelä (1985; Fig. 1) for the meaning of these four-figure symbols.



Figures 1-4. Fig. 1. *Mytilidion gemmigenum*: A) spores; B) hysterothecia. Fig. 2. *Lasio-sphaeria ovina*: spores. Fig. 3. *Schizothecium glutinans*: A) spores; B) perithecium. Fig. 4. *Gibbera grumiformis*: A) pseudothecium; B) hyphae from leaf mesophyll; C) surface of pseudothecium, in KOH; D) asci; E) spores (scale 50 μm).

grows on a wide variety of lignicolous substrates. *H. rhododendri* has been found on *Rhododendron* and *Corylus* (cf. Strid, 1967; Dennis, 1975). One collection on *Alnus rugosa* was reported from Goose Bay area by Kallio (1980).

Collections

Localities: 2628, 3229. Specimens: Huhtinen 82/250, Niemelä 2612.

DISCOMYCETES

Pezizales

PEZIZACEAE

*Pachyella babingtonii* (Berk. & Br.) Boud. (Fig. 14)

Ectal excipulum of nearly globose cells, lacking intercellular spaces, cells up to 60 μm in diameter. Covering layer of thin-walled hyphae not arranged in a palisade nor showing gelatinous matrix when

dried. Medullary excipulum easily separable from outer layers when dried, strongly gelatinized, deformed, somewhat horizontally arranged; towards the hymenium gradually becoming less gelatinized and forming untypical textura angularis. Asci faintly IKI blue over their whole length in fresh and dried material, reaction not altered with KOH pretreatment. Spores totally smooth (2000x, blue filter), outer spore wall not separable in heated lactic acid, regularly biguttulate.

Growing by a brook, on still hard tree roots near the water level.

The difference between a fresh and a dried *Pachyella* is striking. The structure of the medullary excipulum has been totally lost. Some problems arise from the fact that the presence or absence of a palisade layer at the ectal parts can not be verified from dried material. However, both smooth-spored species with this palisade, *P. pel-*

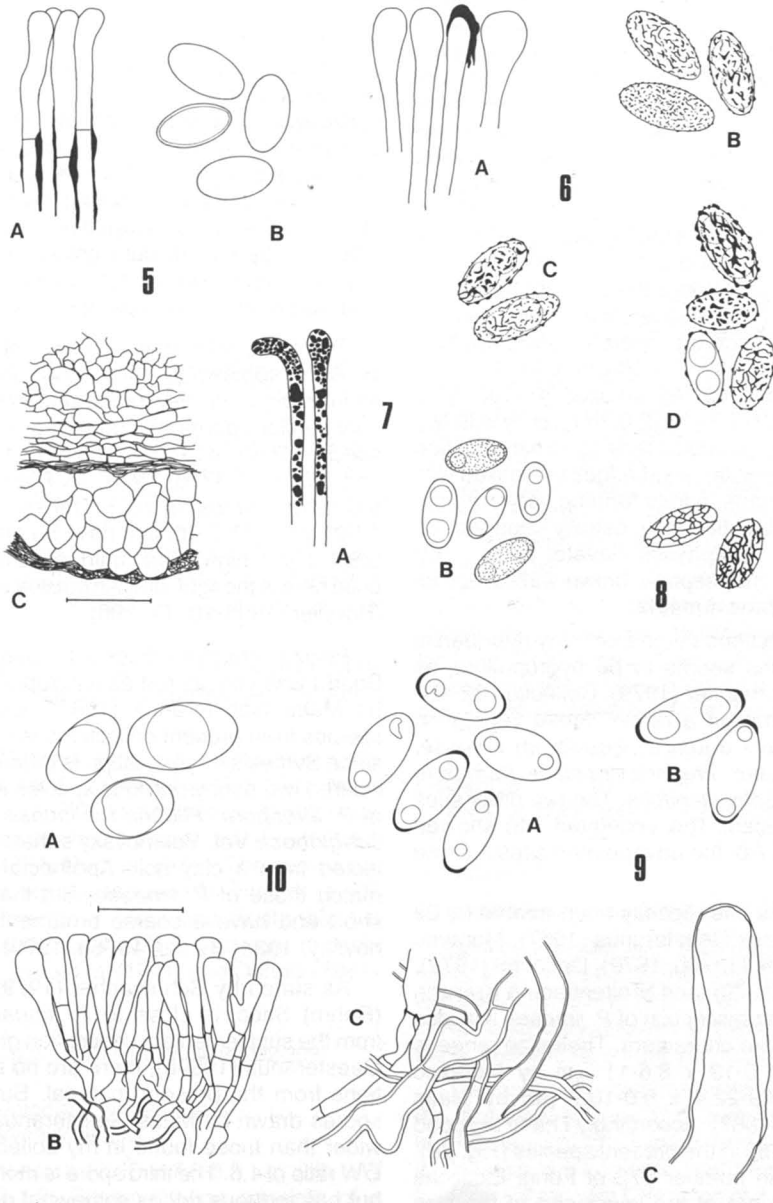
*tata* Pfister & Candousseau and *P. clypeata* (Schw.) Le Gal, clearly have larger apothecia and their medullary excipulum is less gelatinized (Pfister, 1973; Pfister & Candousseau, 1981; Baral *et al.*, 1981). Also *P. hydrophila* (Sacc.) Pfister might be confused with the present species because of its inconspicuously ornamented spores,

but in dried material the gel in the medullary excipulum is very scanty (Pfister, 1979).

Collection

Locality: 2828. Specimen: Huhtinen 82/190.

*Peziza badia* Pers.: Fr. (Fig. 8)



Figures 5-10. Fig. 5. *Peziza sepiatra*: A) paraphyses; B) spores; C) part of excipulum. Fig. 6. *P. limnaea*: A) paraphyses; B) spores of 82/529; C) spores of 82/518; D) spores of 82/489. Fig. 7. *P. subviolacea*: A) paraphyses in IKI; B) spores. Fig. 8. *P. badia*: spores. Fig. 9. *Gyromitra esculenta* coll.: A) spores of present material; B) spores of type II, Nfld., Churchill Falls, 27-VI-1963, Kallio; C) tip of ascus in present material. Fig. 10. *Helvella silvicola*: A) spores; B) ectal excipulum; C) hyphae from medullary excipulum (scales 50  $\mu$ m).



## Collection

NEWFOUNDLAND: Ross Bay junction, 8-VIII-1963,  
Kallio 346.

*Peziza limnaea* Maas Geest. (Fig. 6)

Apothecia discoid, up to 7 mm in diameter when fresh, broadly sessile, disc black when fresh, with a violaceous/olivaceous tinge in 82/518, black when dried, flanks black, flesh exuding no colored substance. Ectal excipulum ca. 100  $\mu\text{m}$  thick, of textura globulosa, cells up to 35  $\mu\text{m}$  in diameter, dark brown, the common wall of two adjacent cells may reach 2  $\mu\text{m}$  in thickness; 0-2-septate, blunt, thin-walled, hyphal hairs may occur in various amounts, leaving from the ectal parts, reaching 25  $\mu\text{m}$  in length. Medullary excipulum of lighter textura intricata, slowly reviving in lactic acid due to the somewhat thickened walls, septal collars frequent. Asci ca. 300 x 15  $\mu\text{m}$ , IKI blue over their whole length, strongest reaction at the apices where one to three deeper blue zones can occasionally be observed. Spores oblong-ellipsoid to ellipsoid, 19-22.5 x 8.5-10  $\mu\text{m}$ , L/W (1.8-)2.1-2.3, in collection 82/489 smaller, 16-18(-19) x 8.0-9.5  $\mu\text{m}$ , L/W (1.7-)1.8-2.0, frequently with two guttulae, de Bary bubbles lacking; ornamentation consisting of irregular, short ridges intermixed with nonconfluent warts, ridges forming very irregular meshes of reticulation only, usually separate, up to 1  $\mu\text{m}$  high. Paraphyses clavate, up to 9  $\mu\text{m}$  at their apices, multiseptate, brown-walled, apices embedded in brown matrix.

All the collections come from clay river banks and the species seems to be hygrophilous as stated by Schumacher (1979). Collection 82/489 was found amongst a rather dense vegetation formed by *Carex aquatilis*, *Equisetum arvense*, *Petasites palmatus*, *Fragaria virginiana*, *Parnassia palustris* and *Salix planifolia*. The two other sites were unvegetated. The vegetated site showed pH reaction of 7.0, the unvegetated sites 5.6 and 5.8.

This species has recently been treated by Le Gal (1941), Maas Geesteranus (1967), Moravec (1969a), Svrček (1976b, 1979), Donadini (1979), Schumacher (1979), and Breitenbach & Kränzlin (1981). The circumscription of *P. limnaea* includes variation in spore characters. Their size range is wide: from 15.5-19 x 8.6-11  $\mu\text{m}$  by Moravec (1969a) to 17.9-22.4 x 9.0-10.7  $\mu\text{m}$  by Maas Geesteranus (1967). Accordingly I have included collection 82/489 in the present species (Fig. 6d). Spores seen in number 373 of Fungi Exsiccati Suecici (UPS) are at the lower end of the size variation range, too.

Together with earlier collections cited by Huhtinen (1982), the material shows variation also in the height of spore ornamentation. When best

developed, it corresponds with Schumacher's (1979) material, where the ridges frequently reach 1  $\mu\text{m}$  (e.g. *Schumacher 114/76*). But in most of the Canadian collections the ornamentation is lower, between 0.2  $\mu\text{m}$  and 0.5  $\mu\text{m}$ . However, the illustrations by Maas Geesteranus (1967) and Svrček (1979) also show this more delicate type of ornamentation.

Authors treating *P. limnaea* have also described a wide range of colors. Recently Schumacher (1979) noted differences between southern and alpine/subalpine collections. The former have lighter apothecia, spores with more rounded ends, and free paraphyseal ends. This was noted in the material of Breitenbach & Kränzlin (1981), which also differed in having de Bary bubbles (1907-79 BR 1). The Canadian material is characterized by having dark colors in all developmental stages, somewhat tapered spore ends and free to embedded paraphyses.

There are quite many species of *Peziza* with similar or somewhat similar spore ornamentation as in *P. limnaea*. *Peziza subumbrina* Boud. has very similar spores as compared to the present species. This is especially shown by Le Gal (1941) and Svrček (1976b, 1979; as *Plicaria graminis* Vel. and *P. lacustris* Vel.). The spores measure 17-21 x 9.5-11.5  $\mu\text{m}$  and have an ornamentation 0.5-1.0  $\mu\text{m}$  high. The main separating feature used here is the light, greyish outside of the species (Boudier, 1905-10: Pl. 296).

*Peziza atropora* Fuckel (= *Galactinia tosta* Boud.) was considered as a pyrophilous species by Maas Geesteranus (1967). Excluding this species from present collections is not that easy, since Svrček's interpretation is different. He considered two nonpyrophilous species as synonyms of *P. atropora*: *Plicaria roblinensis* Vel. and *P. subglobosa* Vel. Velenovsky's material was collected from a clay soil. Apothecial colors also match those of *P. limnaea*. But the spores are short and have a coarse ornamentation (Velenovsky, 1934; Svrček 1976b, 1979).

As stated by Schumacher (1979), *P. fuckelii* (Rehm) Sacc. is close to *P. limnaea*. Judging from the supplementary description given by Maas Geesteranus (1969b), there are no major deviations from the present material. But two of the spores drawn by Maas Geesteranus are clearly wider than those found in my collections with a L/W ratio of 1.6. The third spore is more elongated, but has tortuous ridges somewhat different from the usual type in *P. limnaea*. In all, *P. fuckelii* seems to be a species separate from *P. limnaea*.

*Peziza muscicola* Donadini (1977) is a species with a somewhat more confluent spore orna-

mentation forming a more complete reticulate pattern than that found in *P. limnaea*.

#### Collections

Localities: 2126, 3228. Specimens: Huhtinen 82/489, 82/518, 82/529.

#### *Peziza sepiatra* Cooke (Fig. 5)

Apothecia gregarious, discoid, up to 9 mm in diameter when fresh, sessile, disk dark brown without any other colors, flanks lighter brown, margin somewhat serrulate. Outermost layer of ectal excipulum slightly pustulate, composed of large, brown-walled, angular cells, 20-25  $\mu\text{m}$  in diameter, often elongated and perpendicular to the surface; inner layer of ectal excipulum composed of elongated, greybrown cells with a tendency to run horizontally. The medullary excipulum is composed of angular, hyaline cells, 5-15  $\mu\text{m}$  in diameter; a subhymenium was indiscernible. Asci 250 x 18-22  $\mu\text{m}$ , faintly IKI blue to the base, but strongest reaction at the extreme apex. Spores ellipsoid with rounded ends, 17-19 x 9-10  $\mu\text{m}$ , L/W 1.7-1.9, totally smooth, devoid of guttulae, only young spores with few occasional guttulae, one to three de Bary bubbles frequently present in many spores in lactic acid. Paraphyses straight, 3  $\mu\text{m}$  wide below, 4-6  $\mu\text{m}$  wide at their brown apices, 5-10  $\mu\text{m}$  below the apex prominent brown encrustation often present forming a pseudopithecium, terminal cells frequently ca. 30  $\mu\text{m}$  long.

The collection comes from a clay river bank. The site was barren and surrounded by *Alnus crispa*, pH 7.3.

Due to the dark brown hymenial color, the collection keys to *P. sepiatra* (Le Gal, 1941; Maas Geesteranus, 1967). In addition to pyrophilous sites, this species occurs also on soil (Breitenbach & Kränzlin, 1981; Dennis, 1981). The spores are illustrated as slightly tapering by Svrček (1979, as *Plicaria reniformis* Vel.) and Breitenbach & Kränzlin (1981), but match the present material in the figures by Le Gal (1941) and Dennis (1981).

#### Collection

Locality: 3429. Specimen: Huhtinen 82/309.

#### *Peziza subviolacea* Svrček (Fig. 7)

syn. *Peziza praetervisa* auct.

Spores measure 13-15 x 7.0-8.5  $\mu\text{m}$  with L/W ratios of 1.8-1.9. Ornamentation consists of a dense covering of delicate, acyanophilous warts which are barely visible in optical section. They are ca. 0.1-0.2  $\mu\text{m}$  wide and 0.1(-0.2)  $\mu\text{m}$  high, never confluent. The ornamentation is a feature of mature spores and starts to develop when

spores still have cyanophilous contents. In 5% KOH all spores are smooth.

On vegetated, clayey river bank together with *Peziza limnaea*, pH 7.0.

Although delicate, the ornamentation in my material consists of more prominent pustules than those of *Peziza tenacella* Phill. apud Cooke (cf. Rifai, 1968). *Peziza maximovicii* (Vel.) Svrček (1976b, 1979) is a small species with faint violaceous tinge in disc and with delicately ornamented spores. The ornamentation is not visible in optical section and is sometimes confluent, forming short, flexuous lines. This is never the case in the present collection.

The collection locality is close to the site where *Geopyxis carbonaria* (Alb. & Schw.: Fr.) Sacc. grew abundantly on bare marine clay (see below). Thus, also pyrophilous species must be considered as a possibility. In his recent treatment Svrček (1976a) discussed three violaceous species occurring on burnt ground. Two of these have totally smooth spores and the third was renamed as *P. subviolacea* Svrček. This is the common *P. praetervisa* auct. with minutely warted, guttulate spores. They usually measure 11-13 x 5-8  $\mu\text{m}$ , but larger spores have also been reported by Le Gal (1941): 12.5-15 x 7-8(-9)  $\mu\text{m}$ . Moravec (1969a) described a variation with spores measuring 8.5-11.5(-13.4) x 5.0-6.8  $\mu\text{m}$ .

This collection, although with rather large spores and rather delicate ornamentation, is not far from the present concept of *P. subviolacea*. Including it within this concept, I add only a small amount of variation to spore characters.

#### Collection

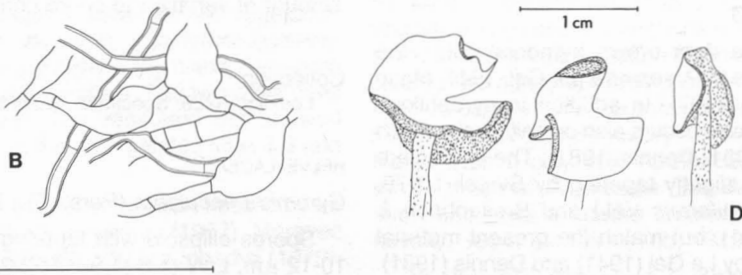
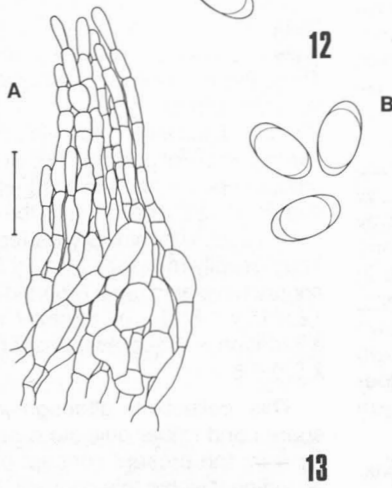
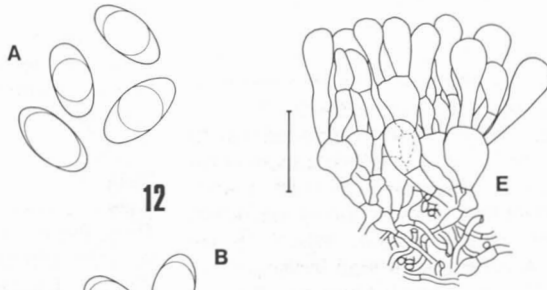
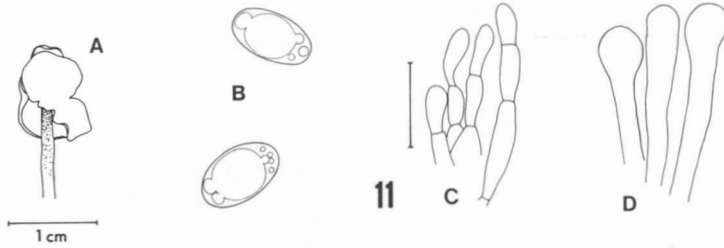
Locality: 3228. Specimen: Huhtinen 82/479.

#### HELVELLACEAE

#### *Gyromitra esculenta* (Pers.: Fr.) Fr. coll. (Fig. 9)

Spores ellipsoid with tapering ends, 20-23 x 10-12  $\mu\text{m}$ , L/W (1.8-)-1.9-2.1(-2.2), with two guttulae 3-5  $\mu\text{m}$  wide in lactic acid, of the same size in KOH, de Bary bubbles infrequent, apiculi regularly present, up to 0.8  $\mu\text{m}$  high.

This specimen does not match exactly any of the three spore types of *G. esculenta* discussed by Harmaja (1979). Type II reported earlier from the peninsula (Huhtinen, 1982) has clearly more fusiform spores with L/W ratios of 2.1-2.3 (Fig. 9b). The apiculi are more prominent and the guttulae slightly larger than in the present collection, which is more like *G. esculenta* s. str. (type I). Spore shape shows no deviation from material collected in northern Finland, but since the apiculi are fre-



Figures 11-13. Fig. 11. *Helvella elastica*: A) apothecium; B) spores; C) hyphae causing the pruinose appearance of stipe; D) paraphyses; E) ectal excipulum. Fig. 12. *H. corium*: A) spores, Kankainen, 10-VII-1967; B) spores, Kallio, 19-VII-1978. Fig. 13. *H. pezizoides*: A) ectal excipulum with one pustule; B) hyphae of medullary excipulum; C) spores, marked in KOH; D) apothecia (scales 50  $\mu$ m).

quently present, a distinction from type I can be made.

When dealing with *G. esculenta* coll. a close scrutiny of the spores is essential to decide whether the three spore types occupy geographically separate areas. So far, only one collection from North America has been verified belonging to type I (Harmaja, pers. comm.).

Collection

QUÉBEC: Schefferville, airport, 10-VII-1967, Kankainen.

*Helvella corium* (Weberb.) Masee (Fig. 12)

My collection comes from the same site as *Peziza limnaea* (82/489) and *P. subviolacea* and was not growing far from *Salix planifolia*.

## Collections

Locality: 3228. Specimen: *Huhtinen 82/485*.  
 QUÉBEC: Schefferville, airport, 10-VII-1967, *Kan-  
 kainen*; 19-VII-1978, *Kallio 1*; 31-VII-1978, *Kallio  
 78*.

*Helvella elastica* Bull.: Fr. (Fig. 11)

Cap somewhat conical in shape with appressed lobes, margin not curving outwards in fresh or dry material, disc grey when fresh, black when dried; outside of the cap totally smooth, dirty whitish, stipe apex concolorous with the sterile surface of the cap, minutely pruinose to the naked eye, lower parts of the stipe dark cream when dried, smooth. Cells of the ectal excipulum pyriform, frequently developing together from a common, roundish cell, septal collars abundant. Medullary excipulum of *textura intricata* with frequently inflated hyphae and scattered septal collars, walls thin to often 0.5  $\mu\text{m}$  thick in lactic acid, in some hyphae cyanophilous matter is distributed as 0.2-0.3  $\mu\text{m}$  high bands on the hyphae. Spores ellipsoid with rounded ends, 19-21 x 10-12.5  $\mu\text{m}$ , L/W 1.7-1.8, smooth at all stages, with one central guttula and several accessory guttulae, deBary bubbles absent, cyanophilous perisporium persistent. Paraphyses clavate to even capitate, terminal cells 70-140  $\mu\text{m}$  long.

The species was collected from an isolated *Larix* stand at the timberline. It grew on *Sphagnum* mixed with monocotyledons and *Salix vestita*, pH 5.5.

There are no major differences from the modern concept of *Helvella elastica* (cf. Weber, 1975).

## Collection

Richmond Gulf, *Huhtinen 82/557*.

*Helvella pezizoides* Afz.: Fr. (Fig. 13)

Apothecia stipitate, ca. 5 cm high, cap saddle-shaped, margin somewhat curved upwards, disc black, outside of cap and stipe dark brown, cap densely covered with narrowly pyramidal pustules, also present on stipe but more sparsely; stipe with few grooves, base lighter and sparingly white-tomentose. Ectal excipulum faint brown, composed of roundish-elongated cells, 10-20  $\mu\text{m}$  in diameter, thin-walled; these changing into chains of rectangular-roundish cells forming the dark brown, narrowly pyramidal pustules up to 200  $\mu\text{m}$  high. Medullary excipulum of *textura intricata*, towards hymenium with prominently enlarged cells, in some cases giving the false appearance of *textura angularis*; majority of the hyphae, especially towards ectal parts 3-5  $\mu\text{m}$  wide, walls slightly thickened, up to 0.8  $\mu\text{m}$ , mostly hyaline but near ectal parts with scattered, brown pigment concentrated to

septal areas. Hymenium 200-250  $\mu\text{m}$  thick. Spores ellipsoid, ends somewhat tapering, 16-19 x 10-11  $\mu\text{m}$ , ultimately uniguttulate, smooth, early stages totally cyanophilous with large pustules, small warts not observed (CB). Paraphyses straight, clavate, up to 10  $\mu\text{m}$  wide at their apices, the upper half brown due to colored walls and low encrustation.

Growing on a tuft of *Sphagnum* in a boggy meadow, pH 5.3. Plant affiliates: *Larix laricina*, *Coptis groenlandica*, *Carex aquatilis*, *Eriophorum*, *Rubus acaulis*, *Potentilla palustris*, *Petasites cf. vitifolius*.

This *Helvella* has been recorded from many northern areas, i.e. Norway, Finland, and the Alps (Gulden & Lange, 1971). My collection is in agreement with modern descriptions (Dissing, 1966a, b; Dissing & Lange, 1967; Weber, 1972). The characteristic features used to separate the species from *H. atra* Holmskj.: Fr., *H. ehippium* Lév. and *H. subglabra* Weber are the clearly villose outer surface, black disc and otherwise brown colors.

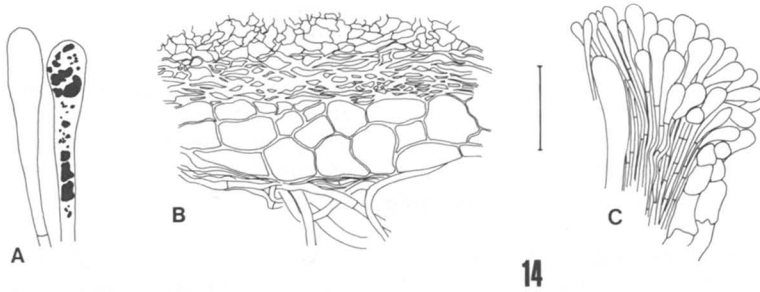
## Collection

Richmond Gulf, *Huhtinen 82/567*.

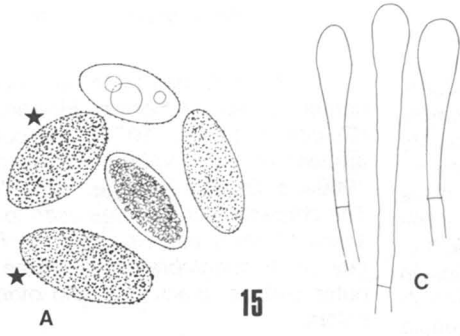
*Helvella silvicola* (Beck in Sacc.) Harmaja (Fig. 10)

Apothecia caespitose, ear-shaped, 6 cm high, disc dark brown, outside lighter brown above, smooth, basally sharp-ridged, light yellow to whitish, cut faces attain light orange color, no odor. Outermost excipulum of 40-60  $\mu\text{m}$  long, clavate cells perpendicular to the even surface. Medullary excipulum of *textura intricata*, white when dried, hyphae hyaline, 2-7  $\mu\text{m}$  wide, walls frequently clearly thickened, 0.3-1.0  $\mu\text{m}$  to even pseudo-septate (lactic acid), septal collars infrequent. Spores ellipsoid, 20-22 (-25) x 13-14(-15)  $\mu\text{m}$ , smooth, somewhat cyanophilous at late age too, four-nucleate, these clearly stained in AC after KOH pretreatment, guttula large, central, de Bary bubbles lacking in fresh and dried material. Paraphyses straight, thin-walled.

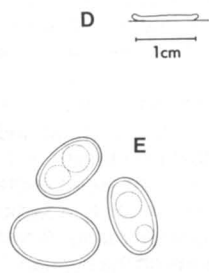
Collected from the maritime timberline, just outside an aged *Picea glauca* forest. The site was heath-like, open, with *Dryas* and *Saxifraga* spp. Reporting this species from North Western Territories and Manitoba Groves & Hoare (1954) did not mention its ecology. The specimen studied by Groves & Elliott (1971) came from "soil and duff" (North Western Territories). Svrček (1981) gives calcareous, montane woods as a typical habitat. The bedrock of Manitounuk Islands is basic. Climatically this collection represents a range extension.



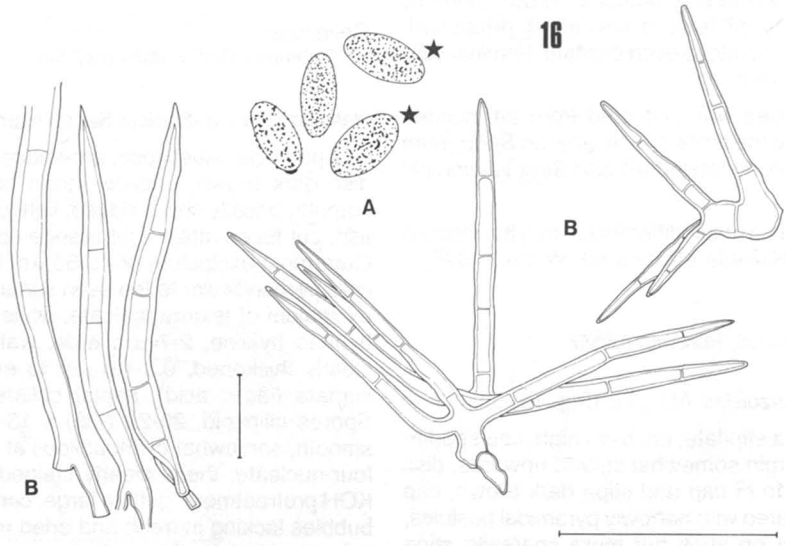
14



15



16



Figures 14-16. Fig. 14. *Pachyella babingtonii*: A) paraphyses; B) part of excipulum; C) margin; D) apothecium; E) spores. Fig. 15. *Scutellinia macrospora*: A) spores, marked in erythrosine; B) hairs; C) paraphyses. Fig. 16. *Cheilymenia crucipila*: A) spores, marked in erythrosine; B) hairs (scales 50  $\mu$ m).

Colors match well those presented by Svrček (1963). Merging the genus *Wynnella* Boud. to *Helvella* Harmaja (1974) stressed the uniform microscopical features found in both genera. The present species has more thick-walled excipular hyphae than, e.g. those of *H. pezizoides* or *H. elastica*, although they were illustrated as thin-

walled by Dissing (1966b). *H. silvicola* may be somewhat harder in consistency than a majority of other *Helvellas*, but the value of this character can always be questioned (cf. Harmaja, 1974).

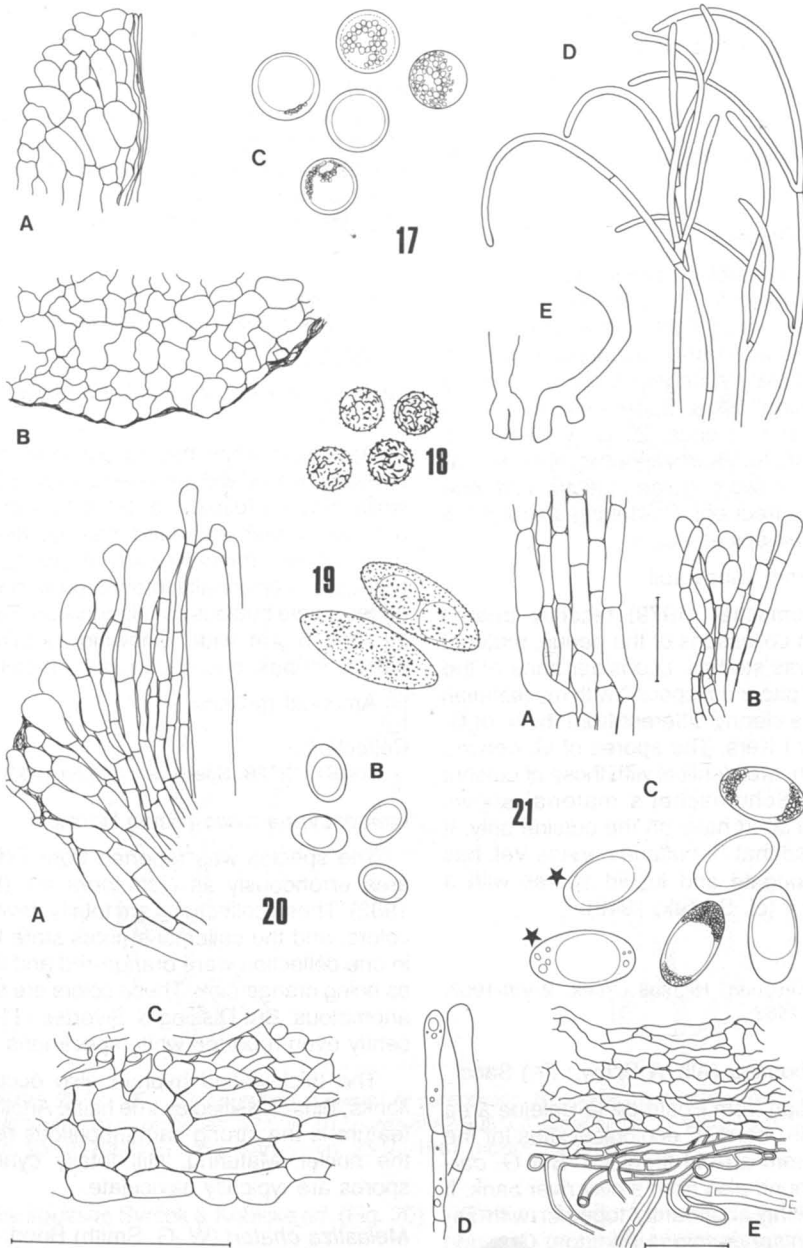
Collection  
Manitounek Islands, Huhntinen 82/98.

PYRONEMATACEAE

*Cheilymenia crucipila* (Cooke & Phill.) Le Gal (Fig. 16)

Excipulum of two distinct layers. Hairs brown, thick-walled, septate, tapering or with blunt ends,

unforked to stellate, base bulbous or with one root. Spores ellipsoid, 18-20 x 8-10 μm, aguttulate, de Bary bubbles frequent in lactic acid, often the size of the spore, exospore separating in some spores in heated lactic acid; ornamentation consisting of minute, cyanophilous, confluent to sep-



Figures 17-21. Fig. 17. *Pulvinula* sp.: A) margin, 82/521; B) part of lower excipulum, 82/521; C) spores of 82/255; D) paraphyses, 82/255; E) ascus bases, 82/255. Fig. 18. *Pulparia persoonii*, spores of 82/488. Fig. 19. *Leucoscypha leucotricha*: spores. Fig. 20. *Octospora libussae* aff: A) margin; B) spores; C) part of lower excipulum. Fig. 21. *O. humosa*: A) textura porrecta from cup medulla; B) cells at the margin; C) spores, marked in Congo red; D) paraphyses; E) part of lower excipulum (scales 50 μm).

arate warts and short ridges, typically 0.2-0.3  $\mu\text{m}$  high, visible or not in optical section, spores in 5% KOH appear totally smooth.

On loamy ground.

This collection is in agreement with modern descriptions (Denison, 1964; Moravec, 1968). *Cheilymenia crucipila* is easily identified by its terricolous habit, stellate hairs, and ornamented ascospores.

#### Collection

QUÉBEC: Schefferville, Knob Lake, 4-VIII-1978, *Kallio*.

#### *Geopora* sp. (Fig. 26)

Apothecium cupulate, 3 mm in diameter when dried, partly sunken to the substrate, disc grey when fresh, becoming light yellow when dried, outside covered with rather inconspicuous short hairs and with clearly longer, and more loosely arranged "rooting" hairs. Spores ellipsoid to fusiform, with tapering ends, 20-22 x 10-12  $\mu\text{m}$ , L/W 2.0, smooth, totally acyanophilous when mature, with one or two guttulae in lactic acid, one de Bary bubble frequent. Paraphyses straight, 5  $\mu\text{m}$  wide at their apices.

Collected from sandy soil.

Since Schumacher (1979) recently treated many northern collections of the genus, material cited by him was studied. I consider none of the species in that paper conspecific with my material. The spores are clearly different from those of *G. arenicola* (Lév.) Kers. The spores of *G. cervina* (Vel.) T. Schum. are identical with those of present material, but Schumacher's material shows apothecia with short hairs on the outside only. It should be noted that *Sepultaria cervina* Vel. has even more elongate and fusoid spores with a L/W ratio of 2.4 (cf. Svrček, 1948).

#### Collection

QUÉBEC: Kuujuaq, Highfall Creek, 2-VIII-1967, *Mäkinen* 67-1582.

#### *Geopyxis carbonaria* (Alb. & Schw.: Fr.) Sacc.

One collection from Poste-de-la-Baleine area comes from the "normal" ecological sites for the species; i.e. from an old fireplace. But *G. carbonaria* was found also from a clay river bank. It was found fruiting abundantly together with *Trichophaea hemisphaerioides* (Mouton) Graddon and *Trichophaea* sp. (see below). The clay had a pH reaction of 7.3 and showed no traces of charcoal. No humus was mixed with it either. Only scattered, small bryophytes occupied the rather recent landslide (*Funaria*). The apothecia

were cupulate, not expanding. Disc color was typically brown, but a reddish tinge was occasionally present.

Petersen (1967, 1970) has demonstrated that species of Pezizales prefer a pH close to the neutral point. He reported *G. carbonaria* from nonpyrophilous sites too. Two of his collections came from clay and showed a high pH reaction (8.1, 8.6), one being from road edge soils with a pH of 7.5. My collection is in accordance with these observations. The substrate showed one of the highest pH reactions in the area. Petersen (1970) also stated that *G. carbonaria* is frequently associated with the breakdown of roots or conifer litter. This is not likely to be the case in the present collection.

#### Collections

Localities: 2327, 3228. Specimens: *Huhtinen* 82/432, 82/482.

#### *Leucoscypha leucotricha* (Alb. & Schw.: Fr.) Boud. (Fig. 19)

Apothecia white throughout, disc dotted, externally covered with hyaline hairs with 3  $\mu\text{m}$  thick walls. Spores fusoid, ca. 24 x 13  $\mu\text{m}$ , with two guttulae in fresh and dried material, devoid of de Bary bubbles; minutely warty, these 0.2  $\mu\text{m}$  high, rounded, occasionally intermixed with very short ridges; spore nucleus carminophilous. Paraphyses straight, 5  $\mu\text{m}$  wide, showing carminophilous, narrow stripes, one or two in each cell.

Amongst mosses.

#### Collection

Locality: 2828. Specimen: *Huhtinen* 82/187.

#### *Leucoscypha ovilla* (Peck) Harmaja

The species was reported from Schefferville area erroneously as *Octospora* sp. (Huhtinen, 1982). These collections are totally devoid of pink colors, and the collector's notes state that discs in one collection were orange-red and in another as being orange-pink. These colors are somewhat anomalous. But Dissing & Sivertsen (1983b) recently even reported white specimens.

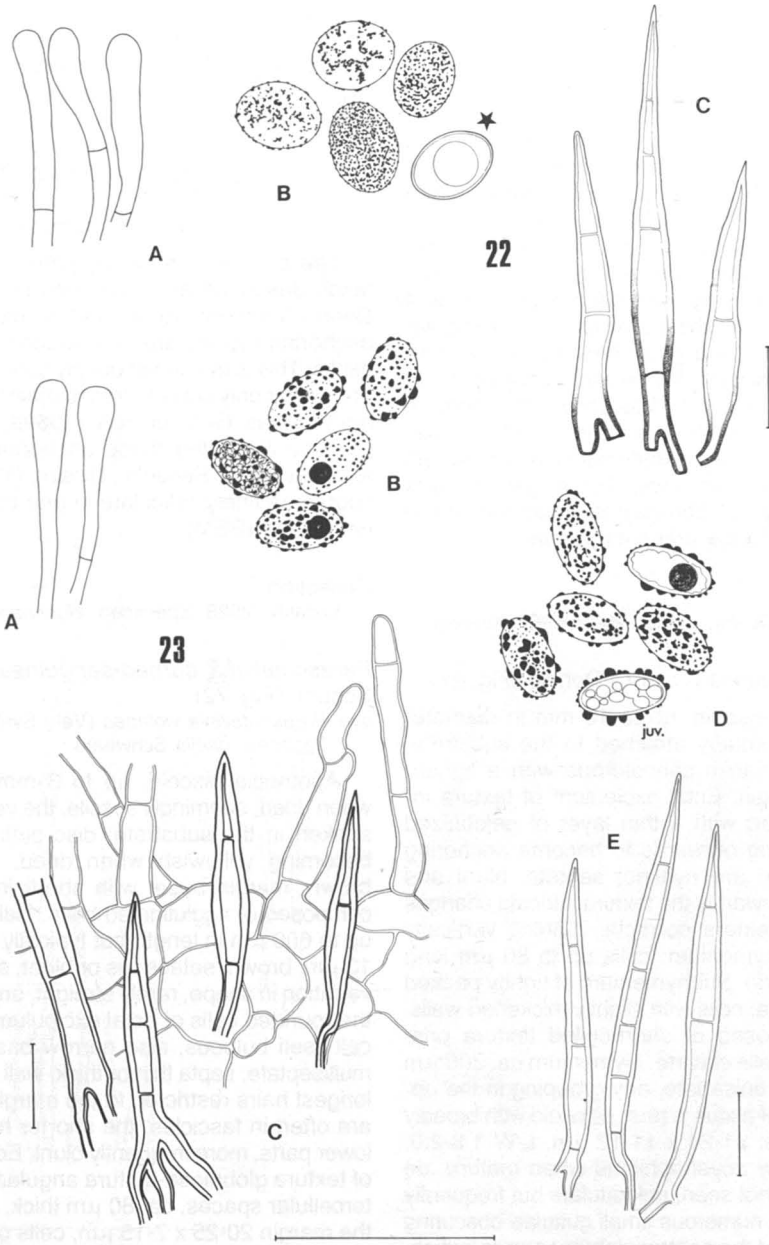
The thick-walled hyphae also occur on the flanks; thus classified as true hairs. Another typical feature is the strong carminophilous reaction of the nuclei. Maturing, still totally cyanophilous spores are typically naviculate.

#### *Melastiza chateri* (W. G. Smith) Boud.

Clay river bank with *Equisetum arvense*, pH 5.6.

#### Collection

Locality: 3228. Specimen: *Huhtinen* 82/512.



Figures 22-23. Fig. 22. *Scutellinia superba*: A) paraphyses; B) spores, marked in water; C) hairs. Fig. 23. *S. heterosculpturata*: A) paraphyses, 82/595; B) spores of 82/595; C) surface of ectal excipulum, 82/595; D) spores, Kankainen, 23-VII-1967; E) hairs, Kankainen, 23-VII-1967 (scales 50  $\mu$ m).

*Octospora libussae* Svrček & Kubicka aff. (Fig. 20)

Apothecia minute, discoid, flat, up to 400  $\mu$ m in diameter when dried, margin only slightly raised, concolorous throughout, now pale yellowish. Ectal excipulum 20-30  $\mu$ m thick, of *textura prismatica*, cells 10-20 x 6-8  $\mu$ m, thin-walled. Medullary ex-

cipulum of *textura intricata*, hyphae 3-6  $\mu$ m wide. Margin composed of clavate, non-encrusting hyphal ends. Asci 160-180 x 12-15  $\mu$ m, sporal part 70-80  $\mu$ m. Spores strictly uniseriate, ellipsoid, often with slight bipolar asymmetry, 13.0-14.5 x 8.0-9.5  $\mu$ m, L/W 1.5-1.6, perfectly smooth in all stages, with one central guttula in all mountants



used, 7.5-8.0  $\mu\text{m}$  wide, de Bary bubbles infrequent in lactic acid. Paraphyses straight, 3-5  $\mu\text{m}$  wide at the apex.

On burnt ground amongst *Barbula* sp.

This collection is placed close to the problematic taxa *O. rustica* (Vel.) Moravec, *O. libussae* Svrček & Kubicka, and *O. rubens* (Boud.) Moser, which have been treated by Moravec (1969b), Dennis & Itzerott (1973), Itzerott (1977), and Svrček (1964, 1979). None of these descriptions matches well enough to entitle a specific name for the present taxon. The distinguishing characters are excipular structure, short marginal hyphae, small and smooth spores, and the possible connection to *Barbula*. Svrček (1979) has shown that both *O. rustica* and *O. rubens* do have minutely ornamented spores. Even in erythrosine, which reveals minute ornamentations well, I could see no warts or ridges. Thus, *O. libussae* is presented as the closest taxon to the present material.

#### Collection

NEWFOUNDLAND: Esker, 20-VII-1967, Kankainen.

#### *Octospora humosa* (Fr.: Fr.) Dennis (Fig. 21)

Apothecia discoid, up to 10 mm in diameter when fresh, broadly attached to the substrate, disc orange, flanks concolorous with a lighter, serrulate margin. Ectal excipulum of textura intricata, covered with a thin layer of gelatinized hyphae, turning outwards to become anchoring hyphae; these are hyaline, septate, blunt and thick-walled. Inwardly the textura intricata changes gradually to textura porrecta, running vertically towards the hymenium; cells up to 80  $\mu\text{m}$  long and 20  $\mu\text{m}$  wide. Subhymenium of tightly packed textura intricata, cells with slightly thickened walls. Margin composed of short-celled textura prismatica, end cells clavate. Hymenium ca. 200  $\mu\text{m}$  thick. Spores uniseriate, any grouping in the uppermost part of ascus is rare; ellipsoid with broadly rounded ends, 21-24 x 11-12  $\mu\text{m}$ , L/W 1.8-2.0, smooth, totally acyanophilous when mature, de Bary bubbles not seen, uniguttulate but frequently each end with numerous small guttulae obscuring the contours of the central globule; one roundish, ca. 3  $\mu\text{m}$  wide, carminophilous area present in each spore even without KOH pretreatment, more clearly stained after it. Paraphyses straight, slightly clavate, apex up to 6  $\mu\text{m}$  wide, nuclei somewhat carminophilous, the uppermost cell with four roundish, 2  $\mu\text{m}$  wide stained bodies or with amorphous, carminophilous substances for much of their length.

Growing extremely abundantly on a partly vegetated dune, both on a thin humus and outside of it, on sand, pH 4.6. The dominants at the veg-

etated areas were *Potentilla tridentata* and *Polytrichum piliferum*. Although seemingly on unvegetated sand, the apothecia might be in contact with moss protonemata (Döbbeler & Itzerott, 1981). *Octospora humosa* is a species frequently observed in northern areas too (Schumacher, 1979; Dissing, 1982). Also, the reports of Kobayasi *et al.* (1967, 1968, as *O. leucoloma* Hedw.: Fr.) most likely represents *O. humosa*.

The collection is clearly conspecific with the taxon described and illustrated by Rifai (1968), Dennis & Itzerott (1973), and Itzerott (1981). The anchoring hyphae are very abundant high up the flanks. This is due to the deeply sunken apothecia. They differ only critically from certain *Leucoscypha* hairs. Maas Geesteranus (1969a; Fig. 57) apparently illustrated these anchoring hyphae as excipular hairs. Recently, Dissing (1982) reported spores as finely reticulate in one collection from Greenland (SEM).

#### Collection

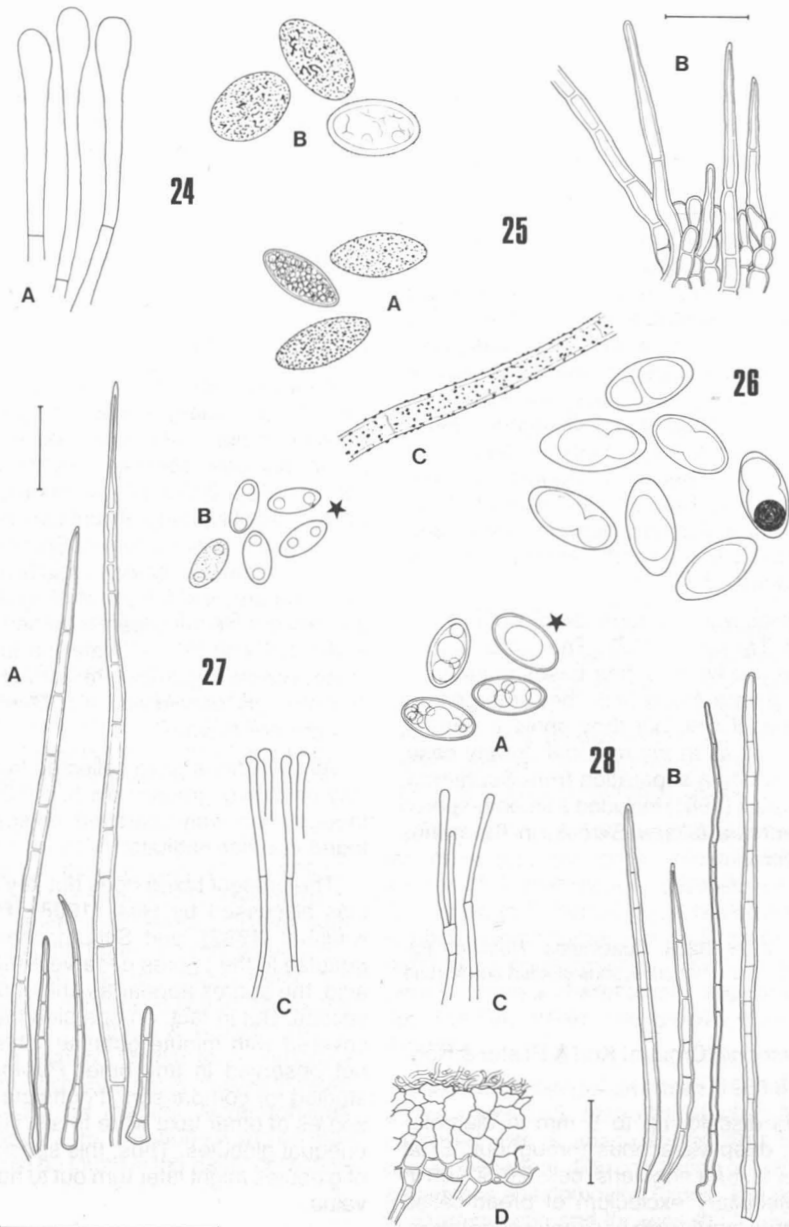
Locality: 2528. Specimen: Huhtinen 82/593.

#### *Parascutellinia carneo-sanguinea* (Fuckel) T. Schum. (Fig. 72)

syn. *Parascutellinia violacea* (Vel.) Svrček

*Lachnea rosella* Schweers

Apothecia discoid, up to 3 mm in diameter when dried, seemingly sessile, the very short stipe sunken in the substrate, disc pink when fresh, becoming yellowish when dried, outside dark brown, margin beset with short, irregular teeth composed of agglutinated hairs. Hairs superficial, up to 600  $\mu\text{m}$  in length but typically 150-250 x 6-13  $\mu\text{m}$ , brown, setaceous or blunt, showing great variation in shape, rarely straight, originating from the rounded cells of ectal excipulum or the basal cell itself bulbous, also narrow bases common, multiseptate, septa thin or thick, wall 1-2  $\mu\text{m}$  thick; longest hairs restricted to the margin where they are often in fascicles, the shorter hairs covering lower parts, more frequently blunt. Ectal excipulum of textura globulosa-textura angularis, without intercellular spaces, ca. 80  $\mu\text{m}$  thick, cells close to the margin 20-25 x 7-15  $\mu\text{m}$ , cells on lower parts 20-30 x 10-20  $\mu\text{m}$ , wall of two adjacent cells 0.5  $\mu\text{m}$  thick in the inner, hyaline part, 1.0-1.5  $\mu\text{m}$  thick and brown in the outer layer. Medullary excipulum of hyaline textura intricata. Asci 270-310 x 14-20  $\mu\text{m}$ , IKI-, even after KOH pretreatment, base bifurcate. Spores uniseriate, ellipsoid to slightly fusoid, 21-28 x 12-14  $\mu\text{m}$ , L/W 1.8-1.9, often asymmetrical, appearing smooth in lactic acid (1500x), the majority in a squash mount minutely ornamented in CB and ER, juvenile spores biguttulate in CB, aguttulate when aged, de Bary bubbles not common in CB, wall 0.8  $\mu\text{m}$  thick;



Figures 24-28. Fig. 24. *Scutellinia scutellata*: A) paraphyses, 82/185; B) spores of 82/185. Fig. 25. *Trichophaea vernalis*: A) spores; B) margin; C) anchoring hypha. Fig. 26. *Geopora* sp.: spores. Fig. 27. *T. hemisphaerioides*: A) hairs, Heikkilä & Kankainen, 11-VII-1967; B) spores of 82/483a, marked in KOH; C) paraphyses, 82/483a. Fig. 28. *Trichophaea* sp.: A) spores, marked in KOH; B) hairs; C) paraphyses; D) ectal excipulum (scales 50  $\mu\text{m}$ ).

ornamentation cyanophilous, consisting of small, irregular warts, separate to confluent, seen in optical section only in juvenile spores where more prominent, spores may be faintly colored in age. Paraphyses clavate, 2-3  $\mu\text{m}$  wide below, 5-6(-9)  $\mu\text{m}$  wide at their apices, in collection 82/516 they

were typically swollen below the uppermost septa, or even moniliform, sometimes apically branched, nuclei carminophob.

Both collections come from clay river banks. Collection 82/516 was accompanied with *Carex*

*aquatilis*, *Equisetum arvense*, *Petasites palmatus*, and *Fragaria virginiana*; pH 7.0. The site was characterized by seeping water. The other collection was found from bare ground under *Myrica gale* and *Salix*, pH 5.7.

After studying material of the three taxa, I can only conclude that they are conspecific. All collections show spores with a similar, minute ornamentation. This is regularly present in submature spores and persists to very late age, but may be absent in spores fully mature. Similarity is also found in hair characters, spore shape and size, gross appearance, and in the unique disc color (with or without a violaceous tinge). The spores of *P. carneo-sanguinea* were stated as smooth by both Dissing (1982: Fungi Rhenani 2288 in K) and Schumacher (1979: Fuckel collections in S). The old Fuckel specimen I studied (in S) had minutely ornamented spores predominantly. Thus, the presence of similar ornamentation to late age, if not necessarily to full spore maturity, is a combining character.

This species was also reported by Bujakiewicz (1979) and Trigaux (1982). The latter author stressed the two types of hair bases found in *P. carneo-sanguinea*. Not only do they emerge from a bulbous basal cell, but they show a narrow, nonforked base as in my material. In any case, these hairs justify a separation from *Scutellinia*. Recently, Svrček (1981) included a smooth-spored species, *Lachnea iuliana* Svrček, in the genus *Parascutellinia*.

#### Collections

Localities: 2126, 3228. Specimens: *Huhtinen 82/516, 82/522*. For other collections studied see legend in Fig. 72.

#### *Pulparia personii* (Crouan) Korf & Pfister & Rogers (Fig. 18)

Apothecia discoid, up to 8 mm in diameter when fresh, deep violaceous throughout. Ectal excipulum of *textura angularis*, cells 20-50  $\mu\text{m}$  in diameter. Medullary excipulum of broad-celled *textura intricata*, partly with horizontal orientation; subhymenium brown. Asci 190 x 14  $\mu\text{m}$ , IKI-. Spores globose, 9-10  $\mu\text{m}$  in diameter, uniguttulate, devoid of de Bary bubbles; ornamentation consisting of 0.8  $\mu\text{m}$  high, short or long ridges forming irregular reticulation, persistent in KOH.

On clay river bank together with *Peziza limnaea* (82/489), *P. subviolacea*, and *Helvella corium*, pH 7.0. The other collection is from a similar site, pH 5.6.

Present material corresponds with the descriptions of Maas Geesteranus (1967) and

Donadini (1976). The other species having ridged spores is *Marcelleina brevicostatispora* Moravec (1971). In this species the ridges are separate, simple and curved. *Marcelleina rickii* (Rehm) Graddon has identical spores with the previous species, but the disc is stated as being pale clay-colored (Graddon, 1976).

#### Collections

Locality: 3228. Specimens: *Huhtinen 82/488, 82/517*.

#### *Pulvinula* sp. (Fig. 17)

Apothecia pulvinate, up to 1.5 mm in diameter when fresh, usually smaller, gregarious, orange. Ectal excipulum of *textura angularis*, cells ca. 10  $\mu\text{m}$  in diameter. Medullary excipulum of *textura intricata*. Asci 200 x 17  $\mu\text{m}$ , sporal part 100-150  $\mu\text{m}$ , base not typically abrupt but evenly tapering, and with prominent croziers. Spores globose, 13-15  $\mu\text{m}$  in diameter, smooth, totally acyanophilous when mature, wall 0.8  $\mu\text{m}$  thick in lactic acid, one de Bary bubble infrequently present, uniguttulate in IKI, CR and heated water, in lactic acid with small accessory guttulae. Paraphyses are regularly and strongly curved and branched, 2  $\mu\text{m}$  wide, tips are not clavate.

All collections were collected from either pure clay or clayey ground; pH 5.7, 6.9, 7.0, 7.8. Although intensively searched, no specimens were found in other habitats.

The present taxon does not key in to any species discussed by Rifai (1968), Pfister (1976), Kaushal (1982), and Schumacher (1982). The guttulae in the spores deserve attention. In lactic acid, the spores appear as uniguttulate in optical section. But in fact, on one side the inner wall is covered with minute guttulae. This feature was not observed in any other *Pulvinula* collection studied for comparison. If guttulate in lactic acid, spores of other taxa were totally filled with many unequal globules. Thus, this specific distribution of globules might later turn out to have taxonomic value.

#### Collections

Localities: 2126, 2929, 3228, 3229. Specimens: *Huhtinen 82/95, 82/255, 82/279, 82/476, 82/521*.

#### *Scutellinia heterosculpturata* Kullman & Raitviir (Fig. 23)

Apothecia up to 7 mm in diameter when dried, disc orange-red, flanks densely covered with brown hairs. Hairs up to 350  $\mu\text{m}$  long at the margin, totally brown to apically hyaline, multiseptate, unforked base more frequent than forked, wall up

to 4  $\mu\text{m}$  thick; hairs on lower flanks shorter, 150-200  $\mu\text{m}$ , typically totally brown; superficial hairs abundant, hyaline, cylindrical, blunt, 1-3-septate, up to 200 x 23  $\mu\text{m}$  with 1.0-1.5  $\mu\text{m}$  thick walls. Ectal excipulum ca. 200  $\mu\text{m}$  thick, of textura globulosa-textura angularis, without intercellular spaces, cells 50-70  $\mu\text{m}$  in diameter. Medullary excipulum of textura intricata, hyphae 10-15  $\mu\text{m}$  wide, septal collars infrequent. Spores ellipsoid, 18-20 x 10-12(-13)  $\mu\text{m}$ , most typical L/W ratio is 1.7 when totally acyanophilous, contents multiguttulate in lactic acid and IKI, wall 0.8-1.0  $\mu\text{m}$  thick, one de Bary bubble infrequently present; ornamentation consisting of typically nonconfluent warts, these roundish to angular, round-topped, varying from minute pustules to very prominent warts, 2  $\mu\text{m}$  in diameter, 1.5  $\mu\text{m}$  high. Also some spores with warts 0.2-1.0  $\mu\text{m}$  high were present. The still maturing, totally cyanophilous spores often show huge warts reaching 3  $\mu\text{m}$  in height and 4  $\mu\text{m}$  in width. Paraphyses are clavate, 3  $\mu\text{m}$  wide below and 6-8  $\mu\text{m}$  wide at their apices.

Collection 82/595 has identical ecology with the holotype. It comes from a paludified site by a ditch. In addition to a well-developed moss carpet, *Ledum groenlandicum* and *Carex aquatilis* were present in abundance. The immediate substrate was that of moss remains mixed with *Carex* litter, pH 4.6. Collection from Esker is from sandy ground.

I consider my collections conspecific with authentic material of the species (TAA 68902, 110095). There is only one deviation. The marginal hairs of my specimens are shorter. Spores with confluent warts can be found in both collections, but are very rare and do not characterize the material. The original description stated the spores as being biguttulate (Kullman & Raitviir, 1977), but this is not a feature typical to *S. heterosculpturata*. When dried material is studied in lactic acid, IKI, and CB, the mature, acyanophilous spores are multiguttulate. The huge warts on maturing spores could be found in the Esker collection only.

In Kullman's (1982) study, two species are keyed close to this taxon. Of these, *S. parvispora* Moravec has more broadly ellipsoid spores (L/W 1.5) and *S. cejpaii* (Vel.) Svrček more elongate spores (L/W 2.0). Also, *S. subhirtella* Svrček has somewhat similar spores. They are broader with amoeboid warts (Kullman, 1982). Schumacher (1979) had material with roundish to angular warts, but both types of ornamentation seem to fit the original description (Svrček, 1971). The clearly dimorphic warts of *S. heterosculpturata* seem to be of sufficient character on which a distinction can be based.

#### Collection

Locality: 2528. Specimen: *Huhtinen 82/595*.  
NEWFOUNDLAND: Esker, 23-VII-1967, *Kankainen*.

#### *Scutellinia macrospora* (Svrček) Le Gal (Fig. 15)

Apothecia up to 4 mm in diameter when dried, densely beset with dark brown hairs, disc originally red, becoming yellow-orange when dried. Hairs up to 500  $\mu\text{m}$  long at the margin, 150-200  $\mu\text{m}$  in lower parts of the cup, totally brown, base up to 20  $\mu\text{m}$  wide, unforked to bifurcate, both types equally common. Spores narrowly ellipsoid to fusoid, 26-29(-32) x 12-13(-15)  $\mu\text{m}$ , L/W (1.9)2.0-2.2, filled with minute guttulae more rarely with few guttulae only, de Bary bubbles not frequent in lactic acid; ornamentation consisting of minute, mostly separate warts up to 0.5(-1.0)  $\mu\text{m}$  high, usually clearly visible in optical section. Paraphyses clavate, 2  $\mu\text{m}$  wide below, 6-9  $\mu\text{m}$  at their apices, terminal cells 30-50  $\mu\text{m}$  long.

The collection comes from the true timberline, from a humid snow bed with *Oxyria digyna* as a dominant. The substrate was humus-mixed with sand, and was most likely influenced by bands of limestone situated above. This would match Schumacher's (1978, 1979) observations, who also stated the fungus as being a possible arctic-alpine species. In Greenland, the species was found at pH 5.0 (Petersen, 1982).

Separation from *S. cejpaii* is mainly based on the more fusoidal, large, minutely ornamented spores of *S. macrospora* (Svrček, 1948, 1971). According to Schumacher, it is also smaller with a more reddish hymenium. In *S. macrospora* the number of hairs reaches the maximum of the genus, giving a characteristic appearance in the field (Le Gal, 1974). The species is new to North America.

Recently Dissing & Sivertsen (1983a) described a new species, *S. mirabilis*, which is likely to be confused with *S. macrospora*. This new taxon has an ornamentation consisting of low warts and sometimes anastomosing ridges. The perisporium is characteristic and loosens in CB. My material has a persistent perisporium even after repeated boilings.

#### Collection

Richmond Gulf, *Huhtinen 82/574*.

#### *Scutellinia scutellata* (L.: Fr.) Lamb. (Fig. 24)

This is a common species in the area occurring in a wide variety of habitats. The substrates in my collections have been wood, clay, bryophyte litter, and sandy soil. The pH range is 6.0 to 6.4.

## Collections

Localities: 2126, 2528, 2828. Specimens: *Huhtinen* 82/138, 82/185, 82/188, 82/193, 82/201, 82/283.

*Scutellinia superba* (Vel.) Le Gal. (Fig. 22)

Apothecia up to 4 mm in diameter when dried, margin sparsely fringed with hyaline hairs, disc red when fresh. Hairs up to  $350 \times 35 \mu\text{m}$ , often  $200\text{--}250 \mu\text{m}$ , apically hyaline, lower half or only basal parts with brown walls, these up to  $5 \mu\text{m}$  thick, base unforked to bifurcate. Excipular hyphae frequently with septal collars. Spores broadly ellipsoid to roundish,  $18\text{--}22 \times 14\text{--}16.5 \mu\text{m}$ , L/W 1.3(1.4), perisporium loosening in lactic acid, wall  $0.8 \mu\text{m}$  thick in mature spores, in water mounts spore wall may reach  $1.5 \mu\text{m}$  and the multiguttulate contents unite to form one globule, de Bary bubbles are present, but rare in water; ornamentation consisting of clearly confluent warts, up to  $1 \mu\text{m}$  high, but usually  $0.2\text{--}0.3 \mu\text{m}$  high, visible in optical section. Paraphyses clavate,  $3 \mu\text{m}$  wide below,  $6\text{--}9 \mu\text{m}$  at their apices, terminal cells  $20\text{--}50 \mu\text{m}$  long.

Growing on pure, unvegetated marine clay of a riverbank, pH 7.1. The ecology is somewhat different from earlier reports (Svrček, 1948; Le Gal, 1966; Schumacher, 1979), which report concentration to sandy soil. Kullman (1982) had material from peaty soil and wood. The range thus seems to be wide.

The modern concept of *S. superba* fits the present material well (Schumacher, 1979; Kullman, 1982). The partly hyaline hairs, together with the roundish spores showing loosening perisporium, result in an easy determination. This seems to be a rare species everywhere. It was previously unreported from North America.

## Collection

Locality: 3429. Specimen: *Huhtinen* 82/311.

*Trichophaea hemisphaerioides* (Mouton) Graddon (Fig. 27)

One collection comes from the same site on a clay river bank as *Trichophaea* sp. treated below. The lack of charcoal is noteworthy, because *Geopyxis carbonaria* also fruited abundantly on the site. The Schefferville collection was made from a fireplace.

Similar to earlier material (Huhtinen, 1984). Spore ornamentation was extremely delicate and can best be seen in erythrosine mounts. Many of the spores are totally smooth also in this mountant. Paraphysis apices range from normal clavate to subcapitate. Apothecial size is again intermediate between *T. hemisphaerioides* and *T. abundans* (Karst.) Boud.

## Collections

Locality: 3228. Specimen: *Huhtinen* 82/483a. NEWFOUNDLAND: Schefferville, Marble Lake, 11-VII-1967, *Heikkilä & Kankainen*.

*Trichophaea vernalis* (Vel.) Svrček (Fig. 25)

Apothecia cupulate, up to 3 mm in diameter when fresh, disc grey when fresh, yellowish when dried, outside totally dark brown. Hairs concentrated at the margin, straight and tapering, up to  $300 \mu\text{m}$  long,  $15 \mu\text{m}$  at the widest point, which is typically well above the tapering base; apices sharp to blunt, walls dark brown, septa thin to more frequently  $0.6\text{--}1.0 \mu\text{m}$  thick. Ectal excipulum of *textura globulosa*, the cells are dark brown and thick-walled at the outermost  $30 \mu\text{m}$ , up to  $30 \mu\text{m}$  in diameter; marginal cells are more pyriform, giving rise to short, blunt hairs. Medullary excipulum of *textura intricata*. Anchoring hyphae are brown, widely septate and punctate. Asci  $250\text{--}300 \times 15\text{--}20 \mu\text{m}$ , spores uniseriate, seldomly irregularly grouped at the apex, base bifurcate. Spores fusoid,  $20\text{--}26 \times 10\text{--}11 \mu\text{m}$ , L/W 2.0-2.3, in lactic acid either totally filled with small guttulae or with one large, central guttula, indistinct or lacking, uniguttulate in KOH and water mounts, always ornamented in ER, but often appearing smooth in CB, de Bary bubbles lacking; ornamentation consisting of small warts and short ridges, up to  $0.2 \mu\text{m}$  high, persistent in 5% KOH, coloring slowly in CB. Paraphyses cylindrical,  $2 \mu\text{m}$  wide below, up to  $4 \mu\text{m}$  wide at their apices, terminal cells  $40\text{--}60 \mu\text{m}$  long.

Growing gregariously on a mossy fireplace, pH 7.0.

Attention needs to be drawn to spore ornamentation. Great care should be taken when studying it in cotton blue mounts. In this mountant the spores are often seen as smooth (x1500), which is not the case as revealed by erythrosine mounts. The refracting oily contents prevent one from seeing the ornamentation that colors slowly in CB. The spores lacking multiguttulate contents are totally acyanophilous too. I consider these to be mature. Very often they appear as totally smooth. Smooth-spored collections have been cited as *T. gregaria* (Rehm) Boud. by Svrček (1948), Svrček & Kubicka (1961), Maas Geesteranus (1969a), and Breitenbach & Kränzlin (1981). However, Svrček (1948) noted rough-spored specimens amongst those with smooth spores. Whether or not these two taxa are truly separated on the basis of spore ornamentation, needs further elucidation.

A minutely rough-spored *Trichophaea* was given a varietal name "*intermedia*" by Le Gal (1937). This taxon, intermediate between *T. gre-*

*garia* and *T. pseudogregaria* (Rick.) Boud., was raised to specific rank by Svrček (1977) as *T. vernalis*. The delicate warts distinguish it from *T. pseudogregaria*. Both Kanouse (1958) and Seaver (1961a) stated the spores of *T. gregaria* to become ornamented in age. Apparently they both had *T. vernalis*.

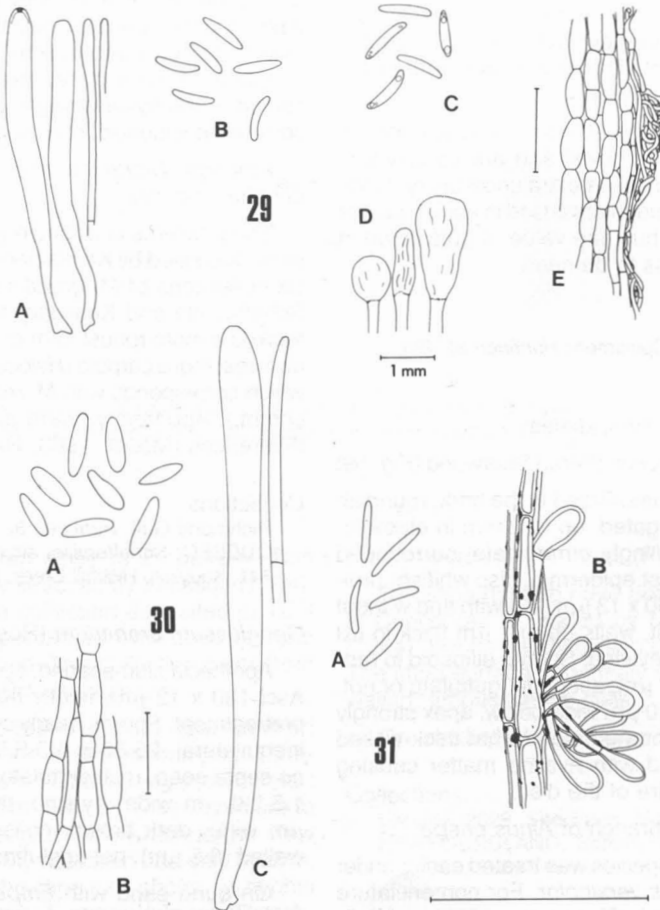
Collection

Locality: 2327. Specimen: Huhtinen 82/431.

*Trichophaea* sp. (Fig. 28)

Apothecia cupulate, up to 5 mm in diameter when fresh, disc grey, outside densely hairy. Hairs up to 500 µm long, slender, often 200-400 x 6-10 µm, up to 15 µm wide below, but bulbous base untypical, often originating from a swollen,

brown, thick-walled cell of ectal excipulum, hair wall 1.0-1.5 µm thick, dark brown, apex blunt to tapered, sometimes hyaline, septa thin. Ectal excipulum of *textura globulosa* - *textura angularis*, ca. 50 µm thick, coloring strongly in CB, ectal cells with brown walls, often reaching 30 µm in diameter. Medullary excipulum of *textura intricata*. Asci 200-250 x 10-11(-13) µm, base shallowly bifurcate. Spores ellipsoid, 17-18 x 9-10 µm, L/W (1.6-)1.7-1.8, totally smooth, also in ER where measuring up to 20.5-12 µm, ectal layers not separating in lactic acid, perisporium of persistent type, first with cyanophilous contents and two guttulae, later contents acyanophilous and multiguttulate, with one central guttula in KOH; also fresh, mature spores have multiguttulate contents (unheated water). Paraphyses cylindrical, 1.5 µm wide below, apex up to 3 µm wide.



Figures 29-31. Fig. 29. *Bryoglossum gracile*: A) asci and paraphyses, Kankainen, 2-VIII-1967; B) spores, Kankainen, 2-VIII-1967; C) spores, Kallio, 5-VIII-1967; D) apothecia, 82/571; E) stipe cortex, Kallio, 5-VIII-1967. Fig. 30. *Mitrula borealis*: A) spores; B) stipe cortex; C) ascus and a paraphysis. Fig. 31. *Heyderia abietis*: A) spores, 82/416; B) stipe cortex, 82/416 (scales 50 µm).

Found from a clay river bank, on a recent landslide. It grew abundantly together with *Geopyxis carbonaria* and *T. hemisphaerioides*.

My collection does not match any species cited in Kanouse (1958), Svrček (1948, 1979, 1981), Larsen (1980), and Dissing (1981). Its distinguishing characters are the long and rather slender hairs, cupulate and densely hairy apothecia together with the multiguttulate spores. This guttulate stage belongs to mature or nearly mature spores. It is a prominent character present in a majority of spores. Totally acyanophilous spores were not found; even the multiguttulate ones have a thin, cyanophilous perisporium.

A collection of *T. boudieri* Grelet, illustrated in Breitenbach & Kränzlin (1981), showed some affinities to the present taxon, but I found its spores to be aguttulate throughout their development. The hairs were also slightly lighter. *Trichophaea boudieri*, treated by Kanouse (1958), had spores with "dense spore content" obscuring the guttulae sometimes present. This is not likely to be conspecific with my collection.

At present, I am not able to place the material. The fact that spores swell and are usually uniguttulate in KOH, causes extra uncertainty, since knowledge about mountants used in earlier studies is often lacking. Thus, the value of guttulation in my fungus remains to be seen.

#### Collection

Locality: 3228. Specimen: *Huhtinen 82/483*.

#### Phacidiales

##### *Propolymyces farinosus* (Pers.) Sherwood (Fig. 59)

Apothecia flat, immersed in the bark, roundish to irregularly elongated, up to 2 mm in diameter when dried, seemingly emarginate, surrounded by lobate, torn host epidermis, disc whitish, pruinose. Asci 150-160 x 13  $\mu\text{m}$ , IKI- with and without KOH pretreatment, walls up to 1  $\mu\text{m}$  thick in IKI and often slowly reviving. Spores ellipsoid to reniform, 18-25 x 6-7  $\mu\text{m}$ , aseptate, guttulate or not. Paraphyses 1.5-2.0  $\mu\text{m}$  wide below, apex strongly branched and contorted, somewhat thick-walled (0.5  $\mu\text{m}$ ), covered with hyaline matter causing the pruinose nature of the disc.

On corticated branch of *Alnus crispa*.

This common species was treated earlier under the name *Propolis versicolor*. For nomenclature one should consult Sherwood (1977b). *Stictis rhodoleuca* Sommerf. on cones of *Pinus* seems to be closely related and is said to differ in its slightly thick-walled spores measuring 18-19 x 7-8  $\mu\text{m}$  (Sherwood, 1977a). But the present material

indicates that spores within that size range have a 0.8  $\mu\text{m}$  thick wall which becomes thinner when the spores mature (observed in lactic acid).

#### Collection

QUÉBEC: Kuujjuaq, Highfall Creek, 2-VIII-1967, *Kankainen*.

#### Helotiales

##### GEOGLOSSACEAE

##### *Bryoglossum gracile* (Karst.) Redhead (Fig. 29)

Apothecia slenderly stipitate, pileus clavate to capitate, margin with white floccules, scattered on the stipe. Cells of inner stipe cortex up to 15  $\mu\text{m}$  wide, narrower near surface (10  $\mu\text{m}$ ), which is sparsely covered with gelatinized hyphae, occasionally forming floccules, septa may have septal collars in various amounts. Asci 75 x 6  $\mu\text{m}$ , deep IKI blue without KOH pretreatment, base inconspicuously bifurcate. Spores narrowly cylindrical-subfusoid, 9.5-12.5 x 2.0-2.5  $\mu\text{m}$ , aseptate to uniseptate, hyaline, often slightly curved. Paraphyses straight, cylindrical to apically somewhat widened, reaching 3  $\mu\text{m}$  in width.

Amongst *Dicranum majus*, *Bryum* and unidentified mosses.

The problems surrounding *Mitruha rehmi* Bres. were discussed by Kankainen (1969). In her study, six collections of *M. gracilis* were reported from Schefferville and Kuujjuaq. In northern Finland, there is a more robust form of this fungus, growing on forest moss carpets (*Hylacomium*, *Pleurozium*), which corresponds with *M. rehmi* (Ohenoja, pers. comm.). Apparently, there are no microscopical differences (Moser, 1963; Rahm, 1966).

#### Collections

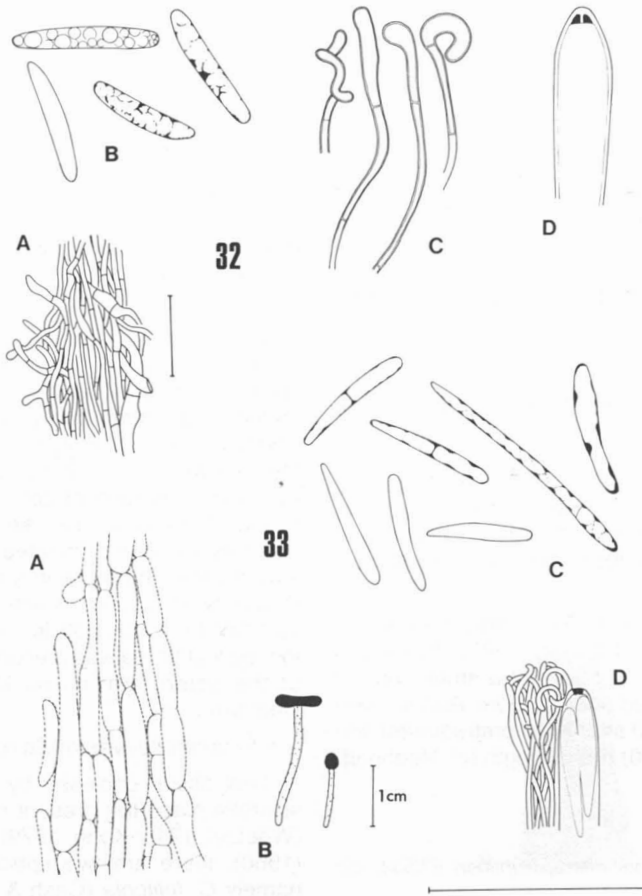
Richmond Gulf, *Huhtinen 82/571*.

QUÉBEC: Schefferville, airport, 5-VIII-1978, *Kallio 141*; Kuujjuaq, Highfall Creek, 2-VIII-1967, *Kankainen*.

##### *Geoglossum arenarium* (Rostr.) Lloyd (Fig. 32)

Apothecia club-shaped, up to 3 cm high, black. Asci 130 x 12  $\mu\text{m}$ , faintly IKI blue without KOH pretreatment. Spores nearly cylindrical, somewhat inequilateral, 25-35 x 4.0-5.5(-6.0)  $\mu\text{m}$ , hyaline, no septa seen, multiguttulate in CB. Paraphyses 1.5-2.0  $\mu\text{m}$  wide, hyaline, thin-walled below; 3  $\mu\text{m}$  wide, dark brown, coiled, somewhat thick-walled (0.5  $\mu\text{m}$ ), not agglutinated at their apices.

On dune sand with *Empetrum nigrum*, *Vaccinium vitis-idae* and *Potentilla tridentata*, pH 4.9. Recently, Nitare (1982) stressed the apparent coexistence of *G. arenarium* and *Empetrum nigrum*. His view is strongly supported by the numerous collections in TUR, ca. eighty percent of



Figures 32-33. Fig. 32. *Geoglossum arenarium*: A) stipe cortex; B) spores; C) paraphyses; D) ascus. Fig. 33. *Sarcoleotia globosa*: A) stipe cortex; B) apothecia in fresh condition; C) spores; D) ascus and paraphyses (scales 50  $\mu$ m).

which were collected close to *Empetrum*. This feature was already stressed by Eriksson (1964). In only one Finnish collection deposited in TUR was the lack of *Empetrum* from the collection site specifically mentioned. This collection came from a site having only *Calluna vulgaris*.

Recently, both Nitare (1981) and Benkert (1983) discussed the features bringing *Thuemenidium* Kuntze very close to *Geoglossum* Pers.: Fr. The former author reduced *Thuemenidium* to synonymy with *Geoglossum*, which is the view also adopted here. My collection had only hyaline, aseptate spores. The stipe axis shows no hyphal dimorphism as seen in *T. atropurpureum* (Batsch: Fr.) O. Kuntze (cf. Maas Geesteranus, 1964).

Collection

Locality: 2527. Specimen: Huhtinen 82/579.

*Heyderia abietis* (Fr.) Link (Fig. 31)

The stipe hyphae have deeply staining septa in Congo red as stated by Maas Geesteranus (1964), but no septal collars could be observed. The stipe surface is densely covered with thick-walled, ampullaceous cells.

On needles of *Picea glauca*.

Collections

Locality: 2829. Specimen: Huhtinen 82/416. NEWFOUNDLAND: Schefferville, Astray Lake, 4-VIII-1967, Kankainen.

*Mitrula borealis* Redhead (Fig. 30)

Apothecia with a cylindrical pileus, 7 mm high when dried, stipe 10 mm long, totally smooth. Asci 135 x 9  $\mu$ m, clearly IKI blue without KOH



pretreatment, reaction appearing as two thick lines. Spores elliptical to broadly cylindrical, 11-14 x 3-4  $\mu\text{m}$ , similar in hymenium and on stipe, not found to produce septa. Paraphyses straight, apex 3  $\mu\text{m}$  wide.

Growing on moist *Picea* litter.

Comparison to Finnish material of *Mitruia paludosa* Fr. showed a clear-cut difference in spores, as stated by Redhead (1977b). All Finnish specimens studied for comparison had nearly cylindrical, often slightly curved spores measuring 11-17 x 2-3  $\mu\text{m}$ .

#### Collection

QUÉBEC; Schefferville, Hanas Lake, 22-VII-1978, Kallio 13.

#### *Neolecta vitellina* (Bres.) Korf & Rogers

On a mixed moss/lichen carpet with young *Picea glauca*, pH 3.8. The other collection was found from a nearby deciduous thicket; moss carpet, pH 4.2.

As in earlier material, the spores were found to produce conidia (Huhtinen, 1982). There was no budding within the asci, but a small percent of the free spores had one conidium. Asci showed faint blue walls in IKI after KOH pretreatment and measured 60-80(-90)  $\mu\text{m}$  in length (cf. Redhead, 1977a).

#### Collections

Locality: 2528. Specimens: Huhtinen 82/534, 82/605.

#### *Spathularia flavida* Pers.: Fr.

Mossy *Picea mariana* site, amongst *Pleurozium schreberi*, pH 3.8.

#### Collection

Locality: 3429. Specimen: Huhtinen 82/464.

### SCLEROTINIACEAE

#### *Ciborinia* sp. (Fig. 34)

Apothecia cupulate to discoid, with a very long stipe, disc up to 5 mm in diameter when dried, apothecia medium brown throughout, arising singly from the sclerotium, sterile surfaces minutely and densely tomentose; stipe slender 1.5 cm x 160  $\mu\text{m}$  when dried, lacking rhizoids at the base. Ectal excipulum of light brown textura angularis, ca. 100  $\mu\text{m}$  thick, cells 10-15  $\mu\text{m}$  in diameter near outer parts, longer and elongated inwards, projecting towards surface, changing gradually to medullary excipulum. Surface with hyaline, unicellular, smooth tomentum hyphae, up to 70  $\mu\text{m}$  long and 5  $\mu\text{m}$  wide, rising from the numerous

hyphae running superficially. The medullary excipulum composed of light brown textura intricata, hyphae 6-8  $\mu\text{m}$  wide, at places running parallel to the surface, very soft in dried material; subhymenium of dark brown textura intricata. Asci 150 x 10  $\mu\text{m}$ , clearly IKI blue without KOH pretreatment, reaction appearing as two thin lines. Spores elliptic-inequilateral, 9-11 x 4-5  $\mu\text{m}$ , hyaline, aseptate, regularly with one guttula at each end. Paraphyses narrowly cylindrical, 2-3  $\mu\text{m}$  wide, not exceeding the asci, terminal cells 30-60  $\mu\text{m}$  long.

Sclerotium tuberoid, 4-8 x 2-3 mm, 1 mm thick, black, enclosing leaf tissue, not restricted to veins. Rind 100  $\mu\text{m}$  thick on the upper surface, 20  $\mu\text{m}$  on the lower, rather fragile, black, frequently with inward thickenings reaching 300  $\mu\text{m}$  in thickness. Medulla white or clearly brownish to the naked eye and consisting of contorted and deformed hyphae forming sponge-like tissue, closer to the rind they are normal, inflated, 5-10  $\mu\text{m}$  wide. The inward thickenings are surrounded by darker, more columnar structures, which may be again surrounded by a blackish line in the medulla. Deformed leaf tissue was present at the lower portion of the sclerotium as dark brown, columnar structures.

On buried leaves of *Salix planifolia*.

Leaf tissue enclosed by the well-developed sclerotia place the present material in *Ciborinia* (Whetzel, 1945; Kohn, 1979). According to Batra (1960), there are two species attacking *Salix*, namely *C. foliicola* (Cash & Davidson) Whetzel and *C. wisconsinensis* Batra. Judging from the existing descriptions, neither species is identical with my collection which is characterized by a tomentose surface, dark brown subhymenium, and sclerotial structure. *Ciborinia filipes* Hennings is also a species found on *Salix*, but a much smaller one (Kohn, pers. comm.).

The value of the tomentum hyphae can of course not be evaluated from a single, scanty collection. These hyphae are not as prominent as those in *Sclerotinia hirtella* (Boudier, 1905-10: Pl. 471), but they are visible sub lente. Similar hyphae seem to be present, at least to some extent, in *C. gracilis* (Clem.) Whetzel. Batra & Korf (1959) characterized the species as being smooth, but in Fig. 2 they illustrated short hyphae borne similarly to the present taxon. A hairy stipe is typical to *C. pseudobifrons* Whetzel, but these hairs do not occur on the cup (Groves & Bowerman, 1955). The excellent description of *C. hirsuta* Kohn & Korf suggests a different taxon (Kohn, 1982).

Sectioned sclerotia showed inward thickenings of the rind. They are surrounded by a zone struc-

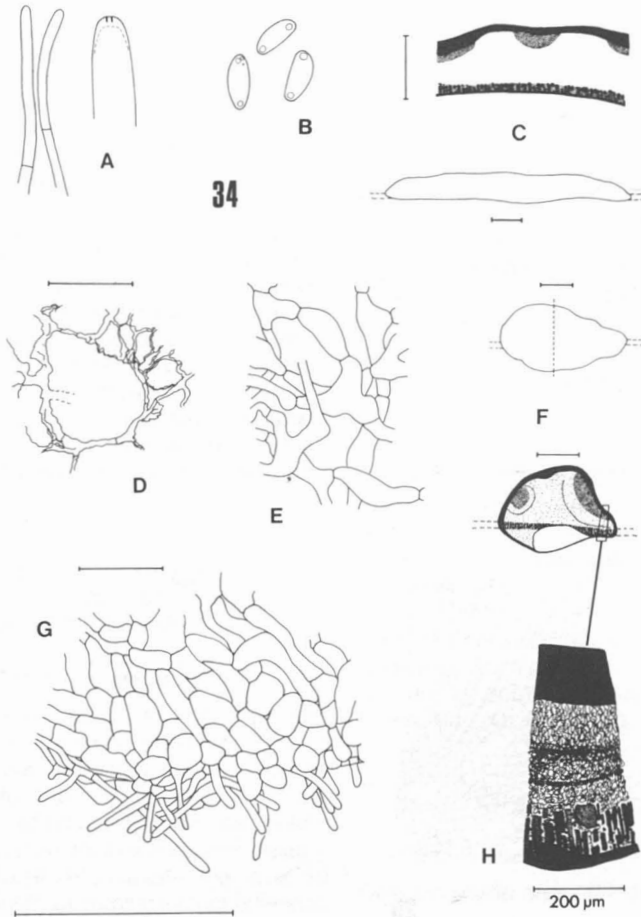


Figure 34. *Ciborinia* sp.: A) ascus and paraphyses; B) spores; C) long and narrow sclerotium with a longitudinal section; D) sclerotium medulla; E) hyphae closer to the sclerotial rind; F) roundish sclerotium with a transverse section; G) ectal excipulum; H) section from margin of sclerotium showing upper and lower rind, medulla, and enclosed leaf tissue (scales 50  $\mu\text{m}$ , for C and F 1 mm).

turally different from the rest of the medulla. They possibly foretell development of the apothecia.

#### Collection

Locality: 2528. Specimen: Huhtinen 82/179.

#### *Poculum firmum* (Pers.: Fr.) Dumont (Fig. 38)

Apothecia cupulate, clearly stipitate, up to 6 mm in diameter when dried, disc medium brown when fresh, outside concolorous except for the blackish stipe base, the lower flanks are especially minutely tomentose. The ectal excipulum has a ca. 25  $\mu\text{m}$  thick, strongly gelatinized layer. Covering layer of brown, moderately thick-walled hyphae, either parallel to the surface or strongly distorted. Inside the gelatinized layer is an inconspicuous layer of narrow hyphae running par-

allel to the surface. The change to medullary excipulum is gradual, this is composed of faint brown textura intricata, hyphae 5  $\mu\text{m}$  wide, with scattered, thick-walled, strongly staining hyphae. Subhymenium brownish. Asci IKI blue without KOH pretreatment, reaction appearing as two thin, distant lines and a basal and apical ring. Spores elliptic-fusoid, inequilateral, 20-22 x 4.5-5.0  $\mu\text{m}$ , finally 3-5-septate, producing apical conidia. Paraphyses cylindrical, wall 0.6-0.8  $\mu\text{m}$  thick.

On twigs of *Alnus crispa*. Collected from the true timberline.

The collection is conspecific with the earlier material (Huhtinen, 1984). Strong gelatinization has resulted in loss of structure of the ectal excipulum.

## Collection

Richmond Gulf, *Huhtinen 82/550*.

## ORBILIAACEAE

*Orbilia xanthostigma* (Fr.: Fr.) Fr.

Apothecia minute, dull yellow. Basal excipulum of *textura globulosa-textura angularis*, mixed inward with inflated hyphal elements. Asci 24-32 x 3  $\mu\text{m}$ , IKI- even after KOH pretreatment, base 1  $\mu\text{m}$  wide to filiform, bifurcate. Spores bean-shaped to allantoid, 3.0 x 1.0  $\mu\text{m}$ , possibly with a minute guttula at each end. Paraphyses 1.5  $\mu\text{m}$  wide below, capitate, apex 2-3  $\mu\text{m}$  wide.

On decorticated wood of *Larix laricina*.

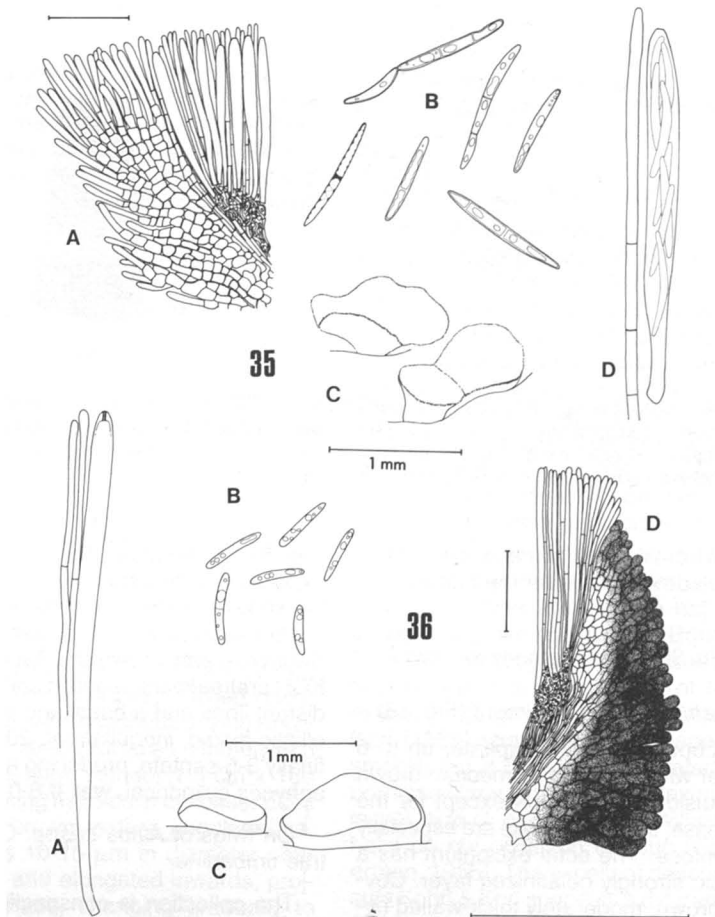
## Collection

Locality: 2732. Specimen: *Huhtinen 82/458*.

## DERMATEACEAE

*Mollisia ramealis* (Karst.) Karst. (Fig. 35)

Apothecia gregarious, erumpent, turbinate with a narrowing base, up to 0.8 mm in diameter when dried, disc flat to convex, ochraceous yellow when fresh, becoming darker yellow when dried, outside light brown, margin whitish, minutely fimbriate, the gregarious apothecia may become confluent. Ectal excipulum of brown *textura globulosa - textura angularis*, outermost cells more hyaline, ending with hyaline, aseptate to one-septate, hyphoid hairs, apical cells measuring up to 55 x 4  $\mu\text{m}$ , hairs present at the basal parts too, becoming 10-13  $\mu\text{m}$  long. Medullary excipulum of very loose, brownish *textura intricata*, running parallel near ectal excipulum. Asci 90-100 x 6-8  $\mu\text{m}$ , pore outlined in IKI without KOH pretreatment. Spores narrowly fusoid, often inequilateral and curved,



Figures 35-36. Fig. 35. *Mollisia ramealis*: A) margin, 82/355; B) spores of 82/355; C) apothecia, 82/355; D) ascus and a paraphysis, 82/355. Fig. 36. *M. ventosa*: A) ascus and paraphyses; B) spores; C) apothecia; D) margin (scales 50  $\mu\text{m}$ ).

20-28 x 1.5-2.0  $\mu\text{m}$ , typically aseptate or appearing as one-septate through a medial plasma bridge; when truly 1-3-septate, then already germinating and thick-walled; the spores may also be attached in a chainlike manner; multiguttulate in CB and IKI. Paraphyses cylindrical, 3-4  $\mu\text{m}$  wide, somewhat exceeding the asci, densely septate below, septal intervals 10-15  $\mu\text{m}$ .

Five of the collections are from *Alnus crispa*, two may be on twigs of *Salix*.

This material agrees well with the description of Dennis (1950). He mentioned the yellow color released in KOH, which I could not verify. This species was found to be common in the deciduous thickets around Poste-de-la-Baleine. It probably was not previously recorded from North America.

#### Collections

Localities: 2828, 2829, 2929. Specimens: Huhtinen 82/214, 82/225, 82/305, 82/335. QUÉBEC: Kuujuaq, Highfall Creek, 2-VIII-1967, Kankainen; Schefferville, Attikamagen Lake, 5-VIII-1967, Kankainen. NEWFOUNDLAND: Schefferville, Marble Lake, 12-VII-1967, Kankainen.

#### *Mollisia ventosa* (Karst.) Karst. (Fig. 36)

Apothecia pulvinate with a convex hymenium, up to 2 mm in diameter when dried, separate to confluent, disc now brownish yellow, outside blackish, except for the margin, which is of hymenial color and not raised. External excipulum composed of dark brown *textura angularis* - *textura prismatica*, outermost cells clavate, this layer 80  $\mu\text{m}$  thick below, rapidly becoming thinner upwards, lacking or composed of totally hyaline cells at the level of ascus tips. This layer first becoming hyaline inward, gradually changing to *textura intricata*. Asci 100-110 x 5-6  $\mu\text{m}$ , very faintly IKI blue without KOH pretreatment, with two thick lines or a basal and apical ring after KOH. Spores uniseriate, cylindrical to somewhat tapering, often curved, 11-16 x 2  $\mu\text{m}$ , mostly aseptate, may become one-septate when ca. 13  $\mu\text{m}$  long, hyaline, regularly multiguttulate. Paraphyses cylindrical, apex widened or not, seldom capitate, 1.5-2.5  $\mu\text{m}$  wide below, 2.0-3.5(-5.0)  $\mu\text{m}$  at the apex, septate.

On rather soft, decayed wood.

This collection was found to be identical with Karsten's (1871) material (Fungi Fenn. 733). An amended description of that collection was offered by Dennis (1950), and a characteristic illustration of the species can be found in Breitenbach & Kränzlin (1981). *Mollisia ventosa* is previously unreported from North America.

#### Collection

Locality: 3228. Specimen: Huhtinen 82/487.

#### *Pyrenopeziza* sp. (Fig. 39)

*Mollisia atrata* (Pers.: Fr.) Karst.

Apothecia sessile, cupulate, up to 200  $\mu\text{m}$  in diameter when dried, blackish with a white margin. Ectal excipulum of dark brown *textura globulosa* - *textura angularis*, ca. 30  $\mu\text{m}$  thick on the flanks. Margin beset with brown, cylindrical to slightly clavate, thin-walled, 2-3-septate hairs, 3-5  $\mu\text{m}$  wide below, up to 6  $\mu\text{m}$  wide at their apices and up to 60  $\mu\text{m}$  long; hairs by the hymenium similar but hyaline. Medullary excipulum of hyaline, small-celled *textura angularis*. Asci 35 x 4  $\mu\text{m}$ , IKI blue without KOH pretreatment. Spores cylindrical-subfusoid, 8 x 1.0-1.8  $\mu\text{m}$ , aseptate. Paraphyses cylindrical, 1-2-septate, sometimes slightly tapering at their apices, not exceeding the asci.

On dead stems of *Heracleum maximum*.

This collection is morphologically identical with Karsten's (1871) material on *Anthriscus sylvestris*. But this broad concept of *Mollisia atrata* (Pers.: Fr.) Karst. was later treated as being too wide by Nannfeldt (1932) and Hütter (1958). As the species concept of these dark fungi is still far from clear, I am content with referring my collection as an apiaceous form of *M. atrata*. In both collections studied, the apothecia were totally superficial due to the ruptured epidermis.

#### Collection

Locality: 3429. Specimen: Huhtinen 82/160a.

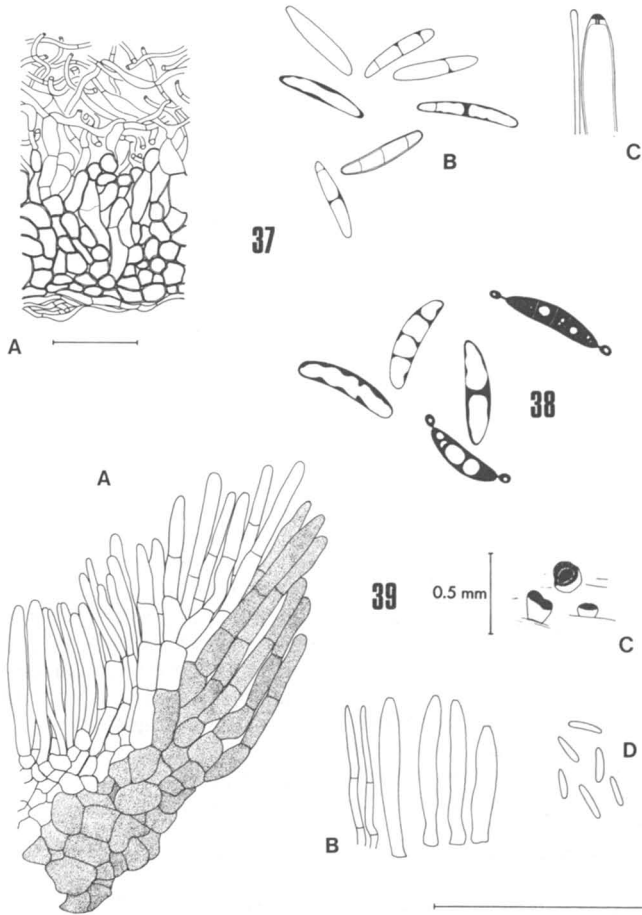
#### HYALOSCYPHACEAE

#### *Dasyscyphella nivea* (Hedw.: Fr.) Raitv.

These collections are conspecific with those cited earlier (Huhtinen, 1984). The description deserves the following additions: disc white to faint yellow when fresh, light yellow when dried; stipe ectal excipulum of *textura porrecta*, and *textura prismatica* - *textura angularis* on flanks, cells hyaline; asci 50-55 x 4  $\mu\text{m}$ ; spores 7-10(-11) x 1.5-2.0  $\mu\text{m}$ , aseptate, with two or three guttulae in CB; paraphyses clearly lanceolate, 1-2-septate, exceeding the asci by 20-30  $\mu\text{m}$ , walls may be thickened.

All collections come from woody stems of *Rubus idaeus* buried in litter.

These collections represent the taxon called *D. crystallina* (Fuckel) Raitv., now synonymized with *D. nivea* by Raitviir (1977b). Although the material shows variation in width of paraphyses (3-5  $\mu\text{m}$ ), the cylindrical ones characterizing *D. nivea* s. str. are lacking. As both taxa were previously unreported from subarctic locations, it will be interesting to see if the taxon with cylindrical paraphyses also occupies this zone. If geographical or substratal isolation are proven, then the



Figures 37-39. Fig. 37. *Ascocoryne sarcoides*: A) part of excipulum; B) spores; C) ascus and a paraphysis. Fig. 38. *Poculum firmum*: spores. Fig. 39. *Pyrenopeziza* sp. (*Mollisia atrata*): A) margin; B) asci and paraphyses; C) apothecia; D) spores (scales 50  $\mu$ m).

value of these two taxa should once more be evaluated.

Collections

Locality: 2828. Specimens: *Huhtinen* 82/182, 82/213, 82/302.

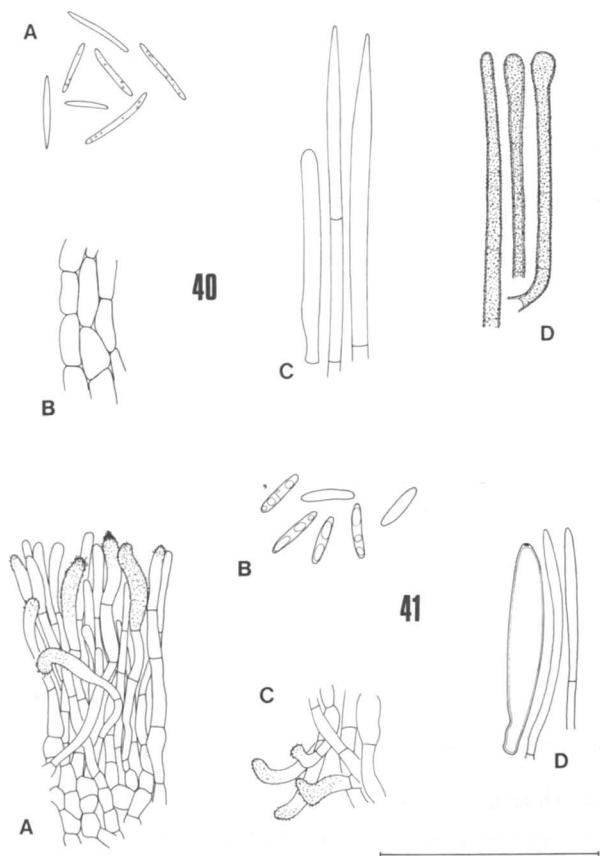
*Cistella grevillei* (Berk.) Raschle (Fig. 41)

Apothecia urceolate, up to 200  $\mu$ m in diameter when dried, light yellow, color somewhat darker when dried, hairs white. Hairs up to 35 x 5  $\mu$ m, hyaline, 1-2 -septate, basally smooth, apically smooth or mostly granulated, straight to curved at the margin, shorter and strongly curved on lower flanks, the spine-like granules up to 2  $\mu$ m long at the apex. Ectal excipulum of *textura prismatica*, cells 8-10 x 4-6  $\mu$ m. Asci 45-55 x 6-8  $\mu$ m, IKI blue without KOH pretreatment, reaction

appearing as two lines. Spores cylindrical-subfusoid, 9-13(-14) x 2.0-2.5  $\mu$ m, aseptate or rarely one-septate, often with 3-4 guttulae. Paraphyses very narrowly lanceolate, 2.0-2.5  $\mu$ m wide, slightly exceeding the asci. Apothecia dull and dark under UV light, hairs violaceous at the margin.

On stems of *Heracleum maximum*.

Here *C. grevillei* is treated in a wider sense outlined by Raschle (1978), who synonymized *Dasyscyphus aconiti* (Rehm) Dennis, *Pezizella hungarica* Rehm, and *Clavisdisculum graminicola* Raitv. with the present species. The grounds were the obvious continuum in those characters previously stressed: size of asci and spores, and shape of paraphyses. Accordingly, *Dasyscyphus humuli* (Phill.) Dennis, *D. occulta* (Ces.) Dennis and *Discocistella micacea* (Pers.: Fr.) Svrček should perhaps be reduced to synonyms (cf.



Figures 40-41. Fig. 40. *Lachnum altaicum*: A) spores; B) ectal excipulum; C) ascus and paraphyses; D) hairs. Fig. 41. *Cistella grevillei*: A) margin; B) spores; C) hairs from lower parts of the cup; D) ascus and paraphyses (scale 50  $\mu\text{m}$ ).

Svrček, 1962; Dennis, 1963). My earlier view, stating *C. grevillei* as unreported for the continent, is erroneous, since *Peziza urticana* Peck is a conspecific taxon (Dennis, 1963; Huhtinen, 1982).

The narrow concept of Raitviir (1970, 1978) is in clear contrast to that above. He separates the following taxa on the basis of differences in spore width and length, ascus length, or different substrates: *C. hungarica* (Rehm) Raitv., *C. graminicola* (Raitv.) Raitv., *C. orientalis* Raitv., *C. tianshanica* Raitv., *C. turkomanica* Raitv., and *C. tuvensis* Raitv. Out of these segregates, *C. orientalis* is distinguished by its longer spores which measure 10.6-12.1 x 1.8-2.3  $\mu\text{m}$ . These match the present collection.

Raschle (1978) also included broad variation in form and coloring of the apothecia in his concept of *C. grevillei*. The small, light and urceolate apothecia in this collection are different from the more sessile and darker yellow apothecia reported

earlier from the same substrate (Huhtinen, 1982). However, also minute, urceolate apothecia can be found among the larger and discoid forms. Their microscopical features are alike. Thus, form and color are subject to broad variation during ontogeny. The differences between these two collections lie in the hairs, which in the earlier collection had sparse and small granules only.

#### Collection

Locality: 2528. Specimen: Huhtinen 82/167.

*Hyalopeziza corticicola* (Dennis) Raitv. (Fig. 57)

Apothecia cupulate with a narrow base, up to 1.5 mm in diameter when dried, outside brown, but concealed with abundant, long, hyaline hairs. Hairs up to 230  $\mu\text{m}$  long, frequently reaching 170  $\mu\text{m}$ , 2.5-4.0  $\mu\text{m}$  wide, apically somewhat tapering or even widened, base narrow, smooth for their whole length, often with bulbous thickenings, septa

thin, occurring at ca. 20  $\mu\text{m}$  intervals, up to 9-septate, pseudosepta lacking, apex thin-walled, wall otherwise 1  $\mu\text{m}$  thick, hyaline, dextrinoid, reaction weaker at the apex, not losing their structure in 40 % KOH. Ectal excipulum of dark brown textura prismatica. Asci 25-28 x 4  $\mu\text{m}$ , clearly IKI blue without KOH pretreatment, reaction appearing as two close, thick lines. Spores cylindrical-subfusoid, 5-7 x 1.0-1.5  $\mu\text{m}$ , aseptate. Paraphyses cylindrical, 1  $\mu\text{m}$  wide, equalling the asci.

On corticated twig of *Myrica gale*.

This easily recognized species is possibly confined to *Myrica*. There is only one minor deviation from existing treatments, namely that the hairs are truly multiseptate (cf. Raitviir, 1970; Raschle, 1977; Dennis, 1981). According to Raschle, type material shows two-septate hairs. The curious, bulbous thickenings on hairs are a new character. *Hyalopeziza alni* Müller is close but differs in the substrate, longer spores and asci.

The type collection seems to be the only published record. The species is new to North America.

#### Collection

Locality: 2828. Specimen: Huhtinen 82/306b.

#### *Lachnellula arida* (Phill.) Dennis

The externally brown apothecia have bright yellow discs. Ectal excipulum of textura angularis, covered with brown, thick-walled, granulated hairs. Asci 53-60 x 6.0-7.5  $\mu\text{m}$ , apex rounded. Spores ellipsoid, 6-8 x 3-4  $\mu\text{m}$ , aseptate. Paraphyses cylindrical.

On corticated, small twigs and bark of *Picea mariana*.

Previously reported from Schefferville and Churchill Falls (Huhtinen, 1982).

#### Collections

Locality: 2528. Specimen: Huhtinen 82/148, 82/149.

*Lachnum altaicum* (Raitv.) comb. nov. (Fig. 40) = *Dasyscyphus altaicus* Raitv., Eesti NSV Tead. Akad. Toim., 26: 5 (1977).

Apothecia slenderly stipitate, up to 500  $\mu\text{m}$  in diameter when dried, externally white, faint yellowish when dried, disc faint yellow when fresh; stipe up to 600  $\mu\text{m}$  long. Hairs reaching 80  $\mu\text{m}$  at the margin, shorter below, hyaline, 2.5-3.5  $\mu\text{m}$  wide below, typically and clearly widened to capitate at apices, reaching 5.5  $\mu\text{m}$  in width, scattered cylindrical hairs also present, 2-4 -septate, walls thin, totally and minutely granulated, only the ex-

treme apices may occasionally be devoid of granules, no crystals or resinous matter were present. Ectal excipulum of hyaline textura prismatica, cells 12-15 x 4-6  $\mu\text{m}$  near the margin. Asci 49-55 x 4.0-4.5  $\mu\text{m}$ . Spores narrowly cylindrical-subfusoid to fusoid, straight to slightly curved and inequilateral, 13-19 x 1.0-1.8  $\mu\text{m}$ , aseptate, multiguttulate in CB. Paraphyses lanceolate, 2.8-4.0  $\mu\text{m}$  wide, often two-septate, exceeding the asci by 10-20  $\mu\text{m}$ , terminal cells 40-50  $\mu\text{m}$  long.

On old stems of *Heracleum maximum*.

Among the herbicolous species, *L. altaicum* is characterized by its long stipitate apothecia and by long spores. Originally, it was reported from Kazakhstan, Tuva, Kirghizia, and from the Island of Sakhalin and is new to North America.

I place this species close to *Lachnum nudipes* (Fuckel) Nannf. In addition to the difference in spore size, the paraphyses of the latter species have sharper apices. In Finnish collections of *L. nudipes*, the crystals amongst hairs are far more common than just occasional (cf. Dennis, 1949).

#### Collection

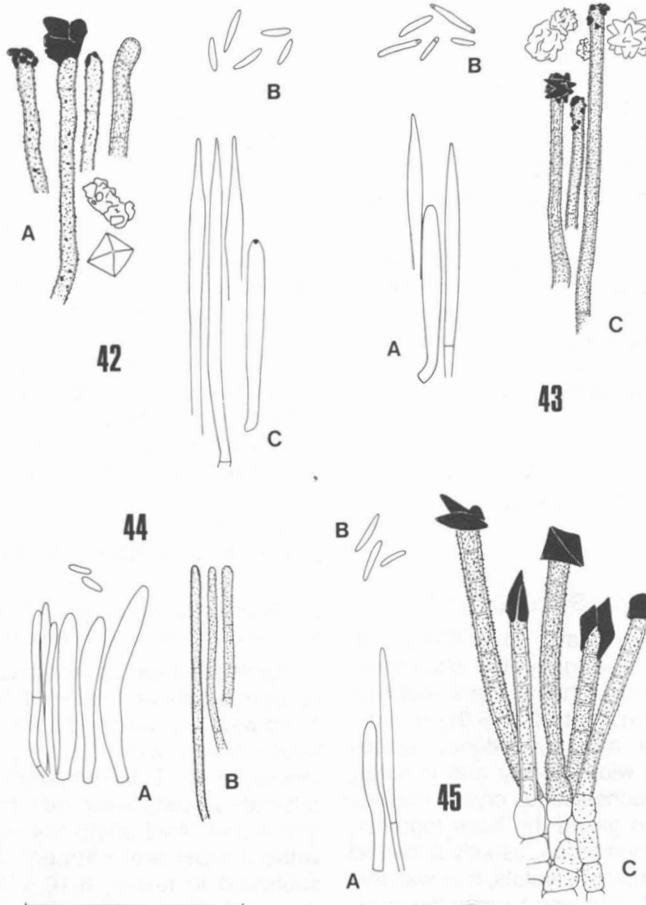
Locality: 3429. Specimen: Huhtinen 82/159.

#### *Lachnum bicolor* (Bull.: Fr.) Karst.

The shortly stipitate apothecia bear over 200  $\mu\text{m}$  long, 3  $\mu\text{m}$  wide, granulated hairs with 1  $\mu\text{m}$  thick walls and copious apical crystals. A lanceolate tip and septal thickness are also typical. Following annotations should be noted. Ectal excipulum of textura angularis-textura globulosa below, upwards gradually changing to textura prismatica, showing clearly thickened walls, 1  $\mu\text{m}$  thick in CB, not swelling in KOH. Medullary excipulum changing from textura porrecta in stipe to textura intricata in cup, yellow when dried, cells of textura intricata occasionally swollen. Asci IKI blue without KOH pretreatment. Paraphyses may be somewhat thick-walled in CB.

Both on decorticated parts and cortex of twigs of *Alnus crispa*, *Betula glandulosa*, and *Salix* sp. In previous material, the substrate for one collection was erroneously reported as being *Picea* (Huhtinen, 1982). The annotations on the specimen are in error, as kindly suggested to me by Dr. Nannfeldt. The substrate is either *Salix* or *Alnus*.

There is little variation within this material. Collection 82/170 on *Salix* has more regular textura prismatica in the ectal excipulum. Clearly thickened cell walls seem to be an unreported feature in this species and its varieties (Nannfeldt, 1942; Dennis, 1949; Müller & Dennis, 1959; Hein, 1980; Arendholz & Sharma, 1983). The record of *L.*



Figures 42-45. Fig. 42. *Lachnum clandestinum*: A) hairs and crystals, 82/160; B) spores of 82/160; C) ascus and paraphyses, 82/160. Fig. 43. *Dasyscyphus clavigerus*: A) ascus and paraphyses; B) spores; C) hairs and crystals. Fig. 44. *L. papyraceum*: A) asci, spores and paraphyses; B) hairs. Fig. 45. *L. cruciferum*: A) ascus and a paraphysis, 82/306; B) spores of 82/306; C) margin, 82/306 (scale 50  $\mu\text{m}$ ).

*bicolor* from Hokkaido with gelatinized excipulum, narrow paraphyses and herbicolous substrate is, in fact, *Dasyscyphus sinegoricus* Raitv. (Otani, 1967; Raitviir, 1976). As many of the collections cited in this paper show, thick-walled excipular cells are not so rare in the Hyaloscyphaceae.

#### Collections

Localities: 2427, 2528, 2828, 3429. Specimens: Huhtinen 82/135, 82/170, 82/229, 82/276, 82/303.

#### *Lachnum calyculiforme* (Schum.: Fr.) Karst.

On twigs of *Alnus crispa*, *Populus tremuloides*, and on driftwood.

Identical material was treated and illustrated by the author earlier (Huhtinen, 1984), and problems surrounding *L. calyculiforme* and *Dasys-*

*cyphus populicola* (Seaver) McKnight were discussed. None of the present collections exuded purple dye in KOH.

#### Collections

Localities: 2527, 2528, 2929, 3429, 3530. Specimens: Huhtinen 82/96, 82/133, 82/177, 82/259, 82/314.

#### *Lachnum clandestinum* (Bull.: Fr.) Karst. (Fig. 42)

Apothecia stipitate, up to 500  $\mu\text{m}$  in diameter when dried, disc light yellow when fresh, outside densely hairy, brown, white-powdered sub lenta. Hairs brown, up to 130 x 3(-4)  $\mu\text{m}$ , moderately thick-walled (0.5  $\mu\text{m}$ ), granulated throughout, apical cell paler and inflated, frequently bearing copious crystal masses, also loose crystals abundant among hairs, the two uppermost septa



are often close, no dye exuded in 5% KOH. Asci 40-47 x 4  $\mu\text{m}$ , IKI blue without KOH pretreatment. Spores cylindrical-subfusoid to fusoid, 6-10 x 1.0-1.5  $\mu\text{m}$ , aseptate. Paraphyses clearly lanceolate, 3-4  $\mu\text{m}$  wide, often apically sharply tapering, one-septate below, more rarely with two basal septa, exceeding the asci by 20-30  $\mu\text{m}$ .

On lying stems of *Heracleum maximum* and *Chamaenerion angustifolium*.

This is identical in gross morphology with *L. calyculiforme*, but smaller. Hairs and spores are also somewhat smaller. This species is capable of growing both on herbaceous and more woody (*Rubus*) substrates. Seaver (1961b) listed *L. clandestinum* among the doubtful and excluded species.

#### Collections

Localities: 2528, 3429. Specimens: Huhtinen 82/160, 82/176.

#### *Dasyscyphus clavigerus* Svrček (Fig. 43)

Apothecia shortly stipitate, up to 600  $\mu\text{m}$  in diameter when dried, disc light yellow when fresh, externally white, densely hairy. Hairs reaching frequently 60-80  $\mu\text{m}$  in length, 2.5(-3.0)  $\mu\text{m}$  wide, typically with rather abruptly widened apices reaching 3.5  $\mu\text{m}$  in width, totally and minutely granulated, bearing conspicuous crystal masses at their apices, often gluing the hairs together, squash mount with numerous, usually spherical and asteroid free lumps of crystals, hair wall thin to 0.5  $\mu\text{m}$  thick in CB, reaching 1  $\mu\text{m}$  at the apex, septa thin. Ectal excipulum of hyaline textura prismatica, cells 11-16 x 4-8  $\mu\text{m}$  near the margin. Asci 40 x 4  $\mu\text{m}$ , faintly IKI blue without KOH pretreatment. Spores narrowly cylindrical-subfusoid, 6-8 x 1  $\mu\text{m}$ , aseptate, frequently with one guttula at each end. Paraphyses clearly lanceolate, 3-4  $\mu\text{m}$  wide, one-septate at the base, exceeding the asci by 20-30  $\mu\text{m}$ .

On lying stems of *Chamaenerion angustifolium*.

The agreement with Svrček's (1967) description is not perfect. Some deviations can be observed in hairs and spore width. Svrček's illustration shows very minutely roughened to even smooth hairs. But in my material the granules reach even 1  $\mu\text{m}$  in height and the outlook of hairs is not different from that of most *Lachnum* species. But in somewhat older lactic acid mounts the hairs are totally smooth (2000x). The other noteworthy difference to the original diagnosis can be found in wall thickness. Svrček stated and illustrated the hairs as being totally thin-walled. The present specimens have somewhat thickened walls and at the extreme apex the firm wall is clearly visible. Spore width

in the original diagnosis was given as 1.5-1.8(-2)  $\mu\text{m}$ .

I do not consider these deviations critical at the species level, since this species was originally based on one collection. *D. clavigerus* is new to North America. Since *Lachnum morthieri* (Cooke) Rehm might prove out to be an older name for the present taxon, a new combination is not proposed (cf. Rehm, 1896; Raitviir, 1970).

This species was an interesting one when studied under UV light. The hairs and excipulum showed the normal, bluish autofluorescence common in these light-colored hyaloscyphaceous fungi. But the apical crystals were clearly of a cream yellow color; a feature not observed in any other fungus. Obviously, these crystals are chemically different from those of other species. Under normal light they are hyaline.

#### Collection

Locality: 2528. Specimen: Huhtinen 82/174a.

#### *Lachnum cruciferum* (Phill.) Nannf. (Fig. 45) syn. *Dasyscyphus sulphurellus* (Peck) Sacc.

Apothecia bearing the typical, closely septate, hyaline, granulated hairs, up to 70  $\mu\text{m}$  long and 5  $\mu\text{m}$  wide, the widened apices bearing conspicuous crystals, walls 0.5-1.0  $\mu\text{m}$  thick, septal intervals 4-8  $\mu\text{m}$ . Ectal excipulum of roundish textura prismatica, cells near hair bases occasionally granulated. Asci 30-35 x 4  $\mu\text{m}$ , faintly IKI blue without KOH pretreatment. Spores cylindrical-subfusoid to fusoid, 8-10 x 1.5  $\mu\text{m}$ , aseptate, devoid of guttulae. Paraphyses lanceolate, 3  $\mu\text{m}$  wide, one-septate below, exceeding the asci by 15-25  $\mu\text{m}$ .

All collections were made from twigs of *Myrica gale*, as also in the earlier material (cf. Huhtinen, 1982).

#### Collections

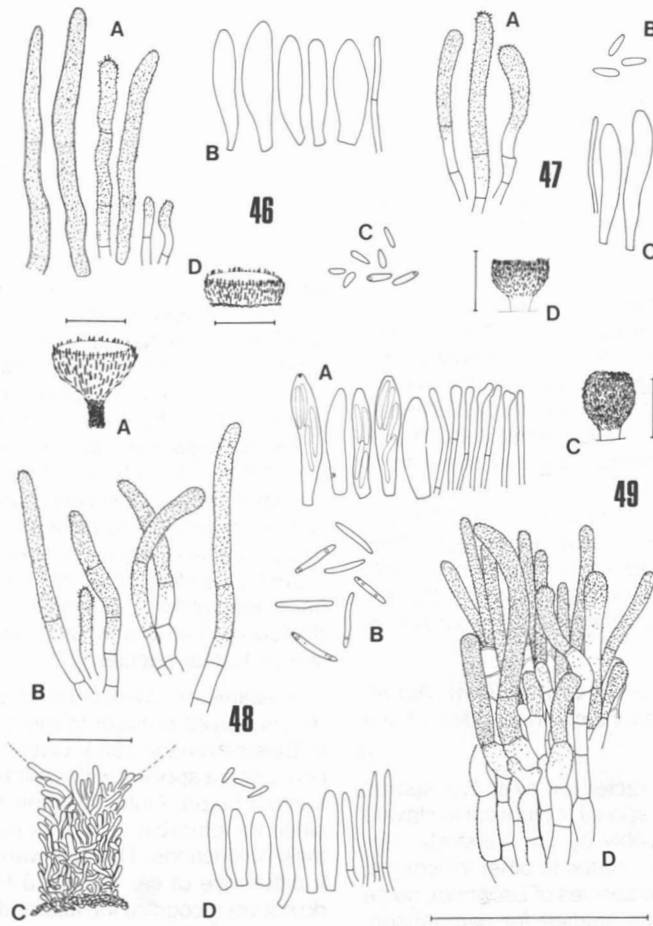
Localities: 2126, 2427, 2828, 3429. Specimens: Huhtinen 82/108, 82/109, 82/280, 82/306, 82/523.

#### *Lachnum dumorum* (Rob. ex Desm.) comb. nov. (Figs. 47-48)

= *Peziza dumorum* Rob. ex Desm., Ann. Sci. nat., 14: 4 (1850).

In gross appearance *L. dumorum* is similar to *L. labradoricum* sp. nov., but has often a dark stipe. Asci 20-25 x 3.0-4.5  $\mu\text{m}$ , eight-spored. Spores subfusoid-comma-shaped, 4-6 x 1.0-1.5  $\mu\text{m}$ . Paraphyses narrowly lanceolate to cylindrical with tapered apices, 1-2  $\mu\text{m}$  wide, 1-2 -septate below.

On leaves of *Ledum groenlandicum*, restricted to the hairy underside and incurved margins.



Figures 46-49. Fig. 46. *Lachnum misellum*, Desmazieres' 1539: A) hairs; B) asci and a paraphysis; C) spores; D) apothecium. Fig. 47. *L. dumorum*; Phillips, Dolgelly, VI-1876: A) hairs; B) spores; C) asci and a paraphysis; D) apothecium. Fig. 48. *L. dumorum*, Finland, Uusikaupunki, VII-1983, Kupias: A) apothecium in fresh condition; B) hairs; C) stipe surface with numerous dark hyphae; D) asci, spores and paraphyses. Fig. 49. *L. labradoricum*, holotype: A) asci and paraphyses; B) spores; C) apothecium; D) margin (scales 50  $\mu\text{m}$ ), apothecia (150  $\mu\text{m}$ ).

See discussion under next species.

#### Collections

Locality: 2528, 19-VII-1983, *Koponen*. Clearwater Lake, Ile des Foreurs, 260 m. 23-VII-1983, *Koponen*.

#### *Lachnum labradoricum* sp. nov. (Fig. 49)

*Apothecia* minuta, cupuliformia, usque ad 300  $\mu\text{m}$  lata, breviter stipitata, hymenium griseum. *Apothecia* exteriori parte grisea, breviter brunneopilosa, in margine albopilosa. *Excipulum* externum cellulis pallidis vel hyalinis, prismaticis, tenuiparietalibus vel minuter gelatinosis, 15 x 5  $\mu\text{m}$ . *Pili* cylindranei, obtusi, in basi uniseptati vel biseptati, tenuiter tunicati, recti vel minuter curvati,

obscurae brunnei, minuter granulati, 30-60 x 3-5  $\mu\text{m}$ . In margine pili abundantes, similes, hyalini. *Asci* clavati, tetraspori, 23-32 x 4-6  $\mu\text{m}$ , amyloidei. *Sporae* biseriatae vel irregulariter dispositae, tenuiter cylindraneae, rectae vel minuter curvatae, 10-14 x 1.0-1.5  $\mu\text{m}$ , crebro 11 x 1.5  $\mu\text{m}$ , hyalinae, non septatae. *Paraphyses* cylindraneae vel in apice multo dilatatae, in basi diametro 1  $\mu\text{m}$ , in apice diametro usque ad 2.5  $\mu\text{m}$ .

*Holotypus*: Québec, Kuujjuaq, Highfall Creek, at lower falls, on leaves of *Ledum groenlandicum*, 2-VIII-1967, *Kankainen* (TUR).

*Apothecia* minute, cupulate, up to 300  $\mu\text{m}$  in diameter when fresh, up to 160  $\mu\text{m}$  when dried,

not seated on a subiculum, grey when fresh, brown when dried. Stipe short, 80-100 x 50  $\mu\text{m}$  when dried, concolorous with the flanks. Hairs cylindrical, up to 60  $\mu\text{m}$  long, 3-5  $\mu\text{m}$  wide, blunt, not tapering, straight to slightly bent, 1-2-septate, thin-walled throughout their development, rather dark brown in lactic acid, minutely granulated, showing some tendency to be basally smooth, granules not dissolving in KOH, no color change in KOH, hair apices may be slightly widened, not exuding resin, nor bearing crystal masses; marginal hairs similar, but apically or totally hyaline. Ectal excipulum of light brown to hyaline textura prismatica, in places somewhat gelatinized, the common wall of two adjacent cells reaching 1  $\mu\text{m}$ , wall smooth to brown encrusted, cells ca. 15 x 5  $\mu\text{m}$ . Asci 23-32 x 4-6  $\mu\text{m}$ , four-spored, IKI blue without KOH pretreatment, base ill-defined. Spores biseriate to irregularly grouped, narrowly cylindrical, apically tapering or not, straight to curved, 10-14 x 1.0-1.5  $\mu\text{m}$ , typically 11 x 1.5  $\mu\text{m}$ , aseptate, hyaline, with or without guttulae in CB. Paraphyses cylindrical or with clavate-lobed apices, sparingly septate, 1  $\mu\text{m}$  wide below, if swollen, apices reaching 2.0-2.5  $\mu\text{m}$ .

On leaves of *Ledum groenlandicum*. Apparently restricted to the hairy undersides of the leaves.

This species is characterized by its four-spored asci, long and narrow spores, cylindrical to clavate paraphyses and possibly by the substrate. Because it seemed to be related to other foliicolous, brown-haired, reduced species of *Lachnum*, some authentic material was studied for comparison. These results are discussed below and the species illustrated in Figures 45-47. This foliicolous group comprises at least *Lachnum misellum* (Rob. in Desm.) comb. nov. (= *Peziza misella* Rob. in Desm., Pl. Crypt. France, Ed. 1, Fasc. 31: 1539, 1846), *Lachnum dumorum* and *Dasyscyphus acerinus* (Cooke & Ellis) Cash.

For the two former species the collections studied were the same as in Dennis (1949). His concept was found to be correct in keeping the species apart. *Lachnum misellum* (Desm., Pl. Crypt. France 1539) differs from *L. dumorum* (Herb. Phillips, Dolgelly, June 1876) in its more sessile habit, cylindrical paraphyses, and hair characters. Four types of hairs can be found in *L. misellum*. The totally hyaline hairs have rodlike crystals, best developed apically, where they reach 1  $\mu\text{m}$  in height. In some hairs, wall and crystals have become brown. The totally medium brown hairs are still clearly granulated and often somewhat tapering. When fully developed the color is very dark brown (lactic acid). This type of hairs has thickened walls (0.6  $\mu\text{m}$ ) bearing only minute

granules. Often the contours appear as totally smooth. These hairs are typically and clearly tapering, the apex still being blunt. Under the microscope they are different from those of *L. dumorum*, where only three other types are found and where tapering apices are rare. Both collections studied have a slightly thick-walled ectal excipulum. Both have hyaline marginal hairs, but in lesser amount than found in *L. labradoricum*.

Discovering this new species aroused my interest in locating it from Finland. Three collections of *Ledum palustre* leaves were brought to me, all of which contained a macroscopically rather similar grey species with brown hairs (Fig. 47). This taxon is clearly a member of this foliicolous group and has hairs similar to *L. dumorum* and *L. labradoricum* but the asci are shorter, measuring 17-25 x 4.0-4.5  $\mu\text{m}$  in the Finnish collections. The short stipe is often very characteristic; blackish in dried material. This color is due to a dark brown excipulum and short hair-like hyphae densely covering the stipe. Upwards the color of excipulum becomes lighter and similar to that of *L. labradoricum*. Also the whitish, fimbriate margin is similar to that species.

I examined collections of *Ledum groenlandicum* leaves brought to me from the Poste-de-la-Baleine area in 1983. Out of four samples, two contained a species with similar characters to the Finnish taxon. Only the stipe showed variation, since the blackish stipe was not always found in these collections. The asci were again short, with a difference of ca. 10  $\mu\text{m}$  to Phillip's material. I do not yet recognize the asci and the often blackish stipe as stable characters meriting species rank. The substrate, of course, is different than that of Phillip's material (on *Rubus*), but they share a common feature in both being on the hairy abaxial leaf surface. At present, it is best to refer this eight-spored taxon on *Ledum* to *L. dumorum* (see above).

#### Additional collections

Locality: 2528, 19-VII-1983, *Koponen*.

#### *Dasyscypha leucostoma* Rehm

This species was illustrated and discussed earlier on the basis of one collection from the Schefferville area (Huhtinen, 1984). The substrate is the same, i.e. *Heracleum maximum*.

#### Collection

Locality: 2528. Specimen: *Huhtinen 82/165*.

#### *Lachnum papyraceum* (Karst.) Karst. (Fig. 44)

Apothecia totally white when fresh, clearly stipitate, up to 400  $\mu\text{m}$  in diameter when dried.

disc yellowish when dried; stipe slender, up to 500  $\mu\text{m}$  long. Hairs reaching 60  $\mu\text{m}$  at the margin, 2.0-2.5  $\mu\text{m}$  wide, totally and minutely granulated, only the extreme apices may be smooth, devoid of resinous matter or large crystals, thin-walled, 1-3-septate, apices ranging from slightly tapered to slightly widened. Ectal excipulum in most of the dried apothecia with brownish secondary color, of textura prismatica, cells ca. 13 x 3  $\mu\text{m}$ . Asci 38-46 x 4  $\mu\text{m}$ , IKI blue without KOH pretreatment. Spores cylindrical, 4-6 x 1.0-1.8  $\mu\text{m}$ , aseptate, devoid of guttulae in lactic acid. Paraphyses cylindrical, 2.0  $\mu\text{m}$  wide, apex rounded to very slightly tapering, 1-2-septate, not exceeding the asci.

Twig of *Alnus crispa*.

Although different from the earlier collection, with narrowly lanceolate and exceeding para-

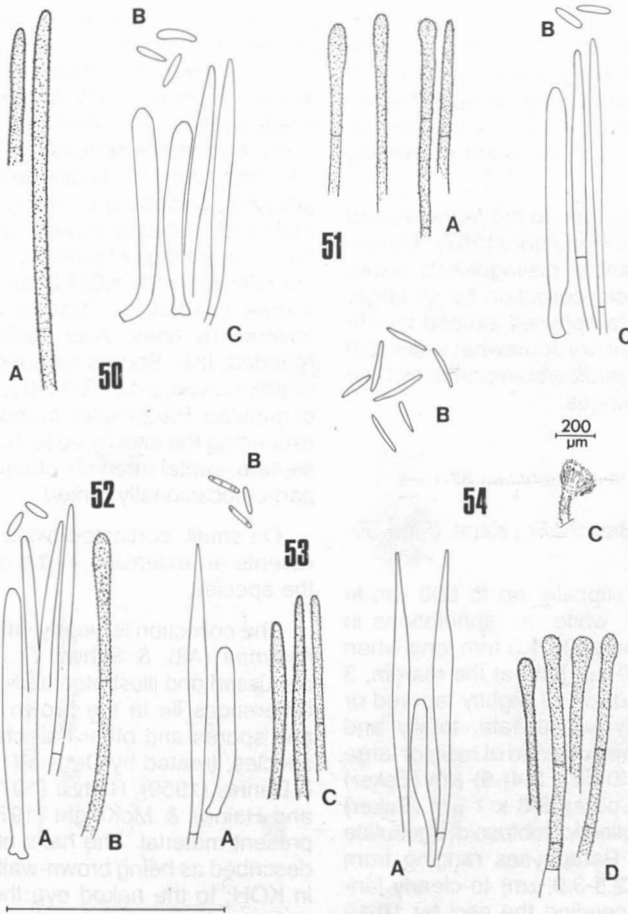
physes, the present material is within the range of variation given for this species (Dennis, 1949; Huhtinen, 1982). Very few of the paraphyses show tapered apices, cylindrical ones being typical to these specimens.

Collection

Locality: 3429. Specimen: *Huhtinen 82/131*.

*Lachnum pudicellum* (Quel.) Schröt. (Fig. 54)

Apothecia stipitate, minute, 200  $\mu\text{m}$  in diameter when dried, first white, now faintly reddish with white hairs, stipe 200 x 50  $\mu\text{m}$  when dried. Hairs 60-70 x 2.5-3.5  $\mu\text{m}$ , hyaline, regularly with swollen apices 4-5  $\mu\text{m}$  wide, 2-3-septate, totally and minutely granulated, walls thin to slightly thickened. Ectal excipulum of textura prismatica, cells 10-



Figures 50-54. Fig. 50. *Lachnum virgineum*, 82/97: A) hairs; B) spores; C) asci and paraphyses. Fig. 51. *L. virgineum*, 82/275: A) hairs; B) spores; C) ascus and paraphyses. Fig. 52. *L. virgineum*, 82/198: A) ascus, spores and paraphyses; B) one hair. Fig. 53. *L. virgineum*, Kankainen, 20-VII-1967: A) ascus and a paraphysis; B) spores; C) hairs. Fig. 54. *L. pudicellum*: A) ascus and paraphyses; B) spores; C) apothecium; D) hairs (scale 50  $\mu\text{m}$ ).

13 x 7-9  $\mu\text{m}$ , walls slightly thickened. Asci 30-36 x 3.0-3.5  $\mu\text{m}$ . Spores narrowly fusoid, 8-12 x 1.0-1.5  $\mu\text{m}$ , aseptate, devoid of guttulae. Paraphyses lanceolate, 3-5  $\mu\text{m}$  wide, one-septate below, exceeding the asci by 30-40  $\mu\text{m}$ .

On culms of small grasses.

The collection is closest to material of *Dasyscyphus pudicellus* treated by Le Gal (1939) and Dennis (1949). Differences can be noted in the asci, which in my material are clearly stipitate, and in paraphyses that so clearly exceed the asci. The new combination of *D. tenuissimus* (Quel.) Dennis, an older name for *D. pudicellus* according to Dennis, was based on material showing short and only slightly clavate hairs together with permanently white excipulum (Dennis, 1963). In addition to these two taxa, conspecific or not, one has to also consider *D. rhodoleucus* (Sacc.) Sacc. and *D. pudicelloides* Raitv., both of which seem to have longer asci (Dennis, 1949; Raitviir, 1970, 1977a). Based on this possible hiatus, I name my collection *Lachnum pudicellum*. The spores are critically shorter than in the two taxa with long asci. The characteristic paraphyses are noteworthy and not to be found in existing descriptions.

One more species, close to those mentioned above, was described by Otani (1967). *Dasyscyphus asiaticus* Otani is distinguished rather clearly from the present collection by its larger apothecia and asci. Paraphyses exceed by 15-20  $\mu\text{m}$  only, and spores are somewhat wider (2.0  $\mu\text{m}$ ). *Dasyscyphus* cf. *pudicellus* reported by Hein (1980) is a different fungus.

#### Collection

Locality: 2528. Specimen: Huhtinen 82/156a.

*Lachnum virgineum* (Batsch: Fr.) Karst. (Figs. 50-53)

Apothecia clearly stipitate, up to 600  $\mu\text{m}$  in diameter when dried, white (no annotations in Esker collection), stipe up to 1.5 mm long when dried. Hairs up to 110  $\mu\text{m}$  long at the margin, 3  $\mu\text{m}$  wide below, cylindrical to slightly tapered or widened, occasionally subcapitate, totally and minutely granulated, apex devoid of resin or large crystals in CB. Asci 40-48 x 3-4(-5)  $\mu\text{m}$  (Esker) or 55-63 x 4-6  $\mu\text{m}$ . Spores 6-8 x 1  $\mu\text{m}$  (Esker) or 6-8 x 1.5-2.0  $\mu\text{m}$ , cylindrical-subfusoid, aguttulate or guttulate (Esker). Paraphyses ranging from narrowly lanceolate (2.5-3.0  $\mu\text{m}$ ) to clearly lanceolate (3-4  $\mu\text{m}$ ), exceeding the asci by 10-15  $\mu\text{m}$  or 10-20  $\mu\text{m}$ .

The somewhat deviating Esker collection is on *Rubus idaeus*. Others are from *Alnus crispa* and/or *Salix*.

The collections are illustrated separately, since they show variation in ascus and spore size, hair apices, and width of paraphyses. In all the collections, the excipulum becomes faintly colored upon being dried. *Lachnum papyraceum* is keyed out due to its shorter spores and paraphyses ranging from cylindrical to narrowly lanceolate (Dennis, 1949; Raitviir, 1970).

#### Collections

Localities: 2427, 2828, 2929. Specimens: Huhtinen 82/97, 82/198, 82/275.

NEWFOUNDLAND: Esker, 20-VII-1967, Kankainen.

*Perrotia populina* (Seaver) Dennis (Fig. 56)

Apothecia gregarious to caespitose, shortly stipitate, up to 1 mm in diameter when dried, externally brown with a light yellow disc when fresh, stipe stout, 200  $\mu\text{m}$  long. Hairs up to 200  $\mu\text{m}$  long, 2(-4)  $\mu\text{m}$  wide, cylindrical to slightly clavate at their apices, multiseptate, walls 0.8-1.0  $\mu\text{m}$  thick in CB, pale brown except for their apices in longest hairs, in which apices may be totally hyaline, few basal cells dark brown, irregularly and rather sparsely covered with loosely attached, roundish, under the microscope orange granules, dissolving or losing their color in 10% KOH and heated lactic acid, after which hairs still have a covering of hyaline granules; not yielding any color in 5-40% KOH. Ectal excipulum of brown textura prismatica - textura angularis, densely covered by hairs. Asci 50-60 x 6-7  $\mu\text{m}$ , apex rounded, IKI-. Spores cylindrical, straight to only slightly curved, 9-12 x 2.0-3.0  $\mu\text{m}$ , aseptate, devoid of guttulae. Paraphyses cylindrical, 1-2  $\mu\text{m}$  wide, exceeding the asci by up to 10  $\mu\text{m}$ , rather closely septate, septal intervals often 10-15  $\mu\text{m}$  at lower parts, occasionally forked.

On small, corticated twigs of *Salix*. This represents an extension in the ecological range of the species.

The collection is clearly different from *Perrotia flammea* (Alb. & Schw.: Fr.) Boud. which was discussed and illustrated earlier (Huhtinen, 1984). Differences lie in the brown hairs, shorter asci and spores and other hair characters. No other species, treated by Dennis (1958, 1963), Müller & Dennis (1959), Raitviir (1970), Svrček (1976c) and Haines & McKnight (1977), is close to the present material. The hairs of *P. populina* were described as being brown-walled and lacking dye in KOH; to the naked eye they were described as brown to orange (cf. Haines & McKnight, 1977; Huhtinen, 1984). Faint brown color on hair wall is typical to my material. In *P. flammea* the walls are totally hyaline and the hairs typically wider. The granules of *P. populina* are rather persistent

in KOH, and there is no drastic stripping of the hairs, as happens in *P. flammea*.

Collection

Locality: 2528. Specimen: *Huhtinen 82/172*.

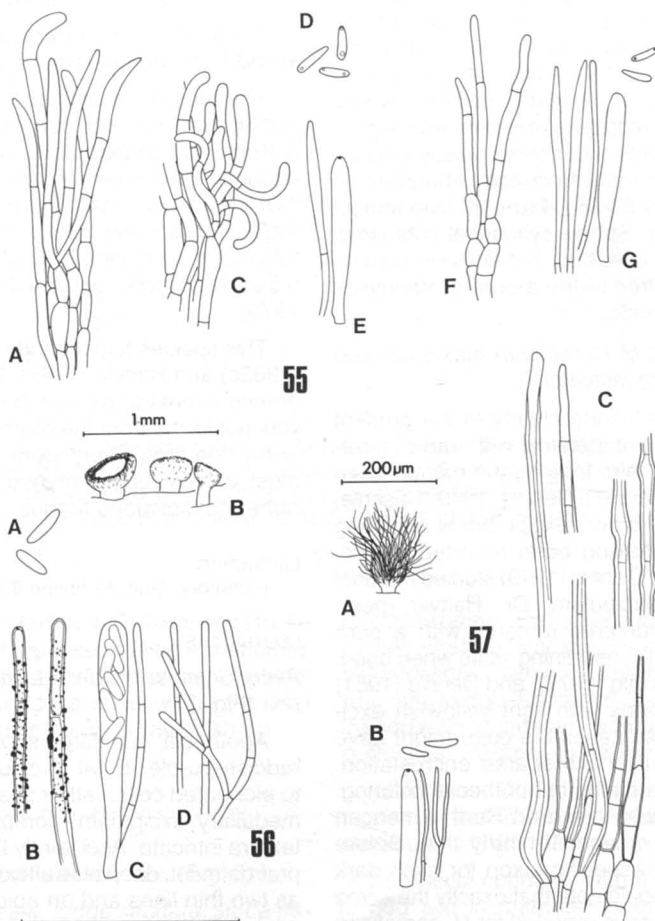
*Psilachnum inquilinum* (Karst.) Dennis (Fig. 55)

Apothecia stipitate, up to 500  $\mu\text{m}$  in diameter when dried, stipe short and stout, disc white to yellowish when fresh, light yellow when dried. Margin with more or less straight, 2-3-septate, cylindrical to somewhat tapering, undulating, hyaline, smooth, thin-walled hairs reaching 60  $\mu\text{m}$  in length, 2.5-3.0  $\mu\text{m}$  wide, hairs on lower flanks more twisted and curved. Excipulum of *textura prismatica*, cells hyaline, 15-20 x 5  $\mu\text{m}$ .

Asci 30-40 x 4-5  $\mu\text{m}$ , IKI blue without KOH pretreatment, reaction deep blue after KOH pretreatment. Spores cylindrical-subfusoid to comma-shaped, 7-8 x 2  $\mu\text{m}$ , aseptate, frequently with one guttula at each end. Paraphyses narrowly lanceolate to filiform (Schefferville), 2.5-3.0  $\mu\text{m}$  wide, one-septate below, exceeding hymenial elements by 10  $\mu\text{m}$ .

On lying stems of a terricolous *Equisetum*.

In Finland this is a common species always found on *Equisetum*. It does not show red coloring when exposed to ammonia vapor, which is the case in *P. rubrotinctum* (Graddon, 1974). *Psilachnum inquilinum* is beautifully illustrated by Breitenbach & Kränzlin (1981).



Figures 55-57. Fig. 55. *Psilachnum inquilinum*: A) margin, 82/178; B) apothecia, 82/178; C) hairs from the lower part of the cup, 82/178; D) spores of 82/178; E) ascus and a paraphysis, 82/178; F) hairs at margin, Mäkinen, 67-1394; G) ascus, spores and paraphyses, Mäkinen, 67-1394. Fig. 56. *Perrotia populina*: A) spores; B) hairs; C) ascus; D) paraphyses. Fig. 57) *Hyalopeziza corticicola*: A) apothecium; B) ascus, spores and paraphyses; C) hairs (scale 50  $\mu\text{m}$ ).

## Collections

Locality: 2528. Specimen: *Huhtinen 82/178*.  
NEWFOUNDLAND: Schefferville, Astray Lake, 4-VIII-1967, *Mäkinen 67-1394*.

*Urceolella crispula* (Karst.) Boud. (Fig. 60)

Apothecia urceolate with a narrow base, up to 200  $\mu\text{m}$  in diameter when fresh, outside brownish when fresh, light to dark brown when dried, margin lighter, with white, horizontal hairs, often attached to form an irregularly stellate margin. Hairs occurring at the margin, up to 90 x 4.5  $\mu\text{m}$ , walls thick and glassy, losing their structure in 4% KOH, not changing color in IKI, lumen narrow to pseudoseptate, typically widened at the apex, no true septa present, base not widened, frequently and sharply bent bringing hairs to the horizontal position; in addition to these prominent hairs, the upper 30  $\mu\text{m}$  of the margin is densely covered with minute, thin-walled, 1  $\mu\text{m}$  wide, hyphoid hairs, sharply curved outward. Ectal excipulum of hyaline textura prismatica, cells 10-15 x 5-8  $\mu\text{m}$ , always thin-walled except at the extreme base, where the small cells are of textura angularis with slightly thickened walls; brown to golden yellow encrustation scattered or more frequently abundant on the excipulum. Asci 30-45 x 4  $\mu\text{m}$ , IKI blue without KOH pretreatment. Spores cylindrical-subfusoid, 6-9 x 1.0-1.5  $\mu\text{m}$ , aseptate, but few one-septate spores observed free in the mount. Paraphyses cylindrical, 1  $\mu\text{m}$  wide.

On lying stems of *Heracleum maximum* and *Chamaenerion angustifolium*.

The collections belong clearly to the present species, although not identical with earlier treatments. The small hairs fringing the margin have not been noted before (cf. Dennis, 1949; Raschle, 1977). The clearly brown excipulum is a striking feature, also not having been reported before. Karsten (1869) and Dennis (1949) studied material having a white excipulum. Dr. Raitviir (pers. comm.) has encountered material with a pure white excipulum only, remaining white when dried. Rehm (1896), Raschle (1977), and Dennis (1981) have cited collections with light yellowish excipulum, and in these cases the color might have been due to a similar but sparse encrustation. Still, there exists a hiatus in apothecial coloring. Information available to me on North American collections is too meager to verify this. Before describing any infraspecific taxon for such dark specimens, one should note that exactly the same type of color variation is reported for *U. carestiana* (Rab.) Dennis (Raschle, 1977).

Raitviir (1981) described a closely related species, *Hyalopeziza glacialis*, distinguished by its large asci (43-48 x 5.8-6.6  $\mu\text{m}$ ) and spores

(10.5-12 x 2  $\mu\text{m}$ ). This species also is pure white when dried (Raitviir, pers. comm.).

## Collections

Locality: 2528. Specimens: *Huhtinen 82/169, 82/176a*.  
NEWFOUNDLAND: Schefferville, Astray Lake, 4-VIII-1967, *Mäkinen 67-1367a*.

*Urceolella hamulata* (Rehm) Korf & Kohn. (Fig. 58)

Apothecia discoid, up to 600  $\mu\text{m}$  in diameter when dried, light ochraceous when fresh. Asci 60-85 x 9-13  $\mu\text{m}$ , IKI- without KOH pretreatment, IKI blue after KOH pretreatment. Spores 13-15 x 3-4  $\mu\text{m}$ , aseptate to one-septate, multiguttulate in CB. Tips of paraphyses and hairs with similar, glassy apical thickenings, these with narrow, often hooked apices, glassiness disappearing in 10% KOH; also normal, cylindrical paraphyses present.

On dead stems of *Heracleum maximum*. Collected from the true timberline area.

The features given above distinguish the collection from *Hyalopeziza hamulata* (Feltg.) Korf & Kohn and *Unguiculella fagina* Schmidt & Arendholz. The former retains its glassiness in 10% KOH and has small spores and asci (Raitviir, 1970; Korf & Kohn, 1980). The latter differs in its foliicolous habit, clearly smaller asci (38-45 x 4.5-5.5  $\mu\text{m}$ ) and more southern distribution (Arendholz, 1979).

This species has recently been treated by Korf (1982c) and Raitviir (1985). Its arctic-alpine preference seems to be true in my area too, since it was not found from the more southern Poste-de-la-Baleine area. Dead stems of *Heracleum* were most extensively examined without seeing this rather conspicuous fungus.

## Collection

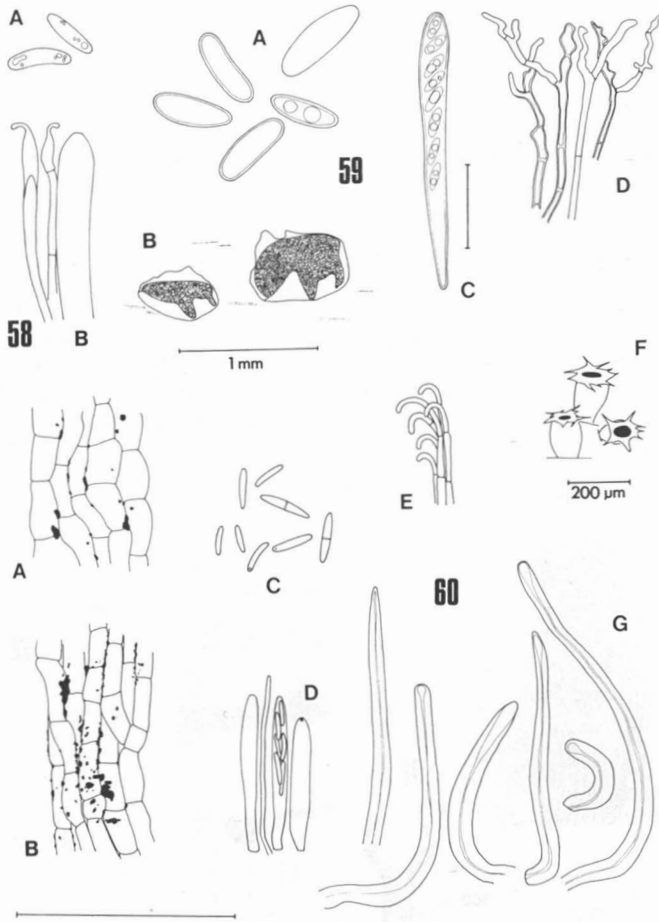
Richmond Gulf, *Huhtinen 82/548*.

## LEOTIACEAE

*Ascocoryne sarcoides* (Jacq.: Fr.) Groves & Wilson (Fig. 37)

Apothecia cupulate, shortly stipitate, small, reddish-purple. Ectal excipulum of isodiametric to elongated cells, rather sharply delimited to the medullary excipulum, composed of gelatinized textura intricata. Asci faintly IKI blue without KOH pretreatment, deep blue after it, reaction appearing as two thin lines and an apical cap. Spores narrowly elliptic-inequilateral, 17-21(-23) x 3-4  $\mu\text{m}$ , aseptate to 3-septate, with rounded ends, not found to produce conidia. Paraphyses cylindrical, apices slightly widened.

On fallen trunk of *Larix laricina*.



Figures 58-60. Fig. 58. *Urceolella hamulata*: A) spores; B) ascus and paraphyses. Fig. 59. *Propolomyces farinosus*: A) spores; B) apothecia; C) ascus; D) paraphyses. Fig. 60. *Urceolella crispula*: A) broad-celled ectal excipulum, 82/169; B) narrow-celled type, 82/169; C) spores of 82/169; D) asci and paraphyses, 82/169; E) small hairs at the margin, 82/176a; F) apothecia, 82/169; G) hairs, 82/169 (scales 50 μm).

The ideas of Roll-Hansen & Roll-Hansen (1979) have been followed here in separating *A. sarcoides* and *A. cylindrium* (Tul.) Korf. The present material was not found to produce conidia and the limit between the excipular layers is rather sharp.

Collection

Locality: 2732. Specimen: Huhtinen 82/459.

*Crocicreas labradoricum* sp. nov. (Fig. 61)

*Apothecia cupulata, longe stipitata, sicca usque ad 300 μm lata, atra, margine albopiloso. Stipites 700 x 150 μm, leves, in basi dilatati. Stratum externum excipuli hyphis cylindraceutis, 2-5 μm crassis, atrobrunneis. Excipulum internum textura oblita, brunnea. Margo dense albopilosus,*

*raro aliae partes. Pili hymenium 60 μm superantes, hyphis strati externi similes sed hyalini et crasotunicatiore, flexuosi, leves. Asci 25-35 x 5-6 μm, amyloidei. Sporae 6-8(-10) x 1.0-1.5 μm, inaequaliter cuneatae, non septatae, hyalinae, guttulate. Paraphyses filiformes, 1.5 μm latae.*

*Holotypus*: Québec, Poste-de-la-Baleine, village area, grid 2528, on leaves of *Ledum groenlandicum*, 17-VII-1983, Koponen (TUR).

Apothecia cupulate, with a long stipe, disc up to 300 μm in diameter when dried, externally blackish throughout except for the white, hairy margin, not exuding any color in KOH; lower flanks may occasionally be covered with numerous white hairs. Stipe long, smooth, 700 x 150 μm, cylindrical and basally widened, base often 200 μm wide.

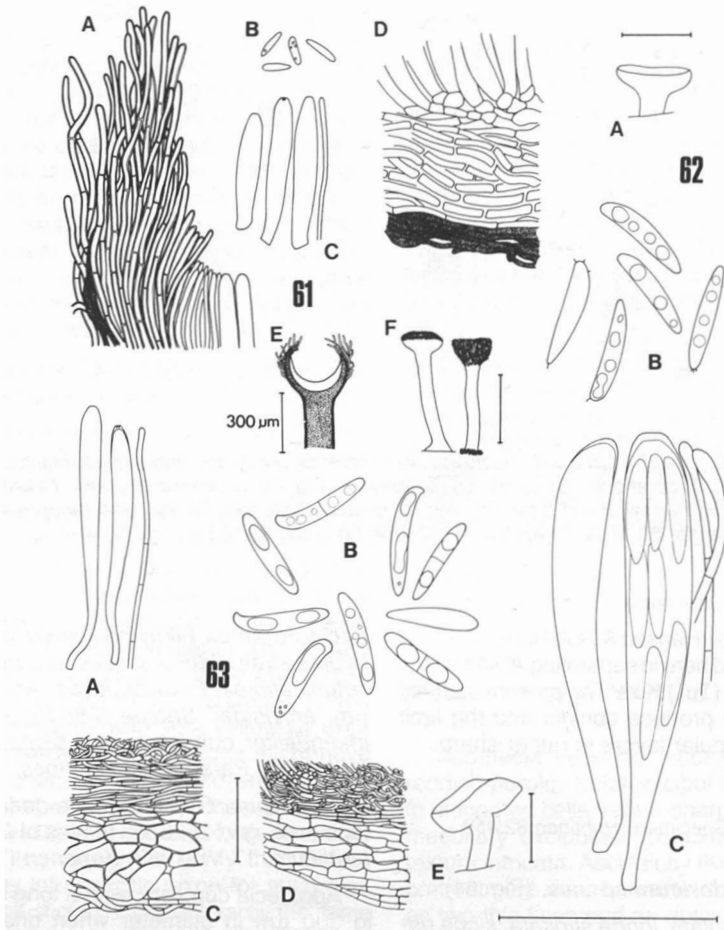


Substrate devoid of sclerotial tissue. Cells of ectal excipulum end with hyaline, smooth, 1.5-2.0  $\mu\text{m}$  wide, septate, undulating, hyphoid hairs at the margin, exceeding the disc by ca. 60  $\mu\text{m}$ , and concealing the disc in dried material, walls are slightly thickened. Ectal excipulum together with medullary excipulum of light brown textura oblita. Covering layer ca. 10  $\mu\text{m}$  thick, of dark brown, smooth, tightly packed, ungelatinized hyphae, 1.5-2.0  $\mu\text{m}$  wide; on stipe this layer somewhat thicker and results in a darker coloring of the stipe, the outermost hyphae run along the surface in all directions, being smooth to minutely encrusted and up to 5  $\mu\text{m}$  wide; on the flanks they may protrude, the protruding apices are hyaline. Subhymenium is hyaline; hymenium 40  $\mu\text{m}$  thick. Asci 25-35 x 5-6  $\mu\text{m}$ , IKI blue without KOH pre-

treatment, base ill-defined. Spores elliptic-subfoid, 6-8(-10) x 1.0-1.5  $\mu\text{m}$ , aseptate, hyaline, regularly two- or multiguttulate in lactic acid and CB. Paraphyses cylindrical, 1.5  $\mu\text{m}$  wide, not exceeding the asci.

On the hairy undersides of *Ledum groenlandicum* leaves.

This new species is well-characterized and distinguished by its substrate, prominent and blackish stipe, tomentum hyphae, and short asci. My view was confirmed by Dr. Carpenter (pers. comm.). *Crocicreas labradoricum* keys close to *C. bambusicola* Carpenter and *C. tomentosum* (Dennis) Carpenter, but is readily distinguished by the characters listed above.



Figures 61-63. Fig. 61. *Crocicreas labradoricum*, holotype: A) margin; B) spores; C) asci and a paraphysis; D) excipulum close to the margin; E) apothecium in longitudinal section; F) apothecia. Fig. 62. *Hymenoscyphus scutulus*: A) apothecium; B) spores; C) asci and paraphyses. Fig. 63. *H. calyculus*: A) asci and a paraphysis; B) spores; C) part of lower excipulum; D) part of excipulum close to the margin; E) apothecium (scales 50  $\mu\text{m}$ ), apothecia (0.5 mm).

According to Carpenter (1981), the other leaf-inhabiting species have their hyphae going into the hollow hairs of the substrate. After close scrutiny, this could not be verified for my species. Its mycelium runs on the lower surface amongst the hair bases and, to some extent, penetrates into leaf mesophyll.

The apothecia are not always sunken to the protective hair layer of *Ledum* leaves. Hence, it can be seen that stipe length is not modified by this factor. The stipe is always stout and long in proportion to the cup. It is either cylindrical and basally widened or widens gradually towards the base. The apothecia are loosely attached to the substrate, which is not blackened.

Additional collection

NEWFOUNDLAND: Esker village, 23-VII-1967, Kankainen.

*Cudoniella clavus* (Alb. & Schw.: Fr.) Dennis (Fig. 64)

Apothecia clearly stipitate, 5 mm in diameter when dried, disc convex, light brown when fresh, now dark brown and in strong contrast to other parts of the fungus, flanks greyish when fresh, smooth, stipe 13 x 1 mm when dried, white when fresh, originating below the water level. Ectal excipulum composed of faintly colored textura prismatica, cells large, up to 40 x 20  $\mu\text{m}$ , wall 0.5-1.0  $\mu\text{m}$  thick in lactic acid, 1.0-2.0  $\mu\text{m}$  in 5% KOH, wine red in IKI after KOH pretreatment. Covering layer thin, of hyaline, thin-walled, inflated hyphae. Medullary excipulum of hyaline textura intricata, hyphae 3-6  $\mu\text{m}$  wide, thin-walled; below the hymenium hyphae inflated, often 15-25  $\mu\text{m}$  wide, narrowing again upwards to form hymenial elements. Asci 75-90 x 8  $\mu\text{m}$ , clearly IKI blue after KOH pretreatment. Spores elliptic-inequilateral,

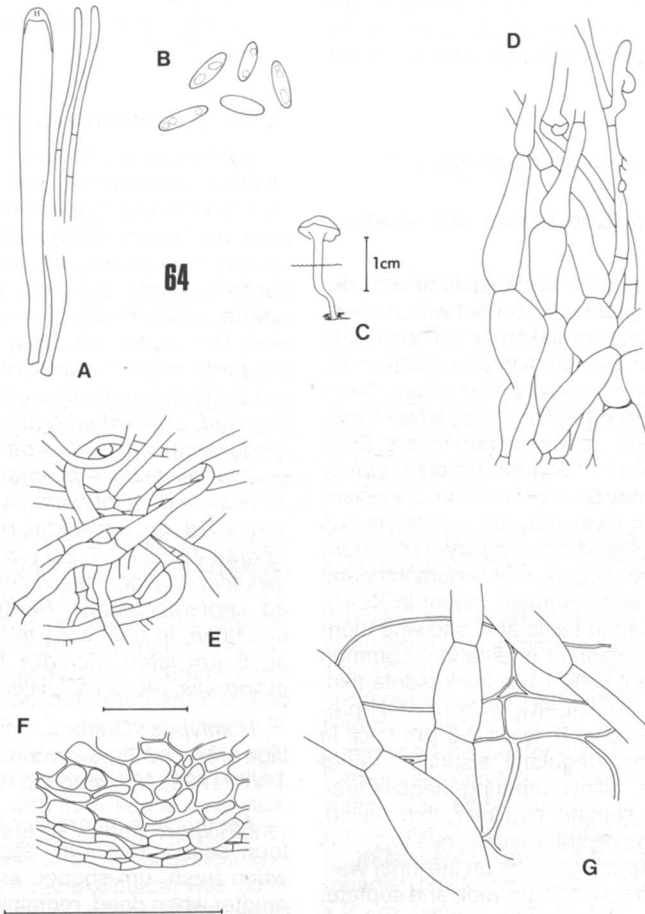


Figure 64. *Cudoniella clavus*: A) ascus and paraphyses; B) spores; C) apothecium, water level shown; D) hyphae below the hymenium; E) medullary excipulum; F) ectal excipulum; G) surface view of ectal excipulum (scales 50  $\mu\text{m}$ ).

10-11 x 3-4  $\mu\text{m}$ , aseptate, biguttulate in CB. Paraphyses cylindrical, straight, 2.0-2.5  $\mu\text{m}$  wide, not notably widened above, hyaline or with brown encrustation.

On leaf litter in a small pool. The collection date (4-VIII-) agrees well with material collected from northern Finland; all specimens (5) in TUR were collected in August. The same applies for material collected by Petersen & Korf (1982) from Greenland. In more southern localities peak fruiting occurs from early spring to midsummer (Eckel & Hirsch, 1979).

The collection is exactly identical with material from northern Finland. The large-celled *textura prismatica* shows somewhat thickened cell walls in contrast to earlier illustrations (e.g. Dennis, 1956). Strongly iodine positive asci or the wine red color reaction of ectal excipulum have not been reported before (but cf. Nardi & Sulmont, 1968). *Cudoniella tenuispora* (Cooke & Masee) Dennis is excluded due to the wet habitat, lack of septate spores, and lack of dark spots on the stipes of the present collection (Dennis, 1974; Duchemin, 1979).

#### Collection

Locality: 3529. Specimen: Huhtinen 82/236.

*Discinella boudieri* (Quel.) Boud. var. *spadicea* Boud. (Fig. 66)

Apothecia gregarious to caespitose and deformed by mutual pressure, discoid with a short, immersed stipe, easily mistaken for an operculate species, disc up to 2 cm in diameter when fresh, brown to greybrown, devoid of purple colors, flanks lighter, margin often dark; flesh grey when fresh, devoid of "milk" and clearly defined layers, taste mild. Ectal excipulum of *textura porrecta*, mostly thin-walled, walls may be thickened too. Especially at basal parts this layer may be inconspicuous due to a well-developed covering layer of *textura intricata*. Medullary excipulum of *textura intricata*, hyphae 5-12  $\mu\text{m}$  wide (squash mount in KOH), in sections mounted in lactic acid showing elongated cells with horizontal orientation, common wall of two adjacent cells 1  $\mu\text{m}$  thick, septa thin. Asci 100-120 x 9-10  $\mu\text{m}$ , IKI- without KOH pretreatment, IKI blue after it, walls 0.8  $\mu\text{m}$  thick in lactic acid. Spores irregularly biseriate, rather variable in shape, elliptic-tapering-inequilateral, 14-18 x 4-5  $\mu\text{m}$ , aseptate, hyaline?, thin-walled, typically with a large central vacuole, cyanophilous matter frequently forming bands on the inner wall. Paraphyses cylindrical, 1-2  $\mu\text{m}$  wide and septate.

One collection comes from a sandy, unvegetated site by a road in dunes, pH 5.9. The other one is from a thicket of *Myrica* and *Salix* by a

brook, on unvegetated, clayey soil, pH 5.6. Among the fungal associates were *Pulvinula* sp. and *Peziza limnaea* (see above). No connection to bryophytes could be observed in the field (cf. Benkert, 1981; Redhead & Spicer, 1981).

This is a very rarely collected taxon, previously unrecorded from North America. Recent treatments can be found in Grelet (1948), Dennis (1956), Benkert (1981), and Dennis (1981). Present variety has paler brown colors and lacks purple tinges. The spores are totally hyaline, but I recall them as somewhat brownish when mounted fresh in water. Dennis (1958) reported more strongly brownish spores in *D. terrestris* (Berk. & Br.) Dennis. The regular structure of the medullary excipulum can not be adequately observed in squash mounts. In KOH pretreated acetocarmine mounts, one strongly stained bulb can be observed in nearly every spore.

#### Collections

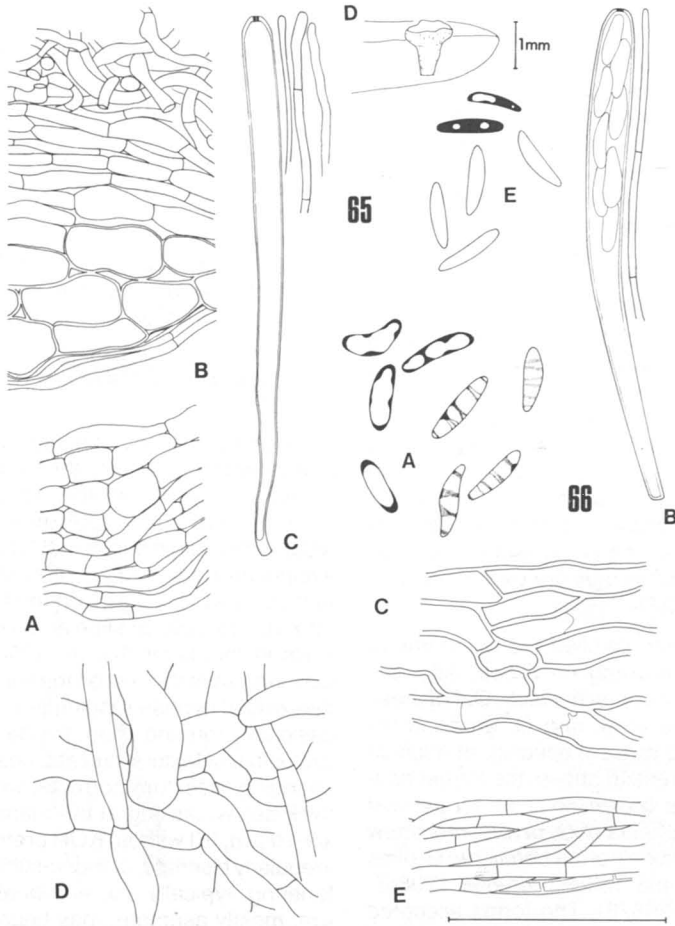
Localities: 2126, 2528. Specimens: Huhtinen 82/523a, 82/590.

*Godronia urniformis* sp. nov. (Fig. 68)

*Apothecia urniformia, sessilia vel breviter stipitata, erumpentia, sine stromate, diametro usque ad 1 mm, hymenium griseum, siccum album vel luteum. Margo 200  $\mu\text{m}$  hymenium superans, clare viridis, non fimbriatus. Exterior pars fibrillose striata, brunnea. Apothecia sicca late aperta. Stratum externum excipuli hyphis brunneis, incrustatis, intricatis. Excipulum externum pro parte majori textura oblita, valde gelatinosa; pro parte minori textura angularia, atra vel atrobrunnea, aliquantum crassotunicata. Excipulum medullarum simile, pro parte minori textura angularia vel textura prismatica, hyalina. Subhymenium textura intricata, hyalina. Asci 110-125(-150) x 7-8  $\mu\text{m}$ , amyloidei, basi minuter bifurcata. Sporae 45-68 x 1.7-2.0  $\mu\text{m}$ , filiformes, rectae vel minuter curvatae, inequilaterales, hyalinae, usque ad septemseptatae. Paraphyses clavatae vel capitatae, in basi 1-2  $\mu\text{m}$  latae, in apice usque ad 6  $\mu\text{m}$  latae. Conidii hyalinis, 12 x 2  $\mu\text{m}$ , cylindricis, rectis vel leviter curvulis, uniseptatis.*

*Holotypus*: Québec, Poste-de-la-Baleine, vil-lage area, grid 2528, on corticated branch of *Ribes*, 1-VIII-1982, Huhtinen 82/174 (TUR).

Apothecia scattered or in groups of three to four, sessile to shortly stipitate, deep cupulate when fresh, urn-shaped and up to 1 mm in diameter when dried, remaining widely open, more rarely margin infolded, disc white, more rarely yellowish, grey when fresh, possibly with a greenish tinge (or reflection from the greenish margin).



Figures 65-66. Fig. 65. *Hymenoscyphus lutescens*: A) ectal excipulum close to the margin; B) part of excipulum from lower part of the cup; C) ascus and paraphyses; D) apothecium; E) spores. Fig. 66. *Discinella boudieri* var. *spadicea*, 82/590: A) spores; B) ascus and a paraphysis; C) medullary excipulum in section; D) medullary excipulum in squash mount, in KOH; E) ectal excipulum (scale 50  $\mu$ m).

Margin raised, 200  $\mu$ m high, prominently green when fresh, even, nonfimbriate. Outside fibrillose-striate, not sulcate, the yellowish brown (Y80-M40-C30 when dried) layer easily separable exposing the black excipulum. Stipe not superficial, erumpent, lacking conspicuous stroma, when present the scanty stromatal tissue around stipe base composed of black textura angularis, cells ca. 5  $\mu$ m in diameter; the wood below cortex with scattered, black (KOH), somewhat thick-walled, 5-7  $\mu$ m wide hyphae with thick septa. In section with five layers. Covering layer composed of tightly interwoven, brown, encrusted hyphae, lacking in places. Major part of ectal excipulum was composed of yellowish brown textura oblita, walls strongly gelatinized. Inner layer of ectal excipulum basally of textura angularis, continuing beyond the hymenium as textura prismatica, lacking from

the outermost tip of margin, dark brown in lactic acid, black in KOH, walls thickened. Medullary excipulum changing inwards from similar tissue to hyaline textura angularis and textura prismatica. Subhymenium of hyaline textura intricata. Asci 110-125(-150) x 7-8  $\mu$ m, IKI blue without KOH pretreatment, base indistinctly bifurcate. Spores filiform, 45-68 x 1.7-2.0  $\mu$ m, often somewhat curved and inequilateral, up to 7-septate, hyaline. Paraphyses clavate, 1-2  $\mu$ m wide below, apically widened to even capitate, up to 6  $\mu$ m at their apices, swellings occurring often below the uppermost septa. Conidial fruiting bodies minute, roundish black, superficial. Conidia cylindrical, 12 x 2  $\mu$ m, hyaline, one-septate.

On corticated twigs of *Ribes*, either *R. glandulosum* or *R. triste*. The apothecia occur exclu-

sively on corticated areas, and seem not at all attached to the wood itself.

Even when no attention is paid to the substrate, this new species is easily differentiated from all those treated by Groves (1965), Schläpfer-Bernhard (1968), and Smerlis (1968). The distinguishing characters are: the even, nonfimbriate margin showing a prominent green color when fresh; relatively light brown hyphae densely covering the nonsulcate flanks; margin typically not becoming infolded when dry, resulting in urn-shaped apothecia; lack of a distinct stroma.

The correct substrate could not be identified when collected. Fortunately Poste-de-la-Baleine area has limited possibilities. *Betula* is excluded on the basis of a clear contrast between the light sapwood and the brown heartwood, characterizing the present substrate. *Alnus* is excluded due to its macroscopically different cortex. This leaves *Salix* and *Ribes* as possible substrates. My view is based on the presence of multiseriate ray parenchyma. In *Salix* these rays are exclusively uniseriate (Grosser, 1977).

Groves (1965) has clarified the taxonomy of *Godronia* species growing on *Ribes*. After his revision six species were recognized. Out of these only *G. cassandrae* Peck and *G. grossulariae* Groves are close to present species. In addition to the characters stressed above, the former species yields copious brown color in 10 percent KOH, while the apothecia of *G. urniformis* show a much weaker reaction (forma *betulicola* Groves studied; DAOM 115458, 129853, 129854, 129855, 129874, 129877, 129878). The forms accepted by Groves are morphologically indistinguishable, but were later shown to have some physiological justification (Smerlis, 1968). In gross morphology rather striking differences to *G. urniformis* are found. The apothecia are more urceolate and closed. The margin is typically uneven to lobed. The number of brown fibrils is small and they are dark brown in color. The description of *G. cassandrae* bear no mention of green color at the margin. However, microscopically there is hardly any difference found, the only exception being the apically more widened paraphyses of the present species.

*Godronia grossulariae* is a rare species having been found only twice (Groves, 1965; Schläpfer-Bernhard, 1968). It too has similar microscopical structure, but is quite different from the two other species in gross appearance. The apothecia are more blackish than those of *G. cassandrae* (part of holotype studied). The amount of tomentum hyphae is meager. The apothecia were described opening more widely than those of *G. cassandrae*. When dry, they become closed. The description

of both authors, although being based on fresh material, bears no mention of a greenish margin. Groves noted a greenish tinge in the hymenium. In all, there is a hiatus in variation of gross morphology, which I consider worthy of species rank. The distinguishing features of my collection are among those on which the classification of the genus is based. Whether this hiatus will be resolved by future collections or not, remains to be seen. In *G. grossulariae*, described on the basis of the type only, gross morphological speciation is notably true, because the other known collection was made from another continent.

*Hymenoscyphus calyculus* (Sow.: Fr.) Phill.  
(Fig. 63)

Apothecia clearly stipitate, up to 2 mm in diameter when fresh, disc then light yellow, margin somewhat raised, whitish as are flanks, stipe brownish, ca. 500 x 150  $\mu\text{m}$  when dry, smooth (60x), only margin somewhat fimbriate (60x). Ectal excipulum near margin of hyaline textura prismatica, cells 15 x 5  $\mu\text{m}$ ; on the flanks cells wider, 20 x 10  $\mu\text{m}$ ; cells of stipe again narrower, brown; walls in this layer thin or somewhat thickened. Covering layer thickest on the flanks and of hyaline, thin-walled hyphae running along the surface, occasionally forming short, hyphal hairs. Medullary excipulum of textura intricata, near ectal excipulum changing to textura porrecta, which is ca. 30  $\mu\text{m}$  thick below, lacking at the margin. Asci 120-140 x 9-10  $\mu\text{m}$ , IKI without KOH pretreatment. Spores irregularly biseriate, cylindrical-subfusoid or cylindrical-tapering, typically one end beaked, 21-24 x 4-5  $\mu\text{m}$ , mostly aseptate, may become one-septate, seldomly aguttulate. Paraphyses cylindrical, septate, unbranched, 2.0-3.0  $\mu\text{m}$  wide.

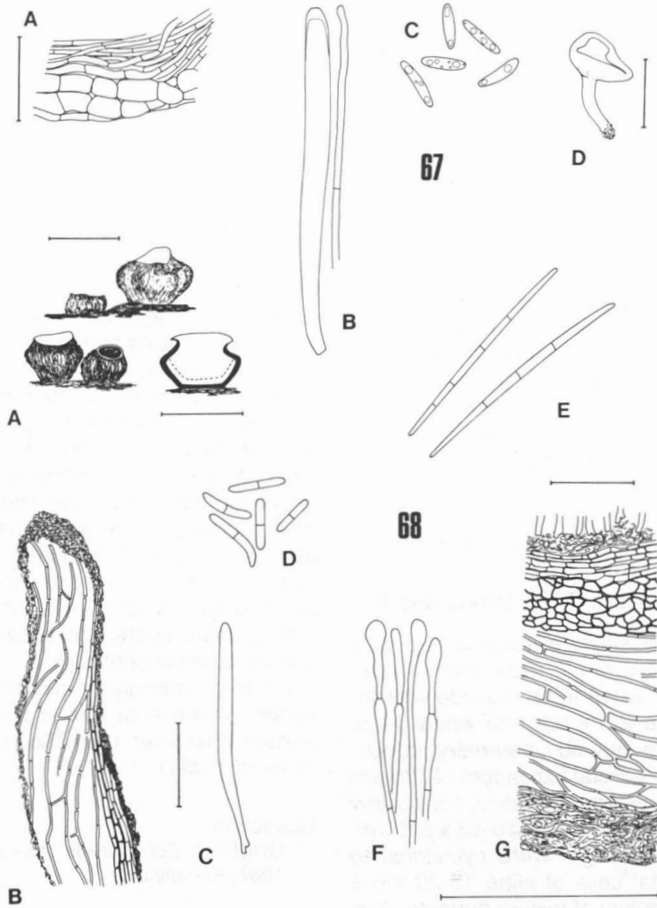
On corticated twigs of *Alnus crispa* or *Salix* sp.

This rather characteristic species has recently been reported from Greenland (Petersen & Korf, 1982).

Collection  
Richmond Gulf, Huhtinen 82/551.

*Hymenoscyphus lutescens* (Hedw.: Fr.) Phill.  
(Fig. 65)

Apothecia clearly stipitate, deep yellow throughout when fresh, up to 1.5 mm in diameter in fresh condition, stipe stout. Ectal excipulum of textura prismatica, cells at lower parts of the cup and on stipe ca. 20 x 8  $\mu\text{m}$ , thin-walled or with slightly thickened walls especially on the stipe; cells close to margin are narrower, ca. 15 x 5  $\mu\text{m}$ , terminal cells are cylindrical. Covering layer



Figures 67-68. Fig. 67. *Hymenoscyphus repandus*: A) part of excipulum; B) ascus and a paraphysis; C) spores; D) apothecium. Fig. 68. *Godronia urniformis*, holotype: A) apothecia; B) margin, in KOH; C) ascus; D) conidia, in KOH; E) spores; F) paraphyses; G) structure of excipulum, in KOH (scales 50  $\mu\text{m}$ ), apothecia (1 mm).

thin, of appressed hyphae running along the surface, not forming any hyphoid hairs. Medullary excipulum of *textura intricata*, hyphae 3-7  $\mu\text{m}$  wide, gradually changing to *textura porrecta* towards ectal parts. Parts of the excipulum turn clearly wine-red in IKI, also without KOH pretreatment. Asci 120 x 8  $\mu\text{m}$ , faintly IKI blue without KOH pretreatment. Spores cylindrical-subfusoid, inequilateral, 14-17(-20) x 3-4  $\mu\text{m}$ , aseptate, hyaline, aguttulate or with two equal guttulae. Paraphyses cylindrical, septate, slightly widened and undulate near their apices, 2  $\mu\text{m}$  wide, few with deep orange contents in IKI.

Growing on needles of *Picea glauca*.

The agreement with Dennis' (1956) description is good with even a similar wine-red color reaction in IKI. His material came from cone scales of

*Pinus*. Velenovsky (1934) reported on material apparently identical from twigs and needles on *Pinus* and *Picea*. A very similar species, *Helotium eichleri* Bres., was found to have broader spores measuring 10-13(-15) x 4-5(-6)  $\mu\text{m}$  by Dennis (1964). Velenovsky noted very little difference between the two taxa. He reported the spores as being 10-17 x 3-4  $\mu\text{m}$  in *H. eichleri*. In the same study Velenovsky (1934) described a new species, *H. sazavae*, which is doubtfully distinct from the taxa treated above.

Many related species with unclarified status occur on conifers. Seaver (1961b) described, under the name *Helotium sulphuratum* (Schum.: Fr.) Phill., a similar species having shorter, fusoid spores measuring 10-12 x 3-4  $\mu\text{m}$ . Phillips (1887) also stated the fusoid shape and gave spore size

as 12-17 x 3.0-4.5  $\mu\text{m}$ . But the material treated by Le Gal (1954) showed only somewhat tapered spores. It is mainly from her concept that I reject the present collection as being *H. sulphuratum*. The wider, irregular spores together with roundish ectal excipulum covered by short tomentum hyphae, result in clear contrast to my collection. *Helotium epiphyllum* (Pers.: Fr.) Fr. var *acarium* Karst. on *Pinus* and *Abies* needles also has yellow apothecia, but its spores measure 15-26 x 3-6  $\mu\text{m}$  (Karsten, 1871).

Apparently there are conspecific taxa in the list above. But it does not lessen the value of the present collection being very close to the emended description of an old taxon by Dennis (1956). *Hymenoscyphus lutescens* is a rather conspicuous fungus in the field and could even be collected as a species of the genus *Pithya*.

#### Collection

Locality: 2829. Specimen: *Huhtinen 82/417*.

#### *Hymenoscyphus repandus* (Phill.) Dennis (Fig. 67)

Apothecia clearly stipitate, disc flat, up to 2 mm in diameter when dried, more often 1 mm, disc medium yellow when fresh, outside whitish, smooth. Stipe up to 2.5 x 0.3 mm when dried, smooth or base minutely fibrillose-hairy, concolorous with the flanks. Ectal excipulum ca. 25  $\mu\text{m}$  thick, of thin-walled textura prismatica, cells below 22-30 x 12  $\mu\text{m}$ , near the margin 10-13 x 3-5  $\mu\text{m}$ , hyphal ends at the margin were cylindrical to slightly clavate; ectal cells of stipe 15-20 x 6-8  $\mu\text{m}$ . Medullary excipulum of textura porrecta. Asci 79-85 x 5-6  $\mu\text{m}$ , IKI blue without KOH pretreatment. Spores narrowly ellipsoid, inequilateral, ends rounded, 9-12 x 2-3  $\mu\text{m}$ , no septa seen, guttulate in CB. Paraphyses straight, 2  $\mu\text{m}$  wide, apically not widened.

On a still rather fresh base of *Heracleum maximum*.

The collection keys to the present species on the basis of its herbaceous substrate, prominent stipe, apothecia lacking bright yellow color, and its small spores. It is reported from a wide variety of herbaceous substrates (Velenovsky, 1934; Dennis, 1956; Matheis, 1979; Breitenbach & Kränzlin, 1981; Dennis, 1981).

#### Collection

Locality: 2528. Specimen: *Huhtinen 82/175*.

#### *Hymenoscyphus scutululus* (Pers.: Fr.) Phill. (Fig. 62)

Apothecia shortly stipitate, erumpent, outer surfaces are smooth. Ectal excipulum of textura

prismatica, thin-walled or slightly gelatinized, in places covered by thin-walled hyphae. Asci clavate, 95-105 x 10-14(-15)  $\mu\text{m}$ . Spores uniseriate to triseriate, cylindrical-subfusoid-inequilateral, 23-26 x 4.5-5.0  $\mu\text{m}$ , hyaline appendages present or lacking, always inconspicuous, they may be present at both ends, up to three cilia at each end.

On stems of *Solidago*.

The fact that even in scattered collections one can find specimens frustrating the existing classification of these wood-inhabiting and herbicolous, yellow taxa, proves that much work remains before a sound classification is achieved. Presence of multiciliated spores is a somewhat difficult character to weigh. Have these just escaped the eye of earlier researchers or is this a unique character found only in a few herbicolous collections and in the two lignicolous collections treated below? After studying some additional material labeled as *H. scutululus* in TUR, I am in favour of the first opinion. Although the presence of one conspicuous cilium is typical (cf. also Dennis, 1956; Dumont, 1981), some spores do show few, more inconspicuous, additional cilia. In all cases the cilia seem to be strongly cyanophilous. The presence versus absence of cilia is probably a more important character than the number of cilia (cf. Dumont, 1981).

#### Collection

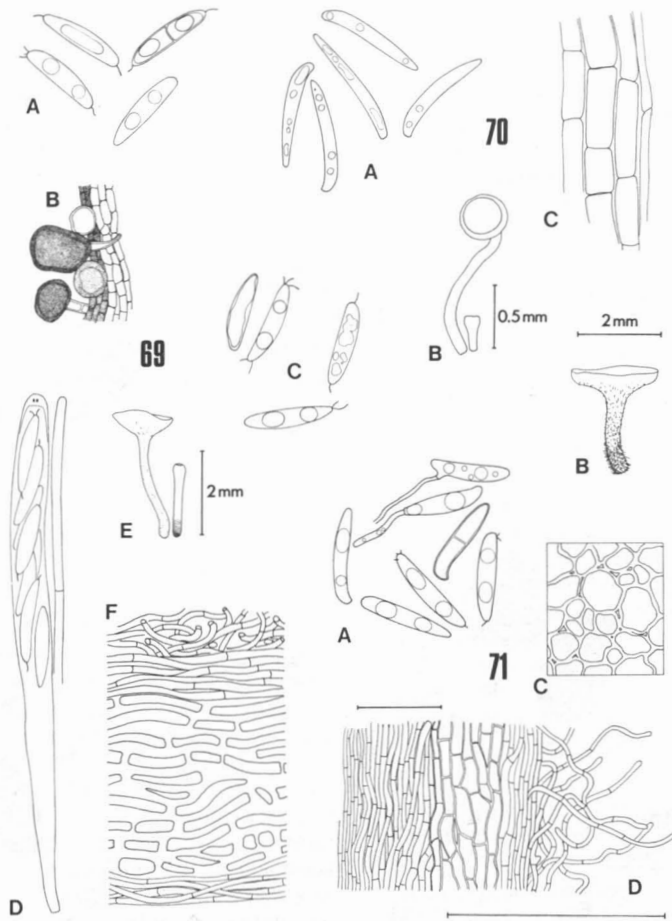
QUÉBEC: Schefferville, Attikamagen Lake, 5-VIII-1967, *Kankainen*.

#### *Hymenoscyphus serotinus* (Pers.: Fr.) Phill. (Fig. 70)

Apothecia slenderly stipitate, disc up to 500  $\mu\text{m}$  in diameter when dried, totally yellow to brown when dried, smooth. Ectal excipulum of textura prismatica, 30-35  $\mu\text{m}$  thick, cells 12-18 x 5-7  $\mu\text{m}$  near the margin, 17-25 x 4-8  $\mu\text{m}$  below. Covering layer scattered, of thin-walled, 2-3  $\mu\text{m}$  wide hyphae. Stipe cortex of textura prismatica, cells 10-25 x 4-6  $\mu\text{m}$ . Cells of ectal excipulum narrowing inwards to form a ca. 10  $\mu\text{m}$  thick layer of textura porrecta-textura oblita; remainder of medullary excipulum is of textura intricata. Asci 85-100 x 8-9  $\mu\text{m}$ , IKI blue without KOH pretreatment. Spores cylindrical-subfusoid-inequilateral, strongly beaked, curved, 21-27 x 3-4  $\mu\text{m}$ , aseptate, multiguttulate in CB, devoid of cilia. Paraphyses straight, slightly longer than asci, 2  $\mu\text{m}$  wide, not widened at the apex.

On leaves of *Alnus crispa*, and restricted to the veins.

Dumont (1981) and Dumont & Carpenter (1982) place a great deal of weight on ascospore shape.



Figures 69-71. Fig. 69. *Hymenoscyphus* sp.: A) spores of 82/284; B) stipe base with chlamydospores, 82/284; C) spores of 82/274; D) ascus and a paraphysis, 82/274; E) apothecia, 82/274; F) part of excipulum, 82/274. Fig. 70. *H. serotinus*: A) spores; B) apothecia; C) part of ectal excipulum. Fig. 71. *Hymenoscyphus* sp., 82/549; A) spores; B) apothecium; C) horizontal section of ectal excipulum; D) stipe excipulum (scales 50  $\mu\text{m}$ ).

The present collection keys to *H. serotinus* on its strongly and regularly beaked spores. Dumont (1981) tentatively stated *H. fastidiosus* (Peck) Arndh. as a synonym of the present species, and having a spore size in the upper range of its variation. My material is intermediate in spore size. The stipe base is lacking the pink reaction in IKI, mentioned for both taxa; otherwise the difference to *H. serotinus* in the sense of Dumont & Carpenter are meager.

#### Collection

NEWFOUNDLAND: Schefferville, Astray Lake, 4-VIII-1967, Mäkinen 67-1395.

#### *Hymenoscyphus* sp. (Fig. 69)

Apothecia stipitate, disc up to 2 mm in diameter when dried, bright yellow when fresh, outside

whitish except for stipe base, which is brown to dark brown even when young; stipe 2 x 0.3 mm when dried, the amount of brown fibrils running on stipe and cup variable. Ectal excipulum of distorted *textura oblita-textura prismatica*, walls clearly gelatinized in age. Covering layer of hyaline *textura porrecta* with occasional brown hyphae. Medullary excipulum of hyaline *textura intricata*, towards outer surface and cup margin of *textura porrecta*. Asci 130-140 x 9-10  $\mu\text{m}$ , clearly IKI blue without KOH pretreatment, reaction appearing as two short lines or spots. Spores irregularly biserial, elliptic-subfusoid inequilateral, 18-21 x 4-5  $\mu\text{m}$ , often curved, not beaked-pointed, mostly aseptate, occasionally one-septate, without appendages or with up to three cilia at either or both ends, these up to 3  $\mu\text{m}$  long, cyanophilous, spores multiguttulate in lactic acid, with a large, central



vacuole in IKI. Paraphyses straight, septate, 2-3  $\mu\text{m}$  wide.

Collections are from branches of *Alnus crispa* and from other deciduous twigs.

As I am not aware of existing descriptions of a lignicolous species with multiciliated spores,

the collections are briefly treated here. The presence of cilia and rather specific substrates have been stressed in the classification of these yellow *Hymenoscyphus* species. The present collection causes the efforts to fall short of their goal. Together with a third one, treated below, they share characters common to both *H. scutulus* and *H.*

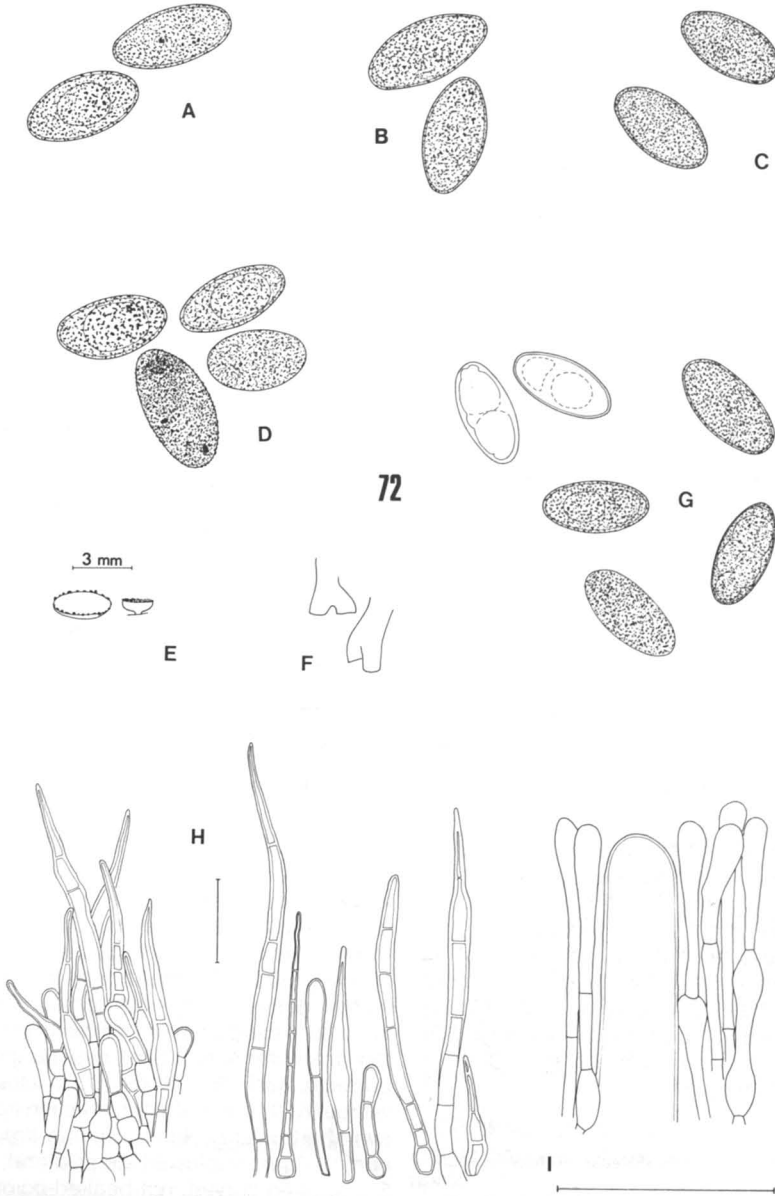


Figure 72. *Parascutellinia carneo-sanguinea*: A) spores of PR 617791 (*P. violacea*); B) spores of PR 151383 (type of *P. violacea*); C) spores of L 6690 (*Lachnea rosella*); D) spores of S 84066 (*Lachnea carneo-sanguinea*, ex Herb. Fuckel); E) apothecia, 82/522; F) ascus bases, 82/522; G) spores of 82/522; H) hairs: left 82/516, right 82/522; I) ascus and paraphyses, 82/516 (scales 50  $\mu\text{m}$ ).

*calyculus*. Again, I find many unmistakable cilia at each spore end, except for collection 82/549 with inconspicuous cilia (see below). The taxonomic value of these cilia should again be questioned.

Apparently one has to be more careful in weighing ecological parameters such as substrate being either herbaceous or woody. Recently, Dumont & Carpenter (1982) treated a large material of *Hymenoscyphus* and reported an ecological scale from leaves to wood for *H. serotinus*.

Collection 82/284 has a darker brown stipe base. The color is due to strongly pigmented hyphae along with brown chlamydo-spores present on the stipe. These are of the same type that were found in cup medulla of the next species (82/549).

#### Collections

Localities: 2126, 2427. Specimens: *Huhtinen* 82/274, 82/284.

#### *Hymenoscyphus* sp. (Fig. 71)

Apothecia clearly stipitate, disc up to 4 mm in diameter when dried, light yellow when fresh, stipe brownish but densely white-tomentose, base villose. In section, stipe 600  $\mu\text{m}$  thick near apex, medulla of *textura intricata*, covered with a 150-200  $\mu\text{m}$  thick layer of *textura porrecta*, this is surrounded by a 80  $\mu\text{m}$  thick layer of *textura prismatica*, walls slightly thickened, the common wall of two adjacent cells 1  $\mu\text{m}$  thick; the outermost layer composed of light brown *textura porrecta*, out of which the hyaline, contorted, septate, hyphoid, 2.5  $\mu\text{m}$  wide tomentum hyphae arise. Cup medullary excipulum of *textura intricata*, outwards and towards cup margin changing to a prominent layer of *textura porrecta*. Ectal excipulum of *textura prismatica* with slightly thickened walls. Covering layer of *textura porrecta*, 25  $\mu\text{m}$  thick. Asci 90-130 x 8-10  $\mu\text{m}$ , IKI blue without KOH pretreatment. Spores cylindrical-subfusoid, regularly beaked, 20-22 x 3-4  $\mu\text{m}$ , mostly aseptate, but may become one-septate, hyaline, readily germinating on the disc, typically biguttulate in CB, without or with one to many inconspicuous cilia. Paraphyses straight, 2  $\mu\text{m}$  wide.

On a twig of *Alnus crispa*.

Separated from those above on the basis of regularly beaked spores with inconspicuous cilia. In many respects the collection is alike *H. calyculus* collected from the same site. Differences are found in the tomentose lower parts of the apothecia, larger size, slightly narrower spores, and the presence of cilia, which were not found in 82/551 (see *H. calyculus*). Flesh of one apothecium was heavily infected by chlamydo-spores similar to

those at the stipe base of the previous *Hymenoscyphus* sp.

#### Collection

Richmond Gulf, *Huhtinen* 82/549.

#### *Sarcoleotia globosa* (Sommerf.: Fr.) Korf (Fig. 33)

Apothecia stipitate, first capitate, later pileate, apically up to 8 mm in diameter when fresh, pileus first globose and attached to the stipe, later expanding and hymenium separating from the stipe, disc black, smooth. Stipe up to 20 x 2 mm when fresh, pale brown, minutely squamulose. Pileus medulla of hyaline *textura intricata*, hyphae 3-4  $\mu\text{m}$  wide. Stipe medulla of *textura porrecta*, hyphae 3-4  $\mu\text{m}$  wide, pale brown, possibly slightly agglutinated, not constricted at the septa. Stipe cortex with darker brown, 4-6  $\mu\text{m}$  wide, minutely encrusted hyphae, frequently constricted at the septa and cells easily separated. The squamules consisting of similar hyphae. Asci 120 x 8  $\mu\text{m}$ , clearly IKI blue when fresh and dried without KOH pretreatment. Spores irregular in shape, most typically being cylindrical-subfusoid, 24-45(-57) x 3-4  $\mu\text{m}$ , hyaline, aguttulate, mostly aseptate, few one-septate, never multiseptate. Paraphyses 1-2(-3)  $\mu\text{m}$  wide, dark brown, septate, apically tightly interwoven, curved to straight, not widened at their apices.

Sandy river bank, soil mixed with some clay. Sparsely vegetated with *Equisetum arvense*, *Bryum*, *Polytrichum*, pH 6.3.

Although not reported, this minute taxon has been collected from North America (Ohenoja, pers. comm.). My observations agree with those of Eckblad (1963), who studied the type and additional Norwegian collections. Spores are mostly aseptate; in any case no more than one septum can be seen. The black pileus and pale brown stipe agree with newer collections, but the original material was stated as being lighter in color (cf. Eckblad, 1963). But such a difference can be caused by varying moisture contents of the fungus. Spore septation seems to develop slowly. The apothecia of *Sarcoleotia platypus* (DC: Fr.) Maas Geest. seem to differ from those of the present species in being more robust and somewhat of a different shape (Maas Geesteranus, 1966). Judging from a new treatment of *S. platypus* (= *S. nigra* Ito & Imai) by Gamundi (1979), the differences from present material are rather meager. Petersen & Korf (1982) have kept these taxa apart in their study on Greenland Discomycetes. *Sarcoleotia globosa* is discussed by Schumacher & Sivertsen (1985).

#### Collection

Locality: 2126. Specimen: *Huhtinen* 82/264.

### Acknowledgments

I owe my deepest gratitude to Prof. Paavo Kallio and Dr. Serge Payette for making the excursion possible. It would not have been possible without the valuable help of the staff in Centre d'études nordiques. For advice, collections, loans and determinations I sincerely thank the numerous researchers involved. Special thanks go to Dr. Gary A. Laursen and Dr. Tuomo Niemelä. This study was supported by the Academy of Finland.

### References

- ARENHOLZ, W.-R., 1979. Morphologisch-taxonomische Untersuchungen an blattbewohnenden Ascomyceten aus der Ordnung Helotiales. — Ph.D. thesis. Univ. Hamburg, 115 p., 16 pl.
- ARENHOLZ, W.-R. & R. SHARMA, 1983. Some new or interesting Helotiales from the eastern Himalayas. — *Mycotaxon*, 17: 473-512.
- BARAL, H.-O., E. JAHN & T. R. LOHMEYER, 1981. *Pachyella clypeata* (Schw.) Le Gal found near Hamburg. Notes on a genus of Discomycetes little known in Europe. — *Z. Mykol.* 47: 241-251.
- BATRA, L. R., 1960. The species of *Ciborinia* pathogenic to *Salix*, *Magnolia*, and *Quercus*. — *Am. J. Bot.*, 47: 819-827.
- BATRA, L. R. & R. P. KORF, 1959. The species of *Ciborinia* pathogenic to herbaceous angiosperms. — *Am. J. Bot.*, 46: 441-450.
- BENKERT, D., 1981. Bemerkenswerte Ascomyceten der DDR 5. Über einige seltene Arten der Leotiaceae. — *Boletus*, 5: 33-39.
- BENKERT, D., 1983. Bemerkenswerte Ascomyceten der DDR 6. Die weissporigen Geoglossaceen. — *Gleditschia*, 10: 141-171.
- BOUDIER, E., 1905-1910. *Icones Mycologicae*. — Klincksieck, Paris.
- BREITENBACH, J. & F. KRÄNZLIN, 1981. *Pilze der Schweiz. Band 1. Ascomyceten*. — Verlag Mykologia, Luzern, 313 p.
- BUJAKIEWICZ, A., 1979. Grzyby Babiej Góry 1. Mikoflora lasów. Fungi of Mt. Babia Eastern 1. Mycoflora of forests. — *Acta Mycol.*, 15: 213-294.
- CARPENTER, S. E., 1981. Monograph of *Crocicreas* (Ascomycetes, Helotiales, Leotiaceae). — *Mem. N.Y. Bot. Gdn*, 33: 1-290.
- DENISON, W. C., 1964. The genus *Cheilymenia* in North America. — *Mycologia*, 56: 718-737.
- DENNIS, R. W. G., 1949. A revision of the British Hyaloscyphaceae with notes on related European species. — *Mycol. Pap.*, 32: 1-97.
- DENNIS, R. W. G., 1950. Karsten's species of *Mollisia*. — *Kew Bull.*, 2: 171-187.
- DENNIS, R. W. G., 1956. A revision of the British Helotiaceae in the Herbarium of the Royal Botanic Gardens, Kew, with notes on related European species. — *Mycol. Pap.*, 62: 1-216.
- DENNIS, R. W. G., 1958. Critical notes on some Australian Helotiales and Ostropales. — *Kew Bull.*, 13: 321-358.
- DENNIS, R. W. G., 1963. A redistribution of some fungi ascribed to the Hyaloscyphaceae. — *Kew Bull.*, 17: 319-379.
- DENNIS, R. W. G., 1964. Remarks on the genus *Hymenoscyphus* S. F. Gray, with observations on sundry species referred by Saccardo and others to the genera *Helotium*, *Pezizella* or *Phialea*. — *Persoonia*, 3: 29-80.
- DENNIS, R. W. G., 1974. New or interesting British microfungi. 2. — *Kew Bull.*, 29: 157-179.
- DENNIS, R. W. G., 1975. New or interesting British microfungi. 3. — *Kew Bull.*, 30: 345-365.
- DENNIS, R. W. G., 1981. *British Ascomycetes*. — Cramer, Vaduz, 585 + 40 p., 78 pl.
- DENNIS, R. W. G. & H. ITZEROTT, 1973. *Octospora* and *Inermisia* in Western Europe. — *Kew Bull.*, 28: 5-23.
- DISSING, H., 1966a. A revision of collections of the genus *Helvella* L. ex St-Amans emend. Nannf. in the Boudier Herbarium. — *Rev. Mycol.*, 31: 189-224.
- DISSING, H., 1966b. The genus *Helvella* in Europe with special emphasis on the species found in Norden. — *Dansk bot. Ark.*, 25: 1-172.
- DISSING, H., 1981. Four new species of discomycetes (Pezizales) from West Greenland. — *Mycologia*, 73: 263-273.
- DISSING, H., 1982. Operculate discomycetes (Pezizales) from Greenland. — Pages 56-81 in G. A. Laursen & J. F. Ammirati (eds.). The first international symposium on arcto-alpine mycology. Univ. Washington Press, Seattle and London. 559 p.
- DISSING, H. & M. LANGE, 1967. Notes on the genus *Helvella* in North America. — *Mycologia*, 59: 349-360.
- DISSING, H. & S. SIVERTSEN, 1983a. Operculate discomycetes from Rana (Norway) 4. *Octospora hygrohypnophila*, *Peziza prosthetica* and *Scutellinia mirabilis* spp. nov. — *Nord. J. Bot.*, 3: 415-421.
- DISSING, H. & S. SIVERTSEN, 1983b. Operculate discomycetes from Rana (Norway) 5. *Rhodoscypha* gen. nov. and *Rhodotarzetta* gen. nov. — *Mycotaxon*, 16: 441-460.
- DÖBBELER, P. & H. ITZEROTT, 1981. Zur Biologie von *Octospora libussae* und *O. humosa*, zwei im Moosprotonemata wachsenden Pezizales. — *Nova Hedwigia*, 34: 127-13.
- DONADINI, J. C., 1976. Le genre *Pulparia* Karsten en France. Espèces nouvelles ou critiques. — *Rev. Mycol.*, 40: 255-272.
- DONADINI, J. C., 1977. Deux discomycètes nouveaux: *Peziza apiculata* Cooke variété *flavobrunnea* nov. var. et *Peziza muscicola* nov. sp. — *Bull. Soc. mycol. Fr.*, 93: 177-187.
- DONADINI, J. C., 1979. Le genre *Peziza* Linn. per St. Amans (groupe de *Peziza badia*). — *Docums. Mycol.*, 10: 49-60.
- <sup>5</sup> DUCHEMIN, T., 1979. Champignons supérieurs de Normandie. Macromycètes (Ascomycètes & Basidiomycètes) rares, peu connus ou nouveaux (1ère note.). — *Bull. Soc. linn. Normandie*, 107: 27-39.

- DUMONT, K. P., 1981. Leotiaceae 3. Notes on selected temperate species referred to *Helotium* and *Hymenoscyphus*. — *Mycotaxon*, 13: 59-84.
- DUMONT, K. P. & S. E. CARPENTER, 1982. Los hongos de Colombia 7: Leotiaceae 4: *Hymenoscyphus caudatus* and related species from Colombia and adjacent regions. — *Caldasia*, 13: 567-602.
- ECKBLAD, F.-E., 1963. Contributions to the Geoglossaceae of Norway. — *Nytt Mag. Bot.*, 10: 137-158.
- ECKEL, M. & G. HIRSCH, 1979. Ein interessanter "Wasserpilz" — *Cudoniella clavus*. — *Boletus*, 3: 11-13.
- ERIKSSON, B., 1974. On ascomycetes on Diapensiales and Ericales in Fennoscandia 2. Pyrenomyces. — *Svensk bot. Tidskr.*, 68: 192-234.
- ERIKSSON, M., 1964. Larger fungi on dunes in Finland. — *Rep. Kevo Subarctic Res. Stn.*, 1: 149-154.
- GAMUNDI, I. J., 1979. Subantarctic Geoglossaceae. 2. — *Sydowia*, 32: 86-98.
- GRADDON, W. D., 1974. Some new discomycete species. — *Trans. Br. mycol. Soc.*, 63: 475-485.
- GRADDON, W. D., 1976. Discomycete notes and records. — *Trans. Br. mycol. Soc.*, 66: 169-172.
- GRELET, L.-J., 1948. Les Discomycètes de France d'après la classification de Boudier (17<sup>e</sup> fascicule). — *Rev. Mycol.*, 13: 30-56.
- GROSSER, D., 1977. Die Hölzer Mitteleuropas. Ein mikrophotographischer Lehratlas. — Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 208 p.
- GROVES, J. W., 1965. The genus *Godronia*. — *Can. J. Bot.*, 43: 1195-1276.
- GROVES, J. W. & S. C. HOARE, 1954. Notes on fungi from northern Canada 1. Hypocreales and Discomycetes. — *Can. Fld Nat.*, 68: 1-8.
- GROVES, J. W. & C. A. BOWERMAN, 1955. The species of *Ciborinia* on *Populus*. — *Can. J. Bot.*, 33: 577-590.
- GROVES, J. W. & M. E. ELLIOTT, 1971. Notes on fungi from northern Canada 6. Additional records of Discomycetes. — *Rep. Kevo Subarctic Res. Stn.*, 8: 22-30.
- GULDEN, G. & M. LANGE, 1971. Studies in the macromycete flora of Jotunheimen, the central mountain massif of south Norway. — *Norw. J. Bot.*, 18: 1-46.
- HAINES, J. H. & K. H. MCKNIGHT, 1977. Notes on two America Hyaloscyphaceae on aspen. — *Mycotaxon*, 5: 423-431.
- HARMAJA, H., 1973. Amendments of the limits of the genera *Gyromitra* and *Pseudorhizina*, with the description of a new species, *Gyromitra montana*. — *Karstenia*, 13: 48-58.
- HARMAJA, H., 1974. Notes on the genus *Helvella*, including the merging of the genus *Wynnella*. — *Karstenia*, 14: 102-104.
- HARMAJA, H., 1979. Notes on *Gyromitra esculenta* coll. and *G. recurva*, a noteworthy species of western North America. — *Karstenia*, 19: 46-49.
- HEIN, B., 1980. Raster-elektronenmikroskopische Untersuchungen an Haaren von Hyaloscyphaceae (Ascomycetes, Helotiales). — *Nova Hedwigia*, 32: 31-62.
- HUHTINEN, S., 1982. Ascomycetes from central and northern Labrador. — *Karstenia*, 22: 1-8.
- HUHTINEN, S., 1983. Finnish records of discomycetes: *Pseudorhizina sphaerospora* and *Poculum sydowianum*. — *Karstenia*, 23: 10-12.
- HUHTINEN, S., 1984. Additions to the ascomycetous flora of the Canadian North. — *Karstenia*, 24: 1-11.
- HUHTINEN, S., 1985. Finnish records of discomycetes: *Unguicularia equiseti* sp. nov. and *Albotricha laetior*. — *Karstenia*, 25: 17-20.
- HUHTINEN, S. & T. NIEMELÄ, 1985. Mycoflora of Poste-de-la-Baleine, northern Québec. Introduction. — *Naturaliste can.*, 112: 437-444.
- HÜTTER, R., 1958. Untersuchungen über die Gattung *Pyrenopeziza* Fuck. — *Phytopath. Z.*, 33: 1-54.
- ITZEROTT, H., 1977. The genus *Octospora* and an attempt to solve its taxonomic problems. — *Kew Bull.*, 31: 497-500.
- ITZEROTT, H., 1981. Die Gattung *Octospora* mit besonderer Berücksichtigung der Pfälzer Arten. — *Nova Hedwigia*, 34: 265-280.
- KALLIO, P., 1980. Some observations on the fungi of central Québec-Labrador peninsula. — *McGill Subarctic Res. Pap.*, 30: 1-16.
- KANKAINEN, E., 1969. On the structure, ecology and distribution of the species of *Mitruia* s. lat. — *Karstenia*, 9: 23-34.
- KANOUSE, B. B., 1958. Some species of the genus *Trichophaea*. — *Mycologia*, 50: 121-140.
- KARSTEN, P. A., 1869. Monographia Pezizarum fennicarum. — *Not. Sällsk. Fauna Flora Fenn.*, 10: 101-206.
- KARSTEN, P. A., 1871. *Mycologia fennica*, 1. Discomycetes. — *Finska Vetenskaps-Societeten, Helsingfors*, 263 p.
- KAUSHAL, R., 1982. A reinvestigation of the North-West Himalayan *Pulvinulas*. — *Mycotaxon*, 16: 117-122.
- KOBAYASI, Y., N. HIRASUKA, R. P. KORF, K. TUBAKI, K. AOSHIMA, M. SONEDA & J. SUGIYAMA, 1967. *Mycological studies of the Alaskan Arctic*. — *Ann. Rep. Inst. Fermentation, Osaka*, 3: 1-138.
- KOBAYASI, Y., K. TUBAKI & M. SONEDA, 1968. Enumeration of the higher fungi, moulds and yeasts of Spitsbergen. — *Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo*, 11: 33-75.
- KOHN, L. M., 1979. A monographic revision of the genus *Sclerotinia*. — *Mycotaxon*, 9: 365-444.
- KOHN, L. M., 1982. A preliminary discomycete flora of Macaronesia: Part 5, Sclerotiniaceae. — *Mycotaxon*, 16: 1-34.
- KORF, R. P., 1973. Discomycetes and Tuberales. — Pages 249-319 in G. C. Ainsworth, F. K. Sparrow & A. S. Sussman (ed.). *The fungi, an advanced treatise*, 4A. Academic Press, New York and London, 621 p.
- KORF, R. P., 1982a. Mycological and lichenological implications of changes in the Code of Nomenclature enacted in 1981. — *Mycotaxon*, 14: 476-490.
- KORF, R. P., 1982b. Citation of authors' names and the typification of names of fungal taxa published

- between 1753 and 1832 under the changes in the Code of Nomenclature enacted in 1981. — *Mycologia*, 74: 250-255.
- KORF, R. P., 1982c. Inoperculate discomycetes of the arctic and alpine zones of Finnmark, Lapland, and Greenland. — Pages 27-34 in G. A. Laursen & J. F. Ammirati (eds.). The first international symposium on arcto-alpine mycology. Univ. Washington Press, Seattle and London, 559 p.
- KORF, R. P. & L. M. KOHN, 1980. Revisionary studies in the Hyaloscyphaeae. 1. On genera with "glassy" hairs. — *Mycotaxon*, 10: 503-512.
- KULLMAN, B., 1982. A revision of the genus *Scutellinia* (Pezizales) in Soviet Union [In Russian, English summary]. — *Scripta Mykol.*, 10: 1-158.
- KULLMAN, B. & A. RAITVIIR, 1977. A new species of *Scutellinia*. — *Fol. Crypt. Est.*, 7: 3-6.
- KÜPPERS, H., 1981. DuMont's Farben-Atlas. — DuMont Buchverlag, Köln, 163 p.
- LARSEN, H. J., 1980. *Trichophaea contradicta*: a new combination and an emended description for *Patella contradicta* Seaver. — *Mycotaxon*, 11: 369-374.
- LE GAL, M., 1937. Florule mycologique des Bois de la Grange et de l'Étoile. *Discomycètes*. — *Rev. Mycol.*, 2: 197-222.
- LE GAL, M., 1939. Florule mycologique des Bois de la Grange et de l'Étoile. *Discomycètes*. — *Rev. Mycol.*, 4: 25-63.
- LE GAL, M., 1941. Les *Aleuria* et les *Galactinia*. — *Rev. Mycol. Suppl.*, 6: 56-82.
- LE GAL, M., 1954. Étude critique sur les Discomycètes récoltés en Suisse au cours de la session de 1953. — *Bull. Soc. mycol. Fr.*, 70: 185-218.
- LE GAL, M., 1966. Contribution à la connaissance du genre *Scutellinia* (Cooke) Lamb. emend. Le Gal. (1<sup>re</sup> Étude). — *Bull. Soc. mycol. Fr.*, 82: 301-333.
- LE GAL, M., 1974. Valeur taxinomique de la pilosité dans le genre *Scutellinia* (Cooke) Lamb. emend. Le Gal. — *Bull. Soc. linn. Lyon, Num. spec.*, 43: 227-231.
- MAAS GEESTERANUS, R. A., 1964. On some white-spored Geoglossaceae. — *Persoonia*, 2: 81-96.
- MAAS GEESTERANUS, R. A., 1966. On *Helvella platypus* DC. — *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Ser. C*, 69: 191-203.
- MAAS GEESTERANUS, R. A., 1967. De fungi van Nederland. 2a. Pezizales-deel 1. — *Kon. Ned. Natuurh. Ver., Wet. Mededel.*, 69: 1-72.
- MAAS GEESTERANUS, R. A., 1969a. De fungi van Nederland. 2b. Pezizales-deel 2. — *Kon. Ned. Natuurh. Ver., Wet. Mededel.*, 80: 1-83.
- MAAS GEESTERANUS, R. A., 1969b. Studies in cup-fungi 2. — *Proc. K. Ned. Akad. Wet., Ser. C*, 72: 311-321.
- MATHEIS, W., 1979. Beiträge zur Kenntnis der Discomycetenflora des Kantons Thurgau 5. Die Discomyceten des Lauchetals. — *Mitt. Thurgau. naturf. Ges.*, 43: 130-163.
- MORAVEC, J., 1968. A study concerning a better recognition of operculate discomycetes of the genus *Cheilymenia* Boud. — *Ceská Mykol.*, 22: 31-40, 1 pl.
- MORAVEC, J., 1969a. Some operculate discomycetes from the Vysoké Tatry Mts. (High Tatra), Belanské Tatry Mts. and Spišská Magura Mts. in Slovakia. — *Česká Mykol.*, 23: 24-34.
- MORAVEC, J., 1969b. Some operculate discomycetes from the districts of Mladá Boleslav and Jičín (Bohemia). — *Česká Mykol.*, 23: 222-235.
- MORAVEC, J., 1971. Some operculate discomycetes from the park in Ilidža near Sarajevo (Yugoslavia). — *Česká Mykol.*, 25: 197-202.
- MOSER, M., 1963. Ascomycetes. — Pages 1-147 in H. Gams, *Kleine Kryptogamenflora 2a*. Fisher-Verlag, Stuttgart.
- MÜLLER, E. & R. W. G. DENNIS, 1959. Pilze aus dem Himalaya 3. — *Sydowia*, 13: 41-50.
- NANNFELDT, J. A., 1932. Studien über die Morphologie und Systematik der nicht-lichenisierten inoperculaten Discomyceten. — *Nova Acta R. Soc. Scient. Upsal., Ser. 4.*, 8: 1-368, 20 pl.
- NANNFELDT, J. A., 1942. Contributions to the mycoflora of Sweden. 6. On some white-exciple lignicolous or corticolous species of *Lachnum* Retz. ex Karst. — *Svensk Bot. Tidskr.*, 36: 287-300.
- NARDI, R. & P. SULMONT, 1968. Observations sur la variété *grandis* Boud. de l'*Ombrophila clavus* (Alb. et Schw.) Fr. — *Bull. Soc. mycol. Fr.*, 84: 653-656.
- NIEMELÄ, T., 1985. Mycoflora of Poste-de-la-Baleine, Northern Québec. Polypores and the Hymenochaetales. — *Naturaliste can.*, 112: 445-472.
- NITARE, J., 1981. *Geoglossum arenarium*, en problematisk jordtunga. — Göteborgs Svampklubb Årsskrift, 1981: 61-68.
- NITARE, J., 1982. *Geoglossum arenarium*, sandjordtunga — ekologi och utbredning i Sverige. — *Svensk Bot. Tidskr.*, 76: 349-357.
- OTANI, Y., 1967. Notes on some cup fungi of the Hyaloscyphaeae collected in Hokkaido, Japan. — *Trans. Myc. Soc. Japan*, 8: 33-42.
- PETERSEN, P. M., 1967. Studies on the ecology of some species of Pezizales. — *Svensk Bot. Tidskr.*, 62: 312-322.
- PETERSEN, P. M., 1970. Danish fireplace fungi. An ecological investigation on some fungi on burns. — *Dansk Bot. Ark.*, 27: 1-97.
- PETERSEN, P. M., 1982. The ecology and distribution of soil inhabiting Pezizales in western Greenland. — Pages 334-348 in G. A. Laursen and J. F. Ammirati (eds.). The first international symposium on arcto-alpine mycology. Univ. Washington Press, Seattle and London, 559 p.
- PETERSEN, P. M. & R. P. KORF, 1982. Some inoperculate Discomycetes and Plectomycetes from West Greenland. — *Nord. J. Bot.*, 2: 151-154.
- PFISTER, D. H., 1973. The psilopezoid fungi. 4. The genus *Pachyella*. — *Can. J. Bot.*, 51: 2009-2023.
- PFISTER, D. H., 1976. A synopsis of the genus *Pulvinula*. — *Occ. Pap. Farlow Herb. Harvard Univ.*, 9: 1-19.
- PFISTER, D. H., 1979. Type studies in the genus *Peziza* 7. Miscellaneous species described by M. J. Berkeley and M. A. Curtis. — *Mycotaxon*, 8: 339-346.

- PFISTER, D. H. & F. CANDOUSSAU, 1981. The psilopezoid fungi. 8. Additions to the genus *Pachyella*. — *Mycotaxon*, 8: 457-464.
- PHILLIPS, W., 1887. A manual of the British Discomycetes. — London, 462 p.
- POMERLEAU, R., 1980. Flore des champignons au Québec. — Les Éditions la Presse, Ottawa, 652 p.
- RAHM, E., 1966. Geoglossaceae im Hochtal von Arosa. — *Schweiz. Z. Pilzk.*, 44: 165-179 1 pl.
- RAITVIIR, A., 1970. Synopsis of the Hyaloscyphaceae. — *Scripta Mycol.*, 1: 1-115.
- RAITVIIR, A., 1976. Some new species of *Dasyscyphus*. — *Kew Bull.*, 31: 691-693.
- RAITVIIR, A., 1977a. New taxa in the Hyaloscyphaceae. — *Fol. Crypt. Est.*, 9: 1-8.
- RAITVIIR, A., 1977b. The genus *Dasyscyphella*. — *Eesti NSV Tead. Akad. Toim.*, 26: 29-35.
- RAITVIIR, A., 1978. K sistematiike roda *Cistella* i blizkikh k nemu taksonov [In Russian]. — *Scripta Mycol.*, 8: 147-159.
- RAITVIIR, A., 1981. New species of the Hyaloscyphaceae from Middle Asia. — *Fol. Crypt. Est.*, 12: 1-8.
- RAITVIIR, A., 1985. The arcto-alpine species of the Hyaloscyphaceae. — *Agarica*, 6: 137-146.
- RASCHLE, P., 1977. Taxonomische Untersuchungen an Ascomyceten aus der Familie der Hyaloscyphaceae Nannfeldt. — *Sydowia*, 29: 170-244.
- RASCHLE, P., 1978. Neufunde und Neukombinationen von Hyaloscyphaceae Nannfeldt, (Helotiales). — *Nova Hedwigia*, 30: 653-672.
- REDHEAD, S. A., 1977a. The genus *Neolecta* (Neolectaceae fam. nov. Lecanorales, Ascomycetes) in Canada. — *Can. J. Bot.*, 55: 301-306.
- REDHEAD, S. A., 1977b. The genus *Mitula* in North America. — *Can. J. Bot.*, 5: 307-325.
- REDHEAD, S. A. & K. W. SPICER, 1981. *Discinella schimperi*, a circumpolar parasite of *Sphagnum squarrosus*, and notes on *Bryophytomyces sphagni*. — *Mycologia*, 73: 904-913.
- REHM, H., 1896. Die Pilze Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. 3. Ascomyceten: Hysteriaceen und Discomyceten. — Pages 1-1275 in Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz. Eduard Kummer, Leipzig.
- RIFAI, M. A., 1968. The Australasian Pezizales in the Herbarium of the Royal Botanic Gardens Kew. — *Verh. K. Ned. Akad. Wet., Afd. Natuurk.* 2, 57: 1-295.
- ROLL-HANSEN, F. & H. ROLL-HANSEN, 1979. *Ascocoryne sarcoides* and *Ascocoryne cylindrium*. Description and comparison. — *Norw. J. Bot.*, 26: 193-206.
- SCHLÄPFER-BERNHARD, E., 1968. Beitrag zur Kenntnis der Discomycetengattungen *Godronia*, *Ascocalyx*, *Neogodronia* und *Encoeliopsis*. — *Sydowia*, 22: 1-56.
- SCHUMACHER, T., 1978. Operculate discomycetes (Pezizales) on river banks in Norway. — *Norw. J. Bot.*, 25: 207-220.
- SCHUMACHER, T., 1979. Notes on taxonomy, ecology, and distribution of operculate discomycetes (Pezizales) from river banks in Norway. — *Norw. J. Bot.*, 26: 53-83.
- SCHUMACHER, T., 1982. Ascomycetes from Northern Thailand. — *Nord. J. Bot.*, 2: 257-263.
- SCHUMACHER, T. & S. SIVERTSEN, 1985. *Sarcoleotia globosa* (Sommerf.: Fr.) Korf, taxonomy, ecology and distribution. — in G. A. Laursen & J. F. Ammirati (eds). The second international symposium on arcto-alpine mycology.
- SEEVER, F. J., 1961a. The North American cup-fungi (Operculates). — Hafner, New York, 377 p.
- SEEVER, F. J., 1961b. The North American cup-fungi (Inoperculates). — Hafner, New York, 428 p.
- SHERWOOD, M. A., 1977a. The ostropalean fungi. — *Mycotaxon*, 5: 1-277.
- SHERWOOD, M. A., 1977b. Taxonomic studies in the Phacidiales: *Propolis* and *Propolomyces*. — *Mycotaxon*, 5: 320-330.
- SMERLIS, E., 1968. The occurrence and pathogenity of forms of *Godronia cassandrae* in Québec. — *Can. J. Bot.*, 46: 597-599.
- STRID, Å., 1967. *Hypocreopsis lichenoides* (Tode ex Fr.) Seaver, a rare ascomycete. — *Svensk Bot. Tidskr.*, 61: 79-87.
- SVRČEK, M., 1948. Bohemian species of Pezizaceae subf. Lachneoideae. — *Sb. Nár. Mus. Praze 4B(6)*: 1-95, 12 pl.
- SVRČEK, M., 1962. O rodu *Discocistella* gen. nov. a některých jeho družích. De genere *Discocistella* gen. nov. familiae Hyaloscyphacearum. — *Česká Mykol.*, 16: 9-13.
- SVRČEK, M., 1963. *Wynnella atrofusca* (Beck) Svrček, comb. nov. — *Česká Mykol.*, 17: 45-46, 1 pl.
- SVRČEK, M., 1964. Další nálezy *Octospora libussae* Svrček et Kubička v Anglii a Československu. *Octospora libussae* Svr. et Kub. in Anglia et Cechoslovakia. — *Česká Mykol.*, 18: 244.
- SVRČEK, M., 1967. Species novae generis *Dasyscyphus* S. F. Gray (Discomycetes) e montibus Tatry, Slovakiae. — *Česká Mykol.*, 21: 64-68.
- SVRČEK, M., 1971. Tschechoslowakische Arten der Diskomyzetengattung *Scutellinia* (Cooke) Lam. emend. Le Gal (Pezizales) 1. — *Česká Mykol.*, 25: 77-87.
- SVRČEK, M., 1976a. A revision of species of the genus *Peziza* Dill. ex St-Amans, described by J. Velenovský. 1. — *Česká Mykol.*, 30: 129-134.
- SVRČEK, M., 1976b. A revision of species of the genus *Peziza* Dill. ex St-Amans, described by J. Velenovský. 2. — *Česká Mykol.*, 30: 135-142.
- SVRČEK, M., 1976c. New or less known Discomycetes. 3. — *Česká Mykol.*, 30: 8-16.
- SVRČEK, M., 1977. New combinations and new taxa in operculate Discomycetes (Pezizales). — *Česká Mykol.*, 31: 69-71.
- SVRČEK, M., 1979(1976?). A taxonomic revision of Velenovský's types of operculate Discomycetes (Pezizales) preserved in National Museum, Prague. — *Acta Mus. Nat. Pragae*, 32: 115-186, 8 pl.
- SVRČEK, M., 1981. List of operculate Discomycetes (Pezizales) recorded from Czechoslovakia 2. (0-W). — *Česká Mykol.*, 35: 64-89.

- SVRČEK, M. & J. KUBIČKA, 1961. Beitrag zur Kenntnis der operculaten Discomyceten des Gebirges Jeseníky (Hochgesenke) in der Tschechoslowakei. — Česká Mykol., 22: 180-185.
- TRIGAUX, G., 1982. Recolte de *Parascutellinia carneosanguinea* (Fuck.) Schumacher dans la Marne. — Docums. Mycol., 12: 53-56.
- VELENOVSKY, J., 1934. Monographia discomycetum Bohemiae 1-2. — Prague, 436 p., 30 pl.
- WEBER, N. S., 1972. The genus *Helvella* in Michigan. — Mich. Bot., 11: 147-201.
- WEBER, N. S., 1975. Notes on western species of *Helvella*. 1. — Beih. Nova Hedwigia, 51: 25-37.
- WHETZEL, H. H., 1945. A synopsis of the genera and species of the Sclerotiniaceae, a family of stromatic inoperculate discomycetes. — Mycologia, 37: 648-714.
- ZOGG, H., 1962. Die Hysteriaceae s. str. und Lophiaceae unter besonderer Berücksichtigung der mitteleuropäischen Formen. — Beitr. Kryptog Flora Schweiz, 11: 1-190.

## ÉTUDE CYTOTAXONOMIQUE DES CORNUS HERBACÉS DE L'ÎLE AUX BASQUES (ESTUAIRE DU SAINT-LAURENT, QUÉBEC)<sup>1</sup>

C. GERVAIS

Service de recherche en défense des cultures  
Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec  
Complexe scientifique, Québec G1P 3W8

et

J. SMITH

2115, rue Bourbonnière, Sillery (Québec) G1T 1A9

### Résumé

Les *Cornus* herbacés de l'île aux Basques (estuaire du Saint-Laurent, Québec) comprennent l'espèce circumpolaire *C. suecica* L., *C. canadensis* L. et des colonies d'individus apparemment hybrides ayant plus d'un verticille de feuilles ou des fleurs teintées de violet. Le nombre chromosomique de *C. suecica* était de  $2n = 22$ , celui de *C. canadensis* de  $2n = 44$ , mais les individus «hybrides» possédaient tous  $2n = 44$  chromosomes, au lieu du  $2n = 33$  attendu. La méiose des hybrides semble normale et elle donne du pollen régulier à  $n = 22$ . Dans ces circonstances, les «hybrides» pourraient se rattacher à l'espèce cordillèreenne allotétraploïde *C. unalaschkensis* Ledeb., ou s'être formés sur place par la fécondation d'un ovule *canadensis* normal ( $n = 22$ ) par un grain de pollen diploïde ( $n = 22$ ) de *C. suecica*. Il semble, de toute façon, y avoir introgression, vers *C. canadensis*, de la coloration foncée des pétales de *C. suecica*. La confusion qui persiste au sujet des hybrides de *Cornus* en Amérique peut s'expliquer par l'existence d'une race diploïde de *C. canadensis* qui s'hybride spontanément avec *C. suecica* dans différentes régions (Alaska, Ungava), par la présence, ailleurs, d'hybrides tétraploïdes stabilisés anciens (*C. unalaschkensis*) ou plus récents, et résultant d'une évolution polytopique (île aux Basques). *C. canadensis*, d'autre part, est sujet à plusieurs types de mutations, ce qui vient compliquer le problème.

### Abstract

The herbaceous species of *Cornus* from Île aux Basques (St. Lawrence Estuary, Québec) include the circumpolar *C. suecica* L., *C. canadensis* L. and some colonies of apparently hybrid individuals with more than one whorl of leaves or violet-tinged flowers. The chromosome number of *C. suecica* was  $2n = 22$ , while that of *C. canadensis* was  $2n = 44$ . Tetraploid chromosome counts ( $2n = 44$ ) were obtained from the «hybrids», instead of the expected triploid ( $2n = 33$ ) number. The meiosis of the «hybrids» seems to be normal and gives rise to normal,  $n = 22$ , pollen grains. This situation suggests that the «hybrids» could be the cordilleran allotetraploid species *C. unalaschkensis* Ledeb., or the result of local hybridization involving the fertilization of a normal ( $n = 22$ ) *canadensis* oosphere by an unreduced ( $n = 22$ ) *suecica* pollen grain. However that may be, there is apparently some introgression, into *C. canadensis*, of the dark petal color of *C. suecica*. The confusion which prevails about *Cornus* hybrids in America could result from the existence of a diploid *C. canadensis* race which spontaneously hybridizes with *C. suecica* in different regions (Alaska, Ungava), from the presence, in other places, of ancient (*C. unalaschkensis*) or more recent, stabilized tetraploid hybrids resulting from polytopic evolution (Île aux Basques). *C. canadensis*, on the other hand, is affected by different types of mutations which add to the problem.

<sup>1</sup> Contribution n° 351 de la Direction de la recherche agricole, ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec.



### Introduction

L'île aux Basques est constituée par un affleurement rocheux d'ardoises et de grès d'âge cambrien (Vallières, 1978) d'environ 2 km de longueur situé dans l'estuaire du Saint-Laurent à la hauteur de Trois-Pistoles. Sa largeur est d'environ 0,5 km et ses côtes sont plus ou moins accidentées (fig. 1). La plus grande partie de sa surface est recouverte d'une forêt, mais on retrouve, à son extrémité ouest, une prairie. L'extrémité est s'amenuise en platières rocailleuses, tandis que le rivage nord est abrupt et inhospitalier. C'est surtout là que se rencontrent, dans les fentes des rochers, en pleine lumière, de nombreuses colonies de *Cornus suecica* L., l'une des deux espèces de cornouillers herbacés de l'île.

L'autre espèce, *C. canadensis* L., croît habituellement dans les endroits plus ombragés, en forêt ou à l'orée. Il en existe une colonie remarquable, par son étendue et sa densité, vers le milieu de l'île, du côté sud, à la lisière de la forêt, juste au-dessus du rivage.

L'intérêt de l'étude des *Cornus* de l'île aux Basques relève cependant de la découverte, du côté nord-ouest de l'île, de colonies d'individus présentant des signes d'hybridité. Ces plantes ont été observées pour la première fois en 1976, au cours d'un inventaire de la flore de l'île (Smith, 1979).

Les plantes paraissant hybrides ressemblent au *C. canadensis*, mais possèdent également des caractères propres à *C. suecica*: feuilles dis-

posées en plusieurs verticilles dans certains cas, pétales marqués de mauve-violacé dans d'autres, etc. De plus, l'habitat plus ou moins broussailleux des colonies hybrides est de type intermédiaire entre ceux qu'affectionnent les parents supposés: il est moins rocheux et exposé que celui de *C. suecica*, plus ouvert et plus maritime que l'habitat habituel de *C. canadensis*. Des colonies pures de *C. suecica* se retrouvent à proximité de l'emplacement des hybrides, tandis que *C. canadensis*, dans son milieu forestier, n'est pas non plus extrêmement éloigné.

Devant cette situation et ces indices sérieux de l'hybridité de certaines colonies, nous avons pensé qu'une étude cytotaxonomique de la question était justifiée et contribuerait à résoudre un problème débattu depuis plusieurs années.

### Données historiques

Les variations morphologiques du *C. canadensis* et la question de l'existence possible d'hybrides *suecica* x *canadensis* font depuis longtemps l'objet d'observations et de spéculations diverses. Sans vouloir relever ici tout ce que rapporte la littérature botanique sur ce sujet, mentionnons en premier lieu avec Teeri (1968), des anomalies de *C. canadensis* proches de ce que nous avons vu à l'île aux Basques: celles que le Frère Arsène (1927) a notées à Saint-Pierre et Miquelon, celles que Perry (1931) et Erskine (1956) ont observées à l'île Saint-Paul, au nord du Cap Breton.

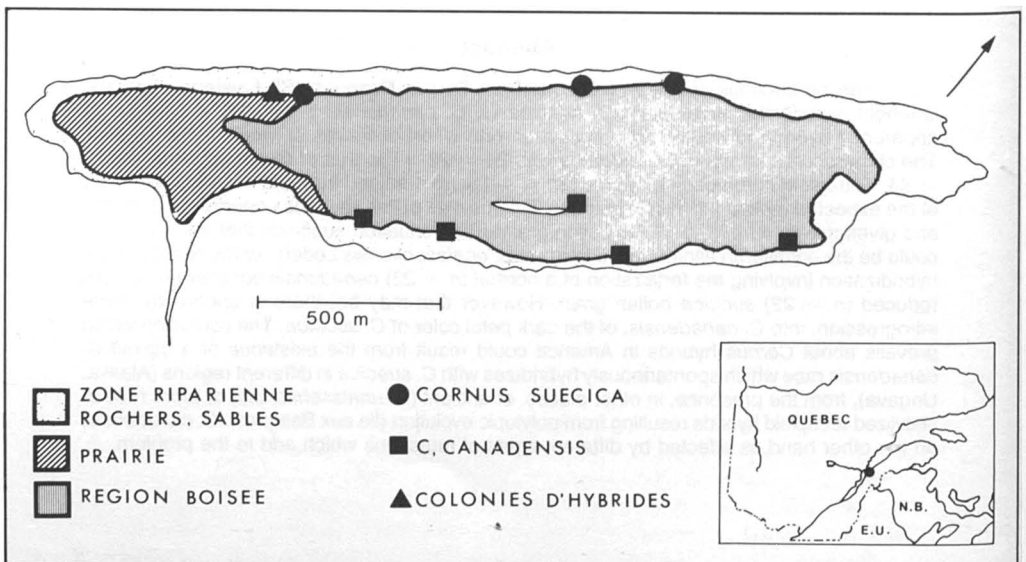


Figure 1. Emplacement des populations de *Cornus suecica*, *C. canadensis* et des plantes apparemment hybrides ayant fait l'objet de comptages chromosomiques à l'île aux Basques.

Nous pouvons examiner, d'autre part, diverses positions adoptées par des botanistes sur le problème des hybrides de *Cornus*. Pour Lepage (1946), la réalité de ces hybrides semble faire peu de doute; il les classe en trois catégories: intermédiaires parfaits, plantes se rapprochant davantage de *C. suecica* ou ressemblant davantage au *C. canadensis*. Hultén (1937, 1960) demeure convaincu de la nature hybride des formes intermédiaires et en donne une carte de distribution complète dans sa Flore de l'Alaska (Hultén, 1968). Fernald (1950) inclut les plantes hybrides dans le Gray's Manual sous le nom de *C. x unalaschkensis* Ledeb. et Scoggan (1979) mentionne que des hybrides sont rapportés entre *C. canadensis* et *C. suecica* sous les noms de *C. unalaschkensis* Ledeb., *C. canadensis* var. *intermedia* Farr, *C. intermedia* (Farr) Calder & Taylor. Le statut d'espèce proposé par Calder & Taylor (1965) pour le var. *intermedia* Farr se justifiait, d'après ces auteurs, par la stabilité morphologique des plantes intermédiaires rencontrées dans l'ouest du Canada et par leur distribution géographique distincte (carte p. 1396 de leur travail).

À l'encontre de l'opinion des botanistes favorisant la thèse de l'hybridation, Löve & Löve (1966) estiment que les plantes intermédiaires ne résultent pas de croisements. S'il y avait hybridation entre *C. suecica*, un diploïde bien connu, et *C. canadensis*, un tétraploïde, les hybrides posséderaient  $2n = 33$  chromosomes et non pas  $2n = 22$  comme ils l'ont observé sur des fixations de plantes hybrides rapportées d'Ungava par Jacques Rousseau. Löve & Löve (1966, 1975) en arrivent à penser que toutes les plantes diploïdes qui possèdent des caractères intermédiaires doivent être rattachées à l'espèce *C. unalaschkensis*.

Dans un travail récent sur les *Cornus* herbacés du nord-ouest de l'Amérique, Bain & Denford (1979) reconnaissent quatre entités différentes dans le complexe *suecica-canadensis*: 1) *C. suecica*,  $2n = 22$ ; 2) *C. canadensis*, qui serait d'après eux une espèce diploïde comme la précédente; 3) des hybrides diploïdes *suecica* × *canadensis*; 4) *C. unalaschkensis*, un allotétraploïde à  $2n = 44$  chromosomes. Les hybrides diploïdes ont été rencontrés en Alaska, dans des zones de contact *suecica-canadensis*. La fertilité de leur pollen est moins élevée (~52%) que celle de leurs parents présumés (~98%) et ils présentent des caractères morphologiques intermédiaires. *C. unalaschkensis* possède également des caractères morphologiques hybrides, mais la fertilité élevée de son pollen (~98%) et sa répartition géographique plus méridionale que celle de *C. suecica* amènent Bain & Denford

(1979) à penser que c'est un hybride ancien. Il aurait pris naissance à une époque où *C. suecica* se rencontrait plus au sud et il serait devenu polyploïde par la suite.

Nous verrons plus loin, après l'exposé de nos propres résultats, comment pourraient être conciliés les différents aspects du problème.

## Matériel et méthodes

L'étude cytologique du matériel a été faite à partir de fixations de boutons floraux recueillis sur place entre le 2 et le 16 juin, au cours de trois années consécutives (1979-1981). Le fixateur utilisé était un mélange 3/1 d'alcool absolu et d'acide acétique glacial. Les individus fixés ont été tantôt laissés sur place, tantôt pressés comme témoins ou encore rapportés vivants pour être gardés en culture, mais cette dernière pratique n'a pas donné de bons résultats.

Les comptages chromosomiques ont été réalisés par la méthode d'écrasement des tissus entre lame et lamelle après coloration au carmin acétique. L'observation de la méiose n'était généralement pas possible (floraison trop avancée), mais la présence de nombreuses mitoses polliniques, en revanche, a permis de réaliser avec facilité des comptages chromosomiques sur une bonne partie du matériel. Lorsque ni la méiose, ni les mitoses polliniques n'étaient observables, il était encore possible de réaliser des déterminations chromosomiques sur des mitoses de tissus ovariens. Nous n'avons pas pu obtenir de bonnes racines pour fin de comptages, ni sur place, ni par la culture de spécimens en pots. Les chromosomes ont été dessinés à la chambre claire.

## Résultats

### CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES

Avant d'aborder les résultats des comptages chromosomiques effectués sur le matériel de l'île aux Basques, nous voulons décrire sommairement les spécimens récoltés et présenter quelques observations générales sur leurs caractères morphologiques.

Comme nous l'avons dit, *C. suecica* se rencontre sur les rochers du rivage nord de l'île (fig. 1). Outre les spécimens mesurés sur place, au printemps et en été, nous avons pu examiner les témoins des fixations, les plantes rapportées vivantes et du matériel d'herbier (QUE, QFA). Contrairement aux caractères morphologiques de *C. canadensis*, ceux de *C. suecica* sont plutôt stables et nous ne nous y attarderons pas.

Chez *C. canadensis* et chez les plantes présentant des signes d'hybridité, nous avons examiné plus particulièrement la présence de verticilles supplémentaires de feuilles et la couleur des pétales. Ce dernier caractère, en particulier, est considéré par Bain & Denford (1979) comme un « caractère clé et critique » pour distinguer *C. canadensis* (non pigmenté) des taxons voisins (*C. suecica*, *unalaschkensis*, *suecica* × *canadensis*) qui possèdent des fleurs au moins partiellement pourprées. Calder & Taylor (1965) se basent également sur la pigmentation des fleurs dans la clé qu'ils présentent.

L'examen des *C. canadensis* et des « hybrides » de l'est nous montre cependant une situation bien différente. Après avoir examiné en laboratoire des *C. canadensis* recueillis à l'île aux Basques comme témoins de fixation, ou conservés en herbier, nous avons constaté qu'on pouvait retrouver de petites taches sombres ou pourprées sur les pétales et que l'éperon qui termine un des pétales était souvent plus ou moins mauve-pourpre. Bien plus, en étendant l'examen des fleurs à une collection plus large de spécimens identifiés au *C. canadensis*, nous avons retrouvé ces caractères sur plusieurs individus et observé un passage graduel entre les fleurs ayant un peu de mauve sur l'éperon et celles dont les pétales sont fortement tachetés de violet. Les plantes aux fleurs tachetées ne se retrouvent pas exclusivement dans les régions nordiques ou dans l'estuaire du Saint-Laurent et certaines d'entre elles (Granby, *Fabius* 92 QFA; *Garthby*, *Hamel* & *Brisson* 14312 QFA, etc.) auraient pu être identifiées comme des hybrides ou du *C. unalaschkensis*. Quelques individus, en particulier, recueillis dans un boisé de Sainte-Foy par l'un d'entre nous (*Gervais* 71-

081 QUE), possédaient des fleurs à demi violacées, comme les hybrides de l'île aux Basques. Nous avons déjà compté le nombre chromosomique de ces plantes ( $n = 22$ , non publié), sans avoir remarqué la pigmentation foncée des fleurs.

#### OBSERVATIONS CYTOLOGIQUES

Le matériel récolté nous a permis l'étude cytologique de 31 individus comprenant des *C. canadensis*, des *C. suecica* et des plantes présentant des caractères hybrides. Les plantes étudiées provenaient de populations différentes réparties dans divers secteurs de notre territoire (fig. 1) ou appartenaient toutes, dans certains cas (80-47, 80-50), à une même population.

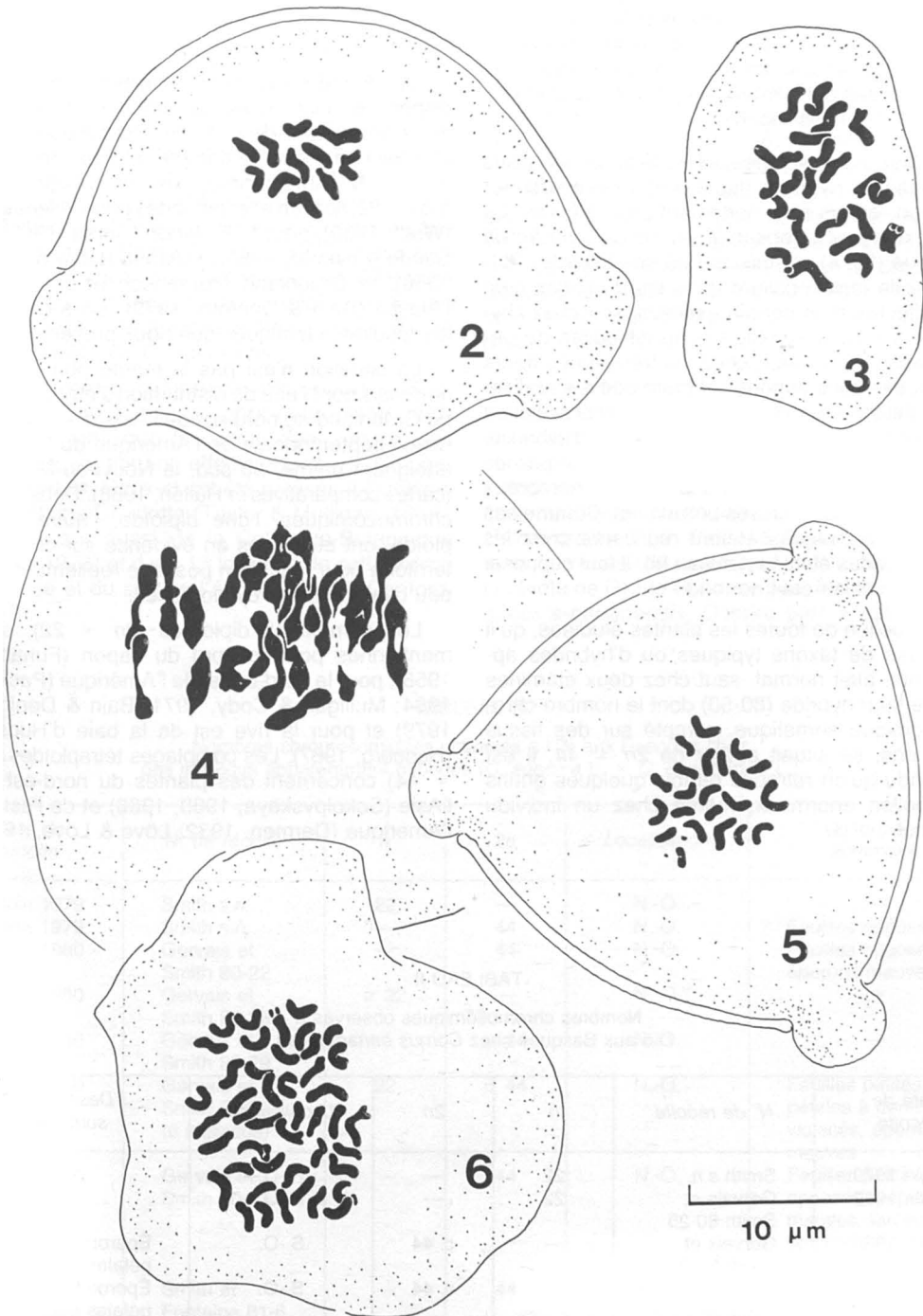
Les nombres chromosomiques  $n = 11$ , ou  $2n = 22$  (fig. 2 et 3) ont été retrouvés chez les dix individus typiques de *C. suecica* des six populations examinées (tableau I), tandis que les nombres  $n = 22$  ou  $2n = 44$  (fig. 4) ont caractérisé tous les *C. canadensis* recueillis dans six populations (tableau II). On aurait pu s'attendre à ce que les plantes apparemment hybrides soient à  $2n = 33$  chromosomes, mais, comme on peut le constater sur le tableau III, celles-ci possédaient invariablement  $n = 22$  ou  $2n = 44$  chromosomes (fig. 5 et 6).

Les chromosomes des *Cornus* herbacés ont de taille plutôt petite. Comme ils peuvent varier en dimension, du simple au double, à l'intérieur d'une même cellule, il est parfois délicat de distinguer un chromosome long de deux petits chromosomes rapprochés. La position exacte des centromères est difficile à apprécier mais ceux-ci semblent être généralement médians ou sub-médians.

TABLEAU I

Nombres chromosomiques observés à l'île aux Basques chez *Cornus suecica* L.

Date de récolte	N° de récolte	$n$	$2n$	Localisation	Description sommaire
16 juin 1979	Smith s.n.	11	—	N.-E.	—
3 juin 1980	Gervais et Smith 80-21	—	22	N.-E.	Typique
3 juin 1980	Gervais et Smith 80-27	11	c. 22	N.-O.	Typique
5 juin 1980	Gervais et Smith 80-47 (5 individus)	11	22	N.-E.	Typiques
2 juin 1981	Smith et Fontaine s.n.	—	22	N.-E.	—
3 juin 1981	Smith et Fontaine 81-8	11	c. 22	N.-O.	Typique



Figures 2-6. Chromosomes de *Cornus suecica*, *C. canadensis* et d'un hybride apparent. Fig. 2. *C. suecica* 80-27, mitose pollinique, métaphase,  $n = 11$ . Fig. 3. *C. suecica* 80-21, mitose de tissu ovarien, métaphase,  $2n = 22$ . Fig. 4. *C. canadensis* 80-25, CMP, métaphase I latérale,  $n = 22$  bivalents. Fig. 5. Hybride apparent entre *C. canadensis* et *C. suecica* 80-50, mitose pollinique, métaphase,  $n = 22$ . Fig. 6. Hybride apparent entre *C. canadensis* et *C. suecica* 80-22, mitose de tissu ovarien, métaphase,  $2n = 44$ .

La présence d'un petit satellite a été observée plusieurs fois sur des mitoses polliniques de *C. suecica*, tandis que nous en avons dénombré deux, à quelques reprises, sur les métaphases des mitoses polliniques de *C. canadensis* et des plantes hybrides (fig. 5).

Plusieurs comptages ont été faits sur des tissus somatiques ovariens (fig. 3 et 6), mais en dernier ressort, car ils sont nettement plus difficiles. La méiose a pu être observée sur un *C. canadensis* typique (fig. 4) et aussi sur un des hybrides (80-26). Elle était régulière dans les deux cas bien qu'affectée d'un certain «stickyness» chez l'hybride à cause, semble-t-il, de difficultés de pénétration du fixateur, chez les très jeunes fleurs fermées. Nous aurions souhaité pouvoir réaliser des observations plus nombreuses et plus claires sur la méiose des plantes soupçonnées d'hybridité, mais cette lacune se trouve compensée par les dénombrements chromosomiques nombreux réalisés sur des mitoses polliniques. Comme ces mitoses polliniques étaient régulières chez les huit individus étudiés (tableau III), il faut supposer que la méiose était normale.

Le pollen de toutes les plantes étudiées, qu'il s'agisse de taxons typiques ou d'hybrides apparents, était normal, sauf chez deux étamines d'une fleur hybride (80-50) dont le nombre chromosomique somatique, compté sur des tissus ovariens, se situait autour de  $2n = 44$ . Il est entendu qu'on retrouve parfois quelques grains de pollen anormaux, même chez un individu normal.

## Discussion

### APERÇU GÉNÉRAL

Les données cytologiques assez nombreuses disponibles pour l'espèce circumpolaire *C. suecica* nous permettent de constater tout d'abord que ce taxon se présente comme un diploïde stable à  $2n = 22$  chromosomes. Des comptages, tous à  $2n = 22$ , sont en effet rapportés pour l'Allemagne (Wulff, 1939), pour la Finlande (Sorsa, 1963), la Suède (Lökvist, 1963), l'Islande (Löve & Löve, 1956), le Groenland (Jørgensen *et al.*, 1958), l'Alaska (Bain & Denford, 1979), sans compter les résultats identiques que nous présentons ici.

La situation n'est pas la même pour *C. canadensis* dont l'aire de distribution s'étend du sud du Groenland au nord-est de l'Asie et englobe la moitié septentrionale de l'Amérique du Nord en atteignant même, au sud, le Nouveau-Mexique (cartes comparatives *in* Hultén, 1968). Deux races chromosomiques, l'une diploïde, l'autre tétraploïde, ont été mises en évidence sur ce vaste territoire pour lequel on possède réellement très peu d'informations cytologiques.

Les comptages diploïdes ( $2n = 22$ ), sont mentionnés pour le nord du Japon (Funabiki, 1958), pour le nord-ouest de l'Amérique (Packer, 1964; Mulligan & Cody, 1971; Bain & Denford, 1979) et pour la rive est de la baie d'Hudson (Hedberg, 1967). Les comptages tétraploïdes ( $2n = 44$ ) concernent des plantes du nord-est de l'Asie (Sokolovskaya, 1960, 1966) et de l'est de l'Amérique (Dermen, 1932; Löve & Löve, 1966;

TABLEAU III

Nombres chromosomiques observés à l'île aux Basques chez *Cornus canadensis* L.

Date de récolte	N° de récolte	<i>n</i>	<i>2n</i>	Localisation	Description sommaire
16 juin 1979	Smith <i>s.n.</i>	22	—	S.-O.	—
3 juin 1980	Gervais et Smith 80-25	22	—	S.-O.	—
4 juin 1980	Gervais et Smith 80-33	—	c. 44	S.-O.	Éperons des pétales mauves
2 juin 1981	Smith et Fontaine 81-3	—	c. 44	S.-O.	Éperons des pétales mauves
2 juin 1981	Smith et Fontaine 81-4	22	—	S.-O.	Pétales avec taches sombres
2 juin 1981	Smith et Fontaine 81-5	—	44	S.-E.	Éperons et pétales avec taches mauves

Clay & Nath, 1971) auxquelles s'ajoutent nos propres récoltes.

Un certain nombre d'autres comptages, dans les Index, se rapportent à *C. unalaschkensis* Ledeb. [*C. intermedia* (Farr) Calder & Taylor]. Comme nous l'avons vu dans l'introduction, ce taxon est compris tantôt comme un hybride (Le-page, 1946; Fernald, 1950; Hultén, 1937, 1960), tantôt comme une espèce distincte ou du moins un hybride stabilisé (Calder & Taylor, 1965; Löve & Löve, 1966; Bain & Denford, 1979). Nous partageons, quant à nous, l'opinion de Bain & Denford (1979) qui y voient un allotétraploïde dérivé de croisements très anciens entre *C. suecica* et la race diploïde de *C. canadensis*.

Deux nombres chromosomiques,  $2n = 22$  et  $2n = 44$ , sont indiqués pour cette plante mais nous croyons que les comptages tétraploïdes seuls se rapportent effectivement au *C. unalaschkensis*. Ceux-ci ont été réalisés à l'archipel de la Reine Charlotte (Taylor & Mulligan, 1968), dans le sud-ouest de la Colombie-Britannique (Pojar, 1973) et dans 15 localités de cette même province et du sud de l'Alaska (Bain & Denford, 1979).

Le comptage diploïde de Löve & Löve (1966), obtenu à partir de fixations de plantes intermédiaires rapportées d'Ungava par Jacques Rousseau, doit être rattaché, non pas au *C. unalaschkensis*, mais plus probablement à de véritables hybrides entre *C. suecica* et la race diploïde de *C. canadensis*. Löve & Löve (1966) ne soupçonnaient pas l'existence d'une race occidentale diploïde de *C. canadensis* atteignant l'est de la baie d'Hudson, ce qui les a induits en erreur sur les plantes de Rousseau et les a amenés plus tard (Löve & Löve, 1975) à considérer les comptages diploïdes de Packer (1964), de Hedberg (1967) et de Mulligan & Cody (1971) comme du *C. unalaschkensis*.

Taylor & Mulligan (1968) font également mention d'un comptage diploïde qu'ils attribuent au *C. unalaschkensis*. Il s'agit d'une détermination chromosomique réalisée par Taylor & Brockman (1966) sur une plante de Grand Forks (sud de la Colombie-Britannique) identifiée tout d'abord au *C. intermedia* (Farr) Calder & Taylor. Comme *C. suecica* ne se rencontre pas dans cette région, la plante de Grand Forks ne peut être un hybride *suecica-canadensis*. D'autre part, il est théori-

TABLEAU III

Nombres chromosomiques observés à l'île aux Basques chez des individus apparemment hybrides (*C. suecica* L. × *C. canadensis* L.)

Date de récolte	N° de récolte	<i>n</i>	<i>2n</i>	Localisation	Description sommaire
16 juin 1979	Smith s.n.	22	—	N.-O.	—
16 juin 1979	Smith s.n.	—	44	N.-O.	Feuilles opposées
3 juin 1980	Gervais et Smith 80-22	—	44	N.-O.	Feuilles opposées, éperons mauves
3 juin 1980	Gervais et Smith 80-26	c. 22	—	N.-O.	—
3 juin 1980	Gervais et Smith 80-29	—	c. 44	N.-O.	—
5 juin 1980	Gervais et Smith 80-50 (6 individus)	22	c. 44	N.-O.	Feuilles petites, pétales à demi violacés, éperons mauves
5 juin 1980	Gervais et Smith 80-51	—	44	N.-O.	Feuilles petites, opposées, éperons mauves, taches sombres sur pétales
3 juin 1981	Smith et Fontaine 81-6	—	44	N.-O.	Éperons mauves
3 juin 1981	Smith et Fontaine 81-7	22	—	N.-O.	Feuilles petites, opposées, éperons mauves
3 juin 1981	Smith et Fontaine s.n.	—	c. 44	N.-O.	—

quement improbable qu'il existe une race chromosomique diploïde de *C. unalaschkensis*, si cette espèce est un allotétraploïde ancien dérivé d'un croisement *suecica-canadensis*. La solution du problème pourrait être que la plante récoltée par Taylor et Brockman soit un *C. canadensis* aberrant, avec taches pourpres, comme il s'en rencontre dans l'est (voir plus loin).

#### LES *CORNUS* DE L'ÎLE AUX BASQUES ET DE L'EST DE L'AMÉRIQUE

Après cette mise au point sur les grandes lignes qui paraissent se dessiner dans la classification des *Cornus* herbacés, il convient de prendre position sur les «hybrides» de l'île aux Basques et sur les autres plantes intermédiaires qui se rencontrent dans l'est. Diverses solutions peuvent être envisagées mais il est déjà certain que tous les taxons litigieux n'ont pas une même origine et ne forment pas une entité spécifique unique.

Dans le nord du Québec, comme nous l'avons vu, les plantes intermédiaires résultent très vraisemblablement d'hybridation entre *C. suecica* et la race diploïde de *C. canadensis*. Nous ne connaissons pas toutefois les limites territoriales du *C. canadensis* diploïde et nous ignorons, par conséquent, jusqu'où peut s'étendre l'aire théorique des hybrides diploïdes. Elle pourrait bien atteindre la côte nord du Saint-Laurent et Terre-Neuve.

Plus au sud, à l'île aux Basques, *C. canadensis* est tétraploïde et il en est de même dans les États du Maine (Clay & Nath, 1971), du New-Hampshire (Löve & Löve, 1966) et du Massachusetts (Dermen, 1932), sans oublier les plantes de Sainte-Foy. Dans les zones de contact entre le *C. canadensis* tétraploïde et le *C. suecica*, comme à l'île aux Basques et ailleurs sur le Saint-Laurent, on peut imaginer la formation d'hybrides triploïdes (non encore démontrée) ou celle d'hybrides tétraploïdes. C'est peut-être précisément ce qui s'est passé à l'île aux Basques où les «hybrides» tétraploïdes pourraient résulter de la fécondation d'une fleur *canadensis* normale à  $n = 22$  par un grain de pollen *suecica* non réduit à  $n = 22$ . Cette explication est d'autant plus valable que les *Cornus* herbacés paraissent auto-stériles (Bain & Denford, 1979). Ils sont probablement pollinisés par des insectes qui déclenchent l'ouverture des fleurs et l'émission du pollen en touchant l'éperon dont un des pétales est muni (Bain & Denford, 1979; Mosquin, 1985). Si les «hybrides» de l'île aux Basques résultent de croisements *suecica-canadensis*, tout comme le *C. unalaschkensis* cordillérien, on pourrait y voir un cas de «polytisme mitigé» ayant abouti à la formation de deux plantes tétraploïdes semblables par des

voies différentes et à partir d'éléments différents: *C. suecica* et le *C. canadensis* diploïde ou tétraploïde.

Une autre solution à envisager, pour expliquer la présence, dans l'est, d'individus intermédiaires aux fleurs violacées, serait de regarder simplement ces plantes comme d'authentiques *C. unalaschkensis* cordillériens. Cette hypothèse est peut-être acceptable pour les *Cornus* de l'île aux Basques et du golfe du Saint-Laurent mais ne saurait être une explication générale. En effet si l'existence d'espèces cordillériennes reliques n'est pas sans exemples dans notre flore, on pourrait s'étonner d'en retrouver des représentants dans un boisé dégradé de Sainte-Foy (*Gervais 71-081*) et dans des régions éloignées de l'aire habituelle de ces espèces (Granby, Garthby, etc.).

À défaut d'appartenir au *C. unalaschkensis* ou d'être des hybrides, là où le *C. suecica* n'existe pas, les *C. canadensis* aux pétales violacés de Sainte-Foy, de Granby et d'ailleurs postulent d'autres explications. Nous sommes contraints d'admettre, à l'encontre de Bain & Denford (1979), que la pigmentation foncée des pétales peut se produire occasionnellement chez *C. canadensis*, par mutation, au même titre que les nombreuses variations connues chez cette espèce (Lepage, 1946, 1950, 1951, 1955; Teeri, 1968).

Le problème de l'identité des *C. canadensis* aux fleurs violacées dans l'est de l'Amérique pourrait être résolu en supposant l'action de causes différentes: 1) hybridation de *C. suecica* par *C. canadensis* diploïde, au moins dans la partie nord du Québec, 2) hybridation occasionnelle de *C. suecica* par *C. canadensis* tétraploïde dans le sud (île aux Basques), 3) mutations diverses affectant la disposition des feuilles et la couleur des pétales (Sainte-Foy). Les divers degrés de pigmentation pourpre-violacée des pétales, observés chez plusieurs *C. canadensis* de l'est, pourraient provenir d'hybridation introgressive entre des *C. canadensis* typiques et des individus aux pétales colorés, quelle que soit leur origine. On peut également envisager l'hypothèse de la présence dans l'est du *C. unalaschkensis* cordillérien, mais cette solution ne pourrait, elle non plus, tout expliquer à elle seule.

#### Remerciements

Les auteurs désirent remercier Mlle Marie Fontaine pour l'aide apportée au cours de l'excursion de 1981, M. Jean-Guy Denis pour le dessin de la carte de l'île aux Basques ainsi que Mmes Danièle Smith Rochette et Madeleine Gervais pour la dactylographie.

## Références

- ARSÈNE, (Frère), 1927. Contribution to the flora of the islands of St.-Pierre et Miquelon. — *Rhodora*, 29: 173-191.
- BAIN, J. F. & K. E. DENFORD, 1979. The herbaceous members of the genus *Cornus* in NW North America. — *Bot. Notiser*, 132: 121-129.
- CALDER, J. A. & R. L. TAYLOR, 1965. New taxa and nomenclatural changes with respect to the flora of the Queen Charlotte Islands. — *Can. J. Bot.*, 43: 1387-1399.
- CLAY, S. N. & J. NATH, 1971. Cytogenetics of some species of *Cornus*. — *Cytologia*, 36: 716-730.
- DERMEN, H., 1932. Cytological studies of *Cornus*. — *J. Arnold Arbor.*, 13: 410-417.
- ERSKINE, J. S., 1956. Additions to the flora of St. Paul Island, Nova Scotia. — *Rhodora*, 58: 245-249.
- FERNALD, M. L., 1950. Gray's manual of botany. 8th ed. — D. Van Nostrand Co., New-York, 1632 p.
- FUNABIKI, K., 1958. Distribution and polyploidy of Angiosperms II. Northern flora of Japan. — *Kromosomo*, 37-38: 1268-1275.
- HEDBERG, O., 1967. Chromosome numbers of vascular plants from arctic and sub-arctic North America. — *Arkiv Bot.*, 6: 309-326.
- HULTÉN, E., 1937. Flora of the Aleutian Islands. — Bokförlags Aktiebolaget Thule, Stockholm, 397 p.
- HULTÉN, E., 1960. Flora of the Aleutian Islands, 2nd ed. — *Flora et vegetatio mundi* I. J. Cramer, Weinheim, 376 p., 533 cartes, 38 fig.
- HULTÉN, E., 1968. Flora of Alaska and neighboring territories. — Stanford Univ. Press, Stanford, 1008 p.
- JÖRGENSEN, C. A., T. SØRENSEN & M. WESTERGAARD, 1958. The flowering plants of Greenland. A taxonomical and cytological survey. — *Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Skr.*, 9, 4: 1-172.
- LEPAGE, E., 1946. Variations taxonomiques de trois espèces laurentiennes. — *Naturaliste can.*, 73: 5-16.
- LEPAGE, E., 1950. Variations mineures de quelques plantes du nord-est du Canada et de l'Alaska. — *Naturaliste can.*, 77: 228-231.
- LEPAGE, E., 1951. Entités nouvelles dans la flore du Québec. — *Naturaliste can.*, 78: 341-352.
- LEPAGE, E., 1955. Nouvelles formes du *Cornus canadensis* L. et du *Pontederia cordata* L. — *Naturaliste can.*, 82: 99-102.
- LÖVE, A. & D. LÖVE, 1956. Cytotaxonomical conspectus of the Icelandic Flora. — *Acta Horti Gothoburg.*, 20: 65-291.
- LÖVE, A. & D. LÖVE, 1966. Cytotaxonomy of the alpine vascular plants of Mount Washington. — *Univ. Colo. Stud. Ser. Biol.*, 24: 1-74.
- LÖVE, A. & D. LÖVE, 1975. Cytotaxonomical Atlas of the Arctic Flora. — J. Cramer, Vaduz, 598 p.
- LÖVKVIST, B., 1963. In H. Weimark, Skanes Flora. — Lund.
- MOSQUIN, T., 1985. The explosive pollination mechanism in the pop flower, *Chamaepericlymenum* (Cornaceae). — *Can. Fld Nat.*, 99: 1-5.
- MULLIGAN, G. A. & W. J. CODY, 1971. In A. Löve, IOPB chromosome number reports XXXIII. — *Taxon*, 20: 609-614.
- PACKER, J. G., 1964. Chromosome numbers and taxonomic notes on western Canadian and Arctic plants. — *Can. J. Bot.*, 42: 473-494.
- PERRY, L. M., 1931. The vascular flora of St. Paul Island, Nova Scotia. — *Rhodora*, 33: 105-126.
- POJAR, J., 1973. Levels of polyploidy in four vegetation types of southwestern British Columbia. — *Can. J. Bot.*, 51: 621-628.
- SCOGGAN, H. J., 1979. The Flora of Canada. — *Publ. Bot. Mus. natn. Sci. nat. Canada*, no. 7, 4 vol., 1711 p.
- SMITH, J., 1979. La végétation sur l'île-aux-Basques, nomenclature scientifique, française et anglaise. — Société Provancher d'histoire naturelle du Canada, Québec, 28 p.
- SOKOLOVSKAYA, A. P., 1960. Geografichskoe rasprostranenie poliploidnykh vidov rasteniy. (Issledovanie flory O. Sakhalina). — *Vestn. Leningrad Univ.*, Ser. Biol., 4, 21: 42-58.
- SOKOLOVSKAYA, A. P., 1966. Geografichskoe rasprostranenie poliploidnykh vidov rasteniy. Issledovanie flory Primorskogo Kraya. — *Vestn. Leningrad Univ.*, Ser. Biol., 1, 3: 92-106.
- SORSA, V., 1963. Chromosomenzahlen finnischer Kormophyten, II. — *Ann. Acad. Sci. Fenn. A, IV, Biol.*, 68: 1-14.
- TAYLOR, R. L. & R. P. BROCKMAN, 1966. Chromosome numbers of some western Canadian plants. — *Can. J. Bot.*, 44: 1093-1103.
- TAYLOR, R. L. & G. A. MULLIGAN, 1968. Flora of the Queen Charlotte Islands. Part 2. Cytological aspects of the vascular plants. — *Res. Brch Can. Dep. Agric. Monogr. no. 4*, Ottawa, 148 p.
- TEERI, J. A., 1968. Developmental variability of *Cornus canadensis* in northern New England. — *Rhodora*, 70: 278-282.
- VALLIÈRES, A., 1978. Géologie de l'île aux Basques. — Rapport préliminaire Min. Richesses naturelles, Québec, 8 p., 1 carte.
- WULFF, H. D., 1939. Chromosomenstudien an der schleswig-holsteinischen Angiospermen-Flora, IV. — *Ber. dt. bot. Ges.*, 57: 424-431.





## VEGETATION PATTERNS IN THE CONNECTICUT RIVER FLOOD PLAIN IN RELATION TO FREQUENCY AND DURATION OF FLOODING

K. J. METZLER<sup>1</sup> and A. W. H. DAMMAN

Ecology Section, Biological Sciences Group  
University of Connecticut  
Storrs, Connecticut 06268 USA

### Résumé

La partie aval de la rivière Connecticut est soumise à une crue annuelle qui survient de 1 à 2 mois après celles des rivières avoisinantes et, parfois, à de très grosses crues en été. Cet article porte sur la composition floristique des forêts d'*Acer saccharinum* de sa plaine d'inondation, en rapport avec la fréquence, la durée et la période de crue. Il présente des données sur les importantes variations annuelles de la végétation de quelques habitats. À l'aide des données de niveau d'eau en longue période (depuis 1896), nous avons calculé la durée et la fréquence des crues d'été pour chaque niveau dans la plaine d'inondation. Le patron de végétation de la zone d'écoulement libre de la plaine d'inondation est principalement contrôlé par son emplacement et son élévation alors que celui des marécages et des dépressions l'est par l'évapotranspiration et l'infiltration d'eau. L'élévation affecte également la fréquence des crues dans les marécages et les dépressions. L'occurrence et la période des crues d'été déterminent alors la composition et le développement de la végétation, quelle que soit l'année.

### Abstract

The lower part of the Connecticut River has an annual flood season that is 1-2 months behind that of local rivers, and severe floods occur occasionally in summer. This paper describes the floristic composition of the *Acer saccharinum* forests of the Connecticut River flood plain in relation to the frequency, duration and timing of floods, and it documents the large annual changes in the vegetation of some habitats. Long-term river level records, starting in 1896, were used to calculate the duration of flooding as well as the frequency of summer floods at any level in the flood plain. In the freely drained flood plain, elevation and location with respect to the river channel are the principal factors controlling the vegetation pattern. Elevation also affects flooding frequency of the sloughs and depressions that retain water after floods, but their vegetation pattern is controlled primarily by subsequent water level changes caused by evapotranspiration and percolation. Here, the occurrence and timing of summer floods determine the composition and development of the vegetation in any one year. This paper illustrates the value of water level duration and flood frequency curves in analyzing the vegetation patterns of a flood plain.

### Introduction

The Connecticut River, flowing from southern Québec to Long Island Sound is the largest river in New England. It drains approximately 29,100 km<sup>2</sup> and, with an average discharge of 560 m<sup>3</sup>/s, supplies more than one-half the freshwater input into Long Island Sound (Meade, 1966). The drainage area is relatively long and narrow, mostly hilly, and more than 70% forested. From northern Massachusetts through central Connecticut, the

river flows through a broad lowland. Here the flood plain reaches its greatest development, over-bank flow is substantial, and channel migration is prevalent.

Almost all of the high flood plain has been cleared and very little it is now forested. The low flood plain has also not escaped the effects of agriculture and urbanization but enough of the marshes and forests are left to show the original vegetation patterns. The most striking features of the flood plain forests are the sharp contrasts in species dominance and floristic composition of the ground vegetation and the dramatic year to year variation in its floristic composition. These

<sup>1</sup> Present address: Connecticut Geological and Natural History Survey, Department of Environmental Protection, Hartford, Conn. 06106 USA.

are especially obvious on the frequently flooded parts of the flood plain.

In Connecticut, *Acer saccharinum* forests are restricted to flood plains (Bromley, 1935; Westveld, 1956). Nichols (1916) gave a general description of these forests as well as other vegetation on the flood plain of the lower Connecticut River. The vegetation of marshes and oxbows was described from an adjacent part of the flood plain in Massachusetts (Burk, 1977; Sackett, 1974, 1977).

The flooding history of the Connecticut River can be traced from 1683 (Thompson *et al.*, 1964), and since 1896 excellent records have been kept on river level fluctuations at Hartford, Connecticut. This provides an opportunity to correlate vegetation boundaries with long term river level data, to determine the flooding frequency and duration to which plant communities are subjected, and to relate sudden changes in vegetation with unusual flooding events.

The purpose of this paper is (1) to describe the floristic composition of the flood plain forests in northern Connecticut, (2) to draw attention to the large year to year differences in the composition of some flood plain communities, (3) to correlate spatial and temporal differences in vegetation with flooding and habitat conditions, and (4) to describe and explain the topographical sequences of plant communities in the flood plain. This paper will focus on the forest vegetation of the low flood plain, partially because the effects of flooding are most clearly expressed on these sites, but also because a complete toposquence of vegetation units is still available for study.

### Geographical setting

The study area includes the flood plain on the reach of the Connecticut River flowing through north-central Connecticut (Fig. 1). It is underlain by Triassic-Jurassic sandstones and shales. The surrounding topography is flat to rolling, with elevations averaging 15 to 75 m above sea level. Similar reaches can be found to the north, whereas to the south the river is confined within a bedrock channel until it reaches Long Island Sound. In the vicinity of Hartford, much of the flood plain was diked during the 1940's, increasing flood levels to the north by less than 30 cm during periods of high flow (L. Weiss, Water Resources Division, U.S. Geological Survey, pers. comm.).

The study area is located in the northern part of the Appalachian oak forest zone (Küchler, 1964), has a growing season of about 180 days, a mean annual temperature of 10°C, and mean monthly temperatures of -3°C and 27°C for January and

July, respectively. Annual precipitation is well-distributed throughout the year and averages 1090-1200 mm (Brumbach, 1965).

The Connecticut River is an early spring flooding river (Hoyt & Langbein, 1955) with autumn flooding not uncommon. In most years, deep snow accumulates in the upper reaches of the basin causing high flood levels during spring thaws. In the late summer and early autumn, flooding is caused by heavy precipitation associated with equinoctial tropical storms. During periods of low flow, the Connecticut River is subject to tidal fluctuation with the upper limit of tidal influence corresponding to the bedrock riffles on the northern boundary of the study area. The maximum tidal amplitude in Hartford is approximately 30 cm.

Along the Connecticut River, erosional and depositional features are well represented with

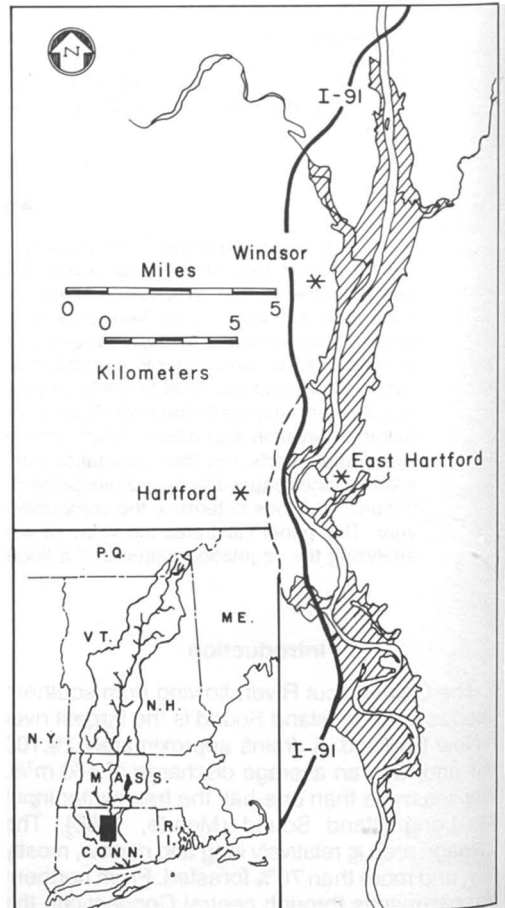


Figure 1. Map of the study area (shaded) and its location within the Connecticut River Basin. The broken line indicates part of the flood plain lost to urban development.

steep-cut banks, point bars, and scroll bars recording the history of lateral channel migration (Fig. 2). Oxbow-lakes and remnants of more ancient channels can also be found with meander cut-offs described and dated by Holland & Burk (1982) for the flood plain in Massachusetts and by Flint (1930) for the flood plain in the vicinity of Hartford. Natural levees parallel many of the straighter channels, and terracing caused by base-level changes gives a broad step-like appearance to the surface of the flood plain. Five terrace and flood plain levels have been described for the flood plain in Massachusetts with only the two lower levels presently inundated (Jahns, 1947): an upper level or high flood plain inundated for short periods during extreme floods and a low flood plain inundated annually for much longer periods of time.

**Methods**

The vegetation and habitat conditions were described during a survey of the Connecticut River flood plain from 1978-1980 and were supplemented with descriptions made in the flood plain forests south of Hartford from 1972-1982. Studies

in the latter area also provided detailed information on the relationship between vegetation and flooding levels.

The floristic composition of the vegetation was described in plots uniform with respect to vegetation cover and soil conditions, and large enough to include the normal species combination of the habitat. Most plots were 20 × 20 m, but in order to sample areas with uniform vegetation and soil it was occasionally necessary to use rectangular or smaller plots. Plot sizes are indicated in the vegetation table. Within each plot, abundance-cover and sociability of all vascular plants and bryophytes present was estimated using the Braun-Blanquet scale (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974), except that no sociability values were used for trees and shrubs. Descriptions were tabulated and then organized into a vegetation synthesis table on the basis of similarities and differences in species composition (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974). Vegetation patterns identified in this table were checked during subsequent field work to refine or correct the classification.

The plant communities recognized are mostly at the level of subassociation in the Zürich-Mont-

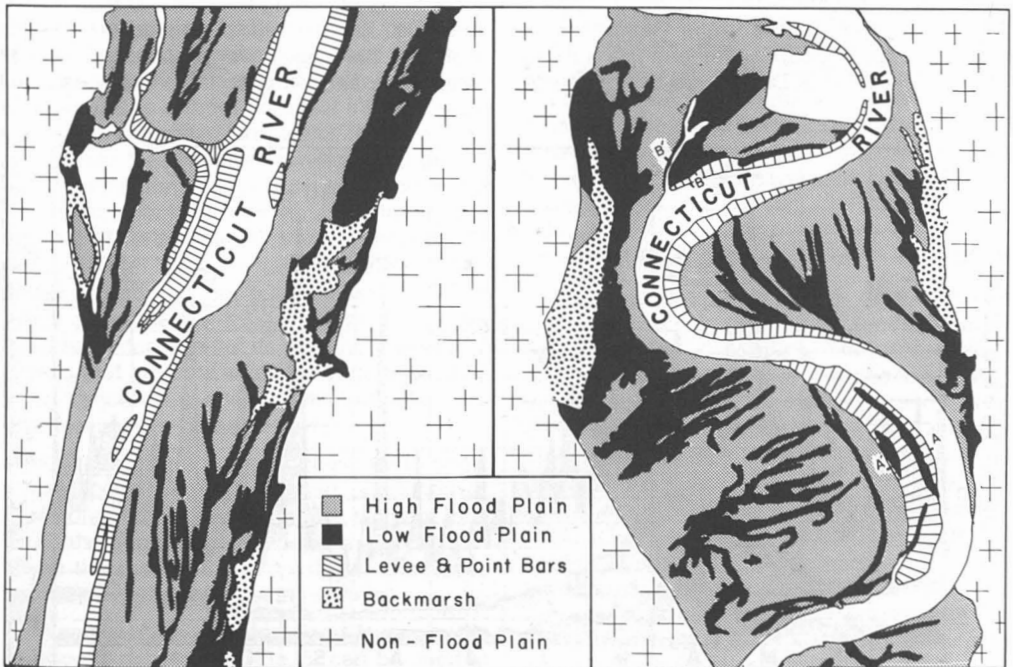


Figure 2. Distribution of major physiographic subdivisions of the flood plain along two sections of the Connecticut River. Depositional patterns occur throughout the flood plain. Levees and point bars parallel much of the river channel and the succession of scroll bars records the history of both present and previous meanders. The river has cut frequently into older deposits and, as a result, the high flood plain occurs often adjacent to the river channel. Almost all the high flood plain has been cleared for agriculture, whereas most of the low flood plain is forested. A-A' and B-B' indicate the approximate location of the transects illustrated in Figure 7.

pellier tradition (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974), and variants and facies of some of the communities are recognized. These units are defined by differential species only. No association and subassociation names have been assigned to them. Such an informal classification is preferred until further data, collected over a much larger geographic area, provide a clear concept of the associations.

Elevational differences were measured with a transit on transects across the major topographical features, such as levees and sloughs. The elevation of vegetation boundaries was also recorded on these transects. The elevation of the transects was tied in with the Bulkeley Bridge gauge in Hartford, so that river-level records could be used in determining the flooding frequency and duration for plant communities.

Species density, based on number of stems, and height were recorded each autumn on several permanent transects. Density was determined in circular plots located at 1-m intervals on the transects; plot size varied from 0.1-1.0 m depending on the density of the species. Height was recorded as the maximum height within 0.5 m from the plot center.

Records of Connecticut River water levels at Hartford (supplied by the Water Resources Division, U.S. Geological Survey and the National Weather Service, U.S. Department of Commerce)

were used in a variety of ways. A water level duration curve was prepared to show the average period of time in days and percent of year that water levels were at or above a certain level. This was based on data for the period 1896-1942 compiled by the Department of Engineering, City of Hartford. The number of years that a certain level was reached at least once during the summer (15 May-15 September) and during each of the periods 15-31 May, June, July, August, and 1-15 September, was calculated using river level records from 1905-1982. From this the probability of flooding was determined for various summer periods after the regular spring floods. The same data were also used to calculate the flood recurrence intervals for the period 1 June-15 September following the guidelines of the Water Resources Council (1981). The nomenclature of the vascular plants follows Fernald (1950), for mosses Crum *et al.* (1973) and for hepaticae Stotler & Crandall-Stotler (1977).

## Results

### FLOOD DURATION AND INUNDATION PERIOD

Flood duration is longest in the spring with peak flows occurring between 15 March and 15 May (Fig. 3). Therefore spring flooding often occurs well into the vegetative season and at a time when *Acer saccharinum* trees are already in full

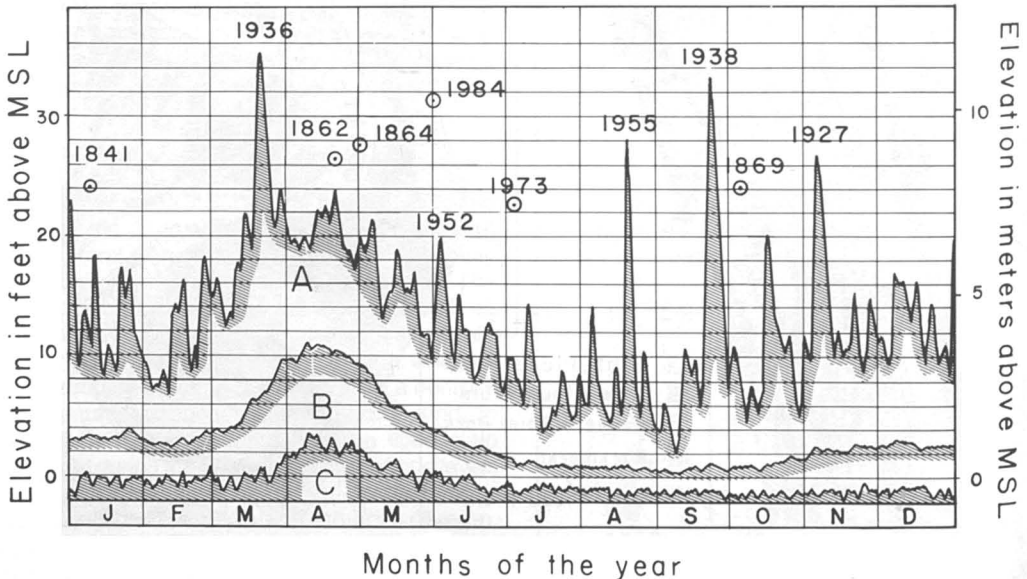


Figure 3. Daily maximum (A), mean (B) and minimum heights (C) of the Connecticut River above mean sea level at Hartford, 1908-1957. Data are from the Greater Hartford Flood Commission, Hartford, Connecticut. The dates in the graph indicate years with maximum gauge heights; the level of some historic floods (Thomson *et al.*, 1964), the July 1973 and the June 1984 floods are also shown.

flower. By late May, flood waters have generally receded, and much of the flood plain has drained leaving only sloughs, backmarshes, and other depressions filled with water. Summer floods occur in some years (Fig. 3). Characteristically, they peak for very short periods and the river returns rapidly to regular summer levels.

Since flood duration was thought to be a major factor controlling the vegetation pattern of the flood plain, a flood duration curve was constructed from the river water levels at Hartford. This curve (Fig. 4) shows the inundation period for any level in the freely drained part of the flood plain.

The asymmetry of this curve is striking. River levels remain between 0.3 and 1.5 m mean sea level (MSL) for half the year and are between 0.8 and 1.5 m for 40% of the time, whereas during the remainder of the year they fluctuate between 1.5 and 10 m MSL. Consequently, elevational differences have their greatest effect on flood duration at low levels in the flood plain, and they become progressively less important with increasing height above sea level. For instance, an increase in elevation of 10 cm will reduce the inundation period by 30 days at 1 m MSL, by less than 4 days at 1.5 MSL and for only about one day at 3 m MSL.

Flood duration is of little value in predicting inundation periods in parts of the flood plain that do not drain freely after a flood, such as sloughs and depressions without an outlet into the river. Here, water is trapped and water levels will be lowered only by evapotranspiration and percolation. After a summer flood such sites will remain inundated for weeks or months and often for the remainder of the summer. Severe summer floods can return water levels throughout the flood plain to those of early spring, but less severe floods will only affect the low-lying sloughs. Therefore, it is not flood duration but its maximum level and its timing that are critical for the vegetation, and it is the frequency of such events that affect the vegetation pattern of these sites.

Two types of graphs are necessary to show the hydrological regime of these undrained or partially drained sloughs in such a way that they indicate the effect on the vegetation. One graph to show the recurrence interval and another to show the timing of the flooding events.

The relationship between flood level and its frequency of occurrence (Fig. 5) can be used to predict the recurrence interval of flooding; provided the lowest level at which river water can enter and leave the slough is known. In the low flood plain, sloughs with in-flow thresholds below 0.5 m MSL will be flooded every summer. Those with an inflow level of 4 m MSL have a recurrence

interval of 7 years for summer floods but they will be flooded every year in the spring. Figure 5 also shows the importance of summer floods for sloughs in the high flood plain, even for those at levels where spring floods are not an annual event.

The probability of a flood during each of the summer months is plotted in Figure 6. The chance of a flood decreases as the vegetative season progresses. For example, the probability of a 3 m flood occurring between 15-31 May is 42%, during June 24%, and during July, August or the first half of September only 5-10%. However, it is clear from Figures 3 and 6 that high flood levels (stage levels over 5 m MSL) can occur during any month of the year. Moreover, although severe summer floods are uncommon, it is worth emphasizing that they have occurred several times during one vegetative season, e.g. in 1973 in late May (4.9 m) and July (6.1), in 1969 in late May (3.0 m) and twice in August (3.4 m).

#### PLANT COMMUNITIES OF THE FLOOD PLAIN

Excluding the anthropogenic vegetation, the flood plain vegetation can be conveniently divided into: (1) forests on the high flood plain (2) forest on the low flood plain and (3) marshes and herbaceous riverbank vegetation. The major part of this section will be devoted to the forest vegetation of the low flood plain. The plant communities of the high flood plain and those without tree cover will be defined very briefly with respect to major physiological and floristic characteristics. This description will be limited to plant communities referred to in the discussion on ecological relationships.

##### *High flood plain forests*

The high flood plain forests differ floristically and ecologically from the *Acer saccharinum* forests of the low flood plain. They resemble the *Acer saccharum-Fraxinus americana* forests on fertile, upland soils (Damman & Kershner, 1977) and show a close floristic similarity to forests on moist lower slopes in basalt and limestone areas. Both contain species such as: *Tilia americana*, *Ulmus americana*, *Carya cordiformis*, *Staphylea trifolia*, *Carex sprengei*, *Asarum canadense*, *Dicentra cucullaria*, *Menispermum canadense* and *Hydrophyllum virginianum*, all of which are absent in the low flood plain forests. Only small fragments of the high flood plain remain since it occurs on prime agricultural land. These forests are simply referred to as high flood plain forest.

##### *Low flood plain forests*

These forests are differentiated from those of the high flood plain by the dominance of *Acer*

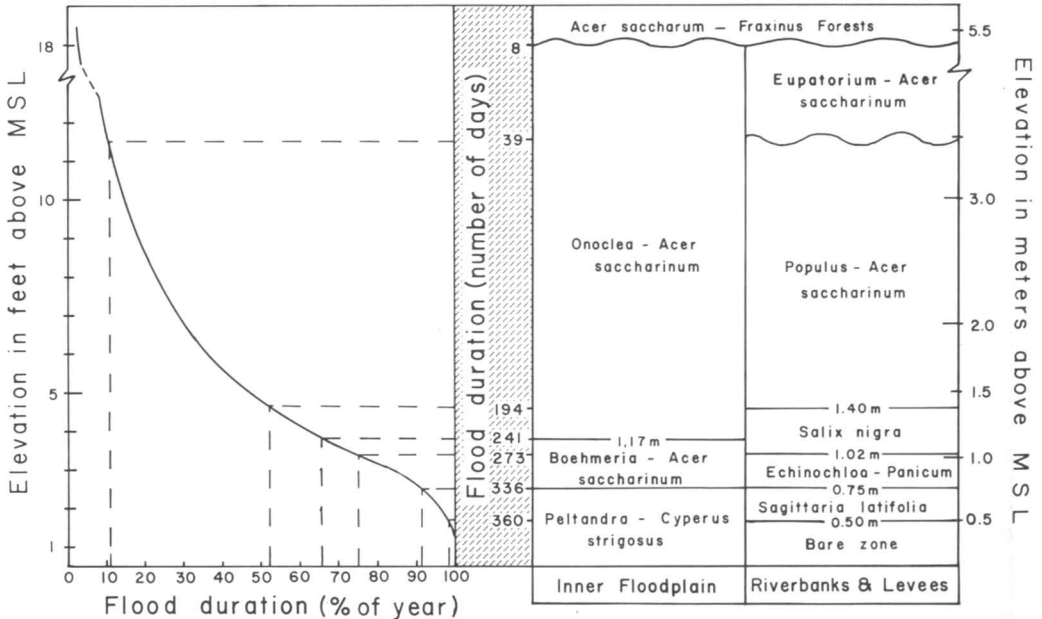


Figure 4. Relationship between elevation, flood duration, and distribution of plant communities on the freely drained parts of the Connecticut River flood plain. The water level duration curve at left shows the percentage of the year that the river is at or above a certain level based on the period 1896-1942. The upper and lower limits of each plant community are shown on the right. These levels can be traced to the duration curve to find the period of inundation. Flood duration data were supplied by the Greater Hartford Flood Commission.

saccharinum and the common occurrence of *Populus deltoides*, *Sicyos angulatus*, *Echinocystis lobata*, *Cuscuta gronovii*, *Vitis riparia* and *Arisaema dracontium*. *Acer negundo* occurs sporadically on the low flood plain of the Connecticut River but is abundant on calcareous flood plains in western Connecticut.

Ecologically, there is a clear distinction between the *Acer saccharinum*-*Populus deltoides* forests on riverbanks and levees and the virtually pure *Acer saccharinum* forests of the inner portions of the flood plain. However, a floristic distinction between these two units cannot be easily made. Physiognomically, the low flood plain forests can be separated into: 1) those with a luxuriant herb layer and 2) those with a generally sparse ground cover that varies greatly in its development from year to year. The former includes the *Eupatorium-Acer saccharinum*, the *Onoclea-Acer saccharinum*, and the *Boehmeria-Acer saccharinum* communities, whereas the *Populus-Acer saccharinum*, the *Acer saccharinum* seedling, and the *Salix nigra* riverbank communities belong to the latter. Each of these is briefly described below.

*Eupatorium rugosum-Acer saccharinum* community. An *Acer saccharinum* forest with an admixture of *Populus deltoides* and *Ulmus rubra*. It is characterized by a lush ground cover of tall

herbs and the presence of shrubs. Species of group c (Table I) differentiate this community from all other *Acer saccharinum* forests and it shares species of group b (Table I) with the *Onoclea-Acer saccharinum* community. Several other species of group a (Table I) reach their optimal development in both this and the *Onoclea-Acer* community. In a variant of this community, *Laportea canadensis* completely dominates the ground vegetation (Table I, no. 16-22).

*Populus deltoides-Acer saccharinum* community. A *Populus deltoides* forest with *Acer saccharinum* often occurring as a low tree under the *Populus* canopy. The herbaceous cover is generally sparse, but *Leersia virginica* is always present. Differential species of the low flood plain and species of group a (Table I) are poorly represented. *Populus deltoides* reaches its greatest abundance here.

*Salix nigra* riverbank community. A riverbank shrub community with *Salix nigra* as the dominant low tree and shrub. The composition of the ground cover is affected greatly by the adjacent vegetation but it is generally weedy and highly variable. Summer annuals such as *Panicum dichotomiflorum*, *Echinochloa crusgalli*, *Sicyos angulatus* and several *Bidens* and *Polygonum* species are often dominant. The composition and development of the vegetation varies greatly from year to year.



No descriptions are included in Table I because of the narrow and transitional nature of this zone along this part of the Connecticut River.

*Onclea sensibilis*-*Acer saccharinum* community. An *Acer saccharinum* forest with an occasional *Populus deltoides* tree and scattered shrubs. *Ulmus rubra* and *Fraxinus pennsylvanica* occur commonly as low trees. Most characteristic for this community is the fern-covered forest floor. It is further distinguished from all other low flood plain forests, except the *Eupatorium*-*Acer* community, by the presence of species of group e (Table I).

This community has a wide ecological amplitude with flood duration determining the floristic composition of the ground cover. In its typical expression (Table I, no. 29-34), *Onclea sensibilis* dominates the forest floor completely. A floristically impoverished variant (Table I, no. 35-38) occurs in the lower part of its elevational range; shrubs are absent here and the species of group b (Table I) are poorly represented. The *Pteris pennsylvanica* variant (Table I, no. 23-28) occupies the highest ridges in the inner flood plain.

*Boehmeria cylindrica*-*Acer saccharinum* community. An *Acer saccharinum* forest in which

*Boehmeria cylindrica* either forms a luxuriant ground cover or is a prominent species in the herb layer. It is differentiated by the absence or very sporadic occurrence of species of groups b, c, and d (Table I).

Three variants can be recognized. A) *Onclea sensibilis* variant (Table I, no. 39-46) with an open *Boehmeria cylindrica* cover in which clumps of *Onclea sensibilis* occur regularly and *Laportea canadensis*, *Rhus radicans* and other species (Table I, group a) occur sporadically. B) *Leersia virginica* variant (Table I, no. 47-49) with *Leersia* as the dominant species on the forest floor. C) *Boehmeria cylindrica* variant (Table I, no. 50-55) dominated completely by a dense ground cover of *Boehmeria cylindrica*. This and the *Leersia* variant lack the differential species of group a (Table I) and *Onclea sensibilis* occurs sporadically in both.

*Acer saccharinum* seedling community. This community occurs in undrained sloughs and depressions in which flood waters are ponded. Trees do not occur within this community, but the site is heavily shaded by the overhanging canopy of trees growing on adjacent higher soils. The ground cover is usually very open, but its cover

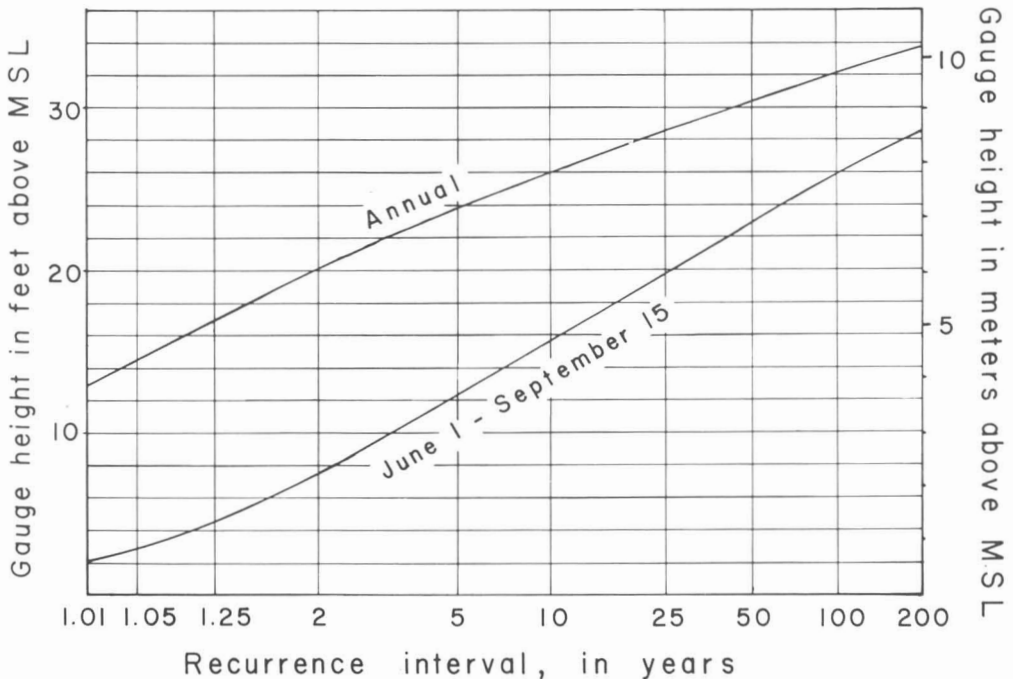


Figure 5. Recurrence interval of annual and summer floods of the Connecticut River at Hartford. Data for annual floods are based on maximum and historic flood levels calculated by the U.S. Geological Survey for the period 1683-1982. Data for the summer period are based on 7 AM readings from the U.S. National Weather Service and the U.S. Geological Survey for the period 1905-1932. Recurrence intervals were calculated following the guidelines of the Water Resources Council (1931).



and height are highly variable depending on the flooding regime during any one year. *Ricciocarpus natans* and *Lemna minor* are usually present on the muddy soil. Seeds of many species accumulate here with floating debris, and seedlings of a wide variety of plants, from *Quercus rubra* to garden vegetables, can occur. In some years, a facies dominated by *Pilea pumila* (Table I, no. 56-60) occupies the upper part of this habitat.

#### Flood plain marshes and herbaceous riverbank vegetation

These marshes occupy open sites in coves with tidal influence, in oxbows and sloughs that have permanent standing water, and in back-marshes that receive drainage from the adjacent upland. In contrast, the herbaceous riverbank

vegetation occupies sandy beaches and shores adjacent to the river channel but above the influence of normal summer low water levels. For the purpose of this paper only three vegetation types will be described.

*Sagittaria latifolia* community. A herbaceous community occurring in the tidal zone of the river channel, inlets, and coves connected to the river. Along the river, this community generally has a sparse vegetation cover of *Sagittaria latifolia* and *Lindernia dubia*. However, in protected inlets and coves with a large expanse of tidal mud, a dense growth of annual grasses, such as *Zizania aquatica*, can dominate the vegetation. The *Sagittaria* community occupies very little area within the study area and is better expressed along the lower Connecticut River where intertidal mud flats are more extensive.

*Peltandra virginica-Cyperus strigosus* community. A herbaceous marsh community that develops in low-lying swales along the large meanders. These marshes have a low point of entry and are frequently flooded. After the floods recede, water is trapped in these shallow swales. The emergent marsh vegetation consists mainly of *Peltandra virginica* with *Sagittaria latifolia*, *Cyperus strigosus*, *Leersia oryzoides*, *Lindernia dubia*, and *Ludwigia palustris*. *Peltandra virginica* is always abundant. *Cyperus strigosus* or *Leersia oryzoides* are sometimes abundant and then determine the physiognomy of this community.

*Echinochloa-Panicum dichotomiflorum* community. A highly variable community that occurs on low riverbanks and shores above the influence of the summer river level. Summer annuals predominate: e.g. *Echinochloa pungens*, *E. crus-galli*, *Panicum dichotomiflorum*, *Polygonum pennsylvanicum*, *P. lapathifolium*, *Xanthium pennsylvanicum*, *Eragrostis hypnoides*, *Gnaphalium uliginosum*, *Mollugo verticillata*, and several *Ridens* species. The floristic composition varies from year to year with seed supply and the timing and duration of floods.

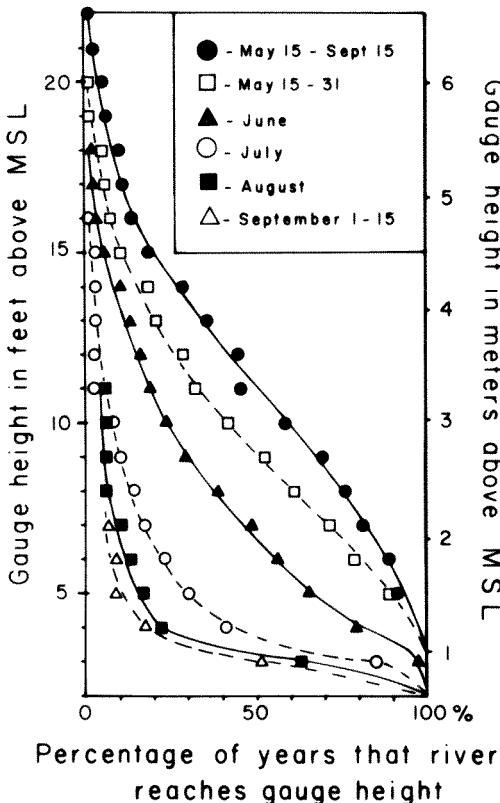


Figure 6. Probability of summer flooding of the Connecticut River at Hartford based on data for the period 1905-1982. Each curve shows the percentage of years that a certain gauge height was reached at least once during the period 15 May-15 September and each of the periods 15-31 May, June, July, August, and 1-15 September. Note that the probability of summer flooding decreases as the summer progresses. Data are based on 7 AM readings supplied by the U.S. Weather Service and the U.S. Geological Survey.

#### FLORISTIC CHANGES IN UNDRAINED SLOUGHS

The physiognomy and species composition of undrained sloughs can change dramatically from year to year depending on the history of flooding. The *Boehmeria* variant of the *Boehmeria-Acer* community occupying the upper part of the slough is little affected by summer floods, but during a year with summer floods most species below this zone are killed. Few *Acer saccharinum* seedlings survive, *Arisaema* resprouts but has small leaves and does not flower, and *Pilea* and *Bidens frondosa* seedlings occur as scattered, low plants. If a slough is not flooded for several



summers, *Boehmeria* seedlings become established throughout most of the slough and persist until the following summer flood.

Table II illustrates the changes during 3 consecutive years without summer flooding. The most luxuriant growth of *Pilea pumila* occurs during the first year a slough is not flooded in summer. This can be seen in Table II although the height of *Pilea* was also decreased by its greater density and by the short growth period during 1978 and 1979 when spring floods receded late in the season.

## Discussion

### THE EFFECT OF RIVER WATER LEVELS ON THE VEGETATION

The frequency, duration and timing of flooding are the master factors controlling the vegetation pattern in the low flood plain. Elevation above river level is clearly an important factor determining the vegetation pattern of flood plains (Barnes, 1978; Frye & Quinn, 1979), primarily because it correlated with flooding frequency and duration as well as soil aeration. However, elevation alone does not adequately represent the gradient of the inundation and soil aeration in most flood plains (Robertson *et al.*, 1978; Buchholz, 1981). This also applies to the Connecticut River flood plain.

In interpreting the vegetation pattern of the flood plain, a clear distinction has to be made between sites which drain freely into the Connecticut River and those in which river water becomes entrapped. Water levels in the former fluctuate with the river level, whereas the latter, once flooded, remain inundated for long periods after the flood waters have receded.

In the freely drained parts of the flood plain, the start of the vegetative season depends on

the timing of the spring floods. Thus, the development of the ground vegetation is controlled by snow melt in Vermont and New Hampshire rather than by the spring temperatures in Connecticut. This does not apply to trees; *Acer saccharinum* is often in full flower when only the tree crowns are above the flood waters.

In the sloughs and depressions in which flood waters are trapped, the ground vegetation does not develop until water losses by evapotranspiration and percolation lower the water level and expose the soil surface. In these areas the effective vegetative season, at least for the ground vegetation, becomes shorter with increasing water depth.

### ECOLOGICAL RELATIONSHIPS IN THE FREELY DRAINED FLOOD PLAIN

The freely drained part of the flood plain includes areas adjacent to the river channel as well as areas in the inner flood plain. Here, water levels fluctuate with the river level. Flooding duration increases at lower elevations (Fig. 4) and becomes increasingly important in controlling the floristic composition of the vegetation. Consequently, plant communities occupy increasingly smaller elevation ranges as one approaches mean sea level (MSL) (Fig. 4). Since the effect of flooding on the vegetation adjacent to the river channel differs greatly from the inner flood plain, it is necessary to discuss these areas separately.

#### Inner flood plain

The inner flood plain comprises all areas behind the river levees and away from swift water. Water is usually trapped in the sloughs after flooding, although channels and marshes with open connections to the river do occur. In general, sites in the inner flood plain are flooded by slowly moving water, receive fine textured sediments, and are not subjected to erosion or heavy sedimentation.

TABLE II

Changes in height and density of *Pilea pumila* and *Boehmeria cylindrica* below the *Boehmeria* zone of an undrained slough after a summer flood in 1976\*

Year	<i>Pilea pumila</i>		<i>Boehmeria cylindrica</i>		Latest date that river level exceeded slough entry level
	Height (cm)	Density (stems/m <sup>2</sup> )	Height (cm)	Density (stems/m <sup>2</sup> )	
1976	4.9 ± 0.5	6.3 ± 1.2	—	—	14 August
1977	40.8 ± 2.3	68.8 ± 9.7	11.0 ± 1.0	0.9 ± 0.7	29 April
1978	31.8 ± 2.0	107.0 ± 14.2	21.6 ± 6.8	2.2 ± 0.8	19 May
1979	17.0 ± 1.6	103.5 ± 23.2	42.8 ± 4.6	6.7 ± 2.8	2 June

\*Data were collected in the middle of September when the species had reached their maximum height. A stage level of 3.20 m MSL will flood this slough.

The low-lying parts of the inner flood plain are covered mostly with an *Acer saccharinum* forest. During spring floods these trees can be flooded up to their crowns but during the major part of the vegetative season most of the flood plain is above the river level. The distribution of the plant communities within the inner flood plain and their occurrence with respect to duration of flooding and elevation above MSL is shown in Figures 7 and 4, respectively.

*Acer saccharinum* forests do not occur on the wettest sites. In the detailed study area south of Hartford, sites below 75 cm MSL are occupied by an open marsh vegetation with *Sagittaria latifolia*, *Peltandra virginica* and *Zizania aquatica*. This corresponds to a flooding duration of approximately 340 days/year (Fig. 4). *Leersia oryzoides*, *Cyperus strigosus*, or *Peltandra virginica* can be dominant in sheltered inlets that are not drained completely at low tide during low river levels, with the *Peltandra* occupying the wettest sites.

The *Boehmeria-Acer* community includes the wettest *Acer saccharinum* forests. It occurs on sites that are still regularly flooded during the summer. Its upper boundary is just below 1.17 m; this corresponds with a flooding duration of 241 days/year.

The *Onoclea-Acer* community occurs above this level and occupies the entire range from about 1.2-5.4 m MSL. Flooding duration varies from 241 days at its lower boundary to about 8 days at its upper level. In essence, this community occupies the part of the inner flood plain that is above the river level from the time the spring floods recede, although it can be flooded occasionally during the summer. The recurrence interval of summer floods varies from 1.1 years at its lower to 11 years at its upper border.

The floristic composition of this community changes with elevation. The low-lying sites are occupied by an impoverished variant with the ground cover completely dominated by *Onoclea sensibilis*. Shrubs and low trees, such as *Fraxinus pennsylvanica* and *Ulmus rubra*, appear in the *Onoclea-Acer* community at higher elevations together with a large number of less flood-tolerant species, e.g. *Cinna arundinacea*, *Geum canadense* and *Chelone glabra* (Table I). These species, including *Onoclea sensibilis*, can grow on soils which are saturated throughout the vegetative season outside the flood plain. Their absence from the lower elevations of the flood plain appears to be associated with their vulnerability to inundation of their foliage during the vegetative season.

*Pteretis pennsylvanica* can locally dominate this community on ridges over 3 m MSL. This

*Pteretis* variant occurs under openings in the *Acer saccharinum* canopy; the increased light intensity appears to be primarily responsible for this change in floristic composition compared to the typical *Onoclea-Acer* community at the same elevation above the river.

Forests similar in floristic composition to those of moist, nutrient-rich uplands occupy sites above the *Onoclea-Acer saccharinum* community. The exact lower boundary of these forests is difficult to determine because the high parts of the flood plain are mostly under cultivation. Therefore, the boundary had to be inferred from small patches of forest left in the flood plain. The lowest level at which these upland *Acer saccharum-Fraxinus* forests have been found was 5.4 m MSL, and this has been used as the boundary between these types in Fig. 4.

#### Areas adjacent to the river

These include the levees, areas of active deposition such as scroll bars, and steep river banks cut into older deposits. These sites are exposed to fast flowing river water during periods of high flow, and their soils are coarser textured than those in the inner flood plain. Plants growing on these sites have to cope with mechanical damage during flooding, especially at lower elevations, and with erosion and sedimentation. The occurrence of *Populus deltoides* as a regular component of the forest appears to be associated with the better aeration of these soils.

Soils below 1.40 m MSL are occupied by a river bank vegetation. Four zones (Fig. 4) can usually be recognized.

A) A bare zone below 0.5 m which is flooded over 360 days/year.

B) A zone with the *Sagittaria latifolia* community. Its upper level coincides about with the high tide level during periods of low flow.

C) A zone with the *Echinochloa-Panicum* community, a weedy vegetation made up primarily of summer annuals and very variable in composition.

D) A transition zone to the forested flood plain with *Salix nigra* as a shrub or low tree. This occurs as a narrow, interrupted band along the river and separates the herbaceous river bank vegetation from the *Populus deltoides-Acer* community on the levees. It is located above the regular water level fluctuations of the river during the summer, but it takes the brunt of ice damage during spring break-up.

The *Populus-Acer* community occupies the low levees above 1.40 m MSL that are still sub-

jected to strong currents during flooding (Fig. 7). The swift currents and active sedimentation account for the very poorly developed ground vegetation. At about 3.5 m MSL it is replaced by the *Eupatorium-Acer saccharinum* community. Generally, these are steep river banks. Sites with active deposition are occupied by the *Laportea* variant.

Above about 5.4 m MSL these communities are replaced by *Acer saccharum-Fraxinus* forests comparable to those in the inner flood plain.

#### ECOLOGICAL RELATIONS IN UNDRAINED SLOUGHS

Undrained sloughs occur in the inner flood plain. Characteristically, they fill with water when the river level rises above the inflow level of the depression, but they do not drain when the river level falls. Such sites are filled with water at all elevations in the flood plain during spring flooding, and most of them are filled with water all winter long due to fall flooding. Most of these sloughs are narrow enough to be shaded completely by mature *Acer saccharinum* trees growing on the low ridges. Trash and debris carried by the river at flood stage is often trapped in these sloughs. For years after a severe sleet storm in late December 1973, the sloughs were filled with branches.

During a summer without floods, sites gradually become available for colonization. Some sloughs dry out completely while others have deep, permanently flooded parts. The period available for the development of the ground vegetation decreases from the level at which the water is trapped to the permanent water level. This results in 3 distinct vegetation belts (Fig. 7C).

A) The *Onoclea-Acer* community occupying the ridges and occurring to about 3 cm below the level at which the water is trapped in the slough.

B) A belt completely dominated by 75-85 cm high *Boehmeria cylindrica* and occurring to 35-50 cm below the *Onoclea* level. This is the *Boehmeria* variant of the *Boehmeria-Acer* community. It forms a very sharp boundary to both the *Onoclea-Acer* community and the lower part of the slough.

C) The remainder of the slough is occupied by the *Acer saccharinum* seedling community, unless the slough is deep enough to hold water during a summer without flooding. The vegetation here is well-developed and clearly differentiated into an upper part dominated by luxuriantly growing *Pilea pumila* (*Pilea* facies, Table II) and well-developed *Arisaema dracontium*, a central part with abundant *Acer saccharinum* seedlings and scattered *Arisaema dracontium*, and a lower part with exposed mud and scattered annuals.

In the undrained sloughs and depressions, the effects of summer floods can be disastrous. Below the *Boehmeria* belt the foliage rots and the plants have to resprout from seeds or rhizomes. Such events and their timing have a profound effect on the vegetation of the sloughs and of the flood plain as a whole.

Obviously, a summer flood only affects sloughs with inflow levels below its flood stage. Therefore, not all sloughs in the flood plain will have the same flooding history at any one time, and the vegetation patterns of adjacent sloughs with different inflow levels can be strikingly different. This highly dynamic nature of the slough vegetation below the persistent *Boehmeria cylindrica* belt (Table II) shows a temporal and spatial pattern in the flood plain that is difficult to understand without a knowledge of recurrence intervals (Fig. 5) and timing (Fig. 6) of summer floods.

#### DISTINCTIVE CHARACTERISTICS OF THE FLOOD PLAIN

Flood seasons in New England show a clear geographical pattern (Hoyt & Langbein, 1955). Winter flooding is dominant in the southern parts, whereas the northern and eastern parts are characterized by spring floods. However, since the Connecticut River is greatly affected by the snow melt in northern New England, water levels are clearly out-of-phase with those of other rivers in southern New England. As a result, major flooding occurs at a time that the vegetative season is well-advanced. This has two effects:

1) Spring ephemerals, such as *Claytonia virginiana*, *Erythronium americanum*, *Dicentra cucullaria* and *Sanguinaria canadensis*, which are a distinctive part of the vegetation along local rivers, are absent from most of the Connecticut River flood plain. Obviously, this is because in most years the tree canopy is in full foliage by the time the flood waters recede.

2) The boundary between the *Acer saccharinum* forests and the *Fraxinus-Acer saccharum* forests occurs at a much higher level above the prevailing summer levels along the Connecticut River than in other local rivers. This is partly a result of the large water level fluctuations of the river but apparently the duration of the flooding also eliminates species intolerant to flooding outside the dormant season.

Geographical variation in the vegetation is also apparent on different segments of the Connecticut River. South of the study area, for example, the proximity of Long Island Sound reduces the magnitude of the annual floods. Floods of long duration affect a much smaller part of the flood plain and as a result the *Onoclea-Acer saccharinum* com-



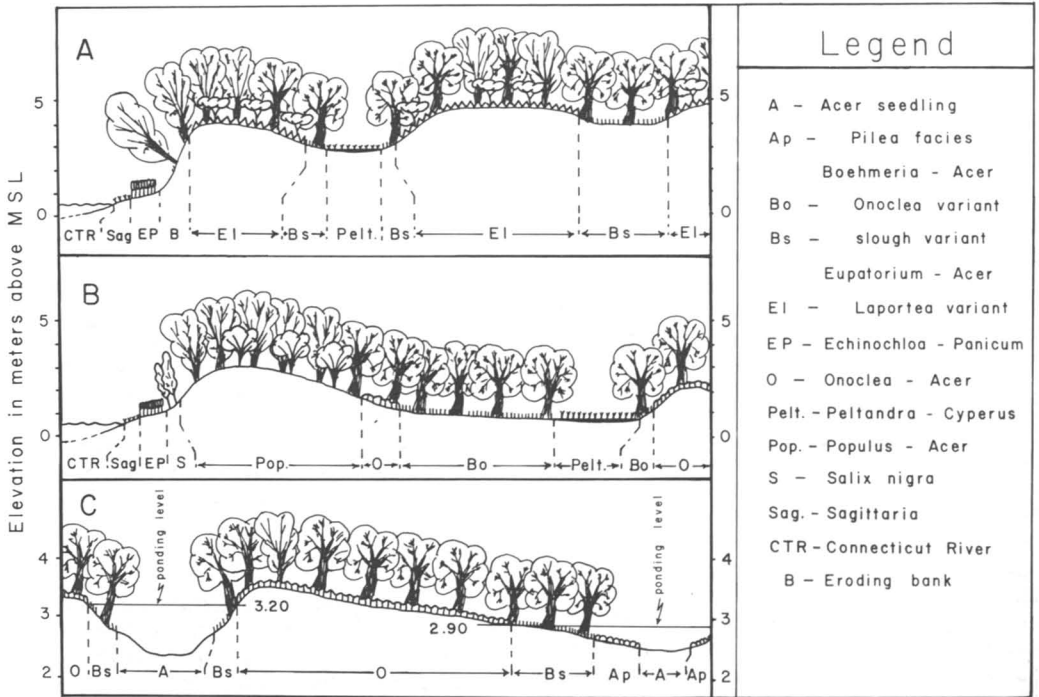


Figure 7. Toposequences of plant communities on the Connecticut River flood plain for (A) a stable meander scroll, (B) a low levee and a part of the inner flood plain, and (C) the ridges and sloughs in the inner flood plain. In sequence C, note the expanded vertical scale and the different lower level of the *Onoclea-Acer* community on opposite sides of the ridge. Approximate locations for toposequence A and B are indicated in Figure 2.

community dominates much of the forested flood plain and extensive tidal marshes occupy low-lying areas. These types of hydrological variation within a river basin can complicate geographical comparisons of the vegetation; the flood season and the position in the basin are important in determining its characteristics.

### Conclusions

Flood frequency, flood duration, and the timing of floods clearly control the pattern of plant communities on the flood plain. Water level duration curves and flood recurrence intervals for summer periods, when tied in with elevations on vegetation transects, proved valuable in analyzing the environmental conditions controlling the vegetation pattern. The long period of record of Connecticut River water levels permitted the correlation of long-term water fluctuation patterns with the distribution of plant communities on the flood plain.

Elevation above the summer river level integrates soil aeration and the duration and frequency of flooding. This is clearly reflected in the vege-

tation. However, this study shows that three other conditions are of critical importance in determining the vegetation pattern of the flood plain: 1) the ponding of flood waters in depressions and sloughs, 2) the sedimentation rate, and 3) the occurrence of summer floods.

The ponding of flood waters is not completely independent of elevation since inflow and outflow levels determine the frequency of flooding. The vegetation pattern of these ponded areas is determined by the water table changes after the river level has dropped below the outflow level. This pattern is highly dynamic with cyclical changes due to summer flooding being much more dramatic than the successional changes.

Differences in sedimentation rate, and the associated texture of the sediment, cause the development of two entirely different toposequences in the freely drained inner flood plain and near the river channel. Tidal fluctuations in this area, although only 30 cm, are clearly reflected in the vegetation, most extensively in shallow, muddy inlets and coves.

### Acknowledgments

Our interest in the flood plain vegetation was kindled during field trips in a plant ecology course. Students in classes from 1976-1979 collected the density and height data for a year with summer flooding and the three subsequent years with low summer river levels. We are grateful to them as well as to those whose data we did not use, but who forced us to return to the flood plain annually and to look at the vegetation closely. We would also like to thank Larry Weiss, U.S. Geological Survey, who was particularly cooperative in retrieving data, Dr. Hugo Thomas and Sidney Quarrier, Natural Resources Center, Connecticut Department of Environmental Protection, for their support throughout this study, and especially Mrs. Elna DeCarli who cheerfully typed the various drafts of the manuscript.

### References

- BARNES, W. J., 1978. The distribution of flood plain herbs as influenced by annual flood elevation. — *Trans. Wis. Acad. Sci. Arts Lett.*, 66: 254-266.
- BROMLEY, S. W., 1935. The original forest types of southern New England. — *Ecol. Monogr.*, 5: 61-89.
- BRUMBACH, J. J., 1965. The climate of Connecticut. — *Bull. Conn. St. geol. nat. Hist. Surv.*, no. 99, 294 p.
- BUCHHOLZ, K., 1981. Effects of minor drainages on woody species distribution in a successional floodplain forest. — *Can. J. For. Res.*, 11: 671-676.
- BURK, C. J., 1977. A four year analysis of vegetation following an oil spill in a freshwater marsh. — *J. appl. Ecol.*, 14: 515-522.
- CRUM, H. A., W. C. STEERE & L. E. ANDERSON, 1973. A new list of mosses of North America north of Mexico. — *Bryologist*, 76: 85-130.
- DAMMAN, A. W. H. & B. KERSHNER, 1977. Floristic composition and topographical distribution of the forest communities of the gneiss areas of western Connecticut. — *Naturaliste can.*, 104: 23-45.
- FERNALD, M. L., 1950. *Gray's Manual of Botany*. 8th ed. — Van Nostrand Co., New York, 1632 p.
- FLINT, R. F., 1930. The glacial geology of Connecticut. — *Bull. Conn. St. geol. nat. Hist. Surv.*, no. 47, 294 p.
- FRYE, R. J. & J. A. QUINN, 1979. Forest development in relation to topography and soils in a flood-plain of the Raritan River, N. J. — *Bull. Torrey bot. Club*, 106: 334-345.
- HOLLAND, M. M. & C. J. BURK, 1982. Relative ages of western Massachusetts oxbow lakes. — *Northeastern Geol.*, 4: 23-32.
- HOYT, G. & W. B. LANGBEIN, 1955. *Floods*. — Princeton Univ. Press, N. J., 496 p.
- JAHNS, R. J., 1947. Geological features of the Connecticut Valley, Massachusetts, as related to recent floods. — *U.S. geol. Surv. Water Supply Paper* 996. Washington, D. C., 158 p.
- KÜCHLER, A. W., 1964. Potential natural vegetation of the conterminous United States. — *Am. geogr. Soc., Spec. Res. Pub.*, no. 36, 116 p.
- MAEDE, R. H., 1966. Salinity variations in the Connecticut River. — *Water Resources Research*, 2: 567-579.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & H. ELLENBERG, 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. — Wiley, New York, 547 p.
- NICHOLS, G. E., 1916. The vegetation of Connecticut. V. Plant societies along rivers and streams. — *Bull. Torrey bot. Club*, 43: 235-264.
- ROBERTSON, R. A., G. T. WEAVER & J. A. CAVANAUGH, 1978. Vegetation and tree species pattern near the northern terminus of the southern floodplain forest. — *Ecol. Monogr.*, 48: 249-267.
- SACKETT, M. H., 1974. The structure and composition of floodplain vegetation in Ned's Ditch, an ancient Connecticut River oxbow. — M. Sc. thesis, Smith College, Northampton, MA, 108 p.
- SACKETT, M. H., 1977. Phytosociology and geologic development of three abandoned meanders of the Connecticut River in western Massachusetts. — Ph.D. thesis, Univ. Mass., Amherst, 281 p.
- STOTLER, R. & B. CRANDALL-STOTLER, 1977. A checklist of the liverworts and hornworts of North America. — *Bryologist*, 80: 405-428.
- THOMSON, M. T., W. B. GANNON, M. P. THOMAS, & G. S. HAYES, 1964. Historic floods in New England. — *U.S. geol. Surv. Water Supply Paper* 1179-M, Washington, D. C., 105 p.
- WATER RESOURCES COUNCIL, 1981. Guidelines for determining flood flow frequency. — *Bull. U.S. Water Resources Council*, Washington, D.C., 28 p.
- WESTVELD, M., 1956. Natural forest vegetation zones of New England. — *J. For.*, 54: 332-339.





## **SURVIE ET DISPERSION D'ALEVINS DE SAUMON ATLANTIQUE (*SALMO SALAR*) ENSEMENCÉS EN MILIEU NATUREL**

Y. CÔTÉ & C. POMERLEAU

*Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche  
Direction de la faune aquatique  
150 boul. Saint-Cyrille est  
Québec G1R 4Y1*

### **Résumé**

On a pratiqué des alevinages expérimentaux dans la rivière Sainte-Anne-des-Monts de 1973 à 1978, pour étudier les facteurs influençant la survie des alevins et la dispersion des poissons ensemencés. Les alevins ont été déversés à raison de 160·100 m<sup>-2</sup>. Une mortalité très variable (28-95%) s'est produite durant les 40 à 80 jours suivant les lâchers. La température du cours d'eau récepteur et l'indice pondéral des alevins semblent être des facteurs déterminants du taux de mortalité. Par la suite, jusqu'au stade du tacon 1+, il est moins variable (69-99%) et est fonction de la densité de peuplement des tacons 0+ de l'été précédent. Les alevins et les tacons se dispersent très peu d'eux-mêmes; il est conséquemment recommandé d'effectuer une dispersion manuelle maximale lors des alevinages afin d'assurer l'utilisation de tout l'habitat disponible. Pour éviter des pertes inutilement élevées, les alevins devraient être déversés dans cette rivière à une densité comprise entre 40 et 60·100 m<sup>-2</sup> et à une température voisine de 10°C.

### **Abstract**

To study the factors influencing Atlantic salmon fry survival in the Sainte-Anne-des-Monts River and to learn more about the dispersion of planted fish, experimental fry stockings have been done from 1973 to 1978. The fry were planted at an initial density of 160·100 m<sup>-2</sup>. Variable losses (28-95%) occurred during the 40 to 80 days after stocking. River water temperature and fry weight have been identified as important factors affecting survival at this stage. From then on to one year old parr, mortality rates are less variable (69-99%) being function of parr population density during their first summer of life. Fry and parr did not tend to disperse extensively so that maximum dispersion should be given at stocking time in order that all available habitat is utilized. Fry should be released, in this river, at a density of 40-60·100 m<sup>-2</sup> to avoid heavy undue losses and at a water temperature about 10°C.

### **Introduction**

L'ensemencement, à divers stades de leur vie, de saumons atlantiques juvéniles élevés en pisciculture constitue depuis plus d'un siècle l'une des techniques préférées de gestion de cette ressource au Québec (Bouchard, 1953). Bien que les aménagistes privilégient le déversement de saumoneaux ou «smolts» (Carter, 1963), les lâchers d'alevins se pratiquent encore dans les rivières du Québec en fonction d'objectifs particuliers, comme la colonisation de nouveaux territoires. Dans le double but de vérifier l'efficacité de ces ensemencements et d'en normaliser la technique, nous avons entrepris, entre 1973 et 1978, des déversements expérimentaux d'alevins de saumons. Nous avons porté notre attention sur deux questions, à savoir: 1) l'étude des facteurs

influençant la survie des alevins après l'ensemencement; 2) la dissémination de ces alevins lors de l'ensemencement permettant une utilisation optimale de l'habitat disponible.

### **Méthode**

La partie supérieure de la rivière Sainte-Anne-des-Monts, dans le parc de la Gaspésie, fut choisie comme site d'étude (fig. 1). Ce tronçon de rivière, d'une longueur approximative de 16 km et d'une largeur moyenne de 11 m est délimité, en amont, par le lac Sainte-Anne et en aval par la chute du Gîte, infranchissable pour les saumons adultes en migration potamique. Une pente uniforme et accentuée (1%) favorise un écoulement rapide des eaux sur un lit de graviers, de cailloux et de

galets, conditions généralement considérées comme favorables à la production de jeunes saumons (Elson, 1975; Symons & Héland, 1978). L'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) est la seule espèce de poisson naturellement présente dans ce secteur de la rivière Sainte-Anne-des-Monts.

Vers la fin de leur stade vésiculé ou peu de temps après la résorption du sac vitellin, des alevins, provenant de la pisciculture de Gaspé, ont été transportés sur les lieux d'ensemencement du 3 au 26 juin selon les années, dans de grands sacs cylindriques de polyéthylène (1 m × 30 cm), à demi remplis d'eau et gonflés à l'oxygène. Chacun des sacs contenait environ 7 000 alevins et était placé dans un second sac contenant de la glace. Le transport durait environ deux heures. Exception faite de 1978 où on a déposé 66 500 alevins, les déversements comprenaient annuellement 50 000 poissons répartis en sept points de lâchers différents, les mêmes d'une année à l'autre. Les sacs dont les poissons présentaient des signes de fatigue étaient utilisés en premier lieu. Après avoir équilibré la température de l'eau du sac sélectionné à celle de la rivière (écart

initial ± 3°C), les manipulateurs se dirigeaient l'un vers l'amont, l'autre vers l'aval du point de lâcher, dispersant les poissons sur un secteur d'environ 400 mètres de longueur. Les points d'ensemencement apparaissent à la figure 1.

L'étude des taux de survie s'est faite en prospectant par pêche à l'électricité les points de déversement (1 à 7; 1973-1978) tandis que l'étude de dispersion a porté, forcément, sur des endroits non ensemencés (2A, B; 3A, B en 1973; 3A, 4A, 7A en 1974; 1A, 2A, 3A, 5A, 7A en 1978). L'effort de pêche et la méthode d'inventaire furent maintenus les plus constants possible d'une année à l'autre. L'appareil utilisé générait un courant direct pulsé de 450 V environ. Nos stations d'échantillonnage couvraient en moyenne 3% des superficies ensemencées. Chaque station de pêche expérimentale n'a fait l'objet que d'un seul balayage de durée constante. Cette façon de procéder, en plus d'être sélective envers les plus gros spécimens, ne permet pas de capturer tous les poissons présents en une station de pêche. Nous avons donc corrigé nos résultats en fonction de la droite: efficacité de capture au premier essai (%) = 31,19 + 0,21 LT ( $r = 0,588$ , test de  $t$ ,  $P < 0,05$ ) obtenue dans la rivière Patapédia, en Gaspésie, de physiographie semblable à la rivière Sainte-Anne-des-Monts. Dans la rivière Patapédia des stations fermées ont été soumises à quatre essais de pêche de durée constante et le peuplement a été estimé selon la méthode de DeLury (1951).

Dans cet article, nous réservons l'expression *alevins* pour le stade auquel les jeunes saumons ont été ensemencés. Par la suite, dès la mi-été, les jeunes de l'année sont nommés *tacons* 0+.

Résultats

DISPERSION DES TACONS 0+ ET 1+

Les seules stations non ensemencées (2A, 3A, 5A) où nous fîmes des captures de tacons 0+ se situent à moins de 500 m en aval d'un point de lâcher. Le tableau I, qui compare la distribution et l'abondance des tacons 0+ observés aux stations ensemencées à celles des stations non ensemencées, amène la constatation suivante: au cours de 40 à 60 jours suivant leur lâcher, les alevins se dispersent assez peu, puisqu'au stade du tacon 0+ ils sont plus souvent absents des stations non ensemencées que des stations ensemencées (test  $\chi^2$ ,  $P < 0,02$ ; tableau I). De plus, s'ils colonisent de nouveaux territoires, leur densité demeure très faible comparativement à celle que l'on note sur les lieux même des lâchers. Ces constatations nous

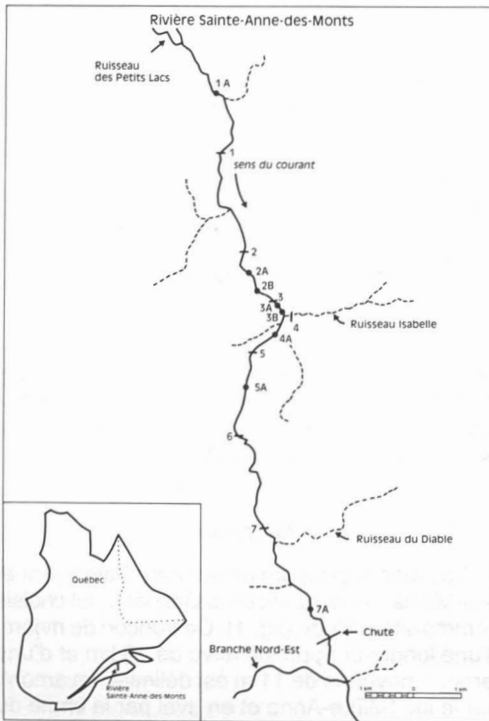


Figure 1. Carte de la partie supérieure de la rivière Sainte-Anne-des-Monts illustrant les stations d'échantillonnage (chiffres et lettres) et les points de déversements (chiffres seulement).

TABLEAU I

Répartition et abondance relative des tacons 0+ selon la catégorie de station d'échantillonnage

Année	Catégorie de station	Intervalle Lâcher - Contrôle (jours)	Stations prospectées (N)	Stations avec tacons 0+ (N)	Densité de peuplement (N·100 m <sup>-2</sup> )
1973	Ensemencée	61	7	7	75,1
	Non ensemençée*	—	4	1	19,2
1974	Ensemencée	50	7	6	13,2
	Non ensemençée*	—	3	0	0,0
1978	Ensemencée	40	7	6	117,5
	Non ensemençée*	—	5	3	7,3

\* Les densités de peuplement en « stations ensemençées » sont calculées sur la base des sept stations ensemençées tandis qu'en « stations non ensemençées » elles sont évaluées dans les seules stations qui ont procuré des captures.

suggèrent que le glissement des alevins vers l'aval, ou même l'émigration, ne serait pas un phénomène important dans notre cas.

La présence de tacons 1+ fut notée aussi souvent dans un type de station que dans l'autre (test  $\chi^2$ ,  $P < 0,75$ ; tableau II) et les densités de peuplement s'équivalent dans les deux types de stations. Toutefois les tacons 1+ n'ont été retrouvés que dans des stations distantes d'au plus 500 m (2A, 3A, 4A, 5A) d'un point de lâcher d'alevins. Ils ne furent jamais capturés aux stations 1A et 7A qui se situent respectivement à 1,3 km en amont et 2 km en aval des points de lâcher 1 et 7.

On infère donc qu'entre le stade 0+ et 1+ les densités de peuplement s'équilibrent entre secteurs ensemençés et non ensemençés, mais seulement si ces derniers ne sont pas trop éloignés des points de lâchers. Par contre nos données ne nous permettent pas de préciser si cette égalité des densités entre les deux types de stations résulte d'une émigration des tacons 1+ des foyers

de densité élevée vers les endroits moins peuplés, ou d'une plus forte mortalité aux stations ensemençées, ou encore des deux facteurs à la fois.

## DENSITÉ DE PEUPEMENT ET TAUX DE SURVIE

## Tacons 0+

Au moment des échantillonnages annuels, 40 à 84 jours après les déversements, les densités moyennes de peuplement des tacons 0+ variaient de 7,2 à 117,5 individus·100 m<sup>-2</sup> (tableau III). Ces valeurs correspondent à des taux de survie de 5 à 72% par rapport au stade de l'alevin déversé.

La comparaison de ces taux de survie aux dates des lâchers et aux intervalles de temps compris entre les déversements et les inventaires ne nous a pas permis d'affirmer que ces variables temporelles, tout au moins dans l'étendue des valeurs observées, aient pu influencer significativement les densités de peuplement. Cependant il y a une corrélation linéaire significative

TABLEAU II

Répartition et abondance relative des tacons 1+ selon la catégorie de station d'échantillonnage

Année	Catégorie de station	Stations prospectées (N)	Stations avec tacons 1+ (N)	Densité de peuplement (N·100 m <sup>-2</sup> )
1974	Ensemencée	7	5	7,3
	Non ensemençée*	3	2	12,9
1978	Ensemencée	7	3	5,5
	Non ensemençée	5	2	5,9

\* Les densités de peuplement en « stations ensemençées » sont calculées sur la base des sept stations ensemençées tandis qu'en « stations non ensemençées » elles sont évaluées dans les seules stations qui ont procuré des captures.

entre les taux de survie des tacons 0+ et les températures de la rivière au moment du lâcher ( $r = 0,817$ , test de  $t$ ,  $P < 0,05$ ; fig. 2A). Entre ces deux mêmes variables on trouve aussi une relation curviligne significative dont le coefficient de corrélation est très élevé ( $r = 0,947$ , test de  $t$ ,  $P < 0,01$ ). Si on admet un seuil de probabilité de 10%, les taux de survie des tacons 0+ se relient à l'indice pondéral ( $N \cdot kg^{-1}$ ) des alevins ensemencés ( $r = 0,753$ , test de  $t$ ,  $P < 0,10$ ; fig. 2B) selon une courbe parabolique. Enfin aucune corrélation significative ne fut obtenue entre les taux de survie des tacons 0+ et les débits moyens journaliers observés pendant les 15, 20 et 30 premiers jours après déversement ( $r = -0,480$ ,  $-0,480$  et  $-0,479$ , test de  $t$ ,  $P = 0,25$ ; fig. 2C).

La figure 3 met en parallèle la taille des tacons 0+ en fonction de leur densité de peuplement. Il existe une corrélation négative entre ces variables ( $r = 0,823$ , test de  $t$ ,  $P < 0,05$ ). Aucune corrélation significative ne fut identifiée entre la taille des tacons 0+ et l'année d'inventaire ( $r = -0,622$ ,  $P > 0,10$ ), la date ( $r = 0,583$ ,  $P > 0,20$ ) et l'intervalle de temps lâcher-contrôle ( $r = 0,531$ ,  $P > 0,20$ ).

#### Tacons 1+

Un an après leur déversement, les effectifs des jeunes saumons, devenus tacons 1+, accusent de fortes réductions par rapport aux valeurs observées au cours de l'été qui suit le lâcher printanier. Selon les années, les taux de survie des tacons 1+ par rapport aux tacons 0+ varient

de 1 à 31% (tableau III). Le plus faible taux de survie (1%) provient de l'une des plus fortes densités de tacons 0+ ( $114,6 \cdot 100 m^{-2}$ ), tandis que les plus forts taux de survie (29% et 31%) résultent de densités relativement faibles de tacons 0+ (13,2 et  $18,0 \cdot 100 m^{-2}$ ). Les densités de tacons 1+ les plus élevées (7,3 et  $5,5 \cdot 100 m^{-2}$ ) sont issues de densités relativement peu élevées de tacons 0+ (18,0 et  $75,1 \cdot 100 m^{-2}$ ), alors que les plus faibles densités de tacons 1+ proviennent soit d'une valeur très élevée de tacons 0+ ( $114,6 \cdot 100 m^{-2}$ ), soit de la valeur la plus faible ( $7,2 \cdot 100 m^{-2}$ ).

Ces constatations nous suggèrent l'existence d'une densité optimale de peuplement de tacons 0+. Une forte densité initiale de tacons 0+ donnerait un faible taux de survie et une abondance réduite des tacons 1+. Par contre, une densité initiale trop faible ne permettrait pas d'atteindre la pleine capacité de support du milieu. Afin d'identifier la valeur correspondant à cette densité optimale, nous avons disposé sur un système d'axes cartésiens, les densités de tacons 0+ de la mi-été et celles des tacons 1+ qui en découlent. La répartition des points (fig. 4) s'ajuste très bien à une courbe parabolique et, à un degré moindre, à une courbe de recrutement de Ricker (1954). Ce nombre optimal de tacons 0+ est de 40 ou 60 individus  $\cdot 100 m^{-2}$  selon le modèle explicatif retenu. À ce nombre optimal correspond, selon le cas, une densité maximale de 4,9 ou 8,4 tacons  $1+ \cdot 100 m^{-2}$  l'année suivante.

Pour vérifier si la forme de cette courbe peut s'expliquer, en partie du moins, par un effet dé-

TABLEAU III

Densité de peuplement exprimée en  $N \cdot 100 m^{-2}$  et taux de survie (%) de saumons juvéniles pour les sept stations ensemencées de la rivière Sainte-Anne-des-Monts

Stade	Année de déversement					
	1973	1974	1975	1976	1977	1978
Alevin (lâcher)	≈ 160	≈ 160	≈ 160	≈ 160	≈ 160	≈ 210
Intervalle (jours)	61	50	77	84	51	40
Tacon 0+ (mi-été)	75,1 (47%)	13,2 ( 8%)	114,6 (72%)	7,2 ( 5%)	18,0 (11%)	117,5 (56%)
Tacon 1+ (année x + 1)	7,3 (10%)	3,8 (29%)	1,5 ( 1%)	0,9 (13%)	5,5 (31%)	— (—)
Tacon 2+ (année x + 2)	5,4 (74%)	0,6 (16%)	0,8 (53%)	0,8 (89%)	— (—)	— (—)
Tacon 3+ (année x + 3)	0,0 ( 0%)	0,0 ( 0%)	0,2 (25%)	— (—)	— (—)	— (—)

pressif (compétition ou prédation) du groupe d'âge 1+ sur le groupe 0+, nous avons calculé les coefficients de corrélation des deux ensembles de données.

Les densités des tacons 1+ furent corrélées à celles des tacons 0+ (variable dépendante) pour les mêmes années d'échantillonnage. Le coefficient de corrélation est alors faible ( $r = 0,291$ ) et non significatif ( $P > 0,90$ ). Nos données n'indiquent donc pas de liaison (ni d'effet dépressif) entre l'abondance des tacons 1+ et celles des 0+ qui se serait établie entre le déversement des alevins au printemps et le milieu de l'été suivant, à la date de l'échantillonnage.

Par contre un lien entre la densité des tacons 1+ et celle des 0+ pourrait s'établir après la date de l'inventaire estival. Pour tester cette hy-

pothèse nous avons corrélé les densités des tacons 1+ en une année donnée (variable dépendante) aux densités de tacons 1+ de l'année précédente. Là encore le coefficient de corrélation est très faible ( $r = 0,014$ ) et non significatif ( $P > 0,90$ ). Nos données n'indiquent donc pas de dépendance entre la densité de tacons 1+ et celle des 0+ qui s'établirait entre le moment d'un inventaire estival donné et celui de l'année suivante.

#### Tacons 2+ et 3+

Compte tenu de l'évolution des classes d'âge au moment du dernier inventaire (1978), il n'a été possible de calculer les densités de tacons 2+ que pour quatre années. La densité des tacons 2+ varie de 0,6 à 5,4 tacons  $\cdot 100 \text{ m}^{-2}$ . Ces densités correspondent à des taux de survie s'étendant de 16 à 89% par rapport au stade précédent. Comme le nombre de données est très limité nous n'avons pas tenté d'analyse statistique.

Enfin, les tacons 3+ ne furent capturés qu'en une seule des trois années possibles. Le taux de survie entre le stade de tacons 2+ et 3+ pour cette année était de 25%. Il est possible qu'une partie des effectifs de tacons 3+ ait déjà émigré à la mer comme saumoneau avant les inventaires d'été.

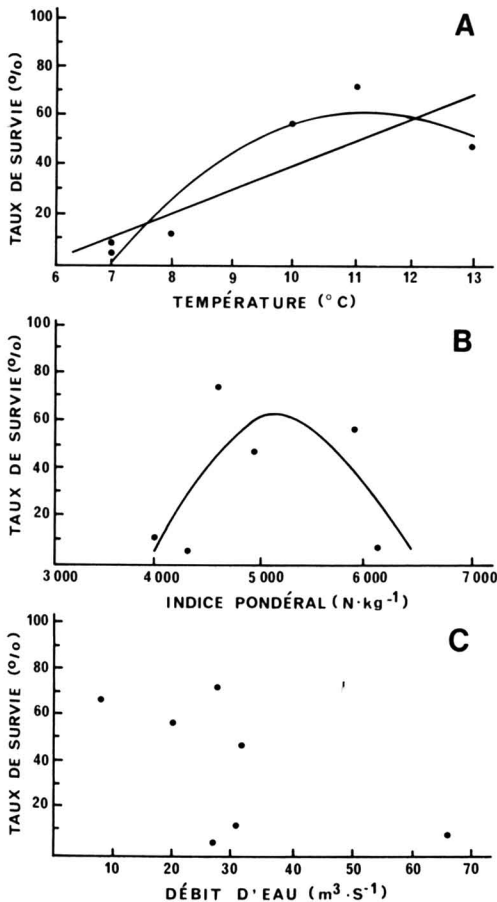


Figure 2. Taux de survie entre le stade de l'alevin au déversement et celui du tacon 0+ lors de l'inventaire estival, en fonction de la température de l'eau de la rivière (A), de l'indice pondéral des sujets ensemencés (B) et du débit d'eau de la rivière au cours des 30 premiers jours suivant les lâchers printaniers (C).

#### PEUPEMENT D'OMBLE DE FONTAINE

Avant les premiers alevinages de saumons, nous n'avons pas tenté de réduire les populations d'omble de fontaine, ni calculé leur densité dans le secteur étudié. Toutefois, les captures concomitantes d'ombles et de tacons de saumons, aux mêmes endroits, suggèrent que la population d'ombles juvéniles aurait décré de moitié entre le début et la fin de notre étude (tableau IV).

#### Discussion

Au cours des six années d'observation, les taux de survie des tacons 0+, l'été même après leur lâcher, ont considérablement fluctué (5 à 72%). Ces taux ne s'appliquent, au sens strict, qu'à l'intérieur des stations d'échantillonnage. La prise en compte du phénomène d'émigration abaisserait les densités relatives de peuplement et, donc, les taux de survie car les densités relatives des tacons 0+ sont plus faibles dans les secteurs non ensemencés. Cependant, cette surévaluation est certainement de faible importance pour trois raisons. D'abord l'émigration des 0+ ne s'est pas produite à toutes les stations ensemencées, ni dans toutes les années et enfin, elle ne concerne que de très courtes distances.

À ce sujet, Egglislaw & Shackley (1980) notent aussi que des alevins de saumon atlantique, déversés au stade de l'alimentation active se dispersent très peu d'eux-mêmes puisqu'ils ont déjà acquis le comportement territorial. Deux facteurs semblent avoir affecté davantage les taux de survie des tacons 0+. Ce sont la température du milieu récepteur et le poids de l'alevin à l'ensemencement. Le débit du cours d'eau pourrait aussi s'avérer être un facteur non négligeable (CECPI, 1983), bien que notre expérimentation ne le fasse pas ressortir.

Les meilleurs taux de survie deux mois après le lâcher des alevins (56 et 72%) sont associés à des températures de 10 et 11°C lors de l'ensemencement. À l'opposé, les températures de 7 et 8°C coïncident avec des taux de survie inférieurs à 15%. Enfin, le déversement fait à 13°C a produit un taux de survie plus faible que prévu si l'on suppose l'existence d'une relation linéaire entre la température de l'eau et la survie d'alevins ensemencés. Ce fait nous a amené à examiner un modèle non linéaire. Sur la base de critères purement statistiques, on retiendrait le modèle curviligne. Une explication biologique plausible nous est alors fournie par Heming *et al.* (1982). Ces auteurs ont démontré en laboratoire que la température et le moment de présentation initiale de nourriture, que l'on pourrait associer à la période du déversement, agissent en synergie pour déterminer une zone d'alimentation optimale affectant la taille et la survie des alevins de saumons chinook. Le créneau thermique favorable se situerait donc entre 10 et 12°C selon cette hypothèse.

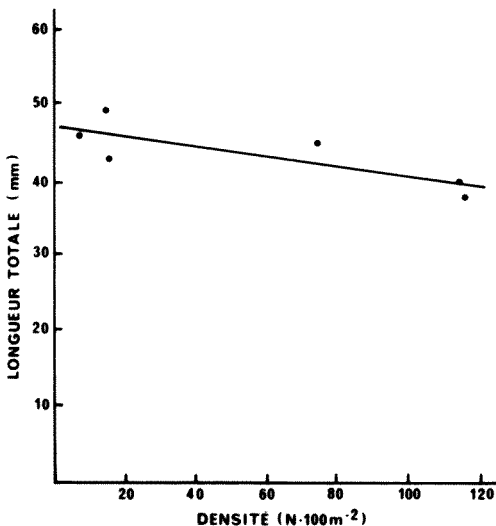


Figure 3. Relation entre la densité des tacons 0+ et leur longueur totale.

Par contre, si un modèle linéaire plus simple était retenu, l'explication biologique pourrait tenir compte du comportement des tacons qui à la température de 7°C cessent habituellement leur activité et adoptent un comportement cryptique (Gibson, 1978a; Rimmer, 1980). On pourrait donc penser qu'à basse température du milieu récepteur, le déversement d'alevins au stade de la résorption de la vésicule vitelline ou au début de l'alimentation active, a pour effet de retarder ou d'interrompre la recherche de nourriture naturelle, diminuant ainsi leurs chances de survie par épurement des réserves nutritives. Selon cette hypothèse, on n'a pas intérêt à déverser les alevins de pisciculture dans un milieu où la température est inférieure à 10°C.

La relation que nous suggérons entre la survie et l'indice pondéral paraît plus difficile à expliquer puisque l'on pourrait penser que le taux de survie est proportionnel à la taille. Si elle n'est pas un artefact, cette relation indique l'existence d'un moment optimal pour le lâcher des alevins selon leur poids. D'après la revue faite par Harris (1978) les alevins peuvent souffrir d'un manque de nourriture ou encore être soumis à des conditions trop sévères, s'ils sont déversés trop tôt par rapport

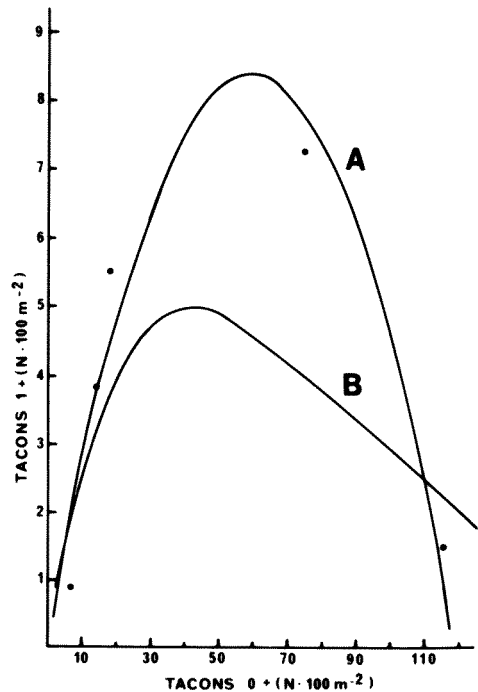


Figure 4. Relation entre la densité des tacons 0+ et 1+ pour les mêmes classes d'âges. Les données ont été ajustées à un modèle quadratique (courbe A:  $Y = 0,1866 + 0,2760 X + 0,0023 X^2$ ;  $r^2 = 0,897$ ;  $P < 0,01$ ) et au modèle de Ricker (courbe B).

au moment d'émergence naturelle. À l'opposé, s'ils sont ensemencés trop tard, les réserves vitellines restantes ne seront peut-être pas suffisantes pour les maintenir jusqu'à leur adaptation au nouvel environnement.

On peut aussi faire appel à des notions de comportement pour expliquer le faible taux de survie des alevins trop développés. Ces alevins avaient de toute évidence commencé leur alimentation en pisciculture. Legault & Lalancette (1985) rapportent que lorsqu'on libère en eau courante des alevins de saumons nourris artificiellement, ils tendent à se maintenir à mi-eau plutôt qu'à proximité du substrat comme le font les alevins sauvages. Un tel comportement peut entraîner un bilan énergétique négatif chez les alevins de pisciculture ou encore les rendre plus vulnérables à la prédation. La CECPI (1983) recommande que les alevins non nourris soient ensemencés dès que leur pigmentation est bien développée et que le sac vitellin est presque résorbé.

Après la première période de mortalité massive subséquente à l'ensemencement, les taux de survie jusqu'au stade du tacon 1+ s'établissent entre 1 et 31%. Ces taux de survie sont liés à la densité des tacons 0+ de la mi-été précédent d'une manière directement proportionnelle pour les faibles peuplements de tacons 0+ et indirectement proportionnelle pour les valeurs élevées. Ce type de dépendance entre les densités de tacons 0+ et 1+ d'une même classe d'âge rappelle les courbes de recrutement des stocks de saumons adultes que propose Ricker (1954) pour certaines espèces de saumon du Pacifique. Elson (1975) a aussi utilisé ce type de courbe pour décrire le comportement numérique des stocks de saumon atlantique (*Salmo salar*) de la rivière Foyle en Irlande. Ce type de relation de dépendance, mesuré sur des stocks d'adulte, peut en théorie tirer son origine soit de l'influence de

facteurs dulçaquicoles, soit de celle de facteurs marins.

Gee *et al.* (1978) ont, les premiers, suggéré que ce type de courbe de recrutement des stocks de saumon atlantique pouvait avoir sa source dans les conditions d'eau douce. En suivant le développement d'une classe d'âge dans la rivière Wye (Angleterre), ils ont trouvé que les stations d'échantillonnage où il y avait peu d'alevins en une année produisaient relativement peu de pré-saumoneaux deux années plus tard; que les stations à fortes densités donnaient, elles aussi, peu de pré-saumoneaux tandis que les stations à densité intermédiaire en procuraient un maximum. Nos résultats concordent avec ceux de Gee *et al.* (1978). Ils s'appliquent toutefois aux observations groupées de plusieurs stations d'échantillonnage et couvrent plusieurs cohortes de tacons 0+. De plus, nos résultats montrent que ce type de relation s'établit dès la première année de vie des saumons, vraisemblablement par le jeu de la compétition.

Cette conclusion s'appuie d'abord sur le fait qu'il existe une relation inverse entre la taille des tacons 0+ et leur densité, ayant pour conséquence probable une plus forte mortalité hivernale des cohortes qui connaissent un plus faible taux de croissance. La compétition entre alevins ou au stade de tacons 0+ peut donc être un facteur important dans la détermination des niveaux de population. De plus, dans notre étude, la survie des alevins semble très peu affectée par les densités de tacons plus âgés ou d'omble de fontaine contrairement à d'autres observations (Egglislaw & Shackley, 1977; Kennedy & Strange, 1980). Cette indépendance entre les différents groupes d'âge peut toutefois s'expliquer par les faibles densités de tacons 1+ au cours de la plupart des années de notre étude. La diminution importante de la population d'ombles pourrait être attribuée à des facteurs d'habitats (faible profondeur d'eau, vitesse d'écoulement élevée, absence relative d'ombrage) qui favoriseraient davantage le saumon que l'omble dans le secteur étudié de la rivière Sainte-Anne-des-Monts (Gibson, 1966).

Gee *et al.* (1978) expliquent, à partir des notions de territorialité, de charge biotique et de surcompensation des facteurs stressants, la forme de la courbe de la figure 4 qui plutôt que de plafonner comme dans l'expérience de Buck & Hay (1984), tend même à chuter au-delà d'un certain palier. L'hypothèse de Gee *et al.* (1978) a été remise en cause par Symons (1979), qui soutient que ces auteurs n'ont pas envisagé la possibilité de la migration hors des stations d'échantillonnage comme facteur de dépeuplement des sites à forte densité. Gee *et al.* (1980) ont subséquemment

TABLEAU IV

Densité de peuplement d'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) dans le secteur ensemencé avec les alevins de saumon atlantique

Année	Densité (N·100 m <sup>-2</sup> )
1973	12,8
1974	18,0
1975	18,8
1976	3,5
1977	7,0
1978	6,5

contré les objections soulevées par Symons (1979). Dans notre expérience, qui corrobore les résultats de Gee *et al.* (1978), l'émigration des foyers de concentration initiale s'est peu produite, tout au moins aux stades 0+ et 1+, pour les raisons mentionnées précédemment. Au stade de tacon 0+, les densités relatives hors des points de lâcher sont nulles ou très faibles conférant néanmoins une légère surestimation aux densités relatives des 0+. Par contre, un an plus tard, les populations se sont équilibrées dans les secteurs allant depuis les points de lâcher jusqu'à une distance de  $\pm 0,5$  km. Ainsi à ce stade le calcul des densités relatives n'est plus systématiquement biaisé, puisque ces densités sont égales dans les deux types de stations. Cette égalité du peuplement s'est produite, soit uniquement par émigration, soit en combinaison avec un taux de mortalité supérieur aux points de lâcher. Si on admet l'hypothèse de l'émigration des tacons 0+, qui demeure limitée dans l'espace, la forme de la courbe de la figure 4 demeurerait la même sauf que son point maximum serait légèrement déplacé vers la gauche par rapport à l'axe des x à cause de la surestimation possible des densités relatives de tacons 0+. Par ailleurs, comme il s'agit d'alevinsensemencés, on ne peut être tout à fait certain qu'ils reproduisent fidèlement le comportement migratoire d'alevins sauvages nés sur place.

Nous ne pouvons pas comparer directement la valeur optimale identifiée par Gee *et al.* (1978), c'est-à-dire 75 alevins  $\cdot 100$  m<sup>2</sup>, à notre densité optimale de 40-60 tacons 0+  $\cdot 100$  m<sup>2</sup> parce que leur échantillonnage a été fait plus tôt en saison que le nôtre (1<sup>er</sup> juin). Il est néanmoins probable que la capacité de support en alevins de la rivière Wye soit plus grande, ne serait-ce qu'à cause du régime thermique annuel, nettement plus rigoureux de la rivière Sainte-Anne.

Nos données sur les tacons 2+ et 3+ ne se prêtent à aucune interprétation quantitative à cause de leur petit nombre. De plus, les résultats de survie entre le stade 1+ et 2+, tout en demeurant dans les limites connues des valeurs de survie des tacons de cet âge (Elson, 1957; Meister, 1962), ne tiennent pas compte de leur émigration possible à la mer comme saumoneau 2+.

Bref, en rivière gaspésienne, semblable à la Sainte-Anne, le déversement d'alevins en résorption de vésicule ou en début d'alimentation, devrait se pratiquer à un moment où la température du cours d'eau récepteur égale ou dépasse 10°C, mais pas beaucoup au-delà pour ne pas perturber le comportement d'apprentissage de l'alimentation des alevins. Lors du déversement, les densités devraient se situer entre 40 et 60 alevins  $\cdot 100$  m<sup>2</sup>

et le degré de dispersion, à assurer de main d'homme, devrait être maximum puisque les alevins ne se dispersent que très peu d'eux-mêmes. Conséquemment, les points de lâchers ne devraient pas être éloignés les uns des autres de plus de 1 km si on vise une utilisation maximale de l'habitat disponible.

## Remerciements

Nous remercions MM. Melville Mullin et Jean-Guy Migneault, techniciens de la faune nous ayant prêté main forte sur le terrain et en laboratoire.

## Références

- BOUCHARD, P., 1953. Pêche, pêcheries et pisciculture. — L'ami du pêcheur, p. 50-58.
- BUCK, R. J. G. & D. W. HAY, 1984. The relation between stock size and progeny of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in a Scottish stream. — J. Fish Biol., 23: 1-11.
- CARTER, W. M., 1963. Studies on artificial rearing techniques and adult survival of *Salmo salar* L. smolts. — Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche. Service de la Faune du Québec, Rapport n° 1 (Travaux en cours en 1962), p. 157-171.
- CECPI, 1983. Rapport du Symposium sur l'amélioration des stocks dans le cadre de l'aménagement des pêcheries d'eau douce. Budapest, Hongrie, 1982. — Doc. techn. Commission européenne consultative sur les pêches intérieures, n° 42, 45 p.
- DeLURY, D. B., 1951. On the planning of experiments for the estimation of fish populations. — J. Fish. Res. Bd Can., 8: 281-307.
- EGGLISHAW, H. J. & P. E. SHACKLEY, 1977. Growth, survival and production of juvenile salmon and trout in a Scottish stream, 1966-75. — J. Fish. Biol., 11: 647-672.
- ELSON, P. F., 1957. Number of salmon needed to maintain stocks. — Can. Fish Cult., 21: 19-23.
- ELSON, P. F., 1975. Atlantic salmon rivers, smolt production and optimal spawning: an overview of natural production. — Int. Atlant. Salm. Found. spec. Publ. Ser., 6: 96-119.
- GEE, A. S., 1980. Comment on estimated escapement of Atlantic salmon (*Salmo Salar*) for maximum smolt production in rivers of different productivity. — Can. J. Fish. aquat. Sci., 37: 295-296.
- GEE, A. S., N. J. MILNER & R. J. HEMSWORTH, 1978. The effect of density on mortality in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). — J. Anim. Ecol., 47: 497-505.
- GIBSON, R. J., 1966. Some factors influencing the distributions of brook trout and young Atlantic salmon. — J. Fish. Res. Bd Can., 2: 1977-1980.
- GIBSON, R. J., 1978a. The behaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) with regard to temperature and to water velocity. — Trans. Am. Fish. Soc. 107: 703-712.



- GIBSON, R. J., 1978b. Recent changes in the population of juvenile Atlantic salmon in the Matamek river, Québec, Canada. — *J. Cons. int. Explor. Mer*, 38: 1-7.
- HARRIS, G. S., 1978. Salmon propagation in England and Wales. — A report by the Association of River Authorities/National Water Council Working party, 62 p.
- HEMING, T. A., J. E. McINERNEY & D. F. ALDERDICE, 1982. Effect of temperature on initial feeding in alevins of chinook salmon (*Onchorhynchus tshawytscha*). — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 39: 1554-1562.
- KENNEDY, G. J. A. & C. D. STRANGE, 1980. Population changes after two years of salmon (*Salmo salar* L.) stocking in upland trout (*Salmo trutta* L.) streams. — *J. Fish. Biol.*, 17: 577-586.
- LEGAULT, M. & L. M. LALANCETTE, 1985. Temps d'ajustement de la flottabilité des saumons atlantiques (*Salmo salar*) d'élevage et flottabilité comparée de saumons atlantiques d'élevage et sauvages. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 42: 619-623.
- MEISTER, A. L., 1962. Atlantic salmon production in Cove Brook, Maine. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 19: 208-212.
- RICKER, W. E., 1954. Stock and recruitment. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 11: 559-623.
- RIMMER, D. N., 1980. On the autumnal habitat change of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). — Thèse de doctorat, Univ. Nouveau-Brunswick, 169 p.
- SYMONS, P. E. K., 1979. Estimated escapement of Atlantic salmon (*Salmo salar*) for maximum smolt production in rivers of different productivity. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 36: 132-140.
- SYMONS, P. E. K. & M. HELAND, 1978. Stream habitats and behavioural interactions of under yearling and yearling Atlantic salmon (*Salmo salar*). — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 35: 175-183.



## CHANGES IN MEAN SMOLT AGE OF ATLANTIC SALMON IN QUÉBEC NORTH SHORE RIVERS

A. T. BIELAK

*Atlantic Salmon Federation, Suite 1030  
1435 Saint-Alexandre, Montréal (Québec) H3A 2G4*

and

G. POWER

*Department of Biology, University of Waterloo  
Waterloo (Ontario) N2L 3G1*

### Résumé

Entre 1968-1970 et 1980-1983, l'âge moyen des saumoneaux a diminué dans quatre rivières de la Côte-Nord (Québec), est resté inchangé dans deux autres et s'est accru dans une seule rivière. L'on soupçonne que la pêche commerciale a affecté les stocks de géniteurs, d'où une baisse dans la fraye, des densités plus faibles de tacons et une tendance à des saumoneaux plus jeunes.

### Abstract

Mean smolt age decreased in four rivers of the Québec North Shore, did not change in two rivers and increased slightly in one river between 1968-1970 and 1980-1983. It is suspected that commercial fisheries have affected spawning stocks in several rivers resulting in decreased egg deposition, lower parr densities and a tendency towards younger smolts.

### Introduction

Some of the problems that beleaguer the Atlantic salmon throughout its range have become apparent on the Québec North Shore. These include: increased accessibility, increased angling, poaching and native net-fisheries in the rivers, high susceptibility to acid precipitation (NRCC, 1981; Watt *et al.*, 1983), spills from mining operations (Campbell, 1978) and introduction of exotic species (Whoriskey *et al.*, 1981). There are also concerns that commercial exploitation at sea is bringing about changes in North Shore stocks (Gibson, 1978; Montgomery & Naiman, 1981; Bielak & Power, in press), and that at least one river, the Matamek, is now below carrying capacity for salmon (Gibson, 1978).

Gibson's work suggested that an indication of depletion of salmon stocks in North Shore rivers might be an increase in parr growth accompanied by concomitant decreases in mean smolt age. This study compares the mean smolt age of angled adult salmon sampled from various North Shore rivers (Fig. 1) in 1980-1983, with that reported a decade earlier by Schiefer (1971).

### Materials and methods

Adult salmon were captured by anglers during the months of June-August 1980-83. Most of the data were obtained by fishing guides who took samples in the course of their other duties. Many of the data for the Moisie, Sainte-Marguerite, Laval and Trinité rivers were provided by the Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec or the public organisations administering fishing on those rivers.

Scale samples were taken from the left side of each fish, just above the lateral line and posterior to the dorsal fin. These were deposited in envelopes and were subsequently cleaned and mounted between glass slides. They were read for smolt age in the course of a broader study of Québec North Shore salmon stocks (Bielak, 1984). Six scales from each fish were examined at least twice. The number of samples where no ageing was possible was negligible.

Salmon were sampled by Schiefer (1971) according to a comparable protocol; scale readings were verified by G. Power for both studies. The results include data after Schiefer (1971) and un-

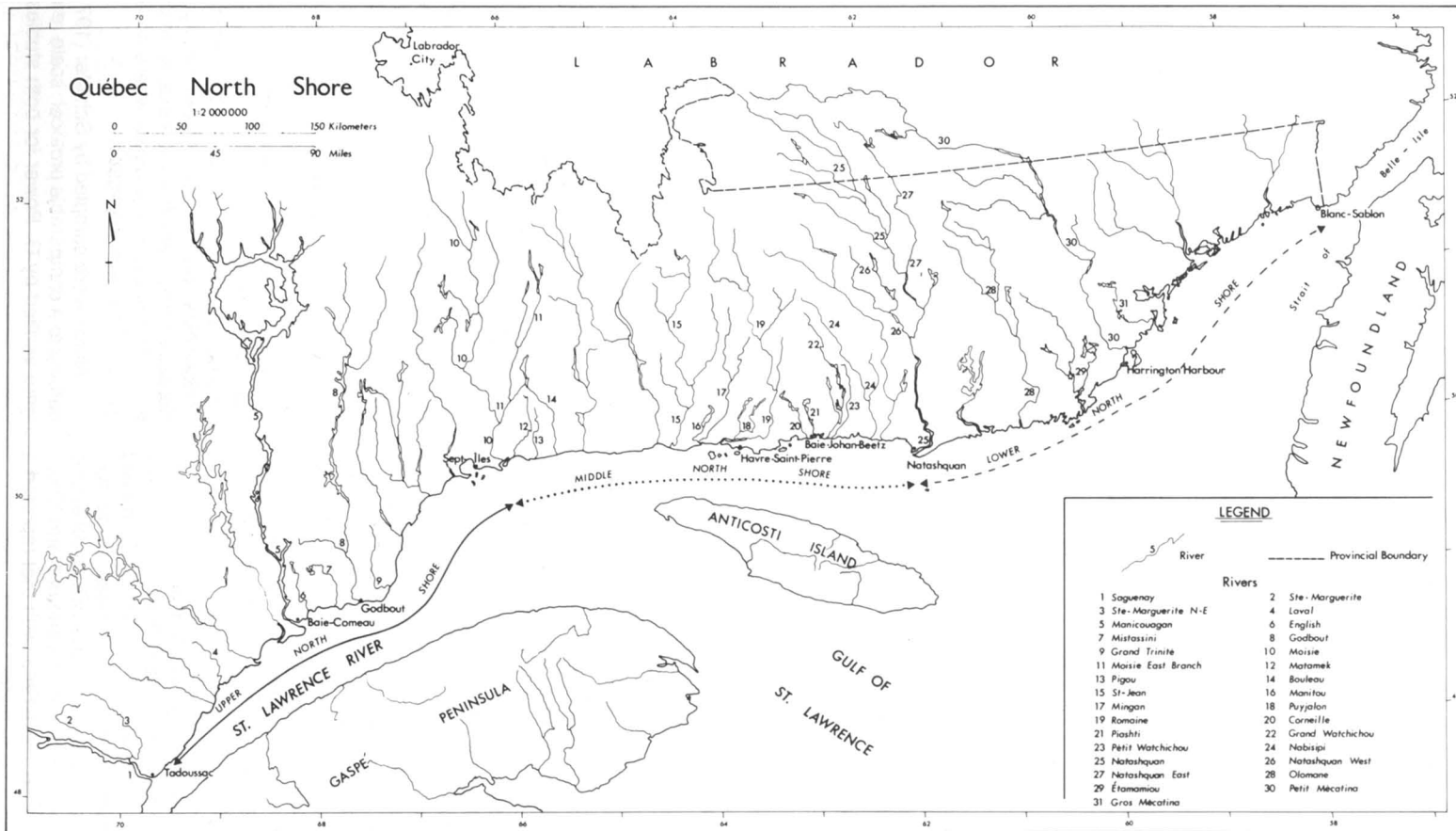


Figure 1. Map of the Québec North Shore showing the locations of the major Atlantic salmon rivers.

publ. data) which were reanalysed to facilitate statistical analysis. The minor discrepancies between the values of mean smolt age reported here and by Schiefer (1971) are largely attributable to inclusion, by us, of additional samples in the data set. Mean smolt ages were compared using a *t*-test for unequal sample sizes whilst differences between smolt age distributions were tested using the RxC *G*-test (Sokal & Rohlf, 1981); Williams correction to estimates of *G* was applied to account for small sample sizes in some smolt age-classes. The level of significance was chosen at 5% for each test.

### Results

Comparisons, for four rivers, between data reported by Schiefer (1971 and unpubl. data) and this study (Tables I, II) show highly significant decreases in mean smolt age as well as changes in smolt age distribution ( $P < 0.001$  in both cases). The decreases are respectively, for the Sainte-Marguerite — 5.4%, Moisie — 9.8%, Saint-Jean — 16.6% and Olomane — 9.4%. In all cases, there is a decrease in the frequency of occurrence of the oldest, and an increased frequency of the youngest, smolt age-classes. Although the Corneille shows a significant increase in smolt age ( $2.8\%$ ,  $0.02 > P > 0.01$ ) no difference was found in smolt age distribution. No difference in mean smolt age or change in age distribution was found for the Godbout or Mingan rivers.

We present (Table III) mean smolt ages from a variety of other North Shore rivers. As yet, no comparative data for these other samples are available.

### Discussion

This study presents additional data corroborating previous reports (Gibson, 1978; Bielak & Power, 1981) of changes in smolt age and parr growth in several Québec North Shore rivers. Gibson (1978) noted that for the Matamek River, numbers of juveniles had decreased and their growth increased. The proportion of two year old (2+) smolt had also increased and he considered this to be an indication of faster growth. He concluded that the Matamek was below its carrying capacity for salmon and suggested salmon stocks in other North Shore rivers may also be depleted.

Schiefer (1971) stated that parr growth was similar throughout the Moisie, with the exception of the newly colonized area above a fishway and that it appeared the entire river was at carrying capacity for parr. A more recent series of upriver samples (Schiefer, 1981) led him to conclude that salmon parr populations were still close to biological carrying capacity. Whoriskey & Gibson (1978), however, indicated a trend to increased growth rates in the Moisie for 0+, 1+ and 2+ parr sampled downriver. Bielak & Power (1981) reported that 1980 parr growth rates on the Moisie, as well as the Saint-Jean, were lowest upstream

TABLE I

Comparisons of mean smolt ages of salmon taken by angling in Québec North Shore rivers<sup>1</sup>

River	Sample period <sup>2</sup>	Mean smolt age				
		<i>n</i>	Year	S.E.	<i>t</i>	<i>P</i>
Sainte-Marguerite	K	323	3.43	0.03	4.65	<<0.001
	A	855	3.28	0.02		
Godbout	K	74	3.28	0.06	1.41	0.5 > p > 0.2
	A	176	3.39	0.04		
Moisie	K	1044	3.72	0.02	13.80	<<0.001
	A	946	3.36	0.02		
Saint-Jean	K	91	4.54	0.07	11.14	<<0.001
	A	390	3.80	0.03		
Mingan <sup>3</sup>	K	145	3.52	0.06	0.17	>0.50
	A	292	3.51	0.04		
Corneille	K	199	2.97	0.02	2.39	0.02 > p > 0.01
	A	287	3.05	0.02		
Olomane	K	124	3.83	0.06	5.16	<<0.001
	A	178	3.47	0.04		

<sup>1</sup> *n*: sample size; S.E.: standard error of the mean; *t*: calculated value of *t*; *P*: probability

<sup>2</sup> K: samples after Schiefer (1971 and unpubl. data); A: samples after this study

<sup>3</sup> Does not include Manitou fish.

TABLE II  
Smolt age distribution of salmon taken in Québec North Shore rivers<sup>1</sup>

River	Sample period <sup>2</sup>	Smolt age years					d.f.	GW	P
		2 +	3 +	4 +	5 +	6 +			
Sainte-Marguerite	K	9(2.8)	178(55.1)	124(38.4)	11(3.4)	1(0.3)	3	31.6*	< 0.0001**
	A	11(1.3)	593(69.4)	248(29.0)	3(0.4)	0(0.0)			
Godbout	K	0(0.0)	54(72.9)	19(25.7)	1(1.3)	0(0.0)	2	2.3	0.32
	A	1(0.6)	110(62.5)	61(34.7)	4(2.3)	0(0.0)			
Moisie	K	5(0.5)	336(32.0)	646(62.0)	57(5.5)	0(0.0)	3	205.6	< 0.0001**
	A	17(1.8)	582(61.5)	339(35.8)	8(0.9)	0(0.0)			
Saint-Jean	K	0(0.0)	6(6.6)	34(37.4)	46(50.5)	5(5.5)	3	107.7	< 0.0001**
	A	1(0.3)	104(26.7)	259(66.4)	26(6.7)	0(0.0)			
Mingan	K	0(0.0)	86(58.6)	51(35.2)	8(5.5)	1(0.7)	2	1.6	0.45
	A	2(0.7)	157(53.8)	120(41.1)	13(4.4)	0(0.0)			
Corneille	K	15(7.5)	175(87.9)	9(4.5)	0(0.0)	0(0.0)	2	4.4	0.11
	A	11(3.8)	253(88.2)	21(7.3)	1(0.4)	1(0.4)			
Olomane	K	1(0.8)	36(29.0)	71(57.3)	15(12.1)	1(0.8)	3	26.0	< 0.0001**
	A	1(0.6)	94(52.8)	81(45.5)	2(1.1)	0(0.0)			

<sup>1</sup> For each age class the number sampled is given and in brackets, the % of the total sample; d.f.: degrees of freedom; GW: G Williams; P: probability)

<sup>2</sup> K: samples after Schiefer (1971 and unpubl. data); A: samples after this study

\* G-test carried out on cells where *n* was greater than 0.5% of total sample.

\*\* Distributions highly significantly different ( $P < 0.0001$ ).

and highest in the lower reaches. This could reflect decreased parr densities downstream or possibly better environmental conditions (e.g. warmer temperature, more food).

Paloheimo & Elson (1974) detailed the effects of the Greenland fishery on the salmon stock of the Miramichi, and concluded that decreased escapement had been followed by lowered density of young in the nursery areas. Whoriskey & Naiman (1982) refer to a "precipitous and regular decline in the adult run" of the Matamek. Bielak (1984) and Bielak & Power (in press) describe changes in Québec North Shore salmon stocks which might affect total egg deposition in a variety of rivers, e.g. decreases in age-specific mean weight, decreased proportions of multiple spawners.

We agree with others (Gibson, 1978; Montgomery & Naiman, 1981; Whoriskey & Naiman, 1982; Caswell *et al.*, 1984) that commercial exploitation of salmon at sea is the real cause of the changes described above. We are, however, unable to offer a plausible explanation as to why, for three of the seven rivers studied, little or no change in smolt age characteristics has been observed.

The data do not indicate a consistent shift in smolt ages for all North Shore stocks where data are available, and therefore, we consider it unlikely that climatic factors have been responsible for

the changes. Analyses of the Sept-Iles region meteorological data (Naiman, 1980, 1982) indicates that directed changes or cycles in total precipitation, mean monthly departure from normal precipitation, or mean monthly river discharge have not occurred in the area over the last 20-40 years.

The possibility that the changes we have observed are due to environmental factors cannot be discounted. Frenette *et al.* (1984) showed, for the Matamek, that discharge is an important limiting factor for salmon survival and that discharge during critical periods in spring and summer could account for the observed changes in the Matamek River salmon stock. It is clear that a larger time series of information, including samples of the actual smolt runs from each river, would be desirable in order to determine whether the declines in smolt ages are really a sustained phenomenon due to commercial fisheries, or rather a random occurrence based on change in environmental variables. We offer the data in Tables I-III as a valuable point of departure for future comparative purposes.

### Acknowledgments

This work has been financially supported by the Atlantic Salmon Association; Woods Hole Oceanographic Institution; NRC and NSERC operating grants to G. Power, and by a N.A.T.O. studentship to A.T. Bielak. B. Riddell and two other anonymous reviewers provided helpful comments which improved the manuscript. The authors would like to express their appreciation to K. Schiefer for the use of unpublished data.

### References

- BIELAK, A. T., 1984. Québec North Shore Atlantic Salmon Stocks. — Ph.D. thesis, Univ. Waterloo, Waterloo, Ontario, 236 p.
- BIELAK, A. T. & G. POWER, 1981. Preliminary indications of change in stock composition of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in some rivers of the Québec North Shore. — Matamek Annual Report 1980, Woods Hole Oceanographic Institution, WHOI-81-49, p. 112-123.
- BIELAK, A. T. & G. POWER (in press). Changes in mean weight, sea age composition and catch-per-unit-effort of Atlantic salmon angled in the Godbout River, Québec 1859-1983. — Can. J. Fish. aquat. Sci.
- CAMPBELL, M., 1978. Requiem for a river? Pollution of the Pekans and Moisie Rivers. — Atl. Salmon J., 1: 17-20.
- CASWELL, H., R. J. NAIMAN & R. MORIN, 1984. Evaluating the consequences of reproduction in complex salmonid life cycles. — Aquaculture, 43: 123-134.
- FRENETTE, M., M. CARON, P. JULIEN & R. J. GIBSON, 1984. Interaction entre le débit et les populations

TABLE III

Smolt ages of salmon taken by angling in Québec North Shore rivers<sup>1</sup>

River	Sample period <sup>2</sup>	Mean smolt age		
		n	Year	S.E.
Sainte-Marguerite NE	A	44	3.07	0.11
Laval	A	65	2.86	0.08
Mistassini	K	92	2.93	0.06
Trinité	A	1396	3.07	0.01
Matamek	K	228	3.11	0.03
Romaine	K	107	3.09	0.06
Piashti	A	18	2.72	0.11
Grand Watchichou	A	496	3.66	0.03
Petit Watchichou	A	12	3.42	0.19
Nabisipi <sup>3</sup>	A	89	4.06	0.07
Natashquan	A	685	3.95	0.02
Etamamiou	A	756	3.68	0.02
du Gros Mecatina	A	335	3.44	0.03

<sup>1</sup> n: sample size; S.E.: standard error of the mean

<sup>2</sup> K: samples after Schiefer (1971 and unpubl. data); A: samples after this study.

<sup>3</sup> Sample from commercial net operated near mouth of river.

- de tacons (*Salmo salar*) de la rivière Matamek, Québec. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 41: 954-963.
- GIBSON, R. J., 1978. Recent changes in the population of juvenile Atlantic salmon in the Matamek River, Québec, Canada. — *J. Cons. int. Explor. Mer*, 38: 201-207.
- MONTGOMERY, W. L. & R. J. NAIMAN, 1981. Implications of changes in Atlantic salmon populations from the Matamek River, Québec. — *Int. Counc. Explor. Sea, C. M.*, 1981, 9 p.
- NAIMAN, R. J., 1980. Matamek Annual Report 1979. — Woods Hole Oceanographic Institution, WHOI-80-31, 270 p.
- NAIMAN, R. J., 1982. Characteristics of sediment and organic carbon export from pristine boreal forest watersheds. — Matamek Annual Report 1981, Woods Hole Oceanographic Institution, WHOI-82-29, p. 12-43.
- NRCC, 1981. Acidification in the Canadian aquatic environment: scientific criteria for assessing the effects of acid deposition on aquatic ecosystems. — National Research Council of Canada Associate Committee on Scientific Criteria for Environmental Quality, 369 p.
- PALOHEIMO, J. E. & P. F. ELSON, 1974. Reduction of Atlantic salmon catches in Canada attributed to the Greenland fishery. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 31: 1467-1480.
- SCHIEFER, K., 1971. Ecology of Atlantic salmon, with special reference to occurrence and abundance of grise, in North Shore Gulf of St. Lawrence rivers. — Ph.D. thesis, Univ. Waterloo, Waterloo, Ontario, 129 p.
- SCHIEFER, K., 1981. A report on Atlantic salmon studies of the Moisie River, 1981. — *Int. Atlantic Salmon Foundation*, 19 p.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF, 1981. *Biometry*, 2nd ed. — Publ. W. H. Freeman & Co., 859 p.
- WATT, W. D., C. D. SCOTT & W. J. WHITE, 1983. Evidence of acidification of some Nova Scotian rivers and its impact on Atlantic salmon, *Salmo salar*. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 40: 462-473.
- WHORISKEY, F. G. & R. J. GIBSON, 1978. Moisie and Corneille sampling. — Matamek Annual Report 1977, Woods Hole Oceanographic Institution, WHOI-78-92, p. 23-30.
- WHORISKEY, F. G. & R. J. NAIMAN, 1982. Effects of commercial fishing on adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a Québec river. — Woods Hole Oceanographic Institution Tech. Rept., WHOI-82-2, 17 p.
- WHORISKEY, F. G., R. J. NAIMAN & P. H. HEINERMANN, 1981. Steelhead trout (*Salmo gairdneri*) on the North Shore of the Gulf of St. Lawrence, near Sept-Iles, Québec. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 38: 245-246.



## REVUE DES LIVRES

HORNER, R.A. (édit.), 1985. **Sea-ice biota**. — CRC Press, Windsor (Ontario), 215 p., 18 × 26 cm. Relié, 87\$.

Tel que souligné dans la préface de cet ouvrage collectif, la littérature sur le biotope des glaces de mer (Arctique et Antarctique) est très dispersée, si bien qu'elle n'est accessible, dans son ensemble, qu'à un nombre restreint de spécialistes. Cette littérature, qui remonte à près de 150 ans, trouve son origine dans les premières observations de diatomées dans les glaces de l'Antarctique (1841) et de l'Arctique (1847). Après une longue phase de description taxonomique et biogéographique, qui se poursuit d'ailleurs toujours, les années 1950 ont vu les études sur le biotope des glaces de mer se tourner vers les aspects écologiques et physiologiques. Depuis peu, les travaux dans les mers glacées des deux hémisphères font aussi appel aux techniques océanographiques, comme en témoignent les quatre sessions consacrées aux Marginal Ice Zones lors de l'Ocean Sciences Meeting de la Nouvelle-Orléans, en 1986.

L'ouvrage édité par Rita Horner vise avant tout à faire le point sur l'état actuel des connaissances. Les huit chapitres de l'ouvrage, dont l'organisation est très logique, couvrent presque tous les aspects du biotope des glaces de mer. Après une intéressante revue historique, où Rita Horner fait montre d'une connaissance approfondie de la littérature, un long chapitre (60 pages), rédigé par Gary Maykut, initie le lecteur à la physique de la glace de mer, sujet complexe qui est traité ici pour la première fois de façon synthétique. Les quatre chapitres qui suivent portent sur les microalgues des glaces. Ces chapitres, qui sont tous bien documentés, traitent respectivement de l'écologie (Rita Horner), de la composition chimique et de la biochimie (Malcom McConville), de la physiologie (Anna Palmisano et Cornelius Sullivan) ainsi que de la taxonomie (Rita Horner) des microalgues des glaces. Dans le chapitre suivant, Cornelius Sullivan présente une revue sur les bactéries des glaces de mer, dont l'étude n'a commencé que récemment. Le dernier chapitre de l'ouvrage, rédigé par Andrew Carey, est consacré à la faune associée

aux glaces de l'Arctique. Une liste de plus de 500 espèces d'algues, identifiées dans les glaces de mer, est donnée en appendice. Cet appendice est suivi d'un index alphabétique des matières.

L'ouvrage, rédigé par des spécialistes du biotope des glaces de mer, est dans l'ensemble de très bon niveau et il fait réellement le point sur l'état des connaissances au moment de la rédaction des articles (1984). Il faut toutefois souligner une omission importante, qui est celle de la faune associée aux glaces de mer de l'Antarctique. On peut aussi reprocher à l'ouvrage un certain nombre de défauts, qui ne sont sans doute pas imputables aux auteurs mais bien plutôt aux politiques de la maison d'édition. Tout d'abord, les références bibliographiques de chaque chapitre sont données par des numéros correspondant à l'ordre de citation, si bien qu'elles constituent un fouillis quasi impénétrable; sans un index alphabétique des auteurs, l'utilisation bibliographique de l'ouvrage devient encore plus désespérée; enfin, l'absence de titres courants ne facilite pas la tâche du lecteur. Malgré ces défauts de présentation, l'ouvrage est sûrement à recommander pour toutes les équipes qui travaillent sur l'écologie ou l'océanographie des glaces de mer: il constitue notamment une lecture essentielle pour les diplômés qui abordent ce milieu pour la première fois ainsi qu'un ouvrage de référence unique pour tous les chercheurs des milieux polaires. De plus, les responsables de cours d'écologie marine ou même d'écologie générale puiseront dans cet ouvrage des informations sur un milieu naturel particulièrement étrange, qu'ils pourront incorporer avec profit à leur enseignement. Enfin, les écologistes de pays froids ne peuvent pas prétendre à une compréhension réelle de leur environnement s'ils ne réalisent pas que la glace de mer, en apparence figée et hostile, constitue en fait un milieu productif, où se développent des communautés biologiques abondantes et diversifiées.

Louis LEGENDRE

*Département de biologie  
Université Laval*



## LIVRES REÇUS

BRIGHT, M., 1984. **Animal language**. — British Broadcasting Corporation, London, 247 p., 15 x 23 cm. Couverture rigide, 22.50 \$ US.

En cette ère des grandes technologies de la communication, il peut sembler à première vue bien peu intéressant de se pencher sur les diverses techniques utilisées par les animaux pour communiquer entre eux. Cet ouvrage, de vulgarisation intelligente, en présente diverses facettes, en nous proposant un tour d'horizon de la communication vocale chez les animaux, depuis les poissons jusqu'aux primates. — G. L.

CATLING, P. M., B. FREEDMAN & Z. LUCAS, 1984. **The vegetation and phytogeography of Sable Island, Nova Scotia**. — Proceedings of the Nova Scotian Institute of Science, 34: 181-248, 10\$.

L'intérêt de l'île de Sable (Nouvelle-Écosse) pour les écologistes est bien connu. Il ne fait dès lors aucun doute que ce travail sur la végétation de l'île de Sable sera fort bien reçu. Il traite également de la composition floristique et des facteurs qui la régissent, des successions et de la phytogéographie. — G. L.

CHERFAS, J., 1984. **Zoo 2000 A book beyond the bars**. — British Broadcasting Corporation, London, 244 p., 17 x 25 cm. Couverture rigide, 29,95\$ US.

Pour qui s'intéresse aux parcs zoologiques, cet ouvrage de vulgarisation apportera d'intéressantes informations sur la vie animale en captivité, sur les divers aménagements que présentent les grands zoos d'Europe, d'Amérique du Nord et d'Asie et sur ce que seront les zoos de l'avenir. — G. L.

CONSEIL NATIONAL DE RECHERCHES DU CANADA, 1984. **Évaluation des principales études de laboratoire sur la toxicité du fénitrothion pour les mammifères et les oiseaux réalisée à la suite de «l'affaire IBT»**. — Publication n° 22493 du Secrétariat de l'Environnement, Ottawa, 112 p., 21 x 27 cm. Couverture souple, 5 \$.

Synthèse critique visant à réévaluer la toxicité du fénitrothion pour les mammifères et les oiseaux. Elle fait suite au constat des lacunes observées dans les données toxicologiques fournies par l'«Industrial Bio-Test Laboratories Inc.» (IBT) aux autorités canadiennes et américaines, en vue de l'homologation de certains pesticides. On y présente de nouvelles données concernant la toxicité du fénitrothion pour la peau et les yeux, de même que ses effets nocifs, s'il est ingéré ou inhalé par les mammifères et oiseaux. On trouve en annexe des tableaux synoptiques dans lesquels sont présentés les effets connus du fénitrothion, les principaux paramètres (sujets, doses, modes de contact) et les conclusions d'un grand nombre d'études toxicologiques. — C. B.

ENGELS, W. (édit.), 1984. **Advances in invertebrate reproduction 3**. — Elsevier Science Publishers, New York, 665 p., 17 x 25 cm. Relié, 92,25\$ US.

Comptes rendus du troisième symposium international de la Société internationale de la reproduction des invertébrés, tenu à Tübingen (RFA). L'ouvrage comprend 50 articles regroupés sous 6 sections, ainsi qu'un certain nombre de résumés. La première section traite de la gamétogenèse, de la fertilisation et des premières phases du développement; la seconde, des régulations endocrines observées chez divers invertébrés, notamment l'étoile de mer et les insectes; la troisième, d'adaptation dans certaines conditions environnementales; la quatrième, de la dynamique des populations et des stratégies de reproduction. Quant à la cinquième section, elle porte notamment sur le contrôle des populations d'insectes à l'aide des phéromones et des substances organiques produites par les plantes. La sixième section comporte quelques articles disparates. À la fin de chaque article, on trouve une liste de références bibliographiques. L'ouvrage est complété par des index: espèces, sujets et auteurs. — C. B.

FLEURBEC, 1985. **Plantes sauvages du bord de la mer**. — Groupe Fleurbec, Québec, 286 p., 12,5 x 19 cm. Couverture souple.

Guide abondamment illustré des plantes sauvages les plus répandues croissant sur le littoral du Québec et des Maritimes. On décrit brièvement les différents types d'habitats du littoral tels les plages, dunes, grèves, marais, etc. Vient ensuite le guide d'identification proprement dit qui comprend 55 espèces de plantes regroupées suivant la couleur de leurs fleurs. Pour chacune d'elles, l'on donne le nom vernaculaire en français et en anglais, une carte de la répartition géographique, l'origine, une description de la tige, des feuilles, des fleurs et fruits, la période de floraison, l'habitat, l'intérêt agricole, les utilisations culinaires et médicinales, la toxicité et une photographie couleur. À la fin du volume, on trouve un glossaire assorti d'illustrations explicatives, une bibliographie, une liste des noms latins des espèces citées, les répertoires des plantes curatives et comestibles, un index regroupant toutes les espèces décrites dans les guides précédents et un index des noms de plantes. — C. B.

GRASSHOFF, K., M. EHRHARDT & K. KREMLING (édit.), 1983. **Methods of seawater analysis, 2nd revised and extended edition**. — Verlag Chemie International Inc., Deerfield Beach, Florida, 419 p., 17 x 24,5 cm. Couverture rigide, 70\$ US.

Réédition du manuel préparé sous la direction de K. Grasshoff et publié la première fois en 1976. Tous les chapitres ont été mis à jour et d'autres ont été ajoutés pour présenter de nouvelles techniques d'analyse. L'éventail des méthodes exposées dans cet ou-

vrage est très large, depuis les mesures de détermination de la salinité, de l'oxygène, du pH et des éléments nutritifs jusqu'à celles des éléments en trace et des substances organiques. Le dernier chapitre traite des analyses chimiques automatisées. — G. L.

HELLER, R., 1985. **Physiologie végétale, 2, développement, 3<sup>e</sup> éd.** Revue et mise à jour. — Masson, Paris, viii, 216 p., 13,5 × 21 cm. Couverture souple, 110 FF.

Originellement publié en 1978, ce manuel fait partie de la Collection «Abrégés de sciences» de Masson. Il traite, entre autres, la cinétique de la croissance, la morphogénèse, la structure et l'effet des substances de croissance, la dormance, la floraison, le phytochrome. C'est un manuel élémentaire clair et concis, illustré de dessins, destiné aux étudiants de 1<sup>er</sup> cycle. On y trouve un index alphabétique des matières, mais aucune bibliographie. Cela n'aide guère les étudiants intéressés à approfondir l'étude de la physiologie végétale. — P. M.

HOLM-HANSEN, O., L. BOLIS & R. GILLES, 1984. **Lecture notes on coastal and estuarine studies 8. Marine phytoplankton and productivity.** — Springer-Verlag, Berlin, 175 p., 16,5 × 24 cm. Couverture souple, 13\$.

Ce livre est issu d'un symposium sur le phytoplancton marin et la productivité, tenu en Sicile en septembre 1983. Vingt-trois spécialistes ont participé à la rédaction des 19 articles de cet ouvrage. On y traite tout aussi bien de problèmes à portée générale, comme l'utilisation de la matière organique par les bactéries pélagiques, le contrôle de la production dans les eaux polaires, l'excrétion des substances organiques par les algues, les taux de croissance des diatomées marines en culture, la détermination des spectres de fluorescence du phytoplancton que de problèmes à caractère plus régional. Des articles sont consacrés à la productivité des eaux antarctiques, à celles du Récif de la Grande-Barrière, du golfe de Naples et de la Méditerranée. — G. L.

INTERNATIONAL COMMISSION OF ZOOLOGICAL NOMENCLATURE, 1985. **International code of zoological nomenclature, 3rd ed.** — Univ. California Press, Berkeley, 338 p., 14 × 22 cm. Couverture rigide, 17,95\$ US.

Le code international de nomenclature zoologique est, comme tout taxonomiste le sait, «le système des règles et des recommandations permettant d'amener la stabilité et l'universalité des noms scientifiques des animaux de telle sorte que le nom de chaque taxon soit unique et distinct». Cette 3<sup>e</sup> édition du Code introduit des amendements permettant de clarifier certaines dispositions antérieures ambiguës et de nouvelles règles visant à rajeunir l'ensemble. Il est publié en français et en anglais et se compose de 88 articles qui constituent les règles proprement dites. Y sont annexées les recommandations qui indiquent les meilleures procédures à suivre lorsque les règles ne peuvent être rigoureusement appliquées. Viennent ensuite, toujours rédigés dans les deux langues, le glossaire et les index. — C. B.

LEDUC, R. & R. GERVAIS, 1985. **Connaitre la météorologie.** — Presses de l'Université du Québec, Sainte-Foy, 300 p., 18,5 × 23 cm. Couverture souple, 24,95 \$.

Ouvrage qui ne s'adresse pas aux météorologistes mais plutôt à tous ceux qui désirent mieux comprendre les phénomènes météorologiques. Les trois premiers chapitres sont consacrés aux paramètres fondamentaux en météorologie, soit la température, l'humidité et la pression atmosphérique. Le 4<sup>e</sup> chapitre a trait à la météorologie synoptique qui consiste à identifier et à décrire les caractéristiques des divers systèmes météorologiques, permettant ainsi d'expliquer le temps qu'il fait et de faire des prévisions. Au 5<sup>e</sup> chapitre, on nous présente un exemple d'évolution d'un système météorologique et au 6<sup>e</sup>, les facteurs responsables du mauvais temps. Le 7<sup>e</sup> chapitre porte sur la prévision météorologique, tant scientifique qu'artisanale; le 8<sup>e</sup> sur l'équipement et le fonctionnement d'une station météorologique. Le dernier chapitre a trait aux diverses applications de la météorologie, notamment en climatologie. Viennent ensuite des annexes dans lesquelles on trouve, entre autres, une description des espèces et variétés de nuage, des formules et des petits programmes en BASIC permettant de calculer l'heure du lever et du coucher de soleil, le taux d'humidité relative et l'indice de refroidissement éolien. Une liste des références et un lexique complètent l'ouvrage. — C.B.

RASMUSSEN, L. (édit.), 1984. **Ecotoxicology.** — Ecological Bulletins no. 36, Publishing House of the Swedish Research Councils, Sweden, 170 p., 19 × 27 cm. Couverture rigide.

Ce 36<sup>ième</sup> numéro de la série Ecological Bulletins découle de la conférence sur l'écotoxicologie organisée par «The Nordic Society Oikos» et «The Danish Society Oikos», en décembre 1982. Trente-cinq auteurs et co-auteurs ont participé à la rédaction de cet ouvrage, qui comporte 7 parties. Dans la première partie, l'auteur définit l'écotoxicologie, ses fondements, les modèles d'évaluation de risque et leur application. La seconde partie porte sur le comportement des contaminants dans l'environnement. On y présente notamment un modèle mathématique sur leur transport dans les écosystèmes et, plus particulièrement, le transfert des BPC dans une chaîne alimentaire aquatique expérimentale. Les parties subséquentes examinent les effets écotoxicologiques de divers contaminants pour les bactéries, les macrophytes et microphytes ainsi que certains invertébrés et vertébrés. — C. B.

RYAN, M. J., 1985. **The Tungara frog.** — Univ. Chicago Press, 230 p., 15 × 23 cm. Couverture souple, 14,95\$ US.

Ce livre porte sur la sélection des comportements sexuels et du rôle de la communication chez une grenouille tropicale, *Physalaemus pustulosus* (Tungara frog). Faisant appel à diverses techniques utilisées en éthologie, écologie, physiologie de la reproduction et des sens, l'auteur a examiné plus particulièrement l'influence de la variation intraspécifique du comportement d'appel du mâle sur son succès reproducteur. Les ré-

sultats de ces recherches sont regroupés en 8 chapitres et on trouve en annexe une brève description des techniques utilisées. Une liste des références et un index termine cet ouvrage. — C. B.

SNEDAKER, S. C. & J. G. SNEDAKER (édit.), 1984. **The mangrove ecosystem: research methods.** — Unesco, Paris, 251 p., 16 x 24 cm. Relié.

Cette monographie, découlant d'une étude effectuée par l'Unesco et le SCOR (Scientific Committee on Oceanic Research), est un guide méthodologique pour l'étude des mangroves. Elle comprend 15 chapitres regroupés en 3 sections. La première est consacrée à la détermination des caractéristiques géomorphologiques et climatiques, puis à l'interprétation de diagrammes polliniques provenant de diverses mangroves. La deuxième porte sur les méthodes d'évaluation de la composition floristique et faunistique des mangroves et de leur biomasse animale. On énumère également les techniques d'analyse chimique des sols, de l'eau et des plantes. La troisième a trait à la mesure de la photosynthèse, au rôle de l'eau dans la nutrition et la croissance des plantes, à la production et à la décomposition de la litière. Chacun des chapitres comporte sa propre liste de références bibliographiques. — C. B.

SOPER, J. H. & J. M. POWELL, 1985. **Botanical studies in the Lake Hazen region, northern Ellesmere Island, Northwest Territories, Canada.** — National Museum of Canada, Publication in natural sciences, no. 5, 67 p., 19 x 25,5 cm. Couverture souple.

Publication consacrée à des études de botanique effectuées de 1957 à 1959 près du lac Hazen, situé

dans le nord de l'île Ellesmere, Territoires du Nord-Ouest. Les auteurs décrivent brièvement la topographie, la géologie, la géomorphologie, les sols et le climat de cette région. Ils dressent également l'historique des explorations botaniques effectuées sur l'île Ellesmere, depuis 1853 à nos jours. Vient ensuite la liste annotée des plantes vasculaires et leur classification selon les différents types d'habitats retrouvés autour du lac Hazen. Sont présentés à la fin de l'ouvrage, sous forme de tableaux, les périodes de floraison de plantes croissant dans la région du lac Hazen, les dates de dissémination des graines de certaines de ces espèces et leur affinité phytogéographique. — C. B.

**Landscape.** The Journal of the Western Australian Department of Conservation and Land Management, Vol. 1, June 1985. Como, Western Australia, 32 p., 21 x 29,5 cm.

Sur papier glacé, parsemé de photos et de cartes en couleur (55 dans les 32 pages de ce premier numéro), *Landscape* est une fort belle revue, publiée par un ministère récemment créé à partir du regroupement des organismes gouvernementaux responsables des forêts, des parcs nationaux et de la faune en Australie occidentale. Les 4 articles du premier numéro sont consacrés respectivement au genre *Darwinia* (myrtacées), à un essai photographique sur le Hamersley Range, à la réserve forestière Lane-Poole Jarrah et à un oiseau rarissime nommé en anglais *bristlebird*. Cette revue trimestrielle de prestige, vouée à la conservation de la nature, donne assurément le goût d'aller constater sur place la richesse et la diversité de la flore, de la faune et des paysages de cette partie de l'Australie. Malheureusement, c'est loin d'ici. — P. M.

## ERRATUM

Dans le numéro 2 du volume 112 de la revue, une erreur s'est glissée dans l'article d'A. BOUCHARD, D. BARABÉ, Y. BERGERON, M. DUMAIS & S. HAY, intitulé: «**La phytogéographie des plantes vasculaires rares du Québec**»: au tableau I (p. 290), les titres de la 9<sup>e</sup> colonne («Québec») et de la 10<sup>e</sup> colonne («Piémont Adirondacks») doivent être inversés.



LE  
NATURALISTE  
CANADIEN  
**REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE**

VOLUME 112  
1985

UNIVERSITÉ LAVAL  
QUÉBEC

# LE NATURALISTE CANADIEN

## Revue d'écologie et de systématique

CN ISSN 0028-0798

RÉDACTEUR

GUY LACROIX

RÉDACTEUR-ADJOINT

PIERRE MORISSET

ADMINISTRATEUR

ANDRÉ CARDINAL

### COMITÉ DE RÉDACTION

DENIS BARABÉ, *Jardin botanique de la ville de Montréal*

CYRILLE BARRETTE, *Département de biologie, Université Laval*

PIERRE BELLEFLEUR, *Département des sciences forestières, Université Laval*

BERNARD BERNIER, *Département des sciences forestières, Université Laval*

CARL M. BOYD, *Département d'océanographie, Université Dalhousie, Halifax*

EDWIN BOURGET, *Département de biologie, Université Laval*

PIERRE COUILLARD, *Département des sciences biologiques, Université de Montréal*

JEAN-MARC DESCHÈNES, *Station de recherches, Agriculture Canada, Sainte-Foy, Québec*

ROBERT GAUTHIER, *Herbier Louis-Marie, Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation, Université Laval*

PIERRE LEGENDRE, *Département de sciences biologiques, Université de Montréal*

WILLIAM C. LEGGETT, *Département de biologie, Université McGill*

JEREMY McNEIL, *Département de biologie, Université Laval*

BERNARD J.R. PHILOGÈNE, *Département de biologie, Université d'Ottawa*

Publication trimestrielle de l'Université Laval, LE NATURALISTE CANADIEN (Revue d'écologie et de systématique) publie des articles *inédits*, rédigés en français ou en anglais, découlant de travaux de recherche en écologie, en systématique et dans certains domaines apparentés. La revue s'intéresse également aux aspects appliqués, notamment dans la perspective des ressources agricoles, forestières et halieutiques du Québec et du Canada oriental et nordique.

LE NATURALISTE CANADIEN (Revue d'écologie et de systématique) est placé sous la responsabilité des doyens de trois facultés de l'Université Laval: Faculté des sciences et de génie, Faculté de foresterie et de géodésie et Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation. Il est publié grâce à des subventions du Fonds F.C.A.R. du Québec pour l'aide et le soutien à la recherche et du Conseil de la recherche en sciences naturelles et en génie du Canada.

Toute demande concernant les droits de reproduction doit être soumise à: L'Administrateur, LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4.

Toute correspondance touchant les abonnements doit être adressée aux Presses de l'Université Laval, Case postale 2447, Québec G1K 7R4. L'abonnement annuel est de \$19 (personnel), \$21 (personnel, étranger) et \$38 (collectif, multi-user). Le numéro régulier se vend \$6.



LE NATURALISTE CANADIEN  
Revue d'écologie et de systématique

**TABLE DES MATIÈRES DU VOLUME 112**

Numéro 1

Estuaire du Saint-Laurent: processus océanographiques et écologiques  
*St. Lawrence Estuary: oceanographic and ecological process*

LACROIX, G. Avant-propos .....	3
LEGENDRE, L. & S. DEMERS Auxiliary energy, ergoclines and aquatic biological production .....	5-14
NIHOUL, J. C. J. Modélisation des processus physiques, chimiques et biologiques dans un estuaire: exemple de l'estuaire et de la plume de l'Escaut .....	15-29
INGRAM, R. G. Frontal characteristics at the head of the Laurentian Channel .....	31-38
BAH, A. & L. LEGENDRE Biomasse phytoplanctonique et mélange de marée dans l'estuaire moyen du Saint- Laurent .....	39-49
DRAPEAU, G. & R. MORIN Influence du glacier sur la répartition minéralogique de la fraction sableuse de la zone littorale dans la région de Trois-Pistoles .....	51-56
GAGNÉ, J.-P. & J.-R. BRINDLE Composés phénoliques en milieu côtier: contribution de la région de Baie-Comeau et du fjord du Saguenay .....	57-64
PAINCHAUD, J. & J.-C. THERRIAULT Heterotrophic potential in the St. Lawrence Estuary: distribution and controlling factors ...	65-76
THERRIAULT, J.-C. & M. LEVASSEUR Control of phytoplankton production in the lower St. Lawrence Estuary: light and freshwater runoff .....	77-96
RAINVILLE, L. A. & B. M. MARCOTTE Abundance, energy, and diversity of zooplankton in the three water layers over slope depths in the lower St. Lawrence Estuary .....	97-103
RIVIÈRE, D., D. ROBY, A. C. HORTH, M. ARNAG & M. F. KHALIL Structure génétique de quatre populations de hareng de l'estuaire du Saint-Laurent et de la baie des Chaleurs .....	105-112
WHORISKEY, F. G., A. GAUDREAU, N. MARTEL, S. CAMPEAU & G. J. FITZGERALD The activity budget and behavior patterns of female threespine sticklebacks, <i>Gasterosteus</i> <i>aculeatus</i> (L.), in a Québec tidal salt marsh .....	113-118
SÉRODES, J.-B., J. DESCHÉNES & J.-P. TROUDE Temps de submersion des marais à scirpe ( <i>Scirpus americanus</i> ) de l'estuaire du Saint- Laurent .....	119-129
BOURGET, E., D. ARCHAMBAULT & P. BERGERON Effet des propriétés hivernales sur les peuplements épibenthiques intertidaux dans un milieu subarctique, l'estuaire du Saint-Laurent .....	131-142
HIMMELMAN, J. H. & Y. LAVERGNE Organization of rocky subtidal communities in the St. Lawrence Estuary .....	143-154
GUDERLEY, H., D. VALLIÈRE & M.-J. LEMIRE Possible mechanisms of cold resistance in <i>Mytilus edulis</i> .....	155-161

Numéro 2

FRASER, J.M. Shoal spawning of brook trout, <i>Salvelinus fontinalis</i> , in a Precambrian Shield lake	163-174
CAILLIER, M. Approche micromorphologique de la genèse des glosses	175-184
ISFAN, D. Absorption d'azote chez le maïs selon une fertilisation d'automne et de printemps	185-189
BOUSQUET, Y. Morphologie comparée des larves de Pterostichini (Coleoptera: Carabidae): descriptions et tables de détermination des espèces du nord-est de l'Amérique du Nord	191-251

**ANALYSES ET COMMENTAIRES**

ZARNOVICAN, R. Analyse de tige: une méthode à redécouvrir	253-260
--	---------

**LES PLANTES RARES: BIOLOGIE ET CONSERVATION**

GRANDTNER, M.M. Avant-propos	261-262
BROUILLET, L. La conservation des plantes rares: le fondement biologique	263-273
BARABÉ, D., N. CORNELLIER & S. LALIBERTÉ La conservation artificielle des plantes rares	275-281
BOUCHARD, A., D. BARABÉ, Y. BERGERON, M. DUMAIS & S. HAY La phytogéographie des plantes vasculaires rares du Québec	283-300

**REVUE DES LIVRES**

PIRLOT, P. Extinctions (M.H. Nitecki, éd.)	301
WHORISKEY, F.G. Jr. Fish reproduction: strategies and tactics (G.W. Potts & R.J. Wootton, éd.)	301-302
SAINT-PIERRE, C.-A. Gene manipulation in plant improvement (J.P. Gustafson, éd.)	302-303
JEAN, R.V. & P. NEUMANN Mycologie générale et structurale (M. Locquin)	303-304
LAVERDIÈRE, C. Lithology and stratigraphy of loess and paleosols (M. Pecci, éd.)	304-305
CHAUSSADE, J. La pêche et les pêcheurs des provinces maritimes du Canada: réplique de l'auteur	306

Numéro 3

CHMIELEWSKI, J.G. & J.C. SEMPLE The cytogeography and post-glacial migration of <i>Solidago flexicaulis</i> (Compositae) into southern Ontario	307-311
BRUNEAU, A. & I. BARTSCH The flowering phenology of some common species in the Schefferville region of Nouveau-Québec	313-317
GERVAIS, C. & J. CAYOUILLE Liste annotée de nombres chromosomiques de la flore vasculaire du nord-est de l'Amérique. IV	319-331
GAGNON, D. Synécologie des plantes vasculaires rares des milieux forestiers de l'Outaouais central (Québec)	333-341
FRANCOEUR, A., R. LOISELLE & A. BUSCHINGER Biosystématique de la tribu Leptothoracini (Formicidae, Hymenoptera) 1. Le genre <i>Formicoxenus</i> dans la région holarctique	343-403

HARPER, P.-P. & L. CLOUTIER Composition et phénologie de communautés d'insectes du lac Geai, lac dystrophe des Laurentides (Québec) .....	405-415
COSSA, D. & E. BOURGET Croissance et morphologie de la coquille de <i>Mytilus edulis</i> L. dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent .....	417-423
SHELDON, M. R. & J. D. McCLEAVE Abundance of glass eels of the American eel, <i>Anguilla rostrata</i> , in mid-channel and near shore during estuarine migration .....	425-430

## COMMUNICATIONS BRÈVES

BRIND'AMOUR, M. & V. LAVOIE Addition à la flore vasculaire des marais intertidaux du Saint-Laurent (Québec): <i>Spartina</i> × <i>caespitosa</i> A. A. Eaton .....	431-432
McALPINE, D. F. First records of the sperm whale ( <i>Physeter macrocephalus</i> ) from New Brunswick and the Bay of Fundy .....	433-434
VLADYKOV, V. D. Record of 61 parasitic lampreys ( <i>Ichthyomyzon unicuspis</i> on a single sturgeon ( <i>Acipenser fulvescens</i> ) netted in the St. Lawrence River (Québec) .....	435-436

## Numéro 4

HUHTINEN, S. & T. NIEMELÄ Mycoflora of Poste-de-la-Baleine, northern Québec. Introduction .....	437-444
NIEMELÄ, T. Mycoflora of Poste-de-la-Baleine, northern Québec. Polypores and the Hymenochaetales .....	445-472
HUHTINEN, S. Mycoflora of Poste-de-la-Baleine, northern Québec. Ascomycetes .....	473-524
GERVAIS, C. & J. SMITH Étude cytotaxonomique des <i>Cornus</i> herbacés de l'île aux Basques (estuaire du Saint-Laurent, Québec) .....	525-533
METZLER, K. J. & A. W. H. DAMMAN Vegetation patterns in the Connecticut river flood plain in relation to frequency and duration of flooding .....	535-547
CÔTÉ, Y. & C. POMERLEAU Survie et dispersison d'alevins de saumon atlantique ( <i>Salmo salar</i> ) ensemencés en milieu naturel .....	549-557
BIELAK, A. T. & G. POWER Changes in mean smolt age of Atlantic salmon in Québec North Shore rivers .....	559-563

## REVUE DES LIVRES

LEGENDRE, L. Sea-ice biota (R. Horner, édit.) .....	565
--	-----

LIVRES REÇUS .....	567-569
--------------------	---------

## INDEX ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS

ARCHAMBAULT, D. (voir BOURGET, E., D. ARCHAMBAULT & P. BERGERON) .....	131-142
ARNAC, M. (voir RIVIÈRE, D., D. ROBY, A.C. HORTH, M. ARNAC & M.F. KHALIL) .....	105-112
BAH, A. & L. LEGENDRE. Biomasse phytoplanctonique et mélange de marée dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent .....	39-49
BARABÉ, D., N. CORNELLIER & S. LALIBERTÉ. La conservation artificielle des plantes rares ..	275-281
BARABÉ, D. (voir BOUCHARD, A., D. BARABÉ, Y. BERGERON, M. DUMAIS & S. HAY) .....	283-300
BARTSCH, I. (voir BRUNEAU, A. & I. BARTSCH) .....	313-317
BERGERON, P. (voir BOURGET, E., D. ARCHAMBAULT & P. BERGERON) .....	131-142
BERGERON, Y. (voir BOUCHARD, A., D. BARABÉ, Y. BERGERON, M. DUMAIS & S. HAY) ...	283-300
BIELAK, A.T. & G. POWER. Changes in mean smolt age of Atlantic salmon in Québec North Shore rivers .....	559-563
BOUCHARD, A., D. BARABÉ, Y. BERGERON, M. DUMAIS & S. HAY. La phytogéographie des plantes vasculaires rares du Québec .....	283-300
BOURGET, E., D. ARCHAMBAULT & P. BERGERON. Effet des propriétés hivernales sur les peuplements épibenthiques intertidaux dans un milieu subarctique, l'estuaire du Saint-Laurent .....	131-142
BOURGET, E. (voir COSSA, D. & E. BOURGET) .....	417-423
BOUSQUET, Y. Morphologie comparée des larves de Pterostichini (Coleoptera : Carabidae) : descriptions et tables de détermination des espèces du nord-est de l'Amérique du Nord .....	191-251
BRIND'AMOUR, M. & V. LAVOIE. Addition à la flore vasculaire des marais intertidaux du Saint-Laurent (Québec) : <i>Spartina</i> × <i>caespitosa</i> A.A. Eaton .....	431-432
BRINDLE, J.-R. (voir GAGNÉ, J.-P. & J.-R. BRINDLE) .....	57-64
BROUILLET, L. La conservation des plantes rares : le fondement biologique .....	263-273
BRUNEAU, A. & I. BARTSCH. The flowering phenology of some common species in the Schefferville region of Nouveau-Québec .....	313-317
BUSCHINGER, A. (voir FRANCOEUR, A., R. LOISELLE & A. BUSCHINGER) .....	343-403
CAILLIER, M. Approche micromorphologique de la genèse des glosses .....	175-184
CAMPEAU, S. (voir WHORISKEY, F.G., A. GAUDREAU, N. MARTEL, S. CAMPEAU & G.J. FITZGERALD) .....	113-118
CAYOUILLE, J. (voir GERVAIS, C. & J. CAYOUILLE) .....	319-331
CHAUSSADE, J. La pêche et les pêcheurs des provinces maritimes du Canada : réplique de l'auteur .....	306
CHMIELEWSKI, J.G. & J.C. SEMPLE. The cytogeography and post-glacial migration of <i>Solidago flexicaulis</i> (Compositae) into southern Ontario .....	307-311
CLOUTIER, L. (voir HARPER, P.-P. & L. CLOUTIER) .....	405-415
CORNELLIER, N. (voir BARABÉ, D., N. CORNELLIER & S. LALIBERTÉ) .....	275-281
COSSA, D. & E. BOURGET. Croissance et morphologie de la coquille de <i>Mytilus edulis</i> L. dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent .....	417-423
CÔTÉ, Y. & C. POMERLEAU. Survie et dispersion d'alevins de saumon atlantique ( <i>Salmo salar</i> ) ensemencés en milieu naturel .....	549-557
DAMMAN, A.W.H. (voir METZLER, K.J. & A.W.H. DAMMAN) .....	535-547
DEMERS, S. (voir LEGENDRE, L. & S. DEMERS) .....	5-14
DESCHÊNES, J. (voir SÉRODES, J.-B., J. DESCHÊNES & J.-P. TROUDE) .....	119-129
DRAPEAU, G. & R. MORIN. Influence du glacié sur la répartition minéralogique de la fraction sableuse de la zone littorale dans la région de Trois-Pistoles .....	51-56
DUMAIS, M. (voir BOUCHARD, A., D. BARABÉ, Y. BERGERON, M. DUMAIS & S. HAY) .....	283-300
FITZGERALD, G.J. (voir WHORISKEY, F.G., A. GAUDREAU, N. MARTEL, S. CAMPEAU & G.J. FITZGERALD) .....	113-118
FRANCOEUR, A., R. LOISELLE & A. BUSCHINGER. Biosystématique de la tribu Leptothoracini (Formicidae, Hymenoptera) 1. Le genre <i>Formicoxenus</i> dans la région holarctique .....	343-403
FRASER, J.M. Shool spawning of brook trout, <i>Salvelinus fontinalis</i> , in a Precambrian Shield lake .....	163-174
GAGNÉ, J.-P. & J.-R. BRINDLE. Composés phénoliques en milieu côtier : contribution de la région de Baie-Comeau et du fjord du Saguenay .....	57-64
GAGNON, D. Synécologie des plantes vasculaires rares des milieux forestiers de l'Outaouais central (Québec) .....	333-341
GAUDREAU, A. (voir WHORISKEY, F.G., A. GAUDREAU, N. MARTEL, S. CAMPEAU & G.J. FITZGERALD) .....	113-118

GERVAIS, C. & J. CAYOUILLE. Liste annotée de nombres chromosomiques de la flore vasculaire du nord-est de l'Amérique. IV. ....	319-331
GERVAIS, C. & J. SMITH. Étude cytotoxonomique des <i>Cornus</i> herbacés de l'île aux Basques (estuaire du Saint-Laurent, Québec) .....	525-533
GRANDTNER, M.M. Les plantes rares : biologie et conservation (Avant-propos) .....	261-262
GUDERLEY, H., D. VALLIÈRE & M.-J. LEMIRE. Possible mechanisms of cold resistance in <i>Mytilus edulis</i> .....	155-161
HARPER, P.-P. & L. CLOUTIER. Composition et phénologie de communautés d'insectes du lac Geai, lac dystrophe des Laurentides (Québec) .....	405-415
HAY, S. (voir BOUCHARD, A., D. BARABÉ, Y. BERGERON, M. DUMAIS & S. HAY) .....	283-300
HIMMELMAN, J.H. & Y. LAVERGNE. Organization of rocky subtidal communities in the St. Lawrence Estuary .....	143-154
HORTH, A.C. (voir RIVIÈRE, D., D. ROBY, A.C. HORTH, M. ARNAC & M.F. KHALIL) .....	105-112
HUHTINEN, S. Mycoflora of Poste-de-la-Baleine, northern Québec. Ascomycetes .....	473-524
HUHTINEN, S. & T. NIEMELÄ. Mycoflora of Poste-de-la-Baleine, northern Québec. Introduction .....	437-444
INGRAM, R.G. Frontal characteristics at the head of the Laurentian Channel .....	31-38
ISFAN, D. Absorption d'azote chez le maïs selon une fertilisation d'automne et de printemps .....	185-189
JEAN, R.V. & P.N. NEUMANN. Mycologie générale et structurale (M. Locquin) .....	303-304
KHALIL, M.F. (voir RIVIÈRE, D., D. ROBY, A.C. HORTH, M. ARNAC & M.F. KHALIL) .....	105-112
LALIBERTÉ, S. (voir BARABÉ, D., N. CORNELLIER & S. LALIBERTÉ) .....	275-281
LAVERDIÈRE, C. Lithology and stratigraphy of loess and paleosols (M. Pecci, édit.) .....	304-305
LAVERGNE, Y. (voir HIMMELMAN, J.H. & Y. LAVERGNE) .....	143-154
LAVOIE, V. (voir BRIND'AMOUR, M. & V. LAVOIE) .....	431-432
LEGENDRE, L. Sea-ice biota (R. Horner, édit.) .....	565
LEGENDRE, L. & S. DEMERS. Auxiliary energy, ergoclines and aquatic biological production .....	5-14
LEGENDRE, L. (voir BAH, A. & L. LEGENDRE) .....	39-49
LEMIRE, M.-J. (voir GUDERLEY, H., D. VALLIÈRE & M.-J. LEMIRE) .....	155-161
LEVASSEUR, M. (voir THERRIAULT, J.-C. & M. LEVASSEUR) .....	77-96
LOISELLE, R. (voir FRANCOEUR, A., R. LOISELLE & A. BUSCHINGER) .....	343-403
McALPINE, D.F. First records of the sperm whale ( <i>Physeter macrocephalus</i> ) from New Brunswick and the Bay of Fundy .....	433-434
McCLEAVE, J.D. (voir SHELDON, M.R. & J.D. McCLEAVE) .....	425-430
MARCOTTE, B.M. (voir RAINVILLE, L.A. & B.M. MARCOTTE) .....	97-103
MARTEL, N. (voir WHORISKEY, F.G., A. GAUDREAU, N. MARTEL, S. CAMPEAU & G.J. FITZGERALD) .....	113-118
METZLER, K.J. & A.W.H. DAMMAN. Vegetation patterns in the Connecticut river flood plain in relation to frequency and duration of flooding .....	535-547
MORIN, R. (voir DRAPEAU, G. & R. MORIN) .....	51-56
NEUMANN, P. (voir JEAN, R.V. & P. NEUMANN) .....	303-304
NIEMELÄ, T. Mycoflora of Poste-de-la-Baleine, northern Québec. Polypores and the Hymenochaetales .....	445-472
NIEMELÄ, T. (voir HUHTINEN, S. & T. NIEMELÄ) .....	437-444
NIHOUL, J.C.J. Modélisation des processus physiques, chimiques et biologiques dans un estuaire : exemple de l'estuaire et de la plume de l'Escaut .....	15-29
PAINCHAUD, J. & J.-C. THERRIAULT. Heterotrophic potential in the St. Lawrence Estuary : distribution and controlling factors .....	65-76
PIRLOT, P. Extinctions (M.H. Nitecki, édit.) .....	301
POMERLEAU, C. (voir CÔTÉ, Y. & C. POMERLEAU) .....	549-557
POWER, G. (voir BIELAK, A.T. & G. POWER) .....	559-563
RAINVILLE, L.A. & B.M. MARCOTTE. Abundance, energy, and diversity of zooplankton in the three water layers over slope depths in the lower St. Lawrence Estuary .....	97-103
RIVIÈRE, D., D. ROBY, A.C. HORTH, M. ARNAC & M.F. KHALIL. Structure génétique de quatre populations de hareng de l'estuaire du Saint-Laurent et de la baie des Chaleurs .....	105-112
ROBY, D. (voir RIVIÈRE, D., D. ROBY, A.C. HORTH, M. ARNAC & M.F. KHALIL) .....	105-112
SAINT-PIERRE, C.-A. Gene manipulation in plant improvement (J.P. Gustafson, édit.) .....	302-303
SEMPLÉ, J.C. (voir CHMIELEWSKI, J.G. & J.C. SEMPLÉ) .....	307-311
SÉRODES, J.-B., J. DESCHÉNES & J.-P. TROUDE. Temps de submersion des marais à scirpe ( <i>Scirpus americanus</i> ) de l'estuaire du Saint-Laurent .....	119-129
SHELDON, M.R. & J.D. McCLEAVE. Abundance of glass eels of the American eel, <i>Anguilla rostrata</i> , in mid-channel and near shore during estuarine migration .....	425-430
SMITH, J. (voir GERVAIS, C. & J. SMITH) .....	525-533
THERRIAULT, J.-C. (voir PAINCHAUD, J. & J.-C. THERRIAULT) .....	65-76
THERRIAULT, J.-C. & M. LEVASSEUR. Control of phytoplankton production in the lower St. Lawrence Estuary : light and freshwater runoff .....	77-96
TROUDE, J.-P. (voir SÉRODES, J.-B., J. DESCHÉNES & J.-P. TROUDE) .....	119-129

VALLIÈRE, D. (voir GUDERLEY, H., D. VALLIÈRE & M.-J. LEMIRE) .....	155-161
VLADYKOV, V.D. Record of 61 parasitic lampreys ( <i>Ichthyomyzon unicuspis</i> ) on a single sturgeon ( <i>Acipenser fulvescens</i> ) netted in the St. Lawrence River (Québec) .....	435-436
WHORISKEY, F.G., A. GAUDREAU, N. MARTEL, S. CAMPEAU & G.J. FITZGERALD. The activity budget and behavior patterns of female threespine sticklebacks, <i>Gasterosteus aculeatus</i> (L.), in a Québec tidal salt marsh .....	113-118
WHORISKEY, F.G. Jr. Fish reproduction: strategies and tactics (G.W. Potts & R.J. Wootton, édit.) .....	301-302
ZARNOVICAN, R. Analyse de tige: une méthode à redécouvrir .....	253-260

## DIRECTIVES AUX AUTEURS

### ORIENTATION DE LA REVUE

Le *Naturaliste canadien* (*Revue d'écologie et de systématique*) publie des articles inédits, rédigés en français ou en anglais, *découlant de travaux de recherche* en écologie fondamentale et appliquée, en systématique et dans certains domaines apparentés. Tout manuscrit soumis est l'objet d'une évaluation externe par des pairs.

### PRÉSENTATION GÉNÉRALE

Les manuscrits, dactylographiés à *double interligne* sur le recto de feuilles de 21,5 × 28 cm, seront expédiés en *quatre* exemplaires à l'adresse suivante: LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4 (Canada).

Les éléments du manuscrit sont les suivants: (1) le titre, le nom de l'auteur, le nom et l'adresse de l'institution à laquelle appartient l'auteur; (2) un titre courant d'un maximum de 60 lettres et espaces; (3) un résumé français et un résumé anglais; (4) le texte; (5) sur des feuilles séparées, les tableaux (numérotés en chiffres romains) et les légendes des figures (numérotées en chiffres arabes).

### TEXTE

La Direction de la revue recommande le plan suivant: résumé, *abstract*, introduction, matériel et méthodes, résultats, discussion, conclusion, remerciements et références bibliographiques.

On tiendra compte des remarques suivantes: (1) les caractères soulignés d'un trait simple sont composés en italique; (2) les notes inframarginales doivent être réduites à un strict minimum et numérotées consécutivement; (3) pour les unités de mesure, on doit utiliser le SI (système international d'unités).

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Elles sont indiquées dans le texte par le nom de l'auteur et l'année de publication. Dans la liste, à la fin du manuscrit, elles sont citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, en s'inspirant de la présentation suivante:

BOUCHARD, A. & P. F. MAYCOCK, 1978. Les forêts décidues et mixtes de la région appalachienne du sud québécois. — *Naturaliste can.*, 105: 383-415.

LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1979. Écologie numérique. 1. Le traitement multiple des don-

nées écologiques. — Masson, Paris & Les Presses de l'Université du Québec, Montréal, 197 p.

LEVINS, R., 1975. Evolution in communities near equilibrium. — Pages 16-50 in M. L. Cody & J. M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 545 p.

Les titres des périodiques doivent être abrégés selon «World List of Scientific Periodicals».

### ILLUSTRATIONS

Les *photographies* doivent être tirées sur papier glacé et fortement contrastées. On regroupe, autant que possible, les photographies sur une même planche, en les collant sur un carton rigide, sans oublier de les numérotter proprement et lisiblement au coin droit. Quatre séries sont requises.

Les *dessins* doivent être faits à l'encre de Chine sur papier à dessin blanc. Le lettrage doit être fait à l'aide d'un appareil à dessin ou l'équivalent (mais non à la machine à écrire ou par l'imprimante d'un ordinateur). Il doit être suffisamment grand pour avoir, après la réduction finale, au moins 2 mm de hauteur. En plus de l'original, on est prié de fournir trois copies de chacun des graphiques.

Dans le cas des dessins et des photographies, bien tenir compte de leur réduction à un format ne dépassant pas 12,5 × 20 cm, légende comprise.

On présentera la liste des légendes sur une page séparée. On indiquera cependant à l'endos des photographies et des dessins le nom de l'auteur et le numéro de figure.

### FRAIS

La revue n'impose aucune charge aux auteurs, mais elle invite ceux qui le peuvent à contribuer aux frais de publication.

Par ailleurs, la Direction de la revue limite ses frais de clichage à trois clichés par article et ses frais de composition de tableaux à trois tableaux par article. Les clichés additionnels, les hors-textes, les tableaux démesurés ou trop denses, de même que les corrections d'auteur, sont entièrement à la charge des auteurs.

### TIRÉS À PART

La revue offre gracieusement vingt-cinq tirés à part de chaque article.

## INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

### EDITORIAL POLICY

Are considered for publication in "*Le Naturaliste canadien*" (Revue d'écologie et de systématique) manuscripts in French or in English, based on *original research* in basic and applied ecology, systematics, and related sciences. Every manuscript will be subjected to normal reviewing process by external referees.

### GENERAL PRACTICES

Manuscripts should be typewritten in *double* spacing throughout, on one side of bond paper 21.5 × 28 cm, and submitted in *four copies* to: LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4 (Canada).

The sequence of material should be: (1) title, author's name, author's affiliation and address; (2) a running head of no more than 60 letters and spaces; (3) a French and an English abstract; (4) the manuscript proper; (5) on separate pages, Tables (numbered consecutively in Roman numerals) and Figure captions (numbered consecutively in Arabic numerals).

### MANUSCRIPT DETAILS

The arrangement of the contents should generally be as follows: *Résumé*, Abstract, Introduction, Materials and methods, Results, Discussion, Conclusion, Acknowledgments, and References.

In preparing copy please take the following remarks into account: (1) underscore only where italics are intended; (2) footnotes are to be avoided as far as possible, but if they must be used they should be numbered consecutively; (3) SI units should be used.

### REFERENCES

Literature references in the text should be by author, followed by year of publication. All papers referred to in the manuscript should be listed alphabetically by first author, according to the following examples:

BOUCHARD, A. & P. F. MAYCOCK, 1978. Les forêts décidues et mixtes de la région appalachienne du sud québécois. — *Naturaliste can.*, 105: 383-415.

LEGENDTRE, L. & P. LEGENDRE, 1979. *Écologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques.* — Masson, Paris & Les Presses de l'Université du Québec, Montréal, 197 p.

LEVINS, R., 1975. Evolution in communities near equilibrium. — Pages 16-50 in M. L. Cody & J.M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities.* Harvard University Press, Cambridge, Mass., 545 p.

Abbreviations for titles of periodicals should follow the "World List of Scientific Periodicals".

### ILLUSTRATIONS

Prints of *photographs* should be made on glossy paper with a wide range in tone. They should be cropped, mounted with rubber cement on white cardboard, and clearly numbered at the right corner of each photograph. Four complete sets of photographs must be submitted.

*Drawings* should be made with black india ink on white drawing paper. All lettering should be made with a lettering system (but no part of it type-written nor computer-printed). All lettering must be sufficiently large to be at least 2 mm on final reproduction. One original and three clean copies of each drawing should be submitted.

Drawings and photographs must be made to a scale allowing reduction to an area not exceeding 12.5 × 20 cm inclusive of captions.

Captions should be typed in paragraph form on a separate page. Each illustration should be clearly labelled on the back, giving the name of the author and the figure number.

### CHARGES

There is no systematic page charges, but any contribution toward cost of publication is welcomed.

The first three figures and the first three Tables of each paper are free of charge. However, additional Figures, Tables or Figures requiring a fold-out leaf, broad or unusually dense Tables, as well as alterations in proof are fully charged to the author.

### REPRINTS

Twenty-five reprints are offered free of charge.



**Estuaire du Saint-Laurent: processus océanographiques et écologiques.** —  
Naturaliste canadien (*Revue d'écologie et de systématique*), vol. 112, n° 1, 1985. 161  
pages, 15\$.

Expédier votre chèque ou mandat à:

Le Naturaliste canadien  
Revue d'écologie et de systématique  
Département de biologie, Pavillon Alexandre-Vachon  
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4

**St. Lawrence Estuary: oceanographic and ecological processes.** — *Naturaliste  
canadien* (*Revue d'écologie et de systématique*), vol. 112, no. 1, 1985. 161 pages, 15\$.

Send your cheque or money order to:

Le Naturaliste canadien  
Revue d'écologie et de systématique  
Département de biologie, Pavillon Alexandre-Vachon  
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4

# LE NATURALISTE CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 112

NUMÉRO 4

1985

---

HUHTINEN, S. & T. NIEMELÄ	
Mycoflora of Poste-de-la-Baleine, northern Québec Introduction . . .	437-444
NIEMELÄ, T.	
Mycoflora of Poste-de-la-Baleine, northern Québec Polypores and the Hymenochaetales . . . . .	445-472
HUHTINEN, S.	
Mycoflora of Poste-de-la-Baleine, northern Québec Ascomycetes	473-524
GERVAIS, C. & J. SMITH	
Étude cytotaxonomique des <i>Cornus</i> herbacés de l'île aux Basques (estuaire du Saint-Laurent, Québec) . . . . .	525-533
METZLER, K.J. & A.W.H. DAMMAN	
Vegetation patterns in the Connecticut river flood plain in relation to frequency and duration of flooding . . . . .	535-547
CÔTÉ, Y., & C. POMERLEAU	
Survie et dispersion d'alevins de saumon atlantique ( <i>Salmo salar</i> ) ensemencés en milieu naturel . . . . .	549-557
BIELAK, A.T. & G. POWER	
Changes in mean smolt age of Atlantic salmon in Québec North Shore rivers . . . . .	559-563
<b>REVUE DES LIVRES</b>	
LEGENDRE, L.	
Sea-ice biota (R. Horner, édit.) . . . . .	565
<b>LIVRES REÇUS</b> . . . . .	567-569
<b>TABLE DES MATIÈRES DU VOLUME 112</b>	
<b>INDEX ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS</b>	

