

# LE NATURALISTE CANADIEN

**REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE**

VOLUME 115  
NUMÉRO 1  
1988

UNIVERSITÉ LAVAL  
QUÉBEC

# LE NATURALISTE CANADIEN

Revue d'écologie et de systématique

CN ISSN 0028-0798

RÉDACTEUR

PIERRE MORRISSET

RÉDACTEURS ADJOINTS

CYRILLE BARRETTE

PIERRE BELLEFLEUR

EDWIN BOURGET

CONRAD CLOUTIER

GILLES LEROUX

ADMINISTRATEUR

ANDRÉ CARDINAL

COMITÉ DE RÉDACTION

DENIS BARABÉ, *Jardin botanique de la ville de Montréal*

BERNARD BERNIER, *Département des sciences forestières, Université Laval*

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

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

JEAN-MARC DESCHÈNES, *Centre de recherches phytotechniques, Agriculture Canada, Ottawa*

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 \$10.

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

Courrier de la deuxième classe — Enregistrement n° 1768

Dépôt légal — Quatrième trimestre 1988. Bibliothèque nationale du Québec — Bibliothèque nationale d'Ottawa



## FRÉQUENTATION DES LACS DU QUÉBEC MÉRIDIONAL PAR LES OISEAUX AQUATIQUES À LA PÉRIODE DE REPRODUCTION

J.-L. DESGRANGES et M. DARVEAU<sup>1</sup>

Service canadien de la faune  
Boîte postale 10 100, Sainte-Foy (Québec) G1V 4H5

### Résumé

Cinq espèces d'oiseaux aquatiques répandues sur les lacs des régions montagneuses du sud du Québec ont une répartition sympatrique durant toute la période de reproduction. Bien que chaque espèce soit distribuée assez uniformément dans l'espace et dans le temps, on en observe la présence plus fréquemment sur un certain type de lac au cours de la nidification et de l'élevage de la couvée. Les vecteurs de changement d'habitat construits à partir d'une analyse des correspondances montrent que le huart à collier (*Gavia immer*) et le grand héron (*Ardea herodias*) se rencontrent surtout sur les grands lacs (i.e. > 15 ha) aux eaux tamponnées situés à basse altitude (i.e. < 600 m). Le canard noir (*Anas rubripes*) et le morillon à collier (*Aythya collaris*) fréquentent le plus souvent les lacs plus petits bien entourés de végétation riparienne, tandis que le garrot commun (*Bucephala clangula*) utilise principalement les lacs acides. Chacune des espèces fréquente probablement un petit nombre d'habitats durant toute la période de reproduction parce qu'en région de montagnes, les milieux humides sont généralement stables pour ce qui est de la permanence des lacs et de la productivité des biocénoses lacustres, de sorte qu'un type donné de lac répond à tous les besoins liés à l'alimentation et à la protection contre les prédateurs.

### Abstract

Five common species of aquatic birds that frequent lakes in the hilly regions of southern Québec are sympatrically distributed throughout the breeding season. Although their distribution was fairly uniform over both space and time, each species was observed more frequently on a specific type of lake during both nesting and brood rearing. Habitat shift vectors built from a correspondence analysis showed that the common loon (*Gavia immer*) and the great blue heron (*Ardea herodias*) were found mainly on large (i.e. > 15 ha), buffered, low altitude (i.e. < 600 m) lakes. The American black duck (*Anas rubripes*) and the ring-necked duck (*Aythya collaris*) often frequented smaller lakes with abundant riparian vegetation, while the common goldeneye (*Bucephala clangula*) primarily used acidic lakes. Few habitats are probably used by each species throughout the breeding season, because wetlands in hilly regions are generally stable in terms of permanence of lakes and productivity of aquatic communities, so that all food and cover requirements are met on one lake type.

### Introduction

Les performances reproductrices des oiseaux aquatiques dépendent en grande partie de la qualité des habitats utilisés tout au long de la saison de reproduction (Patterson, 1976). On croit que des espèces de certaines régions choisissent un plan d'eau, au printemps, en fonction des besoins immédiats de la femelle. Après la naissance

des jeunes, la couvée peut se déplacer sur de plus ou moins grandes distances pour combler ses besoins alimentaires grandissants (Patterson, 1976) ou par suite d'une trop grande compétition ou d'une perturbation de leur habitat (Evans *et al.*, 1952; Young, 1967; Gilmer *et al.*, 1975; Ringelman & Longcore, 1982; Talent *et al.*, 1982; Pehrsson, 1984).

Dans un article précédent (DesGranges & Darveau, 1985), nous avons traité de la sélection de l'habitat de nidification par cinq espèces d'oiseaux très répandus dans le sud du Québec. Nous

<sup>1</sup> Adresse actuelle: Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4.

savons maintenant que chacune de ces espèces se rencontre plus fréquemment sur un certain type de lac caractérisé par un certain niveau d'acidité, une morphologie propre et une altitude particulière. Nos données étant alors incomplètes, nous ne pouvions pas vérifier l'importance des changements saisonniers. Depuis, nous avons effectué des relevés de l'avifaune sur 205 lacs à la période d'élevage des jeunes (nous possédions déjà des données pour 298 lacs à la période de nidification), ce qui nous permet de vérifier, cette fois-ci, si les espèces déjà étudiées se déplacent vers de nouveaux habitats lorsque leurs jeunes apparaissent.

### Régions d'étude et méthodes

Les régions géographiques dont traite la présente étude et les méthodes qui y sont employées sont les mêmes que celles déjà décrites par DesGranges & Darveau (1985). Nous avons visité 373 lacs (quelques-uns deux fois), dont 219 dans les Laurentides (roches ignées) au nord de Québec (47°30'N., 72°00'O.) et 154 dans les Appalaches (roches sédimentaires) au sud. Un bon nombre de lacs laurentidiens se trouvent dans le domaine de la forêt boréale, tandis que les autres (et ceux des Appalaches) sont situés dans la forêt décidue. L'altitude, la superficie, l'étendue de la végétation riparienne et l'indice de la configuration du rivage [ $I.C.R. = p/(2\sqrt{s\pi})$ , où  $p$  est le périmètre (m) du lac et  $s$  sa superficie ( $m^2$ ), *sensu* Joyner (1980)] ont été évalués à partir de cartes topographiques et de photographies aériennes. Les lacs du domaine de la forêt décidue sont situés à plus basse altitude et sont, en général, mieux entourés de végétation riparienne et moins sensibles à l'acidification (Shilts, 1981) que ceux du domaine de la forêt boréale. Les lacs étudiés ont une superficie comprise entre 1 et 100 ha ( $\bar{X} = 21,7$  ha) et occupent sensiblement les mêmes positions topographiques, soit le flanc ou le pied de montagnes (altitude de 100 à 1 000 m;  $\bar{X} = 555$  m) de pentes moyennes à fortes, dans les régions où l'eau occupe moins de 15 % de la superficie totale.

Les dénombrements relatifs à la période de nidification ont été faits en juin 1980 et 1982 et ils portaient sur 298 lacs. Les dénombrements effectués pendant la période d'élevage des couvées ont eu lieu en juillet et août 1980 et 1983; ils nous ont amenés sur 205 lacs, dont 130 visités pendant la période de nidification au cours d'une autre année (*i.e.* 1980 ou 1982). Dans les secteurs d'étude, la majorité des canards pondent habituellement leurs œufs vers la mi-mai, tandis que les couvées n'apparaissent généralement pas sur les lacs avant la troisième semaine de juin (DesGranges, résultats non publiés; D. Bordage, comm. pers.). La moitié des lacs de l'étude abritaient au moins

une espèce de gros oiseaux aquatiques (Gaviidés, Ardéidés, Anatidés et Laridés). À la période de nidification, nous apercevions rarement plus de deux individus d'une ou de deux espèces de canards par lac, tandis qu'à la période d'élevage des couvées, nous notions généralement la présence de femelles avec des canetons. Il nous est rarement arrivé d'apercevoir des groupes de mâles (> 3 individus) sur les lacs étudiés. Les dénombrements en hélicoptère ont été effectués à basse vitesse et à basse altitude, par deux ou trois observateurs (six en tout), les jours où les conditions météorologiques étaient favorables. Les observateurs évitaient de faire les dénombrements tôt le matin ou à l'approche du crépuscule, alors que l'angle du soleil nuit à la visibilité. Le travail sur le terrain a été planifié de façon qu'un grand nombre de lacs de chacun des secteurs d'étude soient visités à chacune des périodes de dénombrement.

Nous n'avons pas stratifié l'échantillonnage et nous avons sélectionné les lacs sans tenir compte des habitats ripariens qui les entourent. Nous voulions simplement déterminer les types de lacs les plus fréquentés par les oiseaux aquatiques au début et à la fin de la période de reproduction. Nous avons tout de même choisi des groupes de lacs de façon à pouvoir visiter chacun d'eux en hélicoptère en faisant des relevés aériens non linéaires à partir d'un aéroport. Les données sur la présence ou l'absence des espèces, obtenues à partir d'une visite *attentive* faite à un grand nombre de lacs, renseignent bien sur les tendances en matière d'utilisation chez les espèces les plus communes, même si les individus peuvent passer inaperçus au moment de certaines visites (Ross, 1985). Les analyses statistiques présentées ici ne concernent que les données sur la présence ou l'absence d'espèces d'oiseaux aquatiques sur divers types de lacs. Nous avons présumé que les espèces étudiées ne sont pas susceptibles de modifier considérablement leur mode de fréquentation des lacs d'une année à l'autre (Haapanen & Nilsson, 1979). Nous avons donc combiné les données recueillies au cours des ans pour l'analyse statistique.

La matrice de données de départ pour les traitements statistiques incluait, pour les 503 visites-lacs à 373 lacs différents, cinq espèces à deux périodes différentes (espèces présentes sur au moins 10 lacs à chaque période) et six variables écologiques — dont un descripteur ordonné non-métrique (sensibilité à l'acidification) et cinq descripteurs métriques (tableau I) — qui ont été réparties en catégories selon les discontinuités des données et de façon à répartir le plus équitablement possible les dénombrements à l'intérieur de chaque catégorie.

TABLEAU I

Fréquences relatives des espèces d'oiseaux aquatiques les plus répandues au cours des périodes de nidification et d'élevage des couvées

Variable de l'habitat	Pourcentage des lacs sur lesquels on a observé des espèces d'oiseaux aquatiques											
	Période de nidification						Période d'élevage des couvées					
	n*	Huart à collier	Grand héron	Canard noir	Morillon à collier	Garrot commun	n*	Huart à collier	Grand héron	Canard noir	Morillon à collier	Garrot commun
AcE Acidité élevée (pH $\leq$ 5,5)	73	7	8	8	25	36	42	3	6	5	8	8
AcF Acidité faible (pH > 5,5)	53	8	4	21	21	21	56	2	6	6	17	22
SeH Haute sensibilité à l'acidification (voir Shilts, 1981)	211	9	8	17	21	22	145	13	15	15	33	36
SeF Faible sensibilité à l'acidification	87	14	13	22	23	6	60	8	14	14	13	7
AIH Haute altitude ( $\geq$ 600 m)	145	8	8	21	24	16	53	5	5	7	14	14
AIB Basse altitude (< 600 m)	153	12	10	16	20	18	152	16	24	22	32	29
SuG Grande superficie (> 15 ha)	152	16	15	22	25	18	115	16	20	16	29	23
SuP Petite superficie ( $\leq$ 15 ha)	146	4	3	14	18	16	90	5	9	13	17	20
VrA Végétation riparienne abondante ( $\geq$ 50 % du rivage)	81	12	9	33	33	11	48	3	10	9	16	8
VrC Végétation riparienne clairsemée (< 50 % du rivage)	214	9	9	13	18	19	149	16	19	19	30	34
IcE Indice de configuration du rivage élevé (> 1,5)	135	12	13	25	20	13	80	12	21	12	22	16
IcF Indice de configuration du rivage faible ( $\leq$ 1,5)	163	9	6	13	23	20	125	9	8	17	24	27
Forêt boréale	227	10	7	18	22	20	97	7	7	10	24	31
Forêt décidue	71	10	17	20	20	8	108	13	20	18	21	12
TOTAL	298	10	9	18	22	17	205	10	14	14	22	21

\* Nombre de lacs pour lesquels on a mesuré les caractéristiques de l'habitat.



Nous avons utilisé l'analyse des correspondances pour mettre en relation les espèces présentes et les variables écologiques. Cette méthode d'ordination mise au point à l'origine pour l'analyse de tableaux de contingence est particulièrement utile parce qu'elle tient compte des proportions et qu'elle permet de prendre en considération la fréquence d'utilisation des différents types de lac. Parmi toutes les méthodes d'ordination permettant de représenter simultanément les rapprochements entre les espèces et les variables, cette méthode est la mieux adaptée au contexte biologique, où la réponse des espèces aux variables est souvent non linéaire (Benzécri, 1973; Hill, 1974). On devrait considérer l'analyse des correspondances comme une méthode essentiellement descriptive, qui met en évidence des «correspondances» entre les critères de classification des lignes et des colonnes d'un tableau de contingence.

Nous avons dressé pour chacune des deux saisons un tableau de contingence des fréquences d'utilisation des lacs par les espèces d'oiseaux selon les catégories de variables écologiques (tableau I). Puis, comme le nombre de lacs visités à chacune des saisons n'est pas le même, nous avons transformé les fréquences absolues en fréquences relatives (*i.e.* pourcentage de lacs utilisés) avant de les réunir en un seul tableau. Sur la présentation factorielle de l'analyse, nous avons relié les positions saisonnières des espèces pour

former des vecteurs qui montrent les «déplacements écologiques» saisonniers (Cody, 1978; Clayden & Bouchard, 1983) (fig. 1).

## Résultats

Les cinq espèces d'oiseaux ont été observées sur plusieurs lacs dans chacune des régions écologiques, aussi bien à la période de nidification qu'à la période d'élevage des jeunes (tableau I). On ne constate pas de variations significatives en ce qui concerne la présence relative des différentes espèces selon la période (donc l'année) où les dénombrements ont été faits ( $\chi^2$ ,  $P > 0,05$ ).

Bien que les cinq espèces étudiées occupent sensiblement le même espace géographique, on constate néanmoins un partage des lacs selon les caractéristiques physiques, chimiques et végétales particulières à chacun. Les trois premiers axes de l'analyse des correspondances expliquent 88 % de la variance (fig. 1). Le premier axe représente en quelque sorte l'acidité du lac et explique 68 % de la variance totale. Le deuxième axe montre l'importance que revêt la présence des plantes ripariennes autour des lacs et explique un pourcentage supplémentaire de 16 %. Enfin, le troisième axe représente la configuration du rivage, mais sa contribution ne représente que 5 % de la variance totale et est probablement négligeable.

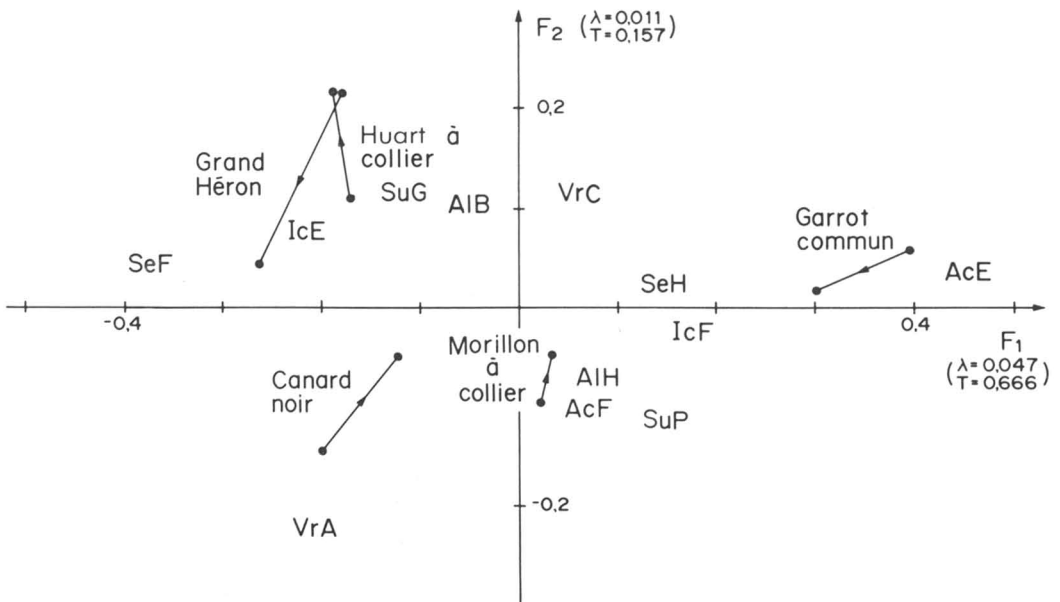


Figure 1. Projection des espèces d'oiseaux et des variables de l'habitat sur l'espace  $F_1$ - $F_2$  de l'analyse des correspondances. Les positions saisonnières des espèces sont reliées afin de montrer les changements écologiques. La valeur propre ( $\lambda$ ) et le pourcentage de variance totale expliquée ( $T$ ) sont indiqués sur chaque axe. Les sigles désignant les variables de l'habitat sont expliqués au tableau I.

Le garrot commun (*Bucephala clangula*) (tout au long de la période de reproduction), le canard noir (*Anas rubripes*) (surtout à la période de nidification), et le grand héron (*Ardea herodias*) (surtout à la période post-nidification dans le cas de cette espèce nidicole) sont les espèces plus sensibles à l'acidité des lacs. Le garrot commun fréquente principalement les lacs aux eaux acides ou peu tamponnées tandis que les deux autres espèces tendent à les éviter. Alors que le huart à collier (*Gavia immer*) et le grand héron (à la période de nidification) fréquentent généralement les grands lacs de faible altitude qui présentent peu de végétation riparienne, on constate que le canard noir et le morillon à collier (*Aythya collaris*) (surtout à la période de nidification dans les deux cas) se trouvent surtout sur des lacs plus petits et de plus haute altitude, bien entourés de végétation riparienne.

Les vecteurs de la figure 1 montrent les changements saisonniers de l'utilisation de l'habitat pour les cinq espèces. Ces «déplacements écologiques» sont pour la plupart insignifiants. La distance relative entre les emplacements saisonniers (sur la représentation factorielle) de chaque espèce est habituellement beaucoup plus restreinte que celle entre les différentes espèces. Seul le grand héron montre, avec l'avancement de la saison de reproduction, un attrait plus fort pour les lacs aux eaux bien tamponnées. L'accentuation de cette tendance, déjà soupçonnée à la période de nidification, tient probablement plus à la taille de notre échantillon (le grand héron a été observé 50 % plus souvent à la période post-nidification qu'à la période de nidification) qu'à un véritable déplacement écologique saisonnier. Le fait que chacune des cinq espèces ait été attirée par un type particulier de lac, aussi bien à la période de nidification qu'à la période d'élevage des jeunes, confirme que chacune des espèces sélectionne bel et bien un type particulier de lac durant la saison de reproduction.

## Discussion

Les principales espèces d'oiseaux aquatiques qui nichent dans les deux grandes régions forestières du Québec méridional ont une répartition sympatrique durant toute la période de reproduction. Bien que ces deux domaines écologiques diffèrent passablement par leurs caractéristiques physiques, chaque espèce se rencontre sur un certain nombre de lacs dans chacune des régions. Cela tient probablement au fait que les lacs sont de types variés au sein même de chacune des régions et que la sélection de l'habitat est beaucoup plus fonction des caractéristiques des lacs que de leur situation géographique. Les facteurs qui, dans

notre domaine d'étude, déterminent la sélection de l'habitat par les espèces d'oiseaux aquatiques les plus répandues sont discutés ailleurs (DesGranges & Darveau, 1985). La sélection de l'habitat étant uniforme tout au long de la période de reproduction, nous ne discuterons ici que de la signification écologique du maintien de ce choix d'habitat au début de la saison de nidification.

Peu d'études ont comparé les habitats de nidification et d'élevage pour les espèces de canards dont il est question ici. Le canard noir a cependant fait l'objet de recherches à différents moments de la saison de reproduction. Ringelman & Longcore (1982), de même que Ringelman *et al.* (1982), ont trouvé, dans un secteur montagneux et boisé du Maine, que le canard noir fréquente de préférence les lacs et étangs à végétation émergente abondante et les grandes régions de marécages. Ce choix est maintenu tout au long de la période de reproduction et les déplacements de couvées (étudiés à l'aide d'oiseaux marqués) sont, dans la plupart des cas, peu importants après que la couvée a quitté le nid pour vivre sur l'eau. Cette situation contraste avec celle observée dans l'estuaire du fleuve Saint-Laurent, au point de rencontre des milieux terrestres et marins, où les habitats de nidification du canard noir sont parfois différents et souvent éloignés des marais intertidaux qui servent généralement d'habitat d'élevage (Reed, 1975). Cette situation contraste également avec celle décrite par Patterson (1976) dans de petits étangs de castors de la plaine du Saint-Laurent. Celui-ci a constaté que, dans ce milieu relativement plat, les canes (plusieurs espèces considérées globalement, dont le canard noir) ont tendance, au fur et à mesure que la période d'élevage progresse, à se diriger en compagnie de leurs jeunes vers les étangs les plus productifs du secteur.

Le canard malard (*Anas platyrhynchos*) étant très apparenté au canard noir, il convient de mentionner les résultats d'études portant sur l'étendue de leur domaine vital dans des régions forestières situées à basse altitude au Minnesota (Gilmer *et al.*, 1975; Kirby *et al.*, 1985) et en Suède (Pehrsson, 1984). Dans chacun des cas, les secteurs d'étude comportent de nombreux lacs reliés entre eux par des réseaux complexes de rivières et de ruisseaux souvent colonisés par la végétation riparienne. Dans ce type de milieu, la mobilité des femelles varie considérablement selon les individus et en fonction du stade de la reproduction. En Suède, Pehrsson (1984) a conclu que les femelles amènent d'abord leurs canetons sur des lacs dépourvus de poissons, car les proies animales (riches en protéines) y sont à la fois plus nombreuses et plus grosses. Au cours de l'été, lorsque la nourriture animale devient plus rare (une

fois le pic des émergences passé) et s'il y a peu de plantes aquatiques sur place, les femelles peuvent facilement entraîner leur couvée vers des lacs plus riches ou mieux pourvus de plantes aquatiques comestibles, les besoins en protéines étant moins prononcés à ce moment de leur croissance.

L'apparente sédentarité des oiseaux aquatiques dans les régions montagneuses du Québec et du Maine contraste également avec les habitudes des canards barboteurs des Prairies, où les déplacements de couvées sont fréquents et où, dans bien des cas, les habitats fréquentés varient en fonction du stade de la période de reproduction (Evans *et al.*, 1952; Sowls, 1955; Derrickson, 1978; Talent *et al.*, 1982).

La présente étude nous apprend que les cinq espèces dont il est question ici peuvent satisfaire la plupart de leurs besoins de reproduction en fréquentant un type de lac particulier durant tout l'été (juin à août). Ce maintien des mêmes habitats préférentiels nous porte à croire que la majorité des individus de ces espèces passent probablement la majeure partie de la période de reproduction sur un seul lac ou sur quelques plans d'eau situés près les uns des autres. Bien que seule une étude d'oiseaux marqués nous aurait permis de formuler une telle conclusion avec certitude, nous croyons, à l'instar de Ringelman *et al.* (1982), que les oiseaux aquatiques des régions montagneuses et boisées n'ont pas intérêt à entreprendre de longs déplacements avec leurs jeunes. Les milieux humides de ces régions sont beaucoup plus stables, tant pour ce qui est de la permanence des lacs que de la productivité des biocénoses lacustres, que ne le sont les étangs de prairies régulièrement soumis à des fluctuations du niveau d'eau. Dans ce dernier milieu, on trouve généralement un certain nombre d'étangs, de superficie et de profondeur variables, situés assez près les uns des autres, de sorte que les couvées de canards parviennent à survivre en se déplaçant d'un étang à un autre lorsque ceux-ci s'assèchent (Nudds & Ankney, 1982). En milieu montagneux, les lacs sont plus distants et le relief est accidenté. Les déplacements exigent donc plus de temps et d'énergie, et ils ne sont probablement pas rentables quand on considère les risques accrus de prédation (Ball *et al.*, 1975) et le temps perdu à des activités autres que l'alimentation. Les oiseaux aquatiques ont donc tout intérêt à passer toute la période de reproduction sur un seul lac (ou sur un groupe de lacs proches les uns des autres) qui leur permettra d'élever leurs jeunes et de les protéger des prédateurs. Il serait désavantageux pour eux de s'installer à un endroit qui satisfait leurs besoins au moment de l'incubation, mais qu'ils devraient quitter, probablement sans garantie de trouver

mieux à courte distance, lorsque vient le moment d'élever leurs jeunes. Le déplacement des couvées, dans les régions montagneuses de l'est de l'Amérique du Nord, peut être davantage attribuable à une perturbation ou à l'activité des prédateurs qu'à d'autres caractéristiques générales de l'habitat (J. R. Longcore & D. McNicol, comm. pers.; DesGranges, résultats non publiés).

## Remerciements

En guise de remerciements, nous tenons à souligner la contribution de nos collègues. R. Angers, P. Brousseau, A. Desrochers, B. Houde et P. Lane ont participé aux dénombrements d'oiseaux. A. Desrochers et G. Falardeau ont décrit la morphologie des lacs, tandis que L. Villeneuve a dessiné la figure. Enfin, I. J. Ball, J.-F. Giroux, J. R. Longcore, D. McNicol, A. Reed et un évaluateur anonyme ont fourni des commentaires judicieux sur le manuscrit.

## Références

- BALL, I. J., S. S. GILMER, L. M. COWARDIN & J. H. RIECHMANN, 1975. Survival of wood duck and mallard broods in north central Minnesota. — *J. Wildl. Mgmt*, 39: 776-780.
- BENZÉCRI, J. P., 1973. L'analyse des données, Tome II. L'analyse des correspondances. — Dunod, Paris, 619 p.
- CLAYDEN, S. & A. BOUCHARD, 1983. Structure and dynamics of conifer-lichen stands on rock outcrops south of Lake Abitibi, Québec. — *Can. J. Bot.*, 61: 850-871.
- CODY, M. L., 1978. Habitat selection and interspecific territoriality among the sylviid warblers of England and Sweden. — *Ecol. Monogr.*, 48: 351-396.
- DERRICKSON, S. R., 1978. The mobility of breeding pintails. — *Auk*, 95: 104-114.
- DESGRANGES, J. L. & M. DARVEAU, 1985. Effect of lake acidity and morphometry on the distribution of aquatic birds in Southern Québec. — *Holarct. Ecol.*, 8: 181-190.
- EVANS, C. D., A. S. HAWKINGS & W. H. MARSHALL, 1952. Movements of waterfowl broods in Manitoba. — *U.S. Fish and Wildl. Serv., Spec. scient. Rep. Wildl.* no. 16, 63 p.
- GILMER, D. S., I. J. BALL, L. M. COWARDIN, J. H. RIECHMANN & J. R. TESTER, 1975. Habitat use and home range of mallards breeding in Minnesota. — *J. Wildl. Mgmt*, 39: 781-789.
- HAAPANEN, A. & L. NILSSON, 1979. Breeding waterfowl populations in northern Fennoscandia. — *Ornis scand.*, 10: 145-219.
- HILL, M. O., 1974. Correspondence analysis: a neglected multivariate method. — *Appl. Statist.*, 23: 340-354.
- JOYNER, D. E., 1980. Influence of invertebrates on pond selection by ducks in Ontario. — *J. Wildl. Mgmt*, 44: 700-705.



- KIRBY, R. E., J. H. RIECHMANN & L. M. COWARDIN, 1985. Home range and habitat use of forest-dwelling mallards in Minnesota. — *Wilson Bull.*, 97: 215-219.
- NUDDS, T. D. & C. D. ANKNEY, 1982. Ecological correlates of territory and home range size in North American dabbling ducks. — *Wildfowl*, 33: 58-62.
- PATTERSON, J. H., 1976. The role of environmental heterogeneity in the regulation of duck populations. — *J. Wildl. Mgmt*, 40: 22-32.
- PEHRSSON, O., 1984. Relationships of food to spatial and temporal breeding strategies of mallards in Sweden. — *J. Wildl. Mgmt*, 48: 322-339.
- REED, A., 1975. Reproductive output of black ducks in the St. Lawrence estuary. — *J. Wildl. Mgmt*, 39: 243-255.
- ROSS, R. K., 1985. Helicopter vs ground surveys of waterfowl in the boreal forest. — *Wildl. Soc. Bull.*, 13: 153-157.
- RINGELMAN, J. K. & J. R. LONGCORE, 1982. Movements and wetland selection by brood-rearing black ducks. — *J. Wildl. Mgmt*, 46: 615-621.
- RINGELMAN, J. K., J. R. LONGCORE & R. B. OWEN Jr., 1982. Breeding habitat selection and home range of radio-marked black ducks (*Anas rubripes*) in Maine. — *Can. J. Zool.*, 60: 241-248.
- SHILTS, W. W., 1981. Sensitivity of bedrock to acid precipitation: modification by glacial processes. — *Geol. Surv. Can.*, Paper no. 81-14, 7 p.
- SOWLS, L. K., 1955. Prairie ducks: a study of their behavior, ecology and management. — The Stackpole Co., Pennsylvania, and the Wildlife Management Institute, Washington, 162 p.
- TALENT, L. G., G. L. KRAPU & R. L. JARVIS, 1982. Habitat use by mallard broods in south central North Dakota. — *J. Wildl. Mgmt*, 46: 629-635.
- YOUNG, C. M., 1967. Overland migration of duck broods in a drought-free area. — *Can. J. Zool.*, 45: 249-251.



## CLASSIFICATION AND GRADIENT ANALYSIS OF FOREST VEGETATION OF CAPE ENRAGÉ, BIC PARK, QUÉBEC

C. A. ZOLADESKI

Department of Botany, Erindale College, University of Toronto,  
Mississauga (Ontario) L5L 1C6

### Résumé

Des méthodes d'analyse multivariée ont été utilisées pour étudier la végétation forestière du cap Enragé, Parc du Bic, Québec. Une classification hiérarchique exclusive montre l'existence de 11 types de végétation dominés par *Picea glauca* (Moench) Voss, *Abies balsamea* (L.) Mill., *Thuja occidentalis* L. et *Populus tremuloides* Michx. L'ordination des relevés par l'analyse des correspondances suggère l'importance du microclimat, de la position topographique et de la texture du sol dans la distribution des communautés végétales, bien que les tendances ne soient pas bien prononcées. Le développement du sol, l'histoire agricole, le prélèvement de bois et les incendies forestiers sont discutés comme sources possibles de variation de la végétation.

### Abstract

The forest vegetation of Cape Enragé, Bic Park, Québec, was examined using multivariate methods. An exclusive hierarchical classification led to the recognition of 11 vegetation types in which *Picea glauca* (Moench) Voss, *Abies balsamea* (L.) Mill., *Thuja occidentalis* L. and *Populus tremuloides* Michx. play the dominant role. The ordination of stands by detrended correspondence analysis suggested relationships between vegetation distribution and microclimate, topographic position and soil texture, although the trends are not well pronounced. Soil development, agricultural history, logging and forest fires are discussed as possible sources of variation in the vegetation.

### Introduction

The Gaspé Peninsula and the Bic region of Québec have for long attracted the attention of botanists because of their interesting phytogeographical position, diversity of vegetation and the occurrence of rare plants. The Bic region particularly is a locality where many rare taxa in Eastern Canada were first discovered (Macoun, 1906; Fernald, 1908; Wynne-Edwards, 1937; Boivin, 1945; Scoggan, 1950; Marie-Victorin, 1964; Rousseau, 1974). Most of these species are concentrated on Cape Enragé, where they grow primarily in open, exposed, unforested habitats on cliffs. The cape makes an integral part of the Bic Park and has been recommended for preservation (Anonymous, 1983; Zoladeski, 1984).

The vegetation of the region is relatively well known (Gauthier, Poulin, Thériault, 1973; Lavigne et al., 1976; Tremblay, 1983). The plant communities of Cape Enragé were subjected to a detailed phytosociological analysis by Zoladeski (1984), using the phytosociological method of Braun-Blanquet (1932).

The present study attempts to apply multivariate methods of classification and ordination to the analysis of forest communities of the Cape, and to examine relationships between the vegetation and environment.

### Study area

Cape Enragé (48°22'N, 68°46'W) is situated in the Bic Conservation Park, on the south shore of the St. Lawrence River, approximately 20 km southwest of Rimouski, Québec. According to Rowe (1959) the Bic belongs to the Temiscouata-Restigouche Section of the Great Lakes-St. Lawrence forest region, while Grandtner (1966) places it in the transitional zone between the *Betulo-Aceretum* domain and the *Abietetum* great domain. The mean annual temperature is 3.1°C; the coldest month of the year is January (-12.0°C), and the warmest July (17.4°C). The mean annual precipitation amounts to 882 mm. Geologically, the region belongs to the Appalachian Mountains. It is characterized by Cambrian



and Ordovician sedimentary rocks (sandstones, schists and limestones) which form series of parallel SW-NE oriented crests and valleys (Gauthier, Poulin, Thériault, 1973; Lavigne *et al.*, 1976).

Two distinct morphological units form the Cape Enragé. The flat tombolo (15.7 ha) is composed of sand, gravel and pebbles. It has developed in a synclinal depression due to wave action and sedimentation of suspended materials. The rocky anticlinal (52.9 ha) reaches 104 m of altitude. Its central and western portions are flattened on top, forming a 'plateau', the southern slopes are moderately inclined (15 %), whilst the northern slopes are formed of steep rocky cliffs and tall.

Four soil orders were identified in the study area: regosols, podzols, brunisols and folisols (Canada Soil Survey Committee, 1978; Zoladeski, 1984). Depending on location, they develop on either rocky or sandy substrata, and are usually characterized by a weak horizon differentiation indicating the slow rate of pedogenetic processes.

### Methods

Through a preliminary analysis of aerial photographs (1:10 000) it was possible to select 10 transects on the crest and 9 on the tombolo, along which, in the summer of 1983, the vegetation was sampled in 59 sites according to the Braun-Blanquet method (1932). In each of the relevé sites the soils were described and samples collected.

For numerical analyses the species' cover-abundance values were transformed using the scale suggested by van der Maarel (1979). In order to reduce the number of zero data entries, the species component was lowered from the original 304 species to 82 species. A double criterion was used: only species present in 5 or more stands and with a mean cover-abundance (where present) of at least 3 were retained.

Species nomenclature follows Scoggan (1978-1979) for vascular plants, Crum *et al.* (1973) for mosses, Stotler & Crandall-Stotler (1977) for hepatics, and Hale & Culberson (1970) for lichens. Drainage classes are those proposed by the Canada Soil Survey Committee (1978), while the microclimate designation follows Hills (1959).

Numerical classification was accomplished using TWINSpan, a polythetic divisive technique devised by Hill (1979). Stands and species were ordinated by detrended correspondence analysis, DCA (Hill & Gauch, 1980). Its principal value lies in the fact that it effectively corrects two major faults of its predecessor, reciprocal averaging (Hill, 1974), namely the 'arch effect' in the second axis and contraction of scores of the first axis ends (Hill

& Gauch, 1980; Gauch, 1982). Some defects of the method are associated with the nature of data transformation. Most importantly, there may be a danger of removing or changing some information hidden behind data structure actually being 'corrected' (Pielou, 1984; Kenkel & Orloci, 1986; Wartenberg *et al.*, 1987).

All multivariate analyses were performed using programs included in the 'Ecosurvey' package (Carleton, 1986).

## Results

### STAND CLASSIFICATION

TWINSpan produced a relevé classification summarized in the dendrogram in Figure 1. Previous knowledge of the vegetation, together with ecological considerations, suggested level 4 as the most useful level of division, thus setting the number of clusters at 11. The following is an account of principal features of the vegetation types with respect to their species composition, structure and habitat characteristics. The community types are named by major or best differentiating species.

#### 1. *Thuja occidentalis* — *Abies balsamea* type

This type is found on both southern and northern slopes of the crest, usually in lower topographic positions. The thin podzol or brunisol develops on limestone bedrock. Humus, of the mor type, is moderately acid (pH = 6.2).

The tree canopy is composed of *Thuja occidentalis* L. and *Abies balsamea* (L.) Mill., with an admixture of *Populus balsamifera* L. and *Picea glauca* (Moench) Voss. The dominant shrubs are *Viburnum edule* (Michx.) Raf., *Acer spicatum* Lam., *Cornus rugosa* Michx., and *Diervilla lonicera* Mill. In the herbaceous layer grow *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newn., *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woyнар var. *spinulosa* (Muell.) Fiori, *Actaea rubra*

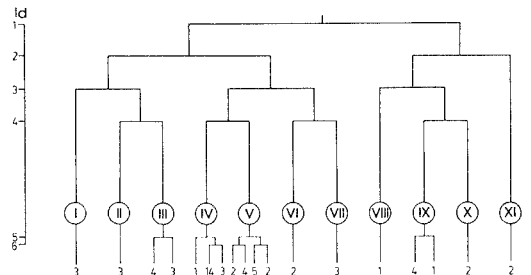


Figure 1. Dendrogram of the 59 stands derived from TWINSpan. I-XI are vegetation types described in the text. Divisions of higher levels (5 and 6) are shown at the bottom, along with the number of stands belonging to corresponding branches. ld = level of division.

(Ait.) Willd. and *Mitella nuda* L., whilst *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G., and *Brachythecium reflexum* (Starke ex Web. & Mohr.) B.S.G. are the most common mosses.

#### II. *Thuja occidentalis*-*Betula papyrifera*-*Picea glauca* type

Vegetation of this type usually occupies the lower parts of northerly exposed moderate slopes (average 10°) on the anticlinal, rarely on the tombolo. The sites are well to moderately well drained, and the soil varies from orthic humo-ferric podzol to orthic regosol.

The dominant tree species are *Thuja occidentalis*, *Betula papyrifera* Marsh. and *Picea glauca*. The shrub understory is composed of *Cornus rugosa*, *Sorbus decora* (Sarg.) Schneid. and *Ribes oxyacanthoides* L. var. *hirtellum* (Michx.) Scoggan. In the herb layer *Mitella nuda*, *Trientalis borealis* Raf., *Aralia nudicaulis* L. and *Maianthemum canadense* Desf. are dominant. The most important constituents of the forest floor are *Pleurozium schreberi*, *Brachythecium curtum* (Lindb.) Limpr., *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst. and *Peltigera elisabethae* Gyeln.

#### III. *Acer spicatum*-*Abies balsamea* type

This type is characteristic of steep (average 30°), north facing slopes on the crest. It develops either on an orthic regosol or typic folisol. The average pH of humus, of mor type, is only 4.5. The forest seems to occur more frequently on schist, than limestone.

Small trees of *Acer spicatum*, up to 5 m high, dominate the communities. A relatively dense (70 %) layer of mountain-maple is overtopped by single *Abies balsamea* and *Picea glauca* trees. The herbaceous stratum comprises subhygrophilous and hygrophilous species, like *Gymnocarpium dryopteris*, *Mitella nuda* and *Circaea alpina* L., while acidophilic elements are represented by *Trientalis borealis* and *Aralia nudicaulis*. The ground cover is composed of common boreal mosses.

Stands of this type are very similar in floristic composition and habitat characteristics to those described as *Abieti balsameae*-*Aceretum spicati* by Majcen (1981) from the Forillon Park.

#### IV. *Populus tremuloides*-*Abies balsamea* type

This type occurs primarily on the crest's flattened top, but it is also found in parts of the tombolo. On the anticlinal the forest grows on a well drained, gravelly, humo-ferric podzol, and dystic or orthic brunisol, while the orthic regosol is the most common on the sandy tombolo. The mean pH of the mor or moder humus is 4.8.

The tree layer is rather dense (averaging just over 60 %) and dominated by *Populus tremuloides* Michx., frequently associated with *Abies balsamea*. The shrubs are represented by *Diervilla lonicera*, *Acer spicatum* and *Sorbus decora*. The cover of herbaceous plants is extremely variable (from 1 to 90 %), with an average of 42 %; *Aralia nudicaulis*, *Cornus canadensis* L., *Linnaea borealis* L., *Maianthemum canadense*, and *Aster macrophyllus* L. are prevalent in this stratum. Mosses and lichens are usually poorly represented.

This type of forest shows many floristic similarities with the association *Abieti balsameae*-*Populetum tremuloidis* described by Zoladeski (1984) from the same area.

#### V. *Picea glauca*-*Thuja occidentalis* type

This type is characteristic of southerly exposed, well drained slopes on the anticlinal where topography is often rugged. The forest is rooted in a thin, coarse, humo-ferric podzol on limestone bedrock. Humus is principally of mor type and very acidic (pH = 3.8). It frequently contains charcoal, which indicates the fire origin of the communities.

The forest is dominated by *Picea glauca*, with *Abies balsamea* and *Thuja occidentalis*. The shrub layer is well developed, composed of *Diervilla lonicera* and *Symphoricarpos albus* (L.) Blake. Characteristic herbaceous species include boreal *Aralia nudicaulis*, *Cornus canadensis*, *Maianthemum canadense*, and *Linnaea borealis*. The ground layer is relatively rich in common forest mosses.

This type bears a close resemblance to the *Thuja occidentalis*-*Piceetum glaucae* association of Zoladeski (1984).

#### VI. *Thuja occidentalis*-*Linnaea borealis*-*Trientalis borealis* type

This community, as well as the following, are characterized by the dominance of *Thuja occidentalis* in the arborescent stratum. The forest is found on the eastern tip of the crest where it colonizes the upper parts of steep (average 20°) slopes, usually of southern exposure. The soil is very thin, coarse in texture and extremely acid (humus pH = 4.0).

The vegetation differs from type VII because of the presence of *Linnaea borealis*, *Aralia nudicaulis* and *Trientalis borealis* in the herb layer, which otherwise is very poorly developed.

#### VII. *Thuja occidentalis*-*Picea glauca* type

Represented by three relevés, this forest type resembles the previous one, both in ecological requirements and floristic composition. It colonizes

the lower sections of steep slopes ( $>25^\circ$ ), often with fallen limestone rocks, which are well to rapidly drained. The forest anchors in a very thin coarse substrate with the roots growing only in small pockets of organic material between boulders. Humus is always of mor type and very acid (pH = 4.9).

The chief overstory species is *Thuja occidentalis*, accompanied in the lower strata by *Betula papyrifera* and *Picea glauca*. Due to the relatively high density of trees (72 % mean cover) and the presence of rock outcrops, the understory is insignificant.

The white cedar forests of the Cape Enragé appear to be intermediate between the *Betulo papyriferae-Thujetum occidentalis* and *Eu-Thujetum occidentalis* described by Blanchet (1982). They resemble the first association because of the tree layer composition, but also show affinities with the second through the weak development of herb, moss and lichen layers.

#### VIII. *Picea glauca-Juniperus communis* type

This type is represented by only a single stand from the tombolo. Sparsely growing *Picea glauca* and *Abies balsamea* form a low tree layer. An almost continuous shrub stratum is dominated entirely by *Juniperus communis* L. In its shade can grow but a few species, like *Maianthemum canadense*, *Linnaea borealis*, *Trientalis borealis*, and *Festuca rubra* L., their total cover being only 1 %. In contrast, mosses are relatively well represented.

#### IX. *Picea glauca-Arctostaphylos uva-ursi-Cladonia* type

This is a young, very open, successional white spruce forest, found exclusively on the tombolo. It colonizes sandy, well drained orthic regosols, which lack humus.

The low tree layer is composed of *Picea glauca*, occasionally associated with *Abies balsamea*. The shrubs include *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Juniperus communis*, and *Shepherdia canadensis* (L.) Nutt. The herbs are poorly represented (20 % mean cover), being composed of *Hieracium pilosella* L., *Festuca rubra*, *Danthonia spicata* (L.) Beauv.; and other plants characteristic of open sunny places. *Pleurozium schreberi* is the principal moss, while lichens are very abundant and rich in species of the genera *Cladonia* and *Cladina*.

The white spruce stands with cladonias are identical to those described by Zoladeski (1984) under the subassociation name *Arctostaphylo uva-ursi-Piceetum glaucae cladonietosum*. This is the only forest community which harbors the rare cordilleran plant *Arabis holboellii* Hornem. var.

*collinsii* (Fern.) Rollins. It abundantly colonizes openings within the forest.

#### X. *Populus tremuloides-Cladonia* type

Communities of this type are characterized by small individuals of *Populus tremuloides*, associated with *Picea glauca*, *Arctostaphylos uva-ursi* and *Shepherdia canadensis*. The ground layer, composed of mosses and lichens, is well developed and dominated by various species of *Cladonia*. This shrub-like vegetation forms a 3-5 m wide band along western and eastern shores of the tombolo. It grows on an orthic, well drained regosol.

#### XI. *Populus balsamifera-Vicia cracca* type

This community is found only in the north-western part of the tombolo, on a well drained orthic or cumulic regosol. The dominant tree species is *Populus balsamifera*, of low stature (3-6 m high), with scattered *Populus tremuloides*. In the shrub understory grow *Diervilla lonicera*, *Rubus idaeus* L., and *Shepherdia canadensis*. The herb layer is dominated by plants penetrating here from a nearby semi-natural grassland, like *Vicia cracca* L., *Agropyron repens* (L.) Beauv., and *Achillea millefolium* L. The mosses and lichens are negligible.

#### DATA ORDINATION

DCA produced four axes with corresponding eigenvalues of 0.510, 0.209, 0.131 and 0.097. The first two, explaining most of the variance, have been retained for the analysis. Figure 2 presents the ordination of stands in a two-dimensional space, formed by DCA axes one and two.

The plotted stands appear to form a more or less regular triangle, pointing towards three most distinct groups of communities. The left corner is occupied by the *Acer spicatum-Abies balsamea* type stands of northern steep slopes of the anticlinal, while at the right end of axis one are found two groups of tombolo communities: *Picea glauca-Arctostaphylos uva-ursi-Cladonia* and *Populus tremuloides-Cladonia* types. Both of them appear to be very distinct floristically, their common feature being the abundance of lichens. Finally, in the upper right portion of the diagram, stands representing the *Populus balsamifera-Vicia cracca* type are situated. The largest agglomeration of stands is observed in the left portion of the ordination. Here, the two most important groups of communities intergrade: from the *Picea glauca-Thuja occidentalis* type of rocky, south-exposed slopes of the crest (lower part of axis two) to the *Populus tremuloides-Abies balsamea* community type of the anticlinal 'plateau' (middle and upper part of axis two).

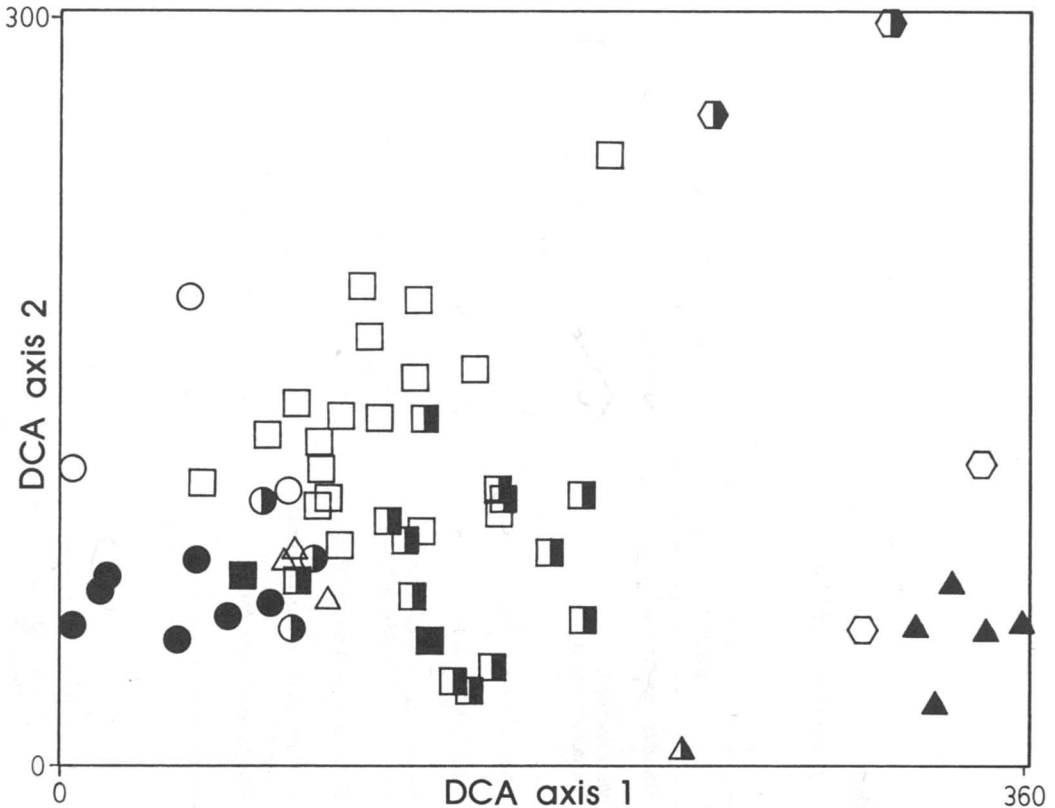


Figure 2. Ordination of the relevés according to the first two axes of detrended correspondence analysis (DCA). Community types are: ○ *Thuja occidentalis-Abies balsamea*; ● *Thuja occidentalis-Betula papyrifera-Picea glauca*; ● *Acer spicatum-Abies balsamea*; □ *Populus tremuloides-Abies balsamea*; ■ *Picea glauca-Thuja occidentalis*; ■ *Thuja occidentalis-Linnaea borealis-Trientalis borealis*; △ *Thuja occidentalis-Picea glauca*; ▲ *Picea glauca-Juniperus communis*; ▲ *Picea glauca-Arctostaphylos uva-ursi-Cladonia*; ○ *Populus tremuloides-Cladonia*; ● *Populus balsamifera-Vicia cracca*.

The group structure generated by the TWINSPAN classification appears to be well reproduced by the DCA ordination. This is especially true for communities significantly differing from the main core of stand data. On the other hand, the relatively diffuse structure of the main core suggests a continuum in vegetational space.

Since DCA equally generates a species ordination, the latter can serve to reaffirm and clarify the pattern exhibited by the stands. Thus, each vegetational group possesses a series of characteristic species, defining both the stands floristic composition and environmental features of the sites. The scores of 10 terminal species along the two axes are presented in Table I.

It can be seen that the young white spruce stands from the tombolo have a flora typical of dry, open, sandy habitats, e.g. *Polytrichum piliferum*

Hedw., *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Cladonia cristatella* Tuck., *Cladina mitis* (Sandst.) Hale & W. Culb., *Hieracium pilosella*, etc. At the other end of the axis are found species occurring in shaded, northerly exposed *Acer spicatum* dominated woodlands on the anticlinal: *Dryopteris austriaca* var. *spinulosa*, *D. marginalis* (L.) Gray, *Gymnocarpium dryopteris*, *Circaea alpina* and *Pogonatum alpinum* (Hedw.) Roehl. This arrangement suggests a possible moisture gradient along the first axis. Species typical of the *Populus balsamifera* woodland on the tombolo have high scores on the second axis: *Vicia cracca* L., *Hieracium pilosella*, *H. aurantiacum* L., and *Anaphalis margaritacea* (L.) Clarke. The gradient on the second axis is less clear, however, since at the axis' opposite end is found a mixture of species representing different communities from both the tombolo (*Juniperus communis*, *Cladina mitis*) and

TABLE I  
The 10 most terminal species scores on axes 1 and 2 of DCA ordination

Axis 1		Axis 2	
Highest scores	Lowest scores	Highest scores	Lowest scores
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.	<i>Dryopteris austriaca</i> (Jacq.) Woyнар var. <i>spinulosa</i> (Muell.) Fiori	<i>Populus balsamifera</i> L.	<i>Juniperus communis</i> L.
<i>Stereocaulon tomentosum</i> Fr.	<i>Viburnum edule</i> (Michx.) Raf.	<i>Vicia cracca</i> L.	<i>Peltigera aphthosa</i> (L.) Willd.
<i>Cladonia verticillata</i> (Hoffm.) Schaer var. <i>cervinicornis</i> (Ach.) Flk.	<i>Dryopteris marginalis</i> (L.) Gray	<i>Hieracium pilosella</i> L.	<i>Plagiothecium laetum</i> B.S.G.
<i>Peltigera malacea</i> (Ach.) Funck	<i>Circaea alpina</i> L.	<i>Anaphalis margaritacea</i> (L.) Clarke	<i>Heterocladium dimorphum</i> (Brid.) B.S.G.
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.	<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newn.	<i>Hieracium aurantiacum</i> L.	<i>Cladina mitis</i> (Sandst.) Hale & W. Culb.
<i>Danthonia spicata</i> (L.) Beauv.	<i>Pogonatum alpinum</i> (Hedw.) Roehl.	<i>Lonicera canadensis</i> Bartr.	<i>Pogonatum alpinum</i> (Hedw.) Roehl.
<i>Cladonia cristatella</i> Tuck.	<i>Mnium ambiguum</i> H. Mull.	<i>Viburnum edule</i> (Michx.) Raf.	<i>Ribes oxycanthoides</i> L. var. <i>hirtellum</i> (Michx.) Scoggan
<i>Cladina mitis</i> (Sandst.) Hale & W. Culb.	<i>Acer spicatum</i> Lam.	<i>Campylium hispidulum</i> (Brid.) Mitt.	<i>Ptilidium ciliare</i> (L.) Hampe
<i>Hieracium pilosella</i> L.	<i>Mitella nuda</i> L.	<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) B.S.G.	<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.
<i>Shepherdia canadensis</i> (L.) Nutt.	<i>Ribes oxycanthoides</i> L. var. <i>hirtellum</i> (Michx.) Scoggan	<i>Actaea rubra</i> (Ait.) Willd.	<i>Brachythecium salebrosum</i> (Web. & Mohr.) B.S.G.

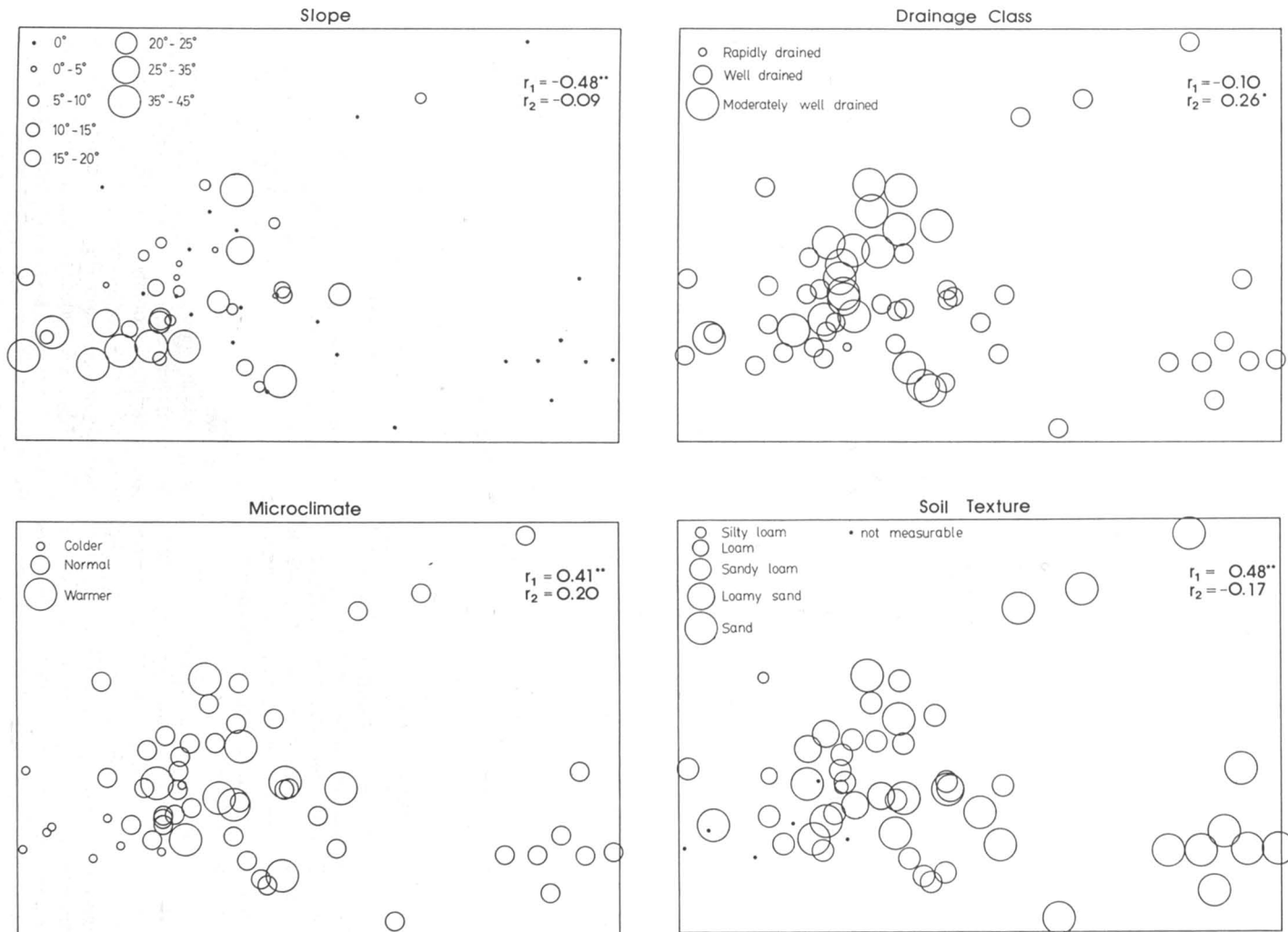


Figure 3. Selected environmental variables (slope, drainage class, microclimate and soil texture) superimposed on the ordination diagram of Figure 2.  $r_1$  and  $r_2$ : Spearman's correlation coefficient for DCA axis 1 and 2, respectively. \*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ .

anticlinal [*Peltigera aptosa* (L.) Willd., *Pogonatum alpinum*, *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe, and *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not.].

To further explore the ordination for presence of environmental trends governing vegetation composition, a series of two-dimensional plots of ordinated stands with superimposed habitat variables has been generated. Four variables, of a general nature, and for which the available data were most complete, have been chosen; these are slope, drainage, microclimate, and the overall soil texture (Fig. 3). A number of trends can be detected. The slope shows a significant correlation with the first axis. Stands of flat areas, particularly on the tombolo, occupy the right corner of the scatterplot, whereas those occurring on slopes are situated towards the left portion of the ordination. By contrast, drainage class shows a non-linear relationship with axis one. A slight trend is discernible from both extremes of the axis towards its centre, where stands of moderately well drained habitats on the anticlinal's 'plateau' are found. A weak positive correlation with the second DCA axis can be noted. The pattern of microclimate appears to show similar trends. At the left end of axis one, colder northerly exposed communities are located, stands characterized by a normal microclimate are scattered around the axis' centre and at its right end, while the relevés representing warmer microclimatic conditions are found exclusively in the central portion of the diagram. Still, the correlation with the first axis is significant at the 1 % level. Finally, soil particle size steadily increases from the left end of the ordination (loamy soils) to its right (predominantly sandy soils), and has a highly significant relationship with axis one.

### Discussion

The classification of stands produced by TWINSPLAN should be considered, in general, satisfactory. Despite a few exceptions, particularly the emergence of single or 2-relevé clusters, a reasonable segregation of stands was obtained, which reflects their compositional and environmental characteristics.

The ordination results indicate that DCA arranged different forest communities along a number of environmental gradients. Thus, the importance of topographic position, microclimatic conditions and soil texture has been demonstrated. The trends are broadly linear mainly on the first DCA axis, with the exception of drainage class. Its lack of correlation may be partially attributed to relatively small differences in moisture status of stands throughout the study area, where xeric conditions predominate.

The forest vegetation of the study area appears to be relatively diverse, especially that of the tombolo. In spite of its homogeneity in terms of texture (sand), drainage (rapidly to well drained) and soil conditions (regosols), seven out of eleven vegetation types recognized were found to occur there. Two factors are being proposed as sources of this variation, namely the progress in pedogenetic process and human influence on vegetation.

The origin and development of the tombolo was conditioned by a gradual accumulation of sand deposited by the waves. The freshly exposed land was subject to plant invasion, so that its older portions should currently support a more advanced vegetation. Indeed, a relatively mature forest dominated by *Picea glauca* and *Abies balsamea* grows in the oldest southernmost part of the tombolo. The study of other, non-forest communities (Zoladeski, 1984), indicates that the thickness and organic matter content of the Ah soil horizon increases, beginning with pioneer herbaceous communities of the beach, to a more structurally advanced shrub and forest vegetation of the interior. Communities initially dominated by *Juniperus communis* gradually become invaded by white spruce saplings. The latter, with time, augment their cover and develop into a *Picea glauca* woodland, with *Arctostaphylos uva-ursi* and *Cladonia* spp. in the understory. This young, open, low stature forest is actually colonizing most of the tombolo. The aerial photographs from 1963 document indeed that at that time a significant portion of the tombolo was cleared for cultivation. Only single small spruce trees managed to grow here and there. Therefore, the utilization of the tombolo for agricultural purposes probably ceased in the early 1960s. Several years later, Lavigne *et al.* (1976) mentioned that abandoned machinery was still to be found in some parts of the tombolo. During our field work, however, we observed only a few rusted enclosures.

The same number of forest types (seven) has been found on the anticlinal, although one might expect a higher vegetation diversity there, mainly because of the extremely variable topography, various types of bedrock, superficial deposits and soils. Two groups of communities play a very important role in stabilization and prevention against erosion on steep slopes. The *Acer spicatum-Abies balsamea* type is confined primarily to schist tali, while the *Thuja occidentalis-Linnæa borealis-Trientalis borealis* and *Thuja occidentalis-Picea glauca* types are pioneers on calcareous boulders. The other two most prominent communities, the *Picea glauca-Thuja occidentalis* type of moderately south-exposed slopes and the *Populus tremuloides-Abies balsamea* type of the 'plateau', show many floristic similarities. In fact, in the or-



dination diagram they overlap to a certain extent, which suggests a common factor which might be responsible for the observed pattern. The aerial photographs of 1963 indicate that the whole 'plateau', as well as the southern slopes, were intensively exploited in the past for logging purposes. Traces of partial cut-overs in form of stumps and decomposing trunks are still visible in many places. The most probable explanation is that the forests dominated by trembling aspen have established as a regeneration community after logging. The aspen may have been additionally favoured by fires, because of its ability to resprout from root suckers. However, faced with the present competition of balsam fir and white spruce, it appears to be declining, so that stands dominated exclusively by the poplar are becoming increasingly rare.

The majority of forest communities on Cape Enragé are young and of secondary character, having originated after fires and/or cessation of logging on the anticlinal, and after abandoning of agricultural use of the tombolo. At present, only the forests on steep, inaccessible northern slopes are best preserved and natural. Since the entire Cape Enragé sector will now be protected as part of the Bic Park, all forests may be expected to fully regenerate and hopefully return to the natural state.

### Acknowledgements

I thank F. Lutzoni for his assistance in the field. Financial support from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, the Ministry of Loisir, Chasse et Pêche de Québec, and Laval University is gratefully acknowledged. I also thank Drs. P. W. Ball, M. M. Grandtner and J. Svoboda for comments on the paper.

### References

- ANONYMOUS, 1983. Parc du Bic. Plan directeur provisoire. — Direction de l'aménagement, ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec, Québec, 54 p.
- BLANCHET, B., 1982. Les cédrières du Québec. — Études écologiques (Université Laval, Québec), n° 6, 166 p.
- BOIVIN, B., 1945. Notes sur le genre *Rosa* dans le Québec. — *Naturaliste can.*, 72: 225-228.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1932. Plant sociology — McGraw Hill, New York, 439 p.
- CANADA SOIL SURVEY COMMITTEE, 1978. The Canadian system of soil classification. — Res. Branch, Can. Dept. Agric., Ottawa, 164 p.
- CARLETON, T. J., 1986. Ecosurvey. Microcomputer programs for the analysis of ecological survey data on the IBM-PC and compatibles. — University of Toronto, Toronto, 81 p.
- CRUM, H., W. C. STEERE & L. E. ANDERSON, 1973. A list of the mosses of North America. — *Bryologist*, 76: 85-130.
- FERNALD, M. L., 1908. *Draba aurea* in Rimouski County, Quebec. — *Rhodora*, 10: 148
- GAUCH, H. G., Jr, 1982. Multivariate analysis in community ecology. — Cambridge University Press, Cambridge, 298 p.
- GAUTHIER, POULIN, THÉRIAULT & Associés, 1973. Bic. — Rapport remis au ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche, Québec, 95 p.
- GRANDTNER, M. M., 1966. La végétation forestière du Québec méridional. — Les Presses de l'Université Laval, Québec, 216 p.
- HALE, M. E., Jr. & W. L. CULBERSON, 1970. A fourth checklist of the lichens of the continental United States and Canada. — *Bryologist*, 73: 499-543.
- HILL, M. O., 1974. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. — *J. Ecol.*, 61: 237-249.
- HILL, M. O., 1979. TWINSpan. A FORTRAN program for two-way indicator species analysis. — Section of Ecology and Systematics, Cornell Univ., Ithaca, New York.
- HILL, M. O. & H. G. GAUCH, Jr., 1980. Detrended Correspondence Analysis: An improved ordination technique. — *Vegetatio*, 42: 47-58.
- HILLS, G. A., 1959. A ready reference to the description of the land of Ontario and its productivity. — Ont. Dept. Lands and Forests, Preliminary Report, 142 p.
- KENKEL, N. C. & L. ORLOCI, 1986. Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to ecological studies: some new results. — *Ecology*, 67: 919-928.
- LAVIGNE, P.-J., G. DAOUST, R. DELISLE, A. LACHAPPELLE, J.-C. RUEST, C. ST-PIERRE & L. SIROIS, 1976. Parc du Bic, inventaire biogéophysique — Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Québec, 3 vol. and maps, 614 p.
- MAAREL, E. van der, 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity — *Vegetatio*, 39: 97-144.
- MACOUN, J. M., 1906. Contributions to Canadian Botany, XVII. — *Ottawa Nat.*, 20: 135-143.
- MAJCEN, Z., 1981. Les forêts du parc national Forillon, Gaspésie, Québec. Étude phytosociologique. — Études écologiques (Université Laval, Québec), n° 4, 158 p.
- MARIE-VICTORIN, Fr., 1964. Flore laurentienne, 2<sup>e</sup> édition. — Les Presses de l'Université de Montréal, Montréal, 924 p.
- PIELOU, E. C., 1984. The interpretation of ecological data, a primer on classification and ordination. — Wiley, Toronto, 263 p.
- ROUSSEAU, C., 1974. Géographie floristique du Québec-Labrador. — Les Presses de l'Université Laval, Québec, 799 p.
- ROWE, J. A., 1959. Forest Regions of Canada. — *Bull. For. Brch Can.*, no. 123, Ottawa, 172 p.
- SCOGGAN, H. J., 1950. The Flora of Bic and the Gaspé Peninsula, Quebec. — *Bull. natn. Mus. Can.*, no. 115, Biol. Ser. no. 39, Ottawa, 399 p.

- SCOGGAN, H. J., 1978-1979. The Flora of Canada. — Natn. Mus. nat. Sci. Canada, 4 parts, 1710 p.
- STOTLER, R. & B. CRANDALL-STOTLER, 1977. A Checklist of liverworts and hornworts of North America. — *Bryologist*, 80: 405-428.
- TREMBLAY, L., 1983. Étude phytosociologique du secteur nord du Cap-à-l'Original, parc du Bic. — Mémoire de fin d'études, Université Laval, Québec, 78 p.
- WARTENBERG, D., S. FERSON & F. J. ROHLF, 1987. Putting things in order: a critique of detrended correspondence analysis. — *Am. Nat.*, 129: 434-448.
- WYNNE-EDWARDS, V. C., 1937. Isolated arctic-alpine floras in eastern North America: a discussion of their glacial and recent history. — *Trans. R. Soc. Can., Ser. III*, 31 (Section V): 33-58.
- ZOLADESKI, C. A., 1984. Étude phyto-écologique du cap Enragé, parc du Bic, Québec. — Mémoire de maîtrise, Université Laval, Québec, 129 p.

## LES SUCCESSIONS SECONDAIRES DANS LES FORÊTS DU HAUT-SAINT-LAURENT, QUÉBEC

Y. BERGERON

Groupe de recherche en écologie forestière, Université du Québec à Montréal,  
C.P. 8888, Succ. A, Montréal (Québec) H3C 3P8

A. BOUCHARD

Institut botanique de l'Université de Montréal, 4101, rue  
Sherbrooke Est, Montréal (Québec) H1X 2B2

et

A. LEDUC

Centre de recherches écologiques de Montréal, Université de Montréal,  
C.P. 6128, Succ. A, Montréal (Québec) H3C 3J7

### Résumé

La forêt décidue du sud-ouest du Québec a fortement été modifiée par l'homme. La diversité des types de perturbations et leur intensité ont créé une mosaïque forestière complexe dont le dynamisme est difficilement analysable sans une stratification préalable basée sur les caractéristiques abiotiques des sites. La classification écologique en voie de réalisation pour la Municipalité régionale de comté (M.R.C.) du Haut-Saint-Laurent constitue un cadre de référence privilégié à cette démarche. Dans un premier temps, l'abondance des espèces arborescentes, mesurée dans 427 quadrats d'échantillonnage, a permis d'évaluer leur distribution pour les sites abiotiquement similaires pour la texture du sol, la pierrosité et le drainage. Cette analyse montre la grande amplitude des espèces de fin de succession qui, par ailleurs, sont reconnues pour avoir des distributions plus restreintes. La zone mésique montre plusieurs superpositions dont la plus importante est la présence simultanée d'*Acer saccharum* Marsh. et de *Tsuga canadensis* (L.) Carr. Par opposition aux espèces de fin de succession, les espèces successionales ne possèdent généralement pas de patrons de distribution aussi distinctifs par rapport aux gradients environnementaux. Deuxièmement, des analyses multidimensionnelles ont été réalisées pour des sous-ensembles de sites appartenant aux sols organiques et aux sols loameux, pierreux et imparfaitement drainés. Des ordinations en espace réduit basées sur une division des sites en fonction des classes de diamètre des arbres ont été utilisées pour évaluer les différentes séries successionales. Dans les deux cas l'analyse a fait ressortir la diversité des chronoséquences successionales possibles. Ces dernières varient en fonction de l'intensité de la perturbation et de la disponibilité de la régénération locale. La rapidité avec laquelle la succession s'effectuera est fonction du succès qu'auront les espèces de fin de succession à envahir le site. Dans certains cas, l'absence des espèces de fin de succession, mène à la mise en place de communautés relativement stables dominées par des espèces mi-successionales à haut potentiel reproductif. À plus long terme, il semble y avoir convergence vers une composition stable unique, propre à chacune des situations abiotiques étudiées. La dynamique générale, observée pour les écosystèmes forestiers du Haut-Saint-Laurent, illustre le remplacement graduel d'un système naturel contrôlé par l'adaptation des espèces aux gradients environnementaux à un système contrôlé par des perturbations d'origine anthropique.

### Abstract

The hardwood forest of southwest Québec has been altered considerably by man. The variety of disturbances and their intensities have created a complex forest mosaic, the dynamics of which are not easily analyzable without preliminary stratification based on the abiotic characteristics of the sites. The ecological classification currently being undertaken for the *Municipalité régionale de comté (M.R.C.) du Haut-Saint-Laurent* constitutes a good frame of reference for this approach. In a first step, tree species abundance, measured in 427 sampling quadrats, permitted an evaluation of their distribution in sites abiotically similar in soil texture, stoniness and drainage. This analysis reveals the large amplitude of late successional species

which, otherwise, are recognized for having restricted distributions. Many species distributions, particularly for *Acer saccharum* Marsh. and *Tsuga canadensis*, (L.) Carr., are superimposed in the mesic zone of the drainage continuum. Contrary to the late successional species, early successional species do not show clear discriminating patterns along environmental gradients. Secondly, multivariate analyses were executed on sub-sets of sites belonging to particular abiotic situations. Reduced spaces ordinations based on a division of sites as a function of tree diameter classes were used for evaluating convergence as well as the successional pathways. In both cases, many successional pathways, related to the disturbance intensity and to local regeneration disponibility, were observed. The succession proceeds faster when late successional species can easily invade the site following perturbations. In certain cases, relatively stable communities, dominated by mid-successional species with high reproductive potential, may be observed if late successional species are absent. On the long run, succession appears to converge towards steady states characteristics of each abiotic conditions. The general dynamic observed, for the forested ecosystems of the Haut-Saint-Laurent, represents a gradual replacement of a natural system, controlled by species adaptation to environmental gradient, by a system controlled by anthropic disturbances.

### Introduction

Durant les dernières années, les concepts associés à la dynamique des écosystèmes forestiers ont été fortement remis en question. La prépondérance des facteurs biotiques dans le contrôle autogénique de la dynamique des communautés, qui était à la base des concepts de succession et de climax (Clements, 1916), a fait place à d'autres modèles basés sur un contrôle plus mécaniste agissant à l'échelle des populations plutôt que de la communauté (Connell & Slatyer, 1977; Drury & Nisbet, 1973; Horn, 1974). Dans ces modèles, la dynamique des perturbations (Pickett, 1976; West *et al.*, 1981; White, 1979) et sa relation avec les caractéristiques vitales des plantes (Horn, 1981a; Keever, 1983; Noble & Slatyer, 1980) constituent les éléments de contrôle majeurs de la dynamique des écosystèmes.

La forêt décidue, bien que sa dynamique soit considérée comme moins dépendante de facteurs allogènes (Bormann & Likens, 1979), n'a pas échappé à cette remise en question. Des mécanismes de contrôle à grande échelle tels le feu (Heinselman, 1973) ou le vent (Canham & Loucks, 1984), ou à petite échelle comme les stades d'éclaircies ou *gap phases* (Runkle, 1982), se sont révélés déterminants dans la compréhension de sa dynamique. L'impact du régime des perturbations sur les processus dynamiques en forêt décidue est encore plus marquant dans les écosystèmes fortement contrôlés par l'homme où le milieu est en perpétuel changement (Bormann & Likens, 1979). Cette prépondérance des perturbations d'origine anthropique a pour principale conséquence une diminution de l'influence des facteurs de contrôle biotique, comme la compétition agissant à long terme sur l'organisation des communautés, au profit d'un contrôle externe modulé par la tolérance des espèces aux conditions abiotiques et par leur adaptation à la récurrence des perturbations.

La classification écologique en cours de réalisation pour la Municipalité régionale de comté (M.R.C.) du Haut-Saint-Laurent (Bouchard *et al.*, 1985) offre un outil d'analyse privilégié pour l'étude de cette modification sur les patrons de succession secondaire de la forêt décidue. En effet, tout en étant un territoire fortement agricole, la M.R.C. du Haut-Saint-Laurent possède un bon pourcentage de sa superficie boisée, caractérisée aussi bien par des terres récemment abandonnées et en voie de reforestation que par des forêts matures perturbées localement. Par ailleurs, l'étude multidisciplinaire en cours offre une connaissance abiotique du territoire qui est essentielle comme élément de stratification pour une étude du dynamisme des écosystèmes forestiers. Nous présentons dans cet article l'approche utilisée pour l'étude de la dynamique des communautés forestières de ce secteur, de même que des résultats pour deux séries successioneles caractéristiques de situations abiotiques particulières.

### Description du territoire

La M.R.C. du Haut-Saint-Laurent est située à l'extrémité sud-ouest du Québec et est délimitée par le lac Saint-François au nord et l'État de New-York au sud (fig. 1). Elle comporte deux régions physiographiques: au sud-est, le piémont des Adirondacks, où culmine à 342 mètres d'altitude la colline Covey et, au nord-ouest, une vaste plaine argileuse qui provient de la mer de Champlain. Ces deux ensembles sont reliés par une suite de bourrelets morainiques entrecoupés de zones de décrépidités glaciaires et de remaniements marins plus ou moins intenses (Delage *et al.*, 1985). Le socle rocheux est constitué majoritairement de grès de Potsdam au sud et de dolomie de Beekmantown au nord, et ces roches sédimentaires constituent les éléments dominants des dépôts morainiques du territoire (Globensky, 1981). Les

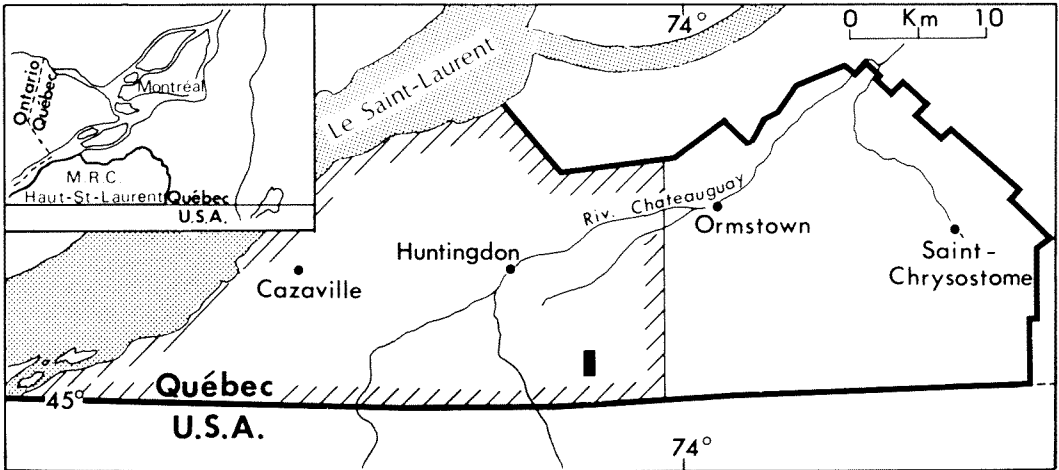


Figure 1. Localisation de la Municipalité régionale de comté (M.R.C.) du Haut-Saint-Laurent et des sites d'échantillonnage. La zone hachurée représente le territoire couvert par un échantillonnage stratifié à choix raisonné, alors que le carré noir indique la zone d'échantillonnage systématique.

luvisols brun-gris, les gleysols et les sols organiques dominent dans la plaine argileuse, alors que les brunisols mélaniques et les podzols humo-ferriques s'observent en abondance dans la zone du piémont des Adirondacks (Clayton *et al.*, 1977; Rowe, 1972).

Le territoire fait partie de la région forestière des Grands Lacs et du Saint-Laurent, section forestière du Haut-Saint-Laurent, caractérisée par une dominance de feuillus sur les sols calcaires profonds et de conifères sur les matériaux minces, acides ou en voie d'érosion (Rowe, 1972). Selon Grandtner (1966), le territoire fait partie du domaine climacique de l'érablière à caryer, caractérisé par la dominance sur les sites mésiques d'érables à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) et par la présence du caryer cordiforme [*Carya cordiformis* (Wang) K. Koch]. Braun (1950), dans sa classification des forêts des États-Unis, caractérise la région américaine adjacente par une dominance de la pruche [*Tsuga canadensis* (L.) Carr.], du pin blanc (*Pinus strobus* L.) et d'espèces nordiques.

## Méthodes

### SOURCE DES DONNÉES

La densité et le diamètre à hauteur de poitrine des espèces arborescentes répertoriées dans 427 quadrats de 10 m × 20 m, répartis dans la portion ouest de la M.R.C. du Haut-Saint-Laurent (fig. 1), ont servi de données de base pour le présent travail. Ces données ont été récoltées dans le cadre d'études menant à la classification écologique de la M.R.C. du Haut-Saint-Laurent (Meilleur, 1986;

Saucier, 1986) et les procédures d'échantillonnage des formes géomorphologiques, des sols et de la végétation sont décrites par Bouchard *et al.* (1985). Mentionnons que l'échantillonnage a été stratifié en fonction des variabilités géomorphologique, pédologique et phytosociologique. La répartition des échantillons dans chacune des strates a été faite par choix raisonné (Cochran, 1977). Une partie des sites d'échantillonnage utilisés (200) provient de l'échantillonnage systématique d'un territoire de 1 km<sup>2</sup>, qui a servi de base à une étude d'analyse spatiale de certaines espèces forestières (Fortin, 1985).

La classification écologique finale de la M.R.C. du Haut-Saint-Laurent n'étant pas encore élaborée, une classification abiotique provisoire basée sur la texture dominante du sol, la pierrosité et le drainage (Commission canadienne de pédologie, 1978) a été utilisée. Une stratification basée sur ces trois variables a servi pour l'étude de la distribution des espèces arborescentes de même que pour l'étude des chronoséquences végétales.

### PROFILS ÉCOLOGIQUES DES ESPÈCES ARBORESCENTES

La constance et la valeur d'importance des espèces arborescentes ont été utilisées pour analyser les profils écologiques (Gounot, 1969) des espèces selon la texture, le drainage et la pierrosité des sites. La constance est définie comme le rapport, en pourcentage, du nombre de stations où l'espèce est présente au nombre total de stations. La valeur d'importance est basée sur la sommation de la surface terrière relative et de la densité relative des individus de plus de 10 cm

de diamètre. Seules les espèces montrant des valeurs élevées pour la valeur d'importance sur l'ensemble des sites sont discutées.

#### CHRONOSÉQUENCES VÉGÉTALES

Pour deux situations abiotiques, soit les sols organiques et les sols à texture de loam sableux ou de sable loameux pierreux et imparfaitement drainés, des ordinations en espace réduit ont été réalisées afin de mettre en évidence les relations successioneuses entre chacune des stations d'échantillonnage. Une première ordination par l'analyse des correspondances (Hill, 1973), à l'aide du logiciel DECORANA développé à l'Université Cornell (Hill, 1979), a été effectuée en utilisant pour chaque station la densité relative des tiges des espèces arborescentes de plus de 1 cm de diamètre.

Dans un deuxième temps, afin d'évaluer le statut dynamique de chaque station et de raffiner l'interprétation des relations entre chacune des stations appartenant à une même situation abiotique, des ordinations basées sur une subdivision des espèces en classes de diamètre ont été réalisées. Cette approche a été développée par Goff & Zedler (1972) et a déjà été utilisée par plusieurs chercheurs (Brisson *et al.*, 1988; Carleton & Maycock, 1978; Carleton & Taylor, 1983; Clayden & Bouchard, 1983; Domon *et al.*, 1986; Enright, 1982; McCune & Allen, 1985). Elle permet, en reliant les différentes classes de diamètre sur les diagrammes d'ordination, la production de vecteurs espèces ou de vecteurs stations qui peuvent être interprétés comme des séries successioneuses (Austin, 1977; Horn, 1981b). Les ordinations par stations-classes de diamètre ont été réalisées selon les mêmes techniques, mais en utilisant trois classes de diamètre (1-10 cm; 10-20 cm; > 20 cm) définies après une analyse de la distribution de fréquence des diamètres observés pour toutes les espèces dans l'ensemble des sites d'échantillonnage (Carleton & Maycock, 1978). Par ailleurs, nous n'avons pas utilisé la densité des tiges inférieures à 1 cm afin de minimiser l'effet de la mortalité différentielle des semis qui varie d'une espèce à l'autre (Enright, 1982).

## Résultats

### PROFILS ÉCOLOGIQUES DES ESPÈCES ARBORESCENTES

Les répartitions des espèces arborescentes du Haut-Saint-Laurent, selon le gradient d'humidité (fig. 2 et 4), montrent un patron semblable à celui des Basses-Terres du Saint-Laurent en Ontario et au Québec (Op de Beeck, 1972), et à un moindre degré, à celui des forêts décidues et mixtes du centre de l'Est du Canada (Lambert & Maycock,

1968) ou de la région appalachienne du Sud québécois (Bouchard & Maycock, 1978). Peu d'espèces participent réellement à la composition des forêts du Haut-Saint-Laurent. Les milieux secs, là où *Quercus rubra* L. pourrait dominer, sont d'ailleurs rares ou inexistantes.

Les forêts du Haut-Saint-Laurent sont caractérisées par un certain nombre d'espèces associées aux forêts matures rencontrées sur l'ensemble des régions adjacentes, telles que *Acer saccharum* ou *Fagus grandifolia* Ehrh., mais leurs dominances, reflétées par leurs valeurs d'importance moyennes, sont plus basses. Par contre, *Tsuga canadensis* montre des valeurs assez élevées. D'un autre côté, les espèces successioneuses, en particulier *Acer rubrum* L., *Populus tremuloides* Michx. et *Betula populifolia* Marsh., sont très bien représentées. Toutefois, par rapport aux autres régions, *Betula papyrifera* Marsh. est une espèce très peu importante dans le Haut-Saint-Laurent.

L'analyse de la distribution de ces espèces, en fonction des dépôts de surface, de la pierrosité et du drainage, permet de mieux comprendre leur agencement dans le Haut-Saint-Laurent.

#### Les espèces de fin de succession

Au moins sept espèces, considérées comme plutôt tardives dans la succession, sont importantes dans les forêts du Haut-Saint-Laurent.

#### *Pinus strobus*

*P. strobus* (fig. 2) est caractérisé par des valeurs d'importance moyennes couvrant l'ensemble du gradient de drainage, s'accroissant graduellement, de 1,9, là où le drainage est très mauvais, à 9,4, pour les bons drainages. Il est mieux représenté dans les trois premières classes texturales (sable à limon) que le dépôt soit pierreux ou non (fig. 3). Cette espèce possède donc une grande amplitude écologique quant au drainage et aux classes texturales, avec une importance plus marquée pour les classes texturales bien drainées. Toutefois, pour la classe texturale intermédiaire, elle se retrouve plus abondamment sur les sols pierreux.

#### *Acer saccharum*

Les valeurs d'importance moyennes sont passablement étalées (fig. 2), atteignant un maximum dans les classes de drainage modérées (18,95). Les sols pierreux sont plus propices à la colonisation d'*Acer saccharum* (fig. 3).

L'ensemble des érablières du Haut-Saint-Laurent appartenant au domaine climacique de l'érablière à *Carya cordiformis*, il est intéressant de noter les faibles valeurs d'importance

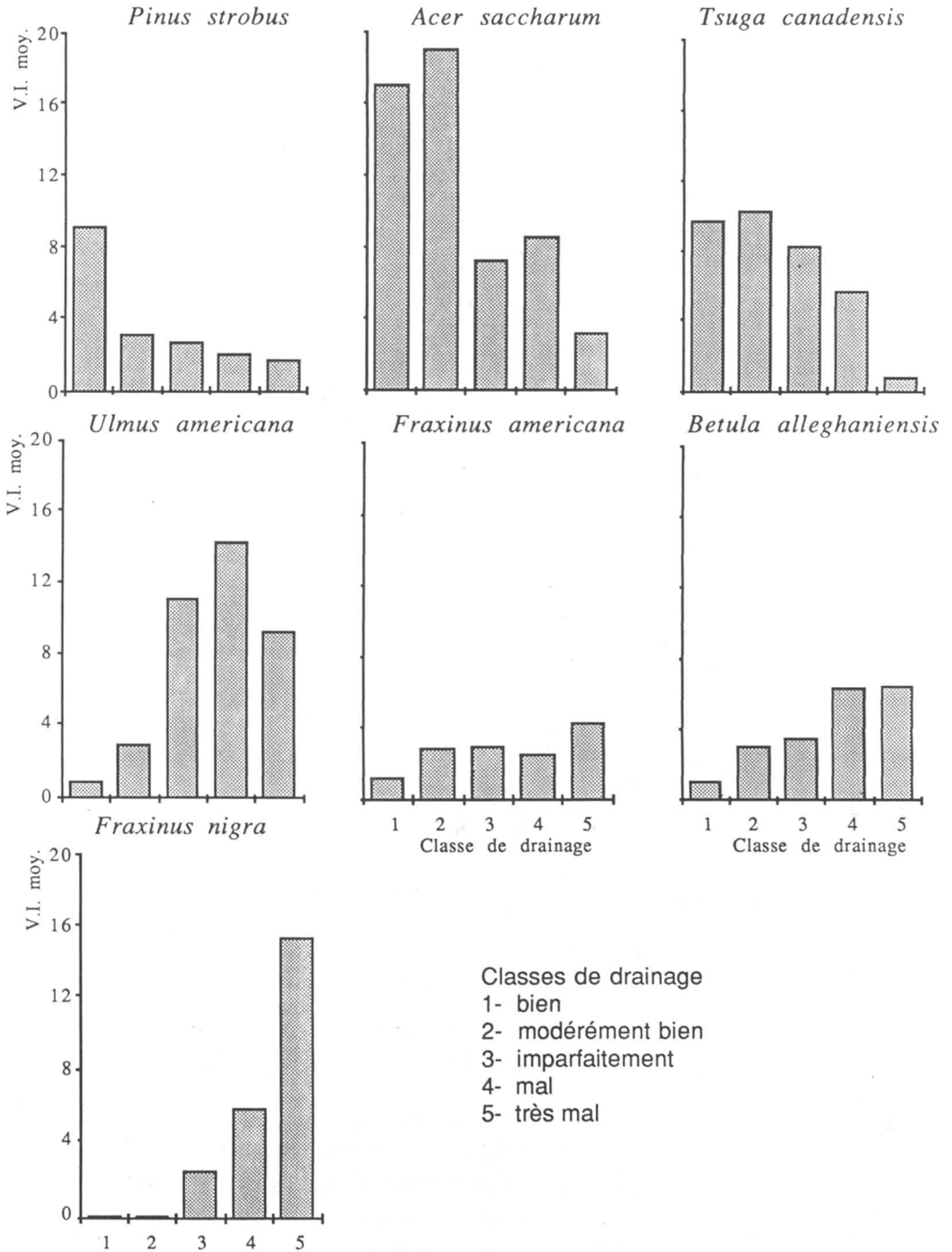


Figure 2. Valeurs d'importance moyennes des espèces arborescentes de fin de succession selon la classe de drainage.



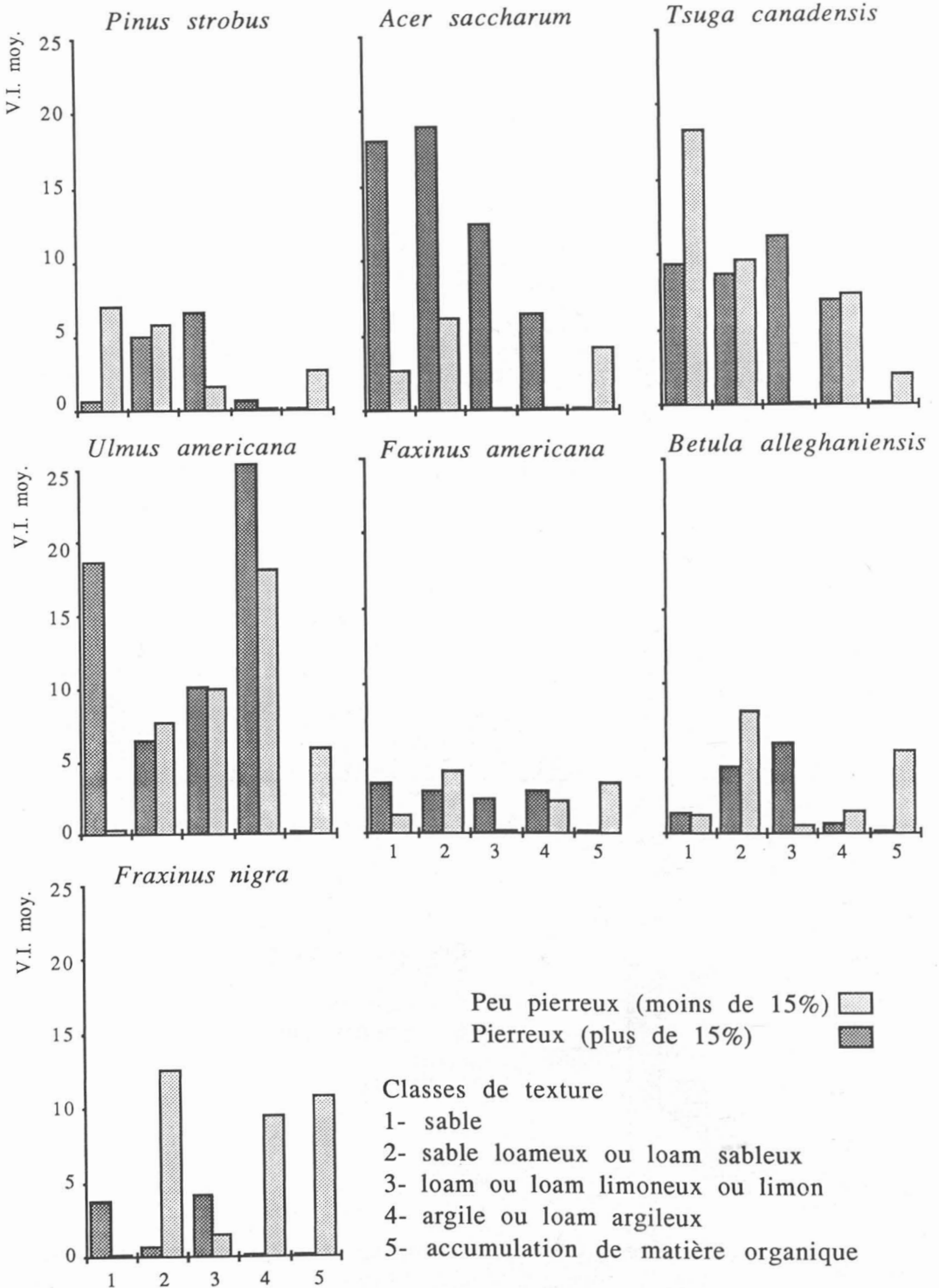


Figure 3. Valeurs d'importance moyennes des espèces arborescentes de fin de succession selon la classe texturale et la pierrosité.

moyennes d'*Acer saccharum*, le long du gradient de drainage (bon : 2,5; modéré : 2,2; imparfait : 0,5; mauvais : 0,3; très mauvais : 0,0). D'ailleurs, selon Domon *et al.* (1986), cette espèce est associée aux perturbations locales, sa régénération étant plus importante dans les communautés où elle est peu abondante ou absente de la strate arborescente. En résumé, *Acer saccharum* est une espèce douée d'une grande amplitude écologique et particulièrement bien adaptée aux drainages bons et modérés de même qu'aux sols pierreux.

#### *Tsuga canadensis*

Sauf pour les sols très mal drainés, *Tsuga canadensis* est une espèce assez bien répartie dans les autres classes de drainage, avec des valeurs d'importance moyennes allant de 6,0 à 9,8 (fig. 2). Elle rejoint sa valeur maximum sur les sols sableux peu pierreux (fig. 3), de drainage bon. Par opposition à *Acer saccharum*, *Tsuga canadensis* ne semble pas être aussi bien relié à la pierrosité des dépôts de surface. De plus, *Tsuga canadensis*, même dans les classes de drainage modéré et bon, est une espèce beaucoup plus importante que *Fagus grandifolia* (bon : 2,5; modéré : 3,0; imparfait : 0,6; mauvais : 0,3; très mauvais : 0,0). De cette première analyse, il se dégage qu'*Acer saccharum* et *Tsuga canadensis* sont les deux espèces de fin de succession les plus importantes pour plusieurs dépôts de surface répartis dans quelques classes de drainage.

#### *Ulmus americana*

*U. americana* L. est une espèce relativement importante sur l'ensemble des classes texturales (fig. 3) surtout là où les drainages varient d'imparfait à très mauvais (fig. 2). Elle caractérise les textures argileuses ou de loam argileux (fig. 3).

#### *Fraxinus americana*

Les valeurs d'importance moyennes varient peu selon les classes de drainage (bon : 1,3; modéré : 2,7; imparfait : 2,8; mauvais : 2,3; très mauvais : 2,9) (fig. 2). Il en est de même pour les classes texturales, et la pierrosité (fig. 3). *Fraxinus americana* L. est donc une espèce possédant une grande amplitude écologique, surtout en comparaison avec *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., une espèce colonisant avant tout les sols imparfaitement à mal drainés (bon : 0,0; modéré : 0,02; imparfait : 6,2; mauvais : 3,6; très mauvais : 3,4).

#### *Betula alleghaniensis*

*B. alleghaniensis* Britton (fig. 2) est caractérisé par des valeurs d'importance moyennes croissant graduellement de 1,3 à 6,5, le long du gradient de drainage. Cette espèce est particulièrement bien adaptée aux habitats mal drainés, là où possiblement des micro-climats plus frais prévalent.

#### *Fraxinus nigra*

Les valeurs d'importance moyennes augmentent le long du gradient de drainage, atteignant 14,4 (fig. 2). Tout en ayant une distribution générale semblable à *Betula alleghaniensis*, *Fraxinus nigra* Marsh. s'en distingue surtout par des valeurs d'importance moyennes assez élevées là où les sols sont très mal drainés. *Fraxinus nigra* est une espèce importante sur plusieurs classes texturales généralement peu pierreuses (fig. 3) caractérisées par des drainages mauvais à très mauvais.

#### Les espèces de début de succession

Quatre espèces, considérées plutôt successioneuses, contribuent de façon significative au couvert forestier des forêts du Haut-Saint-Laurent.

#### *Acer rubrum*

Les valeurs d'importance moyennes sont passablement élevées dans les différentes classes (de 9,7 à 19,7) (fig. 4). La distribution des valeurs d'importance suggère qu'*Acer rubrum* peut coloniser la plupart des classes texturales, quels que soient les drainages (fig. 5). Cette espèce est particulièrement importante sur les sables loameux ou loam sableux, pierreux, de même que sur les sols organiques. *Acer rubrum* est donc une espèce successioneuse largement distribuée dans les forêts du Haut-Saint-Laurent.

#### *Populus tremuloides*

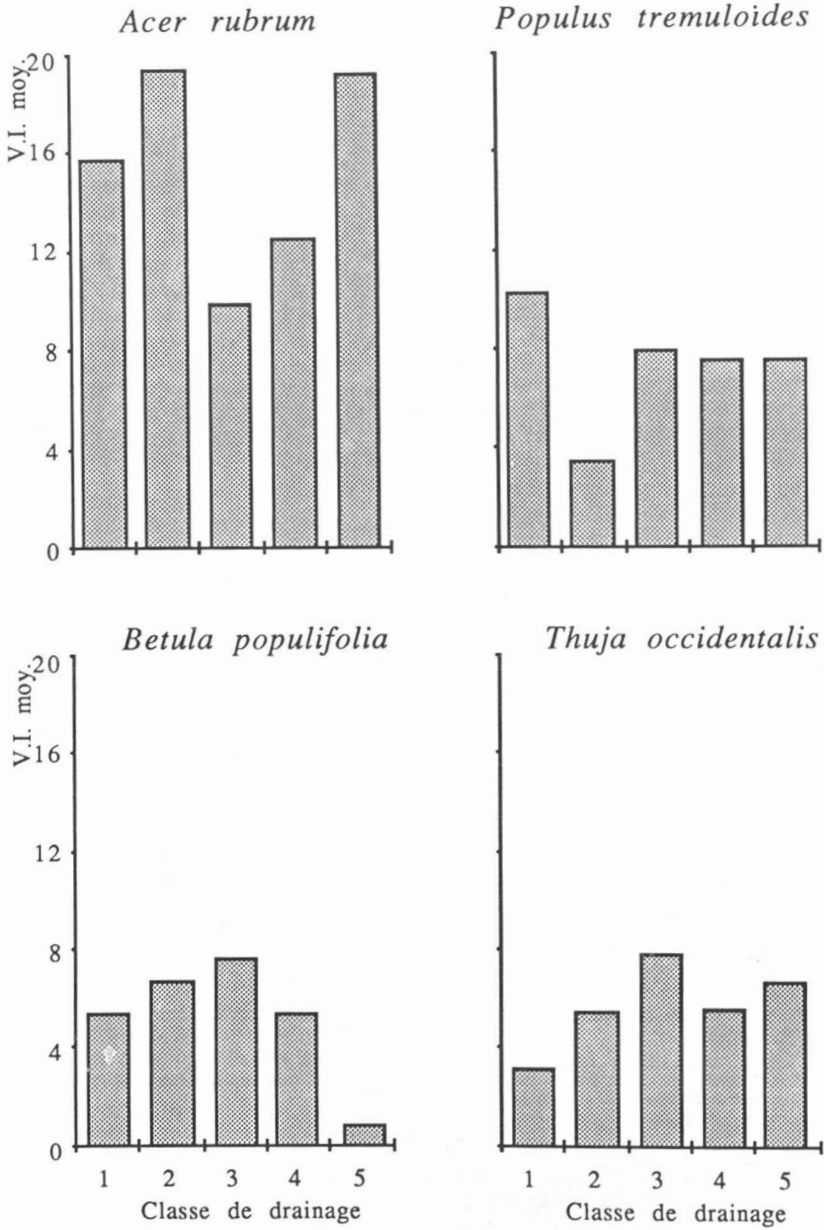
*P. tremuloides* possède des valeurs d'importance moyennes moins élevées qu'*Acer rubrum* (fig. 4), mais il est également assez bien distribué dans les cinq classes de drainage. À l'instar d'*Acer rubrum*, il peut coloniser la plupart des classes texturales, étant plus prépondérant sur les sables et les argiles ou loam argileux peu pierreux (fig. 5). Ses valeurs d'importance élevées pour une classe texturale et une classe de drainage correspondent souvent à une faible valeur pour *Acer rubrum* et vice-versa.

#### *Betula populifolia*

Tout comme *Acer rubrum* et *Populus tremuloides*, *Betula populifolia* varie peu selon les classes de drainage, sauf pour les sols très mal drainés (fig. 4). Il peut coloniser la plupart des classes texturales rejoignant son maximum sur les sables pierreux (fig. 5).

#### *Thuja occidentalis*

Tout comme les trois espèces précédentes, *Thuja occidentalis* L. est assez bien distribué le long du gradient de drainage (fig. 4). Quoique *Thuja occidentalis* puisse coloniser plusieurs classes texturales, il obtient une valeur d'impor-



Classes de drainage  
1- bien  
2- modérément bien  
3- imparfaitement  
4- mal  
5- très mal

Figure 4. Valeurs d'importance moyennes des espèces arborescentes successioneelles selon la classe de drainage.

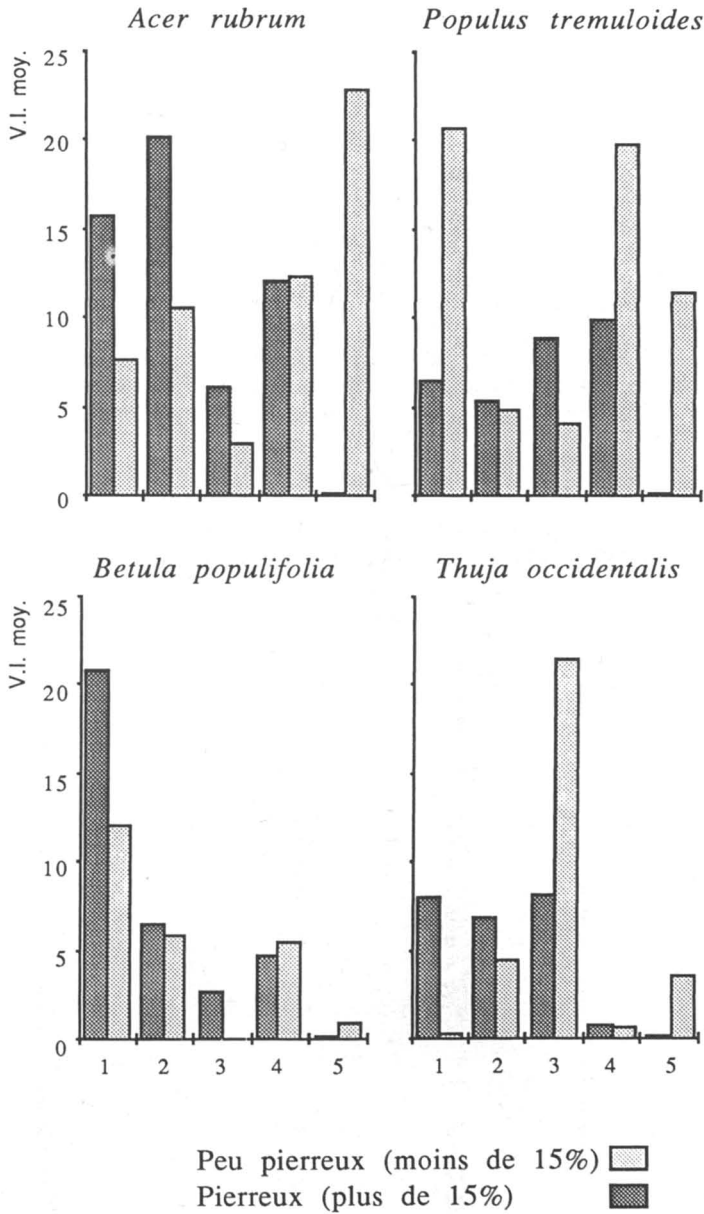


Figure 5. Valeurs d'importance moyennes des espèces arborescentes successioneelles selon la classe texturale et la pierrosité.

tance moyenne supérieure à 20 sur les loams, les loams limoneux et les limons peu pierreux (fig. 5).

#### CHRONOSÉQUENCES VÉGÉTALES

##### Sols organiques

Ce groupe est formé de l'ensemble des stations où les sols comportaient plus de 40 cm de matière organique et qui présentaient un drainage mauvais ou très mauvais. Les sols organiques sont associés aux dépôts de fusion glaciaire ayant produit un relief plat ou en dépression, tels les chenaux de fusion glaciaire et les cuvettes de décrépitude (*kettles*) (Delage *et al.*, 1985). Les terres noires associées aux vastes dépressions de la plaine argileuse sont généralement non boisées (Jean

& Bouchard, 1987) et ne sont donc pas incluses dans l'analyse.

Vingt-quatre espèces arborescentes ont été répertoriées pour cette situation abiotique dans 24 stations d'échantillonnage (tableau I). Trois espèces sont clairement dominantes avec des valeurs d'importance et de constance élevées: *Acer rubrum*, *Fraxinus nigra* et *Betula alleghaniensis*. *Ulmus americana*, *Thuja occidentalis* et *Tsuga canadensis* montrent, pour leur part, des constances élevées.

L'ordination par l'analyse des correspondances sans subdivision en classes de diamètre (fig. 6A) montre la présence de trois groupes principaux de stations. Le premier, en bas à gauche, est repré-

TABLEAU I

Constances (CST) et valeurs d'importance (V.I.) moyennes des espèces arborescentes pour les échantillons appartenant aux sols organiques et aux sols loameux, pierreux et imparfaitement drainés

	Sols organiques		Sols loameux	
	CST (%)	V.I. (%)	CST (%)	V.I. (%)
<i>Abies balsamea</i>	33	2,3	3	0,0
<i>Acer negundo</i>	—	—	6	1,2
<i>Acer rubrum</i>	83	22,8	81	11,3
<i>Acer saccharinum</i>	8	2,6	3	0,0
<i>Acer saccharum</i>	33	2,3	66	9,1
<i>Betula alleghaniensis</i>	79	11,6	41	3,5
<i>Betula papyrifera</i>	8	0,2	—	—
<i>Betula populifolia</i>	42	0,9	66	11,0
<i>Carpinus caroliniana</i>	25	0,0	26	0,2
<i>Carya cordiformis</i>	8	0,0	19	0,6
<i>Fagus grandifolia</i>	4	0,0	19	0,1
<i>Fraxinus americana</i>	50	2,6	63	2,3
<i>Fraxinus nigra</i>	67	11,8	19	5,6
<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	33	2,5	9	0,4
<i>Juglans cinerea</i>	—	—	6	0,6
<i>Larix laricina</i>	—	—	3	0,0
<i>Malus pumila</i>	—	—	9	0,0
<i>Ostrya virginiana</i>	8	0,0	38	0,9
<i>Picea glauca</i>	—	—	3	0,4
<i>Pinus strobus</i>	17	2,3	19	5,6
<i>Populus balsamifera</i>	13	1,4	34	8,8
<i>Populus grandidentata</i>	—	—	9	3,9
<i>Populus tremuloides</i>	38	11,1	34	8,8
<i>Prunus pensylvanica</i>	—	—	19	0,9
<i>Prunus serotina</i>	8	0,0	47	0,9
<i>Pyrus decora</i>	—	—	3	0,0
<i>Quercus macrocarpa</i>	—	—	9	0,7
<i>Rhus typhina</i>	4	0,0	—	—
<i>Salix alba</i>	—	—	3	0,7
<i>Salix bebbiana</i>	—	—	9	0,7
<i>Tilia americana</i>	42	5,1	50	2,6
<i>Thuja occidentalis</i>	67	3,9	38	8,2
<i>Tsuga canadensis</i>	71	2,4	63	11,6
<i>Ulmus americana</i>	79	5,9	59	11,3
<i>Ulmus rubra</i>	4	0,0	—	—

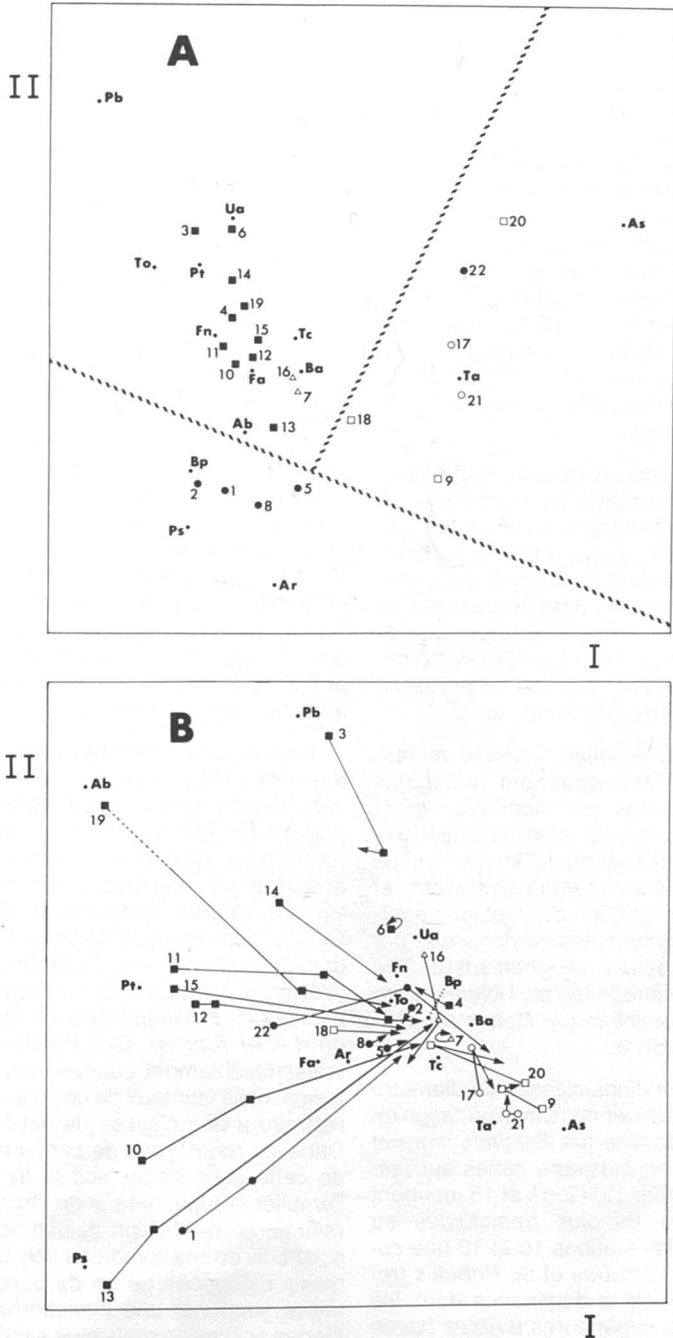


Figure 6. Ordination en espace réduit des sites sur matière organique selon l'analyse des correspondances: A) analyse basée sur la distribution des espèces arborescentes sans subdivision des tiges en classes de diamètre; B) analyse basée sur la distribution des espèces arborescentes subdivisées en trois classes de diamètre des tiges. Ab: *Abies balsamea*; Ar: *Acer rubrum*; As: *Acer saccharum*; Ba: *Betula alleghaniensis*; Bp: *Betula populifolia*; Fa: *Fraxinus americana*; Fn: *Fraxinus nigra*; Pb: *Populus balsamifera*; Ps: *Pinus strobus*; Pt: *Populus tremuloides*; Ta: *Tilia americana*; Tc: *Tsuga canadensis*; To: *Thuja occidentalis*; Ua: *Ulmus americana*. Espèces dominantes: ■ *Thuja occidentalis* et *Fraxinus nigra*; □ *Fraxinus nigra*; ● *Acer rubrum*; ○ *Acer saccharum* et *Tsuga canadensis*; △ *Betula alleghaniensis*.

senté par des stations fortement dominées par *Acer rubrum*. Le deuxième, en haut à gauche, est composé de stations co-dominées par *Fraxinus nigra* et *Thuja occidentalis*. La portion droite du diagramme présente un ensemble de stations très diversifiées montrant des proportions variables d'*Acer saccharum*, de *Betula alleghaniensis*, de *Tilia americana* L. et de *Tsuga canadensis*. Deux stations dominées par *Betula alleghaniensis* font le pont entre ce groupe de stations et le précédent. Deux autres stations dominées par *Acer saccharinum* L. occupant la même situation abiotique ont été soustraites de l'analyse d'ordination à cause de leur caractère unique. Il semble que la présence de l'érable argenté dans ce type de milieu soit liée à des inondations prolongées auxquelles cette espèce est bien adaptée.

L'ordination des espèces les plus abondantes, sur le même plan d'ordination, confirme cette distribution générale en montrant l'isolement d'*Acer rubrum* dans le premier groupe, la forte dominance de *Populus tremuloides* et de *Thuja occidentalis* en haut du diagramme, la position centrale de *Betula alleghaniensis*, de *Fraxinus americana*, de *F. nigra*, de *Tsuga canadensis* et d'*Ulmus americana* et, complètement à droite, la présence d'*Acer saccharum* et de *Tilia americana*.

En résumé, cette première analyse montre deux phénomènes: (1) l'isolement relatif des communautés dominées par *Acer rubrum* et (2) une série successioneuse selon le premier axe, reliant les deux autres groupes en partant de communautés dominées par *Thuja occidentalis* et *Fraxinus nigra* accompagnés de *Populus tremuloides* vers des communautés co-dominées par *Acer saccharum*, *Betula alleghaniensis*, *Tilia americana* et *Tsuga canadensis* par l'intermédiaire de communautés dominées par *Betula alleghaniensis* ou *Fraxinus nigra*.

L'ordination par stations-classes de diamètre (fig. 6B) permet de raffiner cette interprétation en divisant le groupe dominé par *Fraxinus nigra* et *Thuja occidentalis* en plusieurs séries successioneuses. Les stations 11, 12, 14 et 15 montrent une dominance de *Populus tremuloides* au stade arborescent, les stations 10 et 13 une co-dominance de *Pinus strobus* et de *Populus tremuloides*, la station 19 la dominance dans les classes de diamètre supérieures d'*Abies balsamea* (L.) Mill. et la station 3 de *Populus balsamifera* L. Toutes convergent vers le centre du diagramme caractérisé par une dominance de *Thuja occidentalis* et de *Fraxinus nigra* dans la strate des gaulis, avec une représentation importante quoique plus faible de *Betula alleghaniensis* et de *Tsuga canadensis*. Ces dernières espèces deviennent même très abondantes dans la strate des

semis, non représentée dans le diagramme d'ordination. Tous ces vecteurs, longs et linéaires, convergent vers le centre de l'ordination et représentent ainsi un changement rapide de la composition en espèces à chacune des strates.

Les communautés dominées par *Acer rubrum* (stations 2, 5 et 8) sont concentrées au centre de l'ordination formant des vecteurs courts, démontrant ainsi une homogénéité des classes de diamètre et le peu de changements en cours dans ces communautés. Deux vecteurs font exception: la station 1 montre un départ en *Pinus strobus* et converge vers le centre de l'ordination; la station 22 montre un vecteur allongé qui se poursuit jusqu'aux communautés dominées par des espèces arrivant plus tardivement dans la succession à droite de l'ordination. Ces dernières montrent des vecteurs plus ou moins circulaires représentant des forêts en équilibre relatif dominées par *Acer saccharum*, *Betula alleghaniensis*, *Tilia americana* et *Tsuga canadensis*. Aucun vecteur ne fait réellement le lien entre ces communautés plus stables et les trois forêts de *Fraxinus nigra* et de *Thuja occidentalis*. Bien que les stations dominées par *Betula alleghaniensis* ou *Fraxinus nigra* soient en position intermédiaire, l'orientation des vecteurs ne montre pas de tendances claires.

Un diagramme-synthèse (fig. 7) résume les informations disponibles sur les chronoséquences caractéristiques des sols organiques. Quatre espèces montrent un potentiel d'invasion et de colonisation rapide des sites, suite à des perturbations majeures: *Abies balsamea*, *Pinus strobus*, *Populus balsamifera* et *P. tremuloides*. Ces espèces perdent rapidement leur dominance dans la strate inférieure au profit des espèces plus tolérantes, formant alors des communautés à dominance de *Fraxinus nigra*, de *Thuja occidentalis* ou d'*Acer rubrum*. Ces dernières espèces ont vraisemblablement colonisé les sites en même temps, mais leur taux de croissance plus faible les restreint à des classes de diamètre plus faible. Dans les deux types de communautés résultant de cette succession, soit la frênaie à cèdre et l'érablière rouge, le taux de changement semble ralentir. Bien que l'on puisse observer, dans le sous-bois de ces communautés, des semis ou des gaulis d'espèces de fin de succession, rien ne laisse supposer une évolution rapide vers des stades successioneux plus avancés.

Éventuellement, les espèces de la frênaie à cèdre de même que celles de l'érablière rouge seront remplacées par des espèces dont la longévité et les aptitudes compétitives sont plus élevées. Cette transition, en ce qui regarde l'érable rouge, est illustrée par le vecteur de la station 22. Bien qu'aucun vecteur ne montre cette transition



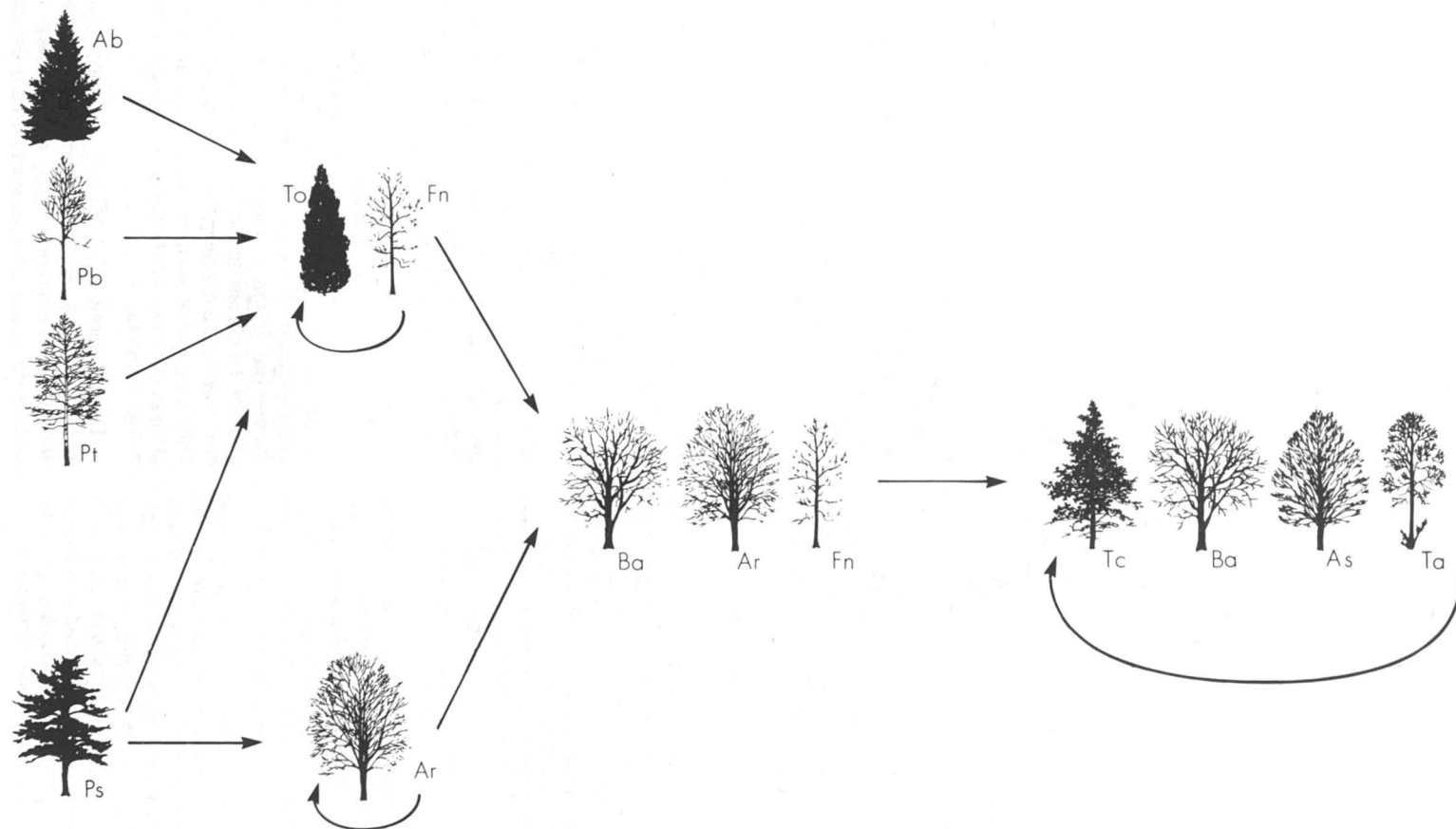


Figure 7. Modèle des chronoséquences forestières sur les sols organiques dans la Municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent. Ab: *Abies balsamea*; Ar: *Acer rubrum*; As: *Acer saccharum*; Ba: *Betula alleghaniensis*; Fn: *Fraxinus nigra*; Pb: *Populus balsamifera*; Ps: *Pinus strobus*; Pt: *Populus tremuloides*; Ta: *Tilia americana*; Tc: *Tsuga canadensis*; To: *Thuja occidentalis*.

pour la frêne noire à cèdre, la mortalité massive de cèdres de faible hauteur sous la couverture arborée de *Fraxinus nigra* a pu être observée sur le terrain dans des situations abiotiques semblables. Ce type de transition produirait des communautés où le frêne est encore abondant, mais où le cèdre ne joue plus qu'un rôle mineur dans la strate inférieure. La suite de la succession ne peut qu'être déduite de la position relative des stations sur le plan d'ordination, le faible taux de changement ne permettant pas son interprétation à l'aide des vecteurs. On remarque le passage d'une communauté dominée par des espèces missionnelles comme *Acer rubrum*, *Betula alleghaniensis* et *Fraxinus nigra*, vers une communauté relativement stable à laquelle participent *Acer saccharum*, *Betula alleghaniensis*, *Tilia americana* et *Tsuga canadensis*. Aucune des stations situées à la droite de l'ordination n'est cependant exempte de perturbations depuis très longtemps et la relative abondance de chacune des espèces est fonction du type de coupes partielles qui ont eu lieu. Une projection dans l'avenir, compte tenu des conditions abiotiques des sites et de l'omniprésence de *Tsuga canadensis* dans le sous-bois, nous porte à croire que le stade final de cette chronoséquence serait la prucheraie, étant donné la grande tolérance de cette espèce à l'ombre (Woods, 1984).

#### Sols loameux, pierreux et imparfaitement drainés

Cette situation abiotique est associée aux formes géomorphologiques d'origine glaciaire sur le territoire de la M.R.C. du Haut-Saint-Laurent. Celles-ci comprennent surtout les versants des bourrelets morainiques et les rebords de formes de fusion glaciaire, telles les chenaux et les cuvettes de décrépitude. Ces formes ont été peu ou pas remaniées par la mer de Champlain comme l'attestent leur texture et leur pierrosité élevée. La pente est généralement faible, régulière ou concave (Delage *et al.*, 1985).

Trente-deux espèces arborescentes ont été répertoriées dans 32 stations d'échantillonnage. *Acer rubrum*, *A. saccharum*, *Ulmus americana*, *Fraxinus americana*, *Betula populifolia* et *Tsuga canadensis* ont, dans l'ordre, les constances les plus élevées dans ce type d'habitat (tableau I).

L'ordination par l'analyse des correspondances sans subdivision en classes de diamètre (fig. 8A) montre la présence de 5 grands types de communautés placées selon deux séries successives. La première, dans la portion inférieure du graphique, comprend un ensemble de stations où sont présents, avec des abondances variables du haut vers le bas, *Populus tremuloides*, *Thuja occidentalis* et *Betula populifolia*. En haut de l'or-

ordination, on observe de droite à gauche les stations dominées par *Ulmus americana* et *Fraxinus americana*, suivies de stations dominées par *Acer saccharum* ou *A. rubrum* et des stations co-dominées par *Tsuga canadensis* et *Acer saccharum*.

L'ordination par stations-classes de diamètre (fig. 8B) illustre les liens entre ces différents regroupements. Ainsi, on peut identifier trois séries successives caractérisées par des vecteurs longs qui convergent vers les forêts plus stables, lesquelles montrent des vecteurs courts et circulaires à gauche de l'ordination. La première série, représentée par les stations 6, 16, 27 et 28, montre une dominance de *Populus tremuloides* dans la strate arborescente et une dominance de *Betula populifolia* et, dans une moindre mesure, d'*Acer rubrum* dans les classes inférieures à 10 cm. La station 25, dominée par *Acer saccharum*, fait le lien entre ce type de communauté et les stations plus climaciques alors que la station 26 montre une évolution rapide du *Populus tremuloides* vers *Acer saccharum*, sans transition en *Betula populifolia* et *Acer rubrum*. Les stations 9, 32 et 5 montrent une dominance de *Pinus strobus* dans la strate arborescente supérieure et de *Thuja occidentalis* dans les classes de diamètre inférieur, la station 11 établissant le lien entre ce type de communauté et l'érablière rouge.

Les stations 1, 10 et 14 montrent le passage d'une dominance de *Ulmus americana* à une dominance de *Fraxinus americana* à mesure que l'on passe des classes de diamètre élevé aux classes inférieures; la station 3, très jeune avec aucun individu de plus de 10 cm, est complètement dominée par *Ulmus americana*. Les stations 2 et 13 montrent la même tendance, mais avec un passage rapide à une dominance d'*Acer saccharum*, alors que les stations 23 et 31 font le lien entre les communautés dominées par *Ulmus americana* et *Fraxinus americana* et les communautés plus climaciques co-dominées par *Tsuga canadensis* et *Acer saccharum*.

Une autre série successives est représentée par les stations 20 et 8 qui montrent une transition entre la dominance de *Populus grandidentata* Michx. et des communautés dominées par *Tsuga canadensis* et/ou *Acer saccharum*. La classe de diamètre supérieur de ces deux vecteurs a été réinsérée a posteriori dans le diagramme d'ordination, vu qu'une première analyse l'incluant avait causé une agrégation des autres vecteurs.

Deux stations (7 et 15) sont dominées dans toutes les strates par *Acer rubrum* et montrent des vecteurs qui reviennent sur eux-mêmes. La gauche du diagramme est occupée par des sta-

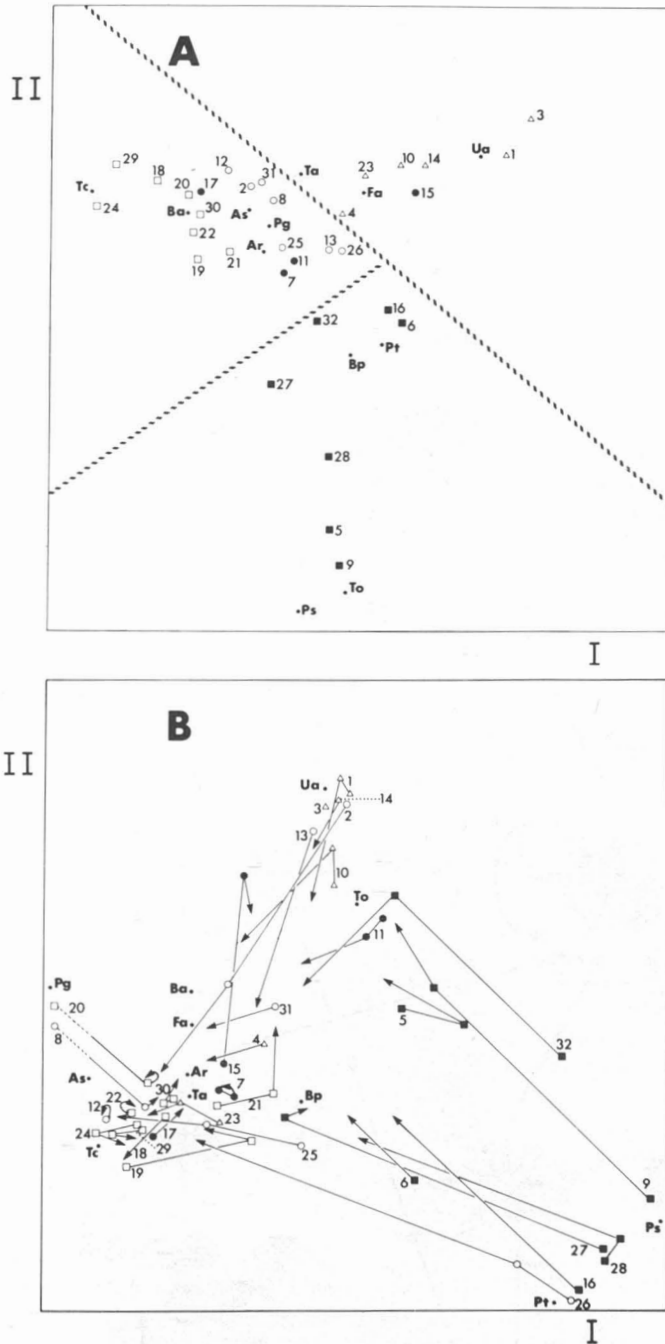


Figure 8. Ordination en espace réduit des sites sur sols loameux, pierreux et imparfaitement drainés selon l'analyse des correspondances: A) analyse basée sur la distribution des espèces arborescentes sans subdivision des tiges en classes de diamètre; B) analyse basée sur la distribution des espèces arborescentes subdivisées en trois classes de diamètre des tiges. Ar: *Acer rubrum*; As: *Acer saccharum*; Ba: *Betula alleghaniensis*; Bp: *Betula populifolia*; Fa: *Fraxinus americana*; Fn: *Fraxinus nigra*; Pg: *Populus grandidentata*; Ps: *Pinus strobus*; Pt: *Populus tremuloides*; Ta: *Tilia americana*; Tc: *Tsuga canadensis*; To: *Thuja occidentalis*; Ua: *Ulmus americana*. Espèces dominantes: ■ *Thuja occidentalis*, *Betula populifolia* et *Populus tremuloides*; □ *Tsuga canadensis*; ● *Acer rubrum*; ○ *Acer saccharum*; △ *Ulmus americana* et *Fraxinus nigra*.

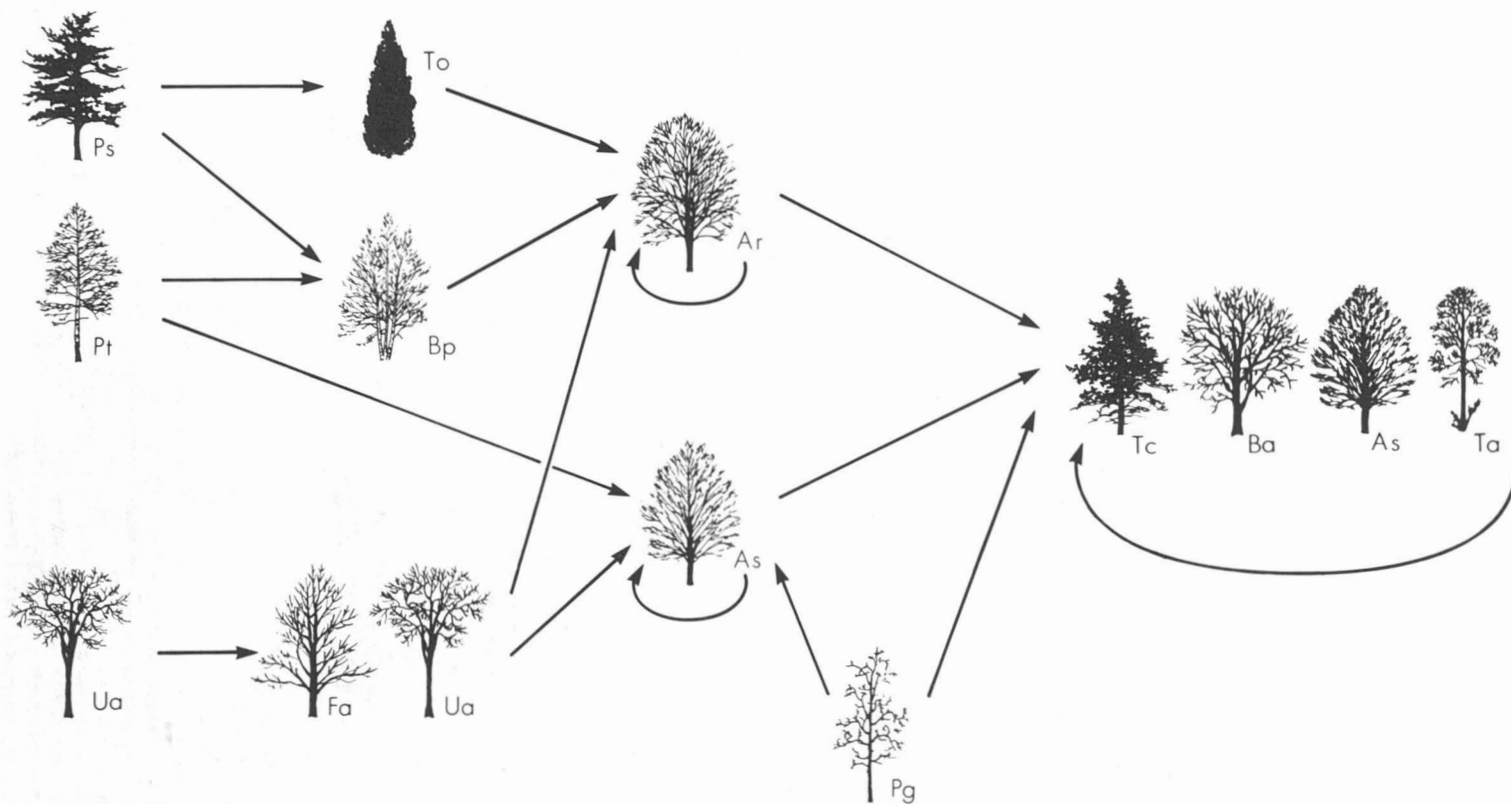


Figure 9. Modèle des chronoséquences forestières sur les sols loameux, pierreux et imparfaitement drainés dans la Municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent. Ar: *Acer rubrum*; As: *Acer saccharum*; Ba: *Betula alleghaniensis*; Bp: *Betula populifolia*; Fa: *Fraxinus americana*; Pg: *Populus grandidentata*; Ps: *Pinus strobus*; Pt: *Populus tremuloides*; Ta: *Tilia americana*; Tc: *Tsuga canadensis*; To: *Thuja occidentalis*; Ua: *Ulmus americana*.

tions co-dominées ou dominées par *Acer saccharum* et *Tsuga canadensis* qui présentent des vecteurs dont la forme est surtout fonction de l'intensité des perturbations locales ayant influencé ces communautés. Deux vecteurs (stations 17 et 21) montrent même des séries régressives vers une dominance d'*Acer rubrum* et de *Thuja occidentalis*.

La figure 9 résume, de façon synthétique, les différentes séries successioneuses mises en évidence par l'analyse des ordinations. Quatre espèces montrent des aptitudes à une colonisation rapide des sites après perturbation, soit *Pinus strobus*, *Populus tremuloides*, *Ulmus americana* et *Populus grandidentata*. Cette dernière semble liée à des perturbations de moindre importance dans des communautés de fin de succession, par opposition aux autres espèces qui sont reconnues pour occuper rapidement des sites fortement perturbés, telles les friches. Trois espèces successioneuses apparaissent comme étant plus tardives soit *Thuja occidentalis*, *Betula populifolia* et *Fraxinus americana*. Cependant, tout comme dans le cas des sols organiques, ce phénomène de retard peut s'expliquer par une croissance différentielle, leur arrivée dans le milieu pouvant être synchronisée avec les espèces mentionnées précédemment.

La dominance d'*Acer rubrum* ou d'*A. saccharum* semble caractériser par la suite des stades relativement stables. L'érablière rouge est associée aux séries du *Thuja occidentalis* et du *Betula populifolia* alors que l'érablière à sucre provient de communautés dominées par *Ulmus americana* et *Fraxinus americana* et, dans une moindre mesure, par *Acer rubrum*. Ces deux voies successioneuses assez bien délimitées tendent à démontrer l'importance de la composition floristique initiale sur la rapidité de la succession et le type de chronoséquence observée. On remarquera aussi que les espèces participant à la série de l'éclaircie sont des espèces possédant des aptitudes clairement successioneuses et qui ne s'observent que très peu, mis à part *Pinus strobus* avec sa grande longévité, dans les communautés matures. À l'opposé, la série de l'éclaircie à sucre comporte des espèces omniprésentes dans les communautés forestières matures du secteur. Ces deux voies successioneuses convergent éventuellement vers une communauté relativement stable co-dominée par *Tsuga canadensis* et *Acer saccharum*.

## Discussion

### PROFILS ÉCOLOGIQUES

Il ressort de l'analyse du profil écologique des espèces arborescentes, selon la texture des sols,

la pierrosité et le drainage, que les espèces de fin de succession, tout en ayant une répartition de leur dominance structurée en fonction des principaux gradients environnementaux, montrent des amplitudes écologiques très larges. La zone mésique montre plusieurs superpositions dont la plus importante est sans doute la présence simultanée, et avec de fortes abondances, d'*Acer saccharum* et de *Tsuga canadensis*. Cette dernière constatation remet en cause l'appartenance de ce territoire au domaine climacique de l'érablière à caryer (Grandtner, 1966). En effet, *Tsuga canadensis*, de par sa longévité élevée, sa grande tolérance à l'ombre et l'impact mécanique et allélopathique de sa litière, est une espèce reconnue pour son aptitude compétitrice et la stabilité de sa dominance au stade climacique. Sa coexistence avec des espèces comme *Acer saccharum* et *Fagus grandifolia* serait fonction du taux de reproduction plus élevé de ces dernières (Woods, 1979, 1984). Un stade climacique dominé par *Tsuga canadensis* a d'ailleurs été proposé pour le secteur du lac George dans l'État de New-York, au sud de la M.R.C. du Haut-Saint-Laurent (Nicholson *et al.*, 1979). Dans ce contexte, la dominance actuelle d'*Acer saccharum* dans plusieurs sites pourrait être en partie liée au potentiel reproductif limité de *Tsuga canadensis*, causé par un morcellement élevé du milieu forestier et par une forte récurrence des perturbations d'origine anthropique (Rogers, 1978). Une étude plus détaillée des forêts demeurées intactes depuis la colonisation pourrait permettre de corroborer cette hypothèse.

L'analyse met aussi en évidence la dominance occasionnelle d'espèces compagnes des forêts matures comme *Betula alleghaniensis* et *Ulmus americana* qui, à l'occasion des ouvertures créées par les coupes forestières ou le défrichement, augmentent leur abondance et leur amplitude écologique.

Par opposition aux espèces de fin de succession, les espèces successioneuses ne possèdent généralement pas de patrons de distribution aussi distinctifs en relation avec les gradients écologiques. Ceci est particulièrement vrai pour les deux espèces les plus abondantes, *Acer rubrum* et *Populus tremuloides*. Par ailleurs, sauf pour les mauvais drainages, *Betula populifolia* montre lui aussi une grande amplitude écologique. Il en est de même pour *Thuja occidentalis*, bien que cette espèce montre une préférence pour les zones humides où elle forme à l'occasion des communautés relativement stables. Ce manque de ségrégation des espèces successioneuses, selon les gradients de l'environnement, contraste avec ce qui a pu être observé dans des écosystèmes naturels contrôlés par une dynamique de perturba-

tions catastrophiques. En effet, Bergeron & Bouchard (1984) et Bergeron *et al.* (1985) ont pu montrer une ségrégation des espèces successioneuses après feu, selon un gradient complexe de drainage et de texture des sols dans la forêt boréale d'Abitibi. L'absence d'une évolution à long terme vis-à-vis les perturbations de type anthropique pourrait être la cause de la distribution peu structurée des espèces successioneuses dans la M.R.C. du Haut-Saint-Laurent.

#### LES CHRONOSÉQUENCES VÉGÉTALES

Les résultats présentés pour deux situations abiotiques différentes démontrent l'importance de l'intensité des perturbations et de la disponibilité de la régénération locale sur les types de successions secondaires observés. Ainsi, plus la perturbation est intense, plus on aura tendance à s'éloigner d'une composition en espèces associées aux forêts matures.

Par ailleurs, la rapidité avec laquelle la communauté reviendra à sa situation d'origine, soit sa résilience (*sensu* Leps *et al.*, 1982), est fonction du succès des espèces de fin de succession à réenvahir le site. En milieu à dominance forestière, là où la présence d'espèces comme *Tsuga canadensis* ou *Acer saccharum* est élevée, les communautés montrent une résilience rapide, que ce soit par une régénération végétative rapide, suite aux coupes forestières (Brisson *et al.*, 1988), par un apport élevé de graines, ou par le développement de la régénération établie avant la coupe. La résilience pourrait y être importante, même si le site est fortement perturbé, comme le montre la présence de vecteurs successioneux linéaires et longs, reliant une dominance d'espèces successioneuses à une dominance d'espèces de forêts matures sur les diagrammes d'ordination.

À l'opposé, en milieu plus morcelé, où la présence des espèces de fin de succession est plus faible et où les perturbations sont plus intenses et de plus grande superficie, on assiste à des successions beaucoup plus longues. Dans ce contexte, la résilience est fonction des espèces qui colonisent le site au départ, la dominance de l'une ou l'autre étant surtout liée à la présence locale d'une source de graines. Dans certains cas, le processus successioneux peut être bloqué par une régénération insuffisante des espèces de fin de succession et par une saturation reproductive du milieu par les espèces successioneuses. Par ailleurs, la présence de perturbations récurrentes, comme les coupes forestières, peut dans certains cas augmenter la dominance d'espèces comme *Acer rubrum* ou *Populus tremuloides* dont la régénération végétative est favorisée par la coupe (Fowells, 1965). Le cas des communautés fortement dominées par *Acer rubrum* avec des vec-

teurs courts et circulaires est un bon exemple de ce phénomène du ralentissement du processus de la succession. Le remplacement lent d'*Acer rubrum* est d'ailleurs bien documenté dans le travail de Horn (1975) à l'aide de matrices de transition. Il semble en être de même pour plusieurs autres communautés comme celles dominées par *Thuja occidentalis* ou *Acer saccharum*.

À court terme, les processus successioneux observés s'apparentent en grande partie au modèle de la composition floristique initiale proposé par Egler (1954). En effet, la succession n'est fonction que des espèces disponibles au moment de la perturbation et que du développement différentiel des espèces successioneuses et de fin de succession, ces dernières dominant tardivement à cause de leur taux de croissance plus faible. La prépondérance de ce mécanisme est en accord avec ce qui a été observé ailleurs en forêt décidue (Drury & Nisbet, 1973; MacMahon, 1981). En l'absence des espèces climaciques, le processus de succession est ralenti, voire même inhibé (Connell & Slatyer, 1977). Le développement de la communauté est alors contrôlé par le succès reproductif des espèces en place et peut mener à plusieurs stades stationnaires (Horn, 1981b).

À plus long terme, il semble bien que, pour chacune des situations abiotiques, il y ait convergence vers un seul et même état stable. Cependant, peu de vecteurs-stations ont montré des transitions d'un type de communauté à l'autre et la convergence observée est liée plus à un gradient de modification du milieu qu'à un enchaînement de sites d'âges différents. En effet, la majorité des sites ont subi des perturbations relativement récentes et, en ce sens, le patron successioneux observé reflète beaucoup plus l'intensité de la perturbation et la résilience des sites que le temps qui s'est écoulé depuis que le milieu a été perturbé. L'absence de données sur l'origine des sites et leur âge limite ici notre interprétation.

Les résultats présentés illustrent le remplacement graduel, dans la M.R.C. du Haut-Saint-Laurent, d'une dynamique naturelle des écosystèmes forestiers par une dynamique contrôlée par des perturbations d'origine anthropique. Cette transformation implique une transition entre un système dominé par des espèces de fin de succession, dont la distribution en fonction des gradients écologiques est surtout contrôlée par leur aptitude compétitrice, et un système dominé par des espèces successioneuses de grande amplitude écologique. Parallèlement, les chronoséquences végétales évoluent d'un système à résilience élevée, liée à la croissance différentielle des espèces, vers un système à résilience faible où le retour à la composition d'origine peut s'avé-

rer, dans certains cas, seulement théorique. Quatre étapes menant à cette dégradation peuvent être définies. La première représente l'équilibre qui devait exister avant la colonisation. On peut supposer la présence d'un paysage dominé par des espèces à reproduction constante, réparties selon leurs aptitudes compétitrices et la présence d'un certain nombre d'espèces compagnes associées aux perturbations de faible amplitude. Cycliquement, une portion variable du territoire devait être dominée par des espèces associées aux perturbations majeures, tels les feux et les chablis (Bormann & Likens, 1979). La deuxième étape, créée par le morcellement subséquent du territoire par les activités humaines, a vraisemblablement affecté l'abondance relative des espèces à reproduction constante, favorisant les espèces de haut potentiel reproductif, comme *Acer saccharum*, au détriment d'espèces aux habilités compétitrices élevées comme *Tsuga canadensis*. Ces changements, quoique mineurs, ont pu exclure *Tsuga canadensis* de vastes territoires dans la vallée du Saint-Laurent. La troisième étape est caractérisée par des perturbations du milieu forestier qui ont favorisé les espèces compagnes associées aux ouvertures de faible amplitude de la strate arborescente qui, suite aux perturbations de plus grande amplitude, ont augmenté leur abondance et leur amplitude écologique. L'abondance de *Betula alleghaniensis*, *Fraxinus americana* et *Ulmus americana* peut s'expliquer par un tel mécanisme. La quatrième étape est le morcellement de la zone forestière et l'exclusion graduelle des espèces de fin de succession du processus successional. La forte abondance d'espèces comme *Acer rubrum*, *Betula populifolia*, *Populus tremuloides* et *Thuja occidentalis*, dans les forêts du Haut-Saint-Laurent, montre bien l'importance de ce morcellement. Ces quatre étapes sont présentes, quoique spatialement disjointes dans la M.R.C. du Haut-Saint-Laurent.

### Remerciements

Cette recherche a pu être entreprise grâce à des subventions du ministère de l'Éducation du Québec (FCAR EQ2521) et du Conseil de recherche en sciences naturelles du Canada (A8328 et A2390). Nous remercions Line Bariteau, Marc Delage, Pierre Drapeau, Alain Meilleur, Diane St-Laurent, Isabelle Saucier et Henri Tichoux, tous membres du groupe de recherche en écologie et aménagement de la M.R.C. du Haut-Saint-Laurent, qui ont contribué à la prise des données sur le terrain. Jacques Brisson a réalisé les figures.

### Références

- AUSTIN, M. P., 1977. Use of ordination and other multivariate descriptive methods to study succession. — *Vegetatio*, 25: 165-175.

- BERGERON, Y. & A. BOUCHARD, 1984. Use of ecological groups in analysis and classification of plant communities in a section of western Québec. — *Vegetatio*, 56: 45-63.
- BERGERON, Y., A. BOUCHARD & G. N. MASSICOTTE, 1985. Gradient analysis in assessing differences in community pattern of three adjacent sectors within Abitibi, Québec. — *Vegetatio*, 64: 55-65.
- BOUCHARD, A., Y. BERGERON, C. CAMIRÉ, P. GANGLOFF & M. GARIÉPY, 1985. Proposition d'une méthodologie d'inventaire et de cartographie écologique: le cas de la M.R.C. du Haut-Saint-Laurent. — *Cah. Géogr. Qué.*, 29: 79-95.
- BOUCHARD, A. & P. F. MAYCOCK, 1978. Les forêts décidues et mixtes de la région appalachienne du sud québécois. — *Naturaliste can.*, 105: 383-415.
- BORMANN, F. H. & G. E. LIKENS, 1979. Catastrophic disturbance and the steady state in Northern hardwood forests. — *Am. Scient.*, 67: 660-669.
- BRAUN, E. L., 1950. Deciduous forests of eastern North America. — Hafner Press, New-York, 596 p.
- BRISSON, J., Y. BERGERON & A. BOUCHARD, 1988. Les successions secondaires sur sites mésiques dans le Haut-Saint-Laurent, Québec, Canada. — *Can. J. Bot.*, 66: 1192-1203.
- CANHAM, C. D. & O. L. LOUCKS, 1984. Catastrophic windthrow in the presettlement forests of Wisconsin. — *Ecology*, 65: 803-809.
- CARLETON, T. J. & P. F. MAYCOCK, 1978. Dynamics of the boreal forest south of James Bay. — *Can. J. Bot.*, 56: 1157-1173.
- CARLETON, T. J. & S. J. TAYLOR, 1983. The structure and composition of a wooded ravine system. — *Can. J. Bot.*, 61: 1392-1401.
- COMMISSION CANADIENNE DE PÉDOLOGIE, 1978. Le système canadien de classification des sols. — *Publs. Min. Agric. Can.*, n° 1646, 170 p.
- CLAYDEN, S. & A. BOUCHARD, 1983. Structure and dynamics of conifer-lichen stands on rock outcrops south of lake Abitibi, Québec. — *Can. J. Bot.*, 61: 850-871.
- CLAYTON, J. S., W. A. EHRlich, D. B. CANN, J. H. DAY & I. B. MARSHALL, 1977. Soils of Canada. Vol. 1: Soil report. — *Dep. Agric. Can. Research Branch, Ottawa, Ontario*, 243 p.
- CLEMENTS, F. E., 1916. Plant succession: An analysis of the development of vegetation. — *Publs. Carnegie Instn*, no. 242, 512 p.
- COCHRAN, W. G., 1977. Sampling techniques. 3<sup>rd</sup> ed. — *Wiley & Sons, New-York*, 413 p.
- CONNELL, J. H. & R. O. SLATYER, 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. — *Am. Nat.*, 111: 1119-1144.
- DELAGE, M., P. GANGLOFF, A. LAROCHE & P. J. H. RICHARD, 1985. Note sur un site à macrorestes végétaux tardiglaciaires au sud-ouest de Montréal, Québec. — *Géogr. phys. Quat.*, 39: 85-90.
- DOMON, G., A. BOUCHARD, Y. BERGERON & C. GAUVIN, 1986. La répartition et la dynamique des



- principales espèces arborescentes du Bois-de-Saraguay, Montréal (Québec). — *Can. J. Bot.*, 64: 1027-1038.
- DRURY, D. H. & I. C. T. NISBET, 1973. Succession. — *J. Arnold Arbor.*, 54: 331-368.
- EGLER, F. E., 1954. Vegetation science concept. 1: Initial floristic composition, a factor in old field vegetation development. — *Vegetatio*, 4: 412-417.
- ENRIGHT, N. J., 1982. Recognition of successional pathways in forest communities using size-class ordination. — *Vegetatio*, 48: 133-140.
- FORTIN, M. J., 1985. Analyse spatiale de la répartition des phénomènes écologiques: méthodes d'analyse spatiale, théorie de l'échantillonnage. — Mémoire de maîtrise, Université de Montréal, Montréal, 154 p.
- FOWELLS, H. A., 1965. Silvics of forest trees of the United States. — U.S.D.A. Agriculture Handbook no. 271, Washington, D.C.
- GLOBENSKY, Y., 1981. Région de Huntingdon. — *Min. Énergie Ress. Qué.*, Rapp. géol. n° 198, 53 p.
- GOFF, F. G. & P. H. ZEDLER, 1972. Derivation of species succession vectors. — *Am. Midl. Nat.*, 87: 397-412.
- GOUNOT, M., 1969. Méthodes d'étude quantitative de végétation. — Masson, Paris, 314 p.
- GRANDTNER, M. M., 1966. La végétation forestière du Québec méridional. — Les Presses de l'Université Laval, Québec, 216 p.
- HEINSELMAN, M. L., 1973. Fire in the virgin forests of Boundary Waters Canoe area, Minnesota. — *Quat. Res.*, 3: 329-362.
- HILL, M. O., 1973. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. — *J. Ecol.*, 61: 237-249.
- HILL, M. O., 1979. DECORANA: A fortran program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. — Cornell's Ecology program series. Ithaca, New-York, 52 p.
- HORN, H. S., 1974. The ecology of secondary succession. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 25-37.
- HORN, H. S., 1975. Markovian properties of forest succession. — Pages 196-211 in J. S. Diamond & M. L. Cody (ed.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, 545 p.
- HORN, H. S., 1981a. Succession. — Pages 253-271 in R. May (ed.). *Theoretical ecology: Principles and application* (2<sup>nd</sup> ed.). Sinauer Ass., 489 p.
- HORN, H. S., 1981b. Some causes of variety in patterns of secondary successions. — Pages 24-35 in D. C. West, H. H. Shugart & D. B. Botkin (ed.). *Forest succession: Concepts and application*. Springer-Verlag, 517 p.
- JEAN, M. & A. BOUCHARD, 1987. La végétation de deux tourbières de la Municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent, Québec. — *Can. J. Bot.*, 65: 1969-1988.
- KEEVER, C., 1983. A retrospective of old-field succession after 35 years. — *Am. Midl. Nat.*, 110: 397-404.
- LAMBERT, J. D. H. & P. F. MAYCOCK, 1968. The ecology of terricolous lichens of the Northern Conifer-Hardwood forests of central Eastern Canada. — *Can. J. Bot.*, 46: 1043-1078.
- LEPS, J., J. M. OSBORNOVA-KOSINOVA & M. REJMANEK, 1982. Community stability, complexity and species life history strategies. — *Vegetatio*, 50: 53-63.
- MACMAHON, J. A., 1981. Successional processes: comparisons among biomes with special reference to probable role and influences on animals. — Pages 277-304 in D. C. West, H. H. Shugart & D. B. Botkin (ed.). *Forest succession: Concepts and application*. Springer-Verlag, 517 p.
- MCCUNE, B. & T. F. H. ALLEN, 1985. Forest dynamics in the Bitterroots canyons, Montana. — *Can. J. Bot.*, 63: 377-383.
- MEILLEUR, A., 1986. Étude des communautés végétales du secteur Cazaville de la M.R.C. du Haut-Saint-Laurent, Québec. — Mémoire de maîtrise, Université de Montréal, 116 p.
- NICHOLSON, S. A., J. T. SCOTT & A. R. BREISCH, 1979. Structure and succession in the tree stratum at lake George, New York. — *Ecology*, 60: 1240-1254.
- NOBLE, I. T. & R. O. SLATYER, 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. — *Vegetatio*, 43: 5-21.
- OP DE BEECK, J., 1972. The phytosociology of the northern-conifer-hardwood forests of central St-Lawrence lowlands of Québec and Ontario. — M.Sc. thesis, McGill University, Montréal, 142 p.
- PICKETT, S. T. A., 1976. Succession: an evolutionary interpretation. — *Am. Nat.*, 110: 107-119.
- ROGERS, R. S., 1978. Forests dominated by hemlock (*Tsuga canadensis*): distribution as related to site and postsettlement history. — *Can. J. Bot.*, 56: 843-854.
- ROWE, J. S., 1972. Les régions forestières du Canada. — Service canadien des forêts, Publ. n° 1300f, Canada, 172 p.
- RUNKLE, J. R., 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. — *Ecology*, 63: 1533-1546.
- SAUCIER, I., 1986. La végétation forestière du secteur d'Huntingdon, M.R.C. du Haut-Saint-Laurent, Québec. — Mémoire de maîtrise, Université de Montréal, 118 p.
- WEST, D. C., H. H. SHUGART & D. B. BOTKIN, 1981. *Forest succession: Concepts and application*. — Springer-Verlag, 517 p.
- WHITE, P. S., 1979. Pattern, process and natural disturbance in vegetation. — *Bot. Rev.*, 45: 229-299.
- WOODS, K. D., 1979. Reciprocal replacement and the maintenance of codominance in a beech-maple forest. — *Oikos*, 33: 31-39.
- WOODS, K. D., 1984. Patterns of tree replacement: canopy effects on understory pattern in hemlock-northern hardwood forests. — *Vegetatio*, 56: 87-107.

## ADDITIONS TO THE MYCOTA OF NORTH AMERICA AND QUÉBEC: ARCTIC AND BOREAL SPECIES FROM SCHEFFERVILLE, NORTHERN QUÉBEC

L. J. HUTCHISON, R. C. SUMMERBELL and D. W. MALLOCH

*Department of Botany, University of Toronto  
Toronto (Ontario) M5S 1A1*

### Résumé

Des récoltes de champignons arctiques et boréaux (principalement des Agaricacées) de la région de Schefferville, au nord du Québec, ont révélé 29 nouvelles espèces pour la province. La discussion porte sur dix espèces nouvelles pour l'Amérique du Nord et sur quatre espèces peu connues. Un appendice énumère les 227 espèces de champignons répertoriés dans la région de Schefferville.

### Abstract

Collections of arctic and boreal fungi (primarily Agaricales) from the Schefferville region of northern Québec revealed 29 species which are new for the province. Ten species which are new records for North America and four further species which are poorly known are discussed. An appendix of 227 species is included listing all known fungi recorded from the Schefferville area.

### Introduction

Research over the past several years on the mycoflora of Québec (e.g. Groves & Macrae, 1963; Cooke & Pomerleau, 1964; Pomerleau & Cooke, 1964; Pomerleau, 1980, 1984; McNeil, 1983) have been concerned primarily with those species found in the southern portion of the province. Only in recent years have investigations been carried out on the mycological flora of northern Québec (Kallio, 1980; Huhtinen, 1982, 1984, 1985; Niemelä, 1985). The results obtained by these Finnish investigators have added many new fungi to the Québec mycota, thus expanding the known distribution of many circumpolar and circumboreal species.

While studies of northern fungi have been extensive in Europe as well as Greenland, such comparative studies in North America, particularly Canada, have been few. In the early 1950's to 1960's a series of papers reported investigations on certain aspects of the flora of conspicuous fungi of northern Canada: Groves & Hoare (1954), Barr (1959) and Groves & Elliott (1971) on Ascomycetes; Groves & Thomson (1955), Groves *et al.* (1958) and Bigelow (1959) on various families of Agaricales, and Bowerman & Groves (1962) on Gasteromycetes. Savile & Parmelee (1964) concentrated on the parasitic micromycetes from the Canadian Arctic Archipelago with Parmelee & Ginns (1986) recently contributing to our knowledge of these fungi from the Yukon Territory. Re-

cent work by Finnish researchers working in northern Canada includes Heikkilä & Kallio (1966, 1969) on basidiolichens, Kankainen (1969) on Geoglossaceae, Ohenoja (1972), Kallio (1980) on Agaricales, Huhtinen (1982, 1984, 1985) on Ascomycetes, and Niemelä (1985) on Polyporaceae.

During the past ten years, mycologists from the University of Toronto have undertaken taxonomic investigations on various groups of Agaricales in the boreal forest of eastern Canada: Redhead (1979) on sphagnicolous species, Stanis (1979) on the genus *Russula*, Rendall (1980) on *Lactarius* spp., Ovrebo (1980) on the genus *Tricholoma*, and Lahaie (1981) on members of the genus *Laccaria*. The present paper is based on collections of fungi (primarily Agaricales) which were collected in the late summer of 1984 from the region around Schefferville, located on the Québec-Labrador boundary. The vascular flora and biogeography of the region have previously been described by Mäkinen & Kallio (1980).

### Materials and methods

Collections of conspicuous fungi were made from a number of localities within a 42 km radius of the town of Schefferville. Descriptive notes were made for collections before drying and specimens brought back to the University of Toronto for identification. Colour descriptions of basidiomata are based on Kornerup & Wanscher (1978). Micro-

scopic observations were made using Melzer's reagent; all microscopic drawings were made with the aid of a camera lucida. All specimens were deposited in either the University of Toronto Cryptogamic Herbarium (TRTC) or the National Mycological Herbarium, Ottawa (DAOM).

### Taxonomic observations

#### ZYGOMYCETES

##### Mucorales

#### MUCORACEAE

*Spinellus gigasporus* Cooke & Masee in Cooke, Austral. Fungi, 8: 250. 1892.

Specimen examined: QUÉBEC: Nouveau-Québec, east of Shefferville airport, *Summerbell* (TRTC 50944).

This mycoparasitic zygomycete is similar to the cosmopolitan species *S. fusiger* (Link) v. Teigh. but differs in having much larger sporangiospores. Our collection had spores  $49.5\text{-}60.0 \times 12.8\text{-}19.5 \mu\text{m}$  as opposed to  $33.0\text{-}43.5 \times 8.3\text{-}13.5 \mu\text{m}$  for locally-collected *S. fusiger*. It is reported for the first time in North America, having previously been found in scattered localities throughout the world (Zycha *et al.*, 1969). Its substrate is living agaric basidiomata and it appears to be restricted to species of *Mycena*. Our collection, like that of Ling-Young (1930) appeared to be growing on a species related to *M. epipterygia* (Fr.) S. F. Gray. The *Mycena* specimens had deteriorated and could not reliably be identified to the species level.

#### ASCOMYCETES

##### Sphaeriales

#### BOLINIACEAE

*Camarops tubulina* (Alb. & Schw.) Shear, Mycologia, 30: 585. 1938.

Specimen examined: QUÉBEC: Nouveau-Québec, 2 km SE of Schefferville at north end of Lake Easel, *Malloch* (TRTC 50970).

Known previously only from north and central Europe (Nannfeldt, 1972; Hilber & Hilber, 1980) where it is considered a rare species, *C. tubulina* colonizes long-dead, standing *Picea* and *Abies* material. It has been described in detail by Hilber & Hilber (1980). Its collection from old dead standing *Picea mariana* (Mill.) BSP in northern Québec indicates a probable circumboreal distribution. The intense management of many European forests may partially account for the rarity of *C. tubulina* there; the dead material which constitutes its habitat is often removed. In the Cana-

dian boreal forest, where dead timber tends to remain *in situ*, the species may be more common.

### BASIDIOMYCETES

#### Agaricales

#### TRICHOLOMATACEAE

*Lepista pseudoectypa* (M. Lange) Gulden, Sydowia, 36: 69. 1983. (Fig. 1).

Pileus 60-112 mm in diameter, convex when young and expanding to more broadly convex at maturity, with centre at first convex but later becoming increasingly depressed, irregularly undulate in age; surface dry, glabrous; dark brown (6F4) at first and covered with a white pruinose dust, later becoming brown (6E5) to dark brown (6F5), hygrophanous and fading to yellowish white (4A2). Flesh concolourous with the surface tissues, lacking a distinctive odour and taste. Lamellae yellowish white (4A2) to orange grey (5B2), close in spacing, subdecurrent to decurrent, not marginate. Stipe yellowish white (4A2) at first due to a very delicate white pubescence, later brownish orange (6C3-6C4); dry, glabrous at maturity; equal to slightly clavate at maturity, 45-76 mm in length and 10-18 mm wide.

Basidiospores  $4.3\text{-}5.1 \times 2.7\text{-}3.6 \mu\text{m}$ , ellipsoid, punctate to minutely verrucose, inamyloid; spore print colour yellowish white (4A2) to pale yellow (4A3), however near orange grey (6B2) when scraped into a mass. Cystidia absent. Pileipellis consisting of repent, hyaline, unencrusted hyphae  $2.0\text{-}6.0 \mu\text{m}$  in diameter which possess clamp connections. Found growing in dense clusters on lawn.

Specimen examined: QUÉBEC: Nouveau-Québec, Schefferville, *Malloch* 1.9.84/2 (TRTC).

The previous known distribution of *L. pseudoectypa* from North America has been from Washington state in the U.S.A. where it was reported as *Clitocybe subalpina* Bigelow & A. H. Smith by Bigelow & Smith (1969). Other known collections are from Sweden, Spitzbergen and Greenland (Gulden, 1983).

*Tricholoma impolitum* (Lasch) Kummer, Führer Pilzk., 131. 1871. (Fig. 2).

Pileus 50-65 mm in diameter; convex to conic-convex and almost hemispherical at first, later broadly convex, with a large low umbo in one specimen which is areolately cracked at centre; glabrous to minutely verruculose, dry; pale yellow (4A3) to light yellow (4A5) at the centre and white to yellowish white (4A2) elsewhere, light yellow (2A4-5) at the margin when bruised. Flesh white with a fungoid odour and taste, the whole fruiting bodies smell like corn silk; pale yellow (2A3) when cut. Lamellae white to yellowish white (4A2), pale yellow (2A3) to pastel yellow (2A4) where bruised; close to subclose in spacing, sinuate, not marginate. Stipe white to yellowish white (3A2);

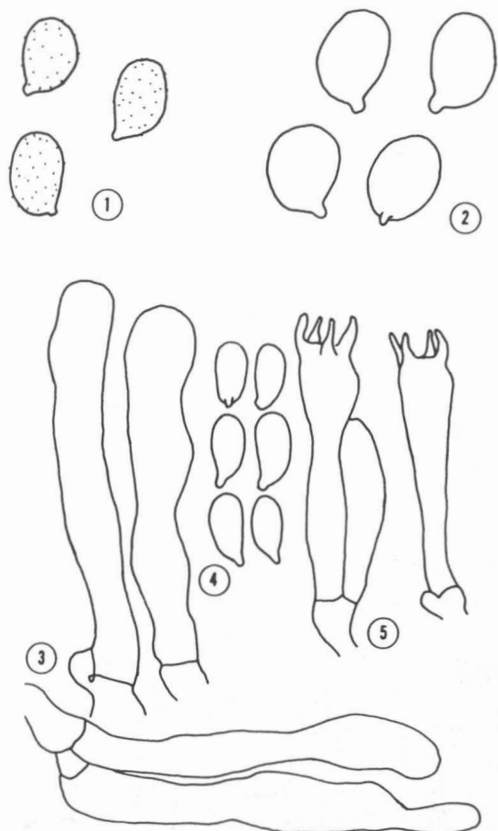


Figure 1. *Lepista pseudoeoctypa* basidiospores (2200 $\times$ ). Figure 2. *Tricholoma impolitum* basidiospores (2150 $\times$ ). Figures 3-5. *Collybia tergina* (1160 $\times$ ): 3, cheilocystidia; 4, basidiospores; 5, basidia.

punctate below with light brown (7D7) to brown (7E7) dots; dry, very slightly white pubescent; solid; equal to slightly tapering down towards base, 60-65 mm in length and 14-17 mm in width.

Basidiospores 4.7-6.5  $\times$  3.7-4.7  $\mu\text{m}$ , broadly ellipsoid to ellipsoid, smooth; spore print colour white. Cystidia absent. Pileipellis consisting of repent, more or less interwoven hyphae 2.0-7.0  $\mu\text{m}$  in diameter. Found scattered in *Pleurozium* carpet under *Betula glandulosa* Michx. and *Alnus rugosa* (Du Roi) Spreng. in tundra.

Specimen examined: NEWFOUNDLAND: Labrador, 25 km NW of Schefferville at Irony Mountain, *Malloch* 3.9.84/1 (TRTC).

This collection of *T. impolitum* generally agrees well with published European descriptions (Ricken, 1915; Rea, 1927; Bon, 1984). However in Europe this species lacks an odour and possesses a salty-bitter taste while our collection possessed an odour similar to corn silk but lacking any taste. Smith (1933) in describing a North American collection reported a similar lack of taste but stated that the

odour reminded him of fresh turnips. The species found in North America may be a different entity from that recognized as *T. impolitum* in Europe. However, Smith & Wehmeyer (1935) recorded an acrid-bitter taste in their collections. In Europe it appears to be associated with deciduous trees (Ricken, 1915; Rea, 1927; Bon, 1984). Our collection of *T. impolitum* represents only the third time this rare species has been collected in North America. Smith (1933) recorded it from Michigan under *Quercus* while Smith & Wehmeyer (1935) reported it from Nova Scotia growing in mixed forests of *Picea* and *Fagus grandifolia* Ehrh.

*Collybia tergina* (Fr.) Lundell, Fungi Exsiccati Suecici, no. 1109. 1942.  
(Fig. 3-5).

Pileus 19-25 mm in diameter; convex but soon becoming applanate; margin entire; reddish brown (8E5) becoming hygrophanous and fading to brownish orange (7C4); glabrous. Flesh concolourous with pileus; odour fragrant and taste mild to faintly soapy. Lamellae adnexed; pale orange (5A3) to greyish orange (5B4), sometimes brown (7E4) near the margin; closely spaced. Stipe brownish orange (6C3) above, brownish orange (6C4-7C3) below; pruinose throughout but most heavily at apex; equal but tapered at base, 30-43 mm long and 2-3 mm wide.

Basidiospores 6.3-8.1  $\times$  3.5-4.1  $\mu\text{m}$ , ovoid to pip-shaped (depending on view), smooth, inamyloid; spore print colour white. Basidia 25.9-37.2  $\times$  5.4-7.1  $\mu\text{m}$ . Cheilocystidia present, subcylindrical to cylindro-clavate, sometimes irregularly branched, 41.4-73.6  $\times$  5.9-9.7  $\mu\text{m}$ . Pileipellis consisting of radial-interwoven hyphae 4.0-8.0  $\mu\text{m}$  in diameter which possess clamp connections; the hyphae are diverticulate but somewhat obscured by amorphous material.

Found growing in moss near dwarf *Salix* sp. on tundra.

Specimen examined: NEWFOUNDLAND: Labrador, 25 km NW of Schefferville at Irony Mountain, *Summerbell* (DAOM 198997).

Amongst the described species of *Collybia*, our collection fits most closely the concept of *C. tergina*. However, the spore sizes are much smaller than those reported by most authors (9.0-12.0  $\times$  3.8-4.2  $\mu\text{m}$  by Moser, 1983; 9.4-11.2  $\times$  3.4-4.6  $\mu\text{m}$  by Halling, 1983). Only Ricken (1915) reports spores ranging from 6.0-7.0  $\times$  4.0  $\mu\text{m}$  which falls into our size range. In addition, our collection was much darker in colour than previous North American collections reported by Halling (1983). According to Moser (1983), mature specimens are "flesh brown" with cap centres becoming "dark brown", a description which accords well with our specimens. Moser & Jülich (1985) illustrate specimens with dark brown cap centres and paler brown excentric regions.

*C. tergina* is a poorly known species in Europe where it has been reported growing in moss on foliage of *Betula* and *Salix* (Moser, 1983). Only one previous record of it occurs in North America (Halling, 1983) where it was found on leaf litter under *Betula* from Maine.

The small spore size of our collection suggests there may be two closely related taxa currently referable only to *C. tergina*. The discrepancy in cap colours described by Moser (1983) and Halling (1983) also indicates that further work is necessary before this taxon is well understood.

#### AMANITACEAE

*Amanita arctica* Bas, Knudsen & Borgen, Arctic & Alpine Mycology, II, 239. 1987.  
(Fig. 6-7).

Pileus 44-49 mm in diameter; plano-convex, slightly depressed at centre; white or slightly cream with fairly large patches of white veil material; striate at the margin; surface dry. Flesh white, lacking a distinctive odour or taste (slightly sweet?). Lamellae free, white, close, not marginate. Stipe white with some slight greyish stains in one place; annulus lacking; volva large and sac-like, white; equal, 65 mm in length and 9 mm wide.

Basidiospores  $9.1-12.5 \times 7.5-9.6 \mu\text{m}$ , subglobose to ellipsoidal, smooth. Basidia  $45.0-68.7 \times 12.3-15.5 \mu\text{m}$ . Sphaerocysts from volva globose to broadly ellipsoid,  $32.5-76.6 \times 24.2-65.8 \mu\text{m}$ . Hyphae lacking clamp connections.

Found growing as solitary individual in completely bare soil near *Betula glandulosa* in treeless area.

Specimen examined: NEWFOUNDLAND: Labrador, 4 km S of Schefferville near Bean Lake, Malloch 29.8.84/4 (TRTC).

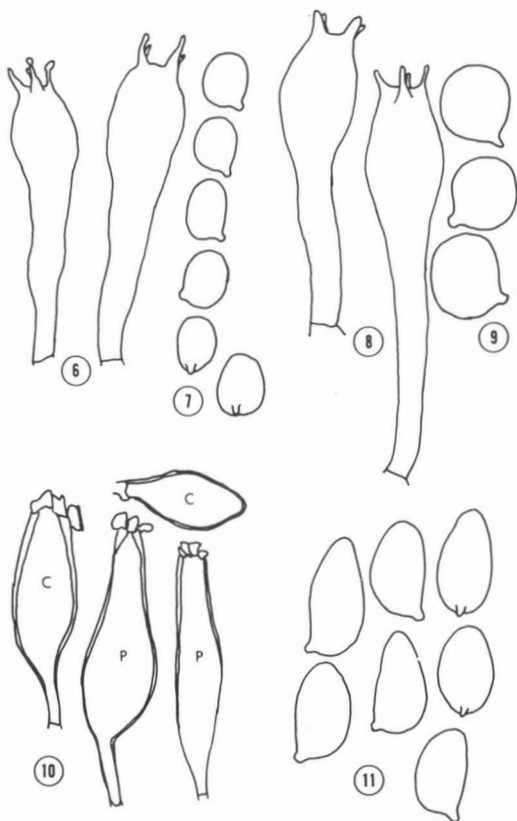
This small white species collected in the alpine region around Schefferville presented many taxonomic difficulties as pointed out by Kallio (1980). By possessing volval patches on its cap at maturity, a pure white cap surface and a stipe which was rather short with a large saccate volva (with abundant sphaerocysts) at the base, it appears to represent the newly described *Amanita arctica* (Knudsen & Borgen, 1987). The better known names *Amanita nivalis* Grev. and *Amanita hyperborea* were considered; however the recent type studies of Bas (1982) and Watling (1985b) make it clear that our collection cannot be placed under these names. According to Bas (1982), *A. nivalis* possesses a glabrous white to greyish pileus and has a saccate volva at the base of the stipe, while *A. hyperborea* possesses a white pileus with volval remnants, but has only small volval warts or patches at the base of the stipe. By comparison, *A. arctica* possesses a white pileus with volval remnants and a prominent saccate volva. The regular presence of volval remnants on the cap surface in *A. arctica* and *A. hyperborea* cor-

responds to the abundant presence of sphaerocysts in the volval tissue.

Described from Greenland and also reported from Finland (Knudsen & Borgen, 1987) our collection represents the first record for North America.

*Amanita groenlandica* Bas ex Knudsen & Borgen, Arctic & Alpine Mycology, II, 241. 1987.  
(Fig. 8-9).

Pileus 25-67 mm in diameter; conical at first, expanding to broadly conic-convex and then finally nearly plane, usually with a low rounded umbo; completely glabrous or covered with small scattered to large single volval fragments that vary from white to pale grey (B1); striate at the margin; greyish yellow (4C3) to greyish brown (5D3) at centre and greyish yellow to pale yellow (4A3-4B3) towards the margin, sometimes with one of the above colours predomi-



Figures 6-7. *Amanita arctica* (700 $\times$ ): 6, basidia; 7, basidiospores. Figures 8-9. *Amanita groenlandica* (Malloch 4.9.84/3, 700 $\times$ ): 8, basidia; 9, basidiospores. Figures 10-11. *Inocybe phaeadisca*: 10, cheilocystidia - C; pleurocystidia - P (580 $\times$ ); 11, basidiospores (1160 $\times$ ).

nating. Flesh white, lacking a distinctive odour and taste. Lamellae white at first and becoming yellowish white (4A2) only in age; free, seceding; not marginate; close in spacing. Stipe white to yellowish grey (4B2 but paler), sometimes more greyish orange (5B3, but paler) in age; apparently nearly glabrous to distinctly tomentose-scaly with small appressed tufts of hyphae (quite variable for this character); tapering up from the enlarged base; not annulate, 35-84 mm in length and 4-10 mm wide at apex and 5-15 mm wide at base; volva entirely white to light grey (C-D1) and quite variable for this character with grey colour most often pronounced on the inner surface but this not consistently so; often with abundant rusty stains; persistent, membranous and sac-like.

Basidiospores 9.8-15.6 × 8.8-13.6 μm, globose to broadly ellipsoidal, smooth. Basidia 63.4-87.2 × 13.9-17.2 μm. Sphaerocysts from volva globose to broadly ellipsoid, 25.8-45.8 × 14.2-34.2 μm. Hyphae lacking clamp connections.

Scattered to solitary in open tundra near *Betula glandulosa* and *Salix herbacea* L.

Specimens examined: NEWFOUNDLAND: Labrador, 42 km NW of Schefferville at Joan Lake, *Malloch* 4.9.84/3 (TRTC) and *Summerbell* SCH-36 (TRTC); 22 km NW of Schefferville, *Schwartzel* 42 (TRTC) and *Summerbell* SCH-61 (TRTC).

A number of collections corresponding to this species was found to be one of the most conspicuous fungi on the tundra in the Schefferville area; Knudsen & Borgen (1987) considering it to be one of the most common *Amanita* species in Greenland. Until recently recognized as distinct, *A. groenlandica* was considered as a form of *A. vaginata* (Bull.: Fr.) Quél.; its distinguishing feature is a fragile, somewhat greyish coloured volva which leaves volval patches on the surface of the pileus. The colour of the pileus which may vary from grey to greyish brown to brown initially led us to believe that we were dealing with several different taxa; however these individuals collectively agree with the description by Knudsen & Borgen (1987). The illustrations and description of *A. vaginata* in Kobayasi *et al.* (1967) from the Alaskan tundra could perhaps be this species. Our report however, is the first to recognize *A. groenlandica* as occurring in North America.

#### CORTINARIACEAE

*Inocybe phaeodisca* Kühner, *Mém. hors série* 1., *Suppl. Bull. Soc. Nat. Oyonnax*, 9: 5. 1955. (Fig. 10-11).

Pileus 18-29 mm in diameter; convex at first, expanding to more broadly so at maturity, with a fairly sharp umbo; dry, radially appressed-fibrillose; dark brown (6F5) to brown (6E5) at the centre and yellowish white (4A2) at the margin, with brown central portion appearing to be somewhat hygrophanous; essentially glabrous. Flesh concolorous with the surface tissue near the surface, whitish below; spermatocyst odour, tasteless. Lamellae nearly white at first,

later becoming yellowish grey (4B2); adnexed; close in spacing; not marginate. Stipe orange white (5A2) to pale orange (5A3), coated with a thin white fibrillose layer, pruinose only at the immediate apex, dry; equal or very slightly swollen at base, 32-48 mm in length and 3.5-4.0 mm wide; cortina apparently lacking.

Basidiospores 8.8-12.0 × 5.2-5.7 μm, elliptical to amygdaliform, smooth, brown. Cheilocystidia clavate to fusiform with crystals encrusted at the apex. Pleurocystidia clavate to obclavate to fusiform with crystals encrusted at the apex. Hyphae with clamp connections.

Gregarious on rotting stumps of *Picea mariana* and associated only with trees of that species.

Specimen examined: QUÉBEC: Nouveau-Québec, 2 km SE of Schefferville at north end of Lake Easel, *Malloch* 21.8.84/1 (TRTC).

Our collection of *I. phaeodisca* which agrees well with the description of Kühner (1955), Moser (1983) and the illustration of Moser & Jülich (1985) appears to be the first report for North America. Kühner reported it previously from France where he found it growing on the soil but also occasionally near fragments of wood.

*Cortinarius junghuhnii* Fr., *Epicr.*, 314. 1838. (Fig. 12-13).

Pileus 15-42 mm in diameter; conical when young and expanding to more broadly so at maturity, finally striate at the margin, with a large and conspicuous umbo; moist, glabrous; light brown (7D8) to brown (7E8), hygrophanous, fading to orange white (5A2). Flesh concolorous with the surface tissues with a radish-fungoid odour and taste. Lamellae greyish orange (6B5) to brownish orange (6C5), white-marginate; adnexed; subclose in spacing. Stipe greyish orange (6B4) to brownish orange (6C5); covered in places or almost throughout with a thin appressed white covering that is easily rubbed off; moist; tortuous, equal, 70-92 mm in length and 3-6 mm wide.

Basidiospores 6.9-8.6 × 4.4-5.4 μm, elliptical to amygdaliform, brown, verruculose. Cheilocystidia cylindrical to cylindro-clavate, 30-35 × 5-7 μm. Hyphae with clamp connections.

Found growing gregariously in *Pleurozium* carpet under *Betula glandulosa* and *Picea glauca* (Moench) Voss.

Specimen examined: NEWFOUNDLAND: Labrador, 4 km S of Schefferville at Bean Lake, *Malloch* 29.8.84/8 (TRTC).

Unlike most species of *Cortinarius*, *C. junghuhnii* is characterized by the presence of cheilocystidia. It appears to have a broad host range although preferring coniferous forests: mossy coniferous woods (Ricken, 1915); boggy ground under *Quercus*, *Betula* and *Pinus* (Lange, 1938); under *Quercus* (Pearson, 1949); under *Larix decidua* Mill. (Dennis, 1964) and our collection in a moss carpet under *Betula* and *Picea*. Our collec-

tion of *C. junghuhnii* represents a new record for North America.

*Cortinarius odorifer* Britz., Hymenomyc. Südbayern, IV: 123. 1883.  
(Fig. 14-15).

Pileus 34-110 mm in diameter; convex-hemispherical at first, expanding to broadly convex and finally plano-convex, often with a very low and broad umbo; viscid, glabrous; mostly greyish orange (5B5) to brownish orange (5C5), light yellow (3A4) at the immediate margin when young but this colour later disappearing; pellis very easily peeled. Flesh pale yellow (1A3) to light yellow (1A4), with a strong licorice or anise odour and taste (less pronounced). Lamellae light yellow (3A4) to greyish yellow (3B4); adnexed; not marginate; close in spacing. Stipe yellowish white (3A2) to pale yellow (3A3) at first, later developing some rusty tints but still essentially yellow; dry, glabrous to slightly fibrillose; with a poorly defined cortinal zone; possessing a marginate bulb or nearly clavate below, 40-87mm long and 8-18mm wide at apex.

Basidiospores  $10.4-12.0 \times 6.7-7.7 \mu\text{m}$ , ellipsoid to amygdaliform, verrucose, brown. Basidia  $32.0-39.9 \times 8.8-11.9 \mu\text{m}$ . Cystidia absent. Hyphae with clamp connections.

Found scattered in deep moss carpet (*Pleurozium* and *Sphagnum*) under *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch, *Picea glauca*, *Alnus rugosa*, *Salix vestica* Pursh and *Betula pumila* L. in somewhat boggy area.

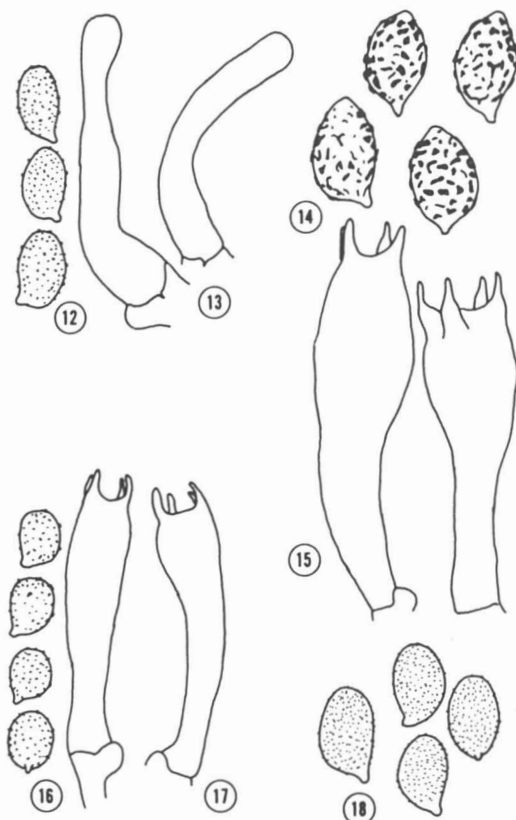
Specimen examined: QUÉBEC: Nouveau-Québec, 4.5 km NE of Schefferville, Malloch 30.8.41/1 (TRTC).

Described and illustrated in Gerhardt (1984), Michael & Hennig (1967), Moser (1960), Malençon & Bertault (1970) and Pilát (1961), little further can be added to the description and discussion of this beautiful and striking member of the Cortinari. Our collection represents the first collection for North America.

*Cortinarius saturatus* Lange, Fl. Agar. Dan., 5: III. 1940.

(Fig. 16-17).

Pileus 23-68 mm in diameter; parabolic at first, then expanding to convex with a broad umbo; moist, not viscid, glabrous; dark brown (8F7) when fresh, turning to reddish brown (8E6) with streaks of brownish orange (7C5), hygrophanous; margin translucent-striate, inrolled when young, marginal area may be delimited by a sudden expanded curve, the margin itself is somewhat irregular, becoming crisped in age. Flesh greyish brown (6E3) to almost yellowish white (4A2), darker when moist and lighter when dry; odour slightly spicy to fungoid, tasteless. Lamellae adnate to slightly sinuate; initially brownish orange (6C3) becoming more rusty with spore maturity (7C4); margins entire, concolorous or tending to become slightly red in colour. Stipe appressed-silky striate, matted-floccose and rather shiny on the base; whitish to orange white (5A2) above, usually becoming



Figures 12-13. *Cortinarius junghuhnii* (1100 $\times$ ): 12, basidiospores; 13, cheilocystidia. Figures 14-15. *Cortinarius odorifer* (1100 $\times$ ): 14, basidiospores; 15, basidia. Figures 16-17. *Cortinarius saturatus* (1100 $\times$ ): 16, basidiospores; 17, basidia. Figure 18. *Cortinarius veregregius*: basidiospores (1100 $\times$ ).

greyish orange (5B4) or even to reddish brown (8D5) in old basidiomata where handled; base reddish grey (8B2), paler where thin mat of floccose fine fibres are intact, at extreme base may be light yellow (4A4); irregularly long-clavate, 80-105 mm in diameter and 7-10 mm wide at apex and 11-16 mm wide at base. Cortina thin, white, leaving few lingering strands.

Basidiospores  $5.6-7.8 \times 4.6-6.0 \mu\text{m}$ , broadly ellipsoid, brown, verruculose. Basidia  $23.9-30.9 \times 6.7-8.4 \mu\text{m}$ . Cystidia absent. Hyphae with clamp connections.

Growing in partial ring near *Picea glauca*.

Specimen examined: NEWFOUNDLAND: Labrador, 5 km S of Schefferville near Bean Lake, Summerbell (TRTC 50733).

Characterized by the almost globose spores, this species has until now only been found in Europe. Lange (1938) reports it growing in woods of *Fagus* with scattered old *Pinus* while Michael



& Hennig (1967) mention that it occurs in both coniferous and deciduous woods, particularly under *Fagus* and *Quercus*. Our collection expands both the known geographic range and host range for this species.

*Cortinarius veregregius* Henry, Bull. Soc. mycol. Fr., 54: 106. 1938.  
(Fig. 18).

Pileus 35-60 mm in diameter; broadly convex at first and becoming more broadly so at maturity, without an umbo; dry, glabrous; with an incurved margin; brownish orange (5C3-4) but somewhat radially streaked with brown (6E4-5). Flesh concolorous with the surface tissues with a radish odour and taste. Lamellae greyish orange (5B3); adnexed; close to subclose in spacing; not marginate. Stipe white above, orange (5B2) below soil level, marked with several orange white (5A2) rings as in *C. armillatus* but not as red as in that species; dry, fibrillose; equal, 95-120 mm long and 10-18 mm wide, cortina white, abundant at first.

Basidiospores  $8.0-10.0 \times 5.6-6.9 \mu\text{m}$ , elliptical to amygdaliform, brown, minutely verruculose. Cystidia absent. Hyphae with clamp connections.

Growing scattered in deep moss under *Betula glandulosa* and *Picea mariana*.

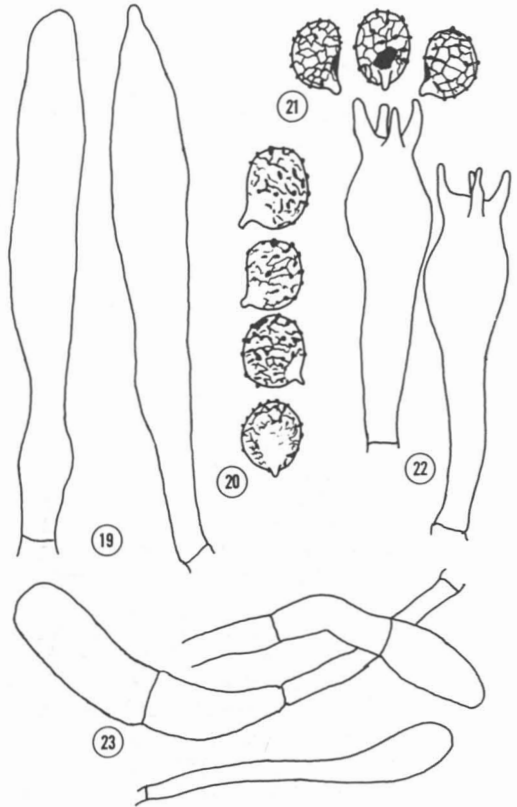
Specimen examined: QUÉBEC: Nouveau-Québec. 2 km SE of Schefferville at north end of Lake Easel, Malloch 21.8.84/3 (TRTC).

As pointed out by Henry (1938), this species possesses a very prominent ring similar to that of *C. armillatus* (Fr.) Fr. but lighter in colour. Henry commented on the adnexed to subdecurrent ochraceous-saffron coloured lamellae which he found to be remarkable. Our collection possessed only adnexed lamellae which were greyish orange in colour. It is quite interesting to have found this species in North America considering its apparent rarity in Europe (as evidenced by a conspicuous absence from the European literature).

#### RUSSULACEAE

*Russula norvegica* Reid, Fung. Rar. Icon. Col., 6: 36. 1972.  
(Fig. 19-23).

Pileus 17-38 mm in diameter; convex-hemispherical at first, expanding to plano-convex, shallowly depressed in centre at maturity; margin decurved and finely striate; surface viscid, glabrous; at first black to very dark purple (darker than 14F8 or more intense 14F4) at the centre and fading to violet brown (10F4), near violet brown (10E6) at margin fading to brownish red (10D8) to dark red (10C8). Flesh reddish below the pellis but otherwise white; slightly brittle; lacking a distinctive odour; very intensely acid! Lamellae pure white at first, later yellowish white (4A2); moderately close in spacing, not lamellulate; adnexed or slightly notched. Stipe pure white with a faint rose bluish near base of oldest specimen; essentially glabrous, but



Figures 19-23. *Russula norvegica* (1160 $\times$ ): 19, pleurocystidia (SCH-35); 20, basidiospores (Malloch 4.9.84/8); 21, basidiospores (SCH-35); 22, basidia (SCH-35); 23, dermatocystidia (SCH-35).

obscurely finely reticulate under hand lens; tissue solid within; more or less equal to clavate, 12-33 mm in length and 3-10 mm wide.

Basidiospores  $6.7-9.3 \times 5.4-7.6 \mu\text{m}$ , broadly ellipsoid with amyloid ridges and warts present, with a plage around apiculus; spore print white to whitish. Basidia  $36.6-48.4 \times 9.0-10.9 \mu\text{m}$ . Pleurocystidia  $47.6-62.1 \times 8.4-10.3 \mu\text{m}$ , cylindro-clavate with mucronate to capitulate apices, sometimes blunt. Cheilocystidia  $40.4-63.0 \times 7.8-11.4 \mu\text{m}$ , similar in shape to pleurocystidia. Dermatocystidia cylindro-clavate to clavate; septate, rarely non-septate; forming a trichoderm. Hyphae lacking clamp connections. Gregarious in tundra in mat of *Sphagnum* and other mosses under *Betula glandulosa* and *Salix* sp.

Specimens examined: NEWFOUNDLAND: Labrador, 42 km NW of Schefferville near Joan Lake, Malloch 4.9.84/8 (TRTC) and Summerbell SCH-35 (TRTC).

A number of small *Russula* species occurring in alpine and arctic habitats have been described by various authors, including *R. nana* Killerm. [= *R. alpina* (Blytt) Moell. & J. Schff.] and *R. norvegica*. This latter species has been dis-



cussed in detail by Reid (1972), Knudsen & Borgen (1982), Gulden *et al.* (1985) and Bresinsky (1987). It is distinguished from *R. nana* by having a dark purple cap, an intensely acrid taste and more narrow epicuticular hyphae in the pileus [2.0-2.5  $\mu\text{m}$  (Reid, 1972)] as compared to *R. nana* which possesses a dark red cap, a moderately acrid taste and wider epicuticular hyphae in the pileus [2.2-4.0(-5.0)  $\mu\text{m}$  (Reid, 1972)]. In addition, a specimen in one of our collections (SCH-35) possessed a faint rose colour at the base of the stipe which was pointed out by Gulden *et al.* (1985) for *R. norvegica*.

Our collections differ slightly from those published by the above mentioned authors by having predominantly septate dermatocystidia. The European collections are all described as having non-septate, or very rarely, basally septate dermatocystidia. The discussion following Knudsen & Borgen (1982) is especially interesting in that some commentators implied that there are several similar species in Europe that are not yet well understood. There was considerable divergence of opinion about the identities and subgeneric classification of these species. Bresinsky (1987) points out that the related species *Russula atrorubens* Quélet *sensu* Lange possesses septate dermatocystidia. However the detailed description given by Romagnesi (1967) for this species indicates it is different from *R. norvegica*. It should also be noted that our two collections differ slightly in spore size and ornamentation (Figs. 20 and 21) although this may not be significant. *R. norvegica* as described by Reid (1972) has bigger spores [(7.0-8.0-10.0(-10.5)  $\times$  6.0-7.0  $\mu\text{m}$ )] than either of our collections.

Our collections of *R. norvegica* are the first recorded for mainland North America, having previously been recorded from Greenland, Iceland, Scandinavia and the European Alps (Gulden *et al.*, 1985) and most recently from Scotland (Watling, 1987), and the East Frisian Islands of Germany (Bresinsky, 1987).

#### Nidulariales

##### NIDULARIACEAE

*Mycocalia denudata* (Fr.) J. T. Palmer, Taxon, 10: 58. 1961.

Specimen examined: NEWFOUNDLAND: Labrador, 25 km NW of Schefferville at Irony Mountain, Malloch (TRTC 50736).

An unusual and interesting find, *Mycocalia denudata* is a highly reduced bird's nest fungus most frequently recorded from old wood and plant debris in northern Europe (Palmer, 1958; Cejp & Palmer, 1963; Brodie, 1975). This species has

been described and illustrated in detail by Cejp & Palmer (1963) in their monograph of the genus. In addition to the previously mentioned substrates, *M. denudata* has also been reported as occurring on the dung of sheep and rabbits (Palmer, 1958). Its find on lemming dung in the Schefferville area not only expands the list of substrates for the fungus, but is only the second report of its occurrence in North America, after that of Brodie (1975).

#### General discussion of mycota

The Schefferville area supports representatives of two different macrofungal mycotas, namely species which are predominantly boreal and species which are characteristically restricted to alpine or arctic areas. Our collections from both types of sites are listed in the Appendix. We believe that most of our collections are of circumpolar or circumboreal species and that these species will be found in climatically similar areas across the continent. The majority of the species collected by us are typical of boreal situations. In the Schefferville area, the predominant boreal habitat is lichen woodland, characterized by a dense ground cover of *Cladina* spp. under widely to moderately spaced *Picea glauca*; where the sites become moister a thick layer of various moss species cover the forest floor. Typical fungi of this habitat include *Clavariadelphus* spp., *Hygrophorus pudorinus*, *Laccaria laccata*, *Mycena hemisphaerica*, *Hebeloma longicaudum*, *Cortinarius brunneus*, *C. traganus*, *Rozites caperata* and *Lactarius deliciosus*. Sheltered or sunny sites may support *Betula papyrifera* Marsh. stands, with such fungal associates as *Leccinum holopus*, *Cortinarius pholideus*, and *Lactarius glycosmus*. Moist, disturbed sites are colonized by *Alnus rugosa*, typically associated with *Naucoria escharoides* and *Alpova diplophloeus*. Finally *Sphagnum* bogs are common and support sphagnicolous and other bog-associated species (e.g. *Hypholoma myosotis*, *Bryoglossum gracile*, *Omphalina oniscus*) and *Larix* associates (e.g. *Suillus grevillei*, *S. sinuspaulianus*, *S. viscidus*, *Hygrophorus speciosus*).

The arctic and alpine habitats of the Schefferville area consist of open tundra sites with scattered *Betula glandulosa*, *Salix* spp., and a few stunted *P. glauca*. Macrofungi consistently associated with these sites include *Amanita groenlandica*, *A. arctica* and *Russula norvegica*. The occurrence of these characteristically arctic or alpine species has been documented in other parts of the world (see discussion under individual species). The species composition of arctic and alpine macrofungal mycotas in general has been discussed by Laursen & Ammirati (1982), Laursen *et al.* (1987),

Gulden *et al.* (1985) and Watling (1983), and supplemented by the regional treatments of Kobayasi *et al.* (1967, 1969), Miller (1968, 1969, 1982, 1987), Miller & Gilbertson (1969), Watling & Miller (1971), Miller *et al.* (1973, 1982), Laursen & Ammirati (1982), Ammirati & Laursen (1982), Laursen *et al.* (1987) for Alaska; Lange (1948, 1955, 1957), Kobayasi *et al.* (1971), Knudsen & Borgen (1982, 1987), Dissing (1982) for Greenland; Larsen (1931), Christiansen (1941), Hallgrímsson (1972, 1973, 1974, 1981), Gøtzsche (1984) and Watling (1985a) for Iceland; Møller (1945, 1958) for the Farøe Islands; Ohenoja (1971) and Huhtinen (1987) for Spitzbergen; Kallio & Kankainen (1964, 1966) and Heikkälä (1982) for Finnish Lapland; Henderson (1958) and Watling (1987) for Scotland; and Favre (1955, 1960) for Switzerland.

Certain fungal species, such as *Lactarius repraesentaneus*, *Hygrocybe miniata*, and *Leccinum scabrum* were seen exclusively in the arctic and alpine sites in the Schefferville area but are well known from boreal and temperate sites in other areas (Hesler & Smith, 1979; Miller, 1980). *L. repraesentaneus*, for example, is documented as rare in many temperate areas (*e.g.* Pilát, 1961), but does tend to occur to some degree wherever spruces are found (Hesler & Smith, 1979). Species such as *L. repraesentaneus* and *L. scabrum*, which form mycorrhizal associations with tree genera crossing over into the tundra biome, represent a transitional group of species which may be found both in arctic/alpine and in boreal to temperate sites. *Hygrocybe miniata*, a very widely distributed decomposer in arctic, temperate and even tropical habitats (Hesler & Smith, 1963), may also have microhabitat specificities which lead to its becoming locally abundant in certain tundra sites. Previous records of this species from the tundra are listed by Miller *et al.* (1982).

Our study also encompasses representatives of a third assemblage of species: fungi characteristic of urban lawns and roadsides and similar disturbed sites. The fungi, including *Panaeolina foenicisii*, *Clitocybe augeana*, *Psathyrella subcinnamomea*, and *Bovista plumbea*, were collected within Schefferville itself. They appear to have become established as a result of the creation of suitable habitats by humans. *B. plumbea*, which has been reported both from tundra (Bowerman & Groves, 1962) and from temperate meadows and lawns (Coker & Couch, 1928), was undoubtedly indigenous to the Schefferville area. It is possible, however that *P. foenicisii*, *C. augeana*, and *P. subcinnamomea* were introduced to this isolated area in grass seed, turf, organic compost or gravel imported from more southerly regions.

## Acknowledgements

We would like to thank the following individuals for help in identifying or confirming difficult specimens: Dr. Scott Redhead (*Collybia tergina*, *Psathyrella subcinnamomea*, *Omphalina oniscus* and *Kuehneromyces lignicola*), Dr. Joseph Ammirati (*Cortinarius huronensis* var. *olivaceus*), Dr. Margaret Barr (*Protoventuria variisetosa*), and Dr. Walter Gams (*Sepedonium chrysospermum*). Appreciation is given to Ellen Schwärtzel for allowing us to examine her Schefferville collection. Thanks are also extended to the staff at the McGill Subarctic Research Station, Schefferville for their hospitality. This research was financially supported by the Natural sciences and engineering research council of Canada (NSERC) postgraduate scholarships to L.J.H. and R.C.S. and by an NSERC operating grant (A0145) to D.W.M.

## References

- AMMIRATI, J. F. & G. A. LAURSEN, 1982. *Cortinarius* in Alaskan arctic tundra. — Pages 282-308 in G. Laursen & J. Ammirati (ed.). Arctic and alpine mycology. University of Washington Press, Seattle, 559 p.
- BAS, C., 1982. Studies in *Amanita* II. Miscellaneous notes. — *Persoonia*, 11: 429-442.
- BARR, M. E., 1959. Northern Pyrenomycetes I. Canadian eastern Arctic. — *Contr. Inst. bot. Univ. Montréal*, 73: 1-101.
- BIGELOW, H. E., 1959. Notes of fungi from northern Canada IV. Tricholomataceae. — *Can. J. Bot.*, 37: 769-779.
- BIGELOW, H. E., 1982. North American species of *Clitocybe*. Part I. — *Beih. Nova Hedwigia*, 72: 1-207.
- BIGELOW, H. E. & A. H. SMITH, 1969. The status of *Lepista* — a new section of *Clitocybe*. — *Brittonia*, 21: 144-177.
- BON, M., 1984. Les Tricholomes de France et d'Europe occidentale. — Éditions Lechevalier S.A.R.L., Paris, 324 p.
- BOWERMAN, C. A. & J. W. GROVES, 1962. Notes on fungi from northern Canada V. Gasteromycetes. — *Can. J. Bot.*, 40: 239-254.
- BRESINSKY, A., 1987. Bemerkenswerte Grossspilzfunde in der Bundesrepublik Deutschland. — *Z. Mykol.*, 53: 289-302.
- BRODIE, H. J., 1975. The bird's nest fungi. — University of Toronto Press, Toronto, 199 p.
- CEJP, K. & J. T. PALMER, 1963. *Rody Nidularia* Fr. a *Mycocalia* J. T. Palmer v Československu a *Mycocalia sphagneti* J. T. Palmer sp. nov. z Anglie. — *Česká Mykol.*, 17: 113-126.
- CHRISTIANSEN, M. P., 1941. Studies in the larger fungi of Iceland. — *Botany Icel.*, 3(2): 191-226.
- COKER, W. C. & J. N. COUCH, 1928. The Gasteromycetes of the eastern United States and Canada. — University of North Carolina Press, Chapel Hill, North Carolina, 201 p.
- COOKE, W. B. & R. POMERLEAU, 1964. IX international botanical congress-field trip no. 16. Fungi. — *Mycologia*, 56: 607-618.

- DENNIS, R. W. G., 1964. The fungi of the Isle of Rhum. — *Kew Bull.*, 19: 77-131.
- DENNIS, R. W. G., 1981. British Ascomycetes. — J. Cramer, Vaduz, 585 p.
- DISSING, H., 1982. Operculate Discomycetes (Pezizales) from Greenland. — Pages 56-80 in G. Laursen & J. Ammirati (ed.). Arctic and alpine mycology. University of Washington Press, Seattle, 559 p.
- DONK, M. A., 1964. A conspectus of the families of Aphylophorales. — *Persoonia*, 3: 199-324.
- FAVRE, J., 1948. Les associations fongiques des hauts-marais jurassiens et de quelques régions voisines. — *Beitr. KryptogFlora Schweiz*, 10(3): 1-228.
- FAVRE, J., 1955. Les champignons supérieurs de la zone alpine du parc national suisse. — *Ergebn. wiss. Unters. schweiz. NatnParks*, 5, 33: 1-212.
- FAVRE, J., 1960. Catalogue descriptif des champignons supérieurs de la zone subalpine du parc national suisse. — *Ergebn. wiss. Unters. schweiz. NatnParks.*, 6, 42: 323-610.
- GERHARDT, E., 1984. Pilze Band 1. — BLV Verlagsgesellschaft mbH, Munich, 319 p.
- GÖTZSCHE, H. F., 1984. Contributions to the myxomycete flora of Iceland. — *Acta bot. islandica*, 7: 13-26.
- GROVES, J. W. & M. E. ELLIOTT, 1971. Notes on fungi from northern Canada VI. Additional records of Discomycetes. — *Rep. Kevo subarct. Res. Stn*, 8: 22-30.
- GROVES, J. W. & S. C. HOARE, 1954. Notes on fungi from northern Canada I. Hypocreales and Discomycetes. — *Can. Fld-Nat.*, 68: 1-8.
- GROVES, J. W. & R. MACRAE, 1963. The fungus records of Mr. H. A. C. Jackson from L'Islet Co., Québec. — *Can. Fld-Nat.*, 77: 179-202.
- GROVES, J. W. & S. C. THOMSON, 1955. Notes on fungi from northern Canada II. Boletaceae. — *Can. Fld-Nat.*, 69: 44-51.
- GROVES, J. W., S. C. THOMSON & M. PANTIDOU, 1958. Notes on fungi from northern Canada III. Amanitaceae, Hygrophoraceae, Rhodophyllaceae, and Paxillaceae. — *Can. Fld-Nat.*, 72: 133-138.
- GULDEN, G., 1983. Studies in *Lepista* (Fr.) W. G. Smith section *Lepista* (Basidiomycotina, Agaricales). — *Sydowia*, 36: 59-74.
- GULDEN, G., K. M. JENSSEN & J. STORDAL., 1985. Arctic and alpine fungi-1. — *Soppkonsulentent*, Oslo, Norway, 62 p.
- HALLGRIMSSON, H., 1972. Islenzkir hattsvæppir I. og II. — *Acta bot. islandica*, 1: 73-113.
- HALLGRIMSSON, H., 1973. Islenzkir hattsvæppir III. Lepiotaceae (Agaricaceae pro parte), Gomphidiaceae, Paxillaceae, Crepidotaceae. — *Acta bot. islandica*, 2: 29-55.
- HALLGRIMSSON, H., 1974. Islenzkir hattsvæppir VI. Hygrophoraceae. — *Acta bot. islandica*, 3: 36-81.
- HALLGRIMSSON, H., 1981. The Agaricales of Iceland (Islenzkir hattsvæppir) V. Preliminary account of the Icelandic species of Tricholomataceae. — *Acta bot. islandica*, 6: 29-41.
- HALLING, R. E., 1983. The genus *Collybia* (Agaricales) in the northeastern United States and Canada. — J. Cramer, Braunschweig, West Germany, 148 p.
- HEIKKILÄ, H., 1982. Boletes from northern Finland (Lapland). — Pages 316-329 in G. Laursen & J. Ammirati (ed.). Arctic and alpine mycology. University of Washington Press, Seattle, 559 p.
- HEIKKILÄ, H., & P. KALLIO, 1966. On the problem of subarctic basidiolichens I. — *Rep. Kevo subarct. Res. Stn*, 3: 48-74.
- HEIKKILÄ, H., & P. KALLIO, 1969. On the problem of subarctic basidiolichens II. — *Rep. Kevo subarct. Res. Stn*, 4: 90-97.
- HENDERSON, D. M., 1958. New and interesting Scottish fungi: I. — *Notes R. bot. Gdn Edinb.*, 22: 593-597.
- HENRY, R., 1938. Étude de quelques *Telamonias*. — *Bull. Soc. mycol. Fr.*, 54: 89-110.
- HESLER, L. R. & A. H. SMITH, 1963. North American species of *Hygrophorus*. — The University of Tennessee Press, Knoxville, 416 p.
- HESLER, L. R. & A. H. SMITH, 1979. North American species of *Lactarius*. — The University of Michigan Press, Ann Arbor, 841 p.
- HILBER, R. & O. HILBER, 1980. Notizen zur Gattung *Camarops* (Boliniaceae). — *Česká Mykol.*, 34: 123-151.
- 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.
- HUHTINEN, S., 1985. Mycoflora of Poste-de-la-Baleine, northern Québec: Ascomycetes. — *Naturaliste can.*, 112: 473-524.
- HUHTINEN, S., 1987. New Svalbard fungi. — Pages 123-151 in G. A. Laursen, J. F. Ammirati & S. A. Redhead (ed.). Arctic and alpine mycology II. Plenum Publishing Corp., New York, 348 p.
- KALLIO, P., 1980. Some observations on the fungi of central Québec-Labrador peninsula. — *McGill subarct. Res. Pap.*, 30: 1-16.
- KALLIO, P. & E. KANKAINEN, 1964. Notes on the macrofungi of Finnish Lapland and adjacent Finnmark. — *Rep. Kevo subarct. Res. Stn*, 1: 178-235.
- KALLIO, P. & E. KANKAINEN, 1966. Additions to the mycoflora of the northernmost Finnish Lapland. — *Rep. Kevo subarct. Res. Stn*, 3: 177-210.
- KANKAINEN, E., 1969. On the structure, ecology and distribution of the species of *Mitrella* s. lat. — *Karstenia*, 9: 23-34.
- KNUDSEN, H. & T. BORGEN, 1982. Russulaceae in Greenland. — Pages 216-244 in G. Laursen & J. Ammirati (ed.). Arctic and alpine mycology. University of Washington Press, Seattle, 559 p.
- KNUDSEN, H. & T. BORGEN, 1987. Agaricaceae, Amanitaceae, Bolbitiaceae, Gomphidiaceae, Paxillaceae and Pluteaceae in Greenland. — Pages 235-253 in G. Laursen, J. F. Ammirati & S. A. Redhead (ed.). Arctic and alpine mycology II. Plenum Publishing Corp., New York, 348 p.
- KOBAYASI, Y., N. HIRATSUKA, R. P. KORF, K. TUBAKI, K. AOSHIMA, M. SONEDA & J. SUGIYAMA,

1967. Mycological studies of the Alaskan arctic. — A. Rep. Inst. Fermentation, Osaka, 3: 1-138.
- KOBAYASI, Y., N. HIRATSUKA, Y. OTANI, K. TUBAKI, S. UDAGAWA & M. SONEDA, 1969. The second report on the mycological flora of the Alaskan arctic. — Bull. natn. Sci. Mus., Tokyo, 12: 311-430.
- KOBAYASI, Y., N. HIRATSUKA, Y. OTANI, K. TUBAKI, S. UDAGAWA, J. SUGIYAMA & K. KONNO, 1971. Mycological studies of the Anngmagssalik region of Greenland. — Bull. natn. Sci. Mus., Tokyo, 14: 1-96.
- KORNERUP, A., & J. H. WANSCHER, 1978. Methuen handbook of colour, 3<sup>rd</sup> ed., — Methuen, London, 252 p.
- KÜHNER, R., 1955. *Inocybe leiosporés cystidiés* — Espèces nouvelles ou critiques. — Mém. hors série 1., Suppl. Bull. Soc. Nat. Oyonnax, 9: 3-95.
- LAHAIE, D. G., 1981. The genus *Laccaria* in the boreal forest of eastern Canada. — M.Sc. thesis, University of Toronto, Toronto, 211 p.
- LANGE, J. E., 1938. Flora Agaricina Danica, Vol. III. — Society for the Advancement of Mycology in Denmark and the Danish Botanical Society, Copenhagen, 96 p.
- LANGE, M., 1948. Macromycetes I. The Gasteromycetes of Greenland. — Meddr Grønland, 147(4): 1-32.
- LANGE, M., 1955. Macromycetes II. Greenland Agaricales. — Meddr Grønland, 147(11): 1-69.
- LANGE, M., 1957. Macromycetes III. Greenland Agaricales (pars) macromycetes caeteri II. Ecological and plant geographical studies. — Meddr Grønland, 148(2): 1-125.
- LARSEN, P., 1931. Fungi of Iceland. — Botany Icel., 2: 449-607.
- LAURSEN, G. A., & J. F. AMMIRATI (ed.), 1982. Arctic and alpine mycology. The first international symposium on arcto-alpine mycology. — University of Washington Press, Seattle, 559 p.
- LAURSEN, G. A., & J. F. AMMIRATI, 1982. Lactarii in Alaskan arctic tundra. — Pages 245-276 in G. Laursen & J. Ammirati (ed.). Arctic and alpine mycology. University of Washington Press, Seattle, 559 p.
- LAURSEN, G. A., J. F. AMMIRATI & D. F. FARR, 1987. Hygrophoraceae from arctic and alpine tundra in Alaska. — Pages 273-286 in G. A. Laursen, J. F. Ammirati & S. A. Redhead (ed.). Arctic and alpine mycology II. Plenum Publishing Corp., New York, 348 p.
- LAURSEN, G. A., J. F. AMMIRATI & S. A. REDHEAD (ed.), 1987. Arctic and alpine mycology II. — Plenum Publishing Corp., New York, 348 p.
- LING-YOUNG, M., 1930. Étude biologique des phénomènes de la sexualité chez les Mucorinées. — Rev. gén. Bot., 42: 348-365.
- MCNEIL, R., 1983. Additions à la flore des champignons du Québec. — Naturaliste can., 110: 55-66.
- MÄKINEN, Y. & P. KALLIO, 1980. Preliminary checklist of the vascular plants in the Schefferville area of the Québec-Labrador peninsula. — McGill subarct. Res. Pap., 30: 17-36.
- MALENÇON, G. & R. BERTAULT, 1971. Flore des champignons supérieurs du Maroc, vol. I. — Institut scientifique chérifien et de la Faculté des sciences de Rabat, 601 p.
- MICHAEL, E. & B. HENNIG, 1967. Handbuch für pilzfreunde IV. Blätterpilze-Dunkelblätter. — VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, GDR, 326 p.
- MILLER, O. K., 1968. Interesting fungi of the St. Elias Mountains, Yukon Territory, and adjacent Alaska. — Mycologia, 60: 1190-1203.
- MILLER, O. K., 1969. Notes on Gasteromycetes of the Yukon Territory and adjacent Alaska. — Can. J. Bot., 47: 247-250.
- MILLER, O. K., 1980. Mushrooms of North America. — E. P. Dutton, New York, 368 p.
- MILLER, O. K., 1982. Higher fungi in Alaskan subarctic tundra and taiga plant communities. — Pages 123-143 in G. Laursen & J. Ammirati (ed.). Arctic and alpine mycology. University of Washington Press, Seattle, 559 p.
- MILLER, O. K., 1987. Higher fungi in tundra and subalpine tundra from the Yukon Territory and Alaska. — Pages 287-297 in G. Laursen, J. F. Ammirati & S. A. Redhead (ed.). Arctic and alpine mycology II. Plenum Publishing Corp., New York, 348 p.
- MILLER, O. K., & R. L. GILBERTSON, 1969. Notes on Homobasidiomycetes from northern Canada and Alaska. — Mycologia, 61: 840-844.
- MILLER, O. K., G. A. LAURSEN & D. F. FARR, 1982. Notes on Agaricales from arctic tundra in Alaska. — Mycologia, 74: 576-591.
- MILLER, O. K., G. A. LAURSEN & B. M. MURRAY, 1973. Arctic and alpine agarics from Alaska and Canada. — Can. J. Bot., 51: 43-49.
- MØLLER, F. H., 1945. Fungi of the Faerøes I. Basidiomycetes. — Einar Munksgaard, Copenhagen, 295 p.
- MØLLER, F. H., 1958. Fungi of the Faerøes II. Myxomycetes, Archimycetes, Phycomycetes, Ascomycetes, and Fungi Imperfecti. — Einar Munksgaard, Copenhagen, 286 p.
- MOSER, M., 1960. Die Gattung *Phlegmacium* (Schleimköpfe). — Verlag Julius Klinkhardt, Bad Heilbrunn, Austria, 440 p.
- MOSER, M., 1983. Keys to Agarics and Boleti. (English translation). — Roger Phillips, London, 535 p.
- MOSER, M., & W. Jülich, 1985. Colour atlas of Basidiomycetes. — Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- NANNFELDT, J. A., 1972. *Camarops* Karst. (Sphaeriales-Boliniaceae) with special regard to its European species. — Svensk bot. Tidskr., 66: 335-376.
- NIEMELÄ, T., 1985. Mycoflora of Poste-de-la-Baleine, northern Québec: Polypores and the Hymenochaetales. — Naturaliste can., 112: 445-472.
- OHENOJA, E., 1971. The larger fungi of Svalbard and their ecology. — Rep. Kevo Subarct. Res. Stn, 8: 122-147.
- OHENOJA, E., 1972. Preliminary note on the botanical research at Rankin Inlet, 1971. — Muskox, 10: 67.
- OVREBO, C. L., 1980. A taxonomic study of the genus *Tricholoma* (Agaricales) in the Great Lakes Region. — Ph.D. thesis, University of Toronto, Toronto, 308 p.

- PALMER, J. T., 1958. Observations on Gasteromycetes. VI. Three British species of *Nidularia* Fr. section *Sorosia* Tul.: Ecology and distribution. — *Trans. Br. mycol. Soc.*, 41: 55-63.
- PARMELEE, J. A. & J. GINNS., 1986. Parasitic micro-fungi on vascular plants in the Yukon and environs. — *Int. J. Mycol. Lichenol.*, 2: 293-347.
- PEARSON, A. A., 1949. New records and observations. — *Trans. Br. mycol. Soc.*, 32: 258-272.
- PILÁT, A., 1961. Mushrooms and other fungi. — Peter Nevill, London, 160 p.
- POMERLEAU, R., 1980. Flore des champignons au Québec et régions limitrophes. — Les Éditions La Presse, Montréal, 652 p.
- POMERLEAU, R., 1984. Supplément à la flore des champignons au Québec. — Les Éditions La Presse, Montréal, 88 p.
- POMERLEAU, R., & W. B. COOKE, 1964. IX International botanical congress-field trip no. 22. Fungi. — *Mycologia*, 56: 618-626.
- REA, C., 1927. Appendix to "British Basidiomycetae". Additions and corrections. — *Trans. Br. mycol. Soc.*, 12: 205-230.
- REDHEAD, S. A., 1979. A study of the sphagnicolous fleshy Basidiomycetes in the eastern sections of the Canadian boreal forest. — Ph.D. thesis, University of Toronto, Toronto, 495 p.
- REID, D. A., 1972. *Fungorum rariorum icones coloratae*. Pars. VI. — J. Cramer, Lehre, 64 p.
- RENDALL, D.-L., 1980. The genus *Lactarius* occurring in the southern boreal forest region of Ontario and Québec. — M.Sc. thesis, University of Toronto, Toronto, 265 p.
- RICKEN, A., 1915. Die Blätterpilze (Agaricaceae). — Theodor Oswald Weigel, Leipzig, 480 p.
- ROMAGNESI, H., 1967. Les Russules d'Europe et d'Afrique du nord. — Éditions Bordas, Paris, 998 p.
- SAVILE, D. B. O. & J. A. PARMELEE, 1964. Parasitic fungi of the Queen Elizabeth Islands. — *Can. J. Bot.*, 42: 699-722.
- SINGER, R., 1975. The Agaricales in modern taxonomy, 3<sup>rd</sup> ed. — J. Cramer, Vaduz, 912 p.
- SMITH, A. H., 1933. Unusual agarics from Michigan. — *Pap. Mich. Acad. Sci.*, 19: 205-216.
- SMITH, A. H. & L. E. WEHMEYER, 1935. Contributions to a study of the fungous flora of Nova Scotia II. Agaricaceae and Boletaceae. — *Pap. Mich. Acad. Sci.*, 21: 163-197.
- STANIS, V. F., 1979. *Russula* species occurring in the boreal region of Ontario and Québec, Canada. — M.Sc. thesis, University of Toronto, Toronto, 266 p.
- WATLING, R., 1983. Larger cold-climate fungi. — *Sydowia*, 36: 308-325.
- WATLING, R., 1985a. The Agaricales of Iceland (Islenzkir hattseppir) VI. Icelandic species of Bolbitiaceae. — *Acta bot. islandica*, 8: 3-19.
- WATLING, R., 1985b. Observations of *Amanita nivalis* Greville. — *Agarica*, 6: 327-335.
- WATLING, R., 1987. Larger arctic-alpine fungi in Scotland. — Pages 17-45 in G. Laursen, J. F. Ammirati & S. A. Redhead (ed.). Arctic and alpine mycology II. Plenum Publishing Corp., New York, 348 p.
- WATLING, R. & O. K. MILLER, 1971. Notes on eight species of *Coprinus* of the Yukon Territory and adjacent Alaska. — *Can. J. Bot.*, 49: 1687-1690.
- ZYCHA, H., R. SIEPMANN & G. LINNEMANN, 1969. Mucorales. — J. Cramer, Lehre, 335 p.

## Appendix

## CHECKLIST OF THE FUNGI OF SCHEFFERVILLE

The following is a list of 227 species known to occur in the Schefferville region of Québec based mainly on our collections but also including reports by previous researchers. Species in bold face are new records for Québec and adjacent Labrador, those species with an asterisk are newly reported for the Schefferville area. The following legend indicates localities where fungi were collected:

- (1) town of Schefferville, including cemetery, Nouveau-Québec, Qué.
- (2) 1 km E of Schefferville airport, Nouveau-Québec, Qué.
- (3) 2 km SE of Schefferville at north end of Lake Easel, Nouveau-Québec, Qué.
- (4) 4 km S of Schefferville near Bean Lake, Labrador, Newfoundland
- (5) 19 km S of Schefferville at Howell's River, Labrador, Newfoundland
- (6) 5.7 km NW of Schefferville, Nouveau-Québec, Qué.
- (7) 10 km NW of Schefferville at Star Creek, Nouveau-Québec, Qué.
- (8) 22 km NW of Schefferville, Labrador, Newfoundland.
- (9) 25 km NW of Schefferville at Irony Mountain, Labrador, Newfoundland
- (10) 42 km NW of Schefferville near Joan Lake, Labrador, Newfoundland
- (11) 4.5 km NE of Schefferville, Nouveau-Québec, Qué.
- (12) 15 km NE of Schefferville near Attikamagen Lake, Labrador, Newfoundland.

Most collection sites were located within the boreal forest zone; exceptions were sites (8), (9) and (10) which were located on the tundra. Collectors (and their abbreviations) are: D. W. Malloch (M), R. C. Summerbell (S), L. J. Hutchison (H), and E. Schwärzfel (ES). All collections are in TRTC unless otherwise noted; all collection numbers are those of collectors unless otherwise noted. The following annotated list of 227 species is divided into various taxonomic groups, as outlined, with a few modifications, by Dennis (1981) for the Ascomycetes, Donk (1964) for the Aphylophorales and Singer (1975) for the Agaricales.

## MYXOMYCETES

## Liceales

## RETICULARIACEAE

\**Lycogala epidendrum* (L.) Fr. — (7), H: LH-30-84.

## ZYGOMYCETES

## Mucorales

## MUCORACEAE

- \**Spinellus fusiger* (Link) v. Teigh. — (1), S: TRTC 50939.  
 \**Spinellus gigasporus* Cooke & Masee — (2), S: TRTC 50944.

## HYPHOMYCETES

## Moniliales

## MONILIACEAE

- \**Cladosporium herbarum* (Pers.) Link — (1), S: TRTC 50935.  
 \**Sepedonium chrysospermum* (Bull.) Link — (9), S: TRTC 50989.

## ASCOMYCETES

## Pezizales

## PEZIZACEAE

- \**Otidea onotica* (Fr.) Fuckel — (3), M: TRTC 50969.  
 \**Aleuria aurantia* (Fr.) Fuckel — (4), H: TRTC 50798.  
*Peziza badia* Mérat (reported by Huhtinen, 1982)  
*Peziza badiocconfusa* Korf (reported by Huhtinen, 1982)  
*Peziza limnaea* Maas Geest. (reported by Huhtinen, 1982)  
*Peziza praetervisa* Bres. (reported by Huhtinen, 1982)

## THELEBOLACEAE

- \**Thelebolus microsporus* (Berk. & Br.) Kimbr. — (11), H: TRTC 50797.

## ASCOBOLACEAE

- Lasiobolus microsporus* Bezerra & Kimbrough (reported by Huhtinen, 1984)

## HUMARIACEAE

- Cheilymenia crucipila* (Cooke & Phill.) Le Gal (reported by Huhtinen, 1985)  
*Fimaria coprina* Eckblad (reported by Huhtinen, 1984)  
*Geopyxis carbonaria* (Pers.) Sacc. (reported by Huhtinen, 1982)  
*Leucoscypha ovilla* (Peck) Harmaja (reported by Huhtinen, 1985)  
*Leucoscypha vivida* (Nyl.) Eckblad (reported by Huhtinen, 1982)  
*Melastiza chateri* (W. G. Smith) Boud. (reported by Huhtinen, 1982)  
*Octospora humosa* (Fr.) Dennis (reported by Huhtinen, 1982)  
*Scutellinia* cf. *ampullacea* (Lim.) Kuntze (reported by Huhtinen, 1982)  
*Scutellinia scutellata* (Fr.) Lamb. (reported by Huhtinen, 1982)  
*Trichophaea brunnea* (Alb. & Schw.: Fr.) L. Batra & S. Batra (reported by Huhtinen, 1984)  
*Trichophaea hemisphaerioides* (Mouton) Graddon (reported by Huhtinen, 1984, 1985)

## SARCOSYPHACEAE

*Pseudoplectania nigrella* (Pers.: Fr.) Fuckel — (4), H: TRTC 50800 (also reported by Huhtinen, 1982)

## HELVELLACEAE

*Gyromitra ambigua* (Karst.) Harmaja (reported by Huhtinen, 1982)

*Gyromitra esculenta* (Pers.: Fr.) Fr. (reported by Huhtinen, 1985)

*Helvella corium* (Weberb.) Masee (reported by Kallio, 1980; Huhtinen, 1982, 1985)

*Helvella palustris* Peck (reported by Huhtinen, 1982)

## Helotiales

## GEOGLOSSACEAE

*Bryoglossum gracile* (Karst.) Redhead — (3), H: TRTC 50792; (4), H: LH-79-84 (also reported by Kankainen, 1969; Kallio, 1980; Huhtinen, 1985)

*Heyderia abietis* (Fr.) Link (reported by Kankainen, 1969; Huhtinen, 1985)

*Mitrla borealis* Redhead (reported by Huhtinen, 1985)

*Neolecta vitellina* (Bres.) Korf & Rogers (reported by Huhtinen, 1982)

*Spathularia flavida* Pers.: Fr. — (2), M: 26.8.84/12; (3), M: TRTC 50974, H: LH-4-84; (4), H: TRTC 50794 (also reported by Huhtinen, 1982)

*Cudonia circinans* (Pers.) Fr. — (9), S: SCH-11 (also reported by Huhtinen, 1982)

*Cudonia confusa* Bres. — (2), H: LH-10-84; (3), H: LH-6-84; (7), H: TRTC 50793; (9), S: SCH-12 (also reported by Huhtinen, 1982, 1984)

## HELOTIACEAE

*Bisporella citrina* (Batsch: Fr.) Korf & Carpenter — (5), H: TRTC 50799 (also reported by Huhtinen, 1982)

*Chlorociboria aeruginosa* (Fr.) Ram., Korf & Bat. (reported by Huhtinen, 1982)

*Cyathicula cyathoidea* (Mérat) Thüm. (reported by Huhtinen, 1982)

*Encoelia furfuracea* (Pers.) Karst. (reported by Huhtinen, 1982)

*Hymenoscyphus scutululus* (Pers.: Fr.) Phill. (reported by Huhtinen, 1985)

*Hymenoscyphus serotinus* (Pers.: Fr.) Phill. (reported by Huhtinen, 1985)

*Tympanis abietina* Groves (reported by Huhtinen, 1982)

## SCLEROTINIACEAE

*Poculum firmum* (Pers.: Fr.) Dumont (reported by Huhtinen, 1984)

## HYALOSYPHACEAE

*Cistella grevillei* (Berk.) Raschle (reported by Huhtinen, 1982)

*Dasyscyphus bicolor* (Fr.) Fuckel (reported by Huhtinen, 1982)

*Dasyscyphus calyculiformis* (Schum.: Fr.) Rehm. (reported by Huhtinen, 1984)

*Dasyscyphus leucostomus* Rehm. (reported by Huhtinen, 1984)

*Dasyscyphus papyraceus* (Karst.) Sacc. (reported by Huhtinen, 1982)

*Dasyscyphus sulphurellus* (Peck) Sacc. (reported by Huhtinen, 1982)

*Dasyscyphus virgineus* (Fr.) Fuckel (reported by Huhtinen, 1982)

*Dasyscyphella nivea* (Hedw. fil.: Fr.) Raitv. (reported by Huhtinen, 1984)

*Hyalopeziza* sp. (reported by Huhtinen, 1984)

*Hyaloscypha* cf. *lectissima* (Karst.) Raitv. (reported by Huhtinen, 1982)

*Lachnellula agassizii* (Berk. & Curt.) Dennis (reported by Huhtinen, 1982)

*Lachnellula arida* (Phill.) Dennis (reported by Huhtinen, 1982)

*Lachnellula occidentalis* (Hahn & Ayers) Dharne (reported by Huhtinen, 1982)

*Lachnellula suecica* (Fuckel) Nannf. (reported by Huhtinen, 1982)

*Psilachnum inquilinum* (Karst.) Dennis (reported by Huhtinen, 1985)

*Urceolella crispula* (Karst.) Boud. (reported by Huhtinen, 1985)

## DERMATEACEAE

*Mollisia ramealis* (Karst.) Karst. (reported by Huhtinen, 1985)

## Phacidiales

## HYPODERMATAEAE

\**Rhytisma salicinum* (Pers) Fr. — (2), H: TRTC 50787; (4), H: LH-154-84; (9), M: TRTC 50981.

\**Lophodermium sphaerioides* (Alb. & Schw.: Fr.) Rehm. — (4), H: TRTC 50784.

## Sphaeriales

## SORDARIACEAE

\**Gelasinospora tetrasperma* Dowding — (9) S: TRTC 50535.

## BOLINIACEAE

\**Camarops tubulina* (Alb. & Schw.) Shear — (3), M: TRTC 50970.

## Dothidiales

## CAPNODIACEAE

\**Euantennaria arctica* (Woron.) Hughes — (4), M: TRTC 50984.

## Pleosporales

## VENTURIACEAE

*Gibbera grumiformis* (Karst.) Barr (reported by Huhtinen, 1985)

\**Protoventuria variisetosa* (Barr) Barr — (4), H: LH-180-84 (MASS)

## PLEOSPORACEAE

- \**Melanomma pulvis-pyrus* (Pers.) Fuckel — (4), M: TRTC 50809.  
 \**Sporormiella minima* (Auersw.) Ahmed & Cain — (11), H: TRTC 50779.  
 \**Trichodelitschia munkii* Lundqvist — (9), M: TRTC 50985.

## Hysteriales

## HYSTERIACEAE

- Lophium mytilinum* (Pers.) Fr. (reported by Huhtinen, 1982)  
*Mytilidion gemmigenum* Fuckel (reported by Huhtinen, 1985)

## BASIDIOMYCETES

## Aphylophorales

## CANTHARELLACEAE

- \**Cantharellus lutescens* Fr. — (11), M: 1.9.84/1.  
 \**Cantharellus tubaeformis* Fr. — (6), M: 5.9.84/8.

## CLAVARIACEAE

- \**Clavulinopsis laeticolor* (Berk. & Curt.) Petersen — (4), M: 2.9.84/7.  
 \**Clavariadelphus pistillaris* (Fr.) Donk var. *americanus* Corner — (6), M: 5.9.84/6, H: LH-90-84; (7), M: 25.8.84/3.  
 \**Clavariadelphus truncatus* (Quél.) Donk — (2), H: LH-67-84; (4), ES: 9; (7), M: 25.8.84/2.  
*Multiclavula vernalis* (Schw.) Peterson (reported by Kallio, 1980)

## AURISCALPIACEAE

- \**Lentinellus flabelliformis* (Bolt.: Fr.) Ito — (9), M: 3.9.84/8.

## HYDNACEAE

- \**Hydnum repandum* L.: Fr. — (7), M: 25.8.84/10, H: LH-38-84.

## POLYPORACEAE

- Coltricia perennis* (L.: Fr.) Murr. — (2), H: LH-37-84 (also reported by Niemelä, 1985)  
*Fomitopsis cajanderi* (Karst.) Kotl. & Pouz. (reported by Niemelä, 1985)  
*Fomitopsis pinicola* (Schwartz: Fr.) Karst. (reported by Niemelä, 1985)  
*Fomitopsis rosea* (Alb. & Schw.: Fr.) Karst. (reported by Niemelä, 1985)  
*Gloeophyllum protractum* (Fr.) Inazeki (reported by Kallio, 1980; Niemelä, 1985)  
*Gloeophyllum sepiarium* (Wulf.: Fr.) Karst. — (4), H: LH-58-84 (also reported by Kallio, 1980; Niemelä, 1985)  
*Inonotus radiatus* (Sow.: Fr.) Karst. (reported by Niemelä, 1985)  
*Phellinus radiatus* (L.: Fr.) Quél. (reported by Kallio, 1980; Niemelä, 1985)

- Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk (reported by Kallio, 1980)  
*Onnia tomentosa* (Fr.) Karst. (reported by Niemelä, 1985)  
*Osteina obducta* (Berk.) Donk (reported by Niemelä, 1985)  
*Polyporus varius* Pers.: Fr. (reported by Niemelä, 1985)  
*Porodaedalea piceina* (Peck) Niemelä (reported by Niemelä, 1985)  
*Trichaptum abietinum* (Pers.: Fr.) Ryv. (reported by Kallio, 1980; Niemelä, 1985)

## THELEPHORACEAE

- \**Thelephora regularis* Schw. — (11), M: 30.8.84/11.

## Agaricales

## BOLETACEAE

- \**Boletinus cavipes* (Opat.) Kalchbr. — (6), S: SCH-57; (7), M: 25.8.84/1.  
*Boletus chromapes* (Frost) Smith & Thiers (reported by Kallio, 1980)  
 \**Boletus edulis* Bull.: Fr. — (4), M: 23.8.84/6.  
*Leccinum holopus* (Rostk.) Watling — (4), ES: 4. (also reported by Kallio, 1980)  
*Leccinum oxydabile* (Singer) Singer (reported by Kallio, 1980)  
*Leccinum scabrum* (Bull.: Fr.) S. F. Gray — (8), ES: 38; (9), H: LH-46-84; (10), H: LH-86-84. (also reported by Kallio, 1980)  
*Leccinum versipelle* (Fr. & KÖk.) Snell (reported by Kallio, 1980)  
*Suillus glandulosus* (Peck) Singer (reported by Kallio, 1980)  
*Suillus grevillei* (Kl.) Singer — (2), H: LH-69-84; (6), H: LH-92-84, ES: 29. (also reported by Kallio, 1980)  
 \**Suillus sinuspaullianus* (Pomerleau & A. H. Smith) Dick & Snell — (5), M: 24.8.84/9.  
*Suillus spectabilis* (Peck) Singer — (2), H: LH-68-84; (6), H: LH-91-84; (11), M: 30.8.84/4. (also reported by Kallio, 1980)  
*Suillus viscidus* (L.: Fr.) Rausch. [syn. *Suillus aeruginascens* (Secr.) Snell] — (11), ES: 6. (also reported by Kallio, 1980)  
*Xerocomus subtomentosus* L.: Fr. — (9), S: SCH-3. (also reported by Kallio, 1980)

## PAXILLACEAE

- \**Paxillus involutus* (Batsh) Fr.-(4), M: 29.8.84/2.

## GOMPHIDIACEAE

- \**Gomphidius maculatus* (Scop.: Fr.) Fr. — (2), M: 31.8.84/8; (7), M: 27.8.84/2.  
*Gomphidius septentrionalis* Singer (reported by Kallio, 1980)

## HYGROPHORACEAE

- \**Hygrophorus camarophyllus* (Fr.), Dumée, Grandjean & Maire — (9), ES: 14.  
 \**Hygrophorus olivaceoalbus* (Fr.) Fr. — (6), H: LH-94-84.



- \**Hygrophorus pudorinus* (Fr.) Fr. — (6), S: SCH-47.  
 \**Hygrophorus pustulatus* (Fr.) Fr. — (6), S: TRTC 50699.  
 \**Hygrophorus speciosus* Peck — (6), S: SCH-48.  
 \**Hygrocybe cantharellus* (Schw.) Murr. — (6), S: TRTC 50700.  
 \**Hygrocybe miniata* (Fr.) Kummer — (9), S: SCH-31; (10), S: SCH-45.

## TRICHOLOMATACEAE

- Omphalina ericetorum* (Pers.: Fr.) M. Lange — (4), H: LH-16-84, H: LH-56-84. (also reported by Heikkilä & Kallio, 1969)  
*Omphalina grisella* (Weinm.) Mos. (reported by Heikkilä & Kallio, 1969; Kallio, 1980)  
*Omphalina hudsoniana* (Jenn.) Bigelow (reported by Kallio, 1980)  
*Omphalina luteoilacina* (Favre) Henderson (reported by Heikkilä & Kallio, 1966, 1969)  
*Omphalina luteovittellina* (Pil. & Nannf.) M. Lange (reported by Heikkilä & Kallio, 1969; Kallio, 1980)  
 \**Omphalina oniscus* (Fr.: Fr.) Qué. *sensu* Favre (1948) — (6), S: SCH-51.  
 \**Rickenella fibula* (Bull.: Fr.) Raith. — (8), M: 6.9.84/6.  
 \**Laccaria laccata* (Scop.: Fr.) Berk. & Br. — (4), H: LH-15-84; (8), S: TRTC 50692; (11), H: LH-73-84.  
 \**Clitocybe augeana* (Mont.) Sacc. *sensu* Bigelow (1982) — (1), M: 2.9.84/2.  
 \**Clitocybe clavipes* (Pers.: Fr.) Kummer — (4), M: 23.8.84/1; (9), H: LH-47-84; (11), S: SCH-17.  
 \**Clitocybe inornata* (Sow.: Fr.) Gill. — (11), S: SCH-15.  
 \**Clitocybe odora* (Fr.) Kummer — (11), ES: 4.  
 \**Lepista pseudoctypa* (M. Lange) Gulden — (1), M: 1.9.84/2.  
 \**Ripartites tricholoma* (Alb. & Schw.: Fr.) Karst. — (11), M: 30.8.84/13.  
 \**Tricholomopsis decora* (Fr.) Singer — (4), H: LH-54-84; (7), H: LH-29-84.  
 \**Tricholoma impolitum* (Lasch) Kummer — (9), M: 3.9.84/1.  
 \**Tricholoma vaccinum* (Fr.) Staude — (2), M: 31.8.84/5; (6), M: 5.9.84/1.  
 \**Tricholoma virgatum* (Fr.) Kummer — (2), M: 31.8.84/7.  
 \**Armillariella bulbosa* (Barla) Romagnesi — (9), S: SCH-14.  
 \**Armillariella mellea* (Vahl.: Fr.) Karst. — (11), H: LH-61-84.  
 \**Arrhenia acerosa* (Fr.) Kühner — (7), M: 25.8.84/7.  
 \**Cantharellula umbonata* (Gmel.: Fr.) Singer — (2), H: LH-44-84; (4), H: LH-55-84, M: 23.8.84/10; (9), ES: 15.  
 \**Calocybe fallax* (Sacc.) Singer ex Redhead & Singer — (11), M: 30.8.84/8.  
 \**Pleurocybella porrigens* (Pers.: Fr.) Singer — (6), H: LH-93-84; (7), H: LH-28-84.  
 \**Collybia cirrhata* (Schum.: Fr.) Kummer — (6), H: LH-96-84.

- Collybia dryophila* (Bull.: Fr.) Kummer (reported by Kallio, 1980)  
*Collybia peronata* (Bolt.: Fr.) Singer (reported as *Marasmius urens* by Kallio, 1980)  
 \**Collybia tergina* (Fr.) Lundell — (9), S: DAOM 198997.  
 \**Collybia tuberosa* (Bull.: Fr.) Kummer — (2), H: LH-43-84.  
 \**Marasmius androsaceus* (L.: Fr.) Fr. — (2), H: LH-8-84; (8), H: LH-100-84.  
 \**Mycena hemisphaerica* Peck — (3), H: LH-2-84; (4), H: LH-14-84, H: LH-57-84; (7), H: LH-27-84; (12), H: LH-9-84.  
*Xeromphalina campanella* (Batsch.: Fr.) R. Maire (reported by Kallio, 1980)  
*Xeromphalina caulicinalis* (With.: Fr.) Kühn. & Maire (reported by Kallio, 1980)  
 \**Xeromphalina cornui* (Qué.) Favre — (2), M: 26.8.84/14 (DAOM).  
*Lentinus lepideus* Fr. (reported by Kallio, 1980)

## ENTOLOMATACEAE

- \**Entoloma sericellum* (Bull.: Fr.) Kummer — (6), H: LH-95-84.

## AMANITACEAE

- \**Amanita arctica* Bas, Knudsen & Borgen — (4), M: 29.8.84/4.  
 \**Amanita fulva* (Schaeff.) Pers. — (4), M: 29.8.84/9; (8), M: 6.9.84/4; (9), H: LH-84-84; (10), ES: 26.  
 \**Amanita groenlandica* Bas ex Knudsen & Borgen — (8), S: SCH-61, ES: 42; (10), M: 4.9.84/3, S: SCH-36.

## AGARICACEAE

- \**Cystoderma amianthinum* (Scop.: Fr.) Fayod — (7), H: LH-40-84.  
 \**Cystoderma granulorum* (Batsch: Fr.) Fayod — (9), H: LH-45-84.

## COPRINACEAE

- \**Panaeolina foenicisii* (Pers.: Fr.) R. Maire — (1), H: LH-82-84.  
 \**Psathyrella subcinnamomea* A. H. Smith — (1), H: LH-62-84, H: LH-83-84.  
 \**Psathyrella variabilissima* A. H. Smith — (11), H: LH-59-84.

## STROPHARIACEAE

- \**Stropharia hornemannii* (Weinm.: Fr.) Lund & Nannf. — (5), H: LH-21-84.  
 \**Hypholoma capnoides* (Fr.: Fr.) Kummer — (2), H: LH-34-84; (7), H: LH-31-84.  
 \**Hypholoma myosotis* (Fr.) Moser — (4), S: SCH-22; (6), S: SCH-52.  
 \**Kuehneromyces lignicola* (Peck) Redhead — (3), H: LH-1-84.  
*Kuehneromyces mutabilis* (Schff.: Fr.) Singer & A. H. Smith (reported by Kallio, 1980)  
 \**Pholiota granulosa* (Peck) A. H. Smith & Hesler — (2), ES: 1.

\**Pholiota spumosa* (Fr.) Singer — (2), H: LH-70-84.

## CORTINARIACEAE

\**Inocybe dulcamara* (Alb. & Schw.: Pers.) Kummer — (8), H: LH-99-84.

\**Inocybe phaeodisca* Kühner — (3), M: 21.8.84/1.

\**Hebeloma longicaudum* (Pers.: Fr.) Kummer — (2), M: 26.8.84/11, M: 26.8.84/13, H: LH-35-84; (4), H: LH-50-84.

\**Naucoria escharoides* (Fr.) Kummer — (11), M: 30.8.84/5.

\**Gymnopilus liquiritiae* (Pers.: Fr.) Karst. — (6), ES: 36.

\**Gymnopilus penetrans* (Fr.: Fr.) Murr. — (11), H: LH-64-84.

\**Cortinarius brunneus* Fr. — (9), S: SCH-10.

\**Cortinarius camurus* (Bull.: Fr.) Fr. — (6), M: 5.9.85/10.

\**Cortinarius croceofolius* Peck — (6), S: SCH-53.

\**Cortinarius hercynicus* (Pers.) Moser — (3), H: LH-3-84; (4), ES: 8.

\**Cortinarius huronensis* var. *olivaceus* Ammirati & A. H. Smith — (11), S: SCH-18.

\**Cortinarius junghuhnii* Fr. — (4), M: 29.8.84/8.

\**Cortinarius leucopus* (Bull.: Fr.) Fr. — (8), M: 6.9.84/5.

\**Cortinarius odorifer* Britz. — (11), M: 30.8.84/1.

\**Cortinarius pholideus* (Fr.: Fr.) Fr. — (4), S: SCH-26.

\**Cortinarius saniosus* (Fr.) Fr. — (3), M: 21.8.84/2.

\**Cortinarius saturatus* Lange — (4), S: TRTC 50733.

\**Cortinarius traganus* Weinm.: Fr. — (2), S: SCH-20; (7), H: LH-42-84.

\**Cortinarius trivialis* Lange — (9), ES: 17.

\**Cortinarius umidicola* Kauffm. — (6), M: 5.9.84/2.

\**Cortinarius uraceus* Fr. — (6), M: 5.9.84/11.

\**Cortinarius veregregius* Henry — (3), M: 21.8.84/3.

*Rozites caperata* (Pers.: Fr.) Karsten — (5), M: 24.8.84/5; (9), S: SCH-4. (also reported by Kallio, 1980).

\**Galerina dicranorum* A. H. Smith & Singer — (7), H: LH-39-84; (9), H: LH-49-84; (11), H: LH-66-84.

*Galerina marginata* (Fr.) Kühner (reported by Kallio, 1980).

\**Galerina unicolor* (Fr.) Singer — (1), M: 2.9.84/5; (9), H: LH-85-84.

## RUSSULACEAE

*Russula aeruginea* Lindbl. (reported by Kallio, 1980)

\**Russula brevipes* Peck — (9), ES: 21.

\**Russula norvegica* Reid — (10), M: 4.9.84/8, S: SCH-35.

*Russula paludosa* Britz. (reported by Kallio, 1980)

\**Lactarius affinis* Peck — (9), S: SCH-6, ES: 16; (11), H: LH-60-84.

\**Lactarius aspideoides* Burl. — (11), S: TRTC 50734.

\**Lactarius deliciosus* (Fr.) S. F. Gray — (3), H: LH-5-84; (9), S: SCH-5; M: 28.8.84/6.

*Lactarius glycosmus* Fr. — (4), S: SCH-24. (also reported by Kallio, 1980)

\**Lactarius hibbardae* Peck — (2), M: 26.8.84/3; (4), H: LH-52-84; (6), S: SCH-54.

*Lactarius mammosus* Fr. (reported by Kallio, 1980)

*Lactarius praesentaneus* Britz. — (9), H: LH-48-84, S: SCH-28; (10), S: SCH-39. (also reported by Kallio, 1980)

*Lactarius rufus* Fr. — (9), S: SCH-7. (also reported by Kallio, 1980)

\**Lactarius scrobiculatus* (Scop.: Fr.) Fr. — (11), S: SCH-19.

\**Lactarius thejogalus* (Bull.: Fr.) Fr. — (4), H: LH-17-84, H: LH-19-84; (10), H: LH-88-84.

*Lactarius torminosus* (Schff.: Fr.) S. F. Gray (reported by Kallio, 1980)

\**Lactarius uvidus* Fr. — (9), S: SCH-27.

## Lycoperdales

## LYCOPERDACEAE

\**Bovista plumbea* Pers.: Pers. — (1), H: LH-80-84.

*Calvatia tatrensis* Hollos (reported by Kallio, 1980)

\**Lycoperdon pyriforme* Schaeff.: Pers. — (2), H: LH-11-84; (12), H: LH-12-84.

## Melanogastreales

## MELANOGASTRACEAE

\**Alpova diplophloeus* (Zeller & Dodge) Trappe — (3), M: 21.8.84/5.

## Nidulariales

## NIDULARIACEAE

\**Mycocalia denudata* (Fr.) J. T. Palmer — (9), M: TRTC 50736.

## Exobasidiales

## EXOBASIDIACEAE

\**Exobasidium vaccinii-uliginosi* Boud. — (4), M: TRTC 50973.

## Dacrymycetales

## DACRYMYCETACEAE

\**Dacrymyces minor* Peck — (11), H: LH-90-84.

## Tremellales

## TREMELLACEAE

*Tremella mesenterica* Retz.: Fr. (reported by Kallio, 1980)

## Auriculariales

## AURICULARIACEAE

*Auricularia auricula* (Hook.) Underwood (reported by Kallio, 1980)

## Uredinales

## PUCCINIACEAE

\**Phragmidium rubi-ideae* (DC) Karsten — (11), S: TRTC 50685.

\**Puccinia conglomerata* (Str.) S. & K. — (2), H: LH-148-84.

## MELAMPSORACEAE

\**Chrysomyxa ledicola* (Peck) Lagerh. — (11), H: LH-146-84, H: LH-147-84.

\**Melampsora paradoxa* Diet. & Holw. — (2), H: LH-149-84; (9), M: TRTC 50976.

## Ustilaginales

## USTILAGINACEAE

\**Anthracoidea bigelowii* Nannf. — (9), M: TRTC 50982.

\**Anthracoidea heterospora* (B. Lindb.) Kukkonen — (2), H: LH-151-84.

## APPORT EN SULFATE ET EN EAU À LA SURFACE DU SOL SOUS QUATRE ESPÈCES ARBORESCENTES

F. COURCHESNE et W. H. HENDERSHOT

Département des ressources renouvelables  
Collège Macdonald, Université McGill  
Sainte-Anne-de-Bellevue (Québec) H9X 1C0

### Résumé

Les précipitations sous couvert forestier ont été échantillonnées sous des individus matures de quatre espèces arborescentes: *Acer saccharum* Marsh., *Betula papyrifera* Marsh., *Abies balsamea* (L.) Mill. et *Thuja occidentalis* L. Ces espèces sont caractéristiques des forêts des Basses-Laurentides au Québec. Les résultats démontrent que toutes les espèces produisent un accroissement des concentrations et du dépôt en sulfate dans les solutions atteignant la surface des sols. De plus, les concentrations en sulfate des précipitations sous couvert forestier sont fortement liées aux concentrations dans les précipitations incidentes. En général, les ions  $H^+$  sont neutralisés par l'appareil aérien de toutes les espèces sauf le sapin baumier. Le dépôt combiné (précipitation au sol + écoulement le long du tronc) de sulfate sur des surfaces restreintes au pourtour du tronc des arbres atteint des valeurs de 2 à 4 fois supérieures au dépôt en milieu ouvert. Des équations permettant d'estimer le niveau des précipitations sous couvert forestier au cours de la période de croissance, en fonction de chaque espèce et du niveau des précipitations incidentes, sont proposées.

### Abstract

Throughfall and stemflow were sampled under mature trees of four species: *Acer saccharum* Marsh., *Betula papyrifera* Marsh., *Abies balsamea* (L.) Mill. and *Thuja occidentalis* L. These species are typical of forests of the southern Laurentians in Québec. The results showed that, compared with deposition in open areas, sulfate concentrations and deposition increased under each species. Sulfate concentrations in throughfall and stemflow solutions were strongly related to the sulfate concentrations of incoming precipitation.  $H^+$  ions were neutralized in the canopy of all species except balsam fir. Total depositions (throughfall + stemflow) of sulfate on small areas surrounding tree trunks were 2 to 4 times higher than deposition in the open. For each species, equations relating throughfall and stemflow levels to precipitation levels during the growing season are presented.

### Introduction

Le couvert arborescent constitue la première composante des écosystèmes forestiers à être en contact avec la précipitation incidente, modifiant largement sa composition chimique initiale (Tamm, 1951; Carlisle *et al.*, 1966; Parker, 1983). Le délavage des dépôts secs, le lessivage des substances chimiques contenues dans les tissus des arbres et les échanges ioniques à l'interface arbre-atmosphère sont à la base de ce phénomène (Eaton *et al.*, 1973; Patterson, 1975). Ces modifications surviennent à la suite du dégoulinement de l'eau d'une feuille et d'une branche à l'autre à l'intérieur du couvert arborescent (*throughfall*), et de l'écoulement le long des branches et du tronc des arbres (*stemflow*). D'autre part, l'interception d'une fraction de la précipitation incidente par la végétation et l'évaporation ou l'absorption sub-

séquente de celle-ci réduisent la quantité nette d'eau atteignant la surface du sol (Helvey & Patric, 1965). On notera que, tout au long du texte, les expressions «précipitation au sol» et «écoulement/ruissellement le long du tronc ou du fût» sont utilisées comme équivalentes aux termes anglais *throughfall* et *stemflow*, respectivement. Au sens strict, le terme *throughfall* est défini pour un peuplement complet (Zinke, 1967). Dans le cadre de cette étude, ce terme, ainsi que son équivalent français, représentent la précipitation atteignant la surface du sol en passant à travers le couvert aérien d'un individu d'une espèce donnée.

La concentration en sulfate et en ions  $H^+$  de l'eau s'infiltrant dans le sol joue un rôle primordial dans la composition chimique des solutions de sols et dans le lessivage des cations (Lee & Weber, 1982; Mollitor & Raynal, 1982). Afin de caractériser

le dépôt en sulfate et en eau à la surface du sol, nous avons entrepris d'étudier les transformations subies par les précipitations lors de leur passage à travers le couvert forestier. L'objectif principal de cette étude est de présenter les contrôles exercés par la composition spécifique du couvert forestier sur l'apport en sulfate, en  $H^+$  et en eau à la surface du sol, pour des espèces arborescentes caractéristiques des forêts des Basses-Laurentides au Québec.

### Aire d'étude

La Station de biologie de l'Université de Montréal (SBUM) couvre 14 km<sup>2</sup> et se situe à 80 km au nord de Montréal dans les Basses-Laurentides (45°59'N., 74°01'O.). Deux perturbations majeures ont affecté le territoire de la SBUM: d'abord une coupe forestière à la fin du 19<sup>e</sup> siècle, puis un feu de forêt datant du début du siècle présent (Gagnon, 1975). Ces événements ont favorisé le développement d'une forêt de transition dominée par l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.), le bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.), le sapin baumier [*Abies balsamea* (L.) Mill.] et le cèdre (*Thuja occidentalis* L.). L'âge maximum des arbres, tel que démontré par des relevés dendrométriques, est d'environ 80 ans (Courchesne, 1985). Les précipitations moyennes annuelles sont de l'ordre de 110 cm, dont près du tiers tombe sous forme de neige. La région reçoit environ 70 méq de  $SO_4^{-2}$  et 80 méq de  $H^+$  par m<sup>2</sup> par an par l'intermédiaire des précipitations incidentes (Courchesne, 1985). Les sols dominants font partie de l'ordre podzolique; des sols organiques occupent les dépressions (Hendershot *et al.*, 1984; Savoie, 1985).

### Matériel et méthodes

L'échantillonnage des solutions fut effectué en 1983 pendant la période de croissance de la végétation et jusqu'à la sénescence des feuilles (1<sup>er</sup> juin au 6 octobre). Au cours de cet intervalle, 14 événements pluvieux représentant un vaste éventail de niveaux de précipitations furent étudiés. Le niveau des précipitations incidentes (Pi) fut enregistré à la station météorologique de la SBUM à l'aide de trois pluviomètres jaugés. Deux contenants juxtaposés à ceux-ci recueillaient l'eau pour les analyses chimiques. Ces appareils étaient ouverts en permanence, récoltant les précipitations humides et les dépôts secs retenus sur l'entonnoir. L'eau des précipitations fut échantillonnée immédiatement après la fin de chaque événement. Les réceptacles étaient composés d'un entonnoir de 10 cm de diamètre relié à une bouteille de plastique de 2 L par un tuyau disposé en boucle

afin de réduire l'évaporation. Un grillage de nylon, installé à la base de l'entonnoir, retenait les particules susceptibles de contaminer les solutions.

Les arbres sélectionnés pour la cueillette des précipitations au sol (T) et de l'écoulement le long du tronc (S) étaient localisés sur un replat situé à 300 m de la station météorologique. Les individus choisis devaient être matures et dégagés de toute interférence due à la présence d'un ou de plusieurs autres individus les surplombant. Les arbres jugés matures présentaient un diamètre (DHP) variant de 24 à 32 cm. La classe de diamètre retenue pour représenter les individus matures fut déterminée à la suite de relevés phytosociologiques (Courchesne, 1985).

Pour la cueillette des précipitations au sol et de l'écoulement le long du tronc, trois individus de chacune des quatre espèces dominantes du couvert forestier furent utilisés. Sous chaque individu, le réceptacle pour les précipitations au sol fut installé à mi-distance entre le tronc et la périphérie du couvert aérien. Le choix de la localisation des échantillonneurs fut déterminé à la suite d'expériences préliminaires. Celles-ci ont démontré que la quantité d'eau recueillie par les échantillonneurs placés à mi-distance entre le tronc et la périphérie du couvert représentait bien la quantité moyenne d'eau atteignant la surface du sol sous un individu donné. Les réceptacles étaient identiques à ceux utilisés pour la cueillette des précipitations incidentes. Pour l'écoulement le long du tronc, le système de collecte était composé d'un tuyau de plastique rigide de 3 cm de diamètre collé autour du tronc et relié à un contenant jaugé de 20 L. Le tuyau était coupé longitudinalement et fixé de façon à effectuer deux fois le tour du tronc. Le pourcentage de la précipitation incidente converti en écoulement le long du tronc fut calculé en divisant le volume d'eau recueilli par la surface aérienne de l'individu. Tous les réceptacles furent installés immédiatement avant le début d'une précipitation et retirés dès la fin de celle-ci.

Le pH et la conductivité électrique furent mesurés dès la cueillette avec un pH-mètre muni d'une électrode combinée (Radiometer PHM82) et d'un conductivimètre (Radiometer CDM 83). Les solutions furent ensuite filtrées avec une membrane de polycarbonate Nuclepore (pores de 0,4 µm) et entreposées à 4°C. L'analyse du contenu en sulfate fut effectuée selon la technique proposée par Wagner & Steele (1982). Cette méthode est basée sur la réduction de la solubilité du sulfate de baryum provoquée par l'ajout du sulfate présent dans les échantillons. Le baryum en solution fut déterminé avec un spectrophotomètre à absorption atomique (Varian AA-1475). Les solutions des précipitations atteignant le sol furent

diluées par un facteur de 10 afin de respecter la zone de sensibilité optimale de la méthode.

### Résultats et discussion

Les 14 événements pluvieux échantillonnés constituent une précipitation incidente totale de 23,8 cm. Ces événements présentent un éventail de niveaux individuels variant de 0,18 à 3,5 cm. Les deux événements les plus faibles (0,18 et 0,32 cm) n'ont pas généré d'écoulement le long du tronc, ceci pour les quatre espèces, et n'ont pas produit de précipitation au sol pour le cèdre. Avec 34,1 cm de pluie, la période étudiée fut plus sèche que la moyenne, laquelle est de 44,3 cm au cours de la même période pour l'ensemble des années 1965 à 1982 à la SBUM.

#### EFFETS DE LA COMPOSITION SPÉCIFIQUE DU COUVERT FORESTIER

Les concentrations moyennes en sulfate dans les précipitations au sol (T) et dans l'écoulement le long des troncs (S) des quatre espèces étudiées sont toujours supérieures aux concentrations dans la précipitation incidente (tableau I). Les valeurs maximales sont enregistrées pour les deux espèces conifériennes soit le sapin et le cèdre. Pour une espèce donnée, les concentrations en sulfate les plus élevées sont celles de l'eau ruisselant le long du fût. Cette eau ne semble pas être sujette, contrairement à celle des précipitations au sol, à

l'effet de dilution causé par la circulation d'une grande quantité d'eau par unité de surface de tissu. Cette situation, de même que la rugosité et la composition chimique distinctes des feuilles et des troncs, expliquent possiblement le fait que l'écoulement sur les troncs apparaisse comme une version concentrée des précipitations au sol (Parker *et al.*, 1980). L'augmentation du contenu en sulfate dans les précipitations sous couvert forestier concorde avec les résultats obtenus par Mollitor & Raynal (1982) dans l'État de New York, Jones *et al.* (1983) au Québec et Foster (1985) en Ontario. Les principaux mécanismes impliqués dans cet enrichissement en sulfate sont la solubilisation d'une partie des dépôts secs et le lessivage de substances contenues dans les diverses composantes des arbres (Eaton *et al.*, 1973). D'autre part, Nihlgard (1970) a démontré que les espèces conifériennes constituaient de meilleurs récepteurs de dépôts secs que les essences feuillues. Ainsi, l'efficacité avec laquelle les conifères accumulent des dépôts secs justifie probablement en partie la présence d'une charge plus élevée de sulfate en solution dans les précipitations totales sous le couvert de ces espèces (T + S).

À l'inverse du sulfate, on observe généralement une baisse des concentrations en  $H^+$  dans les précipitations au sol et dans l'eau ruisselant le long des troncs, sauf pour le sapin baumier. La réduction du contenu en  $H^+$  est manifeste pour l'érable

TABLEAU I

Caractéristiques (moyennes\*  $\pm$  écart-type) des précipitations au sol (T) et de l'écoulement le long du tronc (S) pour quatre espèces arborescentes

Espèces	$SO_4^{2-}$ ( $\mu\text{eq}\cdot\text{L}^{-1}$ )	$H^+$ ( $\mu\text{eq}\cdot\text{L}^{-1}$ )	pH	EC** ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ )	% Pi***
<i>Acer saccharum</i>					
T (n = 42)	135,1 $\pm$ 7,3	35,5 $\pm$ 8,1	4,45 $\pm$ 0,12	44,1 $\pm$ 3,6	73,0 $\pm$ 6,2
S (n = 36)	236,2 $\pm$ 24,4	18,0 $\pm$ 7,6	4,74 $\pm$ 0,15	43,9 $\pm$ 8,3	2,2 $\pm$ 0,4
<i>Betula papyrifera</i>					
T (n = 42)	96,8 $\pm$ 4,9	50,9 $\pm$ 10,2	4,29 $\pm$ 0,09	35,9 $\pm$ 2,4	85,0 $\pm$ 4,3
S (n = 36)	138,6 $\pm$ 11,1	89,3 $\pm$ 7,8	4,05 $\pm$ 0,04	48,7 $\pm$ 5,7	2,7 $\pm$ 0,6
<i>Abies balsamea</i>					
T (n = 42)	200,3 $\pm$ 17,5	113,2 $\pm$ 4,2	3,95 $\pm$ 0,02	70,9 $\pm$ 6,1	59,0 $\pm$ 4,9
S (n = 36)	289,2 $\pm$ 26,4	159,2 $\pm$ 18,8	3,80 $\pm$ 0,05	85,9 $\pm$ 5,4	0,7 $\pm$ 0,2
<i>Thuja occidentalis</i>					
T (n = 36)	279,9 $\pm$ 18,7	35,0 $\pm$ 6,6	4,46 $\pm$ 0,08	66,4 $\pm$ 6,5	51,0 $\pm$ 6,3
S (n = 36)	346,0 $\pm$ 21,5	3,2 $\pm$ 0,6	5,49 $\pm$ 0,09	93,7 $\pm$ 7,1	0,3 $\pm$ 0,1
Précipitation incidente (n = 28)	68,7 $\pm$ 5,2	69,0 $\pm$ 4,6	4,16 $\pm$ 0,03	24,8 $\pm$ 3,1	100,0

\* a) moyennes pondérées pour  $SO_4^{2-}$ ,  $H^+$ , pH et EC.

b) moyennes arithmétiques pour % Pi.

\*\* EC: conductivité électrique.

\*\*\* Pi: précipitation incidente.

à sucre et le cèdre, notamment dans l'eau s'écoulant sur le fût. La neutralisation de  $H^+$  est principalement contrôlée par des réactions d'échanges ioniques entre  $H^+$  et les cations (Ca, K, Mg) à la surface des tissus des arbres (Hoffman *et al.*, 1980). Le bouleau blanc se distingue des autres espèces par son comportement ambivalent, soit la neutralisation de  $H^+$  par le feuillage, jumelée à une acidification de l'eau s'écoulant sur les troncs. Les tissus du tronc de cette espèce apparaissent, à l'instar de ceux du sapin, comme une source nette de protons.

Le pourcentage moyen de la précipitation incidente totale ( $P_i$ ) atteignant la surface du sol fluctue selon l'espèce (tableau I). Les espèces décidues permettent un apport en eau à la surface du sol plus important ( $T + S = 75$  à  $88$  % de  $P_i$ ) que les conifères ( $51$  à  $60$  % de  $P_i$ ). Ce phénomène est directement lié à la plus grande densité des surfaces d'interception, pour chaque individu, chez le sapin et le cèdre. Pour chacune des espèces, entre  $97$  et  $99$  % de l'eau parvient au sol sous forme de précipitation à travers le couvert aérien ( $T$ ); en ce sens la contribution hydrologique de l'écoulement sur les troncs ( $1$  à  $3$  %) sur l'ensemble de la surface du sol est minime. Cette contribution est particulièrement faible pour les conifères puisque l'inclinaison de leurs branches ne favorise pas la canalisation de l'eau de ruissellement vers les troncs. Sur une base événementielle, les précipitations au sol et l'eau s'écoulant sur les troncs représentent un pourcentage très variable de la précipitation incidente. Ce pourcentage fluctue de  $17$  à  $88$  %, de  $22$  à  $95$  %, de  $16$  à  $83$  % et de  $0$  à  $77$  % pour les précipitations au sol sous l'éraable à sucre, le bouleau blanc, le sapin baumier et le cèdre, respectivement. De plus, le pourcentage croît généralement avec le niveau de  $P_i$ . Cette augmentation est toutefois affectée par la température ambiante, l'intensité de la précipitation et les conditions antécédentes d'humidité des surfaces (Helvey & Patric, 1965). Pour les feuillus et les conifères, approximativement  $1,5$  et  $2,5$  mm de pluie sont requis pour saturer les sites d'interception des arbres et produire un apport au sol. Pour le ruissellement sur le fût, la valeur critique de  $P_i$  est de  $3$  à  $4$  mm selon l'espèce.

Le dépôt de substances en solution dans les précipitations au sol et dans l'écoulement sur les troncs intègre les changements dans la quantité et dans la composition des précipitations incidentes, illustrant ainsi l'impact global du couvert arborescent. Si l'on considère les quatorze événements échantillonnés, le dépôt de sulfate en solution dans les précipitations sous couvert forestier est toujours supérieur au dépôt dans la précipitation incidente (tableau II). Malgré l'inter-

ception et l'évaporation d'une fraction de  $P_i$ , le dépôt dans les précipitations au sol ( $T$ ) est plus élevé en raison de l'augmentation marquée des concentrations en sulfate notamment pour les conifères. Le rapport du dépôt de sulfate dans  $T$  sur le dépôt de sulfate dans  $P_i$  se chiffre à  $1,44$ ,  $1,20$ ,  $1,72$  et  $2,08$  pour l'éraable à sucre, le bouleau blanc, le sapin et le cèdre, respectivement. Parker *et al.* (1980), qui ont étudié divers couverts forestiers, font mention d'un éventail de rapports variant de  $0,9$  à  $2,1$  pour la période de croissance. Le rapport moyen s'abaisse cependant après sénescence des feuilles des espèces décidues (Courchesne & Hendershot, 1988).

Le dépôt de  $H^+$  dans les précipitations au sol est plus faible que dans la précipitation incidente. Seule la précipitation sous le sapin baumier présente une valeur de dépôt équivalente à celle de l'apport en milieu ouvert. Ceci n'implique pas nécessairement que le dépôt de  $H^+$  dans les précipitations au sol sous le sapin baumier soit le simple produit de l'effet de concentration lié à la rétention ou à l'évaporation de l'eau suite au passage des précipitations dans le couvert aérien. Pour les autres espèces, entre  $35$  et  $75$  % du  $H^+$  dissocié contenu dans  $P_i$  est neutralisé. Hoffman *et al.* (1980) ont avancé l'hypothèse que l'acidité totale dans les précipitations au sol est contrôlée par les acides organiques, alors qu'elle est régie par les acides inorganiques ( $H_2SO_4$ ,  $HNO_3$ ) dans la précipitation incidente. La neutralisation partielle des acides inorganiques constitue un des impacts déterminants du couvert forestier déclinant sur la composition des apports au sol. En ce sens, l'acidification des précipitations a probablement contribué à accélérer le recyclage interne et le lessivage des cations déplacés par  $H^+$  de la végétation arborescente vers les sols.

Le dépôt de sulfate et de  $H^+$  en solution dans l'écoulement le long du tronc est négligeable lorsqu'il est exprimé par rapport à la surface totale du sol (tableau II). Cependant, Carlisle *et al.* (1967) et Gersper & Hollowaychuck (1971) ont démontré que l'influence de l'écoulement le long du fût est limitée à une surface décrite par un rayon d'environ  $50$  cm autour du tronc d'un arbre. Lorsque le dépôt total en sulfate et en  $H^+$  dans le ruissellement sur le tronc d'un individu est concentré sur une telle superficie (environ  $1$  m<sup>2</sup>), les quantités déposées sont à peu près du même ordre de grandeur que celles observées pour les précipitations au sol (tableau II). Si l'on additionne l'apport en sulfate dans les précipitations au sol à l'apport dans l'écoulement sur le tronc, le dépôt combiné sur ces surfaces présente des valeurs de  $2$  à  $4$  fois supérieures, selon l'espèce, à celles du dépôt en milieu ouvert. Dans des forêts où la surface terrière des arbres est élevée, et où le ruissellement sur

TABLEAU II

Dépôt total moyen de  $\text{SO}_4^{2-}$  et de  $\text{H}^+$  dans les précipitations au sol (T) et dans l'écoulement le long du tronc (S) pour les 14 événements pluviaux

Espèces		$\text{SO}_4^{2-}$ ( $\text{még}\cdot\text{m}^{-2}$ )	$\text{H}^+$ ( $\text{még}\cdot\text{m}^{-2}$ )
<i>Acer saccharum</i>	T	23,52	6,18
	S	1,24	0,09
	S*	47,00	3,58
<i>Betula papyrifera</i>	T	19,62	10,32
	S	0,89	0,58
	S*	16,07	10,35
<i>Abies balsamea</i>	T	28,19	15,93
	S	0,48	0,27
	S*	6,57	3,61
<i>Thuja occidentalis</i>	T	34,04	4,26
	S	0,25	0,003
	S*	4,04	0,04
Précipitation incidente		16,38	16,46

S\* = dépôt sous forme d'écoulement le long du tronc sur une surface de  $1 \text{ m}^2$  autour du tronc.

les fûts est notable, les impacts du dépôt localisé de l'écoulement le long du tronc sur la composition des solutions de sols, la mobilité des éléments nutritifs et leur disponibilité pour les plantes sont susceptibles d'être appréciables.

#### CONTRÔLES EXERCÉS PAR LA PRÉCIPITATION INCIDENTE

Divers chercheurs ont mentionné que la concentration en sulfate dans les précipitations au sol décroît avec l'accroissement du niveau de Pi (Verry & Timmons, 1977; Parker *et al.*, 1980). Cette relation est attribuée au lessivage rapide des substances solubles dès le début d'une précipitation (Eaton *et al.*, 1973). Ainsi, plus la précipitation progresse, plus la disponibilité de substances solubles diminue et plus l'effet de dilution est apparent. Les résultats obtenus à la SBUM ne révèlent aucune relation de cet ordre. Certes, en règle générale, les concentrations les plus élevées en sulfate dans les précipitations au sol correspondent aux événements pluvieux les plus petits et les moins intenses. Par contre, les relations statistiques entre, d'une part, la quantité et l'intensité d'une pluie et, d'autre part, le contenu en sulfate des précipitations au sol ne sont pas significatives. Cependant, la concentration en sulfate des précipitations au sol est positivement liée, sur une base événementielle, à la concentration dans Pi pour les quatre espèces (fig. 1). La même observation s'applique pour l'écoulement sur les troncs sauf en ce qui concerne le cèdre. Les mécanismes qui régissent le contenu en sulfate des précipitations nettes (T + S) sont nombreux et,

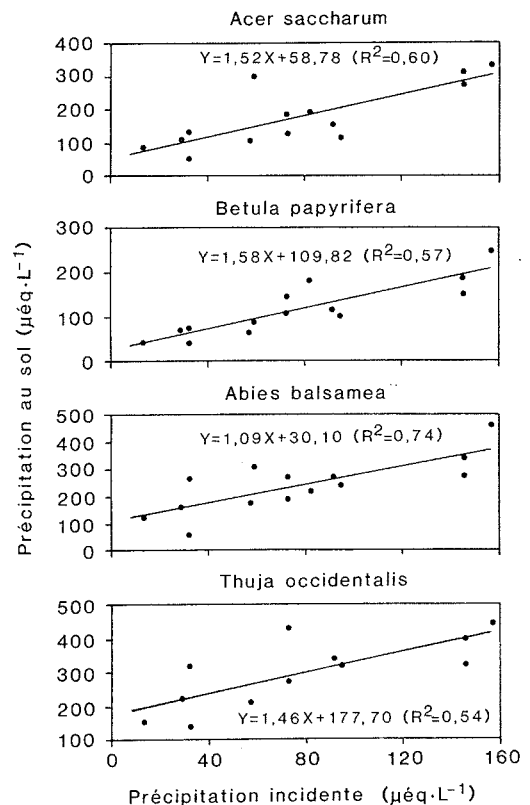


Figure 1. Variations de la concentration en sulfate dans la précipitation au sol en fonction de la concentration en sulfate de la précipitation incidente pour les quatre espèces d'arbres étudiées.



comme la contribution relative des dépôts secs et du lessivage, difficiles à distinguer. Néanmoins, le contrôle exercé par le contenu en sulfate de  $P_i$  sur celui des précipitations sous couvert forestier illustre l'effet potentiel d'une augmentation de la charge moyenne en  $H_2SO_4$  dans les précipitations sur les apports aux écosystèmes terrestres et aquatiques. Les conséquences les mieux documentées du dépôt accru d'acide sulfurique dilué sont le lessivage des cations (Reuss, 1980; Cronan *et al.*, 1978), l'acidification des cours d'eau (Seip & Rustad, 1984) et la mobilisation de l'aluminium en solution (Nilsson & Bergkvist, 1983). Les sols dont la capacité de rétention ou d'immobilisation du sulfate est faible sont les plus vulnérables.

Pour chacune des espèces, des équations reliant le niveau d'eau dans la précipitation incidente ( $P_i$ ) aux niveaux d'eau dans la précipitation au sol ( $T$ ) et dans l'écoulement le long du tronc ( $S$ ) ont été développées (tableau III). Dans tous les cas, des équations linéaires décrivent le mieux les relations existantes. Les équations pour les précipitations au sol sous l'érables à sucre et le bouleau blanc s'inscrivent à l'intérieur de l'écart suggéré par Helvey & Patric (1965), qui ont recensé les équations produites pour une variété de peuplements feuillus d'Amérique du Nord. Cependant, les paramètres des équations pour les espèces conifériennes diffèrent considérablement de ceux présentés pour les feuillus. Les relations proposées au tableau III constituent des outils de prédiction du transfert en eau à la surface des sols pour des espèces arborescentes caractéristiques des Basses-Laurentides au cours de la période de croissance de la végétation. L'applicabilité de ces équations est toutefois limitée aux individus matures tels que définis préalablement. Par contre, si l'on estime le pourcentage de recouvrement aérien de diverses espèces, le jumelage de plu-

sieurs équations permettra d'évaluer l'apport en eau pour un couvert arborescent mixte sur une base événementielle.

## Conclusion

Pour les quatre espèces étudiées, les concentrations en sulfate croissent dans les précipitations sous couvert forestier. Cet accroissement est en partie contrôlé par les concentrations en sulfate dans les précipitations incidentes. Dans les précipitations au sol, les concentrations en sulfate les plus élevées sont enregistrées pour les espèces conifériennes. D'autre part, les concentrations en  $H^+$  s'abaissent pour toutes les espèces sauf le sapin baumier. Lorsque l'on considère l'apport total en eau à la surface des sols, on observe que le pourcentage de la précipitation incidente transformé en précipitation au sol ou en écoulement le long du tronc varie considérablement d'une espèce et d'un événement à l'autre. Globalement, l'érables à sucre et le bouleau blanc permettent le transfert d'une plus grande quantité d'eau que les conifères. En ce sens, des équations ont été proposées afin d'estimer, sur une base événementielle, le niveau des précipitations nettes au sol ( $T + S$ ) en fonction du niveau de  $P_i$  et de l'espèce considérée. Ces équations sont valables pour la période de croissance de la végétation.

Malgré l'interception et l'évaporation d'une fraction de la précipitation incidente, le dépôt de sulfate à la surface des sols est toujours supérieur sous couvert forestier en comparaison avec le dépôt en milieu ouvert. En ce qui concerne le dépôt de  $H^+$ , l'inverse se produit pour toutes les espèces, sauf pour le sapin baumier, illustrant la neutralisation partielle de l'acidité des précipitations par la végétation forestière. Pour des surfaces res-

TABLEAU III

Équations des régressions reliant le niveau des précipitations incidentes ( $P_i$ ) au niveau des précipitations au sol ( $T$ ) ou à l'écoulement le long du tronc ( $S$ ) pour les 4 espèces\*

Espèces	Équations	n	R <sup>2</sup>
<i>Acer saccharum</i>	$T = 0,8008 P_i - 0,9932$	42	0,980
	$S = 0,0265 P_i - 0,0877$	42	0,945
<i>Betula papyrifera</i>	$T = 0,8979 P_i - 0,7743$	42	0,982
	$S = 0,0294 P_i - 0,0460$	42	0,908
<i>Abies balsamea</i>	$T = 0,7020 P_i - 1,6130$	42	0,928
	$S = 0,0063 P_i + 0,0069$	42	0,850
<i>Thuja occidentalis</i>	$T = 0,6103 P_i - 1,4807$	42	0,915
	$S = 0,0041 P_i - 0,0170$	42	0,727

\* Les valeurs de  $P_i$ ,  $T$  et  $S$  sont en mm d'eau pour une surface unitaire donnée.

treintes (environ 1 m<sup>2</sup>) au pourtour du tronc des arbres, l'apport combiné de sulfate (T + S) peut atteindre des valeurs de 2 à 4 fois supérieures au dépôt en milieu ouvert. Cette observation met en relief la vulnérabilité potentielle de ces surfaces, surtout pour des milieux où les sols ont une faible capacité de rétention du sulfate.

### Remerciements

Nous désirons remercier Gilles Peltier pour son assistance lors de la cueillette des échantillons. Cette recherche fut réalisée grâce à la participation financière du Fonds pour la formation de chercheurs et l'aide à la recherche du Québec. Le premier auteur était détenteur d'une bourse d'études supérieures du Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada.

### Références

- CARLISLE, A., A. H. F. BROWN & E. J. WHITE, 1966. The organic matter and nutrient elements in the precipitation beneath a Sessile Oak (*Quercus petraea*) canopy. — *J. Ecol.*, 54: 87-98.
- CARLISLE, A., A. H. F. BROWN & E. J. WHITE, 1967. The nutrient content of tree stemflow and ground flora litter and leachates in a Sessile Oak (*Quercus petraea*) woodland. — *J. Ecol.*, 55: 615-627.
- COURCHESNE, F., 1985. Variations temporelles des concentrations en sulfate dans un bassin-versant des Basses-Laurentides, Québec. — Mémoire de maîtrise, Université de Montréal, Montréal, 117 p.
- COURCHESNE, F. & W. H. HENDERSHOT, 1988. Cycle annuel des éléments nutritifs dans un bassin versant forestier: contribution de la litière fraîche. — *Can. J. Forest Res.*, 18: 930-936.
- CRONAN, C. S., W. A. REINERS, R. C. REYNOLDS Jr. & G. E. LANG, 1978. Forest floor leaching: contribution from mineral, organic and carbonic acids in New Hampshire subalpine forests. — *Science*, 200: 309-311.
- EATON, J. S., G. E. LIKENS & F. H. BORMANN, 1973. Throughfall and stemflow chemistry in a northern hardwood forest. — *J. Ecol.*, 61: 495-508.
- FOSTER, N. W., 1985. Acid precipitation and soil solution chemistry within a maple-birch forest in Canada. — *Forest Ecol. Mgmt.*, 12: 215-231.
- GAGNON, R., 1975. La flore de la Station de Biologie de l'Université de Montréal. — Mémoire de maîtrise, Université de Montréal, Montréal, 204 p.
- GERSPER, D. L. & N. HOLLOWAYCHUCK, 1971. Some effects of stemflow from forest canopy trees on chemical properties of soils. — *Ecology*, 52: 691-702.
- HELVEY, J. D. & J. H. PATRIC, 1965. Canopy and litter interception of rainfall by hardwoods in the eastern United States. — *Wat. Resour. Res.*, 1: 193-206.
- HENDERSHOT, W. H., H. LALANDE & A. DUFRESNE, 1984. Aluminum speciation and movement in three small watersheds in the southern Laurentians. — *Wat. Pollut. Res. J. Can.*, 19: 11-25.
- HOFFMAN, W. A., Jr., S. E. LINDBERG & R. R. TURNER, 1980. Precipitation acidity: the role of the forest in acid exchange. — *J. envir. Qual.*, 9: 95-100.
- JONES, G. G., J. C. AUCLAIR, D. CLUIS & M. OUELLET, 1983. Chemical characteristics of sequential acid-rain episodes, canopy throughfall and stream water quality in a yellow birch stand, Laurentian Park, Canada. — Conference on acid rain and forest resources, Québec City, Canada, June 14-17, 1983. (Unpubl.).
- LEE, J. J. & D. E. WEBER, 1982. Effects of sulfuric acid rain on major cation and sulfate concentrations of water percolating through two model hardwood forests. — *J. envir. Qual.*, 11: 57-64.
- MOLLITOR, A. V. & D. J. RAYNAL, 1982. Acid precipitation and ionic movements in Adirondack forest soils. — *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 46: 137-141.
- NIHLGARD, B., 1970. Precipitation, its chemical composition and effects on soil water in a beech and spruce forest in south Sweden. — *Oikos*, 21: 208-217.
- NILSSON, S. I. & B. BERGKVIST, 1983. Aluminum chemistry and acidification processes in a shallow podzol on the Swedish west coast. — *Water Air Soil Pollut.*, 20: 311-329.
- PARKER, G. G., S. E. LINDBERG & J. M. KELLY, 1980. Canopy-atmosphere interactions of sulfur in the southeastern United States. — Pages 477-493 in D. S. Shriner, C. R. Richmond & S. E. Lindberg (ed.). Atmospheric sulfur deposition: environment impact and health effects. Ann Arbor Science Publ. Inc., Ann Arbor, Mich.
- PARKER, G. G., 1983. Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle. — *Adv. ecol. Res.*, 13: 58-120.
- PATTERSON, D. T., 1975. Nutrient return in the stemflow and throughfall of individual trees in the Piedmont. — Pages 800-812 in G. Howell, J. B. Gentry & W. H. Smith (ed.). Mineral cycling in south-eastern ecosystems. Natn. Tech. Inf. Ctr, Springfield, Va.
- REUSS, J. O., 1980. Simulation of soil nutrient losses resulting from rainfall acidity. — *Ecol. Modelling*, 11: 14-38.
- SAVOIE, S., 1985. Cartographie des sols du bassin de l'Hermine. — McGill University, Dep. of Renewable Resources, Pedology Research Group, Scient. Rep. no. 2, p. 71-78.
- SEIP, H. M. & S. RUSTAD, 1984. Variations in surface water pH with changes in sulphur deposition. — *Water Air Soil Pollut.*, 21: 217-223.
- TAMM, C. O., 1951. Removal of plant nutrients from tree crowns by rain. — *Physiologia Pl.*, 4: 184-188.
- VERRY, F. S. & D. R. TIMMONS, 1977. Precipitation nutrients in the open and under two forests in Minnesota. — *Can. J. Forest Res.*, 7: 112-119.
- WAGNER, G. H. & K. F. STEELE, 1982. Sulfate analysis of rain water using flame emission spectroscopy of barium. — *Am. Lab.*, 7: 12-25.
- ZINKE, P. J., 1967. Forest interception studies in the United States. — Pages 137-161 in W. E. Sopper & H. W. Lull (ed.). International Symposium on Forest Hydrology, University Park, Penn., Aug. 29-Sept. 30, 1965. Pergamon Press, New York.



**BIOMASSE, PRODUCTION, PRODUCTIVITÉ ET REPRODUCTION CHEZ UNE  
POPULATION DE *SPHAERIUM CORNEUM* (LINNÉ)  
(MOLLUSCA: BIVALVIA: SPHAERIIDAE)  
DU LAC SAINT-PIERRE (FLEUVE SAINT-LAURENT, QUÉBEC)**

Y. LETARTE<sup>1</sup> et G. VAILLANCOURT

Département de chimie-biologie  
Université du Québec à Trois-Rivières  
C.P. 500, Trois-Rivières (Québec) G9A 5H7

**Résumé**

À l'aide de 31 123 spécimens récoltés au cours de 19 échantillonnages effectués entre le 19 mai 1983 et le 19 mai 1984, nous avons suivi les variations d'effectifs, de production, ainsi que du nombre et de la longueur des embryons chez une population de *Sphaerium corneum* (L.) du lac Saint-Pierre. Nous avons établi, entre le poids sec total (PS, en mg) et la longueur maximale (L, en mm), la relation  $PS = 0,03 L^{3,17}$  et, entre le poids sec de chair (PSC, en mg) et la longueur maximale (L, en mm), la relation  $PSC = 0,01 L^{3,29}$ . La biomasse moyenne annuelle est de  $28,2 g \cdot m^{-2}$  (PS) et de  $11,1 g \cdot m^{-2}$  (PSC). La production annuelle totale est de  $74,3 g \cdot m^{-2}$  (PS) ou de  $29,7 g \cdot m^{-2}$  (PSC). Le rapport P/B (production annuelle/biomasse annuelle moyenne) est de 2,68. La grande majorité des spécimens matures contiennent des embryons de tailles variées, dont la taille maximale ainsi que le nombre sont positivement corrélés à la longueur de l'individu qui les porte. Le nombre maximal d'embryons d'au moins 0,2 mm retrouvés chez un même spécimen, parmi 898 disséqués, est de 13. La taille minimale pour un animal grvide varie de 4,0 à 5,6 mm au cours de l'année.

**Abstract**

We followed variations in abundance, production, and embryo numbers and lengths of a Lake Saint-Pierre population of *Sphaerium corneum* (L.) by collecting 31,123 individuals on 19 days between 19 May 1983, and 19 May 1984. We established the relations  $PS = 0.03 L^{3,17}$  between the total dry weight in mg (PS) and the maximum length in mm (L), and  $PSC = 0.01 L^{3,29}$  between the dry flesh weight in mg (PSC) and the maximum length in mm (L). The mean annual biomass was  $28.2 g \cdot m^{-2}$  (PS) or  $11.1 g \cdot m^{-2}$  (PSC), the total annual production was  $74.3 g \cdot m^{-2}$  (PS) and  $29.7 g \cdot m^{-2}$  (PSC), and the productivity (P/B ratio) was 2.68. Almost all mature specimens contained embryos of various sizes, and the maximum length of these and their numbers were positively correlated with the parent's maximum length. Out of 898 specimens of *S. corneum* dissected, the greatest number of embryos measuring at least 0.2 mm found in one specimen was 13. The minimum length for gravid molluscs throughout the year ranged between 4.0 and 5.6 mm.

**Introduction**

La faune malacologique représente une fraction importante du benthos dans le fleuve Saint-Laurent. En plus de constituer un groupe taxonomique varié et largement distribué, les mollusques jouent un rôle appréciable dans l'équilibre des écosystèmes par le biais des réseaux alimentaires et du pouvoir épurateur des espèces filtreuses.

Une abondante population de *Sphaerium corneum* (Linné) a été identifiée dans la partie ouest du lac Saint-Pierre (Letarte, 1985). La revue de littérature effectuée par Letarte & Vaillancourt (1986) met en évidence le peu d'études réalisées à ce jour sur ce mollusque bivalve. En effet, les principales références nous parviennent essentiellement d'Europe et d'Asie: Jacobsen (1828), Crowther (1894), Poyarkoff (1910), Schereschewsky (1911), Alimov (1965; 1967), Mitropol'skii (1969), Bennet (1970) et Dussart (1979). En Amérique du Nord, les travaux de Heard (1977), de Letarte (1985) et de Letarte & Vaillancourt (1986) demeurent les plus importants.

<sup>1</sup> Adresse actuelle: Département de sciences biologiques, Université de Montréal, 90 Vincent-d'Indy, Montréal (Québec) H3C 3J7.

Dans le lac Saint-Pierre, *S. corneum* est relativement abondant, sa densité pouvant atteindre par endroits près de 10 000 individus par m<sup>2</sup>. Ce mollusque filtreur, d'une taille maximale d'environ 10 mm, y serait probablement l'espèce dominante au niveau trophique secondaire. L'utilisation des Sphaeriidae comme source de nourriture a été mentionnée pour des espèces de poissons, de canards et de sangsues (Gale, 1969).

Dans le but de préciser l'importance que peut avoir cette espèce dans le milieu, nous avons étudié divers aspects écologiques et leur modification pendant un cycle annuel, du 19 mai 1983 au 19 mai 1984. Dans cet article, nous présentons les résultats obtenus pour la biomasse, la production, la productivité et la reproduction.

### Matériel et méthodes

Les caractéristiques du secteur échantillonné ont été décrites par Letarte & Vaillancourt (1986). La population étudiée est située dans les zones littorales de la partie centre-ouest du lac. La profondeur varie entre 2 et 4 m. Les valeurs moyennes des paramètres physico-chimiques, calculées à partir de séries de 5 mesures en octobre 1983 et en août 1984, sont de 76  $\mu\text{Mhos}\cdot\text{cm}^{-1}$  pour la conductivité, de 8 pour le pH, de 61  $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$  de  $\text{CaCO}_3$  pour l'alcalinité, de 17 unités néphéométriques pour la turbidité et de 88 % de saturation pour l'oxygène dissous. Les échantillons ont été prélevés à toutes les deux semaines (aux deux mois pendant l'hiver) à l'aide d'une benne Ekman de 232 cm<sup>2</sup>; le nombre d'échantillons a été fixé à 15 par date. Les spécimens ont tous été mesurés selon leur dimension la plus grande (longueur maximale) à l'aide d'une loupe binoculaire (précision:  $\pm 0,1$  mm) et séparés par classes de longueur de 0,2 mm.

#### BIOMASSE, PRODUCTION, PRODUCTIVITÉ

Afin d'estimer la biomasse, la production et la productivité, nous avons utilisé la méthode de LeCren (1951) qui consiste à calculer la régression linéaire simple du log du poids (P) en fonction du log de la longueur (L) des spécimens. Cette régression est transformée en une équation de la forme  $P = kL^x$ , où x correspond à la pente de la régression. Comme le poids est directement proportionnel au volume, on s'attend à ce que cette pente soit près de 3; dans la pratique, elle se situe généralement entre 2,5 et 4,0 (LeCren, 1951).

Étant donné que le contenu en eau varie d'un groupe taxonomique à l'autre, il est avantageux de considérer le poids sec, qui est le poids des spécimens avec coquille, après lyophilisation complète. Chez plusieurs groupes de mollusques,

dont les lamellibranches, l'importance relative du squelette externe (coquille) incite à traiter du poids sec de chair, obtenu en faisant la différence entre le poids sec et le poids des cendres après combustion prolongée (2 heures à 600°C); l'étude combinée du poids sec et du poids sec de chair comporte l'avantage de fournir des données sur le contenu en matière sèche combustible.

Les relations longueur-poids en poids sec total (PS) et en poids sec de chair (PSC) ont été établies à partir de spécimens récoltés le 27 juillet 1983. Les raisons à l'origine du choix de cette récolte sont de deux ordres: premièrement, le mois de juillet 1983 a été une période de grande abondance de mollusques; or, les faibles dimensions des spécimens et la précision (0,0005 g) de la balance électronique utilisée ont nécessité le traitement de beaucoup de spécimens simultanément pour que la masse mesurée soit toujours d'au moins 0,05 g, soit 100 fois la précision de la balance; deuxièmement, cet échantillonnage couvre bien l'ensemble des classes de longueur.

La biomasse a été estimée à l'aide des relations L-P. Le poids associé à la valeur médiane de chaque classe de longueur est multiplié par l'effectif correspondant. La sommation de ces valeurs pour toutes les classes de longueur présentes donne la biomasse. Celle-ci a été estimée ainsi, en PS et en PSC, pour chaque cohorte et chaque date d'échantillonnage. Afin d'attribuer aux valeurs ponctuelles de biomasse la pondération en jours qui leur revient dans le calcul de la biomasse moyenne annuelle, chacune est pondérée par la moitié des nombres de jours la séparant de l'échantillonnage précédent et de l'échantillonnage suivant.

La production de la population est calculée en additionnant les productions des cohortes. Celles-ci sont obtenues en multipliant l'accroissement moyen par individu, par l'effectif moyen entre les deux dates de prélèvement (Winberg *et al.*, 1971). L'accroissement moyen par individu est déterminé en soustrayant la biomasse moyenne par individu d'une cohorte d'une date d'échantillonnage de celle de la date suivante. La production, en poids sec et en poids sec de chair, est calculée pour chaque cohorte et chaque période inter-échantillonnage; ces résultats sont ensuite additionnés pour obtenir la production totale ou une de ses parties, comme par exemple la production d'une génération.

L'estimation de la productivité est donnée par le rapport P/B (production sur biomasse). Ce calcul peut être effectué pour toute période entre deux échantillonnages en divisant la production par la biomasse moyenne pour la période considérée. Son inverse multiplicatif (B/P) est le temps de re-

nouvellement, c'est-à-dire le temps requis pour que la production soit équivalente à la biomasse existante.

#### REPRODUCTION

L'étude de la reproduction a été effectuée à partir de 898 dissections de spécimens de tailles différentes provenant d'échantillons répartis le long de l'année: 15 juin, 24 août, 17 novembre 1983 et 6 février, 20 avril, 1<sup>er</sup> et 15 juin 1984. Les trois dernières dates, très rapprochées dans le temps, se situent respectivement au début, à la fin et après la période de relâchement des embryons du printemps 1984. Pour chaque date d'échantillonnage traitée, un maximum de 10 individus ont été disséqués par classe de longueur pour tenir compte de la variation intra-groupe.

Pour chaque mollusque, le nombre d'embryons mesurant au moins 0,2 mm a été noté et le plus long d'entre eux, mesuré. Les embryons ont été mesurés de la même façon que les adultes (longueur maximale) et classés, de même, par classes de 0,2 mm. Ces classes de longueur ont été utilisées directement comme variable indépendante pour dresser, pour chaque date d'échantillonnage traitée, deux régressions linéaires simples: le nombre d'embryons en fonction de la longueur de l'individu porteur, ainsi que la longueur de l'embryon le plus long en fonction de la longueur de l'individu porteur. Nous n'avons pas utilisé dans les calculs les classes de longueur inférieures à la «taille minimale gravide», c'est-à-dire la plus petite classe de longueur chez laquelle des embryons d'au moins 0,2 mm ont été trouvés. Notre méthodologie tient compte du fait que la plupart des individus gravides contiennent ordinairement des embryons de tailles très différentes (Jacobsen, 1828; Crowther, 1894; Mitropol'skii, 1969; Heard, 1977; Dussart, 1979).

## Résultats et discussion

#### BIOMASSE

La figure 1 présente les relations longueur-poids obtenues. Les intervalles de confiance à 95 % pour  $k$  et  $x$  sont de  $\pm 13,7\%$  et  $\pm 8,5\%$  de leurs valeurs respectives pour le poids sec (PS) (fig. 1A) et de  $\pm 18,4\%$  et  $\pm 14,8\%$  de leurs valeurs respectives pour le poids sec de chair (PSC) (fig. 1B). L'exposant attribué à  $L$  est légèrement supérieur dans le cas du PSC; bien que cette différence ne soit pas significative, elle se traduit par une augmentation du rapport PSC/PS, qui passe de 0,342 à 0,413 entre les tailles 2,0 et 10,0 mm (tableau I).

Les valeurs de biomasse obtenues pour chaque cohorte et chaque date d'échantillonnage,

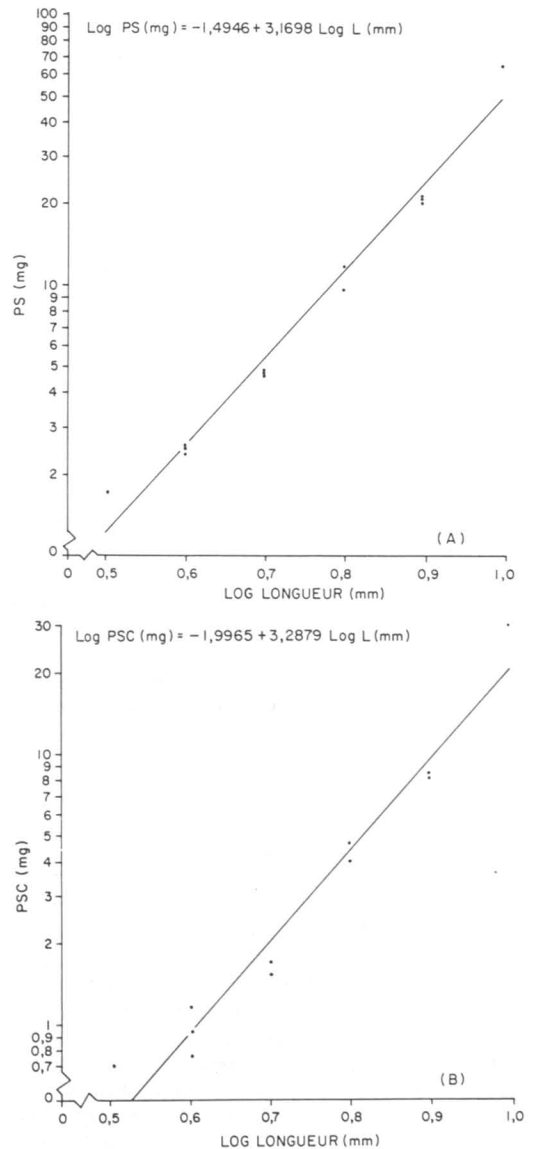


Figure 1. Régressions linéaires simples du logarithme du poids sec (PS, mg) (A) et du logarithme du poids sec de chair (PSC, mg) (B), en fonction du logarithme de la longueur (L, mm). Chaque point provient de la lyophilisation ou de la combustion de 5 spécimens, pour les plus gros, à plus de 100 pour les plus petits.

ainsi que les valeurs correspondantes du rapport PSC/PS sont consignées au tableau II. Les variations de la biomasse d'une date d'échantillonnage à l'autre reflètent les variations d'effectifs. On distingue trois périodes successives de biomasse décroissante. De mai à août 1983, la biomasse (PS) se situe entre 22 et  $57 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ , puis elle di-

TABLEAU I  
Variation du rapport « poids sec de chair sur poids sec » (PSC/PS)  
selon la taille des spécimens

Longueur (mm)	PS (mg)	PSC (mg)	PSC/PS
2,0- 2,2	0,3	0,1	0,342
3,0- 3,2	1,0	0,4	0,358
4,0- 4,2	2,6	1,0	0,371
5,0- 5,2	5,3	2,0	0,381
6,0- 6,2	9,4	3,6	0,389
7,0- 7,2	15,3	6,1	0,396
8,0- 8,2	23,3	9,4	0,402
9,0- 9,2	33,9	13,8	0,408
10,0-10,2	47,3	19,6	0,413

minue à  $15 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  en septembre. Il n'y a pas de reprise évidente par la suite, et les estimations de biomasse varient entre  $12$  et  $35 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  de septembre 1983 à mai 1984. À la fin du printemps 1984, il y a à nouveau une diminution marquée de la biomasse, les valeurs calculées étant inférieures à  $10 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ . Ces trois mêmes périodes d'abondance décroissante ont été observées lors de l'étude de la structure de la population (Letarte & Vaillancourt, 1986).

Le rapport PSC/PS augmente avec la taille des spécimens (tableau I); conséquemment, il augmente dans le temps pour une cohorte donnée (tableau II). Par exemple, si l'on considère la cohorte du printemps 1983, le rapport PSC/PS augmente de  $0,346$  à  $0,403$  de mai 1983 à juin 1984. Cette augmentation s'atténue graduellement avec la croissance, de sorte qu'elle est moins importante pour une vieille cohorte. Le rapport PSC/PS, calculé pour l'ensemble des spécimens prélevés à une date donnée, est relativement constant durant toute la période d'échantillonnage, les valeurs extrêmes étant de  $0,386$  et  $0,398$ . Ce rapport varient approximativement de  $0,34$  à  $0,41$  en fonction de la taille des individus (tableau I), cette valeur relativement constante d'environ  $0,39$  se situe plus près de celle retrouvée chez les spécimens âgés. Ceci résulte d'une augmentation plus rapide du rapport PSC/PS chez les jeunes individus.

La biomasse moyenne annuelle est de  $28,2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  (PS) ou de  $11,1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  (PSC). Sachant que le pourcentage d'eau augmente de  $50\%$  à  $75\%$  environ avec la taille chez *S. corneum* (Bennett, 1970), la biomasse moyenne en poids frais (PF) serait de l'ordre de  $100 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ , soit de  $1$  tonne à l'hectare. La fraction attribuable à la génération du printemps 1983 est de  $18,5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  (PS), soit environ  $65\%$  de la biomasse totale; ce pourcentage correspond bien à une population

ayant une longévité d'un peu plus d'un an (Letarte & Vaillancourt, 1986).

#### PRODUCTION

Tout comme la structure de la population et la croissance (Letarte, 1985; Letarte & Vaillancourt, 1986), la production suit un cycle annuel débutant au printemps. La valeur de production la plus élevée est obtenue au début de l'été:  $23,4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  (PS) entre la mi-juin et la mi-juillet (fig. 2). La lenteur de la croissance, combinée à la réduction des effectifs en septembre, abaisse la production automnale à près du tiers de celle de l'été:  $13,0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  entre le 6 octobre et le 1<sup>er</sup> décembre 1983. Au cours de l'hiver, la production est presque nulle:  $0,4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  entre le 1<sup>er</sup> décembre et le 20 avril. La production annuelle totale est de  $74,3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  (PS) ou de  $29,7 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  (PSC); plus de la moitié de cette biomasse est produite entre le 19 mai et le 10 août, soit en un peu moins de trois mois. Notons que la densité de la population

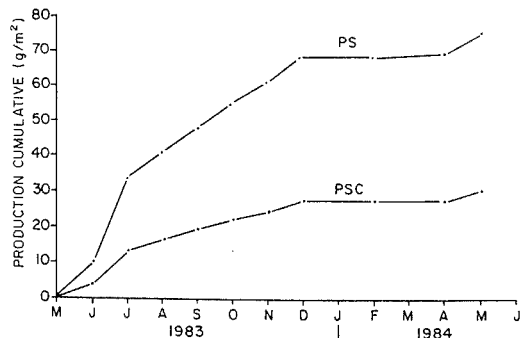


Figure 2. Production cumulative, en poids sec (PS) et en poids sec de chair (PSC), du 19 mai 1983 au 19 mai 1984.

TABLEAU II

Valeurs estimées de biomasse en poids sec (PS)  
et en poids sec de chair (PSC)  
pour chaque cohorte et chaque date d'échantillonnage

Date	Cohorte	Effectifs (n·m <sup>-2</sup> )	PS (g·m <sup>-2</sup> )	PSC (g·m <sup>-2</sup> )	PSC/PS
19/05/83	Jeunes	4 059	1,57	0,54	0,3462
	Vieux	1 191	20,94	8,40	0,4010
	Total	5 250	22,50	8,94	0,3972
03/06/83	Jeunes	4 021	2,76	0,98	0,3543
	Vieux	2 368	43,94	17,62	0,4010
	Total	6 389	46,70	18,60	0,3983
15/06/83	Jeunes	5 930	6,06	2,18	0,3597
	Vieux	2 403	50,00	20,12	0,4024
	Total	8 333	56,07	22,30	0,3978
30/06/83	Jeunes	5 270	12,58	4,67	0,3713
	Vieux	1 225	27,76	11,18	0,4029
	Total	6 495	40,34	15,85	0,3930
13/07/83	Jeunes	5 675	20,49	7,73	0,3772
	Vieux	999	27,75	11,27	0,4060
	Total	6 674	48,25	19,00	0,3938
27/07/83	Jeunes	6 001	28,55	10,89	0,3812
	Vieux	1 110	26,90	10,86	0,4038
	Total	7 111	55,45	21,75	0,3922
10/08/83	Nouveau-nés	39	0,01	0,00	0,3425
	Jeunes	5 744	27,38	10,44	0,3813
	Vieux	812	17,48	7,03	0,4021
	Total	6 595	44,86	17,47	0,3894
24/08/83	Nouveau-nés	250	0,07	0,02	0,3420
	Jeunes	8 416	47,03	18,02	0,3831
	Vieux	448	9,76	3,92	0,4019
	Total	9 113	56,86	21,96	0,3863
08/09/83	Nouveau-nés	100	0,03	0,01	0,3432
	Jeunes	752	4,28	1,64	0,3831
	Vieux	565	10,97	4,39	0,4003
	Total	1 418	15,28	6,04	0,3954
22/09/83	Jeunes	2 038	10,18	3,88	0,3810
	Vieux	474	8,72	3,48	0,3995
	Total	2 512	18,90	7,36	0,3896
06/10/83	Nouveau-nés	166	0,35	0,13	0,3684
	Jeunes	866	7,36	2,86	0,3883
	Vieux	166	4,36	1,76	0,4046
	Total	1 218	12,07	4,75	0,3936
21/10/83	Jeunes	3 201	23,15	8,94	0,3863
	Vieux	145	2,92	1,17	0,4005
	Total	3 346	26,07	10,11	0,3879
07/11/83	Jeunes	2 293	19,98	7,79	0,3897
	Vieux	591	14,86	6,00	0,4038
	Total	2 885	34,84	13,79	0,3957
17/11/83	Total	2 044	20,52	8,03	0,3915
01/12/83	Total	3 000	35,21	13,87	0,3940
06/02/84	Jeunes	40	0,01	0,00	0,3427
	Vieux	1 435	14,82	5,81	0,3918
	Total	1 475	14,83	5,81	0,3918
20/04/84	Jeunes	230	0,07	0,02	0,3430
	Vieux	1 424	15,01	5,88	0,3915
	Total	1 653	15,08	5,90	0,3913



TABLEAU II (suite)

Date	Cohorte	Effectifs (n·m <sup>-2</sup> )	PS (g·m <sup>-2</sup> )	PSC (g·m <sup>-2</sup> )	PSC/PS
06/05/84	Jeunes	809	0,25	0,09	0,3440
	Vieux	1 840	21,61	8,50	0,3932
	Total	2 649	21,86	8,58	0,3926
19/05/84	Jeunes	334	0,19	0,07	0,3545
	Vieux	646	9,90	3,93	0,3975
	Total	980	10,09	4,00	0,3967
01/06/84	Jeunes	238	0,16	0,06	0,3557
	Vieux	278	4,71	1,88	0,3989
	Total	517	4,87	1,93	0,3974
15/06/84	Jeunes	488	0,69	0,25	0,3642
	Vieux	106	2,39	0,96	0,4030
	Total	594	3,08	1,21	0,3943
13/07/84	Total	898	8,28	3,25	0,3927

est maximale durant l'été, accentuant ainsi l'écart entre les valeurs estivales et hivernales de production. La fraction de la production totale attribuable à la génération du printemps 1983, soit celle qui couvre toute la période d'échantillonnage, est de 53 g · m<sup>-2</sup> (PS), c'est-à-dire environ 70 % de la production totale. Ce pourcentage est similaire à celui calculé pour la biomasse (65 %).

Si on utilise une valeur moyenne de 60 % pour le pourcentage d'eau chez *S. corneum* (Bennett, 1970), la production annuelle totale, en poids frais, serait de l'ordre de 200 g · m<sup>-2</sup> (2 tonnes à l'hectare). Cette valeur, très élevée, est comparable à celle mentionnée par Bennett (1970) pour la même espèce en Angleterre. Negus (1966), qui a estimé la production des bivalves *Unio pictorum*, *Unio tumidus* et *Anodonta anatina*, mentionne des valeurs de l'ordre de 50 g · m<sup>-2</sup> par année. Stanczykowska et al. (1971) ont estimé à 89 g · m<sup>-2</sup> la production annuelle du gastéropode *Viviparus malleatus* dans la région de Montréal. Dans le haut-estuaire d'eau douce du fleuve Saint-Laurent, Vincent et al. (1981) indiquent une valeur de 1,3 g · m<sup>-2</sup> (PS) par an pour le Sphaeriidae *Pisidium amnicum* et environ dix fois plus pour le gastéropode *Bithynia tentaculata*. *S. corneum*, malgré sa petite taille, se caractérise donc par une production élevée.

#### PRODUCTIVITÉ

Le rapport P/B annuel est de 2,68. La productivité est maximale durant la première moitié de l'été 1983 (tableau III). La jeune cohorte est très productive, le temps de renouvellement étant compris entre 18,3 et 32,1 jours du 19 mai au 13 juillet. Au cours de la même période, le temps de

renouvellement moyen de la vieille cohorte est de 155 jours. La faible croissance d'automne et d'hiver est telle que le temps de renouvellement annuel de la population est de 0,37 année (136 jours).

Notre estimation de la productivité (P/B = 2,68) est supérieure à celles que fournissent plusieurs auteurs pour d'autres mollusques : 1,2 à 1,5 pour des populations du genre voisin *Pisidium* de zones littorales (Holopainen & Hanski, 1979), 1,4 pour une population de *P. amnicum* ayant une longévité moyenne d'environ 2 ans (Vincent et al., 1981) et 0,37 pour une population de *V. malleatus* de la région de Montréal, un gastéropode vivant plus de 4 ans (Stanczykowska et al., 1971). Nos résultats indiquent une productivité relativement élevée; cette productivité, associée à une biomasse importante, correspond à une forte production brute par unité de surface.

#### REPRODUCTION

La famille des Sphaeriidae possède la caractéristique de produire relativement peu de jeunes par géniteur, soit de 5 à 50 environ selon les espèces. Les stades larvaires véligère et trochophore sont supprimés (Heard, 1977); les jeunes se développent à l'intérieur du parent (ovoviviparité). En général, les gonades mâles et femelles se développent et sont fonctionnelles simultanément (Heard, 1977). La fécondation est interne et pratiquement tous les individus atteignant une certaine taille contiennent des embryons; ceux-ci se développent dans des sacs marsupiaux associés aux branchies et sont relâchés dans le milieu ambiant à certaines périodes, un phénomène dénommé parturition. L'itéroparité (plusieurs parturitions par an) ou la semelparité (une seule) pourrait être dé-

TABLEAU III

Productivité et temps de renouvellement de la population et de chaque cohorte, du 19 mai au 13 juillet 1983

Période	Cohorte	Productivité (P/B)*	Temps de renouvellement (B/P)**
19/05/83	Jeunes	0,0374	27
au	Vieux	0,0036	279
03/06/83	Total	0,0057	176
03/06/83	Jeunes	0,0316	32
au	Vieux	0,0096	105
15/06/83	Total	0,0114	87
15/06/83	Jeunes	0,0547	18
au	Vieux	0,0057	174
30/06/83	Total	0,0152	66
30/06/83	Jeunes	0,0312	32
au	Vieux	0,0158	63
13/07/83	Total	0,0215	46

\* P/B: rapport «production sur biomasse», moyenne journalière.

\*\* B/P: rapport «biomasse sur production», en jours.

terminée, chez les Sphaeriidae, par des conditions environnementales (Heard, 1977). Dans le genre *Sphaerium*, un géniteur contient souvent des embryons de tailles différentes; il est donc raisonnable d'inférer que la fécondation puisse être plus ou moins étalée dans le temps. Chez *S. corneum* plus particulièrement, il est possible que la reproduction soit principalement parthénogénétique, car aucune preuve de fécondation croisée n'a été apportée (Bennett, 1970).

#### NOMBRE D'EMBRYONS EN FONCTION DE LA LONGUEUR DU GÉNITEUR

L'examen des droites de régression du nombre d'embryons en fonction de la longueur du géniteur,

calculées pour les sept dates d'échantillonnage traitées, fournit des renseignements intéressants sur la reproduction de *S. corneum* (fig. 3, tableau IV). Les quatre régressions de la figure 3A sont significatives ( $P < 0,05$ ) et sont bien distinctes: chaque pente est significativement différente ( $P < 0,05$ ) de celle de la régression qui la précède dans le temps. Le nombre d'embryons est chaque fois corrélé à la taille du géniteur; ces observations corroborent celles de Heard (1977) lors d'études effectuées sur d'autres espèces de *Sphaerium*, tels *S. fabale*, *S. rhomboïdeum* et *S. striatinum*.

Le 15 juin 1983, les mollusques de la génération du printemps 1983 atteignent 3 mm de longueur

TABLEAU IV

Équations et intervalles de confiance des régressions simples linéaires ( $y = a + bx$ ) concernant l'étude de la production

Date d'échantillonnage	N	Nombre d'embryons (y) sur longueur du géniteur (x)		Longueur de l'embryon le plus long (y) sur longueur du géniteur (x)	
		a ± (%)*	b ± (%)*	a ± (%)*	b ± (%)*
15/06/83	147	-7,54 ± 28	1,44 ± 19	-0,51 ± 68	0,36 ± 31
24/08/83	236	-2,96 ± 26	0,76 ± 15	-0,72 ± 69	0,19 ± 90
17/11/83	120	-14,86 ± 22	2,72 ± 17	-2,06 ± 25	0,41 ± 18
06/02/84	145	-9,09 ± 23	1,85 ± 17	-1,40 ± 38	0,31 ± 26
20/04/84	134	-9,84 ± 20	2,09 ± 15	-1,32 ± 33	0,31 ± 22
01/06/84	79	-12,68 ± 26	2,35 ± 20	-4,23 ± 24	0,81 ± 17
15/06/88	37	-8,41 ± 74	1,84 ± 42	+0,65 ± 252	0,20 ± 104

\* Intervalle de confiance à 95 % (en % de «a» ou de «b», selon le cas); toutes les pentes sont significativement positives ( $P < 0,05$ ), sauf la dernière au tableau.

et n'ont pas commencé à se reproduire. Entre le 15 juin et le 24 août, la taille minimum gravide (c'est-à-dire la plus petite classe de longueur porteuse d'embryons mesurant au moins 0,2 mm) diminue de 5,6 à 4,0 (tableau V); cette diminution s'explique par l'arrivée de la jeune cohorte parmi les reproducteurs. Les deux cohortes se distinguent facilement le 24 août à la fois par le nombre moyen d'embryons (0,3-1,6 contre 2,4-4,4) et par la longueur moyenne des embryons les plus longs (0,2 mm contre 0,5-1,0 mm) (tableau V). Pendant cette période, chez la vieille cohorte, on constate que la longueur moyenne des embryons les plus longs diminue de 0,4-3,0 mm à 0,7-1,0 mm (tableau V), montrant que les plus gros embryons ont été relâchés. Ces deux phénomènes (arrivée des jeunes parmi les reproducteurs et naissance des embryons les plus longs) expliquent la diminution de la pente de la régression de 1,4 à 0,8 entre le 15 juin et le 24 août 1983. Ces résultats appuient l'hypothèse d'une fécondation à peu près simultanée pour l'ensemble des mollusques appartenant à la nouvelle génération, sans toutefois confirmer ou infirmer l'hypothèse d'un rapprochement de ces organismes en vue de la reproduction croisée.

Le 17 novembre 1983, la vieille cohorte est disparue (mortalité naturelle) et les individus font presque tous partie de la génération du printemps 1983. La plupart contiennent des embryons de plus de 0,2 mm. Le nombre d'embryons augmente plus rapidement chez les plus gros géniteurs entre août et novembre (tableau V); ce phénomène, combiné à l'augmentation de la taille minimum gravide de 4,0 mm à 5,6 mm, explique l'accroissement de la pente de la régression de 0,8 à 2,7 (fig. 3, tableau IV).

Entre le 17 novembre 1983 et le 6 février 1984, la pente de la régression s'abaisse à 1,9; ceci pourrait résulter du fait qu'une certaine proportion des embryons portés par les plus petits mollusques ont atteint 0,2 mm (tableau V): en conséquence, la taille minimum gravide diminue de 5,6 à 5,0 mm. Par la suite, il y a peu de changements dans la relation entre le nombre d'embryons et la longueur du géniteur (fig. 3B). En effet, les valeurs des pentes sont rapprochées (entre 1,84 et 2,35) et leurs intervalles de confiance à 95 % se chevauchent (tableau IV).

#### LONGUEUR DE L'EMBRYON LE PLUS LONG EN FONCTION DE LA LONGUEUR DU GÉNITEUR

La relation entre la longueur de l'embryon le plus long et la longueur du géniteur subit elle aussi des modifications au cours de l'année (fig. 4). Entre juin et août 1983, l'abaissement de la régression reflète le relâchement des plus gros embryons à la fin de la période printanière de parturition.

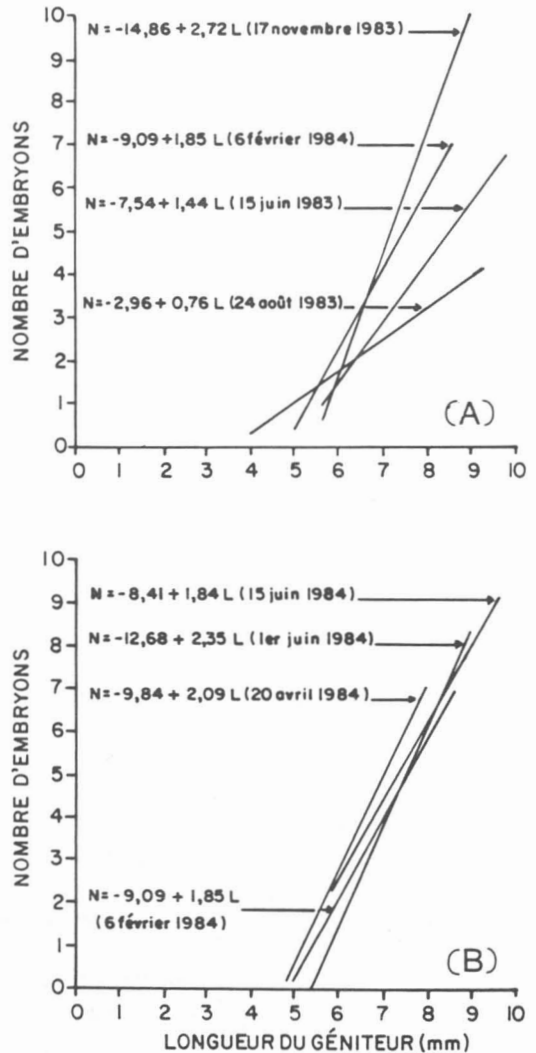


Figure 3. Relations entre le nombre d'embryons et la longueur du géniteur, du 15 juin 1983 au 15 juin 1984 (les extrémités inférieures et supérieures des régressions marquent respectivement la taille minimum gravide et les plus gros spécimens disséqués; les pentes sont toutes significativement positives:  $P < 0,05$ ).

Entre les mois d'août et de novembre, la croissance des adultes gravides se poursuit et la taille minimum gravide s'élève de 4,0 mm à 5,6 mm. D'après les longueurs des spécimens mesurés, les mollusques auraient crû d'environ 1 mm entre les 24 août et 17 novembre 1983. Les longueurs moyennes des embryons les plus longs étaient, au mois d'août, de 0,2 mm pour toutes les classes de longueur comprises entre 4,0 mm et 6,6 mm (tableau V). Si l'on considère que les spécimens

TABLEAU V

Nombres moyens d'embryons ( $\bar{N}$ ) et longueurs moyennes des embryons les plus longs ( $\bar{L}$ )  
pour chaque classe de longueur des spécimens disséqués et chaque date d'échantillonnage traitée

Classe de longueur (mm)	15/06/83			24/08/83			17/11/83			06/02/84			20/04/84			01/06/84			15/06/84		
	Diss.*	$\bar{N}$	$\bar{L}$ (mm)	Diss.	$\bar{N}$	$\bar{L}$ (mm)	Diss.	$\bar{N}$	$\bar{L}$ (mm)	Diss.	$\bar{N}$	$\bar{L}$ (mm)	Diss.	$\bar{N}$	$\bar{L}$ (mm)	Diss.	$\bar{N}$	$\bar{L}$ (mm)	Diss.	$\bar{N}$	$\bar{L}$ (mm)
4,0	1	0	—	10	0,3	0,2	2	0	—	0	—	—	0	—	—	0	—	—	0	—	—
4,2	2	0	—	10	1,3	0,2	4	0	—	1	0	—	0	—	—	0	—	—	0	—	—
4,4	2	0	—	10	0,5	0,2	9	0	—	1	0	—	2	0	—	0	—	—	0	—	—
4,6	2	0	—	10	0,5	0,2	10	0	—	7	0	—	1	0	—	0	—	—	0	—	—
4,8	3	0	—	10	1,6	0,2	10	0	—	10	0	—	10	0,5	0,3	0	—	—	0	—	—
5,0	5	0	—	10	1,2	0,2	10	0	—	10	0,3	0,2	10	0,2	0,3	1	0	—	0	—	—
5,2	5	0	—	10	0,6	0,2	10	0	—	10	0,3	0,2	10	1,0	0,4	2	0,5	0,2	0	—	—
5,4	7	0	—	10	0,5	0,2	10	0	—	10	0,5	0,2	10	1,6	0,5	4	1,5	0,4	0	—	—
5,6	7	0,1	0,4	10	0,8	0,2	10	0,3	0,3	10	1,4	0,4	10	1,2	0,4	4	0,5	0,3	0	—	—
5,8	4	1,0	0,8	10	0,5	0,2	10	1,8	0,4	10	1,3	0,4	10	2,6	0,4	2	0,5	0,2	1	4,0	0,8
6,0	7	1,1	1,4	10	0,9	0,2	10	0,9	0,5	10	2,3	0,4	10	2,7	0,4	5	0,6	0,7	1	4,0	1,4
6,2	7	1,3	1,7	10	0,8	0,2	10	1,7	0,5	10	2,0	0,5	10	3,1	0,5	3	1,7	0,3	0	—	—
6,4	8	1,8	1,8	10	1,4	0,2	10	2,2	0,5	10	2,7	0,6	10	3,9	0,7	4	3,0	0,9	1	0	—
6,6	8	0,5	2,5	7	2,4	0,7	10	2,9	0,5	10	3,7	1,0	10	3,5	0,5	9	2,9	1,2	1	2,0	1,2
6,8	10	2,4	2,2	10	2,7	0,5	10	3,9	0,8	10	2,7	0,6	10	4,8	0,9	4	2,0	1,0	2	4,5	2,3
7,0	10	2,2	2,0	9	2,9	0,7	10	4,8	0,8	10	4,7	0,9	10	5,0	0,9	10	3,4	1,4	5	4,8	2,2
7,2	9	2,6	2,6	10	3,1	0,8	10	3,4	0,8	10	6,0	1,0	6	5,7	1,0	3	4,7	1,8	4	3,5	1,7
7,4	8	3,6	2,3	10	2,4	0,8	6	4,5	1,1	10	4,8	0,9	2	6,5	1,1	8	5,3	2,2	2	7,5	2,3
7,6	8	4,5	2,5	10	2,4	0,7	9	8,2	1,1	8	4,6	0,8	2	6,0	1,5	3	5,7	1,9	0	—	—
7,8	10	3,6	2,5	10	3,2	0,9	5	7,4	1,4	2	4,5	1,5	3	4,7	0,8	8	4,8	2,2	1	3,0	2,0
8,0	10	3,2	2,3	9	3,7	0,8	5	7,8	1,2	3	5,3	1,1	1	6,0	1,4	3	4,0	2,0	0	—	—
8,2	9	4,2	2,5	10	4,4	0,8	1	3,0	1,2	0	—	—	0	—	—	1	6,0	2,0	3	7,3	2,5
8,4	10	4,8	2,2	4	2,5	0,8	3	5,3	1,4	0	—	—	0	—	—	4	10,0	2,6	3	9,3	2,3
8,6	6	4,0	2,7	7	3,6	0,7	0	—	—	2	3,0	1,0	0	—	—	0	—	—	4	7,0	2,5
8,8	8	5,1	2,7	5	3,4	1,0	1	8,0	1,4	0	—	—	0	—	—	1	5,0	2,8	1	4,0	1,8
9,0	1	4,0	3,0	3	4,3	0,7	0	—	—	0	—	—	0	—	—	1	12,0	3,0	4	7,3	2,4
9,2	4	7,0	2,7	2	4,0	1,0	0	—	—	0	—	—	0	—	—	0	—	—	3	11,0	2,1
9,4	2	5,5	2,8	0	—	—	0	—	—	0	—	—	0	—	—	0	—	—	0	—	—
9,6	1	7,0	2,0	0	—	—	0	—	—	0	—	—	0	—	—	0	—	—	1	6,0	2,2

\* Diss: nombre de spécimens disséqués.

de ces classes de tailles mesurent, le 17 novembre, entre 5,0 mm et 7,6 mm (croissance de 1,0 mm), les longueurs moyennes de leurs embryons augmentent, avec la taille des géniteurs, de 0,3 mm à 1,1 mm (tableau V). Comme la plupart de ces embryons mesuraient vraisemblablement 0,2 mm le 24 août, leur croissance automnale a été proportionnelle à la taille du géniteur. Les plus petits adultes ont investi relativement plus d'énergie dans leur propre croissance que dans celle de leurs descendants. Une différence dans les tailles des embryons ne peut donc pas être associée obligatoirement à différentes périodes de fécondation espacées dans le temps. Ce phénomène, combiné à l'augmentation de la taille minimum gravide entre août et novembre, est à l'origine d'une élévation de la pente de la régression de 0,19 à 0,41.

Entre novembre 1983 et avril 1984, très peu de changements sont observables. La croissance des embryons, tout comme celle des adultes, est faible au cours de la saison froide. Au printemps 1984, la croissance des embryons est rapide, particulièrement chez les plus gros géniteurs; du 20 avril au 1<sup>er</sup> juin, soit en 6 semaines, la pente de la régression augmente considérablement: de 0,31 à 0,81. Au cours des deux semaines qui suivent, la pente s'abaisse de 0,81 à 0,20, suite à un développement rapide des embryons qui atteignent alors la taille permettant leur relâchement dans le milieu extérieur.

D'une façon générale, s'il y a augmentation du nombre d'embryons, il y a aussi croissance des plus longs d'entre eux; de plus, s'il y a parturition (Letarte & Vaillancourt, 1986), il y a diminution à la fois du nombre et de la longueur des embryons logés à l'intérieur des géniteurs. Soulignons toutefois qu'il existe deux exceptions à cette règle,

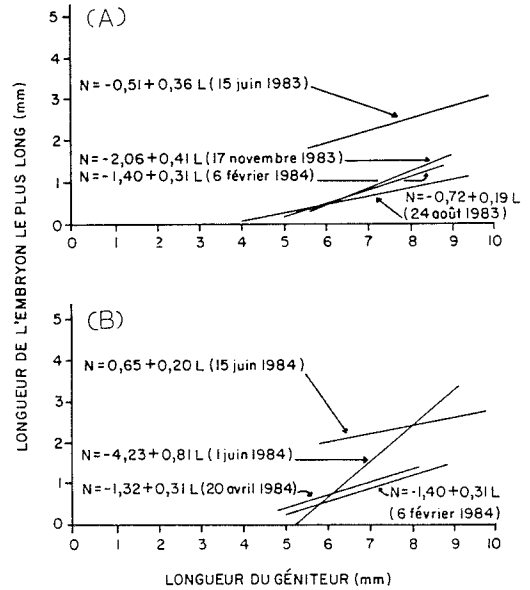


Figure 4. Relations entre la longueur de l'embryon le plus long et la longueur du géniteur, du 15 juin 1983 au 15 juin 1984 (les extrémités inférieures et supérieures des régressions marquent respectivement la taille minimum gravide et les plus gros spécimens disséqués; les pentes sont toutes significativement positives ( $P < 0,05$ ), sauf celle du 15 juin 1984).

visant les deux derniers échantillonnages traités (1<sup>er</sup> et 15 juin 1984), où la relation entre le nombre d'embryons et la taille du géniteur subit peu de modification (fig. 3B), alors que la relation entre la longueur de l'embryon le plus long et la taille du géniteur varie beaucoup (fig. 4B). La cause première de ce phénomène serait imputable à la croissance printanière des embryons, particuliè-

TABLEAU VI

Nombres et longueurs maximums d'embryons retrouvés dans un spécimen, pour chaque échantillonnage traité

Date d'échantillonnage	Nombre maximum d'embryons > 0,2 mm	Longueur du porteur (mm)	Embryon le plus long (mm)	Longueur du porteur (mm)
15/06/83	13	9,2	3,6	7,6
24/08/83	10	8,2	2,2	8,8
17/11/83	13	7,8	2,4	8,4
06/02/84	9	7,4-8,0*	2,0	6,6
20/04/84	11	7,0	1,8	7,0
01/06/84	13	8,4	3,2	8,4
15/06/84	12	9,2	3,6	7,0

\* 3 individus: 7,4, 7,6 et 8,0 mm.

rement évidente chez les plus gros lamellibranches le 1<sup>er</sup> juin, puis généralisée deux semaines plus tard, alors que leur nombre demeure relativement stable. Il semble donc que l'hiver et le printemps ne constituent pas une période de fécondation importante, mais plutôt de croissance des embryons déjà présents.

Enfin, les régressions du 15 juin de chaque année, sont semblables: la population suit donc un cycle circannuel au niveau de la reproduction, comme c'est le cas pour la structure de la population (Letarte & Vaillancourt, 1986) et la productivité.

Le nombre maximum d'embryons (mesurant au moins 0,2 mm) retrouvés chez un individu a relativement peu varié au cours de l'année, soit de 9 à 13 (tableau VI); ceci reflète le caractère continu de la gestation. La longueur des bivalves chez lesquels ces nombres élevés d'embryons ont été trouvés varie de 7,0 à 9,2 mm; il s'agit en général des plus gros mollusques parmi ceux qui ont été disséqués (tableau V).

La longueur maximale des embryons varie considérablement selon l'époque de l'année, soit de 1,8 mm à 3,6 mm; les tailles les plus fortes sont rencontrées au printemps, époque de parturition. La longueur de l'individu à l'intérieur duquel l'embryon le plus long a été trouvé varie considérablement, soit de 6,6 mm à 8,8 mm; il ne semble donc pas que la taille à la naissance dépende notablement de la taille du géniteur.

La taille minimale observée chez un individu libre, 1,4 mm, et la longueur maximale mesurée sur un embryon, 3,6 mm, indiquent les limites à l'intérieur desquelles le relâchement dans le milieu ambiant se produit. Ces résultats concordent avec ceux de Mitropol'skii (1969) et de Heard (1977), qui ont retrouvé chez *S. corneum* des embryons de 3 mm de longueur. Ces auteurs ont aussi observé des embryons de tailles variées chez un même individu. Par ailleurs, Mitropol'skii (1969) a trouvé des embryons à l'intérieur de spécimens mesurant 5 mm. Rappelons que nous avons observé une taille minimum gravide variant entre 4,0 mm et 5,6 mm; si les larves de moins de 0,2 mm avaient été prises en compte, la taille minimum gravide aurait sans doute été inférieure. En effet, Heard (1977) a estimé que les larves sans coquille, c'est-à-dire les plus petites, pourraient constituer 50 % du total des embryons contenus dans un géniteur chez *S. fabale* et *S. striatinum*.

Thiel (1926) a indiqué que le nombre de jeunes produits par adulte, chez une population de *S. corneum*, peut être influencé par le degré de pollution; ses observations ont révélé qu'un individu produisait en moyenne 10 nouveaux-nés au cours

de sa vie en milieu «pollué» et 23 (de 13 à 31) dans des eaux «non polluées». Par ailleurs, Heard (1977) mentionne que cette caractéristique de population est sujette à d'autres facteurs environnementaux. Pour notre part, nous ne disposons pas de données précises à ce sujet: la mortalité prénatale est indéterminée, ainsi que le nombre d'embryons mesurant moins de 0,2 mm. L'utilisation de cages *in situ* pourrait nous renseigner sur cette caractéristique du cycle vital de *S. corneum*.

## Remerciements

Ce travail a été rendu possible grâce à l'assistance financière du ministère de l'Éducation du Québec (programme F.C.A.C.), du Fonds institutionnel de recherche de l'Université du Québec à Trois-Rivières et de l'Hydro-Québec. Nous tenons aussi à remercier le docteur G. L. Mackie, de l'Université de Guelph (Ontario), qui a bien voulu vérifier l'identification de certains de nos spécimens.

## Références

- ALIMOV, A. F., 1965. Oxygen consumption of the freshwater mollusc *Sphaerium corneum* (L.). — Zool. Zh., 44: 1558-1562.
- ALIMOV, A. F., 1967. Peculiarities of the life cycle and growth of *Sphaerium corneum* (L.). — Zool. Zh., 46: 192-199.
- BENNETT, D. B., 1970. Spatial and temporal aspects of the population structure of *Sphaerium corneum* (L.). — Thèse de Ph.D., Univ. Sussex, 203 p.
- CROWTHER, H., 1894. Biology of *Sphaerium corneum*. — J. Conch., Lond., 7: 417-421.
- DUSSART, G. B. J., 1979. *Sphaerium corneum* (L.) and *Pisidium* spp. Pfeiffer: the ecology of freshwater bivalve molluscs in relation to water chemistry. — J. Moll. Stud., 45: 19-34.
- GALE, W., 1969. Bottom fauna of pool 19, Mississippi River with emphasis on the life history of the fingernail clam *Sphaerium transversum*. — Thèse de Ph. D., Iowa State Univ., 234 p.
- HEARD, W. H., 1977. Reproduction of fingernail clams (Sphaeriidae: *Sphaerium* and *Musculium*). — Malacologia, 16: 421-455.
- HOLOPAINEN, I. J. & I. HANSKI, 1979. Annual energy flow in populations of two *Pisidium* species (Bilvalvia, Sphaeriidae), with discussion on possible competition between them. — Arch. Hydrobiol., 86: 338-354.
- JACOBSEN, L., 1828. The anatomy of *Cyclas* (*Sphaerium*). — Bull. Mus. comp. Zool., 5: 47-55.
- LECREN, E. D., 1951. The length — weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). — J. Anim. Ecol., 20: 210-219.
- LETARTE, Y., 1985. Étude bio-écologique d'une population de *Sphaerium corneum* (Linné, 1758) (Mollusca: Bivalvia: Sphaeriidae) du Lac Saint-Pierre

- (fleuve Saint-Laurent, Québec). — Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Trois-Rivières, 117 p.
- LETARTE, Y. & G. VAILLANCOURT, 1986. Cycle de développement et distribution de *Sphaerium corneum* (Linné, 1758) (Mollusca: Bivalvia: Sphaeriidae) dans le lac Saint-Pierre (fleuve Saint-Laurent, Québec). — *Naturaliste can.*, 113: 201-210.
- MITROPOL'SKII, V. I., 1969. Observations on the life cycle of *Sphaerium corneum* (L.) (Mollusca, Lamel-libranchia). — Pages 138-142 in B. K. Shetgman (éd.) *Plankton and benthos of inland waters. Israel program for scientific translations, Jerusalem*, 360 p.
- NEGUS, C. L., 1966. A quantitative study of growth and production of Unionid mussels in the river Thames at Reading. — *J. Anim. Ecol.*, 35: 513-532.
- POYARKOFF, E., 1910. Incubation des embryons et régénération des branchies chez les Cyclas (*Sphaerium corneum* L.). — *Archs Zool. exp. gén.*, 45 (fasc. 5): 125-133.
- SCHERESCHEWSKY, H., 1911. Struktur und Bildung der Bruttaschen bei *Cyclas cornea* L. — *Z. wiss. Zool.*, 98: 667-695.
- STANCZYKOWSKA, A., E. MAGNIN & A. DUMOUCHEL, 1971. Étude de trois populations de *Viviparus malleatus* (Reeve) (Gastropoda, Prosobranchia) de la région de Montréal. — I. Croissance, fécondité, biomasse et production annuelle. — *Can. J. Zool.*, 49: 1431-1441.
- THIEL, M. E., 1926. Vorläufige Mitteilung über das Wachstum und die Fort-pflanzung von *Sphaerium corneum* L. im Hamburger Hafen. — *Mitt. zool. Mus. Hamb.*, 42: 40-47.
- VINCENT, B., G. VAILLANCOURT & N. LAFONTAINE, 1981. Cycle de développement, croissance et production de *Pisidium amnicum* (Mollusca: Bivalvia) dans le Saint-Laurent (Québec). — *Can. J. Zool.* 59: 2350-2359.
- WINBERG, G. G., K. PATALAS, J. C. WRIGHT, A. HILLBRICHT-ILKOWSKA, W. E. COOPER & K. H. MANN, 1971. Methods of calculating productivity. — Pages 296-317 in W. T. Edmonson & G. G. Winberg (ed.). *Secondary productivity in fresh waters. IBP Handbook No. 17.*

## COMPARAISON DE QUATRE INDICES BIOLOGIQUES POUR APPRÉCIER L'IMPACT DE LA POLLUTION DANS DES COURS D'EAU FRANÇAIS

M. LAFONT

CEMAGREF<sup>1</sup>, 3, quai Chauveau, 69336 Lyon Cedex 09, France

M. COSTE

CEMAGREF, B. P. 3, Gazinet, 33610 Cestas Principal, France

J.-G. WASSON et B. FAESSEL

CEMAGREF, 3, quai Chauveau, 69336 Lyon Cedex 09, France

### Résumé

L'utilisation critique de quatre indices biologiques d'appréciation de la qualité des eaux est commentée sur un jeu de 23 stations appartenant à cinq cours d'eau français. Deux indices (IBMG et IQBG) prennent en considération les macroinvertébrés benthiques à un niveau de détermination simple (ordre, famille ou genre). Les deux autres sont établis à partir de la détermination des espèces de diatomées benthiques (indice IDCR) ou des espèces d'oligochètes (indice IOBS). La valeur de ces quatre indices a été projetée sur le premier plan principal d'une analyse en composantes principales normée, où les variables physico-chimiques constituaient les variables actives. L'indice IOBS se projette dans la direction de la première composante principale, à l'opposé de certaines variables décrivant la pollution des eaux et des sédiments (sels ammoniacaux, métaux lourds du sédiment, etc.). L'indice IDCR et l'indice biotique IBMG se projettent dans la direction de la deuxième composante principale, à l'opposé des orthophosphates et dans la même direction que l'oxygène dissous. L'IQBG occupe une position intermédiaire et se situe à l'opposé de variables telles que la conductivité, les nitrates ou les orthophosphates: il intègre, sur le présent jeu de données, d'autres facteurs que la pollution, en particulier la richesse en habitats d'une station. Plutôt que de rechercher la méthode unique et universelle, l'utilisation simultanée de ces indices apportant des informations complémentaires est préconisée selon les problèmes posés.

### Abstract

The information given by four indices of water quality is reviewed for a set of 23 stations in five French rivers. Two indices (IBMG, IQBG) are based on aquatic macroinvertebrates identified to a general level (order, family, genus). The two others are derived from the examination of species of diatoms (IDCR) or oligochaetes (IOBS). The values of the four indices were projected on the first plane of a principal component analysis of physico-chemical variables. The oligochaete index IOBS is projected along the first component opposite to organic and toxic pollution descriptors ( $\text{NH}_4^+$ , heavy metals concentrations, etc.). The indices IDCR and IBMG are both projected along the second component, opposite to phosphorus and near the minimum dissolved oxygen concentration. The fourth index (IQBG) shows an intermediate position, far from such variables as phosphorus, nitrates, conductivity, but in the same direction as  $\text{NH}_4^+$ . This index is not a descriptor of toxic or organic pollution, but it reflects the diversity of substrates in a given sampling point. It is suggested that the diversity of information given by several indices is preferable to searching for a universal method in pollution monitoring.

### Introduction

Parmi la floraison de méthodes biologiques d'évaluation de la qualité des eaux basées sur l'examen de communautés d'organismes benthiques (voir notamment Verneaux, 1980; De

Pauw & Vanhooren, 1983; Blandin, 1986), deux voies d'approche peuvent être distinguées (De Pauw & Vanhooren, 1983). La première, plus satisfaisante pour un écologiste, prend en considération les paramètres de structure des communautés, où l'espèce constitue la donnée fondamentale. La principale critique faite à cette approche est d'ordre technique: la reconnaissance des espèces ne peut être effectuée que par des

<sup>1</sup> CEMAGREF: Centre national du Machinisme agricole du Génie rural des Eaux et des Forêts.



spécialistes; elle devient un obstacle pour une application de routine des méthodes correspondantes (De Pauw & Vanhooren, 1983). La deuxième approche est une conséquence logique des problèmes posés par la première: elle est née du souci de disposer d'outils biologiques accessibles aux non-spécialistes et simples à mettre en œuvre. Cette problématique a donné naissance à un certain nombre d'indices biologiques, reposant sur un examen simplifié (relevés qualitatifs, déterminations au niveau du genre, de la famille ou de la classe) des organismes benthiques, en général appartenant au macrobenthos. On peut citer, parmi ces méthodes, les indices de Woodiviss (1964), Verneaux & Tufféry (1967), Cairns & Dickson (1971), Verneaux *et al.* (1976), Lagauterie & Leroux (1977), Verneaux (1982), Élouard & Jestin (1983), De Pauw & Vanhooren (1983), Armitage *et al.* (1983).

Parallèlement, la systématique de certains groupes floristiques et faunistiques a évolué. Les oligochètes par exemple, dont la systématique a longtemps été considérée comme délicate à aborder, sont devenus accessibles pour des études à caractère appliqué (Brinkhurst & Cook, 1974). L'utilisation de méthodes reposant sur l'examen à l'espèce d'organismes benthiques peut en conséquence se révéler tout à fait justifiée, notamment dans le cadre d'études ne revêtant pas nécessairement un caractère fondamental.

Dans ce travail, nous présentons la comparaison critique de la signification de quatre indices biologiques d'appréciation de la qualité des eaux et de l'impact des activités humaines. Deux indices appartiennent à la catégorie des méthodes biocénologiques spécialisées (relevés quantitatifs ou semi-quantitatifs, déterminations à l'espèce d'un groupe floristique ou faunistique particulier). Deux autres indices appartiennent à la catégorie des méthodes qualitatives globales (relevés qualitatifs, déterminations conduites au genre, à la famille, voire à la classe, prise en considération de plusieurs groupes faunistiques).

### Matériel et méthodes

Les quatre indices comparés ici sont les suivants: l'indice diatomique IDCR (Coste, 1978), l'indice oligochètes IOBS (Lafont, 1984; Lafont & Juget, 1988), l'indice biotique IBMG (Verneaux & Tufféry, 1967) et l'indice de qualité biologique globale IQBG (Verneaux *et al.* 1976).

L'indice diatomique IDCR (tableau I) prend en considération les diatomées benthiques péripHYTIQUES échantillonnées dans les faciès dominants, soit par raclage de substrats durs (blocs, pierres le plus souvent), soit au moyen de lames de verre

immergées ou, à défaut, par compression de végétaux immergés. Un comptage de 400 individus au moins permet de dresser un inventaire significatif des espèces, les résultats étant exprimés en pourcentage d'abondance relative. Ces résultats sont confrontés à une grille de type indice biotique mise au point sur la rivière Seine (Coste, 1978; Verneaux, 1980). Dans un tableau à double entrée figurent horizontalement quatre groupes de taxons classés dans l'ordre de leur résistance croissante aux pollutions. Ces espèces ont généralement une vaste répartition géographique. Verticalement, sept groupes de cinq taxons à spectre écologique moins étendu sont classés sensiblement dans l'ordre d'apparition amont-aval d'un écosystème d'eau courante, les formes inféodées aux zones les plus en amont des cours d'eau figurant dans le premier groupe, les formes halophiles dans les groupes six et sept. La sommation des abondances des espèces repères de l'inventaire permet de déterminer les groupements dominants et l'attribution d'une note variant de 1 à 10 pour les qualités d'eau les meilleures.

L'indice IOBS (tableau I) est établi sur l'examen à l'espèce des peuplements d'oligochètes, récoltés à partir de relevés quantitatifs dans les sédiments du faciès léitique sur une station donnée. Il est de la forme:

$$\text{IOBS} = 10 \cdot S \cdot T^{-1}$$

où S = nombre total d'espèces d'oligochètes récoltées dans un échantillon de sédiment, et T = % du nombre d'individus de celui des 2 groupes suivants de Tubificidae qui prédomine dans le même échantillon: Tubificidae avec soies capillaires ou Tubificidae sans soies capillaires (jeunes et adultes regroupés). Cet indice donne des valeurs de 0,1 (cas extrêmes de pollution toxique) à 5 ou plus (pollution organique à bonne qualité des sédiments). La maille de tamisage des échantillons bruts dont sont extraits les oligochètes est fixée à 0,16 mm (0,315 mm au maximum). Un lot de 130 vers par échantillon, montés entre lame et lamelle et déterminés à l'espèce, suffit pour estimer l'indice IOBS.

L'indice biotique IBMG (tableau I) est une adaptation aux cours d'eau français du *biotic index* de Woodiviss (1964) utilisé en Grande-Bretagne. Il est fondé sur la prise en considération du macrobenthos (maille de tamisage = 0,60 mm) à partir de relevés effectués suivant un protocole d'échantillonnage normalisé. Son application ne nécessite ni détermination à l'espèce des taxons récoltés, ni comptage de leurs abondances respectives (méthode qualitative globale).

L'indice IQBG dérive du précédent. Il en diffère essentiellement par l'adoption d'un tableau à double entrée modifié et par la prospection d'un

TABLEAU I  
Présentation des quatre indices étudiés

	<i>IBMG</i>	<i>IQBG</i>	<i>IDCR</i>	<i>IOBS</i>
Échantillonnage	<ul style="list-style-type: none"> <li>— 3 prélèvements dans les courants (faciès lotique)</li> <li>— 3 prélèvements dans les zones calmes (faciès lénitique)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>— 6 prélèvements effectués en fonction du couple granulométrie/vitesse du courant</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>— 2 prélèvements : faciès lotique faciès lénitique</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>— 1 échantillon en faciès lénitique (sédiments fins ou sableux)</li> <li>— maille de tamisage = 0,160 à 0,315 mm</li> </ul>
Niveau taxonomique requis	<ul style="list-style-type: none"> <li>— variable selon les groupes (ordre, classe, famille ou genre)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>— variable selon les groupes</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>— espèce</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>— espèce</li> </ul>
Méthode de détermination de l'indice	<ul style="list-style-type: none"> <li>— 7 groupes faunistiques repères et 5 classes de richesse taxonomique (limite maximale: 16 unités taxonomiques) sont regroupés dans un tableau à double entrée</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>— 8 groupes faunistiques repères et 5 classes de richesse taxonomique (31 unités taxonomiques au total) sont regroupés dans un tableau à double entrée</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>— recherche des groupements dominants verticalement et horizontalement dans un tableau à double entrée</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>— 130 vers/échantillon sont examinés</li> <li>— l'indice <math>IOBS = 10S \cdot T^{-1}</math> où S = nombre total d'espèces d'oligochètes par échantillon, et T = pourcentage du groupe dominant de Tubificidae (avec ou sans soies capillaires)</li> </ul>
Expression numérique	<ul style="list-style-type: none"> <li>— 1 note sur 10 en faciès lotique</li> <li>— 1 note sur 10 en faciès lénitique</li> <li>— l'indice moyen (sur 10) est la moyenne de ces 2 notes</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>— 1 note globale sur 20</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>— 1 note globale sur 10</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>— l'indice varie de 0,1 à 5 (valeur maximale rencontrée jusqu'ici)</li> </ul>

plus grand nombre d'habitats aquatiques sur une station donnée (prospection de 6 habitats, définis en fonction du couple granulométrie-vitesse du courant).

Les quatre indices ont été calculés sur un jeu de 23 stations appartenant à cinq cours d'eau situés dans l'est et le centre de la France (tableaux II et III). Il s'agit du Rhône en amont et en aval de Lyon (stations R2, R4, R6, R7, R9 et RD), de la Saône, affluent du Rhône (stations S1, S2, S3 et S4), du Doubs, affluent de la Saône (stations D5, DA, DC et DI), de la Seine en amont de Paris (stations P1, P2 et P3) et de la Dore, affluent de l'Allier (bassin de la Loire, stations F6, F8, F9, FA, FB et FC). Les données concernant la situation géographique et les caractéristiques morphométriques des stations étudiées figurent dans les ouvrages cités ci-après.

Nous avons bénéficié, sur les 23 points d'échantillonnage, de l'analyse chimique des eaux (Anonyme, 1977, 1980, 1982, 1983, 1985; Agence de Bassin Rhône-Méditerranée-Corse, 1985).

Nous disposons également de l'analyse de 6 métaux lourds (Cu, Zn, Pb, Hg, Cd et Cr) dans les sédiments de 13 stations (Anonyme, 1983, 1985 et M. Picon, Agence de Bassin Rhône-Méditerranée-Corse, comm. pers.). Les variables physico-chimiques de l'eau retenues sont les suivantes (avec leur nom de code entre parenthèses): valeurs moyennes annuelles ( $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ) des concentrations en sels ammoniacaux (NH4M), en nitrates (NO3M), en orthophosphates (PO4M), en calcium + magnésium (DUMO); valeurs moyennes annuelles ( $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ) de la DBO5 (demande biochimique en oxygène, codée DBOM), de l'oxydabilité au permanganate à froid (OXYM); valeur moyenne annuelle de la conductivité ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ , CONM), et valeur minimale annuelle de l'oxygène dissous ( $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ , O2MI).

Les données concernant les communautés d'oligochètes sont les suivantes: nombre total d'espèces par relevé (NSPS), pourcentage de Tubificidae (TUBP), pourcentage de Tubificidae avec soies capillaires (TUCP), pourcentage de

TABLEAU II

Valeurs moyennes des variables physico-chimiques de l'eau et teneur des sédiments en métaux lourds\*

Stations**	NH4M ( $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ )	NO3M ( $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ )	PO4M ( $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ )	DUMO ( $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ )	DBOM ( $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ )	O2MI ( $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ )	OXYM ( $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ )	CONM ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ )	SMTX ( $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ )
D5	0,07	1,6	0,02	88	2	9,0	0,7	268	—
DA	0,08	6,9	0,31	88	4	8,4	1,6	317	—
DC	0,18	6,1	0,43	100	4	3,6	3,2	349	551
DI	0,12	4,5	0,22	110	3	8,0	1,6	349	—
F6	0,56	1,3	0,40	18	19	7,2	6,9	179	1130
F8	0,63	1,8	0,35	9	5	10,2	2,5	119	987
F9	0,45	2,1	0,25	9	6	8,8	3,2	119	1575
FA	0,32	2,4	0,31	8	4	10,1	2,7	99	970
FB	0,27	3,1	0,28	9	4	8,0	3,0	102	750
FC	0,17	3,3	0,21	9	3	8,0	2,5	109	874
P1	0,07	15,2	0,37	95	2	8,6	1,0	433	325
P2	0,06	15,7	0,35	99	2	8,3	0,9	433	—
P3	0,05	15,5	0,37	94	2	8,6	1,0	436	386
R2	0,40	2,2	0,45	62	3	8,0	1,0	280	—
R4	0,27	2,9	0,30	67	3	7,7	1,2	288	—
R6	0,48	5,6	2,90	85	4	8,6	2,3	431	956
R7	0,22	3,2	0,64	79	3	8,0	0,9	412	286
R9	0,14	3,9	0,56	79	2	8,6	1,0	286	—
RD	0,18	4,3	0,62	70	2	9,5	1,0	357	—
S1	0,12	8,6	0,38	75	3	7,3	1,4	364	—
S2	0,29	8,9	0,47	121	3	6,7	1,2	792	325
S3	0,17	7,2	0,36	104	3	8,5	1,2	617	—
S4	0,31	7,1	0,43	104	3	5,8	1,2	630	342

\* Concentrations moyennes en sels ammoniacaux (NH4M), en nitrates (NO3M), en orthophosphates (PO4M) et en calcium + magnésium (DUMO); valeur moyenne annuelle de la DBO5 (DBOM); valeur minimale annuelle de l'oxygène dissous (O2MI); valeurs moyennes annuelles de l'oxydabilité au permanganate à froid (OXYM) et de la conductivité (CONM); valeur moyenne de la somme des concentrations en Cr, Cd, Cu, Hg, Pb et Zn (SMTX).

\*\* Voir texte (Matériel et méthodes) pour l'identification des stations.

TABLEAU III

Valeurs saisonnières des variables concernant les oligochètes et les 4 indices biologiques dans les stations étudiées

Stations*	Saison**	Variables concernant les oligochètes***					Indices biologiques			
		NSPS	TUBP	TUCP	TUSP	NAIP	IOBS	IDCR	IBMG	IQBG
D5	p	6	95,8	53,2	42,6	0	1,1	8,0	7,5	14,5
DA	p	11	42,6	4,7	37,9	57,4	2,9	6,5	7,0	9,0
DA	e	7	99,7	12,3	87,4	0,3	0,8	6,5	5,5	6,0
DC	p	11	93,1	31,9	61,2	5,3	1,8	5,5	6,0	10,0
DC	e	5	88,7	6,8	81,9	11,3	0,6	5,5	5,5	6,0
DI	p	15	55,8	2,5	53,3	35,2	2,8	6,0	8,0	11,0
F6	a	4	96,0	82,4	13,6	0,6	0,5	6,0	5,0	14,0
F8	a	6	94,6	34,6	60,0	1,8	1,0	8,0	7,0	19,0
F9	a	3	96,1	36,3	59,8	0	0,5	7,0	4,5	12,0
FA	a	12	81,9	35,2	46,7	18,1	2,6	8,0	8,5	19,0
FB	a	2	100	16,3	83,7	0	0,2	5,0	8,5	13,0
FC	a	3	97,3	19,0	78,3	2,7	0,4	4,0	6,5	11,0
P1	e	12	78,7	20,0	58,7	21,3	2,0	8,0	9,0	11,0
P2	e	10	94,4	34,2	60,2	5,6	1,7	7,5	8,0	12,0
P3	e	11	59,7	20,8	38,9	40,3	2,8	7,5	9,0	12,0
R2	p	11	93,3	69,5	23,8	6,4	1,6	6,0	7,0	13,0
R4	p	11	80,2	6,4	73,8	19,4	1,4	5,0	6,5	12,0
R6	p	5	91,0	9,5	81,5	4,5	0,6	4,0	4,0	7,0
R7	p	16	95,5	23,6	71,9	1,8	2,2	6,0	7,0	12,0
R9	p	12	75,0	15,0	60,0	25,0	2,0	7,0	7,0	10,0
RD	p	10	60,1	6,0	54,1	39,9	1,8	5,0	5,0	6,0
S1	p	21	73,3	46,1	27,2	5,4	4,6	5,5	7,5	11,0
S1	a	11	79,0	30,0	49,0	20,0	2,2	6,5	5,5	10,0
S2	p	7	97,8	8,6	89,2	1,4	0,8	3,5	7,5	11,0
S2	a	10	93,0	13,0	80,0	7,0	1,3	3,0	6,5	11,0
S3	e	9	94,6	14,9	79,7	5,4	1,1	5,5	6,0	12,0
S4	p	10	43,2	4,4	38,8	56,4	2,6	5,0	5,5	11,0
S4	a	8	97,6	25,6	72,0	2,4	1,1	5,5	5,0	7,0

\* Voir texte (Matériel et méthodes) pour l'identification des stations.

\*\* p = printemps; e = été; a = automne.

\*\*\* NSPS = nombre total d'espèces par relevé; TUBP = pourcentage de Tubificidae; TUCP = pourcentage de Tubificidae avec soies capillaires; TUSP = pourcentage de Tubificidae sans soies capillaires; NAIP = pourcentage de Naididae; IOBS = indice oligochètes; IDCR = indice diatomique; IBMG = indice biotique; IQBG = indice de qualité biologique globale.

Tubificidae sans soies capillaires (TUSP), pourcentage de Naididae (NAIP).

Pour le traitement des données, nous avons eu recours à une analyse en composantes principales normée (ACPN). Cette méthode fait appel à un programme de la bibliothèque de logiciels diffusés par l'association pour le développement et la diffusion de l'analyse de données. Les huit variables chimiques de l'eau, transformées en  $\log_{10}$ , ont constitué les variables actives de l'analyse. Les valeurs moyennes des quatre indices (tableau IV) ont été projetées en données supplémentaires.

## Résultats

Les données brutes concernant les stations étudiées figurent dans les tableaux II, III et IV. Dans le tableau III sont notées également quelques données concernant les communautés d'oligochètes.

### POLLUTION ORGANIQUE DES EAUX

Deux composantes principales représentent 73 % de la variance totale (F1 = 51 %, F2 = 22 %). La première composante principale (tableau V) est fortement corrélée positivement

TABLEAU IV

Valeurs moyennes des quatre indices biologiques étudiés

Stations*	IOBS	IBMG	IQBG	IDCR
D5	1,1	7,5	14,5	8,0
DA	1,9	6,3	7,5	6,5
DC	1,2	5,8	8,0	5,5
DI	2,8	8,0	11,0	6,0
F6	0,5	5,0	14,0	6,0
F8	1,0	7,0	19,0	8,0
F9	0,5	4,5	12,0	7,0
FA	2,6	8,5	19,0	8,0
FB	0,2	8,5	13,0	5,0
FC	0,4	6,5	11,0	4,0
P1	2,0	9,0	11,0	8,0
P2	1,7	8,0	12,0	7,5
P3	2,8	9,0	12,0	7,5
R2	1,6	7,0	13,0	6,0
R4	1,4	6,5	12,0	5,0
R6	0,6	4,0	7,0	4,0
R7	2,2	7,0	12,0	6,0
R9	2,0	7,0	10,0	7,0
RD	1,8	5,0	6,0	5,0
S1	3,4	6,5	10,5	6,0
S2	1,0	7,0	11,0	3,3
S3	1,1	6,0	12,0	5,5
S4	1,9	5,3	9,0	5,3

\* Voir texte (Matériel et méthodes) pour l'identification des stations.

TABLEAU V

Coefficients de corrélation du  $\log_{10}$  des variables actives avec les deux premiers facteurs (F1 et F2) d'une analyse en composantes principales normée

Variables actives*	F1	F2
NH4M	-0,75	0,40
NO3M	0,79	0,27
PO4M	0,02	0,74
DBOM	-0,81	0,39
OXYM	-0,85	0,36
O2MI	-0,13	-0,66
DUMO	0,89	0,28
CONM	0,84	0,42

\* Pour la signification des codes des variables, voir la 1<sup>re</sup> note au bas du tableau II.

avec la conductivité (CONM), la dureté totale (DUMO) et les nitrates (NO3M), et négativement avec l'oxydabilité (OXYM), la DBO5 (DBOM) et les sels ammoniacaux (NH4M). L'antagonisme entre ces deux groupes de caractères constitue le trait dominant de l'explication de l'axe F1, d'autant plus que les trois stations les plus chargées en  $\text{NH}_4^+$  (F6, F8 et F9;  $\text{NH}_4^+ = 0,45$  à  $0,63 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ) renferment des eaux très pauvres en  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  (DUMO = 9 à  $18 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ) (tableau II).

La deuxième composante principale, dont la variance est deux fois moindre, montre l'existence d'une opposition entre l'oxygène dissous minimal (O2MI) et les orthophosphates (PO4M) (tableau V).

La projection des variables supplémentaires (tableau VI), illustrée par le cercle des corrélations sur le plan F1, F2 (fig. 1), met en évidence la position de l'indice oligochètes IOBS sur l'axe F1, à

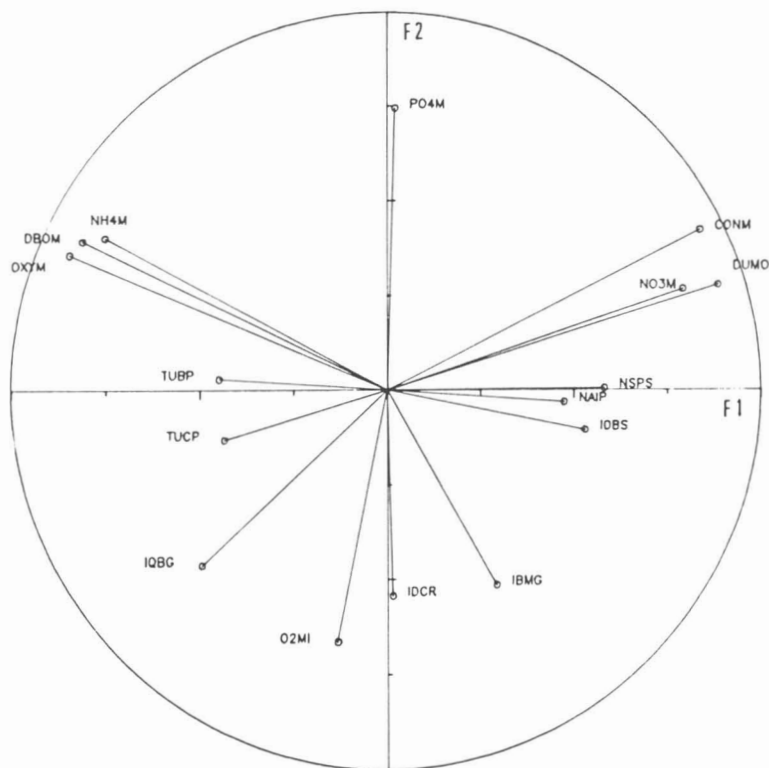


Figure 1. Cercle des corrélations, dans le plan des deux premières composantes principales (F1 et F2), entre les composantes et les variables physico-chimiques et biologiques. Nombre de stations analysées = 23. Pour la signification des codes des variables, voir notes au bas des tableaux II et III.

TABLEAU VI

Coefficients de corrélation des variables supplémentaires (oligochètes et les 4 indices biologiques) sur les deux premiers facteurs (F1 et F2) d'une analyse en composantes principales normée

Variables supplémentaires*	F1	F2
NSPS	0,58	0,01
TUBP	-0,45	0,03
TUCP	-0,44	-0,13
TUSP	0,14	0,16
NAIP	0,47	-0,03
IOBS	0,53	-0,11
IBMG	0,29	-0,52
IQBG	-0,50	-0,46
IDCR	0,01	-0,54

\* Pour la signification des codes des variables et des indices, voir la 3<sup>e</sup> note au bas du tableau III.

l'opposé des variables de pollution organique des eaux (NH4M, OXYM, DBOM). L'indice biotique IBMG présente sa plus forte projection sur l'axe F2, de même que l'indice diatomique IDCR qui tend à rejoindre la variable oxygène dissous

(O2MI). L'IQBG, quant à lui, occupe une position intermédiaire et se projette négativement sur les deux premiers axes factoriels, à l'opposé des variables CONM, DUMO, NO3M, PO4M. Cet indice tend, sur les 23 stations retenues, à se révéler plus

élevé dans les stations où les eaux sont pauvres en  $\text{Ca}^{++} + \text{Mg}^{++}$  (et en phosphore + nitrates), riches en oxygène dissous et plutôt polluées organiquement (tableaux II, III, IV).

Excepté l'indice IOBS, les variables oligochètes les mieux projetées sont le pourcentage de Tubificidae (TUBP), dont la direction rejoint celle des variables de pollution organique des eaux (DBOM, NH4M, OXYM) ainsi que le nombre d'espèces (NSPS) et le pourcentage de Naididae (NAIP) qui s'orientent à l'opposé de la pollution organique (fig. 1).

#### CONTAMINATION MÉTALLIQUE DES SÉDIMENTS

Sur les 13 stations où il a été possible de disposer dans les sédiments de la somme des concentrations (en  $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$  du poids sec des sédiments) en chrome + cadmium + cuivre + mercure + plomb + zinc (SMTX) (tableau II), nous avons eu recours à une analyse en composantes principales normée, comprenant huit variables actives, transformées en  $\log_{10}$ : NH4M,

OXYM, DBOM, NO3M, PO4M, CONM, DUMO et SMTX.

Deux composantes principales représentent 85 % de la variance totale (fig. 2). La première (65,4 % de la variance totale) forme une composante de pollution organique des eaux (NH4M, DBOM, OXYM) et de contamination métallique des sédiments (SMTX). Cette composante (fig. 2) peut être qualifiée de variable de pollution «mixte» (organique et toxique). Elle est caractérisée par un antagonisme entre deux stations non polluées (P1 et P2 contribuant pour 30 % de la variance expliquée par F1) et deux stations riches en  $\text{NH}_4^+$  et en métaux (F6 et F9 contribuant pour 31 % de la variance expliquée sur F1). La deuxième composante principale, de signification moindre (19,9 % de la variance totale), est corrélée avec la teneur en orthophosphates (PO4M) et, dans une moindre mesure, avec les sels ammoniacaux (NH4M).

Sur le premier plan principal, les variables biologiques relatives aux oligochètes se projettent

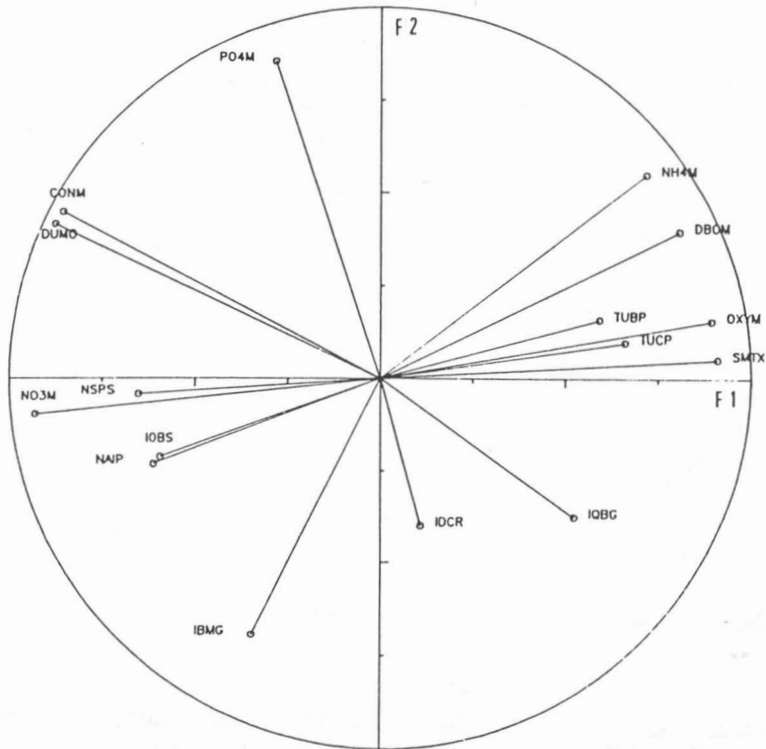


Figure 2. Cercle des corrélations dans le plan des deux premières composantes principales (F1 et F2); corrélations entre les composantes et les variables physico-chimiques et biologiques. Nombre de stations analysées = 13. Pour la signification des codes des variables, voir notes au bas des tableaux II et III.

essentiellement dans la direction de la première composante, à l'opposé des variables décrivant la pollution organique et toxique (fig. 2), le nombre total d'espèces (NSPS) se plaçant pratiquement dans le prolongement de la somme des métaux (SMTX), l'indice IOBS et le pourcentage de Naididae (NAIP) se trouvant à l'opposé de la direction des variables NH4M-DBOM et OXYM-SMTX.

L'indice biotique IBMG se situe dans une direction contraire à celles de NH4M, DBOM et PO4M, et l'indice diatomique s'oriente à l'opposé de PO4M. L'IQBG se projette en sens inverse des variables CONM, DUMO et PO4M (fig. 2).

### Discussion et conclusion

La technique de traitement des données retenue (analyse en composantes principales normée) a été utilisée dans un but essentiellement descriptif. Les deux analyses ne font que refléter ici des tendances, liées en partie au jeu de données considéré. Il conviendra par la suite de vérifier la validité de ces tendances à partir d'un plan d'échantillonnage établi dans un but statistique. Celles-ci peuvent se résumer comme suit. L'indice oligochètes IOBS se révèle être un descripteur de la pollution organique des eaux et de la contamination des sédiments en métaux lourds. À ce titre, Van Urk *et al.* (1985), utilisant l'indice  $I_o$  (Lafont, 1984), dont le mode de calcul est identique à celui de IOBS et dont les valeurs se confondent avec celles de IOBS lorsque les Tubificidae sans soies capillaires sont dominants (ce qui est le cas de 16 des 23 stations du tableau III), relèvent des valeurs extrêmes ( $I_o = 0,1$ ) dans des sédiments de la rivière IJssel contaminés par des installations pétro-chimiques.

L'indice biotique IBMG peut être considéré comme un descripteur global de pollution, mais sa projection dans des directions opposées à celles des paramètres de charge organique (NH4M, DBOM, OXYM) s'avère moins significative que celle de l'indice IOBS.

Il ne faut pas oublier, toutefois, la simplicité de mise en œuvre de l'indice biotique (De Pauw & Vanhooren, 1983; Depiereux & Feytmans, 1985) tout en soulignant que celui-ci ne résout pas le problème de l'inventaire de la qualité des grands cours d'eau (fleuves, rivières canalisées, canaux), en particulier dans le jeu de données présenté ici où dominent les systèmes potamiques (Doubs, Saône, Rhône, Dore en FA, FB, FC) (tableau II). À l'inverse, la mise au point des indices IOBS et IDCR a tenu compte, dès l'origine, de ce problème.

L'indice diatomique IDCR apporte une information complétant celle de l'IOBS, et proche de celle de l'IBMG. Il s'oppose surtout aux teneurs en

orthophosphates (PO4M). Il est cependant nécessaire de rappeler que les diatomées sont des organismes à cycles vitaux très courts, susceptibles d'intégrer des changements instantanés de la qualité des eaux. Il est très probable qu'un échantillonnage reposant sur une ou deux campagnes annuelles de récolte ne s'avère pas suffisant pour intégrer la charge organique (ou toxique) chronique d'un milieu.

En ce qui concerne l'IQBG, sa valeur en tant qu'indicateur de l'impact des pollutions n'est pas démontrée ici. Il intègre entre autres des paramètres tels que dureté et conductivité des eaux. Son intitulé même, «indice de qualité biologique globale», ne présente pas, en principe, d'ambiguïté vis-à-vis de la signification espérée de l'indice. Sa conception (prospection obligatoire d'une gamme aussi variée que possible de 6 habitats par station) entraîne une forte dépendance entre la valeur de l'indice et la diversité physique des habitats.

C'est ainsi que la richesse en habitats d'un secteur donné peut à elle seule entraîner des différences faunistiques sensibles et indépendantes de l'impact d'une pollution (La Point *et al.*, 1984), lorsque celle-ci ne revêt pas un caractère dramatique. Le cas de la station F8 de la Dore est à ce titre significatif: l'IQBG atteint la note de 19/20 dans cette station riche en habitats aquatiques et en oxygène dissous, alors que l'indice oligochètes et l'indice biotique présentent des valeurs comparativement plus basses (IOBS = 1/5, IBMG = 7/10). En outre, l'utilisation de l'IQBG dans les systèmes potamiques pose des problèmes d'échantillonnage et des interrogations sur la validité de certains des groupes faunistiques repères retenus pour estimer l'indice (Cellot *et al.*, 1987).

Il n'est peut-être pas judicieux de rechercher la méthode unique et universelle, l'indice «idéal» n'existant probablement pas (Slepukhina, 1984). Par exemple, l'indice biotique de Verneaux & Tufféry (1967) est bien adapté aux enquêtes et aux études rapides (Depiereux & Feytmans, 1985; De Pauw & Vanhooren, 1983). Il a permis de dresser des cartes de qualité sur tout un territoire national, en particulier en France où il est utilisé depuis une quinzaine d'années par les Services régionaux d'aménagement des eaux. Un indice n'est pas mauvais a priori, mais certaines précautions doivent présider à son utilisation et à son interprétation.

Comme le souligne MacIntyre (1986), la difficulté est réelle lorsque les concentrations en polluants n'entraînent pas une limitation sévère de tous les organismes vivants, mais altèrent la structure de certaines communautés végétales ou animales. En travaillant sur un nombre limité de



substrats aquatiques, comparables d'un secteur à l'autre, une méthode reposant sur la prise en considération d'une communauté donnée (diatomées, oligochètes, etc.) peut détecter des changements subtils de la qualité des eaux et des sédiments. Un indice qui tient compte d'un grand nombre d'habitats aquatiques intégrera d'autres facteurs que la pollution. Il n'est sans doute pas inutile de recueillir simultanément ces deux types d'information qui se complètent mutuellement.

### Remerciements

Les auteurs remercient vivement Messieurs F. Trocherie et J.-L. Verrel d'avoir bien voulu critiquer ce manuscrit, M. F. Trocherie pour son aide dans l'analyse des données, Mme M. Taillole qui a assuré la dactylographie du texte et M. M. Bouclier qui s'est chargé des sorties graphiques des analyses.

### Références

- AGENCE DE BASSIN RHÔNE-MÉDITERRANÉE-CORSE, 1985. *Annuaire de la qualité des rivières et canaux*. — Résultats des campagnes 1981, 1982, 1983: Rhône et affluents (tomes 1 et 2), bassin de la Saône (tomes 1 et 2).
- ANONYME, 1977. *Étude écologique du Rhône; sites de Bugey, Chavanay et Tricastin*. — Centre technique du Génie rural des eaux et des forêts (CTGREF), Paris, 102 p.
- ANONYME, 1980. *Étude écologique du Rhône; sites de Cruas et d'Aramon*. — Centre technique du Génie rural des Eaux et des Forêts (CTGREF), Paris et Aix-en-Provence, 67 p.
- ANONYME, 1982. *Étude écologique de la Seine*. — Centre national du Machinisme agricole du Génie rural des Eaux et des Forêts (CEMAGREF), Lyon, 130 p.
- ANONYME, 1983. *Étude du niveau de contamination de la Saône par les sels d'azote et les micropolluants*. Centre national du Machinisme agricole du Génie rural des Eaux et des Forêts (CEMAGREF), Lyon, 130 p.
- ANONYME, 1985. *Étude hydrobiologique et physico-chimique de la Dore de l'amont de Vertolaye jusqu'à sa confluence avec l'Allier*. — Centre d'études techniques de l'équipement (CETE), Clermont-Ferrand, 189 p.
- ARMITAGE, P. D., D. MOSS, J. F. WRIGHT & M. T. FURSE, 1983. The performance of a new biological water quality score system based on macroinvertebrates over a wide range of unpolluted running-water sites. — *Water Res.*, 17: 333-347.
- BLANDIN, P., 1986. Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. — *Bull. Écol.*, 17: 215-307.
- BRINKHURST, R. O. & D. G. COOK, 1974. Aquatic earthworms (Annelida: Oligochaeta). — Pages 143-156 in C. W. Hart & S. L. H. Fuller (éd.). *Pollution ecology of freshwater invertebrates*. Academic Press, N.Y., 389 p.
- CAIRNS, J. R. & K. L. DICKSON, 1971. A simple method for the biological assessment of the effects of waste discharges on aquatic bottom-dwelling organisms. — *J. Wat. Pollut. Cont. Fed.*, 43: 755-772.
- CELLOT, B., D. MAUCET & M. BOURNAUD, 1987. Applications aux grandes rivières d'un indice de qualité biologique basé sur les macroinvertébrés benthiques. — *Sci. Eau*, 6: 473-495.
- COSTE, M., 1978. *Sur l'utilisation des diatomées benthiques pour l'appréciation de la qualité biologique des eaux courantes*. — Thèse de doctorat, Université de Besançon, 156 p.
- DE PAUW, N. & G. VANHOOREN, 1983. Method for biological quality assessment of watercourses in Belgium. — *Hydrobiologia*, 100: 153-168.
- DEPIEREUX, E. & E. FEYTMANS, 1985. Modification progressive de la structure des peuplements d'invertébrés benthiques en fonction de la qualité de l'eau de l'Ourthe et de la Lesse (Meuse belge). — *Acta Oecol., Oecol. applic.*, 6: 81-98.
- ÉLOUARD, J. M. & J. M. JESTIN, 1983. Impact du téméphos (Abate) sur les invertébrés non-cibles. B. Un indice biocénotique pour mesurer l'action du téméphos sur la faune lotique non-cible des rivières traitées dans le cadre du Programme de Lutte contre l'Onchocercose. — *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16: 341-351.
- LAFONT, M., 1984. Oligochaete communities as biological descriptors of pollution in the fine sediments of rivers. — *Hydrobiologia*, 115: 127-129.
- LAFONT, M. & J. JUGET, 1988. Les oligochètes: utilisation pratique. — Pages 255-259 in J. P. Larpent & D. Champiat (éd.). *Microbiologie et biologie des eaux*. Masson, Paris, 374 p.
- LAGAUTERIE, P. & P. LEROUX, 1977. Une méthode d'analyse de la sensibilité aux facteurs ambiants des macro-invertébrés benthiques des eaux courantes. — *Terre Vie*, 31: 327-342.
- LA POINT, T. N., S. M. MÉLANCON & M. K. MORRIS, 1984. Relationships among observed metal concentrations criteria, and benthic community structural responses in 15 streams. — *J. Wat. Pollut. Cont. Fed.*, 56: 1030-1038.
- MACINTYRE, A. D., 1986. Biological effects and pollution assessment. — *Wat. Sci. Tech.*, 18: 155-160.
- SLEPUKHINA, T. D., 1984. Comparison of different methods of water quality evaluation by means of oligochaetes. — *Hydrobiologia*, 115: 183-186.
- URK, G. VAN, F. C. M. KERKUM & S. M. WIERSMA, 1985. Bodemfauna in verontreinigde onderwaterbodems. — *H<sub>2</sub>O*, 24: 509-513.
- VERNEAUX, J., 1980. La pollution des eaux continentales; incidence sur les biocénoses aquatiques. — Pages 229-285 in P. Pesson (éd.). *La pollution des eaux continentales*. Gauthier-Villars, Paris, 285 p.
- VERNEAUX, J., 1982. Une nouvelle méthode pratique d'évaluation de la qualité des eaux courantes. Un indice biologique de qualité générale (I.B.G.). — *Annls scient. Univ. Franche-Comté*, 4: 11-21.
- VERNEAUX, J. & G. TUFFÉRY, 1967. Une méthode zoologique pratique de détermination de la qualité

- biologique des eaux courantes. — *Annls scient. Univ. Besançon*, 3: 79-90.
- VERNEAUX, J., B. FAESSEL & G. MALÉSIEUX, 1976. Note préliminaire à la proposition de nouvelles méthodes de détermination de la qualité des eaux courantes. — Rapport interne, Centre technique du Génie rural des Eaux et des Forêts, (CTGREF), Paris, 14 p.
- WOODIVISS, F. S., 1964. The biological system of stream classification used by the Trent River Board. — *Chem. Ind.*, 14: 443-447.



## SNORKELING VERSUS ELECTROFISHING: A COMPARISON OF CENSUS TECHNIQUES IN ATLANTIC SALMON RIVERS

R. A. CUNJAK, R. G. RANDALL, and E. M. P. CHADWICK

Department of Fisheries and Oceans, Science Branch, P.O. Box 5030,  
Moncton (New Brunswick) E1C 9B6

### Résumé

L'abondance des poissons dans six sites sur trois rivières de l'est du Canada a été estimée par le dénombrement visuel sous l'eau, suivi de pêche électrique, afin d'en comparer les résultats. En général, la méthode du recensement visuel sous-estime les densités, surtout de poissons moins âgés ou de plus petite taille. Ces derniers fréquentent les zones de plus faible profondeur qui gênent les efforts de dénombrement visuel. Les caractéristiques des sites contribuent aussi aux sous-estimations. Nos études démontrent que la méthode de dénombrement visuel sous l'eau pourrait être utile dans certains milieux fluviaux, mais on ne peut pas s'y fier pour énumérer les jeunes saumons dans les ruisseaux et rivières de moyenne taille et de lit pierreux.

### Abstract

To assess the reliability of underwater counts of fish abundance, comparisons were made with electrofishing surveys at six sites on three rivers in eastern Canada. In general, snorkeling counts underestimated density, especially for younger (and/or smaller) fish which frequent shallow stream margins where underwater enumeration was difficult. Site-specific characteristics also contributed to the underestimates. Results indicate that underwater census methods, although potentially useful in some riverine conditions, were unreliable in small to medium-sized, rocky rivers for the enumeration of juvenile salmon.

### Introduction

Electrofishing surveys are used frequently in eastern Canada to estimate population density, growth and production of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and other species in rivers (Elson, 1974; Randall & Paim, 1982; Chadwick & Randall, 1986). Although electrofishing can provide valuable data on freshwater populations, it is costly in terms of manpower and equipment, and accurate surveys require that the river be blocked with barrier nets which is possible only at low discharges. Efficiency of electrofishing is also dependent on other physical characteristics of the river site (e.g. conductivity and substrate-type) as well as the equipment used, voltage, electrode design, etc. (see review by Reynolds, 1983). All these factors limit the length of stream that can be censused effectively.

In an attempt to find a practical and economical alternative to electrofishing for estimating juvenile salmon abundance in rivers, we made underwater counts by snorkeling. Visual censusing of freshwater fish populations can be quite reliable when compared with other methods (Northcote & Wilkie, 1963; Goldstein, 1978; Griffith, 1981; Gardiner,

1984; Shardlow *et al.*, 1987) provided that requisite conditions are present at the time of sampling (Helfman, 1983; Turner & Mackay, 1985). We compared abundance of juvenile salmon as estimated by snorkeling and by electrofishing in three rivers in eastern Canada. In addition to Atlantic salmon, densities of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and blacknose dace (*Rhinichthys atratulus*) were also estimated by the two methods and compared.

### Study areas and site descriptions

Western Arm Brook (51°11'25"N, 56°45'48"W) is a fourth-order stream situated on the northwest coast of insular Newfoundland where it drains an area of 150 km<sup>2</sup>. Atlantic salmon is the most common fish species present. Detailed information on the physical and biological characteristics of this river system are provided by Chadwick (1981) and Chadwick & Green (1985). Two study sites were chosen: site 1 was located 0.8 km upstream from the river mouth; site 2 was only 0.1 km from the mouth. General descriptions of the sites are given in Table I.

TABLE I  
Physical characteristics of study sites

<i>River</i>	<i>Site</i>	<i>Area (m<sup>2</sup>)</i>	<i>Mean width (m) (Range)</i>	<i>Mean depth (cm) (Range)</i>	<i>Substrate composition (%)<sup>*</sup> B : R : G : S : Si</i>
Western Arm Brook	1	533.0	20.5 (15.0-24.0)	33.7 (21-80)	60 : 35 : 5 : 0 : 0
	2	383.6	13.7 (11.0-17.0)	24.7 (8-58)	80 : 15 : 5 : 0 : 0
Miramichi River	3	338.1	11.4 (8.3-14.2)	24.0 (8-47)	65 : 30 : 5 : 0 : 0
	4	213.8	9.5** (7.7-11.1)	19.9 (7-31)	50 : 30 : 15 : 5 : 0
Black River	5	171.1	6.2 (5.4-7.3)	15.4 (6-37)	5 : 70 : 15 : 10 : 0
	6	188.3	6.7 (6.1-8.2)	26.8 (9-45)	20 : 45 : 20 : 10 : 5

\* B = boulder (> 300 mm diam.); R = rubble (100-300 mm); G = gravel (5-100 mm); S = sand (0.1-5.0 mm); Si = silt (< 0.1 mm).

\*\* River width here was 2.5-3.0 times greater than site width.

The Northwest Miramichi (46°55'N, 65°55'W) is a large (3900 km<sup>2</sup>) tributary of the Miramichi River which is located in northeastern New Brunswick. The Northwest Miramichi is known for its high quality angling for anadromous Atlantic salmon; a counting fence which was operated from 1951 to 1971 indicated an annual run averaging about 3000 adult salmon (Elson, 1974). Electro-fishing surveys have been conducted on the Northwest Miramichi River since 1950 to determine the relative abundance of juvenile salmon (Elson, 1974). Descriptions of the Northwest Miramichi, including detailed descriptions of salmon investigations, were given by Kerswill (1971) and Elson (1974). Two sites were chosen for this study: site 3 was located about 14 km upstream from the mouth; and site 4 about 22 km.

Black River (46°51'N, 65°01'W) is a small, third-order river in eastern New Brunswick. The lower 2.7 km of the river is located within the boundaries of Kouchibouguac National Park. The river supports a small population of anadromous salmon with a mean annual production of 462 smolts between 1983-1986 (Chadwick, unpublished data). Study site 5 was situated 2.2 km upstream from the river mouth; and site 6, 1.7 km.

Underwater counts of fish were made by a diver moving in an upstream direction along marked, zig-zag transects (2 m width). Four transects were made per site. Total transect lengths were between 24 and 81 m. When a fish was encountered, species and size ( $\pm 1$  cm) were noted. Size was determined underwater by associating snout and tail

position with adjacent objects and then measuring the distance as per Cunjak & Power (1986). For salmon only, ages were assigned from size: age 0+ = salmon < 6 cm fork length (FL) (Western Arm Brook) or < 8 cm FL (Black R., Miramichi R.); larger salmon at each site were designated as parr (age  $\geq 1+$ ). All observations were made between 08:30 and 15:00 in August and September and from 4 to 24 h prior to the electrofishing surveys. Water temperatures ranged from 15 to 20°C during surveys. Density estimates were determined as the total number of each species (or age-group) observed for the transect area.

At all three rivers, electrofishing surveys were conducted using the following procedure: study sites were blocked off with barrier nets (0.3 cm mesh); enclosed sections were electrofished from the upstream net to the downstream net from 3 to 4 times; all fish were identified, counted, sampled and retained in screened cages until the survey was completed and then released; sampling included measuring fork lengths (mm) of all fish and subsampling salmonids for ages (using flank scales). Densities of fish were calculated using catch-depletion data and the removal method (Zippin, 1956; Seber, 1982), where maximum-likelihood estimates of  $N$  (population size) and  $P$  (probability of capture) were made for each species separately. Juvenile salmon were the most abundant species at all sites; estimates of density were made for salmon fry (age 0+) and parr (ages  $\geq 1+$ ) separately. Equal probability of capture between fishing sweeps was tested using

a G log-likelihood ratio goodness of fit test, where expected frequencies were calculated as suggested by Seber (1982). Where catchability varied significantly between sweeps, density was estimated as the product of the average ratio of estimated population ( $N$ ) to total catch ( $T$ ) for other sites and total catch: this method was used for salmon fry at site 2 and for brook trout at sites 1 and 2. Confidence intervals (95 %) were calculated for any species and site where  $T \geq 50$ .

### Results and discussion

Electrofishing surveys indicated that Atlantic salmon were the most abundant species at all sites (Table II). Where present, the calculated density of salmon fry ranged from 2.7 to 54.2 fish per 100 m<sup>2</sup> and for parr it ranged from 3.8 to 66.3 fish per 100 m<sup>2</sup> (Table III).

With the exception of blacknose dace at site 3, densities of both dace and trout were generally low ( $\leq 8$  fish per 100 m<sup>2</sup>). Estimated catchability was relatively high for all species (usually  $> 0.50$ ) and thus the proportion of the estimated total population removed after 3 or 4 electrofishing sweeps was high (usually  $> 90$  %) (Table II). Because the precision of the removal method is directly related to the total proportion of fish removed (counted)

(Seber, 1982), we can assume that our estimates of density as determined by electrofishing were reasonably accurate, and that they were comparable among the six sites. If there was a bias in our density estimates from electrofishing, however, it would probably be a negative bias. For salmonid populations of known size, Bohlin & Sundstrom (1977) found that the removal method consistently underestimated population size (by 11-22 %).

Significant discrepancies in density estimates between snorkeling and electrofishing methodologies were found (Table III). With a few exceptions, and particularly for high fish densities, snorkeling provided a significantly lower estimate of density for all three fish species. We believe these discrepancies were related to two factors: 1) specific habitat preferences of the fishes being enumerated; and 2) physical characteristics at the sites.

At all sites, the abundance of salmon fry was underestimated whereas estimates of parr abundance were similar to electrofishing estimates (Table III). The difference between the two population estimates was significant ( $P < 0.05$ ,  $t = 2.84$ ) for fry but not for parr ( $P > 0.10$ ,  $t = 1.70$ ). Differences in habitat preferences (inter- and intra-specific) may explain some of the variability. Smaller (and younger) individuals within a species generally utilize shallow, reduced-flow habitats,

TABLE II

Estimated probability of capture ( $P$ ), total catch ( $T$ ) and population size ( $N \pm 95$  % CI's where  $T > 50$ ) of fish species surveyed by electrofishing at six sites

River	Site	Species	Mean fork length (cm $\pm$ SE)	$P$	$T$	$N$ ( $\pm 95$ % CI)	$N/T$
Western Arm	1	<i>S. salar</i> fry	5.1 $\pm$ 0.06	0.75	14	14.2	1.01
		<i>S. salar</i> parr	10.5 $\pm$ 0.26	0.72	63	64.4 $\pm$ 4.04	1.02
		<i>S. fontinalis</i>	22.5 $\pm$ 2.20	—	2	2.2*	[1.08]**
	2	<i>S. salar</i> fry	4.1 $\pm$ 0.04	—	192	207.4*	[1.08]**
		<i>S. salar</i> parr	9.6 $\pm$ 0.25	0.56	149	162.6 $\pm$ 13.79	1.09
		<i>S. fontinalis</i>	9.8 $\pm$ 1.84	—	4	4.3*	[1.08]**
Miramichi	3	<i>S. salar</i> fry	5.0 $\pm$ 0.04	0.66	176	183.2 $\pm$ 8.24	1.04
		<i>S. salar</i> parr	8.0 $\pm$ 0.11	0.74	204	207.7 $\pm$ 5.34	1.02
		<i>R. atratulus</i>	3.6 $\pm$ 0.13	0.55	132	145.0 $\pm$ 13.94	1.10
	4	<i>S. salar</i> fry	5.0 $\pm$ 0.03	0.86	79	79.0 $\pm$ 0.03	1.00
		<i>S. salar</i> parr	8.4 $\pm$ 0.13	0.73	141	141.8 $\pm$ 2.56	1.01
		<i>R. atratulus</i>	5.2 $\pm$ 0.43	0.80	16	16.0	1.00
Black	5	<i>S. salar</i> fry	6.6 $\pm$ 0.10	0.57	13	13.5	1.04
		<i>S. salar</i> parr	10.5 $\pm$ 0.34	0.56	16	16.6	1.04
		<i>S. fontinalis</i>	6.5 $\pm$ 0.18	0.22	5	8.0	1.60
	6	<i>S. salar</i> fry	—	—	0	—	—
		<i>S. salar</i> parr	10.7 $\pm$ 0.47	0.68	7	7.1	1.01

\*  $N$  was estimated as  $T$  times mean  $N/T$ .

\*\* Mean  $N/T$ .

TABLE III

Comparison of densities of stream fish populations as estimated by electrofishing (removal method) and snorkeling surveys at six sites

River	Site	Species	Density (number per 100 m <sup>2</sup> )		
			Electrofishing (E) (± 90 % CI)	Snorkeling (S)	S/E
Western Arm	1	<i>S. salar</i> fry	2.7	0.0	—
		<i>S. salar</i> parr	12.1 ± 0.8	16.0	1.32
		<i>S. fontinalis</i>	0.4	0.7	1.75
	2	<i>S. salar</i> fry	54.1	10.8	0.20
		<i>S. salar</i> parr	42.4 ± 3.59	46.8	1.10
		<i>S. fontinalis</i>	1.1	1.2	1.09
Miramichi	3	<i>S. salar</i> fry	54.2 ± 2.44	7.0	0.13
		<i>S. salar</i> parr	61.4 ± 1.58	11.7	0.19
		<i>R. atratulus</i>	42.9 ± 4.12	23.4	0.55
	4	<i>S. salar</i> fry	37.0 ± 0.01	3.7	0.10
		<i>S. salar</i> parr	66.3 ± 1.20	2.5	0.04
		<i>R. atratulus</i>	7.5	1.2	0.16
Black	5	<i>S. salar</i> fry	7.9	0.0	—
		<i>S. salar</i> parr	9.7	2.4	0.25
		<i>S. fontinalis</i>	4.7	4.8	1.02
	6	<i>S. salar</i> parr	3.8	1.4	0.37

often along stream edges (Keenleyside, 1962; Griffith, 1981; Cunjak & Green, 1983). In our study, salmon fry were most common in the shallows close to stream banks. Such locations are difficult to effectively snorkel, especially if substrate is heterogenous and/or cover is abundant where fish can hide if disturbed. This size-related discrepancy may also partly explain the underestimates of blacknose dace abundance (Miramichi River) because dace fork-lengths were similar to those of salmon fry (Table II).

Pool-dwelling species such as brook trout (Keenleyside, 1962; Gibson, 1966; Cunjak & Green, 1983) were easily observed underwater. Estimates of population size were similar for the two methodologies, at least at 2 of 3 sites where trout occurred, despite the low densities (Table III). In comparing these two census techniques, Griffith (1981) also found good agreement (< 3% difference) for trout abundance in Idaho streams, when all ages were considered, whereas underestimates of 20% were realized for underwater counts of brook trout fry because they occupied shallower water than older trout.

For Atlantic salmon parr, large differences in estimate agreement were noted among the three rivers (Table III). These were largely attributed to site-specific characteristics because parr behaviour was similar at all locations (i.e. preference for shallow, riffle-run habitats). At the Miramichi sites,

water depths were shallower than at Western Arm Brook. This factor, in combination with substrate heterogeneity (especially the prevalence of boulders), limited observational reliability as the diver attempted a cautious approach while avoiding these obstacles. Percent agreement for parr abundance at Black River was intermediate to the other rivers (Table III) and, despite the shallow conditions at site 5, boulders were scarce permitting an uninterrupted view of most of the transect area.

### Conclusion

Our results indicate that snorkeling estimates of fish abundance in small to medium-sized, rocky rivers are variable and hence, unreliable, being affected by both biotic and abiotic factors. This variability precludes the adoption of a factor (constant) for visual estimates of salmon abundance, at least with the limited set of data presented here. Adjustment factors may be usable, however, if more comparative studies are performed for a greater variety of riverine situations, especially from large, deep rivers where reliable counts are possible (Northcote & Wilkie, 1963). Gardiner (1984) attempted such a comparison in a restricted area (84 m<sup>2</sup>) of a large, Scottish river (average depth > 1 m) but without barrier nets. He found good agreement (81-84%) for densities of salmon

fry determined by the two methods. Substrates at Gardiner's site were small (only 6% of particles  $\geq 20$  cm in diameter) thereby permitting an unobstructed view underwater.

Despite the above shortcomings, underwater censusing is a useful technique, even superior to electrofishing in some situations (e.g. Shardlow et al., 1987). In addition to enumeration, underwater observations can yield information on species behaviour (Keenleyside, 1962), are less disruptive, less time-consuming, and less labour intensive. During the present study, electrofishing surveys required three people employed for approximately 4 hours per site and much equipment; snorkeling required only one person (with relatively little gear) and an average of 23 min per site to complete a survey. Therefore, although conditions in our study rivers dictate the use of electrofishing for reliable assessments of abundance, the potential advantages of underwater censusing should be considered by fisheries managers for systems where conditions are amenable to the technique.

### Acknowledgments

The authors are grateful to the following individuals for assistance in the field and in manuscript preparation: D. Caines, P. Caines, R. Claytor, F. LeBlanc, C. Mullins, R. Pickard and R. Smith.

### References

- BOHLIN, T. & B. SUNDSTRÖM, 1977. Influence of unequal catchability on population estimates using the Lincoln index and the removal method applied to electrofishing. — *Oikos*, 28: 123-129.
- CHADWICK, E. M. P., 1981. Biological characteristics of Atlantic salmon smolts in Western Arm Brook, Newfoundland. — *Can. tech. Rep. Fish. aquat. Sci.*, no. 1024, 45 p.
- CHADWICK, E. M. P., D. R. ALEXANDER, R. W. GRAY, T. G. LUTZAC, J. L. PEPPAR, & R. G. RANDALL, 1985. 1983 research on anadromous fishes, Gulf Region. — *Can. tech. Rep. Fish. aquat. Sci.*, no. 1420, xi + 69 p.
- CHADWICK, E. M. P. & J. M. GREEN, 1985. Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) production in a largely lacustrine Newfoundland watershed. — *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, 22: 2509-2515.
- CHADWICK, E. M. P. & R. G. RANDALL, 1986. A stock-recruitment relationship for Atlantic salmon in the Miramichi River, New Brunswick. — *Fish. Mgmt*, 6: 200-203.
- CUNJAK, R. A. & J. M. GREEN, 1983. Habitat utilization by brook char (*Salvelinus fontinalis*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in Newfoundland streams. — *Can. J. Zool.*, 61: 1214-1219.
- CUNJAK, R. A. & G. POWER, 1986. Winter habitat utilization by stream resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*). — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 43: 1970-1981.
- ELSON, P. F., 1974. Impact of recent economic growth and industrial development on the ecology of Northwest Miramichi Atlantic salmon (*Salmo salar*). — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 31: 521-544.
- GARDINER, W. R., 1984. Estimating populations of salmonids in deep water in streams. — *J. Fish Biol.*, 24: 41-49.
- GIBSON, R. J., 1966. Some factors influencing the distributions of brook trout and young Atlantic salmon. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 23: 1977-1980.
- GOLDSTEIN, R. M., 1978. Quantitative comparison of seining and underwater observation for stream fishery surveys. — *Prog. Fish-Cult.*, 40: 108-111.
- GRIFFITH, J. S., Jr., 1981. Estimation of the age-frequency distribution of stream-dwelling trout by underwater observation. — *Prog. Fish-Cult.*, 43: 51-53.
- HELFMAN, G., 1983. Underwater methods. — Pages 349-370 in L. A. Neilsen & D. L. Johnson (ed.). *Fisheries Techniques*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, 468 p.
- KEENLEYSIDE, M. H. A., 1962. Skin diving observation of Atlantic salmon and brook trout in the Miramichi River, New Brunswick. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 19: 625-634.
- KERSWILL, C. J., 1971. Relative rates of utilization by commercial and sport fisheries of Atlantic salmon (*Salmo salar*) from the Miramichi River, New Brunswick. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 28: 351-363.
- NORTHCOTE, T. G. & D. W. WILKIE, 1963. Underwater census of stream fish populations. — *Trans. Am. Fish. Soc.*, 92: 146-151.
- RANDALL, R. G. & U. PAIM, 1982. Growth, biomass and production of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in two Miramichi River, New Brunswick, tributary streams. — *Can. J. Zool.*, 60: 1647-1659.
- REYNOLDS, J. B., 1983. Electro-fishing. — Pages 147-163 in L. A. Neilsen & D. L. Johnson (ed.). *Fisheries Techniques*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland 468 p.
- SEBER, G. A. F., 1982. *The estimation of animal abundance*. — MacMillan Publishing Co. Inc., New York, 654 p.
- SHARDLOW, T., R. HILBORN, & D. LIGHTLY, 1987. Components analysis of instream escapement methods for Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 44: 1031-1037.
- TURNER, L. J. & W. C. MACKAY, 1985. Use of visual census for estimating population size in northern pike (*Esox lucius*). — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 42: 1835-1840.
- ZIPPIN, C., 1956. An evaluation of the removal method of estimating animal populations. — *Biometrics*, 12: 163-189.





## COMMUNICATION BRÈVE

### BREEDING RECORDS FOR THE GADWALL (*ANAS STREPERA*) IN NEW BRUNSWICK

D. F. McALPINE

*Natural Sciences Division, New Brunswick Museum,  
277 Douglas Avenue, Saint John (New Brunswick) E2K 1E5*

J. FINNE

*350 Prince Arthur West, Apt. D-1006,  
Montréal (Québec) H2Y 3K4*

M. PHINNEY, S. GILLILAND and S. MAKEPEACE

*Canadian Wildlife Service,  
P. O. Box 400, Fredericton (New Brunswick) E3B 4Z9*

#### Résumé

Trois mentions de nidification pour le canard chipeau (*Anas strepera*), provenant de deux localités du sud du Nouveau-Brunswick, établissent que ce canard est un oiseau nicheur dans cette province. Le canard chipeau a maintenant été signalé dans chacune des trois provinces Maritimes et devrait y être considéré comme un nicheur rare mais régulier.

#### Abstract

Three recent nesting records for the gadwall (*Anas strepera*), from two locations in southern New Brunswick establish this duck as a breeding bird in the province. The gadwall has now been recorded breeding in each of the three Maritime Provinces and should be regarded as a rare but regular breeder in the Maritimes.

Prior to 1939, the gadwall (*Anas strepera*) was known as a breeding bird in North America only in the West and Midwest. Since then the species has been expanding its breeding range eastward into the New England States and Eastern Canada (Henny & Holgersen, 1974). Peck & James (1983) note that in southern Ontario, the gadwall expanded rapidly between 1968 and 1973. Cantin *et al.* (1976) report that the species became established in southwestern Québec between 1962 and 1967, where it is now considered an abundant nesting species. As with other waterfowl species this range expansion is apparently in response to climatic and habitat changes (Palmer, 1976; Bartlett, 1960; Goudie, 1985). Although introduction and release programmes have perhaps also influenced its present distribution, such programmes have, to date, been limited in the Maritime Provinces. Keith McAloney reports (Ducks Unlimited, pers. comm.) that 100 young gadwall reared from eggs collected on the Contrecoeur Islands in the St. Lawrence were released at Por-

tage, Prince Edward Island (50) and in Queens County, Nova Scotia (50) in 1985. As a result of this release four pairs of gadwall returned to the Portage site in 1986 and fledged nine young.

In the Maritimes the gadwall was first recorded breeding on Prince Edward Island in 1973 (Dibblee & Guignion, 1974). Data with the Maritimes Nest Record Scheme documents an additional single nesting in 1979 and two nests in 1983 on the Island. In August 1974 two flightless young were banded on the Missaquash River on the New Brunswick — Nova Scotia border (Squires, 1976). These birds could have been fledged from either side of the provincial boundary. The first definite evidence of gadwall breeding in Nova Scotia came in 1978, when three flightless young were banded at the Amherst Point Bird Sanctuary, Cumberland County (Maritime Nest Record Scheme).

Here we document the first known breeding of *Anas strepera* in New Brunswick. On August 14<sup>th</sup>, 1981, Gary Stewart (Ducks Unlimited) observed

a female gadwall with a brood of four young at Red Head Marsh (45°15'N, 66°01'W) (Andrew McInnis, Ducks Unlimited, pers. comm.). Red Head is a coastal freshwater marsh that was impounded by Ducks Unlimited in 1983. There are two other New Brunswick records, both from 20 hectare Manawagonish Island located 1.5 km offshore in the lower Bay of Fundy (45°12'N, 66°06'W). This island has been visited regularly since 1940 for bird-banding activities (Astle & McAlpine, 1985) and harbours a large breeding colony of double-crested cormorant (*Phalacrocorax auritus*), as well as smaller numbers of great black-backed and herring gulls (*Larus marinus* and *L. argentatus*), great blue heron (*Ardea herodias*), and common eider (*Somateria mollissima*).

On June 14<sup>th</sup>, 1986, we flushed a female gadwall from her nest among a dense clump of *Solidago* sp., *Epilobium angustifolium* L., and grasses, at the back of an overgrown field near the centre of Manawagonish Island. The nest was situated 10 m from thickets of *Sambucus pubens* Michx. and the nearest water was 125 m down a low slope to a clearing overlooking a steep rocky grade to the water's edge. A single egg was collected from the 8 egg clutch. This egg proved to be in the early stages of incubation and has been added to the bird collection of the New Brunswick Museum (NBM 5991). When we returned to the site on June 19<sup>th</sup>, we discovered that the remaining eggs in the clutch had been destroyed by an unknown predator. On the same day we discovered a second gadwall nest containing a clutch of 10 eggs. No bird was attending the nest when it was discovered. This nest, like the first, was located at the back of an abandoned field, 5 m into a dense stand of *Spiraea latifolia* (Ait.), Borkh. adjacent to thickets dominated by *Sambucus pubens* and *Rubus* sp. The nest was 94 m over level ground from a steep eroding bank overlooking the shore. A single egg from this clutch was also collected (NBM 5994) and proved to contain a very well developed embryo (NBM 5995).

Most of the nesting sites used by the gadwall in the east have been on small islands in freshwater impoundments created in what were previously brackish water marshes (Henny & Holgersen, 1974). Nevertheless, significant use of large islands along the St. Lawrence River by breeding gadwall has been documented by Cantin *et al.* (1976), and both of the 1983 Prince Edward Island records cited above were located on an offshore island (R. L. Dibblee, pers. comm.). The gadwall's proclivity to nest on islands appears to extend to offshore islands in saltwater, but such behaviour is probably dependant on the availability of nearby

marshes in which flightless young can feed. A large saltmarsh is located on the mainland immediately adjacent to Manawagonish Island. The location of the Manawagonish nests in high, dense vegetation and the relatively great distance of the island from shore are apparently characteristic of nest sites selected by the gadwall (Bellrose, 1978).

The New Brunswick records presented here, combined with previous records for the Maritimes, suggest that the gadwall is now firmly established as a rare but regular breeding bird in Maritime Canada.

### Acknowledgements

Keith McAloney graciously supplied data on gadwall introductions in the Maritimes and Randy Dibblee shared his observations on gadwall in Prince Edward Island with us. We are grateful to Andrew McGinnis for permitting us to include the gadwall observations of Gary Stewart in this note. A. D. Smith kindly supplied information from the Maritime Nest Records Scheme while an anonymous reviewer provided comments that much improved the text.

### References

- ASTLE, W. O. & D. F. McALPINE, 1985. Observations on the seabirds of Manawagonish Island, New Brunswick: Movements and population changes 1940-1983. — *Proc. Nova Scotia Inst. Sci.*, 35: 21-25.
- BARTLETT, C. O., 1960. American Widgeon and Pintail in the Maritime Provinces. — *Can. Fld-Nat.*, 74: 153-155.
- BELLROSE, F. C., 1978. Ducks, geese and swans of North America. — Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania, 540 p.
- CANTIN, M., A. BOURGET, G. CHAPDELAINE & W. G. ALLISTON, 1976. Distribution et écologie de la reproduction du Canard chipeau (*Anas strepera*) au Québec. — *Naturaliste can.*, 103: 469-481.
- DIBBLEE, R. & D. GUIGNION, 1974. Breeding records of the Gadwall on Prince Edward Island. — *Can. Fld-Nat.*, 88: 365-366.
- HENNY, C. J. & N. E. HOLGERSEN, 1974. Range expansion and population increase of the Gadwall in Eastern North America. — *Wildfowl*, 25: 95-101.
- GOUDIE, R. I., 1985. Range extension of the American Widgeon, *Anas americana*, to the island of Newfoundland. — *Can. Fld-Nat.*, 99: 533.
- PALMER, R. S. (ed.), 1976. Handbook of North American Birds. Volumes 2 and 3. — Yale University Press, New Haven, 521 and 560 p.
- PECK, G. K. & R. D. JAMES, 1983. Breeding birds of Ontario: nidiology and distribution. Volume 1: Non-passerines. — Royal Ontario Museum, Toronto, 321 p.

## REVUE DES LIVRES

IRELAND, R. R. & G. BELLOLIO-TRUCCO, 1987. **Illustrated guide to some hornworts, liverworts and mosses of eastern Canada.** — Syllogeus no 62, Musée national des sciences naturelles, Ottawa, 205 p., 120 figures, 280 × 215 mm. Couverture souple avec reliure spirale, gratuit.

L'étudiant ou le naturaliste qui veut s'initier à l'étude des bryophytes est habituellement confronté à un démarrage laborieux. En effet, même si d'excellents manuels couvrent bien la flore bryologique du sud-est du Canada, ces ouvrages supposent une certaine expérience de ces plantes. Le manuel le plus complet sur les mousses, *Mosses of eastern North America* par H. A. Crum & L. E. Anderson (Columbia University Press, 1980), n'a même pas de clef générale. Certains livres plus simples possèdent une telle clef, mais celle-ci est généralement d'emploi plutôt ardu, en raison d'omissions, d'imprécisions ou de l'utilisation de caractères difficiles à observer. Quel apprenti bryologue n'a pas passé des heures à se convaincre de la présence de papilles sur la feuille d'une mousse ou, pis encore, de leur absence? Une fois l'étudiant familiarisé avec un certain nombre d'espèces, ces difficultés s'aplanissent, car les clefs générales deviennent plus faciles à utiliser, ou simplement inutiles, parce qu'on devine déjà à quel groupe appartient le spécimen.

Le nouveau guide illustré d'Ireland et Bellolio-Trucco devrait rendre cette première familiarisation plus aisée, en permettant de reconnaître 235 espèces de bryophytes communes à partir de caractères superficiels observables à la loupe binoculaire. Le livre s'ouvre par un survol du cycle vital, de la morphologie et des techniques d'étude des bryophytes, suivi d'une bibliographie courte mais bien choisie. Les auteurs présentent ensuite une série de clefs détaillées et illustrées, pour la détermination de deux anthocérotes, 78 hépatiques et 155 mousses parmi les plus communes de l'est du Canada, au sud du 50° parallèle. On donne pour chaque espèce des notes sur l'habitat et la répartition nord-américaine. Le glossaire préparé par Linda M. Ley est complet et abondamment illustré, ce qui devrait être particulièrement utile au lecteur francophone. Le livre se termine par un index. La mise en page est simple et aérée. Le texte est limpide et exempt d'erreurs, sauf pour les habituelles fautes dans le résumé français. La reproduction des dessins est parfaite. Grâce à la reliure spirale, le livre reste de lui-même ouvert à la page voulue.

Le corps de l'ouvrage est constitué par les clefs, excellentes, tant par leur présentation que par leur contenu. Les dichotomies sont identifiées et disposées de manière à amener l'œil naturellement vers la suite de la clef. Et ces clefs fonctionnent bien! Je les ai mises à l'épreuve en faisant la récolte rapide d'une trentaine de bryophytes dans une localité du Québec, à peu près centrale par rapport au territoire que couvre le guide. Avec une simple loupe-jouet 30X, j'ai pu déterminer facilement et correctement 27 des 30 spécimens. Dans les trois autres cas, je me suis rendu tout de même au bon genre; l'espèce

n'était pas incluse dans le guide, ou bien l'absence de sporophyte empêchait de la préciser. Les auteurs soulignent d'ailleurs avec raison qu'il faut, dans la mesure du possible, rechercher des spécimens fructifiés. Les illustrations sont abondantes, soignées, conçues en fonction de faibles grossissements. Dans bien des cas, elles permettraient à elles seules la détermination des spécimens.

Pour les hépatiques, le nombre d'espèces paraît suffisant dans un manuel d'introduction: avec 40 % des espèces québécoises couvertes par l'ouvrage, l'étudiant et l'amateur pourront facilement s'initier à la flore de leur région. Dans le cas des mousses, cependant, seulement 26 % des espèces sont traitées, et l'absence de certaines espèces particulièrement communes est déroutante: par exemple, le *Dicranum montanum* et le *Sphagnum fuscum* et, pour les utilisateurs de la région atlantique du Canada, le *Mnium hornum*. Malgré les avertissements des auteurs quant aux limites du guide, ces lacunes occasionneront sans doute quelque frustration aux utilisateurs, même débutants. À mon avis, il aurait suffi d'une trentaine d'espèces supplémentaires pour augmenter considérablement l'utilité des clefs.

Malgré cette réserve, l'ouvrage atteint son objectif, qui est de rendre possible la détermination de spécimens à partir de caractères superficiels. En évitant l'écueil du travail microscopique ardu, ce guide simple permettra au débutant de se familiariser rapidement avec un grand nombre d'espèces. Celles-ci lui serviront de balises dans l'utilisation d'ouvrages plus détaillés.

Marc FAVREAU

357, de Bretagne  
Longueuil (Québec) J4H 1R2

RYAN, M. J., 1985. **The Túngara frog: a study in sexual selection and communication.** — The University of Chicago Press, Chicago, 230 p., 153 × 230 mm. Couverture souple, 14,95 \$ U.S.

Ce volume de Michael J. Ryan traite du comportement d'appel des grenouilles et de l'analyse de la signification biologique de ce phénomène. Ce livre est très bien écrit et deviendra probablement un ouvrage classique. C'est la première monographie intelligente traitant du comportement reproducteur d'une espèce de grenouille; la discussion de l'interaction entre la sélection naturelle et la sélection sexuelle est superbe.

Afin d'attirer les femelles, un mâle solitaire emploie un appel de type *whine*. Lorsque les mâles sont en groupe, ils emploient un autre type d'appel, les *chucks*, s'ajoutant au *whine* quand le niveau d'activité sociale s'intensifie et que les autres mâles commencent à appeler. C'est la combinaison des *whines* et des *chucks* qui a le plus de succès auprès des femelles. On peut se poser la question suivante: pourquoi les *chucks* qui sont si attrayants ne sont-ils pas utilisés tout le temps? Il semble que ce soit à cause d'un prédateur, la chauve-

souris, qui s'orientent vers les grenouilles à l'aide des *chucks*. Alors, pourquoi les grenouilles utilisent-elles les *chucks* quand elles sont en groupe? En situation de groupe, la compétition entre mâles provoque une motivation sexuelle très forte chez ceux-ci et ils utilisent alors les *chucks*. Lors de la reproduction, la femelle semble échantillonner plusieurs mâles avant de faire son choix. Le mâle choisi suit alors la femelle et féconde ses œufs. Il fabrique un nid flottant dans lequel la femelle dépose les œufs. Les mâles ne défendent aucune ressource essentielle pour la femelle et celle-ci semble choisir son partenaire en se basant surtout sur sa taille et la nature de son appel. Par exemple, les femelles étant plus grosses que les mâles, elles préfèrent les plus gros mâles. Il semble que les femelles peuvent estimer la taille des mâles à l'aide des *chucks*. La proportion des œufs fécondés est plus grande si le mâle et la femelle sont de taille semblable. Il y a beaucoup de variabilité au niveau du succès reproducteur des mâles. Il semble que ce soit le nombre de nuits qu'un mâle peut passer au site d'appel qui limite son succès reproducteur. La raison de ces différences entre les mâles est inconnue, mais Ryan suggère qu'elle se situe au niveau de l'énergie disponible aux sites de reproduction.

Cette monographie est une étude extraordinaire traitant de la sélection sexuelle dans la nature. Pourtant on doit souligner certains points faibles. Par exemple, dans plusieurs cas, les données semblent insuffisantes. L'auteur ne trouve pas de corrélation entre la taille des mâles et l'intensité des appels, mais les tests statistiques ont été faits sur un échantillon de neuf individus. Il y a plusieurs autres exemples de ce genre. Malgré cette critique, ce livre est hautement recommandé et devrait être lu par tous les étho-écologistes qui s'intéressent à l'écologie de la reproduction.

G. F. FITZGERALD

Département de biologie  
Université Laval

PRITCHETT, W. L. & R. F. FISHER, 1987. **Properties and management of forest soils**, 2<sup>nd</sup> édition. — Wiley, New York, 494 p. 56,00 \$ U.S.

Comme dans la première édition, le livre est séparé en deux parties. La première couvre les notions de base sur les sols forestiers et comprend 12 chapitres: *Introduction; Forest soils and vegetation development; Soils associated with the major ecosystems; The forest floor; Forest soil biology; Chemical properties of forest soils; Physical properties of forest soils; Soil water and the hydrological cycle; Soil and roots; Mycorrhizae: forms and functions; Nutrient cycling in forest ecosystems; et Soil properties and site productivity*. La seconde partie couvre les aspects appliqués de la pédologie forestière et l'aménagement des écosystèmes forestiers et comprend 10 chapitres: *Forest land inventory; Soils and silviculture; Management of nursery and seed orchard soils; Management of problem soils; Tropical forest soils; Diagnosis and correction of nutrient deficiencies; Fertilizer materials and application systems; Effects of anthropogenic chemicals in forest ecosystems; Effects of fire on soils and site; et Intensive management and long-term soil productivity*. Les changements majeurs apportés à cette édition sont l'addition d'un chapitre sur les

sols des forêts tropicales (grâce à l'expérience du professeur Pritchett dans ces milieux) et l'ajout de sections sur les précipitations acides et la minéralogie.

Comme pour l'édition de 1979, les auteurs assument que le lecteur a déjà des connaissances en pédologie, en sylviculture, en taxonomie des sols et sur les écosystèmes forestiers en général. Les aspects les plus intéressants pour le praticien se retrouvent dans la deuxième section du livre et touchent l'aménagement forestier. Les sylviculteurs nord-américains et ceux des régions tropicales bénéficieront grandement de la lecture de ce volume. Les gens d'autres disciplines (agronomes, biologistes, écologistes, environnementalistes, etc.) y trouveront une bonne vue d'ensemble des sols forestiers et des effets des interventions humaines en forêt. Pour les spécialistes et les étudiants des cycles supérieurs, une bibliographie abondante (près de 700 références) les guidera dans des aspects particuliers touchant les sols forestiers.

Toutefois, aucune référence n'est postérieure à 1985 car la rédaction du livre fut achevée en janvier 1985. À l'exception de quelques coquilles et de quelques figures inappropriées ou mal décrites, l'édition et la reliure sont de haute qualité.

Claude CAMIRÉ

Département des sciences forestières  
Université Laval

CHARTRAND L., R. DUCHESNE & Y. GINGRAS, 1987. **Histoire des sciences au Québec**. — Les Éditions du Boréal, Montréal, 487 p., 150 × 225 mm. Couverture souple, 24,95 \$.

Savez-vous que le commerce du ginseng florissait en Nouvelle-France en 1750? que nos colons et les Amérindiens utilisaient 800 espèces de plantes médicinales? qu'on a cru découvrir dans l'Outaouais en 1860 l'ancêtre fossile de tous les animaux? que, pendant la dernière guerre, l'Université de Montréal abritait en secret un important laboratoire atomique?

N'allons pas nous méprendre, l'*Histoire des sciences au Québec* est beaucoup plus qu'un recueil d'anecdotes pittoresques. Écrit dans un style agréable, de format commode, abondamment illustré de photos d'archives, cet ouvrage présente au grand public un premier inventaire de l'évolution de la pensée scientifique et de la recherche dans notre coin de pays.

Les auteurs, un journaliste scientifique et deux professeurs d'université, ont naturellement choisi de procéder par ordre chronologique en traitant successivement diverses spécialités. Le régime français est couvert par deux chapitres généraux consacrés à l'exploration du territoire et aux sciences naturelles. Après la conquête, le Bas-Canada s'ouvre à la culture scientifique sous l'impulsion de sociétés savantes où anglophones et francophones rivalisent d'initiatives. Il est ensuite question de la pratique médicale, de l'exploration géologique, des controverses sur l'évolution. Avant la fondation de l'Université Laval, en 1852, ce sont les prêtres des collèges classiques, en particulier ceux du Séminaire de Québec, qui assurent l'enseignement des sciences au Canada français. La deuxième moitié du

XIX<sup>e</sup> siècle voit s'installer l'enseignement scientifique universitaire à l'Université McGill, puis à l'Université Laval et à l'École polytechnique de Montréal. L'Université de Montréal naît en 1876, comme succursale de l'Université Laval dont elle mettra quarante ans à s'affranchir.

Nous voilà rendus au XX<sup>e</sup> siècle, avec l'établissement de la recherche universitaire, l'élaboration d'une politique scientifique provinciale, la Révolution tranquille et le Rapport Parent. Les trois derniers chapitres traitent de la naissance de l'écologie, de la recherche biomédicale et de l'essor de la physique moderne au Québec contemporain.

Voilà beaucoup de terrain à couvrir en moins de 450 pages! Dans une courte conclusion, qui pourrait tout aussi bien servir d'introduction, les auteurs sont les premiers à reconnaître qu'il reste encore beaucoup de choses à approfondir. Qu'importe, ils ont eu le grand mérite de nous faire découvrir toute la richesse de notre patrimoine scientifique.

J'ai perdu, en feuilletant ce livre, un certain nombre de préjugés. L'Église a-t-elle vraiment étouffé l'esprit scientifique au Canada français? Si on peut la blâmer d'avoir encouragé les humanistes plus que les scientifiques, d'avoir à l'époque combattu le darwinisme, elle ne s'est jamais opposée au développement des sciences. Bien plus, sans même penser à Marie-Victorin, le clergé nous a fourni, à toutes les époques et à tous les niveaux du monde de l'éducation, des scientifiques remarquables. L'Université McGill, animée par la grande tradition britannique, a souvent fait œuvre de pionnière, mais l'Université Laval, l'Université de Montréal et l'École polytechnique lui ont offert dès le début, une saine émulation. Et l'ACFAS, notre grande société savante, continue d'être unique au Canada. En sciences, comme ailleurs, cela vaut la peine qu'on se souvienne.

L'utilisation de l'ouvrage est facilitée par des notes bibliographiques pour chaque chapitre, par un index assez généreux et par une bibliographie générale nettement biaisée en faveur des œuvres contemporaines.

Pierre COUILLARD

Département des sciences biologiques  
Université de Montréal

CHEPKO-SADE, B. D. & Z. T. HALPIN (éd.), 1987. **Mammalian dispersal patterns: The effects of social structure on population genetics.** — The University of Chicago Press, Chicago, 342 p., 170 × 235 mm. Couverture souple, 19,95 \$U.S.

Cet ouvrage collectif (26 auteurs) examiné en profondeur le lien entre la génétique des populations et les contraintes sociales qui y sont impliquées. L'information traitée met en évidence le rôle prépondérant de certaines interactions sociales sur la dynamique des gènes. Cette attention particulière à l'égard des relations sociales semble se justifier assez bien en ce qui concerne les mammifères car on y retrouve une très grande capacité de communication et de mobilité, attributs essentiels au développement d'organisations sociales complexes. Toutefois, on doit garder à l'esprit qu'une telle description des effets du contexte social sur la dynamique des gènes reste partielle car d'autres facteurs peuvent également jouer un rôle déterminant, en particulier le milieu phy-

sique, les prédateurs et la présence d'espèces compétitrices.

L'ouvrage résume en 17 chapitres un symposium tenu en décembre 1984 à l'occasion du congrès annuel de l'*American Society of Zoologists*. Une caractéristique particulière de ce symposium est qu'il regroupait des chercheurs appartenant à deux domaines très différents: généticiens des populations avec leurs modèles mathématiques complexes, et écologistes «de terrain» intéressés à la structure sociale des mammifères terrestres. Le livre, dans son ensemble, tente donc de tisser des liens entre données et théories. Sa première qualité est d'offrir une série de textes bien présentés et, ce qui est encore plus important, reliés par un enchaînement cohérent. Les différents chapitres sont à la fine pointe des connaissances.

W. M. Shield introduit le livre en définissant plusieurs termes spécifiques au sujet. Il présente également une synthèse des théories pouvant expliquer la nature adaptative de la dispersion chez les mammifères, en faisant référence abondamment aux coûts et bénéfices associés à la dispersion, tout autant sur le plan somatique (nutrition) que génétique (nombre de descendants et leur distribution dans l'espace).

Les chapitres 2 à 9 sont consacrés à des travaux empiriques sur la structure sociale de plusieurs mammifères: le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) par M. E. Nelson, le cheval sauvage (*Equus caballus*) par J. Berger, le loup gris (*Canis lupus*) par L. D. Mech, l'ours noir (*Ursus americanus*) par L. L. Rogers, la mangouste naine (*Helogale parvula*) par J. P. Rood, le chien de prairie à queue noire (*Cynomys ludovicianus*) par Z. T. Halpin, le rat kangourou (*Dipodomys spectabilis*) par W. T. Jones, et le pica d'Amérique (*Ochotona princeps*) par A. T. Smith. Chaque auteur porte un intérêt particulier aux relations sociales exerçant un rôle sur la dispersion des jeunes individus avant l'atteinte du statut reproducteur. Cette emphase se justifie par le fait que les mouvements de dispersion exercent un effet direct sur la distribution spatio-temporelle des gènes à l'intérieur d'une population. Cette section du livre m'a paru particulièrement riche en information pour deux raisons. Premièrement, les études décrites touchent des espèces de mammifères très diverses par leur taille corporelle (environ 100 g à 300 kg) et leur organisation sociale (solitaire à très développée). Deuxièmement, chaque chapitre repose sur des études de longue durée impliquant des animaux marqués individuellement. On y retrouve donc un bon résumé de l'écologie comportementale de chaque espèce.

Les chapitres 10 à 12 sont consacrés à la structure génétique de certaines populations de petits mammifères. Les auteurs s'y intéressent surtout aux variations génétiques de populations ayant des densités différentes. Le thème central en est un qui date de plus de 20 ans: le lien possible entre la composition génétique des populations et la présence de cycles d'abondance chez les petits mammifères. La dispersion est présentée comme un facteur capable d'induire des changements au niveau génétique à la condition que les émigrants et les résidents aient un bagage génétique différent.

Aux chapitres 13, 14 et 15, le lecteur rencontre un degré de complexité encore plus élevé. On y retrouve

le détail de trois études (deux chez l'humain et une chez le singe rhésus, *Macaca mulatta*) où la composition génétique des populations et la généalogie des individus ont été étudiées en parallèle. Ces études de longue durée ont fourni les données nécessaires au développement de plusieurs modèles théoriques en génétique des populations. Les chapitres 16 à 18 présentent également d'autres traitements théoriques, mais cette fois sur des sujets plus particuliers, par exemple la longueur des mouvements de dispersion, l'effet de la consanguinité, les processus d'inférence en génétique des populations.

Dans un chapitre de conclusion, Chepko-Sade et Shields nous ramènent à la réalité biologique. Ils discutent d'un paramètre fondamental en génétique des populations, soit la taille effective d'une population (*effective population size*). En termes simples, ce concept réfère à l'ensemble des individus entre lesquels les échanges génétiques se font à peu près au hasard d'une génération à l'autre. Le calcul de la taille effective des populations repose sur deux variables: la distance moyenne de dispersion des individus et la densité de la population. Les auteurs font référence à plusieurs facteurs sociaux ayant des effets sur ces deux variables. Toutefois, je déplore l'absence d'éléments de discussion ayant trait au rôle potentiel des prédateurs et des compétiteurs membres d'autres espèces sur la densité des populations et, par ricochet, sur la taille effective des populations. Il me semble évident que ces types d'interactions inter-spécifiques peuvent avoir des effets importants sur la génétique des populations et, dans un contexte plus général, sur le processus de l'évolution.

Dans l'ensemble, ce livre couvre plusieurs aspects nouveaux des effets possibles de la structure sociale sur la génétique des populations. De plus, c'est un ouvrage riche en information sur plusieurs aspects de l'écologie comportementale des mammifères. Sa lecture apportera beaucoup à la plupart des écologistes intéressés à la génétique des populations et à la structure sociale des mammifères.

François MESSIER

Department of Biology  
University of Saskatchewan  
Saskatoon

BRADLEY, GORDON A. (éd.), 1984. **Land use and forest resources in a changing environment: The urban/forest interface.** — University of Washington Press, Seattle, 222 p., 180 × 255 mm. Couverture souple, 15 \$U.S.

Nous sommes ici en présence d'une publication bien étoffée sur l'utilisation des terres forestières dans les banlieues et la frange urbaine. Elle est le reflet des temps, alors que, de plus en plus, souffle un vent de changement dans l'utilisation des terres forestières, engendré principalement par un intérêt accru des gens pour les activités de plein air en milieu naturel. Cet ouvrage collectif résulte d'un symposium tenu en 1982 à l'Université de Washington, où des spécialistes de diverses provenances étaient invités à échanger leurs points de vue sur ce sujet brûlant d'actualité.

À travers les six sections du programme proposé aux participants, les domaines les plus divers, mais tous

pertinents, ont été touchés: aspects légaux, politiques et administratifs, aspects économiques, aspects biophysiques et sylvicoles, aspects sociaux et psychologiques, de même que les stratégies d'action. La brochette de conférenciers, pour un bon nombre associés au secteur forestier par leur occupation, comprenait des intervenants des milieux de l'enseignement et de la recherche, ainsi que des responsables administratifs du secteur privé et public.

Déjà, dans la présentation initiale, Gordon Bradley, principal instigateur de la rencontre, donne le ton en exposant avec beaucoup de netteté l'objet proposé à la réflexion des participants. À la lecture des diverses présentations contenues dans le document, on sent l'ambiance d'un symposium bien structuré, inspiré vraisemblablement par l'endroit. On ne pouvait mieux choisir en effet le lieu d'une telle rencontre: cet état de l'Ouest américain est un exemple d'une région où la pression des citadins sur les espaces forestiers est tellement forte que les praticiens et penseurs forestiers doivent s'en émouvoir.

Les présentations de la deuxième section, sur les aspects politiques, légaux et administratifs, m'ont particulièrement intéressé. On y retrouve, entre autres, cette notion que les formes et les degrés d'utilisation des ressources forestières, à un moment donné, reflètent l'attitude des gens à l'égard de celles-ci. Ceci n'est pas sans rappeler que l'aménagement forestier est d'abord un geste politique avant d'être l'application d'une stratégie de mise en valeur. Il y a aussi un consensus sur la complexité croissante des politiques et des règles que contrôle l'utilisation de plus en plus diversifiée des milieux forestiers habités, ce qui rend difficile l'allocation efficace des ressources disponibles. Trop d'intervenants nantis de pouvoirs de diverses origines se confrontent plutôt que de s'associer. Investir dans des modes de gestion simples, où pourraient se lier les prérogatives des divers agents pour le bénéfice de tous, semble être la voie la plus rationnelle. L'intégration des usages constitue, à toute fin utile, l'option de base nécessaire à la gestion des espaces forestiers au voisinage des agglomérations urbaines.

Les réflexions que nous suggèrent les présentations de la troisième section, consacrée aux aspects économiques des terres forestières de banlieue, sont également d'un grand intérêt, particulièrement celles sur les facteurs qui fixent la valeur des terres et des coûts sociaux associés à la villégiature en milieu forestier.

La quatrième section, sur les besoins d'information touchant les caractéristiques bio-physiques et sur les problèmes sylvicoles en milieu urbain, nous rappelle combien les espaces forestiers de la frange urbaine constituent des sites privilégiés où les forestiers peuvent exercer leur art avec intensité et finesse.

L'emphase mise sur les aspects sociaux et psychologiques dans la cinquième section ne surprend pas. C'est la source même du changement qui s'opère dans le milieu forestier. C'est à cette prise de conscience des attraits des milieux naturels qu'il faut répondre. Un effort réel d'organisation à consentir est inévitable pour que les espaces forestiers contribuent efficacement au bien-être des citadins.

La dernière section parle de stratégies de gestion des espaces forestiers de la frange urbaine, en commençant par présenter ce qui se passe en Californie où la forêt devient de plus en plus un milieu familier pour les citadins. L'évaluation des stratégies mises en place jusqu'ici montre qu'il n'y a pas de solution miracle et qu'il y a beaucoup de place pour l'innovation, surtout dans des combinaisons de stratégies qui vont à la fois assurer une présence permanente des espaces boisés dans le paysage urbain et périurbain et la satisfaction des besoins exprimés par les citadins, y compris la disponibilité de la matière ligneuse pour les industries.

En réponse aux besoins des gens à l'égard de la ressource forestière, inspirés par les observations de Marion Clawson, nous devons nous tourner franchement vers l'invention de moyens dans l'utilisation des espaces forestiers, afin que les intérêts des divers groupes soient, sinon satisfaits, du moins accommodés. Cet ouvrage collectif est un document qui arrive à point dans nos recherches pour un meilleur contrôle de notre environnement.

Marius PINEAU

Département d'aménagement et de sylviculture  
Université Laval

KERFOOT, W. C. & A. SIH (éd.), 1987. **Predation: Direct and indirect impacts on aquatic communities.**

— University Press of New England, New Hampshire, 386 p., 260 × 180 mm. Couverture rigide, 60 \$U.S.

Ce volume est le fruit d'un symposium intitulé «Competition, predator avoidance and the traits and distributions of aquatic organisms» (parrainé par l'*Ecological Society of America*) qui s'est tenu à Fort Collins au Colorado en 1984. La thématique, divisée en cinq sections, traite presque exclusivement des effets indirects de la prédation dans les communautés planctoniques dulcicoles. Il n'y a que les deux premiers chapitres qui en abordent les effets directs, mais uniquement sous forme de synthèse conceptuelle.

En guise d'introduction, la première section (*Direct interactions*) comprend deux chapitres; le premier (*Planktivory by freshwater fish: Thrust and pary in the pelagia*), par W. John O'Brien, traite du cycle de prédation chez les poissons planctivores. C'est essentiellement un effort conceptuel où des exemples des quatre étapes de la prédation (la localisation, la poursuite, l'attaque et la rétention des proies) sont puisés de la littérature. Dans le deuxième chapitre (*General predators and unstable prey populations*), Murdoch et Bence explorent le problème de la stabilité des populations de proies, en exposant leurs recherches sur la prédation des moustiques par le poisson *Gambusia* et l'insecte *Notonecta*. Selon leurs travaux, les prédateurs généralistes ont un effet déstabilisateur chez les populations de proies.

La deuxième section (*Types of indirect interactions*) comprend deux chapitres de nature théorique. À partir de trois espèces hypothétiques, Miller et Kerfoot (*Redefining indirect effects*) définissent trois classes d'interactions indirectes: à lien trophique, de nature comportementale et à réponse chimique.

Les chapitres 4 et 6 présentent une approche idéologiquement semblable au contenu du livre de May (*Theoretical ecology: Principles and applications*, Sinauer, Mass., 1981) et intéresseront surtout les théoriciens. Celui d'Abrams (*Indirect interactions between species that share a predator: Varieties of indirect effects*) explore, à l'aide de modèles mathématiques, les tendances dans les paramètres démographiques de deux proies partageant un même prédateur. Levitan, au chapitre 6 (*Formal stability analysis of a planktonic freshwater community*), effectue un traitement particulièrement original: la communauté planctonique du lac Mitchell (Vermont) a été décomposée en six compartiments: phytoplancton (digestible et non-digestible), trois espèces de zooplancton et le poisson. Une analyse Lyapunov sur la matrice d'interaction des espèces démontre que la communauté est stable. Une analyse de sensibilité élucide la nature de cette stabilité par l'interaction des brouteurs et du phytoplancton. Les prédateurs ont un effet négligeable.

La troisième section du volume (*Food web dynamics*) est introduite par deux travaux effectués au lac Mitchell. Kerfoot (*Cascading effects and indirect pathways*) présente la partie conceptuelle (de l'analyse de Levitan, mentionnée ci-dessus) en décrivant les expériences effectuées et les composantes de la chaîne trophique simplifiée de ce système. Le fil conducteur du livre apparaît pour la première fois ici. On démontre que la présence de prédateurs vertébrés diminue l'abondance de cladocères de grande taille (*Daphnia*), facilitant ainsi la prolifération de petits cladocères (*Diaphanosoma* et *Bosmina*) et de leur prédateur cyclopoïde (*Mesocyclops*). Ce thème de la «facilitation indirecte» se poursuit dans les cinq chapitres subséquents. Adams et DeAngelis (*Indirect effects of early bass-shad interactions on predator population structure and food web dynamics*) examinent l'effet de la température sur l'éclosion et la croissance de l'achigan et de l'alose, ainsi que leur relation prédateur/proie. Mills, Forney et Wagner (*Fish predation and its cascading effect on the Oneida lake food chain*) examinent la relation doré/perchaude et son influence sur la composition et la taille des organismes zooplanctoniques. Kitchell et Carpenter (*Piscivores, planktivores, fossils and phorbins*) utilisent une approche paléolimnologique pour confronter l'abondance et la morphologie des fossiles de *Bosmina longirostris* et de phéopigments photosynthétiques à la composition historique piscicole du lac Michigan. Vanni (*Indirect effect of predators on age-structured prey populations: planktivorous fish and zooplankton*) expose ses expériences en enclos visant à démontrer que le taux de croissance et la fécondité peuvent compenser pour la prédation sélective (en fonction de la taille) chez les cladocères. Toujours dans la même optique, Threlkeld (*Experimental evaluation of trophic-cascade and nutrient-mediated effects of planktivorous fish on plankton community structure*) présente une série d'expériences en enclos où il examine l'effet de *Menidia*, *Dorosoma* et *Tilapia* sur la composition de la communauté phytoplanctonique et zooplanctonique. Morin (*Salamander predation, prey facilitation, and seasonal succession in microcrustacean communities*), travaillant dans de petits étangs, montre que la dynamique des populations de cladocères est contrôlée par la présence de deux espèces de salamandres: *Notophthalmus* et *Ambystoma*.



Après un article conceptuellement riche par Sih (*Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview*), la quatrième section du volume (*Behavioral and morphological responses*) se poursuit par une division en deux sous-thématiques. La première, intitulée *Evolutionary responses mediated by chemicals*, est composée de 3 chapitres écrits sous forme de revues de la littérature. Stemberger et Gilbert (*Defenses of planktonic rotifers against predators*) revoient les mécanismes de défense des rotifères contre leurs prédateurs. Scrimshaw et Kerfoot (*Chemical defenses of freshwater organisms: beetles and bugs*) font de même pour les coléoptères et les diptères. Le dernier article de cette section (Havel: *Predator-induced defenses: a review*) examine les mécanismes de défense chez les protozoaires, les rotifères, les cladocères, un bryozoaire, une balane et 42 espèces de plantes terrestres. Le deuxième sous-thème, intitulé *Ecological adjustments in time and space*, est composé de cinq chapitres. Hairston (*Diapause as a predator-avoidance adaptation*) présente ses travaux sur *Diaptomus sanguineus* dans l'étang de Bullhead. Lampert (*Vertical migration of freshwater zooplankton: indirect effects of vertebrate predators on algal communities*) veut vérifier l'hypothèse selon laquelle la prédation piscicole influencerait les communautés algales par l'entremise de la migration verticale zooplanctonique dans le lac Constance. Ce travail, très bien exécuté, a permis de séparer les effets indirects de la prédation des effets de la migration verticale chez deux espèces de *Daphnia*. Folt (*An experimental analysis of costs and benefits of zooplankton aggregation*) dresse un bilan coûts-bénéfices de l'agrégation de deux espèces de copépodes (*Diaptomus* et *Epischura*) au lac Tahoe.

Dans ce livre, il n'y a que trois chapitres consacrés au milieu marin. L'étude expérimentale de Dungan (*In-*

*direct mutualism: complementary effects of grazing and predation in a rocky intertidal community*) appuie l'hypothèse que le broutage par *Collisella* libère des surfaces sur substrat rocheux, ce qui permet la colonisation par *Chthamalus anisopoma*, la principale proie d'*Acanthina*. La réduction de *Chthamalus* par *Acanthina* augmente l'espace sur le substrat et la nourriture pour *Collisella*. L'élimination d'*Acanthina* augmente l'abondance de *Chthamalus* avec une quasi-disparition de *Collisella*.

À la dernière section, intitulée *Local and regional extinctions: historical ramifications of predation*, les deux derniers chapitres appuient l'hypothèse que la «révolution marine de l'ère Mésozoïque» est liée à l'apparition des téléostéens. Aronson et Sues (*The paleoecological significance of an anachronistic ophiuroid community*) suggèrent que la diminution des crinoïdes et des ophiures des eaux peu profondes fut le résultat d'une augmentation de leurs prédateurs. Kerfoot et Lynch (*Branchiopod communities: associations with planktivorous fish in space and time*) examinent la distribution des branchiopodes et des poissons osseux et suggèrent que l'extinction presque complète des branchiopodes au début du Mésozoïque fut la conséquence de l'augmentation de la prédation piscicole.

Bien que l'envergure des articles présentés dans ce volume n'atteint pas l'ampleur d'un autre ouvrage publié sous la direction de Kerfoot (*Evolution and ecology of zooplankton communities*, ASLO Special Symposium, University Press of New England, 1980, 793 p.), les travaux présentés ici sont très complémentaires et intéresseront surtout les écologistes œuvrant dans le domaine des eaux douces.

Jean-Christian AUCLAIR

INRS-Eau  
Sainte-Foy

## LIVRES REÇUS\*

CLUTTON-BROCK, T. H., (éd.), 1987. **Rhum: the natural history of an island.** — Columbia University Press, New York, 159 p., 124 × 200 mm. Relié, 25,00 \$ U.S.

L'île de Rhum, située dans les Hébrides, au large de l'Écosse, jouit d'un statut fort enviable: *National Scenic Area*, *National Nature Reserve* et *Biosphere Reserve*. Elle constitue un site idéal pour des études à long terme en écologie, en conservation et en aménagement des ressources naturelles. Après une préface et une brève introduction, suivent sept chapitres écrits par des autorités dans différents domaines (géologie, histoire humaine, botanique, invertébrés, oiseaux et mammifères). Ces chapitres forment un tout cohérent, de lecture agréable, fournissant à la fois un compte rendu de l'état des diverses recherches et une description générale de l'île dans son ensemble. Chaque chapitre se termine par une brève liste de références. Le volume est illustré de photos noir et blanc de bonne qualité, de figures et de cartes.

ABRAHAM, D., 1986. **Champignons des îles Saint-Pierre et Miquelon.** — Préfecture de Saint-Pierre et Miquelon, 74 p., 148 × 209 mm. Couverture souple, 50 FF.

Ce manuel d'identification est le premier d'une série de petits livres portant sur les divers aspects du patrimoine naturel des îles Saint-Pierre et Miquelon. Rédigé dans un langage quelque peu naïf, s'adressant surtout aux amateurs, ce livre renferme toutefois une clef d'identification claire et facile d'utilisation, un tableau récapitulatif et une brève description de 51 espèces de champignons parmi les plus communs aux îles. La liste des références est très courte. Suivent un index des noms communs et termes techniques et un index des noms latins. Disponible auprès de l'auteur (B.P. 968, CP 97500, Saint-Pierre et Miquelon).

ROSS, R. A. & H. L. CHAMBERS, 1988. **Wildflowers of the Western Cascades.** — Timber Press, Portland (Oregon), 142 p., 152 × 228 mm. Couverture souple, 19,95 \$ U.S.

Guide d'identification des plantes sauvages représentatives des Cascades en Oregon; plus de 270 espèces y sont décrites. En quelques pages, l'introduction présente les divers types d'habitats rencontrés. On trouve ensuite les descriptions des taxons, classés par ordre alphabétique des familles et des genres. Les descriptions sont très concises mais complètes, avec une brève note sur l'anthèse et la répartition géographique. Ce volume regroupe un grand nombre d'illustrations de très bonne qualité: 182 photos couleurs sur 64 planches et plus de 100 dessins. Il se termine par une courte bibliographie,

un excellent glossaire illustré et un index des noms vernaculaires et latins des plantes.

NOBLE, W. J., T. AHTI, G. F. OTTO & I. M. BRODO, 1987. **A second checklist and bibliography of the lichens and allied fungi of British Columbia.** — Syllogeus n° 61, Musée national des sciences naturelles, Ottawa, 95 p., 215 × 280 mm. Couverture souple, broché, gratuit.

Ce catalogue des espèces de lichens et de champignons apparentés recensés en Colombie-Britannique regroupe 1013 espèces (205 genres). L'introduction résume l'état des recherches et des inventaires effectués jusqu'à maintenant. On y décrit aussi succinctement les régions physiographiques et climatiques de Colombie-Britannique. En plus des taxons reconnus pour la province, le catalogue intègre les synonymes et les mentions douteuses. Bon nombre de taxons sont annotés d'un code indiquant leur répartition dans la province. Une liste de références occupe les 16 dernières pages de l'ouvrage.

RADINSKY, L. B., 1987. **The evolution of vertebrate design.** — The University of Chicago Press, Chicago, 188 p., 168 × 234 mm. Couverture souple, 35,00 \$ U.S.

Cet ouvrage élémentaire a été rédigé pour des fins didactiques. L'auteur voulait faciliter la compréhension de l'évolution des vertébrés en joignant deux approches: la morphologie fonctionnelle et la paléontologie. Débutant par une explication des méthodes d'analyse et de classification, des processus de l'évolution et de la structure de base des vertébrés, il nous entraîne jusqu'à l'évolution des mammifères, en passant par les premiers fossiles vertébrés, les poissons, les amphibiens et les reptiles. Des illustrations au trait d'une excellente qualité montrent les relations phylogéniques entre différents groupes ainsi que l'évolution comparée des diverses structures des vertébrés. Le volume se termine par un glossaire, une liste de références et un index.

DORÉ, F. ET COLLABORATEURS, 1987. **Normandie, Maine. Guides géologiques régionaux.** — Masson, Paris, 216 p., 130 × 240 mm. Couverture souple, 148 FF.

Un des volumes d'une collection regroupant une trentaine de guides géologiques. La première partie traite de la géologie régionale de la Normandie et du Maine. La deuxième partie propose 13 itinéraires d'observation, permettant de mieux explorer les richesses géologiques régionales. Le livre est abondamment illustré de cartes régionales et géologiques, de dessins de coupe et de schémas. À la fin de l'ouvrage, 12 planches (photographies d'échantillons, de fossils et de faciès particuliers) complètent le guide. Ces planches sont suivies d'une bibliographie de base, d'un index géographique et d'un index géologique.

\* Notices préparées par Luce Dumont

LAVETT SMITH, C. (éd.), (Hudson River environmental society), 1988. **Fisheries research in the Hudson River.** — State University of New York Press, Albany, 407 p., 154 × 235 mm. Relié, 49,50 \$ U.S.

Cet ouvrage est issu d'une conférence mise sur pied par la *Hudson River Environmental Society* en septembre 1981, afin de rendre accessible une plus grande partie de l'information disponible sur les poissons de la rivière Hudson. Il comprend une sélection d'articles pertinents à divers aspects des pêcheries et est divisés en huit parties: banques de données sur les pêcheries, bar rayé, bar-perche, esturgeon, aloses, gaspareau et poulamon, la chaîne trophique, la pollution et l'aménagement. Une

liste bibliographique de 20 pages, une liste des collaborateurs et un index terminent l'ouvrage.

CALLOW, J. A. (éd.), 1987. **Advances in botanical research. Volume 13.** — Harcourt Brace Jovanovich (incorporating Academic Press, Canada), Don Mills, 207 p., 150 × 235 mm. Relié, 81,50 \$ CAN.

MOENS, P. B. (éd.), 1987. **Meiosis.** — Cell biology: a series of monographs. Harcourt Brace Jovanovich (incorporating Academic Press, Canada), Don Mills, 391 p., 155 × 237 mm. Relié, 100,75 \$ CAN.

## 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 50 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 (ed.). *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 50 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 (ed.). *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.

MESSIER, F.	Mammalian dispersal patterns: The effects of social structure on population genetics (B.D. Chepko-Sade & Z.T. Halpin) .....	99-100
PINEAU, M.	Land use and forest resources in a changing environment: The urban/forest interface (G.A. Bradley) .....	100-101
AUCLAIR, J.-C.	Predation: Direct and indirect impacts on aquatic communities (W.C. Kerfoot & A. Sih) .....	101-102
LIVRE REÇUS .....		103-104

**Études biologiques du comportement. –**

Naturaliste canadien (*Revue d'écologie et de systématique*)  
vol. 113, n° 3, 1986, 69 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

**Biological studies of behavior. –**

Naturaliste canadien (*Revue d'écologie et de systématique*),  
vol. 113, n° 3, 1986, 69 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



DESGRANGES, J.-L. & M. DARVEAU	
Fréquentation des lacs du Québec méridional par les oiseaux aquatiques à la période de reproduction .....	1-7
ZOLADESKI, C.	
Classification and gradient analysis of forest vegetation of Cape Enragé, Bic Park, Québec .....	9-18
BERGERON, Y., A. BOUCHARD & A. LEDUC	
Les successions secondaires dans les forêts du Haut-Saint-Laurent, Québec .....	19-38
HUTCHISON, L.J., R.C. SUMMERBELL & D.W. MALLOCH	
Additions to the mycota of North America and Québec: arctic and boreal species from Schefferville, Northern Québec .....	39-56
COURCHESNE, F. & W.H. HENDERSHOT	
Apport en sulfate et en eau à la surface du sol sous quatre espèces arborescentes .....	57-63
LETARTE, Y. & G. VAILLANCOURT	
Biomasse, production, productivité et reproduction chez une population de <i>Sphaerium corneum</i> (Linné) (Mollusca: Bivalvia: Sphaeriidae) du lac Saint-Pierre (Fleuve Saint-Laurent, Québec) .....	65-76
LAFONT, M., M. COSTE, J.-G. WASSON & B. FAESSEL	
Comparaison de quatre indices biologiques pour apprécier l'impact de la pollution dans des cours d'eau français .....	77-87
CUNJAK, R.A., R.G. RANDALL & E.M.P. CHADWICK	
Snorkeling versus electrofishing: a comparison of census techniques in Atlantic salmon rivers .....	89-93
<b>COMMUNICATION BRÈVE</b>	
McALPINE, D.F., J. FINNE, M. PHINNEY, S. GILLILAND & S. MAKEPEACE	
Breeding records for the gadwall ( <i>Anas strepera</i> ) in New Brunswick .....	95-96
<b>REVUE DES LIVRES</b>	
FAVREAU, M.	
Illustrated guide to some hornworts, liverworts and mosses of eastern Canada (R.R. Ireland & G. Bellolio-Trucco) .....	97
FITZGERALD, G.F.	
The Túngara frog: a study in sexual selection and communication (M.J. Ryan) .....	97-98
CAMIRÉ, C.	
Properties and management of forest soils, 2 <sup>nd</sup> edition (W.L. Pritchett & R.F. Fisher) .....	98
COUILLARD, P.	
Histoire des sciences au Québec (L. Chartrand, R. Dufresne & Y. Gingras) .....	98-99



# LE NATURALISTE CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 115  
NUMÉRO 2  
1988

UNIVERSITÉ LAVAL  
QUÉBEC



# LE NATURALISTE CANADIEN

## Revue d'écologie et de systématique

CN ISSN 0028-0798

RÉDACTEUR

PIERRE MORISSET

RÉDACTEURS ADJOINTS

CYRILLE BARRETTE

PIERRE BELLEFLEUR

EDWIN BOURGET

CONRAD CLOUTIER

GILLES LEROUX

COMITÉ DE RÉDACTION

DENIS BARABÉ, *Jardin botanique de la ville de Montréal*

BERNARD BERNIER, *Département des sciences forestières, Université Laval*

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

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

JEAN-MARC DESCHÊNES, *Centre de recherches phytotechniques, Agriculture Canada, Ottawa*

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 \$10.

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

Courrier de la deuxième classe — Enregistrement n° 1768

Dépôt légal — Quatrième trimestre 1988. Bibliothèque nationale du Québec — Bibliothèque nationale d'Ottawa

## BEACHING OF SNOW CRABS (*CHIONOECETES OPILIO*) ON THE NORTH SHORE OF THE GULF OF SAINT LAWRENCE

B. SAINTE-MARIE, R. DUFOUR

*Direction des sciences biologiques  
Institut Maurice-Lamontagne, Pêches et Océans Canada  
850, route de la Mer, C.P. 1000, Mont-Joli (Québec) G5H 2Z4*

and

C. DESJARDINS

*Laboratoire d'inspection, Pêches et Océans Canada  
1001, rue Pierre-Dupuy, Longueuil (Québec) J4K 1A1*

### Résumé

Une population dense de crabes des neiges a été trouvée sur des fonds sablonneux par 2,5 à 10 m de profondeur, à la suite d'un échouage massif sur la côte nord du golfe du Saint-Laurent, en mars 1988. La population était dominée par de petits mâles, qui se sont probablement concentrés en eau peu profonde au cours d'une migration hivernale. L'échouage, qui n'impliquait que des crabes mous ou en mue, a apparemment été causé par les marées de vives eaux et de fortes vagues.

### Abstract

A dense population of snow crabs was found on sandy bottoms 2.5 to 10 m deep, following a massive beaching on the north shore of the Gulf of St. Lawrence in March 1988. The population was dominated by small males, which probably concentrated in shallow waters during a winter migration. The beaching, which affected only moulting or soft-shelled crabs, was apparently caused by spring tides and strong waves.

### Introduction

On March 20-21 1988, numerous dead snow crabs [*Chionoecetes opilio* (O. Fabr.)] were found on shores near Sept-Iles, on the north coast of the Gulf of St. Lawrence. Helicopter surveys conducted on March 23, between Pointe-des-Monts and Sheldrake, determined that the beaching was restricted to 10 km of shore located in Baie Sainte-Marguerite, with most crabs concentrated on Brochu Beach (ca. 50°06'N, 66°43'W) (Fig. 1). Two hypotheses were put forth to explain the beaching, namely (a) chemical contamination affecting an offshore population, and (b) advective processes affecting a nearshore population. The magnitude of the beaching and its possible implications for the fishery were considered.

### Materials and Methods

Immediately after the beaching, Brochu Beach was inspected by ground and helicopter teams

from the Department of Fisheries and Oceans. Samples of dead crabs were collected for chemical analyses to determine concentrations of heavy metals (cadmium, copper, lead, manganese, mercury, zinc), organochlorines (including PCB, PCB isomers, DDT and DDT derivatives) and polyaromatics (PAH). Methods used in analyses have been described previously (Cossa & Desjardins, 1984; Desjardins *et al.*, 1983a, 1983b; Martineau *et al.*, 1987; Musial & Uthe, 1986; Nadeau *et al.*, 1984). Samples were also submitted to Dr. A. Cembella from the Maurice-Lamontagne Institute, for detection of paralytic shellfish poisoning (PSP) toxins.

On March 30, a 7.6 m Boston Whaler was used to survey the waters off Brochu Beach. Salinity and temperature profiles were determined in 50 m of water using an Applied Microsystems CTD. A beam trawl, with an effective fishing width of 2.5 m and 25 mm stretched mesh size, was used to sample the bottom. The trawl was towed for 3.5 km

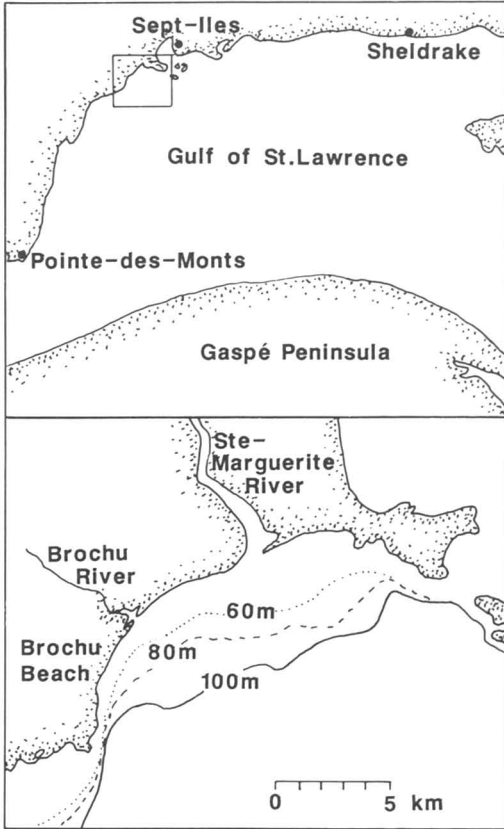


Figure 1. Upper half: map of a portion of the Gulf of Saint Lawrence showing localities referred to in the text. The box encloses Baie Sainte-Marguerite. Lower half: Baie Sainte-Marguerite.

at a depth of 4 to 6 m, at an average speed of 2-2.5 knots. A remotely operated vehicle (ROV) equipped with a video camera was used to survey shallow and deep bottoms.

## Results

### STUDY SITE

The bottom off Brochu Beach was a sandy beach sloping gently to 5-10 m over a distance of approximately 300 m, followed by a fairly steep slope down to 70 m over a distance of about one km. The CTD profile showed that the water column was somewhat stratified: a shallow lens (2 m deep) of cool brackish water (+0.2 to -1.1°C; 2 to 8‰ salinity), due to freshwater discharge from neighbouring streams and rivers, lay over uniformly cold saltwater (-1.1 ± 0.1°C; 31 ± 1‰). The shallow bottoms (<10 m) of coarse sand supported a macrobenthic community dominated by *Meso-*

*desma arctatum* (Conrad) and *Buccinum undatum* L. Deeper on the slope, the bottoms were of coarse sand and shell remains, and the visible macrobenthos was overwhelmingly dominated by *Ophiura sarsi* Lütken.

There was extensive ice cover in Baie Sainte-Marguerite until March 15, when complete clearing occurred. Air temperature was much warmer in the weeks preceding (-12 to +3°C,  $\bar{X}$  = -4°C, N = 7) and following (-14 to +6°C,  $\bar{X}$  = -2°C, N = 7) the period of March 20-21, which was exceptionally cold (-22 to -2°C,  $\bar{X}$  = -13°C). Peak spring tides (amplitude: 3.0 to 3.2 m) and fairly strong waves (according to witnesses) occurred during this period of cold weather.

### FIELD AND LABORATORY OBSERVATIONS

The number of stranded crabs was estimated on March 23 to be in the low tens of thousands, based on cursory counts of dead crabs per metre of beachfront. However, numerous gulls had been feeding and many crabs had probably been washed offshore by tides. Indeed, witnesses and photographic evidence suggested far greater numbers on March 20-21. Beached crabs were moulting or soft-shelled males, below the legal commercial size (<95 mm carapace width). Brochu Beach was also littered with dead arctic wedges (*Mesodesma arctatum*) and whelks (*Buccinum undatum*).

On March 30, before trawling, we visually inspected the shallow bottoms off Brochu Beach. The water was extremely clear, and numerous live and dead snow crabs were seen from the boat. At least one sexually-paired couple was seen. The ROV surveys also showed high densities of crabs in the shallows, but no live crabs were seen in waters <2.5 m deep. The ROV was also used over a 30 m bottom off Brochu Beach: live snow crabs were larger but less numerous than in the shallows, and we noticed several dead snow crabs.

The trawl captured 563 live snow crabs, of which 534 were males and 29 were females. This gave a density estimate of 6.4 individuals per 100 m<sup>2</sup>, certainly a conservative value since buried crabs, as well as mobile individuals and those huddled in the troughs of sand ripples, were probably not captured. The trawl also contained the remains of at least 182 dead snow crabs.

Soft shells accounted for 71.5% of live males and 51.7% of live females; remaining individuals had hard shells or were moulting. Frequency distributions of carapace width (cw) of all females and of a subsample of males indicated a sharp size shift between the hard (pre-moult or non-moulting) and the soft (post-moult) shell condition (Fig. 2), and four modes were obvious. A discriminant analysis,

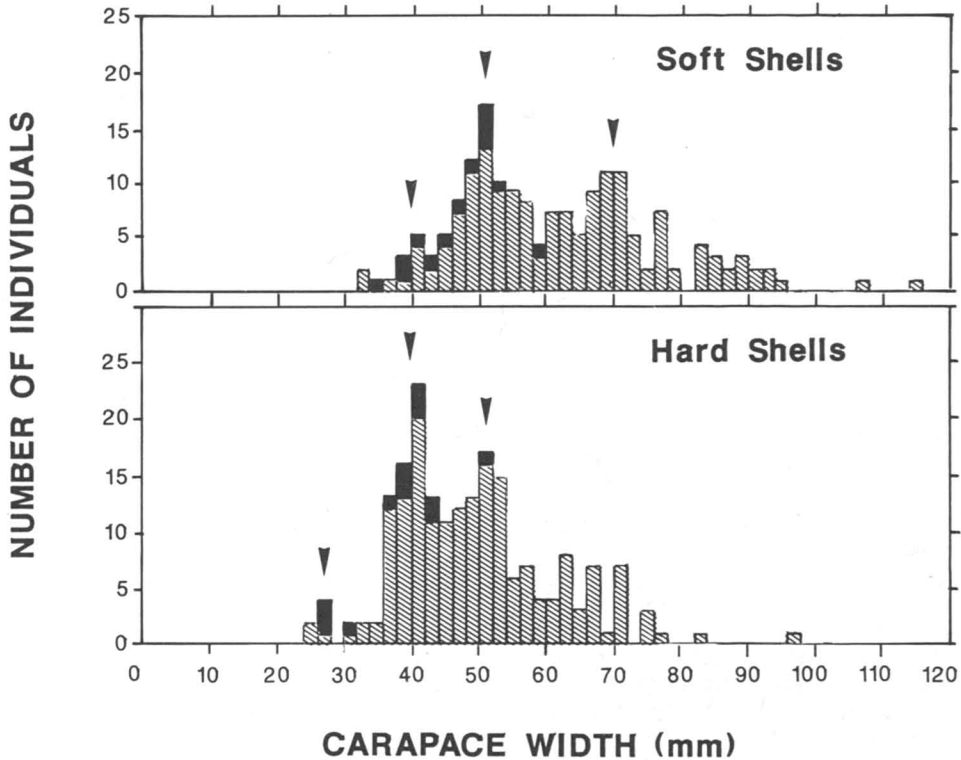


Figure 2. Frequency histograms of carapace width of soft (post-moult) and hard (pre-moult or non-moult) snow crabs from Brochu Beach. Females are indicated by dark bars, males by hatched bars. Arrowheads point to modes representing possible moult instars.

based on regression of right chelae height on carapace width (Conan & Comeau, 1986) for populations from the north shore of the Gulf of St. Lawrence (Dufour, unpubl. observ.), determined that 58.4% of hard-shelled males were mature ( $P=0.98$ ). One of the live females was mature (51 mm cw), as evidenced by numerous recently extruded (orange) eggs.

Concentrations of heavy metals, organochlorines and polyaromatics in tissues of dead crabs were either normal or baseline, and PSP toxins were not detected (Table I).

**Discussion**

The discovery of a large population of snow crabs in very shallow water is of considerable biological interest. On March 30, the shallows (<10 m deep) off Brochu Beach probably still harboured >68,000 live snow crabs. More than 22,000 dead crabs remained in the shallows on March 30, but many more had been eaten or carried further out to sea. Considering this factor and trawl selectivity, it is likely that population density,

prior to the beaching, was twice or thrice (*i.e.* 13 to 19 individuals per 100 m<sup>2</sup>) that measured by our

TABLEAU I

Mean concentrations of chemicals in tissue extracts of at least five dead snow crabs collected from Brochu Beach, on 23 March 1988

Chemical	Concentration (ppm)
Cadmium	0.160
Copper	4.730
Lead	0.210
Manganese	1.490
Mercury	0.010
Zinc	7.600
PCB 1254	<0.001
Total PCB isomers (BS)	<0.001
Total DDT	0.001
Total organochlorines (less PCB, BS and DDT)	0.001
Total polyaromatics (PAH)	<0.001
PSP toxins	none

trawl. The fact that numerous live crabs were still in the shallows 1.5 weeks after the beaching suggests that their presence there was not accidental. Active migration is the only conceivable mechanism by which crabs could have concentrated in the shallows. It remains to be seen if this is an annual event and if it occurs elsewhere on the coast. Snow crabs in the Gulf of St. Lawrence had been reported to reside only deeper on the shelf (Brunel, 1961; Coulombe *et al.*, 1985). However, it was recently discovered that mature crabs in Bonne Bay, and elsewhere in Newfoundland, move into very shallow waters during breeding migrations in winter or spring, and that young crabs may also accompany them (Hooper, 1986 and unpubl. observ.). The perceived bathymetric distribution of snow crabs, and spatial segregation among size classes (Coulombe *et al.*, 1985), may therefore be relevant only during the summer and fall period.

Snow crabs at Brochu Beach were probably driven ashore by a combination of strong waves and tidal currents, as were the *Mesodesma* and *Buccinum*. Chemical analyses suggest that contamination was not the cause of mortality. Death was probably caused by exposure to cold air temperatures, at low tide or as crabs were driven ashore by strong waves. Dead crabs in the subtidal were likely washed off the beaches by tides and waves. Between 50,000 and 100,000 moulting or post-moult crabs were probably killed. None of the more robust, hard-shelled individuals were beached, either because they moved into deeper water or because they buried.

Size modes of Brochu Beach snow crabs agree very well with sizes observed or predicted by Robichaud (1985) and Dufour (unpubl. observ.) for moult instars VII through X, for populations of the southern and northern Gulf of St. Lawrence (Table II). The age of instars is uncertain: instars VII and

X are reported to be respectively ca. 3 and 6 year old according to Ito (1970), and 3 and 5 year old according to Watson (1969). Individuals moult annually after instar X (Adams, 1979), until the terminal moult. Male crabs from Brochu Beach would thus still have required 1 to 3 years before they reached commercial size, if ever. Therefore, the effect of the beaching on local fisheries may be felt starting in 1989. The impact on the harvest, if any, will depend (a) on the proportion of males already at the terminal moult stage, but below commercial size, (b) on the magnitude of mortality at Brochu Beach relative to other causes of mortality, and (c) on the size of the local population. Population replenishment, through horizontal movements, is another factor which may dampen the impact of the Brochu Beach mortality.

**Acknowledgments**

We thank G.Y. Conan, R.G. Hooper and Y. Simard for their comments on the manuscript. J.-M. Coutu, F. Hazel and B. Légaré were instrumental in making the field work a success.

**References**

ADAMS, A.E., 1979. The life history of the snow crab, *Chionoecetes opilio*: a literature review. — Univ. Alaska, Fairbanks, Alaska, Sea Grant Rep., no. 78-13, 141 p.

BRUNEL, P., 1961. Observations sur la biologie et biométrie du crabe araignée *Chionoecetes opilio* (Fabr.). — Rapp. ann. 1960, Sta. Biol. mar., Grande-Rivière, Qué., p. 59-67.

CONAN, G.Y. & M. COMEAU, 1986. Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio*. — Can. J. Fish. aquat. Sci., 43: 1710-1719.

COSSA, D. & C. DESJARDINS, 1984. Évolution de la concentration en mercure dans les crevettes du fjord du Saguenay (Québec) au cours de la période 1970-83. — Rapp. tech. can. Hydrogr. Sci. océan., n° 32, 8 p.

COULOMBE, F., J.-C.F. BRETHERS, R. BOUCHARD & G. DESROSIERS, 1985. Ségrégation édaphique et bathymétrique chez le crabe des neiges, *Chionoecetes opilio* (O. Fabr.), dans le sud-ouest du golfe du Saint-Laurent. — Can. J. Fish. aquat. Sci., 42, 169-180.

DESJARDINS, C., J.-D. DUTIL & R. GÉLINAS, 1983a. Contamination de l'anguille (*Anguilla rostrata*) du bassin du fleuve Saint-Laurent par le mirex. — Rapp. can. Ind. Sci. halieut. aquat., n° 141, 52 p.

DESJARDINS, C., J.-D. DUTIL & R. GÉLINAS, 1983b. Contamination de l'anguille (*Anguilla rostrata*) du bassin du fleuve Saint-Laurent par les biphényles polychlorés. — Rapp. can. Ind. Sci. halieut. aquat., n° 144, 56 p.

HOOPER, R.G., 1986. A spring breeding migration of the snow crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabr.), into

TABLEAU II

Carapace width of moult instars VII through X for male snow crabs in the southern (Robichaud, 1985) and northern (Dufour, unpubl. observ.) Gulf of Saint Lawrence, and modal sizes of snow crabs from Brochu Beach inferred from Figure 2

Moult instar	Gulf of Saint Lawrence		
	Southern	Northern	Brochu Beach
VII	26.9	28.0	27
VIII	36.9	38.9	40
IX	50.3	51.1	51
X	68.3	67.5	70

- shallow water in Newfoundland. — *Crustaceana*, 50: 257-264.
- ITO, K., 1970. Ecological studies on the edible crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) in the Japan Sea. III. Age and growth as estimated on the basis of the seasonal changes in the carapace width frequencies and the carapace hardness. — *Bull. Japan Sea reg. Fish. Res. Lab.*, 22: 81-116. (Transl. from Japanese by Fish. Res. Board Can., Transl. Ser., no. 1512).
- MARTINEAU, D., P. BÉLAND, C. DESJARDINS & A. LAGACÉ, 1987. Levels of organochlorine chemicals in tissues of Beluga whales (*Delphinapterus leucas*) from the St. Lawrence Estuary, Québec, Canada. — *Archs envir. Contam. Toxicol.*, 16: 137-147.
- MUSIAL, C.J. & J.F. UTHE, 1986. Rapid semimicro method for the determination of polycyclic aromatic hydrocarbons in shellfish by automatic permeation/liquid chromatography. — *J. Ass. off. analyt. Chem.*, 69: 462-466.
- NADEAU, A., C. DESJARDINS & Y. VIGNEAULT, 1984. Teneur en métaux et ions majeurs des chairs de poissons de trente-deux lacs du Québec. — *Rapp. manus. can. sci. halieut. aquat.*, n° 1746, 79 p.
- ROBICHAUD, D.A., 1985. Écologie du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) juvénile au large des côtes nord-ouest du Cap-Breton, et ses interactions avec la morue (*Gadus morhua*) et la raie (*Raja radiata*). — *Mémoire de maîtrise*, Université de Moncton, Moncton, N.-B., 168 p.
- WATSON, J., 1969. Biological investigations on the spider crab *Chionoecetes opilio*. — *Proc. Meet. Atl. Crab Fish. Develop., Can. Fish. Rep.*, 13: 24-27.



**YEARLY VARIATION IN THE FREQUENCY OF PASSAGE OF BELUGA WHALES  
(*DELPHINAPTERUS LEUCAS*)  
AT THE MOUTH OF THE SAGUENAY RIVER, QUÉBEC,  
OVER THE PAST DECADE**

L.M.J. CARON<sup>1</sup>

*Ketos, Groupe de recherche et d'éducation sur les cétacés,  
5155, Westbury, Montréal (Québec) H3W 2W2*

and

D.E. SERGEANT

*325, Main Road  
Hudson (Québec) J0P 1H0*

**Résumé**

Les déplacements des bélugas à l'embouchure du Saguenay ont été étudiés par plusieurs chercheurs au cours de la dernière décennie. Après avoir sélectionné les données comparables de chaque groupe de recherche, une diminution du taux de passage des bélugas de plus de 60 % a été notée pour cette période (de 3,9 bélugas/heure à 1,3 béluga/heure au cours des dernières années). Cette chute s'est produite au cours d'une période relativement courte, soit entre 1982 et 1986, et coïncidait avec une augmentation de l'activité maritime de plaisance dans la région. Sans exclure d'autres facteurs susceptibles d'influencer les bélugas près ou loin du Saguenay, l'hypothèse d'un lien entre la circulation maritime et le passage des bélugas est proposée.

**Abstract**

Movements of belugas through the Saguenay mouth have been monitored by several researchers during the last decade. After selecting comparable data from each research group, a decline in beluga passage rate of more than 60% was noted over this period (from 3.9 belugas/hour to 1.3 belugas/hour in the later years). The decline occurred over a relatively short period, between 1982 and 1986, which coincided with an increase in recreational boat activities in the area. Without excluding other influencing factors inside or outside the Saguenay area, a link between boat traffic and beluga passage is hypothesized.

**Introduction**

The summer distribution of the St. Lawrence beluga population (*Delphinapterus leucas*) is centered at the junction of the Saguenay River and the St. Lawrence Estuary. These whales are a relic, post-glacial population (Sergeant, 1986). To explain their distribution, there is evidence that certain parts of the Saguenay — St. Lawrence confluence, where constant upwelling of nutrient-rich water occurs, are productive areas where belugas regularly feed (Pippard & Malcom, 1978). An unknown

proportion of the beluga population of the St. Lawrence also travels up the Saguenay River to sites, such as Baie Sainte-Marguerite, which are thought to be used as feeding grounds (Laurin, 1982).

The habit of occupying estuaries during the summer months is universal in belugas, but the exact reasons for this remain unclear. Arctic and subarctic estuaries show common characteristics of warmer and fresher waters than surrounding seawater but other features of their morphology, water properties, and level of productivity are extremely varied (Fraker, 1980). The main characteristic of the Saguenay is a thermo-halocline of great intensity separating waters into two layers: a thin superficial layer of warm and nearly fresh

<sup>1</sup> Present address: Institut Maurice-Lamontagne, 850, route de la Mer, C.P. 1000, Mont-Joli (Québec) G5H 3Z4



water, and a thick layer of cold and saline water (Drainville, 1968). As in any estuary, the surface water of the Saguenay is warmer and fresher than that of the adjacent St. Lawrence Estuary.

Because of the frequent use of the Saguenay mouth by belugas, passages in and out of the Saguenay in the summer months have been recorded for several years by many researchers (Laurin, 1982; Pippard, 1985; Sergeant, 1986). The purpose of this paper is to examine if changes in the passage rate of beluga whales have occurred at the mouth of the Saguenay River since research-

ers first started to monitor whale summer movements in this area in 1975, and to examine possible causes for such changes.

**Materials and methods**

Beluga passages through the Saguenay mouth were recorded between the years 1973 and 1987. Laurin's data (1982) covered the years 1973, 1974, and 1975; Pippard & Malcolm (1978) also covered 1975 in addition to 1977; Sergeant and co-workers

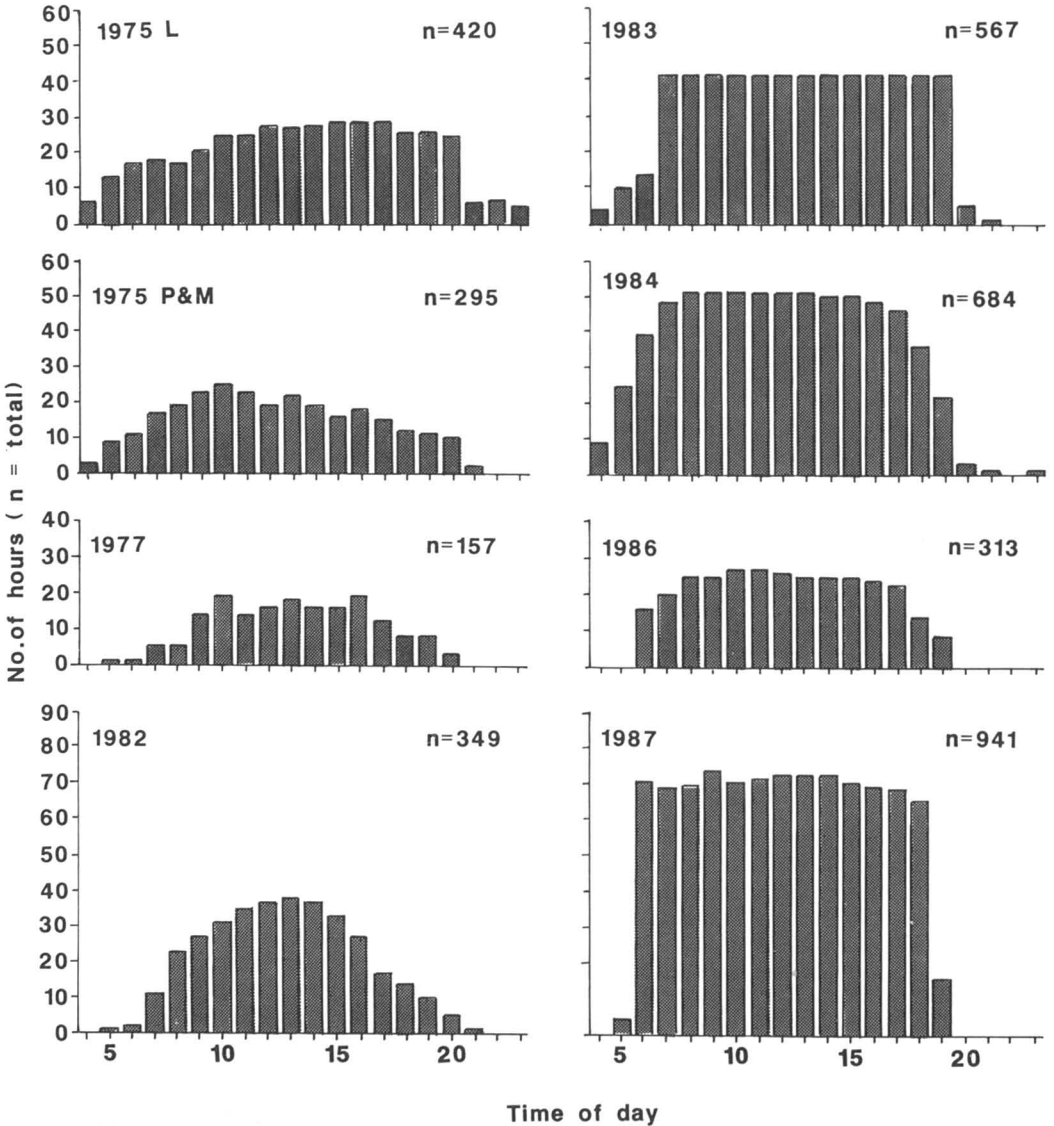


Figure 1. Frequency distribution of observation hours at Pointe Noire from 1975 to 1987. See text for sources of data. Two sets of data were available for 1975: L refers to Laurin (1982) and P & M to Pippard & Malcolm (Pippard, 1985).

monitored belugas in 1982, 1983, and 1984; and naturalists from Ketos, a research and education group, continued the observations in 1986 and 1987. For the years 1982 to 1987, the original data were used, but for the years 1975 and 1977, data from Laurin (1982) and Pippard (1985) were used.

The data acquisition methods in all studies consisted of counting belugas going upstream or downstream from Pointe Noire, an elevated point located on the western shore of the Saguenay River mouth, using binoculars or spotting scopes.

Only observations obtained when observers were constantly monitoring the Saguenay mouth are included in the present paper. Laurin's (1982) data from 1973 and 1974 were not used for the inter-annual comparison of passage rates because of relatively too few total hours of observations. Only data from the months of June, July and August were selected for analysis because these months were the most sampled throughout the observation years. Observation periods in all years covered most daylight hours according to a flexible sched-

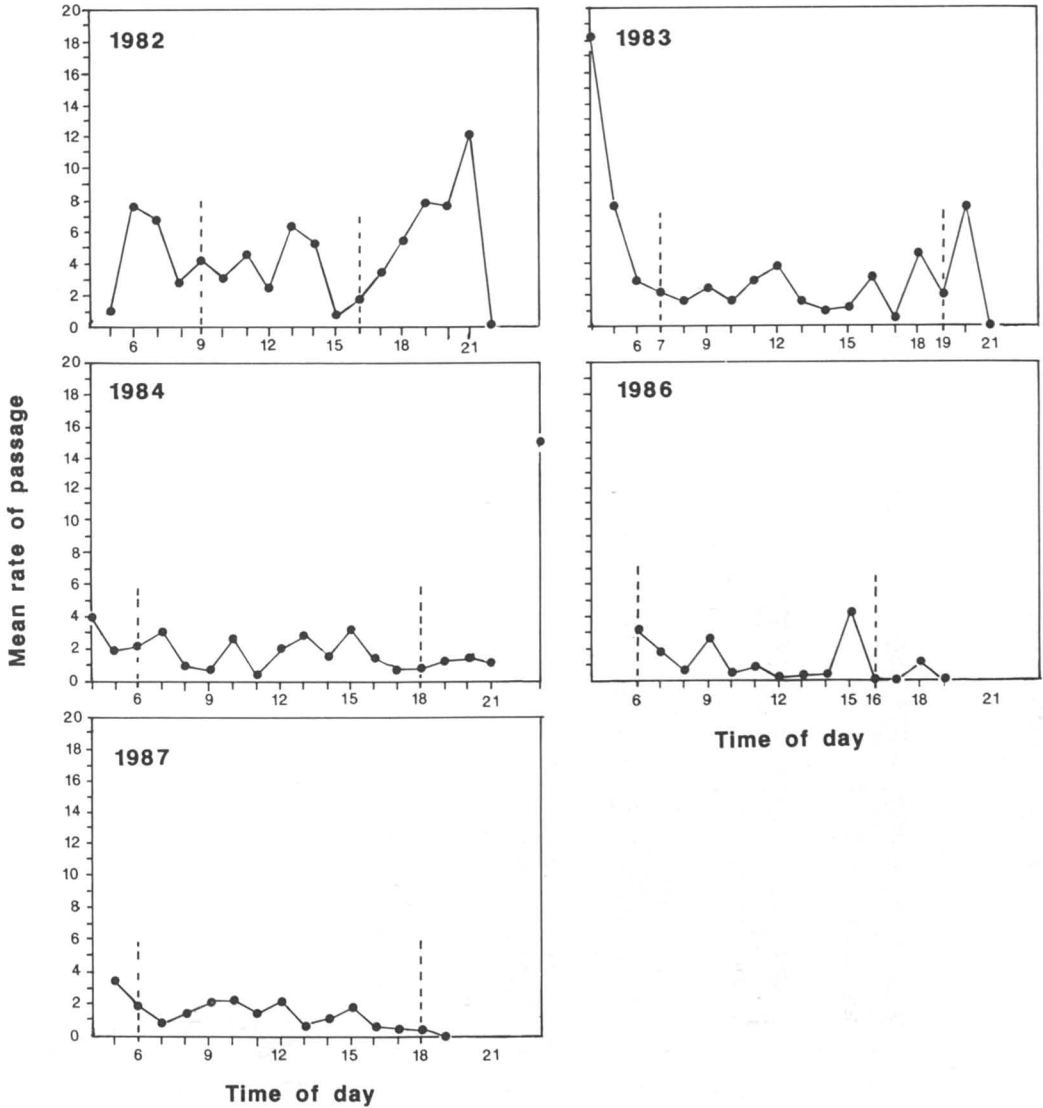


Figure 2. Distribution of beluga passages at the mouth of the Saguenay River over the hours of the day (mean hourly rates) from 1982 to 1987. Vertical dashed lines delimit the most fully represented hours of the day for each year (see Fig. 1).

ule, but observation sessions were never brought about by the presence of whales in the study area. In addition to beluga passages, data from 1982 to 1987 also contain a small proportion of whale movement in Baie Sainte-Catherine, therefore slightly overestimating the Pointe Noire beluga passage rate.

During an observation period, a record was also kept on all types of boat traffic (small motor boat, sailboat, cruise ships, and cargo) passing through the Saguenay Estuary. Data collection on boat traffic started in 1980 (Macfarlane, 1983) and continued in 1984, 1986, and 1987. In 1986, cargo traffic was not recorded, but it represented a very small fraction of total boat traffic. Rates of beluga and boat passages were calculated by summing passages over the number of observation hours involved.

### Results and discussion

The distribution of observation hours by researchers in different years is shown in Figure 1. From 1975 to 1987, the frequency distributions of observation hours were tested for normality and

each was found to be not significantly different from a normal distribution at the 0.001 level of significance (Shapiro-Wilk statistics, all  $W > 0.938$ ; Shapiro and Wilk, 1965). The yearly means of the distributions of observation hours in the day (1975, 12:10; 1977, 13:12; 1982, 12:45; 1983, 12:42; 1984, 11:52; 1986, 12:14; 1987, 12:03) were tested for equality, using a modified *t* test assuming unequal variance (Sokal & Rohlf, 1981, p. 411), and were never found to be significantly different from each other (pairwise comparisons,  $P > 0.05$ ).

The distribution of beluga passages over the hours of the day, represented as mean hourly rates (total number of belugas observed per total number of observation periods of a specific hour) for the years 1982 to 1987 is shown in Figure 2. Access to the original data for those years permitted a more detailed analysis. The standard deviations associated with those means are not shown but they always exceeded the value of the means because of the usually large number of hours with no beluga passages. This representation is meant to show when most of the beluga passages generally occurred during the day. No clear daily pattern of movement can be discerned for most years, except for 1987 where there appears to be a tendency for

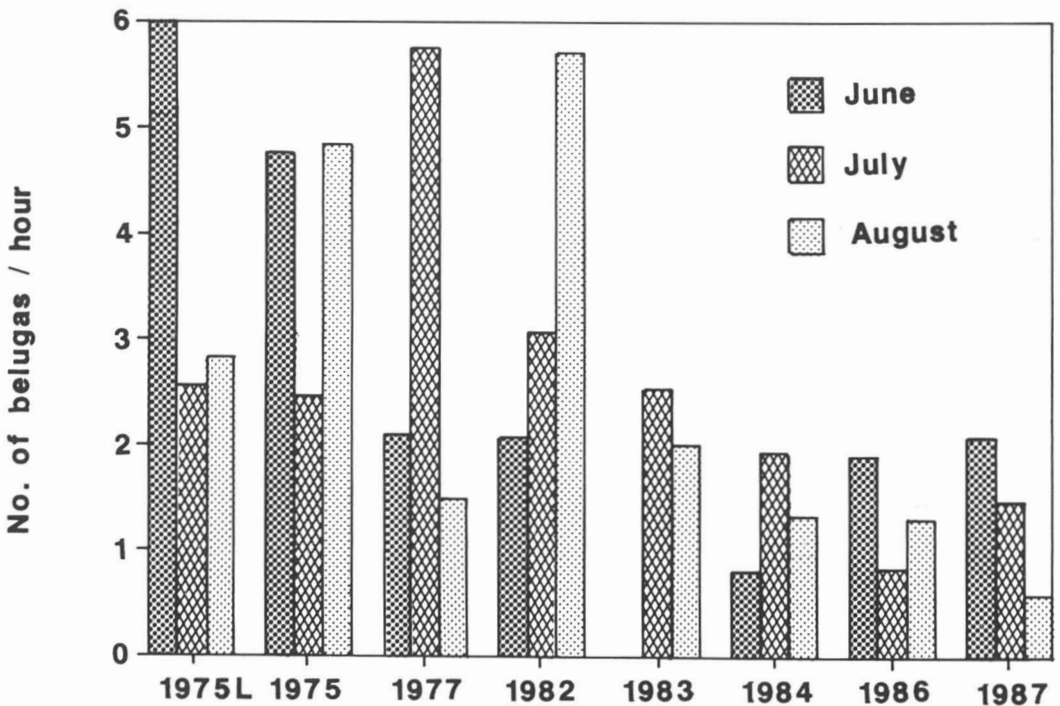


Figure 3. Mean rates of beluga passages at the mouth of the Saguenay River cumulated over each month for June, July and August, for the years 1975 to 1987. For 1975, the histogram marked L is from Laurin's (1982) data, and the other one is from Pippard (1985).

whales to move through the Saguenay mouth more often in the early hours of the day (ca. 2.5 belugas/hour) than in the late hours (ca. 1 beluga/hour). Both Laurin (1982) and Pippard (1985) also reported more beluga movements in the Saguenay mouth during early hours of the day than in afternoons.

Rates of beluga passages were found to vary between the three months of observations of each year, with highest values occurring in either June, July, or August (Fig. 3). Using an overall yearly rate of passage was therefore judged to be more representative of each year than using separate monthly rates, or any other mean values, weekly or daily.

The overall yearly rate of beluga movements is shown in Figure 4. A decline in passage rate can be seen from this figure, and a regression analysis using the 7 yearly rate values [excluding the 1975 value from Laurin's (1982) data] indicate a negative slope from 1975 to 1987 ( $-0.25$ ,  $R^2 = 0.76$ ), significant at the 0.01 level. Figure 4 could also suggest that there was an initial mean beluga passage rate close to 3.9 (mean of 1975 and 1977), and that, since 1982, the rate has gradually decreased and perhaps leveled to a mean value of about 1.3 (mean of 1986 and 1987). Since the submission of this paper, results from the summer of 1988 have become available and they show a mean rate of passage of 0.93 beluga/hour, in accordance with the low figures of the two preceding years.

No obvious explanation can be put forward for this three-fold decrease in beluga passage rate at the Saguenay mouth between 1982 and 1986. A decrease in the total number of belugas of the St. Lawrence Estuary population cannot be ruled out but no significant change here, at least not in the

order of the beluga passage decline, was detected between 1973 and 1985 (Sergeant, 1986; Sergeant & Hoek, 1988).

Among the possible sources of interference with the habits of belugas in this area, boat traffic must be considered. Finley & Davis (1984) reported that belugas in the Arctic reacted strongly to ice-breakers by quickly leaving the area of boat activity. A marina was established in 1980 at Tadoussac, on the shore opposite to Pointe Noire at the Saguenay mouth, and by bringing about a gradual increase in recreational boat activity this could have influenced the habits of belugas. Available data show that monthly boat traffic at the mouth of the Saguenay River in the summer did indeed increase between 1980 and 1987 (Fig. 5). Boat traffic has

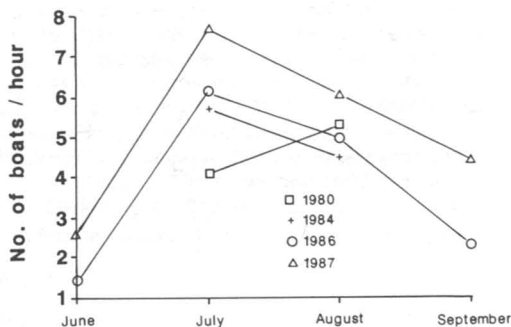


Figure 5. Mean monthly rates of total boat passages (small motor, sail, cruise, and cargo) at the mouth of the Saguenay River, from June to September for the years 1980, 1984, 1986, and 1987. Data for 1980 are from Macfarlane (1983).

also increased in 1988, with rates of 3.4, 9.3 and 6.3 boats/hour for the months of June, July and August respectively. Higher monthly boat traffic rates do not always correspond to lower monthly beluga passage rates for the same year (compare Fig. 3 and Fig. 5). However, there appears to be a significant relationship between the two phenomena over longer, yearly time periods. This by no means proves that an increase in boat traffic has had a negative influence on the habits of belugas, but it does provide a working hypothesis. Continued monitoring of both beluga movements and boat traffic at Pointe Noire over the next few years are thought to be essential because further development of the area, thus increases in boat traffic, are likely to occur.

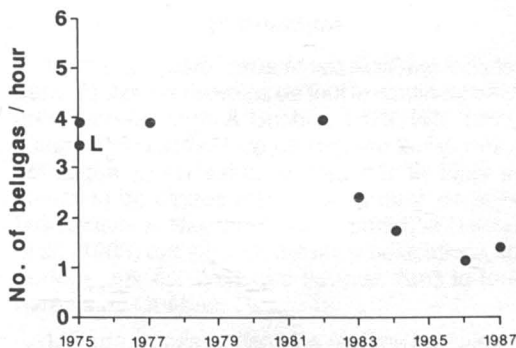


Figure 4. Mean rates of beluga passages at the mouth of the Saguenay River cumulated over each year using the months of June, July and August, from 1975 to 1987. The dot marked L is from Laurin's (1982) data.

#### Acknowledgments

Observers from 1982 to 1984 included D.E. Sergeant, W. Hoek, G. Sleno, and S. Leach of the Arctic Biological

Station (Department of Fisheries and Oceans, Canada), and students J. Ouellette, M.-T. Voutsinos and S. Low, as well as D. Marchessaux (from France) and K. van Waerebeek (from Belgium). Observers in 1986 and 1987 were students and members of the Ketos group: Johanne Décarie, Daniel Gariépy, François Riou, Stéphane Barsalou, France Benoit, Pierre Ramet, Nathalie Desjardins, Jeanne Tremblay, Kim Marneau, Katherine Ouellette, Patricia Lepage, and Annette Bérard visiting from France. Funding of observers in 1986 was provided by the Ministère de l'Environnement du Québec, and in 1987, by Hydro-Québec, Alcan, and Voyageur.

### References

- DRAINVILLE, G., 1968. Le fjord du Saguenay: contribution à l'océanographie. — *Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.)*, 95: 809-955.
- FINLEY, K.J. & R.A. DAVIS, 1984. Reactions of beluga whales and narwhals to ship traffic and ice-breaking along ice edges in the eastern Canadian High Arctic: 1982-84. — Rep. by LGL Limited, King City, Ontario, to Canada Department of Indian Affairs and Northern Development, Ottawa, 42 p. (unpubl.).
- FRAKER, M.A., 1980. Status and harvest of the Mackenzie stock of white whales (*Delphinapterus leucas*). — *Rep. Int. Whal. Commn.*, 30: 451-458.
- LAURIN, J., 1982. Étude écologique et éthologique de la population de belugas (*Delphinapterus leucas*) du Fjord de Saguenay, Québec. — Mémoire M.Sc., Université de Montréal, Montréal, 145 p.
- MACFARLANE, J.A.F., 1983. Reactions of whales to vessel traffic in the lower St. Lawrence estuary, Québec. — Report to Fisheries and Oceans Canada, Arctic biol. Stat., Sainte-Anne-de-Bellevue, Qué., 24 p. (unpubl.).
- PIPPARD, L. & H. MALCOLM, 1978. White whales (*Delphinapterus leucas*): Observations on their distribution, population and critical habitats in the St. Lawrence and Saguenay Rivers. — Dept. of Indian and Northern Affairs, Ottawa, Project no. C-1632, 160 p. (unpubl.).
- PIPPARD, L., 1985. Patterns of movement of the St. Lawrence white whales. Appendices. — Tech. Rep. prepared for Canadian Wildlife Service and Parks Canada, Ottawa, 225 p. (unpubl.).
- SERGEANT, D.E., 1986. Present status of white whales *Delphinapterus leucas* in the St. Lawrence Estuary. — *Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.)*, 113: 61-81.
- SERGEANT, D.E. & W. HOEK, 1988. An update of the status of white whales *Delphinapterus leucas* in the Saint Lawrence Estuary, Canada. — *Biol. Conserv.*, 45: 287-302.
- 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*. — Freeman, San Francisco, 859 p.

# ANALYSE DENDROÉCOLOGIQUE D'UN MILIEU RIVERAIN FRÉQUENTÉ PAR LE CASTOR (*CASTOR CANADENSIS*) AU MONT DU LAC-DES-CYGNES (CHARLEVOIX, QUÉBEC)

G. BORDAGE et L. FILION

Centre d'études nordiques et Département de Géographie  
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4

## Résumé

Le milieu riverain d'un étang de castors (lac Georges) situé près du mont du Lac-des-Cygnés, dans la partie orientale du parc des Grands Jardins (comté de Charlevoix, Québec), a fait l'objet d'une analyse dendroécologique. Il ressort de cette étude que l'extension des coupes est clairement limitée par les accidents topographiques, que l'exploitation est effectuée depuis la rive vers le haut des versants et que les espèces sont exploitées selon un ordre de préférence de la part des castors: d'abord le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.), puis le bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.) et le sorbier d'Amérique (*Sorbus americana* Marsh.). Le patron spatio-temporel d'exploitation s'explique en grande partie par la facilité d'accès au site et de transport des arbres, ainsi que par la disponibilité en tiges de l'espèce préférée. La croissance accélérée des conifères à la suite des éclaircies permet de distinguer deux périodes d'occupation du site par les castors, soit de 1952 à 1962 et de 1972 à 1985. La bordure de cet étang a fait l'objet d'une coupe exhaustive au cours de ces deux périodes d'occupation par le castor, ce qui réduit maintenant le potentiel d'accueil de ce site marginal.

## Abstract

The shores of a small beaver pond (Lake Georges) located in the eastern part of the Grands Jardins Park, close to the Lac-des-Cygnés mountain (Charlevoix, Québec), were dendroecologically analyzed. Our results showed that the extent of clearings was directly controlled by topography. The site exploitation by beaver was initiated near the shore and extended progressively upslope. Aspen (*Populus tremuloides* Michx.), white birch (*Betula papyrifera* Marsh.) and mountain ash (*Sorbus americana* Marsh.) were successively used as preferred feeders. Easy access to sites, facility of transportation of cut trees, and abundance of selected species most likely explained the spatio-temporal pattern of clearings. Two periods of beaver occupation (1952-1962 and 1972-1985) were identified from patterns of tree-ring growth-release recorded by conifers after clearing. During these two periods, trees were intensively used as this marginal site was affected by clear-cutting, thus reducing greatly its potential for further occupation.

## Introduction

Le castor (*Castor canadensis* Kuhl) est répandu dans les milieux riverains de tout le continent nord-américain (Jenkins & Busher, 1979; Hill, 1982). L'impact de l'activité de ce rongeur sur le milieu aquatique et terrestre, surtout par le biais de l'érection de digues, est reconnu dans de nombreux travaux. Naiman & Melillo (1984) et Naiman *et al.* (1986) ont ainsi étudié les modifications apportées aux écosystèmes fluviaux dans la forêt boréale du Québec.

L'étude du castor dans les régions boréales et subarctiques a permis d'effectuer des comparaisons utiles quant à son comportement et ses habitudes alimentaires dans les régions froides comparativement aux régions tempérées et

chaudes (Hill, 1982). Ces comparaisons ont trait, par exemple, aux mouvements restreints de l'animal, dans le temps et dans l'espace, pendant la période d'englacement des lacs et des cours d'eau (Hodgdon, 1978), à la modification de son rythme circadien d'activités en vue d'effectuer une économie d'énergie en hiver (Bovet & Oertli, 1974; Potvin & Bovet, 1975) et à ses habitudes alimentaires (Aleksiuk, 1970; Northcott, 1971; Jenkins, 1974, 1975, 1980).

Les populations ligneuses exploitées par le castor ont fait l'objet d'études spécifiques (Jenkins 1975, 1980; Pinkowski, 1983; McGinley & Whitham, 1985), surtout dans le but d'évaluer le comportement de l'animal dans ses activités reliées à l'exploitation du milieu. Des observations directes sur les parterres de coupe permettent ainsi d'étu-

dier les critères de sélection des tiges en fonction de leur diamètre, de la distance par rapport à la rive ou de l'espèce. C'est dans cette perspective qu'a été entreprise cette étude dendroécologique au lac Georges, situé dans la partie est du parc des Grands Jardins, comté de Charlevoix, à proximité du mont du Lac-des-Cygnés (fig. 1). Ce lac est en réalité un étang créé par suite de l'érection de deux digues par les castors (fig. 5). Les objectifs poursuivis dans ce travail sont: (1) de dater les périodes d'occupation du site par le castor, au moyen de l'analyse dendrochronologique des conifères ayant échappé à la coupe, (2) de situer les activités de coupe dans un cadre spatio-temporel et (3) d'identifier, le cas échéant, un ordre de priorité dans le choix des espèces et des sites exploités.

### Région d'étude

L'aire d'étude est située à une altitude de 790 mètres, alors que les sommets avoisinants atteignent une altitude d'environ 1000 m. D'après les études climatiques (Ferland & Gagnon, 1967; Wilson, 1971), la moyenne annuelle de la température de l'air est légèrement inférieure à 0°C, ce qui explique en partie la présence et le maintien sur ces sommets de l'îlot de pergélisol le plus méridional du Québec (Payette, 1984). La végétation, plutôt clairsemée sur les hauteurs et constituée de forêts de transition à moins de 800 mètres, s'est installée après le passage d'un feu en 1915 (Dion, 1986). L'installation difficile des espèces arborescentes après feu témoigne de conditions cli-

matiques limitatives, d'ailleurs accentuées par l'ouverture du couvert végétal après une telle perturbation. L'altitude à laquelle se trouve le lac Georges correspond à la limite de l'étage montagnard, représenté dans la région par la sapinière à bouleau blanc. Quelques peuplements conifériens ont été épargnés du feu, surtout près des plans d'eau ou dans les dépressions plus humides. Les groupements forestiers de transition sont dominés par le bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.) et le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.). Le bouleau apparaît sous forme d'arbre jusqu'à une altitude de 850 m, mais le peuplier ne dépasse guère les 790 m, soit l'altitude du lac Georges. Au delà de la limite de la forêt continue, soit dans les étages subalpin et alpin, les deux espèces apparaissent sous forme prostrée et elles sont accompagnées de l'épinette noire [*Picea mariana* (Mill.) BSP.] et du sapin baumier [*Abies balsamea* (L.) Mill.] qui adoptent des formes de croissance variées en fonction de leur situation écologique.

Autour du lac Georges, les pentes sont relativement fortes, surtout des côtés nord et ouest où une falaise rocheuse a limité les activités de coupe par le castor. Le secteur est a été épargné puisqu'il est occupé par la sapinière qui a été partiellement ennoyée à la suite de la construction des digues et de la hausse du niveau du lac. Ces peuplements conifériens ont aussi été décimés par une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette durant la décennie '70. Au total, une surface de 14 900 m<sup>2</sup> a fait l'objet d'une exploitation par le castor autour du lac Georges, ce qui exclut la partie submergée

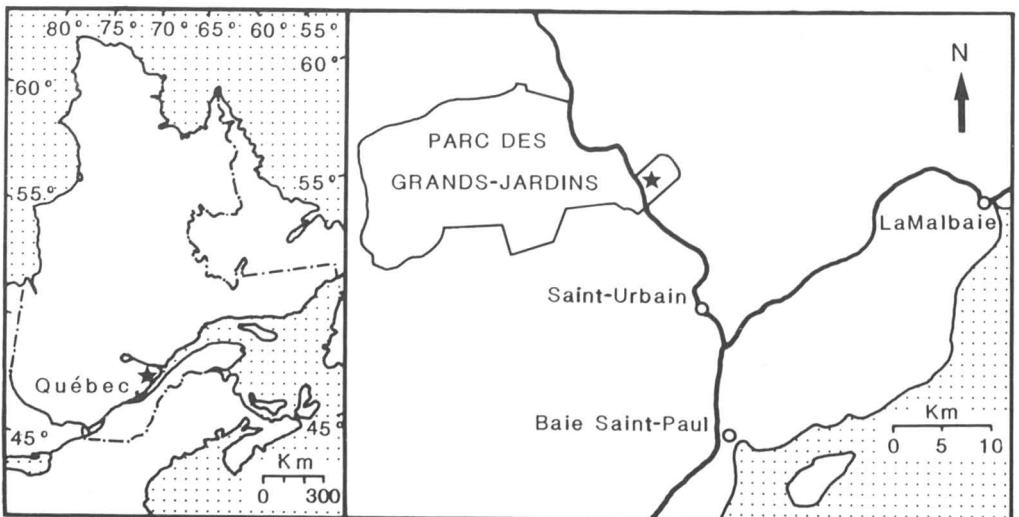


Figure 1. Localisation de la région d'étude. L'étoile donne la localisation approximative du mont du Lac-des-Cygnés et du site d'étude, à l'extrémité orientale du parc des Grands-Jardins.



qui a pu faire l'objet d'une exploitation avant la hausse du niveau du lac.

## Méthodes

### CARTOGRAPHIE ET DESCRIPTION DES SOUCHES

Sur le terrain, tous les arbres vivants (conifères) au sein des parterres de coupe et toutes les souches ont été systématiquement cartographiés sur un canevas à l'échelle du 1:500. Pour ce faire, l'aire d'étude a été subdivisée en quatre secteurs en considérant la composition du couvert végétal et la topographie (fig. 5). Le secteur nord comprend une bande d'une vingtaine de mètres de largeur située entre le lac et un escarpement rocheux. On y trouve une hutte, comme dans le secteur ouest qui lui aussi est délimité par un talus de moindre amplitude. Le secteur sud, nettement plus restreint que les autres et de pente nulle, est en partie submergé et sillonné de nombreux canaux que le castor entretient pour avoir accès aux arbres situés en amont de la zone riveraine herbeuse. Le secteur sud-est est plus vaste que les précédents et il s'étend sur une distance de 90 mètres par rapport à la rive. Chacun des secteurs a été quadrillé en disposant un réseau de cordes sur le terrain, suivant une maille d'un mètre. Au total, 965 souches et arbres ont été localisés de façon précise, ce qui inclut les 85 individus, vivants ou morts, que le castor n'a pas complètement abattus.

Les souches ont été identifiées à l'espèce à partir des caractéristiques de l'écorce résiduelle. En l'absence d'écorce, notamment pour certaines souches de bouleau blanc et de sorbier (*Sorbus americana* Marsh.), il a fallu s'en remettre à des critères morphologiques (forme en bouquet chez le sorbier) ou à la taille des souches, ou encore au contexte immédiat dans lequel se trouvait la souche (espèce voisine dominante) pour déterminer l'espèce d'arbre en présence.

Le diamètre des souches a été mesuré à la base de l'entaille faite par le castor (fig. 2). La hauteur de coupe correspond à la distance entre la base de l'entaille et la surface du sol du côté amont, soit vers le haut de la pente où le castor effectue le plus gros du travail.

### DATATION DES COUPES ET PÉRIODES DE FRÉQUENTATION PAR LE CASTOR

La datation des coupes a été effectuée grâce à l'interprétation du patron de croissance des conifères dégagés par l'éclaircie (fig. 3), comme l'ont fait récemment Delwaide & Filion (1987, 1988) dans une étude des coupes dans quelques pessières à lichens du Québec subarctique. Une quarantaine d'individus ont été échantillonnés à 30 cm de la surface du sol à l'aide d'une sonde de

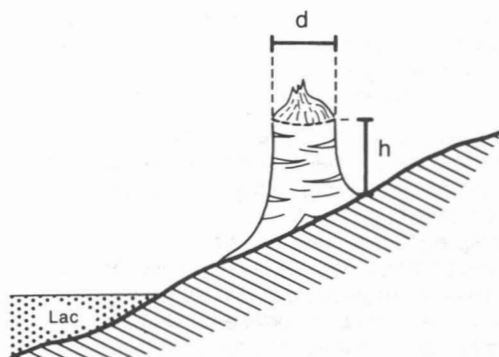


Figure 2. Forme typique d'une souche après une coupe par le castor. L'extrémité se présente en forme de cône asymétrique car l'animal effectue le plus gros du travail du côté amont, soit vers le haut de la pente ( $d$  = diamètre de la souche,  $h$  = hauteur de coupe).

Pressler. Les anneaux de croissance ont été datés (le dernier cerne annuel formé était celui de 1985) et leur largeur a été mesurée à l'aide d'un micromètre Henson (précision de 0,01 mm). Seuls les individus montrant une augmentation importante de la croissance radiale ont été retenus, soit 21 sapins baumiers et 2 épinettes noires. L'année de la coupe est celle qui précède la reprise de croissance, car l'abattage des arbres par le castor se fait essentiellement à l'automne. Il a été impossible de déterminer l'âge de la coupe par l'interdatation dendrochronologique des souches avec des arbres vivants dans le secteur. Cela tient à l'état de dégradation avancée de nombreuses souches, le jeune âge de plusieurs arbres au moment de la coupe et la faible variabilité inter-annuelle des cernes chez ces espèces héliophiles à croissance rapide. Les huttes et les digues n'ont pu être datées précisément à cause de la petite dimension des

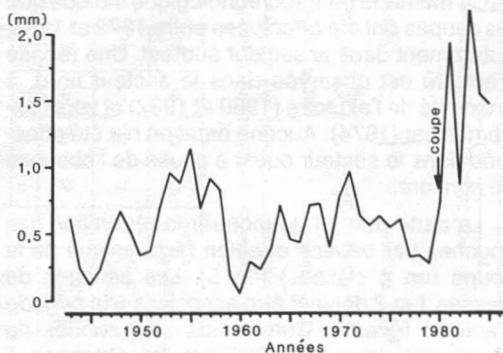


Figure 3. Largeur des cernes de croissance d'une épinette noire montrant une reprise après une coupe effectuée en 1980.



tiges ayant servi à leur construction, mais un âge relatif est suggéré en considérant l'état de décomposition des fragments de bois et la présence/absence d'écorce.

Sans être datées avec précision, les souches ont quand même fait l'objet d'une classification sur le terrain (4 classes) à l'aide d'indices permettant d'estimer l'âge relatif des coupes. La classe 1 comprend les jeunes souches (coupe d'un ou de 2 ans). La fraîcheur de la coupe est déduite de la teinte encore jaunâtre du bois, souvent par la présence de sève à la surface de l'entaille et par la présence de copeaux de bois au pied de la souche. La classe 2 regroupe les souches un peu plus vieilles dont le bois est grisâtre et qui ont encore leur écorce. Les souches appartenant à la classe 3 sont généralement sèches, partiellement ou totalement dépourvues de leur écorce et elles résistent à la pression du pied. Les souches de classe 4 sont dans un état de décomposition avancée et elles ne résistent guère au coup de pied. Il convient de noter que chez le peuplier faux-tremble, les souches de classe 4 ont encore leur écorce.

## Résultats

### DATATION DES COUPES ET DES CONSTRUCTIONS

Les 23 années de coupe obtenues par l'analyse dendrochronologique des conifères révèlent deux périodes d'activité, soit de 1953 à 1962 et de 1972 à 1983 (fig. 4). Une visite subséquente sur le terrain permet d'étendre cette dernière période jusqu'en 1985.

Les 23 années ont été reportées sur la carte montrant la distribution des souches sur le site étudié (fig. 5). Toutes les années de coupe antérieures à 1962 ont été obtenues dans la frange nord-ouest du lac, soit à proximité des digues et de la hutte du secteur nord. Ailleurs, la datation par la méthode dendrochronologique indique que les coupes ont été effectuées entre 1972 et 1983, notamment dans le secteur sud-est. Une reprise d'activité est observée dans le secteur nord, à proximité de l'exutoire (1980 et 1982) et vers l'extrémité est (1974). Aucune datation n'a été effectuée dans le secteur ouest à cause de l'absence de conifères.

La carte permet de montrer la répartition des souches par espèce et selon l'âge estimé de la coupe (en 4 classes) (fig. 5). Les souches de classes 1 et 2 doivent être associées à la période d'activité récente. Comme les cinq années de coupe antérieures à 1962 ont été obtenues à proximité de souches de classe 3, les deux dernières classes (3 et 4) devraient correspondre à la période d'occupation la plus ancienne. L'en-

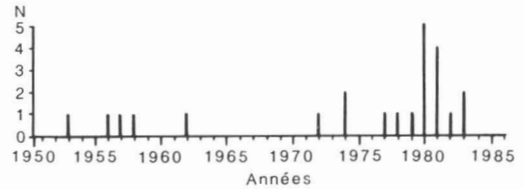


Figure 4. Histogramme montrant les années de coupe obtenues à partir de l'analyse dendrochronologique des conifères dégagés lors des éclaircies.

semble des données représentées sur la carte permet d'effectuer une analyse spatio-temporelle de l'utilisation du milieu par le castor. Dans le secteur nord, la limite distale des parterres de coupe correspond à un escarpement rocheux. La même situation prévaut dans le secteur ouest bien que l'accident topographique soit de moindre importance. Les micro-falaises limitent localement les activités de coupe dans le secteur sud-est de même que les chaos de blocs d'éboulis dans le secteur nord. Au contraire, la topographie peu accidentée et la pente relativement faible dans le secteur sud-est ont permis des activités de coupe sur une distance de 90 m par rapport à la rive du lac.

Le secteur nord comprend la plus forte proportion (56 %) de vieilles souches (classes 3 et 4). La moitié des très vieilles souches (classe 4) sont d'ailleurs des souches de peupliers faux-trembles (15 individus) qui étaient là en plus grand nombre qu'ailleurs. Dans ce secteur, l'essentiel de l'exploitation remonterait à la première période d'occupation, abstraction faite des quelques bouleaux blancs et sorbiers d'Amérique situés vers le haut de la pente qui ont été coupés plus récemment. Ce secteur est relativement facile d'accès et la pente modérée permet d'acheminer facilement les troncs vers le lac. Le secteur sud était composé exclusivement de bouleaux blancs. Il a surtout été exploité lors de la première période d'occupation par le castor (74 % des souches de classes 3 et 4). La coupe hâtive pourrait s'expliquer par la submersion partielle de cette zone qui facilite l'accès aux arbres et le transport par voie d'eau. Le secteur ouest, bien que facile d'accès, a fait l'objet d'une coupe plus récente que les deux autres secteurs. Cette situation est sans doute attribuable à l'abondance du sorbier d'Amérique dans ce secteur (47 % des individus). Toutefois, les bouleaux blancs situés à proximité de la rive ont vraisemblablement été coupés lors de la première période d'occupation. Le secteur sud-est (le plus étendu) est celui qui a fait l'objet de l'exploitation la plus récente. Il ne comporte que deux souches de classe 4 et il était composé en grande partie de bouleaux blancs (84 % des individus).

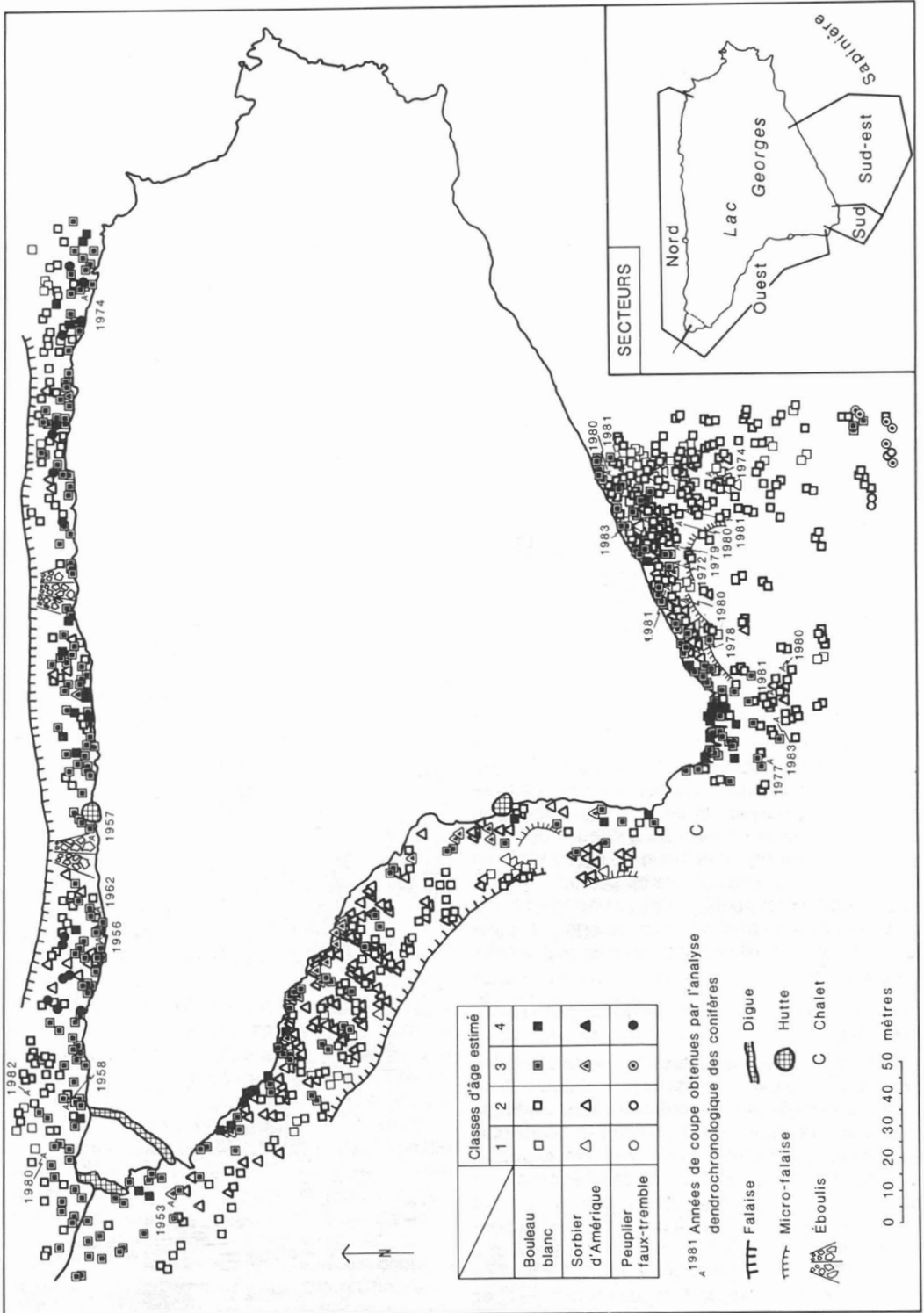


Figure 5. Répartition des souches par espèce et par classe d'âge estimé sur le site d'étude. Les années de coupe obtenues par l'analyse dendrochronologique des conifères sont indiquées ainsi que la position des digues et des huttes construites par les castors.

En général, l'âge des souches diminue à mesure que l'on s'éloigne de la rive, les souches de classes 3 et 4 étant situées à moins de 20 mètres de la ligne de rivage. Une exception mérite toutefois d'être rapportée, soit la présence de vieilles souches (classe 3) de peupliers faux-trembles à la limite distale du parterre de coupe dans le secteur sud-est. Ces peupliers ont donc été repérés par le castor et coupés avant le bouleau blanc et le sorbier, malgré leur distance par rapport à la rive. L'intensité de coupe diminue aussi avec l'éloignement du lac, ce qui tend à démontrer un gradient d'utilisation depuis la rive vers le haut des versants. Une dernière observation concerne la présence de nombreux arbres que le castor a commencé à entailler et qu'il a abandonnés sans mettre un terme à son ouvrage. Quarante-vingt-cinq des 965 arbres et souches cartographiés, soit près de 9 % du total, sont en fait des individus qui n'ont pas été complètement coupés.

Dans l'ensemble, il ressort que l'extension des coupes est clairement limitée par les accidents topographiques, que le peuplier faux-tremble est d'abord exploité, puis le bouleau blanc et le sorbier, que les secteurs nord et sud ont été exploités les premiers et que la proportion de vieilles souches (classes 3 et 4) est plus grande près de la rive du lac. Le castor se dirigerait en premier lieu là où les obstacles au transport du bois sont minimums et aux endroits où l'espèce préférée est la plus abondante.

Les constructions (huttes et digues) n'ont pu faire l'objet d'une datation absolue par l'analyse dendrochronologique; toutefois la digue située en aval (ouest) et la cabane du secteur nord sont vraisemblablement plus anciennes que la digue amont (est) et que la cabane du secteur ouest, à en juger par l'état de dégradation des tiges ayant servi à leur érection. Il convient de signaler l'existence d'une dénivellation d'environ un mètre entre les deux digues.

CARACTÉRISTIQUES DES POPULATIONS FORESTIÈRES AFFECTÉES

La figure 6 montre l'abondance relative des souches par espèce et par classe d'âge estimé pour l'ensemble des secteurs. Il ressort que les souches des peupliers faux-trembles sont plus anciennes que celles des deux autres espèces. En effet, 50 % des souches de cette espèce sont de classe 4 et aucune souche de classe 1 n'a été observée. Chez les deux autres espèces, l'abondance combinée des souches de classes 2 et 3 est à peu près équivalente (85-90 %) mais aucune souche ancienne (classe 4) n'a été observée chez le sorbier d'Amérique.

La figure 7 montre la fréquence absolue des souches par classe d'âge estimé et par classe de

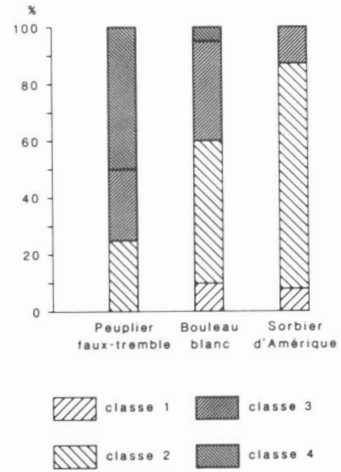


Figure 6. Abondance relative des souches par espèce et par classe d'âge estimé.

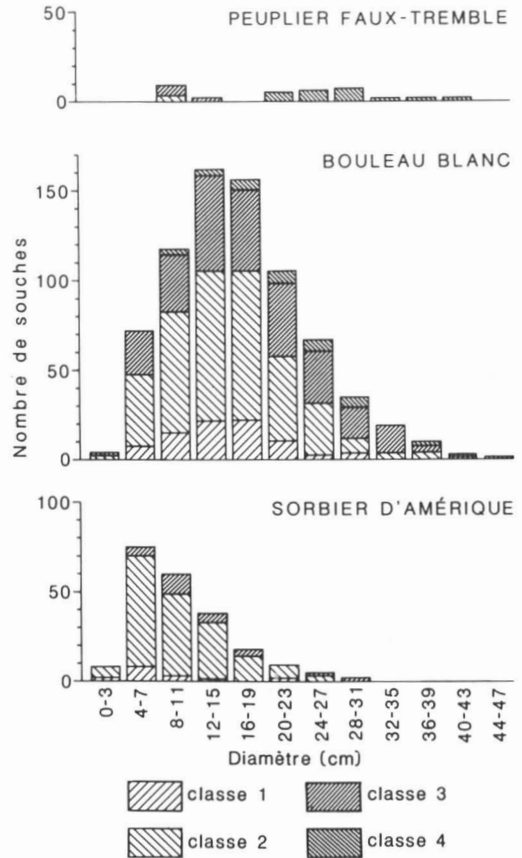


Figure 7. Fréquence absolue des souches de chaque espèce par classe de diamètre et par classe d'âge estimé.

diamètre pour chacune des espèces. Les peupliers avaient un diamètre relativement grand au moment de la coupe, soit de 21 cm en moyenne, alors que le diamètre moyen des bouleaux blancs et des sorbiers était respectivement de 16,7 cm et de 10 cm. La classe modale est de 12-15 cm pour le bouleau blanc et de 4-7 cm pour le sorbier. Les histogrammes du bouleau et du sorbier montrent que les arbres de petit diamètre (< 4 cm) sont peu utilisés, mais il faut entrevoir la possibilité que les souches de petite dimension se décomposent rapidement.

### Discussion et conclusion

Les résultats obtenus indiquent un certain ordre de priorité dans la mise en chantier des peuplements forestiers par le castor. La facilité de transport semble d'abord conditionner le choix des arbres à abattre et expliquerait le gradient d'utilisation, depuis la rive vers le haut des versants, observé dans tous les secteurs, ce qui rejoint les résultats obtenus par Banville (1977) dans la région de la rivière Eastmain (Territoire-du-Nouveau-Québec). La majorité des souches de classes 3 et 4 sont en effet retrouvées en bordure du lac. Le castor peut aménager des canaux dans la zone riveraine; il peut ainsi atteindre des arbres éloignés de la rive et les transporter ensuite à la surface du lac vers les sites d'utilisation. C'est ce qu'il a fait dans le secteur sud de l'étang étudié qui a vraisemblablement été exploité lors de la première période d'occupation.

La préférence pour certaines espèces d'arbres intervient aussi dans le choix des arbres à abattre et des parterres de coupe. Le secteur nord a été exploité le premier à cause de l'abondance de peupliers faux-trembles. D'après Drolet (1965), le castor couperait d'abord les espèces préférées dans une forêt mélangée pour revenir plus tard aux autres espèces. Cela se vérifie dans le secteur sud-est où il a d'abord coupé les peupliers faux-trembles malgré leur distance de la rive. Dans le secteur ouest pourtant dominé par le sorbier, son choix s'est d'abord porté sur le bouleau blanc. Considérant les trois espèces exploitées au lac Georges, il y a tout lieu de croire que le castor a une nette préférence pour le peuplier faux-tremble et qu'il exploitera ensuite le bouleau blanc et enfin le sorbier. Cette préférence pour le genre *Populus* est connue (Jenkins & Busher, 1979) et elle a été démontrée dans plusieurs travaux (Hall, 1960; Jenkins, 1974). Le castor peut toutefois occuper un site malgré l'absence de peupliers (Chabreck, 1958; Aleksiuik, 1970; Jenkins, 1975), ce qui a dû être le cas au début de la seconde période d'utilisation car les souches de peupliers sont les plus vieilles.

Le territoire d'exploitation étant limité spatialement par la présence d'accidents topographiques majeurs et la présence de peuplements indésirables vers l'est (sapinière), il a fait l'objet d'une coupe à blanc. Il a donc été impossible d'analyser la sélection des individus sur la base du diamètre des tiges comme l'a fait Jenkins (1975) dans le Massachusetts. Certains travaux ont toutefois permis de montrer que le castor avait une préférence pour les individus de taille moyenne (8 à 15 cm) (Stegeman, 1954; Drolet, 1965). De ce point de vue, le site était attrayant puisque le diamètre moyen des bouleaux et des sorbiers abattus était respectivement de 16 et de 10 cm.

La datation des coupes dans le territoire étudié montre-t-elle une période d'occupation continue depuis au moins 1953 ou l'existence de deux périodes d'occupation distinctes entrecoupées d'une période d'abandon d'une dizaine d'années? En d'autres mots, le défaut de coupe entre 1963 et 1971 est-il réel ou factice et dû à l'absence de conifères dans le secteur alors exploité? L'état de décomposition des fragments de bois ayant servi à l'érection des digues et des cabanes suggère l'existence de deux périodes d'occupation distinctes. À en juger par la présence d'écorce et l'état de conservation des fragments de tiges, la digue amont et la cabane du secteur ouest seraient plus récentes. Cet âge relatif des constructions concorderait avec la chronologie des coupes que nous avons pu établir, le secteur nord ayant été exploité le premier et les secteurs ouest et sud-est les derniers. Nous n'avons aucune indication quant à l'utilisation simultanée des deux cabanes et à l'entretien des deux digues durant la seconde période d'occupation. Par ailleurs, il est difficile de cerner l'influence qu'a pu avoir la hausse de niveau de l'étang par suite de l'érection de la deuxième digue sur le choix des parterres de coupe, mais il est possible que cette hausse explique la reprise récente de coupe dans le secteur nord-ouest, vers le haut de la pente.

En l'absence de piégeage, il semble que la période d'occupation d'un site soit en moyenne de 10 à 12 ans. La durée des deux périodes d'occupation déterminée par la dendrochronologie (fig. 4) et par des observations directes sur le terrain (1985) correspond à peu près à cet intervalle de temps (1952-1962 et 1972-1985).

Dans la région du mont du Lac-des-Cygnés, les forêts sont issues d'un feu survenu en 1915 (Dion, 1986). Sans connaître le délai de colonisation après feu, on peut estimer que ces peuplements avaient une quarantaine d'années au moment de la première période d'occupation, soit entre 1953 et 1962, ce qui assurait une biomasse forestière suffisante pour permettre l'installation d'une colo-

nie de castors. Le maintien de forêts de transition autour du lac Georges est ainsi assuré par la présence du castor qui entretient le milieu forestier par des occupations répétées du même site (Ives, 1942; Lawrence, 1952). La colonie qui a réoccupé le site en 1972 disposait d'assez de nourriture pour s'y installer car certains secteurs (sud-est et ouest) avaient été peu exploités au cours de la première période d'occupation. Toutefois, il n'est pas évident que le site offrira à court terme le même potentiel d'accueil. Le bouleau blanc et surtout le peuplier faux-tremble atteignent au lac Georges leur limite altitudinale de distribution sous forme d'arbres. Au-dessus de cette altitude, les deux espèces n'apparaissent que sous forme prostrée. La dynamique migratoire du castor dont l'habitat dépend en grande partie de perturbations comme les feux mériterait une attention particulière, surtout dans les sites marginaux d'altitude qui sont vraisemblablement occupés de manière très sporadique.

### Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier Claudine Dufresnes, Johanne Prémont et Anne Vallée pour leur aide dévouée sur le terrain. L'analyse des cernes de croissance des arbres a été effectuée au Laboratoire de dendrochronologie du Centre d'études nordiques. Nous remercions enfin Marc Labrosse pour la réalisation des figures.

### Références

- ALEKSIUK, M., 1970. The seasonal food regime of arctic beavers. — *Ecology*, 51: 264-270.
- BANVILLE, D., 1977. Étude de la qualité de l'habitat à castor au sud de la rivière Eastmain, juillet 1977. — Rapport remis au ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche, Québec, 29 p.
- BOVET, J. & E. F. OERTLI, 1974. Free running circadian activity rhythms in free-living beaver. — *J. comp. Physiol.*, 92: 1-10.
- CHABRECK, R. H., 1958. Beaver-forest relationships in St. Tammany Parish, Louisiana. — *J. Wildl. Mgmt.*, 22: 179-183.
- DELWAIDE, A. & L. FILION, 1987. Coupes forestières effectuées par les Indiens et par la Compagnie de la Baie d'Hudson à Poste-de-la-Baleine, Québec subarctique. — *Géogr. phys. Quat.*, 41: 87-96.
- DELWAIDE, A. & L. FILION, 1988. Coupes forestières et croissance des conifères dans les pessières à lichens, Poste-de-la-Baleine, Québec subarctique. — *Can. J. Bot.*, 66: 1013-1020.
- DION, L., 1986. La dynamique forestière des hauts sommets de Saint-Urbain (Charlevoix). — Mémoire de maîtrise, Université Laval, Québec, 109 p.
- DROLET, C. A., 1965. Contribution à l'étude du castor à la baie James. — Thèse M.Sc., Université Laval, Québec, 136 p.
- FERLAND, M. G. & R. M. GAGNON, 1967. Climat du Québec méridional. — Ministère des Richesses naturelles, Québec, 93 p.
- HALL, J. G., 1960. Willow and aspen in the ecology of beaver of Sagehen Creek, California. — *Ecology*, 41: 484-494.
- HILL, E. P., 1982. Beaver. — Pages 256-281 in J. A. Chapman & G. A. Feldhamer (ed.) *Wild mammals of North America: Biology, management, and economics*. The John Hopkins University Press, Baltimore, 1147 p.
- HODGDON, H. E., 1978. Social dynamics and behavior within an unexploited beaver (*Castor canadensis*) population. — Ph.D. Thesis, Univ. Massachusetts, Amherst, 292 p.
- IVES, R. L., 1942. The beaver-meadow complex. — *J. Geomorph.*, 5: 191-203.
- JENKINS, S. H., 1974. Food selection by beavers. — Ph.D. Thesis, Harvard University, Cambridge, 165 p.
- JENKINS, S. H., 1975. Food selection by beavers. A multidimensional contingency table analysis. — *Oecologia*, 21: 157-173.
- JENKINS, S. H., 1980. A size-distance relation in food selection by beavers. — *Ecology*, 61: 740-746.
- JENKINS, S. H., & P. E. BUSHNER, 1979. *Castor canadensis*. — *Mamm. Species*, 120: 1-8.
- LAWRENCE, W. H., 1952. Evidence of the Age of Beaver Ponds. — *J. Wildl. Mgmt.*, 16: 69-79.
- MCGINLEY, M. A. & T. G. WHITHAM, 1985. Central place foraging by beavers (*Castor canadensis*): a test of foraging predictions and the impact of selective feeding on the growth of cottonwood (*Populus fremontii*). — *Oecologia*, 66: 558-562.
- NAIMAN, R. J. & J. M. MELILLO, 1984. Nitrogen budget of a subarctic stream altered by beaver (*Castor canadensis*). — *Oecologia*, 62: 150-155.
- NAIMAN, R. J., J. M. MELILLO & J. E. HOBBIE, 1986. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*). — *Ecology*, 67: 1254-1269.
- NORTHCOTT, T. H., 1971. Feeding habits of beaver in Newfoundland. — *Oikos*, 22: 407-410.
- PAYETTE, S., 1984. Un îlot de pergélisol sur les hauts sommets de Charlevoix, Québec. — *Géogr. phys. Quat.*, 38: 305-307.
- PINKOWSKI, B., 1983. Foraging behavior of beavers (*Castor canadensis*) in North Dakota. — *J. Mammal.*, 64: 312-314.
- POTVIN, C. L. & J. BOVET., 1975. Annual cycle of patterns of activity rhythms in beaver colonies (*Castor canadensis*). — *J. comp. Physiol.*, 98: 243-256.
- STEGEMAN, L. C., 1954. The production of aspen and its utilisation by beaver in the Huntington Forest. — *J. Wildl. Mgmt.*, 18: 348-357.
- WILSON, C. V., 1971. Le climat du Québec, 1<sup>ère</sup> partie, Atlas climatique. — Service météorologique du Canada, Ottawa.

## EXTENSION DE LA RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DE *SETARIA FABERII* AU QUÉBEC<sup>1</sup>

D. DOYON, C. J. BOUCHARD et R. NÉRON

Service de recherche en phytotechnie de Québec  
Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec  
2700, rue Einstein, Sainte-Foy (Québec) G1P 3W8

### Résumé

La sétaire géante (*Setaria faberii* Herrm.) est une espèce introduite, observée pour la première fois au Québec en 1975. Durant l'inventaire des mauvaises herbes réalisé entre 1980 et 1984, la plante a été retrouvée dans une dizaine de stations en bordure de champs cultivés, de routes et de voies ferrées ainsi que sur des terrains industriels et portuaires. Des herborisations et des observations récentes effectuées dans la plaine du Saint-Laurent au sud de la ville de Québec ont permis de repérer 51 champs de maïs-grain infestés de sétaire géante, dont près des deux tiers de façon importante. L'espèce se rencontre aujourd'hui dans 32 localités dont 20 ont été découvertes en 1986 et 1987.

### Abstract

Giant foxtail, *Setaria faberii* Herrm., is an introduced plant species that was found for the first time in Québec in 1975. During Québec Weed Surveys between 1980 and 1984, giant foxtail was observed at ten stations on borders of cultivated fields, near roadsides and railroads, in harbours and on industrial lots. Field observations and specimen collections made recently in the St. Lawrence lowlands south of Québec City led to localization of 51 grain-corn fields with giant foxtail occurrence. About two thirds of those fields were heavily infested with this species. Giant foxtail is at present known from 32 Québec localities, 20 of which were found in 1986 and 1987.

### Introduction

La sétaire géante (*Setaria faberii* Herrm.) est une graminée annuelle découverte en Amérique du Nord dans les environs de la ville de New-York vers 1920 (Fairbrothers, 1959). Introduite de Chine selon Fernald (1944), elle serait arrivée aux États-Unis à l'état de graines présentes dans de la semence de millet (Rominger, 1962). Avant que Fernald (1944) ne reconnaisse *Setaria faberii*, la taille élevée et la panicule arquée de cette espèce la rapprochait de *S. magna* Griseb., une espèce indigène de la plaine côtière des États-Unis. Mais le plus souvent elle était confondue avec la sétaire verte [*S. viridis* (L.) Beauv.]. Les caractères distinctifs que propose Fernald (1944) sont principalement les suivants: épillets de 3 mm de long, graine ridée, panicule arquée, feuilles finement pubescentes à la face inférieure et portant de petits poils raides à la face supérieure. Plus tard, Fair-

brothers (1959) étudie les variations morphologiques de *S. faberii* et *S. viridis* sur de nombreux spécimens provenant de diverses populations. Il sépare les deux espèces par leur nombre chromosomique (*S. faberii*,  $n = 18$  et *S. viridis*,  $n = 9$ ) et démontre la stabilité des caractères distinctifs concernant les dimensions de la panicule, de l'épillet et de certaines pièces florales. Fairbrothers (1959) souligne aussi la pubescence des feuilles comme un bon critère pour distinguer *S. faberii* de *S. viridis*, mais Monachino (1959) le met en contradiction avec la description originale du type de *S. faberii* qui donne les feuilles glabres. Pohl (1962), dans ses études sur de grandes populations de l'espèce en Iowa, rapporte que la forme prédominante de *S. faberii* est à feuilles pubescentes sur la face supérieure, mais qu'on trouve aussi des individus à feuilles glabres; selon lui, la transmission de la pubescence des feuilles chez *S. faberii* est associée à un ou quelques gènes seulement et la présence d'individus glabres est normale dans les grandes populations. Finalement, dans les études récentes sur la sétaire géante, on donne la face supérieure de la feuille hirsute (Gleason & Cronquist, 1963), pileuse

<sup>1</sup> Contribution n° 368 de la Direction de la recherche agro-alimentaire, ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec.

(Schreiber & Oliver, 1971) ou avec des poils (Dore & McNeill, 1980).

La courbure de la panicule à partir de sa base est une caractéristique qui permet de reconnaître facilement l'espèce à maturité (Rominger, 1962). Chez la sétaire verte et ses variétés, la panicule est courbée, mais seulement dans sa partie supérieure (Schreiber & Oliver, 1971). La feuille de la sétaire géante présente aussi un caractère particulier: le limbe se rétrécit vers sa base (Schreiber & Oliver, 1971). Chez les spécimens que nous avons observés, ce caractère était bien visible surtout sur les feuilles situées vers le centre de la tige. Williams & Schreiber (1976) ont étudié des critères chimiotoxonomiques permettant de distinguer la sétaire géante de la sétaire verte. Plus récemment, Warwick *et al.* (1987) ont observé une faible variation allo-enzymatique parmi huit populations de sétaire géante pourtant bien différenciées par des traits reliés à la croissance, à la phénologie et à la morphologie de la plante.

Cet article documente la présence de *Setaria faberii* au Québec en 1987. Les acronymes des herbiers mentionnés sont ceux de Holmgren *et al.* (1981).

### Répartition de *Setaria faberii* en Amérique du Nord

Les premières récoltes d'herbiers que l'on connaisse de la sétaire géante dans l'est des États-Unis proviennent de Long Island (New-York) en 1925, de Philadelphie (Pennsylvanie) en 1931 et de Bridgeport (Connecticut) en 1932 (Fernald, 1944; Fairbrothers, 1959). Ces deux auteurs ont aussi mentionné la présence de l'espèce dans certaines parties des États avoisinants: le Massachusetts, la Virginie, le Delaware et le New-Jersey. À la même époque, l'espèce avait déjà effectué une progression remarquable dans les États du centre-ouest, soit au Missouri en 1932 et, en 1936, au Kentucky et au Nebraska (Rominger, 1962). Vingt-cinq ans après l'introduction de *S. faberii*, Fernald (1950) situait son aire de répartition de l'est du Massachusetts au Nebraska, puis de la Caroline du Nord au Tennessee et au Missouri. Plus tard, la carte de Rominger (1962) montrait une progression significative de la plante plus à l'ouest, dans les États d'Arkansas, d'Oklahoma et du Kansas. Une carte plus récente montre une autre avance considérable de l'espèce dans les États du sud-est, de la Caroline du Sud à la Louisiane, et dans les États du nord comme le Minnesota, le Wisconsin et le Michigan (Reed & Hugues, 1970). En somme, en une cinquantaine d'années, la sétaire géante a envahi toute la moitié est des États-Unis à l'exception de la Floride et de certains États de la Nouvelle-Angleterre.

Jusqu'à tout récemment, la sétaire géante semblait absente au Canada. Elle n'a jamais été relevée au cours des 25 années de l'Inventaire des mauvaises herbes du Canada réalisé avant 1950 (Groh & Frankton, 1949). Les premières récoltes de *S. faberii* au Canada ont été effectuées en 1975 à Saint-Hyacinthe (*Plante s.n.*, DAO) et à Saint-Thomas d'Aquin, comté de Saint-Hyacinthe (*Plante 3*, QUE) ainsi qu'à Nicolet dans le comté du même nom, au Québec (*Plante s.n.*, DAO). En 1977, on découvre en Ontario plusieurs stations dans une cours de triage à Toronto et près de Niagara (Catling *et al.*, 1977; Dore & McNeill, 1980). La même année, on signale que la sétaire géante infeste déjà plusieurs champs de maïs et de fève soya dans le comté de Kent (Comité canadien de malherbologie, 1977). En 1978, on l'observe dans plusieurs autres comtés du sud de l'Ontario (Comité consultatif de la malherbologie, 1978). En 1979, elle est récoltée sur des terrains industriels et portuaires de la ville de Québec (*Baillargeon 2477*, QFA).

### Répartition de *Setaria faberii* au Québec depuis 1980

Dans les cultures, la première observation a été faite en 1982, à Godmanchester, comté d'Huntingdon, en bordure d'un champ de maïs (*Néron 82-863*, QUE). En 1984, à la fin de l'inventaire des mauvaises herbes, on comptait 10 observations authentifiées par des spécimens d'herbier en provenance d'autant de municipalités différentes (fig. 1). La sétaire géante était alors une plante très rare dans les terrains cultivés (Doyon *et al.*, 1987). On l'avait récoltée dans quelques habitats rudéraux: à Saint-Damase, comté de Saint-Hyacinthe, près d'un tas de fumier (*Tanguay 83-1156*, QUE), à Bedford, comté de Missisquoi, au bord d'un chemin de fer (*Tanguay 83-959*, QUE) et à Trois-Rivières, comté de Saint-Maurice, près des silos à grains du port (*Néron 83-2544*, QUE). Toutes ces observations confirmaient la présence de la sétaire géante comme mauvaise herbe au Québec (Comité d'experts sur la malherbologie, 1983).

En 1986 et en 1987, des herborisations effectuées dans la plaine du Saint-Laurent au sud de la ville de Québec ont permis de trouver 51 stations réparties dans 20 localités nouvelles, la plupart situées au sud-ouest du lac Saint-Pierre (fig. 1). À part 4 stations hors culture, on a trouvé la sétaire géante exclusivement dans des champs de maïs.

Près des deux tiers des 51 champs étaient fortement infestés: la sétaire géante accompagnait le maïs sur plusieurs rangs ou formait des îlots qui atteignaient plus de 15 mètres de diamètre dans les cas les plus graves.



### Discussion et conclusion

La sétaires géante, inconnue au Québec il y a un peu plus de dix ans, semble aujourd'hui une espèce bien établie ou naturalisée dans le sud du Québec (fig. 1). Les données de cette étude indiquent qu'elle peut devenir abondante dans la culture du maïs-grain où elle infeste actuellement de nombreux champs. On peut craindre sa prolifération au Québec si l'on se fie au comportement de la plante aux États-Unis, où sa rapidité d'envahissement a été phénoménale (Rominger, 1962). L'avance soudaine de la sétaires géante en Ontario à partir de 1977 serait une étape de son expansion en Amérique du Nord.

À l'exemple de la sétaires verte et de la sétaires glauque [*Setaria lutescens* (Weigel) F. T. Hubbard], la sétaires géante se répand par la germination de ses graines sur le sol dénudé. Elle rencontre localement cette condition favorable dans les terrains incultes et sur les bordures de

routes et de chemins de fer. Les champs où le sol est travaillé périodiquement, sinon annuellement, en vue de la culture, lui sont également propices. Les bords de routes et de chemins de fer ont été considérés comme des voies de dissémination très efficaces aux États-Unis (Rominger, 1962; Steyermark, 1963). On a observé de nombreux individus de sétaires géante près des silos à grains dans les ports de Trois-Rivières et de Québec; le transport et le commerce des grains sont certainement de bons moyens de dissémination de la mauvaise herbe dans notre territoire. En Finlande, Suominen (1979) a pu déterminer que la sétaires géante avait été plusieurs fois introduite dans ce pays à partir du maïs et de la fève soya importés et destinés à l'alimentation. De plus, la présence de la sétaires géante sur les fermes, près des tas de fumier ou près des silos, laisse croire à une dissémination locale par la machinerie agricole. Ces moyens de dispersion de la graine de sétaires géante ont été rapportés par Rominger (1962), qui

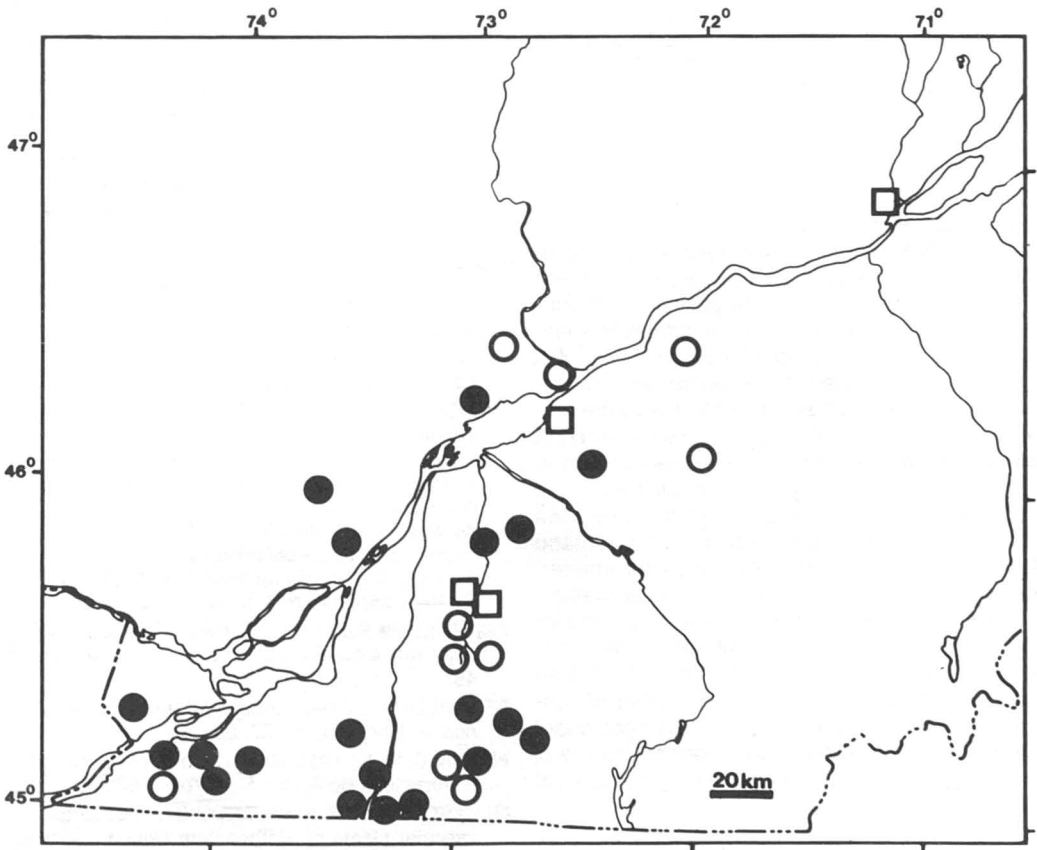


Figure 1. Répartition de *Setaria faberii* au Québec: □ de 1975 à 1979; ○ de 1982 à 1984; ● en 1986 et en 1987. Les spécimens témoins sont à l'Herbier du Québec (QUE) à l'exception de celui de 1979 provenant de la ville de Québec qui est à l'Herbier Louis-Marie (QFA) et de ceux des localités de Saint-Hyacinthe et de Nicolet qui sont à l'Herbier des plantes vasculaires d'Ottawa (DAO) et à l'Herbier de l'Université de Guelph (OAC).



mentionne également la dispersion par les cours d'eau et par les oiseaux.

La sétaire géante semble être, comme l'abutilon (*Abutilon theophrasti* Medic.) et le panic d'automne (*Panicum dichotomiflorum* Michx.), une espèce dont l'extension a coïncidé avec celle de la culture du maïs, amorcée au Québec depuis les années 1960 (Doyon *et al.*, 1986). La sétaire géante causait déjà des problèmes dans les cultures de maïs et dans d'autres cultures aux États-Unis, avant d'atteindre l'Ontario et le Québec. Ces espèces nuisibles sont pour la plupart des plantes difficiles à réprimer par l'atrazine qui fut longtemps le seul herbicide utilisé dans les cultures de maïs au Québec. Parmi les espèces de sétaires présentes dans les cultures, la sétaire géante a une sensibilité moyenne à l'atrazine (Oliver & Schreiber, 1971). On a aussi signalé des populations tolérantes et même résistantes à cet herbicide (Bandeem *et al.*, 1982).

Vers 1975, année de la première récolte de la sétaire géante au Québec, l'usage des herbicides spécifiques aux graminées annuelles n'était pas très répandu dans la culture du maïs. Dans la région de Saint-Hyacinthe, par exemple, il n'y avait que 30 % des champs de maïs touchés par cette pratique en 1974 (Doyon & Bouchard, 1981), comparativement à 50 % en 1982 (Doyon *et al.*, 1987). Comme d'autres graminées nuisibles, la sétaire géante a donc pu s'y multiplier librement avant que l'on commence à la réprimer. La sétaire géante ayant un développement végétatif très lent (Schreiber & Oliver, 1971), il se peut que la culture du maïs-grain, dont la récolte se fait tardivement à l'automne, lui fournisse des conditions favorables à la production et à la maturation de ses graines. La zone à maïs-grain se situe dans la partie méridionale du Québec où la saison de végétation est longue. On veut y promouvoir l'expansion de la culture de la fève de soya et celle des haricots. Il faut savoir que ces deux cultures sont infestées par la sétaire géante aux États-Unis et en Ontario (Rominger, 1962; Comité canadien de malherbologie, 1977; Comité consultatif de la malherbologie, 1978). Seul un inventaire plus complet des cultures annuelles pourrait déterminer l'ampleur de l'envahissement de la sétaire géante au Québec. On pourrait par la suite étudier les différentes populations retrouvées au Québec quant à leur biologie, leur écologie et leur réaction aux herbicides, afin d'élaborer un programme adéquat de répression.

### Remerciements

Nous remercions madame Louise Guay, technologiste agricole, qui a contribué par son assistance tech-

nique à la préparation de cet article. Merci également à Jacques Cayouette de l'Institut de recherches biosystémiques d'Ottawa qui nous a fourni les renseignements sur les spécimens récoltés à Saint-Hyacinthe et à Nicolet, au Québec.

### Références

- BANDEEM, J. D., G. R. STEPHENSON & E. R. COWETT, 1982. Discovery and distribution of herbicide resistant weeds in North America. — Pages 9-30 in H. M. LeBaron & J. Gressel (ed.). Herbicide resistance in plants. John Wiley & Sons, New York, 401 p.
- CATLING, P. M., A. A. REZNICEK & J. L. RILEY, 1977. Some new and interesting grass records from Southern Ontario. — Can. Fid-Nat., 91: 350-359.
- COMITÉ CANADIEN DE MALHERBOLOGIE, 1977. Procès-verbaux, section de l'est, 31<sup>e</sup> réunion. — Agriculture Canada, Ottawa, 38 p.
- COMITÉ CONSULTATIF DE LA MALHERBOLOGIE, 1978. Procès-verbaux, section de l'est, 32<sup>e</sup> réunion. — Agriculture Canada, Ottawa, 46 p.
- COMITÉ D'EXPERTS SUR LA MALHERBOLOGIE, 1983. Procès-verbaux, section de l'est, 37<sup>e</sup> réunion. — Agriculture Canada, Ottawa, 49 p.
- DORE, W. G. & J. McNEILL, 1980. Grasses of Ontario. — Research Branch, Agriculture Canada, Ottawa, Monograph no. 26, 566 p.
- DOYON, D. & C. J. BOUCHARD, 1981. Inventaire des mauvaises herbes dans les champs de maïs-grain du comté de Saint-Hyacinthe, Québec. — Phytoprotection, 62: 1-10.
- DOYON, D., C. J. BOUCHARD & R. NÉRON, 1986. Répartition géographique et importance dans les cultures de quatre adventices du Québec: *Abutilon theophrasti*, *Amaranthus powellii*, *Acalypha rhomboïdea* et *Panicum dichotomiflorum*. — Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.), 113: 115-123.
- DOYON, D., C. J. BOUCHARD & R. NÉRON, 1987. Inventaire des mauvaises herbes dans les cultures du Québec. Principales données des relevés floristiques et agronomiques des régions agricoles de Québec, des Cantons-de-l'Est, du Richelieu, du Sud-Ouest de Montréal et de l'Assomption. — Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec, Service de recherche en phytotechnie de Québec, Mémoire n° 4, 5 vol., 414 p.
- FAIRBROTHERS, D. E., 1959. Morphological variation of *Setaria faberii* and *S. viridis*. — Brittonia, 11: 44-48.
- FERNALD, M. L., 1944. *Setaria faberii* in Eastern America. — Rhodora, 46: 57, 58.
- FERNALD, M. L., 1950. Gray's Manual of botany, 8<sup>th</sup> ed. — American Book Co., New York, 1632 p.
- GLEASON, H. A. & A. CRONQUIST, 1963. Manual of vascular plants of northeastern United States and adjacent Canada. — D. Van Nostrand, New York, 810 p.
- GROH, H. & C. FRANKTON, 1949. Canadian weed survey. Seventh report, 1948. — Canada Dept. Agric., Ottawa, 144 p.

- HOLMGREN, P. K., W. KEUKEN & E. K. SCHOFIELD, 1981. Index herbariorum. Part I: The herbaria of the world, 7<sup>th</sup> ed. — Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht, 452 p.
- MONACHINO, J., 1959. The type of *Setaria faberii*. — *Rhodora*, 61: 220-223.
- OLIVER, L. R. & M. M. SCHREIBER, 1971. Differential selectivity of herbicides on six *Setaria* taxa. — *Weed Sci.*, 19: 428-431.
- POHL, R. W., 1962. Notes on *Setaria viridis* and *S. faberii* (Gramineae). — *Brittonia*, 14: 210-213.
- REED, C. F. & R. O. HUGHES, 1970. Selected weeds of the United States. — U. S. Dep. Agric., Agriculture Handbook no. 336, Washington, D.C., 463 p.
- ROMINGER, J. M., 1962. Taxonomy of *Setaria* (Gramineae) in North America. — Illinois Biol. Monographs no. 29, University of Illinois Press, Urbana, 132 p.
- SCHREIBER, M. M. & L. R. OLIVER, 1971. Two new varieties of *Setaria viridis*. — *Weed Sci.*, 19: 424-427.
- STEYERMARK, J. A., 1963. Flora of Missouri. — The Iowa State University Press, Ames, Iowa, 1725 p.
- SUOMINEN J., 1979. The grain immigrant flora of Finland. — *Acta bot. fenn.*, no. 111, 108 p.
- WARWICK, S. I., B. K. THOMPSON & L. D. BLACK, 1987. Life history and allozyme variation in populations of the weed species *Setaria faberii*. — *Can. J. Bot.*, 65: 1396-1402.
- WILLIAMS, R. D. & M. M. SCHREIBER, 1976. Numerical and chemotaxonomy of the green foxtail complex. — *Weed Sci.*, 24: 331-335.



**EFFECTS OF THE INTRODUCED FLOATING VASCULAR AQUATIC,  
*HYDROCHARIS MORSUS-RANAE* (HYDROCHARITACEAE),  
ON SOME NORTH AMERICAN AQUATIC MACROPHYTES<sup>1</sup>**

P.M. CATLING, K.W. SPICER

*Biosystematics Research Centre  
Agriculture Canada, Central Experimental Farm  
Ottawa (Ontario) K1A 0C6*

and

L.P. LEFKOVITCH

*Engineering and Statistical Research Centre  
Agriculture Canada, Central Experimental Farm  
Ottawa (Ontario) K1A 0C6*

**Résumé**

*Hydrocharis morsus-ranae*, une plante aquatique à feuilles flottantes qui est introduite en Amérique du Nord, produit au printemps des tapis flottants libres, composés de plantes entremêlées provenant des turions qui ont passé l'hiver. Ces tapis se stabilisent à mesure que le niveau de l'eau s'abaisse et que les racines s'allongent. Pour déterminer si ces tapis entraînent un déclin de la flore aquatique submergée sous-jacente, deux séries de 70 anneaux en polyéthylène de 1 m<sup>2</sup> furent fixés à la surface de l'eau de façon à inclure ou à exclure *H. morsus-ranae*. Cette expérience fut poursuivie dans deux sites, l'un dans l'État de New-York et l'autre en Ontario. Des changements dans le taux de recouvrement des espèces indigènes ont été notés en présence et en absence de *H. morsus-ranae*. Dans les deux sites, l'effet de l'hydrocharide s'est avéré significatif selon un modèle linéaire généralisé. La plupart des espèces indigènes augmentent leur recouvrement en absence de *H. morsus-ranae*, mais déclinent à des degrés divers en sa présence. Une analyse combinée des données des deux sites a démontré: (1) un effet global néfaste sur l'espèce submergée *Utricularia vulgaris* dont le recouvrement augmente par un facteur de 13 en absence de l'hydrocharide, mais diminue par un facteur de 8 en sa présence; (2) un effet global néfaste sur le recouvrement des espèces indigènes, qui augmente de 45 % en absence de l'hydrocharide, alors qu'il diminue de 95 % en sa présence. Dans chacun des sites, les corrélations entre les résidus normalisés sont soit non-significatives, soit positives, ce qui suggère qu'il n'y a pas eu d'interaction mutuelle ou qu'il n'y a pas eu d'inhibition mutuelle, respectivement; le déclin des espèces indigènes en présence de *H. morsus-ranae* serait donc causé seulement par ce dernier.

**Abstract**

In spring the introduced, floating-leaved aquatic vascular plant, *Hydrocharis morsus-ranae* L., commonly called frog-bit, develops free-floating mats comprised of interlocking plants that have recently developed from overwintering turions. These mats stabilize in position as water levels drop and roots elongate. To determine whether the stabilized mats cause a decline in the submerged vascular aquatics below them, 70 one-m<sup>2</sup>, floating but stabilized polyethylene hoops were set out to act as inclusions and exclusions of *H. morsus-ranae* at two sites, one in New York State and one in Ontario. Changes in cover values of native species with and without frog-bit were recorded. In both sites, the effect of frog-bit was shown to be significant using a generalized linear model. Most native species increased in cover without frog-bit, but declined to various degrees in its presence. A combined analysis of data from both sites demonstrated: (1) an overall deleterious effect on the submerged *Utricularia vulgaris* L., which increased by a factor of 13 without frog-bit but declined to 1/8 in its presence; (2) an overall deleterious effect on native species which increased by a factor of 45% in the absence of frog-

<sup>1</sup> Contribution I-983, Engineering and Statistical Research Centre, Agriculture Canada

bit compared with a 95% decline in its presence. Correlations among deviance standardized residuals for both sites were not significant or were positive suggesting that there was no mutual interaction or that there was no mutual inhibition (respectively), so that decline of native species in the presence of frog-bit was due to frog-bit alone.

### Introduction

The introduced, floating-leaved, vascular aquatic, *Hydrocharis morsus-ranae* L., commonly called frog-bit, became established in North America ca. 1939, and is still expanding its range (Catling & Dore, 1982; Lumsden & McLachlin, 1988). While it is well known that introduced aquatics often create major problems with respect to water-based recreation, water traffic and water flow in irrigation systems (e.g. Aiken *et al.*, 1979; Catling & Dobson, 1985), effects on native North American aquatic vegetation require further documentation. This kind of information is relevant to the protection of rare native aquatics and to the management of wetlands for gamefish and ducks, as well as for other purposes.

In shallow water, frog-bit frequently occurs with *Typha latifolia* L. and other emergents. In such situations it does not seem to be interfering with established native species to a substantial degree, although some *Typha-Hydrocharis* associations may have developed in response to eutrophication and/or pollution, and may have displaced other species (personal observations). However, interference of frog-bit with native species is strongly suggested by observations in deeper water of certain lakes and ponds. In some of these deeper water situations, frog-bit has recently become well established in areas previously dominated by submerged native species, which now appear to be confined to a few places where frog-bit is absent. Typically these sites are more or less sheltered pools surrounded by shallower marshlands, small sheltered lakes, or ponds and lakes created by beaver activity with standing dead trees. Frog-bit is not adapted to wave action so that the shelter and small size of the water body is an important factor. Wave action tangles the plants and carries them to shore.

The overwintering turions of frog-bit begin to grow in late April and early May at which time they become lighter than water and rise to the surface. Once on the surface they become connected and form free-floating 'rafts' which move around as a result of wind action. After a few weeks, the roots have elongated, water levels have dropped somewhat and new plantlets have been produced on elongating stolons. All of these phenomena contribute to the stabilization of the 'rafts', which by late June have developed a tangled growth interlocking with sticks and other vegetation, and are no longer mobile. The position of 'rafts' over deeper

water (1-2 m) may vary from year to year. Since submerged native aquatics are often absent or poorly developed beneath the rafts of frog-bit over deep water, we suspected that the frog-bit was having a deleterious effect on the native species. With its capacity to produce a dense cover rapidly, it is probably superior to the rooted, floating-leaved aquatics in reducing the light available to submerged species. The experiment described here was designed to determine the extent to which *H. morsus-ranae* can cause a reduction in the development of native, submerged, vascular aquatics.

### Methods

#### STUDY AREAS

Two study areas where frog-bit had recently become established were selected, one in New York State (St. Lawrence County, south side of Highway 68, 4 miles east-southeast of Flackville, 44°38'N, 75°17'W) and the other in Ontario (Regional Municipality of Ottawa-Carleton, along Constance Creek near its confluence with the Ottawa River, 45°28'N, 76°04'W). The New York site is a long narrow swampland locally called a 'run', previously wooded but flooded as a result of beaver activity for the past several years, with skeletonized trees still standing. The Ontario site is an expanded ponding along a creek where water levels also fluctuate in relation to beaver activity and seasonal variation in water input from the watershed, but it has been a deep or shallow marsh for at least the past 15 years. This site represents a somewhat more stable and diverse aquatic plant community with several submerged perennial species.

#### DATA COLLECTION

At each site, 70 circular, floating polyethylene hoops, 1 m<sup>2</sup> in surface area were set out along transect lines in mid-May. The percentage cover (1/2 surface area) of each aquatic macrophyte in each hoop was subjectively assessed. Frog-bit was removed from all of the even numbered hoops, and a 65% surface cover of frog-bit, characteristic of the denser floating rafts present at the time, was added to each of the odd-numbered hoops. Removal of all of the frog-bit from even numbered hoops was sometimes impossible without disturbance to submerged species since some of the plants were lodged in debris and bottom sediments. Disturbance to the submerged species was avoided with the result that in some exclusions, the

submerged frog-bit attached to the bottom debris sometimes had cover values of up to 5%. On subsequent visits at 4 week intervals frog-bit growing into these exclusions was removed, but up to 10% surface cover of frog-bit sometimes developed in the exclusion hoops between visits because of the presence of submerged plants that were not removed. Since the polyethylene piping used to make the hoops was 3 cm in diameter, it effectively prevented plants of frog-bit from rafting into the hoops from which it had been excluded, and it also effectively prevented plants from being carried away from hoops in which they had been placed. On 10 July the native species present had reached reproductive size and near to maximum expected biomass. At this time the percentage cover of all native macrophytes was recorded in both inclusions and exclusions.

#### DATA ANALYSIS

Since the recorded data were percentages which could (and did occasionally) exceed 100% of the hoop area (because of leaf overlap), it is apparent that the recorded response is measured in units of hoop area, bounded below by zero, and without a theoretical upper limit. Preliminary analyses further showed that the variance increased rapidly with the mean, so that standard least squares estimation, assuming homogeneous variances, is inappropriate. While a transformation could have been sought which might have per-

mitted an analysis of variance, it was decided to use a generalized linear model, with a gamma distribution for the errors, and the inverse link (McCullagh & Nelder, 1983), since this represents less of an approximation. Instrumental variables were defined for the treatments (inclusion and exclusion of frog-bit) and for months-within-treatments. One species was present in both locations in sufficient area to enable a combined analysis, using additional instrumental variables for location differences and its interaction with the other factors; a similar analysis was also performed on the combined areas for all species. Because of the zeros in the data, which indicated presence but in an amount too small to assess, a value of unity (*i.e.* 1% of the hoop area) was added to all data values. The deviance-standardized residuals from these analyses were approximately homogeneous. Hypotheses were examined by comparing the change in the deviance (twice the log-likelihood ratio) scaled by the residual mean deviance with the  $\chi^2$  distribution using the appropriate degrees of freedom. The existence of a significant months-within-treatments effect gives *prima facie* evidence of the treatment differences over time; the main effect of treatments is not relevant. The correlations among the taxa were obtained from the deviance-standardized residuals, *i.e.* after adjusting for the model; any significant negative correlations will indicate an inhibitory effect in addition to that of the frog-bit. In all analyses, a factor

TABLE I

Effects of frog-bit (*Hydrocharis morsus-ranae*) on aquatic macrophytes: (a) Analysis of deviance and (b) means of percentage cover, for the taxa recorded at the New York site

Taxa	(a) CHANGES IN DEVIANCE <sup>1</sup>			(b) MEANS OF PERCENTAGE COVER <sup>2</sup>			
	Sources of variation			Frog-bit Excluded		Frog-bit Included	
	Treatments (df = 1)	Months within treatments (df = 2)	Residual (df = 136)	May	July	May	July
<i>Potamogeton pusillus</i>	25.34*	139.00*	56.05	47.62 (5.13)	68.32 (7.32)	46.70 (5.33)	0.61 (0.18)
<i>Utricularia vulgaris</i>	45.52*	60.53*	104.57	0.73 (0.25)	9.08 (1.45)	1.46 (0.38)	0.15 (0.18)
<i>Lemna minor</i>	7.78*	10.36*	42.88	0.14 (0.11)	1.38 (0.22)	0.00 (0.10)	0.18 (0.12)
<i>Wolffia columbiana</i>	0.15*	0.30*	4.41	0.00 (0.03)	0.14 (0.03)	0.00 (0.31)	0.00 (0.31)
Bryophytes	0.24	6.84*	53.00	0.05 (0.11)	0.81 (0.18)	0.52 (0.16)	0.12 (0.12)
Algae	12.74*	4.40*	80.67	0.57 (0.20)	1.51 (0.31)	0.18 (0.16)	0.03 (0.14)

<sup>1</sup> Analyses of deviance (based on data + 1) use a generalized linear model with gamma errors and the inverse link. Asterisks denote significance at the 0.05 level.

<sup>2</sup> Unity subtracted; standard error in parentheses.

was considered significant if the probability was less than 5%.

### Results

For all six taxa in the New York location, there was a significant effect for months-within-treatments; *Lemna minor* L., *Potamogeton pusillus* L., *Utricularia vulgaris*, as well as the Bryophytes and Algae showed an increase in area between May and July if frog-bit was excluded, but showed varying degrees of decline when it was included

(Table I). For *Wolffia* the areas were too small for any meaningful analysis. The results for the Ontario location were similar (Table II) for a somewhat different set of species; eleven of the thirteen taxa showed a significant effect for months-within-treatments, two [*Spirodela polyrhiza* (L.) Schleiden and *Zizania aquatica* L.] increased in both exclusion and inclusion hoops, but the increase in exclusion hoops was greater; five increased in the exclusion hoops and declined in the inclusion hoops [Bryophytes, *Myriophyllum heterophyllum* Michx., *Nuphar variegata* Engelm., *Potamogeton nodosus* Poir., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleiden,

TABLE II

Effects of frog-bit (*Hydrocharis morsus-ranae*) on aquatic macrophytes: (a) Analysis of deviance and (b) means of percentage cover, for the taxa recorded at the Ontario site

Taxa	(a) CHANGES IN DEVIANCE <sup>1</sup>			(b) MEANS OF PERCENTAGE COVER <sup>2</sup>			
	Sources of variation			Frog-bit Excluded		Frog-bit Included	
	Treatments (df = 1)	Months within treatments (df = 2)	Residual (df = 136)	May	July	May	July
<i>Elodea canadensis</i>	0.12	61.22*	148.04	4.31 (0.94)	3.63 (0.81)	7.26 (1.46)	0.11 (0.20)
<i>Myriophyllum heterophyllum</i>	0.95	85.81*	243.05	6.11 (1.60)	12.37 (3.0)	14.83 (3.57)	0.54 (0.35)
<i>Nuphar variegata</i>	0.08	9.31*	65.62	0.43 (0.17)	0.51 (0.18)	1.09 (0.24)	0.00 (0.12)
<i>Nymphaea odorata</i>	27.92*	0.38	107.45	1.40 (0.36)	1.77 (0.42)	0.03 (0.16)	0.06 (0.16)
<i>Potamogeton epihydrus</i>	51.67*	1.44	153.06	2.17 (0.57)	3.23 (0.76)	0.06 (0.19)	0.06 (0.19)
<i>Potamogeton nodosus</i>	1.30	25.54*	82.82	0.40 (0.19)	1.09 (0.27)	2.23 (0.43)	0.00 (0.13)
<i>Potamogeton zosteriformis</i>	20.85*	37.34*	232.13	6.00 (1.53)	3.49 (0.98)	3.26 (0.91)	0.00 (0.22)
<i>Sagittaria latifolia</i>	18.37*	13.21*	84.71	2.14 (0.15)	0.31 (0.18)	0.14 (0.15)	0.00 (0.13)
<i>Sparganium eurycarpum</i>	14.60*	253.90*	168.50	26.23 (5.12)	0.20 (0.23)	51.20 (9.82)	1.34 (0.44)
<i>Spirodela polyrhiza</i>	0.03	15.50*	58.09	0.00 (0.11)	1.00 (0.22)	0.00 (0.11)	0.91 (0.21)
<i>Utricularia vulgaris</i>	39.81*	80.52*	242.60	1.03 (0.46)	14.09 (3.40)	3.29 (0.95)	0.46 (0.33)
<i>Zizania aquatica</i>	105.12*	134.89*	87.23	0.00 (0.14)	19.66 (2.79)	0.00 (0.14)	1.43 (0.32)
Bryophytes	0.55	8.00*	76.56	0.00 (0.13)	0.77 (0.22)	0.86 (0.24)	0.29 (0.16)

<sup>1</sup> Analyses of deviance (based on data + 1) use a generalized linear model with gamma errors and the inverse link. Asterisks denote significance at the 0.05 level.

<sup>2</sup> Unity subtracted; standard error in parentheses.

*Utricularia vulgaris*, *Zizania aquatica* L.], while the remaining four (*Elodea canadensis* Michx., *Potamogeton zosteriformis* Fern., *Sagittaria latifolia* Willd., *Sparganium eurycarpum* Engelm.) declined in both treatments (but more so in inclusion hoops); for the remaining two taxa (*Nymphaea odorata* Ait., *Potamogeton epihydrus* Raf.) the effect was not significant. The analysis of deviance (Table III) for *U. vulgaris*, which occurred in both locations, shows that the main effects of location and treatment were significant, but not their interaction; also not significant was the three-factor interaction with months, treatments and locations, which indicates that the treatments effect was essentially the same in both locations. The critical term, as noted above,

is the two factor term, months-within-treatments, which is significant. From the means, it is apparent that *U. vulgaris* increased by a factor of 13 if frog-bit was excluded and fell to about an eighth of the original area if frog-bit was included. For the combined areas (*i.e.* unity plus the sum over all species), other than the main effect of locations and the general goodness of fit, all terms are significant with months-within-treatments responsible for the largest effect (Table IV). Here, however, any terms involving locations are a result not only of environmental differences, but also of the differing physiology of the taxa. Nevertheless, the gross changes in area (Table IVb) shows that in the absence of frog-bit, the area increased by about 45%,

TABLE III

Effects of frog-bit (*Hydrocharis morsus-ranae*) on *Utricularia vulgaris*: (a) Analysis of deviance and (b) percentage cover, for both the New York and Ontario sites

(a) Analysis of deviance		Change in deviance <sup>1</sup>
Sources of variation (DF)		
Locations	(1)	9.22*
Treatments	(1)	81.74*
Locations within treatments	(1)	3.59
Months within treatments	(2)	140.88*
Months within treatments within locations	(2)	0.17
Residual	(272)	346.77
(b) Percentage cover		Means <sup>2</sup> (standard errors)
Frog-bit excluded		
May		0.88 (0.25)
July		11.58 (1.72)
Frog-bit included		
May		2.37 (0.47)
July		0.30 (0.18)

TABLE IV

Effects of frog-bit (*Hydrocharis morsus-ranae*) on all species (combined areas) of aquatic macrophytes: (a) Analysis of deviance and (b) percentage cover, for both the New York and Ontario sites

(a) Analysis of deviance		Change in deviance <sup>1</sup>
Sources of variation (DF)		
Locations	(1)	0.63
Treatments	(1)	19.87*
Locations within treatments	(1)	10.87*
Months within treatments	(2)	194.95*
Months within treatments within locations	(2)	22.34*
Residual	(272)	169.02*
(b) Percentage cover		Means <sup>2</sup> (standard errors)
Frog-bit excluded		
May		49.81 (4.72)
July		72.11 (6.82)
Frog-bit included		
May		66.54 (6.63)
July		3.56 (0.49)

<sup>1</sup> Analyses of deviance (based on data + 1) use a generalized linear model with gamma errors and the inverse link. Asterisks denote significance at the 0.05 level.

<sup>2</sup> Unity subtracted.

<sup>1</sup> Analyses of deviance (based on data + 1) use a generalized linear model with gamma errors and the inverse link. Asterisks denote significance at the 0.05 level.

<sup>2</sup> Unity subtracted.



TABLE V

Correlations among standardized residuals (df = 136 for each correlation) for the New York site (a) and the Ontario site (b)

(a) NEW YORK												
<i>Potamogeton pusillus</i>												
<i>Utricularia vulgaris</i>	0.181											
<i>Lemna minor</i>	0.122	-0.009										
<i>Wolffia columbiana</i>	-0.030	-0.080	-0.079									
Bryophytes	-0.038	-0.044	0.008	-0.052								
Algae	0.018	-0.083	-0.064	-0.041	-0.049							
(b) ONTARIO												
<i>Elodea canadensis</i>												
<i>Myriophyllum heterophyllum</i>	0.084											
<i>Nuphar variegata</i>	-0.109	-0.028										
<i>Nymphaea odorata</i>	-0.095	-0.031	-0.039									
<i>Potamogeton epihydrus</i>	-0.006	-0.087	-0.047	-0.045								
<i>Potamogeton nodosus</i>	0.180	-0.075	-0.120	-0.053	-0.031							
<i>Potamogeton zosteriformis</i>	0.099	-0.041	0.384*	-0.049	-0.057	-0.078						
<i>Sagittaria latifolia</i>	-0.006	-0.040	-0.041	-0.034	-0.039	-0.040	-0.049					
<i>Sparganium eurycarpum</i>	0.049	0.069	-0.043	-0.057	-0.021	0.160	-0.079	-0.012				
<i>Spirodela polyrhiza</i>	-0.028	-0.047	-0.029	-0.031	0.048	-0.047	0.027	-0.013	-0.068			
<i>Utricularia vulgaris</i>	-0.131	-0.127	-0.018	-0.055	-0.051	-0.107	-0.096	-0.025	-0.047	0.040		
<i>Zizania aquatica</i>	0.006	-0.008	-0.077	-0.028	-0.087	0.029	-0.020	0.031	0.012	0.081	0.005	
Bryophytes	0.292*	0.116	-0.050	-0.021	-0.024	-0.029	-0.016	-0.013	-0.067	-0.015	-0.065	0.046

\* 0.01 &lt; P &lt; 0.05

whereas in its presence, it declined by about 95% between May and July.

Table V gives the correlations among the deviance-standardized residuals for the taxa; none of the correlations among the six taxa in New York were significant, suggesting that there was no mutual interaction among them. In Ontario, two of the 78 correlations were significant, but since they are both positive, the pairs of taxa are unlikely to be mutually inhibitory. It follows that the decline of the species in the presence of frog-bit (and their increase in its absence) is due largely to interference of this introduced species, and not to the interactions among the native species.

### Discussion

A decline in the cover of native submerged aquatics when a raft of floating frog-bit is stationed above them is to be expected on the basis of diminished light and increased competition for gases and nutrients. Other studies have shown that floating aquatics compete effectively for light with submerged species (e.g. Bolen & Bennett, 1975), but these studies have not involved floating-leaved species that produce mobile rafts early in the season, and in most cases the cover of these floating species is less dense than that of frog-bit.

In ponds and marshes where frog-bit has recently become established, a substantial decline in many native aquatic macrophytes is to be expected, but since native species vary in the degree to which they are affected, some may decline less than others. The potential effects of frog-bit on the aquatic environment of ponds and marshes may occur through complex interactions. At the New York site, snails, crustacea and insect larvae appeared to be more numerous in the beds of *Potamogeton pusillus* than in the masses of frog-bit. If this is generally true, frog-bit may cause a decline in gamefish and breeding ducks, but on the other hand it produces abundant turions which are eaten by ducks late in the season (Catling & Dore, 1982).

Bolen & Bennett (1975) provided evidence for a reduction in macro-invertebrate populations associated with a decline in submerged vegetation due to the interference of the floating-leaved *Nelumbo lutea* (Willd.) Pers. in Texas. Various authors (e.g. McKnight & Low, 1969) have noted that invertebrates are an important requirement of breeding waterfowl, and Krull (1970) has drawn attention to the importance of submerged vegetation as a substrate for invertebrate populations.

Although the present study suggests a substantial deleterious effect of an invading alien aquatic, it should be noted that since frog-bit is not adapted to wave action and consequently restricted to sheltered areas, its influence on the less restricted, native submerged vegetation will be limited.

### References

- AIKEN, S.G., P.R. NEWROTH & I. WILE, 1979. The biology of Canadian weeds. 34. *Myriophyllum spicatum* L. — Can. J. Pl. Sci., 59: 201-215.
- BOLEN, E.G. & J.W. BENNETT, 1975. Some ecological effects of Lotus on submersed vegetation in southern Texas. — SWest. Nat., 20(2): 205-214.
- CATLING, P.M. & I. DOBSON, 1985. The biology of Canadian weeds. 69. *Potamogeton crispus* L. — Can. J. Pl. Sci., 65: 655-668.
- CATLING, P.M. & W.G. DORE, 1982. Status and identification of *Hydrocharis morsus-ranae* and *Limnobium spongia* (Hydrocharitaceae) in northeastern North America. — Rhodora, 84: 523-545.
- KRULL, J.N., 1970. Aquatic plant-macroinvertebrate association and waterfowl. — J. Wildl. Mgmt, 34: 707-718.
- LUMSDEN, H.G. & D.J. McLACHLIN, 1988. European Frog-bit, *Hydrocharis morsus-ranae*, in Lake Ontario marshes. — Can. Fid-Nat., 102: 261-263.
- McCULLAGH, P. & J.A. NELDER, 1983. Generalized linear models. — Chapman & Hall, London, xiii + 261 p.
- McKNIGHT, D.E. & J.B. LOW, 1969. Factors affecting waterfowl production on a spring-fed salt marsh in Utah. — Trans. N. Am. Wildl. Conf., 34: 307-314.



## DÉVELOPPEMENT DES BOUQUETS DE MARCOTTES D'ÉPINETTE NOIRE DANS DES COUPES RÉCENTES AU QUÉBEC

R. DOUCET et J. BOILY

Direction de la recherche et du développement  
Ministère de l'Énergie et des Ressources  
2700, rue Einstein, Sainte-Foy (Québec) G1P 3W8

### Résumé

La régénération de l'épinette noire [*Picea mariana* (Mill.) BSP.] par marcottage après coupe à blanc a été étudiée dans deux stations de la forêt boréale, dans la région du Saguenay — Lac-Saint-Jean, Québec. Au moment de la coupe, les bouquets de marcottes des deux stations étaient semblables, tant en nombre de tiges, en densité et en superficie occupée que du point de vue de l'âge et de la croissance en hauteur. Après quelques années, une tige de chaque bouquet a réussi à dominer la plupart des autres, mais il n'a pas été possible de relier son meilleur potentiel aux caractéristiques qu'elle possédait lors de la coupe. Par contre, l'accélération de la croissance en hauteur a été moindre sur station humide qu'en terrain mieux drainé.

### Abstract

Black spruce [*Picea mariana* (Mill.) BSP.] reproduction by layering has been examined on two clearcut sites of contrasting drainage in the boreal forest, in the Saguenay — Lac-Saint-Jean region, Québec. At the time of cutting, the layer clumps at each site did not differ in terms of numbers of stems, density and area occupied, nor in age and height growth. After a few years, one layer of each clump was able to achieve dominance over the others, but this greater potential could not be related to its characteristics at time of cutting. However, layers of the well drained site grew better than those of the wet site as time passed.

### Introduction

Le marcottage naturel, qui résulte de l'enracinement de branches venant en contact avec le sol, est un phénomène très répandu dans toute l'aire de répartition de l'épinette noire [*Picea mariana* (Mill.) BSP.], peu importe le type de station (Doucet & Boily, 1987). On lui accorde généralement peu de valeur comme mode de régénération des peuplements, même si certaines études ont démontré que les marcottes pouvaient croître de façon satisfaisante (Stanek, 1961, 1968; Vincent, 1964). Le problème vient, en partie, de ce que les marcottes qui croissent lentement sont, le plus souvent, facilement reconnaissables par leur forme, alors que celles qui se développent de façon satisfaisante sont plus aisément confondues avec les tiges issues des semis (Stanek, 1968).

Au cours de recherches entreprises pour évaluer le potentiel de ce mode de reproduction, il est vite devenu évident qu'une connaissance plus approfondie des modes d'établissement et de développement des bouquets de marcottes, dans des coupes récentes, était indispensable. Or, les renseignements de cette nature sont quasi

inexistants. Légère & Payette (1981) ont étudié un clone d'épinette noire dans la région du lac Minto, au Nouveau-Québec. Celui-ci s'est développé par l'ajout constant de nouveaux individus sur une période de plus de 200 ans. Sur un sol très mince de la région de Chicoutimi, Fuller (1913) a observé la formation de bouquets composés de 6 à 20 tiges, occupant un cercle de 2 à 4 m de rayon et provenant souvent d'un seul individu. Enfin, Gates (1938) a rapporté la formation de bouquets comptant jusqu'à 124 tiges vivantes. Cependant, toutes ces observations ont été réalisées dans des peuplements non perturbés; elles ne nous renseignent donc pas sur ce qui se produit lorsque le peuplement est coupé.

C'est pour combler cette lacune que la présente étude a été entreprise. Elle avait pour objectif de comparer le mode d'établissement des bouquets de marcottes dans deux types différents de stations.

### Méthodes

Deux secteurs représentant des conditions écologiques différentes ont été choisis dans l'Unité

de gestion de Saguenay-Sud, dans la région administrative du Saguenay — Lac-Saint-Jean, Québec. Ils avaient fait l'objet d'une coupe à blanc sept ans auparavant. Les arbres marchands avaient alors été abattus à la tronçonneuse, ébranchés et étêtés sur le parterre de coupe, puis amenés à une jetée au moyen de débusqueurs sur roues.

La première station (48°14'N., 71°30'O.) était une platière sèche où l'on trouvait du sable ou du sable loameux, de bien à rapidement drainé. L'humus avait une épaisseur de 15 à 20 cm. En plus de l'épinette noire, le couvert végétal était dominé par *Vaccinium angustifolium* Ait., *Cornus canadensis* L. et *Pleurozium schereberi* (BSG) Mitt. Le sapin baumier [*Abies balsamea* (L.) Mill.] se retrouvait par endroits.

La seconde station (48°20'N., 71°20'O.) était une platière mal drainée, sur sol organique. En plus de l'épinette noire, le couvert végétal était dominé par *Sphagnum* sp. et *Rubus chamaemorus* L. Il y avait aussi présence d'un peu de saule (*Salix* sp.) et de peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.).

Dans chacun des secteurs, 21 points d'échantillonnage ont été distribués à tous les 20 mètres le long de transects, de façon à couvrir uniformément le territoire. À chaque point, le bouquet de marcottes le plus rapproché a été sélectionné, un bouquet étant défini comme un ensemble de tiges formant un groupe bien différencié de ses voisins par un espace libre de tiges. On a mesuré la longueur et la largeur du bouquet et on a dénombré les tiges hautes de 30 cm et plus. Cette limite inférieure a été imposée pour éviter le problème de distinguer les branches déjà enracinées de celles qui étaient tout simplement en contact avec le sol sans y avoir pris racine.

La hauteur de chaque tige a été mesurée au centimètre près. Pour les six tiges les plus hautes de chaque bouquet, on a mesuré le diamètre et on a déterminé la croissance annuelle, de l'année

de la coupe à celle de l'échantillonnage. De plus, à chaque point d'échantillonnage pair, soit dix par secteur, l'âge de toutes les marcottes (256 dans le premier secteur et 310 dans le second) a été déterminé au binoculaire. Le niveau moyen du sol, point de référence de ces mesures, a été fixé à 4 cm au-dessus de la plus haute racine.

Chaque bouquet a été déterré avec précaution, pour préserver les liens entre les tiges. Un dessin du bouquet, à l'échelle, localisant les parties souterraines des branches d'origine, a été réalisé et permettait de distinguer les liens morts des liens vivants.

Une superficie d'environ 0,02 ha, centrée sur le bouquet, a servi à décrire la station. Les données recueillies portaient sur la texture du sol et le drainage, selon les classes du système canadien (Atelier sur les données pédologiques, 1978), ainsi que sur la situation topographique, évaluée au moyen des normes d'inventaire de régénération forestière (Paquet, 1984). L'épaisseur de l'humus a été mesurée au centimètre près et la végétation des diverses strates a été notée.

Les informations recueillies ont servi à caractériser le développement des bouquets de marcottes après coupe, dans chacun des types de station. Les données quantitatives ont fait l'objet d'analyses de corrélation simple. De plus, les différences entre les deux stations ont été déterminées au moyen d'un test de *t*, en tenant compte de l'hétérogénéité de la variance lorsqu'elle existait. La comparaison des structures d'âge a été faite au moyen du test de Kolmogorov-Smirnov.

## Résultats

### CARACTÉRISTIQUES DES BOUQUETS DE MARCOTTES

Le nombre de tiges formant les bouquets, leur densité et la superficie occupée étaient très variables d'un bouquet à l'autre (tableau I). Par contre, les moyennes ne différaient pas de façon significative d'une station à l'autre.

TABLEAU I

Caractéristiques des bouquets de marcottes, basées sur 21 bouquets par station

Variable mesurée	Station sèche		Station humide		Valeur de "t" <sup>1</sup>
	Moyenne ± écart-type	Étendue	Moyenne ± écart-type	Étendue	
Superficie (m <sup>2</sup> )	9,3 ± 5,1	1,1-18,7	7,2 ± 5,7	1,1-20,5	1,29 ns
Nombre de tiges	29,1 ± 19,9	5-76	33,2 ± 41,8	3-181	0,41 ns
Densité (tiges/m <sup>2</sup> )	4,0 ± 4,7	1,0-23,0	5,0 ± 4,6	0,7-18,6	0,73 ns

<sup>1</sup> ns, différence non significative ( $P > 0,05$ ).

L'âge des marcottes dans un même bouquet, calculé à 4 cm au-dessus de la plus haute racine principale, variait considérablement, avec toutefois une tendance à se concentrer dans les quelques années précédant immédiatement la coupe (fig. 1). Un nombre appréciable de marcottes étaient plus jeunes que la coupe, alors que quelques

autres étaient beaucoup plus âgées. Le test de Kolmogorov-Smirnov a montré que la structure d'âge ne différait pas d'une station à l'autre ( $P < 0,001$ ), même si l'âge maximum se situait à 26 ans sur station humide et à plus de 50 ans sur station sèche. Dans les deux cas, l'âge minimum était de quatre ans.

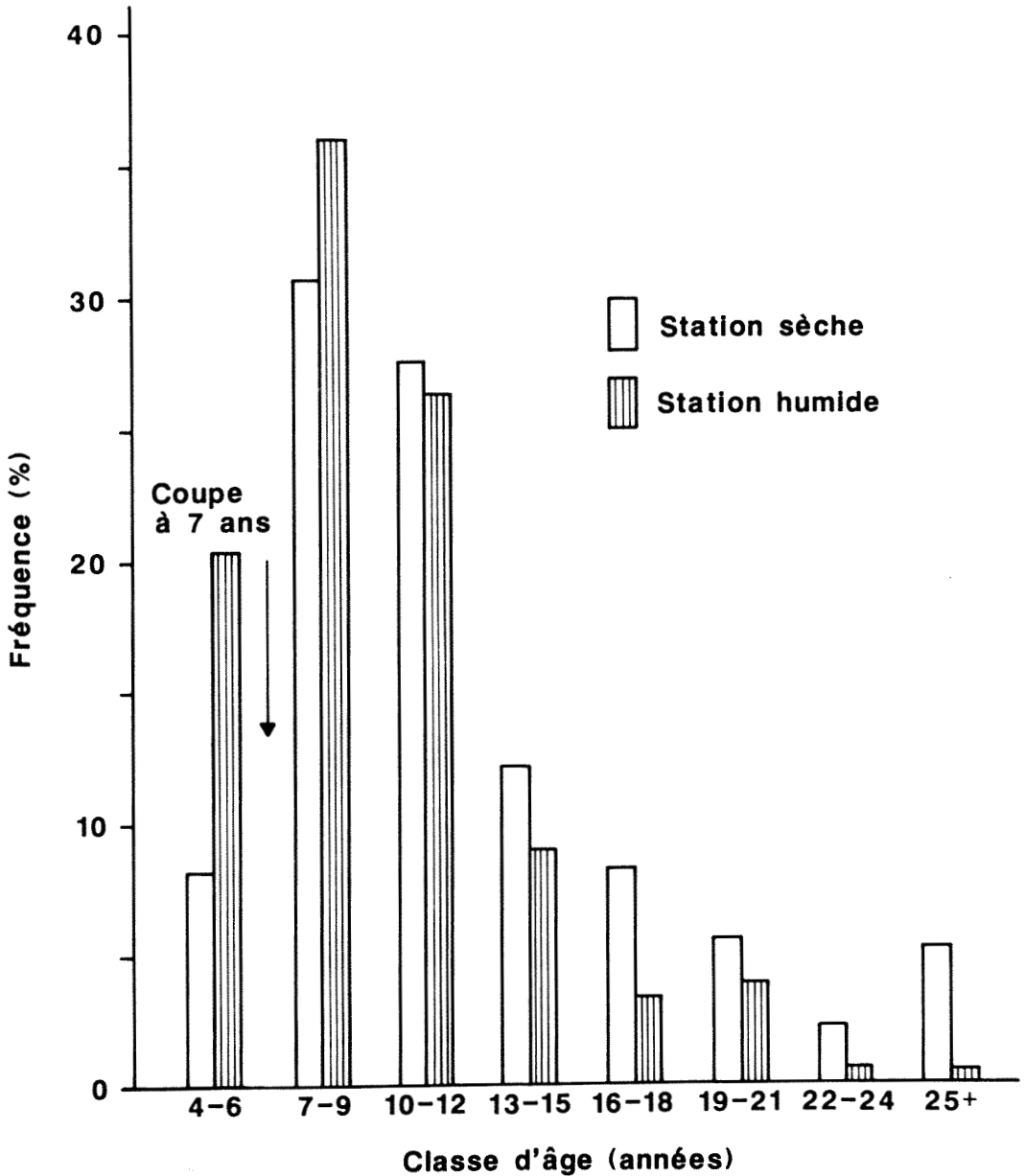


Figure 1. Structures d'âge des marcottes d'épinette noire, par classes de 3 ans. Station sèche, 256 tiges; station humide, 310 tiges.

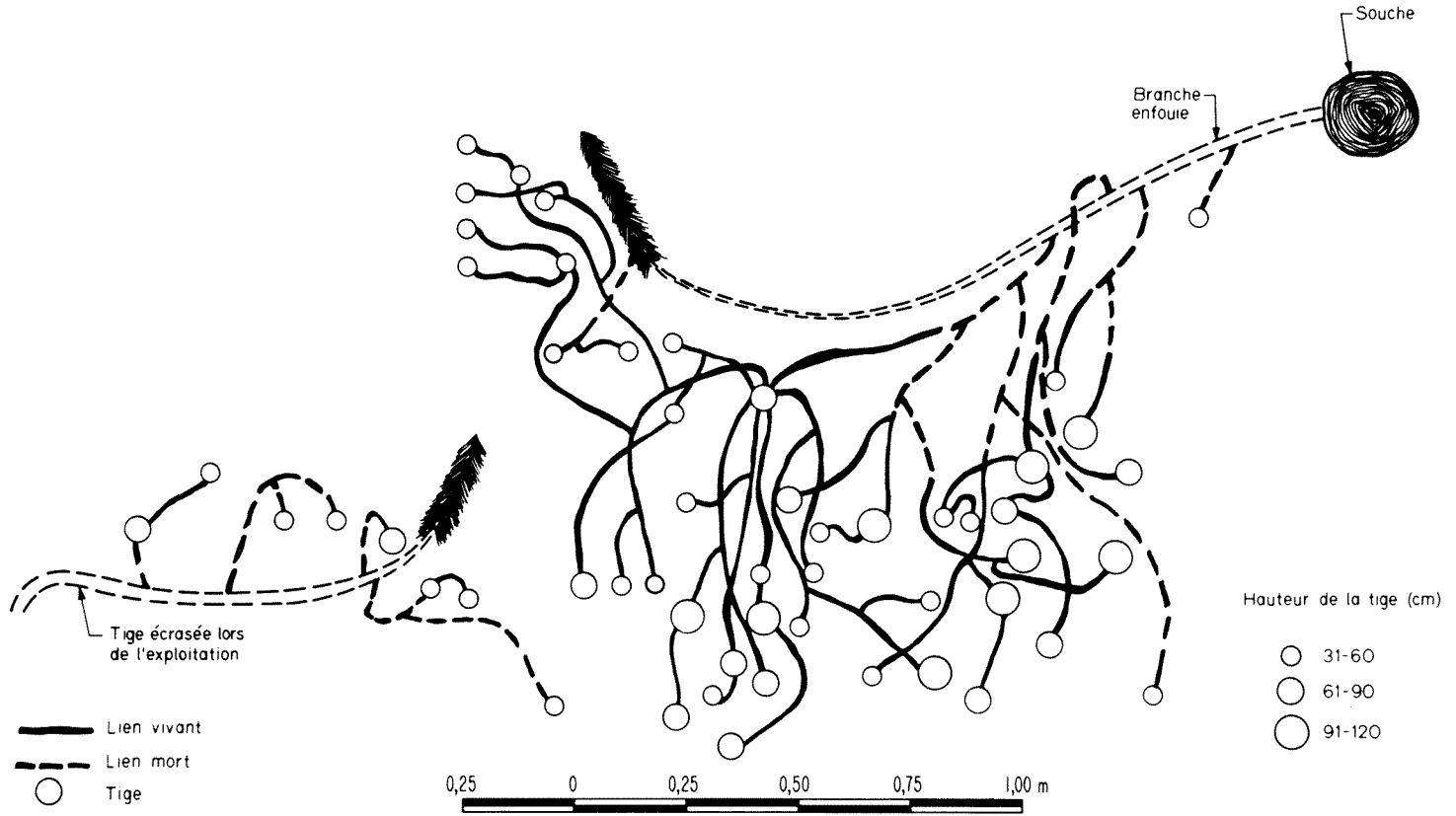


Figure 2. Représentation en plan d'un bouquet de marcottes.

Les marcottes s'étaient établies par trois moyens différents. Le premier était l'enracinement direct d'une branche de l'arbre-mère; on le retrouvait dans 50 % des bouquets du secteur sec et dans 30 % des bouquets du secteur humide. Le deuxième mode d'établissement provenait de l'écrasement de tiges, probablement par les débusqueurs lors de la coupe, avec enracinement subséquent des branches; il se retrouvait respectivement dans 45 % et 70 % des bouquets de chacune des stations. Enfin, quelques bouquets comprenaient des sujets établis à la suite de l'écrasement de tiges par la chute de gros arbres, mais il était souvent difficile de les distinguer des tiges obtenues par écrasement lors de la coupe. Il a été impossible de déterminer l'origine de 20 % des bouquets sur station sèche et de 10 % sur station humide, car il ne restait aucun lien vivant et les liens morts étaient trop décomposés pour qu'on puisse en déterminer la provenance.

Environ 15 % des bouquets comptaient au moins deux modes d'établissement différents (fig. 2 et 3). Même lorsque le mode d'établissement était unique, environ la moitié des bouquets avaient pris naissance à partir d'au moins deux branches différentes.

#### TIGES DOMINANTES

Les caractéristiques moyennes de la tige dominante de chaque bouquet sont présentées au tableau II. Immédiatement après la coupe, leur

hauteur moyenne ne différait pas significativement d'une station à l'autre. De même, la croissance en hauteur a été semblable dans les deux stations, au cours des trois premières années qui ont suivi la coupe. De plus, la tige dominante était reliée au même nombre de tiges du bouquet; ce nombre de liens vivants était en relation directe avec la densité du bouquet (station sèche:  $r = 0,713$ ,  $P < 0,001$ ; station humide:  $r = 0,610$ ,  $P < 0,01$ ).

À partir de la quatrième année suivant la coupe, la croissance en hauteur sur sol sec a commencé à se démarquer de la croissance sur station humide (fig. 4). C'est pourquoi la croissance cumulative en hauteur, pour la période de 5 à 7 ans après la coupe, différait de façon significative d'une station à l'autre ( $t = 2,38$ ,  $P < 0,05$ ). Il en allait de même de la hauteur totale atteinte à ce moment-là ( $t = 2,60$ ,  $P < 0,05$ ), mais non du diamètre de la tige mesuré à 4 cm au-dessus de la plus haute racine. Sur station sèche, cette croissance des trois dernières années était corrélée de façon significative avec celle des trois premières années depuis la coupe ( $r = 0,518$ ,  $P < 0,05$ ) et avec le nombre de liens vivants unissant la dominante à d'autres tiges ( $r = -0,552$ ,  $P < 0,01$ ). Ce n'était toutefois pas le cas sur station humide.

La croissance en hauteur des cinq autres tiges mesurées dans chaque bouquet a aussi augmenté à la suite de la coupe, à un rythme presque aussi rapide dans le cas des trois premières tiges (tableau III). Toutefois, l'examen des croissances

TABLEAU II

Caractéristiques moyennes de la tige dominante de chaque bouquet, basées sur 21 bouquets par station

Variable mesurée	Station sèche		Station humide		Valeur de "t" <sup>1</sup>
	Moyenne ± écart-type	Étendue	Moyenne ± écart-type	Étendue	
Hauteur au moment de la coupe (cm)	30,3 ± 21,7	0-73	21,3 ± 14,9	0-57	1,58 ns
Croissance cumulative (cm) en hauteur, 3 premières années après la coupe	16,1 ± 9,6	8-42	17,6 ± 7,8	9-37	0,56 ns
Croissance cumulative (cm) en hauteur, 5, 6 et 7 ans après la coupe	76,1 ± 24,4	40-124	61,0 ± 15,8	31-87	2,38 *
Hauteur (cm), 7 ans après la coupe	139,0 ± 37,6	79-212	113,9 ± 24,0	68-157	2,60 *
Diamètre (cm) à 4 cm au-dessus de la plus haute racine, 7 ans après la coupe	3,2 ± 8,4	1,8-4,9	2,8 ± 1,1	1,5-5,2	1,13 ns
Nombre de liens vivants avec d'autres tiges	3,0 ± 4,9	0-16	2,0 ± 2,7	0-10	0,82 ns

<sup>1</sup> ns, non significatif ( $P > 0,05$ ); \*,  $P \leq 0,05$ .



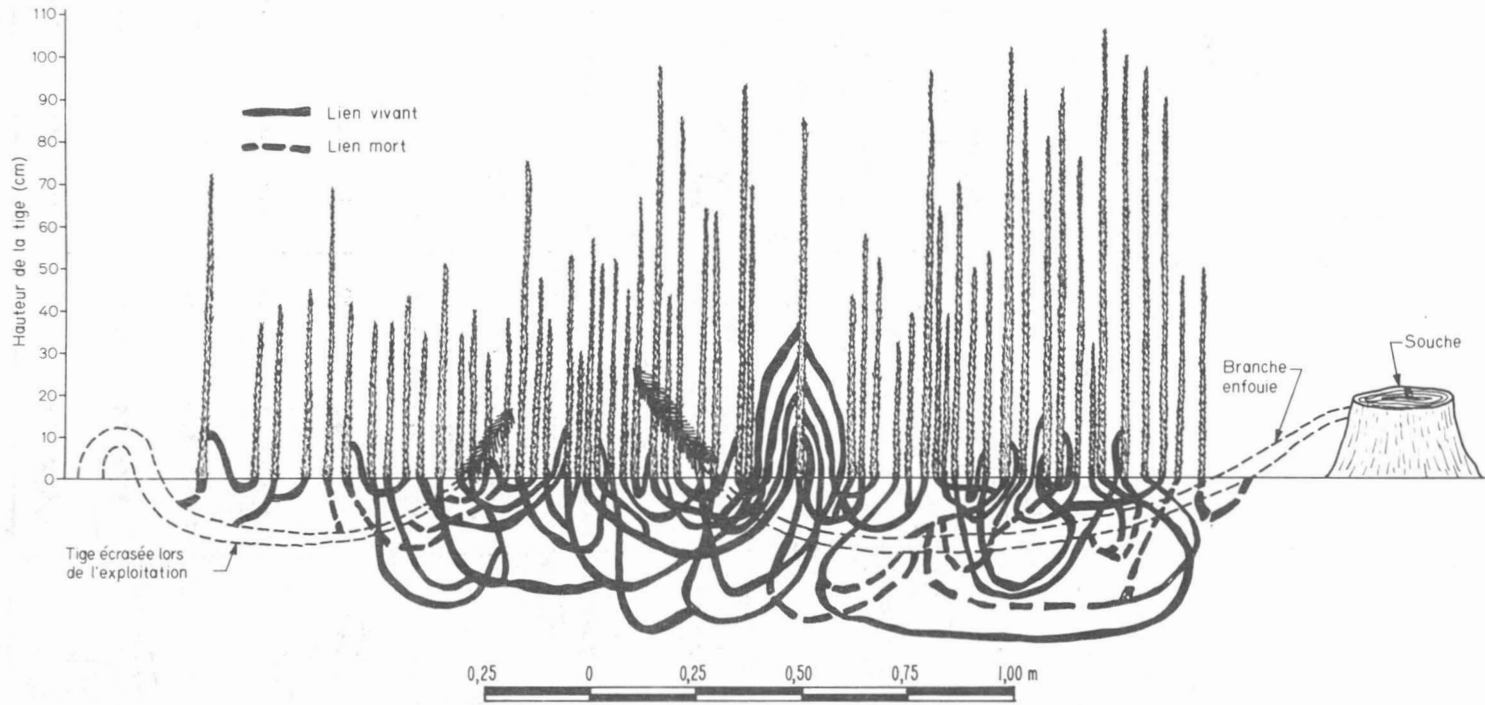


Figure 3. Représentation du profil d'un bouquet de marcottes.

annuelles a révélé un plafonnement rapide, suivi parfois d'une diminution de la croissance, dans le cas des tiges occupant les cinquième et sixième positions dans le bouquet. Au moment de la coupe, ces tiges avaient une croissance en hauteur équivalente à celle de la tige dominante. D'ailleurs au moment de la coupe, seulement 30 % des tiges devenues dominantes sept ans plus tard étaient les plus hautes ou les plus âgées de leur bouquet.

### Discussion

Malgré des différences écologiques importantes entre les deux stations, particulièrement dans le drainage, l'épaisseur de la matière organique et le type de couvert muscinal, les bouquets de marcottes ne différaient pas sensiblement d'une station à l'autre, ni en superficie, ni en nombre de tiges, ni conséquemment en densité. Cette observation semble donc confirmer que le type de station ne joue pas un rôle prépondérant dans l'établissement des marcottes d'épinette noire, du moins dans nos conditions de climat (Doucet, 1988; Bellefeuille, 1935; Fuller, 1913), même si la région écologique et l'épaisseur de l'humus pourraient avoir une certaine importance (Jean-Claude Ruel, comm. pers.).

La structure d'âge ne différait pas d'une station à l'autre. Il faut toutefois reconnaître que le niveau auquel l'âge a été compté ne correspond pas nécessairement au point d'enracinement précis de la branche. L'épinette noire produit régulièrement des racines adventives sur la partie du tronc enfouie dans le sol (Stanek, 1968). La position de la plus haute racine ne permet donc pas de dater avec précision le moment de l'enracinement, ni d'identifier le point d'enracinement. La détermination de l'âge des racines les plus profondes n'aurait probablement pas représenté une mesure

plus précise, car elles peuvent cesser de produire des cernes annuels pendant de longues périodes (Fayle, 1978; Wagg, 1967), tout en demeurant vivantes. Il faut donc se contenter d'une mesure assez approximative de l'âge.

La structure d'âge observée dans cette étude (fig. 1) se compare à celle de la régénération en marcottes établie sous des peuplements d'épinette noire âgés de 50 ans, au Saguenay — Lac-Saint-Jean, tout en étant plus jeune que celle de peuplements de 100 ans (Réjean Gagnon, comm. pers.). Sans doute a-t-elle été influencée par la destruction causée par la coupe, qui frappe plus durement la régénération la plus haute (Webber *et al.*, 1968). D'après les premiers résultats d'une étude en cours, les peuplements matures d'épinette noire, généralement âgés de plus de 100 ans, comme l'étaient probablement ceux des deux stations étudiées, ont habituellement une quantité appréciable de marcottes de 2 à 3 m de hauteur (Jean-Claude Ruel, comm. pers.) alors que, dans la présente étude, la hauteur maximale au moment de la coupe se situait à moins de 1 m. Ceci se reflète d'ailleurs dans l'importance du mode d'établissement des bouquets par écrasement de tiges lors de l'exploitation; ces tiges écrasées, à l'origine d'une bonne partie de la régénération actuelle, étaient souvent des marcottes de quelques mètres de hauteur.

La grande amplitude d'âge des marcottes indique que leur établissement est un processus continu, qui peut commencer tôt dans la vie d'un peuplement et se poursuivre tant que les conditions lui sont favorables.

Au moment de la coupe, les marcottes qui allaient devenir dominantes dans un bouquet ne présentaient pas de caractéristiques permettant de les distinguer à coup sûr. Elles n'étaient pas nécessairement les plus hautes, ni les plus vieilles,

TABLEAU III

Croissance cumulative moyenne en hauteur, de cinq marcottes compagnes par bouquet (moyenne de 21 bouquets par station)

Marcottes en ordre décroissant de hauteur	Croissance en hauteur (cm)			
	Trois premières années suivant la coupe		Période de 5 à 7 ans après la coupe	
	Station sèche	Station humide	Station sèche	Station humide
1	16,5	15,6	61,8	53,1
2	15,4	13,0	57,8	51,4
3	16,2	14,3	54,4	44,6
4	15,0	13,4	52,5	42,0
5	17,0	13,3	42,4	40,6

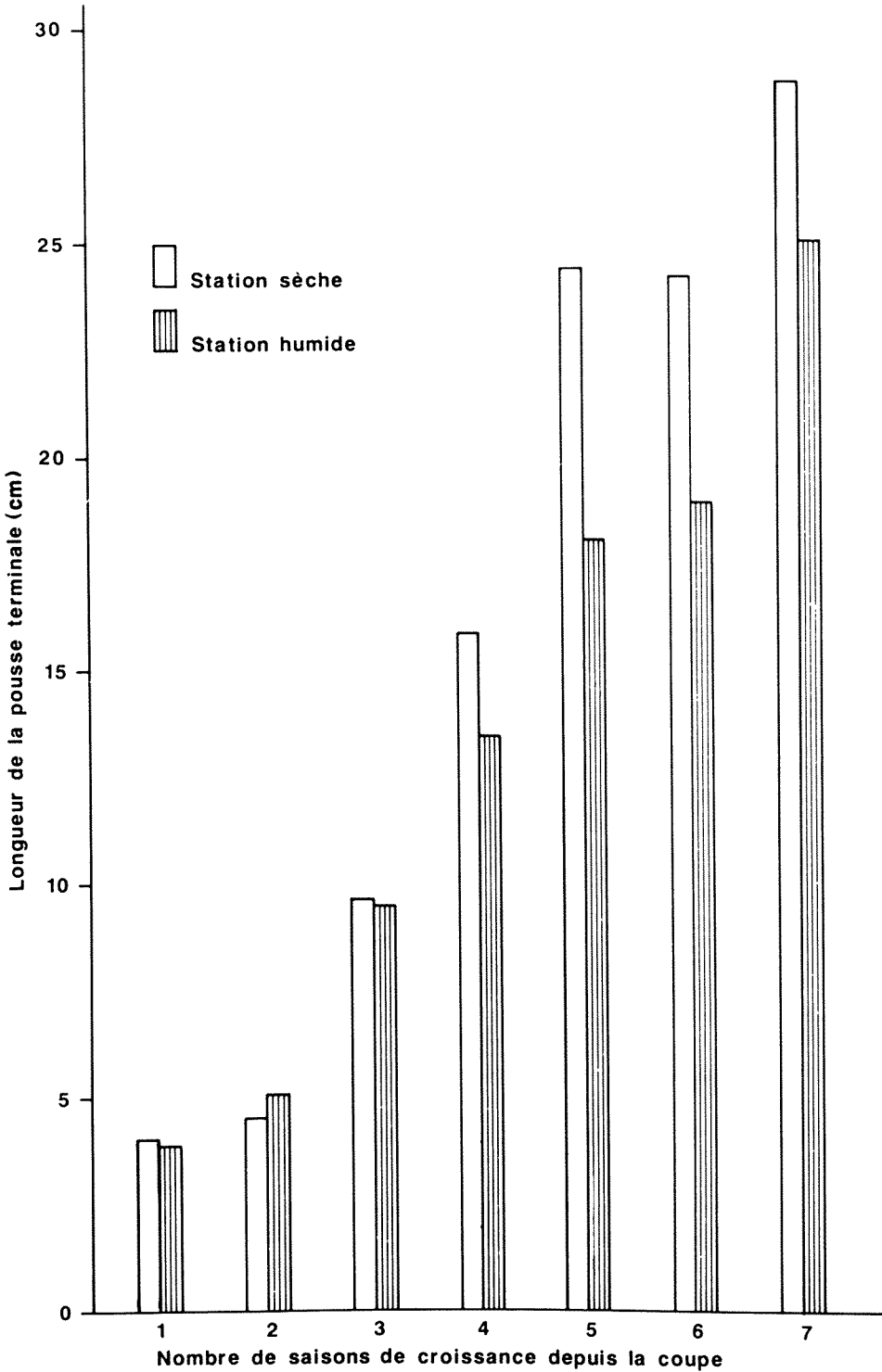


Figure 4. Croissance annuelle en hauteur des tiges dominantes, à partir de l'année de la coupe (moyenne de 21 tiges par station).

et leur croissance n'était pas supérieure à celle de leurs compagnes. Bien plus, elles ne se distinguaient pas d'une station à l'autre. Ce n'est que graduellement que les deux stations se sont différenciées sous le rapport de la croissance.

Le peu de succès obtenu dans la prédiction de la croissance des marcottes, par des mesures de leurs caractéristiques ou de leur environnement, implique qu'une attente de quelques années est nécessaire avant de pouvoir juger de la valeur d'une marcotte en particulier. Cependant, l'augmentation de croissance en hauteur qui suit la coupe semble être un phénomène général et il y a habituellement une tige dans chaque bouquet qui se démarque rapidement de ses compagnes, tandis que quelques autres peuvent prendre la relève en cas de besoin. La superficie occupée par un bouquet ne pourrait d'ailleurs supporter le développement de plus d'une ou de quelques tiges jusqu'à leur maturité, comme l'indique le plafonnement rapide de la croissance chez les tiges des cinquième et sixième rangs dans un bouquet.

Enfin, la croissance des tiges dominantes semble être surtout le reflet de la productivité de la station; elle peut donc être prédite, dans une certaine mesure, par les connaissances antérieures que l'on a de celle-ci. D'ailleurs, la croissance en hauteur des marcottes peut égaler celle d'épinettes noires introduites par plantation dans les mêmes stations (Doucet & Boily, 1986). Malgré tout, les connaissances dans ce domaine sont encore trop fragmentaires et il y aurait lieu de consacrer des efforts additionnels à la solution de ce problème. Le rôle physiologique des liens entre les marcottes d'un bouquet mériterait aussi plus d'attention.

### Remerciements

Les auteurs expriment leur gratitude à Gérard Poulin, André Houde et Alain Gaudreault pour l'aide qu'ils ont apportée dans la localisation des secteurs d'étude et la planification des travaux. Les observations sur le terrain ont été réalisées par Louise Richard et Eric Filion. Mario Ménard a effectué les analyses statistiques. Enfin, Jean-Claude Ruel, Fabien Caron, Serge Payette et un correcteur anonyme ont révisé une première version de ce manuscrit.

### Références

- ATELIER SUR LES DONNÉES PÉDOLOGIQUES, 1978. Système d'informatique des sols canadiens (SIS Can). Manuel de description des sols sur le terrain. — Min. Agric. Canada, Ottawa, 93 p. + 5 annexes.
- BELLEFEUILLE, R. 1935. La reproduction des peuplements d'épinette noire dans les forêts du Nord-Québec. — For. Chron., 11: 323-340.
- DOUCET, R., 1988. La régénération préétablie dans les peuplements forestiers naturels au Québec. — For. Chron., 64: 116-120.
- DOUCET, R. & J. BOILY, 1986. Croissance en hauteur comparée de marcottes et de plants à racines nues d'épinette noire, ainsi que de plants de pin gris. — Can. J. Forest Res., 16: 1365-1368.
- DOUCET, R. & J. BOILY, 1987. Bibliographie annotée sur le marcottage de l'épinette noire. — Min. Énergie Ress. Qué., Dir. Rech. Dév., Mémoire n° 90, 32 p.
- FAYLE, D. C. F., 1978. The case of the thickening root. — Pages 216-227 in A. Riedacker & J. Gagnaire-Michard (éd.). Physiologie des racines et symbioses; Comptes-rendus d'un symposium, Nancy, 11-15 septembre 1978. INRA-CNRF, Nancy-Champenoux, 502 p.
- FULLER, G. D., 1913. Reproduction by layering in the black spruce. — Bot. Gaz., 55: 451-457.
- GATES, F. C., 1938. Layering in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.). — Am. Midl. Nat., 19: 589-594.
- LÉGÈRE, A. & S. PAYETTE, 1981. Ecology of a black spruce (*Picea mariana*) clonal population on the hemiarctic zone, northern Québec: Population dynamics and spatial development. — Arct. Alp. Res., 13: 261-276.
- PAQUET, G., 1984. Normes d'inventaire de régénération après perturbation. — Min. Énergie Ress. Qué., Cahier ERC 3209, non paginé.
- STANEK, W., 1961. Natural layering of black spruce in northern Ontario. — For. Chron., 37: 245-258.
- STANEK, W., 1968. Development of black spruce layers in Quebec and Ontario. — For. Chron., 44(2): 25-28.
- VINCENT, A. B., 1964. Comparative growth of black spruce seedlings and layers under an alder canopy. — Pulp. Pap. Can., 65: WR381-WR383.
- WAGG, J. W. B., 1967. Origin and development of white spruce root-forms. — Canada Dept. For. Rur. Devel., For. Br., Dept. Publ. no. 1192, 45 p.
- WEBBER, B., J. T. ARNOTT, G. F. WEETMAN & G. C. R. CROOME, 1968. Advance growth destruction, slash coverage and ground conditions in logging operations in Eastern Canada. — Pulp. Pap. Res. Inst. Can., Woodl. Rep. no. 8, 109 p.



## MORTALITÉ DES SEMIS DE MÊLÈZE LARICIN ATTRIBUABLE AUX BOUES RÉSIDUAIRES UTILISÉES POUR LEUR FERTILISATION

Y. GRENIER<sup>1</sup> et D. COUILLARD

Institut national de la recherche scientifique  
INRS-Eau, 2700, rue Einstein, C.P. 7500, Sainte-Foy (Québec) G1V 4C7

### Résumé

Une expérience de fertilisation de semis de mélèze laricin [*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch] avec des boues résiduaires provenant d'une usine d'épuration des eaux a été réalisée en serre pendant quatre mois. Avec des applications de boue répétées totalisant 106 kg·ha<sup>-1</sup> de N à la surface du sable, le meilleur taux de survie obtenu a été de 65 %. Une façon d'augmenter le taux de survie consiste à enfouir la boue avant la mise en terre des semences; cette opération a porté le taux de survie à 76 %. L'expérience a aussi révélé que l'emploi de boue sur sable donne de meilleurs taux de survie que sur un sol de pépinière. On soupçonne que l'azote ammoniacal qui s'est dégagé de la boue pourrait être responsable de la mortalité observée.

### Abstract

An experiment using larch [*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch] seedlings which were fertilized with wastewater sludge was conducted in greenhouse for four months. With the sludge surface-applied on sand, the best survival rate obtained was 65% with multiple applications (cumulative dose of N of 106 kg·ha<sup>-1</sup>). This rate was increased to 76% if the sludge was mixed with the sand. Better results were obtained if sludge was used with sand rather than with nursery soil. It is suggested that ammoniacal N released during the experiment may have been a cause of the observed mortality.

### Introduction

Le problème de la gestion des boues résiduaires est déjà mis en lumière au Québec, alors que le programme d'assainissement des eaux usées n'en est qu'à ses débuts (Anonyme, 1986; Couillard *et al.*, 1986; Crowley *et al.*, 1986). L'utilisation des boues en foresterie pourrait constituer un élément de solution, car leur valeur fertilisante a déjà été fort bien reconnue et abondamment mentionnée dans la littérature (Grenier & Couillard, 1989; Grenier, 1985). Par leur contenu de 30 à 40 % en matière organique (Pommel, 1979) et par les éléments nutritifs qu'elles contiennent, elles améliorent aussi les sols peu ou pas fertiles comme les sables.

Les arbres, à leurs différents stades de développement, ne réagissent pas tous de la même façon à la fertilisation. Bien que cette opération soit généralement bénéfique en accélérant la croissance (Cole, 1981; Miller, 1981; Vézina &

Roberge, 1981), elle peut produire des effets néfastes dans certains cas. L'objectif de notre étude était de vérifier si des semis de mélèze laricin [*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch] pouvaient survivre et croître sur du sable fertilisé avec des boues résiduaires. Cet article présente les résultats portant sur la survie, alors que les résultats portant sur la croissance sont présentés ailleurs (Couillard & Grenier, 1989). L'essence choisie est étudiée pour son potentiel dans la production de biomasse forestière (Anonyme, 1985) et elle a une croissance rapide qui permet d'avoir des résultats interprétables dans un délai raisonnable. Si l'objectif se vérifiait, il serait possible d'envisager la ligniculture de cette espèce sur des étendues sableuses; en même temps, un débouché pour la disposition des boues résiduaires serait identifié.

### Matériel et méthodes

Les essais principaux ont été menés avec du sable et de la boue digérée anaérobique (de Valcartier, Québec). La composition chimique du sable et du sol de pépinière est fournie au tableau I et celle de la boue au tableau II.

<sup>1</sup> Adresse actuelle: Service de la recherche appliquée, ministère de l'Énergie et des Ressources, 2700, rue Einstein, Sainte-Foy (Québec) G1P 3W8

TABLEAU I

Composition chimique<sup>1</sup> du sable et du sol de pépinière utilisés dans l'expérience

	Sable	Sol de pépinière
N		
organique	traces	1 700
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	1,7	5,1
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	0,4	23,7
P		
total	998	1 276
échangeable	411	761
Cations totaux		
K	393	559
Ca	4 248	2 732
Mg	1 123	825
Cu	traces	traces
Fe	16 244	28 513
Mn	267	433
Zn	38	47
Cations échangeables		
K	13	104
Ca	449	1 229
Mg	6	78
Cu	traces	0,7
Fe	73	189
Mn	9	28
Zn	1	4
C.O. (%)	0,05	3,05
pH	7,2	5,5

<sup>1</sup> Sauf pour le pH et pour le carbone organique (C.O.), toutes les valeurs sont en mg·kg<sup>-1</sup>.

Les méthodes de digestion et d'analyse des sols sont celles qui sont régulièrement employées par le laboratoire du Service de la recherche du ministère de l'Énergie et des Ressources (Secteur Forêts) et sont décrites par McKeague (1978). L'azote organique total (azote Kjeldahl), le phosphore total et les cations totaux sont libérés par une digestion qui s'effectue à 370°C pendant 1 heure dans une solution de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (30 %) et H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> (18 N) à laquelle est ajoutée un peu de Se. Le dosage de N est fait par colorimétrie automatisée (Technicon Auto Analyser II) et le dosage de P et des cations est fait par spectrophotométrie d'émission au plasma (Jarell-Ash, modèle ICAP-9000). L'azote minéral (NH<sub>4</sub><sup>+</sup> et NO<sub>3</sub><sup>-</sup> + NO<sub>2</sub><sup>-</sup>) est extrait par une solution de KCl (2 N) et est dosé par colorimétrie automatisée. Le P assimilable est extrait par une solution de NH<sub>4</sub>F (0,03 N) et HCl (0,1 N) selon la méthode Bray-2 modifiée (c'est-à-dire un temps de rétention de 30 minutes au lieu d'une minute); le dosage en est fait par colorimétrie

automatisée. Les cations échangeables (K, Ca, Mg) sont extraits par une solution de CH<sub>3</sub>COONH<sub>4</sub> dont le pH est ajusté à 7,0 et les autres cations (Mn, Cu, Zn, Fe et Al) sont extraits par une solution de HCl (0,1 N); leur dosage est fait par spectrophotométrie d'absorption atomique à la flamme (modèle Perkin-Elmer 306) pour Mg, Mn, Cu, Zn, Fe et Al et par photométrie d'émission à la flamme (Technicon Auto Analyser IV) pour K et Ca. L'hydrogène échangeable est extrait par une solution de BaCl<sub>2</sub> (0,5 N) et de triéthanolamine (0,5 N) dont le pH est ajusté à 8,0; son dosage est fait par une titration au HCl (0,1 N) jusqu'à un pH de 5,1. Le carbone organique est déterminé par la méthode de Walkley et Black, soit du K<sub>2</sub>Cr<sub>2</sub>O<sub>7</sub> (1 N) et H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> (18 N) auxquels sont ajoutés du H<sub>3</sub>PO<sub>4</sub> et un indicateur. Le titrage est fait par une solution de FeSO<sub>4</sub> (1 N) et H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> (18 N). Le pH est mesuré

TABLEAU II

Analyse chimique de la boue anaérobie de Valcartier utilisée pour l'expérience

Variables	Concentration <sup>1</sup>
Solides totaux (mg·L <sup>-1</sup> )	9 000
Solides totaux volatils (mg·L <sup>-1</sup> )	3 100
Solides dissous (mg·L <sup>-1</sup> )	855
Solides dissous volatils (mg·L <sup>-1</sup> )	230
NTK	42 000
N - NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	770
N - NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> + NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	≤0,5
P total	10 500
Al	13 000
As	≤ 5
Ba	600
B	20
Cd	≤10
Ca	33 000
Cr	80
Co	≤10
Cu	2 900
Fe	15 000
Mg	2 500
Mn	200
Hg	7,7
Mo	≤20
Ni	20
Pb	680
K	880
Na	1 500
Se	≤ 5
Zn	950
pH	7,7
Conductivité (mS/m)	240

<sup>1</sup> Sauf pour le pH, la conductivité et les solides totaux et dissous, toutes les valeurs sont en mg·kg<sup>-1</sup>.

dans une solution de  $\text{CaCl}_2$  (0,01 M) par électrométrie manuelle au moyen d'un pH-mètre (Fisher Accumet modèle 420) avec 10 g de sol pour 20 ml de solution.

Les méthodes d'analyse des boues sont celles employées par Environnement Québec; elles sont décrites dans «Standard Methods» (Greenberg et al., 1985). Les phases solide et liquide sont séparées par centrifugation et les échantillons sont séchés au four à  $103^\circ\text{C}$  jusqu'à l'obtention d'un poids constant. Le séchage des solides volatils est effectué à  $550^\circ\text{C}$ . Le N minéral est extrait par une solution de KCl (1 N) et est déterminé par colorimétrie automatisée. Le N total et le P total sont libérés simultanément par une digestion avec  $\text{H}_2\text{SO}_4$  et  $\text{K}_2\text{SO}_4$ , en présence de HgO comme catalyseur; le dosage de  $\text{NH}_4^+$  et  $\text{PO}_4^{3-}$  libéré est fait par colorimétrie automatisée. Pour l'analyse des métaux, un autre échantillon est digéré à chaud pendant une nuit dans une solution de HCl et  $\text{HNO}_3$  concentrés (Anonyme, 1983) et le dosage des éléments est fait par spectrophotométrie d'émission au plasma. Le pH et la conductivité sont mesurés directement à l'aide d'un pH-mètre et d'un conductivimètre.

Seize essais ont permis d'étudier les interactions dose-fréquence-mode d'application. Des essais parallèles, comprenant deux traitements avec boue sur sol de pépinière et deux traitements avec fertilisants chimiques sur sable ont aussi été réalisés à titre comparatif. Tous les essais ont été effectués en quatre répétitions, dans des pots troués de 5 L disposés aléatoirement sur quatre tables dans la serre (blocs complets). Les caractéristiques des traitements sont présentées au tableau III.

Quarante graines, préalablement stratifiées pendant 3 semaines, ont été déposées à la surface du sable dans chaque pot et recouvertes de silice pour minimiser leurs déplacements lors de l'arrosage et de la fertilisation. Toutes les semences utilisées étaient une descendance récoltée dans un peuplement de St-Louis-de-Blandford ( $46^\circ15'N.$ ,  $73^\circ00'O.$ ).

La boue fraîche a été conservée à  $2^\circ\text{C}$ . Les quantités requises, basées sur la charge en N, étaient versées sur la silice après avoir été mesurées dans un bécher gradué et calibré, sauf pour les traitements où la boue a été enfouie. Les ap-

TABLEAU III

Caractéristiques des traitements et moyennes des pourcentages de survie des semis selon le temps écoulé (en jours)

Numéros des traitements	Caractéristiques		Pourcentages moyens de survie après		
	Facteurs <sup>1</sup>	Dose de N (kg·ha <sup>-1</sup> )	25 d	45 d	119 d
1	Témoin, Sa		76	78	73
2	B, Sa, Su,	1 × 25 = 25	55	50	49
3	B, Sa, Su,	1 × 50 = 50	33	29	29
4	B, Sa, Su,	1 × 125 = 125	54	49	49
5	B, Sa, Su,	2 × 25 = 50	61	58	56
6	B, Sa, Su,	2 × 50 = 100	37	35	35
7	B, Sa, Su,	2 × 125 = 250	37	38	38
8	B, Sa, Su,	5 × 25 = 125	51	52	52
9	B, Sa, Su,	5 × 50 = 250	49	48	48
10	Fc, Sa, Su,	17 × 25 = 425	58	56	56
11	B, Sa, Su,	9 × 25 = 225	66	63	63
12	B, Sa, Su,	9 × 50 = 450	43	37	36
13	B, Sa, Su,	17 × 6,25 = 106	68	65	65
14	B, Sa, Su,	17 × 12,5 = 213	62	54	54
15	B, Sa, Su,	17 × 25 = 425	31	25	25
16	B, Sp, Su,	1 × 125 = 125	28	22	21
17	B, Sp, Su,	5 × 25 = 125	48	47	48
18	Fc, Sa, Su,	17 × 12,5 = 213	73	71	70
19	B, Sa, En,	1 × 50 = 50	75	75	76
20	B, Sa, En,	1 × 125 = 125	68	73	72

<sup>1</sup> B = boue. Fc = fertilisant chimique. En = enfouissement dans 10 cm. Sa = sable. Sp = sol de pépinière. Su = en surface.



plications de boue ont été faites dès le début de l'expérience pour tous les traitements. Elles ont été répétées à toutes les semaines pour les traitements recevant dix-sept applications, aux 2 semaines pour ceux en recevant neuf, aux 4 semaines pour ceux en recevant cinq et à la onzième semaine pour les traitements recevant deux applications. Dans la serre, un dispositif d'arrosage automatique fonctionnant quelques minutes par jour, et un éclairage artificiel de lampes aux halogénures de métal fonctionnant 16 heures par jour, ont été maintenus tout au long de l'expérience qui a duré 119 jours.

Les solutions de fertilisants chimiques utilisées étaient du 10-52-10 (N-P-K) pour les 5 premières semaines, et du 20-20-20 pour les 12 dernières. En même temps, 0,0234 g de  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  par pot était ajouté chaque semaine, afin de fournir les éléments traces nécessaires.

Les données ont été traitées sur micro-ordinateur par analyse de variance (modèle I: niveaux de tous les facteurs fixes), en utilisant le logiciel Statistix. Les effets de diverses combinaisons de traitements, utilisant la dose, le nombre d'applications, le mode d'application, le type de fertilisant et le type de substrat, ont été testés.

### Résultats

Généralement, les tendances observées après 25 jours de croissance se sont maintenues jusqu'à la fin de l'expérience (tableau III). L'analyse et la discussion porteront seulement sur cette dernière série d'observations. Le tableau IV présente les résultats des analyses de variance du taux de survie des semis pour les différents traitements.

L'analyse de variance pour les combinaisons de traitements, faisant intervenir la dose de N par application et le nombre d'applications, révèle que la dose de N par application a des effets très significatifs sur le taux de survie, alors que le nombre d'applications et l'interaction entre ces deux facteurs n'en ont pas. Les meilleurs taux de survie soit 49 à 63 %, sont ceux des traitements ayant reçu des applications de N de  $25 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ , sans égard au nombre d'applications. De plus, l'analyse de variance révèle qu'il y a des différences très significatives entre les blocs. Dans le cas où dix-sept applications hebdomadaires de boue ont été effectuées avec trois doses différentes, la dose de N par application a un effet significatif. La plus petite quantité de boue, soit  $6,25 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$  de N par application, donne un meilleur taux de survie avec 65 %. Dans ce cas, il n'y a pas d'effet significatif des blocs.

L'analyse de variance pour la combinaison de traitements faisant intervenir le nombre d'appli-

cations et le substrat de croissance révèle que les deux facteurs ont des effets significatifs, mais que leur interaction, de même que les blocs, n'en ont pas. Le sable permet un meilleur taux de survie avec 49 et 52 % pour les traitements 4 et 8 respectivement, contre 21 et 48 % respectivement pour les traitements 16 et 17 sur sol de pépinière. Les traitements avec cinq applications ont un meilleur taux de survie que ceux n'en recevant qu'une seule.

L'analyse de variance pour la combinaison faisant intervenir la dose de N par application et le type de fertilisant révèle que ces deux facteurs ont des effets significatifs (et même très significatif, dans le cas du type de fertilisant), mais que leur interaction, de même que les blocs, n'en ont pas. Les fertilisants chimiques donnent un meilleur taux de survie que la boue, avec 56 et 70 % pour les traitements 10 et 18 respectivement, contre 54 et 25 % respectivement pour les traitements 14 et 15. La dose de N de  $12,5 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$  par application donne les meilleurs résultats avec une moyenne de 62 %, tandis que le taux de survie pour la dose de N de  $25 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$  par application est de 41 % en moyenne.

L'analyse de variance pour la combinaison faisant intervenir la dose de N par application et le mode d'application révèle que le mode d'application a un effet très significatif, tandis que la dose de N par application et les blocs n'en ont pas. Le taux de survie moyen avec les traitements où la boue a été enfouie est de 74 %, tandis qu'il est de 39 % avec les traitements ayant reçu les mêmes quantités de boue en surface. La dose de N de  $125 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$  présente ici un meilleur taux de survie que celle de  $50 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ , avec des moyennes de 61 contre 52 %, mais ces différences ne sont pas significatives.

### Discussion

L'examen des tableaux III et IV suggère que la dose de N par application a un effet significatif sur le taux de survie des semis de mélèze. En général, plus il y a de boue et plus le taux de survie diminue. Cela ne se produit pas dans le cas où l'interaction entre la dose de N et le mode d'application a été étudiée. Le mode d'application est alors la variable la plus déterminante avec des taux de survie qui augmentent avec la dose, quoique les différences ne soient pas significatives. Il semble donc que l'épandage en surface de boue fraîche défavorise la survie, alors que l'enfouissement la favorise.

L'absence d'effet significatif relié au nombre d'applications mérite d'être notée et semble aller dans le sens contraire des attentes. Cependant, il est possible que seulement les premiers apports

de boue aient joué un rôle important, et que la boue ajoutée après la (ou les) première(s) intervention(s) soit restée inerte en s'accumulant en surface. Des indices en ce sens sont fournis par le fait que les résultats ont peu évolué au cours de l'expérience et qu'ils étaient déjà décelables dès le 25<sup>e</sup> jour

(tableau III). Cela nous amène à soupçonner qu'une minéralisation initiale et excessive de N-org en  $N-NH_4^+$ , conduisant peut-être à une toxicité, a pu affecter les semis du mélèze dans cette expérience, quoique nous ne l'ayons pas mesurée. Cet effet est rapporté par de nombreux auteurs

TABLEAU IV

Résultats des analyses de variance du taux de survie des semis dans les divers traitements<sup>1</sup>

Numéros des traitements	Sources de variation	Valeurs des facteurs	df	Variance	F
2, 3, 5, 6, 8, 9, 11, 12	Dose de N par application ( $kg \cdot ha^{-1}$ )	25 ou 50	1	2521	32,47**
	Nombre d'applications	1, 2, 5 ou 9	3	205	2,64 ns
	Interaction		3	202	2,61 ns
	Blocs		3	980	12,63**
	Résiduelle		21	78	
2, 3, 4, 5, 6, 7	Dose de N par application ( $kg \cdot ha^{-1}$ )	25, 50 ou 125	2	855	10,78**
	Nombre d'applications	1 ou 2	1	2	0,02 ns
	Interaction		2	207	2,61 ns
	Blocs		3	977	12,31**
	Résiduelle		15	79	
13, 14, 15	Dose de N par application ( $kg \cdot ha^{-1}$ )	6,25; 12,5 ou 25	2	1714	7,86*
	Blocs		3	15	0,07 ns
	Résiduelle		6	218	
4, 8, 16, 17	Nombre d'applications	1 ou 5	1	841	6,23*
	Substrat de croissance	sable ou sol de pépinière	1	1024	7,59*
	Interaction		1	576	4,27 ns
	Blocs		3	246	1,82 ns
	Résiduelle		9	135	
10, 14, 15, 18	Dose de N par application ( $kg \cdot ha^{-1}$ )	12,5 ou 25	1	1871	9,31*
	Type de fertilisant	Boue ou chimique	1	2233	11,11**
	Interaction		1	232	1,15 ns
	Blocs		3	57	0,28 ns
3, 4, 19, 20	Dose de N par application ( $kg \cdot ha^{-1}$ )	50 ou 125	1	281	1,80 ns
	Mode d'application	En surface ou enfouissement	1	4865	31,16**
	Interaction		1	564	3,61 ns
	Blocs		3	316	2,03 ns
	Résiduelle		9	156	

<sup>1</sup> \*\* =  $P \leq 0,01$ ; \* =  $P \leq 0,05$ ; ns = non significatif.

(Katayama *et al.*, 1986; Riekerk, 1982; Le Tacon *et al.*, 1979; Pommel, 1979; Sabey & Hart, 1975; Gagnon, 1972). Les résultats des deux traitements utilisant des fertilisants chimiques fournissent un indice supplémentaire. En effet, le traitement 18 a reçu deux fois moins d'azote que le traitement 10, soit 213 contre 425 kg·ha<sup>-1</sup>, et présente un meilleur taux de survie avec 70 % contre 56 %. À la fin de l'expérience, une croûte était présente en surface et elle était d'autant plus épaisse que la quantité de boue ajoutée était importante, sauf dans le cas des traitements avec sol de pépinière où la boue semblait se décomposer. De plus, à propos des traitements avec sol de pépinière, l'analyse de variance révèle que c'est le seul cas où le nombre d'applications a un effet significatif.

L'activité biologique est nécessaire pour minéraliser le N-org en N assimilable. Il est donc possible que l'activité biologique dans le sable soit inférieure à celle dans le sol de pépinière qui contiendrait déjà les bactéries qui minéralisent les éléments organiques des boues. En effet, pour le traitement 17, après deux applications de 168 mL de boue (2 × 25 kg·ha<sup>-1</sup> de N), il ne restait aucune trace visible de boue à la surface des pots après 59 jours, alors que les pots du traitement 8 (sur sable), qui avaient reçu la même quantité de boue, en montraient encore des traces. Cette même observation a été refaite après 115 jours alors que ces traitements avaient reçu quatre applications de boue (25 kg·ha<sup>-1</sup> de N par application). Cela irait donc dans le sens d'une minéralisation plus rapide des éléments nutritifs, laquelle se traduirait par une plus forte mortalité des semis.

Outre la présence soupçonnée de NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, il est aussi possible que la boue elle-même, en séchant, ait déraciné les plants. Cela expliquerait que les traitements ayant reçu le plus de boue présentent les pires taux de survie, soit 25 % pour le traitement 15 et 36 % pour le traitement 12. Cela semble être confirmé par les taux de survie du traitement témoin et du traitement 18 qui n'ont reçu aucune boue, et qui présentent des taux de survie parmi les meilleurs avec 73 et 70 % respectivement.

Dans deux cas, l'analyse de variance révèle des différences très significatives entre les blocs. Mis à part un effet de serre possible, nous ne pouvons pas avancer d'explication, d'autant plus que dans les quatre autres cas, les blocs n'ont pas d'effet significatif.

### Conclusion

La fertilisation avec la boue résiduaire fraîche semble avoir un impact négatif sur la survie des plantules de mélèze laricin (*L. laricina*) utilisées dans cette expérience. Cependant, la mortalité ne

peut pas être directement reliée aux quantités de boue utilisées. Elle pourrait être attribuée à une plus grande libération de NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, engendrée par la minéralisation de l'azote organique des boues ou par simple arrachage de semis lors du séchage de la boue. Par contre, les traitements avec enfouissement ont de meilleurs taux de succès.

Cette expérience a révélé que les pertes par mortalité étaient moins importantes si un substrat pauvre (sable) plutôt qu'un sol riche (sol de pépinière) était fertilisé par les boues résiduaires. Même si les doses de boues appliquées furent modestes, avec un maximum de 10 890 kg·ha<sup>-1</sup> (450 kg·ha<sup>-1</sup> de N), il semble préférable de ne pas planter de jeunes semis sur un site fraîchement traité avec des boues. Une attente de quelques mois, un enfouissement de la boue ou l'utilisation de plants plus âgés pourraient s'avérer plus profitables.

### Remerciements

Les fonds pour la réalisation de ce projet ont été fournis par le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (subvention CRSNG 0GP0003711), le Fonds pour la Formation de Chercheurs et l'Aide à la Recherche (subventions EQ-3029 et AS-2462) et le Service de la recherche (Secteur Forêts) du ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec.

### Références

- ANONYME, 1983. Handbook of analytical methods for environmental samples, Vol. 1. — Ontario Ministry of the Environment, Lab. Serv. appl. Res. Branch, Rexdale, p. MD-37.
- ANONYME, 1985. Bâtir une forêt pour l'avenir: la politique forestière. — Ministère de l'Énergie et des Ressources, Québec, 98 p.
- ANONYME, 1986. Rapport du groupe de travail sur le programme d'assainissement des eaux du Québec. — Ministère de l'Environnement, Québec, 49 p. + 8 annexes.
- COLE, D. W., 1981. Mineral cycling in forest ecosystems of the Pacific Northwest. — Pages 29-36 in S. P. Gessel, R. M. Kenady & W. A. Atkinson (ed.). Proceedings forest fertilization conference. Univ. of Washington, Seattle.
- COUILLARD, D. & Y. GRENIER, 1989. Forest management: trees response to wastewater sludge fertilization. — J. envir. Mgmt, 28 (sous presse).
- COUILLARD, D., M. CROWLEY & J. L. SASSEVILLE, 1986. Technological public choice in practice: the case of wastewater treatment facilities. — J. envir. Mgmt, 22: 133-146.
- CROWLEY, M., J. L. SASSEVILLE & D. COUILLARD, 1986. L'importance accordée à l'évaluation technologique dans l'assainissement des eaux usées

- municipales au Québec. — *Rev. int. Sciences de l'Eau*, 2: 49-57.
- GAGNON, J. D., 1972. Les égouts domestiques: un engrais valable en foresterie. — *Environnement Canada, Centre de recherches forestières des Laurentides, Québec, Rapport Q-F-X-30*, 13 p.
- GREENBERG, A. E., R. R. TRUSSELL & L. S. CLESCERI (ed.), 1985. *Standard methods for the examination of water and wastewater*, 16<sup>th</sup> ed. — American Public Health Association, American Water Works Association & Water Pollution Control Federation, Washington, 1268 p.
- GRENIER, Y., 1985. La valorisation des boues d'usine d'épuration des eaux en fertilisation forestière. — *Mémoire de maîtrise, Univ. du Québec, INRS-Eau, Québec*, 290 p.
- GRENIER, Y. & D. COUILLARD, 1989. Avantages et faisabilité de l'épandage forestier des boues résiduelles. — *For. Chron.*, 65: 9-15.
- KATAYAMA, A., N. HAYASAKA, M. HIRAI, M. SHODA & H. KUBOTA, 1986. Application of gel chromatography to monitor the decomposition process of sewage sludge in soil. — *Soil Sci. Pl. Nutr.*, 32: 211-222.
- Le TACON, F., J. GARBAYE & A. CLÉMENT, 1979. Possibilité d'utilisation des boues résiduelles de stations d'épuration urbaines en sylviculture: effet sur les sols et les eaux de drainage. — Pages 291-308 in D. Alexandre & H. Ott (ed.). *Proceedings of the first European symposium on the treatment and use of sewage sludge*, Cadarache, 13-15 February 1979.
- McKEAGUE, J. A. (ed.), 1978. *Manuel de méthodes d'échantillonnage et d'analyse des sols*, 2<sup>e</sup> éd. — Comité canadien de pédologie, sous-comité des méthodes d'analyse, Ottawa, 250 p.
- MILLER, H. G., 1981. Forest fertilization: some guiding concepts. — *Forestry*, 54: 157-167.
- POMMEL, B., 1979. La valorisation agricole des déchets: 2) Les boues résiduelles urbaines. — Ministère de l'Agriculture, Institut national de la recherche agronomique, Station d'agronomie de Bordeaux, 70 p.
- RIEKERK, H., 1982. How much sewage nitrogen on forest soils? A case history. — *BioCycle*, 23: 53-56.
- SABEY, B. R. & W. E. HART, 1975. Land application of sewage sludge: 1. Effect on growth and chemical composition of plants. — *J. envir. Qual.*, 4: 252-256.
- VÉZINA, P. E. & M. R. ROBERGE, 1981. Comment aménager nos forêts. — *Les Presses de l'Université Laval, Québec*, 273 p.



## PATHOGEN VIRULENCE AND HOST REACTION IN DUTCH ELM DISEASE

M. HUBBES

Faculty of Forestry, University of Toronto  
Toronto (Ontario) M5S 1A1

### Résumé

*Ophiostoma ulmi* (Buism.) Nannf., l'agent causal de la maladie hollandaise de l'orme, comprend des souches de forte et de faible virulence. Cette différence dans les niveaux de virulence forme la base d'une méthode de contrôle de la maladie dans laquelle des inoculations avec des souches de faible virulence du pathogène mobilisent le système de défense de l'hôte. De cette façon l'hôte acquiert une résistance induite contre des infections subséquentes par des souches d'*O. ulmi* de forte virulence. L'utilisation de ce système permet d'obtenir un meilleur niveau de résistance et un contrôle plus efficace de la maladie hollandaise de l'orme. Toutefois, pour comprendre et rendre cette méthode de contrôle fonctionnelle, on se doit d'identifier la base génétique de la virulence du pathogène de même que ses expressions et variations, de façon à pouvoir les mesurer et les prédire. Simultanément, les mécanismes biochimiques du système de défense de l'hôte devront être identifiés et étudiés. L'utilisation de gels d'électrophorèse d'isozymes et de protéines spécifiques, en combinaison avec des tests immunochimiques, permettent une classification précise des isolats sauvages selon leur niveau de virulence. Le phénomène de résistance induite est lié, chez les espèces d'ormes, à la production de six mansonones qui agissent comme phytoalexines. La production de mansonones est inversement corrélée à la virulence de l'isolat d'*O. ulmi* inoculé: plus la souche est virulente, moins elle induit de mansonones. Nous postulons donc que différents isolats de souches agressives et non agressives contiennent des répresseurs spécifiques qui interfèrent avec la production des mansonones. Des cultures de tissus provenant d'espèces d'ormes résistantes et d'espèces d'ormes susceptibles au pathogène sont employées pour identifier les répresseurs et les «éliciteurs» qui peuvent être produits par le pathogène.

### Abstract

The causal agent of Dutch elm disease, *Ophiostoma ulmi* (Buism.) Nannf., is comprised of high and low virulent strains. This difference in virulence can be exploited for disease control via a mobilization of the host's defence system by inoculations with pathogen strains of low virulence. As a result, the host acquires an induced resistance against further attack by highly virulent strains of *O. ulmi*. The manipulation of this system can be utilized to shift the host-pathogen relationship to a higher level of resistance resulting in a more effective control of Dutch elm disease. But to understand and render this control functional, the genetic basis of pathogen virulence, and its expression and possible variation have to be identified so that they can be measured and predicted. Simultaneously, the biochemical mechanisms of the host's defence system need to be identified and investigated. Gel electrophoresis of isozymes and specific proteins in combination with immunochemical assays allow an accurate classification of field isolates with respect to their virulence. The phenomenon of induced resistance is linked to the production of six mansonones which act as phytoalexins. Mansonone production is inversely correlated with isolate virulence of *O. ulmi*: the more virulent a strain, the less mansonones it induces. We postulate that different isolates produce specific repressors that interfere with mansonone production. Tissue cultures of resistant and susceptible elm species are being employed to identify the possible repressors and elicitors produced by the pathogen.

### Introduction

In spite of numerous investigations on Dutch elm disease (Lauf & Stieger, 1980, 1981; Stipes & Campana, 1981), the causes and mechanisms of pathogenicity of the fungus *Ophiostoma ulmi* (Buism.) Nannf. are poorly understood. The elucidation of the mechanisms by which *O. ulmi* kills

its host remains a major challenge to forest pathologists. Several hypotheses have been proposed (Stipes & Campana, 1981) but a satisfactory answer has not been obtained. I believe that the final answer can only be obtained by the identification, isolation and subsequent directed rearrangements of the genes controlling pathogen virulence, and of the genes governing the host's

defences. This belief is derived from our hypothesis which states that induction, identification and genetic manipulation of the host's defence system on the one hand, and control of the pathogen virulence on the other hand, will lead to a long term, well-balanced coexistence between the host and its pathogen. This coexistence will be derived through the phenomenon of induced resistance, which is the ability of pathogen strains with low virulence to induce and mobilize the host's defence system (Bell, 1981; Hubbes, 1986). This system protects the host against invasion and rapid colonization by the more virulent and destructive strains of the same pathogen, and also against infection by other pathogens. We further assume that the host will provide an ecological niche for pathogen strains of low virulence which, if sexually compatible, will reduce (dilute) the population virulence. On this basis an effective biological control can be developed. To test the feasibility of the proposed control system a number of factors need to be established.

#### Field isolate virulence

Gibbs & Brasier (1973) reported the occurrence of two groups of isolates of *O. ulmi* in Britain. These groups were distinguished through inoculations of clonal cuttings of English elm, *Ulmus procera* Salisb. Isolates that were highly virulent were termed "aggressive", whereas isolates with a low level of virulence were termed "nonaggressive". In addition, a correlation between cultural characteristics and virulence of the isolates was established. The aggressive isolates were fast-growing with fluffy mycelia, while the non-aggressive isolates were slow-growing and waxy. Brasier *et al.* (1981) reported that the two groups differed in their temperature optima for growth. Brasier (1979) also detected two distinct races within the aggressive group. These races, termed North American (NAN) and Eurasian (EAN), were distinguished by geographic distribution, cultural characteristics and mating patterns.

Although some researchers have observed morphological and cultural differences between the aggressive and non-aggressive groups *in vitro*, others have reported difficulties in correlating isolate virulence and cultural characters (Schreiber & Townsend, 1976; Fleming, 1980; Takai, 1980). Thus, it appeared that better and more specific markers were required to identify isolate virulence.

Takai (1980) and Hubbes & Jeng (1981) showed a correlation between isolate virulence and cerato-ulmin production. Hubbes & Jeng (1981) reported that in liquid still cultures, "aggressive" isolates grew on the surface of the medium and produced fluffy aerial mycelium, whereas "non-

aggressive" isolates were submerged in the liquid. They hypothesized that aggressive and non-aggressive isolates differed in their metabolic pathways and suggested that isozymes might reflect these differences. Subsequently Bernier (1983) and Bernier *et al.* (1983) were able to distinguish the aggressive isolates from the non-aggressive ones *in vitro* by zymograms of alcohol dehydrogenase, esterases, hexokinase, peroxidase, and polyphenoloxidase. Gel electrophoresis of isozymes provided a highly reliable method for isolate identification. A large number of samples of unknown virulence (aggressiveness) were obtained from various geographic areas of Europe and North America. The "blind" analysis based on the isozyme pattern allowed the correct assignment of isolates to the aggressive and non-aggressive groups (Bernier *et al.*, 1983).

Since proteins are primary gene products, SDS and non-SDS polyacrylamide gradient gel electrophoresis of soluble proteins should provide additional information on the characterization of aggressive and non-aggressive isolates. Based on protein bands in the region from 14 kd (kilodaltons) to 45 kd aggressive isolates can be separated from the non-aggressive ones (Jeng & Hubbes, 1983). Analytical electrofocusing and two-dimensional electrophoresis in polyacrylamide gels revealed a more precise protein pattern for the two groups of isolates. Thirty-six proteins were specific for a non-aggressive isolate (isolate S116) and 12 proteins for an aggressive one (isolate RR2) (Jeng, 1986).

Data from isoenzyme and protein work allow an accurate classification of isolate aggressiveness, but do not provide further information on the genetic variation of the isolates and the transmission of these traits to the progeny. Laboratory crosses between aggressive and non-aggressive strains yielded F<sub>1</sub> progenies with combinations of enzyme profiles, toxin (cerato-ulmin) production, and other cultural characteristics that had never been encountered in field isolates. When these F<sub>1</sub> progenies were inoculated into elm seedlings, no correlation was obtained between specific isoenzyme profiles and isolate virulence (Bernier, 1983). These results indicate that the correlation between a particular isoenzyme pattern, protein pattern and toxin production probably represents an ecological advantage; otherwise similar combinations, as found in the F<sub>1</sub> progeny of laboratory crosses, would have been detected among the field isolates. The above results are not surprising in light of Brasier's hypothesis which considers aggressive and non-aggressive isolates as two subspecies of *O. ulmi* (Brasier, 1979). A reproductive barrier inhibits the aggressive isolates from being fertilized under field conditions by non-aggressive isolates (Brasier & Gibbs, 1976; Brasier, 1977, 1982). It is

important to recognize that the non-aggressive strain is not ecologically unfit. This strain is believed to be responsible for the first epidemic outbreak of the Dutch elm disease in the 1920's and 1930's (Brasier, 1983).

Genetic crossing experiments between aggressive and non-aggressive strains clearly indicate that substantial progress in the characterization of pathogen virulence could only be expected if a chromosomal map of the fungus were available. Only then, could specific information on the location of genes coding for virulence be obtained. Systematic investigations on the genetics of *O. ulmi* require artificial production of stable mutants. A collection of 150 morphological, drug resistant and auxotrophic mutants were recovered after treating the isolate MH75 (Bernier, 1988) with chemical [N-methyl-N'-nitro-N-nitrosoguanidine (MNNG)] and physical (UV light) mutagens. Most of the mutants have been backcrossed to the sexually compatible wild-type isolate VA (Bernier & Hubbes, 1985, and unpubl.; Bernier, 1988) and a preliminary chromosomal map of the fungus has been established (Bernier *et al.*, 1987, and unpubl.; Bernier, 1988).

### Induced resistance

The virulence of strains of *O. ulmi* is established by field inoculation of elms in various age classes. This procedure is time- and space-consuming; however it is more or less accurate. In concurrence with the laboratory work on isolate virulence, field inoculation trials using elm seedlings were conducted to investigate whether the low virulence isolates could induce resistance to Dutch elm disease (Hubbes & Jeng, 1981). The results of these experiments were encouraging. Bioassays on thin layer chromatographs of crude sapwood extracts of elm seedlings revealed the presence of seven inhibitory spots. The total amount of these inhibitory substances increased 12 months after cross-inoculation with aggressive strains. This indicated that the detected inhibitory substances may play an important role in the defence mechanism of elms to Dutch elm disease. Two of the inhibitory substances were tentatively identified as mansonones E and F (Jeng *et al.*, 1983).

Further work confirmed the presence of mansonones E and F in sapwood extracts, and this led to the further identification of mansonones A, C, D and G (Dumas *et al.*, 1983; Dumas *et al.*, 1986). Mansonones E and F, originally isolated from the West African tree *Mansonia altissima* Chev., were first observed to accumulate in *Ulmus americana* L. infected with *O. ulmi* (Elgersma & Overeem, 1971). Elgersma & Overeem (1971) were unable

to correlate mansonone accumulation and resistance to Dutch elm disease since cuttings of the resistant clone '390' did not accumulate more mansonones E and F than did the susceptible clone 'Belgica'. There are several reasons for this. First, when these experiments were carried out there was no distinction between aggressive and non-aggressive isolates. Second, extraction of mansonones was carried out with boiling alcohol, which may denature the mansonones or induce the transformation of other compounds into mansonones. Thirdly, the comparison of mansonone content between treatments was made on the number of cuttings that were extracted rather than on a fresh or dry weight basis (Duchesne, 1985).

Our work showed that the non-aggressive isolate Q311 induced more phytoalexin accumulation than did the aggressive strain CESS 16K (Jeng *et al.*, 1983). This has been confirmed by Duchesne *et al.* (1984, 1985, 1986). Strains of low virulence induce high amounts of mansonones in American elms (*U. americana*) whereas highly virulent strains induce low amounts (Duchesne, 1985). We assume that the aggressive strain CESS 16K suppresses, at least partly, mansonone accumulation in *U. americana*. At this time we can only speculate that the different strains produce specific repressors that interfere in mansonone production. From this point of view, *Ulmus pumila* L. would produce only high quantities of mansonones because the fungal repressors are ineffective. Isolate difference in mansonone accumulation cannot be measured in the resistant elm (*U. pumila*) because both fungal tester strains induced high amounts of phytoalexins (Duchesne *et al.*, 1986). We postulate that mansonones play an important role in host resistance and the results of the above experiments support this hypothesis.

Traditionally, host resistance is measured by inoculation tests. These tests are space- and time-consuming and often inaccurate. A bioassay, using elm cell tissue culture, can overcome these shortcomings. The quantity of mansonone F produced by these cell cultures is being used to quantify either pathogen virulence or host resistance. We have confirmed that mansonone F accumulation in elm calli parallels the accumulation found in elm seedlings (Szczegola, unpubl.). Specific fungal cell fractions elicit mansonone production in elm tissue culture. Purification, characterization and identification of these compounds is under way (Yang, unpubl.). Antibodies against these elicitors will be produced (Svircev *et al.*, 1988) to allow better isolation and localization of these elicitors in the fungal mycelium.

All of the above work inevitably leads to the field of molecular genetics. Direct study of the genes



and gene products of pathogen virulence and host resistance is the only approach that can lead to a more complete understanding of host-pathogen interaction. Once this is understood we will be able to effectively control this devastating disease of elms.

### References

- BELL, A.A., 1981. Biochemical mechanisms of disease resistance. — *A. Rev. Pl. Physiol.*, 32: 21-81.
- BERNIER, L., 1983. Relationships between isoenzymes, cultural characters, and pathogenicity in *Ceratocystis ulmi* (Buism.) C. Moreau. — M. Sc. thesis, University of Toronto, Toronto, 206 p.
- BERNIER, L., 1988. Induction, characterization and mapping of mutations in *Ophiostoma ulmi*, the causal agent of Dutch elm disease. — Ph.D. thesis, University of Toronto, Toronto, 206 p.
- BERNIER, L. & M. HUBBES, 1985. Artificial induction of mutations in *Ophiostoma ulmi*, the causal agent of Dutch elm disease. — *Can. J. Pl. Path.*, 7: 442.
- BERNIER, L., R.S. JENG & M. HUBBES, 1983. Differentiation of aggressive and non-aggressive strains of *Ceratocystis ulmi* by polyacrylamide gel electrophoresis of intramycelial enzymes. — *Mycotaxon*, 17: 456-472.
- BERNIER, L., R.S. JENG & M. HUBBES, 1987. Genetics of *Ophiostoma ulmi*, the causal agent of Dutch elm disease. — *Can. J. Pl. Pathol.*, 9: 273 (abstract).
- BRASIER, C.M., 1977. Inheritance of pathogenicity and cultural characters in *Ceratocystis ulmi*: Hybridization of protoperithecial and non-aggressive strains. — *Trans. Br. mycol. Soc.*, 68: 45-52.
- BRASIER, C.M., 1979. Dual origin of recent Dutch elm disease outbreaks in Europe. — *Nature*, 281: 78-80.
- BRASIER, C.M., 1982. Occurrence of three sub-groups with *Ceratocystis ulmi*. — Pages 298-321 in E.S. Kondo, Y. Hiratsuka, W.B.G. Denyer (ed.). Proceedings of the Dutch elm disease: symposium and workshop, Winnipeg, Manitoba, October 5-9, 1981. Manitoba Department of Natural Resources, Winnipeg, 517 p.
- BRASIER, C.M., 1983. The future of Dutch elm disease in Europe. — *Bull. For. Commn, Lond.*, 60: 96-104.
- BRASIER, C.M. & J.N. GIBBS, 1976. Inheritance of pathogenicity and cultural characters in *Ceratocystis ulmi*: Hybridization of aggressive and non-aggressive strains. — *Annis appl. Biol.*, 83: 31-37.
- BRASIER, C.M., J. LEA & M.K. RAWLINGS, 1981. The aggressive and non-aggressive strains of *Ceratocystis ulmi* have different temperature optima for growth. — *Trans. Br. mycol. Soc.*, 76: 213-218.
- DUCHESNE, L.C., 1985. Phytoalexin accumulation and resistance to Dutch elm disease. — M. Sc. thesis, University of Toronto, Toronto, 111 p.
- DUCHESNE, L., R.S. JENG & M. HUBBES, 1984. Effect of *Ceratocystis ulmi* strain aggressiveness on phytoalexin accumulation in *Ulmus americana*. — *Can. J. Pl. Path.*, 6: 261.
- DUCHESNE, L.C., R.S. JENG & M. HUBBES, 1985. Accumulation of phytoalexins in *Ulmus americana* in response to injection by a non-aggressive and an aggressive strain of *Ophiostoma ulmi*. — *Can. J. Bot.*, 63: 678-680.
- DUCHESNE, L.C., M. HUBBES & R.S. JENG, 1986. Mansonone E and F accumulation in *Ulmus pumila* resistant to Dutch elm disease. — *Can. J. Forest Res.*, 16: 410-412.
- DUMAS, M.T., G.M. STRUNZ, M. HUBBES & R.S. JENG, 1983. Isolation and identification of six Mansonones from *Ulmus americana* infected with *Ceratocystis ulmi*. — *Experientia*, 39: 1089-1090.
- DUMAS, M.T., G.M. STRUNZ, M. HUBBES, & R.S. JENG, 1986. Inhibition of *Ceratocystis ulmi* by mansonones A,C,D,E,F and G isolated from *Ulmus americana*. — *Eur. J. Forest Path.*, 16: 217-222.
- ELGERSMA, D.M. & J.C. OVEREEM, 1971. The relation of mansonones to resistance against Dutch elm disease and their accumulation, as induced by several agents. — *Neth. J. Pl. Path.*, 77: 168-174.
- FLEMING, M.A., 1980. Virulence of some strains of *Ceratocystis ulmi* (Busim.) C. Moreau, and induced resistance in elm seedlings. — M. Sc. thesis, University of Toronto, Toronto, 146 p.
- GIBBS, J.N. & C.M. BRASIER, 1973. Correlation between cultural characters and pathogenicity in *Ceratocystis ulmi* isolates from Britain, Europe and North America. — *Nature*, 241: 381-383.
- HUBBES, M., 1986. Mechanisms of induced resistance in trees. — Pages 786-798 in Proceedings of 18th IUFRO World Congress, Ljubljana, Yugoslavia, Sept. 7-21, 1986. Division 2, vol. II. Forest plants and forest protection, 867 p.
- HUBBES, M. & R.S. JENG, 1981. Aggressiveness of *Ceratocystis ulmi* strains and induction of resistance in *Ulmus americana*. — *Eur. J. Forest Path.*, 11: 257-264.
- JENG, R.S., 1986. Analytical electrofocusing and two-dimensional electrophoresis of proteins extracted from the mycelia of aggressive and non-aggressive strains of *Ophiostoma ulmi*. — *Can. J. Bot.*, 64: 2073-2081.
- JENG, R.S. & M. HUBBES, 1983. Identification of aggressive and non-aggressive strains of *Ceratocystis ulmi* by polyacrylamide gradient gel electrophoresis of intramycelial proteins. — *Mycotaxon*, 17: 445-455.
- JENG, R.S., A.C. ALFENAS, M. HUBBES & M. DUMAS, 1983. Presence and accumulation of fungitoxic substances against *Ceratocystis ulmi* in *Ulmus americana*: possible relation to induced resistance. — *Eur. J. Forest Path.*, 13: 261-178.
- LAUT, J.G. & J.M. STIEGER, 1980. Dutch elm disease — a bibliography: addendum. — Colorado State Forest Service, Colorado State Univ., Fort Collins, 23 p.
- LAUT, J.G. & J.M. STIEGER, 1981. Dutch elm disease — a bibliography: addendum 1980. — Colorado State Forest Service, Colorado State Univ., Fort Collins, 32 p.
- SCHREIBER, L.R. & A.M. TOWNSEND, 1976. Variability in aggressiveness, recovery and cultural character-

- istics of isolates of *Ceratocystis ulmi*. — *Phytopathology*, 66: 239-244.
- STIPES, R.J. & R.J. CAMPANA, 1981. Compendium of elm disease. — *Am. Phytopath. Soc.*, St. Paul, MN, 96 p.
- SVIRCEV, A.M., R.S. JENG & M. HUBBES, 1988. Detection of cerato-ulmin on aggressive isolates of *Ophiostoma ulmi* by immunocytochemistry and scanning electron microscopy. — *Phytopathology*, 78: 322-327.
- TAKAI, S., 1980. Relationship of the production of the toxin, cerato-ulmin, to synnemata formation, pathogenicity, mycelial habit, and growth of *Ceratocystis ulmi* isolates. — *Can. J. Bot.*, 58: 658-662.



## RESISTANCE MECHANISMS TO DUTCH ELM DISEASE: A REVIEW

L. C. DUCHESNE

Department of Botany, Erindale Campus  
University of Toronto in Mississauga, Mississauga (Ontario) L5L 1C6

### Résumé

Les espèces résistantes à la maladie hollandaise de l'orme (MHO) sont capables de localiser le pathogène. Plusieurs mécanismes ont été proposés pour expliquer ce phénomène: la formation de thylls et de gommés, la présence de caractéristiques anatomiques qui favorisent le développement des thylls et la synthèse de composés toxiques, peut-être des phytoalexines. La formation de thylls a été reliée à la résistance à la MHO parce que des clones d'ormes résistants forment des thylls, à la suite de l'inoculation avec *Ophiostoma ulmi* (Buisin.) Nannf. plus rapidement que les clones de moindre résistance. On a aussi proposé que la rapidité avec laquelle les thylls sont formés est reliée à la dimension des vaisseaux. La production de composés toxiques a été reliée à la résistance à la MHO parce que, en réponse à l'infection par *O. ulmi*, des semis d'*Ulmus pumila* L. (une espèce résistante) ont accumulé plus de mansonones ou en ont accumulé plus rapidement que les semis d'*U. americana* L. Il est possible que ces trois mécanismes de résistance soient complémentaires et que leur contribution respective soit nécessaire à l'expression de la résistance à la MHO.

### Abstract

Localization of fungal spread in the vascular system is implicated in resistance to Dutch elm disease (DED). Several hypotheses have been proposed to explain this phenomenon: vascular occlusion, anatomical features of the host, and synthesis of fungitoxic chemicals, possibly phytoalexins. Vascular occlusion is linked to resistance to DED because resistant clones form tyloses faster than susceptible clones in response to inoculation with *Ophiostoma ulmi* (Buisin.) Nannf. It has been proposed that the rapidity of tylosis formation is associated with vessels of small diameter and other anatomical features. The accumulation of fungitoxic chemicals has been associated with resistance to DED because the accumulation of the fungitoxic mansonones E and F was greater and/or faster in seedlings of *Ulmus pumila* (resistant to DED) than in seedlings of *U. americana*. Possibly, these three groups of resistance mechanisms act in a complementary fashion in resistance to DED.

### Introduction

The mechanisms responsible for resistance to *Ophiostoma ulmi* (Buisin.) Nannf. have been studied intensively over the past 60 years. The main purpose of these studies was to elucidate and manipulate the natural means of resistance to Dutch elm disease (DED). The advantages of such knowledge are two-fold. First, it may enable forest practitioners and arboriculturists to trigger these resistance mechanisms artificially with the goal of salvaging existing valuable specimens. Second, it may provide tree breeders with useful screening tools for resistance to DED. Although numerous investigations have emphasized the mechanisms of resistance to DED, this phenomenon remains poorly understood (Elgersma, 1982a, 1982b; MacHardy, 1978). The objective of this paper is to review the mechanisms of resistance to DED.

One problem inherent to the relevant literature is that the results have often been generated from

the interaction of various elm species or varieties with different isolates of *O. ulmi*. Since it is now acknowledged that the manifestations of disease resistance vary according to the precise interactions of plant and microorganism species, varieties, and even isolates, it becomes difficult to justify the validity of generalizations with respect to resistance to DED.

### Localization of infection

Resistance to DED is associated with the ability of elms to localize infection by limiting the movement of *O. ulmi* in the vascular system (Sinclair & Brener, 1974; Sinclair & Larsen, 1980; Sinclair *et al.*, 1975). Moreover, the rapidity with which localization of infection occurs is presented as a resistance determinant; thus, a slow response by the plant will lead to a systemic spread of fungal propagules and eventually death of the plant, resulting from a drastic impairment of water conductance of the functional xylem (MacHardy, 1978).

*O. ulmi* may be localized for long periods of time in asymptomatic elms (Banfield, 1968; Jones *et al.* 1978). Shigo & Tippet (1981) have proposed that localization of *O. ulmi* by *Ulmus americana* L. follows the CODIT model (Compartmentalization Of Decay In Trees) (Shigo, 1984). Trees that are able to compartmentalize rapidly survive infection by *O. ulmi*, whereas trees whose compartmentalization is delayed are more severely affected by the fungus. This hypothesis was further extended to other elm species and clones by Bensen *et al.* (1985). Three major hypotheses have been proposed to explain this phenomenon: (1) vascular blockage, (2) anatomical features, and (3) accumulation of fungitoxic chemicals.

### Vascular blockage

It has been postulated that the rapidity with which vascular blockage takes place in the plant is a resistance determinant. This sealing off response is thought to operate through the formation of tyloses and gels. Tyloses are formed by the bulging of adjoining parenchyma cells through pit membranes into vessels (Beckman, 1971). Elgersma (1973) observed that tyloses form faster in the resistant clone *U. hollandica* Mill. '390' than in the susceptible clone 'Belgica'. Further studies undertaken after the discovery of aggressive isolates of *O. ulmi* could not, however, correlate tylosis formation and resistance to DED (Elgersma & Miller, 1977; Elgersma & Heybroek, 1979; MacDonald & McNabb, 1974). Tylosis formation was consequently described as a minor mechanism of resistance to DED (Elgersma, 1982a, 1982b; MacHardy, 1978).

Gels, mainly of a pectinaceous and hemicellulosic nature, may be deposited in vessels and fibers (Vandermolen *et al.* 1977). Ouellette (1981a, 1981b) reported the occurrence of gel-like deposits in the vessels and fibers of *U. americana* infected with *O. ulmi*. It is not known, however, whether these deposits are produced by the plant or the fungus, and whether or not they are implicated in resistance to DED.

### Anatomical features

Vessel width and length were first associated with resistance to DED by Elgersma (1970) who noted that clone '390' (resistant) had smaller and shorter vessels than the susceptible species, *U. carpinifolia* Gleditsch. He suggested that these two factors may favour the action of tyloses and increase the number of obstacles to the transport of the fungus in the vascular system. The comparison of susceptible and putatively resistant clones of *U.*

*americana* led to similar results (Sinclair *et al.*, 1975), but the comparison of *U. americana* and *U. pumila* L. (resistant) showed little difference in vessel anatomy (Pope, 1943). Therefore, vessel width and length cannot always be correlated with resistance to DED.

Pope (1943) characterized latewood by the absence of interconnections between vessels and groups of vessels. He further attributed the resistance of *U. pumila* to its greater proportion of latewood as compared to *U. americana*. In addition, McNabb *et al.* (1970) showed a trend of increased susceptibility with increasing average vessel size of different elm clones. In the latter study, size of vessel groups were more highly correlated with resistance than were vessel width and length.

Treatment of elms with growth-regulating factors such as 2,3,6-trichlorophenyl acetic acid (TCPA) induced resistance to DED. Treated *U. americana* showed smaller vessels and greater tylosis formation than controls (Brener & Beckman, 1968). These results must be interpreted carefully because the effect of TCPA may be multiple (Venn *et al.* 1968). Thus, it is possible that the occurrence of these factors was coincidentally associated with that of undetected mechanism(s).

### Fungitoxic chemicals

Extracts from seeds and seedlings of *U. americana* up to seven month-old contain capric acid, a chemical that inhibits spore germination of *O. ulmi* (Doskotch *et al.* 1975; Schreiber, 1970). Capric acid has not, however, been associated with resistance to DED in resistant elm species or in resistant specimens of *U. americana*.

Overeem & Elgersma (1970) were the first to investigate the production of phytoalexins in elms in response to primary infection by *O. ulmi*. Inoculation of *U. hollandica* with *O. ulmi* led to the accumulation of two naphthoquinones, the mansonones E and F, which had been originally isolated along with several closely related quinoid pigments from the West African tree *Mansonia altissima* Chev. (Galeffi *et al.*, 1968; Marini-Bettolo *et al.*, 1965; Tanaka *et al.*, 1966). The presence of these compounds was not correlated with resistance to DED as cuttings of the resistant clone '390' did not accumulate more mansonones E and F than did clone 'Belgica' (susceptible) (Elgersma & Overeem, 1971). Since the extraction procedure that was used in the latter experiment involved boiling the tissues in ethanol, it is possible that the mansonones underwent chemical degradation during extraction (Bell & Mace, 1981). Mansonones E and F also accumulated in response to

inoculation with *Verticillium albo-atrum* Reinke & Berth, sulphuric acid, and ethanol (Elgersma & Overeem, 1971; Overeem & Elgersma, 1970). Therefore, the accumulation of mansonones E and F may be triggered by various factors in elms.

New attention was given to mansonone accumulation in elms after the observation that seedlings of *U. americana* displaying induced resistance to an aggressive isolate of *O. ulmi* accumulated larger quantities of mansonones E and F and sitosterol than did control seedlings (Hubbes & Jeng, 1981; Jeng *et al.*, 1983). Another report by Dumas *et al.* (1983) demonstrated the occurrence of the mansonones A, C, D, E, F, and G along with  $\beta$ -sitosterol in *U. americana* infected by *O. ulmi*.

Inoculation of *U. americana* seedlings with an aggressive and a non-aggressive isolate of *O. ulmi* led to different kinetics of mansonone accumulation (Duchesne *et al.*, 1985). Accumulation of mansonones A, C, E, F, and G peaked four weeks after inoculation in seedlings inoculated with a non-aggressive isolate, whereas the accumulation of mansonones was delayed up to six weeks after inoculation in seedlings inoculated with an aggressive isolate of *O. ulmi* (Duchesne, 1985; Duchesne *et al.*, 1985). In another experiment, the inoculation of three aggressive and three non-aggressive isolates led to similar results, suggesting that the non-aggressive isolates induce more mansonone accumulation in *U. americana* than do the aggressive isolates (Duchesne *et al.*, 1984; Duchesne, 1985).

The inoculation of *U. pumila* (resistant) with an aggressive and a non-aggressive isolate of *O. ulmi* showed kinetics of mansonone accumulation that differed from those of *U. americana*. Mansonone accumulation reached its maximum two weeks after inoculation, and no differences were observed between the levels induced by the aggressive and the non-aggressive isolate (Duchesne *et al.*, 1986).

Investigation of the fungitoxic activity of mansonones suggests that the concentration of mansonone E extracted from *U. americana* and *U. pumila* is ten-fold that required to inhibit 80% of the growth of *O. ulmi* in liquid culture (Wu, 1985). It is difficult, however, to assess the effect of the mansonones *in situ* because of a difference between the physiological status of the fungus *in vitro* and *in situ*.

Nevertheless, one may postulate that the accumulation of mansonones E and F in *U. americana* and *U. pumila* is analogous to the accumulation of phytoalexins in host-pathogen interactions as defined by Paxton (1981). However, three major questions must be solved to substantiate this hypothesis. Firstly, evidence must be

provided that the mansonones are accumulated in the proximity of the pathogen in the plant. This question was addressed partially by extracting mansonones from infection pockets of a tree inoculated with *O. ulmi*. In the sapwood, mansonones accumulated only in infection pockets. Moreover, *O. ulmi* could not be recovered from asymptomatic sapwood whereas the fungus was isolated from infection pockets (Duchesne, 1985). Although these results suggest that mansonone accumulation is associated with vascular browning, more investigation is required to demonstrate that the mansonones are in contact with the fungus *in situ* (Duchesne, 1985). Secondly, mansonone accumulation has to be shown to reduce fungal growth *in situ* regardless of their fungitoxic/fungistatic activity *in vitro*. Thirdly, one has to determine if the degradation of mansonones observed after the initial accumulation response (Duchesne *et al.*, 1985, 1986) takes place after localization has occurred, thus after the onset of disease protection. Resolving this problem is of paramount importance to determine the role of mansonone accumulation in relation to other mechanisms of resistance to DED.

Studies have indicated antagonism between aggressive isolates and non-aggressive isolates of *O. ulmi in situ* when co-inoculated in elms (Scheffer *et al.*, 1980; Jeng *et al.*, 1983). Inoculation of seedlings with both an aggressive and a non-aggressive isolate of *O. ulmi* suggests that aggressive isolates have a suppressive effect on mansonone accumulation in *U. americana* (Duchesne *et al.*, 1985). However, this suppressive effect of aggressive isolates of *O. ulmi* does not seem to operate in seedlings of *U. pumila* (Duchesne *et al.*, 1986). It is, therefore, possible that the suppression of mansonone accumulation in elm is a virulence factor of this fungus.

## Conclusion

To date, evidence for one major mechanism of resistance to DED has yet to be presented. It is possible, however, that the mechanisms that have been discussed in this paper, and perhaps others, act in a complementary manner in resistance to DED (Elgersma, 1982a, 1982b; MacHardy, 1978). This contention is supported by the fact that the individual effects of these resistance mechanisms have not been quantified in relation to one another.

Resistance to DED may be associated with the presence of preformed and inducible means of defense. Anatomical features such as vessel diameter and the size of groups of vessels constitute a preformed line of defence. Following infection, stress responses evolve. These stress responses may be either anatomical or chemical, and they

constitute a second, inducible, line of defence. Tylosis formation as well as the development of barriers such as the ones described in the CODIT model have been associated with resistance to DED. Chemical responses involve the synthesis of fungitoxic chemicals such as the accumulation of mansonones. Although more investigation is required to ascertain the role of mansonones in disease resistance, recent reports are encouraging.

It is important to note that for both anatomical and chemical means of defense, the timing of the defense response after inoculation is critical to its putative involvement in localization of the fungus within a limited area of the vascular system. This is consistent with observations from other host-pathogen interactions (Tepper & Anderson, 1984).

### Acknowledgments

The author is indebted to S. Wetzel and Dr. R. L. Peterson for reviewing the manuscript.

### References

- BANFIELD, W.M., 1968. Dutch elm disease recurrence and recovery in American elm. — *Phytopath. Z.*, 62: 21-30.
- BECKMAN, C.H., 1971. The plasticizing of plant cell walls and tyloses formation. — *Physiol. Pl. Path.* 1: 1-10.
- BELL, A.A. & M.E. MACE, 1981. Biochemistry and physiology of resistance. — Pages 431-486 in M.E. Mace, A.A. Bell & C.H. Beckman (ed.). *Fungal wilt disease in plants*. Academic Press, N.Y.
- BONSEN, K.J. M., R.J. SCHEFFER & D.M. ELGERSMA, 1985. Barrier zone formation as a resistance mechanism of elms to Dutch elm disease. — *IAWA Bull.*, n.s., 6: 71-77.
- BRENER, W.D. & C.H. BECKMAN, 1968. A mechanism of enhanced resistance to *Ceratocystis ulmi* in American elms treated with sodium trichlorophenylacetate. — *Phytopathology*, 58: 555-561.
- DOSKOTCH, R.W., S.L. KEELY, & L.R. SCHREIBER, 1975. Isolation and identification of an antifungal agent from seeds of American elms. — *Phytopathology*, 65: 634-635.
- DUCHESNE, L.C., 1985. Phytoalexin accumulation and resistance to Dutch elm disease. — M.Sc. thesis, University of Toronto, Toronto, 111 p.
- DUCHESNE, L.C., R.S. JENG & M. HUBBES, 1984. Effect of *Ceratocystis ulmi* strain aggressiveness on phytoalexin accumulation in *Ulmus americana*. — *Can. J. Phytopath.*, 6: 261 (abstract).
- DUCHESNE, L.C., R.S. JENG & M. HUBBES, 1985. Accumulation of phytoalexins in *Ulmus americana* in response to infection by a nonaggressive and an aggressive strain of *Ophiostoma ulmi*. — *Can. J. Bot.*, 63: 678-680.
- DUCHESNE, L.C., M. HUBBES & R.S. JENG, 1986. Mansonone E and F accumulation in *Ulmus pumila* resistant to Dutch elm disease. — *Can. J. Forest Res.*, 16: 410-412.
- DUMAS, M.T., G.M. STRUNZ, M. HUBBES & R.S. JENG, 1983. Isolation and identification of six mansonones from *Ulmus americana* infected with *Ceratocystis ulmi*. — *Experientia*, 39: 1089-1090.
- ELGERSMA, D.M., 1970. Length and diameter of xylem vessels as factors in resistance of elms to *Ceratocystis ulmi*. — *Neth. J. Pl. Path.*, 82: 161-172.
- ELGERSMA, D.M., 1973. Tyloses formation in elms after inoculation with *Ceratocystis ulmi*, A possible resistance mechanism. — *Neth. J. Pl. Path.*, 79: 218-220.
- ELGERSMA, D.M. 1982a. Susceptibility and possible mechanisms of resistance to Dutch elm disease. — Pages 169-177 in E. S. Kondo, Y. Hiratsuaka & W.B.G. Denyer (ed.). *Proceedings of the Dutch elm disease symposium and workshop*. Manitoba Department of Natural Resources, Winnipeg, 517 p.
- ELGERSMA, D.M., 1982b. Resistance mechanisms in elms to Dutch elm disease. — Pages 143-152 in H.M. Heybroek, B.R. Stephan & K. von Weissenberg (ed.). *Resistance of disease and pests in forest trees*. Proceedings of the third international workshop on the genetics of host-parasite interactions in forestry, 1980. Pudoc, Wageningen.
- ELGERSMA, D.M. & H.M. HEYBROEK, 1979. Spread and survival of an aggressive and a nonaggressive strain of *Ophiostoma ulmi* in elms. — *Neth. J. Pl. Path.*, 85: 235-240.
- ELGERSMA, D.M. & H.J. MILLER, 1977. Tylosis formation in elms after inoculation with an aggressive or a non-aggressive strain of *Ophiostoma ulmi* or with a non-pathogen in elms. — *Neth. J. Pl. Path.*, 83: 241-243.
- ELGERSMA, D.M. & J.C. OVEREEM, 1971. The relation of mansonones to resistance against Dutch elm disease and their accumulation, as induced by several agents. — *Neth. J. Pl. Path.*, 77: 168-174.
- GALEFFI, C., C.G. CASINOVO, E. MIRANDA DELLA MONACHE & G.B. MARINI-BETTOLO. 1968. A new method for the isolation of the chloroform soluble constituents of *Mansonia* wood. — *Annali Ist. sup. Sanata*, 4: 305-316.
- HUBBES, M. & R.S. JENG, 1981. Aggressiveness of *Ceratocystis ulmi* strains and induction of resistance in *Ulmus americana*. — *Eur. J. Forest Pathol.*, 11: 257-264.
- JENG, R.S., A.C. ALFENAS, M. HUBBES & M.T. DUMAS. 1983. Presence and accumulation of fungitoxic substances against *Ceratocystis ulmi* in *Ulmus americana*: possible relation to induced resistance. — *Eur. J. Forest Pathol.*, 13: 239-244.
- JONES, R.K., J.J. KRASS & R.J. SAVA, 1978. Isolation of *Ceratocystis ulmi* from 14-year-old rings of English elms in California. — *Pl. Dis. Repr.*, 62: 994-996.
- MacDONALD, W.L. & H.S. McNABB Jr., 1974. Electron microscope observations of *Ceratocystis ulmi*-induced tyloses development in *Ulmus*. — *Eur. J. Forest Pathol.*, 4: 2-10.
- MACHARDY, W.E., 1978. Mechanisms of resistance. — Pages 25-27 in W.A. Sinclair, and R.J. Campana

- (ed.). Dutch elm disease: perspective after 60 years. Cornell Univ. Agric. Exper. Stn Search (Agriculture) 8, 52 p.
- MARINI-BETTOLO, G.B., G.G. CASANOVI & C. GALEFFI, 1965. A new class of quinones: sesquiterpenoid quinones of *Mansonia altissima* Chev. — Tetrahedron Lett., 52: 4852-4864.
- MCNABB, H.S., H.M. HEYBROEK & W.L. MacDONALD, 1970. Anatomical factors in resistance to Dutch elm disease. — Neth. J. Pl. Path., 76: 196-204.
- OUELLETTE, G.B., 1981a. Ultrastructural cell wall modifications in secondary xylem of American elms surviving the acute stage of Dutch elm disease: vessel members. — Can. J. Bot., 59: 2411-2424.
- OUELLETTE, G.B., 1981b. Ultrastructural cell wall modifications in secondary xylem of American elms surviving the acute stage of Dutch elm disease: fibres. — Can. J. Bot., 59: 2425-2438.
- OVEREEM, J.C. & D.M. ELGERSMA, 1970. Accumulation of mansonones E and F in *Ulmus hollandica* infected with *Ceratocystis ulmi*. — Phytochemistry, 9: 1949-1952.
- PAXTON, J.D., 1981. Phytoalexins: A working redefinition. — Phytopath. Z., 101: 106-109.
- POPE, S.A., 1943. Some studies on the Dutch elm disease and the causal organism. — Ph. D. thesis, Cornell Univ., Ithaca, N.Y., 66 p.
- SCHEFFER, R.J., H.M. HEYBROEK & D.M. ELGERSMA, 1980. Symptom expression in elms after inoculation with combinations of an aggressive and a non-aggressive strain of *Ophiostoma ulmi*. — Neth. J. Pl. Path., 86: 315-317.
- SCHREIBER, L.R., 1970. Viability of *Ceratocystis ulmi* in young seedlings of American elms and the effects of extracts from their tissues on conidial germination. — Phytopathology, 60: 31-35.
- SHIGO, A.L., 1984. Compartmentalization: a conceptual framework for understanding how trees grow and defend themselves. — A. Rev. Phytopath., 22: 189-214.
- SHIGO, A.L. & J.T. TIPPET, 1981. Compartmentalization of American elm tissues infected by *Ceratocystis ulmi*. — Pl. Dis., 65: 715-718.
- SINCLAIR, W.A. & W.D. BRENER, 1974. Dutch elm disease in clones from white elms resistant and susceptible to *Ceratocystis ulmi*. — Phytopathology, 64: 675-679.
- SINCLAIR, W.A. & A.G. LARSEN, 1980. Localization of Dutch elm disease in 10-year-old white elm clones from resistant parents. — Pl. Dis., 64: 203-205.
- SINCLAIR, W.A., J.P. ZAHAND & J.B. MELCHING, 1975. Localization of infection in American elms resistant to *Ceratocystis ulmi*. — Phytopathology, 65: 129-133.
- TANAKA, N., M. YASUE & H. IMAMURA, 1966. The quinoid pigments of *Mansonia altissima* wood. — Tetrahedron Lett., 24: 2767-2773.
- TEPPER, C.S. & A.J. ANDERSON, 1984. The genetic basis of plant-pathogen interaction. — Phytopathology, 74: 1143-1145.
- VANDERMOLEN, G.E., C.H. BECKMAN & E. RODEHORST, 1977. Vascular gelation: A general response phenomenon following infection. — Physiol. Pl. Path., 11: 95-100.
- VENN, K.O., V.M.G. NAIR & J.E. KUNTZ, 1968. Effects of TCPA on oak sapwood formation in the incidence of development of oak wilt. — Phytopathology, 58: 1071.
- WU, W.D., 1985. Toxic effects of elm phytoalexins mansonones on *Ophiostoma ulmi* (Buis.) Nannf., the causal agent of Dutch elm disease. — M. Sc. thesis, University of Toronto, Toronto, 117 p.





## INHIBITION *IN VITRO* D'*OPHIOSTOMA ULMI* PAR UN CHAMPIGNON DEUTÉROMYCÈTE

P. DESROCHERS

Centre de recherche en biologie forestière, Faculté de foresterie et géodésie  
Université Laval, Québec G1K 7P4

et

G. B. OUELLETTE

Forêts Canada, Région de Québec  
1055, rue du P.E.P.S., Sainte-Foy (Québec) G1V 4C7

### Résumé

Un champignon isolé d'une branche d'orme, apparemment l'anamorphe d'un Ascomycète, inhibe *Ophiostoma ulmi* (Buism.) Nannf. *in vitro*. Lorsqu'il est cultivé en milieu liquide (PDB), cet isolat produit une substance antifongique soluble dans l'eau, le méthanol et le chloroforme. Concentrée, cette substance antibiotique inhibe *O. ulmi* dans des tests sur milieux gélosés. L'isolat produit aussi diverses enzymes de dégradation sur des milieux solides.

### Abstract

A fungus, seemingly an anamorph of an ascomycetous fungus isolated from an elm branch inhibited *Ophiostoma ulmi* (Buism.) Nannf. in some *in vitro* tests. When cultured on potato dextrose broth, the isolate produced an antifungal metabolite which was soluble in water, methanol and chloroform. When concentrated, this antibiotic substance produced inhibition zones against *O. ulmi* in tests on agar. This isolate also produced various enzymes on solid media.

### Introduction

Plusieurs essais d'inhibition d'*Ophiostoma ulmi* (Buism.) Nannf. à l'aide de nystatine, de cryptosporiopsine, d'hyalodrine, de scytalidine ou d'autres antibiotiques sont efficaces *in vitro* (Holmes, 1955; Janutolo & Stipes, 1976; Stillwell *et al.*, 1969, 1973, 1974). Cependant, leur efficacité, lorsqu'on les injecte dans des branches ou des plants d'ormes, reste à démontrer (Costonis & Davis, 1976; Holmes, 1955; Sterner, 1975). D'autres essais de lutte, à l'aide de *Trichoderma* sp., semblent donner des résultats intéressants (Ricard, 1984) mais controversés, certaines expériences ayant été effectuées sans arbres-témoins (Gear, 1983). Des essais plus récents ont démontré que deux champignons pathogènes du petit scolyte européen *Scolytus multistriatus* (Marsh.) ont une action antagoniste contre *O. ulmi* (Gemma *et al.*, 1985).

L'anamorphe d'un Ascomycète à croissance lente a été isolé d'un rameau d'orme à l'occasion de cultures de routine pour la détection de la maladie hollandaise de l'orme. Ce champignon a produit, dans tous nos essais depuis six ans, une inhibition prononcée d'*O. ulmi*, lorsque les deux champignons étaient confrontés sur milieu de

potasse gélosé (Desrochers *et al.*, 1986). La présente recherche vise à déterminer les mécanismes d'inhibition de ce champignon envers *O. ulmi*. Dans ce but, nous avons étudié la production de substances antifongiques et d'enzymes extracellulaires, de façon à vérifier si l'inhibition observée provient de la digestion des hyphes ou d'un arrêt de croissance lié à la présence de composés fongitoxiques. Nous présentons ici un aperçu des résultats obtenus et de leur portée.

### Matériel et méthodes

Le champignon inhibiteur est vraisemblablement l'anamorphe d'un Ascomycète, vu la présence de corps de Woronin aperçus près des septums lors d'observations ultrastructurales de ce pathogène (observations inédites). Des études pour l'identifier sont en cours, en coopération avec M. Corlett du Centre de recherches biosystémiques d'Agriculture Canada à Ottawa. Ce champignon porte le numéro de culture QFB 19795.

#### CULTURE D'*O. ULMI* DANS DES MILIEUX USÉS LIQUIDES

Trois fioles contenant 250 mL de milieu de Fries modifié (Ferezou *et al.*, 1977) ont été inocuées chacune avec 10 implants mycéliens de l'un ou

l'autre des champignons suivants: le champignon inhibiteur, *O. ulmi* 695 ou *O. ulmi* Q-412. Une fiole du même milieu a été conservée comme témoin. Après un mois, le contenu des quatre fioles a été filtré sur filtre Millipore® (type GS, 0,22 µm) et déposé dans des fioles stériles à raison de 25 mL par fiole. Quatre de ces fioles, soit une de chaque milieu usé et un témoin, ont été inoculées avec *O. ulmi* 695. Quatre autres fioles ont été inoculées avec *O. ulmi* Q-412. L'inoculum était constitué de trois implants mycéliens de la souche choisie. Cette expérience a été répétée quatre fois. Après trois semaines, la masse sèche d'*O. ulmi* a été mesurée, les résultats ont été étudiés par analyse de variance comme un dispositif à deux entrées (*split-plot*) et les moyennes comparées au moyen de la plus petite différence significative (LSD) de Fisher.

#### EFFET DU MILIEU USÉ CONCENTRÉ

Dans deux boîtes de Pétri préparées comme préalablement, le milieu usé (PDB, 43 jours) du champignon inhibiteur, concentré 10 fois et filtré (0,22 µm), a été déposé dans quatre puits, à raison de 50, 100, 150 ou 200 µL par puits. Après 48 heures, les zones d'inhibition ont été mesurées.

#### INHIBITION EN FONCTION DE L'ÂGE DES CULTURES

Huit erlenmeyers contenant 50 mL de PDB (2 % de glucose et 0,4 % d'extrait de pomme de terre) ont été ensemencés à l'aide de 2 mL d'une culture de 52 jours du champignon inhibiteur contenant 9,4 mg de masse sèche de champignon. Une fiole a été prélevée au hasard après 1, 3, 7, 11, 15, 21, 28 et 35 jours de croissance. Les milieux de culture ont alors été filtrés sur laine de verre, et un échantillon de 10 mL a été lyophilisé pour chaque temps. Chaque résidu solide a été repris dans 2 mL de tampon phosphate à pH 6,0 et filtré (0,22 µm). Des volumes de 100 µL de ces concentrés (10:2), provenant des huit périodes de croissance, ont été déposés dans autant de puits de 7 mm de diamètre forés dans de la gélose (PDA, 25 mL, en boîtes de Pétri de 90mm) ensemencées 20-24 h auparavant avec *O. ulmi* Q-412. L'expérience comportait trois répétitions. Au total, 24 boîtes de Pétri ont donc ainsi été traitées. Les zones d'inhibition autour des puits ont été mesurées après 48 heures de croissance aux conditions ambiantes.

#### SOLUBILITÉ DANS DIVERS SOLVANTS

Deux fractions de 150 mL du même milieu usé

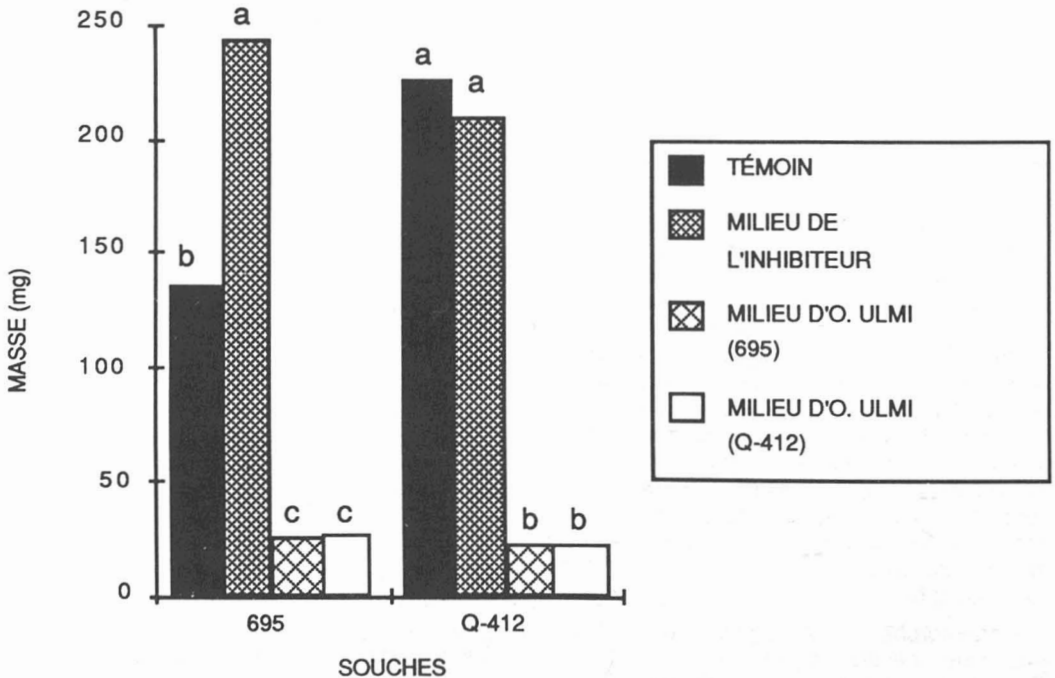


Figure 1. Croissance pondérale de deux souches d'*O. ulmi* dans 25 mL de milieu usé, filtré (0,22 µm), ayant préalablement supporté la croissance de l'*O. ulmi* ou du champignon inhibiteur. L'analyse de variance révèle que les deux souches réagissent différemment aux quatre milieux. Pour chaque souche, les solutions marquées d'une lettre différente produisent des masses de mycélium significativement différentes ( $P < 0,05$ ).

(43 jours) ont été lyophilisées. Le résidu a été repris dans 7,5 mL d'eau distillée ou dans 6 mL de méthanol. Cette dernière solution a été utilisée telle quelle. La solution aqueuse a été filtrée (Millipore® GS, 0,22 µm); cinq mL de cette solution ont été extraits à l'aide de 5 mL de chloroforme. Cent cinquante µL de chacune des solutions concentrées dans l'eau et dans le méthanol, de l'extrait au chloroforme et du surnageant de ce dernier ont été déposés dans quatre puits de 4 mm de diamètre, dans des boîtes de Pétri pré-ensemencées avec *O. ulmi* 695. Des volumes de 150 µL de chloroforme et de méthanol ont été déposés dans deux autres puits à titre de témoins. Les zones d'inhibition autour des puits ont été mesurées trois jours après le début du test.

#### PRODUCTION D'ENZYMES EXTRA-CELLULAIRES *IN VITRO*

La production d'amylase, de protéases, de RNAase, de DNAase et de lipase a été étudiée selon la méthode de Donly & Day (1984) et la production de phosphatase, d'uréase, de pectinase, de pectine estérase, et de chitinase a été vérifiée sur les milieux de Hankin & Anagnostakis (1975). Cependant, l'acide chlorhydrique (10N), plutôt que l'acide sulfurique, a été utilisé pour dégrader la chitine, et ce pendant environ deux heures.

### Résultats et discussion

L'analyse de variance montre qu'il existe des différences hautement significatives ( $P \leq 0,001$ ) entre les différents milieux usés quant à leur effet sur la croissance d'*O. ulmi* (fig. 1), mais cet effet varie selon les souches ( $P_{\text{souche} \times \text{milieu}} \leq 0,001$ ). Lorsque les deux souches d'*O. ulmi* sont ré-inoculées sur des milieux où elles ont déjà poussé, ces souches subissent une baisse de croissance en comparaison du milieu neuf. Au contraire, lorsque ré-inoculées sur un milieu ayant supporté la croissance du champignon inhibiteur, ces mêmes souches d'*O. ulmi* présentent une croissance identique ou supérieure au témoin. Ce dernier résultat indique la présence d'éléments nutritifs essentiels à *O. ulmi* et possiblement la présence de nouveaux composés organiques (vitamines, cofacteurs, etc.) favorisant la croissance. La stimulation de croissance peut aussi se comparer à l'effet stimulant du thiabendazole sur *O. ulmi* à faible concentration (Schreiber & Gregory, 1981).

Lorsque le milieu de culture usé de l'inhibiteur est concentré (10:1), le diamètre de la zone d'inhibition autour des dépôts dans la gélose varie en fonction de la quantité de concentré déposé: pour des dépôts de 50, 100, 150 ou 200 µL, les zones d'inhibition respectives ont un diamètre de 13, 15, 15 et 18 mm. De plus, ces zones deviennent plus démarquées avec l'augmentation du volume du

dépôt. En bordure de ces zones d'inhibition, la croissance paraît stimulée par la présence d'un mycélium aérien plus volumineux à cet endroit. Le bouillon de culture usé concentré (10:2) provoque une inhibition à partir du quinzième jour de croissance (tableau I), bien qu'avec beaucoup de variation (coefficient de variation: 34-39 %).

Le tableau II présente le diamètre des zones d'inhibition en fonction des divers solvants utilisés. Des substances inhibitrices produites par le champignon inhibiteur en milieu aqueux sont solubles dans le méthanol et peuvent être extraites à l'aide de chloroforme tout en gardant leur effet antifongique.

Le tableau III résume l'activité enzymatique connue de ce champignon, qui produit des pro-

TABLEAU I

Zone d'inhibition autour de puits de 7 mm dans la gélose (PDA) préalablement ensemencée avec *O. ulmi*, mesurée 2 jours après le dépôt de 100 µL de bouillon de culture concentré (10:2) et filtré (0,22 µm) en fonction de la durée d'incubation de l'inhibiteur

Durée (jours)	Diamètre de la zone d'inhibition (mm)	
	Moyenne <sup>1</sup>	Écart
1	7,0	7-7
3	7,0	7-7
7	7,0	7-7
11	7,0	7-7
15	11,0	7-15
21	12,7	7-16
28	11,7	7-14
35	12,0	7-19

<sup>1</sup> Moyenne de trois mesures.

TABLEAU II

Diamètre des zones d'inhibition d'*O. ulmi* autour de puits de 7 mm de diamètre contenant 150 µL de bouillon de culture usé de l'inhibiteur (43 jours), concentré, dissous ou extrait de diverses façons

Solvant	Dilution (mL bouillon: mL concentré)	Zone d'inhibition (mm)
eau	20:1	26
méthanol	25:1	27
chloroforme*	20:1	29
surnageant	20:1	14**
chloroforme seul	—	12
méthanol seul	—	10

\* L'extraction de 5 mL de bouillon concentré (20:1) avec 5 mL de chloroforme provoque la formation d'un gel (gel: 6,2 mL; surnageant aqueux: 3,8 mL).

\*\* Moyenne de 2 essais.

téases, de l'amylase, une lipase, une phosphatase et une RNAase dans tous les essais. Il produit occasionnellement de la DNAase et de la pectinase, mais ne produit pas d'uréase ou de pectine estérase. Ces résultats sont observables après 4 à 19 jours. En ce qui a trait à la chitinase, les résultats n'ont été visibles qu'après un an.

TABLEAU III

Enzymes produites sur divers milieux gélosés par le champignon inhibiteur

Enzymes	Nombre d'essais	Fréquence d'essais positifs (%)
protéases		
gélatine	23	100
lait	28	100
caséine	20	100
lipase (Tween 80)	27	100
amylase	32	100
phosphatase	10	100
RNAase	13	100
DNAase	19	55
uréase	12	0
pectinase	13	31
pectine estérase	5	0
chitinase	6	100

Le champignon inhibiteur à l'étude produit plusieurs enzymes théoriquement capables de digérer les hyphes d'*O. ulmi*. De plus, la souche inhibitrice produit une ou des substances antifongiques non enzymatiques, compte tenu de leur solubilité dans des solvants non polaires. L'effet relativement semblable du concentré aqueux et de l'extrait au méthanol laisse croire que l'inhibition vient principalement de ces dernières substances. Selon Mazzone & Peacock (1985), plusieurs antibiotiques ne sont efficaces contre *O. ulmi* qu'en présence de substances affectant la perméabilité de la paroi du pathogène. Ainsi, à cause de la production de pectinase, de chitinase et de substances antifongiques, cet inhibiteur pourrait produire une combinaison de substances antifongiques efficaces, expliquant l'importance de la zone d'inhibition d'*O. ulmi*. Les travaux visant à isoler et à caractériser davantage les substances inhibitrices se poursuivent.

### Remerciements

Nous remercions les Drs A. W. Day et R. B. Gardiner (Department of Plant Sciences, University of Western Ontario) pour leur collaboration dans la réalisation des tests de détection d'activité enzymatique effectués dans leur laboratoire.

### Références

- COSTONIS, A. C. & H. F. DAVIS, 1976. Fungitoxic properties of an antibiotic against Dutch elm disease. — *Eur. J. Forest Path.*, 6: 1-11.
- DESROCHERS, P., N. BENHAMOU & G. B. OUELLETTE, 1986. Inhibition de l'*Ophiostoma ulmi* par les fibrilles d'un Ascomycète. — *Phytoprotection*, 67: 146-147 (résumé).
- DONLY, B. C. & A. W. DAY, 1984. A survey of extracellular enzymes in the smut fungi. — *Bot. Gaz.*, 145: 483-486.
- FEREZOU, J. P., C. RICHE, A. QUESNEAU-THIERRY, C. PASCARD-BILLY, M. BARBIER, J. F. BOUSQUET & G. BOUDART, 1977. Structure de deux toxines isolées des cultures du champignon *Phoma lingam* Tode: la sirodesmine PL et la désacétylsirodesmine PL. — *Nouv. J. Chimie*, 1: 327.
- GEAR, A., 1983. *Trichoderma* treatment for trees. — *Gdn Clippings*, 13: 25-27.
- GEMMA, J. N., S. S. WASTI & G. C. HARTMANN, 1985. Antagonism of entomogenous fungal extract to the Dutch elm disease fungus, *Ceratocystis ulmi*. — *J. N.Y. ent. Soc.*, 93: 1109-1112.
- HANKIN L. & S. ANAGNOSTAKIS, 1975. The use of solid media for detection of enzymes production by fungi. — *Mycologia*, 67: 597-607.
- HOLMES, F. W., 1955. Field and culture test of antibiotics against *Graphium ulmi*. — *Phytopathology*, 45: 185 (abstract).
- JANUTOLO, D. B. & R. J. STIPES, 1976. Toxic effects of methyl-2-benzimidazole carbamate (MBC), MBC + HCl, MBC.H<sub>3</sub>PO<sub>4</sub> and nystatin to *Ceratocystis ulmi*. — *Can. J. Pl. Sci.*, 56: 967-970.
- MAZZONE, H. & J. W. PEACOCK, 1985. Prospects for control of Dutch elm disease: Biological considerations. — *J. Arboric.* 11: 285-292.
- RICARD, J., 1984. Traitement de la graphiose de l'orme par les granulés de *Trichoderma*. — *Agronomie*, 4: 208-209 (résumé).
- SCHREIBER, L. R. & G. F. GREGORY, 1981. Growth of *Ceratocystis ulmi* on low concentrations of hydrochloride and phosphate salts of methyl 2-benzimidazolecarbamate and thiabendazole hypophosphite. — *Phytopathology*, 71: 1261-1263.
- STERNER, T. E., 1975. Evaluation of new compounds in arresting growth of *Ceratocystis ulmi* in elm branch sections. — *Pl. Dis. Repr.*, 59: 638-640.
- STILLWELL, M. A., F. A. WOOD & G. M. STRUNZ, 1969. A broad spectrum antibiotic produced by species of *Cryptosporiopsis*. — *Can. J. Microbiol.*, 15: 501-507.
- STILLWELL, M. A., R. E. WALL & G. M. STRUNZ, 1973. Production, isolation and antifungal activity of scytalidin, a metabolite of *Scytalidium* species. — *Can. J. Microbiol.*, 19: 597-602.
- STILLWELL, M. A., L. P. MAGASI & G. M. STRUNZ, 1974. Production, isolation and antimicrobial activity of hyalodendrin, the new antibiotic produced by species of *Hyalodendron*. — *Can. J. Microbiol.*, 20: 759-764.

## QUELQUES CHANGEMENTS HISTOLOGIQUES CHEZ TROIS ESSENCES FORESTIÈRES INOCULÉES AVEC *OPHIOSTOMA ULMI*, PATHOGÈNE DE LA MALADIE HOLLANDAISE DE L'ORME

D. RIOUX

Centre de recherche en biologie forestière, Faculté de foresterie et géodésie  
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4

et

G.B. OUELLETTE

Forêts Canada, Région du Québec  
1055, rue du P.E.P.S., Sainte-Foy (Québec) G1V 4C7

### Résumé

L'inoculation d'*Ophiostoma ulmi* (Buism.) Nannf. a été réalisée sur les trois espèces non-hôtes suivantes: *Prunus pensylvanica* L. f., *Populus balsamifera* L. et *Sorbus americana* Marsh. Chez le *P. pensylvanica*, les changements histologiques observés comprennent l'apparition de bulles et de gels dans la majorité des éléments de vaisseau du xylème envahi. Environ 5 jours après l'inoculation, la zone cambiale de cette essence avait un aspect anormal. Chez le *P. balsamifera*, des thylls ont été observés dans les éléments de vaisseau dans les 8 jours suivant l'inoculation. Le cambium de ces deux essences a réagi à la présence du pathogène en produisant des barrières de protection. Chez le *Sorbus americana*, l'inoculation d'*O. ulmi* a provoqué la formation d'une substance qui vraisemblablement inhibe le pathogène.

### Abstract

Three nonhost species have been inoculated with *Ophiostoma ulmi* (Buism.) Nannf.: *Prunus pensylvanica* L. f., *Populus balsamifera* L. and *Sorbus americana* Marsh. Bubbles and gels formed constantly in the majority of the vessel members of the invaded xylem of *P. pensylvanica*. Around 5 days following inoculation, the cambial zone of this species presented an abnormal aspect. With *P. balsamifera*, tyloses were observed in vessel members within 8 days after inoculation. The cambium of these two species reacted to the presence of *O. ulmi* by producing barrier zones. With *S. americana*, there was an accumulation of a substance in the invaded xylem which seemingly inhibited the pathogen.

### Introduction

Parmi les différents travaux qui font état des maladies à flétrissement, plusieurs questions encore sujettes à controverse demeurent sans réponse. Concernant la maladie hollandaise de l'orme (MHO), il est difficile d'établir hors de tout doute si les thylls, gels, tapissements et autres structures présentes dans les éléments de vaisseau, sont plus une expression de résistance que de susceptibilité de l'arbre à *Ophiostoma ulmi* (Buism.) Nannf., pathogène responsable de cette maladie. Par exemple, Elgersma (1973) a associé la formation de thylls à la résistance de l'orme alors que MacDonald & McNabb (1974), en comparant des ormes résistants ou susceptibles à la MHO, n'ont pu relier la résistance à l'apparition de ces structures. De même, Ouellette (1980) a ob-

servé chez l'orme d'Amérique (*Ulmus americana* L.) que les thylls se forment seulement plusieurs jours après la période où l'arbre présente les caractéristiques anatomiques et physiologiques les plus adéquates pour le développement du champignon, période s'étendant de la mi-juin à la mi-juillet au Québec.

L'action potentielle d'*O. ulmi* sur les cellules vivantes de l'orme au cours de l'infection a été soulignée par quelques chercheurs (Chamberland & Ouellette, 1977; Krause & Wilson, 1972; Ouellette, 1962, 1982) mais réfutée par d'autres (Pomerleau, 1970). Dans des études ultrastructurales d'échantillons récoltés à différents intervalles après l'inoculation, Ouellette (1982) a observé l'altération de cellules en voie de différenciation. De plus, chez les maladies à flétris-

sement, la formation par le cambium d'une couche de cellules de parenchyme (Bonsen *et al.*, 1985; Shigo & Tippet, 1981; Tippet & Shigo, 1981; Tainter & Fraedrich, 1986), dite de protection dans la présente étude, vient renforcer l'idée que la pathogénèse de la MHO peut provoquer, entre autres, des modifications du métabolisme des cellules cambiales. La formation de cette barrière par le cambium a toujours été reliée aux mécanismes de défense de l'arbre infecté par divers parasites (Shigo, 1984). Par contre, il n'est pas encore clairement établi si cette réponse vise à régénérer de nouveaux éléments conducteurs ou à protéger le cambium face au pathogène ou à ses composés toxiques, ou même vis-à-vis les composés toxiques formés par l'arbre.

Ces dernières années, de nouvelles connaissances sur certaines maladies ont été acquises par l'étude des interactions entre les pathogènes et les plantes non-hôtes (Heath, 1980; Ride, 1985). Ce système a aussi été utilisé lors de cette étude afin d'améliorer nos connaissances de la pathogénèse de la MHO et des mécanismes de résistance qui y sont impliqués. La présente publication donne un aperçu des observations histologiques réalisées sur des plantes non-hôtes infectées avec *O. ulmi* et ce, en les comparant brièvement avec celles déjà publiées sur l'orme atteint de la MHO. Des données additionnelles, traitant entre autres des réactions de défense des plantes non-hôtes, seront présentées dans d'autres articles (Rioux & Ouellette, sous presse et en prép.).

### Matériel et méthodes

Les inoculations ont été réalisées *in situ* sur le *Prunus pensylvanica* L.f. (cerisier de Pennsylvanie), le *Populus balsamifera* L. (peuplier baumier) et le *Sorbus americana* Marsh. (sorbier d'Amérique). De 1982 à 1986, 319 rameaux de *P. pensylvanica* ont été inoculés, contre 205 pour *P. balsamifera* de 1984 à 1986 et 124 pour *S. americana* en 1985 et 1986. Les inoculations pour chaque essence ont été réparties en trois groupes sensiblement égaux avec la souche 695 d'*O. ulmi*, dite agressive, et une souche dite non agressive, Q 412, et l'autre tiers avec de l'eau distillée stérile. La concentration de l'inoculum était en général de  $1,0 \times 10^7$  propagules/mL. Les prélèvements avaient lieu à différentes périodes de temps suivant l'inoculation, allant de 1 heure à quelques mois et ce principalement à 2,5 et 10 cm au-dessus du point d'inoculation. Quelques rameaux n'ayant pas été blessés ont aussi été prélevés. Afin de s'assurer de la présence d'*O. ulmi* et de l'absence de contaminants, des échantillons sans écorce, bordant ceux préparés pour la microscopie, étaient incubés sur une gélose à base de pomme de terre

(PDA). Les microorganismes recueillis sur ce milieu étaient ensuite identifiés en microscopie photonique.

La technique d'inoculation et la procédure de préparation du matériel pour la microscopie ont été décrites par Ouellette (1978). Des coupes, de 1  $\mu$ m d'épaisseur, ont été colorées selon la méthode de Pomerleau (1970) avec le bleu de toluidine O à 2 % p/v et la safranine O à 1 % p/v, sans l'utilisation du HCl.

Les photographies ont été prises sur film Technical Pan de Kodak avec un microscope Polyvar de Reichert, à l'exception de la figure 4 prise avec un binoculaire.

### Résultats

Les changements histologiques décrits ci-dessous ont été observés chez les essences non-hôtes, aussi bien avec la souche non agressive qu'avec la souche agressive. Cependant, l'intensité de ces changements a varié selon les années d'inoculation en ce qui concerne le *P. pensylvanica* et le *S. americana*.

#### *PRUNUS PENNSYLVANICA*

Cette essence s'est avérée la plus susceptible au pathogène de la MHO, à tel point que des symptômes externes ont été observés en 1982 et 1984, environ 40 jours après l'inoculation. Toutefois, ces symptômes n'étaient pas typiques de ceux observés chez l'orme atteint de la MHO puisque les feuilles du *P. pensylvanica* rougissaient d'abord et devenaient flasques par la suite. En effet, lorsque les feuilles de l'orme jaunissent, il s'agit plutôt de symptômes chroniques et il n'y a pas de flaccidité prononcée. Autrement, les feuilles se dessèchent, s'enroulent et brunissent lorsque les symptômes sont aigus.

#### *Rameaux sans symptômes externes*

Le premier changement histologique observé a été la présence de structures rondes dans les éléments de vaisseau, et ce dans les trois jours suivant l'inoculation. Ces structures ne sont pas des thylls et ressemblent aux bulles qu'a décrites Ouellette (1980) à partir de matériel provenant d'ormes malades.

Environ 5 jours après l'inoculation, la zone cambiale face au xylème infecté commençait à être affectée, même si le champignon n'a été observé qu'exceptionnellement près de celle-ci. En général, à ce stade, les cellules cambiales prenaient une coloration plus foncée et étaient affaissées, bien que de petites cavités, se formant à ce niveau, aient aussi été observées à l'occasion.

Quelques jours plus tard, des gels se formaient dans les éléments de vaisseau. Ces gels se retrouvaient souvent dans des éléments de vaisseau contenant déjà des bulles (fig. 1). Ces éléments de vaisseau se trouvaient toujours adjacents à des cellules de parenchyme.

Environ quinze jours après l'inoculation et jusqu'à la fin de l'échantillonnage, le cambium de 60 % des rameaux a réagi à la présence d'*O. ulmi* en produisant ce qui semble être deux types de

barrières de protection. Le premier type est caractérisé par des cellules de parenchyme dont le contenu est fortement coloré par le bleu de toluidine O. Le deuxième comprend la transformation de cellules résultant en la formation de canaux à gomme ressemblant à des canaux résinifères (fig. 2). Ces barrières se forment toujours face au xylème anormal. Entre la zone cambiale et ces barrières, le xylème ne présentait aucune altération structurale visible.

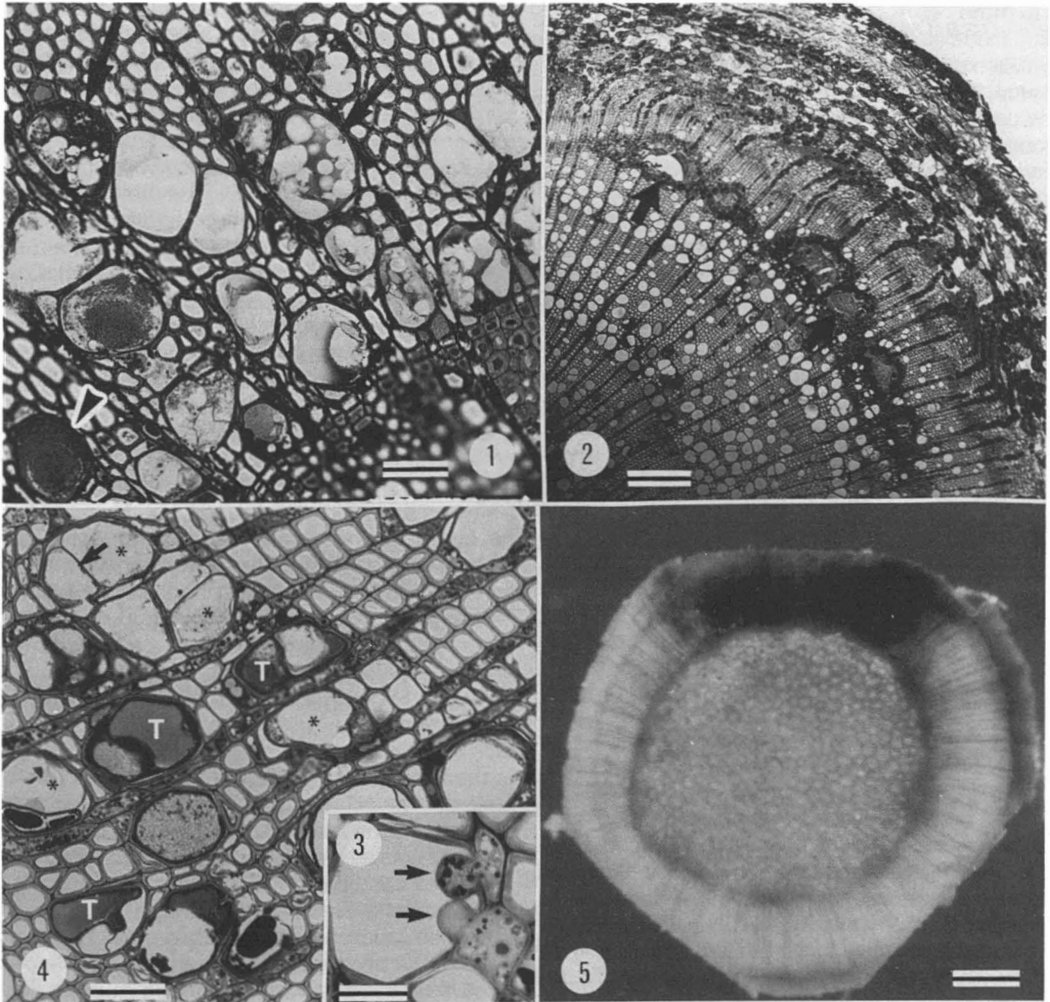


Figure 1. Mélange de bulles et de gels dans quelques éléments de vaisseau (flèches); un gel obstrue aussi complètement la lumière d'un vaisseau (tête de flèche); échelle: 25  $\mu\text{m}$ . Figure 2. Barrière de protection formée par le cambium; noter les canaux à gomme (flèches) semblables aux canaux résinifères de certains Gymnospermes; échelle: 200  $\mu\text{m}$ . Figure 3. Deux thylles en formation (flèches) dans un élément de vaisseau du *P. balsamifera*; échelle: 15  $\mu\text{m}$ . Figure 4. À un stade plus avancé de l'infection, on voit de nombreux thylles dans les éléments de vaisseau du *P. balsamifera*, certains ayant une apparence foncée (T) alors que d'autres semblent vidés de leur contenu (astérisques); noter le lien évident au niveau d'une ponctuation entre un thylle et la cellule de rayon lui ayant donné naissance (flèche); échelle: 30  $\mu\text{m}$ . Figure 5. Accumulation d'une ou de plusieurs substances dans la zone de xylème envahie par *O. ulmi*; échelle: 400  $\mu\text{m}$ .



### Rameaux avec symptômes externes

Dans les rameaux ayant flétri, il est impossible de dire si la chronologie des changements histologiques est semblable à celle des rameaux exempts de flétrissement. La présence de gels et de bulles a été observée tout autour de la circonférence des rameaux flétris. La zone cambiale, le phloème et les cellules de parenchyme du xylème ont été très affectés, bien que le cambium ait réussi par endroits à produire des fragments de barrière de protection.

### POPULUS BALSAMIFERA

Bien qu'aucun symptôme externe n'ait été observé, les changements histologiques ont été très évidents suite à l'inoculation d'*O. ulmi*. Dans les 8 jours suivant l'inoculation, des thylles se sont formés dans quelques éléments de vaisseau (fig. 3). Par la suite, la plupart des vaisseaux du xylème envahi contenaient des thylles (fig. 4). Quelques jours plus tard, les cellules de parenchyme, incluant les cellules de rayon, souvent voisines des vaisseaux contenant des thylles, ont accumulé une ou des substances révélées par le bleu de toluidine O. Aucune coloration semblable n'a été observée dans les témoins ou dans les parties non envahies du xylème des échantillons inoculés.

Finalement, tout comme chez le cerisier de Pennsylvanie, le cambium de 66 % des rameaux inoculés a commencé à réagir à l'infection environ 15 jours après l'inoculation, en dressant une barrière de protection fort semblable à celle du *P. pensylvanica*, les cavités en moins.

Le pathogène a pu être ré-isolé de façon constante jusqu'à trois mois suivant l'inoculation. Aucune tentative n'a été réalisée sur une plus longue période de temps.

### SORBUS AMERICANA

Les changements histologiques observés chez cette espèce ont été différents selon la vigueur des rameaux inoculés. Lorsque le rameau avait une forte croissance en longueur et en diamètre, la présence d'*O. ulmi* induisait, dans les trois jours suivant l'inoculation, la formation d'une substance donnant au bois une teinte très foncée (fig. 5). Habituellement, l'intensité de la réponse était proportionnelle à la croissance du rameau; elle demandait également plus de temps pour se manifester.

Lorsque des échantillons semblables à ceux de la figure 5 étaient préparés pour la microscopie, aucun changement structural n'était évident à l'exception de quelques gels et cellules d'*O. ulmi* dans les éléments de vaisseau.

En 1985, il fut impossible de ré-isoler le champignon à partir de rameaux vigoureux, 10 jours ou plus après leur inoculation. En 1986, les résultats furent différents puisque *O. ulmi* a été ré-isolé jusqu'à 2 mois après l'inoculation.

### Discussion

Parmi les observations présentées ci-haut, deux réactions des espèces non-hôtes sont assurément indicatrices d'un mécanisme de résistance. La formation constante de barrières de protection chez le *P. pensylvanica* et le *P. balsamifera* vient appuyer l'idée que cette réaction du cambium joue un rôle plus important que le laissent croire les premières études histologiques sur cette maladie où, tout au plus, avait-on noté ces formations (Buisman, 1935; Banfield, 1968). Ces barrières de protection correspondent en fait au mur 4 du modèle CODIT de Shigo & Marx (1977), présenté à l'origine en relation avec les pourritures du bois, mais étendu plus tard à d'autres maladies des arbres (Shigo, 1984). Les trois cinquièmes des quelque trois cents rameaux du *P. pensylvanica* examinés et les deux tiers des quelque deux cents rameaux du *P. balsamifera* ont permis d'observer un tel phénomène à partir de 15 jours suivant l'inoculation. Il est fort probable que ce pourcentage aurait été plus élevé si le prélèvement de tous les rameaux avait eu lieu une quarantaine de jours après l'inoculation. Dans l'orme américain infecté, le cambium des rameaux ne forme que rarement de telles barrières et, lorsque cela survient, celles-ci ne recouvrent pas la totalité du xylème envahi par *O. ulmi* (Shigo & Tippet, 1981; Rioux & Ouellette, non publié). Ceci n'indique pas nécessairement que ce mécanisme soit moins efficace chez l'orme d'Amérique. Au contraire, les rares exemples de formation de ces barrières peuvent montrer qu'il s'agit d'attaques plus ponctuelles sur la zone cambiale au cours de la première année d'infection. Dans cette même ligne de pensée, nous avons confirmé à plusieurs reprises, par l'isolation du pathogène, que l'assaut final de la maladie se situe au niveau du cambium. Dans ces conditions, l'arbre n'aurait plus les réserves nécessaires pour former rapidement ces nouvelles couches de tissus (Shigo, 1982). Le fait que ces barrières se forment plus fréquemment dans les parties de l'orme ayant un plus fort diamètre (Shigo & Tippet, 1981) pourrait correspondre à de plus nombreux points d'attaque du cambium dans ces parties de l'arbre où les cernes annuels sont plus minces. Il est intéressant de noter que, chez l'orme, les premiers symptômes de flétrissement apparaissent au niveau des pousses annuelles (Pomerleau, 1968). L'absence de barrières de protection pourrait en être une cause.

La deuxième réaction de ces plantes à retenir l'attention est la formation de composés inhibiteurs visant à ralentir ou à arrêter la croissance du pathogène. De nombreuses études ont démontré la nécessité de tenir compte de cette possibilité de réaction de la plante lorsqu'elle est confrontée à un pathogène (Bell, 1981; Darvill & Albersheim, 1984; Kué & Rush, 1985). Chez le sorbier d'Amérique, l'accumulation d'une ou de plusieurs substances semble être responsable de la perte de vitalité du champignon. L'observation des éléments constituant le xylème et les tentatives infructueuses de ré-isolation de *O. ulmi* en 1985 permettent en effet d'avancer que le pathogène est peu actif et que, mis à part la formation de gels, qui ne fut observée que sporadiquement parmi tous les éléments de vaisseau, aucun autre changement histologique visible n'a pu être provoqué par la présence d'*O. ulmi*. Il est possible aussi que la réponse chimique de l'arbre joue un rôle de première importance chez le *P. balsamifera*. Chez cette essence, les thylles ne se forment qu'environ 8 jours après l'inoculation, ce qui est normalement un laps de temps suffisant pour que le champignon envahisse quelques centimètres de vaisseau, du moins au-dessus du point d'inoculation. Une substance produite par le peuplier baumier, de constitution ou néo-formée (phytoalexine), pourrait agir comme fongistatique et limiter l'étendue de la zone envahie. L'arbre aurait ainsi une période de temps suffisante pour dresser ses barrières anatomiques.

Les changements observés chez chacune de ces essences non-hôtes se retrouvent tous à un moment ou un autre chez l'orme infecté par *O. ulmi*. La présence de bulles (Hiratsuka & Takai, 1982; Ouellette, 1980) et de gels (Wilson, 1965; Pomerleau, 1970; Banfield, 1968; Miller & Elgersma, 1976) s'observe aussi bien dans les éléments de vaisseau de l'orme que chez le *P. pensylvanica*. L'altération des cellules de la zone cambiale de même que la formation de barrières de protection se rencontrent chez le *P. pensylvanica* et ont aussi été rapportées chez l'orme (Bonsen *et al.*, 1985; Shigo & Tippet, 1981). Quand au *P. balsamifera*, en plus de la formation de barrières de protection, l'obstruction des vaisseaux par des thylles est une autre caractéristique qu'il partage avec l'orme (Bonsen *et al.*, 1985; Elgersma, 1973; Ouellette, 1980). La production de composés inhibiteurs (phytoalexines) en réponse à l'infection, observée chez le *S. americana*, a aussi été notée chez l'orme (Duchesne *et al.*, 1985; Dumas *et al.*, 1983; Overeem & Elgersma, 1970). Cependant, même si on observe chez l'orme tout un ensemble de changements histologiques à la suite de l'infection par *O. ulmi*, il est permis de penser que ceux-ci n'apparaissent pas

avec l'intensité adéquate au moment et à l'endroit propices. Cette étude suggère qu'au point de vue anatomique, les deux points faibles de l'orme sont l'inaptitude du cambium à former des barrières de protection et l'inefficacité des cellules de rayon à limiter la colonisation tangentielle du champignon.

On a longtemps insisté sur l'importance à accorder aux changements structuraux survenant à l'intérieur des vaisseaux de l'orme. Les observations présentées ici démontrent que, chez le peuplier baumier et le sorbier américain, c'est probablement la réponse chimique de l'arbre qui permet de mieux limiter les dégâts. Les structures apparaissant dans les vaisseaux semblent donc secondaires comme mécanismes de résistance. Dans le cas du cerisier de Pennsylvanie, les gels pourraient jouer, à un stade avancé de l'infection, un rôle dans la résistance de cette essence en autant que la colonisation tangentielle et radiale du champignon soit bien contrôlée. Cependant, la formation de bulles dans les éléments de vaisseau de l'orme (Ouellette, 1980) et dans ceux du cerisier de Pennsylvanie, espèce non-hôte s'étant montrée la plus susceptible à l'inoculation d'*O. ulmi*, porte à penser que ce fait est plus qu'une simple coïncidence. Plusieurs chercheurs ont fort probablement confondu bulles et thylles au cours de leurs études (Banfield, 1968; Beckman *et al.*, 1972; Bonsen *et al.*, 1985; Elgersma, 1973; Tainter & Fraedrich, 1986), ce qui explique que les bulles n'ont jamais vraiment attiré l'attention. Alors que l'origine des thylles est connue (Ouellette, 1980), celle des bulles demeure incertaine. Des études seront entreprises d'ici peu sur l'origine et la nature chimique des bulles, dans le but de préciser leur rôle dans la pathogénèse d'*O. ulmi*.

## Références

- BANFIELD, W. M., 1968. Dutch elm disease recurrence and recovery in American elm. — *Phytopath. Z.*, 62: 21-60.
- BECKMAN, C. H., D. M. ELGERSMA & H. J. MILLER, 1972. The localization of fusarial infections in the vascular tissue of single-dominant-gene resistant tomatoes. — *Phytopathology*, 62: 1256-1260.
- BELL, A. A., 1981. Biochemical mechanisms of disease resistance. — *A. Rev. Pl. Physiol.*, 32: 21-81.
- BONSEN, K. J. M., R. J. SCHEFFER & D. M. ELGERSMA, 1985. Barrier zone formation as a resistance mechanism of elms to Dutch elm disease. — *IAWA Bull.*, n.s., 6: 71-77.
- BUISMAN, C., 1935. Verslag over de onderzoekingen betreffende de iepenziekte, verricht in het Phytopathologisch Laboratorium «Willie Commelin Scholten» te Baarn, gedurende 1934. — *Tijdschr. PlZiekt.*, 41: 104-120.

- CHAMBERLAND, H. & G. B. OUELLETTE, 1977. Formes d'inclusions osmiophiles dans les cellules de *Ceratocystis ulmi*. — *Can. J. Bot.*, 55: 695-710.
- DARVILL, A. G. & P. ALBERSHEIM, 1984. Phytoalexins and their elicitors. — A defense against microbial infection in plants. — *A. Rev. Pl. Physiol.*, 35: 243-275.
- DUCHESNE, L. C., R. S. JENG & M. HUBBES, 1985. Accumulation of phytoalexins in *Ulmus americana* in response to infection by a nonaggressive and an aggressive strain of *Ophiostoma ulmi*. — *Can. J. Bot.*, 63: 678-680.
- DUMAS, M. T., G. M. STRUNZ, M. HUBBES & R. S. JENG, 1983. Isolation and identification of six mansonones from *Ulmus americana* infected with *Ceratocystis ulmi*. — *Experientia*, 39: 1089-1090.
- ELGERSMA, D. M., 1973. Tyloses formation in elms after inoculation with *Ceratocystis ulmi*, a possible resistance mechanism. — *Neth. J. Pl. Path.*, 79: 218-220.
- HEATH, M. C., 1980. Reaction of nonsusceptible to fungal pathogen. — *A. Rev. Phytopath.*, 18: 211-236.
- HIRATSUKA, Y. & S. TAKAI, 1982. Scanning electron-micrographs of cerato-ulmin (Cu) and *Ceratocystis ulmi* induced vascular symptoms in elm. — Pages 195-202 in E. S. Kondo, Y. Hiratsuka & W. B. G. Denyer (ed.). Proceedings of the Dutch elm disease symposium and workshop. Manitoba Department of Natural Resources, Winnipeg, 517 p.
- KRAUSE, C. R. & C. L. WILSON, 1972. Fine structure of *Ceratocystis ulmi* in elm wood. — *Phytopathology*, 62: 1253-1256.
- KUÉ, J. & J. S. RUSH, 1985. Phytoalexins. — *Archs Biochem. Biophys.*, 236: 455-472.
- MacDONALD, W. L. & H. S. McNABB, Jr, 1974. Electron microscope observations of *Ceratocystis ulmi*-induced tylosis development in *Ulmus*. — *Eur. J. Forest Path.*, 4: 2-10.
- MILLER, H. J. & D. M. ELGERSMA, 1976. The growth of aggressive and non-aggressive strains of *Ophiostoma ulmi* in susceptible and resistant elms, a scanning electron microscopical study. — *Neth. J. Pl. Path.*, 82: 51-65.
- OUELLETTE, G. B., 1962. Studies on the infection process of *Ceratocystis ulmi* (Buisson.) C. Moreau in American elm trees. — *Can. J. Bot.*, 40: 1567-1575.
- OUELLETTE, G. B., 1978. Fine structural observations on substances attributable to *Ceratocystis ulmi* in American elm and aspects of host cell disturbances. — *Can. J. Bot.*, 56: 2550-2566.
- OUELLETTE, G. B., 1980. Occurrence of tyloses and their ultrastructural differentiation from similarly configured structures in American elm infected by *Ceratocystis ulmi*. — *Can. J. Bot.*, 58: 1056-1073.
- OUELLETTE, G. B., 1982. Comparative ultrastructural observations of reactions of xylem parenchyma cells to *Ceratocystis ulmi* infection in *Ulmus* spp. — Pages 267-297 in E. S. Kondo, Y. Hiratsuka & W. B. G. Denyer (ed.). Proceedings of the Dutch elm disease symposium and workshop. Manitoba Department of Natural Resources, Winnipeg, 517 p.
- OVEREEM, J. C. & D. M. ELGERSMA, 1970. Accumulation of mansonones E and F in *Ulmus hollandica* infected with *Ceratocystis ulmi*. — *Phytochemistry*, 9: 1949-1952.
- POMERLEAU, R., 1968. Progression et localisation de l'infection par le *Ceratocystis ulmi* dans l'orme d'Amérique. — *Phytopath. Z.*, 63: 301-327.
- POMERLEAU, R., 1970. Pathological anatomy of the Dutch elm disease. Distribution and development of *Ceratocystis ulmi* in elm tissues. — *Can. J. Bot.*, 48: 2043-2057.
- RIDE, J. P., 1985. Non-host resistance to fungi. — Pages 29-61 in R. S. S. Fraser (ed.). Mechanisms of resistance to plant diseases. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk, Dordrecht, 462 p.
- RIOUX, D. & G. B. OUELLETTE, 1989. Light microscope observations of histological changes induced by *Ophiostoma ulmi* in various nonhost trees and shrubs. — *Can. J. Bot.*, (sous presse).
- SHIGO, A. L., 1982. Dutch elm disease: a codit perspective. — Pages 151-168 in E. S. Kondo, Y. Hiratsuka et W. B. G. Denyer (ed.). Dutch elm disease symposium and workshop. Manitoba Department of Natural Resources, Winnipeg, 517 p.
- SHIGO, A. L., 1984. Compartmentalization: a conceptual framework for understanding how trees grow and defend themselves. — *A. Rev. Phytopath.*, 22: 189-214.
- SHIGO, A. L. & H. G. MARX, 1977. Compartmentalization of decay in trees. — *Agriculture Inf. Bull.*, U.S. Dep. Agric. Serv., no. 405.
- SHIGO, A. L. & J. T. TIPPETT, 1981. Compartmentalization of American elm tissues infected by *Ceratocystis ulmi*. — *Pl. Dis.*, 65: 715-718.
- TAINTER, F. H. & S. W. FRAEDRICH, 1986. Compartmentalization of *Ceratocystis fagacearum* in Turkey oak in South Carolina. — *Phytopathology*, 76: 698-701.
- TIPPETT, J. T. & A. L. SHIGO, 1981. Barrier zone formation: a mechanism of tree defense against vascular pathogens. — *IAWA Bull. n.s.*, 2: 163-168.
- WILSON, C. L., 1965. *Ceratocystis ulmi* in elm wood. — *Phytopathology*, 55: 477.

## REVUE DES LIVRES

CLUTTON-BROCK, T.H. (ed.) 1988. **Reproductive success. Studies of individual variation in contrasting breeding systems.** — The University of Chicago Press, Chicago, 538 p., 180 × 255 mm. Couverture souple, 29,95\$ U.S.

L'objectif de ce livre, tel qu'énoncé dans l'introduction de T. Clutton-Brock, est d'examiner l'étendue et les causes des différences observées dans le succès reproducteur total atteint, au cours de leur vie, par des individus vivant dans des conditions naturelles. Les auteurs des différents chapitres tentent de répondre à quatre questions. (1) Jusqu'à quel point le succès reproducteur total varie-t-il entre individus de même sexe dans une population? (2) Quelle fraction de cette variation peut-on attribuer à chacune des composantes du succès reproducteur total (longévité, fécondité, succès à s'accoupler et taux de survie des jeunes)? (3) Le succès reproducteur varie-t-il en fonction de l'âge? (4) Quels facteurs environnementaux, phénotypiques, génotypiques ou ontogénétiques affectent le succès reproducteur de chaque sexe?

Le livre est divisé en cinq parties. Les quatre premières présentent 25 études empiriques, regroupées taxonomiquement, et la dernière est consacrée à trois contributions théoriques. La première partie comprend trois études qui ont mesuré le succès reproducteur total d'individus de cinq espèces d'insectes présentant des stratégies reproductives différentes. La seconde partie, consacrée aux amphibiens, ne comprend qu'un seul chapitre qui compare le succès reproducteur de deux espèces d'anoues. Dans la troisième partie, 13 chapitres présentent des données empiriques obtenues chez une douzaine d'espèces d'oiseaux; l'éditeur a fait ici l'effort d'inclure des espèces à l'organisation sociale et aux stratégies reproductives diverses, allant de la défense de territoires d'alimentation à la colonialité, et de l'accouplement saisonnier à l'accouplement à vie. La quatrième partie regroupe six études portant sur le succès reproducteur de grands mammifères, allant des phoques à l'homme, en passant par le cerf élaphe, les lions et les singes. Il est clair que les divers groupes d'animaux ne sont pas représentés ici en proportion de leur abondance réelle. Selon l'éditeur, le biais en faveur des oiseaux et mammifères est représentatif de ce qu'on trouve dans la littérature. Peut-être, mais il me semble pourtant qu'il y a pas mal de chercheurs qui travaillent sur la reproduction chez les poissons, complètement absents ici.

Les 25 chapitres de données empiriques constituent non seulement l'essentiel du livre, mais aussi son principal intérêt. Ce sont toutes des études longitudinales, au cours desquelles les auteurs ont mesuré le succès reproducteur d'individus marqués ou identifiables, pendant plusieurs saisons de reproduction successives et, dans plusieurs cas, au cours de la vie entière des animaux. Un rapide coup d'œil révèle immédiatement que c'est un livre de données plutôt qu'un livre théorique. Des masses de tableaux et de figures mettent en relation le succès reproducteur des individus et les diverses caractéristiques biologiques énumérées ci-dessus, ou

encore présentent des corrélations entre le succès reproducteur et d'autres variables écologiques ou comportementales, selon l'intérêt particulier des auteurs. Cependant, la plupart des chapitres ne présentent pas des données originales, mais synthétisent plutôt les données déjà publiées, dans certains cas depuis longtemps. Ce qui est original, c'est que la plupart des auteurs ont tenté, en utilisant la même méthode statistique, de partitionner en ses différentes composantes la variance du succès reproducteur des individus. Cette méthode, dite de la variance standardisée, est exposée par David Brown dans l'un des trois chapitres théoriques. La lecture de ce chapitre, curieusement placé à la fin du livre, est essentielle à la compréhension des analyses présentées dans les études empiriques qui utilisent cette méthode.

Les chapitres empiriques représentent une somme de travail impressionnante. Malheureusement, la lecture en devient vite ennuyeuse, en grande partie parce que les auteurs utilisent tous la même méthode d'analyse de la variance standardisée. Plusieurs de ces études racontent à peu près la même histoire, mesurent les mêmes variables et les présentent à peu près de la même façon. L'ennui vient aussi de la répétition des mises en garde contre les biais et erreurs possibles dans l'estimation des paramètres, ainsi qu'aux arguments, justifications et interprétations qui reviennent chapitre après chapitre, toujours plus ou moins les mêmes. Parfois, on a presque l'impression de parcourir un rapport d'actuaire. Il faut donc éviter de lire ce livre d'une traite et consulter les chapitres comme on consulte des articles scientifiques. Pris un à un, ils contiennent tous des données très intéressantes sur l'histoire naturelle des espèces considérées. Tous sont d'ailleurs écrits par des sommités dans leur domaine.

Sur le plan strictement théorique, par contre, le livre est très décevant. Le concept de *fitness* est sans doute le concept central de la biologie évolutive et, pour beaucoup de biologistes, le succès reproducteur atteint par un individu au cours de sa vie entière semble être la mesure idéale de cette *fitness*. L'équation «*fitness* = succès reproducteur à vie» est d'ailleurs explicitement établie par plusieurs des collaborateurs de ce livre, à commencer par Clutton-Brock lui-même. Un livre dont l'objet principal est de montrer la variation inter-individuelle dans le succès reproducteur à vie, telle que mesurée chez un grand nombre d'espèces animales, devrait donc stimuler de passionnantes discussions théoriques. Malheureusement, on n'y retrouve rien de tel — sauf dans le chapitre de Grafen sur lequel je reviens plus bas.

D'abord, il n'y a aucun chapitre d'introduction générale sur l'approche de la partition de la variance dans le succès reproducteur à vie, une approche qui constitue le dénominateur commun de la plupart des études présentées ici. Un tel chapitre aurait dû, par exemple, présenter un bref historique de cette approche, qui a récemment pris beaucoup d'expansion mais qui remonte quand même aux années cinquante. Ce même chapitre aurait dû mieux présenter l'approche de l'école dite de

Chicago (R. Lande, S. Arnold, M. Wade), qu'on cite ici et là, mais que seul Grafen discute en détail. Il est d'ailleurs étonnant de ne trouver aucune contribution de l'un ou l'autre de ces auteurs dans le livre.

Ensuite, les quelques contributions théoriques, regroupées à la fin du livre, forment un ensemble très hétéroclite. On ne sent pas un *projet* théorique commun bien défini qui rassemble et justifie les diverses études empiriques — sinon celui, pas très original, de décrire la variation observée dans la nature. Le dernier chapitre, par Clutton-Brock, qui se veut une synthèse des résultats des chapitres empiriques, m'est apparu comme une suite de platitudes et d'évidences, qui auraient pu être écrites avant même que les données ne soient analysées. On s'étonne, par exemple, d'y lire que «*the magnitude of individual differences in offspring survival raises the question of how fitness should be measured*» (p. 474). On avait cru que la question avait été soulevée dans l'introduction et que l'un des objectifs des études regroupées ici était précisément d'y répondre! Est-ce donc là la seule réponse que toutes ces années d'effort peuvent offrir?

La question fondamentale que soulève la lecture de ce livre est indubitablement la suivante: quelle est l'utilité théorique d'une mesure du succès reproducteur individuel à vie? Cette variable nous apprend-elle des choses assez importantes pour qu'il vaille la peine d'investir des années d'effort pour la mesurer? Clutton-Brock n'a définitivement pas su répondre à cette question, ni dans son introduction, ni dans son chapitre de synthèse. Ses arguments se limitent aux habituels clichés, du genre «ces mesures sont importantes dans les études démographiques, les études de la sélection ou de l'adaptation» et, évidemment, «jusqu'à récemment, nos connaissances de l'étendue et des causes des différences individuelles dans le succès reproducteur à vie étaient rudimentaires». Mais pourquoi ces mesures sont-elles importantes? Si la réponse n'est pas évidente pour vous, ne comptez pas sur Clutton-Brock pour vous éclairer.

Paradoxalement, le seul chapitre qui présente des idées et une discussion vraiment originales et stimulantes, celui d'Alan Grafen (*On the uses of data on lifetime reproductive success*, chap. 28), s'applique à démontrer que la mesure empirique du succès reproducteur à vie ne peut pas vraiment répondre aux questions qui intéressent les auteurs de ce livre, lesquelles, selon lui, sont des questions relatives à l'adaptation. Grafen établit une distinction importante entre l'adaptation et la sélection en cours. L'adaptation est une caractéristique d'un organisme dont on peut dire qu'elle remplit une fonction et qu'elle résulte de la sélection naturelle ayant agi dans le passé. Un caractère adaptatif peut donc ne montrer aucune variance dans les populations actuelles. La sélection en cours, par contre, est le processus par lequel la fréquence de certains gènes est en train de changer dans la population, à cause de différences génétiques entre les individus dans certaines de leurs caractéristiques. Grafen soutient, et ses arguments sont solides, que la mesure de la variance standardisée, utilisée par la plupart des auteurs, est une mesure de la sélection en cours, non de l'adaptation. Selon Grafen, la bonne façon d'étudier l'adaptation, c'est de mener des expériences contrôlées pour tester des

hypothèses spécifiques. Il ajoute que personne n'a encore trouvé de question à laquelle la mesure du succès reproducteur à vie puisse offrir une réponse véritablement décisive. Ce n'est certes pas ce livre-ci qui va lui donner tort.

Grafen montre également que le succès reproducteur à vie d'un individu n'est pas nécessairement une bonne mesure de la *fitness*. Le concept de *fitness* se rapporte à un caractère, non à un individu, et le fait que les individus possédant un caractère donné se reproduisent plus ou moins, que les autres au cours de leur vie n'est pas nécessairement un bon indicateur de la *fitness* de ce caractère. Beaucoup trop d'autres variables non contrôlées peuvent influencer le succès reproducteur d'un individu et camoufler l'effet du caractère étudié. Paradoxalement, la plupart des études publiées ici, qui représentent des années de travail, sont de trop courte durée pour permettre un contrôle statistique valide de toutes ces variables. Ce n'est pas le succès reproducteur à vie de plusieurs individus qu'il faudrait mesurer, mais celui de plusieurs individus par génération pendant plusieurs générations. Les quelques études présentées qui couvrent plusieurs générations, par exemple celle sur la mésange charbonnière de Van Noordwijk et van Balen (chap. 8), montrent clairement l'effet majeur exercé sur le succès reproducteur par les fluctuations inter-annuelles non prévisibles dans l'abondance de la nourriture. Les écologistes des populations connaissent depuis longtemps l'effet de ce facteur environnemental sur la probabilité de survie des jeunes. Faudra-t-il donc mesurer le succès reproducteur à vie des babouins et des lions pendant des siècles avant de pouvoir identifier la fonction adaptative de certains caractères présumément héréditaires? L'effet positif de ces caractères sur le succès reproducteur peut être complètement camouflé, chez les individus d'une même génération, par un effet environnemental temporaire. Ou au contraire, comme c'est le cas chez la mésange charbonnière en Hollande, un effet apparemment positif d'un caractère sur la *fitness* des individus peut se révéler inversé complètement quelques années plus tard, à cause des fluctuations dans l'abondance de la nourriture, ce qui produit au bout de 20 ans un effet net égal à zéro. Devant de telles difficultés, il est préférable, comme le suggère Alan Grafen, de recourir à l'expérimentation pour étudier l'adaptation. C'est plus rapide, plus précis et moins coûteux.

Le problème, bien sûr, c'est que tous les caractères ne sont pas manipulables et qu'on ne peut expérimenter aussi facilement avec le cerf élaphe qu'avec la drosophile. Le problème, c'est aussi que le livre ne réussit pas à convaincre le lecteur de l'importance théorique des études empiriques à long terme pour l'étude de l'évolution par la sélection naturelle. Il est vraiment dommage que le seul chapitre théorique intéressant du livre en soit un qui s'applique à en démolir l'approche — pas complètement, Grafen n'est pas si négatif. On aurait aimé que quelqu'un d'aussi habile que lui soit invité à présenter l'envers de la médaille.

Cela dit, les études empiriques qui constituent le corps du livre sont pour la plupart très intéressantes en elles-mêmes, même quand elles sont arides à lire. Elles présentent des données fascinantes sur l'histoire naturelle des espèces étudiées et le fait que ces données aient déjà été publiées ne leur enlève que l'originalité.

Le livre a le mérite de les regrouper et il permet à certains auteurs de les ré-analyser et de les ré-interpréter. Si le livre risque de décevoir les théoriciens, les empiristes y trouveront par contre une véritable mine d'or d'observations. Peut-être même ces données inciteront-elles quelque adepte de la méthode comparative à réaliser ce que Clutton-Brock n'a pas su faire ici, c'est-à-dire nous offrir une véritable synthèse, un véritable modèle empirique de la variation du succès reproducteur à vie chez les animaux.

Hélène LAIR

Département de biologie  
Université McGill

FLEMING, T. H., 1988 **The short-tailed fruit bat: A study in plant-animal interactions.** — University of Chicago Press, Chicago, 365 p., 160 × 235 mm. Couverture rigide, 49,95 \$U.S.

One of the most striking features of tropical forests is the large proportion of plant species that produce edible fruits and rely on animals to disperse their seeds. Indeed, the evolution of the edible fruit is thought to be one of the principal reasons for the massive radiation of the angiosperms and their ultimate domination of tropical and sub-temperate terrestrial plant communities. The end result of this long co-evolution between fruiting plants and frugivores is that one cannot logically study the ecology of one group (e.g. frugivores) without considering the other (e.g. fruiting plants). *The short-tailed fruit bat: A study in plant-animal interactions* reflects just such an integrated approach to the ecology of one frugivore. Based on more than 10 years of field work on the ubiquitous and abundant short-tailed fruit bat (*Carollia perspicillata*) at Santa Rosa National Park in northern Costa Rica, Dr. Fleming has produced an authoritative volume that deals not just with the ecology of a single species, but with its complex relationship with flowering and fruiting plants. As the sub-title suggests, this book will be of interest to more than just bat biologists. It is likely to find a place in the personal libraries of researchers interested in frugivores in general, the evolutionary biology of tropical plants, seed dispersal and gap colonization, and succession and community structure. Another selling point of this book is its originality. *The short-tailed fruit bat* is not merely a compendium of previously published work; it contains a vast amount of new material. So, if you are interested in the tropics, bats, frugivores, or plant reproduction, I highly recommend that you get yourself a copy and slide it in beside your other University of Chicago books, the *Serengeti lion*, *The spotted hyena...* Although it is not free, at US \$50 it won't ruin your budget.

*The short-tailed fruit bat* is laid out in 11 chapters, 8 appendices, an extensive bibliography of over 500 references, and comprehensive author and subject indexes. The 312 pages of text are liberally sprinkled with 99 figures, 13 half-tone plates of bats, and 6 maps. The bibliography is current, with over 40 % of the references being post-1980. The chapters are subdivided into a tremendous number of sections (177 sections in 312 pages!) that make reading somewhat choppy, but greatly aid in locating specific topics. A short summary highlights

the important points of each chapter. Finally, this solidly bound hardcover book sports a flashy dust cover photo of *Carollia* carrying its preferred fruit, *Piper amalago*. What more can you ask for?

In my opinion, the book can be divided into four main sections dealing with background information (chapters 1-3), reproduction and demography (chapters 4 and 5), diet, foraging, and energetics (chapters 6-8), and seed dispersal and the role of frugivores in tropical forests (chapters 10 and 11). Chapter 9 (*Carollia's* relationships with other animals) stands out as having less logical connection with the theme of frugivory than the other chapters.

As background, Fleming first provides a general overview of the systematics, evolution, zoogeography, morphology, and roosting, dietary, and sensory ecology of the Phyllostomidae, the large neotropical family of leaf-nosed bats to which *Carollia* belongs (chapter 1). This chapter will be most useful to those of us with little knowledge of bats, but it effectively situates *Carollia* in the family. Chapter 2 is dedicated to the interactions between frugivores or pollinators and plants while focusing mainly on the bats. It briefly treats the evolution and diversification of the angiosperms and brings the reader up to date with some of the current theories of the co-evolution of pollinators and flowers and frugivores and fruits. This chapter then looks at the impact that bats have had on the evolution of specific traits in flowers and fruits (the chiropterophily and chiropterochory syndromes of van de Pijl), before considering how seedling requirements and "establishment strategies" have influenced the evolution of seed size and mobility. While none of these topics are dealt with in detail, they do orient the reader and provide him with a series of valuable recent publications on each topic. To complete the background, in chapter 3 Fleming provides us with a look at the principal study site, its geography, climate, and vegetation. Most of the material on the dispersion, phenology, and fruit crops of a number of "bat plants" at Santa Rosa is new and Fleming later uses it to interpret *Carollia's* foraging activities (chapter 7) and seed dispersal (chapter 10).

In chapters 4 and 5, Fleming draws on his own and Rick William's extensive netting (5,600 captures and recaptures!) and observations of *Carollia* to examine the age structure, survivorship, sex ratio, and social behaviour. We learn that the sex ratio at birth is skewed in favour of males, but that males suffer higher mortality as sub-adults, bringing the sex ratio back to 1:1 in the adult population. I was surprised to learn that, despite its low fecundity (*Carollia* produces 2 young per year), life expectancy is only 2.6 years at birth.

In the chapters on diet, foraging, and energetics, Fleming shows how reproductive status, fruit abundance, phenology, and composition all influence *Carollia's* diet choice. Although across its geographic range *Carollia* uses a large variety of fruits, at any one site it tends to select fruits that offer the highest protein and lowest fiber contents. Fleming describes their extensive radio-tracking studies and explains the spatio-temporal organization of *Carollia's* foraging activities. Through a series of innovative fruit displacement experiments, he provides an insight into the search images and sensory inputs that *Carollia* uses while searching for fruits that

have different distributions and abundances. Through a detailed evaluation of the activity/time budget of *Carollia*, Fleming shows us how to put together an estimate of its daily energy budget and the cost of reproduction. Obviously, *Carollia* has to pay off this daily debt while foraging, so these calculations have an important bearing on just how individuals feed, how many fruits they must find, and how far they move while foraging. The degree of speculation in the chapter and the discrepancies between doubly-labelled water and activity budget estimates of daily energy expenditure show that there is ample room for more research in this field.

Finally, in the last two chapters, Fleming examines the botanical consequences of *Carollia*'s foraging behaviour and the role of frugivores in tropical forest ecosystems. How do seeds fare in their travels through the gut? How many seeds are deposited where? What impact does *Carollia* have on secondary succession at Santa Rosa? Is there evidence of genetic isolation in *Piper* patches or do bats create enough gene flow to prevent genetic subdivisions? How do the patterns that we observe in the *Carollia*-fruit mutualism compare with those noted for other phyllostomids, for African fruit bats, for birds and monkeys? In addressing these questions, Fleming justifies his choice of a sub-title: *A study of plant-animal interactions*.

I have to admit that, having worked on *Carollia* and African pteropodid fruit bats, I am predisposed to finding this book a significant contribution to our understanding of tropical ecology, fruits, and frugivores. However, I think it is fair to say that its easy style, the amount of original data, and an interesting subject combine to make this book worth the reading.

Donald THOMAS

Département de Biologie  
Université de Sherbrooke

MICHOD, R.E. & B.R. LEVIN (ed.), 1988. **The evolution of sex: An examination of current issues.** — Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 384 p., 152 × 230 mm. Couverture souple, 29,95 \$U.S.

La théorie de Darwin sur l'évolution par sélection naturelle prédit que tout organisme vivant doit maximiser la contribution génétique qu'il apporte aux générations subséquentes. La reproduction sexuée ne semble pas conforme à cette prédiction puisque les individus se reproduisant sexuellement doivent partager, génétiquement, leurs descendants avec leurs partenaires sexuels. Par conséquent, un individu se reproduisant de façon asexuée transmettra deux fois plus de copies de ses gènes à la génération suivante, pour chaque descendant produit, qu'un individu se reproduisant de façon sexuée. Vu le coût génétique associé à la reproduction sexuée, on demeure perplexe devant la prépondérance de cette forme de reproduction. C'est pourquoi les biologistes ont, jusqu'ici, passé beaucoup de temps à explorer les avantages potentiels qui pourraient contrebalancer ces coûts.

On a d'abord tenté d'expliquer l'existence de la reproduction sexuée en argumentant qu'elle produit une

variation génétique avantageuse ou en soutenant qu'elle protège contre l'accumulation de mutations génomiques aux effets négatifs. Le premier argument suppose que la reproduction sexuée produit un niveau de variation, parmi les descendants, qui permet à ceux-ci d'être mieux adaptés, en moyenne, à l'environnement où ils vivent. L'argument concernant les mutations nuisibles suggère que ces mutations, se produisant à un taux fixe, s'accumulent chez les organismes asexués et que cette accumulation peut amener une diminution de la viabilité de ces organismes. On a proposé que l'allogamie résultant de la reproduction sexuée pourrait servir de mécanisme exogène de réparation, éliminant ainsi les effets négatifs de ces mutations.

Les plus récentes théories sont d'une complexité accrue et reconnaissent les coûts génétiques additionnels associés au sexe. En plus du partage génétique entre eux et leurs descendants, les parents sont confrontés au compromis coûts/bénéfices lié au réarrangement du génome. Les coûts peuvent résulter (a) d'une association de gènes dont la proximité a pour effet de diminuer la qualité d'un descendant par rapport à un autre ne portant qu'un seul des gènes ou (b) d'un abaissement de la qualité du descendant dû à la perturbation de complexes adaptatifs de gènes. Lorsqu'on discute de l'évolution de la reproduction sexuée à partir d'ancêtres asexués, il faut aussi inclure le «coût des mâles» dont on observe l'effet à travers la diminution du taux de croissance intrinsèque d'une population sexuée par rapport à une population asexuée.

L'analyse de l'évolution de la reproduction sexuée faisant appel à des études sur l'intégrité temporelle de l'ADN, sur le processus méiotique, sur les transposons, sur la fréquence du «crossing-over», etc., ainsi qu'à l'étude de paramètres de niveau organisationnel tels que la variance environnementale, le «déséquilibre de liaison», la sélection des espèces et le choix des femelles, il en résulte que la littérature primaire est plutôt éparpillée. De plus, cette littérature porte à confusion à cause des multiples dichotomies que comportent les arguments, ainsi que des approches différentes (et pas nécessairement apparentées) associées à chaque dichotomie. Le livre de Michod et Levin regroupe, pour la première fois, toutes ces idées sous la même couverture.

Composé de 17 chapitres, *Evolution of sex* compte parmi ses auteurs la plupart des grands noms de la biologie évolutive moderne. On essaie d'y couvrir le thème de l'évolution de la reproduction sexuée à partir d'ancêtres asexués et celui du maintien de la reproduction sexuée chez les organismes dont c'est la forme de reproduction. Il est à noter, cependant, que le livre ne fait pas toujours une distinction claire entre ces deux questions. Étant donné qu'il y a accord général au sujet des coûts associés à la reproduction sexuée, les chapitres peuvent être regroupés selon les avantages perçus de la reproduction sexuée. Certains soutiennent qu'il y a des bénéfices intrinsèques à gagner par le mélange des gènes (Crow, Maynard Smith, Bell, Ghiselin, Seger et Hamilton). D'autres croient que la réparation des erreurs au niveau de l'ADN est le principal avantage de la reproduction sexuée (Bernstein *et al.*, Shields, Holliday). Quelques-uns pensent que la reproduction sexuée ne comporte pas d'avantage pour l'espèce sexuée; il s'agirait plutôt d'un mécanisme apparu pour assurer la



propagation d'éléments infectieux (Levin, Hickey et Rose).

Les perspectives variées des différents auteurs conduisent à une utilisation non uniforme de la terminologie qui pourrait porter à confusion. Par exemple, l'expression «reproduction sexuée» est utilisée par certains auteurs en référence au processus de recombinaison de l'ADN, alors que d'autres l'emploient dans le sens de la création d'un descendant par la recombinaison du matériel génétique de deux parents. Michod et Levin touchent directement à ce problème dans leur introduction et guident le lecteur en signalant plusieurs de ces incohérences. Par la suite, ils préparent le lecteur aux divers points de vue présentés dans les chapitres subséquents en établissant des points de repère qui identifient ce qui est discuté dans chaque chapitre et en établissant des liens entre groupes de chapitres. Les deux premiers chapitres, par Ghiselin et Devoret, donnent au lecteur non initié l'information de base nécessaire à la compréhension des arguments qui suivent.

Très souvent, les livres à auteurs multiples sont composés de chapitres distincts, caractérisés par un manque de lien et de continuité. *Evolution of sex* se lit comme un livre intégré. En tant que tel, le livre fait ressortir les différences d'opinion entre les auteurs et identifie les domaines qui nécessitent des études plus approfondies. Grâce au réseau de courrier électronique *BitNet*, qui relie ensemble plusieurs chercheurs de la communauté scientifique, chaque auteur a eu accès aux manuscrits des autres auteurs. Ce haut niveau de communication entre les auteurs devient évident à la lecture du livre. Cette technique a permis aux auteurs de faire mention des chapitres de leurs collaborateurs, soit pour souligner des différences entre les points de vue, soit pour utiliser des idées qui supportent leurs propres arguments.

Finalement, dans son chapitre de conclusion, Williams nous présente un sommaire des travaux actuels tout en traçant le chemin pour les recherches futures. Dans un style qui lui est unique, Williams capture l'essence du débat et fait remarquer que, malgré les désaccords, ce débat a permis de réaliser un progrès considérable au cours de la dernière décennie. Je partage son avis et crois que *Evolution of sex* enrichira la bibliothèque de tout biologiste.

Larry D. MARSHALL

Département de biologie  
Université Laval

WATSON, L. & M.J. DALLWITZ, 1988. **Grass genera of the world.** — The Australian National University, Research School of Biological Sciences, Canberra. 26 photo. couleur, 228 photo. noir et blanc; 2 disquettes 5 1/4", 360 k, MS-DOS; 4 microfiches, 40 \$A.

De nos jours, les travaux taxonomiques d'envergure mondiale portant sur des groupes taxonomiques d'importance sont plutôt rares. C'est ce que Watson et Dallwitz semblent avoir réussi à leur manière chez les Graminées.

Les auteurs présentent une banque de données sur tous les genres de graminées, compilée à partir de travaux publiés et de données inédites. Cette banque contient de l'information sur 763 genres; elle est présentée à l'aide de 430 caractères ou rubriques. La nature de cette information est très variée: synonymie, macromorphologie et micromorphologie, anatomie (surtout des feuilles), ultrastructure, type photosynthétique, nombre chromosomique, classification infra-familiale, hybridation, type écologique, répartition géographique, pathogènes fongiques. La description des caractères est très utilement complétée par les excellentes photographies du livret. Les microfiches contiennent la liste des caractères, la description des genres, la liste des espèces étudiées anatomiquement par les auteurs et enfin, les références.

Les programmes accompagnant la banque de données offrent plusieurs fonctions et paramètres pour une consultation interactive: identification de spécimens, sélection d'information à tous les niveaux (taxons et caractères), comparaison de taxons (caractères communs ou divergents), liste des caractères d'un taxon.

Une grande flexibilité est permise dans le traitement de l'information. D'une part, les données sont très structurées. Une donnée manquante n'égale pas un caractère non applicable; les intervalles de valeur pour un taxon variable ne sont pas monolithiques mais décomposables. D'autre part, des paramètres permettent de pondérer les caractères selon leur fiabilité ou leur degré de variabilité dans la recherche des meilleurs caractères distinguant des taxons, ou encore d'accorder une marge d'erreur dans un processus d'identification. L'utilisateur possède donc une grande liberté de manœuvre. Il peut aussi conserver le résultat des opérations dans des fichiers imprimables.

Les instructions d'installation des programmes ne sont pas complètement exactes mais, après quelques essais, on y arrive assez facilement. Au premier abord, la documentation concernant l'utilisation des programmes et des fonctions paraît un peu ésotérique et incomplète. Mais après une bonne dose d'expérimentation, on réussit à comprendre les limites et la puissance des fonctions.

Une fois la technique acquise, l'utilisateur peut consulter de façon efficace la banque de données selon ses besoins: sélectionner des genres possédant ou non tel caractère ou ensemble de caractères, identifier un fragment de plante, distinguer deux genres voisins ou deux sous-familles, compléter ses connaissances, etc. Il est clair que tout n'est pas connu sur chacun des genres et ceci est patent lorsque l'on consulte les longues descriptions. La banque de données et les programmes qui l'accompagnent ne représentent pas un terme mais l'état des recherches continues des auteurs. C'est sans doute pourquoi la banque de données compte plus de genres (763 en décembre 1988) que les microfiches (760 en mai 1988). Il est dommage que les 536 références ne soient pas intégrées aux descriptions de la banque ou des microfiches, même si leur place a été prévue dans la liste des caractères.

Cet ouvrage n'est qu'une facette d'un système informatif beaucoup plus élaboré, DELTA, conçu, entre autres, par l'un des auteurs. C'est seulement par ce système que la banque de données peut s'accroître. Ce système permet en outre de produire automatiquement



des clés d'identification et de traduire en texte continu les descriptions codées. Ce qui nous est offert ici est un système fermé, un sous-produit instantané de DELTA. Certaines fonctions ne prennent leur sens que si on a accès au système DELTA (la production de descriptions codées par exemple). C'est sans doute une façon de faire connaître le système-source lequel, cependant, est trop considérable pour un micro-ordinateur.

Il est intéressant de comparer ce travail à un autre ouvrage récent d'envergure mondiale, le *Genera graminum* de Clayton & Renvoise (1986). Cette monographie de type classique compte 651 genres, un nombre plus conservateur, et comporte, outre les descriptions, une présentation générale des caractères, des clés d'identification, une nomenclature exhaustive et des modèles phylogénétiques, bref, un corps complet. La banque de données de Watson & Dallwitz apparaît comme un écorché chez lequel toutes les composantes sont étalées. La comparaison n'est pas péjorative mais illustre deux approches, l'une ayant déjà fait ses preuves, l'autre demeurant prometteuse; ces approches devraient s'enrichir mutuellement pour le meilleur intérêt de la science.

Martin DUBÉ

Département de biologie  
Université Laval

ROOT, T., 1988. **Atlas of wintering North American birds: An analysis of Christmas Bird Count Data.** The University of Chicago Press, Chicago, 312 p., 280 × 215 mm. Couverture souple, 35 \$U.S.

Ce livre nous offre la première analyse des dénombrements d'oiseaux de Noël, parrainés par l'*Audubon National Society*, depuis le début du siècle. L'auteur a utilisé 10 années (1963-1972) de dénombrements, en provenance de 1 282 stations réparties à travers les États-Unis et la partie méridionale du Canada. C'est à l'aide d'une technique de cartographie particulière (*Contour Plotting System-1*), élaborée par Radian Corporation (Austin, Texas), que l'auteur a pu traiter de l'abondance et de la répartition des oiseaux en hiver, selon une représentation bi- et tri- dimensionnelle. Cette façon de présenter les données d'observations de milliers d'ornithologues qui participent au traditionnel dénombrement des oiseaux de Noël est une innovation qui contraste avec les cartes des ouvrages classiques traitant du même sujet, bien qu'une certaine amélioration cartographique se soit manifestée depuis l'avènement des Atlas des oiseaux nicheurs, entrepris depuis une dizaine d'années par plusieurs pays du monde.

Après l'avant-propos et les remerciements, nous retrouvons les deux parties essentielles de ce volume: une introduction et les cartes. Dans l'introduction, l'auteur présente un bref historique des dénombrements de Noël, puis explique pourquoi il a choisi d'analyser les données de 1963-1972, comment il a calculé les densités moyennes pour chacune des espèces, quels sont les avantages et les désavantages de la technique de cartographie utilisée, comment se servir des nombreuses cartes transparentes pour analyser la répartition et l'abondance des espèces en fonction de plusieurs facteurs environnementaux (moyennes annuelles de la température de janvier, précipitations, humidité, altitude

etc.). La deuxième partie est une liste annotée des espèces avec les cartes correspondantes; elle occupe plus de 300 pages.

La première fois que j'ai pris connaissance de la publicité des Presses de l'Université de Chicago au sujet de ce volume, j'étais très heureux que les nombreux ornithologues d'Amérique du Nord puissent enfin apprécier l'importance de leurs observations. Toutefois, on est quelque peu déçu d'apprendre que Root a analysé des données qui ne sont pas très récentes. Cette situation est d'autant plus gênante que, de 1963 à 1972, il y avait beaucoup moins de stations d'observation qu'aujourd'hui. Ceci a pour effet de minimiser le plan d'échantillonnage qui est assez représentatif de la répartition des espèces présentes aux États-Unis, mais l'est très peu pour le Canada méridional. Par exemple, la province de Terre-neuve ne figure sur aucune des cartes et on ne mentionne que cinq stations d'observation pour la province de Québec; depuis 1980, l'ornithologie a connu un tel essor qu'on comptait en 1987, au Québec, plus de 16 stations couvrant assez bien la vallée du Saint-Laurent, de Montréal jusqu'à la Gaspésie. On est donc loin d'avoir en main un ouvrage qui traite de la répartition et de l'abondance des oiseaux de toute l'Amérique du Nord en hiver, ainsi que le suggère le titre du livre. C'est peut-être le cas pour les États-Unis, mais pas pour le Canada méridional et encore moins septentrional. Évidemment, on ne peut pas reprocher cette lacune à l'auteur car, après tout, ce n'est pas lui qui a inventé les dénombrements des oiseaux de Noël. Le plan d'échantillonnage utilisé est fonction de la popularité de l'ornithologie amateur plutôt que d'être un plan établi d'après les règles de la statistique. Quant aux textes qui accompagnent la liste des espèces annotées, on y détecte des informations mal citées. Par exemple, l'auteur signale la présence de 500 000 canards Kakawi dans le golfe du Saint-Laurent en hiver et cite Bellrose (*Ducks, geese and swans of North America*, 1980) pour appuyer cette affirmation. Or, après vérification dans l'ouvrage de Bellrose, on constate que Root a confondu le golfe du Saint-Laurent avec l'île St. Lawrence en Alaska. Reed et Bourget (Can. Fld-Nat., 91:1-7. 1977) évaluent la population hivernante de canards Kakawi dans le golfe du Saint-Laurent à environ 50 000. Root utilise également, très souvent, les 19 volumes de A.C. Bent sur l'histoire naturelle des oiseaux d'Amérique du Nord (publiés entre 1919 et 1968); à mon avis, cette série aurait besoin d'un sérieux rafraîchissement à la lumière de tout ce qui s'est réalisé en ornithologie depuis les 20 dernières années. Il semble bien que la liste des références utilisées ne soit pas exhaustive mais, avec 508 espèces traitées, on peut le comprendre.

Malgré ces remarques, qui peuvent laisser transparaître une note négative, j'invite les mordus de l'ornithologie et les fervents de «l'ère des atlas» à consulter ce volume pour l'originalité de la technique utilisée, qui traduit d'une manière visuelle les notions d'abondance et de répartition des oiseaux dans une aire géographique très vaste. Ils pourraient profiter de cette expérience pour améliorer la présentation des futurs atlas qui traiteront des oiseaux nicheurs ou hivernants.

Gilles CHAPDELAINÉ

*Environnement Canada*  
*Service canadien de la faune*

BOULLARD, B., 1988. **Dictionnaire de botanique**. — Éditions Ellipses, Paris, 398 p., 145 × 190 mm. Couverture souple, 130 FF.

Les dictionnaires de botanique en français se font rares. Quand on a besoin de connaître le ou les sens d'un terme spécialisé, on peut certes aller dans une bibliothèque bien pourvue et y consulter le volumineux *Dictionnaire aide-mémoire de botanique* de Gatin (1924). Évidemment, on ne peut s'attendre à y trouver la terminologie créée par les derniers ou même les avant-derniers développements de la science. On peut aussi se tourner vers les nombreux traités et autres ouvrages scientifiques en s'armant de patience car, la plupart du temps, on les trouve dépourvus de glossaire.

Le plus simple et le plus rapide, c'est souvent de choisir parmi les nombreux dictionnaires de langue anglaise ou de feuilleter le glossaire presque invariablement présent à la fin des manuels. Évidemment, ce procédé ne peut pas régler tous les problèmes de terminologie à moins de consentir à adopter exclusivement la langue dominante en science.

C'est pourquoi la parution du dictionnaire de Bernard Boullard a de quoi susciter l'intérêt chez les francophones. Cet ouvrage de 1571 entrées donne d'abord la nature (substantif ou adjectif), le genre et l'étymologie, élément indispensable pour la compréhension des termes dérivés du grec et du latin. Suivent des définitions brèves mais assez complètes accompagnées d'exemples bien documentés. Les différents sens des termes sont expliqués, des synonymes sont indiqués et les termes spécialisés utilisés dans les définitions se trouvent aussi dans le dictionnaire. Des expressions comprenant ces termes sont aussi définies. Par exemple, sous «cellule», on trouve aussi «cellule-mère», «cellule-compagne», «cellules stomatiques», etc. Ainsi, ce dictionnaire contient bien plus de définitions que le nombre de mots vedette. Environ la moitié des termes sont illustrés de dessins au trait regroupés au bas de chaque page. De facture assez simple, ces dessins s'interprètent facilement; ils constituent donc un apport utile. Très rarement, il arrive que la position de deux mots dans l'ordre alphabétique soit inversée. Chaque rubrique combine donc de l'information souvent dispersée dans différents ouvrages, ce qui ajoute beaucoup à la valeur du dictionnaire. De cette manière, le lecteur n'est pas sans ressources et il dispose d'éléments lui permettant de pousser plus loin sa recherche si nécessaire.

Plus des trois quarts des entrées ont trait, par ordre décroissant d'importance, à la phytographie, à l'anatomie-morphologie, à l'écologie et aux cycles vitaux. La pathologie, l'horticulture, la physiologie et autres sciences se partagent les termes restants. Ce qui provoque certaines réactions mitigées face à un dictionnaire de taille relativement modeste, c'est évidemment le choix des termes inclus. Sur ce point, l'auteur est parfaitement conscient des limites de son travail et dit n'avoir conservé que les termes essentiels. On peut toutefois se demander pourquoi les catégories taxonomiques au-dessus de la famille sont ignorées, de même que le genre, la sous-espèce et la forme. Pourtant «jordanon» et «linnéon», termes plutôt désuets, sont définis. De plus, des termes très apparentés sont absents: on trouve mycose mais non mycétisme ou mycotoxicose. La notion de termes essentiels est délicate à utiliser et il aurait sans doute

fallu augmenter quelque peu le nombre de termes. On peut certes souhaiter qu'un jour un dictionnaire «complet» soit disponible. Enfin, il arrive parfois que certaines définitions ne soient pas satisfaisantes; par exemple, écotype devrait désigner une variante morphologique ou écophysologique correspondant à des différences génétiques et non pas à un simple effet du milieu.

Malgré ces quelques restrictions, la valeur intrinsèque de ce dictionnaire, au demeurant d'un prix raisonnable, est évidente et il est à souhaiter que son usage se répande parmi ceux qui s'intéressent aux végétaux.

Martin DUBÉ

*Département de biologie  
Université Laval*

FAVREAU, M. & G. BRASSARD, 1988. **Catalogue bibliographique des bryophytes du Québec et du Labrador**. — Memorial University of Newfoundland, Occasional Papers in Biology n° 12, 114 p., 215 × 275 mm. Couverture souple, 5,50 \$ CAN.

Les bryologues intéressés à la bryoflore du Québec/Labrador peuvent maintenant compter sur un outil de travail fort précieux. En effet, le catalogue que viennent de faire paraître Marc Favreau et Guy Brassard énumère tous les taxons de muscinées observées au Québec/Labrador qui ont fait l'objet d'une mention dans la littérature scientifique.

Trois groupes principaux sont reconnus: les anthocérotes, les hépatiques et les mousses (sphaignes comprises). Dans chaque groupe les taxons sont présentés dans l'ordre alphabétique. Tous les synonymes sous lesquels les taxons ont pu être cités dans les ouvrages dépouillés n'accompagnent toutefois que les noms retenus par les auteurs; ils n'apparaissent pas dans la liste alphabétique avec renvoi aux noms retenus.

Outre les synonymes, s'il y a lieu, chaque taxon comprend une liste des régions géographiques (du nord au sud) où il a été observé, chacune accompagnée d'un ou plusieurs numéros désignant la ou les sources bibliographiques. Détail intéressant, si la mention d'un taxon est «rejetée, mise en doute ou corrigée dans une autre publication», les deux publications sont spécialement désignées dans la liste. On trouve aussi dans la liste alphabétique bon nombre de taxons exclus, mentionnés entre crochets.

Les auteurs ont dépouillé 350 articles et ouvrages dont la liste apparaît à la fin du catalogue sur des pages vertes qui en facilitent grandement le repérage. De ce nombre, 13% ont trait à des travaux non bryologiques alors que 32% sont des travaux bryologiques portant spécifiquement sur la bryoflore du Québec/Labrador.

La division du territoire en 28 régions géographiques (5 au Labrador et 23 au Québec) de surface assez similaire, s'est opérée, à quelques exceptions près, en utilisant toutes les latitudes paires et des portions de quelques longitudes. Un découpage tenant plutôt compte des grands ensembles physiographiques, de la zonation bioclimatique et de particularités régionales aurait été certainement plus naturel. Il aurait surtout permis une synthèse de la bryoflore connue de chacune des régions

ainsi délimitées. Le découpage adopté permet toutefois d'apprécier la répartition connue de chaque taxon dans l'ensemble de la péninsule Québec/Labrador.

Ce catalogue n'est évidemment pas une revue critique de la flore bryologique du Québec/Labrador basée sur l'examen de spécimens d'herbier; tel n'était pas le but des auteurs. Les mentions sont donc signalées telles qu'elles apparaissent dans la littérature consultée. Les auteurs ont à l'occasion indiqué (pour à peine plus d'une vingtaine de taxon) les spécimens qu'ils ont eux-mêmes examinés. Il convient toutefois de signaler que les mentions du catalogue de Lepage basées sur les spécimens de Marie-Anselme nécessitent un sérieux examen avant d'être pris en considération.

Ce catalogue constitue la toute première synthèse de la littérature publiée qui traite directement ou indirectement de la bryoflore du Québec/Labrador et devient de ce fait un ouvrage absolument essentiel à quiconque s'intéresse à l'étude des bryophytes de ce vaste territoire. En effet, nulle étude taxonomique, floristique ou bryogéographique ne peut être entreprise sans une consultation attentive de ce catalogue. Plus encore, sa lecture incite, suggère, montre du doigt les problèmes à résoudre, les avenues de recherche à suivre.

Robert GAUTHIER

Département de phytologie  
Université Laval

SCHALLER, G.B., 1988. **Stones of silence: Journeys in the Himalayas**. — The University of Chicago Press, Chicago, 292 p., 154 × 230 mm. Couverture souple, 14,95 \$U.S.

En 1969, George B. Schaller entreprend pour le compte de la *New York Zoological Society* et de la *National Geographic Society* une série d'expéditions dans l'Himalaya et dans les montagnes du sud de l'Inde. Son but était d'étudier la biologie, l'écologie et l'état des populations de six espèces de caprins fort peu connues: l'ibex, le bharal, le markhor, l'urial, le thar de l'Himalaya et le thar de Nilgiri.

Jusqu'en 1975, Schaller effectuera plusieurs séjours en Inde, au Pakistan et au Népal, dans des régions difficiles d'accès et souvent inhospitalières. Pendant près de 40 mois, l'éminent zoologiste parcourra des milliers de kilomètres dans les montagnes les plus hautes du monde, visitant onze sites différents, dans l'espoir d'observer le comportement d'animaux fuyitifs et de découvrir des endroits propices à l'établissement éventuel de réserves fauniques. À force de patience et d'entêtement, il réussira à déterminer le statut des populations de ces herbivores de montagne, à éclaircir certains aspects de leur écologie, à établir, pour la première fois, un répertoire du comportement individuel de ces espèces et à décrire leur organisation sociale. Les résultats de ses travaux seront publiés en 1977 sous le titre de *Mountain monarchs, wild sheep and goats of the Himalaya* (University of Chicago Press, 1977).

*Stones of silence* constitue le récit de ce périple. Un récit étayé de références à l'histoire politique et d'observations sur le paysage, la flore et la faune des régions explorées par l'auteur. Au fil des pages, le naturaliste nous fait partager ses espoirs, ses joies et ses déceptions quotidiennes face à une nature parfois grandiose et parfois décevante. Il nous fait vivre les différentes étapes de son travail de terrain, depuis le choix des routes à suivre jusqu'à l'établissement du bivouac, en passant par le difficile recrutement des porteurs et les longues heures de patientes observations.

Les trois premiers chapitres du livre décrivent ses excursions dans le nord du Pakistan et ses contacts avec la faune locale, marmottes, loups, oiseaux, et, surtout, avec l'insaisissable panthère des neiges, qui exerce sur le zoologiste une fascination toute spéciale. Les cinq autres chapitres racontent plus particulièrement les efforts auxquels il doit s'astreindre pour rejoindre les chèvres et les moutons sauvages qu'il désire étudier sur les hauts plateaux du Nilgiri, dans le sud de l'Inde et sur les sommets du Népal.

On se plaît à découvrir dans ce récit autobiographique les traits de caractère, la méthode de travail, la façon de penser et les opinions d'un biologiste de terrain exceptionnel. Préoccupé par la protection et la conservation des espèces et des écosystèmes qu'il étudie, Schaller s'applique à comprendre les relations qui unissent les populations humaines à l'environnement qu'elles partagent avec la faune locale. Il s'intéresse aux mœurs et aux coutumes des habitants des montagnes et cherche à élucider la perception qu'ils ont de la nature.

Malgré l'éloignement des lieux qu'il explore, la présence de l'homme s'y fait souvent cruellement sentir. Les versants et les plateaux jadis verdoyants ont été déboisés et brûlés, ne soutenant plus qu'une maigre végétation assiéagée par les troupeaux de chèvres et de bovins domestiques. Les hardes de chèvres sauvages ont fui vers les sommets, décimées par une chasse sans merci. La création d'un réseau de parcs et de réserves s'impose pour protéger la faune de ces régions; mais comment convaincre les populations locales de cette nécessité. On sent parfois le découragement dans le discours du conservationniste qui aurait aimé avoir pu réaliser son étude 20 ou 30 ans plus tôt, quand l'espoir était encore permis.

Les travaux antérieurs de Schaller en Afrique et en Inde ont inspiré de nombreux zoologistes, qui ont poursuivi les études qu'il avait entreprises sur le lion, le gorille et le tigre. Dans ce cas-ci, vingt ans après son passage dans l'Himalaya, ses recherches sur les caprins de cette région restent inégalées, les publications subséquentes sur cette faune extraordinaire se comptant sur les doigts d'une seule main.

Jacques PRESCOTT

Jardin zoologique du Québec  
Charlesbourg, Québec

## OUVRAGES REÇUS

- ALLEN, T.F.H. & T.B. STARR, 1988. **Hierarchy. Perspectives for ecological complexity.** — The University of Chicago Press, Chicago, xvi + 310 p., 150 × 230 mm. Couverture souple, 12,95 \$U.S.  
Réédition d'un ouvrage d'abord paru en 1982, sous couverture rigide.
- BERTA, A., 1988. **Quaternary evolution and biogeography of the large South American Canidae (Mammalia: Carnivora).** — University of California Publications in Geological Sciences, vol. 132. University of California Press, Berkeley, x + 149 p., 177 × 253 mm. Couverture souple.
- BIJAOUI, R., 1986. **Atlas des Longicornes de France.** — Éditions La Duraulié, Cabries, 56 planches + 5 p., 245 × 327 mm. Couverture rigide, 650 FF.
- CASTELLANI, A., C. BALDUINI & P. VOLPE, 1988. **Macromolecules in the functioning cell.** Proceedings of the 5th Soviet-Italian Symposium, Pavia, September 22-24, 1986. — Monografie scientifica (Serie Medicina — Biologia animale), Consiglio nazionale delle Ricerche, Roma, 257 p., 195 × 270 mm. Couverture rigide.
- GEHU, J.-M. (éd.), 1988. **Colloques phytosociologiques XV.** Phytosociologie et conservation de la nature, Strasbourg 1987. — J. Cramer, Berlin-Stuttgart, (12 +) 795 p., 150 × 230 mm. Couverture rigide.  
Actes d'un colloque tenu à Strasbourg en 1987. Sauf un «poster» consacré au Zaïre, les 39 communications et 8 «posters» inclus dans ce livre traitent de régions européennes.
- HULL, D.L., 1988. **Science as a process. An evolutionary account of the social and conceptual development of science.** — The University of Chicago Press, Chicago, 586 p., 260 × 185 mm. Couverture rigide, 39,95 \$U.S.
- MUNTHE, J., 1988. **Miocene Mammals of the Split Rock area, Granite Mountains Basin, Central Wyoming.** — University of California Publications in Geological Sciences, vol. 126. University of California Press, Berkeley, viii + 136 p., 178 × 253 mm. Couverture souple.
- PORCHET, M., J.-C. ANDRIES & A. DHAINAUT (ed.), 1986. **Advances in invertebrate reproduction 4.** Proceedings of the fourth international symposium of the International Society of Invertebrate Reproduction (ISIR) held in Villeneuve-d'Ascq, France, from 1-5 September, 1986. — Elsevier Science Publishers, Amsterdam, xiv + 568 p., 167 × 2245 mm. Couverture rigide.
- SCHALLER, G.B., 1988. **The Mountain gorilla. Ecology and behavior.** — «Midway Reprints». The University of Chicago Press, Chicago, xvii + 429 p., 152 × 228 mm. Couverture souple, 19,95 \$U.S.  
Réédition en tirage limité d'un ouvrage classique datant de 1963.
- SÉCOMA LTÉE, 1988. **Étude sur l'ours noir.** Sondage auprès des clientèles actuelle et potentielle. — Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Québec, 45 p., 212 × 278 mm. Broché.
- YATES, S., 1988. **Adopting a stream: A Northwest Handbook.** — Adopt-A-Stream Foundation (distribué par University of Washington Press, Seattle), xii + 144 p., 209 × 273 mm. Couverture souple, 9,95 \$U.S.
- ZWEIFEL, F.W., 1988. **A Handbook of biological illustration (2nd ed.)** — The University of Chicago Press, Chicago, 137 p., 140 × 215 mm. Couverture souple, 9,95 \$U.S.



## 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 50 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.

LEGENDTRE, 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 (ed.). *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 numérotéer 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 50 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 (ed.). *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.

GAUTHIER, R. Catalogue bibliographique des bryophytes du Québec et du Labrador (M. Favreau & G.R. Brassard) .....	185-186
PRESCOTT, J. Stones of silence: Journeys in the Himalayas (G.B. Schaller) .....	186
OUVRAGES REÇUS .....	187

**Limnologie fondamentale et effets anthropogéniques  
(précipitations acides, réservoirs)**

Naturaliste canadien (*Revue d'écologie et de systématique*)  
vol. 114, n° 3, 1987, 189 pages, 18\$

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

**Basic limnology and anthropogenic effects (acid rain, reservoirs). —**

Naturaliste canadien (*Revue d'écologie et de systématique*)  
vol. 114, n° 3, 1987, 189 pages, 18\$

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 115

NUMÉRO 2

1988

SAINTE-MARIE, B., R. DUFOUR & C. DESJARDINS Beaching of snow crabs ( <i>Chionoecetes opilio</i> ) on the north shore of the Gulf of Saint Lawrence .....	105-109
CARON, L.M.J. & D.E. SERGEANT Yearly variation in the frequency of passage of beluga whales ( <i>Delphinapterus leucas</i> ) at the mouth of the Saguenay River, Québec, over the past decade ....	111-116
BORDAGE, G. & L. FILION Analyse dendroécologique d'un milieu riverain fréquenté par le castor ( <i>Castor canadensis</i> ) au Mont du Lac-des-Cygnés (Charlevoix, Québec) .....	117-124
DOYON, D., C.J. BOUCHARD & R. NÉRON Extension de la répartition géographique de <i>Setaria faberii</i> au Québec .....	125-129
CATLING, P.M., K.W. SPICER & L.P. LEFKOVITCH Effects of the introduced floating vascular aquatic, <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> (Hydrocharitaceae), on some North American aquatic macrophytes .....	131-137
DOUCET, R. & J. BOILY Développement des bouquets de marcottes d'épinette noire dans des coupes récentes au Québec .....	139-147
GRENIER, Y & D. COUILLARD Mortalité des semis de mélèze laricin attribuable aux boues résiduelles utilisées pour leur fertilisation .....	149-155
HUBBES, M. Pathogen virulence and host reaction in Dutch elm disease .....	157-161
DUCHESNE, L.C. Resistance mechanisms to Dutch elm disease: A review .....	163-167
DESROCHERS, P. & G.B. OUELLETTE Inhibition <i>in vitro</i> d' <i>Ophiostoma ulmi</i> par un champignon deutéromycète .....	169-172
RIOUX, D. & G.B. OUELLETTE Quelques changements histologiques chez trois essences forestières inoculées avec <i>Ophiostoma ulmi</i> , pathogène de la maladie hollandaise de l'orme .....	173-178

## REVUE DES LIVRES

LAIR, H. Reproductive success. Studies of individual variation in contrasting breeding systems (T.H. Clutton-Brock) .....	179-181
THOMAS, D. The short-tailed fruit-bat: A study in plant-animal interactions (T. Fleming) .....	181-182
MARSHALL, L. The evolution of sex: An examination of current issues (R.E. Michod & B.R. Levin) .....	182-183
DUBÉ, M. Grass genera of the world (L. Watson & M.J. Dallwitz) .....	183-184
CHAPDELAINE, G. Atlas of wintering North American birds: An analysis of Christmas Bird Count Data (T. Root) .....	184
DUBÉ, M. Dictionnaire de botanique (B. Boullard) .....	185

(Suite au verso)  
(Continued on inside back cover)

REÇU

89 08 0 9

ÉNERGIE ET RESSOURCES  
CENTRE DE DOCUMENTATION  
TERRES ET FORÊTS



# LE NATURALISTE CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 115  
NUMÉRO 3/4  
1988

Deuxième conférence internationale des entomologistes  
d'expression française

*Second international conference of French-speaking  
entomologists*

UNIVERSITÉ LAVAL  
QUÉBEC

# LE NATURALISTE CANADIEN

Revue d'écologie et de systématique

CN ISSN 0028-0798

RÉDACTEUR

PIERRE MORISSET

RÉDACTEURS ADJOINTS

CYRILLE BARRETTE

PIERRE BELLEFLEUR

EDWIN BOURGET

CONRAD CLOUTIER

GILLES LEROUX

COMITÉ DE RÉDACTION

DENIS BARABÉ, *Jardin botanique de la ville de Montréal*

BERNARD BERNIER, *Département des sciences forestières, Université Laval*

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

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

JEAN-MARC DESCHÊNES, *Centre de recherches phytotechniques, Agriculture Canada, Ottawa*

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 \$10.

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

Courrier de la deuxième classe — Enregistrement n° 1768

Dépôt légal — Quatrième trimestre 1988. Bibliothèque nationale du Québec — Bibliothèque nationale d'Ottawa

**DEUXIÈME CONFÉRENCE INTERNATIONALE DES  
ENTOMOLOGISTES  
D'EXPRESSION FRANÇAISE**

*Second international symposium of  
French-speaking entomologists*

**Choix de travaux présentés / *Selected papers*  
(Trois-Rivières, Québec, 6-9 juillet 1986)**

**Rédacteurs / *Editors***

**JEAN-PIERRE BOURASSA et ALAIN MAIRE**

**Université Laval  
Québec  
1988**



## AVANT-PROPOS

La deuxième conférence internationale des entomologistes d'expression française, réunissant quelque 250 personnes intéressées par les différentes facettes de l'entomologie, a eu lieu en juillet 1986 à l'Université du Québec à Trois-Rivières. Organisée par la Société d'entomologie du Québec, cette rencontre faisait suite au souhait manifesté lors de la première conférence, tenue à Paris en 1982, d'organiser au Québec la seconde rencontre. Plus d'une centaine de communications et une quinzaine de symposiums ont alors été présentés, le thème général retenu étant: «L'entomologie, carrefour des sciences». La Société d'entomologie du Québec (fondée en 1874) permettait, lors de cette conférence, des échanges fructueux et riches autour des grands défis actuels de l'entomologie, tant au niveau fondamental qu'appliqué. Elle participait ainsi à l'établissement de liens amicaux entre les entomologistes des pays de la francophonie.

Ce numéro spécial du *Naturaliste canadien (Revue d'Écologie et de Systématique)* rassemble un choix de travaux présentés à la conférence; évidemment, il ne peut refléter qu'une partie des échanges et discussions ayant animé les participants. Nous aurions souhaité y consigner tous les travaux, mais des difficultés techniques et financières nous ont limités à des Comptes rendus partiels. Cependant, nous croyons que les textes présentés ici rappelleront les points d'intérêt scientifique retenus lors de la rencontre.

Nous souhaitons souligner la collaboration empressée et exceptionnelle des nombreux organismes et personnes qui ont rendu possible l'organisation et le déroulement de cette rencontre internationale. Nos remerciements s'adressent d'abord aux autorités de l'Université du Québec à Trois-Rivières ainsi qu'à la direction de son Département de chimie-biologie pour l'accueil et le soutien apportés. Nous soulignons en particulier l'intérêt de monsieur le recteur Jacques R. Parent, de monsieur le vice-recteur Paul-André Quintin qui, par son allocution lors de l'ouverture, a su rapprocher science et philosophie, et de monsieur Rogath Gagnon, directeur du Département de chimie-biologie. Des remerciements profonds vont à mesdames Andrée B. Desrochers, Muguette DesRoberts et Louise Gauthier, ainsi qu'aux nombreux étudiants et étudiantes en biologie qui ont facilité l'accueil et l'enregistrement des congressistes, de même que le support technique des activités. Nous remercions aussi madame Hélène Langlois et monsieur Jean-Paul Belleville, du Service de relations publiques de l'Université du Québec à Trois-Rivières, pour leur participation, particulièrement au niveau de la publicité. Nous assurons de notre plus grande reconnaissance les personnes suivantes qui, dès le début de l'organisation de la rencontre, ont accepté de nous épauler et de nous conseiller: Antoine Aubin, Christian Back, Jacques Boisvert, Alain Chalifour et Raymond Leclair, tous du Département de chimie-biologie de l'Université du Québec à Trois-Rivières.

Cette conférence internationale a pu bénéficier du soutien financier de plusieurs organismes privés ainsi que des ministères québécois de l'Enseignement supérieur, de la Science et de la Technologie, de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation, de l'Énergie et des Ressources ainsi que de celui des Relations internationales; nous leur adressons nos sincères remerciements pour la confiance manifestée au comité organisateur. Enfin, notre reconnaissance s'adresse à tous les conférenciers et participants, que nous souhaitons vivement rencontrer à la troisième conférence, qui se tiendra à Gembloux (Belgique) en 1990.

Jean-Pierre BOURASSA  
Alain MAIRE

*Université du Québec à Trois-Rivières  
Trois-Rivières (Québec)*



## L'ENTOMOLOGIE DES CULTURES MARAÎCHÈRES AU QUÉBEC: PROBLÈMES ET SOLUTIONS

G. BOIVIN

*Station de Recherches, Agriculture Canada  
Saint-Jean-sur-Richelieu (Québec) J3B 6Z8*

### Résumé

Les ravageurs associés aux cultures maraîchères nécessitent l'application de quantités importantes de pesticides. Une alternative à la lutte chimique est la mise en place de réseaux de lutte intégrée qui sont une composante importante des programmes de répression et qui ont pour effets de réduire les dommages à la récolte et de diminuer sensiblement les quantités d'insecticides utilisées. Les réseaux de lutte intégrée ont maintenant besoin de sources fiables de subvention et d'analyses agro-économiques.

### Abstract

Pests of muck-grown crops can cause important losses and necessitate regular pesticide applications to control them. Integrated Pest Management (IPM) programs are an alternative to chemical control. These programs are now operating in certain crops where they have reduced both crop damages and pesticide use. Some of these programs are well established and are now in need of reliable funding sources and agro-economic analysis.

### Introduction

Les cultures maraîchères au Québec regroupent une grande diversité de plantes cultivées (tableau I). La plus importante est sans conteste la pomme de terre avec plus de 19 000 hectares et une valeur à la ferme de 43,6 millions de dollars en 1984 (Statistiques Canada, 1986). La seconde culture en importance pour la valeur à la ferme est la carotte, dont une bonne partie est exportée vers le reste du Canada et les États-Unis. Puis suivent le maïs sucré, le chou et la laitue, dont les valeurs commerciales sont importantes. Ces cultures abritent une grande diversité de ravageurs qui peuvent menacer sérieusement leur rentabilité. Toute approche phytosanitaire doit prendre en ligne de compte l'ensemble de ces ravageurs afin d'obtenir une récolte acceptable commercialement.

Comme partout ailleurs, les cultures maraîchères utilisent au Québec de grandes quantités de pesticides. Cette forte utilisation, qui atteignait 2 300 tonnes en 1982 dans le seul secteur agricole au Québec (Boivin, 1985b), inquiète le public et les groupes intéressés à la sauvegarde de l'environnement. La plupart des ravageurs des cultures maraîchères peuvent être efficacement contrôlés par des insecticides, comme en témoi-

gnent les superficies cultivées et la valeur des produits. Les données concernant la rentabilité des interventions phytosanitaires dirigées contre les insectes ne sont malheureusement disponibles au Canada que pour quelques cultures. Les seules cultures maraîchères pour lesquelles de telles données existent sont la pomme de terre et l'oignon (Stemeroff & George, 1983). Le rapport entre la valeur des produits protégés et le coût des mesures phytosanitaires était de 3,7 pour la pomme de terre et de 3,4 pour l'oignon au Québec. Sans intervention phytosanitaire, les pertes pour ces cultures auraient été de 30 à 50 % alors qu'avec les traitements, ces pertes n'ont été que de 3 à 5 % (Stemeroff & George, 1983).

Cependant, la tendance actuelle est de diminuer l'emploi des pesticides en les utilisant plus judicieusement ou en les remplaçant par d'autres méthodes, culturales ou biologiques. Depuis quelques années, des réseaux de lutte intégrée commencent à apparaître, visant à produire des légumes de qualité tout en diminuant l'utilisation des pesticides. Après avoir examiné, à titre d'exemple, les ravageurs de trois cultures importantes dans la région des terres noires du Québec (la carotte, l'oignon et le céleri), cet article discute des avantages et besoins des réseaux de lutte intégrée.



TABLEAU I

Superficie, production et valeur à la ferme des principaux légumes commerciaux de champs au Québec en 1984<sup>1</sup>

Légume	Superficie (ha)	Production (t)	Valeur (\$ × 1 000)
Asperge	415	540	1 246
Betterave	625	11 600	1 014
Carotte	4 150	104 650	11 825
Céleri	312	11 859	2 518
Chou	2 247	54 260	9 115
Chou-fleur	783	8 770	3 700
Concombre	1 215	18 617	3 802
Épinard	243	1 360	796
Haricot	3 448	21 904	5 071
Laitue	1 217	29 640	6 990
Maïs	10 367	75 744	10 829
Oignon	1 000	37 400	5 647
Piment	640	4 780	1 782
Pois	4 216	14 906	5 486
Pomme de terre	19 035	410 000	43 590
Radis	369	1 980	1 105
Rutabaga	1 150	27 455	3 954
Tomate	1 675	18 272	5 889

<sup>1</sup> Modifié de Statistiques Canada, 1986.

### Les ravageurs des cultures de carotte, d'oignon et de céleri

#### CAROTTE

Au Québec, les plus grandes superficies de carotte en culture se retrouvent autour de Montréal et ce, surtout en sol organique. Le principal ravageur de cette culture est le charançon de la carotte, *Listronotus oregonensis* (LeC.). Cette espèce, qui est limitée au nord-est de l'Amérique du Nord, n'est signalée au Québec que depuis une quinzaine d'années seulement (Perron, 1971). Le charançon de la carotte, qui est univoltin au Québec (Boivin, 1985a) causait, au début des années 80, jusqu'à 10 % de dommage malgré un programme de traitements insecticides (Martel et al., 1982). Depuis, des progrès dans le dépistage de l'insecte et une meilleure compréhension de son comportement ont permis de le contrôler plus efficacement (Brodeur, 1985).

La mouche de la carotte [*Psila rosae* (F.)], que l'on retrouve aussi en Europe, peut, à l'occasion, causer des dommages importants au Québec. Jusqu'au début des années 80, les populations de cet insecte étaient considérées comme locales, et ses dégâts n'étaient mentionnés que dans quelques champs (Hudon et al., 1982). Mais, de 1982 à 1985, plusieurs producteurs ont vu leur récolte tardive endommagée par les larves de cet insecte, bivoltin au Québec (Boivin, 1987). On

ignore pour le moment s'il s'agit d'une augmentation progressive des populations ou bien si les conditions étaient particulièrement favorables durant ces saisons. La cicadelle de l'aster [*Macrostelus quadrilineatus* (Fbs.)] est crainte surtout parce qu'elle transmet le mycoplasme de la jaunisse de l'aster. Cependant, bien que les populations de cet insecte soient assez élevées au Québec, cette maladie n'est présente qu'à faible intensité et en fin de saison (Hudon et al., 1984). Les ver-gris sont toujours à craindre en début de saison, mais un dépistage approprié de leurs dégâts permet une répression efficace de leurs populations. Les chenilles du papillon du céleri (*Papilio polyxenes asterius* Stoll), peuvent aussi à l'occasion devenir abondantes mais, malgré le côté spectaculaire de cette infestation, ne causent pas de perte, le feuillage de la carotte étant suffisamment abondant pour supporter une légère défoliation.

#### OIGNON

Environ 1 000 hectares d'oignons sont cultivés au Québec. Comme partout ailleurs dans le monde, la mouche de l'oignon [*Delia antiqua* (Meigen)] est le principal ravageur de cette culture. Cette espèce est trivoltine au Québec mais sa troisième génération reste faible; elle est d'ailleurs suffisamment tardive pour ne pas causer de dommages, les oignons étant alors récoltés (Boivin

& Benoit, 1987). Les deux premières générations, qui peuvent empêcher la production d'une récolte acceptable si elles ne sont pas contrôlées, peuvent être tenues en échec par l'application d'un insecticide granulaire au semis (Boivin *et al.*, 1983). Alors que les producteurs appliquaient plusieurs traitements insecticides foliaires contre cet insecte il y a quelques années, le traitement granulaire au semis a remplacé ces derniers grâce à l'information véhiculée par des réseaux de dépistage (Sauriol & Boivin, 1983). Cependant, les populations du thrips de l'oignon (*Thrips tabaci* Lind.), qui étaient contrôlées jusqu'alors par les traitements foliaires dirigés contre la mouche de l'oignon, sont réapparues. Un dépistage régulier permet de contrôler cet insecte adéquatement (Hudon *et al.*, 1984). Encore une fois, les ver-gris sont à craindre au printemps.

#### CÉLERI

La punaise terne [*Lygus lineolaris* (P. de B.)] est un insecte polyphage s'attaquant à plus de 150 espèces de plantes cultivées, dont le céleri. Elle

est surtout abondante sur cette culture de juillet à septembre et est considérée comme le principal ravageur du céleri. Alors que les adultes de la punaise terne se nourrissent et pondent sur les feuilles du céleri, les jeunes larves se développent dans le cœur du plant. Autrefois, la répression de la punaise terne demandait des applications régulières d'insecticides, mais maintenant les champs de céleris sont sous la surveillance d'un réseau de dépistage qui recommande des traitements aux producteurs selon l'importance des populations de punaises ternes.

Plusieurs espèces de pucerons peuvent infester le céleri. Ces insectes piquent les pétioles et déposent du miellat à la surface de la plante. Leur développement rapide lorsque la température est élevée nécessite un suivi régulier des populations.

#### Les réseaux de lutte intégrée au Québec

Les réseaux de lutte intégrée actuellement en place au Québec varient énormément dans leur

TABLEAU II

Statistiques concernant les réseaux de dépistage fonctionnant au Québec en 1987

Région couverte	Culture	Superficie (ha)	Nombre de dépisteurs (+ superviseur)
Sud de Montréal	Carotte	1 143	11 (+ 1)
	Oignon	462	
	Céleri	192	
	Laitue	61	
Sud et nord de Montréal	Pommier	632	5
	Chou	133	1
	Carotte	216	1
Bas St-Laurent	Pomme de terre de semences	486	8 (+ 1)
Bas St-Laurent et Joliette	Pomme de terre	50	1
	Pomme de terre	190	1
Sud de Montréal	Fraise	80	1
	Framboise	38	
	Brocoli	25	
Trois-Rivières	Fraise	81	1 (+ 1)
	Framboise	20	
Trois-Rivières	Pomme de terre	648	5 (+ 1)
Nord de Montréal	Carotte	122	2 (+ 1)
	Pomme de terre	122	
	Chou	81	
	Maïs sucré	41	
Région de Montréal	Pommier	324	2
Province de Québec	Entreposage alimentaire	30*	7

\* Entrepôts.

importance et leur mode de fonctionnement, mais ils ont tous en commun d'avoir effectivement changé les habitudes phytosanitaires des producteurs qui y participent. Ces réseaux couvraient en 1987 un total de 5 147 ha répartis entre 11 cultures de plein champ (tableau II). Une entreprise a de plus adapté les techniques de lutte intégrée au dépistage et à la répression des ravageurs des aliments entreposés. Tous ces réseaux emploient des dépisteurs qui sont généralement des étudiants en agronomie ou en biologie. Les réseaux les plus importants emploient aussi un superviseur responsable du fonctionnement du réseau. Par ailleurs, ces réseaux peuvent compter sur l'appui de consultants scientifiques.

Le plus important réseau de lutte intégrée en cultures maraîchères au Canada couvre les cultures de carottes, d'oignons et de céleri de la région du sud de Montréal, région où se trouve concentré le gros de la production des cultures en sol organique au Québec. Ce réseau couvrait en 1987, 1 143 ha de carottes, 462 ha d'oignons et 192 ha de céleri. Payé en presque totalité par les producteurs participants, ce réseau employait 12 personnes en 1987 (11 dépisteurs et 1 superviseur). Il ne couvre d'ailleurs pas uniquement les insectes, mais aussi les maladies, les nématodes et, dans une moindre mesure, les mauvaises herbes.

La situation au Québec a donc changé radicalement depuis 10 ans, alors que de tels réseaux étaient inexistants. Dans la plupart des cas, les réseaux dépendent soit de ministères gouvernementaux ou d'universités, soit, plus rarement, de regroupement de producteurs. Cependant, pour pouvoir durer, tout réseau doit compter sur l'appui des producteurs et répondre effectivement à leurs attentes. Des réseaux en Ontario et dans l'État de New York ont disparu malgré un fonctionnement efficace parce qu'insuffisamment supportés par les producteurs qui ont refusé de payer lorsque les subventions gouvernementales ont cessé. Par contre, un bel exemple de réseau apparaissant suite aux efforts des producteurs se rencontre à l'île du Prince Édouard. Ces producteurs ont utilisé des programmes de subvention gouvernementaux pour amorcer un programme de dépistage sur le rutabaga, le chou et la carotte dans la région de Charlottetown. Tirant profit de l'expertise des chercheurs travaillant ailleurs en lutte intégrée, ils ont su monter un réseau original qui répond bien à leurs problèmes.

L'impact des réseaux de lutte intégrée peut être remarquable, tant au point de vue de la réduction des pesticides utilisés que par les changements d'attitudes de la part des producteurs. Par

exemple, dans la culture de la carotte au sud de Montréal, le nombre de traitements insecticides par champ est passé de six à un seul par année et les fongicides ont même cessé d'être utilisés dans le cas des carottes hâtives. Les résultats sont comparables dans le cas des oignons, où les traitements foliaires dirigés contre les adultes de la mouche de l'oignon ont même été abandonnés. Cette baisse de l'utilisation des pesticides, jointe à une baisse des pertes dues aux ravageurs, rend la participation des producteurs à de tels réseaux rentable (Boivin & Sauriol, 1984). Il faut souligner que ces changements ont été progressifs. Ils se manifestent par une attitude mixte consistant à utiliser les pesticides de façon plus judicieuse et à les remplacer par d'autres méthodes de répression des populations de ravageurs.

Les réseaux de lutte intégrée, ou de dépistage, ne sont évidemment pas une réponse à tous les problèmes de gestion des ravageurs. Leur fonctionnement est coûteux et, dans le cas où plusieurs ravageurs (insectes, maladies, mauvaises herbes) sont suivis, la complexité des programmes augmente rapidement. Le coût d'opération des réseaux et l'absence d'une politique de subvention bien structurée font que, pour plusieurs cultures, il est impossible de mettre sur pied des réseaux capables de s'autofinancer. Ces conditions surviennent surtout lorsqu'il s'agit de cultures peu rentables ou quand les producteurs d'une culture sont dispersés sur une grande distance. Dans ces cas, des systèmes de surveillance régionaux, comme le Réseau d'avertissement phytosanitaire du ministère de l'Agriculture, des Pêches et de l'Alimentation du Québec, sont mieux adaptés. De tels systèmes, même s'ils ne peuvent conseiller les producteurs champ par champ, peuvent au moins les renseigner sur l'abondance et le développement saisonnier des ravageurs.

## Conclusion

Pour qu'un producteur accepte de participer et de payer les services d'un réseau de lutte intégrée, il est évident qu'il doit en retirer certains avantages. Un tel réseau doit donc lui offrir une réduction de ses pertes à la récolte, une réduction de l'utilisation des pesticides, une meilleure connaissance de sa culture, un gain de temps et une meilleure protection de l'environnement.

La réduction des pertes à la récolte et de l'utilisation des pesticides sont des avantages convaincants pour le producteur. Ils permettent de diminuer les coûts de production et ils sont faciles à montrer et à évaluer. D'ailleurs, ce sont souvent ces économies qui permettent aux producteurs de couvrir leurs frais de participation à un réseau de lutte intégrée.

Un réseau de lutte intégrée doit aussi avoir un rôle de formation. Les producteurs membres de réseaux peuvent profiter de sessions de formation et ont donc l'occasion de développer une expertise concernant les ravageurs de leur culture et les moyens d'en maintenir les populations sous un seuil acceptable. La protection de l'environnement devient alors un effet du réseau de lutte intégrée donnant au producteur le sentiment d'être en accord avec son milieu; cet effet n'est pas négligeable, les producteurs se sentant souvent perçus comme des pollueurs par l'ensemble du public.

Au Québec, les réseaux de lutte intégrée sont maintenant bien établis et leur utilité n'est plus à démontrer. Au cours de leur évolution, les besoins des réseaux ont évidemment changé. À sa création, un réseau a surtout besoin d'informations techniques, comme par exemple des méthodes d'échantillonnage et des seuils économiques. Actuellement, au Québec, les réseaux fonctionnant depuis quelques années ont surtout besoin d'une politique de subvention adaptée aux réalités agricoles. Ceci implique des procédures de demande suffisamment simples pour ne pas décourager les candidats potentiels ainsi que des dates d'approbation réalistes. Il faut en effet que les réponses aux demandes de subventions parviennent aux intéressés avant la préparation et la planification des réseaux, soit plusieurs semaines avant le début de la saison de croissance.

Les réseaux ont également un besoin urgent d'analyses agro-économiques. Ces analyses devraient examiner le coût de la mise en place et du fonctionnement des réseaux ainsi que les avantages en découlant. Ces avantages comprendraient les gains directs aux producteurs (diminution des coûts de production, diminution des pertes), mais aussi les avantages, plus difficiles à quantifier, que sont l'expertise accrue des producteurs membres, la diminution de la pollution et de ses effets sur la santé publique ainsi que la baisse des risques courus par le producteur. D'ailleurs, il faut remarquer que les réseaux, même quand leur coût de fonctionnement équivaut à peu près au prix des pesticides économisés, se trouvent à remplacer l'achat de produits, souvent importés, par la formation et l'utilisation de compétences locales.

Ces analyses agro-économiques pourraient être utilisées pour convaincre à la fois les producteurs d'adhérer à ces programmes et les

consommateurs de supporter les politiques visant la création des réseaux de lutte intégrée.

## Références

- BOIVIN, G., 1985a. Evaluation of monitoring techniques for the carrot weevil, *Listronotus oregonensis* (Coleoptera: Curculionidae). — *Can. Ent.*, 117: 927-933.
- BOIVIN, G., 1985b. La lutte biologique dans les réseaux de lutte intégrée. — *Agriculture, Montréal*, 42(3): 32-33.
- BOIVIN, G., 1987. Seasonal occurrence and geographical distribution of the carrot rust fly (Diptera: Psilidae) in Québec. — *Envir. Ent.*, 16: 503-506.
- BOIVIN, G. & D. BENOIT, 1987. Predicting onion maggot (Diptera: Anthomyiidae) flights in southwestern Québec using degree-days and common weeds. — *Phytoprotection*, 68: 65-70.
- BOIVIN, G. & P. SAURIOL, 1984. Rentabilité du dépestage. — *Le producteur agricole*, 7(4): 46-47.
- BOIVIN, G., P. MARTEL, M. HUDON & C. RITCHOT, 1983. Les ravageurs des cultures légumières et céréalières du sud-ouest du Québec en 1982. — *Res./Rech. St-Jean*, 12: 62-65.
- BRODEUR, L., 1985. Éliminons le charançon de la carotte. — *L'Horticulteur*, 1(3): 15.
- HUDON, M., G. BOIVIN, P. MARTEL, J. BELCOURT & C. RITCHOT, 1984. Les ravageurs des cultures légumières et céréalières du sud-ouest du Québec en 1984. — *Res./Rech. St-Jean*, 13: 40-43.
- HUDON, M., P. MARTEL & G. BOIVIN, 1982. Les ravageurs des cultures légumières et céréalières du sud-ouest du Québec en 1980. — *Ann. ent. Soc. Qué.*, 27: 163-166.
- MARTEL, P., G. BOIVIN, M. HUDON & C. RITCHOT, 1982. Les ravageurs des cultures légumières et céréalières du sud-ouest du Québec en 1981. — *Ann. ent. Soc. Qué.*, 27: 172-175.
- PERRON, J. P., 1971. Insect pests of carrots in organic soil of southwestern Quebec with special reference to the carrot weevil, *Listronotus oregonensis* (Coleoptera: Curculionidae). — *Can. Ent.*, 103: 1441-1448.
- SAURIOL, P. & G. BOIVIN, 1983. Un réseau de lutte intégrée dans les cultures de carottes et d'oignons au Québec. — *Agriculture, Montréal*, 39(4): 14-15.
- STATISTIQUES CANADA, 1986. Production de fruits et de légumes. — *Statistiques Canada*, vol. 54, n° 7, 31 p.
- STEMEROFF, M. & J. A. GEORGE, 1983. The benefits and costs of controlling destructive insects on onions, apples and potatoes in Canada, 1960-80. — *Report Soc. Ent. Can.*, 96 p.



## LA RECHERCHE ENTOMOLOGIQUE SUR LA POMME DE TERRE DANS LES PROVINCES ATLANTIQUES DU CANADA

G. BOITEAU

Station de recherche, Agriculture Canada, B. P. 20280,  
Frédéricton (Nouveau-Brunswick) E3B 4Z7

### Résumé

L'ensemble des techniques de lutte développées au cours des années fournissent généralement un contrôle satisfaisant des insectes nuisibles à la pomme de terre dans les provinces atlantiques du Canada. L'objectif des recherches entomologiques est d'optimiser ces techniques de contrôle et de répondre aux exigences du marché. L'augmentation de l'abondance du doryphore de la pomme de terre [*Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coléoptère: Chrysomelidae)] depuis 1980 et le développement d'un certain niveau de résistance aux insecticides dans certaines populations de l'insecte ont dirigé la recherche vers une meilleure utilisation des insecticides et le développement de seuils de contrôle dynamiques. Les pucerons colonisateurs et non colonisateurs du plant de pomme de terre peuvent transmettre des maladies virales importantes pour la pomme de terre de semence: l'enroulement (PLRV) et la mosaïque (PVY). Le contrôle de la transmission du PLRV est satisfaisant mais l'épidémiologie du PVY est mal connue. Pour améliorer le contrôle du PVY, il faut une meilleure connaissance des pucerons vecteurs. Une technique originale utilisant le cultivar de pomme de terre 'Jemseg' comme plant appât et des pièges à eau jaunes est utilisée pour identifier les pucerons vecteurs dans la région atlantique.

### Abstract

Throughout the years, a number of control strategies have been developed against insect pests on potatoes for the Atlantic region of Canada. They usually provide a satisfactory level of control. Entomological research strives to optimize those strategies and satisfy market requirements. The increased abundance of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coleoptera: Chrysomelidae), since 1980 and the development of insecticide resistance in a few of their populations have led research towards a better utilization of insecticides and the development of dynamic control thresholds. Colonizing and non-colonizing aphids can transmit important viral diseases to seed potato fields: leafroll (PLRV) and mosaic (PVY). A satisfactory control of PLRV transmission has been achieved but the epidemiology of PVY is still poorly understood. In this case, a better knowledge of aphid vectors is required. An original technique combining the potato cultivar 'Jemseg' as bait-plant and the yellow water pan trap is used to identify aphid vectors in the Atlantic region.

### Introduction

Les problèmes entomologiques agricoles dans la région des provinces atlantiques du Canada (Nouveau-Brunswick, Nouvelle-Écosse, Île du Prince-Édouard et Terre-Neuve) sont très variés et reflètent en cela la diversité des cultures. Cette variété des cultures est due en grande partie à la diversité climatique de la région (Dzikowski *et al.*, 1984).

Ainsi, on y récolte 55 % de la production canadienne de bleuets (*Vaccinium* spp.) dans les sols acides et moins fertiles, surtout en Nouvelle-Écosse et au Nouveau-Brunswick, 13 % de la production canadienne de pommes dans la vallée de l'Annapolis en Nouvelle-Écosse, 5 % de la

production fourragère et céréalière canadienne dans les régions moins chaudes du nord de la Nouvelle-Écosse, de l'Île du Prince-Édouard et du sud du Nouveau-Brunswick et enfin, 10 à 20 % de la production canadienne en betterave, carotte, haricot, panais, pois et rutabaga dans les zones maraîchères des quatre provinces (Djikowski *et al.*, 1984; Anonyme, 1985a; Agriculture Canada, 1986). Mais la pomme de terre est la culture la plus importante. Les climats relativement chauds et à pluviosité moyenne de l'Île du Prince-Édouard, du nord de la Nouvelle-Écosse, du sud du Nouveau-Brunswick et de la vallée de la rivière Saint-Jean (qui offre une protection contre les gels tardifs au nord du Nouveau-Brunswick) sont bien adaptés à la culture de la pomme de terre (Djikowski *et al.*,

1984). Cette culture a la plus haute valeur monétaire à la ferme dans les provinces atlantiques. Au Nouveau-Brunswick, par exemple, les pommes de terre représentaient, en 1984, 23 % des recettes agricoles monétaires, contre 6 % pour les grandes cultures et 5 % pour les fruits et légumes (Anonyme, 1985a).

Les insectes nuisibles à ces cultures sont généralement communs à l'ensemble du Canada, mais tendent à être plus occasionnels ou sporadiques dans les provinces atlantiques; c'est peut-être là une conséquence d'une agriculture diversifiée et moins intensive que dans les autres régions du Canada. Le nombre relativement peu élevé de degrés-jours limite le nombre de générations d'insectes et ne favorise pas la croissance rapide des populations dans les cultures. Les techniques de lutte développées au cours des années assurent un contrôle satisfaisant de ces insectes pour la majorité des interventions phytosanitaires (Lord, 1983; Sanford, 1983; Parry, 1987). En culture de pomme de terre, les principaux insectes nuisibles sont le doryphore de la pomme de terre [*Leptinotarsa decemlineata* (Say)], le puceron de la pomme de terre, [*Macrosiphum euphorbiae* (Thomas)], le puceron vert du pêcher, [*Myzus persicae* (Sulzer)] et le puceron du nerprun, (*Aphis nasturtii* Kalténbach). Pour cette culture, comme pour les autres, le souci de réduire l'utilisation des moyens de lutte chimique dont dépendent les systèmes de production, d'une part, et les exigences phytosanitaires de plus en plus élevées imposées à la production de semence, d'autre part, forcent l'orientation de la recherche entomologique vers l'amélioration des techniques de dépistage et de lutte et vers le développement de nouveaux moyens de lutte contre les ravageurs.

Cet article revoit la problématique du doryphore et des pucerons en culture de pomme de terre pour la région atlantique et décrit les efforts de recherche en cours.

### Le doryphore de la pomme de terre

#### PROBLÉMATIQUE

Le doryphore a envahi la région par le Nouveau-Brunswick en 1878, sauf Terre-Neuve où il n'est pas présent (Peters, 1954). La dévastation des cultures causée à l'époque par cet insecte teinte encore aujourd'hui les actions de l'agriculteur, même après le contrôle efficace obtenu depuis 1945, d'abord avec le DDT, puis avec les autres insecticides organiques de synthèse.

Le potentiel destructif du doryphore est élevé. Aux États-Unis, on estime que l'insecte peut réduire le rendement de 49,6 %  $\pm$  10,4 % s'il n'est pas contrôlé (Schwartz & Klassen, 1981). Au Nouveau-Brunswick, la comparaison des parcelles de pomme de terre traitées par un insecticide et des parcelles témoins montre que les pertes de rendement dans les parcelles non traitées peuvent atteindre jusqu'à 80 % (tableau I). Elles deviennent cependant minimales (1 à 3 %) si les traitements appropriés sont utilisés (Schwartz & Klassen, 1981; Stemeroff & George, 1983).

Au Nouveau-Brunswick, entre 1974 et 1979, le doryphore était devenu un insecte nuisible secondaire: on ne le retrouvait que dans 18,17  $\pm$  15,30 % des champs de pomme de terre échantillonnés ( $N = 23-50$ ) par le service «Alerte aux pucerons». Soudainement, en 1980, le doryphore se retrouvait dans 72 % des champs (de 1980 à 1984: 67,2  $\pm$  8,35 %;  $N = 34-51$ ). À l'Île du Prince-Édouard en 1984, le doryphore était pré-

TABLEAU I

Pertes de rendement causées par le doryphore de la pomme de terre en parcelles non traitées au Nouveau-Brunswick (1982-1985)

Année	Produit	Rendement (quintal)		
		Parcelles traitées	Parcelles non traitées	Perte (%)
1982	Aldicarbe	295,8	279,1	0
1983	Deltaméthrine	201,1*	136,7	32
1984	Aldicarbe	150,0	103,4	0
1985	Aldicarbe	218,9*	66,3	70
1985	Alsystin + méthamidophos	184,8*	33,3	82

Source: Rapport de recherche sur les pesticides, Agriculture Canada, 1982-1985.

\* L'astérisque indique que les différences entre les données sur une même ligne sont significatives au seuil de 0,05 (test de Student).

sent dans 21,1 % des champs (46,5 % dans une des régions) (Craig, 1984); la fréquence du doryphore y est plus basse qu'au Nouveau-Brunswick à cause de l'utilisation plus élevée d'insecticides dans cette province (B. Craig, comm. pers.).

Quelques populations de doryphores au Nouveau-Brunswick ont développé une résistance au carbofuran et au phosmet et sont devenues plus tolérantes à la perméthrine, au fenvalérate, au disulfoton et à l'aldicarbe (Boiteau *et al.*, 1987). Bien que cette résistance soit limitée à quelques cas isolés et ne semble pas s'être étendue aux populations avoisinantes depuis son apparition en 1982, la présence même de populations résistantes augmente le danger d'infestation. Il est peu probable que cette résistance explique l'augmentation des populations de doryphores au Nouveau-Brunswick. Au contraire, l'augmentation des populations de doryphore a probablement créé une augmentation dans le nombre des traitements insecticides, ce qui a provoqué l'expression des caractères de résistance (Boiteau *et al.*, 1987). La recherche en toxicologie a aussi démontré que la perte d'efficacité d'un insecticide ne résulte pas nécessairement ou seulement de la résistance de l'insecte. La dégradation microbologique des in-

secticides granulaires a été démontré (Read & Gaul, 1983) et la recherche sur l'identification des bactéries responsables de cette dégradation se poursuit (Read, 1983).

#### SEUILS DE TRAITEMENT

Le guide de production de pomme de terre pour la région de l'Atlantique (Anonyme, 1985b) recommande de traiter si la population de doryphores est de plus de 2 larves par plant sur 16 m de rang. C'est un seuil empirique, conservateur, qui ne tient pas compte de la susceptibilité changeante du plant de pomme de terre à la pression défoliatrice du doryphore. Une considération des relations doryphore-plant de pomme de terre indique qu'il faut développer un seuil dynamique de contrôle.

Au début de la saison, les plants de pomme de terre, à cause de leur propagation végétative, sont autotrophes et limités dans leur utilisation des produits de la photosynthèse (Moorby, 1978). Les doryphores adultes de l'hiver, qui colonisent ces jeunes plants, à moins d'être extrêmement abondants, ne peuvent donc pas causer de dommages graves (fig. 1, 2). Il y a ensuite tubérisation suivie par le renflement à la floraison (Cox, 1967). À partir de ce moment, les tubercules deviennent le lieu

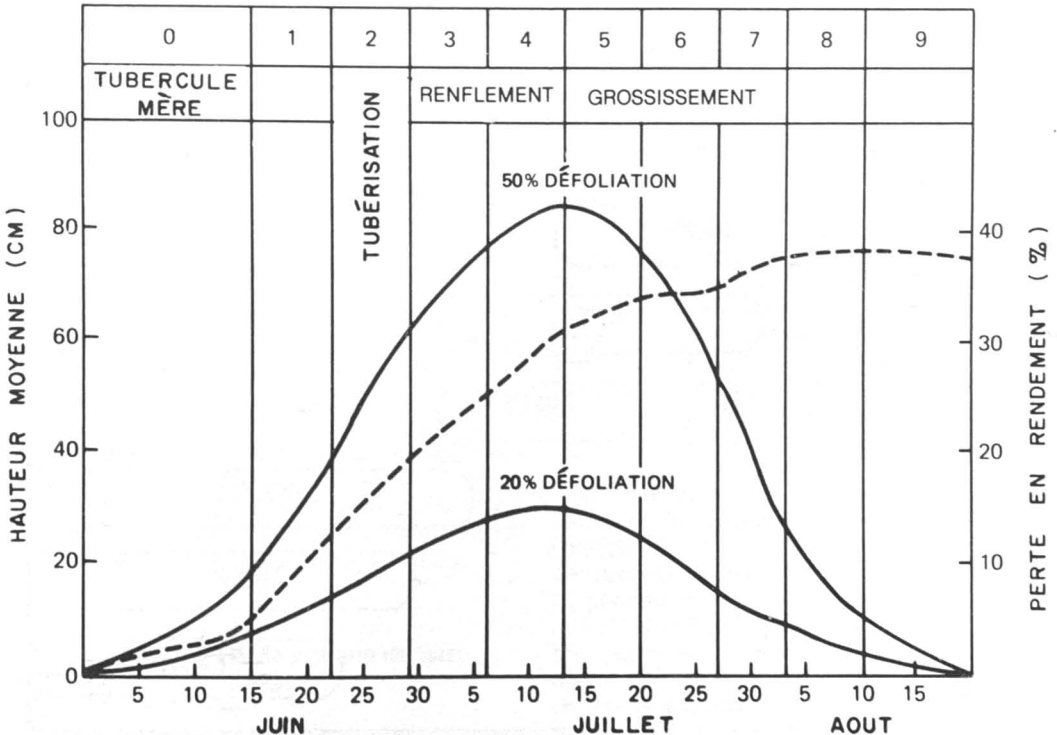


Figure 1. Représentation schématique des pertes de rendement que peut causer le doryphore pendant le développement du plant de pomme de terre. (Adapté de Sparks 1972; Tamaki & Butt, 1978; Boiteau, 1988). --- = hauteur du plant; — = perte de rendement.



d'utilisation maximale des éléments nutritifs (Collins, 1977). Pendant cette phase de croissance des tubercules, la plante doit avoir suffisamment de feuillage pour former toutes les substances essentielles (Moorby, 1978). Le taux de photosynthèse atteint son maximum environ une semaine après la pleine floraison. La surface totale des feuilles et la durée du feuillage ont un effet direct sur le rendement (Cox, 1967). Le taux de photosynthèse est élevé ainsi que l'utilisation des produits de photosynthèse. Dans la région de l'Atlantique, ceci coïncide avec les derniers stades larvaires du doryphore (Boiteau, 1988), qui sont les stades les plus voraces (Tamaki & Butt, 1978). Il n'y a cependant pas avantage à avoir une surface foliaire supérieure à trois fois la surface correspondante au sol; les feuilles entrent alors en compétition les unes avec les autres pour l'accès à la lumière (Cox, 1967). Il s'agit là d'un facteur important si l'on considère que la surface foliaire d'un plant peut atteindre de 5 à 10 fois l'équivalent de la surface au sol occupée par le plant (Kelley *et al.*, 1953). Le doryphore devrait donc pouvoir prélever une surface relativement importante de feuillage avant de réduire le rendement en tubercules (fig. 1). En fait, Cranshaw & Radcliffe (1980), Wellik *et al.* (1981) et Shields & Wyman (1984) ont

démonstré par des tests de défoliation artificielle qu'il faut une perte de feuillage de plus de 30 % pour réduire le rendement de façon significative. Une fois que les tubercules commencent à approcher leur taille de récolte, la surface foliaire redevient moins critique. Cette période coïncide en partie avec les adultes de la nouvelle génération (fig. 2). L'objet du contrôle est donc les stades larvaires, spécialement les stades 3 et 4. Des essais de traitement au champ, effectués de 1984 à 1986 au Nouveau-Brunswick, appuient cette interprétation (Boiteau, 1988).

LUTTE BIOLOGIQUE

La recherche sur le contrôle biologique se poursuit, mais le potentiel de cette stratégie est limité car le doryphore a peu d'ennemis naturels au Canada. *Doryphorophaga doryphorae* (Riley) (Diptera: Tachinidae) et des prédateurs euryphages sont présents (Boiteau, 1983) dans les provinces atlantiques, mais ne pourraient exercer que 10 à 20 % de contrôle (Trouvelot, 1932; Harcourt, 1971). Le taux de développement élevé du doryphore sur ce nouvel hôte (la pomme de terre) empêche les parasites et prédateurs indigènes de réduire les populations de façon significative, et les agents de contrôle originaux auraient été

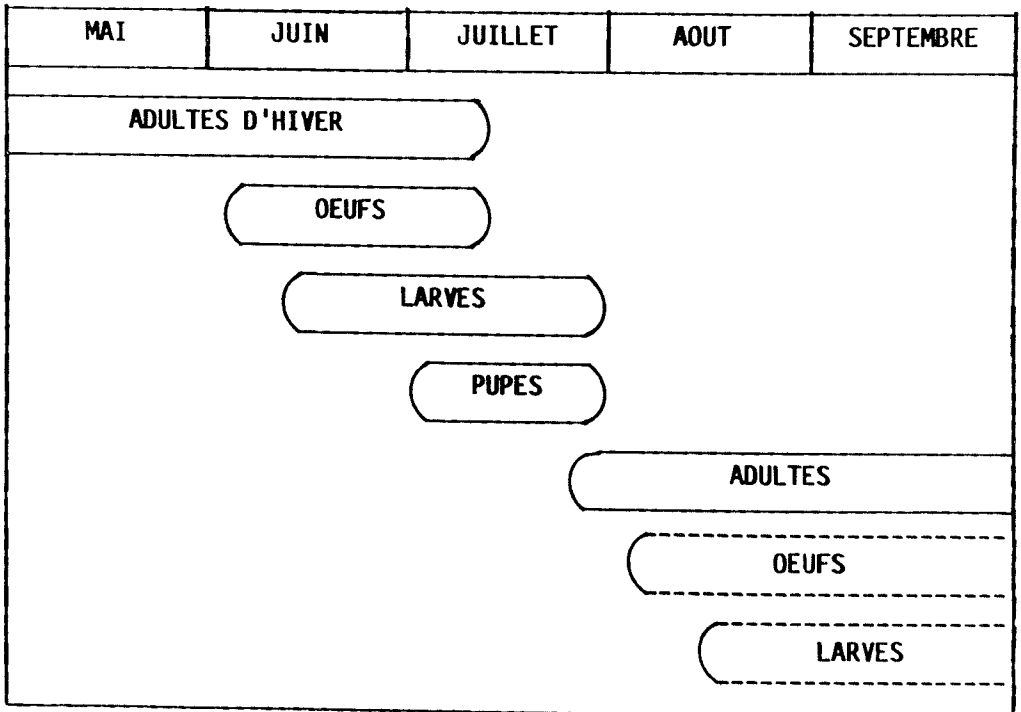


Figure 2. Phénologie des stades de développement du doryphore de la pomme de terre, *Leptinotarsa decemlineata* (Say), au Nouveau-Brunswick. (Basé sur les données d'échantillonnage hebdomadaire par le réseau d'avertissements phytosanitaires «Alerte aux pucerons» de 1974 à 1979).

laissés derrière pendant l'invasion rapide de l'Amérique du Nord (Harcourt, 1971). L'importation de parasites et de prédateurs du Mexique, pays d'origine du doryphore (Hsiao, 1981), et de l'Amérique centrale est possible mais peut-être de potentiel limité. Dans son pays d'origine, le doryphore a développé des mécanismes de défense contre ses ennemis: sécrétion(s) tégumentaire(s), saignement réflexe, régurgitation et défécation (Deroe & Pastells, 1977). L'introduction d'agents de contrôle tropicaux dans un système nordique, où il n'y a qu'une génération de doryphores par année, pose aussi des problèmes de milieu. Ainsi, de 1983 à 1985, nous avons introduit au Nouveau-Brunswick un eulophidé, *Edovum puttleri* Grissell, qui parasite les œufs d'un autre *Leptinotarsa* en Colombie (Puttler & Long, 1983). Le parasite a permis de réduire considérablement la viabilité des œufs du doryphore vers le milieu et la fin de juillet. Il semble cependant que les températures élevées requises par ce parasite pour la recherche des œufs ne soient satisfaites qu'en milieu de saison, alors qu'un nombre important de masses d'œufs ont déjà eu le temps d'éclore et que la défoliation larvaire est déjà en cours (Sears & Boiteau, 1989).

#### LUTTE CULTURALE

Harcourt (1971) suggère que le comportement du doryphore sur la pomme de terre est caractéristique d'un insecte qui n'a pas encore eu le temps de s'adapter à son hôte: il a tendance à détruire sa source de nourriture avant de partir en quête de nouveaux champs. Cependant, l'utilisation de ce nouvel hôte ne se fait peut-être pas aussi à l'aveuglette que le suggère Harcourt (1971). Des études à Frédéricton (Boiteau, 1986a) indiquent que les adultes colonisateurs peuvent se déplacer en quête d'autres pommes de terre avant que leurs plantes hôtes ne soient détruites. Les données montrent que plusieurs des adultes colonisateurs ne réalisent pas leur potentiel reproductif dans le premier champ colonisé au printemps. Au fur et à mesure que les plants vieillissent, les doryphores doivent se déplacer en quête de plants plus jeunes sur lesquels compléter leur oviposition. Une meilleure synchronisation des dates de plantation à l'intérieur d'une région devrait donc pouvoir y réduire le niveau d'abondance de cet insecte.

### Les pucerons de la pomme de terre

#### PROBLÉMATIQUE

Les quatre espèces de pucerons qui colonisent la pomme de terre dans la région atlantique sont les mêmes que presque partout ailleurs au Canada: le puceron vert du pêcher, [*M. persicae*

(Sulzer)], le puceron du nerprun, (*A. nasturtii* Kaltenbach), le puceron de la pomme de terre, [*M. euphorbiae* (Thomas)] et, à l'occasion, le puceron de la digitale [*Aulacorthum solani* (Kaltenbach)]. En nombre suffisant, ces pucerons peuvent drainer la plante de ses éléments nutritifs et la forcer à utiliser ses réserves ou ses tissus pour se maintenir et supporter la population grandissante de pucerons. Les mécanismes par lesquels les pucerons réduisent le rendement de la pomme de terre sont encore pratiquement inconnus (Petitt & Smilowitz, 1982). Il semblerait cependant que la pomme de terre soit particulièrement sensible aux pucerons entre le stade «9 feuilles» et la floraison. Ce dommage hâtif pourrait réduire de façon permanente le nombre de tubercules formés. Il force la plante à consacrer plus de ressources à la formation des feuilles qu'à la formation des tiges et par conséquent des tubercules (Wellik *et al.*, 1981; Petitt & Smilowitz, 1982). La nutrition des pucerons dans les périodes subséquentes du développement de la plante aurait proportionnellement beaucoup moins d'effet sur le rendement. Dans la région atlantique, l'abondance des pucerons colonisateurs ne devient importante que vers la fin de cette période (fig. 3). Ceci explique pourquoi les pucerons causent rarement des dégâts directs importants aux productions de pommes de terre. Les pratiques culturales influencent aussi l'importance des pucerons. Nos travaux (Boiteau, 1984) indiquent que les champs de pomme de terre plantés tôt auront des populations de *M. euphorbiae* et *A. nasturtii* plus élevées que les champs plantés tardivement. Les champs hâtifs sont exposés pour une plus grande période de temps aux vols de colonisation printaniers des pucerons. Plantations hâtives, vols printaniers abondants et températures adéquates peuvent favoriser des populations dommageables, qui doivent être contrôlées. Les seuils de contrôle utilisés dans la région sont empiriques et destinés à protéger les producteurs de semence contre le danger accru de transmission de maladies virales aux plants lorsque les populations de pucerons deviennent relativement élevées (Boiteau, 1982).

Les pucerons de la pomme de terre sont les vecteurs de maladies virales, principalement l'enroulement (PLRV) et la mosaïque (PVY). Avec des niveaux de tolérance aussi bas que 2 % pour les pommes de terre certifiées (Anonyme, 1985b), le PVY et le PLRV ne sont pas des facteurs déterminants de pertes de rendement pour les producteurs de semence ou même de pomme de terre de transformation. À ces niveaux d'infection, la réduction de rendement par ces maladies est négligeable à cause de la compensation par les plants sains environnants (Reestman, 1972). Le contrôle requis n'a pas pour objectif d'augmenter

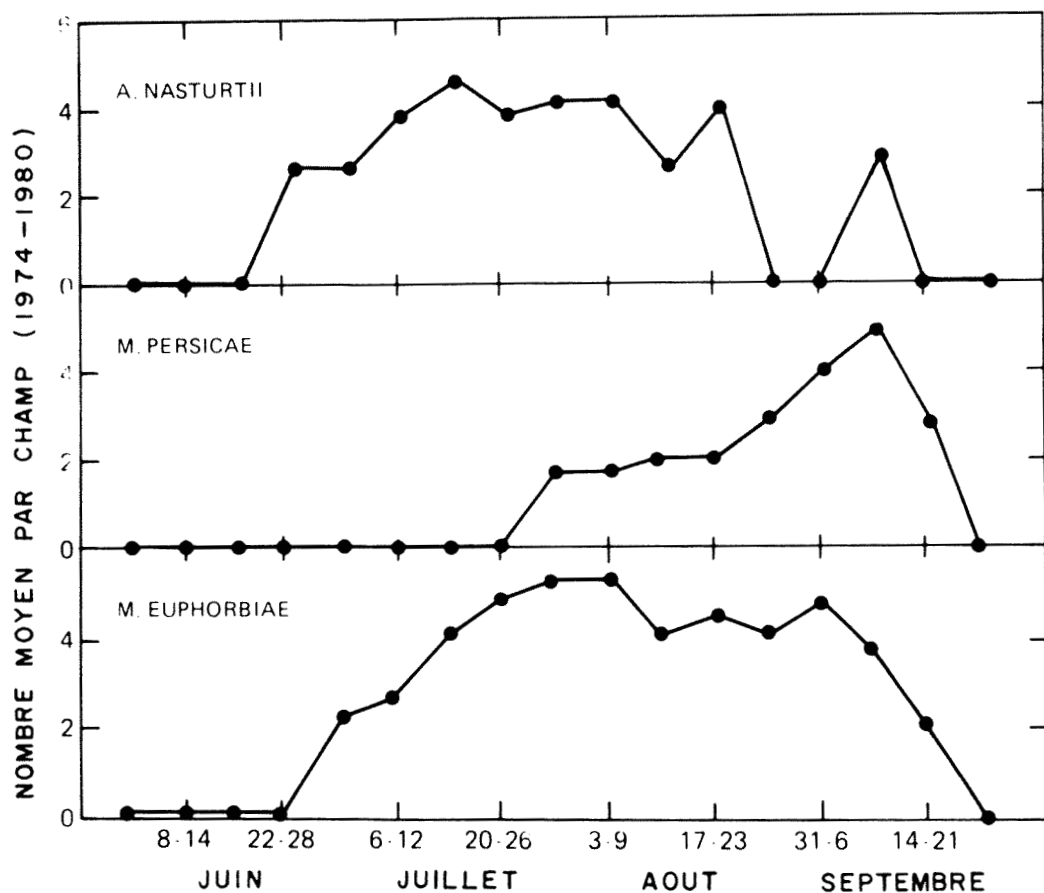


Figure 3. Abondance moyenne des pucerons aptères de la pomme de terre en champ commercial au Nouveau-Brunswick. (Les comptes se sont faits sur trois feuilles par plant à raison de 100 plants par champ et sont exprimés comme le  $\ln(X + 1)$ , où  $n$  = nombre moyen).

les rendements, mais de répondre aux exigences phytosanitaires et commerciales du marché.

#### ENROULEMENT

L'enroulement est transmis presque entièrement par *M. persicae* (Storch, 1981). Comme ce puceron n'hiverné pas dans la région (MacGillivray, 1972; Boiteau & Parry, 1985) et doit recoloniser de l'extérieur chaque année en fin de saison, il est possible de limiter les contrôles à cette période. Le programme phytosanitaire «Alerte aux pucerons» utilise un réseau de pièges jaunes de Moericke (Parry, 1987) pour déterminer la date d'arrivée des migrants. Les producteurs sont alors informés des dates de défanage appropriées. Cette mesure, combinée à d'autres, a permis, depuis 1974, de maintenir le taux d'infection sous les niveaux requis pour la certification dans plus de 90 % des champs (Boiteau, 1982). Une sommation thermique de 1188 degrés-jours au-delà de 4°C permet de déterminer la date où les arrivées de

*M. persicae* sont suffisantes pour provoquer une épidémie d'enroulement (Boiteau & Parry, 1985). Cette technique a été incorporée au programme phytosanitaire pour le rendre plus simple et plus efficace.

#### VIRUS Y DE LA POMME DE TERRE

L'épidémiologie du PVY est moins bien connue. L'information disponible est encore trop fragmentaire pour qu'un système de lutte intégrée puisse être appliqué à cette maladie et ses vecteurs. Présentement, la maladie est contrôlée par l'utilisation de semences de haute qualité afin de réduire l'abondance des plants infecteurs, par épuration sanitaire des cultures en début de saison et, à l'occasion, pour le producteur de semences, par l'application répétée d'huile minérale (Boiteau & Wood, 1982; Boiteau & Singh, 1982a,b). Parmi les pucerons colonisateurs, le puceron vert du pêcher est le meilleur vecteur de PVY (Singh & Boiteau, 1984). Les pucerons ailés n'arrivent ce-

pendant que vers le 26 juillet et ce n'est que vers le 9-12 août que 50 % des champs sont colonisés (Boiteau & Parry, 1985). Le puceron vert du pêcher ne peut donc être responsable que de la dispersion tardive du PVY.

Le puceron du nerprun vient au second rang comme vecteur (Singh & Boiteau, 1984), mais il est plus abondant et il est présent pendant une plus grande partie de la saison que le puceron vert du pêcher. Ce puceron a cependant un seuil de vol de 19°C, plus élevé que le seuil de 16-17°C de *M. persicae* (Boiteau, 1986b). La capacité vectrice de *A. nasturtii* pourrait donc être plus limitée par les variations journalières de température que celle de *M. persicae*.

Le puceron de la pomme de terre serait un autre vecteur du PVY (MacGillivray, 1981). Cependant, Singh & Boiteau (1986) ont démontré que le puceron de la pomme de terre, au moins au Nouveau-Brunswick, ne transmet le PVY à la pomme de terre que difficilement. Le puceron ailé est porteur du virus et le transmet aisément au tabac, mais le transmet à la pomme de terre dans moins de 4 % des cas. Les stades aptères, eux, ne sont pas vecteurs du PVY sur la pomme de terre. Bien qu'abondante, il est peu probable que cette espèce soit importante dans l'épidémiologie du PVY.

Le puceron de la digitale, très rare, n'est pas un vecteur du PVY (Singh & Boiteau, 1984).

Le PVY est un virus non persistant qui peut aussi être transmis par certains pucerons non colonisateurs. En plus des espèces colonisatrices déjà mentionnées, il y a maintenant 28 espèces non colonisatrices vectrices connues dans le monde (MacGillivray, 1981; Harrington *et al.*, 1986). Parmi ces espèces, huit n'ont pas été rapportées dans les Provinces atlantiques (Pelletier & Boiteau, 1986). Des 20 autres espèces, seulement trois ont été capturées dans des pièges jaunes et un piège de Taylor placés dans des champs de pomme de terre de 1983 à 1985: le puceron du pois [*Acyrtosiphon pisum* (Harris)], la puceron du gadellier [*Hyperomyzus lactucae* (L.)] et le puceron de l'avoine [*Rhopalosiphum padi* (L.)]. *A. pisum* est cité comme un vecteur de PVY (van Harten, 1983). *H. lactucae* peut être porteur du virus en Angleterre (Harrington *et al.*, 1986), mais son efficacité comme vecteur reste à établir, spécialement pour la région atlantique. *R. padi* est un vecteur de PVY, mais de faible efficacité (MacGillivray, 1981).

Pour être vecteurs au champ, les pucerons doivent évidemment être présents au moment propice. Le PVY est habituellement transmis en août et a traditionnellement été relié à la présence de *M. persicae*. Il n'est cependant pas impossible que d'autres espèces présentes pendant la même

période puissent jouer un rôle dans l'épidémiologie du PVY. Il est aussi assez fréquent de constater la propagation du PVY plus tôt dans la saison. Cette propagation hâtive indique que d'autres espèces, comme *A. nasturtii*, doivent être impliquées. La fréquence variable de ces épisodes, selon les endroits et les saisons, suggère que des pucerons non colonisateurs en sont probablement responsables.

#### ÉTUDE DE LA CAPACITÉ VECTRICE

Traditionnellement, la capacité vectrice des pucerons est estimée au laboratoire, par exposition individuelle à une source de virus pendant une courte période, suivie d'un transfert de durée variable à une plante indicatrice. Depuis 1930, au fil des années, le tabac est devenu la plante indicatrice de choix (Singh & Boiteau, 1986) et les résultats ont été extrapolés à la pomme de terre. Nos travaux sur *M. euphorbiae* (Singh & Boiteau, 1984) indiquent que les résultats acquis sur le tabac ne s'appliquent pas nécessairement à la pomme de terre. Un bon nombre des capacités vectrices rapportées dans la littérature devraient donc être vérifiées sur la pomme de terre. Le cultivar 'Jemseg' se prête bien à cette tâche (Singh & Boiteau, 1984).

L'objectif ultime de ces recherches est évidemment d'en arriver à mesurer non pas la capacité vectrice intrinsèque mais bien la capacité vectrice réelle. La capacité réelle peut se définir comme la capacité résultant de l'action des facteurs de variation saisonnière, d'abondance des vecteurs, de comportement de dispersion, et d'attraction de la culture, sur la capacité intrinsèque. Il n'y a pas de technique idéale pour mesurer la capacité vectrice réelle des pucerons pour les virus non persistants. Des pièges à succion placés à la hauteur du feuillage (Labonne *et al.*, 1982) ou un filet vertical placé dans un champ (Harrington *et al.*, 1986) peuvent servir à capturer des pucerons vivants dont on détermine la proportion de chacune des espèces porteuse du virus, en plein champ. La période de manipulation des pucerons et des plantes indicatrices peut cependant être supérieure à la période de rétention du virus chez plusieurs espèces de pucerons. L'importance des espèces à période de rétention longue tend donc à être surestimée. Nous suggérons une technique qui combine le plant «piège» et les pièges de Moericke. Le plant piège est utilisé pour déterminer la période de dispersion du virus dans la culture. L'utilisation du cultivar 'Jemseg' permet de lire au champ l'infection courante par les pucerons, car il se forme des lésions nécrotiques au point d'infection (Singh & Boiteau, 1984). Les pièges à eau jaunes permettent de capturer la faune aphidienne aux environs d'un champ de

pomme de terre. Même si certaines espèces sont attirées par le jaune alors que d'autres y répondent moins, ces pièges donnent quand même un échantillon général de la faune aphidienne susceptible d'atterrir dans un champ de pomme de terre. En reliant le moment où la dispersion virale débute à la liste des espèces aphidiennes présentes, il devient possible d'identifier les vecteurs potentiels pour la région étudiée. Plus tard, ces espèces peuvent être prélevées sur leurs hôtes primaires et leur pouvoir vecteur intrinsèque peut être évalué au laboratoire. Nous avons utilisé cette technique au Nouveau-Brunswick de 1984 à 1986 (Boiteau *et al.*, 1988). Trois sites ont été utilisés pour tenir compte des variations régionales et l'étude a été répétée trois années afin de tenir compte des variations annuelles dans la composition faunique. Quelque 62 espèces ou groupes d'espèces différents ont été identifiés. Plusieurs espèces sont rares et occasionnelles. D'autres atterrissent dans les champs et complètent leur cycle d'abondance avant la dispersion du PVY. Les autres espèces, les espèces colonisatrices et 9 espèces non colonisatrices, sont présentes au moment où la dispersion virale a lieu. L'étude sur la capacité vectrice de la plupart de ces espèces, qui est inconnue, est présentement en cours.

#### DISPERSION DES VECTEURS ET PROPAGATION VIRALE

Aucune de ces techniques ne permet de mesurer la mobilité des espèces sur la culture après atterrissage. Pour être un vecteur efficace, un puceron ne doit pas seulement être présent mais doit aussi se déplacer de plant en plant et de champ en champ. Plusieurs spécialistes de la pomme de terre ont observé, par exemple, que le puceron du nerprun est beaucoup plus réticent à changer de site que le puceron vert du pêcher. Ces différences de mobilité des vecteurs peuvent être accentuées par l'action de facteurs externes tels les prédateurs et les insecticides, particulièrement chez les espèces colonisatrices.

Un nombre grandissant d'études, (*v.g.* Gibson *et al.*, 1982; Sassen, 1983) ont démontré que les pyréthroides de synthèse, lorsqu'ils sont utilisés à des doses non mortelles, peuvent réduire la dispersion du PVY par leurs effets sur les comportements d'alimentation et de mouvement des pucerons. À Frédéricton, nous avons établi qu'un carbamate, l'aldicarbe, a des propriétés similaires (Boiteau *et al.*, 1985). *M. persicae* et *M. euphorbiae*, traités par une dose non létale d'aldicarbe, deviennent agités, ce qui pourrait entraîner une dispersion plus grande du virus, mais la réduction simultanée de leur capacité à voler et à piquer réduit cette possibilité. D'autres essais (Lowery & Boiteau, 1988) avec *M. persicae* et *A. nasturtii* ont confirmé que des insecticides

autres que les pyréthroides de synthèse peuvent modifier le comportement des pucerons et que ces effets peuvent varier d'une espèce à l'autre et aussi d'un insecticide à l'autre. Ces observations suggèrent un nouveau rôle pour les insecticides chimiques qui, lorsqu'ils sont utilisés à forte dose, ont peu d'effets sur la propagation des maladies virales par les pucerons.

#### Conclusion

Je n'ai présenté qu'un aperçu des problèmes entomologiques et de la recherche en cours pour les résoudre dans les provinces canadiennes de l'Atlantique. Dans l'ensemble, le producteur agricole dans ces provinces dispose de moyens efficaces de contrôle des insectes nuisibles qui lui ont permis d'augmenter sa production. Une gestion rationnelle des cultures permet à l'agriculteur d'éliminer presque entièrement les pertes de rendement par les insectes.

La recherche entomologique doit maintenant se préoccuper d'optimiser les moyens de contrôle pour en diminuer les coûts et augmenter la productivité. La recherche entomologique doit aussi se préoccuper de diminuer la dépendance du producteur par rapport aux méthodes chimiques de contrôle, qui deviennent de plus en plus onéreuses, directement pour le producteur et indirectement pour la communauté, en coûts de santé. La recherche doit aussi se préoccuper de fournir à l'agriculteur les moyens de répondre aux exigences commerciales souvent élevées des pays importateurs. Pour accomplir cela, il faut une connaissance beaucoup plus approfondie des diverses composantes des systèmes écologiques impliqués. L'écologie naturelle du système, perdue dans une quête de rendements élevés, doit d'abord être restaurée.

#### Références

- AGRICULTURE CANADA, 1986. Fruit, vegetable and honey crop and market report. — Market Inf. Serv., Marketing Econ. Brch, Ottawa, Vol. 58, p. 1-51.
- ANONYME, 1985a. Agricultural statistics 1985. Province of New Brunswick. — Statistics Canada and N.B. Dep. Agric., 37 p.
- ANONYME, 1985b. Atlantic Canada potato guide. — Atlantic Advisory Committee on potatoes, Publ. no. 1300/84, Agdex no. 257/13, 44 p.
- BOITEAU, G., 1982. Potato pest management in New Brunswick. — Pages 101-106 in Proceedings of the Ontario horticultural crop Conference 1982. Ontario Ministry of agriculture and food, Pl. Ind. Brch, Toronto, 222 p.
- BOITEAU, G., 1983. The arthropod fauna of potato fields: composition and abundance. — Agriculture Canada, Res. Brch, Ottawa, Contr. no. 1983-16E, 57 p.

- BOITEAU, G., 1984. Effect of planting date, plant spacing and weed cover on populations of insects, arachnids, and entomophthoran fungi in potato fields. — *Envir. Ent.*, 13: 751-756.
- BOITEAU, G., 1986a. Effect of planting date and plant spacing on field colonization by Colorado potato beetles, *Leptinotarsa decemlineata* (Say), in New Brunswick. — *Envir. Ent.*, 15: 311-315.
- BOITEAU, G., 1986b. Diurnal flight periodicities and temperature thresholds for three potato-colonizing aphids (Homoptera: Aphididae) in New Brunswick. — *Ann. ent. Soc. Am.*, 79: 989-993.
- BOITEAU, G., 1988. Timing of insecticide applications for the control of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say), (Coleoptera: Chrysomelidae), on potatoes in New Brunswick. — *Can. Ent.*, 120: 587-591.
- BOITEAU, G. & R. H. PARRY, 1985. Monitoring of in-flights of green peach aphids, *Myzus persicae* (Sulzer), in New Brunswick potato fields by yellow pans from 1974 to 1983: results and degree-day simulation. — *Am. Potato J.*, 62: 489-496.
- BOITEAU, G. & R. P. SINGH, 1982a. Evaluation of mineral oil sprays for reduction of virus Y spread in potatoes. — *Am. Potato J.*, 59: 253-262.
- BOITEAU, G. & R. P. SINGH, 1982b. Technology of oil sprays on potatoes. — *Canada Agric.*, 27: 24-27.
- BOITEAU, G. & F. A. WOOD, 1982. Persistence of mineral oil spray deposits on potato leaves. — *Am. Potato J.*, 59: 55-63.
- BOITEAU, G., R. R. KING & D. LÉVESQUE, 1985. Lethal and sublethal effects of aldicarb on two potato aphids (Homoptera: Aphididae): *Myzus persicae* (Sulzer) and *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas). — *J. econ. Ent.*, 78: 41-44.
- BOITEAU, G., R. H. PARRY & C. R. HARRIS, 1987. Insecticide resistance in New Brunswick populations of the Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). — *Can. Ent.*, 119: 459-463.
- BOITEAU, G., R. P. SINGH, R. H. PARRY & Y. PELLETIER, 1988. The spread of PVY<sup>o</sup> in New Brunswick potato fields: timing and vectors. — *Am. Potato J.*, 65: 639-649.
- COLLINS, W. B., 1977. Comparison of growth and tuber development in three potato cultivars with diverse canopy size. — *Can. J. Pl. Sci.*, 57: 797-801.
- COX, A. E., 1967. The potato. A practical and scientific guide. — W. H. & L. Collingridge Ltd., London., 176 p.
- CRAIG, B., 1984. Insect survey, 1984, Colorado potato beetle. — Prince Edward Island Dep. Agric., Charlottetown, P.E.I., 7 p.
- CRANSHAW, W. S. & E. B. RADCLIFFE, 1980. Effect of defoliation on yield of potatoes. — *J. econ. Ent.*, 73: 131-134.
- DEROE, C. & J. M. PASTELLS, 1977. Defensive mechanisms against predation in the Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say). — *Archs Biol. Bruxelles*, 88: 289-304.
- DZIKOWSKI, P. A., G. KIRBY, G. READ & W. G. RICHARDS, 1984. Le climat et l'agriculture au Canada atlantique. — Atlantic Advisory Committee on Agrometeorology, Publ. no. ACA 84-2-500, Agdex no. 070, 54 p.
- GIBSON, R. W., A. D. RICE & R. M. SAWICKI, 1982. Effects of the pyrethroid deltamethrin on the acquisition and inoculation of viruses by *Myzus persicae*. — *Ann. appl. Biol.*, 100: 49-54.
- HARCOURT, D. G., 1971. Population dynamics of *Leptinotarsa decemlineata* (Say) in eastern Ontario. III. Major population processes. — *Can. Ent.*, 103: 1049-1061.
- HARRINGTON, R., N. KATIS & R. W. GIBSON, 1986. Field assessment of the relative importance of different aphid species in the transmission of potato virus Y. — *Potato Res.*, 29: 67-76.
- HARTEN, A. van, 1983. The relation between aphid flights and the spread of potato virus Y<sup>n</sup> (PVY<sup>n</sup>) in the Netherlands. — *Potato Res.*, 26: 1-15.
- HSIAO, T., 1981. Ecophysiological adaptations among geographic populations of the Colorado potato beetle in North America. — Pages 69-85 in J. H. Lashomb & R. Casagrande (ed.). *Advances in potato pest management*. Hutchinson Ross, Penn., 289 p.
- KELLEY, R. A., J. B. ADAMS & P. H. BAIRD, 1953. Potato foliage development. — *Am. Potato J.*, 30: 29-34.
- LABONNE, G., C. FAUVEL, F. LECLANT & J. B. QUIOT, 1982. Description d'un piège à suction: son emploi dans la recherche des aphides vecteurs de virus transmis sur le mode non persistant. — *Agronomie*, 2: 773-776.
- LORD, F. T., 1983. The development of agricultural entomology in Nova Scotia. — *Proc. N. S. Inst. Sci.*, 33: 19-46.
- LOWERY, D. T. & G. BOITEAU, 1988. Effects of five insecticides on the probing, walking and settling behavior of the green peach aphid and the buckthorn aphid (Homoptera: Aphididae) on potato. — *J. econ. Ent.*, 81: 208-214.
- MacGILLIVRAY, M. E., 1972. The sexuality of *Myzus persicae* (Sulzer), the green peach aphid, in New Brunswick (Homoptera: Aphididae). — *Can. J. Zool.*, 50: 469-471.
- MacGILLIVRAY, M. E., 1981. Aphids. — Pages 101-103 in W. J. Hooker, (ed.). *Compendium of potato diseases*. American Phytopathological Society, St. Paul, MN, 125 p.
- MOORBY, J., 1978. The physiology of growth and tuber yield. — Pages 153-194 in P. M. Harris (ed.). *The potato crop*. Chapman and Hall, London, 730 p.
- PARRY, R. H., 1987. Aphid and virus management in Eastern Canada. — Pages 9-22 in G. Boiteau, R. P. Singh & R. H. Parry (ed.). *Potato pest management in Canada*. Proceedings Symposium on improving potato pest protection, Fredericton, New Brunswick, 27-29 January, 384 p.
- PELLETIER, Y. & G. BOITEAU, 1986. Aphids of the Maritime Provinces of Canada: the Dr. Marjorie Ellen MacGillivray Collection. — Agriculture Canada, Res. Brch, Ottawa, Contr. no. 1986-11E, 129 p.
- PETERS, E. H., 1954. The Colorado potato beetle in Canada 1870-1952. — Pages 38-43 in 36th Report

- of the Québec Society for the protection of plants. Ministère de l'Agriculture, Québec, 96 p.
- PETITT, F. L. & Z. SMILOWITZ, 1982. Green peach aphid feeding damage to potato in various plant growth stages. — *J. econ. Ent.*, 75: 431-435.
- PUTTLER, B. & S. H. LONG, 1983. Host specificity tests of an egg parasite, *Edovum puttleri* (Hymenoptera: Eulophidae), of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae). — *Proc. ent. Soc. Wash.*, 85: 384-387.
- READ, D. C., 1983. Enhanced microbial degradation of carbofuran and fensulfuthion after repeated applications to acid mineral soil. — *Agric. Ecosyst. Envir.*, 10: 37-46.
- READ, D. C. & GAUL, S. O., 1983. Adaptive microorganisms can develop to rapidly break down insecticides in re-treated soil. — *Canada Agric.*, 29: 28-30.
- REESTMAN, A. J., 1972. Incidence of infection in commercial crops and consequent losses. — Pages 152-157 in J. A. de Bokx (ed.). *Viruses of potatoes and seed-potato production*. Pudoc Wageningen Centre for Agr. Publ. Doc., 233 p.
- SANFORD, K. H., 1983. Orchard pesticides. — Pages 38-49 in *Proc. 43rd Annual Meeting of the Acadian entomological Society*, Fredericton, April 18-20, 88 p.
- SASSEN, B., 1983. The effect of two pyrethroids on the feeding behaviour of three aphid species and on transmission of two different viruses. — *Z. PflKrankh. PflPath. PflSchutz*, 90: 119-126.
- SCHWARTZ, P. H. & W. KLASSEN, 1981. Estimate of losses caused by insects and mites to agricultural crops. — Pages 15-77 in D. Pimentel (ed.). *CRC Handbook of pest management*, Vol. 1. CRC Press, Florida, 597 p.
- SEARS, M. K. & G. BOITEAU, 1989. Parasitism of Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) eggs by *Edovum puttleri* (Hymenoptera: Eulophidae) on potato in Eastern Canada. — *J. econ. Ent.*, 82: 803-810.
- SHIELDS, E. J. & J. A. WYMAN, 1984. Effect of defoliation of specific growth stages on potato yields. — *J. econ. Ent.*, 77: 1194-1199.
- SINGH, R. P. & G. BOITEAU, 1984. Necrotic lesion host for potato virus Y useful in field epidemiological studies. — *Pl. Dis.*, 68: 779-781.
- SINGH, R. P. & G. BOITEAU, 1986. Reevaluation of the potato aphid *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas), as vector of potato virus Y. — *Am. Potato J.*, 63: 335-340.
- SPARKS, W. C., 1972. An aid for determining stage of potato plant growth. — University of Idaho, College of Agriculture, Current Inf. Series, no. 186, 2 p.
- STEMEROFF, M. & J. A. GEORGE, 1983. The benefits and costs of controlling destructive insects on onions, apples and potatoes in Canada, 1960-80. — *Entomological Society of Canada*, Ottawa, 96 p.
- STORCH, R. H., 1981. Insects and diseases in the production of seed potatoes. — Pages 138-152 in J. H. Lashomb & R. Casagrande (ed.). *Advances in potato pest management*. Hutchinson Ross, Penn., 289 p.
- TAMAKI, G. & B. A. BUTT, 1978. Impact of *Perillus bioculatus* on the Colorado potato beetle and plant damage. — *U.S. Dep. Agric. Tech. Bull.*, no. 1581, 11 p.
- TROUVELOT, B., 1932. Recherches sur les parasites et prédateurs attaquant le doryphore en Amérique du Nord et envoi en France des premières colonies des espèces les plus actives. — *Ann. Épiphyt.*, 17: 408-445.
- WELLIK, M. J., J. E. SLOGGER & R. D. KIRBY, 1981. Effects of simulated insect defoliation on potatoes. — *Am. Potato J.*, 58: 627-632.

## LA RECHERCHE ENTOMOLOGIQUE SUR LA LUZERNE ET LE MAÏS FOURRAGER EN ONTARIO

D. T. QUIRING<sup>1</sup>

Agriculture Canada, Research Branch,  
Harrow (Ontario) NOR 1G0

### Résumé

L'état actuel de la lutte contre les insectes nuisibles les plus importants dans les cultures de la luzerne et du maïs en Ontario est analysé. Je conclus que la réussite des programmes pour la protection de la luzerne est due, en grande partie, aux études approfondies des facteurs influençant la dynamique des populations des deux principaux insectes nuisibles: la mineuse virgule de la luzerne [*Agromyza frontella* (Rond.)] et la charançon de la luzerne [*Hypera postica* (Gyll.)]. De la même façon, l'inefficacité des programmes de lutte contre les chrysomèles du maïs (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte et *D. barberi* Smith & Lawrence) est due en grande partie à l'absence de connaissances sur la dynamique des populations de ces insectes et d'études quantitatives de l'effet des larves sur leur plante-hôte. L'action des parasitoïdes introduits d'Europe a réduit les populations de *A. frontella* à de très bas niveaux depuis plus de cinq ans. L'abondance de *H. postica* suit un cycle de trois à quatre ans, contrôlé par un champignon. Depuis leur établissement, l'activité des parasitoïdes introduits n'a pas influencé la durée des cycles, mais a réduit les populations durant le pic d'abondance dans un des deux cycles. La mortalité causée par le pathogène et les parasitoïdes maintient les populations du charançon au-dessous du seuil économique la plupart du temps. Le système de dépistage ontarien, basé sur les connaissances de la dynamique des populations de ces deux insectes, a bien fonctionné. La lutte intégrée contre *D. virgifera virgifera* et *D. barberi* souffre d'un manque de connaissance des facteurs influençant la dynamique des populations et les relations plante-hôte. Il n'y a pas de seuil économique fiable, de stratégie efficace de lutte biologique ou de système de dépistage adéquat. Ces lacunes doivent être corrigées si l'on veut mettre en place un programme de lutte intégrée pour protéger le maïs fourrager contre les chrysomèles du maïs.

### Abstract

The current state of insect pest management in alfalfa and field corn in Ontario is analyzed. I conclude that the success of pest management programs in alfalfa is due, in large part, to detailed studies of the factors affecting the population dynamics of the two major pests, the alfalfa blotch leaf miner, *Agromyza frontella* (Rond.) and the alfalfa weevil, *Hypera postica* (Gyll.). A lack of such studies, as well as ones quantifying the effect of larval feeding on the host plant, are the major reasons why no satisfactory pest management program currently exists for the two major pests of field corn, *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte and *D. barberi* Smith & Lawrence. Parasitoids introduced from Europe have kept populations of *A. frontella* at economically unimportant levels for at least five years. The action of a fungus has caused populations of *H. postica* to fluctuate cyclically every three to four years. Some introduced euphorine parasitoids have not influenced the duration of the cycles but have kept populations below the economic threshold during the peak of one of two cycles since they became established. A monitoring system based on information obtained in population dynamics studies has worked well in Ontario for both *A. frontella* and *H. postica*. The formation of efficient pest management systems for the western and northern corn rootworms, *Diabrotica virgifera virgifera* and *D. barberi*, has been inhibited by a lack of knowledge concerning their population dynamics and their host-plant relationships. As a result pest managers lack adequate economic thresholds, biological control tactics or monitoring programs. These deficiencies must be corrected before a satisfactory pest management program against corn rootworms can be implemented.

<sup>1</sup> Adresse actuelle: Department of forest resources, University of New Brunswick, Fredericton (New Brunswick) E3B 6C2.



## Introduction

Le sud de l'Ontario, en raison surtout de son climat, produit la plus grande variété de denrées agricoles au Canada. Cette région a le plus grand nombre de jours sans gel (à l'exception de la vallée de la rivière Fraser en Colombie-Britannique) et de degrés-jour au Canada (Hare & Thomas, 1974). Il n'est donc pas surprenant que le nombre d'insectes nuisibles associés aux cultures y soit également le plus important au Canada. Malgré cela, la majorité des insectes phytophages ne causent que des dégâts économiquement secondaires et des méthodes de contrôle efficaces existent pour la plupart des autres insectes. Toutefois, certains problèmes au niveau de l'entomologie agricole en Ontario restent encore à résoudre. Ces problèmes sont associés entre autres à la résistance croissante des insectes aux divers insecticides, à la diminution du nombre d'insecticides homologués, à l'introduction de nouveaux insectes nuisibles, de même qu'au manque de connaissance sur les facteurs influençant la dynamique des populations de plusieurs de ces insectes.

Du point de vue de la surface cultivée et de la valeur économique, les deux cultures les plus importantes en Ontario sont le maïs fourrager et le foin. Le foin, composé principalement de luzerne et de trèfle, est récolté sur plus d'un million d'hectares et représente une valeur de 450 millions de dollars par année (Anonyme, 1988). Les dégâts causés au trèfle par les insectes ravageurs sont négligeables. Cependant, le charançon de la luzerne, *Hypera postica* (Gyll.) (Coleoptera: Curculionidae) et la mineuse virgule de la luzerne, *Agromyza frontella* (Rond.) (Coleoptera: Agromyzidae), peuvent causer des pertes importantes chez la luzerne. Bien qu'une moins grande surface soit semée en maïs fourrager (environ 900 000 hectares), la récolte annuelle du maïs fourrager en Ontario vaut environ 530 millions de dollars (Anonyme, 1988). Les chrysomèles du maïs, *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte et *D. barberi* Smith & Lawrence (Coleoptera: Chrysomelidae) et la pyrale du maïs, *Ostrinia nubilalis* (Hübner) (Lepidoptera: Pyralidae) sont les trois insectes qui causent des dommages économiques aux maïs fourrager. Bien que la pyrale de maïs cause des dégâts importants (Foote & Timmins, 1981), elle n'a pas causé de problèmes depuis plusieurs années en Ontario (K. Bereza, comm. pers.), probablement à cause de l'action des ennemis naturels (Quiring & Timmins, 1988) et de l'utilisation de cultivars de maïs fourrager plus résistants (K. Bereza, comm. pers.).

Dans cet article je discute des problèmes associés au charançon et à la mineuse virgule de la luzerne pour la culture de la luzerne, et aux chry-

somèles du maïs pour la culture du maïs fourrager en Ontario. J'insiste surtout sur l'importance de bien connaître la dynamique des populations d'insectes nuisibles ainsi que les facteurs susceptibles d'influencer leur distribution et leur abondance.

## La charançon de la luzerne

### PROBLÉMATIQUE

Originaire d'Eurasie, *H. postica*, la charançon de la luzerne (désigné sous le nom de charançon dans le reste du texte) a été observé pour la première fois en Amérique du Nord dans l'est des États-Unis pendant les années 50 (Evans, 1959). L'aire de répartition du charançon s'est agrandie jusqu'en Ontario (MacLachlan, 1967) où les populations ont augmenté d'une façon géométrique pendant les années 1967 à 1974 (Harcourt *et al.*, 1977). En Ontario, *H. postica* est univoltine et passe l'hiver au stade adulte. Les femelles deviennent actives en mai et elles pondent dans les tiges de la luzerne. Les larves émergent à la fin de mai, mangent les bourgeons et les feuilles. Le dernier stade larvaire construit un cocon dans le feuillage ou dans la litière. Après quelques jours passés aux stades prépupe et pupe, les adultes émergent au début du mois de juillet. Un petit nombre d'œufs est pondu à l'automne, mais ces œufs ne survivent pas à l'hiver (Harcourt *et al.*, 1974).

### SEUIL ÉCONOMIQUE

Presque partout en Amérique du Nord, les recommandations concernant les traitements d'insecticides contre le charançon sont basées sur la quantité de folioles endommagées par les jeunes larves (Cothran & Summers, 1974). Il est évident qu'un tel système de dépistage ne donne que très peu de temps aux producteurs pour réagir. Harcourt & Guppy (1976) ont donc pris le seuil économique de Wilson (1973) de trois larves par tige et, en calculant la relation entre la ponte sur la plante (un tiers) et dans la litière (deux tiers), de même que la mortalité des œufs, ont déterminé un seuil économique de 0,7 œuf par tige. Ce seuil a été incorporé dans un système d'échantillonnage séquentiel (Harcourt & Guppy, 1976). Le système a été adopté en Ontario à cause de la facilité avec laquelle les œufs dans les tiges (et pas dans la litière) peuvent être dénombrés et surtout parce qu'il laisse le temps aux producteurs de réagir avant que le charançon n'endommage leurs récoltes.

### LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS ET LA LUTTE BIOLOGIQUE

Comme dans le cas de la mineuse virgule, la lutte biologique classique a été adoptée contre le

charançon tôt après son arrivée. Treize espèces de parasitoïdes exotiques ont été libérés par la *United States Department of Agriculture* aux États-Unis en 1957 et plusieurs de ces espèces ont réussi à s'établir (Abu & Ellis, 1976). Six de ces treize espèces, *Bathyplectes anurus* (Thomson), *B. curculionis* (Thomson), *B. stenostigma* (Thomson), *Microctonus aethiopoulos* Loan, *M. colesi* Drea, et *Tetrastichus incertus* (Ratzeburg) ont été libéré en Ontario en 1970 et 1971 (Williamson, 1971, 1972). Tous ces parasitoïdes, à l'exception de *B. stenostigma*, se sont établis (Abu & Ellis, 1976; Dysart & Day, 1976; Harcourt & Guppy, 1984). En plus, un parasitoïde des œufs qui n'a été introduit qu'aux États-Unis, *Patasson*

*luna* (Girault), s'est dispersé avec son hôte jusqu'en Ontario.

Une table de mortalité compilée entre les années 1972 et 1976 a démontré que les parasitoïdes ont causé des taux de mortalités inférieurs à 10 % mais qu'un champignon, *Entomophthora phytonomi* Arthur, découvert par Harcourt *et al.* (1974), a détruit 83 % des larves actives, 16 % des pré-pupes dans les cocons, et 11 % des pupes (Harcourt *et al.*, 1977). Ce champignon a été identifié comme le facteur-clé (*sensu* Mott, 1967) dans le déclin de *H. postica* à travers l'ensemble de l'Ontario. Bien que la proportion de charançon tuée par le pathogène ait varié en fonction de la densité

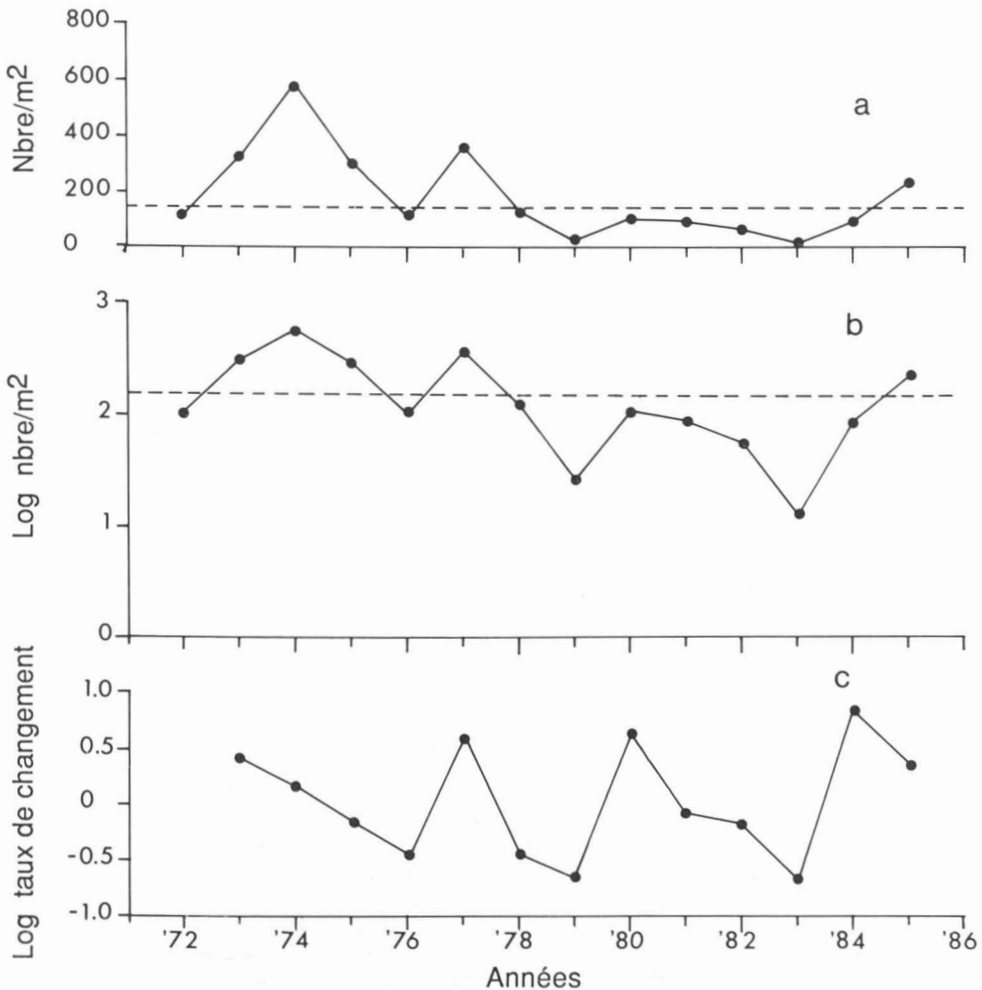


Figure 1. Abondance des larves de *H. postica* dans la région de Quinte (Ontario) pendant 14 ans (a) (tiré de Harcourt, 1985). Ces données ont été transformées en logarithme (b) afin de mieux montrer le changement dans l'abondance des larves chaque année (c). La ligne pointillée indique le seuil économique selon Harcourt (1985).

de l'hôte, l'action du pathogène n'était pas complètement compensatoire. En conséquence, *E. phthonomi* a causé l'oscillation des populations de *H. postica* autour du seuil économique.

Deux espèces de parasitoïdes, *M. aethiopoïdes* and *M. colesi* Drea, introduites en Ontario, ne se sont pas établies en grand nombre jusqu'à la fin des années 70. *Microctonus aethiopoïdes*, qui attaque les adultes de *H. postica* au printemps et en été, et *M. colesi*, qui attaque les larves du charançon en juin, ont réduit la survie de leurs hôtes de 50 % (Harcourt et al., 1984). L'action combinée des deux parasitoïdes et du pathogène a maintenu l'abondance du charançon au-dessous du seuil économique entre 1978 et 1982 (Harcourt et al. 1984) (fig. 1).

Le plus grand problème associé à la lutte biologique contre le charançon est le fait que le champignon est dépendant des facteurs climatiques. Pendant les années très pluvieuses, le champignon peut causer une très forte mortalité du charançon, mais il est inefficace pendant les années sèches. Ces deux réactions extrêmes peuvent rendre instables les populations de *H. postica* qui maintiennent la même abondance seulement lorsque le taux de survie reste près de 3 % (Harcourt, 1985). Des données provenant des tables de mortalité de Harcourt et de ses collaborateurs illustrent ce phénomène (fig. 2). Les données sont présentées pour la valeur de  $K$  (Varley & Gradwell, 1960), un indice de la mortalité totale:  $K = -\log$  du taux de survie intra-génération  $= k_1 + k_2 + k_3 + k_4 + k_5 + k_6$ . Les valeurs de  $k_1$  à  $k_6$  sont les suivantes:  $k_1 = -\log$  du taux de survie au stade œuf (influencé par l'infertilité et le parasitisme);  $k_2 = -\log$  du taux de survie des larves pendant l'établissement sur la plante-hôte;  $k_3 = -\log$  du taux de survie des larves établies (influencé par le champignon);  $k_4 = -\log$  du taux de survie des prépuces (influencé par le champignon);  $k_5 = -\log$  du taux de survie des pupes (influencé par le champignon et le parasitisme); et  $k_6 = -\log$  du taux de survie des adultes (influencé par la parasitisme).

Par exemple, la croissance des populations de charançon en 1977 est reliée à l'inefficacité du champignon ( $k_3$ ) en 1976, lorsque le printemps était très sec, ce qui a résulté dans un taux de survie bien supérieur à 3 % ( $K = 1,52$ ). L'augmentation des populations au-dessus du seuil économique en 1985 est probablement due à une très forte mortalité des larves (97 % comparé à 85 %, la moyenne à long terme), causée par le pathogène en 1982, lors de pluies abondantes en mai et juin. Les populations à basse densité ont donc pu échapper à leurs ennemis naturels en 1983 et 1984 et par conséquent, les populations

du charançon ont dépassé le seuil économique en 1985 (Harcourt, 1985). La similarité entre  $k_3$  et  $K$  indique que le champignon était le facteur-clé influençant les populations du charançon entre 1972 et 1985. Toutefois, une partie de  $K$  est aussi expliquée par l'effet du champignon sur les prépuces ( $k_4$ ) et l'effet des parasitoïdes sur les adultes ( $k_6$ ). Le champignon et les parasitoïdes euphorines, *M. aethiopoïdes* en particulier, ont réduit le taux de survie à 2,4 % à la fin de 1985, ce qui a réduit la population au-dessous du seuil économique dans la plus grande partie de l'Ontario en 1986 (Harcourt, comm. pers.).

Depuis 1978, alors que *M. colesi* et *M. aethiopoïdes* sont devenus bien établis, les observations indiquent que l'action du champignon et des parasitoïdes devrait, la plupart du temps, garder les populations de charançon au-dessous du seuil économique (fig. 1a). Toutefois, si les producteurs veulent être protégés lorsque les populations de *H. postica* atteignent des niveaux dommageables, un système d'avertissement est nécessaire. Les études de la dynamique des populations de *H. postica* ont permis la mise en place d'un système de dépistage (Yee & Harcourt, 1983), qui a été utilisé avec succès dans un système de lutte intégrée (Harcourt et al., 1986) pour prédire la rentabilité des mesures de contrôle (K. Bereza, pers. comm.). Les producteurs agricoles qui ont participé en 1985 au programme de lutte intégrée ont subi des pertes inférieures à 10 % alors que la plupart des autres producteurs ont perdu la moitié de leur première récolte (Harcourt, 1985). Les participants au programme de lutte intégrée avaient pour tactique l'utilisation d'insecticides combinée à la coupe hâtive.

En ce moment les populations du charançon sont basses et la nécessité du système de dépistage est remise en question. Afin de mieux voir l'effet du champignon et des euphorines sur l'abondance du charançon, j'ai transformé les données sur l'abondance (fig. 1a) en logarithme (fig. 1, b et c). Une telle transformation montre que l'abondance des populations du charançon suit un patron cyclique de trois à cinq ans et que ce cycle n'a pas été influencé par l'établissement des euphorines. Les parasitoïdes euphorines ont donc diminué le pic de densité des populations, mais ils n'ont pas affecté la durée des cycles, qui est influencée par les facteurs climatiques et la densité du charançon. Cependant, deux cycles ont eu lieu depuis 1978 et les parasitoïdes ont gardé les populations du charançon au-dessous du seuil économique dans une seule des deux situations. Cette analyse suggère que les populations du charançon s'accroissent de façon significative tous les trois à cinq ans et que les densités de ces populations peuvent dépasser le seuil économique. Il apparaît

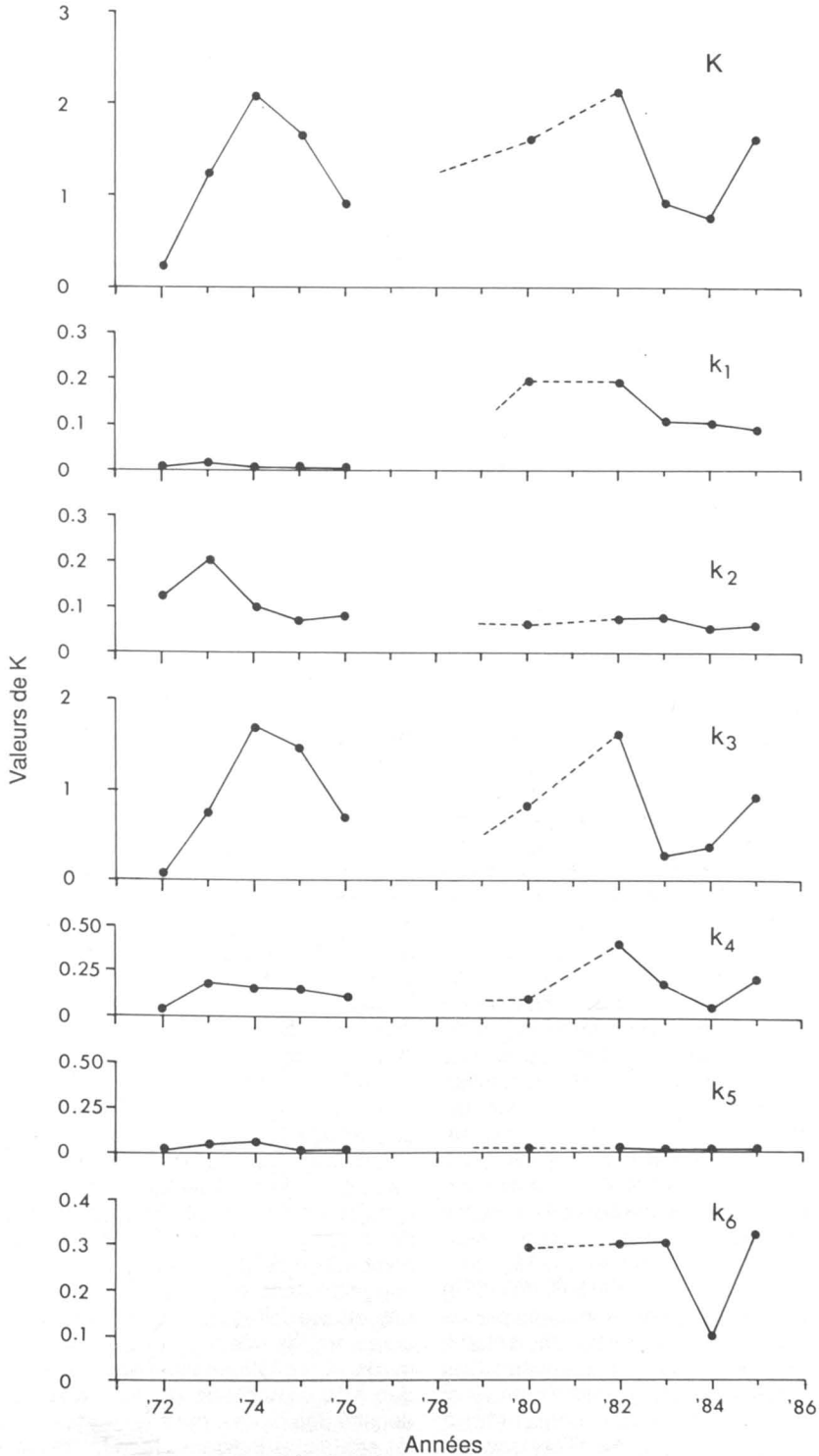


Figure 2. Fluctuations de la mortalité totale (K) et de la mortalité aux différents stades de développement (k1-k6) chez *H. postica* près de Quinte (Ontario) de 1972 à 1985 (données tirées de Harcourt *et al.*, 1977, 1984 et Harcourt, 1985). Voir texte pour signification des symboles K et k1-k6.

donc nécessaire de garder un système de dépistage en place pour que le programme de lutte intégrée demeure efficace.

### La mineuse virgule de la luzerne

#### PROBLÉMATIQUE

*Agromyza frontella* a été trouvée pour la première fois en Amérique du Nord au Massachusetts en 1968 (Miller & Jenson, 1970), où les populations se sont rapidement accrues. Originaire d'Eurasie, la mineuse virgule de la luzerne (désignée sous le nom de mineuse dans le reste du texte) a agrandi son aire de répartition jusqu'en Ontario, au Québec et dans les Provinces Maritimes pendant les années 70 (Harcourt, 1973; Thompson, 1974; Guppy, 1981; Quiring & McNeil, 1984a,b). Pour se nourrir, les femelles perforent les folioles de la plante avec leur ovipositeur puis elles imbibent la sève ainsi libérée (McNeil & Quiring, 1983). Le dommage est surtout causé par les larves qui minent le mésophylle et le parenchyme des folioles avant de tomber au sol où elles pupent (Hendrickson & Barth, 1978). *Agromyza frontella* maximise le nombre de folioles attaquées, et donc le dommage. La mineuse distingue et évite de pondre dans les folioles contenant une phéromone de marquage émise par les femelles après la ponte (McNeil & Quiring, 1983; Quiring & McNeil, 1984c), les trous d'alimentation, les larves au deuxième ou troisième (et dernier) stade ou les mines vides (Quiring & McNeil, 1987). Il y a trois générations par année en Ontario et deux à trois générations par année au Québec (Quiring & McNeil, 1984a; Harcourt *et al.*, 1987).

#### SEUIL ÉCONOMIQUE

L'impact de la mineuse virgule de la luzerne sur son hôte préféré, la luzerne (Steyskal, 1972; Spencer, 1973), n'est pas bien établi. La présence des trous d'alimentation produits par les adultes et les mines creusées par les larves ont été corrélés avec la présence de *Phoma medicaginis*, un pathogène de la luzerne (Richard & Guibord, 1980). Plusieurs auteurs ont relié une diminution du contenu protéique de la plante à des densités élevées de la mineuse virgule de la luzerne (Byers & Valley, 1978; Suzuki & Thompson, 1978, 1981; Andalaro *et al.*, 1983). Hendrickson & Barth (1979) ont signalé que les folioles endommagées par les femelles ou les larves tombent prématurément plus fréquemment que les folioles non attaquées. Des dommages économiquement importants ont aussi été observés en Ontario, et Harcourt (1983) a même établi un système d'échantillonnage séquentiel basé sur un seuil économique de 30 % de folioles minées par les larves de troisième stade. Ce seuil était un peu plus haut que celui

suggéré par Byers (1977) et semblable aux seuils recommandés par Hendrickson (1981) et Fulker-son (1982).

Toutefois, plusieurs chercheurs (Byers & Valley, 1978; Thompson, 1981; MacCollom *et al.*, 1982; Daley & McNeil, 1987) n'ont pas observé de différences de rendement entre les parcelles protégées par des insecticides et les parcelles témoins non protégées. Il est probable que la racine de la luzerne, qui peut mesurer 9 m, compense généralement pour le tissu enlevé par la mineuse. Si c'est le cas, des densités élevées d'*A. frontella* pourraient réduire les réserves de leur plante-hôte et diminuer sa résistance au gel. Le résultat serait une réduction dans la longévité des champs de luzerne (Daley & McNeil, 1987). Harper & Freyman (1979) ont démontré que les infestations du puceron du pois, *Acyrtosiphon pisum* (Harr.), peuvent réduire la tolérance au gel de la luzerne et la longévité des champs. Malheureusement, aucune donnée concernant l'effet de la mineuse sur la longévité de sa plante-hôte n'est disponible.

#### LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS ET LA LUTTE BIOLOGIQUE

Afin de déterminer les facteurs influençant la dynamique des populations d'*A. frontella*, des études spécifiques sur la compétition, la prédation et la parasitisme ont été poursuivies en Ontario et au Québec tôt après l'arrivée de l'insecte. La recherche dans ces deux provinces a aussi permis la mise au point de tables de mortalité.

Le facteur-clé dans la dynamique des populations d'*A. frontella* pendant la période de colonisation a été la mortalité larvaire, qui expliquait 87 % de la variation de K (Harcourt *et al.*, 1987). La mortalité des larves était due à la compétition intraspécifique et à la prédation. Les larves de premier et deuxième stades sont cannibales et subissent donc une compétition du type interférence (*sensu* Miller, 1967). Les larves de troisième stade sont moins agressives et subissent une compétition de type exploitation (Quiring & McNeil, 1984a,d,e). Quiring & McNeil (1984a) ont démontré que la mortalité due à ces deux types de compétition intraspécifique augmente en fonction de la densité des larves et ont suggéré que la compétition serait le facteur de mortalité le plus important dans les populations de haute densité. Les études faites par Harcourt *et al.* (1987), incorporant les données de plus de 40 tables de mortalité, appuient cette hypothèse: la mortalité due à la compétition est liée positivement à la densité des larves, mais la mortalité causée par les prédateurs indigènes [des Miridae et Nabidae, surtout *Nabis americanoferus* Carayon (Guppy, 1986)] est liée de façon négative à la densité larvaire. Ensemble, la compétition et la prédation

causent une mortalité de 32 à 96 % des larves (Quiring & McNeil, 1984a; Harcourt *et al.*, 1987) pendant la période de colonisation. Les prédateurs indigènes seraient donc utiles dans le contrôle de la mineuse virgule de la luzerne seulement lorsque la densité de la mineuse est basse. Les parasitoïdes indigènes ne causent qu'un faible taux de mortalité chez *A. frontella* (Harcourt & Guppy, 1977; Guppy *et al.*, 1984; Coote & Ellis, 1986a,b), probablement à cause d'un manque de synchronisme entre les parasitoïdes et l'hôte (Hendrickson & Barth, 1979; Coote & Ellis, 1986a).

Les densités de la mineuse virgule restent basses en Europe et l'insecte n'y cause pas de dommages d'importance économique, probablement à cause d'un taux de parasitisme de 70 à 90 % des immatures (Dureseau & Jeandel, 1977). Le *Beneficial Insects Research Laboratory*, (Newark, Delaware) du *United States Department of Agriculture* a donc importé 14 espèces de parasitoïdes d'Europe aux États-Unis entre 1974 et 1978 (Hendrickson & Barth, 1979). Deux de ces parasitoïdes, *Dacnusa dryas* (Nixon) (Hymenoptera: Braconidae) et *Chrysocharis punctifacies* Delucchi (Hymenoptera: Eulophidae), se sont établis au Delaware et ont subséquemment été libérés ailleurs, y compris dans l'est du Canada (Guppy *et al.*, 1984). En 1985, *D. dryas* était établi en Ontario (Harcourt *et al.*, 1986) et au Québec (Quiring, obs. inéd.).

Trente tables de mortalité compilées en Ontario de 1982 à 1985 ont documenté l'effet de *D. dryas* sur l'abondance des populations d'*A. frontella* (Harcourt *et al.*, 1988). Trois ans après l'introduction de *D. dryas*, les populations d'*A. frontella* étaient 50 fois plus basses qu'avant l'introduction. Le parasitoïde a été le facteur le plus important dans cette diminution et a remplacé la compétition comme facteur-clé dans la dynamique des populations de la mineuse; la compétition intraspécifique était le facteur le plus important après la parasitisme. Une diminution similaire dans l'abondance d'*A. frontella* après l'introduction de *D. dryas* a été observée aux États-Unis (Hendrickson & Plummer, 1983). Le succès de *D. dryas* a été attribué à sa haute capacité de dispersion, son degré élevé de spécificité vis-à-vis de l'hôte et sa synchronisation avec l'hôte.

Les populations de la mineuse sont restées basses en Ontario jusqu'à présent (Bereza et Harcourt, comm. pers.). On peut toutefois se demander si les populations de la mineuse ne peuvent pas échapper au contrôle des ennemis naturels et atteindre des densités dommageables. Je pense que les chances d'une telle remontée sont minimales, si les insecticides ne sont pas utilisés. Premièrement, et contrairement à la situation

avec le charançon, le principal facteur influençant l'abondance de la mineuse, *D. dryas*, n'est pas affecté de façon significative par les facteurs climatiques dans l'est du Canada. Deuxièmement, la probabilité que les populations de la mineuse augmentent est faible parce que *D. dryas* et les prédateurs sont efficaces même aux basses densités de leur hôte. Troisièmement, même si les populations de la mineuse s'accroissaient, la réponse numérique (et probablement fonctionnelle) (*sensu* Holling, 1959) de *D. dryas* serait telle qu'elle entraînerait très rapidement une diminution des densités des populations de mineuses. Finalement, les populations de la mineuse sont restées basses partout où *D. dryas* est établi.

L'introduction du charançon *Otiorhynchus ligustici*, est la plus grande source potentielle de problèmes pour les producteurs de luzerne à l'heure actuelle (Guppy et Harcourt, comm. pers.).

### Les chrysomèles du maïs

Les chrysomèles du maïs, *Diabrotica virgifera virgifera* et *D. barberi*, sont les insectes les plus nuisibles pour la culture du maïs fourrager en Ontario. Les femelles des deux espèces pondent leurs œufs pendant l'été dans le sol, où ils passent l'hiver en diapause. Après l'éclosion des œufs au printemps, les larves se déplacent dans un rayon d'un mètre à la recherche d'une plante hôte. Les larves passent par trois stades de développement dans les racines de la plante-hôte puis pupent dans le sol. Les plantes qui ont subi beaucoup de dommages deviennent plus fragiles et souvent tombent ou se cassent sous l'action des vents. Les épis de ces plantes sont perdus parce qu'ils ne sont pas récoltés par la moissonneuse. La rotation du maïs avec le blé d'hiver ou la fève soya permet de réduire les dégâts des chrysomèles à un niveau économique peu important. Les larves de chrysomèles ne peuvent pas se développer sur le blé d'hiver ou sur la fève soya et ne peuvent pas se déplacer suffisamment pour trouver un plant de maïs dans un autre champ. L'incapacité de nombreux producteurs à faire la rotation de leur champ oblige à développer d'autres méthodes de contrôle.

### ÉTABLISSEMENT DES SEUILS ÉCONOMIQUES

En dépit de nombreuses études où les chercheurs ont corrélé l'abondance des adultes (*v.g.* Musick *et al.*, 1980; Foster *et al.*, 1982; Godfrey & Turpin, 1983; Hein & Tollefson, 1985; Stamm *et al.*, 1985) ou des œufs (*v.g.* Sutter & Branson, 1980; Fisher, 1985) aux pertes de rendement ou aux dommages subis par le maïs, aucun seuil économique fiable n'a encore été déterminé pour *D. virgifera virgifera* ou *D. barberi*. Par exemple,

une étude indique qu'une population de plus de 1000 œufs de chrysomèle par plante est nécessaire pour diminuer le rendement du maïs (Chiang *et al.*, 1980), alors qu'une autre constate une réduction significative avec seulement 100 œufs par plante (Branson *et al.*, 1980). Cette lacune est le résultat de vingt années de recherche appliquée pendant lesquelles on a essayé de trouver une corrélation entre la densité des chrysomèles du maïs et le rendement de leur plante-hôte sans chercher à connaître les causes du problème. En effet, la plupart des études précédentes ont traité la relation plante-hôte comme une boîte noire. On ne sait même pas quels tissus sont mangés par les larves des chrysomèles du maïs. Il n'est donc pas surprenant qu'on n'ait pas établi de relation entre la quantité des différents tissus mangés par les chrysomèles du maïs et l'effet de ces dernières sur la plante-hôte, ni de relation entre la densité des larves de chrysomèles et la quantité de maïs détruite.

Même si la relation entre la population de larves et les dommages subis par la plante-hôte était établie, on ne serait toujours pas en mesure de prédire le dommage associé à une certaine densité d'œufs ou d'adultes, les seuls stades facilement échantillonnés. Il est impossible de prédire l'abondance des larves sur la base du nombre d'adultes ou d'œufs si on ne connaît pas l'effet des facteurs influençant la dynamique des populations de chrysomèles aux autres stades de développement. Plusieurs projets sont en cours à Agriculture Canada (G. Whitfield, comm. pers.) et aux universités de Guelph (C. Ellis, comm. pers.) et McGill (W. Yule, comm. pers.) pour essayer d'établir des seuils économiques fiables pour diverses situations. La réussite du programme de lutte intégrée contre les chrysomèles amorcé en Ontario dépendra, en grande partie, des résultats de ces études.

#### DÉVELOPPEMENT DE MÉTHODES DE CONTRÔLE

L'impact économique des chrysomèles du maïs a beaucoup stimulé la recherche sur leur contrôle. Dans les champs en deuxième année de production, l'application d'insecticides granulaires au moment de la semence est encore la méthode de contrôle la plus répandue en Ontario. L'efficacité de ce traitement est variable (Quiring, obs. inéd.; K. Bereza, comm. pers.) et reflète les résultats des études expérimentales (Chio & Metcalf, 1979; Ball & Su, 1979; Smith, 1981; Gorder *et al.*, 1982; Sutter, 1982; Harris *et al.*, 1984; Lew & Sutter, 1985).

L'effet des ennemis naturels sur les populations des chrysomèles est mal connu et l'importance de la lutte biologique reste donc à évaluer. Chiang (1970) a constaté une forte mortalité des œufs due

à la prédation par les mites et Kirk (1981) a trouvé que les plants de maïs en présence de colonies de *Lasius neoniger* Emery possèdent 80 % moins de larves de chrysomèles. Toutefois, Ballard & Mayo (1979) ont rapporté que les travailleuses de *L. neoniger* ne consomment pas les œufs de *D. virgifera virgifera*. Aucune autre étude n'a examiné ce phénomène plus en détail. Un examen des facteurs qui influencent la survie des œufs pourrait être aussi utile pour la détermination des méthodes de contrôle biologique, que pour la détermination d'un seuil économique. Le taux de mortalité causée par les ennemis naturels est probablement assez bas aux stades larvaires. Aucun parasite n'a été retrouvé dans un échantillon de plus de 1000 larves que j'ai prélevées au sud de l'Ontario.

Le carouge à épaulettes, *Agelaius phoeniceus* L., mange les adultes de *D. barberi* (Bollinger & Caslick, 1985), mais la réduction des dommages amenée par la prédation des chrysomèles (Bollinger & Caslick, 1984) compense rarement pour les dommages au maïs causés par ces oiseaux.

Depuis dix ans, les études sur le contrôle des populations adultes se sont concentrées sur l'utilisation de substances volatiles émises par des plantes-hôtes (kairomones) (Metcalf *et al.*, 1980; Shaw *et al.*, 1984; Fielding & Ruesink, 1985; Metcalf *et al.*, 1987) et de phéromones sexuelles (Guss *et al.*, 1982; Johnson *et al.*, 1985). Ces études sont de trois types: (1) interruption de l'accouplement par l'inondation des champs avec la phéromone sexuelle; (2) élimination des mâles par l'utilisation de pièges ou de *chips* Hercon™ contenant la phéromone sexuelle et un insecticide; et (3) élimination des mâles et des femelles en utilisant des pièges contenant des substances volatiles provenant de la plante-hôte, la phéromone et un insecticide. La probabilité que les deux dernières méthodes diminuent le nombre de femelles qui s'accouplent augmente si les mâles émergent longtemps avant les femelles et répondent à la phéromone dès l'émergence, si les femelles ne s'accouplent pas à l'émergence mais ont une période de pré-accouplement, si les femelles doivent s'accoupler plusieurs fois afin de fertiliser tous leurs œufs et si les mâles ne peuvent pas s'accoupler très souvent.

Les travaux déjà publiés sur le sujet indiquent que les mâles de *D. virgifera virgifera* émergent avant les femelles (Kuhlman *et al.*, 1970; Bergman & Turpin, 1986), que les femelles s'accouplent un jour après l'émergence (Lew & Ball, 1979), qu'elles ne s'accouplent habituellement qu'une seule fois (Hill, 1975), et que les mâles s'accouplent environ huit fois (Branson *et al.*, 1977). Toutefois, mes études sur le terrain ont démontré qu'au moins

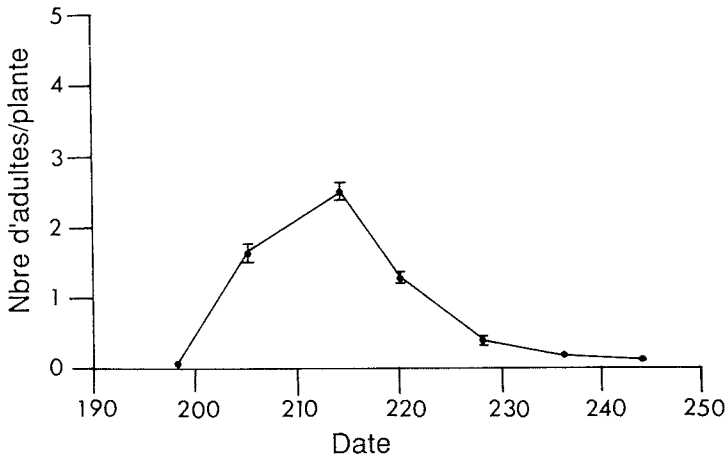


Figure 3. L'abondance des adultes de *D. barberi* dans un champ de maïs fourrager pendant l'été 1986 à Harrow (Ontario). Date selon le calendrier julien.

dans le sud-ouest de l'Ontario plus de 80 % des mâles émergent après le début de l'émergence des femelles, que la plupart des femelles s'accouplent le jour même de leur émergence et que les mâles s'accouplent environ 13 fois. Ces résultats indiquent que plus de 90 % de tous les mâles doivent être éliminés avant qu'ils puissent s'accoupler si on veut diminuer la proportion de femelles accouplées. Cette exigence serait très difficile à satisfaire.

Pendant l'été 1985, j'ai évalué la possibilité de réduire une population de mâles de *D. barberi* à Harrow (Ontario) en utilisant les pièges à phéromones et les kairomones. Un section de 220 m × 55 m d'un champ de maïs fourrager a été divisée en 16 parcelles selon un carré latin et un piège Lindgren (Pherotech) a été suspendu au niveau de l'épi au milieu de chaque parcelle. De cette façon, chaque piège était séparé par 60 m des autres pièges dans la même rangée et par plus de 17 m des pièges dans les autres rangées. La moitié des pièges contenaient un mélange racémique de 8-méthyl-2-decanol propanoate, une phéromone qui attire *D. virgifera virgifera* et *D. barberi* (Guss *et al.*, 1982). Les autres pièges étaient vides ou ne contenaient que des morceaux de concombre. Tous les pièges avaient été traités par l'insecticide Furadan pour tuer les coléoptères atterrissant sur le piège parce qu'attirés par la phéromone. Les pièges avec la phéromone ont attrapé, en moyenne, 1660,5 individus de *D. barberi* et les pièges sans phéromone 114,4 pendant la saison ( $P < 0,01$ ). Plus de 80 % des individus piégés étaient mâles. Bien que le nombre d'adultes attrapés dans les pièges avec la phéromone est significativement plus élevé que dans les pièges vides, un échantillonnage visuel de 10 plantes par

parcelle chaque semaine, indique qu'on peut trouver jusqu'à 2,5 adultes de *D. barberi* par plante au milieu de la saison (fig. 3). Le nombre total de plantes dans les huit parcelles avec les pièges à phéromone est d'environ 15 000. Si le rapport des sexes est de 50:50, il est probable que seulement 8,9 % [*i.e.*  $1660,5 / (15\ 000 \text{ plantes} \times 1,25 \text{ mâle par plante}) \times 100$ ] des mâles dans les parcelles aient été attrapés.

Même si un piège plus efficace était développé; les connaissances actuelles sur l'écologie et le comportement des chrysomèles suggèrent que les programmes de contrôle (2) et (3) mentionnés plus haut n'ont qu'une faible probabilité de réussite. Par ailleurs, ces études démontrent que les programmes basés sur le contrôle des femelles, qui habituellement ne commencent à pondre que 10 à 20 jours après leur émergence (Branson & Johnson, 1973; Hill, 1975) possèdent la plus grande probabilité de réussite.

## Conclusion

L'efficacité de la lutte intégrée en cultures de luzerne et de maïs fourrager en Ontario est très différente. En règle générale, la lutte biologique a diminué les populations de la mineuse virgule de la luzerne à un niveau où elle est économiquement peu importante et maintient les populations du charançon au-dessous du seuil économique. Les études approfondies des facteurs influençant la dynamique des populations de ces deux espèces ont fournis des estimés fiables de l'efficacité de leurs ennemis naturels. Cette information permet de prédire la taille des populations de larves à partir de la densité des œufs, donnant aux producteurs



le temps de réagir si une intervention est nécessaire. De plus, cette information indique que les interventions contre *A. frontella* ne devraient plus être nécessaires et que les populations de *H. postica* ne devraient excéder le seuil économique que tous les quatre ou huit ans.

La recherche entomologique sur l'amélioration de la protection du maïs fourrager contre *D. virgifera virgifera* et *D. barberi* n'a pas obtenu autant de succès. Aucune étude systématique, telle qu'une table de mortalité, n'a été entreprise dans l'habitat original de ces chrysomèles, le sud-ouest des États-Unis, ou dans le Midwest américain ou en Ontario, où les insectes sont devenus nuisibles, afin d'identifier et de quantifier les facteurs influençant l'abondance des populations. Le manque de connaissance des facteurs qui influencent la dynamique des populations de ces insectes et de l'effet des populations de larves sur la plante-hôte a empêché l'établissement de seuils économiques et le développement d'un système de dépistage fiable. L'absence de seuils économiques encourage une mauvaise gestion des arrosages insecticides par les producteurs. Par exemple, on estime que plus de 50 % des producteurs qui utilisent des insecticides contre les chrysomèles du maïs le font sans raison valable (Ellis, comm. pers.). Des études plus approfondies sont en cours en Ontario afin de pallier à ces lacunes. Elles devraient fournir l'information nécessaire à l'établissement d'un programme de lutte intégrée efficace contre *D. virgifera virgifera* et *D. barberi*.

### Remerciements

Je remercie K. Bereza, C. Ellis, J. Guppy et D. Harcourt pour l'accès à des données non publiées, W. Yule et G. Whitfield pour des discussions sur leurs recherches, et G. Boiteau et M. Michaud pour leurs commentaires sur une version précédente de ce manuscrit.

### Références

- ABU, J. F. & C. R. ELLIS, 1976. Biology of *Microctonus*, a parasite of the alfalfa weevil, *Hypera postica*, in Ontario. — *Envir. Ent.*, 5: 1040-1042.
- ANDALORO, J. T., T. M. PETERS & A. J. ALICANDRO, 1983. Populations dynamics of the alfalfa blotch leafminer, *Agromyza frontella*, and its influence on alfalfa yield in Massachusetts. — *Envir. Ent.*, 12: 510-514.
- ANONYME, 1988. 1987 agricultural statistics for Ontario. — Ontario Ministry of agriculture and food, Publ. no. 20, 98 p.
- BALL, H. J. & P. P. SU, 1979. Effect of sublethal dosages of carbofuran and carbaryl on fecundity and longevity of the female western corn rootworm. — *J. econ. Ent.* 72: 873-876.
- BALLARD, J. B. & Z. B. MAYO, 1979. Predatory potential of selected ant species on eggs of western corn rootworm. — *Envir. Ent.*, 8: 575-576.
- BERGMAN, M. K. & F. T. TURPIN, 1986. Phenology of field populations of corn rootworms (Coleoptera: Chrysomelidae) relative to calendar date and heat units. — *Envir. Ent.*, 15: 109-112.
- BOLLINGER, E. K. & J. W. CASLICK, 1984. Northern corn rootworm beetle densities near a red-winged blackbird roost. — *Can. J. Zool.*, 63: 502-505.
- BOLLINGER, E. K. & J. W. CASLICK, 1985. Red-winged blackbird predation on northern corn rootworm beetles in field corn. — *J. appl. Ecol.*, 22: 39-48.
- BRANSON, T. F. & R. D. JOHNSON, 1973. Adult western corn rootworms: oviposition, fecundity, and longevity in the laboratory. — *J. econ. Ent.*, 66: 417-418.
- BRANSON, T. F., P. L. GUSS & J. J. JACKSON, 1977. Mating frequency of the western corn rootworm. — *Ann. ent. Soc. Am.*, 70: 506-508.
- BRANSON, T. F., G. R. SUTTER & J. R. FISHER, 1980. Plant response to stress induced by artificial infestations of western corn rootworm. — *Envir. Ent.*, 9: 253-257.
- BYERS, R. A., 1977. Loss in protein yield caused by the alfalfa blotch leafminer. — Pages 35-38 in G. MacCollom (ed.). *Proc. 14th N.E. Alfalfa Insects Conf. Univ. of Vermont, Burlington*, 38 p.
- BYERS, R. A. & K. VALLEY, 1978. An economic injury level for the alfalfa blotch leafminer. — Pages 40-43 in M. C. Wilson (ed.). *Proc. 15th Annu. N. E. Inv. Alfalfa Insects Conf. Purdue Univ., W. Lafayette, Ind.*, Oct. 17-18, 1978, 63 p.
- CHIANG, H. C., 1970. Effects of manure applications and mite predation on corn rootworm populations in Minnesota. — *J. econ. Ent.*, 63: 934-936.
- CHIANG, H. C., L. K. FRENCH & D. E. RASMUSSEN, 1980. Quantitative relationship between western corn rootworm population and corn yield. — *J. econ. Ent.*, 73: 665-666.
- CHIO, H. & R. L. METCALF, 1979. Detoxification mechanisms for aldrin, carbofuran, fonofos, phorate, and terbufos in four species of diabroticites. — *J. econ. Ent.*, 5: 732-738.
- COOTE, L. D. & C. R. ELLIS, 1986a. Parasites of the alfalfa blotch leafminer, *Agromyza frontella* (Diptera: Agromyzidae), near Guelph, Ontario. — *Proc. ent. Soc. Ont.*, 117: 21-27.
- COOTE, L. D. & C. R. ELLIS, 1986b. *Diglyphus intermedius* (Hymenoptera: Eulophidae) an indigenous parasite of the alfalfa blotch leafminer, *Agromyza frontella* (Diptera: Agromyzidae). — *Proc. ent. Soc. Ont.*, 117: 83-85.
- COTHRAN, W. R. & C. G. SUMMERS, 1974. Visual economic thresholds and potential pesticide abuse: alfalfa weevils, an example. — *Envir. Ent.*, 3: 891-894.
- DALEY, P. F. & J. N. McNEIL, 1987. Canopy photosynthesis and dry matter partitioning of alfalfa infested by the alfalfa blotch leafminer [*Agromyza frontella* (Rondani)]. — *Can. J. Pl. Sci.*, 67: 433-443.
- DURESEAU, L., Jr. & D. JEANDEL, 1977. Alfalfa blotch leafminer (Diptera: Agromyzidae) laboratory studies

- of biology in Europe. — Proc. ent. Soc. Wash., 79: 259-265.
- DYSART, R. J. & W. H. DAY, 1976. Release and recovery of introduced parasites of the alfalfa weevil in eastern North America. — U.S. Dep. Agric., Production and Research Report no. 167, 61 p.
- EVANS, W. G., 1959. The biology and control of the alfalfa weevil in Virginia. — Bull. Va agric. Exp. Stn, no. 502, 28 p.
- FIELDING, D. J. & W. RUESINK, 1985. Varying amounts of bait influences numbers of western and northern corn rootworms (Coleoptera: Chrysomelidae) caught in cucurbitacin traps. — J. econ. Ent., 78: 1138-1144.
- FISHER, J. R., 1985. Comparison of controlled infestations of *Diabrotica virgifera virgifera* and *Diabrotica barberi* (Coleoptera: Chrysomelidae) on corn. — J. econ. Ent., 78: 1406-1408.
- FOOTE, W. H. & P. R. TIMMINS, 1981. Effects of a natural bivoltine strain of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae), on grain corn yields in southwestern Ontario, 1973-1977. — Can. Ent., 113: 585-591.
- FOSTER, R. E., J. J. TOLLEFSON & K. L. STEFFEY, 1982. Sequential sampling plans for adult acorn rootworms (Coleoptera: Chrysomelidae). — J. econ. Ent., 75: 791-793.
- FULKERSON, R. S., 1982. Alfalfa blotch leafminer effects on hay quality. — Ontario Ministry of agriculture and food, inf. for industry personal, Leaflet no. 121/620.
- GODFREY, L. D. & F. T. TURPIN, 1983. Comparison of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) adult populations and economic thresholds in first-year and continuous corn fields. — J. econ. Ent., 76: 1028-1032.
- GORDER, G. W., P. A. DAHM & J. J. TOLLEFSON, 1982. Carbofuran persistence in cornfield soils. — J. econ. Ent., 75: 637-642.
- GUPPY, J. C., 1986. Bionomics of the damsel bug, *Nabis americana* Carayon (Hemiptera: Nabidae), a predator of the alfalfa blotch leafminer (Diptera: Agromyzidae). — Can. Ent., 118: 745-751.
- GUPPY, J. C., 1981. Fionomics of the alfalfa blotch leafminer, *Agromyza frontella* (Diptera: Agromyzidae), in eastern Ontario. — Can. Ent., 113: 593-600.
- GUPPY, J. C., D. G. HARCOURT, M. O'C. GUIBORD & L. S. THOMPSON, 1984. *Agromyza frontella* (Rondani), alfalfa blotch leafminer (Diptera: Agromyzidae). — Pages 11-13 in J. J. Kelleher & M. A. Hulme (ed.). Biological control programmes against insects and weeds in Canada 1969-1980. Commonwealth agricultural Bureaux, Farnham Royal Slough, England, 410 p.
- GUSS, P. L., J. H. TUMLINSON, P. E. SONNET & A. T. PROVEAUS, 1982. Identification of a female-produced sex pheromone of the western corn rootworm. — J. chem. Ecol., 8: 545-556.
- HARCOURT, D. G., 1973. *Agromyza frontella* (Rondani) (Diptera: Agromyzidae) a pest of alfalfa new to Canada. — Ann. ent. Soc. Québ., 18: 49-51.
- HARCOURT, D. G., 1983. A sequential decision plan for management of the alfalfa blotch leafminer, *Agromyza frontella* (Diptera: Agromyzidae). — Can. Ent., 115: 1513-1518.
- HARCOURT, D. G., 1985. Resurgence of the alfalfa weevil: analysis of the 1985 outbreak. — Pages 9-20 in J. S. Boman (ed.). Proc. 22nd N. E. Alfalfa Insects Conf. Univ. of New Hampshire, Durham, 78 p.
- HARCOURT, D. G. & J. C. GUPPY, 1976. A sequential decision plan for management of the alfalfa weevil, *Hypera postica* (Coleoptera: Curculionidae). — Can. Ent., 108: 551-555.
- HARCOURT, D. G., J. C. GUPPY, D. M. MacLEOD & D. TYRRELL, 1974. The fungus *Entomophthora phytonomi* pathogenic to the alfalfa weevil, *Hypera postica*. — Can. Ent., 106: 1295-1300.
- HARCOURT, D. G. & J. C. GUPPY, 1977. Alfalfa blotch leafminer in eastern Ontario, 1977. — Can. Agric. Insect Pest Rev., 55: 25.
- HARCOURT, D. G., J. C. GUPPY & M. R. BINNS, 1977. The analysis of intragenerational change in eastern Ontario populations of the alfalfa weevil, *Hypera postica* (Coleoptera: Curculionidae). — Can. Ent., 109: 1521-1534.
- HARCOURT, D. G., J. C. GUPPY & M. R. BINNS, 1984. Analysis of numerical change in subeconomic populations of the alfalfa weevil, *Hypera postica* (Coleoptera: Curculionidae), in eastern Ontario. — Envir. Ent., 13: 1627-1633.
- HARCOURT, D. G. & J. C. GUPPY, 1984. *Hypera postica* (Gylléhal), alfalfa weevil (Coleoptera: Curculionidae). — Pages 41-43 in J. Kelleher & M. A. Hulme (ed.). Biological control programmes against insects and weeds in Canada 1969-1980. Commonwealth agricultural Bureaux, Farnham Royal Slough, England, 410 p.
- HARCOURT, D. G., J. M. YEE & F. MELOCHE, 1986. A computer-based management system for alfalfa pests in Ontario. — Proc. ent. Soc. Ont., 117: 73-77.
- HARCOURT, D. G., J. C. GUPPY, J. DROLET & J. N. McNEIL, 1987. Population dynamics of alfalfa blotch leafminer, *Agromyza frontella* (Diptera: Agromyzidae), in eastern Ontario: analysis of numerical change during the colonization phase. — Envir. Ent., 16: 145-153.
- HARCOURT, D. G., J. C. GUPPY & F. MELOCHE, 1988. Population dynamics of the alfalfa blotch leafminer, *Agromyza frontella* (Diptera: Agromyzidae), in eastern Ontario: impact of the exotic parasite *Dacnusa dryas* (Hymenoptera: Braconidae). — Envir. Ent., 17: 337-343.
- HARE, F. K. & M. K. THOMAS, 1974. Climate Canada. — Wiley Publishers of Canada Limited, Toronto, 256 p.
- HARPER, A. M. & S. FREYMAN, 1979. Effect of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae), on cold-hardiness of alfalfa. — Can. Ent., 111: 635-636.
- HARRIS, C. R., R. A. CHAPMAN, C. HARRIS & C. M. TU, 1984. Biodegradation of pesticides in soil: rapid induction of carbamate degrading factors after carbofuran treatment. — J. envir. Sci. Hlth, B19: 1-11.
- HEIN, G. L. & J. J. TOLLEFSON, 1985. Use of the pherocon AM trap as a scouting tool for predicting damage by corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) larvae. — J. econ. Ent., 78: 200-203.

- HENDRICKSON, R. M., 1981. Biological control of alfalfa blotch leafminer in Delaware. — Page 8 in J. E. Weaver (ed.). Proc. 18th N. E. Alfalfa Insects Conf. Univ. of West Virginia, Morgantown, 60 p.
- HENDRICKSON, R. M. & S. E. BARTH, 1978. Biology of the alfalfa blotch leafminer. — Ann. ent. Soc. Am., 71: 295-298.
- HENDRICKSON, R. M. & S. E. BARTH, 1979. Effectiveness of native parasites against *Agromyza frontella* (Rondani) (Diptera: Agromyzidae), an introduced pest of alfalfa. — Proc. N.Y. ent. Soc., 87: 85-90.
- HENDRICKSON, R. M., & J. A. PLUMMER, 1983. Biological control of alfalfa blotch leafminer (Diptera: Agromyzidae) in Delaware. — J. econ. Ent., 76: 757-761.
- HOLLING, C. S., 1959. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. — Can. Ent., 91: 293-320.
- HILL, R. E., 1975. Mating, oviposition patterns, fecundity and longevity of the western corn rootworm. — J. econ. Ent., 68: 311-315.
- JOHNSON, T. B., D. R. RAEMISCH, A. S. LAS & F. T. TURPIN, 1985. Response of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) adults to several semiochemicals in cornfields. — J. econ. Ent., 78: 85-88.
- KIRK, V. M., 1981. Corn rootworm: population reduction associated with the ant, *Lasius neoniger*. — Envir. Ent., 10: 966-967.
- KUHLMAN, D. E., W. L. HOWE & W. H. LUCHMANN, 1970. Development of immature stages of the western corn rootworm at varied temperatures. — Proc. N. cent. Brch Am. Ass. econ. Ent., 25: 93-96.
- LEW, A. C. & H. J. BALL, 1979. The mating behavior of the western corn rootworm *Diabrotica virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae). — Ann. ent. Soc. Am., 72: 391-393.
- LEW, A. C. & G. R. SUTTER, 1985. Toxicity of insecticides to northern corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) larvae. — J. Kans. ent. Soc., 58: 547-549.
- MacCOLLUM, G. B., G. L. BAUMANN, N. L. GILROY & J. G. WELCH, 1982. Alfalfa blotch leafminer, *Agromyza frontella* (Diptera: Agromyzidae), effects on alfalfa in Vermont. — Can. Ent., 114: 673-680.
- MacLACHLAN, D. S., 1967. First report of the alfalfa weevil in eastern Canada: Ontario. — Co-op. econ. Insect Rep., 17: 524.
- McNEIL, J. N. & D. T. QUIRING, 1983. Evidence of an oviposition-detering pheromone in the alfalfa blotch leafminer *Agromyza frontella* (Rond.) (Diptera: Agromyzidae). — Envir. Ent., 12: 990-992.
- METCALF, R. L., R. A. METCALF & A. M. RHODES, 1980. Cucurbitacins as kairomones for diabroticite beetles. — Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A., 77: 3769-3772.
- METCALF, R. L., J. E. FERGUSON, R. LAMPMAN & J. F. ANDERSEN, 1987. Dry cucurbitacin-containing baits for controlling diabroticite beetles (Coleoptera: Chrysomelidae). — J. econ. Ent., 80: 870-875.
- MILLER, R. S., 1967. Pattern and process in competition. — Adv. ecol. Res., 41: 74.
- MILLER, D. E. & G. L. JENSEN, 1970. Agromyzid alfalfa leafminers and their parasites in Massachusetts. — J. econ. Ent., 63: 1337-1338.
- MOTT, D. G., 1967. The analysis of determinations in population systems. — Pages 179-194 in K. E. F. Watt (ed.). Systems analysis in ecology. Academic Press, New York, 276 p.
- MUSICK, G. J., H. C. CHIANG, W. H. LUCKMANN, Z. B. MAYO & F. T. TURPIN, 1980. Impact of planting dates of field corn on beetle emergence and damage by the western and the northern corn rootworms in the corn belt. — Ann. ent. Soc. Am., 73: 207-215.
- QUIRING, D. T. & J. N. McNEIL, 1984a. Exploitation and interference intraspecific larval competition in the dipteran leaf miner, *Agromyza frontella* (Rondani). — Can. J. Zool., 62: 421-427.
- QUIRING, D. T. & J. N. McNEIL, 1984b. Adult-larval intraspecific competition in *Agromyza frontella* (Diptera: Agromyzidae). — Can. Ent., 116: 1385-1391.
- QUIRING, D. T. & J. N. McNEIL, 1984c. Intraspecific larval competition reduces efficacy of oviposition-detering pheromone in alfalfa blotch leafminer, *Agromyza frontella* (Diptera: Agromyzidae). — Envir. Ent., 13: 675-678.
- QUIRING, D. T. & J. N. McNEIL, 1984d. Intraspecific competition between different aged larvae of *Agromyza frontella* (Rondani) (Diptera: Agromyzidae): advantages of an oviposition-detering pheromone. — Can. J. Zool., 62: 2192-2196.
- QUIRING, D. T. & J. N. McNEIL, 1984e. Effect of larval cannibalism on the development and reproductive performance of *Agromyza frontella* (Rondani) (Diptera: Agromyzidae). — Ann. ent. Soc. Am., 78: 429-432.
- QUIRING, D. T. & J. N. McNEIL, 1987. Foraging behavior of a dipteran leaf miner on exploited and unexploited hosts. — Oecologia, 73: 7-15.
- QUIRING, D. T. & P. R. TIMMINS, 1988. Predation by American crows reduces overwintering European corn borer populations in southwestern Ontario. — Can. J. Zool., 66: 2143-2145.
- RICHARD, C. & M. O'C. GUIBORD, 1980. Relationship of alfalfa blotch leafminer with spring black stem. — Can. J. Pl. Sci., 60: 265-266.
- SHAW, J. T., W. G. RUESINK, S. P. BRIGGS & W. H. LUCKMANN, 1984. Monitoring populations of corn rootworm beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) with a trap baited with cucurbitacins. — J. econ. Ent., 77: 1495-1499.
- SMITH, B. C., 1981. Effect of soil applications of carbofuran on egg populations of the northern corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). — Can. Ent., 113: 73.
- SPENCER, K. A., 1973. Agromyzidae (Diptera) of economic importance. — Page 85 in E. Schimitschek (ed.). Series Entomol., vol. 9. W. Junk, The Hague, 418 p.
- STAMM, D. E., Z. B. MAYO, J. B. CAMPBELL, J. F. WITKOWSKI, L. W. ANDERSEN & R. KOZUB, 1985. Western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) beetle counts as a mean of making larval control

- recommendation in Nebraska. — J. econ. Ent., 78: 794-798.
- STEYSKAL, G. C., 1972. The taxonomy of the alfalfa blotch leafminer, *Agromyza frontella* (Rondani). — Co-op. econ. Insect Rep., 22: 134-137.
- SUTTER, G. R. & T. F. BRANSON, 1980. A procedure for artificially infesting field plots with corn rootworm eggs. — J. econ. Ent., 73: 135-237.
- SUTTER, G. R., 1982 Comparative toxicity of insecticides for corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) larvae in a soil bioassay. — J. econ. Ent., 75: 489-491.
- SUZUKI, M. & L. S. THOMPSON, 1978. Leafminer causes loss of protein in alfalfa. — Agric. Can. Canadex, 121: 620.
- SUZUKI, M. & L. S. THOMPSON, 1981. Effects of alfalfa blotch leafminer on chemical components of alfalfa. — Can. J. Pl. Sci., 61: 595-600.
- THOMPSON, L. S., 1974. Prince Edward Island insects. — Can. Agric. Insect Pest Rev., 52: 5.
- THOMPSON, L. S., 1981. Field evaluation of insecticides for control of the alfalfa blotch leafminer and its effect on alfalfa yield in Prince Edward Island. — J. econ. Ent., 74: 363-365.
- VARLEY, G. C. & G. R. GRADWELL, 1960. Key factors in population studies. — J. Anim. Ecol., 29: 399-401.
- WILLIAMSON, G. D., 1971. Insect liberations in Canada, 1970. Parasites and predators. — Can. Agric. Liberation Bull., no. 34, 16 p.
- WILLIAMSON, G. D., 1972. Insect liberations in Canada, 1971. Parasites and predators. — Can. Agric. Liberation Bull. no. 35, 16 p.
- WILSON, M. C., 1973. Damage from alfalfa weevil infestations. — Proc. N. cent. Brch Am. Ass. econ. Ent., 28: 28-31.
- YEE, J. M. & D. G. HARCOURT, 1983. SIMWEEVIL/SIMABL. An IPM monitoring system for the alfalfa weevil and alfalfa blotch leafminer. — Agriculture Canada Res. Brch Publ. no. 1983-5E, 33 p.



## INVENTAIRE DES COLÉOPTÈRES DES COURS D'EAU: COMPARAISON DE MÉTHODES DE PRÉLÈVEMENT

P. RICHOUX

Laboratoire de biologie animale et écologie<sup>1</sup>  
Université Claude-Bernard-Lyon I, 69622 Villeurbanne Cedex, France

### Résumé

Diverses méthodes de prélèvement d'invertébrés (époussette, drague, substrat artificiel, filet à dérive) sont comparées dans des cours d'eau d'altitudes, de substrats et surtout de débits très différents. La méthode du filet à dérive pendant les deux premières heures de la nuit semble la meilleure pour les inventaires spécifiques des coléoptères aquatiques. Cette méthode permet un gain très appréciable de temps de tri et surtout de détermination pour une meilleure information qualitative.

### Abstract

Different methods of invertebrates sampling (net, dredge, artificial substrate, drift net) are compared in rivers with different altitudes, substrates or flows. This leads to the conclusion that, for the specific inventory of aquatic coleoptera, the drift net method during the first two hours of darkness is the best. It saves a considerable amount of time in sorting and determining species, and makes it easier to obtain qualitative information.

### Introduction

De récentes études montrent que les coléoptères aquatiques peuvent être utilisés comme indicateurs de l'état des cours d'eau et comme descripteurs de fonctionnement des hydrosystèmes (Bournaud & Amoros, 1984). C'est ainsi que l'ensemble des coléoptères apporte une information appréciable dans les études typologiques (Berthélemy, 1966; Kaesler *et al.*, 1974; Bournaud *et al.*, 1980) et que les Elmidae sont considérés comme de bons indicateurs de pollution (Sinclair, 1964; Brown, 1972; Echaubard & Neveu, 1975; Pegaz-Maucet, 1980). Certaines espèces se révèlent même d'utiles descripteurs fonctionnels dans les écosystèmes fluviaux (Richoux & Castella, 1986; Bournaud *et al.* 1987). Il serait souvent intéressant de posséder de simples inventaires de coléoptères, permettant de donner une idée de l'évolution naturelle ou anthropisée des cours d'eau, de connaître les relations entre les eaux de surface et souterraines, et d'évaluer la stabilité des fonds, en particulier dans les grands cours d'eau. En effet, dans les hydrosystèmes fluviaux, il est difficile d'étudier la totalité des biocénoses à cause, d'une part, de la grande diversité des milieux et, d'autre part, des difficultés de récolte des individus en place exigeant des méthodes d'échantillonnage

lourdes. Un intérêt supplémentaire de l'étude des coléoptères aquatiques réside dans le fait qu'ils possèdent, pour la plupart, deux phases de leur cycle se déroulant en milieu aquatique (adultes et larves), phases correspondant à des écologies souvent bien différentes, apportant des informations complémentaires (Richoux & Castella, 1986; Bournaud & Cogérino, 1986).

L'objectif de ce travail était de trouver la méthode de prélèvement la plus simple, la plus rapide et la plus fiable permettant d'obtenir un inventaire le plus complet possible des coléoptères en tout lieu d'un cours d'eau quels qu'en soit l'altitude, la taille, le débit et le substrat environnant. Pour ce faire, les inventaires, réalisés par des méthodes et des matériels différents, sont comparés.

### Matériel et méthodes

Dans le cadre de cette étude, les principales méthodes de prélèvement des invertébrés des cours d'eau (époussette, drague, substrat artificiel, filet à dérive) ont été utilisées dans la région Rhône-Alpes (France). Le choix des cours d'eau a été fait en fonction de variables environnementales les plus différentes possible: l'altitude, de 900 m à 180 m; le substrat, siliceux ou calcaire; le débit, de moins de  $1 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$  à plus de  $600 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ . Pour chaque type, les méthodes d'investigation sont celles utilisées classiquement

<sup>1</sup> Unité associée n° 367 du Centre National de la Recherche Scientifique: «Écologie des eaux douces».

pour les études écologiques. La totalité des adultes et des larves de coléoptères a été déterminée à l'espèce, par l'auteur, sauf pour quelques rares exceptions au niveau générique (larves de Dytiscidae et de Dryopidae).

#### PETITS COURS D'EAU

Les deux méthodes de prélèvement de la faune utilisées pour l'étude des petits cours d'eau sont la récolte du benthos par épumette et celle de la dérive à l'aide de filets (le vide de maille étant toujours de 500  $\mu\text{m}$ ).

*Étude de la Semène* à Saint-Genest-Malifaux (Loire), 45°20'N., 4°25'E. La station est située sur

terrain siliceux à 920 m d'altitude (débit : 0,30  $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ ). Les prélèvements ont été effectués les 19 et 20 avril 1982, soit 16 prélèvements à l'épumette de 0,1  $\text{m}^2$  sur une longueur de ruisseau de 200 m dans les biotopes les plus différents possible et 16 prélèvements de dérive avec deux filets (à ouverture rectangulaire de 250  $\times$  200 mm) installés durant 24 heures et relevés toutes les 3 heures.

L'utilisation des récoltes de coléoptères obtenus par divers collègues, dans la même région, dans des études d'écologie générale ou appliquée, permet de tester ces deux méthodes d'approche de la faune.

TABLEAU I

Comparaison dérive-benthos sur la rivière La Semène (Loire) : effectifs et richesses spécifiques en coléoptères et effectifs de macroinvertébrés

	Dérive									Benthos
	jour		nuit			jour			Total	
	18h <sup>1</sup>	21h	24h	3h	6h	9h	12h	15h		
Haliplidae										
<i>Halipus lineatocollis</i> (Marsham)			1						1	
Dytiscidae										
<i>Oreodytes sanmarkii</i> (Sahlberg)			1						1	4
Hydrophilidae										
<i>Anacaena limbata</i> (Fabricius)			2						2	
<i>Helochares punctatus</i> Sharp			1						1	
<i>Laccobius alternus</i> Motschulsky			2	2	2		2	1	9	
Helophoridae										
<i>Helophorus brevipalpis</i> Fabricius		1						4	5	
Hydraenidae										
<i>Hydraena gracilis</i> Germar	12	13	35	47	13	4	3	26	153	342
<i>Hydraena riparia</i> Kugelann			8	6	3				17	25
<i>Hydraena producta</i> Mulsant & Rey			4						4	
<i>Limnebius truncatellus</i> Thünberg		8	2	2	1	1	2	3	19	2
Scirtidae										
<i>Elodes minuta</i> Latreille					1				1	
Dryopidae										
<i>Dryops luridus</i> (Erichson)			1						1	
Elmidae										
<i>Elmis maugetii</i> Latreille	3	7	15	19	8	3	3	9	67	657
<i>Elmis rioloides</i> (Küwert)			3	9					12	238
<i>Esolus angustatus</i> (Müller)			6	5	3			1	15	24
<i>Limnius perrisi</i> (Dufour)	2	3	7	9	2	2		4	29	190
<i>Limnius volckmari</i> (Panzer)			2						2	57
<i>Dupophilus brevis</i> Mulsant & Rey	9	13	56	47	8	6	2	6	147	869
<i>Oulimnius tuberculatus</i> (Müller)		1	4	9	1		1	2	18	40
Nombre d'espèces (coléoptères)	19									
	4	7	17	10	10	5	6	9	19	11
Nombre d'individus (coléoptères)	26	46	150	155	42	16	13	56	504	2 448
Nombre d'individus (macroinvertébrés)	152	226	782	778	451	329	262	320	3 300	12 816
Coléoptères/macroinvertébrés (%)	17,1	20,4	19,2	19,9	9,3	4,9	5,0	17,5	15,3	19,1

<sup>1</sup> Heure de levée des filets.

*Étude de l'Amby à Saint-Baudille-de-la-Tour* (Ain), 45°50'N., 5°20'E. (Chavanon, 1979): station située à 250 m d'altitude sur terrain calcaire (débit: 0,65 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup>). Douze séries de prélèvements de dérive de 2 heures sur 24 heures et 10 échantillons de benthos de 0,1 m<sup>2</sup> ont été effectués les 10 et 11 décembre 1974.

*Étude de l'Ardière aux Ardillats* (Rhône), 46°10'N., 4°35'E. (Chavanon, 1979): station située à 600 m sur terrains siliceux (débit: 0,64 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup>). Les 7 et 8 novembre 1974, 18 prélèvements de dérive d'une demi-heure durant 24 heures et 10 prélèvements de benthos de 0,1 m<sup>2</sup> ont été effectués.

*Étude du Furans à Chazey-Bons* (Ain), 45°50'N., 5°40'E. (benthos: Bournaud *et al.*, 1980; dérive: Chavanon, 1979): station (n° 3 de Chavanon et n° 5 de Bournaud *et al.*) située à 250 m d'altitude sur terrain calcaire (débit: 1 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup>). Les quatre échantillons de benthos de 0,1 m<sup>2</sup> furent prélevés le 13 novembre 1973, alors que ceux de dérive le furent le 17 octobre 1975 (deux séries de deux prélèvements de 2 heures encadrant le début de nuit).

GRANDS COURS D'EAU (LE RHÔNE)

Dans tous les grands cours d'eau, les méthodes d'étude du benthos utilisées pour les petits cours d'eau ne sont utilisables que pour une étude très partielle des rives. La comparaison des richesses spécifiques de coléoptères récoltés par diverses méthodes expérimentées sur le Rhône, dans le cadre du Programme Interdisciplinaire de Recherche sur l'Environnement (PIREN-Rhône), a pu être effectuée, bien que les périodes d'investigation soient différentes, sur des durées différentes, mais toutes dans une même zone: en amont de Lyon dans la zone dite de Jons (45°50'N., 5°10'E.) à l'altitude de 180 m (débit

moyen: 640 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup>, oscillant entre 180 et plus de 2000 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup>).

*Étude des rives par L. Cogerino* (LC): deux campagnes (décembre 1984 et février 1985) soit 27 prélèvements (Bournaud & Cogerino, 1986).

*Étude du benthos par dragage (dragues ronde et triangulaire) par A. Berly* (AB) sur une période de deux ans (septembre 1980 à septembre 1982) en 10 campagnes, soit 180 dragages (Gaschnard & Berly, 1987).

*Étude du benthos par substrats artificiels par H. Tachet* (HT) sur une période de trois ans (avril 1975 à mars 1977 et janvier 1978 à mars 1979), soit 36 relevés (Bournaud *et al.*, 1987).

*Étude de la dérive par substrats artificiels par B. Cellot* (BC) sur une période de 16 mois (décembre 1978 à mars 1980), soit 74 prélèvements (Cellot & Bournaud, 1988).

*Étude de la dérive par filets par B. Cellot* (B.C.) sur 48 heures (16-18 juillet 1985), soit 48 prélèvements de 1 heure (filet à ouverture circulaire: 160 mm) (Cellot, 1989).

Résultats

ÉTUDE DE LA SEMÈNE

Sur l'ensemble des prélèvements, 19 espèces de coléoptères aquatiques dont 7 d'Elmidae ont été recensées (tableau I). Ces 19 espèces ont toutes été récoltées dans la dérive, tandis que 11 seulement l'ont été dans le benthos. Il est remarquable que la dérive de début de nuit (21 h-24 h) permet de retrouver 17 espèces dont les 7 espèces d'Elmidae. Pour l'ensemble des 32 prélèvements de benthos et de dérive, 16 116 macroinvertébrés (selon la définition de Tachet *et al.*, 1980) ont été triés, soit 12 816 pour le benthos,

TABLEAU II

Comparaison dérive-benthos dans 3 petits cours d'eau: richesses spécifiques en coléoptères et en Elmidae

	Benthos	Dérive	Total	Familles représentées
Amby (Isère)				
Coléoptères	9	12	12	Haliplidae(1) <sup>1</sup> ; Dytiscidae(1); Gyrinidae(1)
Elmidae	5	5	5	Helophoridae(1); Hydraenidae(1)
Ardière (Rhône)				
Coléoptères	7	12	12	Dryopidae(1); Scirtidae(1); Elmidae(5)
Elmidae	6	6	6	Dytiscidae(2)
Furans (Ain)				
Coléoptères	9	11	12	Helophoridae(1); Hydraenidae(1)
Elmidae	7	6	7	Dryopidae(1); Scirtidae(1); Elmidae(6)
				Haliplidae(2); Dytiscidae(1); Gyrinidae(1)
				Hydraenidae(1)
				Elmidae(7)

<sup>1</sup> Nombre de taxons de chaque famille.



et 3300 pour les 24 heures de dérive dont seulement 782 pour les trois premières heures de la nuit. La proportion de coléoptères par rapport aux macroinvertébrés est à peu près la même dans la dérive de début de nuit que dans le benthos (19 %).

D'un point de vue quantitatif, les effectifs d'Elmidae et d'*Hydraena* sont toujours les plus importants, que ce soit dans le benthos ou dans la dérive. Les effectifs ainsi que les abondances relatives de chaque espèce montrent que, si les

TABLEAU III

Comparaison des richesses spécifiques en coléoptères et en Elmidae obtenues par différentes méthodes de prélèvements dans le Rhône<sup>1</sup>

	BC dérive 48h	BC substrat > 1 an	HT substrat 3 ans	AB drague 2 ans	LC rives 2 × 1 jour
<b>Haliplidae</b>					
<i>Brychius elevatus</i> (Panzer)		+		+	
<i>Haliphus obliquus</i> (Fabricius)	+				
<i>Haliphus lineatocollis</i> (Marsham)	+	+	+	+	+
<i>Haliphus ruficollis</i> (De Geer)	+			+	
<i>Haliphus laminatus</i> (Schaller)	+				
<i>Haliphus fluviatilis</i> Aubé	+				
<b>Dytiscidae</b>					
<i>Bidessus minutissimus</i> (Germar)	+				
<i>Stictotarsus 12-pustulatus</i> (Fabricius)	+				
<i>Laccophilus hyalinus</i> (De Geer)	+				
<i>Platambus maculatus</i> (Linnaeus)		+		+	+
<i>Dytiscus</i> sp.	+				
<b>Gyrinidae</b>					
<i>Orectochilus villosus</i> (Müller)		+	+	+	+
<b>Hydrophilidae</b>					
<i>Anacaena limbata</i> (Fabricius)	+				
<b>Helophoridae</b>					
<i>Helophorus brevipalpis</i> Bedel				+	
<b>Hydraenidae</b>					
<i>Hydraena riparia</i> Kugelann		+	+		
<i>Ochthebius minimus</i> (Fabricius)				+	
<i>Limnebius truncatellus</i> Thünberg	+				
<b>Psephenidae</b>					
<i>Eubria palustris</i> (Germar)			+		
<b>Dryopidae</b>					
<i>Helichus substriatus</i> (Müller)	+	+			
<i>Dryops viennensis</i> (Heer)	+			+	
<b>Elmidae</b>					
<i>Stenelmis canaliculata</i> (Gyllenhal)	+	+	+	+	
<i>Elmis aenea</i> (Müller)	+	+	+	+	+
<i>Elmis maugetii</i> Latreille	+	+	+	+	+
<i>Esolus parallelepipedus</i> (Müller)	+	+	+	+	+
<i>Limnius volckmari</i> (Panzer)	+	+	+	+	+
<i>Riolus subviolaceus</i> (Müller)	+	+	+	+	+
<i>Riolus cupreus</i> (Müller)	+	+	+	+	
<i>Normandia nitens</i> (Müller)		+	+		
<i>Oulimnius tuberculatus</i> (Müller)	+	+	+		+
<i>Oulimnius major</i> (Rey)	+	+		+	
<i>Macronychus 4-tuberculatus</i> Müller	+	+	+	+	+
<b>Coléoptères totaux</b>	23	17	14	17	10
<b>Elmidae</b>	10	11	10	9	7

<sup>1</sup> BC: B. Cellot; HT: H. Tachet; AB: A. Berly; LC: L. Cogerino.

densités de dérive sont dépendantes des densités de benthos, on ne peut définir de relations précises entre le benthos et la dérive. Ces observations sont conformes avec celles données pour les coléoptères (Brusven, 1970) ou pour l'ensemble des insectes aquatiques (Statzner *et al.*, 1984).

Si dans le benthos la proportion de larves (exclusivement des Elmidae) est importante (60 %), dans la dérive, elle chute à 20 % mais représente toujours toutes les espèces.

Ainsi il aurait été possible d'obtenir un inventaire satisfaisant (17 espèces sur 19 recensées) en n'utilisant que la dérive de début de nuit; ceci aurait permis de ne trier et de ne déterminer que 5 % du peuplement récolté.

#### AUTRES PETITS COURS D'EAU

Si les conditions expérimentales ne sont pas aussi rigoureuses dans l'étude des autres rivières (dates, prélèvements, etc.) que pour la Semène, il n'en est pas moins vrai que les résultats sont similaires (tableau II). En effet, dans les relevés de dérive, le nombre d'espèces d'Elmidae est semblable à celui du benthos mais, par contre, la richesse spécifique globale est toujours plus forte. Comme pour la Semène, ce sont les Elmidae et les Hydraenidae qui représentent la majorité des individus. Les espèces nouvelles apportées par la dérive sont toujours en faible nombre.

#### LE RHÔNE

La comparaison entre les diverses méthodes de prélèvements utilisées dans le Rhône (tableau III) montre que, d'un point de vue qualitatif, l'utilisation de filets à dérive, même pendant une période très courte (48 heures), donne des résultats très intéressants puisque 73 % des espèces sont inventoriées par rapport à la totalité des espèces rencontrées sur plus de 10 ans d'investigation dans cette zone; de plus, la quasi-totalité (10/11) des espèces d'Elmidae a été recensée. Il est à remarquer que pour certaines espèces habituellement communes tel que *Orectochilus villosus* (Müller) (toujours récolté dans le chenal principal à l'état larvaire), leur absence dans les filets à dérive est due uniquement à la période de prélèvement: juillet, qui est la période de nymphose. Enfin, comme dans les petits cours d'eau, la période où la richesse spécifique en coléoptères est la plus forte correspond au début de la nuit (B. Cellot, comm. pers.).

#### Discussion et conclusion

Si de nombreux travaux ont comparé la dérive au benthos (Statzner *et al.*, 1984), seuls quelques auteurs ont montré que, sur l'ensemble du peu-

plement, la richesse taxonomique globale est en général plus grande dans la dérive (Larimore, 1974; Chavanon, 1979; Bournaud *et al.*, 1984). De même le pic obtenu en début de nuit a souvent été mis en évidence, mais essentiellement du point de vue quantitatif, que ce soit pour l'ensemble du peuplement dérivant ou pour les coléoptères en particulier (Elliott, 1967; Brusven, 1970; Neveu & Echaubard, 1975; Neveu, 1980; Bournaud *et al.*, 1983; Newman & Funk, 1984). Par contre, pour les coléoptères, il faut remarquer qu'en dehors du pic quantitatif du début de nuit, il existe simultanément un pic qualitatif très net (richesse spécifique). Si on compare les listes faunistiques de dérive et de benthos, on voit que les taxons supplémentaires apportés par la dérive (Hydrophilidae, Helophoridae, Dryopidae, Scirtidae) correspondent en général à des espèces de milieux difficilement accessibles par les méthodes classiques (épousettes, dragues, etc.): rives, abris sous roche, sous la végétation autochtone ou allochtone, ou provenant, accidentellement ou non, des milieux annexes à l'axe fluvial qui ne possèdent pas ou peu de courant (anses, bras morts, etc.).

Les filets à dérive présentent l'inconvénient majeur de ne pas être utilisables dans les cours d'eau à trop faible vitesse. La méthode des substrats artificiels est alors acceptable, mais présente de nombreuses lacunes car les espèces nectoniques sont difficilement piégées (Richardot-Coulet *et al.*, 1983).

En conclusion, pour obtenir dans un laps de temps court, avec un minimum de tri et surtout de détermination, un inventaire qualitatif des coléoptères de n'importe quel point d'un cours d'eau, la meilleure méthode semble être l'utilisation du filet à dérive. Celle-ci s'inspire de la méthode préconisée par Bournaud *et al.* (1984) avec quelques simplifications consistant à n'utiliser ce filet que pendant les deux heures du début de nuit.

#### Remerciements

Je remercie mes collègues A. Berly, B. Cellot, L. Cogerino et H. Tachet de m'avoir permis d'utiliser les résultats de leurs récoltes sur le Rhône, ceux-ci n'étant que très partiellement publiés. Cette recherche a bénéficié d'une aide financière du Centre Jacques-Cartier de Lyon.

#### Références

- BERTHÉLEMY, C., 1966. Recherches écologiques et biogéographiques sur les plécoptères et coléoptères d'eau courante (Hydraena et Elmithidae) des Pyrénées. — *Annlis Limnol.*, 2: 227-458.

- BOURNAUD, M. & C. AMOROS, 1984. Des indicateurs biologiques aux descripteurs de fonctionnement: quelques exemples dans un système fluvial. — *Bull. Écol.*, 15: 57-66.
- BOURNAUD, M. & L. COGERINO, 1986. Les microhabitats aquatiques des rives d'un grand cours d'eau: approche faunistique. — *Annlis Limnol.*, 22: 285-294.
- BOURNAUD, M., G. KECK & P. RICHOUX, 1980. Les prélèvements de macroinvertébrés benthiques en tant que révélateurs de la physionomie d'une rivière. — *Annlis Limnol.*, 16: 55-75.
- BOURNAUD, M., D. MAUCET & G. CHAVANON, 1983. Structure des peuplements de macroinvertébrés benthiques en place et en dérive. — *Acta oecol., Oecol. gen.*, 4: 27-42.
- BOURNAUD, M., D. MAUCET & G. CHAVANON, 1984. Méthode pratique de mesure de la dérive des macroinvertébrés dans un cours d'eau. Application à la détection de perturbations de milieu. — *Bull. Écol.*, 15: 199-209.
- BOURNAUD, M., H. TACHET & A. L. ROUX, 1987. The effects of seasonal and hydrological influences on the macroinvertebrates of the Rhône River, France. II. Ecological aspects. — *Arch. Hydrobiol., suppl.*, 76: 25-51.
- BROWN, H. P., 1972. Survival records for elmids beetles, with notes on laboratory rearing of various dryopoids (Coleoptera). — *Ent. News*, 84: 278-284.
- BRUSVEN, M. A., 1970. Drift periodicity of some riffle beetles (Coleoptera: Elmidae). — *J. Kans. ent. Soc.*, 43: 364-371.
- CELLOT, B., 1989. Rythme nyctéméral et distribution verticale de la dérive des macroinvertébrés benthiques dans une grande rivière européenne. — *Arch. Hydrobiol.*, 115: 265-286.
- CELLOT, B. & M. BOURNAUD, 1988. Dynamique spatio-temporelle des déplacements des macroinvertébrés dans une grande rivière. — *Can. J. Zool.*, 66: 352-363.
- CHAVANON, G., 1979. La dérive des invertébrés dans les eaux courantes: méthode de récolte, relations avec le benthos et effets de quelques perturbations polluantes. — Thèse de spécialité, Univ. Claude-Bernard-Lyon 1, 182 p.
- ÉCHAUBARD, M. & A. NEVEU, 1975. Perturbations qualitatives et quantitatives de la faune benthique d'un ruisseau à truites, la Couze Pavin (Puy de Dôme) dues aux pollutions agricoles et urbaines. — *Annlis Stn biol. Besse-en-Chandesse*, 9: 1-24.
- ELLIOTT, J. M., 1967. Invertebrate drift in a Dartmoor stream. — *Arch. Hydrobiol.*, 63: 202-237.
- GASCHIGNARD, O. & A. BERLY, 1987. Impact of large discharge fluctuations on the macroinvertebrate populations downstream of a dam. — Pages 145-161 in J. F. Craig & J. B. Kemper (ed.). *Regulated Streams*, Plenum Press, New York & London, 431 p.
- KAESLER, R. L., J. CAIRNS Jr & J. S. CROSSMANN, 1974. Redundancy in data from stream surveys. — *Water Res.*, 8: 637-642.
- LARIMORE, R. W., 1974. Stream drift as an indicator of water quality. — *Trans. Am. Fish. Soc.*, 103: 507-517.
- NEVEU, A., 1980. La dérive des invertébrés aquatiques et terrestres dans un petit fleuve côtier de l'ouest des Pyrénées, la Nivelle. — *Acta oecol., Oecol. applic.* 1: 317-339.
- NEVEU, A. & M. ÉCHAUBARD, 1975. La dérive estivale des invertébrés aquatiques et terrestres dans un ruisseau du Massif-Central: La Couze Pavin. — *Annlis Hydrobiol.*, 6: 1-26.
- NEWMAN, D. L. & R. C. FUNK, 1984. Drift of riffle beetles (Coleoptera: Elmidae) in a small Illinois stream. — *Gt Lakes Entomologist*, 17: 211-214.
- PEGAZ-MAUCET, D., 1980. Impact d'une perturbation d'origine organique sur la dérive des macroinvertébrés d'un cours d'eau. Comparaison avec le benthos. — Thèse de spécialité, Univ. Claude-Bernard-Lyon 1, 119 p.
- RICHARDOT-COULET, M., P. RICHOUX & C. ROUX, 1983. Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. 29. Structure des peuplements de macroinvertébrés benthiques d'un ancien méandre. — *Arch. Hydrobiol.*, 96: 363-383.
- RICHOUX, P. & E. CASTELLA, 1986. The aquatic coleoptera of former riverbeds submitted to large hydrological fluctuations. — Pages 129-132 in *Proc. 3rd European congress in entomology*. H.H.W. Velthuis, Amsterdam, 545 p.
- SINCLAIR, R. M., 1964. Water quality requirements of the family Elmidae (Coleoptera), with keys to the larvae and adults of the eastern genera. — *Tenn. Stream Pollut. Bd, Tenn. Dep. Publ. Hlth, Nashville, Tennessee*, 14 p.
- STATZNER, B., C. DEJOUX & J. M. ÉLOUARD, 1984. Field experiments on the relationship between drift and benthic densities of aquatic insects in tropical streams (Ivory Coast). 1. Introduction: review of drift literature, methods, and experimental conditions. — *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17: 319-334.
- TACHET, H., M. BOURNAUD & P. RICHOUX, 1980. Introduction à l'étude des macroinvertébrés des eaux douces. — *Association Française Limnol., Paris*, 155 p.

## THE ENTOMOLOGICAL PROBLEMS OF WHEAT IN THE CANADIAN PRAIRIES

P. S. BARKER

*Agriculture Canada, Research Station, 195 Dafoe Road,  
Winnipeg (Manitoba) R3T 2M9*

### Résumé

Le blé est la récolte la plus importante dans la région des Prairies du Canada. Sur une surface totale cultivée de 24,2 millions d'hectares, 12,3 millions d'hectares sont semés en blé. La production totale de céréales se chiffre à 43,5 millions de tonnes, dont 27 millions de blé. Parmi les insectes nuisibles, on trouve les criquets, la cephe du blé, la cécidomyie du blé, les vers fil-de-fer, les vers-gris, les pucerons, les acariens et les thrips. La lutte contre les insectes nuisibles inclut l'utilisation de cultivars résistants et les traitements chimiques. Avant d'être transporté, le blé est entreposé dans des cellules de stockage ou dans des silos. Le grain ainsi entreposé peut être infesté par certains insectes tels le cucujide roux, le *tribolium* noir américain de la farine, le *tribolium* rouge de la farine, le cucujide des grains, les ptines, la pyrale de la farine et le ténébrion meunier; on peut aussi trouver des espèces fongivores et des acariens. Pour éviter les infestations, les cellules d'entreposage sont nettoyées et le grain est séché et congelé. On utilise le malathion pour traiter les murs et les planchers des cellules vides, et le phosphore d'hydrogène pour fumer le grain infesté.

### Abstract

The principal crop in the Prairie Provinces of Canada is wheat which amounts to 27 million of a total cereal production of 43.5 million tonnes, and is grown on 12.3 of 24.2 million cultivated hectares. The growing crop is attacked by grasshoppers, wheat stem sawfly, midges, wireworms, cutworms, aphids, mites and thrips. Control measures for field pests include resistant cultivars and insecticide applications. Before shipment out of the region, the crop is stored on farms and in country elevators. The stored grain is susceptible to infestation by insects such as the rusty grain beetle, the American black flour beetle, the red flour beetle, the foreign grain beetle, spider beetles, the meal moth, and the yellow meal worm. Fungivorous species of insects and mites may also be found in stored grains. Control measures for these stored products pests include proper cleaning of empty granaries, and drying and freezing of grain. Malathion is used to spray the walls and floors of empty granaries and hydrogen phosphide to fumigate infested grain.

### Introduction

Wheat occupies the greater proportion of the cultivated land of the Prairie Provinces (Table I), accounts for the greatest volume of commodity produced, and is the greatest source of export revenue. Other crops in the region include barley, canola, forages, oats, flax, corn, sunflower, potatoes, and sugar beets. There are also vegetable crops for commercial processing.

The Prairie Provinces of Alberta, Saskatchewan, and Manitoba contain a vast cultivated area of approximately 24.2 million hectares which included 18.7 million hectares sown to cereals in 1982 and produced 43.5 million tonnes of grains of which wheat comprised 27 million tonnes (Table I). Insects can attack these crops while they are growing as well as during post-harvest storage.

In storage, this huge crop must be protected from the weather until it is shipped to market. The

traditional farm storage structure consists of wooden bins containing 14 to 22 tonnes of wheat. The grain stored in these structures is exposed to subzero temperatures during the winter. The bins are placed on wooden skids to separate the floor of the granary from the soil to keep the grain dry and to cool it more rapidly during the winter. Larger, steel granaries, now in common use, offer economies of scale and the possibility that the grain which they contain can be aired and cooled (frozen) by forced air ventilation; they have a capacity of 54 to 135 tonnes. Some of the newer granaries have the advantage of self-cleaning conical bottoms which also reduce the amount of labour needed to empty them. Insect infestations can be found in grain and grain residues in all kinds of storage structures.

Grain is moved by truck from the farm to the primary (prairie) elevators where it is stored for several months until it is shipped by railway to

TABLE I

Total area sown (hectares) and total yield (tonnes) of cereals in the three Prairie Provinces of Canada in 1982<sup>1</sup>

<i>Crop</i>	<i>Surface cultivated (ha)</i>	<i>Yield (t)</i>	<i>Carry-over (t)</i>
Oats	1,275,000	2,976,000	759,600
Wheat	12,364,000	27,011,000	8,570,200
Barley	4,714,000	12,693,000	3,203,200
Rye	390,000	787,000	222,100
TOTAL	18,743,000	43,467,000	12,755,100

<sup>1</sup> Canada Yearbook (1985).

Thunder Bay (Ontario), to Vancouver (British Columbia), or to Churchill (Manitoba). Insects are found in these elevators in spite of efforts by the elevator managers to keep their operations insect-free.

The Canadian Grain Commission inspects grain shipped for export. The aim is to export grain that is of high quality, insect-free, and with the least amount of insecticide residues of any grain in international trade. One insect in a sample of grain is sufficient to indicate that the sampled grain should be disinfested. Prairie income, therefore, depends to a large extent on a reputation for clean, insect-free, high-quality grain. Insect control has to be implemented whenever necessary in the production, storage, and distribution processes. It is the objective of this paper to review some of the insects and mites found affecting wheat in the Prairie Provinces.

### Field pests

#### GRASSHOPPERS

Grasshoppers are very important pests of growing cereals. They periodically cause serious damage to the growing crop and the provincial departments of agriculture issue annual grasshoppers forecast maps showing expected levels of infestation in different areas (Harris, 1984). These maps enable farmers in expected outbreak areas to take appropriate steps to reduce damage from these insects. There are several species of grasshoppers of which *Melanoplus s. sanguinipes* (F.), *M. bivittatus* (Say), *M. p. packardii* Scudd., and *Camnula pellucida* (Scudd.), are the most important. Sometimes grasshopper populations do not develop as expected due to environmental factors such as rain and high humidity at critical times in their development (Smith, 1969). Mukerji & Gage (1978) created a model to relate egg hatch

to soil moisture and temperature. Control measures are based on insecticides, often used as baits (Ewen & Mukerji, 1987; Mukerji & Ewen, 1984).

#### SAWFLIES

The wheat stem sawfly, *Cephus cinctus* Nort., previously caused damage in the dry areas of southern Alberta and Saskatchewan (Holmes, 1977), but solid stemmed varieties of wheat (e.g. cultivars Rescue, Cypress, Chinook, Canuck, Chester, Leader) with progressively superior agronomic and quality characteristics have reduced losses from this species and provide an excellent example of biological control.

#### APHIDS

Several species of aphids occur on cereal crops. They are blown in to the Prairies each year. The corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis* (Fitch) is occasionally a problem on late seeded barley. But the English grain aphid, *Sitobion avenae* (F.), occurs more commonly than other aphids on cereals. The oat bird-cherry aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.) is also found on barley and oats (Gill & Metcalfe, 1977). The main concern caused by aphids, however, is their ability to transmit barley yellow dwarf virus (BYDV) which attacks wheat and oats as well as barley, causing reductions in yield (Bakker & Robinson, 1975; Burnett & Robinson, 1972; Gill, 1967).

#### ARMYWORMS AND CUTWORMS

The armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Haw.), which eats the leaves of the plants, has been an important pest of cereals in the Prairies for many years. The life history of the armyworm has been reviewed by Gibson (1915) and Guppy (1961). The redbacked cutworm *Euxoa ochrogaster* Guen., causes damage by cutting the wheat stalks close

to the surface of the soil (King 1926). McDonald (1969, 1981) has evaluated insecticides which are the main means of control for the pale western cutworm, *Agrotis orthogonia* Morr.

#### WIREWORMS

Wireworms have been a problem in parts of the Prairies for many years, particularly in Saskatchewan where they have been studied since the 1920's (King & Glen, 1933; Glen *et al.*, 1943). They feed on the roots and underground parts of the plants, killing seedlings and causing the crop to become thin and patchy. The most destructive of the wireworms is the prairie grain wireworm, *Ctenicera aeripennis destructor* (Brown). Control of wireworms has been based on the use of seed treatment insecticides (Burrage & Saha, 1967; Burrage & Gurba, 1967).

#### THRIPS

Damage to wheat kernels due to thrips such as *Anaphothrips obscurus* (Mull.) and *Limothrips denticornis* Hal. is occasionally encountered, but an estimate of the amount of damage is not available. The damage caused by thrips consists of rasping of the cheeks of the kernels and, if the damage is severe enough, a shrivelling of part of the seed.

#### WHEAT MIDGE

The wheat midge, *Sitodiplosis mosellana* (Gehin), which was reported earlier (Barker, 1984a), has recently become an important pest in north-eastern Saskatchewan (Olfert *et al.*, 1985), where it reduced wheat yields by about 30% in 1983. The average damage was 2.5% in southern Manitoba and 5.3% in the Swan River district of the province in 1984, though some fields suffered over 20% damage. Midge-damaged seeds can cause loss of "grade" if enough are found in wheat samples during examination by grain inspectors (Canadian Grain Commission, 1986). The spatial distribution between wheat heads of seeds damaged by this species in Manitoba has been examined by Barker (1986) and was found to follow a negative binomial distribution.

#### ACARINA

Several species of acarina have been associated with growing wheat plants in the Prairie Provinces. The brown wheat mite, possibly *Petrobia latens* (Mull.), caused some concern in Alberta during the 1986 growing season. A considerable amount of work has gone into the successful transfer to wheat of resistance to the wheat curl mite, *Aceria tulipae* (Keifer) (Whelan *et al.*,

1986), in order to obtain resistance to this vector of wheat streak mosaic virus and wheat spot mosaic. *Siteroptes avenae* (Mull.), *S. cerealium* (Kirch.), and *S. reniformis* Krantz are sometimes found on developing wheat kernels. *Siteroptes* spp. can transport spores of *Fusarium poae* (Peck) Wollenw. (Lindquist, 1985), a fungus which has been found to produce the mycotoxin diacetoxyscirpenol under some conditions (Neish *et al.*, 1982). Seeds from Manitoba, on which *Siteroptes* spp. were found to be feeding, were also found to be contaminated with *F. poae* spores. Some information on *Siteroptes graminum* (Reut.) has been summarized by Gagné *et al.* (1984), and Suski (1973) described development of *S. avenae*. Lindquist (1985) reports that these species feed on molds. *Tarsonemus confusus* Ewing, *T. bilobatus* Suski, and *T. waitei* (Banks) have been found on wheat kernels. *Tarsonemus* spp. can sometimes be found on the same wheat kernels which harbour *Siteroptes* spp., (Barker, 1984b), but the relationship between the two genera was not examined. The interest centered on *Siteroptes* spp., not because of cereal yield reductions, but because of their associated molds which can produce mycotoxins.

### Storage pests

#### DEFINITION OF INFESTATION

According to the criteria of the Canadian Grain Commission, grain is defined as infested when one or more live specimens of pest species are found in a sample of the grain. This definition reflects emphasis of the Canadian grain industry in supplying insect-free grain to export customers; it does not take long for a very small number of insects to multiply into a large population during the course of a voyage through warm seas.

#### INSECT SURVEYS

Liscombe & Watters (1962) made a survey of 30 empty grain bins and found that they harboured a wide variety of species of insects and mites, many of which were known pest species. Smith & Barker (1987) listed 16 stored products and 13 fungivorous species from the Prairies. Some of these are listed in Table II. Barker & Smith (1987) showed that the spatial distribution of 16 species followed a negative binomial distribution and that most samples taken from empty granaries did not contain storage pests.

Smith (1985) surveyed box-cars while they were being loaded at country elevators. He found that 38% of the box-cars contained some *Cryptolestes ferrugineus* in 1977, indicating that there was a high proportion of the elevators which con-

tained infested grain. Samples of grain from other box-cars taken when the grain was unloaded at Thunder Bay, Vancouver, or Churchill, on the other hand, revealed that only 0.5% of the box-cars could be classified as infested (J. van Loon, pers. comm.).

The levels of infestation found in wheat often depends on the sampling techniques used and the numbers of samples collected. An effective trap with a high level of sensitivity has been developed (Loschiavo & Atkinson, 1973) for detection of insects in grain, and as many as 2900 adult *C. ferrugineus* have been caught in four traps from grain after two weeks, compared to none detected using standard probe sampling (Loschiavo & Smith, 1986).

#### PEST SPECIES

Most of these pests feed on the germ or on broken kernels. Table II does not include species that consume entire kernels and are of importance in warmer climates such as the lesser grain borer, *Rhyzopertha dominica* F., rice weevil, *Sitophilus oryzae* (L.), and larger grain borer, *Prostephanus truncatus* Horn. Efforts are made to exclude these species from the Prairies, and the Plant Health and Plant Products Division of Food Production and Inspection Branch, (Agriculture Canada), takes steps to eliminate introduced infestations if they are discovered.

The species which do exist on the Prairies are adapted for survival of harsh winters, as for example occurs with the acclimation of *C. ferrugineus* (Smith, 1970). The American black flour beetle, *Tribolium audax* Halstead, also shows very high tolerance to low temperatures (L.B. Smith, pers. comm.).

#### FUNGIVORES

Stored grain often contains species of insects that feed on grain dust and molds (fungivores)

(Table II). These fungivores may be confused with pest species such as *C. ferrugineus* and be the reason for expensive and unnecessary chemical treatment of the grain. The most common fungivores are *Lathridius minutus* (L.) and *Cryptophagus varus* W. & C.

#### ACARINA

Besides insects, mites are often found in stored grain. Some, such as the hairy mite, *Lepidoglyphus destructor* (Schr.) (Barker, 1983), the warty mite, *Aeroglyphus robustus* (Banks) (Barker, 1967a), and the grain mite, *Acarus siro* L. (Hughes, 1976), are considered to be pests while other such as *Blattiscocius keegani* (Fox) (Barker, 1967b), *Androlaelaps casalis* (Berlese) (Barker, 1968a), *Haemogamasus pontiger* (Berlese) (Barker, 1968b), and the cannibal mite, *Cheyletus eruditus* (Schr.) (Hughes, 1976), are known predators of other mites.

#### CONTROL

Control measures for pests in stored cereals are based on cleaning of grain bins, drying of grain to a moisture content of 14.5%, freezing of the grain during the winter months, and spraying the interiors of the bins with malathion (Watters, 1976). Hydrogen phosphide is a fumigant which is currently available for treatment of infested grain (Canadian Grain Commission, 1981). Methyl bromide is the fumigant of preference for the treatment of empty ship holds, and plant products for export or import (Monro, 1969), but is not used on the Prairies for treatment of grain. Because the few remaining chemicals may be de-registered for use on cereals and cereal products, emphasis on the control of stored product pests is being given to the use of "good housekeeping" and non-toxic gases. Some attention is being paid to the use of carbon dioxide as a fumigant though Bond & Buckland (1979) and Navarro *et al.* (1985) have already found pest resistance to carbon dioxide.

TABLE II

Some insect species found in empty grain bins in the Prairie Provinces during 1981, 1982, and 1984<sup>1</sup>

Pest species	Fungivorous species
<i>Ahasverus advena</i> (Waltl)	<i>Cartodere constricta</i> (Gyll.)
<i>Cryptolestes ferrugineus</i> (Steph.)	<i>Corticarina cavicollis</i> Mann.
<i>Ptinus villiger</i> (Reitt.)	<i>Cryptophagus varus</i> W. & C.
<i>Pyralis farinalis</i> L.	<i>Dienerella filiformis</i> (Gyll.)
<i>Tenebrio molitor</i> L.	<i>Lathridius minutus</i> (L.)
<i>Tribolium audax</i> Halst.	<i>Monotoma picipes</i> Hbst.
<i>Tribolium castaneum</i> (Hbst.)	

<sup>1</sup> After Smith & Barker (1987).

## Conclusion

The wheat crop is vulnerable to many species of insects including grasshoppers, midges, thrips, mites, armyworms, cutworms, aphids and wireworms, from the time the plant starts to develop in the field until the grain is formed. The principal pest of stored grain in the Prairie Provinces is *C. ferrugineus*, the rusty grain beetle. Control measures against field and storage pests form an essential part of an overall management strategy to minimize insect and mite damage or contamination to high quality wheat.

## Acknowledgments

I wish to thank A. Kolach, D. Smith, N. D. G. White, J. T. Mills and T. G. Atkinson for their helpful comments on the manuscript.

## References

- BAKKER, T. & A. G. ROBINSON, 1975. Population trends of the English grain aphid, *Macrosiphum avenae* [Homoptera: Aphididae], on cereal crops in Manitoba, 1971-72. — *Manitoba Ent.*, 9: 17-22.
- BARKER, P. S., 1967a. Effect of humidity and temperature on the biology of *Aeroglyphus robustus* (Banks) (Acarina: Glycyphagidae). — *Can. J. Zool.*, 45: 479-483.
- BARKER, P. S., 1967b. Bionomics of *Blattisocius keegani* (Fox) (Acarina: Ascidae), a predator on eggs of pests of stored grains. — *Can. J. Zool.*, 45: 1093-1099.
- BARKER, P. S., 1968a. Bionomics of *Androlaelaps casalis* (Berlese) (Acarina: Laelapidae) a predator of mite pests of stored cereals. — *Can. J. Zool.*, 46: 1099-1102.
- BARKER, P. S., 1968b. Note on the bionomics of *Haemogamasus pontiger* (Berlese) (Acarina: Mesostigmata) a predator on *Glycyphagus domesticus* (De Geer). — *Manitoba Ent.*, 2: 85-87.
- BARKER, P. S., 1983. Bionomics of *Lepidoglyphus destructor* (Schrank) (Acarina: Glycyphagidae), a pest of stored cereals. — *Can. J. Zool.*, 61: 355-358.
- BARKER, P. S., 1984a. Distribution of wheat midge damage on wheat in Manitoba. — *Proc. ent. Soc. Manitoba*, 40: 25-29.
- BARKER, P. S., 1984b. The orange wheat blossom midge, its distribution and damage it caused to wheat in Manitoba during 1984. — *Proceedings Manitoba Agronomists' Conference*, p. 2-9.
- BARKER, P. S., 1986. Statistical distribution of damage on wheat caused by the wheat midge, *Sitodiplosis mosellana* (Gehin), in Manitoba. — *Can. Ent.*, 118: 1075-1077.
- BARKER, P. S. & L. B. SMITH, 1987. Spatial distribution of insect species in granary residues in the Prairie Provinces. — *Can. Ent.*, 119: 1123-1130.
- BOND, E. J. & C. T. BUCKLAND, 1979. Development of resistance of carbon dioxide in granary weevil. — *J. econ. Ent.*, 72: 770-771.
- BURNETT, P. A. & A. G. ROBINSON, 1972. Effect of barley yellow dwarf virus on yield of cereals in field plots in Manitoba, 1971-72. — *Manitoba Ent.*, 6: 32-34.
- BURRAGE, R. H. & J. B. GURBA, 1967. Phytotoxicity and wireworm-control efficacy of insecticidal dressing applied to cereal seed up to a year before planting. — *Can. J. Pl. Sci.*, 47: 665-670.
- BURRAGE, R. H. & J. G. SAHA, 1967. Insecticide residues in spring wheat plants grown in the field from seed treated with aldrin or heptachlor. — *Can. J. Pl. Sci.*, 47: 114-115.
- CANADIAN GRAIN COMMISSION, 1981. Stored grain pests. — *Agriculture Canada*, Winnipeg, 36 p.
- CANADIAN GRAIN COMMISSION, 1986. Grain grading handbook for western Canada. — *Agriculture Canada*, Winnipeg, 149 p.
- EWEN, A. B. & M. K. MUKERJI, 1987. Field evaluation of carbofuran bait against grasshopper (Orthoptera: Acrididae) populations in Saskatchewan. — *Can. Ent.*, 119: 537-540.
- GAGNÉ, S., C. RICHARD & C. GAGNON, 1984. La coulure des graminées: état des connaissances. — *Phytoprotection*, 65: 45-52.
- GIBSON, A., 1915. Cutworms and their control. — *Bull. Dep. Agric. Can. ent. Brch*, no. 10, 31 p.
- GILL, C. C., 1967. Susceptibility of common and durum spring wheats to barley yellow dwarf virus. — *Can. J. Pl. Sci.*, 47: 571-576.
- GILL, C. C. & D. R. METCALFE, 1977. Resistance in barley to the corn leaf aphid *Rhopalosiphum maidis*. — *Can. J. Pl. Sci.*, 57: 1063-1070.
- GLEN, R., K. M. KING & A. P. ARNASON, 1943. The identification of wireworms of economic importance in Canada. — *Can. J. Res.*, D, 21: 358-387.
- GUPPY, J. C., 1961. Life history and behaviour of the armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Haw.) (Lepidoptera: Noctuidae), in eastern Ontario. — *Can. Ent.*, 93: 1141-1153.
- HARRIS, J. L., 1984. Grasshopper control. — *Sask. Agric.*, 18 p.
- HOLMES, N. D., 1977. The effect of the wheat stem sawfly, *Cephus cinctus* (Hymenoptera: Cephidae), on the yield and quality of wheat. — *Can. Ent.*, 109: 1591-1598.
- HUGHES, A. M., 1976. The mites of stored food and houses. 2<sup>nd</sup> edition. — *Tech. Bull. Minist. Agric. Fish. Fd*, no. 9, 400 p.
- KING, K. M., 1926. The redbacked cutworm and its control in the prairie provinces. — *Pamph. Dep. Agric. Can.*, New Series, no. 69, 13 p.
- KING, K. M. & R. GLEN, 1933. A co-operative investigation of the quantitative relation between summer-fallow methods and the wireworm in Saskatchewan. — *Scient. Agric.*, 13: 646-652.
- LINDQUIST, E. E., 1985. Discovery of sporothecae in adult female *Trochomethridium* Cross, with notes on analogous structures in *Siteroptes* Amerling (Acari: Heterostigmata). — *Exp. appl. Acarol.*, 1: 73-85.
- LISCOMBE, E. A. R. & F. L. WATTERS, 1962. Insect and mite infestations in empty granaries in the prairie provinces. — *Can. Ent.*, 94: 433-441.



- LOSCHIAVO, S.R. & J.M. ATKINSON, 1973. An improved trap to detect beetles (Coleoptera) in stored grain. — *Can. Ent.*, 105: 437-440.
- LOSCHIAVO, S.R. & L.B. SMITH, 1986. Population fluctuations of the rusty grain beetle, *Cryptolestes ferrugineus* (Coleoptera: Cucujidae), monitored with insect traps in wheat stored in a steel granary. — *Can. Ent.*, 118: 641-647.
- MCDONALD, S., 1969. Laboratory evaluation of several new insecticides for control of the pale western cutworm. — *J. econ. Ent.*, 62: 30-35.
- MCDONALD, S., 1981. Evaluation of organophosphorous and pyrethroid insecticides for control of the pale western cutworm. — *J. econ. Ent.*, 74: 45-48.
- MONRO, H.A.U., 1969. Insect pests in cargo ships. — *Publs Dep. Agric. Can.*, no. 855, 39 p.
- MUKERJI, M.K. & A.B. EWEN, 1984. Field evaluation of cypermethrin and carbaryl as sprays and baits for grasshopper (Orthoptera: Acrididae) control in Saskatchewan. — *Can. Ent.*, 116: 5-9.
- MUKERJI, M.K. & S.H. GAGE, 1978. A model for estimating hatch and mortality of grasshopper egg populations based on soil moisture and heat. — *Ann. ent. Soc. Am.*, 71: 183-190.
- NAVARRO, S., R. DIAS & E. DONAHAYE, 1985. Induced tolerance of *Sitophilus oryzae* adults to carbon dioxide. — *J. stored Prod. Res.*, 21: 207-213.
- NEISH, G.A., E.R. FARNWORTH & H. COHEN, 1982. Zearalenone and trichothecene production by some *Fusarium* species associated with Canadian grains. — *Can. J. Pl. Path.*, 4: 191-194.
- OLFERT, O.O., M.K. MUKERJI & J.F. DOANE, 1985. Relationship between infestation levels and yield loss caused by wheat midge *Sitodiplosis mosellana* (Gehin) (Diptera: Cecidomyiidae), in spring wheat in Saskatchewan. — *Can. Ent.*, 117: 593-598.
- SMITH, L.B., 1969. Possible effects of changes in the environment on grasshopper populations. — *Manitoba Ent.*, 3: 51-55.
- SMITH, L.B., 1970. Effects of cold-acclimation on supercooling and survival of the rusty grain beetle, *Cryptolestes ferrugineus* (Stephens) (Coleoptera: Cucujidae), at subzero temperatures. — *Can. J. Zool.*, 48: 853-858.
- SMITH, L.B., 1985. Insect infestation in grain loaded in railroad cars at primary elevators in southern Manitoba, Canada. — *J. econ. Ent.*, 78: 531-534.
- SMITH, L.B. & P.S. BARKER, 1987. Distribution of insects found in granary residues in the Canadian Prairies. — *Can. Ent.*, 119: 873-880.
- SUSKI, Z.W., 1973. A revision of *Siteroptes cerealium* (Kirchner) complex. (Acarina, Heterostigmata, Pyemotidae). — *Annls Zool., Warsz.*, 30: 509-535.
- WATTERS, F.L., 1976. Insects and mites in farm stored grain in the provinces. — *Publs Dep. Agric. Can.*, no. 1595, 26 p.
- WHELAN, E.D.P., R.L. CONNER, J.B. THOMAS & A.D. KUZYK, 1986. Transmission of a wheat alien chromosome translocation with resistance to the wheat curl mite in common wheat, *Triticum aestivum* L. — *Can. J. Genet. Cytol.*, 28: 294-297.

**INFESTATION DES PEUPELEMENTS DE *PICEA* PAR  
*DENDROCTONUS MICANS* KUG. (COLEOPTERA: SCOLYTIDAE)  
EN LIMOUSIN (FRANCE) ET ESSAIS DE LUTTE BIOLOGIQUE  
AVEC LE PRÉDATEUR *RHIZOPHAGUS GRANDIS* GYLL.  
(COLEOPTERA: RHIZOPHAGIDAE)**

G. LEMPÉRIÈRE, J. M. BOUCHY, P. BOURDIN

Département d'environnement, Université Paris VII  
2, Place Jussieu, 75005 Paris, France

N. FRANJUS

Département d'audio-visuel, Université Paris VII  
2, Place Jussieu, 75005 Paris, France

L. CARRÈRE

Bio-Assistance Forêts Limousines  
7, rue des Palmiers, 87100 Limoges, France

et

D. BAILEY

Oxford Forestry Institute, University of Oxford,  
South Parks Road, Oxford OX1 3PS, U.K.

### Résumé

Le niveau des infestations du dendroctone de l'épicéa (*Dendroctonus micans* Kug.), un scolyte ravageur des pessières dans le Massif Central et le Limousin (France), a été déterminé par des enquêtes en Limousin en 1985 et 1986. Les caractéristiques des attaques du dendroctone sont décrites. À partir de ces données, une stratégie de lutte biologique par utilisation du coléoptère prédateur spécifique *Rhizophagus grandis* Gyll. a été menée en Limousin en 1986. La stratégie générale de lutte et les méthodes de lâchers en forêt sont discutés.

### Abstract

*Dendroctonus micans* Kug., the great European spruce bark beetle, is a threat to most Norway and Sitka spruce stands in the Massif Central and the Limousin (France). Infestation levels by that beetle were assessed by surveys in the Limousin in 1985 and 1986. The main features of attacks by the beetle are described. A long-term biological control programme was developed in the Limousin by introducing the coleopteran predator *Rhizophagus grandis* Gyll. The general control strategy in the outbreak area is discussed.

### Introduction

Le genre *Dendroctonus* est représenté sur le continent américain par quatorze espèces, mais une seule espèce, le dendroctone de l'épicéa (*Dendroctonus micans* Kug.), est présente en Europe. Sa stratégie de colonisation repose sur le grégarisme larvaire. Elle colonise l'épicéa commun ou épinette de Norvège (*Picea excelsa* Link.), mais semble se porter préférentiellement sur l'épicéa ou épinette de Sitka (*Picea sitchensis*

Carr.). Le cycle biologique de *Dendroctonus micans* est sujet à de grandes variations, essentiellement guidées par les conditions climatiques; il peut durer de douze mois dans des conditions favorables (en Grande-Bretagne par exemple), à trente-six mois en climat continental (Carle, 1975). Il présente cinq stades larvaires. Le rapport des sexes varie de un mâle pour cinq femelles à un mâle pour 20 femelles (Lempérière, 1979). La fécondation a lieu sous écorce et les femelles

émergentes peuvent coloniser de nouveaux sites. Une seule femelle peut donc initier un nouveau foyer d'infestation (Schvester, 1985).

L'épicéa commun et l'épicéa de Sitka sont des essences abondamment utilisées dans les reboisements résineux en Limousin (France); elles représentent un tiers de ceux-ci, soit environ 55 000 hectares dont 49 000 hectares d'épicéas communs et 6000 hectares d'épicéas de Sitka. La difficulté d'une surveillance phytosanitaire au niveau de cette région réside dans la structure de la forêt, privée à 96 % et de ce fait très morcelée. Il s'agit d'une forêt de première génération, essentiellement plantée après la seconde guerre mondiale, lors de la création du Fonds Forestier National. Sa productivité est excellente et de ce fait, elle justifie un programme de protection.

Connu comme l'un des ravageurs les plus importants des pessières en Europe, le dendroctone de l'épicéa commet des dégâts importants depuis une vingtaine d'années en Georgie soviétique (Kobakhidze, 1967). Actuellement les dégâts les plus sévères se rencontrent en Turquie (Benz, 1984), en Grande-Bretagne (Evans *et al.*, 1984) et en France (Lempérière & Bailey, 1986). L'insecte est présent à l'état endémique en Belgique, Hollande, Danemark et Allemagne (Lempérière, 1979). Il a progressé en France depuis les Vosges jusqu'au Massif Central (fig. 1) où il pullule depuis 1975. En Limousin, le dendroctone a été signalé depuis une dizaine d'années.

Différentes méthodes de lutte contre *D. micans* ont été menées à partir de 1977, sans grand impact sur ses populations (Lempérière, 1979). Les traitements chimiques se sont avérés très coûteux et peu efficaces pour plusieurs raisons: du fait de la position des attaques sur l'arbre, ce dernier ne peut être traité sur toute sa hauteur, et l'émergence des adultes est étalée sur une longue période. Les piégeages par phéromones ont aussi été inopérants, l'insecte ne développant aucune phase d'agrégation à l'état adulte (Lempérière, 1979). Des essais de lutte biologique ont été menés à la fin des années soixante en Georgie soviétique (Kobakhidze *et al.*, 1968) et, plus récemment, en France et en Grande-Bretagne. Ils consistaient en des lâchers du prédateur *Rhizophagus grandis* Gyll. sur les sites infestés. Nous nous sommes donc tournés vers ce type d'intervention en Limousin, après avoir participé aux premiers essais menés en France en 1982, en collaboration avec J. C. Grégoire de l'Université Libre de Bruxelles, et en Grande-Bretagne en 1984, en collaboration avec C. J. King de la *Forestry Commission*.

Des expériences préliminaires avaient permis de mettre en évidence la spécificité du prédateur vis-à-vis du scolyte, son pouvoir de détection de

la proie par un mécanisme olfactif de type kairomonal, sa capacité de reproduction relativement rapide (deux à trois générations par an, pour une génération de dendroctones, dans le cas le plus favorable) et son pouvoir de dispersion à l'intérieur des peuplements infestés (Merlin *et al.*, 1984). Cet article décrit les méthodes utilisées pour l'étude des infestations dans le Limousin et présente les résultats des enquêtes ainsi que le programme de lutte biologique.

## Méthodologie

### SURVEILLANCE DES INFESTATIONS AU NIVEAU RÉGIONAL

Nous avons, pour les besoins de cette étude, utilisé la méthode de recensement et d'échantillonnage dite «*central point quarter*» (Camacho-Vera *et al.*, 1984), qui nous a permis de couvrir un nombre important de sites. Les enquêtes ont été menées en 1985 et 1986, avec le concours des services forestiers régionaux. Les critères de cartographie des infestations reprennent ceux déjà énoncés lors d'une première campagne de surveillance menée en 1977 dans le sud-est du Massif Central (Perrot & Granet, 1977) et reconnaissent quatre classes d'abondance (fig. 2). Ces différentes données nous ont permis de déterminer un front d'infestation au-delà duquel les peuplements d'épicéas sont encore indemnes de toute attaque du scolyte.

Parallèlement à cette surveillance régionale, des enquêtes plus détaillées sur certaines parcelles ont apporté des précisions quant aux caractéristiques des attaques de *D. micans* en Limousin. Le nombre, la position et l'état des attaques (réussies ou avortées) ainsi que les caractéristiques du site ont été notées.

### INTRODUCTION DU PRÉDATEUR

L'élevage de *Rhizophagus grandis* a débuté en Limousin en août 1985 selon des méthodes utilisées en Grande-Bretagne (King & Evans, 1984). Il a été remplacé en 1986 par un procédé d'élevage plus fiable (Grégoire *et al.*, 1986) et limitant les risques d'infestation par le champignon entomopathogène *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuil. Ce procédé d'élevage permet non seulement la prévision d'une production (avec néanmoins tous les avatars liés à ce type d'opération), mais aussi une évaluation du temps consacré à la mise en œuvre et à la maintenance de l'élevage (pour plus de détails, voir Lempérière *et al.*, 1986).

Les critères appliqués pour la stratégie de lâchers de *Rhizophagus grandis* ont été sujets à diverses discussions. En effet, plusieurs impératifs se présentaient à nous: (1) couvrir le maximum de sites d'infestation, (2) lâcher le maximum d'in-

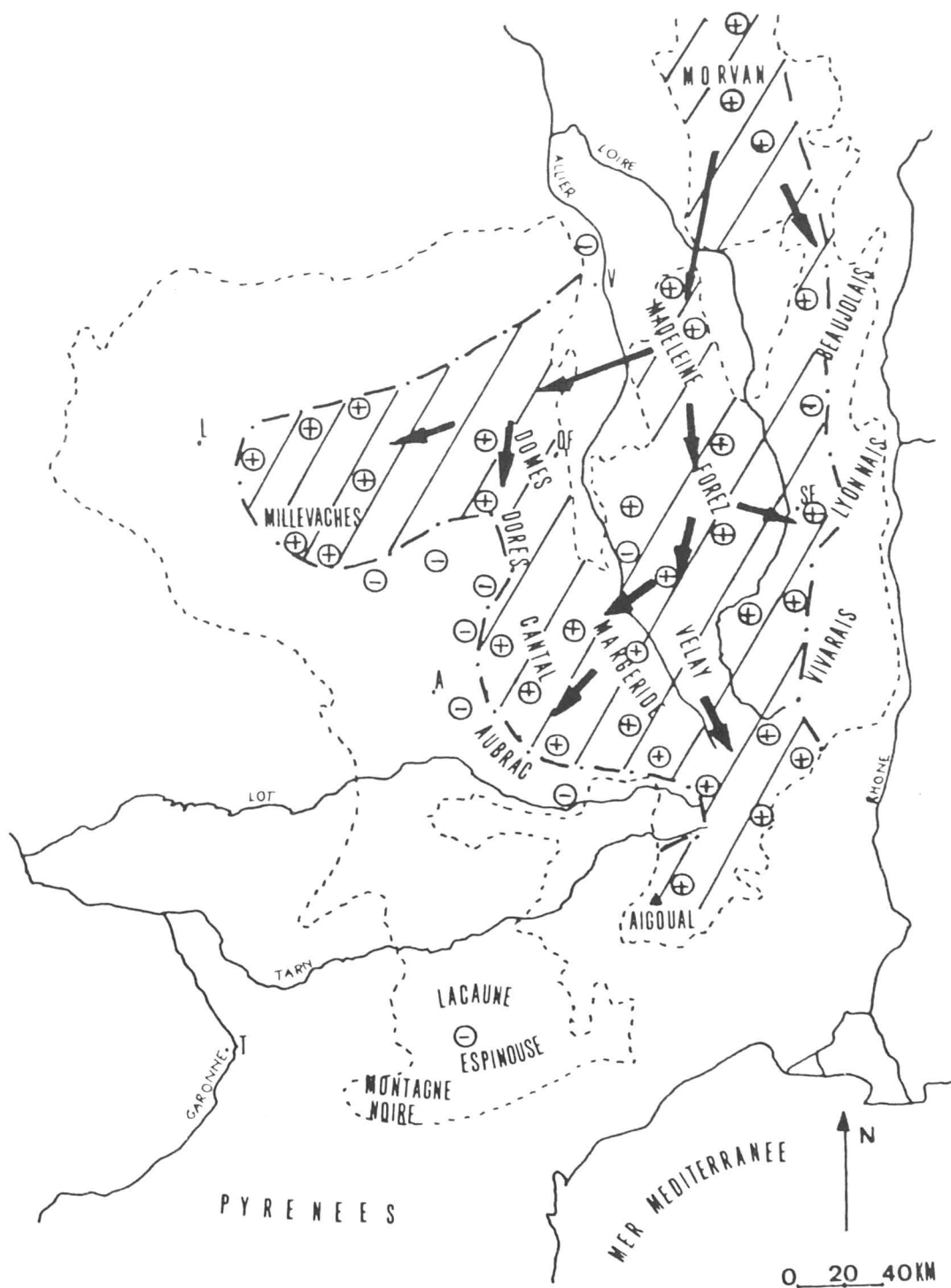


Figure 1. Distribution de *Dendroctonus micans* dans le Massif Central (France) en 1986; (+), région infestée; (-), région non infestée; les flèches indiquent le sens probable de la progression de l'infestation. Source: Perrot & Granet (1977), avec modifications.

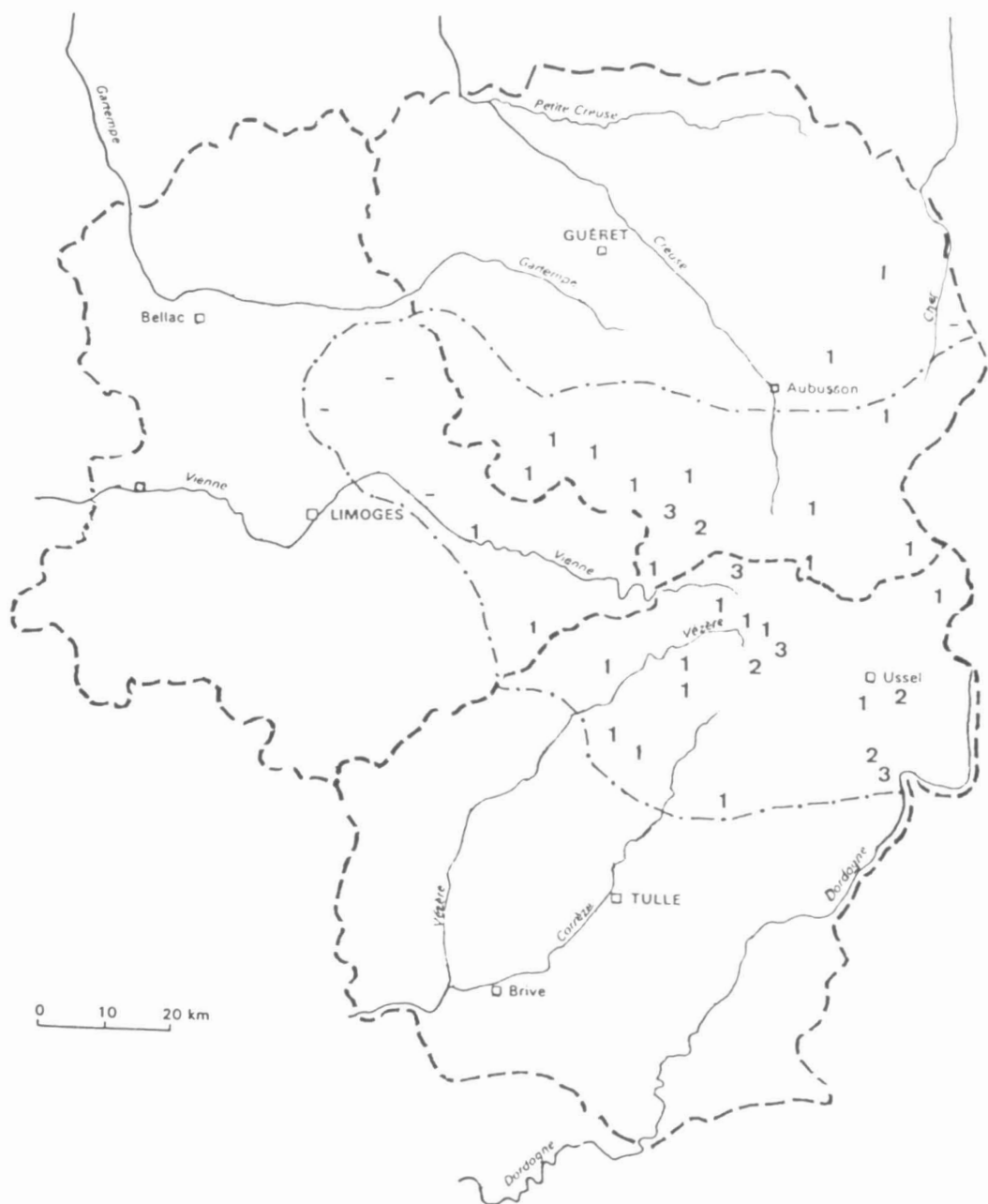


Figure 2. Distribution de *Dendroctonus micans* en Limousin (France) en 1986. Quatre classes d'abondance sont reconnues: (-), absence; (1), présence sur moins d'un arbre sur 20; (2), forte présence (un arbre sur trois à un arbre sur 20 attaqué); (3) foyer de pullulation (plus d'un arbre sur trois attaqué).

sectes dans ces sites, (3) intervenir à la demande des propriétaires forestiers privés et (4) installer le prédateur à la périphérie de la zone d'infestation afin de limiter tout risque d'invasion du dendroctone dans des massifs forestiers encore indemnes. Ces différents points devaient être pris en consi-

dération au regard de la production de prédateurs. Il a été ainsi décidé que la production de 1986 serait consacrée à couvrir en priorité les sites colonisés aux pourtours de la zone d'infestation, en deux phases successives, l'une à l'automne 1986, l'autre au printemps 1987.

La méthode de lâchers est des plus simples puisqu'elle consiste à placer au pied des arbres repérés un certain nombre de couples de *Rhizophagus grandis*, auparavant sexés, correspondant à l'état d'infestation du lieu. Nos critères de lâchers constituent un compromis entre ceux employés par Grégoire *et al.* (1984) au Parc national des Cévennes (sud-est du Massif Central), ceux des soviétiques (Kobakhidze *et al.*, 1968) et ceux des britanniques (King & Evans, 1984). Dans les peuplements en phase d'infiltration du dendroctone, nous relâchions 6 ou 12 couples par arbre sur 4 à 10 arbres, tandis que dans les sites en phase de pullulation, 6 couples par arbre étaient relâchés sur 50 arbres (Lempérière *et al.*, 1986).

## Résultats et discussion

### STATUT DES INFESTATIONS EN LIMOUSIN

Il semble que les premières infestations du dendroctone aient eu lieu en Limousin il y a une dizaine d'années (Lempérière, 1979). Les enquêtes menées en 1985 et 1986 ont mis en évidence 65 sites d'infestation de dendroctone. Ces peuplements ont une taille et un taux d'infestation variables puisqu'ils vont de quelques sujets atteints à des parcelles entièrement infestées. Les résultats des enquêtes (tableau I) ont permis de dresser une carte de la répartition du dendroctone en 1986 (fig. 2). Il est évident que les changements dans le statut des infestations, de 1985 à 1986, résident en partie dans le fait qu'un plus grand nombre de sites ont été visités en 1986. L'extension de cette surveillance doit se prolonger jusqu'en 1990, date à laquelle devrait être achevé le programme de lâchers massifs de prédateurs dans les forêts infestées.

TABLEAU I

Incidence des attaques de *Dendroctonus micans* détectées en Limousin lors des enquêtes de 1985 et 1986

	1985	1986
Nombre de sites visités	51	87
infestés	48	65
Nombre d'arbres visités	—	62 000
infestés	—	1 320
Infestation moyenne (%)	—	2,1

### CARACTÉRISTIQUES DES ATTAQUES DU DENDROCTONE

En Limousin, les attaques se font sur des arbres âgés de 15 à 60 ans (tableau II), ce qui constitue une différence majeure avec l'est du Massif Central où aucune attaque n'intervient sur les épicéas de moins de quarante ans (Perrot & Granet, 1977). Ce fait est à rapprocher de la très forte productivité de l'épicéa en Limousin, qui rend l'arbre susceptible d'être colonisé de manière plus précoce (épaisseur du liber suffisante pour l'installation de l'insecte). La bonne productivité a aussi une influence sur le pouvoir de dispersion de l'insecte, qui se porte essentiellement sur des arbres fourchus, blessés ou croissant dans des sites peu favorables et présentant, par là même, des déficiences physiologiques (tableau III). Ce point constitue d'ailleurs une observation originale puisque l'insecte était jusqu'à présent considéré comme primaire, c'est-à-dire se portant aussi bien sur des arbres sains que déficients, tandis qu'il apparaît en Limousin comme «pseudo-primaire».

TABLEAU II

Premières attaques de *Dendroctonus micans* dans quelques peuplements de *Picea* infestés en Limousin

Site	Espèce de <i>Picea</i>	Surface (ha)	Date des premières attaques	Âge (ans) de la plantation aux premières attaques
Département de Creuse				
Augerolles	<i>P. sitchensis</i>	10	1980	50
Gentioux	<i>P. excelsa</i>	10	1976	36
Royères 1	<i>P. sitchensis</i>	20	1978	25
Royères 2	<i>P. excelsa</i>	5	1978	25
Département de Corrèze				
Servières	<i>P. sitchensis</i>	3	1981	29
St-Merd	<i>P. sitchensis</i>	10	1986	18
Eygurande	<i>P. excelsa</i>	5	1985	19

TABLEAU III

Caractéristiques des attaques de *Dendroctonus micans* sur un site d'infestation en Limousin (Tarnac, Département de Corrèze)

Type d'arbre	Nombre d'arbres		Pourcentage d'arbres colonisés
	sains	colonisés	
Indemne	684	65	9,5
«Non-indemne»			
blessé	142	69	48,6
fourchu	25	14	56,0
blessé et fourchu	9	6	66,7
total	176	89	50,6
Total	860	154	17,5

Lors de nos enquêtes de terrain, nous avons effectué des observations sur la densité des attaques et leur distribution verticale. Dans un grand nombre de sites, la plupart des attaques sont solitaires. Il existe néanmoins, dans des peuplements fortement infestés, une «pseudo-agrégation» sur des arbres déjà colonisés (fig. 3). La distribution verticale des attaques montre une répartition quasi uniforme sur toute la hauteur de l'arbre, depuis la base jusqu'à la couronne, ce qui semble différent des situations observées ailleurs (fig. 4).

Les insectes se dispersant peuvent émerger et repénétrer sur le même arbre, ou bien creuser un tunnel à partir de la galerie natale et fonder un nouveau système sans émerger. Ces observations suggèrent que l'adulte de *D. micans* n'utilise pas de phéromones d'agrégation. Nous n'avons d'ailleurs pas identifié de composé de ce type au laboratoire (Lempérière, 1979). La sévérité des attaques du scolyte est intimement liée aux conditions locales et à la sylviculture qui y est menée. Il est donc très difficile de comparer, en fonction des contrastes rencontrés, les différents sites et d'estimer la sévérité des dommages.

#### ESSAIS DE LUTTE BIOLOGIQUE

Les autorités forestières de la région Limousin ont créé en 1985 une structure, «Bio-Assistance Forêts Limousines», permettant de mener à bien la lutte biologique au dendroctone. Cet organisme a pour mandats la production de prédateurs dans deux unités d'élevage, la mise en place de la stratégie de lutte au niveau régional, en concertation avec les institutions de recherche, et la surveillance sanitaire des peuplements d'épicéas, au moyen d'enquêtes menées en forêts publiques et privées en collaboration avec les différents organismes forestiers régionaux.

Différentes stratégies de lutte ont été adoptées selon l'état d'infestation des peuplements. La détection de foyers de pullulation nous a amenés à préconiser des coupes sanitaires du peuplement lorsque celui-ci se trouvait dans des zones particulièrement sensibles (proximité d'autres massifs forestiers importants, situation géographique du peuplement par rapport au front d'infestation de l'insecte). En cas de forte présence du dendroctone, des éclaircies sanitaires accompagnées de lâchers de prédateurs ont été effectuées. Nous nous sommes efforcés de les intégrer dans le cadre de la sylviculture générale des peuplements afin de ne pas modifier trop profondément la structure de ceux-ci et de ne pas favoriser éventuellement la dispersion du ravageur.

La lutte biologique a été utilisée seule lorsque l'insecte se trouvait en phase d'infiltration du peuplement. Avec les 8000 insectes adultes produits en 1985 et 1986, nous avons donc traité en priorité les sites situés à la périphérie de la zone d'infestation. Après avoir opéré sur le front d'infestation, il sera nécessaire de couvrir des sites en-deçà de cette zone, qui constitue actuellement une sorte de cordon sanitaire.

L'impact du prédateur se fait lors de la consommation des larves de dendroctone. Les couples de *R. grandis* gagnent les galeries de *D. micans*, y pondent et les larves issues de cette ponte se développent aux dépens des larves de dendroctones. Merlin *et al.* (1984) estiment qu'au terme de son développement larvaire (3<sup>e</sup> stade), la prénymphe de *R. grandis* a consommé une larve L5 de dendroctone. Chaque inoculum que nous avons artificiellement favorisé va ensuite prospérer et se disperser dans le peuplement atteint ou les peuplements voisins. Les soviétiques estiment que

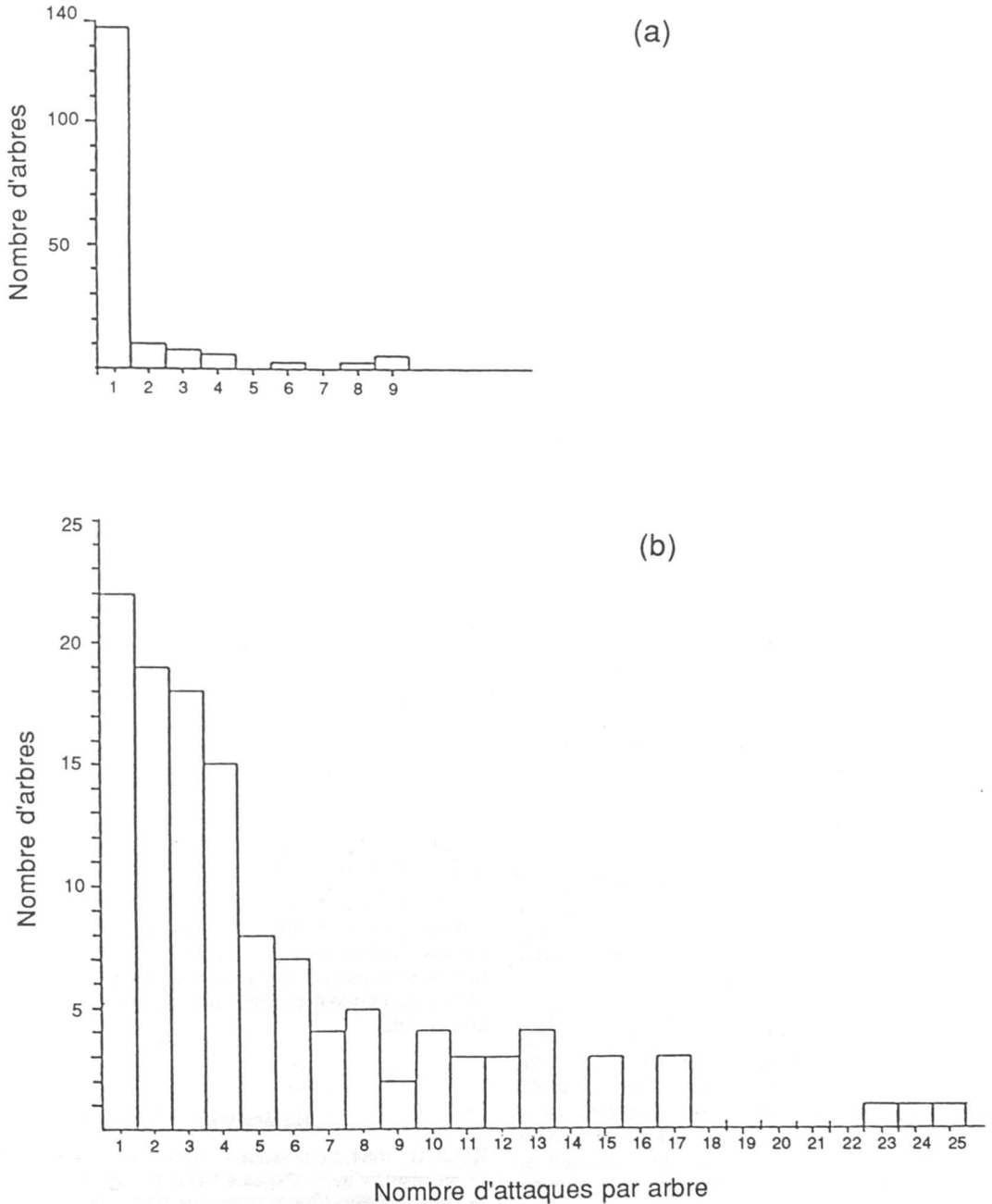
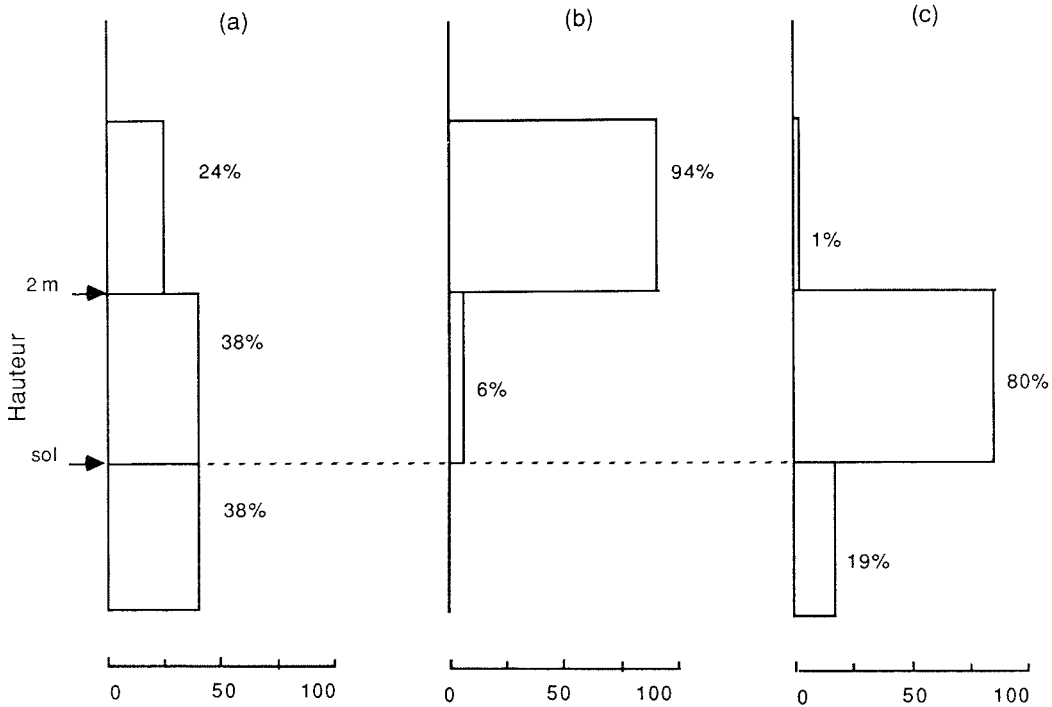


Figure 3. Densité des attaques de *Dendroctonus micans* sur les arbres; (a) sur 160 arbres en Belgique (d'après Grégoire, 1984); (b) sur 123 arbres en Limousin (France).

le *Rhizophagus* peut se déplacer jusqu'à 7 km de son point de lâcher. Nos observations ont montré que, deux heures après le lâcher, des adultes de

*Rhizophagus* avaient gagné un système larvaire de *Dendroctonus* situé à trois mètres du point de lâcher.





#### Pourcentage d'attaques

Figure 4. Distribution verticale des attaques de *Dendroctonus micans*; (a) observations réalisées en Limousin (France) en 1985 sur 137 arbres; (b) observations sur 8 arbres abattus en Belgique (d'après Grégoire, 1984); (c) observations de 1977 à 1984 en Belgique (d'après Grégoire, 1984).

#### Conclusion

La méthode de lutte biologique actuellement employée tend à limiter les populations de dendroctones à un niveau tolérable pour le forestier. Elle doit être accompagnée d'interventions sylvicoles sanitaires.

Outre les problèmes relatifs à l'élevage du prédateur (renouvellement des souches, mise au point de milieux artificiels), l'expérience que nous menons à une échelle relativement restreinte soulève un certain nombre de questions. Nous devons couvrir un maximum de sites dans un minimum de temps et produire des insectes en conséquence. Les capacités d'élevage doivent donc être doublées chaque année. Ensuite, le maintien d'une petite unité permettra, à la demande, d'effectuer des lâchers dans des sites nouvellement détectés. D'autre part, le traitement des peuplements ayant subi une intervention sylvicole où le nombre d'insectes à lâcher est déterminé en fonction de la surface coupée ou éclaircie devrait être revu; le recours à des méthodes chimiques de désinfection des souches serait peut-être plus approprié, celles-ci étant d'ailleurs sys-

tématiquement traitées contre *Fomes annosus*, l'agent de la pourriture du cœur.

Du fait du faible pouvoir de dispersion du dendroctone, la combinaison d'interventions sylvicoles sanitaires et de lutte biologique nous permet de penser que les conditions les plus favorables sont réunies pour que l'opération que nous menons soit concluante.

#### Références

- BENZ, G., 1984. *Dendroctonus micans* in Turkey: The situation today. — Pages 43-47 in *Biological control of bark beetles (Dendroctonus micans)*. Commission of the European Communities, Bruxelles, 141 p.
- CAMACHO-VERA, A., D. ASCENCIO-ALMANZA & E. EXCURRA, 1984. Diseño de un metodo de muestreo para descortezadores del pino. — Pages 1-35 in *Memoria del 3<sup>er</sup> Simposio nacional de parasitologia forestal*. Univ. Aut. Agraria Antonio Narro. Sociedad mexicana de entomologia, Satilo, Mexico.
- CARLE, P., 1975. *Dendroctonus micans* Kug. (Col.: Scolytidae). l'hylésine géant de l'épicéa. — *Revue for. fr.*, 28: 115-128.

- EVANS, H. F., C. J. KING & D. WAINHOUSE, 1984. *Dendroctonus micans* in the United Kingdom. The results of two years experience in survey and control. — Pages 20-34 in *Biological control of bark beetles (Dendroctonus micans)*. Commission of the European Communities, Bruxelles, 141 p.
- GRÉGOIRE, J. C., J. MERLIN, J. M. PASTEELS, R. JAFFUEL, G. VOULAND & D. SCHVESTER, 1984. Mass-rearings and releases of *Rhizophagus grandis* in Lozère. — Pages 122-128 in *Biological control of bark beetles (Dendroctonus micans)*. Commission of the European Communities, Bruxelles, 141 p.
- GRÉGOIRE, J. C., J. MERLIN, R. JAFFUEL, PH. DENIS, P. LAFONT & D. SCHVESTER, 1986. Élevage à petite et moyenne échelle du prédateur *Rhizophagus grandis* Gyll. en vue de la lutte biologique contre *Dendroctonus micans* Kug. — *Revue for. fr.*, 38: 457-464.
- KING, C. J. & H. F. EVANS, 1984. The rearing of *Rhizophagus grandis* and its release against *Dendroctonus micans* in the United Kingdom. — Pages 87-97 in *Biological control of bark beetles (Dendroctonus micans)*. Commission of the European Communities, Bruxelles, 141 p.
- KOBAKHIDZE, D. N., 1967. Des Riesenbastkaefer (*Dendroctonus micans* Kug.) in Georgien (USSR). — *Anz. Schädlingsk.*, 40 (5): 65-68.
- KOBAKHIDZE, D. N., M. S. TVARADZE, G. V. YASH-VILI & I. K. KRAVEISHVILI, 1968. Artificial rearing of *Rhizophagus grandis* Gyll. for the control of *Dendroctonus micans* Kug. in Georgia. — *Soobshch. Akad. Nauk. gruz. SSR*, 51: 435-440.
- LEMPÉRIÈRE, G., 1979. Contribution à l'étude biologique et biochimique de l'attractivité de *Dendroctonus micans* Kug. (Coleoptera: Scolytidae), ravageur de l'épicéa. — Thèse doctorat 3<sup>e</sup> cycle, Université Paris VI, 92 p.
- LEMPÉRIÈRE, G. & D. BAILEY, 1986. Observations sur les infestations du dendroctone de l'épicéa en Limousin. — *Forêts Fr.*, n° 290, p. 18-22.
- LEMPÉRIÈRE, G., D. BAILEY & L. CARRÈRE, 1986. Essai de contrôle des populations de dendroctone de l'épicéa par voie biologique. — *Forêts Fr.*, n° 294, p. 18-21.
- MERLIN, J., J. C. GRÉGOIRE, M. BAISIER, J. M. PASTEELS, 1984. Some new data on the biology of *Rhizophagus grandis* (Col: Rhizophagidae). — Pages 107-121 in *Biological control of bark beetles (Dendroctonus micans)*. Commission of the European Communities, Bruxelles, 141 p.
- PERROT, J. P. & A. M. GRANET, 1977. Le *Dendroctonus micans* Kug. dans le Sud-Est du Massif Central. Aire d'extension et premier essai d'interprétation des dommages. — Mémoire de 3<sup>e</sup> année, École nationale des Ingénieurs des Travaux des Eaux et Forêts, 120 p.
- SCHVESTER, D., 1985. Les insectes et la forêt française. — *Revue for. fr.*, 37: 42-64.



## ÉTUDE ÉPIDÉMIOLOGIQUE D'*HYPOTHENEMUS HAMPEI* (COLEOPTERA: SCOLYTIDAE), RAVAGEUR DES BAIES DU CAFÉIER, DANS DEUX RÉGIONS DU CAMEROUN

P. M. MBONDJI

Institut de la recherche agronomique  
Centre de recherche de Nkolbisson  
B.P. 2067, Yaoundé, Cameroun

### Résumé

Une étude épidémiologique du scolyte nuisible au caféier, *Hypothenemus hampei* (Ferrari), a été réalisée dans deux sites écologiquement très différents du Cameroun: la région d'Abong-Mbang dans l'est du pays et celle de Nkongsamba, près de la limite nord de la Province du Littoral. Dans la région d'Abong-Mbang, le début de l'infestation par l'insecte a lieu 30 à 45 jours après que les premières attaques aient été notées à Nkongsamba. Le taux de mortalité du scolyte due au microhyménoptère parasite *Prorops nasuta* Waterston et au champignon entomopathogène *Bauveria bassiana* (Bals.) Vuil. est plus élevé à Abong-Mbang qu'à Nkongsamba. À partir de ces observations, il a été possible de proposer un calendrier de lutte phytosanitaire adapté à chacune des deux régions, ce qui a permis une meilleure protection de la récolte de café.

### Abstract

An epidemiological study of the scolytid beetle *Hypothenemus hampei* (Ferrari), a pest of coffee, was carried out in two ecologically very different sites of Cameroun, namely Abong-Mbang in the eastern part of the country, and Nkongsamba in the Littoral Province near its northern boundary with the Western Province. In Abong-Mbang, the infestation of berries by *H. hampei* occurred 30 to 45 days after the first attacks had been observed in Nkongsamba. Insect mortality due to the parasitic microhymenoptera *Prorops nasuta* Waterston and to the entomopathogenic fungus *Bauveria bassiana* (Bals.) Vuil. was higher in Abong-Mbang than in Nkongsamba. From these results, it was possible to suggest a phytosanitary control calendar adapted to each of the regions, resulting in a better protection of the coffee crop.

### Introduction

Le caféier *robusta* (*Coffea canephora* Pierre var. *robusta* Linden) a été introduit dans la région littorale du Cameroun bien avant 1924, mais ce n'est qu'à partir de 1925 que sa culture a pris un grand essor dans le reste du pays, où l'on estime de nos jours sa superficie totale à plus de 200 000 hectares.

L'intensification de cette culture au Cameroun a inévitablement entraîné la propagation d'un cortège de microorganismes parasites et d'insectes déprédateurs. Parmi ces insectes, le plus important est le scolyte des baies, *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (= *Stephanoderes hampei*), un coléoptère de la famille des Scolytidae, dont la femelle pond ses œufs dans les baies du caféier. L'action déprédatrice du scolyte des baies fut mise en évidence par Fleutiaux (1901) sur un lot de café en provenance du Congo. Chevalier (1947) situe sa découverte en Afrique centrale et au Cameroun

entre 1902 et 1904. On croit que c'est à partir de cette région d'Afrique que *H. hampei* aurait été introduit dans beaucoup d'autres pays producteurs de café *robusta*, par exemple en Ouganda en 1908 (Gowdey, 1910), en Indonésie en 1909 (Van der Weele, 1909), au Brésil en 1919 (Neiva et al., 1924), en Nouvelle-Calédonie en 1948 (Cohic, 1958), etc. Les dégâts occasionnés aux grains de café résultent d'une part du trou d'entrée de la femelle et des galeries de ponte pratiquées par celle-ci et, d'autre part, des galeries creusées par les larves pour se nourrir. Outre que ces dégâts entraînent une chute des jeunes baies et une perte de poids du produit à la récolte, ils sont à l'origine d'une dépréciation de la valeur commerciale que peut subir le café sur le marché mondial. En effet, la présence de grains piqués dans le café, au-delà d'un certain seuil (environ 10 % dans un échantillon de 100 grains), est considérée comme un grave défaut par la plupart des pays consommateurs. Plusieurs autres insectes, plus ou moins

importants selon les régions, causent aussi des dégâts au caféier *robusta*, par exemple en s'attaquant aux rameaux ou en dévorant les feuilles, mais ils ne sont pas considérés dans cet article.

Depuis une quinzaine d'années, nous nous consacrons à l'étude du scolyte des baies et des moyens de lutte contre cet insecte dans les diverses régions caféières du Cameroun (Mbondji, 1974, 1984). Notre objectif initial consistait à étudier l'apparition des attaques d'*H. hampei* et à suivre l'évolution des populations de cet insecte ainsi que de celles de ses ennemis naturels, dans l'ensemble de la zone caféière du Cameroun. Par la suite, notre étude s'est limitée aux seules régions de culture intensive du caféier *robusta*, à savoir Nkongsamba et Abong-Mbang, les autres régions pouvant se comparer à l'une ou l'autre de ces deux zones. Après un bref rappel de la biologie de l'insecte, cet article résume nos observations, qui ont porté sur les dates de pullulation d'*H. hampei*, sur l'identification et le développement du parasitisme du scolyte par ses ennemis naturels et sur les méthodes de contrôle de l'insecte.

### Matériel et méthodes

#### LE SCOLYTE DES BAIES: BIOLOGIE

Le scolyte des baies vit uniquement dans les fruits du caféier. Après la récolte du café, la survie de l'insecte est assurée par les baies noires restées sur les arbres ou tombées au sol. Les mâles ne quittent que rarement les baies où ils sont nés et l'accouplement a lieu à l'intérieur des baies (Sladden, 1934). Un mâle peut féconder jusqu'à 13 femelles, à raison de deux femelles par jour au maximum (Bergamin, 1943). Dans les conditions normales de maturation des fruits, la femelle pond deux ou trois œufs par jour; la ponte diminue à partir du 20<sup>e</sup> jour. La ponte est impossible dans les grains de café dont la teneur en eau est inférieure à 9%; entre 9 et 17,5%, la ponte a lieu, mais les larves écloses ne peuvent se développer normalement (Sladden, 1934). La durée d'incubation de l'œuf est de 6 à 7 jours. Après le début de la ponte, les muscles du vol dégénèrent chez la femelle. Celle-ci ne peut plus dès lors sortir de la chambre de ponte pour infester une deuxième baie (Ticheler, 1961). Selon Bergamin (1943), il y aurait deux stades larvaires chez la femelle et un seul chez le mâle. Chez les larves qui donneront naissance aux individus de sexe femelle, la première mue a lieu le quatrième jour après l'éclosion de l'œuf. La durée du développement postembryonnaire est fonction de la température: elle est de 21 jours à 27°C, de 32 jours à 22° et elle atteint 63 jours à 19°C.

C'est au moment de la formation de nouvelles baies, alors que les baies noires où vivent les po-

pulations résiduelles de scolytes n'offrent plus les conditions de nutrition et de reproduction requises, que les femelles d'*H. hampei* sortent de leur abri pour coloniser les baies vertes où elles peuvent pondre. La femelle pénètre dans la baie de caféier en y perforant un trou par l'apex. Le mâle, plus petit que la femelle et ne pouvant voler à cause de ses ailes vestigiales, n'attaque pas les baies.

#### RÉGIONS D'ÉTUDE

Les régions de Nkongsamba et d'Abong-Mbang sont très différentes, tant par leur situation géographique que par leur régime climatique (Suchel, 1972). Nkongsamba (4°57'N., 9°56'E.) est situé au nord de la Province du Littoral, près de la limite de la Province de l'Ouest. C'est une zone montagneuse où la culture du caféier *robusta* est pratiquée dans les bas fonds ou sur les plateaux, entre 600 et 1000 m d'altitude. La précipitation annuelle est de 2500 à 3000 mm, avec une forte poussée de juin à octobre, dont le maximum se situe en août et septembre (380 mm en août); décembre, janvier et février sont les mois les plus secs, avec respectivement 19, 16 et 53 mm de pluie. La température maximale enregistrée varie entre 27 et 29°C et la température minimale est comprise entre 17 et 19°C. L'hygrométrie de l'air atteint 98%.

La région d'Abong-Mbang (3°58'N., 13°12'E.) est située dans la zone forestière de l'est du Cameroun à environ 700 m d'altitude. La précipitation annuelle (environ 1800 mm) est moins importante qu'à Nkongsamba, mais elle est suffisante pour la culture du caféier. Les mois les plus pluvieux sont septembre et octobre qui enregistrent entre 250 et 350 mm de précipitation; la saison sèche va également de décembre à février, mois au cours desquels il ne tombe que de 20 à 50 mm de pluie. Quant à la température, elle est plus élevée qu'à Nkongsamba, avec un maximum se situant entre 29 et 31°C et un minimum variant entre 16 et 19°C. L'humidité relative peut atteindre 100%.

#### MÉTHODES D'OBSERVATION

Des baies de caféier ont été prélevées au hasard chaque semaine, pendant trois ans, dans les plantations non traitées aux insecticides; au total 300 baies étaient prélevées par semaine. Elles ont été triées en baies saines et en baies attaquées par le scolyte. Ces dernières ont été ouvertes pour vérifier la présence ou l'absence de l'insecte, ce qui a permis de suivre le taux de présence du scolyte dans les baies ainsi que l'évolution des attaques tout au long de l'année.

La recherche des microhyménoptères parasites s'est faite à partir des baies rouges piquées, res-

tées sur les arbres après la récolte du café, ou à partir des baies noires tombées au sol au pied des caféiers. Ces baies ont été soit mises en élevage dans des boîtes à pêche, soit ouvertes pour capturer les microhyménoptères.

Les observations sur les champignons entomopathogènes ont été réalisées au champ et au laboratoire sur les baies vertes suffisamment développées, attaquées par le scolyte.

## Résultats et discussion

### DATES ET TAUX D'INFESTATION

Les attaques d'*H. hampei* débutent lorsque les baies nouvellement formées atteignent environ 7 mm de diamètre. L'infestation des baies par le scolyte ne se fait pas à la même période dans les deux sites étudiés: à Nkongsamba, l'accroissement des populations, qui suit le développement des fruits, se produit à partir de la fin d'avril jusqu'à la mi-mai, tandis qu'à Abong-Mbang, où le développement des baies est plus lent, les populations du scolyte s'accroissent de la mi-juin à juillet. Dans la zone de Nkongsamba, le taux d'attaque se situe autour de 17 % au début de mai et est de 40 % au début de juin; à Abong-Mbang, ce taux est de 14 % au cours des deux dernières semaines de juin et de 34 % en juillet. Des variations du taux d'attaque s'observent d'une année à l'autre en fonction de certains facteurs. En particulier, une récolte sanitaire bien exécutée (récolte de toutes les baies sur les arbres et ramassage de toutes celles tombées au sol au pied des caféiers) réduit le nombre de scolytes pouvant constituer les populations résiduelles à partir desquelles a lieu la réinfestation. De même, une grande sécheresse qui suit la fin de la récolte entraîne la dessiccation des baies noires abritant les femelles d'*H. hampei* et la mort de ces dernières; en 1983, à la suite d'une saison sèche particulièrement sévère qui a sévi dans tout le pays, le taux d'attaque par le scolyte des baies est tombé entre 5 et 7 % dans la région de Nkongsamba.

Une femelle qui fore sa galerie dans la baie met quelques jours à deux semaines pour s'y loger entièrement et ce, en fonction de la grosseur de la baie, de son état de maturation et de sa teneur en eau. Les premiers œufs sont pondus en juillet dans la région de Nkongsamba, soit un mois et demi à deux mois après le début des attaques.

### PARASITES

Les données sur les ennemis naturels d'*H. hampei* ont confirmé la présence du microhyménoptère *Prorops nasuta* Waterston (Bethyilidae) dans les deux régions étudiées, où il serait largement représenté. Les grands traits de la biologie

de cet insecte sont connus par les travaux de Hargreaves (1926) et de De Toledo (1942) et sont résumés par Ticheler (1961): après avoir pénétré dans un fruit piqué, de préférence une baie noire, la femelle fécondée de *P. nasuta* commence aussitôt à pondre. Elle paralyse par ses piqûres une larve âgée d'*H. hampei* et pond un œuf sur la face ventrale de son hôte. L'œuf éclot au bout de 2 à 4 jours et la jeune larve vit en ectoparasite sur son hôte. Elle file ensuite un cocon de soie à l'intérieur de la baie et y subit la nymphose. Le cycle évolutif complet dure en moyenne 29 jours à 25°C. L'adulte se nourrit de préférence d'œufs ou de jeunes larves d'*H. hampei*. Une femelle de *P. nasuta* pond au total une quarantaine d'œufs et ne visite qu'un petit nombre de baies au cours de son existence, qui se déroule parfois entièrement dans une seule baie.

*Prorops nasuta* offre des possibilités de lutte biologique au scolyte des baies, mais il n'a pas été possible dans cette étude de calculer le pourcentage de scolytes morts des suites des attaques de *P. nasuta*. Il ne semble pas non plus que cet aspect ait été étudié en détail par les autres chercheurs. On a cependant noté qu'au Brésil, la réduction des dégâts (moins de 5 %) observée en 1933 et 1934 était due à l'activité de *P. nasuta* (Schmitz & Crisinel, 1957).

*Heterospilus coffeicola* Schmiedeknecht et *Cephalonomia stephanoderis* Betrem, autres microhyménoptères parasites d'*H. hampei* étudiés par Ticheler (1961) et Koch (1973) en Côte d'Ivoire, n'ont pas été trouvés dans nos récoltes, bien que *H. coffeicola* ait été signalé par Pascalet (1939) dans le sud et l'est du Cameroun.

### CHAMPIGNONS ENTOMOPATHOGÈNES

Les recherches effectuées au Zaïre (Steyaert, 1935), au Cameroun (Pascalet, 1939) et à Java (Pascalet, 1931) sur *Bauveria bassiana* (Bals.) Vuil. (= *Botrytis stephanoderis* Baily), un champignon parasite d'*H. hampei*, ont montré que de réels espoirs pouvaient être fondés sur ce microorganisme entomopathogène comme agent de lutte biologique au scolyte des baies. Nous avons trouvé ce champignon dans la région de Nkongsamba et il est très répandu dans la région forestière de l'est et du centre du Cameroun. *B. bassiana* envahit le scolyte au moment du forage du trou d'entrée dans la baie, alors que le scolyte se trouve la tête enfoncée dans le fruit du caféier et l'abdomen à l'extérieur. Le champignon adhère à son hôte et germe en émettant des filaments mycéliens; l'examen au microscope d'individus morts a montré la présence du mycélium dans les différents tissus de l'insecte, au niveau du tube digestif, des pattes, des élytres et des antennes. Après l'infection, le scolyte peut encore vivre au

maximum pendant trois à six jours. L'insecte mort est recouvert d'une moisissure blanche caractéristique et reste fixé à l'orifice de la galerie. Le taux de mortalité due au champignon a été d'environ 14 % en juillet dans la région d'Abong-Mbang et de 11 % au mois de mai à Nkongsamba.

Un champignon du genre *Fusarium* (identifié au Muséum national d'histoire naturelle de Paris comme étant *F. semitectum* Berk & Rav.) a été trouvé associé à *B. bassiana* au cours de nos recherches à Nkongsamba et à Abong-Mbang. Cependant, des essais d'infection artificielle du scolyte avec ce champignon n'ont pu être menés.

#### LUTTE CHIMIQUE

Des résultats très satisfaisants ont été obtenus avec des traitements insecticides appliqués au début des attaques, lors du forage du trou d'entrée dans la baie par la femelle d'*H. hampei*. Deux méthodes d'application ont été retenues: la pulvérisation au sol à l'aide d'appareils à dos à pression entretenue et la pulvérisation aérienne à très bas volume, par avion. De nombreux produits insecticides appartenant à divers groupes sont ainsi expérimentés chaque année. Certains se sont révélés efficaces contre *H. hampei*: il s'agit notamment, parmi les organochlorés, du thiodan (endosulfan) utilisé à la dose de 750 g de matière active à l'hectare et, parmi les organophosphorés, du dursban (chlorpyrifos-éthyl) appliqué à la dose de 480 g de matière active à l'hectare. D'autres produits, issus de mélanges associant un organophosphoré et un pyréthrinolide de synthèse ont donné de bons résultats; c'est le cas du sumicombi (fenitrothion + fenvalerate) à 1000 g de matière active à l'hectare et du danitol (fenitrothion + profenpathrin) utilisé à 750 g de matière active à l'hectare.

#### Conclusion

Nos observations ont permis de situer dans le temps le début des attaques d'*H. hampei* dans les deux principales zones de production du café *robusta* au Cameroun. La présence dans ces mêmes régions du microhyménoptère parasite *Prorops nasuta* et du champignon entomopathogène *Bauveria bassiana* a été confirmée et un nouveau champignon associé à *B. bassiana* a été identifié, *Fusarium semitectum*. Nous avons montré que les attaques des baies par les scolytes débutent dès que les fruits du caféier atteignent 7 mm de diamètre, soit à partir du deuxième et du troisième mois suivant la floraison dans les régions du littoral et de l'est du Cameroun, respectivement. C'est pendant la période du forage du trou d'entrée dans la baie par la femelle d'*H. hampei* que l'insecte est le plus vulnérable tant à l'égard du

champignon *B. bassiana* que des produits insecticides utilisés, dont la plupart agissent par contact; il s'agit, pour la région de Nkongsamba, de la période qui va de la fin d'avril au 15 mai et, pour la zone de l'est, du 15 au 30 juin. Au niveau de la lutte biologique, les recherches seront poursuivies d'une part pour identifier de nouveaux ennemis naturels et, d'autre part, en vue d'accroître l'activité de ceux connus actuellement.

#### Références

- BERGAMIN, J., 1943. Contribuicao para o conhecimento da biologia da broca do cafe, *Hypothenemus hampei* (Ferrari, 1867) (Col. Ipidae). — Archos Inst. biol., S Paulo, 14: 31-72.
- CHEVALIER, A., 1947. Les caféiers du globe. Fasc. 3. — Paul Lechevalier, Paris, 356 p.
- COHIC, F., 1958. Le scolyte des grains de café en Nouvelle-Calédonie (*Stephanoderes hampei* Ferr.). — Café-Cacao-Thé, 2: 10-14.
- DE TOLEDO, A. A., 1942. Notas sobre a biologia da vespa de Uganda *Prorops nasuta* Waterst. (Hym. Bethyilidae) no Estado de s. Paulo, Brazil. — Archos Inst. biol., S Paulo, 13: 233-260.
- FLEUTIAUX, E., 1901. Un ennemi du café du Rouilou (Congo). — Nature, Paris, 29<sup>e</sup> ann, 3<sup>e</sup> sem., p. 4.
- GOWDEY, C. C., 1910. Report of the entomologist. — A. Rep. Uganda Dept. Agric. for the year ended 31st March 1910, p. 79.
- HARGREAVES, H., 1926. Notes on the coffee-berry borer (*Stephanoderes hampei* Ferr.) in Uganda. — Bull. ent. Res., 16: 347-354.
- KOCH, V. J. M., 1973. Abondance de *Hypothenemus hampei* Ferr., scolyte des grains de café, en fonction de sa plante-hôte et de son parasite *Cephalonomia stephanoderis* Betrem en Côte d'Ivoire. — Meded. Landbhooges. Wageningen, 73(16).
- MBONDJI, M. P., 1974. État actuel de nos connaissances sur la bionomie du *Stephanoderes hampei* Ferr. (Col. Scolytidae). — Anns Fac. Sci. Cameroun, 17: 95-103.
- MBONDJI, P. M., 1984. Principaux insectes nuisibles au cacaoyer et aux caféiers au Cameroun, bionomie et lutte. — Ministère de l'Enseignement supérieur et de la Recherche scientifique, Yaoundé, 85 p.
- NEIVA, A., A. M. DA COSTA LIMA & A. NAVARRO DE ANDRADE, 1924. Relatorio sobre a praga do café. — Lavoura, 27: 235-238.
- PASCALET, P., 1931. La pathologie des caféiers; maladies cryptogamiques, insectes et nématodes. — Mission Java, 1930-1931, Comptes-rendus, Yaoundé, Cameroun.
- PASCALET, P., 1939. La lutte biologique contre *Stephanoderes hampei* ou scolyte du caféier au Cameroun. — Revue Bot. appl. Agric. trop., Bull. n° 219, p. 753-764.
- SCHMITZ, D. & P. CRISINEL, 1957. La lutte contre *Stephanoderes hampei* Ferr. — Publ. Inst. natn. Étude agron. Congo belge, Sér. scient., n° 70, 156 p.

- SLADDEN, G. E., 1934. *Stephanoderes hampei* Ferr. — Bull. agric. Congo belge, 25: 26-77.
- STEYAERT, R. L., 1935. Un ennemi naturel du *Stephanoderes*, le *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuil. Étude des facteurs régissant sa pullulation. — Publ. Inst. natn. Étude agron. Congo belge, n° 2, 46 p.
- SUCHEL, J. B., 1972. La répartition des pluies et les régimes pluviométriques au Cameroun. — Centre d'études de géographie tropicale, C.N.R.S., Paris, 287 p.
- TICHELER, J. H. G., 1961. Étude analytique de l'épidémiologie du scolyte des grains de café, *Stephanoderes hampei* Ferr., en Côte d'Ivoire. — Meded. LandbHoogesch. Wageningen, 61 (11): 1-49.
- VAN DER WEELE, H. W., 1910. Ein neuer javanischer Kaffeeschädling *Xyleborus coffeivorus* nov. spec. — Bull. Dép. Agric. Indes néerl., n° 35, 6 p.





## ABONDANCE RELATIVE ET DYNAMIQUE SAISONNIÈRE DES TABANIDAE (DIPTERA) D'UNE SAVANE DE GUYANE FRANÇAISE

H. L. RAYMOND

Unité de zoologie

INRA et Direction des Services vétérinaires  
B.P. 324, 97302 Cayenne, Guyane Française

### Résumé

Quarante-deux espèces de taons ont été capturées en savane naturelle, à la limite entre savane et prairies artificielles, près d'une galerie forestière et en lisière de forêt pluviale dans un élevage bovin de la région côtière de Guyane française, à l'aide de pièges de type « Malaise ». *Tabanus importunus* Wiedemann, *Phaetobanus cajennensis* (Fabricius) et *Tabanus occidentalis* L. var. *dorsovittatus* Macquart sont les espèces les plus communes dans les quatre milieux. Un premier pic d'abondance est observé en fin de saison des pluies (juillet), pendant une période d'activité de *P. cajennensis*. L'espèce crépusculaire *Cryptotylus unicolor* (Wiedemann) est très abondante en saison sèche (août-octobre). Un dernier pic d'abondance correspond à la période de présence de *T. importunus*, en fin de saison sèche (novembre). Le nombre d'espèces récoltées et la diversité sont plus grands dans la forêt pluviale. La plus forte densité de taons a été observée près de la galerie forestière. Les Scionini, Chrysopsini et Diachlorini sont plus fréquents dans la forêt.

### Abstract

Forty-two species of horse flies were collected by canopy traps in a natural savannah, on the border between savannah and artificial pastures, near a gallery-forest, and on the edge of the rain forest in a beef farm of the coastal zone of French Guiana. *Tabanus importunus* Wiedemann, *Phaetobanus cajennensis* (Fabricius) and *Tabanus occidentalis* L. var. *dorsovittatus* Macquart were the most common species in the four stations. A first seasonal peak occurred in late rainy season (July), during a period of activity of *P. cajennensis*. The crepuscular species *Cryptotylus unicolor* (Wiedemann) was very abundant during the dry season (August-September). The last seasonal peak was observed in late dry season (November), during the period of activity of *T. importunus*. The greatest number of species and the greatest diversity index were recorded in the rain forest. The highest density of horse flies was observed near the gallery-forest. Scionini, Chrysopsini and Diachlorini were more frequent in the rain forest.

### Introduction

La systématique et la faunistique des taons de la région néotropicale sont à présent bien connues (Fairchild, 1981). Cependant, la composition des peuplements et les préférences écologiques des espèces ont rarement été décrites en Amérique du Sud (Bouvier, 1952; Fairchild, 1942; Rafael, 1982) alors qu'elles ont donné lieu à de nombreux articles dans d'autres régions du monde. Ces études sont généralement fondées sur la capture de femelles adultes en quête d'un repas de sang. L'estimation des populations de glossines repose aussi sur le piégeage d'adultes hématophages et le calcul d'une densité apparente par piège et par jour (Laveissière & Couret, 1983). La répartition des taons à l'échelle d'une exploitation agricole ou d'un village, les variations de leur abondance en fonction des saisons et les fréquences des diverses espèces du peuplement, sont des éléments

utiles à l'évaluation de l'importance économique de ces insectes et à l'organisation de la lutte.

Les taons sont très nuisibles aux herbivores en Guyane française (Raymond *et al.*, 1987), où ils sont les vecteurs potentiels de la trypanosomose et de l'anaplasmose bovines (Camus *et al.*, 1987) et de l'anémie infectieuse des Équidés (Richard, 1984). Ces ectoparasites étaient peu connus dans cette région (Fairchild, 1970) mais leur importance s'est accrue depuis 1975 avec le développement d'un élevage bovin intensif, fondé sur la création de prairies artificielles et l'importation de zébus. Les défrichements ont porté sur les deux principaux milieux terrestres de la côte de Guyane, les savanes et la forêt pluviale, dont Lefeuvre (1984) a résumé les caractéristiques écologiques. L'objectif de ce travail était de connaître la composition du peuplement de taons d'un élevage moderne de la région côtière, principale zone de production du

zébu, et ses variations dans l'espace et dans le temps.

### Méthodologie

Les prairies artificielles de la ferme expérimentale de Saint-Élie (commune de Sinnamary, à 100 km au nord-ouest de Cayenne), consacrée à l'élevage de zébus, occupent une zone d'environ 3 km<sup>2</sup>, située à la limite de la savane côtière et de la forêt pluviale et traversée par une galerie forestière. Quatre stations de capture ont été établies afin d'étudier la distribution des taons en fonction de l'habitat : une en savane naturelle (*Savane*), une à la limite entre savane et prairies artificielles (*Prairie*), une à la limite de la savane et des prairies, près de la galerie forestière (*Galerie*) et une à la lisière de la forêt, en bordure des prairies (*Forêt*). Chaque station était équipée d'un piège dérivé du type «Malaise», formé de deux panneaux noirs posés sous une tente en moustiquaire (Raymond 1987a). Une capture durait 24 heures, la récolte étant relevée après la tombée de la nuit. En cinq ans (1980-1984), les captures ont été réparties sur tous les mois de l'année pour suivre la dynamique saisonnière. Tous les mois n'ont pas été échantillonnés tous les ans, les captures étant plus fréquentes pendant la saison sèche, période d'activité maximale des taons en Guyane (Hidiroglou & Prévost, 1959). La dynamique saisonnière des Diachlorini à vol crépusculaire a été suivie à l'aide d'un piège appâté au dioxyde de carbone pendant une saison sèche (juillet à décembre 1983) à proximité de la galerie forestière (Raymond, 1987a). Dans ce cas particulier, en raison du rythme d'activité de ces espèces et de la grande efficacité de ce piège, l'abondance relative est calculée en taons pris par heure de capture.

Dans les autres cas, pour chaque mois et chaque station, l'abondance des insectes est calculée en taons pris par piège et par jour de capture (t/p.j). Les espèces ont été déterminées à l'aide d'une collection de taons de Guyane identifiés par le Professeur G. B. Fairchild (Université de Floride, Gainesville). La classification adoptée est celle de Fairchild (1969, 1971), mise à jour d'après des travaux plus récents (Fairchild, 1976, 1983, 1984; Wilkerson, 1979) auxquels on se reportera pour plus d'information. La diversité a été déterminée par l'indice de Margalef  $D = (S-1)/\log N$ , où  $S$  est le nombre d'espèces et  $N$  le nombre d'individus récoltés (Legendre & Legendre, 1979). La comparaison des variables caractérisant les peuplements (nombre d'espèces ou richesse spécifique, abondance relative, diversité) dans les différents habitats et pendant les mois de l'année a été effectuée par analyse de variance (Schwartz, 1963).

### Résultats

Les captures effectuées d'avril 1980 à décembre 1984 (1 862 équivalents jours  $\times$  pièges au total, correspondant à 132 couples mois-stations) ont donné 22 034 taons (presque exclusivement des femelles en quête de sang) appartenant à 4 tribus et à 42 espèces ou variétés (tableau I). Les Tabanini représentent 80 % des individus récoltés avec 2 genres et 15 espèces. Les Diachlorini forment moins de 20 % de l'effectif récolté mais comptent 11 genres et 20 espèces. Peu de Chrysopsini et de Scionini ont été obtenus. Un exemplaire de *Chrysops* n'a pu être identifié à l'aide du matériel et de la documentation actuellement en notre possession. Les Diachlorini à vol crépusculaire (*Cryptotylus unicolor*, *Chlorotabanus inanis* et *Chlorotabanus mexicanus*) sont peu attirés par le piège à leurre visuel et leur importance est donc sous-estimée par ce mode de capture.

#### EFFET DE L'HABITAT

Les différences observées entre stations (tableau I) sont significatives pour la richesse spécifique ( $F = 3,46$ ,  $dl = 3/128$ ,  $P < 0,025$ ), la diversité ( $F = 6,20$ ,  $P < 0,001$ ) et l'abondance relative ( $F = 9,12$ ,  $P < 0,001$ ). La richesse spécifique est plus grande à *Forêt* et *Galerie* (environ 7 espèces par couple mois-station, en moyenne) qu'à *Savane* et *Prairie* (environ 5 espèces par couple mois-station). Pour l'ensemble de l'étude, 40 espèces ont été récoltées à *Forêt* mais seulement 18 à 21 dans les autres stations. La diversité est presque deux fois plus grande à *Forêt* qu'ailleurs. L'abondance est maximale à *Galerie*, faible à *Forêt* et *Prairie* et minimale à *Savane* (tableau I).

*Fidena* et *Chrysops* n'ont été obtenus qu'en petit nombre et seulement à *Forêt* (sauf *C. variegata*). Près de la moitié des espèces de Diachlorini sont rares (moins de 0,07 t/p.j) et n'ont été prises qu'à *Forêt*. Environ un tiers des Diachlorini sont présents dans toutes les stations, quatre d'entre eux étant plus abondants (tableau I): *Lepiselaga crassipes*, *Phaeotabanus fervens*, *Cryptotylus unicolor* et *Phaeotabanus cajennensis*. *Chlorotabanus inanis* est plus fréquent à *Forêt* et *Chlorotabanus mexicanus* ailleurs. Parmi les Tabanini, les *Tabanus* des groupes *angustifrons* (*T. angustifrons*, *T. discus*, *T. xuthopogon*, *T. crassicornis*) et *trivittatus* (*T. trivittatus*, *T. tristichus*), ainsi que *Tabanus occidentalis* var. *modestus*, sont plus fréquents à *Forêt*. *Tabanus importunus*, *T. olivaceiventris* et des *Tabanus* du groupe *lineola* (*Tabanus occidentalis* var. *dorsovittatus*, *Tabanus wilkersoni*) sont présents partout mais plus abondants à *Galerie*.

Malgré ces différences, un petit groupe d'espèces domine dans la majorité des habitats: *Ta-*

TABLEAU I

Abondance relative des taons (insectes pris par piège et par jour de capture) en quatre stations de la ferme Saint-Élie à Sinnamary (Guyane française)

	Savane	Prairie	Galerie	Forêt
<b>CHRYSOPSINAE</b>				
<b>SCIONINI</b>				
<i>Fidena auripes</i> (Ricardo)	—	—	—	0,020
<i>Fidena fulgifascies</i> Barretto	—	—	—	0,002
<i>Fidena pseudoaurimaculata</i> (Lutz)	—	—	—	0,002
<b>CHRYSOPSINI</b>				
<i>Chrysops varians</i> Wiedemann var. <i>tardus</i> Wiedemann	—	—	—	0,004
<i>Chrysops variegata</i> (De Geer)	0,003	—	0,002	0,012
<i>Chrysops variegata</i> (DeGeer) var. <i>venezuelensis</i> Kröber	—	—	—	0,002
<i>Chrysops</i> sp.	—	—	—	0,002
<b>TABANINAE</b>				
<b>DIACHLORINI</b>				
<i>Stenotabanus cinereus</i> (Wiedemann)	0,006	0,010	0,015	0,018
<i>Diachlorus bicinctus</i> (F.)	—	0,002	—	0,010
<i>Diachlorus curvipes</i> (F.)	—	—	0,004	0,073
<i>Diachlorus fuscistigma</i> Lutz	—	—	—	0,065
<i>Diachlorus podagricus</i> (F.)	—	—	—	0,002
<i>Diachlorus scutellatus</i> (Macquart)	0,006	0,002	0,008	—
<i>Chlorotabanus inanis</i> (F.)	0,015	0,010	0,070	0,099
<i>Chlorotabanus mexicanus</i> (L.)	0,006	0,012	0,046	0,002
<i>Cryptotylus unicolor</i> (Wiedemann)	0,037	0,043	0,342	0,016
<i>Phaeotabanus cajennensis</i> (F.)	0,096	0,513	4,492	1,095
<i>Phaeotabanus fervens</i> (L.)	0,198	0,330	0,411	0,294
<i>Phaeotabanus nigriflavus</i> (Kröber)	—	0,002	0,002	0,032
<i>Acanthocera marginalis</i> Walker	—	—	—	0,022
<i>Dichelacera damicornis</i> (F.)	—	—	—	0,002
<i>Dichelacera marginata</i> Macquart	—	—	—	0,038
<i>Catachlorops difficilis</i> (Kröber)	—	—	—	0,002
<i>Stypommisa glandicolor</i> (Lutz)	—	—	—	0,008
<i>Leucotabanus albovarius</i> (Walker)	—	—	—	0,016
<i>Leucotabanus exaestuans</i> (L.)	—	—	—	0,004
<i>Lepiselaga crassipes</i> (F.)	0,053	0,056	0,167	0,006
<b>TABANINI</b>				
<i>Poeciloderas quadripunctatus</i> (F.)	—	—	—	0,004
<i>Tabanus angustifrons</i> Macquart	0,003	—	0,002	0,032
<i>Tabanus crassicornis</i> Wiedemann	0,003	0,006	0,011	0,129
<i>Tabanus discus</i> Wiedemann	—	—	—	0,034
<i>Tabanus xuthopogon</i> Fairchild	—	—	—	0,042
<i>Tabanus importunus</i> Wiedemann	0,424	1,696	9,414	3,669
<i>Tabanus nebulosus</i> De Geer	0,003	0,002	0,023	—
<i>Tabanus olivaceiventris</i> Macquart	0,019	0,014	0,308	0,085
<i>Tabanus occidentalis</i> L. var. <i>dorsovittatus</i> Macquart	0,954	1,234	5,845	1,615
<i>Tabanus occidentalis</i> L. var. <i>modestus</i> Wiedemann	0,006	—	0,004	0,175
<i>Tabanus wilkersoni</i> Fairchild	0,842	2,219	5,464	0,085
<i>Tabanus tristichus</i> Fairchild	0,009	—	0,053	0,097
<i>Tabanus trivittatus</i> Fabricius	—	—	—	0,010
<i>Tabanus antarcticus</i> L.	—	—	—	0,002
<i>Tabanus pungens</i> Wiedemann	0,009	0,033	0,067	0,002
Abondance totale	2,72	6,19	26,75	7,83
Nombre total d'espèces	19	18	21	40
Richesse spécifique moyenne	5,00	4,71	6,83	7,00
Diversité (Indice de Margalef)	2,65	2,10	2,09	4,71

TABLEAU II

Abondance saisonnière des espèces de taons (insectes pris par piège et par jour) à la ferme de Saint-Élie à Sinnamary (Guyane française)

Espèce	Mois											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Fidena auripes</i>	0,014	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,009	0,027
<i>Fidena fulgifascies</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,005
<i>Fidena pseudoaurimaculata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0,004	—	—	—
<i>Chrysops varians</i> var. <i>tardus</i>	—	—	—	—	—	—	—	0,012	—	—	—	—
<i>Chrysops variegata</i>	—	—	—	—	—	0,062	0,008	0,012	0,004	0,003	0,003	0,005
<i>Chrysops variegata</i> var. <i>venezuelensis</i>	—	0,017	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Chrysops</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,003	—	—
<i>Stenotabanus cinereus</i>	—	—	—	—	—	—	0,008	0,040	0,027	0,025	0,003	—
<i>Diachlorus bicinctus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,003	0,006	0,014
<i>Diachlorus curvipes</i>	0,014	—	0,031	0,016	0,059	—	0,047	0,029	0,015	0,019	0,025	0,014
<i>Diachlorus fuscistigma</i>	—	—	—	—	—	—	0,148	0,029	0,004	0,012	0,009	—
<i>Diachlorus podagricus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,003	—
<i>Diachlorus scutellatus</i>	—	—	—	—	—	—	—	0,006	0,015	0,006	—	—
<i>Chlorotabanus inanis</i>	0,027	—	0,020	0,033	0,059	—	0,008	0,040	0,108	0,075	0,025	0,096
<i>Chlorotabanus mexicanus</i>	—	—	—	—	—	—	0,016	—	0,035	0,043	0,015	0,018
<i>Cryptotylus unicolor</i>	—	—	—	—	—	0,063	0,101	0,150	0,406	0,186	0,038	0,023
<i>Phaeotabanus cajennensis</i>	0,135	—	—	—	—	3,375	2,607	1,948	0,909	0,839	5,316	1,201
<i>Phaeotabanus fervens</i>	—	—	—	—	—	—	—	0,110	0,766	1,009	0,156	0,009
<i>Phaeotabanus nigriflavus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,003	0,047	0,009
<i>Acanthocera marginalis</i>	—	—	—	—	—	—	0,016	—	0,004	0,009	0,012	0,005
<i>Dichelacera damicornis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,005
<i>Dichelacera marginata</i>	—	0,017	0,020	0,049	—	—	0,016	—	—	0,012	0,019	0,005
<i>Catachlorops difficilis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,006	—
<i>Stypommisa glandicolor</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,003	0,009	—
<i>Leucotabanus albovarius</i>	—	—	—	0,016	—	—	—	—	—	0,003	0,009	0,014
<i>Leucotabanus exaestuans</i>	—	—	—	—	—	—	0,008	0,006	—	—	—	—
<i>Lepiselaga crassipes</i>	0,014	—	0,092	0,131	0,235	0,125	0,109	0,162	0,101	0,102	0,059	0,005
<i>Poeciloderas quadripunctatus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0,004	—	0,003	—
<i>Tabanus angustifrons</i>	—	—	—	—	—	—	0,062	0,064	—	—	0,006	—
<i>Tabanus crassicornis</i>	—	—	—	0,016	—	0,062	0,272	0,179	0,008	0,003	0,006	0,005
<i>Tabanus discus</i>	—	—	—	—	—	—	0,054	0,058	—	—	—	—
<i>Tabanus xuthopogon</i>	—	—	—	—	0,059	0,125	0,054	0,063	—	—	—	—
<i>Tabanus importunus</i>	0,041	0,017	0,102	0,115	0,059	1,063	0,825	1,405	0,720	5,363	15,39	2,795
<i>Tabanus nebulosus</i>	0,014	—	—	—	—	—	0,023	0,006	0,004	0,006	0,019	—
<i>Tabanus olivaceiventris</i>	0,041	—	0,010	0,164	0,118	—	0,031	0,109	0,097	0,208	0,172	0,155
<i>Tabanus occidentalis</i> var. <i>dorsovittatus</i>	0,757	1,034	0,449	1,721	0,471	0,563	0,825	1,277	2,855	2,792	5,550	4,050

TABLEAU II (suite et fin)

Espèce	Mois											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Tabanus occidentalis</i> var. <i>modestus</i>	0,027	—	—	0,016	—	0,250	0,296	0,179	—	0,009	0,009	0,037
<i>Tabanus wilkersoni</i>	1,270	3,254	3,031	3,311	0,530	3,938	5,315	2,815	0,754	0,618	2,638	4,909
<i>Tabanus tristichus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0,008	0,171	0,069	—
<i>Tabanus trivittatus</i>	—	—	—	—	—	—	0,008	—	0,004	0,006	0,003	—
<i>Tabanus antarcticus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,003	—
<i>Tabanus pungens</i>	—	—	—	0,033	0,235	0,063	0,016	0,046	0,046	0,034	0,053	0,014
Abondance totale	2,35	4,34	3,76	5,62	1,82	9,69	10,87	8,75	6,90	11,57	29,69	13,42
Nombre d'espèces	11	5	8	12	9	11	24	23	23	28	32	23
Richesse spécifique moyenne	4,29	2,00	2,57	3,69	3,50	4,29	6,73	7,24	8,75	9,07	8,63	5,64
Diversité (Indice de Margalef)	1,94	0,72	1,18	1,88	2,33	1,98	3,18	3,00	2,94	3,28	3,38	2,88

*banus occidentalis* var. *dorsovittatus* partout, *Tabanus importunus* partout sauf à Savane, *Phaeotabanus cajennensis* à Forêt et Galerie, et *Tabanus wilkersoni* partout sauf à Forêt (tableau I).

Les abondances maximales des espèces crépusculaires *Cryptotylus unicolor* et *Chlorotabanus mexicanus* sont respectivement de 151 et 30 taons par piège à dioxyde de carbone et par heure à Galerie (seule station où ce piège a été utilisé), en septembre et en août. Leur importance à Galerie est du même ordre que celle de *Tabanus importunus* ou *Tabanus occidentalis* var. *dorsovittatus* (182 et 36 taons par piège à dioxyde de carbone et par heure, respectivement, en novembre). L'abondance de *Chlorotabanus inanis* à Galerie (10 taons par piège à dioxyde de carbone et par heure, en décembre) est voisine de celle de *Tabanus olivaceiventris*.

#### EFFET DE LA SAISON

Les différences observées entre mois (tableau II) sont significatives pour la richesse spécifique ( $F = 7,33$ ,  $dl = 11/120$ ,  $P < 0,001$ ), la diversité ( $F = 7,16$ ,  $P < 0,001$ ) et l'abondance relative ( $F = 1,96$ ,  $P < 0,05$ ). La richesse spécifique est plus élevée en saison sèche (7-9 espèces par couple mois-station, en moyenne, de juillet à novembre) qu'en saison des pluies (2-6 espèces par couple mois-station de décembre à juin). Sur l'ensemble de l'étude, le nombre d'espèces capturées chaque mois est plus grand de juillet à décembre (23-32 espèces) que de janvier à juin (5-12 espèces). La diversité est également plus forte de juillet à décembre que de janvier à juin.

*Fidena auripes* n'est présente qu'en début de saison des pluies (novembre à janvier). *Chrysops variegata* a été pris pendant la saison sèche (juin à décembre). Quelques Diachlorini ont été observés presque toute l'année: *Lepiselaga crassipes*, *Dichelacera marginata*, *Diachlorus curvipes*, *Chlorotabanus inanis*. Les autres Diachlorini sont des espèces de saison sèche à période de présence étendue (*Phaeotabanus cajennensis*, *Cryptotylus unicolor*) ou brève (*Phaeotabanus fervens*, *Stenotabanus cinereus*, *Diachlorus fuscistigma*). Parmi ces Diachlorini, *P. cajennensis* présente deux pics d'abondance, en juin et en novembre (tableau II). Les *Tabanus* du groupe *angustifrons* (*T. angustifrons*, *T. crassicornis*, *T. discus*, *T. xuthopogon*) et *Tabanus occidentalis* var. *modestus* ont un pic annuel en début de saison sèche (juin à août). *Tabanus olivaceiventris* est présent presque toute l'année. *Tabanus wilkersoni* est fréquent en saison des pluies (janvier à juin) et surtout aux périodes de transition entre saisons (en juillet et en décembre). *Tabanus importunus*, rare de janvier à mai, a son pic annuel en novembre. *Tabanus oc-*

*cidentalis* var. *dorsovittatus* est abondant en saison des pluies (janvier à juillet) comme en saison sèche (août à décembre).

Les quelques espèces composant l'essentiel du peuplement présentent des périodes d'activité distinctes. En saison des pluies (janvier-juin), *Tabanus wilkersoni* et *Tabanus occidentalis* var. *dorsovittatus* dominant (tableau II). En début de saison sèche (juillet-août), *Phaeotabanus cajennensis* s'ajoute à *T. wilkersoni*. En milieu de saison sèche (septembre-octobre), l'importance de *T. occidentalis* var. *dorsovittatus* et *Tabanus importunus* augmente pour culminer en fin de la saison sèche (novembre-décembre) où réapparaissent *P. cajennensis* et *T. wilkersoni*.

Des pics d'abondance de *Chlorotabanus mexicanus* (30 taons par piège à dioxyde de carbone et par jour), *Cryptotylus unicolor* (151) et *Chlorotabanus inanis* (10) ont été observés en août, septembre et décembre, respectivement. Ce type de piège n'a été utilisé que de juin à décembre. D'après les captures au piège sans dioxyde de carbone, *C. inanis* est présent presque toute l'année, tandis que *C. unicolor* et *C. mexicanus* n'ont été récoltés qu'en saison sèche (juin-décembre).

#### Discussion

Fairchild (1942), récoltant les taons d'une station de la côte atlantique de Panama deux fois par mois pendant un an à l'aide d'appâts animaux, a obtenu 11 997 individus (dont près de la moitié de *Tabanus occidentalis*) appartenant à 35 espèces. Bouvier (1952) a récolté en 33 mois, principalement sur l'homme et des animaux, dans un élevage proche de Campinas (état de São Paulo, Brésil), 2547 taons (70 % du genre *Chrysops*) appartenant à 38 espèces dont 11 présentes en Guyane. Cette faune d'une région plus méridionale (22°50'S.), plus élevée (600 m), plus sèche et plus froide est très différente de celle de Guyane ou d'Amazonie, bien que *Tabanus occidentalis* y représente 20 % des captures. L'étude des taons du campus universitaire de Manaus (Amazonie, Brésil), réalisée à l'aide de quatre pièges «Malaise» blancs posés en permanence pendant un an et d'un piège à appât animal utilisé deux fois par mois (Rafael, 1982; Rafael & Charlwood, 1980), a donné 32 espèces dont 21 présentes à la ferme Saint-Élie. Les taons les plus nombreux à Manaus sont *Tabanus occidentalis* (var. *dorsovittatus* et var. *modestus*), *T. importunus* et *Phaeotabanus cajennensis*, comme à Saint-Élie. Ces trois espèces ont également une importance majeure en Guyane (Bodkin & Cleare, 1916) et en Guyane (Raymond, 1986). *Cryptotylus unicolor* (présent à Manaus) et les espèces de savane

*T. wilkersoni* et *Chlorotabanus mexicanus* (absentes à Manaus) occupent respectivement les quatrième, cinquième et sixième rangs par ordre d'effectif capturé en Guyane (Raymond, 1987b). La durée de notre étude, le choix de nos stations et notre matériel de capture ont permis, sans appât animal, d'obtenir des résultats au moins équivalents à ceux des recherches écologiques antérieures sur les taons néotropicaux adultes.

#### EFFET DE L'HABITAT

La grande richesse spécifique et la grande diversité observées à *Forêt* pourraient s'expliquer par l'existence de nombreuses strates de végétation et par une plus grande diversité des conditions microclimatiques, des gîtes larvaires, des lieux de repos ou de chasse et des hôtes potentiels. Rafael & Gorayeb (1982), utilisant d'août à décembre, à Belém et Manaus, un piège suspendu dans les arbres, entre 15 et 25 m au-dessus du sol, ont obtenu 22 espèces de taons. Dix de ces espèces ont été capturées au sol à *Forêt* (*Acanthocera marginalis*, *Diachlorus curvipes*, *D. fuscistigma*, *D. podagricus*, *Dichelacera damicornis*, *Fidena pseudoaurimaculata*, *Poeciloderas quadripunctatus*, *Stypommisa glandicolor*, *Tabanus occidentalis*, *T. trivittatus*). D'après ces auteurs, celles appartenant aux genres *Acanthocera*, *Diachlorus* et *Dichelacera* se trouvent préférentiellement dans les arbres.

La plus grande abondance des taons à *Galerie* est en accord avec les observations effectuées en Amérique du Nord (Hansens & Rabin, 1981; Sheppard & Wilson, 1977) où les taons se concentrent à la limite des zones découvertes et des zones boisées. Cinq mois d'enquête préliminaire dans la région côtière de Guyane (Raymond, 1986) ont également indiqué que l'abondance des taons était plus élevée à l'écotone entre milieux herbacés et milieux boisés. Ce phénomène pourrait être lié à la présence de lieux de repos, facteur écologique important pour les taons (Trojan, 1958). En particulier, les femelles en quête de sang de *Tabanus importunus* restent posées sur les arbres à proximité des troupeaux (Raymond et al., 1987), ou à l'affût en attendant le passage d'un hôte. Dans l'état de São Paulo, région plus sèche et plus élevée (600 m) que la Guyane, la densité des taons est faible, ils ne semblent pas gêner le bétail et c'est en forêt qu'ils sont les plus nombreux (Bouvier, 1952). Malgré l'utilisation de quatre pièges, Rafael (1982) ne donne pas d'information sur la distribution spatiale des taons au campus universitaire de Manaus. Notre étude confirme la préférence de *Chlorotabanus inanis*, *Chrysops*, *Tabanus tristichus*, *T. trivittatus*, *T. occidentalis* var. *modestus* pour les milieux boisés, déjà observée en Guyane (Raymond, 1986).

Des larves de *Tabanus importunus*, *T. wilkersoni*, *Phaeotabanus cajennensis* et *Diachlorus scutellatus* et des pontes de *T. importunus* et *Chlorotabanus* ont été trouvées en savane naturelle, à quelques centaines de mètres de *Savane*, *Prairie* et *Galerie* (Raymond et al., 1987). Les stations *Prairie*, *Galerie* et *Forêt* sont situées en bordure de prairies pâturées périodiquement par les zébus (mais ceux-ci peuvent être dans des prairies éloignées). *Savane* est à l'écart des pâturages, ce qui explique peut-être la très faible abondance des taons dans cette station. Certaines espèces de taons effectuent probablement des déplacements de quelques centaines de mètres entre les zones boisées constituant des lieux de repos (lisière de forêt, galerie forestière), les prairies où se trouvent leurs hôtes les plus abondants et les plus accessibles et les savanes d'où émergent les adultes et où les femelles reviennent pondre. Ce changement d'habitat en fonction de la phase du cycle de développement est fréquent chez les taons. Dans l'est des États-Unis, les larves de *Chrysops atlanticus* Pechuman se développent dans les marais côtiers, mais les adultes se concentrent à la lisière des bois bordant les marais et prennent leur repas du sang sur les agriculteurs travaillant dans les champs proches des marais (Hansens & Rabin, 1981). Au Japon, des espèces dont les adultes hématophages sont inféodés à la forêt ou à la prairie peuvent avoir des gîtes larvaires aquatiques distincts (Inaoka, 1975).

Le peuplement de taons de la ferme de Saint-Élie correspond à une faune de savane (*Tabanus importunus*, *T. occidentalis* var. *dorsovittatus*, *T. wilkersoni*), enrichie de nombreux éléments en lisière de forêt. Les adultes sont concentrés près des zones boisées mais vont prendre leur repas de sang dans les prairies et, pour certaines espèces, pondre dans les savanes. Nos données sur la répartition des taons en fonction de l'habitat, plus détaillées que celles fournies par les études écologiques antérieures sur les taons néotropicaux, ont été obtenues en utilisant seulement quatre pièges judicieusement placés.

#### EFFET DE LA SAISON

Le climat tropical, chaud et humide de Guyane permet une activité permanente des taons, mais la plupart des espèces ont un pic saisonnier bien marqué, situé en général un peu avant, pendant ou un peu après la saison sèche. Les espèces les plus communes volent toute l'année et leur dynamique saisonnière ne peut être décrite simplement en termes de présence ou d'absence.

La dynamique saisonnière des taons tropicaux est généralement déterminée par l'alternance des saisons sèches et humides. Sous un climat relativement sec comme celui du Sénégal, on ren-



contre deux cas : dans les basses terres bordant le fleuve Sénégal, le pic annuel d'activité des taons se situe en saison sèche (comme en Guyane), mais sur les plateaux du Sénégal oriental, il se situe en saison des pluies (Raymond *et al.*, 1980). Au Soudan, les pullulations d'*Atylotus agrestis* (Wiedemann) sont liées à la saison sèche (Bowden, 1976). Dans l'état de São Paulo, au climat tropical sec et frais, les taons apparaissent en été, saison chaude et pluvieuse (Bouvier, 1952). En Amazonie, comme en Guyane, la plupart des taons volent en saison sèche mais quelques-uns sont actifs en saison des pluies (Rafael, 1982). L'abondance des taons est plus élevée pendant les périodes de transition entre saison humide et saison sèche (juin à août et octobre à décembre) qui offrent des conditions d'humidité, d'ensoleillement et de température favorables. La préférence des taons pour les saisons intermédiaires a déjà été observée à Panama (Fairchild, 1942), à São Paulo (Bouvier, 1952) et en Amazonie (Rafael, 1982).

Les principales espèces crépusculaires, *Cryptotylus unicolor* et *Chlorotabanus mexicanus*, volent pendant les mois les plus secs qui correspondent aussi à la période d'activité des Sphecidae (Hyménoptères) prédateurs de taons. L'action de ces prédateurs, actifs seulement pendant le jour et en milieu ouvert, a pu jouer un rôle dans la sélection des rythmes d'activité et des périodes de présence des taons. Les espèces diurnes (*Phaeotabanus cajennensis*, *Tabanus occidentalis* var. *dorsovittatus*, *T. importunus*) sont actives surtout avant ou après la saison des Sphecidae. L'espèce crépusculaire de forêt, *Chlorotabanus inanis*, est présente presque toute l'année.

La pluviométrie agit sur les conditions hygrométriques dans les gîtes larvaires (Raymond *et al.*, 1987). Certains Diptères se métamorphosent à l'assèchement de leurs gîtes larvaires temporairement submergés (Rioux *et al.*, 1968). Ce phénomène pourrait intervenir chez *T. importunus* dont la période d'émergence massive se situe en novembre, quand les savanes où se développent les larves sont asséchées. L'existence de deux pics annuels d'activité chez certaines espèces (*P. cajennensis*) n'est pas incompatible avec la distribution par classes de taille des larves observée à Panama (Goodwin & Murdoch, 1974), mais la plupart des espèces semblent n'avoir qu'une génération par an. Dans le cas de *Tabanus wilkersoni* et *T. occidentalis* var. *dorsovittatus*, qui sont actifs pendant de très longues périodes, il est possible qu'il y ait un fonctionnement permanent des gîtes larvaires.

La variété ubiquiste et morphologiquement très variable *Tabanus occidentalis* var. *dorsovittatus*

est abondante presque toute l'année, ce qui suppose des facultés d'adaptation écologiques particulièrement larges (espèce eurytope). Le statut de ce taxon reste encore mal défini (Fairchild, 1983; Wilkerson, 1979). La variété voisine *T. occidentalis* var. *modestus*, morphologiquement plus constante et inféodée à la forêt, présente par contre un pic saisonnier bien délimité. D'autres espèces forestières (*Fidena auripes*, *Tabanus angustifrons*, *T. crassicornis*, *T. discus*, *T. xuthopogon*) ont un pic saisonnier étroit, correspondant à la période la plus sèche de l'année. Fairchild (1942) note à Panama que les Pangoniini (*Esenbeckia*) et les Scionini (*Pityocera*, genre voisin de *Fidena*) ont une période de présence très brève. Pendant le milieu de la saison sèche, l'ensoleillement, la chaleur, la sécheresse et les Sphecidae prédateurs à activité diurne règnent sur la savane et les prairies, mais les conditions climatiques et biotiques (faible densité de Sphecidae) en forêt sont moins sévères. *Tabanus wilkersoni*, inféodé à la savane, au stade larvaire comme au stade adulte, n'est très abondant qu'en saison des pluies. Cette espèce diurne de très petite taille supporterait mal les conditions climatiques de la saison sèche en savane. Il existe donc chez les taons néotropicaux des relations entre habitat, dynamique saisonnière et biologie.

La dynamique saisonnière des taons de la ferme de Saint-Élie, dépendant de la pluviométrie, présente une grande diversité. Les espèces majeures (*Tabanus importunus*, *T. occidentalis* var. *dorsovittatus*, *Phaeotabanus cajennensis*) culminent en fin de saison sèche, en novembre. Plusieurs espèces forestières et les principales espèces crépusculaires (*Cryptotylus unicolor*, *Chlorotabanus mexicanus*) ont un pic d'activité en début ou milieu de saison sèche. Le peuplement réduit de la saison des pluies (décembre-juin) est dominé par deux espèces de savane, *Tabanus wilkersoni* et *T. occidentalis* var. *dorsovittatus*. Il est permis de penser que ces résultats, fondés sur cinq années d'observation présentant des caractéristiques climatiques différentes, donnent une image assez exacte de la phénologie des taons de la ferme Saint-Élie. La dynamique saisonnière des espèces crépusculaires a pu être décrite avec plus de précision à l'aide d'un piège à dioxyde de carbone.

## Références

- BODKIN, G. E. & L. D. CLEARE, 1916. Notes on some animal parasites in British Guiana. — Bull. ent. Res., 7: 179-190.
- BOUVIER, G., 1952. Notes sur les Tabanidés de la région de Campinas (Estado S. Paulo), Brésil. — Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 50: 581-596.

- BOWDEN, J., 1976. Weather and phenology of some african Tabanidae. — J. ent. Soc. sth. Afr., 39: 207-245.
- CAMUS, E., N. BARRÉ, G. DUVALLET, L. SANITE, J. FAVRE & P. ALEXANDRE, 1987. Les maladies bovines transmises par les arthropodes en Guyane. — Pages 311-319 in A. Hentgen & N. Girault (éd.). Systèmes d'élevage herbager en milieu équatorial (Cayenne, 9-10 décembre 1985). INRA, Paris, 455 p.
- FAIRCHILD, G. B., 1942. The seasonal distribution of some Tabanidae (Diptera) in Panama. — Ann. ent. Soc. Am., 35: 85-91.
- FAIRCHILD, G. B., 1969. Notes on neotropical Tabanidae. XII. Classification and distribution, with key to genera and subgenera. — Arq. Zool. S. Paulo, 17: 199-255.
- FAIRCHILD, G. B., 1970. Tabanidae (Diptera) récoltés en Guyane française par la mission du Muséum national d'Histoire naturelle. — Anns Soc. ent. Fr., N.S., 6: 839-847.
- FAIRCHILD, G. B., 1971. Family Tabanidae — A catalogue of the Diptera of the Americas south of United States, no. 28. Museu de Zoologia, São Paulo, 163 p.
- FAIRCHILD, G. B., 1976. Notes on neotropical Tabanidae, XVI. The *Tabanus trivittatus* complex. — Studia ent., 19: 237-261.
- FAIRCHILD, G. B., 1981. Tabanidae. — Pages 290-301 in S. H. Hurlbert, G. Rodriguez & N. D. Santos (ed.). Aquatic biota of tropical south America, part 1, Arthropods. San Diego State Univ., San Diego, 323 p.
- FAIRCHILD, G. B., 1983. Notes on neotropical Tabanidae (Diptera), XIX. The *Tabanus lineola* complex. — Misc. Publ. ent. Soc. Am., 57: 1-51.
- FAIRCHILD, G. B., 1984. Notes on neotropical Tabanidae (Diptera), XX. The larger species of *Tabanus* of eastern South America. — Contr. Am. ent. Inst., 21(3): 1-50.
- GOODWIN, J. T. & W. P. MURDOCH, 1974. A study of some immature neotropical Tabanidae (Diptera). — Ann. ent. Soc. Am., 67: 85-133.
- HANSENS, E. J. & J. RABIN, 1981. Deer fly, *Chrysops atlanticus* Pechuman, activity in cultivated fields and nearby saltmarsh breeding places. — Envir. Ent., 10: 590-591.
- HIDIROGLOU, M. & R. PRÉVOST, 1959. Essais de lutte contre les Tabanidés en Guyane française. — Recl Méd. vét. Éc. Alfort, 135: 635-650.
- INAOKA, T., 1975. Habitat preference of tabanid flies in Hokkaido based upon the collection of female adults. — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. 6, Zool., 20: 77-92.
- LAVEISSIÈRE, C. & D. COURET, 1983. Conséquences d'essais de lutte répétés sur les proportions des espèces de glossines riveraines. — Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. Parasitol., 21: 63-67.
- LEFEUVRE, J. C., 1984. La Guyane, présentation générale et programmes de recherches inter-instituts. — Pages 11-69 in J. C. Lefeuvre (éd.). Prairies guyanaises et élevage bovin (Colloque INRA-ORSTOM-GERDAT, Cayenne, 15-16 décembre 1981). Colloque INRA n° 24, INRA, Paris, 350 p.
- 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.
- RAFAEL, J. A., 1982. Ocorrência sazonal e abundância relativa de Tabanidae (Diptera) no campus universitário, Manaus, Amazonas. — Acta amazon., 12: 225-229.
- RAFAEL, J. A. & J. D. CHARLWOOD, 1980. Idade fisiológica, variação sazonal e periodicidade diurna de quatro populações de Tabanidae (Diptera) no campus universitário, Manaus, Brazil. — Acta amazon., 10: 907-927.
- RAFAEL, J. A. & I. S. GORAYEB, 1982. Tabanidae (Diptera) da Amazônia, I. Uma nova armadilha suspensão e primeiros registros de mutucas de copas de árvores. — Acta amazon., 12: 232-236.
- RAYMOND, H. L., 1986. Répartition des principales espèces de taons (Diptera, Tabanidae) de la zone côtière de Guyane française. — Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. & Parasitol., 24: 219-224.
- RAYMOND, H. L., 1987a. Intérêt des pièges de Malaise appâtés au gaz carbonique pour l'étude des taons crépusculaires (Diptera, Tabanidae) de Guyane française. — Insect Sci. Appl., 8: 337-341.
- RAYMOND, H. L., 1987b. Premier inventaire quantitatif des Tabanidae (Diptera) du Nord de la Guyane française. — Revue Élev. Méd. vét. Pays trop., 40: 71-75.
- RAYMOND, H. L., N. BARRÉ & E. CAMUS, 1987. Données nouvelles sur les taons (Diptera, Tabanidae) et les tiques (Acari, Ixodidae) de Guyane française. — Pages 321-334 in A. Hentgen & N. Girault (éd.). Systèmes d'élevage herbager en milieu équatorial (Cayenne, 9-10 décembre 1985). INRA, Paris, 455 p.
- RAYMOND, H. L., R. TAUFFLIEB, M. CORNET, J. L. CAMICAS, R. CHATEAU & P. Y. DIENG, 1980. Liste annotée des Tabanidae (Diptera) du Sénégal et de la Gambie. — Bull. Inst. fr. Afr. noire, sér. A, 42: 812-822.
- RICHARD, R. R., 1984. L'anémie infectieuse des Équidés en Guyane: épidémiologie et prophylaxie. — Thèse doct. vét., École nationale vétérinaire, Toulouse, 119 p.
- RIOUX, J. A., S. DESCOUS, J. J. CORRE, H. CROSET, & S. TOUR, 1968. Écologie de *Leptoconops irritans* Noé, 1905 en Moyenne Camargue: localisation et dynamique des biotopes larvaires. — Terre Vie, 22: 458-469.
- SCHWARTZ, D., 1963. Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes. — Flammarion, Paris, 296 p.
- SHEPPARD, C. & B. H. WILSON, 1977. Relationship of horse fly host seeking activity to the edge of wooded areas in southern Louisiana. — Envir. Ent., 6: 781-782.
- TROJAN, P., 1958. The ecological niches of certain species of horse flies (Diptera, Tabanidae) in the Kampinos forest near Warsaw. — Ekol. pol., 6: 53-129.
- WILKERSON, R. C., 1979. Horseflies (Diptera: Tabanidae) of the colombian departments of Choco, Valle and Cauca. — Cespedesia, 8: 87-435.



## LA PROTECTION DES VERGERS DE POMMIERS AU QUÉBEC :

### ÉTAT DE LA QUESTION

C. VINCENT et N.J. BOSTANIAN

Station de recherches, Agriculture Canada  
C.P. 457, Saint-Jean-sur-Richelieu  
(Québec) J3B 6Z8

#### Résumé

Après avoir brossé un bref tableau de la situation de la production des pommes, nous traitons de la situation phytosanitaire globale des vergers de pommiers au Québec en 1986. La tavelure du pommier [*Venturia inaequalis* (Cke.) Wint] est le pire des ennemis des vergers du Québec. Les ennemis des vergers sont présentés en trois catégories selon leur importance: ravageurs prépondérants, secondaires et occasionnels. Nous discutons brièvement de l'importance des principaux arthropodes ravageurs suivants: le charançon de la prune [*Conotrachelus nenuphar* (Hbst.)], le carpocapse de la pomme [*Cydia pomonella* (L.)], la mouche de la pomme [*Rhagoletis pomonella* (Walsh)], la punaise terne [*Lygus lineolaris* (P. de B.)] et les autres punaises phytophages [*Lygocoris communis* (Knight), *Lygidea mendax* Reuter, *Campylomma verbasci* (Meyer) et *Heterocordylus malinus* Reuter], l'orthosie verte (*Orthosia hibisci* Guenée), la tordeuse à bandes obliques [*Choristoneura rosaceana* (Harr.)], la tordeuse du pommier [*Archips argyrospila* (Wlk.)], le petit carpocapse de la pomme [*Grapholita prunivora* (Walsh)], le pique-bouton du pommier [*Spilonota ocellana* (D. & S.)], la tordeuse à bandes rouges [*Argyrotaenia velutinana* (Wlk.)] et la mineuse marbrée [*Phyllonorycter blancardella* (F.)]. Nous discutons également de l'importance des trois principales espèces d'acariens: le tétranyque rouge du pommier [*Panonychus ulmi* (Koch)], l'ériophyide du pommier [*Aculus schlechtendali* (Nal.)] et le tétranyque à deux points (*Tetranychus urticae* Koch). L'hoplocampe des pommes [*Hoplocampa testudinea* (Klug)], espèce introduite au Québec en 1979, est maintenant présente dans toutes les régions pomicoles et a causé de sérieux dommages aux vergers commerciaux. Dans les vergers à forte densité, l'on rapporte des dégâts occasionnés par la sésie du cornouiller [*Synanthedon scitula* (Harris)] et la saperde du pommier (*Saperda candida* F.). Nous faisons le point sur les dégâts causés par des mammifères. Enfin, nous présentons des informations sur les techniques de dépistage utilisées et sur l'utilisation de pesticides (fongicides, acaricides et insecticides).

#### Abstract

After a brief review on the status of apple production, the plant protection situation of Quebec apple orchards is presented as of 1986. The apple scab [*Venturia inaequalis* (Cke.) Wint] is the most important pest of apple orchards in Quebec. Apple pests are presented according to three categories: important, secondary and occasional pests. We briefly discuss the importance of the following arthropod pests: the plum curculio [*Conotrachelus nenuphar* (Hbst.)], the codling moth [*Cydia pomonella* (L.)], the apple maggot [*Rhagoletis pomonella* (Walsh)], the tarnished plant bug [*Lygus lineolaris* (P. de B.)] and other phytophagous mirids [*Lygocoris communis* (Knight), *Lygidea mendax* Reuter, *Campylomma verbasci* (Meyer) and *Heterocordylus malinus* Reuter], the speckled green fruitworm (*Orthosia hibisci* Guenée), the obliquebanded leafroller [*Choristoneura rosaceana* (Harr.)], the fruittree leafroller [*Archips argyrospila* (Wlk.)], the lesser appleworm [*Grapholita prunivora* (Walsh)], the eyespotted bud moth [*Spilonota ocellana* (D. & S.)], the redbanded leafroller [*Argyrotaenia velutinana* (Wlk.)] and the spotted tentiform leafminer [*Phyllonorycter blancardella* (F.)]. We also discuss of the importance of the most abundant mites species: the european red mite [*Panonychus ulmi* (Koch)], the apple rust mite [*Aculus schlechtendali* (Nal.)] and the twospotted spider mite (*Tetranychus urticae* Koch). Introduced in 1979, the european apple sawfly [*Hoplocampa testudinea* (Klug)] is now present in all apple growing areas and caused severe losses in commercial orchards. In high density plantations, reports indicate that the dogwood borer [*Synanthedon scitula* (Harr.)] and the roundheaded apple tree borer (*Saperda candida* F.) caused economic losses. We also examine the damages caused by mammals. Finally, we present information on monitoring methods and the use of pesticides (fungicides, acaricides and insecticides).

## Introduction

Parmi tous les fruits et petits fruits cultivés au Québec, la pomme occupe une place à part. C'est en effet le fruit dont la valeur à la ferme et la superficie en culture sont les plus élevées depuis le début de la colonisation en Nouvelle-France. On effectue plus de traitements pesticides dans les vergers que dans toute autre culture au Canada. Les programmes antiparasitaires y sont complexes en raison du nombre d'espèces en cause et de la dynamique de ces systèmes biologiques.

L'objectif de cet article est de dresser un tableau de la situation de la protection des vergers de pommiers au Québec, telle qu'elle se présente en 1986. Pour ce faire, nous aborderons brièvement l'histoire de cette production et, en second lieu, les aspects statistiques et économiques de la production de la pomme. Nous traiterons ensuite la phytoprotection et les programmes de lutte sous les aspects suivants: complexe de maladies et de ravageurs, usage des pesticides, lutte biologique, dépistage. Enfin, nous dresserons les lignes de forces qui semblent se dégager des programmes de recherche actuels et de la mise en pratique des résultats de ces recherches.

### HISTORIQUE DES PROBLÈMES ENTOMOLOGIQUES

Dans son histoire de la pomologie au Québec, Roy (1978) signale que Louis Hébert produisait des pommes en 1617 près de la ville de Québec et que le premier verger de la région montréalaise a été établi en 1650 sur les flancs du Mont-Royal. En 1881, Provancher publie «Le verger, le potager et le parterre dans la province de Québec», ouvrage dans lequel il traite à la fois de la production et de la protection des pommiers. Il y énumère les principaux ravageurs du 19<sup>e</sup> siècle, dont le puceron *Aphis mali*, le kermès conchiforme (*Aspidiotus conchiformis* Gmelin.), le kermès de Harris (*Aspidiotus harrisii* Walsh), le taupin (*Corymbites cylindriciformis*), la saperde de la pomme (*Saperda candida* Fab.), le carpocapse de la pomme (*Cydia pomonella* L.), le polyphème (*Polyphemus* sp.), la chenille à tentes (*Malacosoma americana* Harris) et les mulots (la nomenclature est celle de Provancher, 1881). On verra plus loin que cette liste d'insectes importants a changé au cours des ans.

La culture du pommier se développe beaucoup dans le sud-ouest du Québec, et l'on assiste à la fondation de l'Association des producteurs de fruits d'Abbotsford en 1874 (Otis, 1985). Les programmes de lutte étaient alors quasi inexistantes ou, lorsqu'appliqués, basés sur des principes purement empiriques. La question des programmes de lutte devint alors importante car, à la suite des demandes de certains producteurs et des sociétés

d'horticulture, le ministère fédéral de l'Agriculture ouvre un laboratoire d'entomologie à Covey Hill en 1912. Ce laboratoire a évolué et, après maints changements de localité et une augmentation considérable de son personnel, est devenu la Station de recherche de Saint-Jean-sur-Richelieu en 1962. Le gouvernement du Québec a également consacré des ressources physiques et humaines à la protection des vergers. Ainsi, la Station de recherches de Farnham a pour mandat d'assurer les services aux producteurs et la recherche en protection des vergers. Les informations relatives à la biologie et à l'importance des insectes ravageurs des vergers au Québec peuvent être trouvées principalement dans les *Annales de la Société pomologique du Québec* (1894-1961), *Les Annales de la Société de Protection des plantes du Québec* (1914-1962), *Phytoprotection* (1963- ), les *Annales de la Société entomologique du Québec* (1955-1983), la *Revue d'entomologie du Québec* (1984- ) et *Canadian Entomologist* (1868- ). Il s'est tenu en 1984, à Saint-Jean-sur-Richelieu, un atelier de travail pour faire le point sur la recherche en phytoprotection des vergers (Vincent & Bostanian, 1984). Des revues de littérature portant sur la phytoprotection des vergers ont aussi été effectuées par le ministère de l'Agriculture du Québec (Anonyme, 1957) et par Paradis (1979, 1983).

### PRODUCTION DE LA POMME AU QUÉBEC

Depuis 1970, le Québec a contribué en moyenne pour 21,4 % de la production canadienne, avec un maximum de 30,8 % en 1974. Le gel d'hiver survenu au Québec en 1981 a affecté les arbres de telle sorte que le Québec n'a produit que 10,72 % de la production canadienne en 1981 (Destorel, 1985). En 1984, la production québécoise s'élevait à 93,78 milliers de tonnes et rapportait 15 953 000 dollars canadiens à la ferme. Depuis 1970, la majeure partie de cette production est constituée du cultivar 'McIntosh', mais l'éclatement actuel des marchés domestiques et étrangers crée des pressions en faveur d'une diversification des cultivars en production. Plus de 90 % de la production est issue de pommiers standard à forme libre. À la suite des efforts de recherches de R. L. Granger en régie des cultures et de G. L. Rousselle en phytogénétique (tous deux de la Station de recherches de Saint-Jean-sur-Richelieu, Agriculture Canada), on note un accroissement rapide des surfaces de plantations à forte densité. Les connaissances agronomiques sur la conduite des vergers nains et semi-nains dans les conditions québécoises ont été résumées par Granger (1983). Ce nouveau mode cultural pourrait avoir des répercussions sur la dynamique du cortège de ravageurs qui infestent les vergers

du Québec et, par conséquent, sur les programmes de lutte.

### Maladies et ravageurs des vergers

Dans un article de synthèse sur l'importance relative des arthropodes ravageurs des vergers de pommiers au Québec, Paradis (1979) a présenté les insectes ravageurs selon trois classes d'importance économique, soit les insectes prépondérants, les insectes secondaires et les insectes occasionnels. Sa définition des classes de ravageurs était la suivante: (1) ravageurs prépondérants, responsables de pertes économiques dans la plupart des vergers; (2) ravageurs secondaires, occasionnant localement de sérieux dégâts; (3) ravageurs occasionnels, causant ordinairement des dégâts négligeables. Croft & Hull (1983) proposent une classification semblable, mais précisent davantage certaines caractéristiques permettant de classer les insectes. Les ravageurs prépondérants (*key pests*, sensu Croft & Hull, 1983) dicent la nature et les moments d'application des mesures phytosanitaires; la plupart attaquent le fruit et ont peu d'ennemis naturels. Les ravageurs secondaires (*sporadic pests*) sont fréquemment maintenus en échec par les ennemis naturels ou les pesticides appliqués pour décimer les populations des ravageurs prépondérants; en certains cas, ils peuvent causer de sérieux dommages aux vergers. Les ravageurs occasionnels (*secondary pests*) ne se nourrissent généralement pas du fruit mais des autres parties du pommier; ils sont maintenus en échec par leurs ennemis naturels. Nous croyons que les précisions amenées par la classification de Croft & Hull (1983) sont utiles et s'appliquent au cortège des ravageurs inféodés aux vergers du Québec. Toutefois, ces noms de classes peuvent être facilement confondus avec ceux employés par Paradis (1979).

Il convient aujourd'hui de faire des ajustements à la classification présentée par Paradis (1979). Cette assertion repose sur des données recueillies depuis plusieurs années dans des vergers commerciaux et des vergers témoins (non traités aux insecticides), dans le cadre d'un projet de recherche conjoint du Service de la Défense des cultures du ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (M.A.P.A.Q.) et de la Station de Saint-Jean-sur-Richelieu. Ce projet est en marche depuis 1977 et les informations pertinentes ont fait l'objet de rapports annuels non publiés.

Les données résultent de l'examen, lors de la récolte, de 1000 fruits choisis au hasard dans des vergers témoins et des vergers commerciaux,

depuis 1977. Pour les ravageurs indirects, notamment les acariens [*Panonychus ulmi* (Koch) et *Tetranychus urticae* Koch], et la mineuse marbrée [*Phyllonorycter blancardella* (F.)], on dispose de données provenant d'échantillonnages du feuillage. Une classification de l'importance relative des ravageurs est présentée au tableau I. Elle résulte de l'observation directe des dommages et, dans certains cas, de rapports effectués par les agronomes régionaux spécialisés en pomiculture. Le potentiel d'un ravageur, défini ici comme la moyenne arithmétique des pourcentages de dommages occasionnés aux fruits, de 1977 à 1985, en l'absence de traitements insecticides ou acaricides, a servi de jalon pour établir cette classification. Après avoir brièvement traité des maladies, nous passons en revue les principaux ennemis du pommier, par ordre décroissant d'importance économique.

#### MALADIES

La tavelure du pommier [*Venturia inaequalis* (Cke.) Wint], est le pire ennemi des vergers de pommiers au Québec (Paradis, 1979; Bostanian & Coulombe, 1986). Le coût des traitements fongicides requis pour son contrôle est fréquemment supérieur à la moitié des coûts en pesticides (Bostanian & Coulombe, 1986). Les programmes actuels de lutte sont basés essentiellement sur l'utilisation de fongicides en prévention ou en éradication (Coulombe, 1984).

Les projets de recherche visant l'utilisation de méthodes autres que les fongicides ont attaqué le problème sur deux fronts. D'abord, des recherches menées à la Station de Saint-Jean-sur-Richelieu ont permis le développement des cultivars 'Rouville' et 'Richelieu', qui sont résistants à cette maladie (Anonyme, 1983). Quelques pomiculteurs cultivent déjà ces variétés dans la région de Rougemont (R.L. Granger, comm. pers.). En second lieu, on a cherché des moyens de lutte utilisant *Trichoderma reesi* Simmons pour digérer les parois du champignon (Ciotola, 1987). Plus de travaux devront être accomplis avant de mettre cette technique en pratique.

Certains aspects de la biologie de la tavelure sont méconnus pour le Québec. Ainsi, l'identification des races de *Venturia* et l'évaluation de leurs proportions relatives dans les régions pomicoles seraient nécessaires à une bonne compréhension de l'effet des traitements. De même, l'évaluation des niveaux de tolérance aux fongicides couramment utilisés devient impérieuse depuis que Ross & Newberry (1982) ont trouvé des isolats tolérants à la dodine dans certains vergers du Québec.

Plusieurs autres maladies secondaires attaquent les vergers de pommiers du Québec

TABLEAU I

Classification des maladies et insectes ravageurs du pommier au Québec en 1986

<i>Nom commun</i>	<i>Nom scientifique</i>
<b>MALADIE</b>	
Tavelure du pommier	<i>Venturia inaequalis</i> (Cke.) Wint.
<b>RAVAGEURS PRÉPONDÉRANTS</b>	
Charançon de la prune	<i>Conotrachelus nenuphar</i> (Hbst.)
Carpocapse de la pomme	<i>Cydia pomonella</i> (L.)
Mouche de la pomme	<i>Rhagoletis pomonella</i> (Walsh)
Punaises phytophages :	
Punaise terne	<i>Lygus lineolaris</i> (P. de B.)
Punaise de la pomme	<i>Lygocoris communis</i> (Knight)
Lygide du pommier	<i>Lygidea mendax</i> Reuter
Punaise de la molène	<i>Campylomma verbasci</i> (Meyer)
Punaise de l'aubépine	<i>Heterocordylus malinus</i> Reuter
Tétranyque rouge du pommier	<i>Panonychus ulmi</i> (Koch)
<b>RAVAGEURS SECONDAIRES</b>	
Hoplocampe des pommes	<i>Hoplocampa testudinea</i> (Klug)
Petit carpocapse de la pomme	<i>Grapholita prunivora</i> (Walsh)
Tordeuse à bandes obliques	<i>Choristoneura rosaceana</i> (Harr.)
Pique-bouton du pommier	<i>Spilonota ocellana</i> (D. & S.)
Orthosie verte	<i>Orthosia hibisci</i> Guenée
Mineuse marbrée	<i>Phyllonorycter blancardella</i> (F.)
Puceron vert du pommier	<i>Aphis pomi</i> De Geer
Cochenille virgule du pommier	<i>Lepidosaphes ulmi</i> (L.)
Tordeuse du pommier	<i>Archips argyrospila</i> (Wlk.)
Eriophyide du pommier	<i>Aculus schlechtendali</i> (Nal.)
Tordeuse à bandes rouges	<i>Argyrotaenia velutinana</i> (Wlk.)
Cérèse buffle	<i>Stictocephala bisonia</i> K. & T.
Sésie du cornouiller	<i>Synanthedon scitula</i> (Harris)
Puceron lanigère du pommier	<i>Eriosoma lanigerum</i> Hausm.
Tétranyque à deux points	<i>Tetranychus urticae</i> Koch
<b>RAVAGEURS OCCASIONNELS</b>	
Puceron des graminées	<i>Rhopalosiphum fitchii</i> (Sand.)
Saperde du pommier	<i>Saperda candida</i> F.
Puceron rose du pommier	<i>Dysaphis plantaginea</i> (Pass.)
Livrée d'Amérique	<i>Malacosoma americanum</i> (F.)
Livrée des forêts	<i>Malacosoma disstria</i> (Hbn.)
Chalcis du pommier	<i>Torymus varians</i> (Wlk.)
Songieuse	<i>Lymantria dispar</i> (L.)
Lieuse des feuilles du pommier	<i>Ancyliis nubeculana</i> (Clem.)
Chenille à tente estivale	<i>Hyphantria cunea</i> (Drury)
Tordeuse pâle du pommier	<i>Pseudexentera mali</i> Free.
Cochenille ostréiforme	<i>Quadraspidiotus ostraeformis</i> (Curt.)
Scarabée du rosier	<i>Macroductylus subspinosus</i> (F.)
Taupin	<i>Ctenicera tarsalis</i> (Melsh.)
Arpenteuses	<i>Erannis</i> spp., <i>Palaearcta</i> spp. et <i>Alsophila</i> spp.
Squeletteuses	<i>Psorosina</i> spp. et <i>Anthophila</i> spp.
Phytope du poirier	<i>Eriophyes pyri</i> (Pgst.)
Phyllobe	<i>Phyllobius oblongus</i> L.

(Granger & Rousselle, 1984). De toutes ces maladies, le chancre européen est en recrudescence actuellement au Québec, selon des observations effectuées par les conseillers régionaux en pomiculture.

#### INSECTES RAVAGEURS

Le charançon de la prune [*Conotrachelus nenuphar* (Hbst.)], un insecte indigène de l'Amérique du Nord, hiberne sous forme d'adulte dans les débris végétaux, de préférence dans les boisés adjacents aux vergers (Lafleur, 1985). Une technique de marquage des adultes à l'aide de  $^{65}\text{Zn}$  a permis d'étudier les mouvements des populations à l'intérieur et en bordure des vergers (Lafleur *et al.*, 1985). Deux types de dommages peuvent être causés par cet insecte, soit un dommage lors de la ponte et, plus tard dans la saison, un dommage de nutrition. Le temps propice pour réprimer les adultes est environ 7 jours après le stade phénologique dit «du calice» (90 % des pétales tombés). Les programmes de luttés actuels ont recours à des pesticides très efficaces contre le charançon de sorte qu'en règle générale, les dommages causés par cet insecte dans les vergers commerciaux sont inférieurs à 1 %. De tous les ravageurs des fruits, le charançon de la prune a le potentiel le plus élevé au Québec, soit 38,41 % (tableau II). Il a peu d'ennemis naturels et les insecticides utilisés au stade du calice doivent être efficaces contre cet insecte. Les traitements insecticides en bordure des vergers constituent une pratique intéressante pour réduire les quantités de pesticides appliquées, tout en mettant en échec cet insecte qui effectue une micro-migration saisonnière. Le meilleur moyen de dépistage consiste à surveiller les marques de ponte laissées par les femelles peu de temps après la nouaison.

Le carpocapse de la pomme [*Cydia pomonella* (L.)] a causé en moyenne 17,53 % de dommages dans le verger témoin de Frelighsburg (sud-ouest du Québec). Paradis (1979) a mis le carpocapse de la pomme dans la catégorie des ravageurs secondaires, mais il semble que cet insecte ait maintenant un potentiel de ravageur plus élevé que dans les années '70. Les programmes de lutte ont maintenu les dommages de cet insecte en deçà de 0,06 % des fruits attaqués à la récolte (tableau II). Il convient ici de rappeler qu'au cours des années '70, on a cessé de recommander un traitement dirigé spécifiquement contre ce lépidoptère au mois de juin. Ce programme donne pour l'instant des résultats satisfaisants.

La mouche de la pomme [*Rhagoletis pomonella* (Walsh)] est un insecte indigène ayant une génération par année. Ce ravageur occupe une place à part dans les programmes de lutte car il

nécessite des interventions phytosanitaires au cours des mois de juillet ou d'août. Les traitements, généralement adulticides, peuvent être synchronisés en dépistant l'adulte à l'aide de pièges jaunes englués (Mailloux, 1984b). La rigueur des programmes varie selon les marchés visés : plusieurs pays d'outre-mer, où cette espèce est absente, exigent avec raison des cargaisons qui en sont exemptes. La lutte biologique contre la mouche de la pomme est difficile car les adultes sont mobiles et les œufs, de même que les larves, sont bien protégés dans le fruit. La pupe serait le stade le plus vulnérable, notamment à la faune carabique habitant le sol des vergers (Rivard, 1974).

Braimah *et al.* (1982) ont inventorié 32 espèces de punaises phytophages et prédatrices dans les pommeraies du sud-ouest du Québec. Parmi ces espèces, 7 sont phytophages, 22 sont prédatrices et 3 sont à la fois prédatrices et phytophages. Boivin (1981) a décrit la biologie et les dommages (Boivin & Stewart, 1982) des principales espèces phytophages, soit la punaise terne [*Lygus lineolaris* (P. de B.)], la punaise de la pomme [*Lygocoris communis* (Knight)], la lygide du pommier [*Lygidea mendax* Reuter], la punaise de la molène [*Campylomma verbasci* (Meyer)] et la punaise de l'aubépine (*Heterocordylus malinus* Reuter). Ces études ont été poursuivies dans un verger non traité aux insecticides, situé à Frelighsburg. On dépiste les adultes à l'aide de pièges collants englués que l'on suspend dans les arbres au début d'avril (Boivin *et al.*, 1982). Dans les vergers commerciaux, ces pièges permettent de déceler surtout la punaise terne, dont la période d'activité dans les pommeraies débute en avril et se termine au stade du calice (en mai). De 1977 à 1984, la punaise terne et les autres punaises phytophages ont causé, en moyenne, respectivement 5,46 % et 11,25 % de dommages, dans le verger non traité (tableau II). Dans les vergers commerciaux, la punaise terne cause généralement plus de dommages que les autres punaises; Michaud (1986) propose un seuil d'intervention de 1,3 et de 1,2 captures cumulées d'adultes par piège englué, respectivement pour les stades du débourrement avancé et du calice. En ce qui concerne le dépistage de la punaise de la pomme, Michaud recommande le frappage des branches, car cette technique serait plus efficace pour détecter les larves causant le plus de dommages aux fruits. Avec cette technique, le seuil d'intervention proposé est de 1,6 jeunes larves/ 50 branches frappées (Michaud, 1986).

Dans le tableau II, nous avons regroupé sous le vocable «autres tordeuses» les insectes ravageurs dont les dommages sont identifiés comme des dégâts de chenilles de lépidoptères, mais dont les caractéristiques des dommages ne permettent



TABLEAU II

Pourcentages moyens des dommages causés aux fruits à la récolte par 10 sortes de ravageurs, de 1977 à 1984<sup>1</sup>

Ravageur	Verger non traité		Vergers traités		
	Frelighsburg	Hemmingford	Farnham	Franklin	Oka
Charançon de la prune	38,41	0,66	0,15	0,05	0,03
Carpocapse de la pomme	17,53	0,04	0,06	0,01	0,03
Mouche de la pomme	16,89	0,19	0,01	0,16	0,09
Punaise terne	5,46	2,05	1,38	2,68	1,19
Autres punaises phytophages <sup>2</sup>	11,25	0,48	1,02	0,88	0,34
Autres tordeuses <sup>3</sup>	9,45	0,48	0,74	2,25	1,17
Petit carpocapse de la pomme	5,43	0,15	0,11	0,22	0,33
Pique-bouton du pommier	2,30	0,00	0,08	0,03	0,01
Tordeuse à bandes obliques <sup>4</sup>	1,93	0,00	0,04	0,13	0,00
Tordeuse à bandes rouges	0,46	0,00	0,00	0,00	0,00

<sup>1</sup> Source: Vincent & Mailloux, 1985.

<sup>2</sup> Punaise de la pomme, lygide du pommier et punaise de la molène.

<sup>3</sup> Orthosie verte, tordeuse du pommier et génération hibernante de la tordeuse à bandes obliques.

<sup>4</sup> Génération d'été.

pas une identification certaine de l'espèce. Ces dommages sont causés sur les jeunes fruits, peu de temps après la nouaison, de sorte qu'il est difficile de les attribuer précisément à une espèce lorsqu'on est en présence seulement du dommage. Il s'agit de l'orthosie verte (*Orthosia hibisci* Guenée), de la génération hibernante de la tordeuse à bandes obliques [*Choristoneura rosaceana* (Harr.)] et de la tordeuse du pommier [*Archips argyrospila* (Wlk.)]. Les niveaux de population de l'orthosie verte, considérée comme un ravageur prépondérant par Paradis (1979), et les dommages qu'elle cause ont considérablement diminué depuis la fin des années '70. La cause exacte de cette diminution au Québec est méconnue: il est intéressant de noter que cet insecte est sporadiquement important dans certains vergers de la Nouvelle-Angleterre et, récemment (en 1986), de la Colombie-Britannique (N. P. D. Angerilli, comm. pers.).

Le petit carpocapse de la pomme [*Grapholita prunivora* (Walsh)] est un lépidoptère dont la biologie est méconnue au Québec. Il a fait quelquefois l'objet de dépistage à l'aide de pièges à phéromone et il a été dénombré en abondance dans la plupart des vergers québécois. Ce ravageur a causé, en moyenne, 5,43 % de dommages à la récolte dans le verger non traité (tableau II); l'intensité des dommages observés dans les vergers commerciaux (0,11 à 0,33 %, de 1977 à 1984) révèle que les programmes de traitements ont été adéquats pour cet insecte.

Dans les vergers commerciaux et dans les vergers non traités, les larves du pique-bouton du pommier [*Spilonota ocellana* (D. & S.)] sont fréquemment observées au stade du « bouton rose » avancé. Elles causent souvent un dommage caractéristique en accollant une feuille au fruit, de sorte que ce dernier ne rougit pas à cet endroit. Le pique-bouton du pommier, qui a causé 2,30 % de dommages dans le verger non traité et moins de 0,08 % à la récolte dans les vergers commerciaux, est affecté par les traitements recommandés au stade du bouton rose.

La tordeuse à bandes obliques [*Choristoneura rosaceana* (Harr.)] est une espèce polyphage ayant deux générations par année dans le sud-ouest du Québec. Les larves hibernantes, qui causent au jeune fruit des dégâts non spécifiques, sont fréquemment aperçues dans les vergers commerciaux. Les larves de la génération d'été apparaissent en août et elles grugent alors le fruit près du pédoncule. Ce type de dommage s'élève en moyenne à 1,93 % dans le verger non traité et est négligeable dans les vergers commerciaux (tableau II). La tordeuse à bandes obliques est l'objet de fréquents dépistages à l'aide de pièges à phéromone, lesquels montrent que les populations sont constantes depuis quelques années.

La tordeuse à bandes rouges [*Argyrotaenia velutinana* (Wlk.)], un lépidoptère bivoltin, était importante dans les vergers commerciaux pendant les années '50 (Paradis, 1956) et au début de an-

nées '60. L'importance économique de ce ravageur a connu, depuis, une baisse graduelle. Ainsi, Paradis (1979) la classe parmi les ravageurs secondaires des années '70. De 1977 à 1984, cette tordeuse a causé, en moyenne, 0,46 % de dommages dans le verger non traité et aucun dommage dans les vergers commerciaux (tableau II). Néanmoins, la tordeuse à bandes rouges est couramment dépitée à l'aide de pièges à phéromone et ces efforts ont permis d'évaluer les populations d'adultes dans plusieurs sites. La tordeuse à bandes rouges a été capturée pour la première fois, en 1986, à Sainte-Croix-de-Lobtinière (environ 30 km au sud-ouest de Québec).

La mineuse marbrée [*Phyllonorycter blancardella* (F.)] est un lépidoptère gracillariide dont la biologie au Québec a été traitée par Pottinger & LeRoux (1972). En 1983, des pululations importantes ont été observées dans les vergers du nord-est de l'Amérique du Nord. Ce ravageur du feuillage a, depuis, pris de l'importance économique, surtout en Ontario où l'on a identifié des populations résistantes aux insecticides organophosphorés (Pree *et al.*, 1980) et à certains pyrèthroïdes de synthèse (Pree *et al.*, 1986). Quoique les pomiculteurs québécois soient préoccupés par cet insecte, on n'a pas encore rapporté de problèmes aigus qui lui soient imputables. Les traitements insecticides appliqués au stade du bouton rose agissent généralement comme adulticide et tuent simultanément plusieurs espèces de parasites de la mineuse marbrée, pour la plupart des braconides et des eulophides. À ce jour, on n'a pas rapporté de résistance aux insecticides recommandés et utilisés au Québec. Il convient cependant d'être vigilant, car cet insecte a trois générations par année et, par conséquent, il est susceptible de développer rapidement une résistance aux insecticides.

#### NOUVEAUX INSECTES RAVAGEURS AU QUÉBEC

Depuis la synthèse de Paradis (1979), de nouveaux insectes ravageurs ont donné du souci aux pomiculteurs québécois. À la lumière d'observations récentes, nous discuterons de ces insectes, par ordre décroissant d'importance.

L'hoplocampe des pommes [*Hoplocampa testudinea* (Klug)] a été introduite en Amérique du Nord dans les années '40. Elle a été signalée pour la première fois au Québec en 1979, dans la région de Hemmingford (Paradis, 1980). Elle a, depuis, envahi les vergers commerciaux du Québec et, au printemps 1986, elle a causé d'importants dommages aux jeunes fruits (< 2 cm de diamètre), ce qui a provoqué le déclassement des fruits à la récolte. Le dépistage, à l'aide de pièges collants

blancs, et l'examen des fruits à la récolte démontrent que l'aire de répartition de l'hoplocampe s'est accrue depuis son introduction (Vincent & Mailloux, 1988): en 1979, elle était limitée à la région montréalaise et, en 1986, on l'a capturée à l'île d'Orléans, dans la région de Québec.

L'avènement récent des vergers à forte densité offre un environnement différent de celui des vergers standard (dits de formes libres), susceptible de changer la dynamique écologique et économique de la production. Ainsi, dans les plantations à forte densité, on a rapporté une recrudescence des insectes xylophages, notamment la sésie du cornouiller [*Synanthedon scitula* (Harris)] et la saperde du pommier (*Saperda candida* F.) (Vincent, 1986). Observée la première fois au Québec en 1959, à Rougemont (Parent, 1962), la sésie du cornouiller pond ses œufs dans les meurtrissures de faux-broussin (angl. *burr-knot*) au niveau de la greffe, entre le scion et le porte-greffe. La larve s'y développe en mangeant le cambium et peut causer la mort de l'arbre. D'après un inventaire effectué dans l'état de New York, Riedl *et al.* (1985) rapportent que 70 % des arbres avaient du faux-broussin et que 30 % de ces arbres étaient infestés de larves de la sésie du cornouiller. En 1985, plusieurs observateurs ont rapporté la présence de la saperde du pommier dans les vergers commerciaux (Vincent, 1986). Ce ravageur, important dans les pommeraies au 19<sup>e</sup> siècle (Provancher, 1881), a rarement été observé dans les vergers depuis l'avènement des pesticides de synthèse. Les larves creusent des tunnels à la base du tronc, ce qui occasionne l'entrée de maladies et éventuellement la mort de l'arbre; selon Beaulieu (1941), les dommages sont imprévisibles. Ces rapports, indiquant l'accroissement de l'importance des insectes xylophages, confirment, une fois de plus et de façon circonstancielle, que la dynamique des ravageurs évolue rapidement dans les vergers.

#### ACARIENS

À la suite d'une étude faunistique réalisée dans huit vergers répartis dans quatre régions pomicoles, Forest *et al.* (1982) ont répertorié 71 espèces d'acariens associées au pommier. Ces espèces se retrouvent sur le feuillage, l'écorce ou la litière. Leur régime alimentaire est varié car les acariens peuvent se nourrir de feuillage, de champignons microscopiques, de pollen, de lichens et d'algues, et peuvent également être prédateurs ou parasites d'autres acariens.

Dans les vergers commerciaux, on retrouve essentiellement trois espèces d'acariens phytophages soit, par ordre décroissant d'importance économique, le tétranyque rouge du pommier [*Panonychus ulmi* (Koch)], l'ériophyide du pom-

mier [*Aculus schlechtendali* (Nal.)] et le tétranyque à deux points (*Tetranychus urticae* Koch). La plupart des traitements effectués visent le tétranyque rouge et parfois l'ériophyde.

Le tétranyque rouge du pommier s'est répandu graduellement dans les vergers commerciaux du Québec depuis 1945 (Beaulieu *et al.*, 1957). Parent & Pilon (1978) ont étudié la dynamique des populations de cet acarien dans un verger expérimental traité avec un minimum de pesticides. Ils ont observé huit générations par année, avec une abondance maximale en juillet ou en août. Ces acariens ne sont pas distribués uniformément dans le verger et sont peu mobiles. On a toutefois observé des déplacements de populations appréciables au cours d'une saison. Les froids d'hiver peuvent causer de 44 à 71 % de mortalité aux œufs. Les principaux ennemis naturels de *P. ulmi* appartiennent à divers taxons: arachnides, thysanoptères, coléoptères, hémiptères et neuroptères.

On retrouve fréquemment le tétranyque à deux points dans la végétation du couvre-sol. Sous certaines conditions, tels une sécheresse prolongée, un fauchage sévère ou l'utilisation massive d'herbicides (comme dans les vergers à forte densité), on a observé que cette espèce délaisse alors le couvre-sol et colonise les arbres.

Les traitements antiparasitaires dans les vergers commerciaux ont un impact négatif sur la plupart des espèces d'acariens prédateurs. Des études récentes révèlent que *Balaustium* sp., *Amblyseius fallacis* (Garman), *Anystis* sp. et *Agistemus fleschneri* (Summers) sont actuellement les prédateurs les plus abondants dans la plupart des vergers commerciaux (Bostanian, non publ.).

#### MAMMIFÈRES ET OISEAUX

Des dommages causés par ce groupe de ravageurs sont souvent signalés par les membres du groupe de travail en protection des pommiers du M.A.P.A.Q. L'importance de leurs dégâts n'a toutefois pas fait l'objet d'études systématiques.

Le cerf de Virginie [*Odocoileus virginianus* (Zimmermann)] cause de sérieux problèmes dans certaines localités, principalement en Estrie. L'importance des dommages dépend de plusieurs facteurs, dont la composition des forêts dans le voisinage des vergers. Quoiqu'il se nourrisse de plusieurs essences végétales feuillues ou conifériennes, le cerf broute aussi les bourgeons et les pousses terminales des pommiers. Une étude récente a révélé que la population actuelle de cerfs de Virginie dans le sud-ouest du Québec dépend en partie des vergers pour sa survie (Lapointe &

Burton, 1978). Ces dommages surviennent surtout l'hiver lorsque les conditions sont difficiles. Lapointe & Burton (1978) ont étudié ce cervidé dans la région de Frelighsburg et ont constaté que l'usage de Thiram® (thiuramidisulfide de tétraméthyle) utilisé comme répulsif et l'usage de la clôture électrifiée sont peu efficaces. Dans les vergers nains ou semi-nains, ils recommandent une clôture permanente de 2,5 à 3,0 m de hauteur; le coût des clôtures est cependant élevé pour les pomiculteurs du Québec.

Les dégâts causés par le campagnol des champs [*Microtus pennsylvanicus pennsylvanicus* (Ord)] sont généralisés et importants. Bouchard (1984) a recensé ce rongeur sur de nombreux sites pendant plusieurs années et a décelé un cycle dans l'importance des populations et des dommages; en guise de mesures préventives, il recommande de ramasser les pommes au sol, d'enlever, si possible, les amoncellements de roches ou de foin et les branches taillées, et de garder le couvre-sol court. On peut lutter contre ces mammifères à l'aide de rodenticides anticoagulants à base de Chlorophacinone ou de Diphacinone. Les arbres peuvent être protégés en appliquant une substance répulsive (Thiram® + adhésif au latex) avec un fusil, avant les premières gelées d'automne.

Le lapin à queue blanche [*Sylvilagus floridanus* (J.A. Allen)] mange l'extrémité des branches et parfois l'écorce des jeunes arbres. Il sévit surtout dans les jeunes plantations ou dans les plantations à forte densité. Ses dommages sont observés jusqu'à environ 50 cm au-dessus du niveau de la neige. Comme ces animaux sont difficiles à prendre au collet, le trappage est la meilleure méthode de lutte. On a également observé à Rivière-du-Loup, des dommages causés par le lapin d'Amérique [*Lepus americanus* Erxleben] (R.L. Granger, comm. pers.).

La marmotte [*Marmota monax* (L.)] creuse des trous sous les arbres et expose les racines à l'air et aux maladies. Ces trous constituent un danger pour les personnes qui travaillent dans le verger et peuvent occasionner des bris de la machinerie agricole. Ces sciuridés grimpent également dans les arbres, causant ainsi des dommages avec leurs griffes. Bouchard (1984) recommande le trappage, la chasse intensive et la fumigation comme moyens de lutte.

Le porc-épic d'Amérique [*Erethizon dorsatum* (L.)] grimpe également aux arbres et lacère l'écorce de ses griffes. Sur la Côte-Nord, on a déjà observé des dommages causés à l'écorce des pommiers par les ours (R.L. Granger, comm. pers.).

Plusieurs espèces d'oiseaux, notamment la gélinotte huppée [*Bonasa umbellus* (L.)] et le gros-

bec des pins [*Pinicola enudeator* (L.)], mangent les bourgeons des pommiers.

### Problèmes de protection des vergers

#### DÉPISTAGE DES INSECTES ET DES MALADIES

Le dépistage des ravageurs est important pour permettre l'évaluation constante de la situation phytosanitaire des vergers. On dispose, dans le commerce, des phéromones sexuelles de la plupart des lépidoptères ravageurs importants des vergers québécois. Le piège standard actuellement utilisé est le Pherocon 1C<sup>®</sup>, un piège collant de fabrication américaine. Des essais sont présentement en cours pour évaluer le potentiel de pièges à phéromone non collants pour dépister les principales espèces de lépidoptères ravageurs. Ainsi, pour dépister les adultes de la mineuse marbrée (Vincent *et al.*, 1986), le piège Multi-Pher<sup>®</sup> s'est avéré très efficace et moins coûteux que deux modèles de pièges collants. Un autre modèle de piège à phéromone non collant, le piège Hara<sup>®</sup>, est également plus efficace que le piège Pherocon 1C pour les adultes de l'orthosie verte (Vincent & Simard, 1986).

Les pièges englués blancs sont utilisés pour dépister les punaises phytophages et les adultes de l'hoplocampe des pommes. Ces pièges sont recouverts d'une peinture ayant des caractéristiques spectrales semblables à celles des pétales des fleurs de pommier (Owens & Prokopy, 1978).

On dépiste la mouche de la pomme avec des pièges Pherocon AM<sup>®</sup>, qui sont des pièges englués jaunes. Au début de la période de vol, les sels ammoniacaux dans la colle attirent les femelles immatures en quête de nourriture. Quelques semaines plus tard, les sphères rouges engluées sont plus efficaces que les pièges AM. Depuis 1977 au Québec, on utilise seulement des pièges AM. L'utilisation de ce seul piège est à revoir à la lumière de certains travaux de recherches récents sur les substances sémiocchimiques ayant un effet comportemental chez les adultes de la mouche de la pomme (Carle *et al.*, 1987).

Le brossage est la méthode de dépistage des acariens. Cette méthode est fiable mais requiert beaucoup de temps. Elle donne des résultats satisfaisants en recherche mais, dans un contexte de lutte intégrée, il manque encore une méthode efficace permettant d'obtenir des résultats immédiats. Ce point est crucial pour le développement de programmes de lutte peu dispendieux.

Le constat des périodes d'infections de la tavelure se fait à l'aide d'instruments météorologiques, selon la méthode de Mills (Anonyme, 1984). Des appareils micro-électroniques (no-

tamment l'*Apple scab predictor*<sup>®</sup>) ont fait l'objet de recherches comparatives par le personnel de recherches du M.A.P.A.Q. et ne semblent pas donner de résultats fiables à ce jour. Pour cette raison, les producteurs ont plus souvent recours aux thermohygrohumectographes lorsqu'ils suivent eux-mêmes les conditions propices aux infections de tavelure. Les progrès rapides de la micro-électronique devraient éventuellement permettre la mise au point d'appareils fiables et peu dispendieux.

#### SEUILS D'INTERVENTIONS

Les seuils d'intervention, c'est-à-dire les niveaux au delà desquels il est important (ou économique) de traiter, ont été établis pour le cultivar 'McIntosh'. La plupart de ces seuils, notamment les seuils pour les lépidoptères (Anonyme, 1984), sont provisoires. Un changement dans la méthode de dépistage pourrait amener un réajustement de ces seuils.

Les seuils dont on dispose actuellement ont été établis dans des vergers standard et il est probable que certains ajustements devront être effectués pour qu'ils conviennent aux vergers d'arbres nains ou semi-nains. D'ailleurs, Bostanian & Coulombe (1986) ont mis avec succès ces seuils à l'essai dans le cadre d'un programme pilote de lutte intégrée.

#### ENNEMIS NATURELS

À la suite des études de LeRoux (1960), on connaît plusieurs espèces de prédateurs et de parasites qui tiennent en échec les ravageurs des pommeraies du Québec. Il manque toutefois une bonne revue de littérature sur le sujet, ce qui dépasse largement le cadre de cet article. Nous ne rapporterons donc que certains travaux récents dont l'impact nous semble important.

Dondale *et al.* (1979) ont répertorié 41 espèces d'araignées dans un verger non traité aux insecticides. Généralement, les maxima de populations observés surviennent tard en saison, de telle sorte que les araignées ont une action bénéfique mais limitée dans les vergers de pommiers.

Arnoldi (1986) a étudié le complexe de prédateurs s'attaquant à la punaise terne (*Lygus lineolaris*) et à la punaise de la pomme (*Lygocoris communis*) dans un verger non traité. Parmi les trente espèces d'arthropodes identifiées, six se sont avérées intéressantes pour la lutte biologique: *Podisus maculiventris* Say (Pentatomidae), *Zelus socius* Stal. (Reduviidae), *Nabidula subcoleoptrata* Kby. (Nabidae), *Phymata pennsylvanica* Handl. (Phymatidae), *Philodromus praelustris* Keyserling (Philodromidae) et *Xysticus punctatus* (Thomisidae).

On connaît plusieurs espèces de parasites de la mineuse marbrée (*Phyllonorycter blancardella*). Les principales espèces ayant un rôle important sont le braconide *Pholetesor ornigis* Weed et quatre eulophides (*Sympiennis marylandensis* Girault, *S. bimaculatipennis* Girault, *S. nigripes* Ashmead et *Pnigalio maculipes* Crawford) (Pottinger & LeRoux, 1972). Le taux de parasitisme dans un verger non traité peut atteindre 80 %. L'utilisation de pesticides aux stades du bouton rose et du calice, de même que les premiers traitements dirigés contre la mouche de la pomme, ont un effet sur ces complexes de parasites. En 1983, nous avons relâché des adultes du braconide *Apanteles pedias* Nixon dans un verger non traité de Frelighsburg. Ce parasite importé n'a pas été retrouvé dans les échantillonnages prélevés par la suite.

#### UTILISATION DE PESTICIDES

La pomme est une denrée de luxe et les consommateurs exigent des fruits de qualité, c'est-à-dire des fruits esthétiquement parfaits. Pour atteindre l'objectif de 95 % de fruits parfaits à la récolte, le pomiculteur a recours à plusieurs traitements pesticides. On présente aux figures 1 à 3 les résultats d'une compilation des calendriers de traitements distribués aux producteurs par le M.A.P.A.Q. depuis 1960. Les produits antiparasitaires dont il est question constituent des recommandations de base (les traitements spéciaux ne sont pas compris). On constate que l'évolution de l'utilisation des produits chimiques est semblable à celle observée dans les autres provinces canadiennes et les états américains limitrophes au Québec. On a recommandé une plus grande variété d'insecticides (35) que d'acaricides (27) ou de fongicides (15). Le DDT a cessé d'être recommandé en 1977 pour les vergers, alors que l'azinphosméthyle a été utilisé de 1961 à 1969 sous forme de Guthion 25W et, de 1973 à 1986, sous forme de Guthion 50W. Des produits tels l'Imidan 50W (phosmet) et le Thiodan 50W (endosulfan) sont pulvérisés respectivement depuis 1966 et 1967. Les pyréthrinoides de synthèse n'ont été recommandés qu'à partir de 1979 (Ambush 25W, Belmark 300EC) (fig. 1) et l'on déconseille leur utilisation après le stade du calice afin de retarder l'apparition de populations résistantes et de préserver l'entomofaune utile. Au cours d'une étude des résidus de pyréthrinoides appliqués au stade du calice pour réprimer les principaux ravageurs, on a décelé des résidus pendant 124 jours et ces résidus étaient toxiques pour *Amblyseius fallacis* pendant au moins six semaines (Bostanian & Bélanger, 1985; Bostanian *et al.*, 1985). De plus, la même étude a révélé que l'azinphosméthyle, lorsqu'appliqué au cours de l'été contre la mouche

de la pomme, était moins toxique et persistant à l'égard d'*A. fallacis* que les pyréthrinoides de synthèse.

Le nombre de traitements insecticides de base est environ de trois, soit un traitement au stade du bouton rose, un traitement au stade du calice et un traitement en été contre la mouche de la pomme. Des traitements dits spéciaux sont à l'occasion dirigés contre les insectes dont les populations deviennent importantes, par exemple contre certaines espèces de pucerons.

Parmi les acaricides recommandés, l'huile occupe une place à part parce qu'elle agit essentiellement en suffoquant les œufs et, qu'à ce jour, aucune tolérance n'a été observée. De 1961 à 1973, on a recommandé le Kelthane 18.5W (dicofol) et cet organochloré a donné des résultats acceptables dans les vergers commerciaux, bien que des cas de résistance aient été rapportés ailleurs au Canada et aux États-Unis. Le Plictran 50W (cyhexatin) est recommandé depuis 1973. Les entomologistes de l'Ontario et de certains états du nord-est américain ont rapporté que, dans certaines localités, *Panonychus ulmi* est résistant au Plictran. Au Québec, cet acaricide organostanneux a donné des résultats satisfaisants à ce jour. Ceci peut être attribuable au fait que l'on y effectue beaucoup moins de traitements acaricides que dans les états américains et que l'on a recommandé l'utilisation de produits de différentes familles chimiques en alternance (ex. Morestan 25W suivi de Plictran 50W, ou huile suivi de Plictran 50W, ou huile suivi de Carzol 92PS). Avec les acaricides couramment recommandés, la stratégie consiste à traiter en été lorsque les populations excèdent le seuil de 5 formes mobiles par feuille. De nouveaux acaricides apparaîtront vraisemblablement sur le marché. Des essais réalisés avec certains de ces produits laissent entrevoir des résultats prometteurs (Bostanian & Vincent, 1985). Leur effet maximal est obtenu en traitant en début de saison au stade du bouton rose jusqu'au stade du calice. Cette stratégie s'harmonise bien avec la philosophie de la lutte intégrée, car l'on réprime les acariens phytophages avec un minimum d'impact sur les populations d'acariens prédateurs tel *A. fallacis*.

L'utilisation de Sevin 85W (carbaryl) pour éclaircir les arbres au mois de juin est une pratique qui favorise la pullulation des acariens dans les vergers commerciaux. Des recherches portant sur l'utilisation des régulateurs de croissance permettraient une meilleure harmonisation des programmes de protection et de production.

Les pesticides éliminent fréquemment les insectes auxiliaires. Ainsi, une étude dans les vergers commerciaux a montré que les traitements

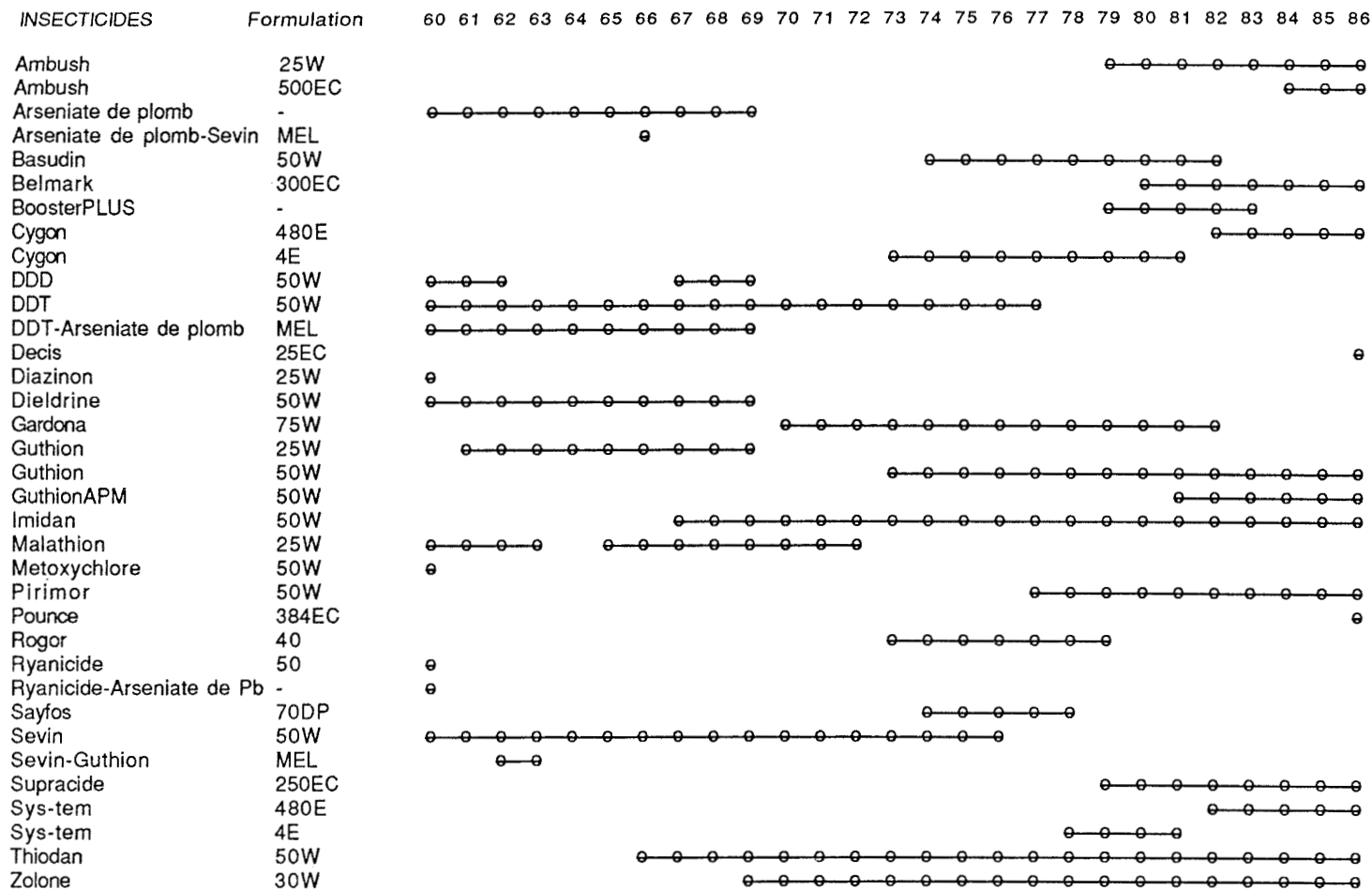


Figure 1. Insecticides recommandés dans les vergers du Québec de 1960 à 1986, compilés à partir des calendriers de traitements du M.A.P.A.Q.

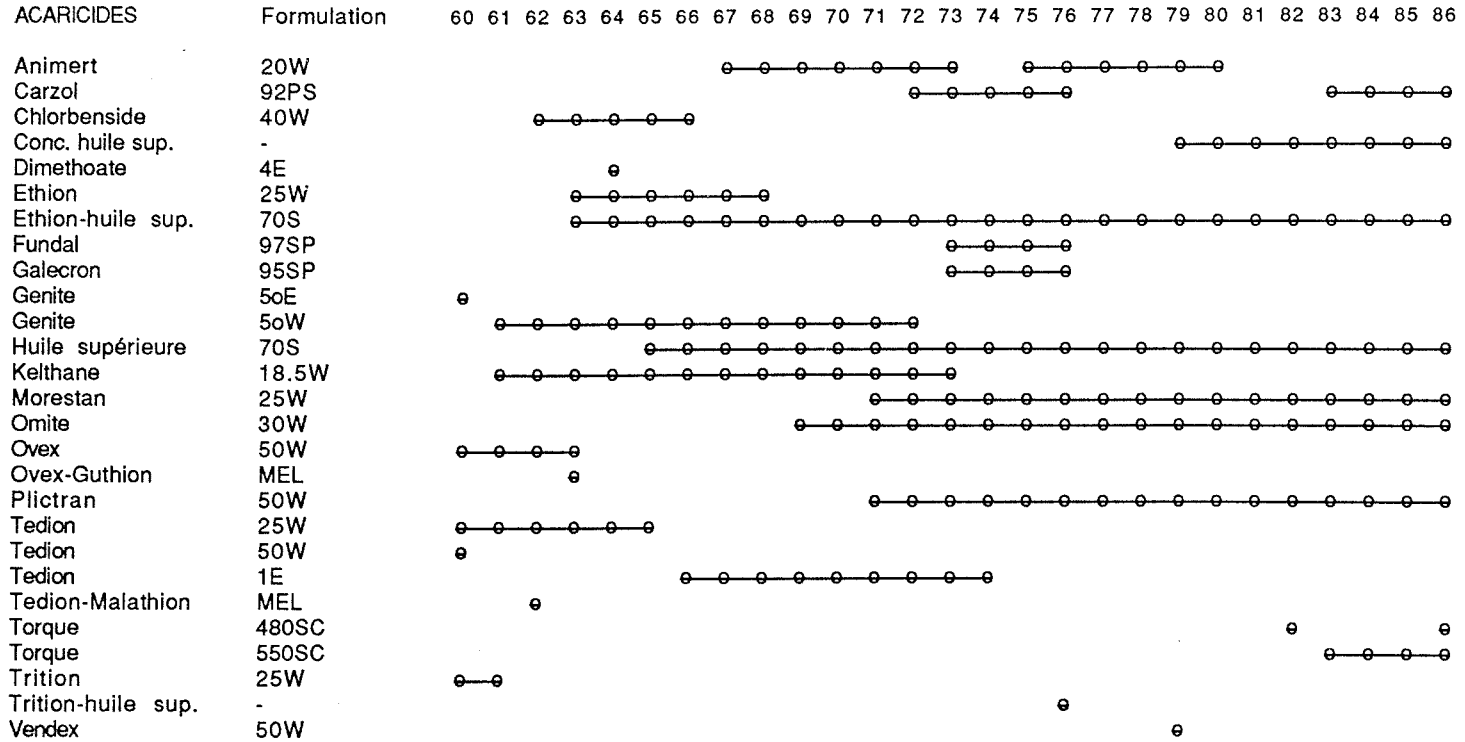


Figure 2. Acaricides recommandés dans les vergers du Québec de 1960 à 1986, compilés à partir des calendriers de traitements du M.A.P.A.Q.

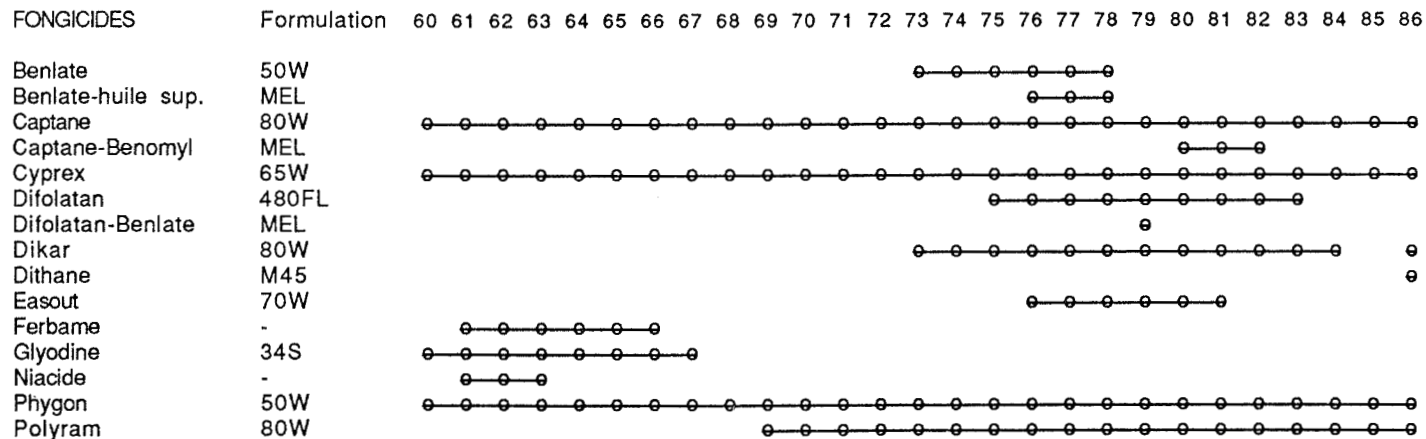


Figure 3. Fongicides recommandés dans les vergers du Québec de 1960 à 1986, compilés à partir des calendriers de traitements du M.A.P.A.Q.



insecticides tuent relativement plus d'araignées errantes que d'araignées à toile (Bostanian *et al.*, 1984). On manque de données semblables pour la plupart des taxons d'insectes auxiliaires.

Par rapport aux insecticides et aux acaricides, on dispose d'un choix restreint de fongicides (fig. 3). Le Phygon 50W (diclone), le Cyprex 65W (dodine) et le Captane 80W (captane) sont recommandés depuis 1960 au Québec. Les pomiculteurs effectuent de nombreux traitements à chaque saison et le nombre de ces traitements varie selon les conditions climatiques. Comme il a été mentionné précédemment, des recherches sur la tolérance ou la résistance de la tavelure du pommier (*V. inaequalis*) aux fongicides couramment utilisés est impérieuse.

La présence de petits pulvérisateurs sur le marché a récemment créé certains problèmes aux pomiculteurs, car ces appareils sont souvent incapables de traiter convenablement les arbres standard.

#### UTILISATION D'ARTHROPODES PRÉDATEURS RÉSISTANTS AUX PESTICIDES

Il est techniquement (ou économiquement) difficile d'élever et de relâcher des auxiliaires pouvant contrôler les populations du charançon de la prune, des punaises phytophages et de la mouche de la pomme. Les meilleurs espoirs de lutte biologique à l'aide d'entomophages concernent la régulation des populations de tétranyques rouges et de tétranyques à 2 points. Bostanian & Coulombe (1986) ont relâché des prédateurs phytoséiides [*Amblyseius fallacis* (Garman)] résistants aux insecticides organophosphorés dans le but de maintenir les populations d'acariens phytophages en échec.

#### MISE EN PRATIQUE DES PROGRAMMES DE LUTTE

Les producteurs sont actuellement desservis par deux types de services complémentaires. Le réseau d'avertissements phytosanitaires, tel que décrit par Mailloux (1984a), est subventionné par le M.A.P.A.Q. Il comporte plusieurs stations biologiques et météorologiques placées dans des vergers repères. Les principaux ravageurs sont dépistés à chaque semaine et les informations sont enregistrées dans l'ordinateur d'Environnement Canada à Ville-Saint-Laurent pour fins de compilation, stockage et redistribution. Ces données servent à élaborer des avis phytosanitaires qui sont envoyés aux pomiculteurs. Elles sont également disponibles sur répondeur téléphonique. Ce réseau a donc une influence sur la majorité des centres de production, mais la finesse de l'information est d'ordre régional. De plus, on diffuse des informations générales utiles à une bonne

compréhension et à l'application des programmes de lutte. Le M.A.P.A.Q. publie également un guide de protection (Anonyme, 1984) et un guide de traitements antiparasitaires, communément appelé «calendrier» par les pomiculteurs.

### Conclusion

La situation phytosanitaire des vergers du Québec a changé depuis la synthèse de Paradis (1979, 1983). L'adoption de plantations à forte densité aura sûrement des avantages agronomiques et économiques, mais ces changements bouleverseront l'équilibre déjà établi. L'importance relative des ravageurs pourra alors être altérée et, par conséquent, les programmes de lutte pourraient être modifiés. La tavelure demeure l'ennemi numéro un des vergers du Québec et, à ce chapitre, les efforts de recherche doivent être maintenus. L'arrivée récente de l'hoplocampe des pommes cause déjà des problèmes importants dans les vergers du sud-ouest québécois.

Quoiqu'il soit difficile d'en évaluer quantitativement les aspects biologiques et économiques, la situation globale des vergers au Québec se compare favorablement à celles des provinces et des états américains du nord-est de l'Amérique du Nord, surtout en regard des ressources relativement limitées qui sont mises à la disposition de cette culture.

### Remerciements

Des discussions avec R. L. Granger (Station de recherches, Agriculture Canada, Saint-Jean-sur-Richelieu) et D. Bouchard (Agrilus Eng.) ont stimulé notre intérêt. L.-G. Simard, de la Station de recherches de Saint-Jean-sur-Richelieu, a compilé les données ayant servi à dresser les figures.

### Références

- ANONYME, 1957, Manuel de pulvérisation du verger. — Ministère de l'Agriculture du Québec, Québec, 72 p.
- ANONYME, 1983, New Canadian cultivar introduction: fruits. — Pages 288-290 in The Canadian Horticultural Council Report on the Committee on Horticultural Research 1983, Ottawa, Ont., 303 p.
- ANONYME, 1984, Pommier-Protection. — Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec, Conseil des productions végétales du Québec, Agdex 211/605, Québec, 75 p.
- ARNOLDI, D., 1986, Predation studies of Mirids (Hemiptera: Miridae) in an apple orchard in southwestern Quebec. — M.Sc. thesis, McGill University, 291 p.
- BEAULIEU, A.-A., 1941, La saperde du pommier. — 48<sup>e</sup> Rapp. a. Soc. Pomol. Cult. fruit. Qué., p. 43-45.

- BEAULIEU, A.-A., B. PARENT, E.-J. LEROUX & R. O. PARADIS, 1957. Les principaux insectes des vergers. — Pages 13-41 in Anonyme. Manuel de pulvérisation du verger. Ministère de l'Agriculture du Québec, Québec, 72 p.
- BOIVIN, G., 1981. Bionomie de cinq espèces de Miridés phytophages (Hemiptera: Miridae) dans une pommaraie du sud-ouest du Québec. — Thèse de Doctorat, Université McGill, 269 p.
- BOIVIN, G. & R. K. STEWART, 1982. Identification and evaluation of damage to McIntosh apples by phytophagous mirids (Hemiptera: Miridae) in southwestern Quebec. — Can. Ent., 114: 1037-1045.
- BOIVIN, G., R. K. STEWART & I. RIVARD, 1982. Sticky traps for monitoring phytophagous mirids (Hemiptera: Miridae) in an apple orchard in southwestern Quebec. — Envir. Ent., 11: 1067-1070.
- BOSTANIAN, N. J. & A. BÉLANGER, 1985. The toxicity of three pyrethroids to *Amblyseius fallacis* (Garman) Acari. Phytoseiidae and their residues on apple foliage. — Agric. Ecosys. Envir., 14: 243-250.
- BOSTANIAN, N. J., A. BÉLANGER & I. RIVARD, 1985. Residues of four synthetic pyrethroids and azinphosmethyl on apple foliage and their toxicity to *Amblyseius fallacis* (Acari: Phytoseiidae). — Can. Ent., 117: 143-152.
- BOSTANIAN, N. J. & L. J. COULOMBE, 1986. An integrated pest management program for apple orchards in south-western Quebec. — Can. Ent., 118: 1131-1142.
- BOSTANIAN, N. J., C. D. DONDALE, M. R. BINNS & D. PITRE, 1984. Effects of pesticide use on spiders (Araneae) in Quebec apple orchards. — Can. Ent., 116: 663-675.
- BOSTANIAN, N. J. & C. VINCENT, 1985. Pre-bloom pesticide treatments for phytophagous mite control in apple orchards. — J. Hort. Sci., 60: 459-463.
- BOUCHARD, C., 1984. Vertébrés nuisibles. — Pages 41-46 in Anonyme, 1984. Pommier-Protection. Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec, Conseil des productions végétales du Québec, Agdex 211/605, Québec, 75 p.
- BRAIMAH, S. A., L. A. KELTON & R. K. STEWART, 1982. The predaceous and phytophagous plant bugs (Hemiptera: Miridae) found on apple trees in Québec. — Naturaliste can., 109: 153-180.
- CARLE, S. A., A. L. AVERILL, G. S. RULE, W. H. REISSIG & W. L. ROELOFS, 1987. Variation in host fruit volatile attractive to apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella*. — J. chem. Ecol., 13: 795-805.
- CIOTOLA, M., 1987. Influence de *Trichoderma reesei* et de l'urée sur le développement de *Venturia inaequalis*. — Mémoire de maîtrise, Université de Montréal, 144 p.
- COULOMBE, L. J., 1984. La répression de la tavelure du pommier en post-infection. — Pages 113-117 in C. Vincent & N. J. Bostanian (éd.). La phytoprotection des vergers de pommiers au Québec. Station de recherches de Saint-Jean-sur-Richelieu, Qué., Bull. tech., n° 19, 203 p.
- CROFT, B. A. & L. A. HULL, 1983. The orchard as an ecosystem. — Pages 19-42 in B. A. Croft & S. C. Hoyt (ed.). Integrated management of insect pest of pome and stone fruits. Wiley, Toronto, 454 p.
- DESTOREL, J. J., 1985. Apple forecasting model. — Working Paper No. 5/86, Marketing and Economics Branch, Agriculture Canada, Ottawa, 75 p.
- DONDALE, C. D., B. PARENT & D. PITRE, 1979. A 6-year study of spiders (Araneae) in a Quebec apple orchard. — Can. Ent., 111: 377-380.
- FOREST, J., J.-G. PILON & R. O. PARADIS, 1982. Acariens des vergers de pommiers du sud-ouest du Québec. — Annlis Soc. ent. Qué., 27: 7-67.
- GRANGER, R. L., 1983. Conduite des vergers à fortes densités au Québec. — Station de recherches de Saint-Jean-sur-Richelieu, Qué., Bull. tech., n° 17, 28 p.
- GRANGER, R. L. & G. L. ROUSSELLE, 1984. Maladies secondaires, carences et désordres physiologiques des arbres fruitiers et de leurs fruits au Québec. — Pages 119-135 in C. Vincent & N. J. Bostanian (éd.). La phytoprotection des vergers de pommiers au Québec. Station de recherches de Saint-Jean-sur-Richelieu, Qué., Bull. tech. n° 19, 203 p.
- LAFLEUR, G., 1985. Dispersal and behavior of plum curculio, *Conotrachelus nenuphar* (Herbst), (Coleoptera: Curculionidae) in Southern Quebec. — Ph. D. thesis, McGill University, 216 p.
- LAFLEUR, G., S. B. HILL & N. N. BARTHAKUR, 1985. Observations on mortality, detection distance, and rate of loss of label in plum curculio (Coleoptera: Curculionidae), using improved techniques for topical application of radioisotopes on insects. — J. econ. Ent., 78: 1157-1165.
- LAPOINTE, C. J. & J. BURTON, 1978. Le cerf de virginie (*Odocoileus virginianus*) et les vergers du sud-ouest du Québec. — Rapport autocopié, Centre de Recherches écologiques de Montréal, Université de Montréal, 93 p.
- LEROUX, E. J., 1960. Effects of "modified" and "commercial" spray programs on the fauna of apple orchards in Quebec. — Annlis Soc. ent. Qué., 6: 87-121.
- MAILLOUX, M., 1984a. Le réseau d'avertissements phytosanitaires du pommier au Québec. — Pages 177-188 in C. Vincent & N. J. Bostanian (éd.). La phytoprotection des vergers de pommiers au Québec. Station de recherches de Saint-Jean-sur-Richelieu, Qué., Bull. tech. n° 19, 203 p.
- MAILLOUX, M., 1984b. Insectes et acariens. — Pages 31-40 in Pommier-Protection. Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec, Conseil des productions végétales du Québec, Agdex 211/605, Québec, 75 p.
- MICHAUD, O., 1986. The establishment of economic thresholds for the green apple bug, *Lygocoris communis* (Knight), and Tarnished plant bug, *Lygus lineolaris* (Palisot de Beauvois), (Hemiptera: Miridae) in apple orchards in southwestern Quebec. — M. Sc. thesis, McGill University, 277 p.
- OTIS, T., 1985. Station de recherches de Saint-Jean-sur-Richelieu, 1912-1984. — Direction générale de la recherche, Agriculture Canada, Série historique n° 22, Ottawa, 23 p.

- OWENS, E.D. & R.J. PROKOPY, 1978. Visual monitoring trap for the European apple sawfly. — *J. econ. Ent.*, 71: 576-578.
- PARADIS, R.O., 1956. Factors in the recent importance of the red-banded leafroller, *Argyrotaenia velutinana* (Wlkr.) (Lepidoptera: Tortricidae), in Quebec apple orchards. — 38e Rapp. Soc. Prot. Pl. Qué., p. 45-48.
- PARADIS, R.O., 1979. Comment réduire l'emploi des pesticides en vergers de pommiers. — *Phytoprotection*, 60: 69-78.
- PARADIS, R.O., 1980. L'hoplocampe des pommes, *Hoplocampa testudinea* (Klug) (Hymenoptera: Tenthredinidae) au Québec. — *Phytoprotection*, 61: 26-29.
- PARADIS, R.O., 1983. Lutte rationnelle contre les ravageurs des pommiers au Québec. — Station de Recherches de Saint-Jean-sur-Richelieu, Qué., Bull. tech. n° 16, 49 p.
- PARENT, B., 1962. Observations sur trois nouveaux insectes nuisibles aux pommiers dans le Québec: *Thamnosphacia scitula scitula* Harris (Lépidoptère: Aegeriidae), *Lithocollethis crataegella* Clem. (Lépidoptères: Lithocolletidae), et *Quadraspidiotus ostraeformis* Curtis (Homoptères: Diaspididae). — *Annls Soc. ent. Qué.*, 7: 19-24.
- PARENT, B. & J.-G. PILON, 1978. Écologie et dynamique des populations naturelles du Tétranyque rouge du pommier, *Panonychus ulmi* (Koch), (Acarina: Tetrachnidae) dans le sud-ouest du Québec. — *Mem. Soc. ent. Qué.*, 5, 106 p.
- POTTINGER, R.P. & E.J. LEROUX, 1972. The biology and dynamics of *Lithocollethis blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae) on apple in Quebec. — *Mem. ent. Soc. Canada*, n° 77, 437 p.
- PREE, D.J., E.A.C. HAGLEY, C.M. SIMPSON & A. HIKICHI, 1980. Resistance of the spotted tentiform leafminer *Phyllonorycter blancardella* to organophosphorous insecticides in southern Ontario. — *Can. Ent.* 112: 469-474.
- PREE, D.J., D.B. MARSHALL & D.E. ARCHIBALD, 1986. Resistance to pyrethroid insecticides in the spotted tentiform leafminer, *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae), in Southern Ontario. — *J. econ. Ent.*, 79: 318-322.
- PROVANCHER, L., 1881. Le verger, le potager et le parterre dans la province de Québec. — C. Darveau, Québec, 332 p.
- RIEDL, H., R.W. WEIRES, A. SEAMAN & S.A. HOYING, 1985. Seasonal biology and control of the dogwood borer, *Synathedon scitula* (Lepidoptera: Sesiidae) on clonal apple rootstocks in New York. — *Can. Ent.* 117: 1367-1377.
- RIVARD, I., 1974. Faune carabique d'un verger expérimental. — *Phytoprotection*, 55: 55-63.
- ROSS, R.G. & R.J. NEWBERY, 1982. Tolerance to dodine of *Venturia inaequalis* isolates from Nova Scotia and Quebec apple orchards. — *Can. J. Pl. Path.*, 4: 184-186.
- ROY, J.-B., 1978. Histoire de la pomologie au Québec. — Ministère de l'Agriculture du Québec, Québec, Publ. A-309, 63 p.
- VINCENT, C., 1986. La saperde du pommier et la sésie du cornouiller. — *Comptes rendus des Journées d'information en pomiculture*, Mont St-Grégoire, Qué., p. 53-55.
- VINCENT, C. & N.J. BOSTANIAN (éd.), 1984. La phytoprotection des vergers de pommiers au Québec. — Station de recherches de Saint-Jean-sur-Richelieu, Qué., Bull. tech. n° 19, 203 p.
- VINCENT, C. & M. MAILLOUX, 1985. Impact de la lutte contre les principaux insectes ravageurs du pommier au Québec. — *Comptes rendus des Journées d'information en pomiculture*, Mont St-Grégoire, Qué., 8 p.
- VINCENT, C. & M. MAILLOUX, 1988. Abondance, importance des dommages et distribution de l'hoplocampe des pommes au Québec de 1979 à 1986. *Annls Soc. ent. Fr.*, 24: 39-46.
- VINCENT, C., M. MAILLOUX & E.A.C. HAGLEY, 1986. Nonsticky pheromone-baited traps for monitoring the spotted tentiform leafminer (Lepidoptera: Gracillariidae). — *J. econ. Ent.*, 79: 1666-1670.
- VINCENT, C. & L.-G. SIMARD, 1986. Monitoring *Orethosia hibisci* (Lepidoptera: Noctuidae) with Pherocoon 1C traps and Hara traps. — *J. econ. Ent.*, 79: 1497-1500.

## THE ROLE OF ENTOMOLOGY IN VECTOR-BORNE DISEASE PROBLEMS

N. G. GRATZ<sup>1</sup>

World Health Organization,  
Geneva, Switzerland

### Résumé

Après une présentation de l'état actuel et de l'importance relative des principales maladies transmises à l'homme par les arthropodes dans les régions tropicales, l'auteur expose quels sont les rôles de l'entomologiste moderne dans de telles situations. Les aspects suivants sont ainsi abordés et passés en revue: les différentes facettes des travaux entomologiques sur les insectes vecteurs de maladies (établissement de la présence d'un vecteur, capacité des insectes à transmettre les agents pathogènes, taxonomie, génétique et écologie des insectes vecteurs), ainsi que les rôles des entomologistes dans la planification, la mise en place, la supervision et l'évaluation des programmes de lutte anti-vectorielle sous leurs différents modes (lutte chimique, environnementale, biologique, intégrée).

### Abstract

The current status and relative importance of arthropod-borne tropical diseases of man are briefly reviewed, and the role of entomology in the study of such vector-borne diseases is presented. The following points are reviewed: the main aspects of entomological research needed on disease-transmitting insects (vector determination, vectorial capacity of a species, vector taxonomy, genetics and bionomics), and the role of entomologists in the planning, implementation, supervision, and evaluation of the various modes of vector control operations (chemical, environmental, biological, and integrated control).

### Introduction

In assessing what is and should be the role of entomology in the study and control of the vector-borne diseases, one should first assess the extent to which these diseases are important problems in the field of human health, and what are the possible different manners in which their transmission may be controlled. Where vector control is one of the approaches to their control, then entomology and entomologists must serve an important part in the study of the epidemiology of these diseases and on the bionomics of their vectors. Based on the information obtained from these studies, the role of entomology in the planning and implementation of the vector control operations is particularly significant, as illustrated below.

The fact that a disease of man or animals is classified as vector-borne or arthropod-borne indicates that entomology has already played a role in the investigations on the epidemiology of the infection and has determined that a vector transmits the causative agent. It was only a little more than a century ago, in 1880, that Laveran, a French Army surgeon working in Algeria, discovered the

malaria parasites in the blood of man, and almost at the end of last century that Ross found that the mosquito *Culex fatigans* carried bird malaria; shortly thereafter Grassi and other Italian co-workers and the Englishman Manson confirmed the role of the *Anopheles* mosquito in the transfer of malarial infection from one person to another. Meanwhile, in the U.S.A., Theobald Smith and F.L. Kilborne had discovered that Texas cattle fever was due to parasites transmitted by ticks and, working in Cuba, Reed demonstrated that the mosquito we now know as *Aedes aegypti* was the carrier of yellow fever. Discovery followed upon discovery and as investigations made increasing use of new and improved tools, an increasing number of diseases were found to have insect or tick vectors. Many of the early investigators were physicians but entomologists played an increasingly important role.

This paper will review the techniques and procedures used by medical entomologists in field research and studies on the vectors of diseases. These studies are usually carried out in conjunction with epidemiologists and parasitologists, as part of general investigations on the epidemiology of the diseases. The role of entomology in the development of methods for the control of vector-borne diseases will also be described and the en-

<sup>1</sup> Retired Director of the Division of Vector biology and control.

tomological techniques used in the planning, implementation, supervision and evaluation of the efficacy of vector control or pest control operations will be reviewed.

### Vector-borne diseases of man

For many of the tropical and semi-tropical countries of the world, the arthropod-borne, and closely related rodent-borne diseases rank among the foremost public health problems and are the cause of a very great deal of morbidity and much mortality. The cost of attempting to prevent or control their transmission, or caring for the persons who have fallen ill from them, is a very serious burden on the public health systems of most of the tropical countries that, for the most part, can badly afford the costs involved in these expenditures and

whose health services are generally poorly developed and burdened by the necessity of dealing with many other communicable disease problems as well.

Tables I to V list some of the vector- and rodent-borne diseases of man with an indication of their relative importance. Though the Tables may appear extensive, they are only a partial listing of the diseases and include only the most important ones in terms of either absolute numbers or the degree to which they are serious threats to public health. Even reasonably accurate figures for the incidence or prevalence of the vector- and rodent-borne diseases of man are difficult to obtain in many of the countries where they are endemic. Most of these infections occur in countries where diagnostic services are often poor and reporting is frequently inaccurate, not required or, at best,

TABLE I  
The arboviruses of major importance in vector borne-diseases of man

<i>Disease</i>	<i>Vector</i>	<i>Symptoms</i>	<i>Distribution</i>	<i>Frequency</i>
Chikungunya	mosquitoes	fever, arthralgia, haemorrhages	Africa, South East Asia, Philippines	occasional epidemics
Eastern equine encephalitis	mosquitoes	encephalitis, death	Americas	occasional outbreaks
O'nyong-nyong	mosquitoes	fever, arthralgia	Africa	one epidemic, sporadic cases
Venezuelan equine encephalitis	mosquitoes	encephalitis, fever	Americas	occasional epidemics
Western equine encephalitis	mosquitoes	encephalitis, occasional death	Americas	frequent cases
Dengue	mosquitoes	fever, arthralgia	most of the Tropics	very large numbers
Dengue haemorrhagic fever	mosquitoes	fever, haemorrhages, shock, death	most of the Tropics	very common
Japanese encephalitis	mosquitoes	encephalitis, death	Asia & Pacific	frequent epidemics
St. Louis encephalitis	mosquitoes	encephalitis, death	Americas	sporadic cases
Tick-borne encephalitis	ticks	encephalitis, death	Europe	frequent cases
West Nile fever	mosquitoes	fever, mild encephalitis	Africa, South East Asia, Middle East	common
Yellow fever	mosquitoes	haemorrhages, death	Africa, Americas	sporadic epidemics
Ross River fever	mosquitoes	fever, arthralgia	Australia & Pacific	sporadic outbreaks
Sandfly fevers	sandflies	fever	Tropics & Europe	common
Rift Valley fever	mosquitoes	fever, blindness, haemorrhages, death	Africa	epidemics & sporadic cases
Crimean-congo haemorrhagic fever	ticks	haemorrhages, fever, death	Asia & Middle East	sporadic cases

TABLE II  
Vector-Borne bacterial diseases of man

<i>Disease</i>	<i>Vector (Reservoir)</i>	<i>Symptoms</i>	<i>Distribution</i>	<i>Frequency</i>
Plague	fleas (rodents)	fever, pneumonia, death	Asia, Americas, Africa	sporadic cases
Relapsing fever	ticks (rodents)	fever, death	Africa, Europe, Asia, Americas	sporadic cases
Relapsing fever	lice	fever, death	East Africa, South America	occasional epidemics
Tularemia	ticks, flies (rodents)	ulcer, death occasionally	North America, Europe, Asia	sporadic cases
Lyme disease	ticks (rodents)	lesion, arthritis, cardiac symptoms	North America, Europe	common & increasing

TABLE III  
Vector-borne rickettsial diseases of man

<i>Disease</i>	<i>Vector (Reservoir)</i>	<i>Symptoms</i>	<i>Distribution</i>	<i>Frequency</i>
Boutonneuse fever	ticks	fever, lesion	Africa, Asia, Middle East	sporadic
Epidemic typhus (louse-borne)	lice	fever, rash, death	Africa, Europe, South America, Asia	sporadic at present
Endemic typhus (flea-borne)	fleas (rodents)	fever, rash	worldwide	common in some areas
Rocky Mountain spotted fever	ticks (rodents)	fever, rash, death	Americas	common
Rickettsialpox	mites (mice)	fever, rash	U.S.A., U.S.S.R.	sporadic
Scrub typhus	mites (rats)	fever, rash, some death	Asia	common
Siberian tick typhus	ticks	fever	U.S.S.R., Pakistan, Mongolia	sporadic

incomplete. In many geographical areas the incidence of this group of diseases may be seriously under-estimated as relatively few accurate surveys may be carried out to determine their distribution, incidence or prevalence. In many of the countries where diseases are endemic, even the extent of mortality from these infections is uncertain. In the absence of adequate information on the extent and distribution of the infections, and often on the identity and biology of their vectors, the planning of effective control measures is a difficult task.

The number of persons affected by the totality of these diseases is formidable (Tables I to V). As

an example, there are without doubt, many millions of cases of dengue every year, and hundreds of thousands of cases of dengue haemorrhagic fever, the latter with a case mortality rate sometimes reaching 5%, mostly among infants (Gratz, 1985). In the Americas alone 128,430 cases of dengue were reported in 1987 (Center for Disease Control, 1988); frequent cases of severe and fatal haemorrhagic disease are associated with the outbreaks in many countries, and these threaten the widespread development of this syndrome. In early 1986 an outbreak of dengue began in the Rio de Janeiro area of Brazil and transmission occurred in seven States in 1986 and 1987. Brazilian health

TABLE IV  
Vector-borne protozoan diseases of man

<i>Disease</i>	<i>Vector</i>	<i>Symptoms</i>	<i>Distribution</i>	<i>Frequency</i>
Malaria	<i>Anopheles</i> mosquitoes	fever, chills, shock, death	all tropical and semi-tropical regions	very large numbers of cases
African trypanosomiasis	tsetse flies	central nervous system involvement, death	tropical Africa	cases in many foci
American trypanosomiasis	triatomids	heart involvement, death	Central and South America	widely endemic & common
Cutaneous leishmaniasis	sandflies	skin ulcers	Asia, Middle East, Africa, Americas	common in endemic foci
Visceral leishmaniasis	sandflies	fever, liver involvement, death	Americas, Africa, Middle East, India	epidemics & endemic foci

TABLE V  
Vector-borne helminthic diseases of man

<i>Disease</i>	<i>Vector</i>	<i>Symptoms</i>	<i>Distribution</i>	<i>Frequency</i>
Bancroftian filariasis	mosquitoes	tissue invasion, oedema	South America, Asia, Middle East, Africa	common in endemic foci
Malaysian filariasis	mosquitoes	tissue invasion, oedema	South East Asia	endemic foci
Onchocerciasis	blackflies	tissue invasion, blindness	Africa, Yemen, Central America	common in endemic foci
Loiasis	tabanids	tissue invasion, pruritis, pain	tropical Africa	very common

authorities have estimated that over one million cases of dengue occurred during these two years (Center for Disease Control, 1988). There was an epidemic of almost a half million cases of dengue in Columbia in the 1970s, and in Cuba an epidemic in 1977-1978 produced 553,132 cases; this was followed by another epidemic in 1981 in which 344,303 cases occurred; of these, 116,143 were hospitalized and there were 158 deaths caused by dengue haemorrhagic fever (Guzman *et al.*, 1987). Sporadic epidemic outbreaks of the other arboviruses periodically occur, some of them in extremely high numbers such as that of Rift Valley Fever in Egypt, in 1977, in which there were an estimated 200,000 human cases and over 600 deaths; there was also an extremely large number of animal cases with widespread abortions due to the disease (Meegan, 1979).

Malaria remains endemic throughout the tropics and semi-tropics and it has been estimated by the

World Health Organization (1986a) that more than 90 million new cases occur each year. The disease is responsible for the death of hundreds of thousands of children in Africa south of the Sahara every year, and in many parts of the world its degree of morbidity impedes rural development. The widespread emergence of insecticide-resistant vectors and drug-resistant strains of the parasite are among the reasons why the situation has grown worse in certain countries, although the poor organization of certain control programmes and lack of adequate funding have also greatly contributed. Though there is hope for the development of a malaria vaccine, the latter still remains a number of years off at best, and little can be predicted at this time as to the period of protection that such a vaccine would provide.

Sleeping sickness or African trypanosomiasis remains widely endemic and is the cause of death if untreated in many foci in tropical Africa. The in-

cidence of the disease has been high in Uganda for some years with several thousand cases and victims every year (Matovu, 1982). American trypanosomiasis or Chagas' disease is estimated to affect between 12 and 20 million people in Central and South America and many are at risk to eventual cardiac involvement (Pan American Health Organization, 1982).

For many years the widespread application of indoor residual insecticides against the mosquito vectors of malaria also effectively controlled the indoor biting vectors of leishmaniasis. With the gradual reduction of this type of spraying in many parts of the world there has been a serious recrudescence of both cutaneous and visceral leishmaniasis. As an example, an epidemic outbreak of kala azar occurred in 1977 in Bihar State, northern India, in an area where the disease had been absent or quiescent for a number of years; 70,000 to 100,000 cases were officially reported by the government, but it is estimated that the actual number of cases for the whole of Bihar may well have been up to 1 million (Thakur *et al.*, 1981).

Of the helminthic diseases, lymphatic filariasis is widespread and estimated to infect well over 90 million people (World Health Organization, 1984). Onchocerciasis infects perhaps 20 million people in Africa, Central America and South America, large numbers of whom risk going blind if they are not protected through coverage of a vector control programme (World Health Organization, 1987b), or through administration of a drug. The drug Ivermectin has recently shown considerable promise as a microfilaricide and, more important, greatly reduces the threat of blindness from this disease (Cupp *et al.*, 1986).

While probably no more than one or two thousand cases of bubonic plague are reported every year, this disease still remains endemic and of concern in large foci in many parts of the world (World Health Organization, 1987a). Epidemic, louse-borne typhus still occurs in East and Central Africa and in scattered foci in the Americas, and it remains a threat wherever war or natural catastrophe results in the development of substantial body louse populations among refugees.

In addition to the above listing of diseases, there are a large number of infections with rodent reservoirs in whose cycles no vector appears to be involved. These include leptospirosis, Lassa fever, Argentinian and Bolivian haemorrhagic fever, haemorrhagic fever with renal syndrome, etc.; in most of these, entomologists and medical zoologists have participated in the investigations elucidating the basic epidemiology of the diseases.

### The framework for entomological work in vector-borne disease investigations

In each of the vector-borne diseases investigators must take into account three principal areas, namely *the parasite or infectious agent* which causes the disease, *the vector* that transmits it, as well as the *human host*, along with the physical, biological, and sociological environments in which disease transmission occurs and the manner in which these affect transmission. The different aspects of the environment may affect the level of transmission either through their effect on vector populations and densities, or by changes in the behaviour of man which increase the degree of his exposure to the vector and to the infectious agents or parasites which it transmits.

### Objectives of entomological investigations

In every investigation into the epidemiology of a purported vector-borne disease, there are a number of objectives which entomology and the entomologist will have set before them. The first of these is to determine if a new disease syndrome is indeed vector-borne and if so, the species that transmits it must be identified.

### VECTOR DETERMINATION

Although, as noted above, insects were first incriminated as vectors of certain diseases almost a century ago, there still remain a number of infections thought to be vector-borne in which the identity of the vector has not yet been determined. Even in the case of a disease as well investigated as malaria, there remain areas of the tropics in which the identity of the precise species of mosquito vector among the *Anopheles* fauna is unknown or uncertain. For other diseases, particularly some of the haemorrhagic fevers, it is still uncertain whether a vector actually plays a role in their transmission. There are infectious agents, such as Rift Valley Fever, which may be vector-borne in part of their range but are transmitted by other modes elsewhere. Several hundred arboviral agents have been identified, but for many of them the identity of the vector is still unknown. Clearly, a disease control programme cannot be effectively planned until the identity and the biology of the target vector are known.

### DETERMINING THE VECTORIAL CAPACITY OF A SPECIES

Usually preliminary studies are undertaken with laboratory colonies of insects or other arthropods to determine if a given species is capable of transmitting an infectious agent from one host animal to another. However, the fact that such



transmission can occur in the laboratory demonstrates only that a given species is physiologically capable of transmitting a disease agent but does not demonstrate its vectorial status in nature. The actual "vectorial capacity" or "vectorial efficiency" of the potential vectors in a given area must be determined in the field where transmission of disease occurs. Where more than one species in an area is found to be capable of transmitting the infectious agent, the relative importance of each species as a vector must be determined. Obviously, the species which is responsible for most of the transmission is the most important target for control. However, while some species may be found to be only secondary vectors of the disease, ecological and climatic changes may alter their role and relative importance as vectors through changing their population densities, survival rate or life span. There have been instances in which a control programme had succeeded in eliminating or greatly reducing the population density of the main vector species, only to find that transmission persisted at a lower level through secondary vectors.

There are a number of lines of investigation that must be undertaken by well-trained entomologists in all studies on populations of potential vectors in order to determine the capability of a species to transmit a disease.

The *longevity* of the species and its population in the area must be considered. Does a large enough proportion of a given cohort of each population or each generation live long enough for the infectious agent to develop to an infective stage and thus be possibly transmitted to a host? Unless the individual vector has been infected through transovarial transmission, it must also live long enough to bite twice, once to become infected and again to transmit the infectious agent.

*The biting habits and host preference* of the species being investigated should be known. Does the species feed upon a known reservoir or definitive host of the disease agent and, if so, with what frequency in comparison with other potential vertebrate sources of blood meals in the area, especially if they are not involved in the cycle of disease? Blood feeding preferences may be determined through direct observation of the landing or biting rates on human baits, or by exposing different species of animal baits and comparing their attractiveness with that of man. Where this approach is not practicable, the host preference of a species or population can also be determined by collecting blood fed females of the species from resting places in nature, and carrying out serological tests of the blood meal contents in the gut to determine their response to antibodies for hu-

man blood and for blood of different animal or bird species known to be common in the investigated area.

*The flight range* of the species may determine if it is capable of reaching populations of potential hosts of the disease from the areas where it breeds, as well as the likelihood that it may spread the disease out of the area in which it may have become infected. Determining the flight range of insects is usually carried out by a "mark-release and recapture study". Large numbers of either wild-caught or laboratory bred insects marked with paints, fluorescent dusts, radioactive tracers or even genetic markers are released and then trapped at various distances from the point of release to determine the distance they have flown.

*Seasonal variation in population densities* of the potential vector species should be related to the seasonal variations in the incidence of the disease under investigation. A relative index of vector population density must be established which can be compared from one period of time or season to another. At the same time, observations on temperature, humidity, and other environmental factors which may cause variations in vector population densities should be noted.

*The distribution of the species* must be determined both in the areas in which the vector-disease is known to be endemic and in those where it might spread. Distribution should be determined by surveys of both the larval and adult stages, and all possible breeding habitats and adult resting places should be searched. Investigations can also make use of many different types of traps including those which use animal baits. There are traps which may use light, carbon dioxide, odor or other attractants depending on the biology, habits and responses of the target group of arthropods. Traps of a certain configuration and color are so attractive to tsetse flies that they are also used in their control (Gouteux & Lancien, 1986).

#### VECTOR TAXONOMY

The ability to distinguish the species under investigation from other species of the same genus or species complex is fundamental to investigations on the distribution, biology, vectorial capacity or any other aspect of an arthropod species. The more classical methods of morphological separation are frequently inadequate for distinguishing between the different members of a closely related sibling complex of species, and isoenzyme, immunological and genetic techniques are now used to separate species otherwise difficult to identify. The accurate identification of closely related species is often of great importance as these may differ greatly in their bionomics and their capacity to

transmit disease. To accurately carry out such identifications, the entomologist must be able to make use of all possible tools in order to understand the genetic constitution of the populations that he is studying, including if necessary the use of genetic, biochemical and immunological methods, or even of computerized chaetotaxy.

#### VECTOR GENETICS

A knowledge of vector genetics and the techniques used in its study is necessary not only for an understanding of the systematics of the species or the complex to which it belongs, but for an understanding of the species' ability to inherit a trait which may enable it to transmit disease, withstand a range of environmental factors, or develop resistance to a pesticide. The science of insect genetics has made great progress in the last few years and has developed much improved techniques for chromosome mapping, the determination of gene frequency, etc.

#### VECTOR BIONOMICS

Many of the aspects of this subject have already been considered under the heading of investigations into the vectorial capacity of a species. However, a good understanding of the bionomics of a given vector or pest species is essential also for the development of effective, selective and economic techniques for its control.

There are many aspects of the biology, ecology and behaviour of each species that require investigation and which must be undertaken with specialized entomological techniques. Among the general areas of investigations on vector bionomics that are important, some are concerned with larval, and others with adult stages.

*Larval bionomics:* For aquatic species this should include characterizing the nature of the larval habitats including the physical, chemical and biological characteristics of the various habitats and their associated fauna and flora with special emphasis on parasites and predators, determining the relative productivity of different habitat types, and classifying the frequency with which the different types of habitats occur. The latter is of particular importance as a guide to the planning of control operations.

*Adult bionomics* studies should include determination of host preference and whether the species is exo- or endophagic. Its flight range, dispersion, mating patterns, normal resting sites — especially whether it is exo- or endophilic — should be determined, as well as its patterns and times of activities including times of feeding, flight, mating and oviposition. All such studies should be

carried out through a full cycle of seasons so as to record the effects of changing climatic conditions on the activities and densities of vector populations.

### The entomology of vector control operations

One of the reasons why many vector control operations have not been successfully implemented is the assumption that little professional entomological involvement is necessary once the fundamental studies briefly described above have been completed. This assumption has proven to be a costly error in many vector and pest control operations as will be shown below.

#### ENTOMOLOGY AND THE PLANNING OF CONTROL OPERATIONS

The initial planning of vector control operations must be done in close conjunction with epidemiological studies to determine the incidence, prevalence and distribution of the disease during different seasons of the year. The entomological studies already described should have determined the identity of the vector and provided base line data on its bionomics. A decision can then be made on the opportunity of initiating control programme, and on the type and level of control which must be sought. Based on the measures which may be selected to control transmission of the disease, and on their relative efficacy and cost, a decision must also be made as to whether control will be based solely on vector-control, or whether other measures such as chemotherapy or vaccination (if drugs and vaccines against the infection exist) will also be applied, or a combination of different methods used. The cost of the control programme must be estimated and a budget established. The final decision as to whether to make the necessary funds available for undertaking a vector-borne disease control programme (or any other disease control programme) will often be a political one, based on availability of funds and the priorities of the country's health programme. Nevertheless, the informations which he might require should be available to the decision maker in case he wishes to use them as a basis for his decision.

#### SELECTION OF CONTROL METHODS

##### *General considerations*

If a decision has been made to undertake a control programme, and the extent of the geographical area in which operations are to take place has been delimited, the method of control must be chosen if this has not already been done. If alternative methods are available for use against the infectious agent in man, they should also be con-

sidered. These may be based on prevention of transmission through immunization or by chemoprophylaxis, or on treatment by chemotherapy (though prevention of infection is clearly better than reliance on cure). The decision must be made as to whether it is preferable to use a single method of control or to integrate more than one. For diseases which have drugs available for their treatment, these drugs will certainly be used, either through being provided by the health system of the country or prescribed by private physicians or other health workers in the endemic area. If a drug is known to be effective, it will almost certainly be purchased and used by the population in the affected areas, even though such use may lead to drug-resistance. From the public health viewpoint, control of the vector might, or might not be the most effective manner of reducing the threat to an entire population, and a relevant decision must be made for each specific geographical and ecological area in which a disease control programme is being undertaken. The factors to be considered in making the decision may be complex. As an example, the vaccine developed for immunization against yellow fever is safe and long lasting; as long as each cohort of infants in an endemic area is vaccinated, there should be little danger of outbreaks of yellow fever, even though the disease remains endemic in the local monkey reservoir population (the only known reservoir). However, experience has shown that public health authorities are often reluctant to undertake the cost of vaccinating widely scattered human populations in the jungles of South America or the secondary forest areas of West Africa, or in densely populated urban areas, at a time when there appears to be little threat of an epidemic. As a result, the appearance of an outbreak of the disease in villages or towns in a rural area, and especially in cities, inevitably gives rise to a demand for an immediate vaccination campaign, and for expensive, emergency vector control operations to ensure that adult mosquitoes circulating the virus are killed, and that mosquito populations are reduced to a level at which transmission is likely to be interrupted (World Health Organization, 1986b).

However, there are many vector- and rodent-borne diseases for which neither a vaccine nor an effective drug, or at least a drug that can be mass-administered, are available. In such cases, there is no other alternative than to attempt to control the vector if it is indeed amenable to economic control methods.

#### *Selection of vector control methods*

Once it has been decided that the approach to control of the disease will be implemented mainly through control of its vector, the method or methods for use against the vector must be selected.

The entomologist must decide whether the target for control will be the immature or larval stage of the vector, or the adult stage. This choice must generally be made when the larval habitat of a vector is aquatic and the habitat of the adult is terrestrial, as with mosquitoes. For vectors such as the triatomid vectors of Chagas' disease or the lice vectors of typhus, all stages, larvae, nymphs and adults will be found in the same house or on the same host, and all will be controlled by the same method. In other cases such as with ticks and mites, the larvae may be on one host, the adults on another. These examples show once again that the decision on control must be specifically related to the bionomics of each vector species.

Whatever stage of the vector is selected as the most vulnerable target from the technical and economic viewpoints, there are several general approaches or types of control available for consideration.

#### CHEMICAL CONTROL

This type of control makes use of a chemical pesticide to kill the target arthropod, a method common to agricultural, medical, pest and veterinary control practices.

The entomologist must choose among a large number of different pesticides of various chemical groups. Any information already available on the efficacy of the candidate pesticides against the target vector must be considered, as well as the degree of hazard to non-target organisms in the biotope in which they are to be applied. Toxicity to man, specifically to pesticide applicators and the inhabitants of the area or houses being treated must be carefully weighed. The persistence of the pesticide under the ecological conditions in which it is to be applied, and whether a rapidly degradable or very persistent pesticide is most desirable, will be important toxicological and economic considerations.

It is essential to carry out susceptibility tests on vectors from the target population and stages against which the insecticide is to be applied, in order to ensure that the population has not developed resistance to the pesticide which is intended for use. Finally, the cost of the available pesticides in relation to the efficacy that can reasonably be expected from them must be taken into account.

Once a decision is made as to what pesticide to use, it is prudent to carry out a field trial prior to a large scale purchase to determine the efficacy of the pesticide under the ecological conditions of the target area, especially if it has not previously been applied in that area.

The collection of base line data prior to a field trial, the supervision of its implementation and the evaluation of the effect of the pesticide on the vector population all make use of one or more of the entomological techniques described above. Taking into consideration that the choice of a pesticide to be used in a particular vector control programme may involve a cost of hundreds of thousands of dollars, the necessity for precise entomological parameters to measure the efficacy of the candidate pesticide is seen in a better perspective.

Once the pesticide has been selected, the optimum dosage and formulation established, and the best manner and season in which to apply it determined, arrangements must be made for the training of the personnel who will carry out the control operations and will collect the data needed to evaluate them. The entomologist should assist in the training of such staff and in the preparation of the training materials.

The entomologist should take the responsibility for the supervision of the control programme, and for the evaluation of its effect on the target vector populations and, in conjunction with the epidemiologist, of its effect on the transmission of disease. Unfortunately many of the tropical vector-borne disease endemic countries have few entomologists involved in either research or control operations, either through lack of adequately trained personnel, through lack of finances to hire such professionals where they exist, or through lack of conviction in health ministries that such professional personnel is necessary. The results are all too often costly, inefficient programmes that fail to achieve or sustain the degree of disease control that has been set out as their objectives.

#### ENVIRONMENTAL CONTROL

The proliferation of many vectors of human disease is often a result of poor environmental sanitation. In many cases development of the vector occurs under conditions where the environment can be altered to make it unsuitable for breeding of the vector. Unlike chemical control, environmental control usually provides long lasting reduction of vector populations and should be utilized wherever it is feasible.

Environmental manipulation undertaken for the purpose of eliminating the breeding habitat of a vector must be based on sound knowledge of the preferred larval habitats of the target species as well as of the habitats of non-target fauna whose populations might also be affected by the environmental changes. The entomologist must assess the effects of any environmental measures taken, to determine if they have provided satisfactory re-

ductions in vector densities. The entomologist should also work with irrigation and water development authorities in the planning of new water development schemes, ensuring that they will not create new breeding areas for mosquitoes or other arthropod vectors, or for snail intermediate hosts of schistosomiasis.

#### BIOLOGICAL CONTROL

Biological control is the use of predators, parasites or pathogens against the vector populations. While much greater use has been made of such agents in agricultural pest control than in vector control, some biological control agents have been used for a long period of time against certain vector groups, and others have recently come into use. Larvivorous fish as predators on mosquito larvae have been used in many places since the beginning of the century.

Recently much success has been obtained by the use of two bacterial toxins produced by two species of bacteria, *Bacillus thuringiensis* H-14 and *B. sphaericus*. *B. thuringiensis* (*B.T.*) H-14 is effective as a stomach poison against many dipteran larvae and especially mosquito larvae, particularly those breeding in relatively unpolluted water. Extensive use has been made of formulations of this agent in the control of blackfly vectors of onchocerciasis breeding in rivers in West Africa, where large quantities are regularly applied by the World Health Organization Onchocerciasis Control Programme (O.C.P.). Important use of *B.t* H-14 began after the widespread appearance of resistance to temephos in the O.C.P. area of operations. When used in a suitable formulation, *B.t*-H-14 effectively controls blackfly larvae resistant to the temephos. Unlike *B.t*-H-14, *B. sphaericus* appears to recycle in nature and shows particular promises against mosquitoes breeding in polluted water habitats.

Many entomologists have been involved and are participating in a search for new biological control agents. They also supervise and evaluate field trials on the efficacy of such new agents, much as with chemical control agents, and, when any are found to be effective, encourage and plan their introduction into operational control programmes.

#### INTEGRATED CONTROL

Frequently the most efficient vector control programme will be one which makes use of more than one method of control depending on the efficiency of each measure against any particular stage of the vector. For example, environmental measures might be used to provide an initial reduction in vector densities in a given area, while the use of chemical or biological control agents can

then be used to control the residual populations. Integrated control may also make use of other methods of disease control such as vaccines and chemotherapeutic drugs along with control of the vector. Coordinating the use of several different methods requires close supervision and evaluation, and an excellent understanding of the biological factors involved.

### Conclusion

As has been shown above, vector-borne diseases still rank high among the medical problems of the tropics and remain of some importance in temperate areas as well. Substantial sums of money are spent by national and local authorities to control vectors of diseases and large sums are also spent by private individuals to control pest or nuisance insects and other arthropods. It should be clear that entomological studies are of paramount importance in the investigation of vector-borne diseases. The role of entomology and entomologists in the planning, implementation and evaluation of control programmes is an essential one to ensure that control operations are carried out as selectively, economically and effectively as possible. The entomologist must make use of many different techniques in the study and control of vector populations, some of which have been described above. If more vector-borne disease control programmes were to make greater use of entomological studies and techniques, implemented by well trained entomologists, it certainly would make most programmes more effective and efficient than they are at present, and would help to reduce the burden of morbidity and mortality caused by such diseases as malaria, onchocerciasis, Chagas' disease and many others.

### References

- CENTER FOR DISEASE CONTROL, 1988. Dengue in the Americas, 1987. — *Dengue Surveillance Summary* (San Juan, Puerto Rico), no. 56, 5 p.
- CUPP, E. W., M. J. KISEWSKI, R. C. COLLINS, H. R. TAYLOR, M. A. AZIZ & B. M. GREENE, 1986. The effects of ivermectin on transmission of *Onchocerca volvulus*. — *Science*, 231 : 740-742.
- GRATZ, N. G., 1985. The future of vector biology and control in the World Health Organization. — *J. Am. Mosq. Control Ass.*, 1 : 273-278.
- GOUTEUX, J.-P. & J. LANCIEN, 1986. Le piège pyramidal à tsétsé (*Diptera: Glossinidae*) pour la capture et la lutte : essais comparatifs et description de nouveaux systèmes de capture. — *Trop. Med. Parasit.*, 37 : 61-66.
- GUZMAN, M. G., G. KOURI, E. MARTINEZ, J. BRAVO, R. RIVERON, M. SOLER, S. VASQUEZ & L. MORIER, 1987. Clinical and serological study of Cuban children with dengue hemorrhagic fever/dengue shock syndrome (DHF/DSS). — *PAHO Bull.*, 21 : 270-279.
- MATOVU, F. S., 1982. Rhodesian sleeping sickness in South-Eastern Uganda (The present problems). — *E. Afr. med. J.*, 59 : 390-393.
- MEEGAN, J. M., 1979. The Rift Valley Fever epizootic in Egypt 1977-1978. 1. Description of the epizootic and virological studies. — *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 73 : 618-623.
- PAN AMERICAN HEALTH ORGANIZATION (PAHO), 1982. Chagas' disease. — *Epidem. Bull. PAHO*, 3(3) : 1-5.
- THAKUR, C. P., M. KUMAR & P. K. PATHAK, 1981. Kala-azar hits again. — *J. trop. Med. Hyg.*, 84 : 271-276.
- WORLD HEALTH ORGANIZATION, 1984. Lymphatic filariasis. — *Tech. Rep. Ser. Wld Hlth Org.*, Geneva, no. 702, 112 p.
- WORLD HEALTH ORGANIZATION, 1986a. WHO expert committee on malaria, 18<sup>th</sup> Report. — *Tech. Rep. Ser. Wld Hlth Org.*, Geneva, no. 735, 104 p.
- WORLD HEALTH ORGANIZATION, 1986b. Prevention and control of yellow fever in Africa. — *WHO*, Geneva, 94 p.
- WORLD HEALTH ORGANIZATION, 1987a. Human plague in 1986. — *Wkly epidem. Rec.*, 40 : 299.
- WORLD HEALTH ORGANIZATION, 1987b. Who expert committee on onchocerciasis. — *Tech. Rep. Ser. Wld Hlth Org.*, Geneva, no. 752, 167 p.

# DIX ANS DE SURVEILLANCE DE LA FAUNE AQUATIQUE DES RIVIÈRES D'AFRIQUE DE L'OUEST TRAITÉES CONTRE LES SIMULIES (DIPTERA: SIMULIIDAE), AGENTS VECTEURS DE L'ONCHOCERCOSE HUMAINE

L. YAMÉOGO

Programme de Lutte contre l'Onchocercose  
B.P. 549, Ouagadougou, Burkina Faso

C. LÉVÊQUE

ORSTOM<sup>1</sup>  
213, rue La Fayette, 75480 Paris Cedex 10, France

K. TRAORÉ

Institut d'Écologie tropicale, 08 B.P. 109, Abidjan 08, Côte d'Ivoire

et

C. P. FAIRHURST

Département de biologie, Université de Salford,  
Salford M5 4WT, Angleterre

## Résumé

Une vaste campagne de lutte chimique est engagée depuis 1974 pour interrompre la transmission de l'onchocercose humaine dans 7 pays de l'Afrique de l'Ouest. Cette élimination s'effectue par des épandages hebdomadaires d'insecticides biodégradables sur les gîtes du complexe *Simulium damnosum* Théobald. Trois insecticides ont été utilisés dans la zone du Programme de lutte contre l'onchocercose: Abate®, chlorphoxime et *Bacillus thuringiensis* (B.t.) H-14. Dans ce contexte, le Programme met un accent particulier sur la sélection des larvicides et a élaboré des structures et des protocoles de surveillance. Un Groupe écologique constitué de scientifiques et de spécialistes indépendants est également chargé de contrôler et orienter l'action du Programme en matière de protection de l'environnement. La surveillance est orientée essentiellement sur l'étude suivie des peuplements ichtyologiques et des peuplements d'invertébrés benthiques lotiques dont se nourrit un bon nombre de poissons. Les résultats enregistrés pendant plus de 10 ans de traitements montrent que les larvicides utilisés ont peu d'effets sur la faune non-cible des milieux lotiques tropicaux. Bien que les premiers traitements à l'Abate® et au chlorphoxime aient, à très court terme, un impact sur les communautés benthiques saxicoles, la situation se redresse après plusieurs applications successives. Les rivières traitées semblent avoir une très forte résilience et une grande capacité de recolonisation. Une plus large utilisation du B.t. H-14 en remplacement du chlorphoxime a favorisé une meilleure reconstitution de la faune des invertébrés. Aucune mortalité de poisson n'a été observée avec les larvicides opérationnels. L'évolution des captures ne semble pas être influencée par les traitements. Les fluctuations temporelles de la condition des poissons sont aléatoires et varient autour d'une valeur moyenne qui ne se modifie pas sensiblement au cours des années d'observations. Enfin, l'activité acétylcholinestérasique du cerveau des poissons libres en rivière ainsi que leur régime alimentaire ne sont pas modifiés par les traitements.

## Abstract

A vast chemical control operation was launched in 1974 to interrupt the transmission of human onchocerciasis in seven West African countries. The aquatic larval stages of the *Simulium damnosum* Théobald complex, the vector, are eliminated by the weekly application of biodegradable insecticides on the breeding sites. Three insecticides have been utilized in

<sup>1</sup> ORSTOM: Office des Recherches scientifique et technique d'Outre-Mer.

the Onchocerciasis Control Programme area: Abate<sup>®</sup>, chlorphoxim and *Bacillus thuringiensis* (*B.t.*) H-14. Aware of the potential environmental risk of this insecticidal treatment, the Programme pays particular attention to the selection of larvicides, and it has developed monitoring facilities and protocols. An ecological Group, composed of independent experts, controls and directs the Programme's activities regarding environmental protection. The monitoring is geared mainly towards a regular study of the fish populations and the lotic benthic invertebrate populations on which many fish feed. In view of the results recorded during more than ten years of larviciding, it can be said that the larvicides utilized have little effect on the non-target fauna in the tropical lotic environments. Although the initial larviciding with Abate<sup>®</sup> and chlorphoxim had a short-term impact on the saxicolous benthic communities, it was found that the situation improves after several successive applications. The treated watercourses seem to have great resilience and recolonization capacity. The greater use of *B.t.* H-14 instead of chlorphoxim has favoured a better reconstitution of the invertebrate fauna. No fish mortality was observed with the larvicides at the operational doses. The changes in catches do not seem to be influenced by the larviciding. The fluctuations in time in the condition of the fish are uncertain and vary around an average value which has not changed considerably over the years. Finally, the acetylcholinesterase activity of the brain of the fish free in the watercourses as well as their feeding habits have not been affected by the larviciding.

### Introduction

Les conséquences graves et néfastes de l'onchocercose humaine dans de vastes régions de l'Afrique de l'Ouest (fig. 1) pour la santé de l'homme et le développement socio-économique des zones infestées ont amené 7 des pays les plus touchés (Bénin, Burkina Faso, Côte d'Ivoire, Ghana, Mali, Niger et Togo) à s'associer pour combattre le fléau avec l'aide-financière de 19 pays et institutions.

Le Programme de lutte contre l'onchocercose (O.C.P.) dans la Région du Bassin des Volta mis

en place en 1974 et exécuté par l'Organisation Mondiale de la Santé (O.M.S.) a engagé une vaste et longue campagne de lutte chimique contre les stades aquatiques pré-imaginaux du vecteur *Simulium damnosum* Théobald s.l., ceci pour interrompre le cycle du parasite nématode *Onchocerca volvulus* Leuckart. Ce choix s'explique par l'absence de médicaments et la très grande dispersion du vecteur sous sa forme adulte.

Pour atteindre cet objectif, le Programme s'est doté de structures techniques (unité de lutte anti-vectorielle, unité d'évaluation épidémiologique,

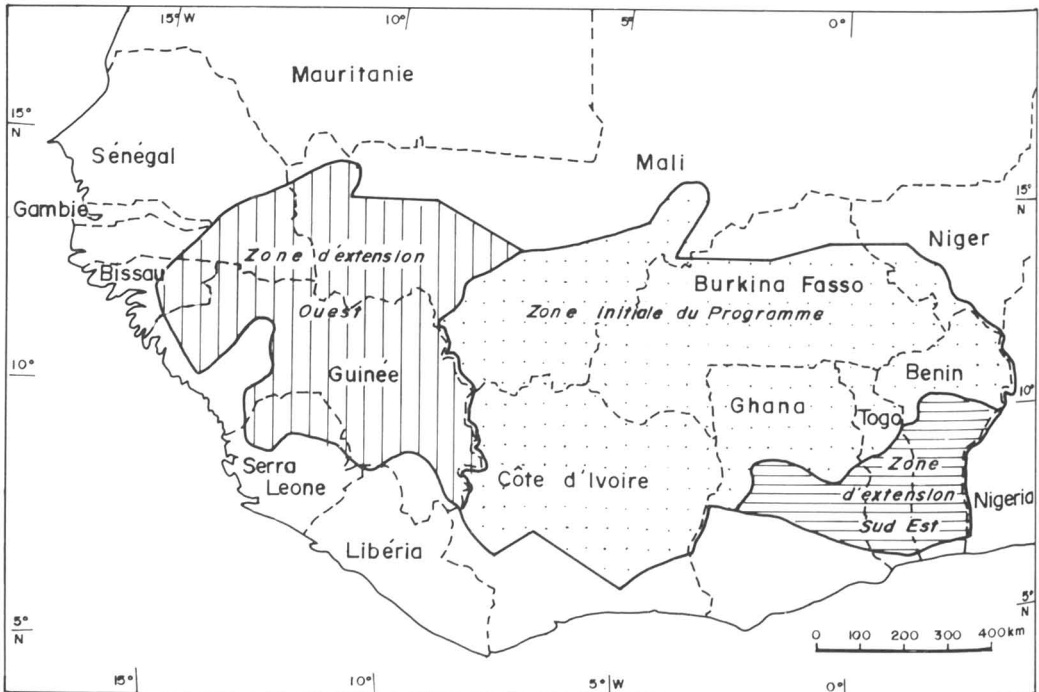


Figure 1. Zone couverte par le Programme de lutte contre l'onchocercose en Afrique de l'Ouest.

unité de développement socio-économique), administratives et logistiques. Les unités, renforcées par des consultants et conseillers, organismes et institutions spécialisés, définissent et ajustent en permanence les tactiques de lutte et d'évaluation, assurent le suivi de la régression de la maladie et étudient l'impact des traitements sur le développement socio-économique.

Les traitements hebdomadaires effectués par voie aérienne à l'amont des gîtes larvaires ont été réalisés pendant plusieurs années avec un insecticide organophosphoré, l'Abate® ou téméphos. Depuis l'apparition, en 1980, d'une résistance chez certains cytotypes forestiers du vecteur (Guillet *et al.*, 1980), d'autres larvicides ont été utilisés: le chlorphoxime (un insecticide organophosphoré) et le *Bacillus thuringiensis* (*B.t.*) H-14 (un insecticide d'origine biologique). Actuellement, l'Abate® est l'insecticide le plus largement utilisé (75 % de l'aire de l'O.C.P.). Les autres sont employés alternativement dans les 25 % restants où une résistance à l'Abate® a été détectée. Les trois insecticides sont biodégradables.

Conscient du risque potentiel que pourraient faire courir à l'environnement ces agressions permanentes, le Programme met un accent particulier sur la sélection des larvicides et a élaboré en son sein, avec le renfort de spécialistes extérieurs, des structures et des protocoles de surveillance qui tiennent compte de la complexité des milieux lotiques tropicaux et de la spécificité du Programme.

La surveillance est axée essentiellement sur une étude suivie des peuplements d'invertébrés benthiques et sur celle des peuplements ichthyologiques, qui constituent un apport protéinique appréciable pour les populations locales.

### **Surveillance du milieu aquatique: structures et protocoles**

Au début du Programme, nos connaissances sur l'écologie des rivières ouest-africaines et sur la biologie de la faune aquatique étaient encore très fragmentaires. Pour la mise en place de ce Programme, certains points devaient être pris en considération (Lévêque *et al.*, 1979): la durée de la lutte qui impliquait des études à long terme combinées à des recherches sur les effets à court terme des pesticides; la nécessité d'utiliser des techniques d'échantillonnage adaptées aux conditions de saison sèche et de saison des pluies; le choix des sites et de la périodicité d'échantillonnage qui devait tenir compte des problèmes d'accès aux cours d'eau en toutes saisons; la nécessité de travailler en collaboration avec des

équipes de scientifiques des pays concernés formés pour la plupart au Laboratoire d'hydrobiologie de l'ORSTOM à Bouaké (Côte d'Ivoire); et, pour permettre une comparaison raisonnable des résultats, la standardisation des méthodes et techniques.

La surveillance des milieux aquatiques est assurée actuellement par des équipes nationales sous la supervision du Programme qui s'est doté d'un Groupe écologique composé d'experts indépendants chargés de contrôler et d'orienter l'action de l'O.C.P. en matière de protection de l'environnement.

Les méthodes et techniques d'échantillonnage ont été décrites par Dejoux *et al.* (1979a), Dejoux (1980), Paugy (1983) et Yaméogo (1984). Nous ne présenterons ici qu'un bref résumé des principales techniques actuellement utilisées dans le cadre de la surveillance.

L'étude suivie des peuplements d'invertébrés benthiques est réalisée à l'aide de deux techniques essentielles: (1) la récolte de la dérive à certaines heures de la journée à l'aide de filets d'ouverture 20 × 20 cm et de 200 µm de vide de mailles; une dérive de jour (trois échantillons) est récoltée 1 h 30 avant le coucher du soleil et une dérive de nuit (six échantillons) est réalisée 1 h 30 après le coucher du soleil (Elouard & Lévêque, 1977); le volume d'eau filtré par chacun des filets est mesuré de manière à calculer l'indice de dérive des organismes (nombre d'individus dérivant par mètre cube d'eau filtrée); (2) les prélèvements à l'aide d'un échantillonneur dérivé de celui de Surber (1937); cinq échantillons sont prélevés sur des dalles rocheuses relativement plates faiblement immergées; les résultats sont exprimés en nombre d'individus par Surber.

Différents types de substrats artificiels ont été expérimentés (Dejoux *et al.*, 1983; Elouard, 1983) mais de nombreux problèmes ont entraîné leur abandon. Actuellement des observations qualitatives sont réalisées par certaines équipes en vue d'améliorer leur connaissance des peuplements d'invertébrés aquatiques.

Pour l'étude à très court terme des effets des larvicides sur la faune des invertébrés aquatiques, un système de gouttières est utilisé (Dejoux, 1975; Troubat, 1981). Ce système permet d'avoir des données assez précises sur les mortalités, le nombre total d'organismes dans le système étant connu. Il permet également de comparer, grâce aux gouttières multiples, les effets de différents produits ou différentes concentrations d'un même produit.

L'étude suivie de peuplements ichthyologiques concerne, d'une part, l'évolution de la composition



des captures faites périodiquement à l'aide d'une batterie standardisée de filets maillants et, d'autre part, les modifications du coefficient de condition des poissons les plus représentatifs de chaque station de surveillance, ce qui permet d'apprécier l'état des conditions écologiques, notamment l'existence de nourriture dans le milieu traité. Ce paramètre peut également être le reflet d'un effet du pesticide sur le métabolisme des poissons.

D'autres études sont conduites également sur la fécondité, le régime alimentaire, l'impact des organophosphorés sur l'activité acétylcholinestérasique du cerveau des poissons.

Les différents résultats enregistrés sont reportés sur des fiches normalisées et envoyés au siège du Programme où ils sont vérifiés avant leur saisie sur ordinateur. Au cours de réunions annuelles, les techniques et résultats sont discutés par les hydrobiologistes et, tous les deux ou trois ans, une analyse des données est demandée à un groupe d'experts indépendants. Tous ces résultats sont examinés par le Groupe écologique qui se réunit chaque année.

### Sélection de nouveaux larvicides et de nouvelles formulations

#### CRITÈRES DE SÉLECTION DES LARVICIDES

Les larvicides potentiels subissent d'abord plusieurs tests au laboratoire et en rivière contre le vecteur en vue de déterminer la dose opérationnelle. L'impact sur les invertébrés aquatiques est ensuite testé en gouttières en comparaison avec l'Abate® et le chlorphoxime. Les effets sur les poissons et macrocrustacés sont également évalués en bacs. Si le produit est prometteur en raison de son efficacité contre le vecteur et de sa toxicité relativement faible pour la faune non-cible, il est alors soumis à des essais opérationnels sur une vaste échelle, sur un bassin, avec une surveillance écologique renforcée.

Les critères établis par le Groupe écologique pour la sélection d'insecticides de remplacement éventuel de l'Abate® dans la lutte contre les espèces du complexe *S. damnosum* se résument comme suit:

- (1) l'insecticide ne doit pas réduire, à la dose utilisée contre *S. damnosum* le nombre d'espèces de macroinvertébrés benthiques au point de mettre en danger leur existence dans la zone considérée;
- (2) il ne doit pas provoquer la disparition au niveau régional d'une espèce d'invertébrés; une élimination temporaire d'espèces de simuliés autres que *S. damnosum* pourrait être tolérée;

(3) le larvicide ne devrait pas causer, à long terme (au-delà de la saison suivante), de déséquilibre du milieu dans des conditions normales d'application; par exemple, l'abondance relative des espèces ne doit pas subir de modifications notables;

(4) l'utilisation de l'insecticide ne doit pas causer d'effet direct ni de modification dans les cycles biologiques des poissons;

(5) des composés susceptibles de s'accumuler à quelque niveau de la chaîne trophique seront rejetés;

(6) dans le processus de sélection des insecticides pour la lutte contre les simuliés dans une région, on prendra en considération les activités humaines qui, par elles-mêmes ou conjointement avec les opérations de lutte antivectorielle, pourraient engendrer des effets néfastes sur l'environnement.

Signalons que les insecticides testés par l'O.C.P. doivent être connus pour leur faible toxicité mammalienne et doivent avoir obtenu le visa des unités spécialisées de l'O.M.S.

#### RÉSULTATS

D'une manière générale, les recherches de toxicité ont été entreprises avec des produits ayant été sélectionnés comme potentiellement actifs contre les larves de *S. damnosum* et ayant peu ou pas d'effets sur les mammifères et sur l'homme en particulier. Nous présentons au tableau 1 une synthèse des principaux résultats enregistrés sur la faune aquatique non-cible depuis le début des opérations de criblage.

Parmi les centaines de produits et de formulations testés par le Programme sur les larves de *S. damnosum*, seules quelques dizaines ont été retenus pour une étude de leurs effets sur la faune aquatique non-cible. Une lecture du tableau 1 montre que peu de produits s'avèrent acceptables quand on prend en considération leur toxicité vis-à-vis de la faune des cours d'eau, les invertébrés en particulier. Tous présentent à très court terme une toxicité marquée sur les éphéméroptères (Baetidae surtout, mais, aussi Caenidae, Oligoneuriidae et Tricorythidae selon les formulations) qui sont le groupe d'invertébrés le plus sensible. La sensibilité des Chironomidae est très variable d'une famille chimique à une autre et celle des trichoptères est généralement peu marquée en ce qui concerne les stades âgés.

Le *B.t.* sérotype H-14 (insecticide d'origine biologique) semble présenter toutes les garanties d'efficacité contre *S. damnosum* tout en ayant une faible toxicité à court terme sur l'environnement aquatique. Malheureusement ce produit n'est pas utilisable en toute saison pour des raisons de for-

TABLEAU I

Résultats des principaux tests concernant la toxicité pour la faune non-cible de différents insecticides antisimulidiens

<i>Produits testés</i>	<i>Concentrations testées</i>	<i>Résultats et conclusions</i>
Abate® 200 CE (téméphos) (OMS 786)	0,1 et 0,2 ppm/10 min	Aucune action sur les poissons et Odonates. Effets importants sur les éphémères, mais acceptables à 0,1 ppm/10 min (Lauzanne Dejoux, 1973).
Abate® 200 CE (téméphos) (OMS 786)	0,05 ppm/10 min en saison des pluies et 0,1 ppm/10 min en saison sèche	Aucune mortalité directe de poissons, même lors de surdosages accidentels. Réduction de densités des invertébrés benthiques mais pas de déséquilibres faunistiques.
Téméphos sulfone (Cyanamid) 200 CE (Lot 4021-40, OMS 786)	0,2 et 0,07 ppm/10 min	Effets importants sur les éphéméroptères et diptères-Chironomidae. Décrochement global acceptable (Gibon & Troubat, 1982).
Abate® 200 CE American Cyanamid (Lot 73, OMS 786)	0,05 ppm/10 min 0,1 ppm/10 min 100 ppm/10 s	Faible toxicité générale à 0,05 et 0,1 ppm/10 min. Décrochement de 43,8 % des invertébrés à 100 ppm/10 s. en 3 heures contre 44,3 % pour l'Abate Procida (Dejoux, 1978; Zerabo <i>et al.</i> , 1980).
Actelic® M20 (Pirimiphos méthyl) Solution de micro-capsules à 200 g/l (OMS 1424)	0,1 ppm/10 min	Effet lent mais important et étalé dans le temps (Dejoux & Guillet, 1980; Dejoux, 1983).
Azaméthifos de Ciba Geigy Concentré émulsifiable à 96 ± 2 % de matière active (OMS 1825)	0,18 ppm/10 min 0,2 ppm/10 min 0,3 ppm/10 min	Aucun effet apparent sur les poissons et les macro-crustacés. Toxicité relativement peu marquée sur la faune non-cible, mais efficacité insuffisante contre <i>S. damnosum</i> (Yaméogo <i>et al.</i> , 1984).
<i>Bacillus thuringiensis israelensis</i> Poudre mouillable à plus de 1 000 UI de <i>B.t.i./mg</i> (non codé)	0,2 mg/L	Légère augmentation de la dérive des Orthocladiinae (Chironomidae). Effet global très acceptable (Dejoux, 1979).
Teknar 2 × (Sandoz). Suspension concentrée à base de <i>B.t.i.</i> contenant 600 UI/mg	1,6 ppm/10 min	Légère baisse de densité de Chironomidae après 2 mois de traitements, mais pas de modification significative de la structure des peuplements (Gibon <i>et al.</i> , 1980; Yaméogo, 1980).
Baythion® Phoxim 50 % CE (OMS 1170)	0,05 ppm/10 min, 0,25 ppm/2 min 0,1 et 0,25 ppm/10 min 1 ppm/30 s	Action par contact moyenne à forte. Risques probables sur l'environnement (Dejoux & Troubat, 1973).
Baythion® Phoxim 25 % CE	0,05 ppm/10 min, 0,25 ppm/2 min 0,1 et 0,25 ppm/10 min 1 ppm/30 s	Fortes mortalités à toutes les concentrations (Dejoux & Troubat, 1973).
Baythion® 33,3 % CE	0,1 ppm/10 min 0,5 ppm/10 min	Très fortes mortalités à 0,1 ppm et effets catastrophiques à 0,5 ppm/10 min sur près de 2 km (Lauzanne & Dejoux, 1973).
Chlorphoxime 20 % CE (OMS 1197)	0,025 ppm/10 min	Forte augmentation du taux de dérive journalière. Produit à n'utiliser qu'en saison de pluies. Risques certains si emploi prolongé (Dejoux & Troubat, 1976; Gibon & Troubat, 1980; Statzner, 1979). Diversité faunistique fortement réduite (Dejoux <i>et al.</i> , 1981). Forte baisse de la diversité faunistique, mais toxicité atténuée par les conditions hydrologiques (Dejoux <i>et al.</i> , 1982).
Carbosulfan = Marshall® de FMC 25 % CE (OMS 3022)	0,05 ppm/10 min 0,05 ppm/30 min et 60 min 0,5 ppm/10 min, 30 min et 60 min 1 ppm/10 min, 30 min et 60 min	Toxicité aux basses eaux proche de celle de la perméthrine à la dose opérationnelle. Effets aux hautes eaux comparables à ceux du chlorphoxime. Aucune mortalité de poissons en rivière. En bacs, une augmentation du temps d'exposition provoque des mortalités chez certaines espèces de Characidae et chez les crevettes.
Cyophthrine = Panecto de Cyanamid 15 % CE (OMS 2007)	0,18 ppm/10 min	Toxicité inacceptable pour la faune non-cible. Traumatisme des poissons et macrocrustacés. À proscrire.

TABLEAU I (suite et fin)

<i>Produits testés</i>	<i>Concentrations testées</i>	<i>Résultats et conclusions</i>
Cyhalothrine ou pp 563 de I.C.I. 10 % CE (OMS 2011)	0,02 ppm/10 min	Toxicité comparable à celle du chlorphoxime.
Deltaméthrine (K. othrine) de Roussel Uclaf 25 % CE	0,02 ppm/10 min 0,5 ppb/10 min 100 ppm/2 s 0,003/10 min 3 ppb, 5 ppb et 7 ppb/10 min	Mortalité quasi-totale des invertébrés à 7 ppb/10 min. Toxicité importante pour les crevettes même à 0,003 ppm/10 min. Mortalités de poissons à 7 ppb/10 min. Produits dangereux (Dejoux & Guillet, 1980; Dejoux, 1983; Elouard, 1983; Yaméogo, résultats non publiés).
Fendoma = alphaméthrine 20 % CE (OMS 3004)	0,005 ppm/10 min	Effets acceptables en gouttières sur la faune non-cible, mais efficacité insuffisante contre le vecteur.
Fluvalinate = Mavrik de Zoecon 25 % CE (OMS 3025)	0,25 ppm/10 min	Toxicité supérieure à celle du téméphos et du chlorphoxime.
GH.74 38 % CE (OMS 1356)	0,2 ppm/10 min	Produit très toxique pour les poissons et les invertébrés (Troubat & Lardeux, 1982).
Méthoxychlore de Nordisk 20 % CE (OMS 466)	0,1 et 0,5 ppm/10 min 0,25 ppm/2 min, 1 ppm/30 s 0,1 et 0,25 ppm/10 min	Pas de mortalités de poissons, mais important impact sur les invertébrés. Décrochement de 70 à 100 % à 0,05 ppm/10 min. Peu d'effets sur les Chironomidae (Lauzanne & Dejoux, 1973; Obeng, 1974; Dejoux & Troubat, 1973).
Méthoxychlore 30 % CE	0,3 ppm/10 min	Aucune mortalité de poissons, mais décrochement considérable des invertébrés (Paugy & Coulibaly, 1982).
Méthiocarbe de Bayer (Poudre mouillable) (OMS 0093)	0,112 ppm/10 min 0,8 ppm/10 min	Aucun effet apparent sur les poissons et les crevettes. Forte toxicité sur les invertébrés et mauvaise formulation (Yaméogo, 1982).
Méthyl dursban 22,1 % CE; 20 % CE et 13,5 % CE (OMS 1155)	0,05, 0,1 et 0,25 ppm/10 min 0,25 ppm/2 min et 1 ppm/30 s 0,5 ppm/10 min	Aucun effet sur les poissons et crevettes. Forte mortalité des invertébrés à 0,5 ppm/10 min. Les solvants semblent être sans effet sur les organismes testés.
MT-115000 de Mitsui Toatsu Chemo 92,7 % CE et 20 % CE (OMS 3002)	0,05, 0,1 et 0,2 ppm/10 min	Toxicité marquée sur les coléoptères et hémiptères. Aucun effet apparent sur les poissons avec la formulation EC, mais efficacité insuffisante sur <i>S. damnosum</i> (Paugy & Coulibaly, 1982; Yaméogo, 1982).
OMS 2013 21,2 % CE	0,015 ppm/10 min	Toxicité proche de celle de la perméthrine.
pp 321 ou OMS 3021 20 % CE	0,01 ppm/10 min	Toxicité comparable à celle de la perméthrine.
Perméthrine Talcord de Shell 20 % CE (OMS 1993)	0,15 ppm/10 min 0,02 ppm/10 min 0,015 ppm/10 min, 30 min et 60 min	Très forte toxicité aux basses eaux. Produit proposé pour les hautes eaux pendant de courtes périodes. Aucun effet sur les poissons à 0,15 ppm/10 min, par contre importantes mortalités chez les crevettes (Paugy <i>et al.</i> , 1984; Elouard & Hideux 1984).
Perméthrine Coopex de Wellcome 20 % CE	0,015 ppm/10 min	Effets non significativement différents de ceux du Talcord (Paugy <i>et al.</i> , 1984).
Propoxur de Bayer 20 % CE (OMS 0033)	0,05 ppm/10 min	Faible toxicité sur la faune non-cible, mais efficacité insuffisante contre <i>S. damnosum</i> .
Perméthrine Pounce de FMC 40/60 flouable 10 % (OMS 1821)	0,015 ppm/10 min	Toxicité globale non significativement différente de celle des autres perméthrines.
Reldan® = chlorpyrifos méthyl Microcapsules solubles à 100 g de matière active/l (OMS 1155)	0,1 ppm/10 min	Forte toxicité générale avec une formulation techniquement instable (forte cristallisation) (Dejoux & Guillet 1980).

mulation et de coûts. Par ailleurs, comme nous le verrons plus loin, des modifications semblent intervenir dans les peuplements après quelques années d'utilisation de ce larvicide.

Quant à l'Abate<sup>®</sup>, le niveau d'impact est considéré comme acceptable mais la résistance apparue chez certains cytotypes du vecteur limite actuellement son utilisation. Le chlorphoxime, autre organophosphoré plus toxique pour la faune non-cible, a également provoqué un phénomène de résistance. Les carbamates et pyréthrinoïdes testés sont d'une manière générale très toxiques à court terme vis-à-vis de la faune non-cible, mais les études se poursuivent afin de mieux appréhender l'impact à moyen terme de quelques formulations appartenant à ces familles chimiques. Signalons néanmoins que les effets à court terme de ces larvicides sont plus néfastes que ceux des larvicides opérationnels (Abate<sup>®</sup>, chlorphoxime et B.t. H-14). Le rapport d'augmentation maximale (rapport de la valeur maximale de l'indice de dérive après traitement à sa valeur normale estimée avant le passage de l'insecticide) est compris entre 600 et 900 pour la perméthrine. Les Baetidae et Hepatgeniidae (éphéméroptères) sont très sensibles à ce produit; par contre les Chironomini (Chironomidae) sont peu affectés. Exception faite des Chironomidae et des stades âgés de trichoptères, tous les autres groupes taxonomiques subissent d'importantes réductions d'abondance.

Quant au carbosulfan, le rapport d'augmentation est compris entre 40 et 200; ce qui le rapproche du chlorphoxime. Contrairement à la perméthrine, le carbosulfan affecte les Chironomini à très court terme; ce sont les Tanytarsini qui sont les moins sensibles.

Après plusieurs semaines d'applications hebdomadaires, la perméthrine entraîne une forte réduction des densités d'organismes et de profondes modifications de la structure des peuplements. Dans les conditions d'emploi de ce larvicide (hautes eaux et limitation aux grands cours d'eau où ont été identifiées des simuliés résistants aux organophosphorés) la recolonisation est quasi-totale 4 à 5 mois après l'arrêt des traitements. Avec le carbosulfan, les modifications constatées tant sur les densités que sur la structure des communautés benthiques sont moins importantes, entraînant une plus grande vitesse de repeuplement (1 à 2 mois). L'utilisation éventuelle de ces produits serait de toute façon limitée à des circonstances exceptionnelles et l'on s'entourerait du maximum de précautions concernant les dosages et les portées utiles des produits.

Des études menées sur la capacité d'accumulation dans les boues des différents larvicides utilisés par le Programme montrent que la réma-

nence de ces produits est faible en milieu tropical (de Heer *et al.*, 1987). Seules des traces non significatives de perméthrine ont été retrouvées dans les boues après 15 semaines de traitements hebdomadaires d'un cours d'eau à la dose de 0,015 mg/l/10 min.

### Effets, sur la faune non-cible, des larvicides utilisés dans la lutte contre l'onchocercose

#### ÉTUDE SUIVIE DES PEUPELEMENTS D'INVERTÉBRÉS BENTHIQUES

##### *Impact à très court terme*

Dans l'aire du Programme, quelque soit l'intensité de l'activité biologique des rivières, les valeurs de l'indice de dérive de jour mesuré 1 h 30 avant le coucher du soleil varient entre 0,20 et 4. Les traitements ont pour effet une augmentation à court terme de cette valeur en fonction de la nature et de la concentration du larvicide utilisé, de la distance entre les points d'épandage et d'échantillonnage et de la nature du cours d'eau (régulièrement traité ou pas).

Ainsi, sur un cours d'eau traité pour la première fois à l'Abate<sup>®</sup> (Abate 200 CE Procida<sup>®</sup>), l'incidence du produit sur l'intensité de la dérive est nette mais variable en fonction de la dose (Dejoux, 1977; Dejoux, 1978; Elouard & Troubat, 1979). Si l'augmentation de l'intensité de la dérive est manifeste après traitement, tous les taxons ne réagissent pas toutefois de la même manière à l'insecticide. Les éphéméroptères Baetidae et Caenidae, les jeunes stades de trichoptères ainsi que les diptères-Chironomidae sont généralement ceux qui influencent l'intensité de la dérive (fig. 2 et 3).

Dans un cours d'eau traité, l'impact d'un traitement isolé est moins ressenti sur l'intensité de la dérive même si la dose qui y est appliquée est plus forte (Dejoux & Elouard, 1977). Les groupes taxonomiques affectés réagissent globalement de la même manière que précédemment. Tout se passe comme si la faune présente dans les rivières régulièrement traitées avait subi une certaine sélection ou manifestait une tolérance plus grande par accoutumance au toxique que celle des rivières non traitées.

Dans l'ensemble, les indices de dérive après traitement de l'Abate<sup>®</sup> (0,1 ppm/10 min) peuvent atteindre des valeurs 10 à 100 fois supérieures à la normale, témoignant ainsi d'un fort décrochement des organismes de leurs substrats.

Des expériences réalisées en gouttières (Dejoux & Troubat, 1976; Dejoux, 1978; Gibon & Troubat, 1982) pour permettre une bonne quantification de l'impact de l'Abate<sup>®</sup> sur la faune non-

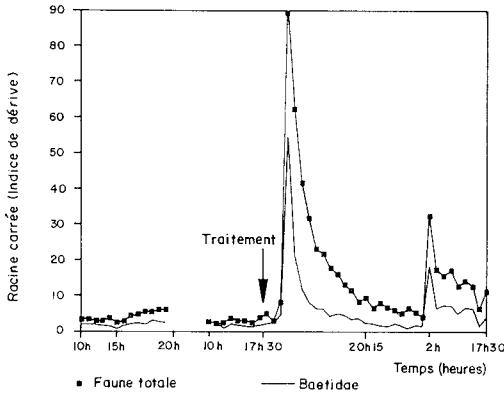


Figure 2. Cinétique en 48 heures de la dérive des Baetidae et de la faune totale à Okakro avant et après un traitement à la perméthrine du Sassandra en Côte d'Ivoire (du 31 au 15 août 1984).

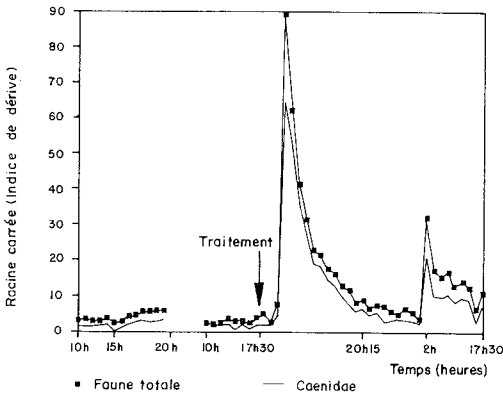


Figure 3. Cinétique en 48 heures de la dérive des Caenidae et de la faune totale à Okakro avant et après un traitement à la perméthrine du Sassandra en Côte d'Ivoire (du 13 au 15 août 1984).

cible confirment les observations faites plus haut, à savoir: (1) une augmentation de l'intensité de la dérive après traitement au téméphos entraînant un décrochement global des organismes compris entre 10 % et 30 %; (2) un effet plus marqué sur une faune vierge que sur une faune régulièrement traitée; (3) une sensibilité plus grande des éphéméroptères (*Afronurus* sp., *Caenomedea* sp., *Pseudocloeon berlandi*) et de *Chimarra* sp. (trichoptères: Philopotamidae).

Le chlorphoxime (organophosphoré en concentré émulsifiable à 20 % de matière active) utilisé à la dose de 0,025 mg/l/10 min de manière sélective dans les zones où est apparue une résistance à l'Abate® chez certains cytotypes forestiers du vecteur, présente les caractéristiques suivantes: (1) augmentation brutale et importante de l'intensité de la dérive intervenant juste après

épandage du larvicide; (2) décrochement global des organismes en gouttières, compris entre 40 % et 80 % (Yaméogo, 1982); (3) rapport d'augmentation maximale de l'intensité de la dérive (rapport de la valeur maximale de l'indice de dérive après traitement à sa valeur normale estimée avant le passage de l'insecticide) compris entre 100 et 200 (Gibon & Troubat, 1980); (4) groupes taxonomiques dominants dans la dérive pratiquement les mêmes que dans le cas de l'Abate® (Dejoux et al., 1979b); (5) effet sur les invertébrés aquatiques plus marqué qu'avec l'Abate®.

Quant au *B.t.* H-14, ses effets à court terme sur la faune aquatique non-cible peuvent se résumer ainsi: (1) mis à part le «reste de la faune» qui correspond à un ensemble de taxons variés, aux faibles effectifs, ce sont les chironomidés qui réagissent le plus fortement au traitement (Sinègre et al., 1979; Yaméogo, 1980; Gibon et al., 1980); (2) le rapport d'augmentation maximale de l'intensité de la dérive est généralement inférieur à 5 (dose: 1,6 mg/l/10 min); (3) le pourcentage de décrochement en gouttière de la faune non-cible est très peu différent de celui enregistré dans le témoin.

Il ressort de ce qui précède un effet à court terme plus marqué des organophosphorés (Abate® et surtout chlorphoxime) que du *B.t.* H-14.

#### Impact à moyen terme

L'impact des différents larvicides se traduit par une réduction d'abondance de certains organismes mais surtout par une modification de la structure des communautés benthiques. La baisse quantitative globale comprend en réalité une prolifération de certains organismes parallèlement à une forte diminution de certains autres.

Les effets des traitements hebdomadaires à l'Abate® se manifestent à moyen terme par l'établissement d'une structure de communautés différente de celle des zones non traitées et de la période d'avant traitement. Ainsi, l'on enregistre une prolifération des chironomidés Tanytarsini et de *Simulium schoutedeni* dans certains cas, une raréfaction des Tricorythidae et de certaines espèces de Baetidae (*Pseudocloeon* sp., *Centroptilum* sp.) dans d'autres. D'autre part, le rythme nyctéméral de la dérive est également affecté; il devient moins marqué et est pratiquement imperceptible après plusieurs mois d'épandages (Dejoux et al., 1980; Elouard, 1983).

Le chlorphoxime induit une modification de la structure des entomocénoses benthiques qui est plus prononcée que dans le cas de l'Abate®. Les Orthoclaidiinae (Chironomidae) sont favorisés mais les autres groupes taxonomiques subissent de

fortes variations d'abondance. Une rapide recolonisation intervient cependant après l'arrêt des traitements (Dejoux *et al.*, 1981, 1982). Rappelons que l'utilisation de ce produit est limitée à certaines zones où est apparue une résistance du vecteur à l'Abate®. Par ailleurs les traitements sont réalisés lors des hautes eaux, ce qui atténue l'agressivité du produit vis-à-vis de la faune non-cible.

Si, à très court terme, *B.t.* H-14 présente une quasi-totale innocuité sur la faune non-cible, son utilisation répétée entraîne quand même à moyen terme une prédominance des Ecnomidae et Hydropsychidae (trichoptères) dans le milieu et un impact assez sensible sur *Orthotrichia* sp. (trichoptères: Hydroptilidae) et les Orthoclaadiinae (diptères: Chironomidae) (Dejoux *et al.*, 1985).

Dans les zones du Programme où se manifeste une résistance, deux à trois larvicides sont employés alternativement suivant une stratégie bien définie afin de juguler le problème. Bien que les effets individuels de ces produits (Abate®, chlorphoxime et *B.t.* H-14) soient assez bien connus, leur utilisation alternée pose le problème de savoir si les groupes partiellement affectés par l'utilisation d'un insecticide pourront retrouver leur importance dans le milieu ou si, au contraire, l'alternance produira des effets cumulés catastrophiques sur l'environnement. Les premiers résultats indiquent que l'alternance telle que pratiquée par l'O.C.P. sur la basse Marahoué, n'affecte pas beaucoup plus les populations des insectes aquatiques que chaque larvicide pris séparément. On ne peut cependant pas affirmer que cela sera valable pour d'autres insecticides dans le cas d'autres types d'alternance.

#### *Potentiel de recolonisation*

Les traitements des biefs de cours d'eau favorables au développement des stades larvaires du vecteur n'affectent, au plus fort de la saison des pluies, que 14 000 km de rivière sur les 23 000 km comportant des gîtes potentiels. Par ailleurs, des suspensions de traitement sont opérées, ramenant souvent, en saison sèche, la longueur des cours d'eau soumis au traitement à moins de 1500 km sur une moyenne de 5 000 km de rivières présentant un écoulement.

Cette stratégie de traitement permet d'avoir, au niveau d'un bassin versant, d'importantes zones non traitées, ne serait-ce que pendant une partie de l'année, ou peu affectées par des épandages réalisés à des dizaines de kilomètres en amont, ce qui est très favorable à la reconstitution des peuplements d'invertébrés benthiques des biefs soumis à l'impact maximal des pesticides.

Une étude menée en Côte d'Ivoire sur le N'Zi (Gibon *et al.*, 1983) montre que les affluents et

hauts cours non traités présentent une faune entomologique riche, diversifiée et constituée en majorité d'espèces peuplant les sites traités. Ces affluents pourraient donc jouer le rôle de réservoir ou de zone refuge, même dans le cas d'impacts très grave des traitements, à condition toutefois que ces effets ne se produisent pas en fin de saison sèche, période d'assèchement de la plupart des affluents.

D'autre part, les résultats enregistrés jusqu'à présent par la surveillance de routine ne font état d'aucune disparition de groupes taxonomiques. Les réductions de densité de certains groupes (trichoptères: Macronematinae, des genres *Macronema* et *Protomacronema*; éphéméroptères: Baetidae et Tricorythidae) s'effectuent parallèlement à une prolifération des chironomides. Il s'agit beaucoup plus d'une modification de la structure des peuplements, qui est par ailleurs réversible comme cela a été observé sur la Volta rouge en 1982 après que les traitements commencés en 1976 aient été interrompus en 1981 (Guenda, 1983).

Ainsi, les rivières de la zone du Programme semblent avoir une très forte résilience et une grande capacité de recolonisation.

#### ÉTUDE SUIVIE DES PEUPELEMENTS ICHTYOLOGIQUES

##### *Impact à très court terme*

Différents tests réalisés en laboratoire indiquent que l'Abate®, le chlorphoxime et *B.t.* H-14 ne provoquent pas, à très court terme et aux doses opérationnelles, de mortalité directe de poissons. Des doses de 0,5 mg/l d'Abate® pour un temps d'exposition de 10 min (soit cinq fois la dose opérationnelle) n'entraînent pas non plus de mortalité des espèces testées. Par ailleurs les essais en rivières et les traitements opérationnels réalisés à l'aide des larvicides n'ont pas provoqué d'effets particuliers à court terme sur les poissons.

##### *Impact à moyen et à long terme*

Les résultats enregistrés par la surveillance de routine des rivières traitées dans le cadre du Programme ne font pas apparaître un impact des insecticides utilisés jusqu'ici sur les peuplements ichtyologiques. Après 10 ans d'observations les captures par unité d'effort et le nombre d'espèces capturées sont du même ordre de grandeur qu'au début des traitements (fig. 4). En réalité l'évolution des captures est fortement influencée par l'hydrologie. Dans les rivières de savane comprises dans la zone du Programme, il existe un cycle saisonnier bien marqué avec une longue période d'étiage (janvier à juin) et une période de crue (août à novembre). Avec les engins de pêche utilisés, les captures sont en général plus importantes en

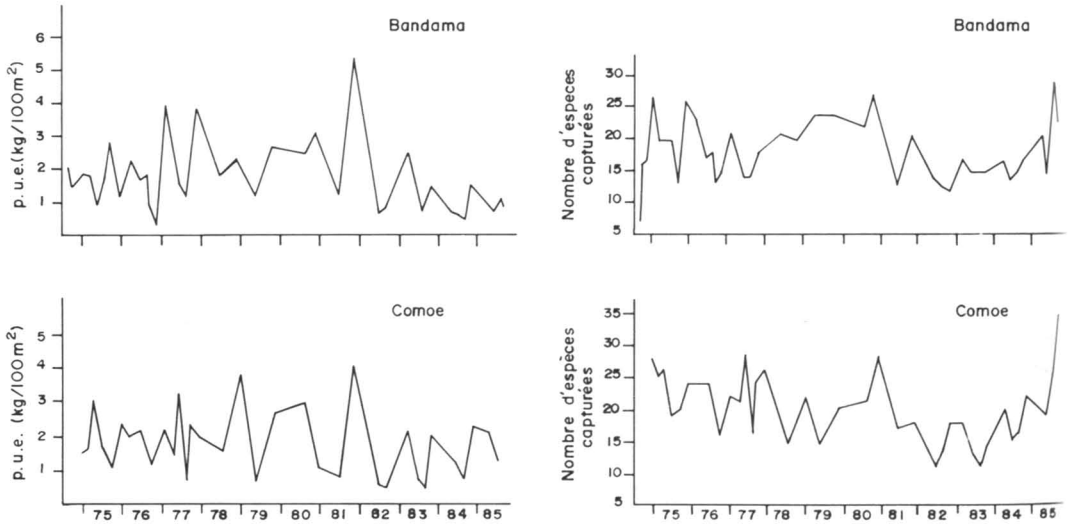


Figure 4. Évolution de 1975 à 1985 des prises par unité d'effort (p.u.e) et du nombre d'espèces capturées dans les pêches expérimentales au filet maillant pour deux stations de surveillance: Bandama blanc et Comoé (Côte d'Ivoire).

fin de crue et en début d'étiage. D'autre part, il existe de fortes variations interannuelles de la pluviométrie et de l'hydrologie, les années de faible hydraulicité étant généralement suivies par une diminution des captures, voire du nombre d'espèces.

C'est un phénomène bien connu en zone tropicale, où le succès de la reproduction et du recrutement des juvéniles dépend de la durée et de l'importance de la période d'inondation (Welcome, 1979). Les modifications observées dans la composition des captures sont, du reste, également observées dans des rivières témoins non traitées (Abban & Samman, 1982). C'est le cas en particulier pour l'espèce *Schille mystus* Linné, abondante en 1975, et qui avait pratiquement disparu entre 1979 et 1981 pour réapparaître en abondance ces dernières années, alors que les rivières étaient traitées avec la même intensité.

Le coefficient de condition des poissons ne s'est pas non plus sensiblement modifié au cours des dix ans d'observation, oscillant autour d'une valeur moyenne à long terme. Pour les principales espèces, on a pu montrer que les contenus stomacaux étaient sensiblement les mêmes en zone traitée ou non (Vidy, 1976) et les informations dont nous disposons ne font pas état d'une modification de la composition des proies. Il semble donc que les poissons continuent à trouver dans les milieux traités une nourriture suffisante et diversifiée.

L'activité acétylcholinestérasique du cerveau des poissons en rivière n'est pas modifiée par les épandages d'Abate®. Par contre, en laboratoire les poissons présentent une diminution d'activité

acétylcholinestérasique cérébrale de près de 25 % (Gras *et al.*, 1982) avec l'Abate®. De même, des poissons placés dans des cages immergés au niveau des gîtes traités au chlorphoxime voient leur activité se réduire de 31 % environ (Antwi, 1983, 1984).

Enfin, si le téméphos ne semble pas avoir un impact direct sur les poissons dans la nature, il peut s'accumuler dans les tissus (Quélenec *et al.*, 1977). La quantité d'insecticide accumulée est plus forte en saison sèche qu'en saison de pluies et varie suivant les espèces, mais elle décroît assez rapidement entre deux épandages. De plus les valeurs enregistrées sont inférieures à celles généralement admises par les normes de l'O.M.S.

## Conclusion

La stratégie de lutte adoptée par le Programme de lutte contre l'onchocercose (O.C.P.) laisse une place importante aux suspensions de traitements et aux épandages sélectifs. De plus, de nombreux affluents et hauts cours de rivières ne sont pas ou sont peu affectés par la lutte larvicide, ce qui permet l'existence de réservoirs ou zones refuges présentant une faune entomologique diversifiée et constituée en majorité d'espèces peuplant les gîtes traités. D'une manière générale seulement environ 60 % du réseau potentiel est traité.

Les résultats enregistrés jusqu'à nos jours ne font état d'aucune disparition de groupes taxonomiques. Les réductions de densités de certains groupes d'invertébrés saxicoles s'effectuent parallèlement à une «prolifération» de certains autres

(Chironomidae essentiellement). On a surtout affaire à des modifications de la structure des peuplements, qui sont d'ailleurs réversibles comme nous l'avons constaté sur des cours d'eau comme la Volta rouge après interruption des traitements. La catastrophe écologique tant redoutée au début du Programme ne s'est pas produite et les résultats enregistrés jusque là n'indiquent pas non plus une évolution dans ce sens. Ainsi les rivières de la zone du Programme semblent avoir une très forte résilience et une grande capacité de recolonisation.

Le Programme met un accent particulier sur la sélection des larvicides et a mis également en place des structures de surveillance qui lui permettent de suivre régulièrement la situation écologique des principaux cours d'eau traités. Soulignons d'ailleurs que l'O.C.P. est le seul Programme au monde, de cette envergure, à accorder une telle place de choix à l'étude de l'impact écologique de ses activités.

### Références

- ABBAN, E. K. & J. SAMMAN, 1982. Further observations on the effect of Abate on fish catches. — *Envir. Pollut.*, A, 27: 245-254.
- ANTWI, L. A. K., 1983. The effect of Abate and chlorphoxim on the brain acetylcholinesterase activity of fish from treated rivers in the Volta Basin area. — *Rep. Inst. aquat. Biol.*, Ghana, 25 p.
- ANTWI, L. A. K., 1984. The effect of Abate on the brain acetylcholinesterase activity from two treated rivers in the Upper Volta: rivers White Volta and Black Volta. — *Rep. Onchocerciasis Control Programme, Vect. Cont. Unit, Hydrobiology*, no. 84.13.
- DE HEER, H., C. J. SCHUT, N. W. H. HOUX, A. DEKKER & S. J. H. CRUM, 1987. Carbosulfan, chlorphoxim, permethrin and temephos in sediment and water from treated rivers in Ivory Coast, Guinea and Ghana. — *Rep. Inst. Pest. Res.*, Wageningen. The Netherlands. 38 p.
- DEJOUX, C. & J. J. TROUBAT, 1973. Étude en laboratoire de la toxicité sur la faune non cible de nouveaux insecticides employés en lutte anti-simulies. 1ère partie: action sur les insectes, les batraciens et sur *Bulinus forskalii* (mollusque). — *Rapp. ORSTOM*, N'Djamena, 30 p.
- DEJOUX, C., 1975. Nouvelle technique pour tester *in situ* l'impact de pesticides sur la faune aquatique non cible. — *Cah. ORSTOM, sér. Ent. Parasitol.*, 13 (2): 75-80.
- DEJOUX, C. & J. J. TROUBAT, 1976. Toxicité comparée de deux insecticides organophosphorés sur la faune aquatique non cible en milieu tropical. — *Rapp. ORSTOM*, Bouaké, n° 1, 60 p.
- DEJOUX, C. & J. M. ELOUARD, 1977. Action de l'Abate sur les invertébrés aquatiques. Cinétique de décrochement à court et à moyen terme. — *Rapp. ORSTOM*, Bouaké, n° 4, 33 p.
- DEJOUX, C., 1977. Action de l'Abate sur les invertébrés aquatiques. III: Effets des premiers traitements de la Bagoué. — *Rapp. ORSTOM*, Bouaké, n° 14, 31 p.
- DEJOUX, C., 1978. Action de l'Abate sur les invertébrés aquatiques. V: Effets des premiers traitements de la Maraoué. — *Rapp. ORSTOM*, Bouaké, n° 19, 9 p.
- DEJOUX, C., 1979. Recherches préliminaires concernant l'action de *Bacillus thuringiensis israelensis* de Barjac sur la faune invertébrés d'un cours d'eau tropical. — *WHO, Vect. Biol. Cont.*, no 79.721, 11 p.
- DEJOUX, C., J. M. ELOUARD, C. LÉVÊQUE & J. J. TROUBAT, 1979a. La lutte contre *Simulium damnosum* en Afrique de l'Ouest et la protection du milieu aquatique. — Pages 873-883 in C.r. du Congrès de Marseille sur la lutte contre les insectes en milieu tropical, II.
- DEJOUX, C., G. MENSAH & J. J. TROUBAT, 1979b. Toxicité pour la faune aquatique non cible de nouveaux insecticides anti-simulidiens. — *Rapp. ORSTOM*, Bouaké, n° 27, 56 p.
- DEJOUX, C., J. M. ELOUARD, J. M. JESTIN, F. M. GIBON & J. J. TROUBAT, 1980. Action du téméphos (Abate) sur les invertébrés aquatiques. VIII — Mise en évidence d'un impact à long terme après six années de surveillance. — *Rapp. ORSTOM*, Bouaké, n° 36, 60 p.
- DEJOUX, C. & P. GUILLET, 1980. Evaluation of new blackfly larvicides for use in onchocerciasis control in West Africa. — *WHO, Vect. Biol. Cont.*, no. 80.783, 19 p.
- DEJOUX, C., 1980. Effets marginaux de la lutte chimique contre *Simulium damnosum*, Techniques d'étude. — *Rapp. ORSTOM*, Bouaké, n° 35, 64 p.
- DEJOUX, C., F. M. GIBON & J. J. TROUBAT, 1981. Impact de six semaines de traitement au chlorphoxim sur les invertébrés du bassin du Bandama. — *Rapp. ORSTOM*, Bouaké, n° 41, 27 p.
- DEJOUX, C., F. M. GIBON, F. LARDEUX & A. OUARTARA, 1982. Estimation de l'impact du traitement au chlorphoxim de quelques rivières de Côte d'Ivoire durant la saison des pluies 1981. — *Rapp. ORSTOM*, Bouaké, n° 47, 62 p.
- DEJOUX, C., 1983. Toxicité pour la faune aquatique non cible de quelques insecticides antisimulidiens. III: La deltaméthrine. — *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16: 263-275.
- DEJOUX, C., J. M. JESTIN & J. J. TROUBAT, 1983. Validité de l'utilisation d'un substrat artificiel dans le cadre d'une surveillance écologique des rivières tropicales traitées aux insecticides. — *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16: 181-193.
- DEJOUX, C., F. M. GIBON & L. YAMÉOGO, 1985. Toxicité pour la faune non cible de quelques insecticides nouveaux utilisés en milieu aquatique tropical. IV: *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* H-14. — *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18: 31-49.
- ELOUARD, J. M., 1983. Impact d'un insecticide organophosphoré (le téméphos) sur les entomocénoses associées aux stades préimaginaux du complexe *Simulium damnosum* Theobald (Diptera-Simuliidae). — Thèse Doctorat, Université Paris-Sud, 347 p.
- ELOUARD, J. M. & P. HIDEUX, 1984. Test à moyen terme de la toxicité de la perméthrine épanchée sur le *Sassandra* dans le cadre du Programme de lutte contre l'onchocercose. — *Rapp. ORSTOM*, Bamako, n° 3, 13 p.



- ELOUARD, J. M. & C. LÉVÊQUE, 1977. Rythme nyctéméral de dérive des insectes et des poissons dans les rivières de Côte d'Ivoire. — Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 11 (2): 179-183.
- ELOUARD, J. M., & J. J. TROUBAT, 1979. Action de l'Abate® (téméphos) sur les invertébrés aquatiques. VII: Effets des premiers traitements de la basse Marahoué. — Rapp. ORSTOM, Bouaké, n° 32, 33 p.
- GIBON, F. M. & J. J. TROUBAT, 1980. Effets d'un traitement au chlorphoxim sur la dérive des invertébrés benthiques. — Rapp. ORSTOM, Bouaké, n° 37, 12 p.
- GIBON, F. M., J. M. ELOUARD & J. J. TROUBAT, 1980. Action du *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* sur les invertébrés aquatiques. I: Effets d'un traitement expérimental sur la Maraoué. — Rapp. ORSTOM, Bouaké, n° 38, 15 p.
- GIBON, F. M. & J. J. TROUBAT, 1982. Effets du téméphos sulfone sur les invertébrés aquatiques. I: toxicité comparée du téméphos et du téméphos sulfone. — Rapp. ORSTOM, Bouaké, n° 49, 8 p.
- GIBON, F. M., J. J. TROUBAT & M. BIHOUM, 1983. Recherches sur la faune invertébrée benthique des cours d'eau non traités aux larvicides antisimulidiens. — Rapp. ORSTOM, Bouaké, n° 50, 30 p.
- GRAS, G., C. PELLISSIER & D. LEUNG TACK, 1982. Étude expérimentale de l'action du téméphos sur l'activité acétylcholinestérasique du cerveau de *Tilapia guineensis*. — WHO, Vect. Biol. Cont., no. 82.868, 13 p.
- GUENDA, W., 1983. Surveillance écologique de la Volta rouge. — Rapp. a. Inst. Sup. Polytechn., Programme de lutte contre l'onchocercose, Ouagadougou, 1982, 8 p.
- GUILLET, P., M. ESCAFFRE, M. QUEDRAOGO & D. QUILLEVERE, 1980. Note préliminaire sur une résistance au téméphos dans le complexe *Simulium damnosum* (*S. sanctipauli* et *S. soubrense*) en Côte d'Ivoire (Zone du Programme de lutte contre l'Onchocercose dans la région du bassin de la Volta). — WHO, Vect. Biol. Cont., no. 80.784, 19 p.
- LAUZANNE, L. & C. DEJOUX, 1973. Étude de terrain de la toxicité sur la faune aquatique non cible de nouveaux insecticides employés en lutte antisimulies. — Rapp. ORSTOM, N'Djamena, 38 p.
- LÉVÊQUE, C., M. ODEI & M. PUGH THOMAS, 1979. The Onchocerciasis Control Programme and the monitoring of its effects on the riverine biology of the Volta River Basin. — Pages 133-143 in F. H. Perring & K. Mellanby (ed.). Ecological effects of pesticides, Linnean Society Symposium series, 5, Academic Press, London, 193 p.
- OBENG, L., 1974. Comparative toxicity to non target organisms of five *Simulium* larvicides. — Rep. Inst. aquat. Biol., Achimota (Ghana.), no. IAB/WHO/74-10, 12 p.
- PAUGY, D. & B. COULIBALY, 1982. Effet d'un traitement au propoxur (0,05 ppm/10 mn) sur la dérive des invertébrés benthiques de la Wawa. — Rep. Onchocerciasis Control Programme, Ouagadougou, 5 p.
- PAUGY, D., 1983. Initiation aux techniques et méthodes applicables pour la surveillance ichtyologique des cours d'eau tropicaux. Théorie et exemples pratiques. — Rep. Onchocerciasis Control Programme, Ouagadougou, 62 p.
- PAUGY, D., L. YAMÉOGO, M. BIHOUM & B. COULIBALY, 1984. Short-term impact of permethrin on the non-target aquatic fauna. — Rep. Onchocerciasis Control Programme, Vect. Cont. Unit, no. 84.14, 14 p.
- QUÉLÉNNEC, G., J. W. MILES, C. DEJOUX & B. de MERONA, 1977. Chemical monitoring for temephos in mud, oysters and fish from rivers within the Onchocerciasis Control Programme in the Volta basin area. — Rep. WHO, Vect. Biol. Cont., no. 683, 6 p.
- SINEGRE, G., B. GAVEN & J. L. JULLIEN, 1979. Sécurité d'emploi du sérotype H-14 de *Bacillus thuringiensis* pour la faune non-cible des gîtes à moustiques du littoral méditerranéen français. — Rev. Hydrobiol. trop., 14: 149-152.
- STATZNER, B., 1979. The effect of a large field application of chlorphoxim on the benthic invertebrates in the N'Zi river (Ivory Coast). — WHO, Doc. à diffusion restreinte, 72 p.
- SURBER, E. W., 1937. Rainbow trout and bottom fauna production in one mile of stream. — Trans. Am. Fish. Soc., 66: 193-202.
- TROUBAT, J. J., 1981. Dispositif à gouttières multiples destiné à tester *in situ* la toxicité des insecticides vis-à-vis des invertébrés benthiques. — Rev. Hydrobiol. trop., 14: 149-152.
- TROUBAT, J. J. & F. LARDEUX, 1982. Toxicité pour la faune aquatique de quelques larvicides antisimulidiens. I. Le G. H. 74 R. — Rev. Hydrobiol. trop., 15: 15-21.
- VIDY, G. 1976. Étude du régime alimentaire de quelques poissons insectivores dans les rivières de Côte d'Ivoire. Recherche de l'influence des traitements effectués dans le cadre de la lutte contre l'onchocercose. — Rapp. ORSTOM, Bouaké, n° 2, 36 p.
- WELCOME, R. L., 1979. Fisheries ecology of floodplain rivers. — Longman, London, 317 p.
- YAMÉOGO, L. 1980. Modification des entomocénoses d'un cours d'eau tropical soumis à un traitement antisimulidien avec *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis*. — Mémoire d'ingénieur, Université Ouagadougou, 127 p.
- YAMÉOGO, L., 1982. Surveillance du milieu aquatique en connexion avec des tests de nouveaux larvicides antisimulidiens. — Rapp. OMS, Ouagadougou, 27 p.
- YAMÉOGO, L., 1984. Impact à court terme sur la faune non-cible des traitements larvicides contre *Simulium damnosum*. Techniques d'études. — Doc. WHO, Onchocerciasis Control Programme, Ouagadougou, 23 p.
- YAMÉOGO, L., M. BIHOUM & B. COULIBALY, 1984. Short-term effects of Azamethifos on non-target aquatic invertebrates. — Rep. Onchocerciasis Control Programme, Vect. Cont. Unit, Hydrobiol., no. 84.15, 6 p.
- ZERABO, D. G., J. HENDERICKX, P. POUADIOGO & C. DEJOUX, 1980. Résultats d'une campagne expérimentale antisimulidienne avec l'Abate Cyanamid 200 CE, lot. 73. — Rep. WHO, Onchocerciasis Control Programme, Bobo Dioulasso, 17 p.

## L'EFFICACITÉ DU DICHLOROCIDE SUR ACANTHOSCELIDES OBTECTUS SAY (COLEOPTERA: BRUCHIDAE), RAVAGEUR DU HARICOT (*PHASEOLUS VULGARIS*) EN STOCKAGE

J. MESSI et B. BAPFUBUSA

Université de Yaoundé,  
Faculté des Sciences,  
Laboratoire de zoologie  
B.P. 812, Yaoundé, Cameroun

### Résumé

*Acanthoscelides obtectus* Say est un véritable fléau pour le haricot (*Phaseolus vulgaris* L.) en stockage: cette bruche contamine les graines dans les champs avant la récolte, puis continue à causer des ravages dans les entrepôts. L'effet insecticide du dichlorocide ainsi que la possibilité d'utiliser ce produit pour lutter efficacement contre le ravageur sont mis en évidence dans ce travail. Les insectes présents dans 2 kg de graines sont tous tués en deux jours par une dose de 70 mg/l; les individus les plus sensibles (imago et larves néonées) sont détruits par une dose 10 fois plus petite dans le même délai. Une dose de 200 mg/l dans un sac aménagé contenant environ 100 kg de graines, produit au bout de trois jours des résultats comparables à ceux observés sur de petites quantités de graines (2 kg): les insectes sont tués à tous les stades de développement. Des observations ultérieures montrent que les graines traitées ne contiennent plus de dichlorocide si elles sont aérées pendant quatre jours. Ainsi, par son efficacité et sa rémanence très courte, le dichlorocide constituerait un moyen de protection des graines de haricot entreposées plus avantageux que le D.D.T., d'utilisation courante.

### Abstract

*Acanthoscelides obtectus* Say is an important pest of stored beans (*Phaseolus vulgaris* L.). This insect attacks mature seeds on the farm before harvest, and continues to cause havoc during storage. Both the insecticidal effect of dichlorocide and the possibility of using this chemical against the weevil are discussed. Insects found in 2 kg of grains are all killed in two days by a dose of 70 mg/l; the most sensitive individuals (imago and neonate larvae) are destroyed in the same period with a dose 10 times smaller. A dose of 200 mg/l introduced in a bag containing 100 kg of grains, produces in three days, similar effects to those observed in the above case: the insects are killed at all stages of development. Further observations show that dichlorocide does not remain on treated seeds if they are aerated during four days. Thus, because of its efficiency and its very short persistence, dichlorocide may be a better way of protecting stored beans than D.D.T., which is commonly used for this purpose.

### Introduction

L'importance du haricot dans l'alimentation explique l'intérêt que les chercheurs accordent à *Acanthoscelides obtectus* Say, ennemi majeur de cette denrée en stockage. La destruction des graines entreposées est impressionnante: au bout de six mois, un seul couple d'*A. obtectus* donne théoriquement naissance à un nombre d'individus ( $128 \times 10^6$ ) capables de détruire 5,5 tonnes de haricot, soit 55 sacs de 100 kg chacun (Labeyrie, 1962; Bapfubusa, 1984).

Plusieurs méthodes empiriques de lutte contre le ravageur sont utilisées par les agriculteurs pour protéger les graines stockées (sable, cendres et autres). D'autres méthodes de lutte ont été ex-

périmentées: signalons les procédés cultureux (Labeyrie, 1962), l'utilisation de produits chimiques tels le sulfure de carbone (Lepigre, 1949) et l'azodrin (Messi & Bapfubusa, 1986), l'irradiation (Huignard, 1971; Doumandji, 1972; Biemont, 1973) et les températures élevées (Huignard & Biemont, 1974). Toutefois, les auteurs s'accordent à reconnaître qu'aucune de ces méthodes n'est entièrement satisfaisante (Huignard, 1978). L'utilisation du D.D.T. reste la pratique la plus répandue dans le monde, bien qu'elle soit très limitée ou interdite dans certains pays développés (Labeyrie, 1981). En effet, ce produit, par sa toxicité et sa rémanence dans l'organisme humain (Ludvik, 1982a, 1982b; Risebrough, 1982), constitue un danger pour les consommateurs. D'autre part,

l'emploi du D.D.T., non seulement ne donne des résultats entièrement satisfaisants, mais laisse aux graines un goût désagréable.

Ainsi, nous avons recherché d'autres possibilités de lutte plus efficaces et moins nocives pour l'organisme humain; les effets du dichlorocide ont retenu notre attention. Ce produit est normalement utilisé comme désodorisant dans les habitations; c'est par curiosité que nous avons cherché à mettre en évidence ses propriétés insecticides éventuelles. Dans cet article, nous présentons les résultats de nos observations et estimons la possibilité d'utiliser le dichlorocide pour protéger le haricot en stockage.

### Matériel et méthodes

Les expériences ont été effectuées dans les conditions ambiantes de la salle ( $t^{\circ} = 26 \pm 2^{\circ}\text{C}$ ; h.r. = 80 %). Elles ont été réalisées avec des insectes émergés des graines de *Phaseolus vulgaris* L. (variété à grandes graines rouges) achetées dans un marché local de Yaoundé (marché de Mokolo). Le dichlorocide ( $\text{C}_6\text{H}_4\text{Cl}_2$ ) testé dans cette étude est un produit commercial (marque: DRUMMER®) se présentant sous forme de blocs circulaires d'environ 70 gr.

#### MISE EN ÉVIDENCE DE L'EFFET INSECTICIDE DU DICHLOROCIDE

Les boîtes en plastique (2 dm<sup>3</sup>) utilisées sont transparentes et permettent des observations directes. Un bloc de dichlorocide a été réduit en poudre. Une quantité déterminée de la substance a été introduite dans une boîte contenant des graines contaminées par *A. obtectus* à un stade de développement exophyte ou endophyte. Nous avons observé les effets du dichlorocide sur les bruches traitées et sur leur progéniture éventuelle. La durée d'exposition des insectes a varié (quelques minutes à plusieurs jours) en fonction de la concentration du produit. Nous avons pu constater au préalable que la quantité de dichlorocide utile ou dose effective (concentration dans les graines) est d'environ le tiers du produit introduit dans la boîte, le reste (2/3) étant absorbé par les parois en plastique de cette dernière.

#### POSSIBILITÉ D'UTILISER LE DICHLOROCIDE POUR LUTTER CONTRE *A. OBTECTUS*

Un sac en plastique imperméable au dichlorocide (100 cm de diamètre et 100 cm de haut) a été aménagé pour contenir 100 kg de graines. Le taux de destruction de ces graines a été évalué au préalable en comptant le nombre de trous d'émergence des bruches pour 100 graines. Six flacons de 3,5 cm<sup>3</sup> contenant chacun des graines contaminées par des nymphes d'*A. obtectus* ont été disposés dans le sac à trois niveaux différents,

puis une dose létale de dichlorocide a été introduite dans le sac qui a ensuite été hermétiquement fermé. La concentration du produit et la durée de traitement ont été déterminées en fonction des résultats de l'expérience précédente. À la fin du traitement, le sac a été ouvert: les observations ont porté sur l'état des adultes libres et sur celui des nymphes introduites dans les six flacons. La recherche d'éventuelles générations nouvelles des bruches a été entreprise.

### Résultats

#### L'EFFET INSECTICIDE DU DICHLOROCIDE

##### *Sensibilité des individus des différents stades exophytes*

Les œufs d'*A. obtectus* sont détruits à 100 % par le dichlorocide à une concentration de 35 mg/l au bout de deux jours (tableau I). Les œufs embryonnés sont sensibles à une dose de 3 mg/l en deux jours; ceux qui ne sont pas embryonnés peuvent résister à 17 mg/l pendant trois jours. Les œufs tués par le produit apparaissent déshydratés et s'aplatissent.

Les larves du 1<sup>er</sup> stade sont tuées par une dose de 14 mg/l au bout de 24 heures (tableau I). Une dose de 7 mg/l suffit pour empêcher la pénétration des larves dans les graines. Les premiers effets du produit se manifestent par l'induction du comportement de forage du trou de pénétration.

Les imagos sont tués au bout de 24 heures par une concentration de 4 mg/l dans des boîtes vides. Dans des boîtes remplies de graines, le même effet est obtenu au bout de deux jours avec une concentration de 7 mg/l (tableau I). Dans les boîtes vides, les insectes s'agitent au bout de deux à cinq minutes: ils abandonnent les graines, tombent sur le dos et meurent au bout d'un temps variable selon la concentration du produit. Si les boîtes sont aérées, les insectes couchés sur le dos se relèvent et peuvent reprendre une vie normale après une longue période de léthargie (quatre ou cinq jours); l'état de ceux qui agonisent n'est pas amélioré (tableau II). Dans les boîtes remplies de graines, la phase d'agitation est peu manifeste: les insectes meurent après une longue période de léthargie dont la durée varie avec la dose du produit. Avant les manifestations des effets d'intoxication, les femelles d'*A. obtectus* déposent des œufs qui peuvent être à l'origine de générations normales dans les boîtes où la concentration du fumigant est inférieure à 7 mg/l.

##### *Sensibilité des individus des stades endophytes*

Les larves du 2<sup>e</sup> stade sont tuées par des doses de 30 mg/l et 15 mg/l en un et deux jours respectivement. À des concentrations faibles (3 mg/l), 3

TABLEAU I

Effets du dichlorocide sur les stades exophytes d'*A. obtectus* ( $t^{\circ} = 26 \pm 2^{\circ}\text{C}$ ; h.r. = 80 %)

Stade de développement	Dose effective (mg/l)	% mortalité corrigé* après exposition de:		
		1 d	2 d	3 d
Oeuf	3	—	46	50
	8	—	77	81
	17	—	82	85
	35	—	100	100
Larve de 1 <sup>er</sup> stade	2	0	10	—
	7	0	100	—
	14	100	100	—
Imago Boîtes vides	0,3	45	45	50
	0,6	35	75	75
	1,0	10	90	100
	2,0	60	100	100
	4,0	80	100	100
	Boîtes remplies de graines	1,7	0	25
3,5		10	10	50
7,0		25	90	90
14,0		40	100	100

\* Selon la formule d'Abbott (1925).

TABLEAU II

Effets sur les imagos d'*A. obtectus* d'expositions diverses à deux doses de dichlorocide ( $t^{\circ} = 26 \pm 2^{\circ}\text{C}$ ; h.r. = 80 %)

Dose effective (mg/l)	Temps d'exposition (h)	Après exposition		Après aération	
		% affecté	% mort	jours de récupération	% récupéré
335	1	100	0	3	100
	2	100	0	4	100
	3	100	0	6	25
	5	100	0	6	0
	16	75	25	6	0
	24	5	95	6	0
2000	0,10 min	100	0	1	100
	0,30 min	100	0	2	0
	2	100	0	2	0
	16	80	20	1	0

et 25 % de larves résistent pendant trois ou cinq jours; le développement de ces dernières dure 33 jours et aboutit à la formation d'imagos nains mais capables de se reproduire normalement (tableau III). Selon nos expériences, la sensibilité des larves des stades ultérieurs est comparable à celle des larves du 2<sup>e</sup> stade.

Les nymphes sont tuées dans leur totalité par une dose de 70 mg/l en deux jours. Le taux de mortalité des nymphes apparaît très élevé à des doses faibles (15 mg/l); les imagos provenant des

nymphes ayant survécu à ces doses peuvent se reproduire normalement (tableau III). Les nymphes tuées présentent une pigmentation caractéristique très noire au niveau de la tête, du prothorax et des élytres. Cette pigmentation est observée également sur les jeunes imagos tués au stade endophyte.

POSSIBILITÉ D'UTILISER LE DICHLOROCIDE POUR LUTTER CONTRE *A. OBTECTUS*

Les observations mentionnées ci-dessus montrent que la dose létale pour les individus des

TABLEAU III

Effets du dichlorocide sur les larves de 2<sup>e</sup> stade et les nymphes de *A. obtectus* (t° = 26 ± 2°C; h.r. = 80 %)

Stade	Dose effective (mg/l)	% mortalité corrigé* après exposition de			
		1 d	2 d	3 d	5 d
Larve de 2 <sup>e</sup> stade	3	32 (0)**	65 (+ 2)	97 (+ 6)	75 (+ 7)
	8	59 (+ 5)	91 (+ 6)	100	100
	15	86 (+ 8)	100	100	100
	30	100	100	100	100
	70	100	100	100	100
Nymphe	3	—	8 (0)	14 (0)	17 (0)
	8	—	22 (0)	17 (0)	39 (0)
	15	—	67 (0)	100	89 (+ 12)
	30	—	95 (+ 7)	100	100
	70	—	100	100	100

\* Selon la formule d'Abbott (1925).

\*\* ( ) = jour de retard de développement par rapport au témoin.

différents stades de développement de *A. obtectus* est de 70 mg/l en deux jours. Au cours de l'expérience réalisée avec un sac de haricots d'environ 100 kg, les graines sont traitées pendant trois jours avec une dose arbitraire de 200 mg/l.

À la fin du traitement, les adultes libres dans le sac sont tous tués. Soixante pour cent des nymphes contenues dans les six flacons sont tuées et les autres (40 %) meurent un ou deux jours plus tard; la diffusion du dichlorocide dans le sac est donc pratiquement homogène. Des observations ultérieures montrent qu'aucune bruche n'émerge des graines après le traitement; le nombre de trous d'émergence enregistré avant l'expérience (6 trous pour 100 graines) n'est pas modifié au bout de deux mois. Au terme de la même période, ce nombre est multiplié par 100 dans le lot témoin (soit une moyenne de 6 trous par graine).

### Discussion

L'intérêt de notre travail repose sur la fugacité de la molécule insecticide.

Le dichlorocide est un produit qui se sublime rapidement: sa concentration augmente subitement dans le milieu et provoque la mort des insectes dans des délais très brefs. Pour deux jours de traitement, les doses létales pour les imagos (et les larves néonées), les larves des stades évolués, les œufs et les nymphes sont respectivement 7, 15, 35 et 70 mg/l (tableaux I et III). Nous pensons que la voie de pénétration du dichlorocide est comme celle des autres fumigants (Wilbur, 1982): il y aurait pénétration dans les trachées et trachéoles, puis diffusion dans tout le corps. La

pénétration par voie orale est certaine chez les individus des stades endophytes qui s'alimentent (larves), ces derniers étant 5 fois plus sensibles que les individus qui ne s'alimentent pas (nymphes et jeunes imagos). D'autre part, des adultes se nourrissant sur le hile des graines traitées peu de temps auparavant (moins de deux jours) meurent au bout de quelques heures (6 à 24 heures) ou manifestement momentanément des comportements d'intoxication (léthargie) en fonction de la quantité d'insecticide absorbée. Il pourrait y avoir également pénétration directe à travers les enveloppes de l'œuf ou par leurs orifices micropylaires.

Dans les œufs, le dichlorocide agirait par cytotoxicité. Ce phénomène expliquerait la grande sensibilité des œufs embryonnés.

Le dichlorocide a une activité neurotrope évidente dans l'organisme (agitation, incoordination des mouvements, léthargie et agonie). La mort des insectes semble être un phénomène très complexe résultant des effets cytotoxiques du produit au niveau des cellules nerveuses et dans tout le corps: des lésions histologiques (ou histochimiques) pourraient être observées sur des coupes d'insectes intoxiqués. Il y aurait peut-être aussi altération de l'acétylcholinestérase, modification de la production de l'acétylcholine ou élaboration de substances neurotoxiques, comme cela a été supposé dans le cas de certains insecticides organochlorés tels le D.D.T. et l'H.C.H. (White-Stevens, 1971). Le fait que les bruches retrouvent l'état normal après un traitement de courte durée laisse penser qu'elles sont pourvues de systèmes enzymatiques leur permettant de dégrader la molécule toxique.

Les larves néonées ou les imagos d'*A. obtectus* se développent et se reproduisent normalement sur les graines aérées pendant quatre jours après un traitement au dichlorocide. Par ailleurs, lors de la consommation de ces graines, on ne perçoit ni odeur ni goût désagréables. Ces observations suggèrent que le dichlorocide s'élimine totalement des graines traitées au bout de quatre jours d'aération.

Des observations semblables nous permettent d'affirmer que les imagos du charançon du maïs et du riz (*Sitophilus oryzae* L.) se comportent de la même manière que ceux d'*A. obtectus* vis-à-vis du dichlorocide. D'autre part, nous avons constaté qu'un autre déprédateur des graines de *Phaseolus vulgaris*, appartenant à la famille des Bostrychidae, est sensible à des doses comparables à celles qui tuent les bruches.

### Conclusion

Les observations réalisées au cours de cette étude nous amènent à conclure que le dichlorocide est un insecticide offrant beaucoup d'avantages: (1) sa grande efficacité; les insectes présents dans les graines sont tués à 100 % à tous les stades de leur développement au bout de deux jours par une dose de 70 mg/l; (2) sa toxicité négligeable, contrairement au D.D.T. qui est un poison cumulatif et dont les effets dans l'organisme sont redoutés; (3) sa fugacité; il est très volatil et s'élimine au bout de quatre jours d'aération sans laisser de traces salissantes ou odorantes sur les graines dont il n'altère pas le goût; enfin il n'entraîne pas la nécessité de lavages abondants et répétés des graines au moment de la cuisson; (4) sa synthèse facile et réalisable dans les laboratoires peu équipés du Tiers-Monde; (5) son coût peu élevé; l'utilisation du dichlorocide reviendrait à 80 F.CFA (= 0,23 \$ US) par sac de 100 kg de graines (à la concentration de 200 mg/l); (6) son utilisation susceptible d'être étendue à la protection du niébé (*Vigna unguiculata* L.) et du maïs; ces denrées sont généralement laissées à la merci des insectes et subissent des dégâts très importants causés respectivement par *Callosobruchus maculatus* F. et *Sitophilus oryzae*.

Pendant l'utilisation du dichlorocide par les agriculteurs nécessite au préalable le choix d'un contenant adapté.

### Références

- ABBOTT, W. S., 1925. A method of computing the effectiveness of an insecticide. — *J. econ. Ent.*, 18: 265-267.
- BUPFUBUSA, B., 1984. Étude de quelques aspects de la biologie d'*Acanthoscelides obtectus* Say (Coleoptera: Bruchidae) et contribution à la recherche des moyens de lutte contre la bruche. — Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Université de Yaoundé (Cameroun).
- BIEMONT, J.-C., 1973. Actions des rayonnements X sur les ovaires de la bruche du haricot, *Acanthoscelides obtectus* Say. — *C.r. hebdomadaire Séanc. Acad. Sci., Paris*, 276: 1471-1474.
- DOUMANDJI, S., 1972. Actions des radiations gamma sur la fertilité et la longévité d'*Acanthoscelides obtectus* Say (Coleoptera: Bruchidae). — Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Université de Paris VI.
- HUIGNARD, J., 1971. Étude à l'aide d'une technique d'irradiation aux rayons gamma de la migration et de l'utilisation des spermatozoïdes chez la bruche du haricot *Acanthoscelides obtectus* Say; «Application du principe de la stérilisation dans la lutte contre les insectes». — Athènes, 1970, I.A.E.A. Vienne, 138 (14): 203-216.
- HUIGNARD, J., 1979. Regulation of the bean weevil reproduction (*Acanthoscelides obtectus*) and research on techniques of protection of stored beans. — Pages 360-71 in Second international Workshop Conference on Stored-product Entomology, Ibadan, Nigeria, 1978.
- HUIGNARD, J. & J.-C. BIEMONT, 1974. Influence d'une augmentation de la température sur la capacité reproductrice des mâles chez la bruche du haricot, *Acanthoscelides obtectus*. — *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 6: 561-574.
- LABEYRIE, V., 1962. Les *Acanthoscelides*. — Pages 469-484 in A. S. Balachowsky. *Traité d'entomologie*, Tome 1.
- LABEYRIE, V., 1981. Vaincre la carence protéique par le développement des légumineuses alimentaires et la protection de leurs récoltes contre les bruches. — *Food Nutr. Bull.*, 3: 24-38.
- LEPIGRE, A. L., 1949. La désinsectisation avec vide préalable. — Alger, 318 p.
- LUDVIK, G. F., 1982a. Insecticide. — Pages 203-207 in *Encyclopedia of science and technology*, tome 7, 5th ed. McGraw-Hill, New York.
- LUDVIK, G. F., 1982b. Pesticide. — Pages 55-56 in *Encyclopedia of science and technology*, tome 10, 5th ed. McGraw-Hill, New York.
- MESSI, J. & B. BAPFUBUSA, 1986. Influence de l'azodrin sur la reproduction et le développement de la bruche du haricot *Acanthoscelides obtectus* Say (Coleoptera: Bruchidae). — *Rev. Sci. tech. Ser. sci. agron.*, 2 (1).
- RISEBROUGH, R. W., 1982. Pesticide (Persistence). — Pages 56-58 in *Encyclopedia of science and technology*, tome 10, 5th ed., McGraw-Hill, New-York.
- WHITE-STEVENS, R., 1971. Pesticides in the environment. Volume 1 Part 1 — Marcel Dekker, Inc., New York, p. 622.
- WILBUR, D. A., 1982. Fumigant. — Page 761 in *Encyclopedia of science and technology*, tome 5, 5th ed. McGraw-Hill, New York.



## ESQUISSE PHYLOGÉNÉTIQUE DU GENRE *ZAPRIONUS* COQ. (DIPTERA: DROSOPHILIDAE) ET DESCRIPTION DE TROIS NOUVELLES ESPÈCES AFROTROPICALES

M. T. CHASSAGNARD

Laboratoire de biologie et génétique évolutives,  
C.N.R.S., F-91198 Gif-sur-Yvette, France

### Résumé

Trois nouvelles espèces de *Zaprionus* Coq., sous-genre *Zaprionus* sont décrites: *Zaprionus enoplomerus*, *Z. serratus* et *Z. campestris*. Les espèces *Z. armatus* Collart, *Z. spinosus* Collart et *Z. montanus* Collart sont redécrites et illustrées. La répartition géographique de ces six espèces afrotropicales est discutée et un essai phylogénétique du genre *Zaprionus* est tenté basé sur une analyse cladistique.

### Abstract

Three new species of *zaprionus*, subgenus *Zaprionus* are described: *Zaprionus enoplomerus*, *Z. serratus* and *Z. campestris*. The species *Z. armatus* Collart, *Z. spinosus* Collart and *Z. montanus* Collart are redescribed and illustrated. The distribution of these six afrotropical species is discussed. A cladistic analysis of the genus *Zaprionus* is used to arrive at a hypothesis of phylogenetic relationships.

### Introduction

Le genre *Zaprionus*, créé en 1902 par Coquillett pour une espèce originaire d'Afrique du Sud nommée *vittiger*, comprend 22 espèces afrotropicales (Tsacas, 1980b, 1980c; Chassagnard & Tsacas, 1987). Okada & Carson (1983) ont précisé la définition générique des espèces orientales et australasiennes et ont divisé le genre *Zaprionus* en deux sous-genres selon deux radiations distinctes: le sous-genre *Aprionus* oriental et australasien, et le sous-genre *Zaprionus* afrotropical.

Cependant, une espèce, non déterminée, du sous-genre *Aprionus* représentée par un spécimen ♀, a été trouvée récemment à Madagascar (Chassagnard, non publié). En outre, *Z. indianus* Gupta du sous-genre *Zaprionus*, l'espèce la plus répandue en Afrique, mentionnée par les auteurs jusqu'à une date récente comme *Z. vittiger auct.*, non *vittiger* Coq., ou *Z. collarti* Tsacas (voir les vicissitudes nomenclaturales de cette espèce dans Tsacas, 1985), existe aussi en Inde où elle a été introduite récemment. Un phénomène identique de dispersion au-delà de la région d'origine de l'espèce a également été constaté dans la région paléarctique pour *Z. indianus* que l'on a trouvé aux îles Canaries avec *Z. tuberculatus* Malloch (Tsacas & David, 1983). Cette dernière espèce a été découverte également à Chypre (Tsacas & David, 1983) et, il y a peu de temps, en Égypte (J. David, comm. pers.).

Dans cet article sont décrites trois nouvelles espèces proches, par la structure de l'ornementation fémorale, des trois espèces décrites par Collart en 1937: *Z. armatus*, *Z. spinosus* et *Z. montanus*. Un complément de description est donné pour *Z. armatus* et *Z. spinosus* et une description plus détaillée pour *Z. montanus* qui n'a été que simplement mentionné dans une clé de Collart (1937). Une analyse cladistique permet ensuite de situer ces six espèces dans une phylogénie préliminaire du genre *Zaprionus*.

Un important matériel a été examiné et les abréviations suivantes sont utilisées: M.N.P., Muséum national d'Histoire naturelle de Paris; M.R.A.C., Muséum royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, Belgique; M.R.H.N., Muséum royal d'Histoire naturelle, Bruxelles; N.M., Natal Museum, Pietermaritzburg, Afrique du Sud.

Pour la commodité de la description les termes «collerette du distiphallus» et «doigt de gant» ont été utilisés. Les définitions sont les suivantes: collerette du distiphallus = repli à bords dentelés sur la partie ventrale du distiphallus et entourant le gonopode; doigt de gant = lobe ventral de l'épandrium (*ventral epandrial lobe*). F1 désigne les fémurs antérieurs; or1, la soie orbitale proclinée; or2, la soie orbitale réclinée antérieure; et or3, la soie orbitale réclinée postérieure.



Clé de détermination succincte des espèces et groupes d'espèces du sous-genre *Zaprionus*

1. Scutum avec 4 à 6 bandes blanches longitudinales; bande blanche médiane absente; fémurs des pattes antérieures (F1) avec souvent une ornementation; espèces afrotropicales.  
Sous-genre *Zaprionus* ..... 2
- Scutum avec 5 à 7 bandes blanches longitudinales; bande blanche médiane présente; F1 sans ornementation; espèces orientales ..... Sous-genre *Aprionus*
2. Ailes brunes avec bord costal largement noirci ..... *fumipennis* Séguy, et *vrydaghi* Collart  
Ailes plus ou moins brunes uniformément ..... 3
3. F1 dépourvus d'épines ..... 4  
F1 avec une rangée d'épines ..... 5
4. F1 avec un tubercule, portant une longue soie, accompagné à sa base d'une petite proéminence ..... *tuberculatus* Malloch et espèces affines (*sepsoides* Duda, et *mascariensis* Tsacas & David)  
F1 sans tubercule ..... *inermis* Collart et espèces affines (*ghesquieri* Collart, *neglectus* Collart, *arduus* Collart, *niabu* Collart, *momorticus* Graber, *badyi* Burla, *kolodkinae* Chassagnard & Tsacas et *sexvittatus* Collart)
5. F1 avec une rangée de longues soies (4 à 6) accompagnées à leur base d'une courte épine ..... *vittiger* Coquillett et espèces affines (*indianus* Gupta, *koroleu* Burla, *proximus* Collart et *ornatus* Séguy)  
F1 avec une rangée d'épines de nombre et de taille variables ..... 6
6. F1 avec deux fortes épines, la basale droite, l'apicale courbée antérieurement; bandes blanches de la tête et du thorax larges et non bordées de noir; palpes très développés dépassant l'épistome ..... 7  
F1 avec une rangée de 4 à 7 épines sur le bord inférieur; bandes blanches de la tête et du thorax plus ou moins largement bordées de noir; palpes ne dépassant pas l'épistome ..... 8
7. Abdomen présentant des taches brunes à la base des soies tergaes; ovipositeur avec une longue soie supérieure et 3 à 4 soies apicales plus fortes et courtes (fig. 41); spermathèque globuleuse (fig. 42) ..... *campestris* n. sp.  
Abdomen sans taches brunes à la base des soies tergaes; ovipositeur large avec 2 longues soies supérieures suivies de soies plus courtes, pas de soies fortes et courtes (fig. 35); spermathèque allongée (fig. 36) ..... *montanus* Collart
8. F1 avec une rangée simple de 4 à 7 épines sur le bord antéro-ventral ..... 9  
F1 avec une rangée de 3 à 5 épines accompagnée d'une très forte épine ou aiguillon dirigé vers l'apex ..... 10
9. F1 avec une rangée d'épines petites et irrégulières; présence d'une touffe postéro-ventrale de longues soies à la base du fémur; ♂ avec hypandrium trapu, phallus large et distiphallus droit (fig. 3); ♀ avec ovipositeur bordé de dents apicales et de soies (fig. 5) ..... *armatus* Collart  
F1 avec une rangée de 4 à 5 épines plus fortes, la basale souvent plus fine et décalée vers la face antérieure du fémur; pas de touffe de soies à la base du fémur; ♂ avec hypandrium allongé, phallus étroit et distiphallus courbé dorsalement (fig. 11); ♀ avec ovipositeur fin et allongé, bordé exclusivement de soies (fig. 13) ..... *enoplomerus* n. sp.
10. Scutum avec deux bandes claires entre les bandes blanches; soie sternopleurale intermédiaire développée; ♂ avec basitarse antérieur sans brosse; ♀ avec ovipositeur bordé exclusivement de dents (le tout formant une scie) (fig. 27); spermathèque globuleuse (fig. 28) ..... *serratus* n. sp.  
Scutum sans bande claire entre les bandes blanches; soie sternopleurale intermédiaire réduite à un chétule; ♂ avec basitarse avec une brosse; ♀ avec ovipositeur avec 6 à 7 dents apicales et des soies (fig. 21); spermathèque allongée (fig. 22) ..... *spinus* Collart

### Description des espèces

Dans le sous-genre *Zaprionus*, cinq espèces déjà connues (*Z. vrydaghi*, *Z. fumipennis*, *Z. armatus*, *Z. montanus* et *Z. spinosus*) sont caractérisées par la présence d'une série d'épines (2 à 7) plus ou moins développées sur les fémurs des pattes antérieures (F1) chez les deux sexes.

*Z. vrydaghi* et *Z. fumipennis* constituent un couple d'espèces jumelles reconnaissables à leurs ailes fortement rembrunies sur leur bord antérieur; ces espèces se distinguent l'une de l'autre par le degré de développement des épines des F1 et la longueur des soies qui les accompagnent. Le cas de ce couple d'espèces sera plus amplement discuté dans une publication ultérieure.

Les trois autres espèces (*Z. armatus*, *Z. montanus* et *Z. spinosus*) ne sont pas affines entre elles, leurs ornements fémorales étant différentes: *Z. armatus* possède une rangée simple d'épines sur les F1; *Z. spinosus*, en plus de la rangée d'épines, présente une forte épine ou aiguillon au milieu des F1; enfin, *Z. montanus* ne porte sur F1 que deux épines extrêmement développées. Chacune de ces trois espèces est jumelle avec une des espèces décrites ci-après; ainsi se forment les trois couples *armatus-enoplomerus*, *spinosus-serratus* et *montanus-campestris*.

#### COUPLE *ARMATUS-ENOPLOMERUS*

*Zaprionus (Zaprionus) armatus* Collart  
(Fig. 1-6, 44, 46)

Cette espèce se reconnaît à l'ornementation des F1 (fig. 46): une rangée de 4 à 7 courtes épines sur le bord inférieur et interne accompagnée d'une série de 4 à 5 longues et fines soies sur le bord inférieur, quelques longues soies sur le tiers basal du bord inférieur.

MÂLE. Espèce sombre, scutum et scutellum d'un brun olivâtre contrastant avec le front d'un roux lumineux. Or2 (soie orbitale réclinée antérieure) pratiquement au milieu de la distance entre or1 (soie orbitale proclinée) et or3 (soie orbitale réclinée postérieure) mais légèrement plus proche de or1. Postverticales bien développées, à peine croisées. Tête: bandes blanches atteignant à peine le pédicelle, la marge noire s'arrête à l'extrémité antérieure des orbites. Carène étroite, jaune, s'arrêtant brusquement à l'épistome. Scutum: bandes blanches se prolongeant sans discontinuité sur le scutellum; une bande diffuse de pruinosité argentée s'étend du propleure à la base de l'haltère. Pattes rousses. Ailes lavées de jaune plus sombre sur la partie antérieure; indices:  $c = 2,53$ , frange  $c3 = 60,53\%$ . Abdomen uniformément d'un jaune brunâtre.

Genitalia mâle (fig. 1-4): cerques couverts d'une fine pilosité dans la moitié dorsale. Épandrium avec une plage restreinte de fine pilosité dans son tiers inférieur, doigt

de gant avec 3 à 4 longues soies. Novasternum sans fine pilosité. Le principal caractère différentiel réside dans la simplicité du distiphallus sur lequel la collerette est à peine esquissée.

FEMELLE. Semblable au mâle.

Ovipositeur (fig. 5). Le paratype examiné possède un ovipositeur dont l'extrémité manque. Spermathèque (fig. 6) volumineuse avec une dépression dans la partie supérieure formant des plis superficiels.

Longueur du corps: ♂, 3,59 mm; ♀, 3,28 mm. Longueur de l'aile: ♂, 2,66 mm; ♀, ailes cassées.

MATÉRIEL EXAMINÉ. Holotype ♂ (manquent l'aile droite, les deux derniers articles du tarse I droit, la patte II droite, les tarsi de la patte II gauche, les pattes III) et 5 paratypes (2 ♂, 2 ♀, 1 sexe? abdomen cassé), ZAÏRE: Eala, 15-16 janvier 1935, sous ombrage très dense sur tronc décomposé de *Ficus* (J. Ghesquière). Un paratype, sexe?, abdomen cassé, ZAÏRE: Eala, août 1935, sur fruits de *Myrianthus* (J. Ghesquière) (M.R.A.C.).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE (fig. 44, tableau I). L'espèce n'est connue que d'une seule localité: Zaïre, Eala (4° N) à une altitude de 300 à 400 m. Sous le nom *armatus* étaient confondues plusieurs espèces; c'est ainsi que s'explique la répartition géographique donnée par Tsacas (1980c) et par Wheeler (1981).

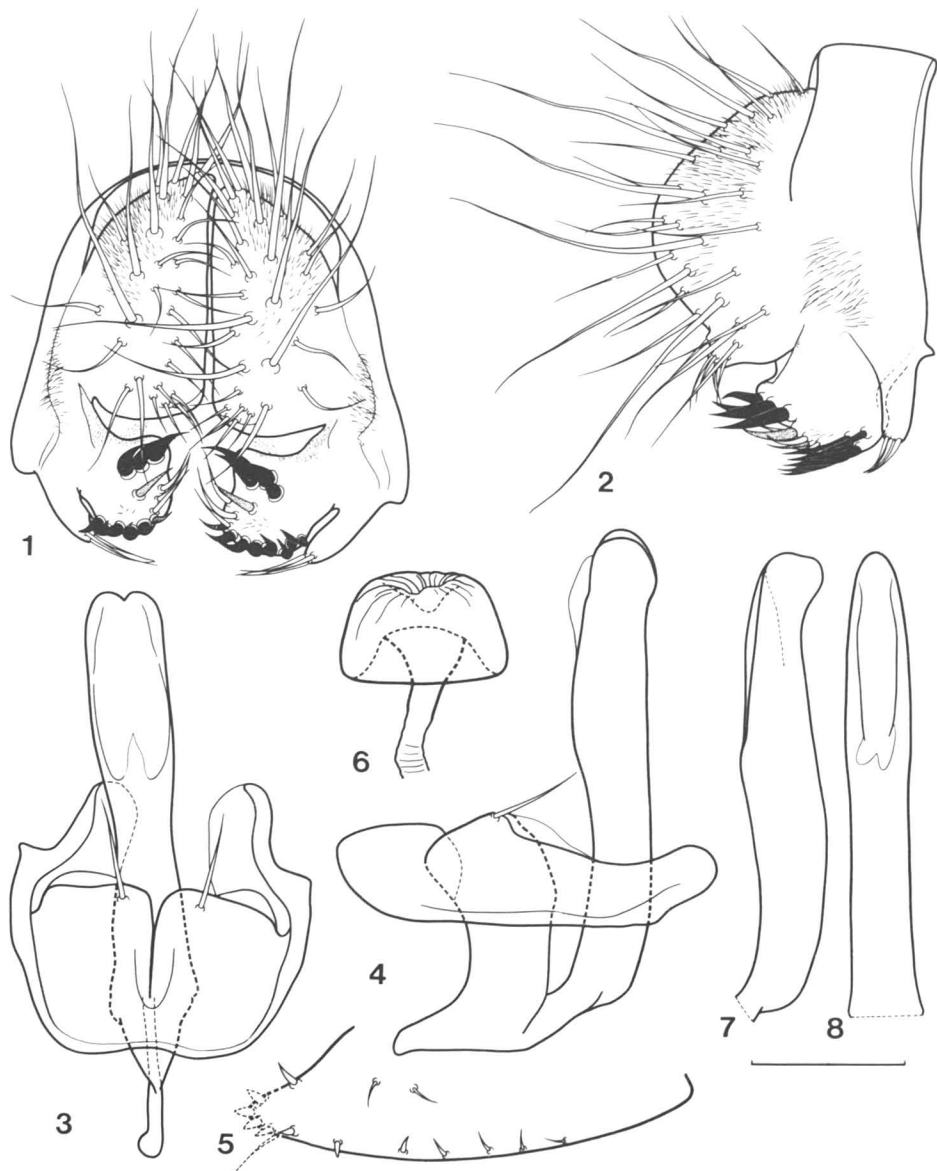
*Zaprionus (Zaprionus) sp. a*, aff. *armatus* Collart  
(Fig. 7-8)

Cette espèce diffère de *Z. armatus* par le fémur antérieur portant une rangée de 3 à 5 dents, dont la basale est légèrement écartée et décalée vers le bord inféro-interne, et par les genitalia mâles: pilosité plus abondante sur l'épandrium, présence de deux plages restreintes latérales de petits poils sur le novasternum, distiphallus simple, étroit, à apex recourbé dorsalement.

MATÉRIEL EXAMINÉ. CAMEROUN: 3 ♂, 1 ♀, N'Kobisson, près de Yaoundé, octobre 1967 (L. Tsacas); ces spécimens ont séjourné longtemps dans l'alcool, ce qui a entraîné un éclaircissement général des couleurs. CONGO: 1 ♂, 3 ♀, Dimonika, décembre 1983 (J. David) (M.N.P.).

Il est difficile de se prononcer définitivement sur l'identité de cette espèce pour deux raisons: (1) la série originale de *Z. armatus*, par son nombre restreint et le mauvais état des spécimens, ne permet pas de vérifier la variabilité intraspécifique de cette espèce, y compris les genitalia, (2) l'ovipositeur du paratype *Z. armatus* étant cassé, une comparaison satisfaisante avec la présente espèce ne peut être faite.

Il ne sera pas tenu compte de cette espèce dans l'analyse cladistique.



Figures 1-6. Paratypes de *Zaprionus (Zaprionus) armatus* Collart. Mâle: 1, épandrium et organes annexes en vue caudale; 2, idem en vue latérale; 3, hypandrium et organes phalliques en vue ventrale; 4, idem en vue latérale. Femelle: 5, ovipositeur; 6, spermathèque. Figures 7-8. *Zaprionus (Zaprionus)* n. sp. a: 7, phallus en vue latérale; 8, idem en vue ventrale. Échelle: 0,1 mm.

*Zaprionus (Zaprionus) enoplomerus* n. sp.

(Fig. 9-15, 44, 46)

(*Z. armatus*, auct. non Collart)

Espèce proche de *Z. armatus* d'après l'ornementation du fémur antérieur (fig. 46): une rangée de 4 à 5 épines (rarement 3) plus longues, la basale souvent plus petite et légèrement décalée, accompagnée d'une rangée inférieure de 3 à

5 longues soies, la médiane plus développée. Elle se différencie de *Z. armatus* par l'absence de la touffe de soies basale et des autres espèces du sous-genre *Zaprionus* par la forme du phallus (fig. 11 et 12).

MÂLE, FEMELLE. Front et thorax de même couleur, d'un roux clair. Or2 plus près de or1 que de or3. Post-verticales croisées. Palpes jaunes. Bandes blanches

argentées du scutum et du scutellum bordées de noir de chaque côté sur toute la longueur, celles du front seulement du côté interne. Basitarse antérieur du mâle légèrement renflé portant une brosse peu distincte et débordant apicalement. Ailes légèrement lavées de jaune, surtout dans leur partie antérieure, nervures jaunes; indices:  $c = 2,31$ , frange  $c3 = 58,97\%$ . Abdomen entièrement jaune.

Genitalia mâle (fig. 9-12): cerques et novasternum dépourvus de fine pilosité. Épandrium avec une étroite zone postérieure marginale couverte d'une pilosité fine. Pas de chétules au centre des surstyles. Phallus unique dans le sous-genre *Zaprionus* par sa taille et sa forme: long et étroit, distiphallus recourbé dorsalement, absence de collerette.

Ovipositeur (fig. 13) très allongé, pointu; avec deux rangées d'épines, une près du bord, une seconde plus courte en retrait. Spermathèque (fig. 14-15) avec la partie basale seule sclérifiée et la partie distale plissée (image donnée après éclaircissement au KOH).

Longueur du corps: ♂, 9,90 mm; ♀, 3,09 mm. Longueur de l'aile: ♀, 2,63 mm; ♀, 2,66 mm.

MATÉRIEL EXAMINÉ. Holotype ♂ et paratypes: 50 ♂ et ♀ provenant de l'élevage n° 242-9 (Laboratoire de Biologie et génétique évolutives à Gif-sur-Yvette, France), CÔTE-D'IVOIRE: Taï, février-mars 1983 (L. Tsacas & D. Lachaise); 4 ♂, Taï, mars 1983, dont deux sur *F. macrosperma* (G. Couturier, L. Tsacas, D. Lachaise); 1 ♂, Lamto, sur *Ficus sur*, 26 décembre 1970; 1 ♀, sur *Ficus capensis*, 22 décembre 1970; 2 ♀, marigot salé, 19 février 1971 (D. Lachaise). CAMEROUN: 1 ♂, Bafut Nguemba (Vallée de la Haute Nguemba), Province du Nord-Ouest, 3 novembre 1975 (Mission Cameroun, R.C.P. 318) (M.N.P.).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE (fig. 44, tableau I): Côte-d'Ivoire, Cameroun.

Espèce s'élevant relativement bien sur milieu standard pour drosophiles. C'est la seule espèce parmi les six étudiées ici à avoir été élevée en laboratoire.

#### COUPLE *SPINOSUS-SERRATUS*

*Zaprionus (Zaprionus) spinosus* Collart  
(Fig. 16-22, 45, 46)

Cette espèce se reconnaît par la présence d'une longue et forte épine médiane ventrale sur les fémurs antérieurs suivie vers l'apex d'une rangée de 4 à 5 (rarement 6) petites épines de taille irrégulière (fig. 46).

MÂLE, FEMELLE. Tête: front avec une large bande roussâtre antérieurement. Arista avec 3 branches supérieures et 2 inférieures en plus de la fourche terminale. Pattes: basitarses des pattes antérieures allongés, plus longs que les deux articles suivants réunis, sans brosse ventrale apicale chez le mâle. Ailes, indices:  $c = 2,94$ , frange  $c3 = 63,89\%$ .

Genitalia mâle (fig. 16-20): épandrium pratiquement glabre, quelques rares poils dorsalement et sur le doigt

de gant. Ce dernier large et court avec de nombreuses longues soies (environ 8). Novasternum glabre, soies paramédianes courtes. Distiphallus élargi apicalement, collerette bien marquée et bien développée, surtout dans la partie inférieure.

Ovipositeur (fig. 21) avec une rangée marginale de 7 dents suivies de 5 à 6 soies. Spermathèque (fig. 22) bien sclérifiée et allongée.

Longueur du corps: ♂, 2,97 mm; ♀, 3,13 mm. Longueur de l'aile: ♂, 2,72 mm; ♀, 2,90 mm.

MATÉRIEL EXAMINÉ. Holotype ♂ et 5 paratypes ♂ et ♀, ZAÏRE: Eala, 24 octobre 1936; 1 ♀, 29 octobre 1936 (J. Ghesquière); 1 ♀, Parc national de Garamba (P.N.G.), 4 septembre 1952 (H. de Saeger, 4036); 1 ♀, Parc national des Virunga (ex-Albert, P.N.A.), Secteur nord, rivière May ya Moto, affluent gauche du Talya, 1180 m, 6 mai 1957 (P. Vanschuytbroeck); 1 ♂, Escarpement de Kabasha, 1500 m, 12 décembre 1934 (G. F. de Witte) (M.R.A.C.). CAMEROUN: 1 ♀, N'Kolbisson, près de Yaoundé, novembre 1968, piège lumineux (Ph. de Miré). CÔTE-D'IVOIRE: 1 ♀, forêt de Taï, 20-21 novembre 78, piège lumineux (D. Lachaise) (M.N.P.).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE (fig. 45, tableau I): Zaïre, Cameroun, Côte-d'Ivoire (nouvelle localité).

*Zaprionus (Zaprionus) serratus* n. sp.  
(Fig. 23-28, 45, 46)

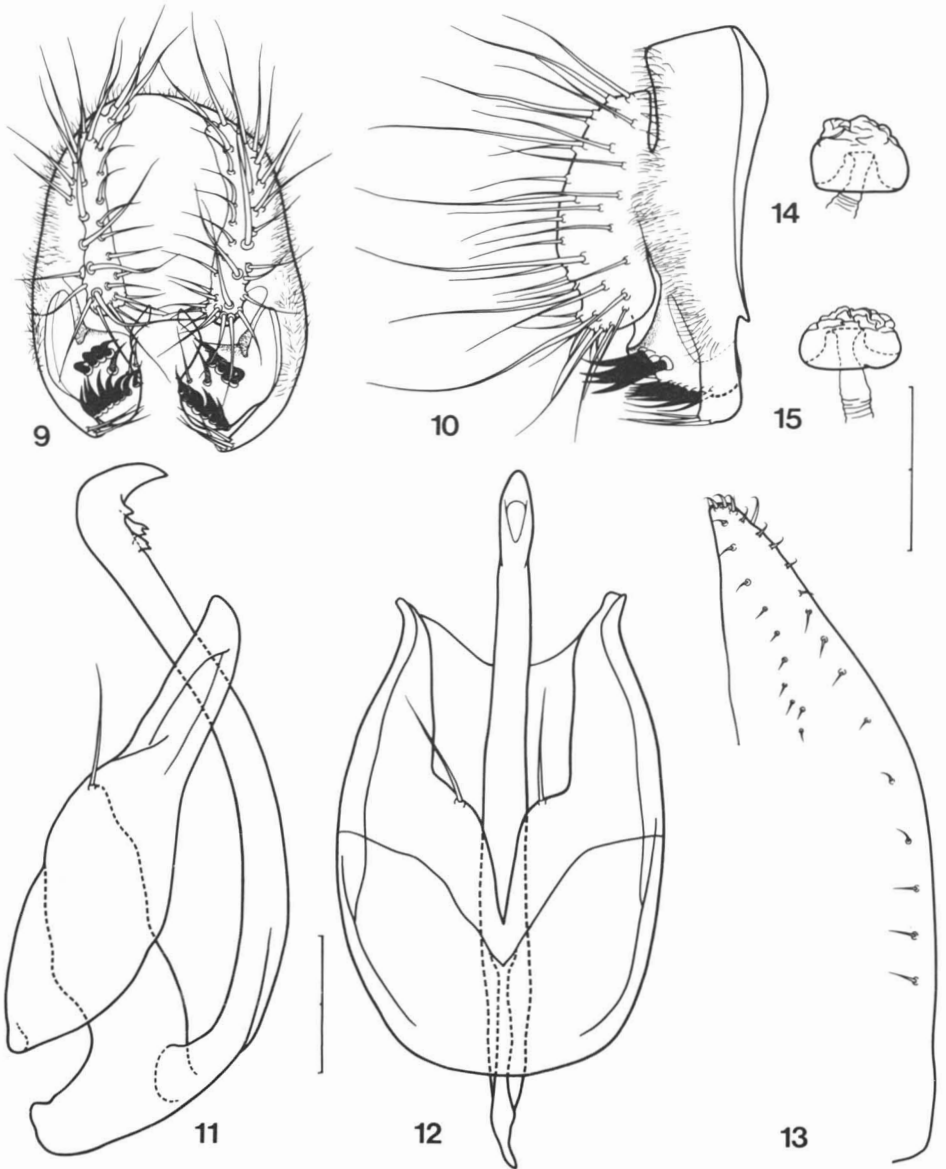
Espèce proche de *Z. spinosus* par l'ornementation du fémur antérieur, elle s'en différencie cependant par l'épine médiane du fémur antérieur plus courte et chez la femelle par l'extraordinaire développement de l'ovipositeur en forme de scie d'où le nom de l'espèce.

MÂLE, FEMELLE. Semblables à *Z. spinosus*. Pattes: fémur antérieur (fig. 46) avec une épine médiane ventrale accompagnée vers l'apex d'une rangée de trois épines moins développées. Basitarse antérieur du mâle allongé, légèrement plus court que les trois articles suivants réunis, avec un peigne apical égal au tiers de la longueur du basitarse; le deuxième article s'articule au premier dorsalement à la hauteur de la base de la brosse du basitarse et sa partie ventrale, dépassant l'extrémité du basitarse, entièrement couverte d'épines dont les apicales plus longues que la largeur de l'article. Ailes, indices:  $c = 2,8$ , frange  $c3 = 64\%$ .

Genitalia mâle (fig. 23-26): épandrium avec une large bande de pilosité ne couvrant pas le doigt de gant. Ce dernier étroit avec environ 5 longues soies. Novasternum largement couvert de pilosité, soies paramédianes très longues. Phallus long et élancé, distiphallus à collerette peu marquée, surtout dans sa partie inférieure.

Ovipositeur (fig. 27) très long (égal à plus de la moitié de la longueur de l'abdomen), pointu, avec une rangée marginale de dents régulières et serrées. Spermathèque (fig. 28) globuleuse.

Longueur du corps: ♂, 4,16 mm; ♀, 4,22 mm. Longueur de l'aile: ♂, 3,53 mm; ♀, 3,59 mm.



Figures 9-15. Paratypes de *Zaprionus (Zaprionus) enoplomerus* n. sp. Mâle: 9, épandrium et organes annexes en vue caudale; 10, idem en vue latérale; 11, hypandrium et organes phalliques en vue ventrale; 12, idem en vue latérale. Femelle: 13, ovipositeur; 14-15, spermatheques de deux individus. Echelle: 0,1 mm.

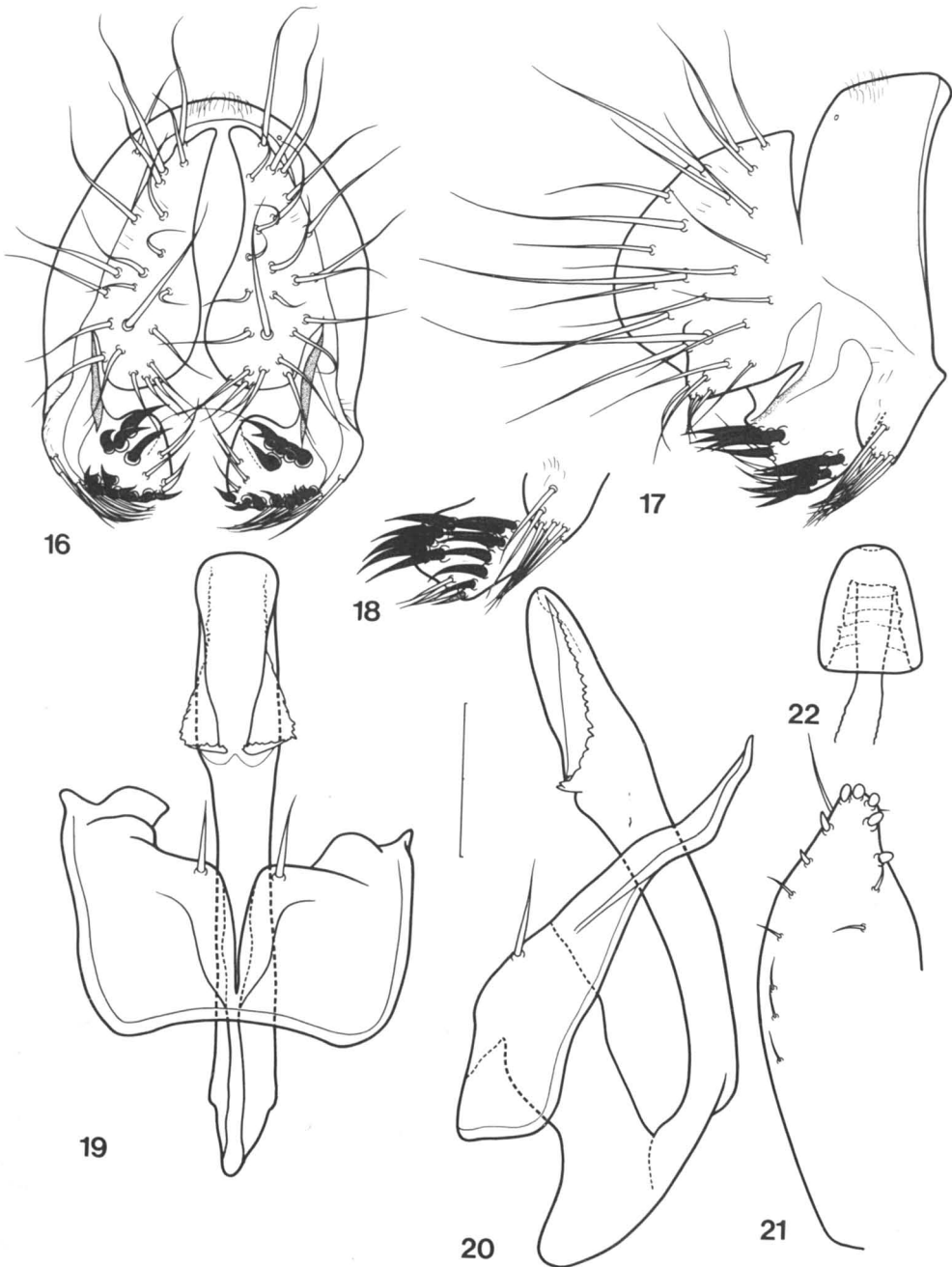
MATÉRIEL EXAMINÉ. Holotype ♂, CAMEROUN: Province de l'Ouest, massif du Nkogam, plateau de Kounden, 14-20 octobre 1975, 1400 m, sur fleurs jaunes (Mission Cameroun, R.C.P. 318). Paratypes: 1 ♀, mêmes indications que pour l'holotype. OUGANDA: 1 ♀, Kampala (J. H. Buruga) (M.N.P.). ZAÏRE: 3 ♀, Kivu, Rutshuru, 1285 m, 8 et 12 juillet 1935 (G. F. de Witte); 1 ♂, 20 février 1936 (L. Lippens) (M.R.A.C.); 1 ♀ déterminée par Collart en 1938 comme *Z. spinosus*, 24 mai 1937 (J. Ghesquière) (M.R.H.N.).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE (fig. 45, tableau I): Cameroun, Ouganda, Zaïre.

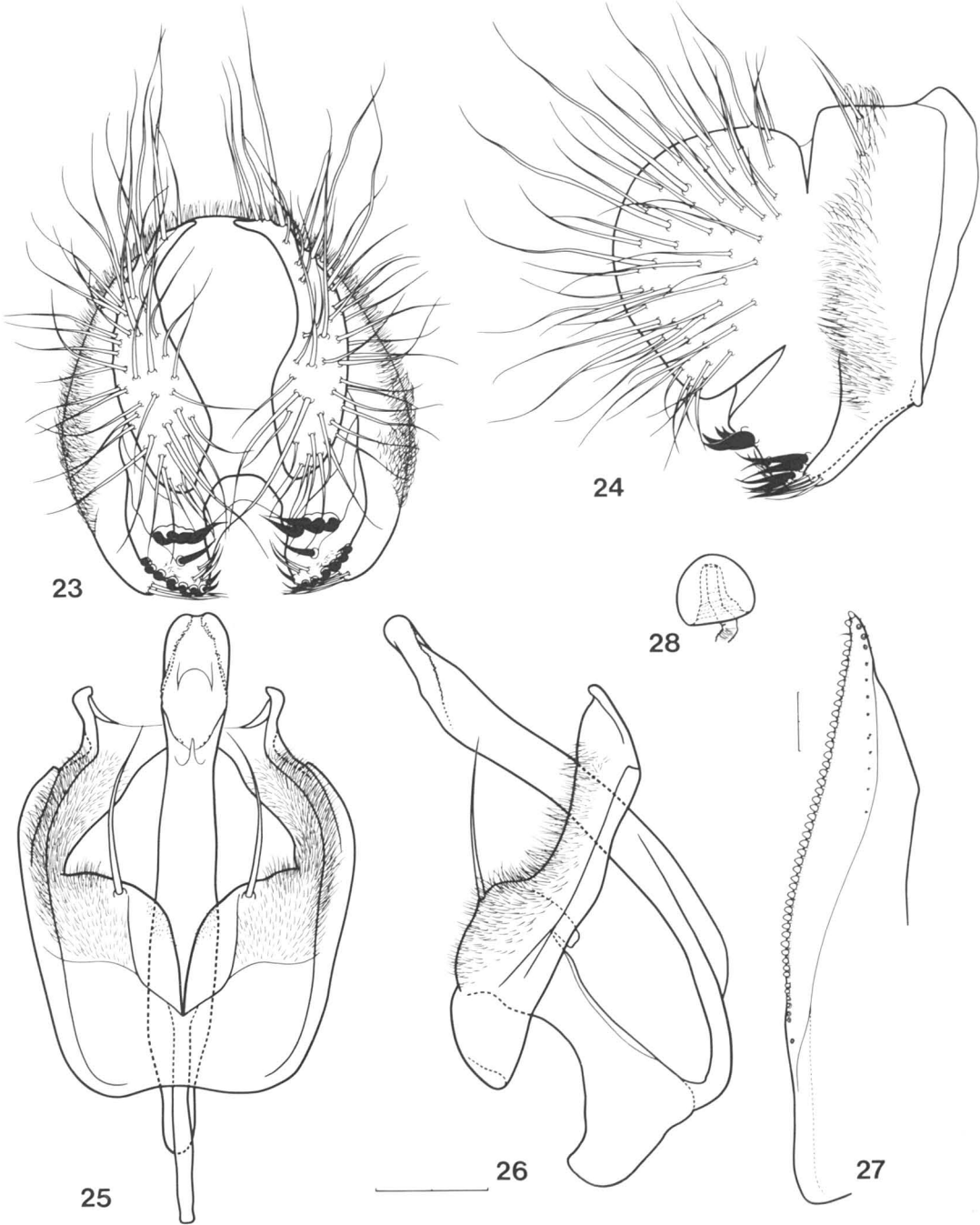
COUPLE MONTANUS-CAMPESTRIS

*Zaprionus (Zaprionus) montanus* Collart (Fig. 29-36, 43, 46)  
(= *Z. bispinosus* Duda)

Cette espèce a été signalée par Collart (1937) dans une clé des *Zaprionus* du Zaïre comme es-



Figures 16-22. Type de *Zaprionus* (*Zaprionus*) *spinosus* Collart. Mâle: 16, épandrium et organes annexes en vue caudale; 17, idem en vue latérale; 18, surstyle en vue latéro-ventrale; 19, hypandrium et organes phalliques en vue ventrale; 20, idem en vue latérale. Paratype, femelle: 21, ovipositeur, 22, spermathèque. Echelle: 0,1 mm.



Figures 23-28. Paratypes de *Zaprionus (Zaprionus) serratus* n. sp. Mâle: 23, épandrium et organes annexes en vue caudale; 24, idem en vue latérale; 25, hypandrium et organes phalliques en vue ventrale; 26, idem en vue latérale. Femelle: 27, ovipositeur; 28, spermatheque. Échelle: 0,1 mm.

pèce nouvelle sur la base de son ornementation fémorale. La description détaillée annoncée à cette occasion n'a jamais été publiée; pour cette raison *Z. montanus* sera décrit plus en détail que les autres espèces de Collart.

Espèce d'un roux plus ou moins clair avec une ornementation fémorale caractéristique (fig. 46).

MÂLE. Tête: front d'un roux sombre avec une large bande antérieure plus claire et une étroite ligne blanche médiane longitudinale. Bandes blanches latérales non bordées de noir. Carène relativement étroite avec une pruinosité argentée sur l'arête. Arista avec trois branches supérieures et une ou deux branches inférieures en plus de la très petite fourche terminale. Palpes développés, jaunâtres, portant une longue soie apicale. Scutum d'un roux sombre avec les deux bandes blanches non bordées de noir. Entre ces bandes existent deux lignes longitudinales plus claires n'atteignant pas le scutellum. Ce dernier souvent plus sombre que le scutum (chez les spécimens du Kenya brun noir) avec l'apex plus ou moins éclairci selon les individus. Pleures légèrement plus clairs avec la bande blanche habituelle visible surtout dans la partie postérieure. Pattes jaunâtres, F1 (fig. 46) avec deux fortes dents ventrales, la basale droite et dirigée vers l'apex, l'apicale courbée, dès sa base, vers la face antérieure du fémur. Basitarse antérieur relativement court avec une brosse couvrant plus de la moitié de sa longueur. Ailes jaunâtres, nervures plus sombres; indices:  $c = 2,75$ , frange  $c3 = 43,5\%$ . Halteres jaunâtres, plus clairs que les pleures et la base de l'abdomen. Abdomen plus clair que le notum.

Genitalia mâle (fig. 29-33): fine pilosité sur la partie dorsale des cerques et un groupe de chétules à la base du surstyle. Ce dernier avec les fortes dents de la rangée supérieure relativement courtes et droites. Doigt de gant court et large avec de très nombreuses longues soies (10 à 13). Novasternum glabre, soies paramédianes longues. Phallus ramassé, distiphallus rétréci à l'apex et très long; chez certains individus existe une restriction préapicale plus marquée (fig. 34).

FEMELLE. Semblable au mâle.

Ovipositeur (fig. 35) très large, avec une rangée marginale de soies, relativement longues, accompagnée quelquefois d'une à quatre soies situées ventralement à l'apex. Les soies de la rangée marginale sont implantées presque perpendiculairement aux valves. De ce fait, sur la figure, elles paraissent plus courtes qu'en réalité, réduites du tiers à la moitié de leur longueur réelle. Spermathèque (fig. 36) allongée, légèrement ridée.

Longueur du corps: ♂, 3,75 mm; ♀, 3,75 mm. Longueur de l'aile: ♂, 3,90 mm; ♀, 4,06 mm.

MATÉRIEL EXAMINÉ. Holotype ♂, RWANDA: Nyabitindi (entre les volcans Bishoke et Musule), 2400 m, 18 février 1935; 43 ♂ et ♀, mêmes indications; 31 ♂ et ♀, Kibga (volcan Bishoke), 2400 m, 8, 9 et 11 février 1935; 18 ♂ et ♀, Kundhuru ya Tshuve (col Gahinga-Sabinyo), 2600 m (Bambous), 15 et 18 septembre 1934; 7 ♂ et ♀, mont Tamira (près du lac N'Gando), 2600 m, 11 mars 1935 (G. F. de Witte). ZAÏRE: Parc national des Virunga (ex-Albert, P.N.A.): 8 ♂ et ♀, Tshamugussa (Bweza), 2250 m (Bambous), 9 août 1934; 2 ♀, Ka-

nyabayongo (Kabasha), 1760 m, 7 décembre 1934; 1 ♀, Kibati, 1900 m, 10 au 12 janvier 1934; 1 ♂, Mushumangabo (volcan Nyamuragira), 2075 m, 14 juin 1936; 1 ♂, vers Rweru (volcan Mikeno), 2400 m (Bambous), 26 et 27 juillet 1934 (G. F. de Witte). Massif du Ruwenzori: 1 ♀, Kalonge, 2180 m, rivière Katauleko, affluent du Butahu, 28 et 29 juillet 1952; 1 ♂, Kalonge, 2010 m, rivière Nyamwamba, affluent Butahu, 14 février 1953; 1 ♀, Ihongeru, 2480 m, piste vers Mahungu, 28 janvier 1953; 1 ♂, Kyandolire, 1800 m, mont Ibale, 31 janvier 1953 (P. Vanschuytbroeck & J. Kekenbosch). Secteur Tshiaberimu: 1 ♂, rivière Mbulikerere, affluent droit du Talia Nord, 2720 m, 26 août 1953 (P. Vanschuytbroeck & V. Hendrickx); 1 ♀, rivière Musabaki, affluent droit du Talia Nord, 2720 m, 15 mars 1954; 1 ♀, mont Misumba, 2450 m, 16 mars 1954; 1 ♂, 2 ♀, Busiangwa, affluent du Musabaki, 2380 m, 19 mars 1954 (P. Vanschuytbroeck & H. Synave). Parc national de l'Upemba (P.N.U.): 2 ♂, 1 ♀, rivière Kilalalamatambo (affluent du Lusinga), 6, 16 et 17 juillet 1945; 1 ♂, rivière Kagoma (affluent du Lusinga), 12 juillet 1945 (G. F. de Witte); 2 ♂, Kivu, Rutshuru, rivière Musugereza, 1100 m, 10 juillet 1935; 1 ♂, 1 ♀, Nyongera (près de Rutshuru), 1218 m (Butumba), 22 juillet 1935; 1 ♂, 1250 m, 4 juillet 1935; 1 ♂, rivière Fuku, 1250 m, 2 juillet 1935; 1 ♂, 1 ♀, 1285 m, 1 au 6 juin et 3 juillet 1935; 1 ♀, Kivu, Tshumba (Mushari), 2100 m, 28 avril au 1 mai 1934 (G. F. de Witte). BURUNDI: 1 ♂, Kitega, 1600-1700 m, 3 et 4 mars 1953 (P. Basilevsky) (M.R.A.C. et M.N.P.). AFRIQUE DU SUD: 1 ♂, Hogsback, au nord d'Alice, est de la Province du Cap, 2 et 3 novembre 1964; 1 ♂, Giants Castle Res., Natal Drakensberg, 5800 pieds, 18 au 23 septembre 1961; 1? (genitalia perdu), près de Lilani, district d'Ahrens, Natal, avril 1962 (B. & P. Stuckenberg) (N.M.). KENYA: 4 ♂, 2 ♀, mont Elgon, 2880-3000 m, septembre 1984 (D. Lachaise, M. L. Cariou & M. Ashburner) (M.N.P.).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE (fig. 43, tableau I): Rwanda, Zaïre, Burundi (nouvelle localité), Afrique du Sud (nouvelle localité), Kenya (nouvelle localité).

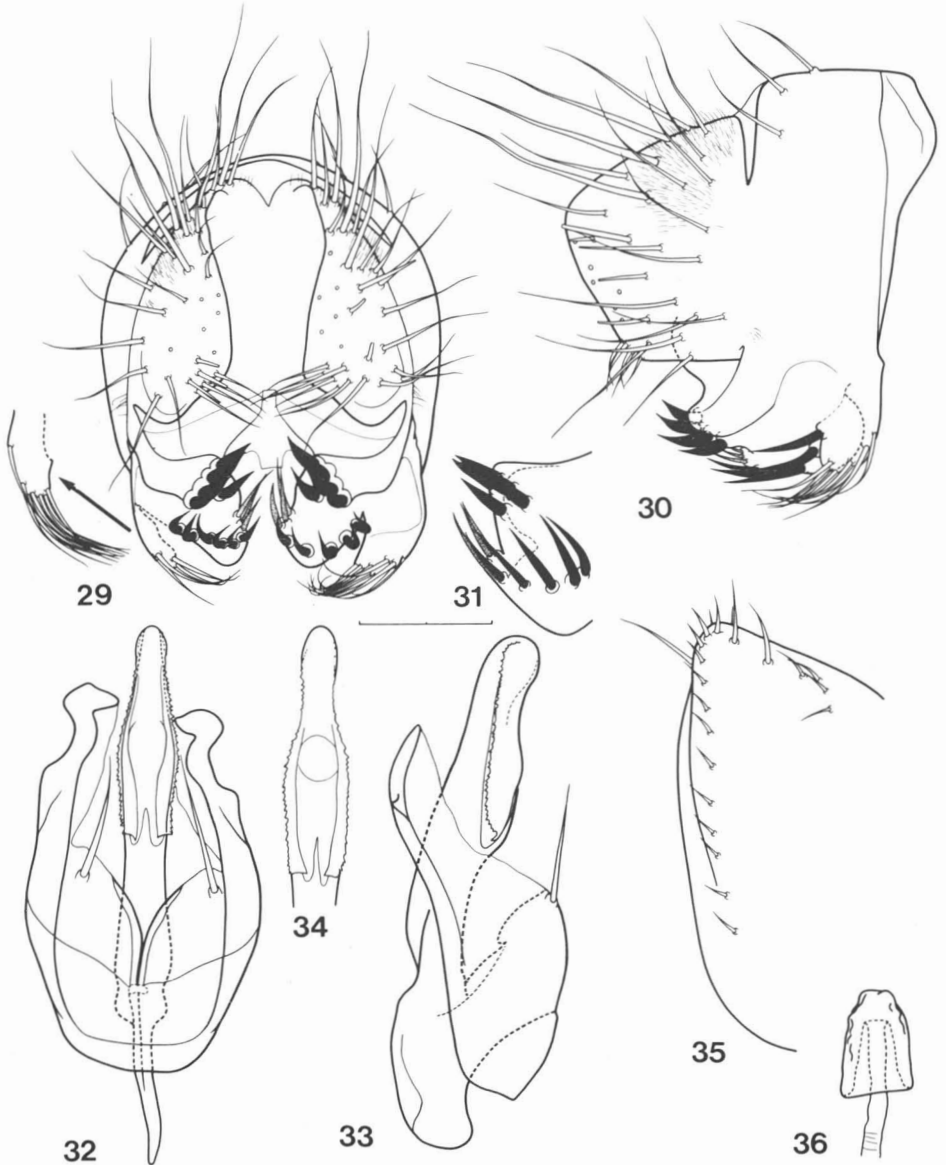
*Zaprionus (Zaprionus) campestris* n. sp. (Fig. 37-42, 43, 46)

Espèce très proche de *Z. montanus*, elle s'en différencie par sa plus petite taille, la présence de petites taches brunes plus ou moins nettes à la base des soies tergaes, et les genitalia.

MÂLE, FEMELLE. Scutum plus sombre le long des bandes blanches, elles-mêmes plus étroites que chez *montanus*. Pattes: ornementation du fémur antérieur identique à celle de *montanus*. Ailes, indices:  $c = 2,62$ , frange  $c3 = 56,75\%$ . Halteres de même couleur que les pleures et la base de l'abdomen. Abdomen jaune très clair virant vers le blanc (cette couleur est souvent masquée par le contenu sombre de l'abdomen) avec la base des soies tergaes bordée d'une zone brunâtre.

Genitalia mâle (fig. 37-40): fine pilosité répartie sur toute la longueur des cerques, pas de chétules à la base des surstyles. Ces derniers avec les fortes dents de la rangée supérieure plus longues que chez *montanus*. Soies du doigt de gant moins nombreuses (3 à 6). Hy-





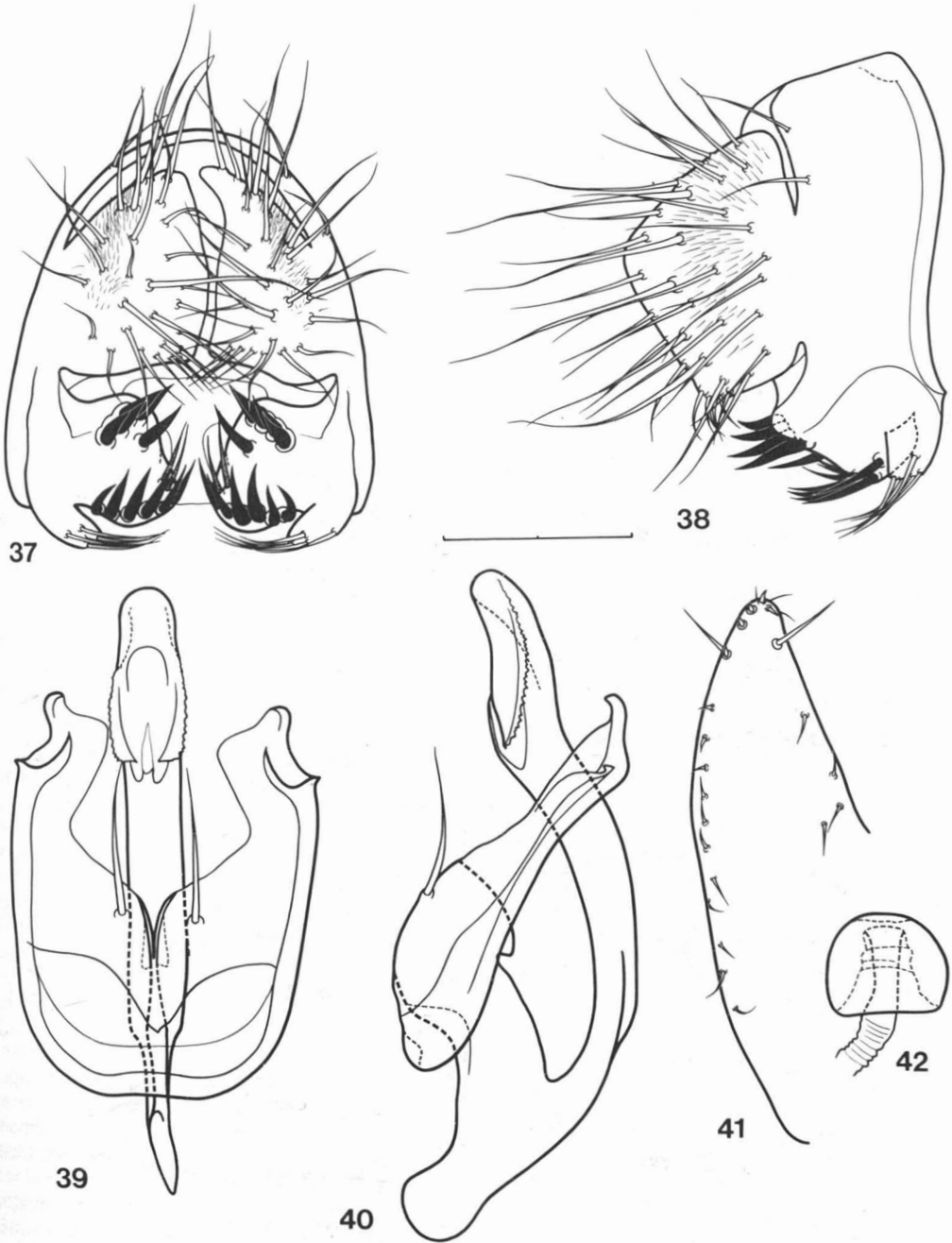
Figures 29-36. *Zaprionus (Zaprionus) montanus* Collart. Figures 29-33. Type. (mâle): 29, épandrium et organes annexes en vue caudale; 30, idem en vue latérale; 31, surstyle en vue latéro-ventrale; 32, hypandrium et organes phalliques en vue ventrale; 33, idem en vue latérale. Figure 34. Distiphallus d'un spécimen du Kenya. Figures 35-36. Spécimen du Zaïre (massif du Ruwenzori) femelle: 35, ovipositeur; 36, spermatheque. Échelle: 0,1 mm.

pandrium plus large et de forme rectangulaire. Distiphallus non rétréci à l'apex, portant une collerette plus courte que chez *montanus*.

Ovipositeur (fig. 41) allongé. Spermatheque (fig. 42) globuleuse.

Longueur du corps: ♂, 2,65 mm; ♀, 2,97 mm. Longueur de l'aile: ♂, 2,5 mm; ♀, 2,65 mm.

MATÉRIEL EXAMINÉ. Holotype ♂, CAMEROUN: N'Kolbisson, près de Yaoundé, piège lumineux, 7 novembre 1970. Paratypes: 72 ♂ et ♀, mêmes indications, 17 au 21, 23 au 26 et 30 novembre 1970 (L. Tsacas); 21 ♂ et ♀, mêmes indications, 29 novembre au 28 décembre 1970 et 31 décembre 1971 (B. de Miré); 8 ♂, 13 ♀, même localité, 17 octobre 1967 (L. Tsacas); 5 ♀, mont Oku, Province du Nord-Ouest, 5 novembre



Figures 37-42. Paratypes de *Zaprionus (Zaprionus) campestris* n. sp. Mâle: 37, épandrium et organes annexes en vue caudale; 38, idem en vue latérale; 39, hypandrium et organes phalliques en vue ventrale; 40, idem en vue latérale. Femelle: 41, ovipositeur; 42, spermathèque. Echelle: 0,1 mm.

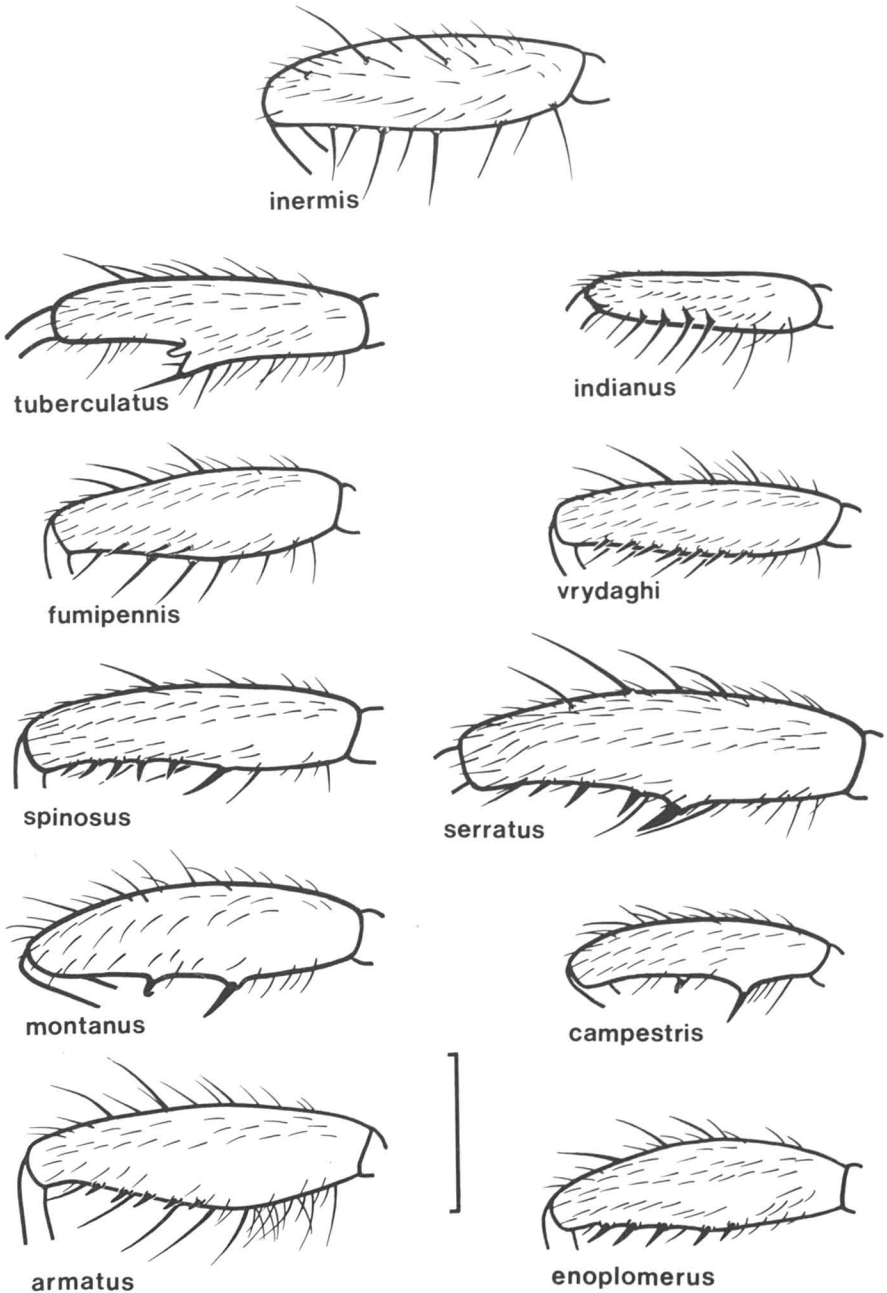


Figure 46. Types d'ornementation du fémur antérieur dans le sous-genre *Zaprionus* (*Zaprionus*). Tous les fémurs sont représentés à la même échelle. Échelle: 0,5 mm.

1975, piège lumineux; 1 ♀, massif de Nkogam, plateau de Kounden, Foubot, Province de l'Ouest, 14 et 15 novembre 1975 (Mission Cameroun, R.C.P. 318). CÔTE-D'IVOIRE: 3 ♂, 7 ♀, Adiopodoumé, 26 novembre 1973, 4, 13, 15 et 16 décembre 1973, 2, 5, 6 et 7 janvier 1974, piège lumineux (M.N.P.).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE (fig. 43, tableau I): Cameroun, Côte-d'Ivoire.

## Discussion

### BIOGÉOGRAPHIE

Les lacunes énormes qui subsistent dans les prospections ne permettent pas de tirer des conclusions définitives sur la répartition et encore moins de définir, avec précision, l'aréotype auquel appartient chacune des espèces étudiées. En effet, il ressort (tableau I) que *Zaprionus armatus* n'est connu que d'une seule localité, *Z. serratus* de trois, *Z. enoplomerus* et *Z. campestris* de quatre, *Z. spinosus* de six; *Z. montanus* est représenté dans 17 localités, mais certaines d'entre elles sont si proches que leur intérêt diminue du point de vue chorologique. Malgré ces difficultés, une tentative sera faite pour comprendre la répartition de ces espèces qui ne seront pas étudiées seulement une à une mais aussi par couples d'espèces affines.

L'examen des cartes (fig. 43-45) permet une première constatation: les six espèces étudiées ici sont cantonnées dans l'Afrique équatoriale, ne dépassant pas la latitude de 10° ni vers le nord ni vers le sud. Cependant, *Z. montanus*, dont la répartition est étudiée plus en détail plus loin, vit également en Afrique du Sud jusqu'à une latitude d'environ 30°. Deuxième constatation: les lieux de captures, sans tenir compte de ceux de l'Afrique du Sud concernant *Z. montanus*, sont répartis principalement en trois groupes: à l'ouest la Côte-d'Ivoire, au centre le Cameroun, et à l'est la dorsale zaïroise (monts Mitumba, Ruwenzori et Elgon). Ce regroupement ne reflète probablement pas la répartition réelle des espèces mais l'opportunité des récolteurs de travailler dans une région plutôt que dans une autre. Cependant, ceci doit être tempéré par le fait que de nombreux échantillons de Drosophilidae récoltés au Bénin, au Congo, au Gabon et en République Centrafricaine ne contiennent pas les espèces étudiées ici.

Le tableau I permet, mieux que les cartes, d'introduire le facteur altitude dans la répartition des espèces et d'avoir ainsi une meilleure image de celle-ci. Ce tableau montre que, si cet ensemble d'espèces n'est pas franchement montagnard, comme défini pour les Drosophilidae par Tsacas (1980a), il dépasse parfois 2500 m d'altitude. *Z. montanus* est la seule espèce qui, dans la région

équatoriale, est strictement montagnarde; cependant, à une latitude élevée (environ 30° S.) elle devient une espèce planitiaire. Ceci s'explique par le climat tempéré de cette région (Province du Cap, Afrique du Sud).

Les espèces du couple *montanus-campestris* sont très affines, leur distinction est basée sur de légères différences de morphologie externe et surtout sur des caractères des genitalia. Toutefois leurs aires de répartition sont fort distinctes (fig. 43), *Z. montanus* (17 localités connues) occupe à l'est et au sud une aire comprenant la dorsale congolaise (mt Mitumba), le mont Ruwenzori, le mont Elgon, le Parc de l'Upemba (Zaire), le Natal et la Province du Cap (Afrique du Sud); il appartient ainsi à un aréotype qui pourrait être qualifié, selon Lecordier (1988), de soudano-zambésien oriental. *Z. campestris* (quatre localités connues) est cantonné dans l'ouest: Côte-d'Ivoire (Adiopodoumé) et Cameroun (N'Kolbisson, Kounden et mont Oku). Cette répartition se trouve à cheval sur les domaines guinéens occidental et central (Bernardi, 1966).

*Z. montanus* peut être caractérisé comme une espèce montagnarde; en effet, sur la dorsale congolaise (12 localités), le Ruwenzori (une localité) et le mont Elgon, elle ne descend que rarement en dessous de 2000 m (deux localités), restant le plus souvent au-dessus de 2500 m, dans la zone des Bambous, pour atteindre les 3000 m au mont Elgon. En Afrique du Sud, à une latitude de 29° S., elle se rencontre encore jusqu'à 1800 m pour descendre à environ 1000 m à une latitude de 32° S. Il reste cependant une localité, pour laquelle les données d'altitude sont très imprécises, le Parc de l'Upemba, qui pourrait descendre à moins de 1500 m, à une latitude d'environ 9° S.

Par contre, *Z. campestris* a été récolté dans des localités d'altitudes très différentes allant, pratiquement, du niveau de la mer (Adiopodoumé), à 2000 m (mont Oku), en passant par des altitudes intermédiaires de 900 m (N'Kolbisson), et de 1400 m (plateau de Kounden). Il s'agit ainsi d'une espèce capable de supporter des écarts de température très importants. Il semble qu'elle soit une espèce forestière, les quatre localités de capture appartenant à des zones de forêt. Il est remarquable que tous les spécimens récoltés (près de 150) l'ont été dans des pièges lumineux; aucun spécimen n'a été attrapé dans des pièges à bananes ou par fauchage, méthodes utilisées dans ces localités. Ceci montre que l'habitat, le gîte larvaire et les sites alimentaires de l'espèce sont très particuliers et échappent aux méthodes habituelles de récoltes de drosophiles.

Le couple *armatus-enoplomerus* présente les mêmes caractéristiques que le couple précédent

TABLEAU I  
Répartition des six espèces de *Zaprinus* s. str.

<i>Localités Type de végétation et altitude</i>	<i>Espèces</i>
CÔTE D'IVOIRE Adiopodoumé : forêt dégradée, cultures; niveau de la mer Taï : forêt dense humide sempervirante; 150-200 m  Lamto : savane arborescente, galerie forestière; 500 m	<i>Z. campestris</i> (p.l.)* <i>Z. enoplomerus</i> , <i>Z. spinosus</i> (p.l.) <i>Z. enoplomerus</i>
CAMEROUN N'Kolbisson, près de Yaoundé : forêt, cultures; 900 m  Mont Nkogam, plateau de Kounden : savane préforestière et lambeaux de forêt sub- montagnarde; 1400 m Mont Oku : forêt montagnarde; 2000 m Bafut Nguemba : forêt montagnarde; 2200 m	<i>Z. campestris</i> (p.l.), <i>Z. spinosus</i> <i>Z. campestris</i> (p.l.), <i>Z. serratus</i> <i>Z. campestris</i> (p.l.) <i>Z. enoplomerus</i>
ZAÏRE Parc national de Garamba : savane et galerie forestière; 500-1000 m Parc national de l'Upemba : marais et forêt; 500-2000 m Eala : 350 m  Kivu, Rutshuru : 1200-2100 m  Parc national des Virunga (P.N.A.) Secteur nord, rivière May ya Moto (affluent gauche du Talya) : 1200 m Escarpement de Kabasha : 1500 m Kanyabayongo (Kabasha) : 1760 m Kibati : 1900 m Mushumangabo (volcan Nyamuragira) : 2075 m Tshamugussa (Bweza) : 2250 m Rweru (volcan Mikeno) : 2400 m Massif du Ruwenzori : 1800-2500 m Secteur Tshiaberimu : 2400-2800 m	<i>Z. spinosus</i> <i>Z. montanus</i> <i>Z. armatus</i> , <i>Z. spinosus</i> <i>Z. montanus</i> , <i>Z. serratus</i>  <i>Z. spinosus</i> <i>Z. spinosus</i> <i>Z. montanus</i> <i>Z. montanus</i> <i>Z. montanus</i> <i>Z. montanus</i> <i>Z. montanus</i> <i>Z. montanus</i> <i>Z. montanus</i> <i>Z. montanus</i>
OUGANDA Kampala : 1000-1500 m	<i>Z. serratus</i>
RWANDA Kibga (volcan Bishoke) : 2400 m Nyabitsindi (entre les volcans Bishoke et Musule) : 2400 m Kundhuru ya Tshuve (col Gahinga-Sabinyo) : 2600 m Mont Tamira (près du lac N'Gando) : 2600 m	<i>Z. montanus</i> <i>Z. montanus</i> <i>Z. montanus</i> <i>Z. montanus</i>
BURUNDI Kitega : 1600-1700 m	<i>Z. montanus</i>
KENYA Mont Elgon : 2880-3000 m	<i>Z. montanus</i>
AFRIQUE DU SUD Hogsback au nord d'Alice, à l'est de la Province du Cap : 900-1300 m Près de Lilani, district d'Ahrens, Natal : 1000-1300 m Giants Castle Reserve, Natal Drakensberg : 1700-1800 m	<i>Z. montanus</i> <i>Z. montanus</i> <i>Z. montanus</i>

\* p.l. : piège lumineux.

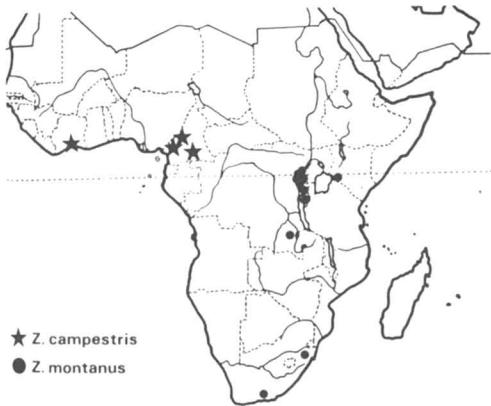
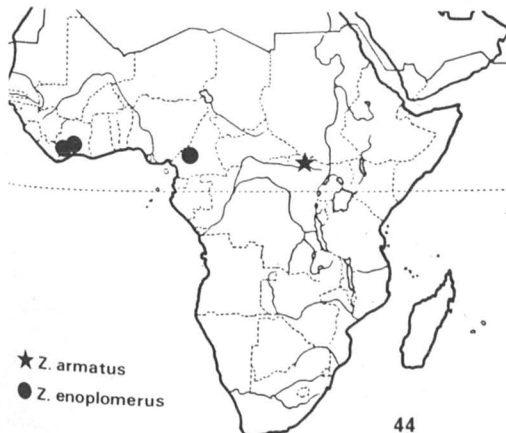


Figure 43. Répartition géographique du couple d'espèces *Zaprionus* (*Zaprionus*) *montanus* Collart-Z. (*Z.*) *campestris* n. sp.

*montanus-campestris* (fig. 44). *Z. enoplomerus* occupe une aire de répartition comparable à celle de *Z. campestris*: Côte-d'Ivoire (forêt de Taï et Lamto) et Cameroun, (Bafut Nguemba). Cette aire est, comme pour *Z. campestris*, à cheval sur les domaines guinéens oriental et central. Cette espèce est aussi présente à des altitudes basses, (Taï à moins de 200 m, Lamto à 500 m), comme à des altitudes élevées, (Bafut Nguemba à 2000 m).

Quant à *Z. armatus*, connu d'une seule localité, Eala au nord du Zaïre, à moins de 500 m d'altitude, il se trouve très loin vers l'est par rapport à la localité la plus orientale de son espèce affine *Z. enoplomerus*; on retrouve donc ici un cas analogue à celui du couple précédent. Il existe cependant une différence importante puisque *armatus*, au contraire de *montanus*, est probablement une espèce de plaine uniquement.



44

*Z. spinosus* et *Z. serratus* ont pratiquement la même aire de répartition que l'on peut qualifier d'équatoriale (fig. 45). En effet, aucune localité connue actuellement ne dépasse 3° N. et 1° S. Si *Z. spinosus* dépasse vers l'ouest la limite occidentale de *Z. serratus*, le Cameroun, pour atteindre la Côte-d'Ivoire, vers l'est c'est *Z. serratus* qui passe seul au-delà de la dorsale congolaise pour atteindre Kampala.

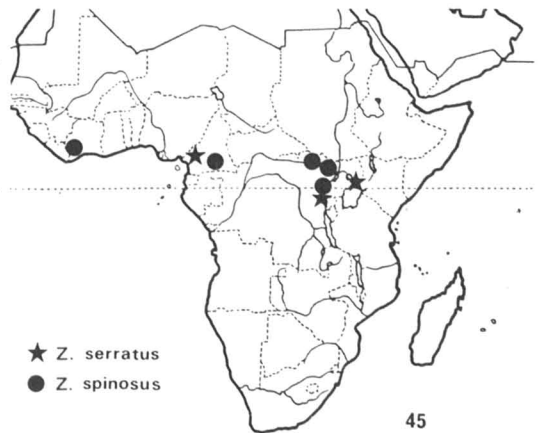
*Z. serratus* semble être une espèce plus montagnarde, préférant une altitude autour de 1500 m, tandis que *Z. spinosus* dépasse rarement les 1000 m pour atteindre exceptionnellement un maximum de 1500 m et se cantonnant surtout à moins de 500 m.

#### PHYLOGÉNIE

Bien que la révision du genre *Zaprionus* n'ait pas encore été faite et que de nombreuses espèces soient encore inédites, une analyse cladistique concernant surtout l'ensemble des espèces à F1 armé a été entreprise afin de suggérer une hypothèse de phylogénie (fig. 47 et 48). Les chiffres du texte et du cladogramme renvoient à la liste des caractères analysés, présentée au tableau II.

Le genre *Zaprionus* présente deux apomorphies qui indiquent sa monophylie (2, 3), son groupe-frère étant le genre *Phorticella* (4). Il a été divisé en deux sous-genres (Okada & Carson, 1983): le sous-genre *Aprionus* qui est caractérisé par deux synapomorphies (5, 6) et le sous-genre *Zaprionus* par une seule (7). Le sous-genre *Aprionus* n'est pas considéré dans la présente publication.

Un ensemble d'espèces autour de *Z. inermis* ne possède aucune autapomorphie dans l'état actuel de cette étude. Il possède trois plésiomor-



45

Figures 44-45. Répartition géographique des couples d'espèces: 44 (à gauche), *Zaprionus* (*Zaprionus*) *armatus* Collart-Z. (*Z.*) *enoplomerus* n. sp.; 45 (à droite), *Z.* (*Z.*) *spinosus* Collart-Z. (*Z.*) *serratus* n. sp.

TABLEAU II  
Liste des caractères analysés

<i>État apomorphe</i>	<i>État plésiomorphe</i>
1. Bandes blanches sur la tête et le notum	Pas de bandes blanches sur la tête et le notum
2. Orbitale réclinée antérieure (or2) longue	Or2 petite
3. Orbitale réclinée postérieure (or3) au milieu entre or1 et la verticale interne	Or3 plus près de or1 que de la verticale interne
4. Mâle: épandrium tronqué	Épandrium avec doigt de gant
5. Présence d'une bande blanche médiane sur le scutum	Absence de bande médiane sur le scutum
6. Mâle: quatre soies paramédianes sur le novasternum	Deux soies paramédianes sur le novasternum
7. F1 armé	F1 inerme
8. F1 avec un tubercule accompagné d'un processus et portant une longue soie	F1 sans tubercule accompagné d'un processus
9. F1 avec rangée de petites épines associées chacune à une longue soie	F1 sans rangée d'épines accompagnées de longues soies
10. F1 avec rangée simple d'épines	F1 sans rangée simple d'épines
11. Ailes bordées de noir le long du bord costal	Ailes uniformément plus ou moins brunâtres
12. Mâle: pas de chétules sur le doigt de gant	Présence de chétules sur le doigt de gant
13. F1 avec deux très fortes épines	F1 avec rangée de 4 à 7 épines plus courtes et moins fortes
14. Palpes développés	Palpes de taille habituelle
15. Bandes blanches sur notum plus ou moins bordées de noir	Bandes blanches du notum non bordées de noir
16. F1 avec rangée d'épines, la proximale transformée en aiguillon	F1 avec rangée d'épines sans aiguillon
17. Mâle: distiphallus avec collerette	Distiphallus sans collerette
18. Femelle: spermathèque à apex ridé	Spermathèque lisse
19. F1 avec épines bien différenciées accompagnées de courtes soies	F1 avec épines à peine différenciées accompagnées de longues soies
20. Taches brunes à la base des soies tergaes	Pas de taches brunes à la base des soies tergaes
21. Femelle: ovipositeur garni de dents apicales et de soies	Ovipositeur portant uniquement des soies
22. Femelle: spermathèque oblongue (allongée)	Spermathèque sphérique (globuleuse)
23. Mâle: apex du distiphallus large	Apex du distiphallus étroit
24. Femelle: ovipositeur garni exclusivement de dents	Ovipositeur portant des dents et des soies
25. Mâle: doigt de gant étroit	Doigt de gant large
26. Sternopleurale intermédiaire réduite à un chétule	Sternopleurale intermédiaire normale
27. Mâle: bord dorsal du distiphallus avec des dents	Bord dorsal du distiphallus sans ornementation
28. Mâle: cerques étroits, sans chétules	Cerques larges avec chétules
29. F1 avec une touffe de soies basale	F1 sans touffe de soies basale

phies qui ne permettent pas de le rattacher à un des sous-genres définis ou bien d'en créer un nouveau; son cas n'est pas étudié dans le présent travail.

L'ornementation des F1 peut être classée selon trois types: (a) rangée simple de 2 à 7 épines d'un développement inégal selon les espèces (10); (b) rangée de 4 à 6 petites épines associées chacune à une longue soie partageant le même point

d'insertion (parfois, à l'intérieur même de chacune des espèces, l'ensemble épine-soie peut être porté par un tubercule) (9); (c) un seul tubercule bien développé accompagné à sa base d'un petit processus plat et dénudé, et portant apicalement une longue soie (8).

Chacun de ces types constitue une apomorphie qui permet d'établir trois groupes monophylétiques. Les connaissances actuelles ne permettent

pas d'étudier plus en détail les groupes caractérisés par les types b et c, ni d'élucider les relations de parenté entre les trois groupes. Par contre, la révision des espèces du groupe du type a, entreprise dans ce travail, permet une étude complète de toutes les espèces du clade 1.

Dans le clade 1, *Z. fumipennis* et *Z. vrydaghi* se tiennent à part du fait que leurs ailes sont nettement bordées de noir le long du bord costal (état apomorphe) (11), alors que les ailes sont uniformément plus ou moins brunâtres chez les autres espèces du clade, *Z. montanus*, *Z. campestris*, *Z. spinosus*, *Z. serratus*, *Z. armatus* et *Z. enoplomerus*; l'état apomorphe du caractère «absence de chétules sur le doigt du gant» (12) atteste la monophylie de ce groupe.

Au sein de ce groupe, *Z. montanus* et *Z. campestris* se distinguent par un caractère unique chez les *Zaprionus*, la réduction à deux du nombre des épines du F1, compensée par leur fort développement (13). Cet état de caractère est certainement apomorphe. À ce caractère s'ajoute l'allongement des palpes qui constitue une forte

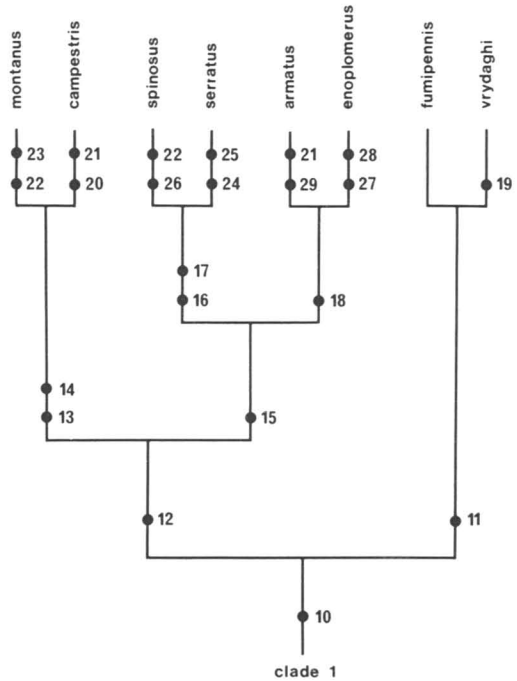


Figure 48. Relations phylogénétiques entre les espèces du clade 1.

synapomorphie (14). Les quatre espèces restantes possèdent une synapomorphie vraie (15) et forment un groupe monophylétique dont le couple *montanus-campestris* est le groupe-frère.

*Z. spinosus* et *Z. serratus* semblent constituer un couple d'espèces étroitement apparentées qui possèdent l'état apomorphe de deux caractères, l'un concernant l'ornementation des F1 (16), l'autre la structure du distiphallus (17).

Le couple *armatus-enoplomerus* se caractérise par la structure de la spermathèque ridée à l'apex (18). Il constitue le groupe-frère du couple précédent.

Cette analyse cladistique basée sur 29 caractères permet, d'une part, une première esquisse de la phylogénie du genre *Zaprionus* et, d'autre part, un approfondissement des relations entre les espèces «à fémurs antérieurs armés» étudiées dans le présent travail.

**Remerciements**

Ce travail a pu être réalisé grâce à la collaboration des responsables de différents Musées: Dr E. de Coninck (Tervuren), Dr P. Grootaert (Bruxelles) et Dr B. Stuckenberg (Pietraritzburg) qui ont bien voulu me communiquer les types et le matériel non déterminé qu'ils possédaient; je les remercie très vivement. Le

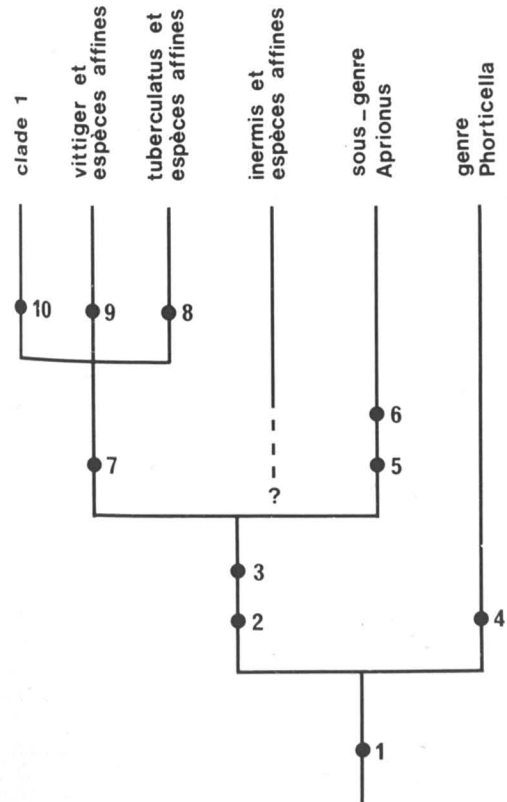


Figure 47. Hypothèse de phylogénie des relations entre les grands groupes d'espèces composant le genre *Zaprionus* et le genre *Phorticella*.



Dr L. Tsacas m'a fait profiter de sa grande expérience sur les drosophiles africaines tout au long de ce travail et m'a encouragée à le réaliser, et le Dr L. Matile du Muséum de Paris m'a prodigué de précieux conseils pour l'analyse cladistique. Je les remercie tout particulièrement. Je remercie également les deux lecteurs anonymes qui, par leurs critiques, ont contribué à améliorer cet article.

### Références

- BERNARDI, G., 1966. Aréotypes et chorologie de l'Ouest africain principalement d'après les Pieridae (Insect. Lépid.). — *J. W. Afr. Sci. Ass.*, 11 : 49-67.
- CHASSAGNARD, M. T. & L. TSACAS, 1987. Une nouvelle espèce malgache de *Zaprionus* s. str., à fémurs antérieurs inermes (Diptera; Drosophilidae). — *Revue fr. Ent.*, N.S., 9 : 138-142.
- COLLART, A., 1937. Les *Zaprionus* du Congo Belge (Diptera: Drosophilidae). — *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, 13 : 1-15.
- COQUILLET, D. W., 1902. New Diptera from Southern Africa. — *Proc. U.S. natn. Mus.*, 24 : 27-32.
- LECORDIER, Ch., 1988. Le genre *Hyarpalus* Alluaud en Afrique (Coleoptera: Carabidae, Harpalinae). — *Annls Soc. ent. Fr.*, N.S., 24 : 1-38.
- OKADA, T. & H. L. CARSON, 1983. The Genera *Phorticella* Duda and *Zaprionus* Coquillett (Diptera, Drosophilidae) of the Oriental Region and New Guinea. — *Kontyû*, 51 : 539-553.
- TSACAS, L., 1980a. Les espèces montagnardes afrotropicales de Drosophilidae (Diptera). 1 : Le groupe *Drosophila dentissima*. — *Annls Soc. ent. Fr.*, N.S., 16 : 517-540.
- TSACAS, L., 1980b. L'identité de *Zaprionus vittiger* Coquillett et révision des espèces afrotropicales affines (Dipt. Drosophilidae). — *Bull. Soc. ent. Fr.*, 85 : 141-154.
- TSACAS, L., 1980c. Family Drosophilidae. — Pages 673-685 in R. W. Crosskey (ed.). *Catalogue of the Diptera of the afrotropical region*. British Museum (Natural History), Londres.
- TSACAS, L., 1985. *Zaprionus indianus* Gupta, 1970, nouveau nom pour le plus commun des *Zaprionus* africains (Diptera, Drosophilidae). — *Annls Soc. ent. Fr.*, N.S., 21 : 343-344.
- TSACAS, L. & J. DAVID, 1983. L'homme et la dispersion des Drosophilides. — *C.r. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.*, 59 : 423-432.
- WHEELER, M. R., 1981. The Drosophilidae: A taxonomic overview. — Pages 1-97 in M. Ashburner, H. L. Carson & J. N. Thompson Jr. (ed.). *The genetics and biology of Drosophila*, vol. 3a. Academic Press, London & New York, 429 p.

# GLANDES MANDIBULAIRES, SPERMATOPHORE, FÈCES ET VITELLOGENÈSE CHEZ *BLABERUS CRANIIFER* BURM. (DICTYOPTERA: BLABERIDAE): ÉTUDE IMMUNOCYTOCHIMIQUE CHEZ DES FEMELLES DÉCAPITÉES

F. GOUDEY-PERRIÈRE<sup>1</sup>, C. PERRIÈRE<sup>1</sup>, P. BROUSSE-GAURY<sup>2</sup>  
et F. PÉTEK<sup>3</sup>

Centre d'Études pharmaceutiques, Université Paris-Sud,  
F. 92290 Châtenay-Malabry, France

## Résumé

La décapitation pratiquée à la mue imaginale des femelles de la blatte ovovivipare (*Blaberus craniifer* Burm.) empêche l'apparition d'enclaves protéiques dans l'ovocyte basal. Après application topique d'extraits acétoniques de glandes mandibulaires, de spermatophores ou de fèces sur les tergites abdominaux de ces femelles, des protéines reconnues par les anticorps dirigés contre les protéines de l'œuf, ou leurs fractions majeures, sont détectées dans l'oöplasma périphérique. L'état ovocytaire correspond à celui d'une femelle en début de vitellogenèse. Au niveau de la vitellogenèse, les résultats démontrent les propriétés inductrices de substances liées aux relations inter-individuelles, sexuelles ou non. Dans le cas de ces insectes sub-sociaux, les données présentées suggèrent une régulation de la physiologie ovarienne par des stimuli chimiques émanant de congénères.

## Abstract

In newly emerged females of the ovoviparous cockroach *Blaberus craniifer* Burm., yolk deposition in the basal oocytes is prevented by decapitation. After topical application of acetic extracts of mandibular glands, spermatophores or faeces, immunocytochemical analysis revealed, in peripheric ooplasm, sites capable of binding antibodies raised against egg proteins. By their aspect, these oocytes looked like basal oocytes of fed females at the onset of vitellogenesis. It is suggested that ovarian physiology is regulated by chemical stimuli linked to inter-individual relations.

## Introduction

La blatte ovovivipare, *Blaberus craniifer* Burm. mène, dans son milieu naturel, une vie sub-sociale, en groupes de densité variable (Gautier, 1976). Cette tendance au grégarisme a été étudiée au laboratoire (Foua-Bi, 1965; Brossut, 1970; Brossut *et al.*, 1974; Gautier, 1976). Le stimulus chimique mis en cause dans l'attraction réciproque provient des glandes mandibulaires (Brossut, 1970). Les principaux constituants volatils, comportementalement actifs, sont identifiés: il s'agit de l'undécane et du tétradécane, le mélange 1/1 reproduisant les effets de la sécrétion phéromonale des glandes mandibulaires (Brossut *et al.*, 1974). Les répercussions de cette inter-attraction sont reconnues chez les juvéniles, au niveau des tropismes (Foua-Bi, 1965) et de la chronologie du développement post-embryonnaire (Lefevre, 1969). La phéromone grégaire, à l'origine de la formation tem-

poraire des groupes (Brossut, 1970; Gautier, 1976), peut favoriser le rapprochement des partenaires sexuels (Brossut *et al.*, 1974) et contribuer sporadiquement à modifier l'environnement, notamment par l'accumulation d'excréments divers dont les fèces.

Chez *B. craniifer*, dans le cadre d'une telle cohabitation, notre étude s'est focalisée sur les influences possibles de constituants chimiques émanant des congénères sur la physiologie ovarienne. Chez des femelles dont la vitellogenèse est empêchée par décapitation à la mue imaginale, divers extraits acétoniques induisent, en périphérie de l'ovocyte basal, l'apparition d'enclaves protéiques décelées par le bleu de bromophénol en solution mercurique. Il s'agit d'extraits de spermatophores ayant séjourné quelques heures dans la bourse copulatrice de femelles (Brousse-Gaury & Goudey-Perrière, 1983), de glandes mandibulaires de mâles (Goudey-Perrière & Brousse-Gaury, 1984), ou de fèces provenant de femelles (Brousse-Gaury *et al.*, 1986). Dans ce dernier cas, la mise en œuvre de techniques immunocytochi-

<sup>1</sup> Laboratoire de biologie animale appliquée.

<sup>2</sup> Centre de biologie de l'insecte.

<sup>3</sup> C.N.R.S., Laboratoire de biochimie.

miques a permis d'assurer la présence de sites antigéniques reconnus par les anticorps dirigés contre les protéines de l'œuf. Il reste à préciser s'il s'agit de protéines vitellines. C'est l'objet de ce travail, élargi aux trois types d'extraits.

### Matériel et méthodes

*B. craniifer* est une blatte troglophile dans le milieu naturel, «recensée en Amérique Centrale et du Sud, au Mexique, dans le sud de la Floride et dans les Antilles» (Gautier, 1974). La souche utilisée, maintenue au Laboratoire depuis plus de 15 ans selon les méthodes décrites par Goudey-Perrière & Brousse-Gaury (1982), provient des élevages de Gif-sur-Yvette (France).

Des femelles décapitées à l'émergence imaginale sont retenues pour l'expérimentation. La section, faite au ras du prothorax, supprime le complexe neuro-endocrinien céphalique, mais aussi la portion cervicale des glandes prothoraciques. Les individus sont isolés. À divers moments après l'intervention, chaque femelle reçoit une seule application topique de 40  $\mu$ l de solution acétonique d'extraits correspondants à 0,9 glande mandibulaire de mâle, à 0,16 spermatophore ou à 20 mg de fèces de femelles. Les témoins reçoivent 40  $\mu$ l d'acétone. Quelques individus sont sacrifiés chaque jour, entre 1 et 10 jours de vie imaginale. L'utilisation du bleu de bromophénol en solution mercurique permet de sélectionner les femelles chez lesquelles les traitements ont conduit à la formation d'enclaves protéiques dans l'ooplasme périphérique; leur deuxième ovaire, fixé dans le Bouin aqueux est inclus sous vide dans le paraplast et débité en coupes de 5  $\mu$ m d'épaisseur séchées à une température inférieure à 35°C. À des fins comparatives, les ovaires de femelles isolées à la mue imaginale et nourries servent à contrôler le début de la vitellogenèse et subissent les mêmes analyses immunocytochimiques.

Les oothèques sont prélevées avant leur rétraction dans la poche incubatrice. Elles sont broyées (Ultraturax) dans du NaCl 0,5 M (1 mg d'oothèque par 100  $\mu$ l), puis soniquées (Sonifier, Cell Disruptor, B-15 Branson) à 4°C. La solution est centrifugée à 20 000 RPM pendant 20 min à 4°C (centrifugeuse Sorval Superspeed RC-2B); les lipides surnageants sont éliminés par filtration.

Le dosage des protéines est effectué selon la méthode de Sedmak & Grossberg (1977), dérivée de celle de Bradford (1976): le broyat contient de 1,10 à 1,18 mg de protéines par ml de solution. Après concentration dans le glycérol (environ 10 fois), une partie du broyat (soit environ 14 mg de protéines) est réservée pour immuniser des lapins. L'autre est soumise à une électrophorèse préparative en vue de purifier et d'isoler les frac-

tions protéiques majeures (Goudey-Perrière, 1987), selon la méthode des gradients discontinus préconisée par Doly & Péték (1977). L'électrophorèse s'effectue en présence de S.D.S., en milieu non dénaturant (Laemmli, 1970). Après migration, les gels sont découpés, et les fractions éluées (Doly & Péték, 1977). Dans tous les essais de purification, les fractions II et III ont été obtenues en mélange, malgré l'écart des deux bandes. Chaque fraction est ensuite soumise à une électrophorèse en milieu dénaturant (Weber & Osborn, 1969). La comparaison de la migration des substances de référence [la phosphorylase B (P.M.: 94 000), la sérum albumine bovine (P.M.: 68 000), l'ovalbumine (P.M.: 45 000) et la chymotrypsine (P.M.: 23 000)] permet de calculer les poids moléculaires des fractions: fraction I (P.M.: 106 000), II et III (P.M.: 91 000) et IV (P.M.: 55 000).

Le broyat d'oothèques et les fractions purifiées concentrées dans le glycérol, sont utilisés pour immuniser des lapins, selon le protocole décrit par Brousse-Gaury *et al.* (1986). Seuls les anticorps contenus dans l'immun-sérum préparé à partir du broyat d'oothèques sont purifiés sur colonne CN-BR-activated Sepharose-4B (Pharmacia).

Les détections immunocytochimiques font appel à la méthode d'Avrameas & Ternynck (1971): sérum de chèvre (U.C.B.), 1/20 dans le tampon, 1 h à 25-26°C; sérum de porc anti-lapin I.G.G./H.R.P. (Sebia, lot 070), 1/20 dans le tampon, 1 h à 25-26°C; immun-sérums à des dilutions variant de 1/100 à 1/200. La spécificité de la méthode a été contrôlée par incubation de coupes dans les sérums non immuns correspondants, ou dans le tampon. Les résultats obtenus sont valables dans la limite de fiabilité de la technique immunocytochimique (Goudey-Perrière, 1987). La spécificité des anticorps est vérifiée chez des témoins: les sites antigéniques sont recherchés chez des femelles en début de vitellogenèse (30 à 48 heures) (témoins positifs), et des femelles décapitées à la mue, traitées par l'acétone (témoins négatifs).

### Résultats

Dans tous les ovocytes présentant des enclaves protéiques, des sites antigéniques capables de se lier aux divers anticorps ont été décelés en périphérie de l'ovocyte basal. Ces liaisons ne sont pas révélées dans les ovocytes incubés dans les sérums non immuns (fig. 1F et 4B) ou le tampon, et n'apparaissent pas chez les femelles décapitées, traitées par l'acétone (fig. 4A). En ce sens, les données immunocytochimiques montrent la convergence d'effet des différents extraits. Les images obtenues ressemblent à celles des ovocytes témoins prélevés sur des femelles nourries de 30 à 48 heures (fig. 4C à 4F).

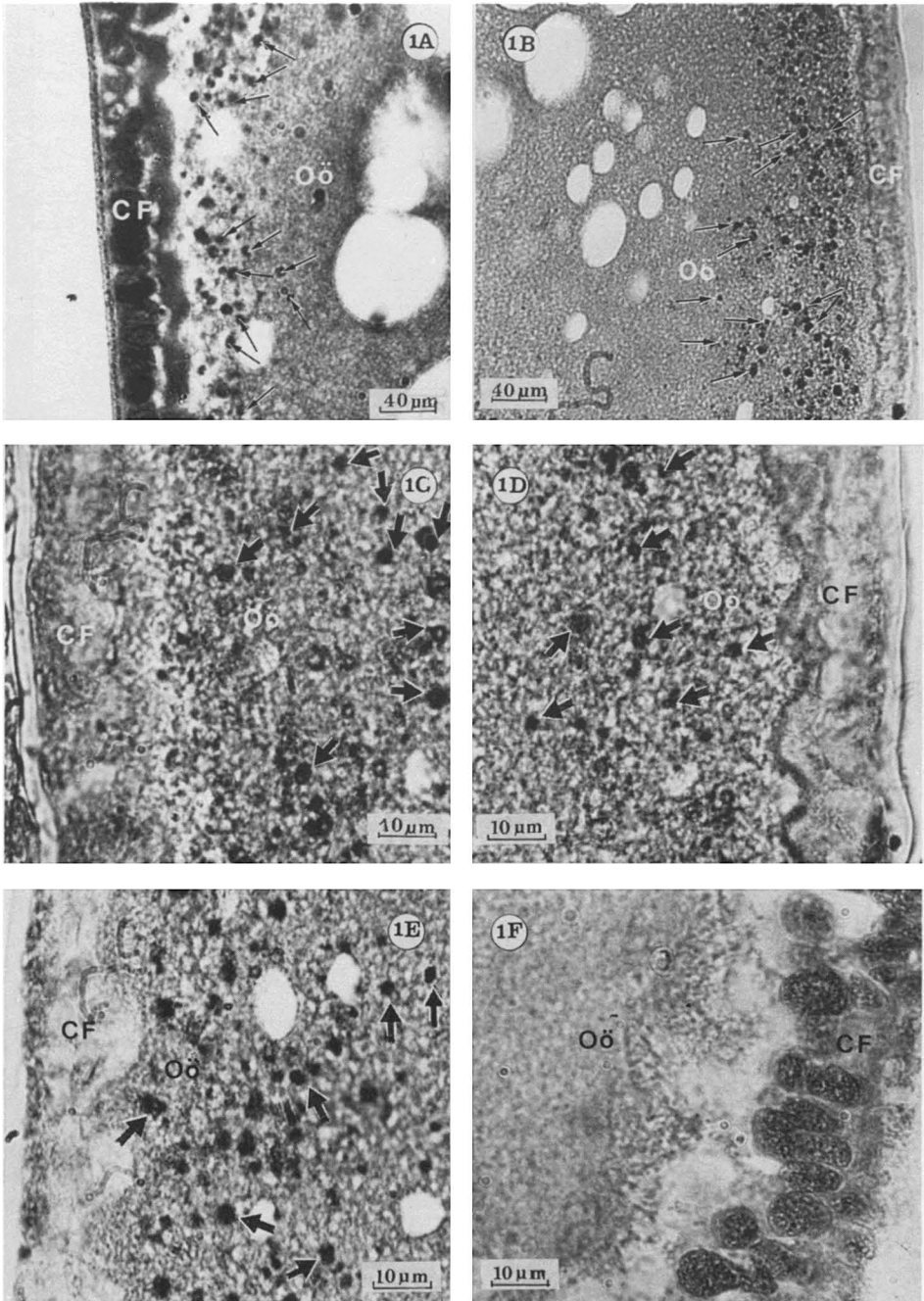


Figure 1. Ovocytes basaux après application d'un extrait de glande mandibulaire (équivalent à 0,9 glande par femelle); décapitation et traitement à la mue imaginale, sacrifice à 4 jours. (1A) Coupes colorées au bleu de bromophénol; (1B) coupes incubées en présence d'anticorps purifiés dirigés contre les protéines du broyat d'oöthèques (= protéines totales de l'œuf); (1C-1E) coupes incubées dans les sérums contenant les anticorps dirigés contre les fractions I (1C), II — III (1D) et IV (1E); (1F) coupes incubées dans un sérum pré-immun. Les flèches indiquent quelques sites antigéniques reconnus par les anticorps. CF, cellules folliculeuses; Oo, oöplasme.

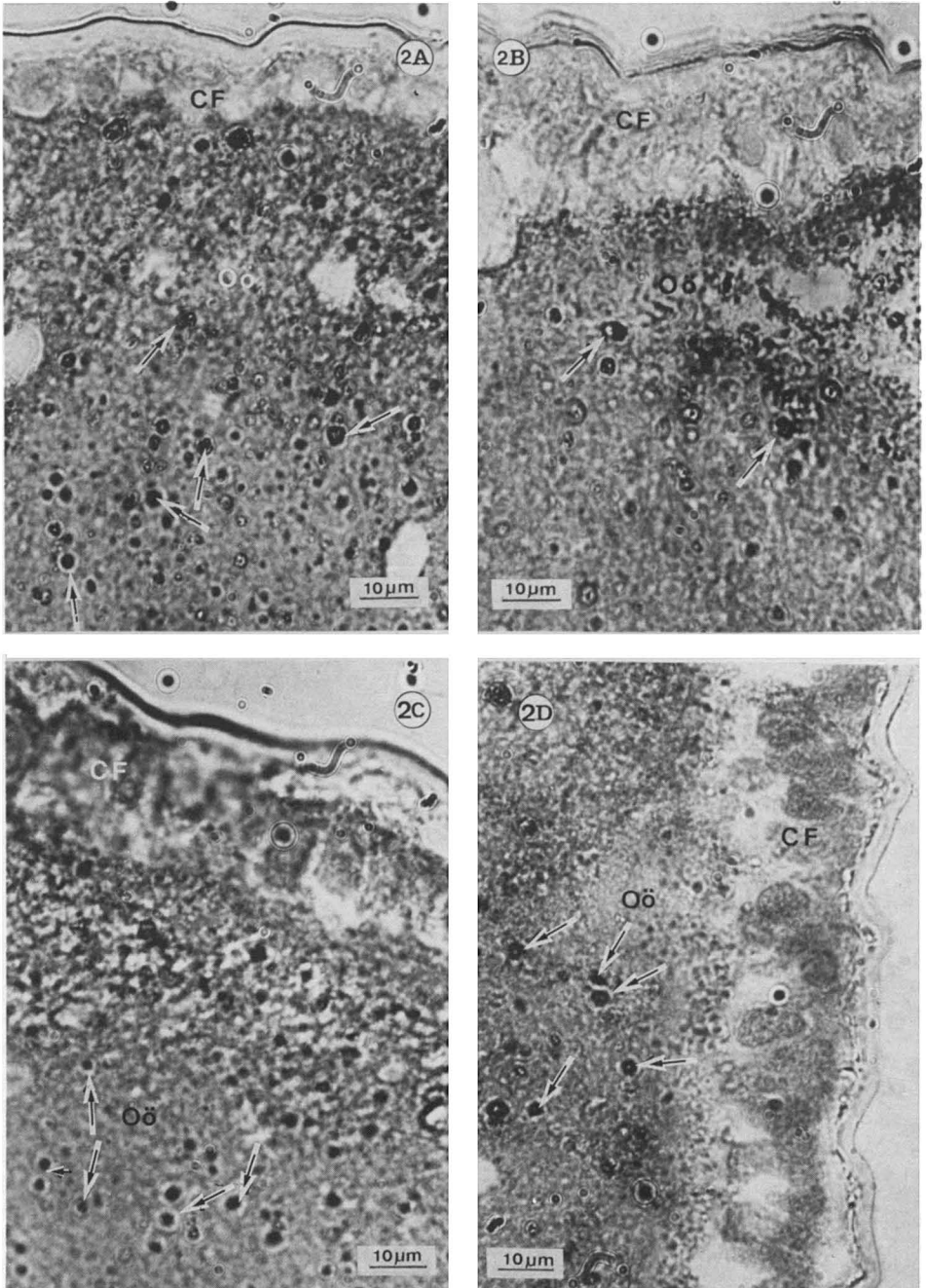


Figure 2. Ovocyte basal après application d'un extrait de spermatophore (équivalent à 0,16 spermatophore par femelle); décapitation à la mue imaginale, traitement à 10 jours, sacrifice à 14 jours. (2A) Coupes incubées en présence d'anticorps purifiés dirigés contre les protéines totales de l'œuf; (2B-2D) coupes incubées dans les immun-sérums contenant les anticorps dirigés contre les fractions I (2B), II — III (2C) et IV (2D). Les flèches indiquent quelques sites antigéniques reconnus par les anticorps. CF, cellules folliculeuses; Oö, oöplasma.

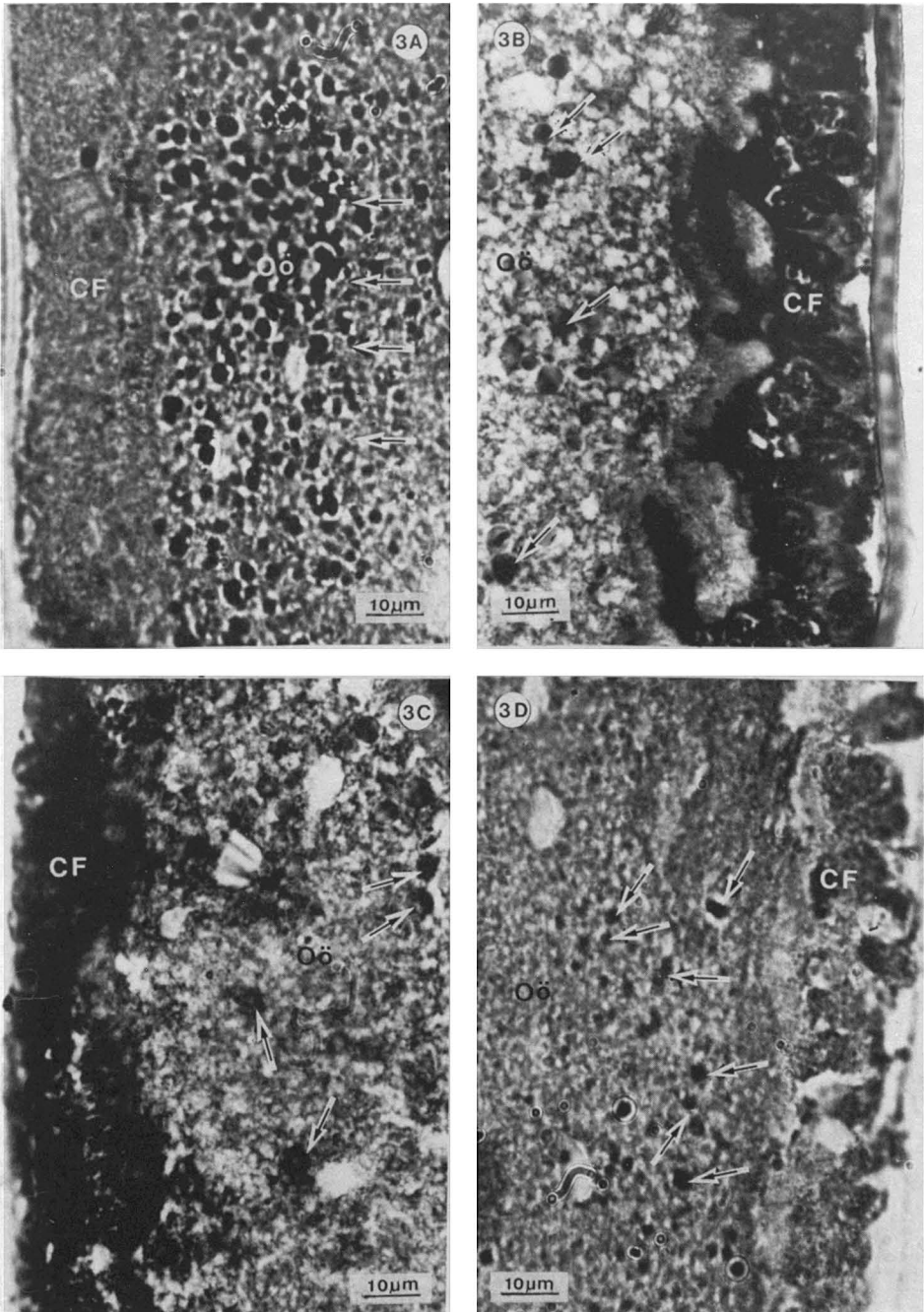


Figure 3. Ovocyte basal après application d'un extrait de fèces de femelles isolées et nourries âgées de 5 jours (équivalent à 20 mg de fèces par femelle); décapitation à la mue imaginale, traitement à 1 jour, sacrifice à 6 jours. (3A) Coupes incubées en présence d'anticorps purifiés dirigés contre les protéines totales de l'œuf; (3B-D) coupes incubées dans les immun-sérums contenant les anticorps dirigés contre les fractions I (3B), II — III (3C) et IV (3D). En figures 3B et 3C, la coloration nucléaire à l'hématoxyline de Harris a été effectuée. Les flèches indiquent quelques sites antigéniques reconnus par les anticorps. CF, cellules folliculeuses; Oö, oöplasma.



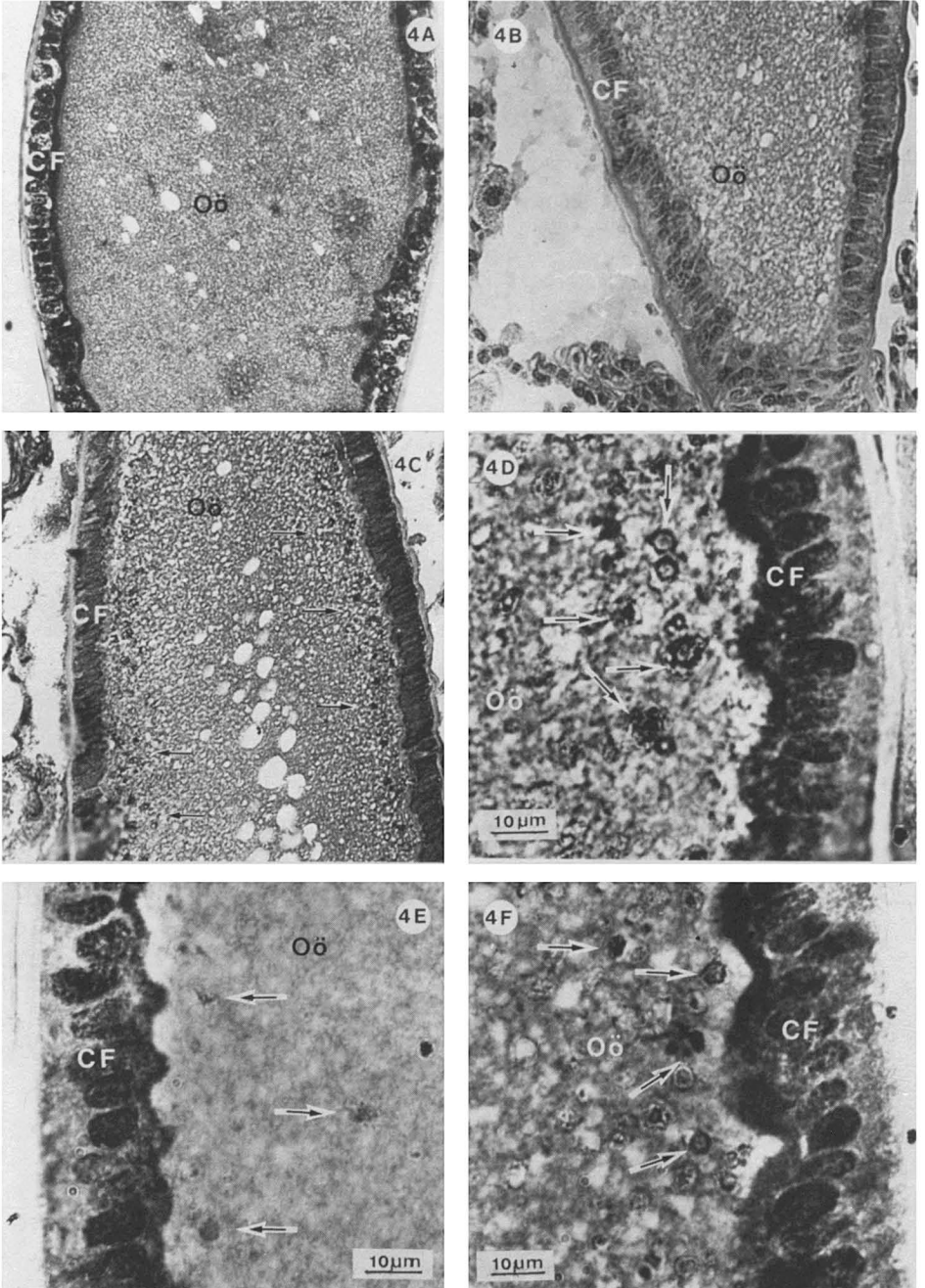


Figure 4. Ovocytes basaux de femelles utilisées comme témoins. (4A) Femelle décapitée et traitée par 40  $\mu$ l d'acétone à la mue imaginale, sacrifiée à 5 jours; coupe incubée en présence des anticorps purifiés dirigés contre les protéines totales de l'œuf. (4B-4F) Femelle isolée et nourrie, âgée de 30 heures; (4B) coupes incubées dans un sérum pré-immun; (4C) coupes incubées en présence des anticorps purifiés dirigés contre les protéines totales de l'œuf; (4D-4F) coupes incubées dans les immun-sérums contenant les anticorps dirigés contre les fractions I (4D), II — III (4E) et IV (4F). Toutes les coupes sont colorées à l'hématoxyline de Harris. Les flèches indiquent quelques sites antigéniques reconnus par les anticorps. CF, cellules folliculeuses; Oö, oöplasm.

Cependant, l'intensité des réactions varie selon l'extrait administré. Ainsi, ce sont les extraits de glandes mandibulaires (fig. 1) qui induisent les réactions les plus intenses, et ceux des fèces qui donnent les images les moins nettes (fig. 3).

Par ailleurs, pour un traitement donné et pour des coupes voisines, l'intensité de la réponse dépend des anticorps utilisés: l'application d'extraits de glandes mandibulaires (fig. 1) semble essentiellement suivie de l'apparition de sites antigéniques reconnus par les anticorps dirigés contre les fractions I et IV (fig. 1C et 1E); dans les expérimentations qui utilisent les extraits de spermatophores (fig. 2), les sites correspondants aux fractions II et III sont les plus abondants (fig. 2C); chez les femelles traitées par les extraits de fèces (fig. 3), les sites reconnus par les anticorps dirigés contre la fraction I (fig. 3B) sont relativement moins nombreux que ceux obtenus à partir de la fraction IV (fig. 3D), mais forment des enclaves plus larges.

## Discussion

### RÉPONSE UNITAIRE AUX TRAITEMENTS, DES OVOCYTES BASAUX DES FEMELLES DÉCAPITÉES

Sur les données strictement qualitatives de l'immunocytochimie, il est frappant de constater la conformité de la réponse ovocytaire aux trois extraits utilisés par voie topique: des protéines reconnues par les anticorps dirigés contre les protéines totales de l'œuf (= broyat d'oothèques), ou les fractions protéiques majeures, sont détectées dans l'oöplasma périphérique. Ces images, comparées à celles obtenues dans les ovaires des témoins, permettent de conclure à l'induction d'une vitellogenèse protidique.

### JUSTIFICATION DES CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

Chez *B. craniifer*, le rôle de produits biologiques utilisés à des doses biologiques dans l'induction de la vitellogenèse a été démontré chez des femelles décapitées. Il va de soi que, dans son biotope, l'insecte peut en enregistrer les effets. Ceux-ci sont difficiles à cerner, par voie expérimentale, chez des femelles conservant leur complexe neuro-endocrinien céphalique; en effet, ni l'isolement, ni la virginité forcée, ni le jeûne ne suffisent à empêcher la vitellogenèse (Brousse-Gaury, 1972; Brousse-Gaury & Cassier, 1975; Brousse-Gaury & Goudey-Perrière, 1980; Goudey-Perrière, 1987). Cela justifie le protocole d'analyse retenu ici en dépit des perturbations neuro-endocriniennes associées à la décapitation.

### PRINCIPES ACTIFS DES EXTRAITS

Les principes actifs des trois types d'extraits ne sont pas actuellement identifiés. Il a été montré que

le tétradécane, qui participe à la constitution de la phéromone grégaire produite par les glandes mandibulaires, induit la vitellogenèse, mais à des doses non physiologiques (Goudey-Perrière & Brousse-Gaury, 1984). Le rôle des autres constituants n'est de ce fait pas à écarter, le caproate d'éthyle ayant assuré une réponse positive dans 11 essais réalisés (Brousse-Gaury & Goudey-Perrière, non publié). Par ailleurs, au niveau des glandes mandibulaires de *B. craniifer*, l'éventuelle présence d'hormones juvéniles, signalées dans les glandes labiales et thoraciques des ouvrières d'*Apis mellifica* (L.) (Fournier *et al.*, 1983), reste à vérifier.

Cette recherche a été faite au niveau des spermatophores et des fèces, après purification des extraits par chromatographie en phase liquide à haute performance. Dans le premier cas, la substance active n'est pas l'hormone juvénile bien qu'elle soit reconnue par les anticorps dirigés contre la JH III (Baehr *et al.*, 1983). Parmi les substances qui présentent des réactions immunologiques croisées avec l'hormone juvénile, une prostaglandine est un candidat possible (Baehr, comm. pers.). Les recherches se poursuivent dans cette voie. Dans les extraits de fèces, l'hormone juvénile n'a pas été décelée par immunoréaction (non publié). Cependant, les excréments émis par des femelles âgées de plus de 48 heures (qui sécrètent la phéromone grégaire: Brossut *et al.*, 1974), sont les plus efficaces dans l'induction de la vitellogenèse chez des femelles décapitées (Brousse-Gaury *et al.*, 1986). De ce fait, la présence de la phéromone grégaire ne doit pas être exclue a priori.

### POINTS D'IMPACT POSSIBLES DES SUBSTANCES ACTIVES ET VOIES PHYSIOLOGIQUES MISES EN CAUSE

L'absence de la tête restreint les lieux d'impact des trois extraits. Mais l'acétone utilisée dans les applications engendre la dissolution des cires cuticulaires et l'étalement simultané des substances à la surface du tégument (Lewis, 1962; Brousse-Gaury & Goudey-Perrière, 1984). De ce fait, au niveau du tégument de femelles décapitées, les produits peuvent agir en divers lieux, et notamment au niveau d'organes sensoriels. Par exemple, les extraits de glandes mandibulaires sont potentiellement aptes à stimuler les sensilles répondant au tétradécane situées en dehors de l'antenne (Lambin, 1974); les extraits de spermatophores peuvent atteindre les récepteurs privilégiés de la bourse copulatrice (Brousse-Gaury, 1974) et les extraits de fèces peuvent s'étaler jusqu'en des sites (tarses, par exemple) susceptibles d'être contaminés normalement dans les populations.

Dans ces conditions, il est plausible d'interpréter les effets des extraits, à partir de sensilles ou du



tégument banal, en liaison avec leurs potentialités spécifiques de pénétration. En conséquence, les produits peuvent agir par voie sensorielle ou par voie hémolympatique avec, dans ce dernier cas, leur transformation possible par les cellules épidermiques.

Le contrôle de la vitellogenèse protidique se pose ici, en l'absence des *corpore allata* qui, chez les blattes, tiennent sous leur dépendance le développement ovocytaire (Engelmann, 1970), et en l'absence d'hormone juvénile dans l'hémolymphe, après décapitation à la mue imaginale (Goudey-Perrière, 1987). Cependant, des cellules neuro-sécrétrices sont présentes dans la chaîne nerveuse ventrale (Geldiay, 1959); leurs sites de décharge, les organes péricorallaires (De Bessé, 1965), persistent, tout comme les aires neurohémales distales associées à des cellules neurosécrétrices périphériques (Chervin & Baudry-Partiaoglou, 1984).

Or, il est clair chez la blatte ovovivipare *Leucophaea maderae* (F.) que différentes hormones ont des effets spécifiques sur la synthèse des protéines hémolympatiques pendant la maturation des ovocytes (Scheurer, 1969). Il s'agit de l'hormone juvénile et de neurohormones cérébrales. Le rôle physiologique des cellules neurosécrétrices abdominales est pratiquement inconnu (Raabe, 1982).

Dans l'interprétation des données expérimentales, un premier élément à prendre en considération est la nature chimique des composants présents dans les extraits. Si, dans nos expériences, des protéines exogènes d'origine alimentaire ne peuvent être mises en cause dans l'élaboration du vitellus, la participation possible de protéines ou de peptides provenant des spermatophores et impliqués dans la stimulation de la vitellogenèse par l'accouplement (*Acanthoscelides obtectus* Say: Huignard, 1983; *Locusta migratoria migratorioides* R. & F.: Lange & Loughton, 1985) n'est pas à écarter. Par ailleurs, nous retiendrons que le tétradécane produit par les glandes mandibulaires a la propriété d'agir par voie sensorielle (Brossut *et al.*, 1974), et partant, par le biais de neurosécrétions (Brousse-Gaury, 1971).

Le rôle des neurosécrétions de la chaîne nerveuse ventrale de *B. craniifer* (Geldiay, 1959) ne saurait être sous-estimé, compte tenu de leurs fluctuations au cours du cycle ovarien (chez *L. maderae*: De Bessé, 1965). D'ailleurs, chez *B. craniifer*, la vitellogenèse est habituellement initiée, après la mue imaginale, en l'absence d'un pic d'hormone juvénile dans l'hémolymphe, que la blatte soit nourrie ou non (Goudey-Perrière, 1987). Cela plaide en faveur du rôle des neurosécrétions, cérébrales et autres.

Dans nos expérimentations, il est possible que des neurohormones abdominales contrôlent les synthèses protéiques comme le font des neurohormones cérébrales chez *L. maderae* (Scheurer, 1969; Wyss-Huber & Luscher, 1972) ou, comme elles, influencent le dépôt des protéines vitellogènes dans l'ovaire (chez *Blaberus discoidalis* Serville: Keeley et MacKercher, 1985). Le rôle des neurohormones abdominales de *B. craniifer* reste donc posé dans des conditions délicates d'analyse: les précurseurs vitellins ne sont pas, actuellement, identifiés dans l'hémolymphe, et les tissus impliqués dans leur synthèse ne sont pas reconnus comme ils le sont chez *L. maderae* (Wyss-Huber & Luscher, 1972) et *Nauphoeta cinerea* Olivier (Buhlmann, 1974); la décapitation peut stimuler, comme chez *L. maderae*, la libération de certaines fractions protidiques dans l'hémolymphe (Scheurer, 1969).

Au total, chez *B. craniifer*, les résultats présentés prouvent que la vitellogenèse est sous la dépendance de stimuli émanant de congénères, partenaires sexuels ou non.

## Références

- AVRAMEAS, S. & T. TERNYNCK, 1971. Peroxidase labelled antibody and Fab conjugates with enhanced intracellular penetration. — *Immunocytochemistry*, 2: 1175-1179.
- BAEHR, J. C., P. BROUSSE-GAURY & F. GOUDEY-PERRIÈRE, 1983. Essai de caractérisation d'un facteur vitellogène dans le spermatophore de *Blaberus fusca* Br. (Dictyoptère, Blaberidae). — *C. r. hebdomadaire Séanc. Acad. Sci., Paris, III*, 297: 511-514.
- BESSÉ, N. De, 1965. Neurosécrétion dans la chaîne nerveuse ventrale de deux blattes, *Leucophaea maderae* (F.) et *Periplaneta americana* (L.). — *Bull. Soc. zool. Fr.*, 92, 1: 73-86.
- BRADFORD, M. M., 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. — *Anal. Biochem.*, 72: 248-254.
- BROSSUT, R., 1970. L'interattraction chez *Blaberus craniifer* Burm. (Insecta, Dictyoptera): sécrétion d'une phéromone par les glandes mandibulaires. — *C. r. hebdomadaire Séanc. Acad. Sci., Paris, D*, 270: 714-716.
- BROSSUT, R., P. DUBOIS & J. RIGAUD, 1974. Le grégarisme chez *Blaberus craniifer*: isolement et identification de la phéromone. — *J. Insect Physiol.*, 20: 529-543.
- BROUSSE-GAURY, P., 1971. Influence de stimuli externes sur le comportement neuro-endocrinien de blattes. II. Histophysiologie des voies réflexes neuro-endocriniennes. — *Annls Sci. nat., Paris, Zool.*, 12<sup>e</sup> série, 13: 333-450.
- BROUSSE-GAURY, P., 1972. Influence de stimuli externes sur le comportement neuro-endocrinien de blattes. III. Stimuli externes et corrélations allatogonadotropes. — *Annls Sci. nat., Paris, Zool.*, 12<sup>e</sup> série, 14: 445-584.

- BROUSSE-GAURY, P., 1974. La bourse copulatrice de blattes ovovivipares, point d'impact de stimuli mécaniques et chimiques. — *Bull. Biol.*, 108: 3-30.
- BROUSSE-GAURY, P. & P. CASSIER, 1975. Contribution à l'étude de la dynamique des *corpora allata* chez *Blabera fusca*. Influence du jeûne, du groupement et du régime photopériodique. — *Bull. Biol.*, 109: 253-277.
- BROUSSE-GAURY, P. & F. GOUDEY-PERRIÈRE, 1980. Alimentation, farnésol et vitellogenèse chez la blatte ovovivipare *Blabera fusca* Br. (Dictyoptère, Blaberidae, Blaberinae). — *C.r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris, III*, 290: 723-726.
- BROUSSE-GAURY, P. & F. GOUDEY-PERRIÈRE, 1983. Spermatophore et vitellogenèse chez *Blabera fusca* Br. (Dictyoptère, Blaberidae). — *C.r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris, III*, 296: 659-664.
- BROUSSE-GAURY, P. & F. GOUDEY-PERRIÈRE, 1984. Influence du farnésol et des conditions d'application sur la consommation alimentaire des mâles *Blabera fusca* Br. (Dictyoptères, Blaberidae) au début de la vie imaginaire. — *Annals Sci. nat., Paris, Zool.*, 13<sup>e</sup> série, 6: 133-166.
- BROUSSE-GAURY, P., C. PERRIÈRE & F. GOUDEY-PERRIÈRE, 1986. Fèces et vitellogenèse chez *Blabera fusca* Br. (Dictyoptère, Blaberidae). — *C.r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris, III*, 302: 205-210.
- BUHLMANN, G., 1974. Vitellogenin in adulten weibchen der schabe *Nauphoeta cinerea*. Immunologische über herkunft und einbau. — *Revue suisse Zool.*, 81: 642-647.
- CHERVIN, D. & N. BAUDRY-PARTIAOGLU, 1984. Aires neurohémales distales associées à des cellules périphériques chez la blatte *Periplaneta americana*. — *C.r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris, III*, 299: 227-230.
- DOLY, J. & F. PETEK, 1977. Polyacrylamide gradient electrophoresis for protein purification on the milligram scale. — *J. chromatol.*, 137: 69-81.
- ENGELMANN, F., 1970. The physiology of insect reproduction. International series of monographs in pure and applied biology. Vol. 44 — Pergamon Press, Oxford, New York, 307 p.
- FOUA-BI, K., 1965. Biologie et comportement de *Blabera fusca* (Dictyoptera, Blaberidae). — Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Entomologie, Université de Toulouse, 98 p.
- FOURNIER, B., R. DARCHEN & B. DELAGE-DARCHEN, 1983. — Dosage des hormones juvéniles dans les glandes salivaires des ouvrières de l'abeille domestique (*Apis mellifica* L.). — *C. r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris, III*, 297: 343-346.
- GAUTIER, J. Y., 1974. Processus de différenciation de l'organisation sociale chez quelques espèces de blattes du genre *Blaberus*: aspects écologiques et éthologiques. — Thèse ès sciences, Université de Rennes, 287 p.
- GAUTIER, J. Y., 1976. Contribution à l'étude du phénomène d'ordre de dominance chez les blattes. I. Affrontement par paires de *Blaberus craniifer* mâles. — *Biol. Behav.*, 1: 353-365.
- GELDIAY, S., 1959. Neurosecretory cells in ganglia of the roach *Blaberus craniifer*. — *Biol. Bull.*, 117: 267-274.
- GOUDEY-PERRIÈRE, F., 1987. Socialité, sexualité et reproduction chez la blatte *Blabera craniifer* (Dictyoptère, Blaberidae, Blaberinae). — Thèse de Doctorat ès Sciences, Université Paris VI, 358 p.
- GOUDEY-PERRIÈRE, F. & P. BROUSSE-GAURY, 1982. Substances mimétiques de l'hormone juvénile et vitellogenèse chez la blatte ovovivipare *Blabera fusca* Br. (Dictyoptère, Blaberidae, Blaberinae). — *C. r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris, III*, 294: 433-438.
- GOUDEY-PERRIÈRE, F. & P. BROUSSE-GAURY, 1984. Phéromone grégaire de *Blabera fusca* et vitellogenèse. — *C. r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris, III*, 299: 463-468.
- HUIGNARD, J., 1983. Transfer and fate of male secretions deposited in the spermatophore of females of *Acanthoscelides obtectus* Say (Coleoptera Bruchidae). — *J. Insect Physiol.*, 29: 55-63.
- KEELEY, L. L. & S. R. MACKERCHER, 1985. Endocrine regulations of ovarian maturation in the cockroach *Blaberus discoidalis*. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 80A, 1: 115-121.
- LAEMMLI, U. K., 1970. Cleavage of structure proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. — *Nature*, 227: 680-685.
- LAMBIN, M., 1974. Étude électrophysiologique de la réception de la phéromone grégaire au niveau des antennes chez *Blaberus craniifer* (Insecte, Dictyoptère). — *C. r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris, III*, 278: 1597-1600.
- LANGE, A. B. & B. G. LOUGHTON, 1985. An oviposition-stimulating factor in the male accessory reproductive gland of the locust, *Locusta migratoria*. — *Gen. comp. Endocr.*, 57: 208-215.
- LEFEUVRE, J. C., 1969. Recherches sur la morphogénèse et le polymorphisme alaire des Blattaria. — Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes, 390 p.
- LEWIS, C. T., 1962. Diffusion of oil films over Insects. — *Nature*, 193: 904.
- RAABE, M., 1982. Contrôle neuroendocrine de la reproduction des Insectes. — *J. Physiol., Paris*, 78: 553-557.
- SCHOURER, R., 1969. Endocrine control of protein synthesis during oocyte maturation in the cockroach, *Leucophaea maderae*. — *J. Insect Physiol.*, 15: 1411-1419.
- SEDMAK, J. J. & S. E. GROSSBERG, 1977. A rapid sensitive and versatile assay for protein using Coomassie Brilliant Blue G 250. — *Anal. Biochem.*, 79: 544-552.
- WEBER, K. & M. OSBORN, 1969. The reliability of molecular weight determinations by dodecyl-sulfate-polyacrylamide gel electrophoresis. — *J. Biol. Chem.*, 244: 4406-4412.
- WYSS-HUBER, M. & M. LUSCHER, 1972. In vitro synthesis and release of proteins by fat body and ovarian tissue of *Leucophaea maderae* during the sexual cycle. — *J. Insect Physiol.*, 18: 689-710.



## ÉVOLUTION DU STRIGILE CHEZ LES FORMICIDES (HYMÉNOPTÈRES)

A. FRANCOEUR et R. LOISELLE

*Laboratoire de biosystématique, Université du Québec à Chicoutimi  
Chicoutimi (Québec) G7H 2B1*

### Résumé

Le strigile des pattes antérieures de la fourmi est un éperon tibial diversement transformé en organe de nettoyage pour les antennes et les pattes. L'examen de 232 espèces nous permet d'identifier pour la première fois ses éléments constitutifs et les variations qu'ils subissent au cours de l'évolution des Formicidae. Le corps principal du strigile, affecté d'une sinuosité longitudinale, comprend toujours deux régions, parfois difficiles à délimiter, la base et l'apex. Chacune porte des structures dorsales. Le type primitif, plutôt robuste, est pourvu d'une lamelle basale et d'un peigne apical irrégulier. Ces deux éléments dorsaux de même que la forme du corps principal sont l'objet de variations importantes. La lamelle demeure évidente seulement dans quatre sous-familles : les *Nothomyrmecinae*, les *Myrmecinae*, les *Ponerinae* et les *Leptanillinae*, tandis qu'elle devient vestigiale chez les *Pseudomyrmecinae*. Elle est conservée plus fréquemment et plus longtemps dans le complexe ponéroïde, alors qu'elle disparaît rapidement dans le complexe formicoïde. La disparition de la lamelle résulte d'un découpage vertical, qui donne le peigne basal. Parfois, elle régresse simplement, alors qu'une brosse dorsale contiguë se développe. La présence sporadique d'une dent à la base du peigne basal serait un vestige de cette lamelle. Le type évolué, de forme effilée, trapue ou compacte, possède un peigne dorsal fortement intégré résultant de l'alignement et de l'uniformisation assez poussée des peignes basal et apical. Des variations significatives sont décrites pour la cavité interne, la marge interne, le condyle articulaire, les brosses dorsale et antéro-latérale et le balai tibial. Il existe une corrélation entre les différents habitus de strigile et les subdivisions de la famille. Dans les principales sous-familles, on peut constater une évolution propre du corps principal. Plusieurs tribus, surtout chez les *Ponerinae*, présentent des spécialisations particulières. Cette étude souligne les mêmes écueils taxonomiques traditionnels chez certains taxons et discute brièvement de leurs relations phylogénétiques. D'autre part, le strigile offre une évolution adaptative concomitante de celle des principaux groupes de fourmis, ce qui souligne son importance essentielle pour maintenir fonctionnel le système des communications chimiques au moyen des antennes.

### Abstract

The forelegs of ants bear a strigil which is a tibial spur modified into a cleaning organ for antennae and legs. The different parts of this structure are fully identified for the first time. A survey of 232 species reveals the variations that occurred during the evolution of the Formicidae. The main body of the longitudinally sinuous strigil is always subdivided into two areas frequently difficult to distinguish: the base and the apex. Both exhibit dorsal structures. The primitive, rather sturdy type bears a basal lamella followed by an apical irregular comb. These two dorsal elements as well as the shape of the main body show important variations. The lamella is well developed in only four subfamilies: *Nothomyrmecinae*, *Myrmecinae*, *Ponerinae*, and *Leptanillinae*, and it is vestigial in the *Pseudomyrmecinae*. It has been maintained in a greater number of taxa in the poneroid phylad, while it disappeared very soon in the formicoid phylad, by becoming cut up into a comb. When it has simply regressed, a contiguous hair brush is present. The sporadic presence of a thin tooth at the base of the basal comb could be a remnant of this lamella. The evolved type showing slender, sturdy or compact forms bears a dorsal comb produced by the alignment and standardization of the basal and apical combs. Significant variations are also reported for the internal cavity, internal margin, articular condyle, dorsal and antero-lateral brushes, and tibial broom. The different habitus of the strigil can be correlated with the subdivisions of the ant family. Most subfamilies show a typical evolution of the main body. Many tribes, particularly in the *Ponerinae*, have developed characteristic specializations. The same traditional taxonomic problems tagged to some taxa also appear in this study; they are briefly discussed in terms of phylogeny. The adaptive evolution of the strigil has followed the differentiation of all the main groups of ants. This fact underlines the essential need of this organ to keep the chemical communication system operational through the antennae.

## Introduction

Les antennes des fourmis sont essentielles à leur survie parce qu'elles recèlent les organes sensoriels qui leur permettent de percevoir et d'évaluer chimiquement le monde extérieur, comme de communiquer entre elles (Masson & Brossut, 1981; Passera, 1984). La perte des deux antennes conduit indirectement à une mort rapide. Il s'ensuit que l'entretien de ces organes revêt une importance proportionnelle. L'observation courante permet de constater que les fourmis consacrant effectivement une part importante de leur temps à cette fonction qui est accomplie grâce à des structures spécialisées. Les tibias antérieurs portent, ventralement à l'apex, un strigile qui est un éperon transformé en peigne. Associé au basitarse, il forme un appareil de nettoyage pour les antennes et les pattes. On peut postuler que le strigile s'avère un organe essentiel dont la morphologie a dû suivre l'évolution générale de la famille. La littérature ne nous apprend presque rien à ce sujet dans le cas des fourmis (Wheeler, 1910; Wilson, 1971). Il faut remonter au travail de Genenrich (1922) pour obtenir une brève revue du strigile (de seulement sept espèces de fourmis) dans le cadre d'une étude générale de cet organe chez les Hyménoptères.

Des observations inédites nous ont convaincus de l'intérêt d'entreprendre une étude de morphologie comparée pour comprendre le développement évolutif de cet organe et le cas échéant, en exploiter la valeur taxonomique. Après avoir décrit l'appareil de nettoyage, nous examinons brièvement les variations du strigile observées au sein de la famille. Ces connaissances sont ensuite évaluées et discutées dans une perspective phylogénétique. Il s'agit d'une première esquisse que des données nouvelles permettront d'approfondir.

## Matériel et méthodes

Cette analyse repose sur l'étude des ergates, une forme de femelle traditionnellement appelée ouvrière (Loiselle & Francoeur, 1988). Des mâles furent utilisés dans quelques cas.

Les spécimens utilisés ont été prélevés en grande majorité dans la collection André Francoeur (CAF). Des échanges avec le *Museum of Comparative Zoology* de l'Université Harvard (Cambridge, Massachusetts) ont permis d'améliorer la représentativité générale de l'échantillonnage. Les espèces sélectionnées proviennent principalement (>60 %) des Amériques, mais aussi des quatre autres continents. Le tableau I énumère les 99 genres et les 127 espèces pour lesquelles nous avons monté le strigile gauche d'une ergate entre lame et lamelle. Il donne égale-

ment les 11 genres et le nombre d'espèces (105 au total) dont le strigile fut examiné seulement *in situ* à l'aide d'une loupe stéréoscopique. Cette analyse inclut près du tiers des genres de la famille. À l'exception des Sphecomyrminae fossiles, ce tableau comprend des représentants de toutes les sous-familles reconnues par Wilson (1971) et de la plupart des tribus actuelles selon la liste de Wheeler & Wheeler (1985). En outre, nous avons effectué un survol des spécimens de plusieurs familles d'Hyménoptères dans le but de mieux comprendre les nombreuses variations affichées par le calcar des pattes antérieures chez les membres de cet important ordre d'insectes.

Pour chacune des espèces analysées, nous prélevons le tibia et le tarse gauches d'une ergate. L'opération s'effectue soit sur un spécimen sec monté sur pointe dans le cas d'ergates de taille moyenne ou grande, soit sur un spécimen immergé dans de l'éthanol à 75 % et préalablement assoupli dans une solution de Barber pour les ergates de taille petite ou minuscule. L'ensemble tibia-tarse est déposé dans un bain d'hydroxyde de potassium (KOH 10 %) chauffé doucement pendant 10 minutes. En plus de nettoyer et d'éclaircir les structures, cette étape facilite la séparation du strigile et du tibia. Après rinçage dans de l'eau distillée et déshydratation dans des bains à concentration croissante d'éthanol, l'ensemble est plongé dans de l'huile de clou de girofle pendant 20 minutes. C'est seulement au cours de ce dernier bain que le strigile est séparé du tibia, sinon on risque de le perdre au cours des opérations antérieures. Ce risque est inversement proportionnel à la taille des pièces. Le strigile et le reste de la patte sont ensuite montés séparément sur lames, dans une goutte de solution d'Hoyer.

Les montages sont scellés quelques jours plus tard en appliquant du «Permout» sur le pourtour des lamelles. Ils sont ensuite photographiés en microscopie photonique (photomicroscope II de Zeiss) afin de faciliter la description et la comparaison des pièces montées. Les images en plan latéral fixées sur photomicrographies n'illustrent pas tous les détails tridimensionnels du strigile de façon juste, à cause de la faible profondeur de champ. C'est pourquoi l'examen systématique à la loupe stéréoscopique demeure essentiel. Quelques cas furent soumis à la microscopie électronique à balayage. Il nous fera plaisir de prêter aux personnes intéressées les photos qui ne sont pas incluses dans cet article.

## L'appareil de nettoyage des fourmis

L'appareil de nettoyage des pattes antérieures de la fourmi comprend un ensemble de structures

TABLEAU I

Liste des taxons de Formicidés examinés

Sous-familles et Genres	Nombre d'espèces examinées	Types de strigile <sup>1</sup>			Espèces dont le strigile a été monté	Origine	CAF-No <sup>2</sup>
		L	D	P			
<b>Complexe formicoïde</b>							
Nothomyrmecinae							
<i>Nothomyrmecia</i>	1	X			<i>N. macrops</i>	Australie	12331
Aneuretinae							
<i>Aneuretus</i>	1		X		<i>A. simoni</i>	Asie	11422
Dolichoderinae							
<i>Azteca</i>	1			X	<i>A. aurita</i>	Amérique du Sud	08499
<i>Bothriomyrmex</i>	1			X	<i>B. hispanicus</i>	Europe	08816
<i>Conomyrma</i>	2		X		<i>C. bicolor</i>	Amérique du Sud	07861
<i>Dolichoderus</i>	5		X		<i>D. attelaboides</i>	Amérique du Sud	08221
<i>Dorymyrmex</i>	1			X	<i>D. planidens</i>	Amérique du Sud	04798
<i>Engramma</i>	1			X	<i>E. gowdeyi</i>	Afrique	11796
<i>Hypoclinea</i>	2		X		<i>H. lugens</i>	Amérique du Sud	11795
				X	<i>H. taschenbergi</i>	Amérique du Nord	04783
<i>Iridomyrmex</i>	1		X		<i>I. pruinosus</i>	Amérique du Nord	06984
<i>Leptomyrmex</i>	3		X		<i>L. erythrocephalus</i>	Australie	11406
<i>Liometopum</i>	2		X		<i>L. microcephalum</i>	Europe	08222
<i>Tapinoma</i>	1			X	<i>T. sessile</i>	Amérique du Nord	10135
<i>Technomyrmex</i>	1			X	<i>T. albipes</i>	Océanie	12053
Formicinae							
<i>Acanthomyops</i>	3			X		Amérique du Nord	
<i>Anoplolepis</i>	1			X	<i>A. custodiens</i>	Afrique	08674
<i>Brachyomyrmex</i>	1			X	<i>B. depilis</i>	Amérique du Nord	00021
<i>Camponotus</i>	9			X	<i>C. acvapimensis</i>	Afrique	02241
<i>Cataglyphis</i>	4			X	<i>C. hispanica</i>	Europe	08832
<i>Colobopsis</i>	1			X	<i>C. sp.</i>	Asie	11747
<i>Formica</i>	10			X	<i>F. glacialis</i>	Amérique du Nord	10491
				X	<i>F. podzolica</i>	Amérique du Nord	00598
				X	<i>F. pressilabris</i>	Europe	08859
<i>Gesomyrmex</i>	1			X	<i>G. chaperi</i>	Asie	12051
<i>Gigantiops</i>	1			X	<i>G. destructor</i>	Amérique du Sud	06239
<i>Lasius</i>	1			X	<i>L. umbratus</i>	Europe	06540
<i>Melophorus</i>	1			X	<i>M. aeneovirens</i>	Australie	08454
<i>Myrmecorhynchus</i>	1			X	<i>M. emeryi</i>	Australie	12048
<i>Myrmoteras</i>	1			X	<i>M. indicum</i>	Asie	12049
<i>Oecophylla</i>	1			X	<i>O. longinoda</i>	Afrique	07987
<i>Opisthopsis</i>	1			X	<i>O. naddoni</i>	Australie	06240
<i>Paratrechina</i>	1			X	<i>P. concinna</i>	Amérique du Nord	11573
<i>Plagiolepis</i>	1			X	<i>P. schmitzi</i>	Europe	08822
<i>Polyergus</i>	1			X	<i>P. samurai</i>	Asie	09237
<i>Polyrhachis</i>	2			X	<i>P. phyllophilor</i>	Indonésie	08458
<i>Prenolepis</i>	1			X	<i>P. imparis</i>	Amérique du Nord	00901
<b>Complexe ponéroïde</b>							
Myrmeciinae							
<i>Myrmecia</i>	4	X			<i>M. analis</i>	Australie	11425
		X			<i>M. pilosula</i>	Australie	06962
Pseudomyrmecinae							
<i>Pachysima</i>	1	X			<i>P. aethiops</i>	Afrique	11439
<i>Pseudomyrmex</i>	3	X			<i>P. sp.</i>	Amérique centrale	07913
<i>Tetraponera</i>	1	X			<i>T. aitkeni</i>	Asie	11731

TABLEAU I (suite)

Sous-familles et Genres	Nombre d'espèces examinées	Types de strigile <sup>1</sup>			Espèces dont le strigile a été monté	Origine	CAF-No <sup>2</sup>
		L	D	P			
<i>Ponerinae</i>							
<i>Amblyopone</i>	1	X			<i>A. pallipes</i>	Amérique du Nord	01225
<i>Anochetus</i>	3	X			<i>A. emarginatus</i>	Amérique du Sud	11421
<i>Centromyrmex</i>	1	X				Amérique du Sud	
<i>Crapachys</i>	1			X	<i>C. splendens</i>	Amérique du Sud	12100
<i>Ectatomma</i>	2	X			<i>E. ruidum</i>	Amérique du Sud	12086
<i>Euponera</i>	1	X			<i>E. stigma</i>	Amérique centrale	08922
<i>Gnamptogenys</i>	1			X	<i>G. porcata</i>	Amérique du Sud	11417
<i>Harpegnathos</i>	1			X	<i>H. sp.</i>	Asie	11424
<i>Hypoponera</i>	2			X		Europe et Am. du N.	
<i>Leptogenys</i>	1			X	<i>L. elongata</i>	Amérique du Nord	12099
<i>Odontomachus</i>	4	X			<i>O. clarus</i>	Amérique du Sud	12088
<i>Pachycondyla</i>	2	X			<i>P. sp.</i>	Afrique	10279
<i>Paraponera</i>	1	X			<i>P. clavata</i>	Amérique du Sud	02733
<i>Platythyrea</i>	1	X			<i>P. punctata</i>	Amérique du Nord	08923
<i>Ponera</i> (femelles)	2			X	<i>P. coarctata</i>	Europe	01371
<i>Ponera</i> (mâles)		X					
<i>Proceratium</i>	1			X	<i>P. micrommatis</i>	Amérique centrale	11440
<i>Rhytidoponera</i>	5		X		<i>R. chalybaea</i>	Australie	09920
<i>Sphinctomyrmex</i>	1			X	<i>S. imbecillis</i>	Australie	12050
<i>Typhlomyrmex</i>	1			X		Amérique du Sud	
<i>Leptanillinae</i>							
<i>Leptanilla</i>	1	X <sup>3</sup>			<i>L. judaica</i>	Asie	12052
<i>Dorylinae</i>							
<i>Dorylus</i>	2			X	<i>D. orientalis</i>	Asie	11418
<i>Ecitoninae</i>							
<i>Cheliomyrmex</i>	1			X	<i>C. andicola</i>	Amérique du Sud	08459
<i>Eciton</i>	3			X	<i>E. vagans</i>	Amérique du Sud	12076
<i>Labidus</i>	2			X		Amérique du Sud	
<i>Neivamyrmex</i>	4			X	<i>N. californicus</i>	Amérique du Nord	06033
<i>Nomamyrmex</i>	1			X		Amérique du Sud	
<i>Myrmicinae</i>							
<i>Acromyrmex</i>	2			X		Amérique du Sud	
<i>Anergates</i>	1		X		<i>A. atratulus</i>	Europe	06397
<i>Aphaenogaster</i>	5		X		<i>A. gibbosa</i>	Europe	02351
			X		<i>A. occidentalis</i>	Amérique du Nord	09319
<i>Atta</i>	3		X		<i>A. sp.</i>	Amérique du Sud	00933
<i>Cardiocondyla</i>	1		X		<i>C. emeryii</i>	Amérique centrale	09417
<i>Chalepoxenus</i>	2		X		<i>C. muellerianus</i>	Europe	10055
			X		<i>C. insubricus</i>	Europe	08208
<i>Crematogaster</i>	5		X		<i>C. cerasi</i>	Amérique du Nord	02138
			X		<i>C. sanguinea</i>	Amérique centrale	08930
<i>Cyphomyrmex</i>	1		X		<i>C. rimosus</i>	Amérique du Sud	07947
<i>Daceton</i>	1		X			Amérique du Sud	
<i>Epehebomyrmex</i>	1		X		<i>E. sp.</i>	Amérique du Sud	00944
<i>Epimyrmica</i>	1		X		<i>E. goesswaldi</i>	Europe	10053
<i>Formicoxenus</i>	2		X		<i>F. diversipilosus</i>	Amérique du Nord	10087
<i>Harpagoxenus</i>	2		X		<i>H. canadensis</i>	Amérique du Nord	11123
<i>Hylomyrma</i>	2		X			Amér. cent. et du Sud	
<i>Leptothorax</i>	3		X		<i>L. acervorum</i>	Amérique du Nord	09899
			X		<i>L. gredleri</i>	Europe	10080
			X		<i>L. sphagnicolus</i>	Amérique du Nord	09526
<i>Macromischa</i>	2			X	<i>M. iris</i>	Amérique centrale	09440

TABLEAU I (suite et fin)

Sous-familles et Genres	Nombre d'espèces examinées	Types de strigile <sup>1</sup>			Espèces dont le strigile a été monté	Origine	CAF-No <sup>2</sup>
		L	D	P			
<i>Manica</i>	2			X	<i>M. mutica</i>	Amérique du Nord	05866
				X	<i>M. rubida</i>	Europe	08702
<i>Messor</i>	2		X		<i>M. structor</i>	Europe	04746
				X	<i>M. sp.</i>	Asie	05326
<i>Monomorium</i>	2		X		<i>M. viridum</i>	Amérique du Nord	06950
				X	<i>M. pharaonis</i>	Amérique du Nord	04706
<i>Myrafant</i> <sup>4</sup>	4			X	<i>M. nevadensis</i>	Amérique du Nord	09533
				X	<i>M. flavicornis</i>	Europe	10049
<i>Myrmecina</i>	2			X	<i>M. americana</i>	Amérique du Nord	02923
				X	<i>M. graminicola</i>	Europe	04724
<i>Myrmica</i>	13		X		<i>M. incompleta</i>	Amérique du Nord	08949
				X	<i>M. rubra</i>	Europe	03737
<i>Myrmicaria</i>	2		X		<i>M. rufiventris</i>	Afrique	08215
<i>Myrmicocrypta</i>	1			X	<i>M. sp.</i>	Amérique du Sud	00997
<i>Myrmoxenus</i>	1			X	<i>M. microocellatus</i>	Europe	10054
<i>Nesomyrmex</i> <sup>4</sup>	3		X		<i>N. angulatus</i>	Afrique	10158
				X	<i>N. echinatinodis</i>	Amérique du Sud	12419
				X	<i>N. wilda</i>	Amérique du Nord	10157
<i>Ocymyrmex</i>	4			X		Afrique	
<i>Paracryptocerus</i>	1			X	<i>P. sp.</i>	Amérique du Sud	00976
<i>Pheidole</i>	4			X	<i>P. sp.</i>	Afrique	06587
			X		<i>P. sp.</i>	Amérique du Sud	00949
<i>Podomyrma</i>	3			X		Australie	
<i>Pogonomyrmex</i>	6			X	<i>P. californicus</i>	Amérique du Nord	06036
<i>Pristomyrmex</i>	1			X	<i>P. africanus</i>	Afrique	08652
<i>Protomognathus</i> <sup>4</sup>	1			X	<i>P. americanus</i>	Amérique du Nord	07449
<i>Rhoptromyrmex</i>	1		X		<i>R. globulinodis</i>	Afrique	08043
<i>Serrastruma</i>	1			X	<i>S. sp.</i>	Afrique	04662
<i>Smithistruma</i>	2			X	<i>S. ornata</i>	Amérique du Nord	06018
				X	<i>S. weberi</i>	Afrique	04656
<i>Solenopsis</i>	3		X		<i>S. fugax</i>	Europe	01364
				X	<i>S. molesta</i>	Amérique du Nord	00449
				X	<i>S. sp.</i>	Amérique du Sud	00928
<i>Stenammas</i>	2		X		<i>S. diecki</i>	Amérique du Nord	00821
				X	<i>S. schmittii</i>	Amérique du Nord	01229
<i>Strongylognathus</i>	1		X		<i>S. huberi</i>	Europe	07858
<i>Strumigenys</i>	2			X	<i>S. dextra</i>	Afrique	04570
				X	<i>S. rufobrunnea</i>	Afrique	04579
<i>Tetramorium</i>	2		X		<i>T. gabonensis</i>	Afrique	08654
<i>Trachymyrmex</i>	3			X	<i>T. cubaensis</i>	Amérique centrale	08925
				X	<i>T. septentrionalis</i>	Amérique du Nord	06842
				X	<i>T. sp.</i>	Amérique du Sud	00962
<i>Triglyphothrix</i>	3		X		<i>T. gabonensis</i>	Afrique	08654
				X	<i>T. gestroi</i>	Afrique	08655
				X	<i>T. pacifica</i>	Océanie	08033
<i>Veromessor</i>	2		X		<i>V. andrei</i>	Amérique du Nord	06037
				X	<i>V. pergandei</i>	Amérique du Nord	06035
<i>Wasmannia</i>	1		X		<i>W. auropunctata</i>	Amérique du Nord	09650
<i>Zacryptocerus</i>	2			X	<i>Z. sp.</i>	Amérique du Sud	00941

<sup>1</sup> L: strigile avec lamelle; D: strigile avec dent basale; P: strigile sans lamelle, ni dent basale.<sup>2</sup> CAF: Collection A. Francoeur.<sup>3</sup> Strigile avec lamelle, mais exceptionnellement sans peigne apical.<sup>4</sup> Sous-genres élevés au rang de genre dans Francoeur *et al.* (en préparation).



tibio-tarsales qui assurent le nettoyage principalement des antennes, mais aussi des pattes et de certaines parties du corps. Les deux principales sont le strigile tibial et le peigne basitarsal. Au repos, cet appareil reste largement ouvert.

MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DU STRIGILE

Le strigile est un éperon modifié en un organe de toilette qui s'articule ventralement à l'apex du tibia des pattes antérieures de l'insecte.

Éléments constitutifs

Les différents éléments que nous reconnaissons dans le strigile sont illustrés à l'aide d'une forme primitive (fig. 1) et d'une forme évoluée (fig. 2). Ces schémas représentent une vue latérale de strigile en position naturelle, dont les coordonnées spatiales par rapport à l'axe du corps de l'insecte sont les extrémités proximale et distale, les marges ventrale et dorsale, les faces antérieure et postérieure. Sauf indication contraire, la description se fait à partir du profil latéral.

On considère la ligne reliant le condyle articulaire à l'extrémité distale comme l'axe d'équilibre du strigile en vue latérale (fig. 1-2). Le corps principal ou lame (*Jamina strigilis*) est longitudinalement affecté par une sinuosité plus ou moins forte, décelable *in situ* en vue ventrale (fig. 4); latéralement comprimé et courbé, il offre une concavité opposée au basitarse. Il comprend deux parties,

une base et un apex, qui ne sont pas toujours nettement distinguables dans un profil latéral au microscope ou sur photographie, mais repérables *in situ* grâce aux discontinuités des courbures. Le plus souvent limitée à la base, il existe une cavité interne s'ouvrant à l'intérieur du tibia; son volume et l'importance des parois varient. On distingue un canal dorsal qui semble déboucher vers l'extérieur chez des formes primitives comme *Nothomyrmecia macrops* (fig. 1, 6) et les *Myrmecia* (fig. 30-31), ainsi que chez quelques Ponérines (*Euponera* et *Ectatomma*, fig. 34, 41). Une marge ventrale longue et sans particularité fait suite à un condyle articulaire qui s'insère dans une loge apico-ventrale du tibia. Par contre, la marge dorsale apparaît plus complexe. La base offre d'abord une marge interne qui ne supporte rien, suivie soit d'une lamelle mince, soit d'un peigne, jamais les deux en même temps. Parfois une brosse dorsale, formée de poils allongés originant de la face postérieure, accompagne la lamelle; ces poils se distinguent nettement de la pubescence normale de cette face. Une dent marque assez souvent l'extrémité antérieure du peigne. L'assise de ce dernier, faiblement chitinisée, mince et souvent translucide, est appelée zone lamelliforme. L'apex supporte uniquement un peigne. On nomme peigne dorsal l'ensemble uniformisé et intégré que constituent le peigne basal et le peigne apical. Les deux faces de la lame affichent une abondance différente de poils. La pilosité de la face antérieure est forte et généralement dense. Un alignement

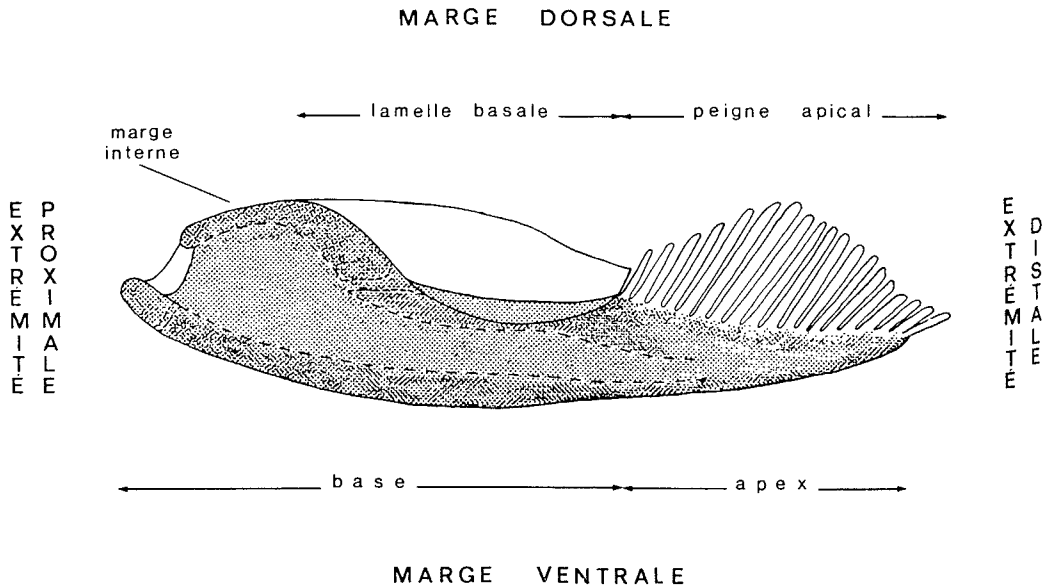


Figure 1. Vue latérale schématique du strigile de *Nothomyrmecia macrops*, en position naturelle. En grisé, corps principal ou lame. En trait brisé, cavité interne avec un canal dorsal débouchant au pied de la lamelle. Pilosité omise.

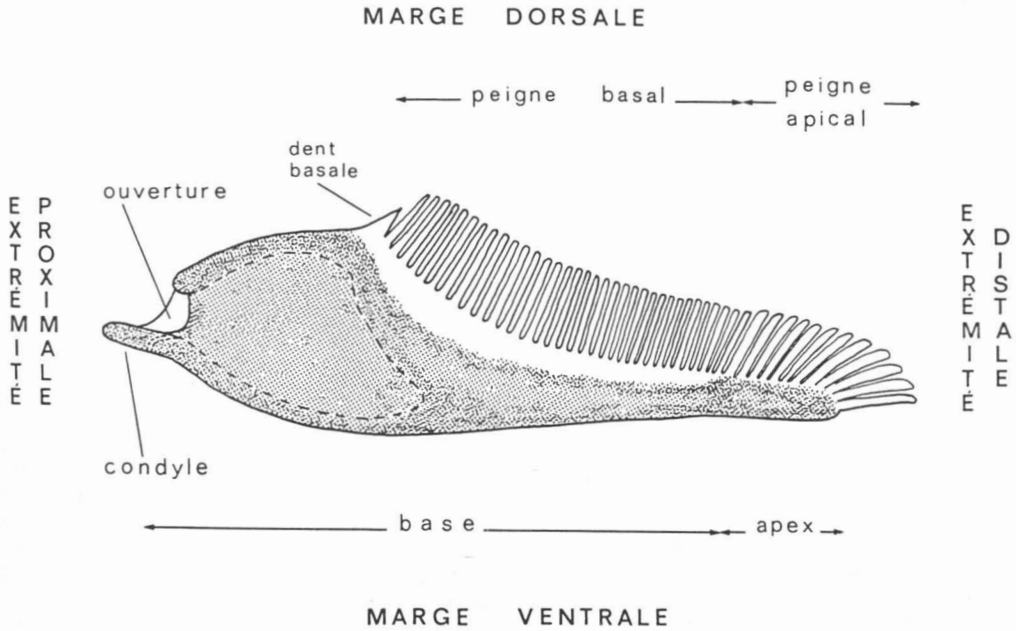


Figure 2. Vue latérale schématique d'un strigile intégré, en position naturelle, d'après le genre *Myrmica*. En grisé, corps principal. En trait brisé, cavité interne. Sous le peigne basal, zone lamelliforme translucide. Dents du peigne apical légèrement exagérées.

et un allongement des poils médians forment parfois une *brosse antéro-latérale*. Un *râteau* composé de denticules chitineux peut la remplacer ou s'y ajouter. La face postérieure offre une pubescence clairsemée dont les poils sont le plus souvent couchés.

#### Types de strigile

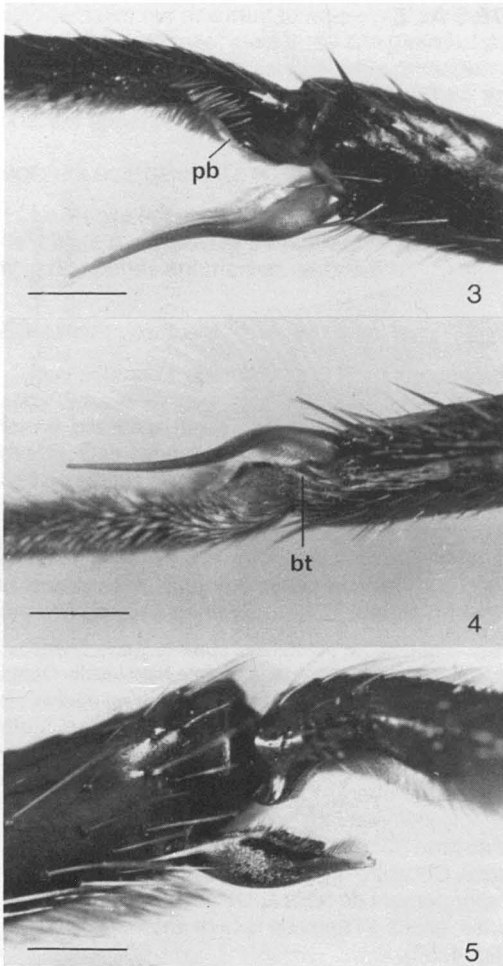
Tous ces éléments structuraux offrent des variations dans leur forme, leurs dimensions ou leur nombre. À l'échelle de la famille, on peut distinguer trois types fondamentaux de strigile: (1) avec lamelle basale et peigne apical se rencontrant seulement chez des fourmis reconnues comme primitives; (2) avec peigne dorsal et dent basale; (3) avec peigne dorsal et sans dent basale. Pour chacun, le corps principal peut être effilé, trapu ou compact. La taille de l'espèce affecte parfois ce jeu de formes.

#### RELATION DU STRIGILE AVEC LE BASITARSE

Le *peigne basitarsal* vient s'opposer en partie à la marge dorsale du strigile. Il est constitué d'une rangée de soies courtes et raides, penchées vers la face postérieure, alignées sur une courbe plus ou moins prononcée du corps du basitarse (fig. 3, 5, 10, 47, 56). Ce peigne borde une concavité à marge arrondie, diversement ouverte, lisse ou recouverte en partie d'une fine pubescence; cette

structure, quelque peu spiralée, reçoit l'antenne lors du nettoyage. Celle-ci n'est pas broyée perpendiculairement au basitarse mais avec un angle d'environ  $30^\circ$  de sorte que l'antenne frôle le *balai tibial*. Cet autre organe de nettoyage est formé par l'allongement de poils aplatis et quelque peu spatulés, situés à l'apex de la face antérieure du tibia (fig. 4, 56).

L'examen de l'appareil de nettoyage des différentes sous-familles de Formicides révèle de nombreuses variations. Par exemple, le balai tibial est exceptionnellement absent chez les Dorylines et les Écitonines, alors qu'il est parfois très développé chez les Dolichodérines. Chez *Leptomymex erythrocephalus* par exemple, la zone du balai tibial est très précisément délimitée par une dépression de forme triangulaire dans la cuticule du tibia. Cette dernière est recouverte d'une pubescence allongée qui se démarque de la pubescence environnante, fine et très courte. On trouve des situations analogues dans d'autres genres de Dolichodérines. De plus, cette dépression se situe immédiatement au-dessus des insertions du basitarse et du strigile, renforçant l'hypothèse que le balai tibial est bel et bien utilisé pour le nettoyage des antennes. Nous avons observé des variations plus ou moins importantes sur d'autres structures associées au tibia ou au basitarse des pattes antérieures: jeux au point d'insertion du strigile sur



Figures 3-5. Macrophotographies de l'appareil de nettoyage. Échelle: 0,5 mm. Figures 3-4. *Camponotus gigas*: 3, vue de la face postérieure de l'articulation tibio-tarsale montrant un appareil de nettoyage bien ouvert; le peigne basitarsal (pb) est très incliné postérieurement; une forte pubescence recouvre la face ventrale du basitarse, à gauche et à l'arrière du peigne; 4, vue ventrolatérale de l'appareil; la base du strigile présente une courbure accentuée; le balai tibial (bt) est peu évident. Figure 5. *Paraponera clavata*. Vue de la face postérieure de l'appareil de nettoyage; on peut voir une brosse dorsale, une lamelle et un peigne apical sur la marge dorsale du strigile (voir aussi fig. 40).

l'apex tibial, importance relative du peigne basitarsal, etc. Ces données seront exploitées ultérieurement.

### Variations dans les sous-familles

La présentation et l'analyse des résultats suivent la phylogénie de Taylor (1978), qui reconnaît

dans la famille des Formicidae un complexe formicoïde et un complexe ponéroïde. Il s'agit d'une modification du système proposé par Brown en 1954.

### LE COMPLEXE FORMICOÏDE

#### *Nothomyrmeciinae* (fig. 6)

Le strigile de *Nothomyrmecia macrops*, la fourmi vivante reconnue comme la plus primitive, présente un corps principal robuste et allongé. La base possède une lamelle basse et une cavité interne qui se prolonge dans l'apex. Il existe un conduit dorsal qui semble mettre en communication la cavité interne et une gouttière apparente longeant l'assise de la lamelle. L'apex, long et légèrement courbé, porte un peigne à la marge dorsale, convexe par suite de la variation ordonnée de la longueur des dents; les dernières se rabattent vers l'extrémité apicale. Une haute brosse antéro-latérale, à poils très longs, accompagne ce peigne. On notera qu'elle obscurcit quelque peu le peigne apical à la figure 6.

Le balai tibial est peu développé.

#### *Aneuretinae* (fig. 7)

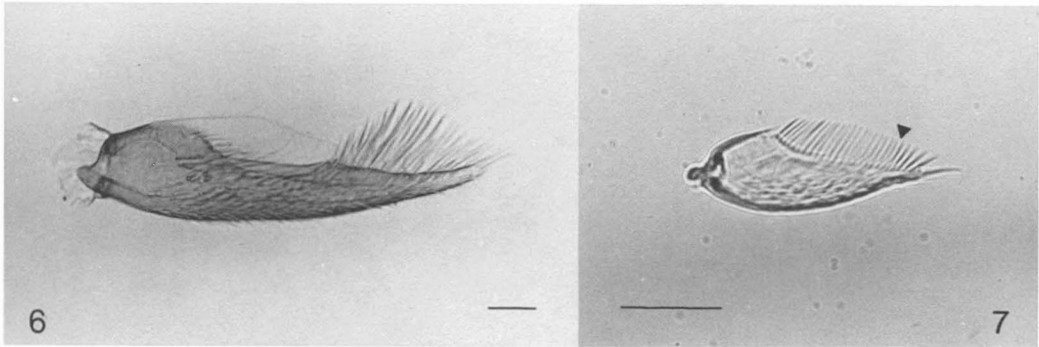
Le strigile d'*Aneuretus simoni* est peu chitinisé, court et compact. La base qui constitue la plus grande partie du corps principal apparaît élevée par rapport à l'axe d'équilibre et porte une petite dent basale ainsi qu'un peigne bien développé. L'apex fortement réduit se distingue difficilement de la base; son peigne ne comporte qu'une demi-douzaine de dents environ. La marge ventrale est convexe. Les deux faces latérales sont recouvertes d'une faible pubescence. Il n'y a pas de brosse antéro-latérale.

Le balai tibial est très développé comme chez les Dolichodérines.

#### *Formicinae* (fig. 8-21)

Nous avons examiné une vingtaine de genres représentatifs qui n'offrent qu'un seul type de strigile, celui dont le corps principal porte uniquement un peigne dorsal (tableau I). Cependant, on peut identifier trois formes distinctes: effilée, trapue et compacte.

Chez les trois, l'ouverture de la cavité interne apparaît à peu près perpendiculaire à l'axe d'équilibre de la pièce, sauf chez les genres *Myrmoteras* et *Gigantiops* où elle accuse un angle plus aigu (fig. 8, 16). L'importance de la pilosité sur la face antérieure demeure variable. On note la présence quasi constante d'une brosse antéro-latérale plus ou moins forte. Elle est peu organisée chez *Brachymyrmex depilis* (fig. 21).



Figures 6-7. Strigiles. Échelle: 50  $\mu$ m. Le triangle noir inversé indique la limite entre le peigne basal et le peigne apical. 6. *Nothomyrmecia macrops*. 7. *Aneuretus simoni*.

Le corps principal de la forme effilée comporte une base bien développée et un apex souvent long et pointu. La marge ventrale présente une sinusoïde étirée. Cette forme se rencontre chez la majorité des genres examinés dont les plus typiques sont *Camponotus* (fig. 3, 4), *Melophorus* et *Cataglyphis* (fig. 9, 11). En vue ventrale, on distingue une base fortement courbée suivie d'un apex long et droit, d'où une discontinuité longitudinale évidente. Chez plusieurs espèces, il est possible de distinguer une zone lamelliforme sous le peigne basal. Le peigne apical comprend souvent plus d'une vingtaine de dents. Ce dernier n'atteint pas la pointe de l'apex chez *Cataglyphis*. La marge interne du strigile chez le genre *Oecophylla* (fig. 19) se redresse pour former une aire triangulaire avec la zone lamelliforme, à la manière des Dolichodérines.

Les strigiles ont une forme trapue chez *Colobopsis* (fig. 12), *Myrmecorhynchus* (fig. 18), *Gesomyrmex* (fig. 20) et *Lasius*. Généralement, la base est plus haute, la cavité interne plus courte; l'apex moins allongé supporte une quinzaine de dents. Les dents du peigne dorsal sont plus longues que celles des strigiles effilés.

Si l'on examine plus particulièrement la base du strigile, le condyle articulaire et l'ouverture de la cavité interne, ces deux premières formes se comparent facilement avec le strigile de *Nothomyrmecia macrops*.

Enfin, les genres *Brachymyrmex* (fig. 21), *Prenolepis* et *Paratrechina*, trois genres appartenant à la tribu des Brachymyrmecini selon Wheeler & Wheeler (1985), et *Plagiolepis* ont des strigiles beaucoup plus compacts. La base du corps principal est très élevée comparativement à sa longueur; de profil et par transparence, la partie du plafond de la cavité située sous la marge interne est très mince si on la compare à celle des strigiles des deux autres formes. L'apex très court

se distingue difficilement de la base et porte au plus une douzaine de dents. Les dents du peigne dorsal sont longues.

Le balai tibial reste bien développé dans tous les genres.

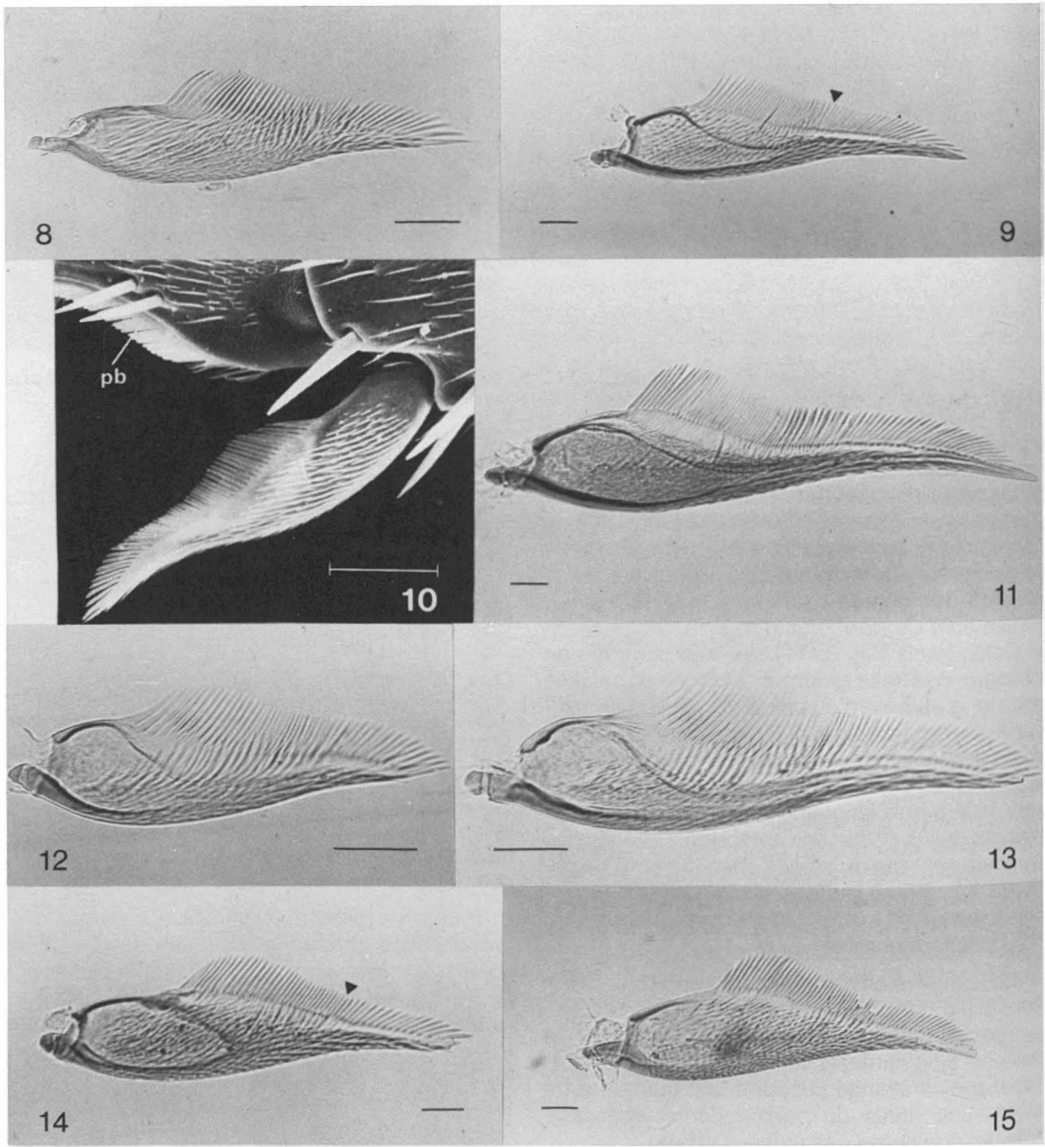
#### *Dolichoderinae* (fig. 22-29)

Le strigile des Dolichodérines se caractérise par une marge interne rectiligne, parfois très courte et présentant un angle d'environ 45° (parfois plus) avec l'axe d'équilibre de la pièce. L'ouverture de la cavité interne tend à s'aligner sur cette pente. La base est plus ou moins élevée et pourvue ou non d'une dent à l'extrémité antérieure du peigne.

Parmi les genres examinés, on trouve une forme effilée caractérisée par un apex long et pointu (*Dorymyrmex*, fig. 25) et quelques formes plus trapues. L'assise du peigne dorsal peut être rectiligne, concave ou ondulée. Chez *Hypoclinea lugens* (fig. 24), la dent basale apparaît énorme; les premières dents du peigne basal sont larges et plates avec une base bizarrement sculptée. Chez *Leptomyrmex* (fig. 26) et *Dorymyrmex*, le peigne apical ne se rend pas jusqu'à la pointe de l'apex. L'importance de la pilosité sur la face antérieure varie avec les taxons. La brosse antéro-latérale reste faible, voire absente comme chez *Engramma* (fig. 29).

On observe des ressemblances intéressantes entre les strigiles effilés des genres *Dorymyrmex* et *Cataglyphis* (Formicine): courbure semblable de la marge ventrale, même type de condyle articulaire, apex plus long que le peigne apical, même apparence du peigne dorsal. Seule différence importante, la marge interne est beaucoup plus courte et dressée chez *Dorymyrmex*.

Le balai tibial est particulièrement bien développé chez les Dolichodérines. Il est associé à une



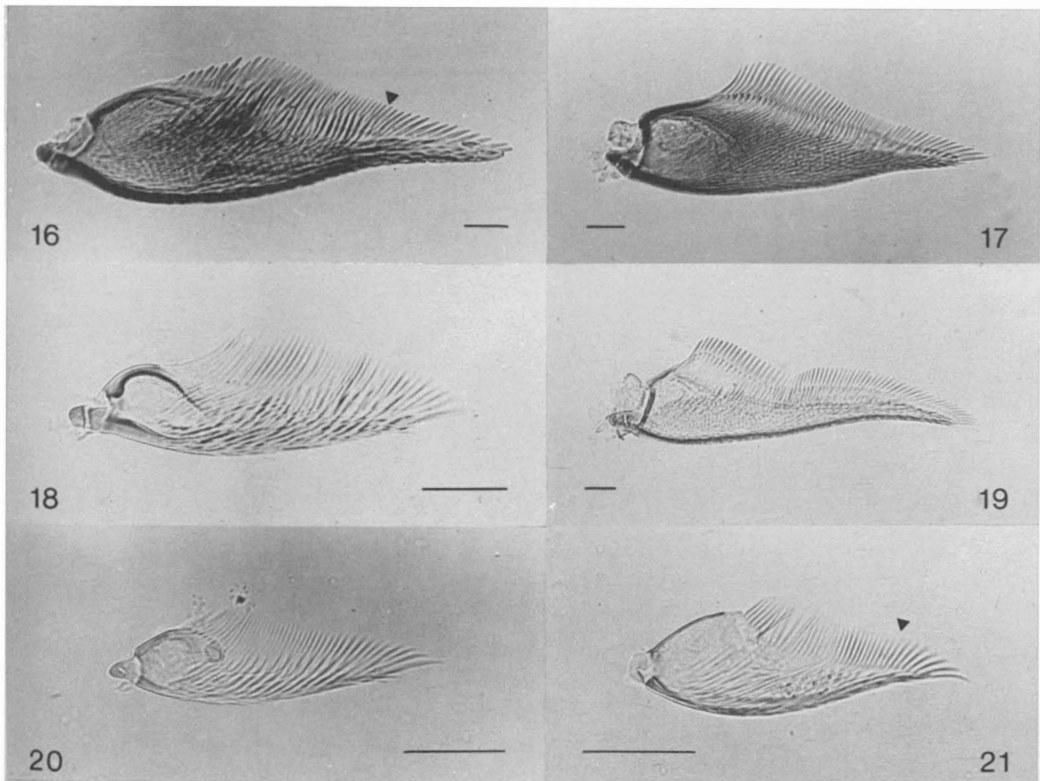
Figures 8-15. Strigiles de Formicines. Échelle : 50  $\mu\text{m}$  (sauf à la figure 10). Le triangle noir inversé indique la limite entre le peigne basal et le peigne apical. 8. *Myrmoteras indicum*. 9. *Melophorus aeneovirens*. 10. *Formica glacialis*, microphotographie électronique d'une vue postérieure; pb, peigne basitarsal. Le trait blanc vaut 100  $\mu\text{m}$ . 11. *Cataglyphis hispanica*. 12. *Colobopsis* sp. 13. *Opisthopsis naddoni*. 14. *Polyergus samurai*. 15. *Anoplolepis custodiens*.

dépression triangulaire plus ou moins allongée, située à l'apex du tibia. Cette dépression est contiguë à la face antérieure concave du strigile. Le balai tibial se trouve ainsi bien mis en évidence en particulier chez *Leptomymex erythrocephalus*, *L. fragilis*, *Dolichoderus attelaboïdes* et *Liometopum apiculatum*.

#### LE COMPLEXE PONÉROÏDE

#### *Myrmeciinae* (fig. 30-31)

Les quatre espèces étudiées offrent un modèle assez uniforme de strigile. Le corps principal robuste possède une base courte et plus ou moins



Figures 16-21. Strigiles de Formicines. Échelle: 50  $\mu\text{m}$ . Le triangle noir inversé indique la limite entre le peigne basal et le peigne apical. 16. *Gigantiops destructor*. 17. *Polyrhachis phyllophilor*. 18. *Myrmecorhyncus emeryi*. 19. *Oecophylla longinoda*. 20. *Gesomyrmex chaperi*. 21. *Brachymyrmex depilis*.

élevée, suivie d'un apex très fort et plus ou moins allongé. L'extrémité proximale de la marge ventrale forme un bourrelet associé à un léger étranglement de la base, tout près du condyle articulaire.

La base porte une courte lamelle de forme variable. Le plafond de la cavité interne comporte une grande ouverture sur l'assise de la lamelle. L'apex présente une large courbure selon l'axe longitudinal et supporte un long peigne à dents le plus souvent rigides. Une forte brosse antéro-latérale double le peigne apical.

Le balai tibial est présent.

#### *Ponerinae* (fig. 32-43)

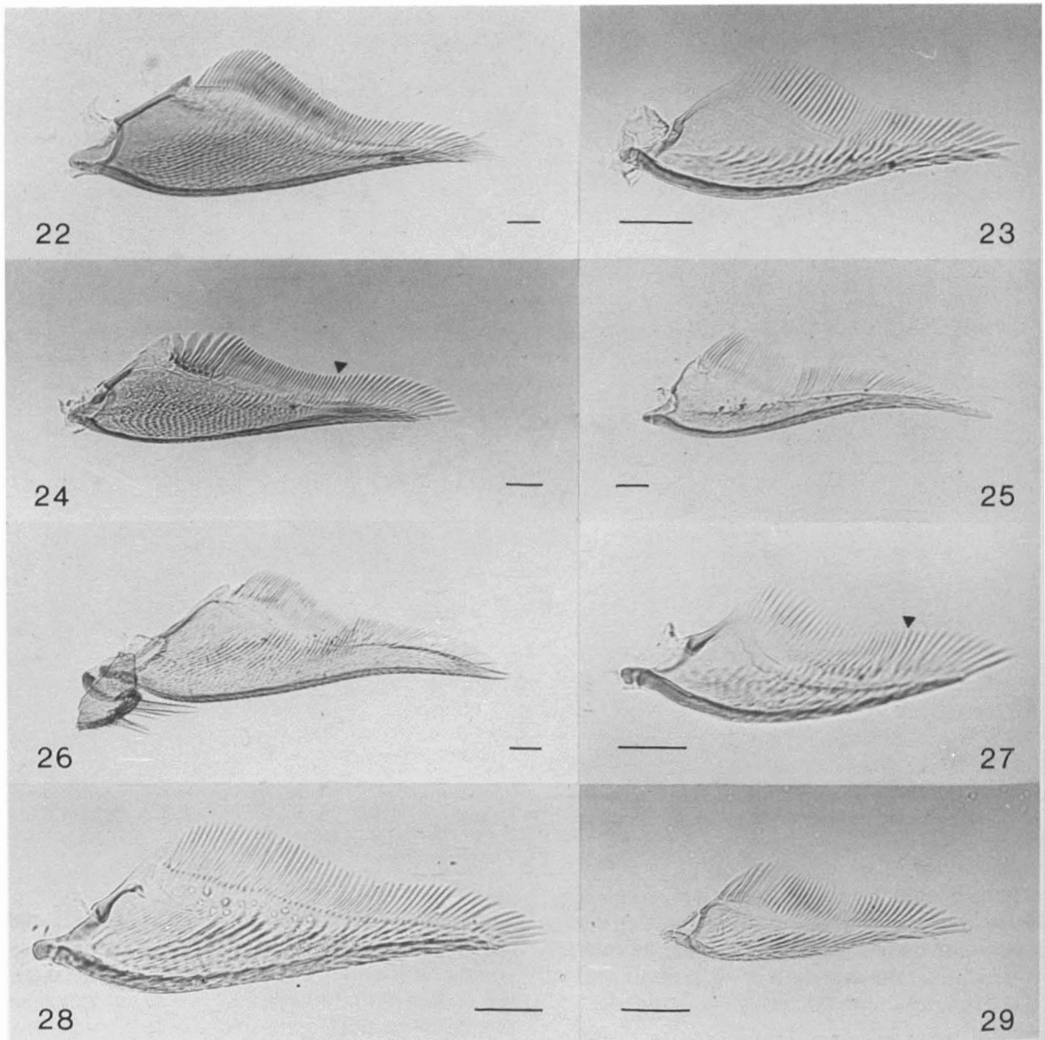
Les trois types fondamentaux de strigile se rencontrent dans cette sous-famille avec une importance respective très inégale. La forme est généralement trapue, rarement effilée. Le développement du corps principal déborde plus ou moins ventralement selon l'axe d'équilibre, ce qui influence l'habitue de la pièce.

La base offre une grande diversité de formes dans cette sous-famille: lancéolée, triangulaire,

cultriforme. Tantôt elle s'allonge du côté proximal (fig. 35, 40, 42), tantôt du côté distal (fig. 38). Ces variations affectent directement la forme de la cavité et de la marge internes. La marge ventrale peut être convexe, faiblement sinusoïdale ou rectiligne. Un léger étranglement caractérise l'extrémité proximale; il est plus apparent ventralement, près du condyle articulaire. Lorsque présente, la lamelle basale offre des formes différentes. Une brosse dorsale l'accompagne parfois. L'apex demeure en général peu développé et plus ou moins distinct; il est bien évident chez les genres *Amblyopone* et *Paraponera* (fig. 32, 40). La taille et le nombre des dents du peigne apical varient d'un genre à l'autre. Le peigne dorsal montre des arrangements différents suscités par des modifications du corps principal. La zone lamelliforme est assez visible chez *Leptogenys elongata* (fig. 39). Une brosse antéro-latérale plus ou moins forte existe en général. On note la présence d'une dent basale chez un seul des genres examinés, *Rhytidoponera* (fig. 42).

Parmi les genres dont le strigile possède une lamelle, on peut distinguer deux sous-ensembles.



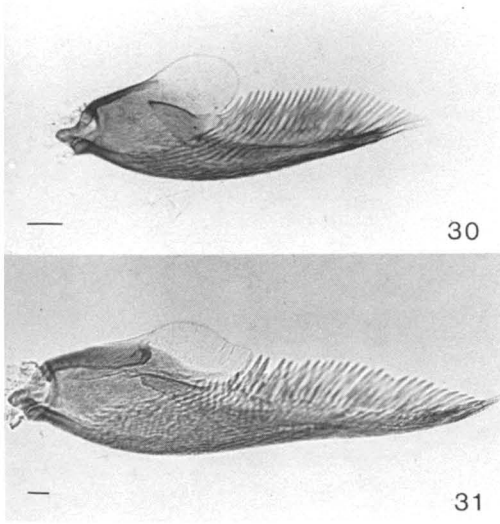


Figures 22-29. Strigiles de Dolichoderines. Échelle: 50  $\mu\text{m}$ . Le triangle noir inversé indique la limite entre le peigne basal et le peigne apical. 22. *Dolichoderus attelaboides*. 23. *Hypoclinea taschenbergi*. 24. *H. lugens*. 25. *Dorymyrmex planidens*. 26. *Leptomymex erythrocephalus*. 27. *Azteca aurita*. 28. *Liometopum microcephalum*. 29. *Engramma gowdeyi*.

Un premier groupe, composé d'*Odontomachus* (fig. 33), d'*Anochetus*, d'*Euponera* (fig. 34), de *Centromyrmex* et de *Pachycondyla*, présente un apex plus ou moins allongé, recourbé chez les deux premiers genres, droit chez les trois autres. La lamelle basale et le peigne apical ont une importance comparable. Chez les *Odontomachini*, la lamelle montre une profonde échancrure alignée sur la courbure de la base.

Par contre, chez les genres *Amblyopone*, *Paraponera*, *Ectatomma* et *Platythyrea* (fig. 32, 40, 41, 43), la base est très développée par rapport à

l'apex qui représente le quart ou moins de la longueur totale du strigile. La lamelle reste bien développée chez *Amblyopone* et *Paraponera*, alors qu'elle est réduite chez *Ectatomma* et vestigiale chez *Platythyrea*. Sauf chez *Amblyopone*, une grande brosse dorsale accompagne cette lamelle. Cette brosse présente un alignement, semblable à celui d'un peigne, de poils fins et serrés chez *Platythyrea*, de poils robustes et plus espacés chez *Paraponera*. Elle est beaucoup plus courte chez *Ectatomma*, masquant une lamelle très basse. Cette dernière est exceptionnellement suivie d'un court peigne basal et du peigne apical. Le peigne



Figures 30-31. Strigiles de Myrméciines. Échelle: 50  $\mu$ m. 30. *Myrmecia pilosula*. 31. *M. analis*.

apical comprend des dents larges et aplaties chez *Paraponera*, étroites et spatulées chez *Platythyrea*.

Un bon nombre de genres ont des strigiles sans lamelle basale (tableau I). Malgré leur forme variable, ils ont tous un apex court. Le corps principal porte un peigne dorsal passablement uniforme; la limite entre le peigne basal et le peigne apical s'avère parfois difficile à préciser. On la reconnaît par la longueur et la largeur différentes des dents, ainsi que par la courbure inverse de l'apex par rapport à celle de la base. Chez *Rhytidoponera* (fig. 42), une brosse dorsale courte et faible, à poils longs, borde la dent basale. Un dimorphisme sexuel singulier et important se manifeste dans le genre *Ponera*: le strigile des mâles (fig. 36) exhibe une lamelle basale au lieu d'un peigne comme chez les femelles (fig. 37).

Le balai tibial, plus ou moins développé, reste le plus souvent présent. Il est absent dans les genres *Sphinctomyrmex* et *Cerapachys* (Cérachyines de certains auteurs).

#### *Pseudomyrmecinae* (fig. 44-46)

Le strigile de cette sous-famille apparaît de forme trapue. La marge interne est redressée donnant une allure triangulaire et plus ou moins arquée au corps principal. L'ouverture de la cavité interne est plus grande chez *Pachysima* (fig. 44). Très développée, la base supporte une longue lamelle basse doublée sur toute sa longueur d'une brosse dorsale. L'alignement et le renforcement des poils la rendent similaire à un peigne chez les

genres *Pseudomyrmex* et *Tetraponera* (fig. 45, 46). Le peigne apical se distingue par la largeur et l'orientation de ses dents et aussi par sa courbure. Le condyle articulaire court demeure en continuité avec la marge ventrale. La brosse antéro-latérale apparaît bien formée seulement chez *Pachysima*.

Le balai tibial est présent.

#### *Leptanillinae* (fig. 47)

Selon Wheeler & Wheeler (1985), les Leptanillines comptent quatre genres. Jusqu'à maintenant, le strigile de *Leptanilla judaica*, seule espèce étudiée dans cette sous-famille, s'avère tout à fait exceptionnel chez les Formicidés en ce qu'il est dépourvu de peigne apical.

Globalement le strigile est compact, triangulaire, avec une marge ventrale presque droite. La base est massive et très élevée par rapport à sa longueur. Elle porte une courte lamelle fortement découpée en deux grosses dents. L'assise de cette lamelle est légèrement courbée. L'apex est très court, semble conique et ne porte qu'une fine pubescence. Il n'y a pas de brosse antéro-latérale.

Le balai tibial est absent.

#### *Dorylinae* (fig. 48)

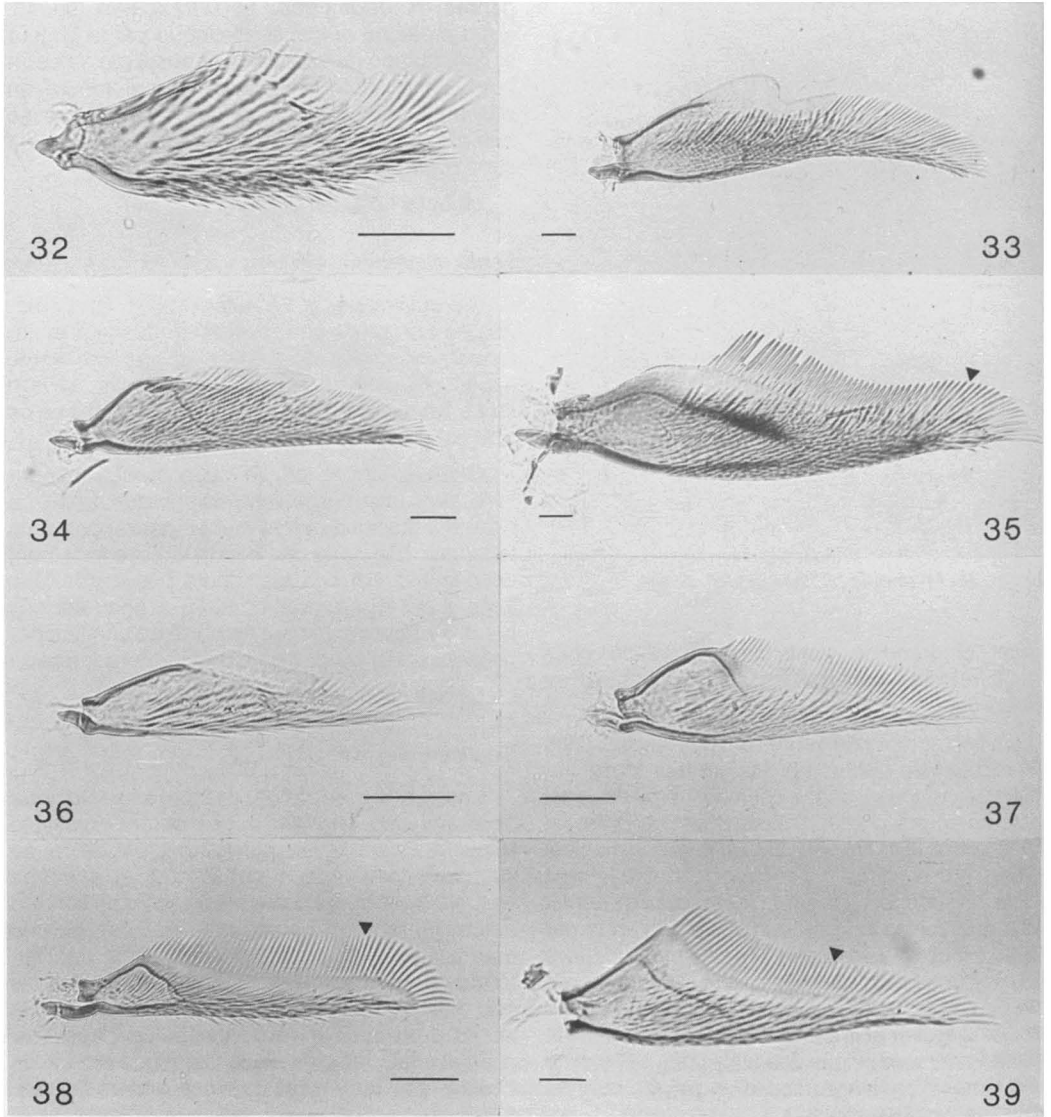
Les seules espèces examinées, *Dorylus orientalis* et *D. laevigatus*, présentent un strigile trapu très semblable: corps principal de forme subtriangulaire, à sommet arrondi et à marge ventrale légèrement convexe, équipé d'un condyle articulaire robuste. La base élevée possède une marge interne longue et porte un peigne régulier, formé de dents longues; l'étranglement proximal est peu marqué. La cavité interne à parois épaisses possède une ouverture petite. L'apex très court et droit, peu différencié, porte une dizaine de dents larges. Il n'y a pas de brosse antéro-latérale.

Le balai tibial est absent.

#### *Ecitoninae* (fig. 49-51)

Les onze espèces étudiées (tableau I) ont toutes la même forme caractéristique de strigile se classant à la limite dans le type effilé. Fortement chitinisé, le corps principal est effilé et correspond à la zone sombre bien visible en particulier sur la figure 50. L'étranglement proximal de la base est très prononcé, nettement visible ventralement. La cavité interne de dimensions réduites est orientée ventralement. La marge interne fait un angle de 45° par rapport à l'axe d'équilibre, permettant la formation d'un grand triangle au début de la zone lamelliforme, dont la limite dorsale prend la forme d'une concavité plus ou moins forte selon les





Figures 32-39. Strigiles de Ponérines. Échelle: 50  $\mu$ m. Le triangle noir inversé indique la limite entre le peigne basal et le peigne apical. 32. *Amblyopone pallipes*. 33. *Odontomachus clarus*. 34. *Euponera stigma*. 35. *Harpegnathos* sp. 36. *Ponera coarctata*, mâle. 37. *P. coarctata*, ergate. 38. *Sphinctomyrmex imbecillis*. 39. *Leptogenys elongata*.

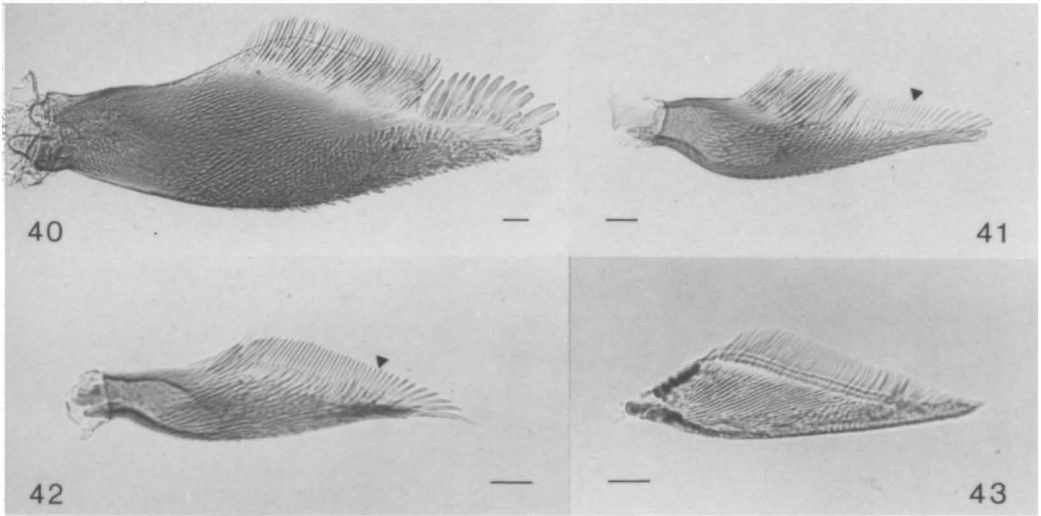
genres. Pourvu de dents longues, étroites et serrées, le peigne basal repose sur la zone lamelliforme; les premières dents se retrouvent au sommet du triangle. L'apex est atrophié et courbé en sens inverse de la base selon l'axe longitudinal. Le peigne apical comprend de 9 à 13 dents parfois très larges comme chez *Cheliomyrmex andicola*. Le peigne apical n'atteint pas l'extrémité distale chez *Eciton vagans*. Il n'y a pas de brosse antéro-latérale.

Le balai tibial est absent, comme chez les Dorylines et les Leptanillines.

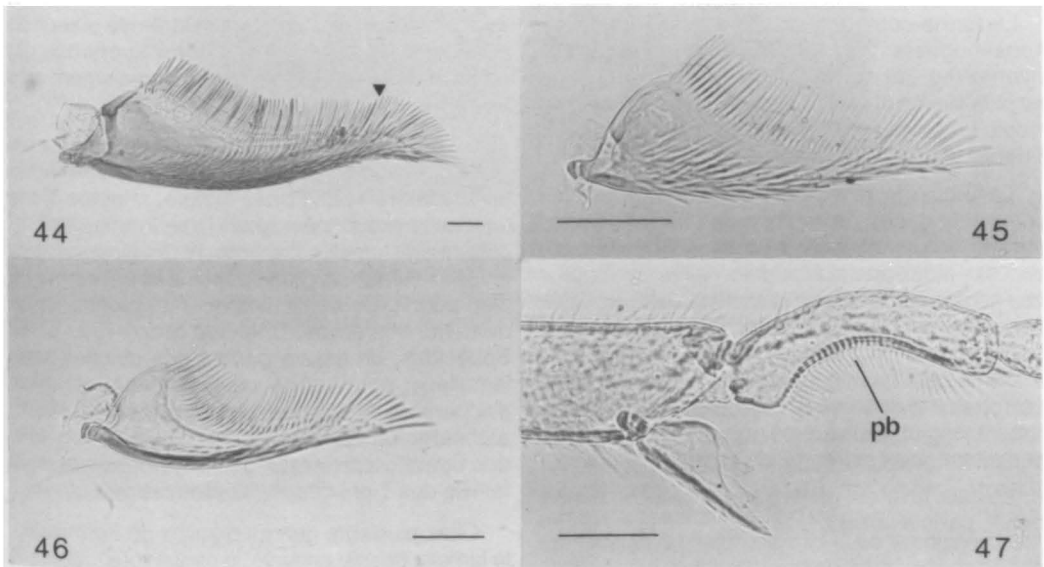
#### *Myrmicinae* (fig. 52-65)

Le strigile de cette vaste sous-famille apparaît globalement très intégré, tout en présentant des variations importantes.

La forme trapue, la plus commune, possède un corps principal subtriangulaire, une marge ventrale



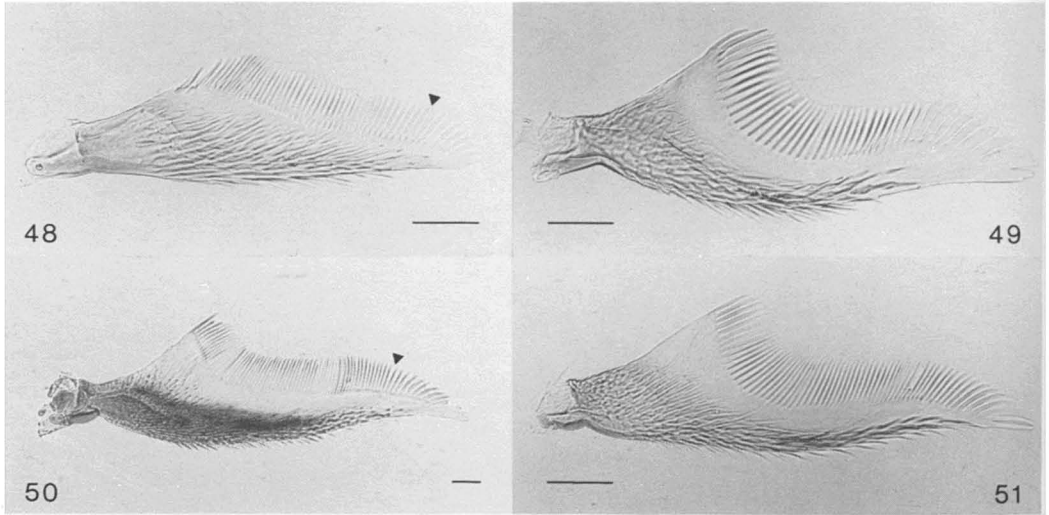
Figures 40-43. Strigiles de Ponérines. Échelle: 50  $\mu$ m. Le triangle noir inversé indique la limite entre le peigne basal et le peigne apical. 40. *Paraponera clavata*. 41. *Ectatomma ruidum*. 42. *Rhytidoponera chalybaea*. 43. *Platythyrea punctata*.



Figures 44-47. Strigiles de trois *Pseudomyrmecines* et d'une *Leptanilline*. Echelle: 50  $\mu$ m. Le triangle noir inversé indique la limite entre le peigne basal et le peigne apical. 44. *Pachysima aethiops*. 45. *Pseudomyrmex* sp. 46. *Tetraponera aitkeni*. 47. *Leptanilla judaica*; pb, peigne basitarsal.

convexe et un condyle articulaire court et souvent trapu. La base occupe environ 85 % du corps principal. La cavité interne à faible ouverture reste vaste en général; le plafond est parfois assez mince (fig. 60). La marge interne est convexe, rarement droite (fig. 61), suivie ou non d'une dent basale (tableau I). Le peigne basal, droit ou courbé, demeure bien régulier; il est pourvu de dents longues supportées par une zone lamelliforme plus

ou moins développée. L'apex très court et faiblement différencié peut être digitiforme ou pointu. Il porte en moyenne une douzaine de dents. La brosse antéro-latérale reste en général peu développée, voire absente. Le strigile des Attini offre un habitus particulier: la marge ventrale est plus convexe et les structures dorsales tendent à s'aligner longitudinalement les unes par rapport aux autres.



Figures 48-51. Strigiles d'une Doryline et de trois Écitonines. Échelle : 50  $\mu\text{m}$ . Le triangle noir inversé indique la limite entre le peigne basal et le peigne apical. 48. *Dorylus orientalis*. 49. *Cheliomyrmex andicola*. 50. *Eciton vagans*. 51. *Neivamyrmex californicus*.

La forme compacte peut se rencontrer chez *Aphaenogaster* (fig. 54), *Monomorium*, *Nesomyrmex* (fig. 58) et *Pheidole*. Dans ce cas, la base est plus élevée et plus courte, et l'apex encore plus réduit. Le peigne apical compte en moyenne 7 à 8 dents.

La forme effilée reste plutôt rare. Chez les Dacetini et le genre *Zacryptocerus* (fig. 63), dont le strigile est falciforme, la marge ventrale est convexe plutôt que sinusoïdale. Après une courbe très accentuée, la marge interne devient rectiligne, donnant ainsi une allure particulière à la base. La cavité interne peut être courte ou allongée. Il n'y a pas de dent basale. Chez *Ocymyrmex*, la base est fortement courbée et l'apex est exceptionnellement long et pointu; le peigne apical s'amenuise et n'atteint pas l'extrémité de l'apex.

Le balai tibial est généralement présent, parfois réduit, parfois absent.

## Évolution morphologique

### LE PROCCALCAR DES HYMÉNOPTÈRES

Pour comprendre l'évolution du strigile chez les fourmis, il s'avère nécessaire de connaître le sens très général des variations de l'éperon protibial antérieur au niveau de l'ordre des Hyménoptères.

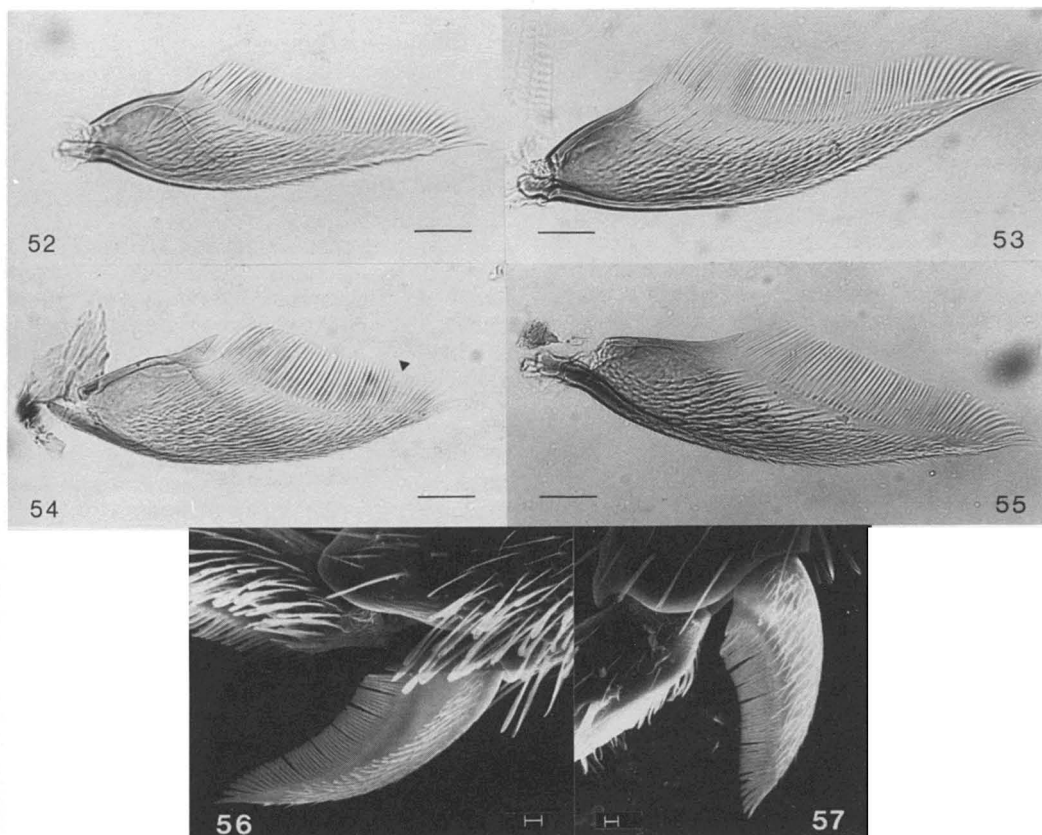
La majorité des Symphytes exhibent un calcar ventral à l'apex des protibias. Cet éperon très mobile se présente soit comme un cylindre bien droit (Cimbicides), soit (le plus souvent) comme une tige conique portant une lamelle basse et plus

ou moins allongée. Lorsque l'extrémité distale de cette lamelle se recourbe, elle est supportée par un processus digitiforme projeté dorsalement près de l'apex.

Chez plusieurs familles d'Apocrites, on observe un calcar subdivisé en deux parties bien distinctes en vue latérale : une base élargie, affectée d'une concavité prononcée selon l'axe longitudinal, et portant une lamelle diversement développée; puis un apex bien droit, plus ou moins long, inerme ou bien pourvu de denticules ou d'un peigne formé de dents très fortes. Chez les Braconides et les Sphécides, on trouve parfois des strigiles sans lamelle et pourvus de peignes basal et apical d'apparence différente. Par contre, Brothers (1975) a observé un calcar aussi peu modifié que celui des Symphytes dans le genre *Anthobosca* de la famille des Tiphiiides, Aculéates primitifs.

Chez plusieurs genres primitifs de Formicides, la lamelle basale persiste, presque toujours suivie d'un peigne apical plus ou moins développé. Par contre, le calcar de la majorité des genres s'est transformé en un véritable strigile, la base et l'apex portant chacun un peigne. Ces deux peignes sont alignés l'un à la suite de l'autre pour constituer un ensemble uniforme. Chez les espèces de fourmis examinées, la marge ventrale du corps principal ne porte pas de longs poils raides, ni de peigne comme c'est parfois le cas chez les Mutillides.

L'élaboration progressive d'un organe complexe comme le strigile des Formicides constitue une voie très particulière et peut-être unique de spécialisation au sein de l'ordre.



Figures 52-57. Strigiles de Myrmicines. Échelle: 50  $\mu\text{m}$  (sauf aux figures 56-57). Le triangle noir inversé indique la limite entre le peigne basal et le peigne apical. 52. *Myrmica detritinodis*. 53. *Pogonomyrmex californicus*. 54. *Aphaenogaster occidentalis*. 55. *Veromessor andrei*. 56-57. *Leptothorax acervorum*, microphotographies électroniques de l'appareil de nettoyage; le trait blanc vaut 10  $\mu\text{m}$ . 56. Vue antérieure montrant le balai tibial en haut à droite et la brosse antéro-latérale sur le corps même du strigile. 57. Vue postérieure.

D'autres types de calcar se rencontrent chez les abeilles sauvages, les Braconides, etc. Les Microhyménoptères ont aussi probablement innové au niveau de cette structure.

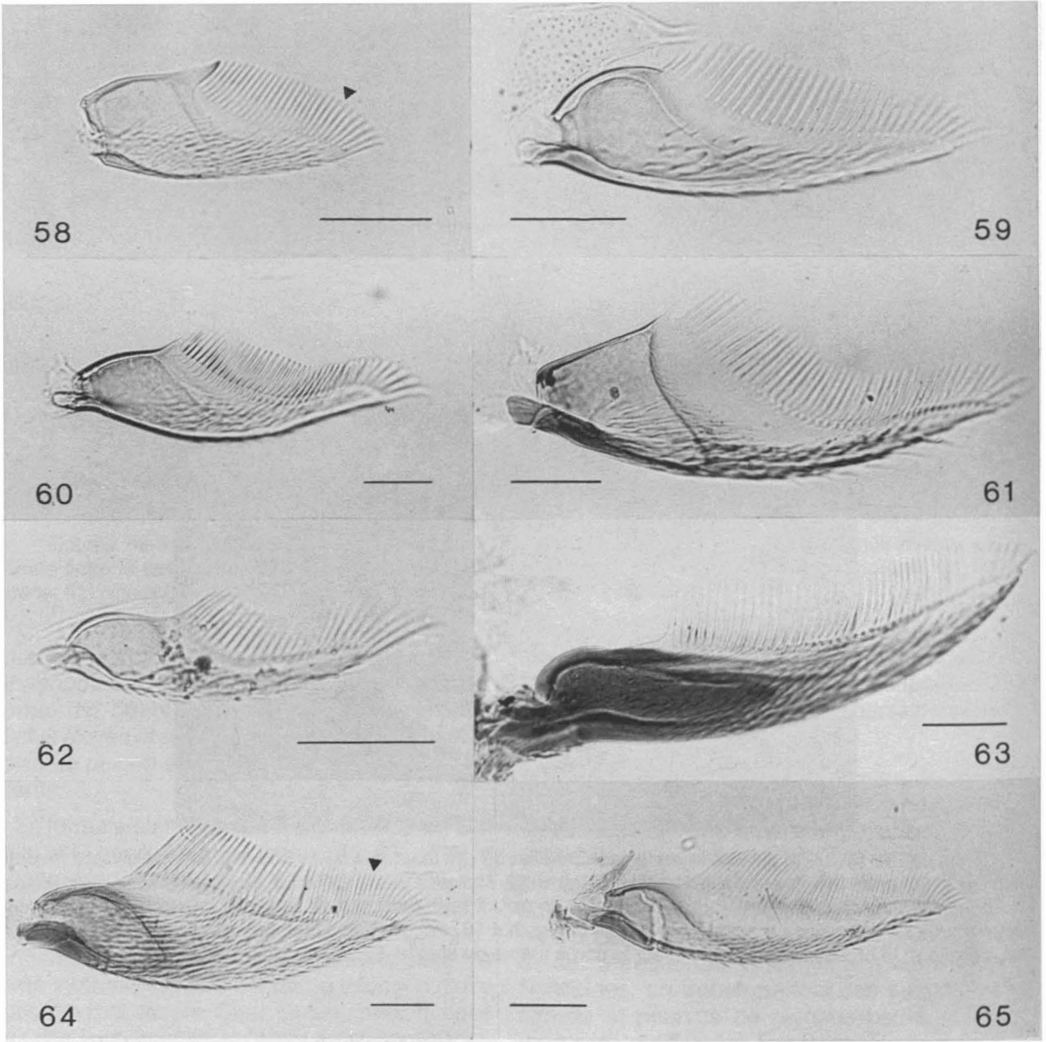
#### LE STRIGILE DES FORMICIDES

La présente revue des variations morphologiques du strigile chez les fourmis permet d'esquisser un schéma de l'évolution générale de cette pièce dans la famille.

Le strigile de la souche ancestrale devait avoir un corps principal plus primitif, à peine comprimé latéralement, allongé et bipartite. La base affectée d'une concavité portait une lamelle basse et longue comme on en rencontre dans plusieurs familles d'Aculéates. Suivait un apex droit surmonté d'un peigne plus ou moins grossier. *Nothomyrmecia macrops* rappellerait encore quelque peu un tel modèle.

L'évolution de la pièce présente par la suite trois tendances générales: (1) une intégration de plus en plus poussée de la base et de l'apex malgré les variations de forme; (2) une disparition de la lamelle basale au profit d'un peigne; (3) une uniformisation du peigne apical avec le peigne basal. Ces transformations vont produire un organe très typique et plus efficace chez la majorité des genres.

Le remplacement de la lamelle basale par un peigne apparaît comme le point central de cette spécialisation et demande quelques explications. Selon nos observations, les dents du peigne apical apparemment fortes et rigides seraient produites directement à partir du tégument de la surface dorsale de l'apex. Par contre, les dents du peigne basal qui semblent plus souples origineraient du découpage de la lamelle. Ce processus explique aussi fort bien l'origine des deux peignes d'ap-



Figures 58-65. Strigiles de Myrmicines. Échelle : 50 µm. Le triangle noir inversé indique la limite entre le peigne basal et le peigne apical. 58. *Nesomyrmex echinatinodis*. 59. *Chalepoxenus muellerianus*. 60. *Myrmicaria rufiventris*. 61. *Solenopsis* sp. 62. *Strumigenys rufobrunnea*. 63. *Zacryptocerus* sp. 64. *Acromyrmex* sp. 65. *Myrmicocrypta* sp.

parente fort différente observés chez des Sphécides. De plus, on peut considérer comme une possible situation de transition les lamelles basales frangées, observées chez quelques Sphécides et Pompilides. On peut noter enfin que le canal dorsal qui semble faire communiquer la cavité interne de la base avec l'extérieur disparaît en même temps que la lamelle dorsale.

Cette interprétation se fonde sur plusieurs arguments. À l'origine, le corps principal comprend deux parties distinctes, la base et l'apex. Malgré leur intégration subséquente, la discontinuité de la courbure longitudinale du corps principal rap-

pelle presque toujours l'existence de ces deux régions qui supportent chacune leur propre structure; la marge ventrale, selon le profil latéral, présente alors un point d'inflexion au niveau de cette discontinuité. Le peigne basal repose le plus souvent sur une assise lamellaire que nous appelons zone lamellaire. Malgré l'uniformisation des peignes basal et apical, il reste souvent possible d'identifier leurs limites contiguës (indiquées par un triangle noir inversé dans certaines figures) par des différences, même minimes, de longueur et de largeur dans les dents. Surtout, la présence d'une lamelle basale sur les strigiles des mâles du genre *Ponera*, alors que ceux des femelles ont un peigne,



montre sans équivoque le lien étroit existant entre ces deux structures. Enfin, une lamelle réduite en longueur est suivie d'un court peigne basal dans le genre *Ectatomma* (fig. 41); lorsque doublée par une brosse dorsale postérieure, elle régresse sans se découper.

#### ASPECTS PHYLOGÉNÉTIQUES

Globalement, les résultats de cette première étude générale mais non exhaustive s'accordent mieux avec l'arbre phylogénétique de Taylor (1978) qu'avec celui de Brown (1954). La majorité des genres du complexe ponéroïde présentent un étranglement à l'extrémité proximale du strigile ou au moins une inflexion de la marge ventrale, tout près du condyle articulaire. Nous n'avons rencontré ni étranglement, ni inflexion similaire chez les genres examinés dans le complexe formicoïde. En outre, selon notre interprétation des structures observées, les Pseudomyrmécines partagent un caractère dérivé, la brosse dorsale, avec quelques genres de Ponérines comme *Platythyrea*, *Paraponera* et *Ectatomma*. Il est certain que le strigile des Pseudomyrmécines manifeste par ses caractéristiques beaucoup moins d'affinités avec celui des Myrméciines. S'ajoute à ces éléments le fait que le jeu des variations affecte davantage la base que l'apex dans le complexe ponéroïde, alors que l'inverse s'observe dans le complexe formicoïde. De plus, à l'exception des *Myrmecia* et de quelques genres de Ponérines, l'apex est fortement réduit chez les autres genres du complexe ponéroïde.

Le strigile de *Nothomyrmecia macrops* s'avère sans contredit le plus primitif rencontré au sein de la famille: l'assise de la lamelle est encore concave; les parois du corps principal demeurent très épaisses; le condyle articulaire est peu développé et voisine un petit canal au rôle inconnu et qui semble traverser l'extrémité de la marge ventrale.

À l'intérieur du complexe formicoïde, *Nothomyrmecia macrops* est la seule espèce dont le strigile possède une lamelle dorsale. Cette dernière est remplacée par un peigne basal dans les trois autres sous-familles. Une zone lamelliforme parfois translucide peut servir d'assise à ce peigne. Chez *Melophorus* par exemple, on reconnaît sous le peigne basal une zone peu chitinisée très large qui se referme juste au niveau du triangle noir, à la figure 9. La limite ventrale de cette zone correspondrait à l'assise concave de la lamelle de *N. macrops*; dans les deux cas, il s'agit d'indices de leur origine. On peut aussi voir dans les trois sous-familles un amincissement des parois du corps principal, phénomène poussé à l'extrême chez *Brachymyrmex* (fig. 21), et un allongement du condyle articulaire qui traîne avec lui le petit

canal sus-mentionné. Un tel allongement du condyle confère probablement une plus grande mobilité au strigile.

Le strigile compact d'*Aneuretus simoni* se révèle surprenant. Une telle forme intégrée, où l'on ne distingue plus la partie apicale de la partie basale, n'a rien de primitif. *Aneuretus* aurait donc passablement évolué depuis le moment où ce fossile vivant a laissé le tronc principal du complexe formicoïde. La présence d'une dent basale rapproche *A. simoni* des Dolichodérines, alors que la forme compacte est très semblable à celle du genre *Brachymyrmex* des Formicines.

Globalement, le strigile des Dolichodérines présente un habitus typique et constant par suite du redressement de la marge interne, ce qui en fait un ensemble très homogène. Par contre, les variations de la base engendrent une plus grande diversité de formes chez les Formicines. Les limites des tribus de cette sous-famille apparaissent souvent inconsistantes d'après les caractères des strigiles. Ainsi, le genre *Anoplolepis* avec un strigile effilé et le genre *Plagiolepis* avec une forme compacte se retrouvent ensembles dans les Plagiolepidini. Le genre *Lasius* cadre assez mal avec les autres Formicini. Les formes effilées de cette dernière tribu se distinguent peu de celles des Camponotini.

Le complexe ponéroïde manifeste une grande diversité qui pose encore plusieurs problèmes au sujet des relations entre les diverses sous-familles et les tribus. Le strigile des Myrméciines et des Ponérines primitives montre un habitus très robuste: les parois du corps principal sont épaisses et le condyle articulaire, souvent trapu, n'est pas en continuité avec la marge ventrale. Chez les Myrméciines, la base apparaît plus soulevée et plus courte que chez *N. macrops* (strigile le plus primitif de l'autre complexe); de plus, le développement exagéré de l'apex et de son peigne est particulier à cette sous-famille. Il faut donc situer son origine dans la souche ancestrale des ponéroïdes, comme le suggère Taylor (1978).

Les Ponérines affichent les plus fortes variations observées à l'intérieur d'une même sous-famille. La grande tribu des Ponerini présente à première vue un ensemble hétéroclite. Parmi les genres examinés, le strigile d'*Euponera* (fig. 34), de *Centromyrmex* et de *Pachycondyla* montre un habitus commun à partir duquel on peut facilement faire dériver le modèle particulier des Odontomachini (fig. 33).

Les strigiles de trois genres d'Ectatommini, *Paraponera*, *Ectatomma* et *Rhytidoponera* (fig. 40-42), ont une brosse dorsale ou du moins un vestige de brosse. Sans y voir nécessairement un processus continu d'évolution du premier strigile

au troisième, il est permis de supposer ici une suite logique de transformations: (1) la lamelle est doublée par une brosse dorsale, nouvelle structure issue d'un développement exagéré de la pilosité de la face postérieure du strigile; c'est ce que l'on observe chez *Paraponera clavata*; (2) la brosse dorsale étant probablement plus efficace que la lamelle, cette dernière a tendance à s'affaïsser; chez *Ectatomma*, ce mouvement est combiné à un découpage partiel de la lamelle (seulement dans la zone non doublée par la courte brosse), ce qui donne un court peigne basal coincé entre un vestige de lamelle et le peigne apical; (3) la lamelle s'est découpée sur toute sa longueur en un peigne basal et a laissé une dent basale chez *Rhytidoponera*. Il est difficile d'évaluer l'importance que la brosse dorsale a connue chez les ancêtres immédiats de ce dernier genre.

Des liens fort intéressants se révèlent entre les membres de certaines tribus de Ponérines et d'autres sous-familles. Ainsi, le strigile des Pseudomyrmécines montre beaucoup d'affinités avec celui des *Platythyrea*, genre isolé (tribu des *Platythyreini* avec les *Probolomyrmex*) pas très éloigné des Ectatommini selon Wheeler & Wheeler (1985). Dans les deux cas, on observe une longue brosse dorsale, un affaissement important de la lamelle et un habitus similaire: forme triangulaire, apex court, corps principal développé au-dessus de l'axe d'équilibre, même courbure de la marge ventrale qui est en continuité avec le condyle articulaire. Il faut rappeler ici que la lamelle ne se découpe pas lorsqu'elle se trouve devant une brosse dorsale, elle s'affaïsse plutôt.

Wilson *et al.* (1967) placent les Ectatommini à l'origine de la sous-famille des Myrmécines. Le strigile sans lamelle ni dent de *Gnamptogenys* ressemble fortement à celui de certains genres de Myrmécines comme *Veromessor* et *Acromyrmex* (fig. 55, 64). Une étude détaillée des strigiles des Ectatommini ainsi que des groupes qui gravitent autour de cette tribu (*Myrmécines*, *Pseudomyrmécines*, *Platythyreini*) devrait permettre de jeter un éclairage nouveau sur les relations possibles entre les genres constitutifs de ces taxons.

Même si les strigiles des Cerapachyini examinées sont très allongés, il est possible de faire un rapprochement entre celui de *Sphinctomyrmex* (fig. 38) et celui de *Dorylus* (fig. 48): base subtriangulaire, peigne dorsal long et uniforme avec de longues dents, courbure très similaire de la marge ventrale. Cette comparaison est motivée par le fait que les Cerapachyini (Cérapachyines selon Wheeler & Wheeler 1985) origineraient de formes intermédiaires entre des Ponérines plus primitives et les Dorylines. En outre, selon nos observations, les Cerapachyini, les Dorylines et les

Éctonines ont perdu leur balai tibial. Quant aux Éctonines, au strigile très particulier (fig. 49-51), ils n'ont pas d'équivalent chez les Ponérines; seul le strigile déjà mieux intégré de *Leptogenys elongata* (fig. 39) a une base triangulaire.

La forte dissemblance entre le strigile de *Dorylus* et celui des Éctonines s'ajoute à la liste des différences déjà reconnues entre ces deux sous-familles. Il sera intéressant d'examiner le strigile des *Aenictus* pour savoir s'il conserve la forme simple observée chez *Dorylus* ou bien s'il présente la forme caractéristique des Éctonines. Wheeler & Wheeler (1985) acceptent le passage du genre *Aenictus* aux Éctonines, changement proposé en 1972 par Kistner à la suite de ses observations sur les Staphylinides myrmécophiles associés aux différents genres de fourmis légionnaires.

Le strigile de *Leptanilla judaica* (fig. 47) est unique dans la famille des Formicidae. Jusqu'à maintenant, c'est le seul qui soit dépourvu de peigne apical. Cette absence doit être considérée comme un caractère dérivé, aboutissement ultime d'une tendance à la réduction de l'apex. Cependant, ce phénomène s'observe fréquemment dans plusieurs autres familles d'Aculéates. La présence d'une lamelle rend le strigile des Leptanillines plus primitif que celui des Dorylines et des Éctonines auxquels ils sont habituellement associés. De nouvelles observations s'avèrent nécessaires pour jeter plus de lumière sur la signification de ce jeu de variations.

### Relations avec la classification

Les variations morphologiques du strigile que nous avons décrites pour l'ensemble des Formicidae peuvent-elles contribuer à définir ou à délimiter les unités taxonomiques infra-familiales?

On peut effectivement identifier des éléments caractéristiques aux niveaux des sous-familles, tribus et genres actuellement reconnus dans la classification. Ainsi, les variations de la base et de l'apex confèrent au corps principal un habitus généralement distinctif au niveau des sous-familles. Si l'on tient compte en outre des éléments dorsaux, on peut souvent séparer les genres, à tout le moins des groupes de genres. Par exemple, la base du strigile des *Rhytidoponera* porte une dent, seul cas connu chez les Ponérines selon notre échantillonnage, et une brosse dorsale très courte.

Mais les découpages taxonomiques et les rapprochements phylogénétiques ne coïncident pas toujours et dénotent le besoin de nouvelles analyses biosystématiques. Il est significatif de constater que les cas qui prêtent le plus à discussion présentent aussi des particularités au niveau

du strigile, comme chez les genres *Leptanilla* et *Aneuretus*, la tribu des Cerapachyini, la sous-famille des Dorylinae. La signification taxonomique de ces variations peut ne pas être évidente pour un niveau donné lorsque le strigile est étudié seul. Mais, dans un groupe de caractères, il peut prendre un sens qui confirme une division ou, mieux, qui débloque l'interprétation de l'ensemble.

Nous avons détecté ce potentiel pour la première fois dans l'étude comparative des sous-genres actuels de *Leptothorax* (*sensu lato*). Certains caractères fondamentaux montrent qu'il existe deux sous-ensembles très différents d'espèces. Le premier avec le genre *Leptothorax* (*sensu stricto*, Francoeur *et al.*, 1985) possède un strigile avec une dent basale, alors que le deuxième avec le genre *Myrafant* affiche un strigile sans dent basale. Ce caractère permet de reconnaître des sous-tribus dans ce cas (Francoeur, données inédites). De même, le strigile peut contribuer à caractériser des groupes d'espèces à l'intérieur d'un genre, comme chez *Myrmica* (Francoeur, non publ.). Cependant, il ne semble pas très utile pour distinguer des espèces.

### Remerciements

Cette étude fut rendue possible grâce à une subvention du Conseil de recherches en sciences naturelles et génie du Canada. Nous remercions le Dr E. O. Wilson du *Museum of Comparative Zoology* de l'Université Harvard (Cambridge, Massachusetts) et M. Barry Bolton du *British Museum of Natural History* (Londres) de nous avoir fourni des spécimens. Nous tenons à souligner le travail de M. Pierre Savard qui a effectué la préparation des strigiles des Myrmicines.

### Références

- BROTHERS, D. J., 1975. Phylogeny and classification of the Aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. — *Kans. Univ. Sci. Bull.*, 50: 483-648.
- BROWN, W. L., 1954. Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae. — *Insectes soc.*, 1: 21-31.
- FRANCOEUR, A., R. LOISELLE & A. BUSCHINGER, 1985. Biosystématique de la tribu Leptothoracini (Formicidae, Hymenoptera). 1. Le genre *Formicoxenus* dans la région holarctique. — *Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.)*, 112: 343-403.
- GENNERICH, J., 1922. Morphologische und biologische Untersuchungen der Putzapparate der Hymenopteren. — *Arch. Naturgesch.*, 88: 1-63.
- KISTNER, D. H., 1972. A new genus of the staphilinid tribe Dorylomimini from Africa and its possible significance to ant phylogeny. — *Ent. News*, 83: 85-91.
- LOISELLE, R. & A. FRANCOEUR, 1988. Régression du dimorphisme sexuel dans le genre *Formicoxenus* et polymorphisme comparé des sexes dans la famille des Formicidae, (Hymenoptera). — *Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.)*, 115: 367-378.
- MASSON, C. & R. BROSSUT, 1981. La communication chimique chez les insectes. — *La Recherche*, 12: 406-416.
- PASSERA, L., 1984. Aspects comportementaux de la communication chimique dans les sociétés animales. — *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 120: 163-174.
- TAYLOR, R. W., 1978. *Nothomyrmecia macrops*. A living-fossil ant rediscovered. — *Science*, 201: 979-985.
- WHEELER, G. & J. WHEELER, 1985. A simplified conspectus of Formicidae. — *Trans. Am. ent. Soc.*, 111: 255-264.
- WHEELER, W. M., 1910. *Ants: their structure, development, and behaviour*. — Columbia Univ. Press, New York, 663 p.
- WILSON, E. O., 1971. *The Insect societies*. — Harvard Univ. Press, Cambridge, 548 p.
- WILSON, E. O., F. M. CARPENTER & W. L. BROWN, 1967. The first mesozoic ants. — *Science*, 157: 1038-1040.





## **EPIDINOCARSIS LOPEZI (HYMENOPTERA: ENCYRTIDAE): OVIPOSITEUR, TYPES DE PIQÛRES ET NATURE DU PARASITISME SUR PHENACOCCLUS MANIHOTI (HOMOPTERA: PSEUDOCOCCIDAE)**

Y. IZIQUEL, A. LE RALEC et J. P. NÉNON

Laboratoire d'Entomologie fondamentale et appliquée  
(Laboratoire associé à l'INRA)

Campus de Beaulieu, Avenue du Général Leclerc  
35042 Rennes Cedex, France

et

Groupe franco-congolais de lutte contre les ravageurs du manioc

### **Résumé**

L'ovipositeur d'*Epidinocarsis lopezi* De Santis, composé de trois paires de valves et de deux paires de valvifères, présente un équipement sensoriel complexe et particulier. Cet hyménoptère inflige à son hôte trois types de piqûres: sans ponte, nutritionnelle et efficace. Le parasitisme induit par l'hyménoptère sur la cochenille du manioc (*Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero) est essentiellement solitaire (60 à 80 % des cas en conditions expérimentales) à la suite de l'acquisition d'un comportement de défense de la cochenille, aussitôt après la première piqûre. Le rôle de l'équipement sensoriel et des glandes annexes d'*E. lopezi* dans l'installation du parasitisme, ainsi que l'adéquation existant entre les populations du parasitoïde et de l'hôte sont discutés.

### **Abstract**

The ovipositor of *Epidinocarsis lopezi* De Santis, formed by three pairs of valvulae and two pairs of valvifers exhibits a special sensory equipment. The female is able to make three different types of stings: without oviposition, nutritional, and with oviposition. Parasitism induced by this entomophagous insect on the cassava mealybug (*Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero) is of the solitary type (60 to 80% of cases under experimental conditions) because of the acquisition by the mealybug of defense behaviour after the first sting. Possible functions of the sensory equipment and glands are discussed, as well as the adequation between parasitoid and host populations.

### **Introduction**

L'hyménoptère néotropical *Epidinocarsis* (= *Apoanagyrus*) *lopezi* De Santis (Encyrtidae) a été acclimaté et répandu en Afrique intertropicale par l'*International Institute of Tropical Agriculture* (I.I.T.A.) (Herren *et al.*, 1985) pour réguler les populations de la cochenille du manioc (*Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero), également d'origine sud-américaine, accidentellement introduite sur les côtes du golfe de Guinée où elle a été signalée dès 1973 au Congo (Silvestre, 1973). Cette cochenille ne peut être combattue que par voie biologique pour des raisons agronomiques, culturelles et économiques. Dans le cadre des travaux développés par l'équipe franco-congolaise de lutte contre la cochenille du manioc, nous avons étudié l'anatomie et le fonctionnement de l'ovipositeur de l'entomoparasitoïde *Epidinocarsis lopezi*, ainsi que l'infestation et la nature du parasitisme induit par cet Encyrtidae sur son hôte.

### **Matériel et méthodes**

#### **SOUCHES ET ÉLEVAGE DES INSECTES**

Les souches de *P. manihoti* et *E. lopezi* proviennent du Congo. Elles sont entretenues au laboratoire sur différentes variétés de manioc de l'espèce *Manihot esculenta* Crantz, selon la révision du genre par Rogers & Appan (1973), provenant du Congo, de la Côte d'Ivoire et du Cameroun.

Les conditions d'élevage sont les suivantes: température, 23°C; humidité relative, 65 %; photopériode, 12/12. Les souches d'insectes sont renouvelées chaque année à partir du matériel récolté en Afrique.

#### **OBSERVATIONS EN MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE À BALAYAGE**

*L'ovipositeur.* Les abdomens entiers des femelles d'*E. lopezi* sont prélevés avec des pinces

fines et sont immédiatement collés sur des supports en laiton pour l'observation qui intervient après dessiccation à l'air et après déshydratation à l'alcool éthylique 100°, et éventuellement au toluène, avant le montage. L'ovipositeur est donc dégagé et ses pièces constitutives séparées.

*L'œuf.* Les abdomens des femelles sont prélevés et disséqués sur filtre en polyamide. Les ovaires dilacérés laissent échapper les ovocytes qui sont alors fixés au glutaraldéhyde puis progressivement déshydratés à l'acétone. La préparation est achevée par un passage au point critique.

*Les cochenilles après piqûre.* Les productions de cire sont éliminées à l'acétone afin de pouvoir observer les traces laissées par les piqûres. La méthode de préparation des échantillons est alors la même que celle utilisée pour les œufs d'*E. lopezi*.

Les échantillons, métallisés à l'or, sont observés sur un appareil JEOL, J.S.M. 35 à 12 KV.

#### NATURE DU PARASITISME, CAPACITÉ DISCRIMINATOIRE ET LIMITATION DU SUPERPARASITISME

Les séries expérimentales ont exigé une stricte standardisation des conditions de leur exécution concernant, d'une part, la distribution du parasitisme et, d'autre part, la capacité discriminatoire des femelles et l'installation du parasitisme solitaire ou du superparasitisme.

Les cochenilles sont installées sur la face inférieure d'un fragment de limbe foliaire découpé à l'emporte-pièce sur le parcours de la nervure centrale d'un lobe, au long de laquelle les pseudococcines se regroupent de préférence. Le fragment de feuille est déposé face inférieure contre la gélose coulée dans une boîte de Pétri (diamètre: 45 mm). Le jour de leur émergence, 10 femelles d'*E. lopezi* sont mises en présence de mâles pour l'accouplement. Le lendemain, les femelles sont isolées une à une. On présente alors à chacune, quotidiennement et pendant neuf jours, 20 cochenilles. L'expérience est renouvelée avec 10 autres femelles et une densité de huit cochenilles par femelle pendant 10 jours. Les lots de cochenilles soumis à l'action des parasitoïdes lors des expériences sont conservés jusqu'à leur dissection qui intervient six jours plus tard, lorsque le parasitoïde est parvenu au stade L<sub>1</sub> ou L<sub>2</sub>. Ce délai affecte peu le taux du parasitisme initial, la mortalité embryonnaire étant quantitativement négligeable. Par ailleurs, les larves ayant subi l'encapsulement sont parfaitement repérables à l'issue de ce délai (Nénon *et al.*, 1988). Les lots expérimentaux de cochenilles soumises à l'infestation regroupent des individus de même taille, de l'ordre du millimètre,

parvenus au stade L<sub>4</sub> (jeune femelle sans ovisac). Les conditions de température et d'hygrométrie sont les mêmes que dans les élevages.

## Résultats

### OVIPOSITEUR ET GLANDES ANNEXES DE L'APPAREIL REPRODUCTEUR FEMELLE

#### *Ovipositeur*

L'ovipositeur des hyménoptères chalcidiens a fait l'objet de nombreuses études (King & Ratcliffe, 1969; King & Copland, 1969; Copland, 1976; Copland & King, 1971, 1972a, 1972b, 1972c; Van Veen & Van Wijk, 1985; Austin, 1983) qui mettent en évidence, à partir d'un même schéma d'organisation, de nombreuses variations de forme, de structure et de fonctionnement de cet appareil entre familles, voire entre espèces. Ces variations morphologiques et fonctionnelles peuvent être rapprochées de la diversité des situations écologiques dans lesquelles se trouvent les parasitoïdes infestant de multiples hôtes à différents stades de leur développement.

L'ovipositeur d'*E. lopezi*, composé de trois paires de valves et de deux paires de valvifères, présente des particularités affectant notamment son équipement sensoriel. La description sera faite en utilisant la terminologie de Scudder (1971), la plus simple et la plus communément utilisée; certains auteurs lui préfèrent néanmoins celle de Smith (1970).

L'organisation générale de l'ovipositeur d'*E. lopezi* (fig. 1 et 3a) montre que les valves 1 et 2, formant l'élément perforant et inoculateur de l'œuf, sont étroitement coaptées (fig. 3b). Les valves 2, dorsales, prennent appui sur l'articulation bulbaire à laquelle se rattachent les valvifères 2 par leur ligament et les valves 3. Les valves 1, ventrales, ont une base en demi-cercle ou ramus qui se développe en valvifères 1. Les valvifères 2 s'inscrivent dans l'espace compris entre les valvifères 1 et les ramus des valves 1. Les valves 3 soutiennent dans leur partie antéro-dorsale les valvifères 1 et 2. Les plaques externes s'attachent aux valvifères.

Les valves 1 (fig. 3c) mesurent 300 µm de l'articulation bulbaire à leur extrémité; celle-ci présente trois types de récepteurs sensoriels. Chaque valve porte distalement trois sensilles basiconiques tronquées (la sensille centrale est plus courte que les deux sensilles latérales) qui montrent un pore basal et sont logées dans des dépressions cuticulaires; leur rôle est vraisemblablement chimiorécepteur. À l'arrière de cet ensemble, cinq sensilles coeloconiques, logées chacune au centre d'une cupule tégumentaire,

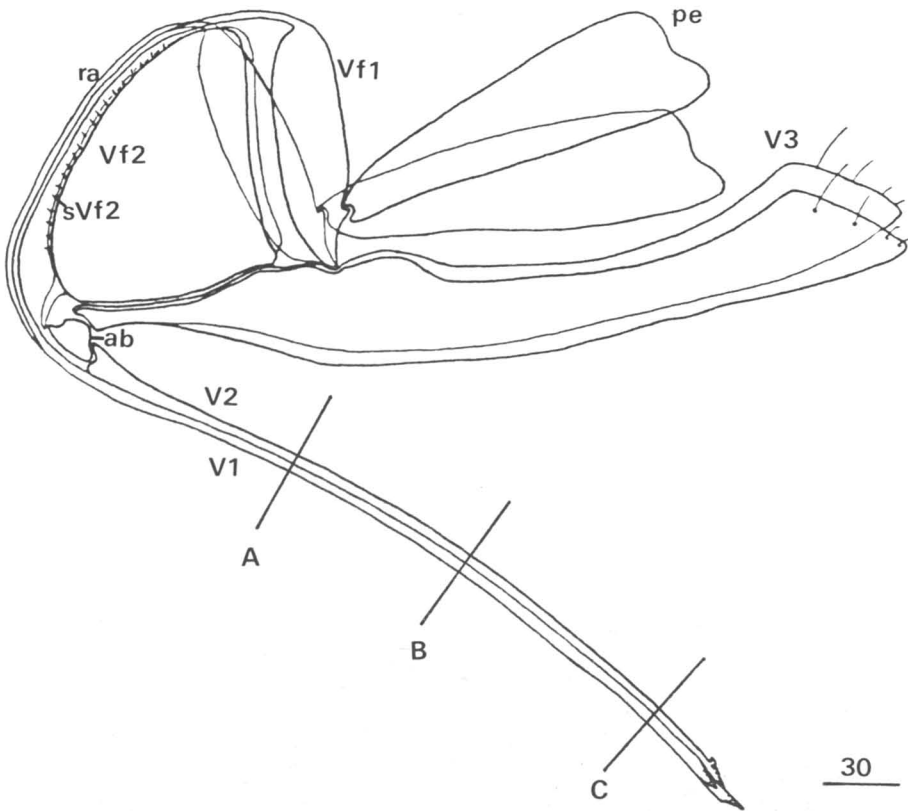


Figure 1. Schéma de l'ovipositeur d'*Epidinocarsis lopezi*; ab, articulation bulbaire; pe, plaque externe; ra, rachis; svf2, sensilles du valvifère 2; V1, valve 1; V2, valve 2; V3, valve 3; Vf1, valvifère 1; Vf2, valvifère 2. A, B, C: niveaux de coupes illustrés à la figure 2. Échelle en  $\mu\text{m}$ .

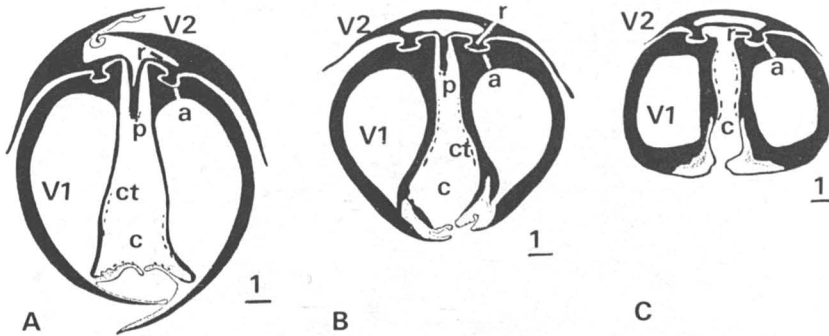


Figure 2. Coupes de l'ovipositeur d'*Epidinocarsis lopezi* à différents niveaux (A, B, C) indiqués sur la figure 1; a, aulax; ab, articulation bulbaire; c, canal de ponte; ct, cténidies; p, pont dorsal; pe, plaque externe; r, ramus; ra, rachis; V1, valve 1; V2, valve 2; V3, valve 3; Vf1, valvifère 1; Vf2, valvifère 2. Échelles en  $\mu\text{m}$ .

semblent jouer un rôle mécanorécepteur. Enfin, sur le tiers distal de chaque valve, s'alignent des petits pores, régulièrement espacés; leur nature sensillaire n'est pas démontrée. L'étude ultrastructurale de ces organes sensoriels permettrait de préciser leur fonction.

La seconde paire de valves se soude, comme chez tous les hyménoptères parasites, en une pièce unique. Cette soudure est incomplète et affecte surtout la face inférieure de la pièce créant ainsi le pont dorsal du canal de ponte enfoncé entre les valves 1 (fig. 2a). L'origine double de la valve 2

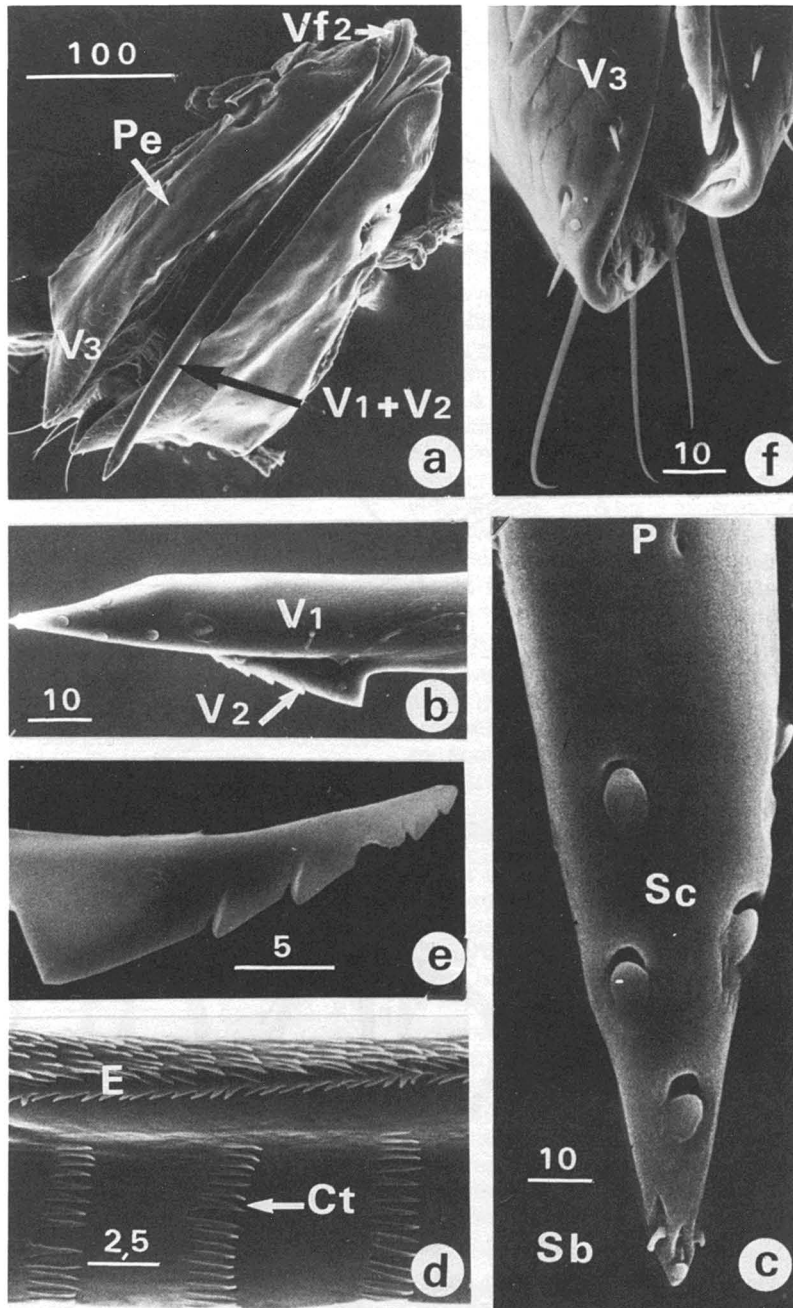


Figure 3. Photographies en microscopie électronique à balayage de l'ovipositeur d'*Epidinocarsis lopezi*. (a) Vue générale de l'ovipositeur en position de repos; V1, valves 1; V2, valves 2; V3, valves 3; Vf2, valvifères 2; Pe, plaque externe. (b) Extrémité des valves 1 et 2 coaptées. (c) Extrémité distale d'une valve 1; Sb, sensilles basiconiques; Sc, sensilles coeloconiques; P, pore. (d) Face interne d'une valve 1; Ct, cténidies en rangées transverses; E, épines en rangées longitudinales. (e) Extrémité distale de la valve 2 portant une lancette unique à six dents. (f) Équipement sensoriel des valves 3 (V3) qui enserrant l'extrémité des valves 1 et 2. Echelle en  $\mu\text{m}$ .

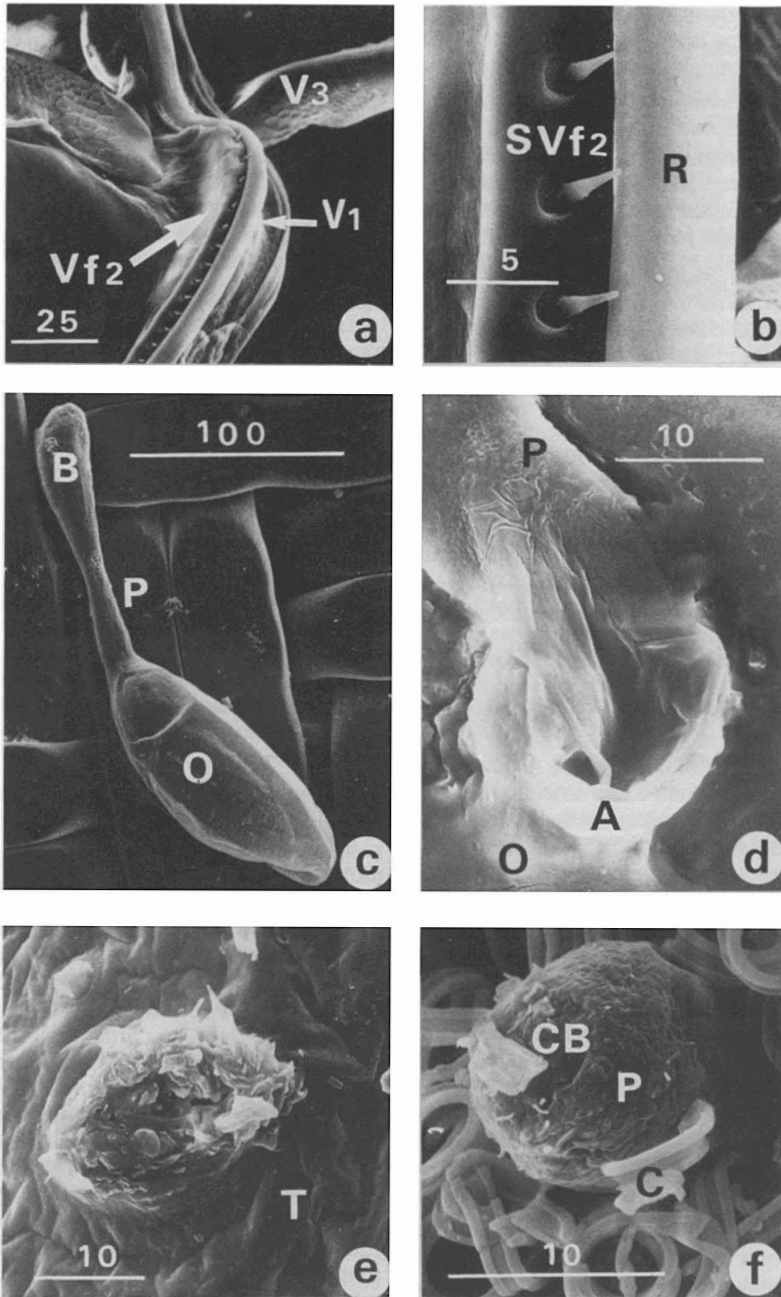


Figure 4. Détails de l'ovipositeur (a,b) et de l'œuf (c,d) d'*Epidinocarsis lopezi* et cicatrices (e,f) laissées par les piqûres de cet hyménoptère sur la cochenille du manioc (*Phenacoccus manihoti*). (a) Valvifères 2 (Vf2) présentant une rangée de sensilles et ramus d'une valve (V1); V3, valves 3. (b) Détail du contact entre le ramus (R) des valves 1 et les valvifères 2; SVf2, sensilles des valvifères 2. (c) Oeuf d'*Epidinocarsis lopezi* mature extrait des voies génitales; B, bulbe de l'œuf; P, pédicelle; O, œuf proprement dit. (d) Anneau chorionique semi-circulaire (A) à la base du pédicelle (P) de l'œuf; O, œuf proprement dit. (e) Cicatrice laissée par une piqûre sans ponte sur le tégument (T) d'une cochenille. (f) Cicatrice laissée par une piqûre efficace: l'extrémité du pédicelle (P) de l'œuf obturée par l'avachissement du chorion bulbaire (CB) dépasse des productions de cire (C) de la cochenille. Échelle en  $\mu\text{m}$ .

est très apparente dans sa moitié proximale où ne se voit qu'une mince membrane tégumentaire. La valve 2, impaire, mesure 300  $\mu\text{m}$ . Elle se termine par une lancette à six dents (fig. 3e) dépourvue d'organes sensoriels.

Les valves 3, longues de 370  $\mu\text{m}$ , entourent les valves 1 et 2 en position de repos. Elles portent à leur extrémité quelques sensilles trichoïdes, deux longues soies et trois plus courtes (fig. 3f).

Les valvifères 1, indépendants l'un de l'autre, sont mis en mouvement d'arrière en avant par une forte musculature; ils entraînent alors les valves 1. Les valvifères 2 (fig. 4a) sont deux pièces semi-circulaires fixes. Chacun porte, à sa partie antérieure, 20 sensilles entrant en contact avec les ramus des valves 1 (fig. 4b); ces sensilles, dites épines du ramus et signalées en nombre variable chez divers chalcidiens, renseigneraient la femelle sur la position des pièces de son ovipositeur.

Chacune des pièces de l'ovipositeur d'*E. lopezi* assure une fonction propre. Les valves 3 ont un rôle protecteur de l'ensemble de valves 1 et 2. Leur équipement sensoriel, quoique réduit, peut intervenir, après la phase de prospection par les antennes, lors de l'infestation de l'hôte. Par ailleurs, ces valves semblent participer au nettoyage de l'ovipositeur, systématiquement pratiqué par le parasitoïde après chacune de ses piqûres. La valve 2, impaire, porteuse d'une lancette robuste, assure la perforation du tégument de la cochenille. Les valves 1, étroitement coaptées à la valve 2 par deux processus symétriques, ou olistheters, délimitent le canal de ponte (fig. 2). Les olistheters, comprenant un rachis porté par la valve 2 et un aulax formé par la valve 1, permettent aux valves 1 de coulisser l'une par rapport à l'autre grâce aux mouvements des valvifères 1 sur la valve 2 qui reste fixe. La face interne des valves 1 (fig. 3d) porte des expansions cuticulaires disposées en peignes, ou cténidies, implantées transversalement tous les 5  $\mu\text{m}$ , et des épines longitudinales et dorsales en rangées continues. Ces épines se retrouvent également sur l'extrémité du pont dorsal limitant le canal de ponte.

Les olistheters, ou systèmes de coaptation des valves, ainsi que les cténidies tapissant le canal de ponte, constituent des adaptations favorisant le passage de l'œuf dans cet étroit canal mesurant en moyenne  $12 \times 6 \mu\text{m}$ . Or, l'œuf est volumineux, long de 240 à 350  $\mu\text{m}$  et large de 60 à 80  $\mu\text{m}$ . Typiquement encyrtiforme (fig. 4c), il présente trois parties distinctes: l'œuf proprement dit (120 à 200  $\mu\text{m}$ ), le pédicelle (50  $\mu\text{m}$ ) et le bulbe (70 à 100  $\mu\text{m}$ ). Cet œuf volumineux progresse à l'intérieur de l'ovipositeur grâce aux mouvements des valves 1 et se trouve empêché par les cténidies de refluer vers les voies génitales, comme l'ont

mentionné Austin & Browning (1981) pour des espèces variées.

L'œuf subit de fortes déformations permises par son chorion, qui est très souple, et par sa structure en trois parties permettant des mouvements de l'ooplasmе de l'œuf proprement dit à la région du bulbe. L'œuf possède en outre, à la base de sa partie pédicellaire, un renforcement annulaire chorionique (fig. 4d) constituant un dispositif de fixation qui, parvenu sous le tégument de l'hôte infesté, s'oppose à son expulsion.

Les adaptations au parasitisme d'*E. lopezi* montrent de notables convergences avec celles d'un autre Encyrtidae, *Leptomastix dactylopii*, tant au niveau de l'œuf lui-même (Barbier & Raimbault, 1985), que de l'ovipositeur.

#### *Les glandes annexes*

L'appareil reproducteur femelle est accompagné de deux glandes annexes: la glande alcaline et la glande acide.

La présence de la glande alcaline, ou glande de Dufour, est remarquablement constante chez les hyménoptères parasites. Chez *E. lopezi*, elle a l'aspect d'un tube à épithélium mince, long de 300 à 500  $\mu\text{m}$ , prolongé par un canal évacuateur renforcé d'anneaux cuticulaires qui aboutit à la base de l'utérus.

La glande acide ou glande à venin, généralement présente chez tous les hyménoptères parasites, est cependant extrêmement variable par sa taille et sa morphologie. Chez *E. lopezi*, elle montre un développement considérable. Elle se compose de trois parties. La partie sécrétrice est constituée d'un lobe unique, long de 1 à 2 mm, composé de cellules à gros noyaux et creusé d'un fin canalicule central drainant la sécrétion. Celui-ci débouche dans un canal déférent, plus large, long de 0,3 à 0,4 mm. Ce canal se continue par un réservoir de 0,3 à 0,5 mm, à l'épithélium très mince, où la sécrétion vient s'accumuler. Celle-ci a un aspect émulsionné, évoquant l'existence de 2 phases différentes, l'une lipidique et l'autre aqueuse. Cette sécrétion est vraisemblablement déversée directement dans le canal de ponte. Le rôle des sécrétions reste encore méconnu et ne peut faire l'objet que d'hypothèses que nous évoquerons ultérieurement.

#### LES DIFFÉRENTS TYPES DE PIQÛRES

Trois types de piqûres infligés par *E. lopezi* à la cochenille *P. manihoti* ont pu être mis en évidence à partir de 237 cas observés.

#### *La piqûre efficace*

La piqûre est dite efficace lorsqu'elle aboutit au dépôt d'un œuf. La durée des piqûres efficaces,

TABLEAU I

Durée de la piqûre efficace (valeurs obtenues à partir de 147 cas chronométrés)

Durée	Valeur centrale de l'intervalle	n
0 min 15 s-0 min 45 s	0 min 30 s	38
0 min 45 s-1 min 15 s	1 min 00 s	24
1 min 15 s-1 min 45 s	1 min 30 s	20
1 min 45 s-2 min 15 s	2 min 00 s	15
2 min 15 s-2 min 45 s	2 min 30 s	9
2 min 45 s-3 min 15 s	3 min 00 s	7
3 min 15 s-3 min 45 s	3 min 30 s	9
3 min 45 s-4 min 15 s	4 min 00 s	6
4 min 15 s-4 min 45 s	4 min 30 s	5
4 min 45 s-5 min 15 s	5 min 00 s	3
5 min 15 s-5 min 45 s	5 min 30 s	2
5 min 45 s-6 min 15 s	6 min 00 s	2
6 min 15 s-6 min 45 s	6 min 30 s	2
6 min 45 s-7 min 15 s	7 min 00 s	2
7 min 15 s-7 min 45 s	7 min 30 s	0
7 min 45 s-8 min 15 s	8 min 00 s	1
8 min 15 s-8 min 45 s	8 min 30 s	2
		147

correspondant au temps durant lequel l'ovipositeur reste fiché dans la cochenille, a été appréciée dans 147 cas (tableau I) : la durée de la piqûre efficace est très variable, de 15 secondes à 8 minutes 45. Dans 60 % des cas, elle ne dépasse pas 2 minutes.

La piqûre efficace laisse sur les téguments de la cochenille une cicatrice caractéristique (fig. 4f) qui correspond en fait à la partie pédicellaire de l'œuf obturée par le chiffonnement du chorion bulbaire souple et avachi.

#### La piqûre sans ponte.

Il s'est avéré que, dans 20 % des cas (47 sur 237), la piqûre n'a pas été suivie du dépôt d'un œuf. Cette piqûre sans ponte varie dans sa durée avec la même amplitude que la piqûre efficace; elle provoque une cicatrice (fig. 4e) qui n'apparaît que lorsque la cochenille est nettoyée de ses sécrétions de cire. La piqûre sans ponte ne semble pas nuire à la cochenille qui demeure en vie.

#### La piqûre nutritionnelle.

Bien que disposant en permanence de miel pour leur alimentation, les femelles d'*E. lopezi* infligent aux cochenilles un troisième type de piqûre, essentiellement différent des deux précédents par sa durée, qui varie de 6 à 13 minutes, et est suivi d'un temps de succion de l'hémolymphe de 10 à 20 minutes. La piqûre nutritionnelle, observée dans 18 % des cas (43 sur 237), voue systématiquement et rapidement la cochenille à la mort, même si l'expérimentateur empêche la succion.

Sur ces trois types de piqûres, observés chez *E. lopezi*, seul celui de la piqûre efficace pourrait donner lieu à un marquage physique de l'hôte infesté. Mais, comme le rôle des sécrétions mises en évidence dans les glandes accessoires reste méconnu, il est permis de penser que ces substances liquides peuvent participer à un marquage chimique des individus parasités. Aucun des deux types de marquage n'est exclusif de l'autre et, en outre, les deux types peuvent être accompagnés d'un effet toxique comme cela est probablement le cas dans les piqûres nutritionnelles.

À partir de ces hypothèses, nous avons donc analysé la nature et les modalités du parasitisme créé par l'Encyrtidae et tenté d'analyser la capacité discriminatoire d'une femelle face à des cochenilles saines ou préalablement infestées.

#### NATURE ET MODALITÉS D'INSTALLATION DU PARASITISME

Le nombre moyen de cochenilles parasitées et d'œufs pondus par femelle et par jour est porté dans le tableau II. À une densité de huit cochenilles ( $d = 8$ ), sur 3,8 cochenilles parasitées, le parasitisme solitaire ( $n = 1$ ) affecte 2,2 cochenilles (58 %) et le superparasitisme ( $n > 2$ ) 1,6 cochenilles (42 %). À  $d = 20$ , sur 8,3 cochenilles parasitées, ces valeurs sont respectivement de 6,8 (82 %) et 1,4 (17 %). Lorsque la femelle d'*E. lopezi* dispose de 8 hôtes au lieu de 20, sa ponte moyenne se réduit de 3,8 œufs. Cette réduction de la ponte explique la similarité des taux de parasitisme : 3,8 cochenilles parasitées pour 8 disponibles soit 48 % et 8,3 pour 20 soit 42 %.

TABLEAU II

Valeurs moyennes du parasitisme exprimé par *E. lopezi* sur deux densités (d) de cochenilles

Densité (d) de cochenilles	Cochenilles contenant n œufs				Cochenilles parasitées	Cochenilles non parasitées	Oeufs pondus
	n = 1	n = 2	n = 3	n = 4			
d = 8	2,2	1,2	0,3	0,1	3,8	4,1	6,1
d = 20	6,8	1,2	0,2	0	8,3	11,3	9,9



Il est fréquent dans les études sur le superparasitisme de comparer la distribution du parasitisme observée en laboratoire ou sur le terrain à une distribution au hasard (Van Lenteren *et al.*, 1978). Ainsi, Salt (1933) dans l'étude du superparasitisme de *Trichogramma evanescens* Westwood a utilisé la formule suivante, que nous avons nous-mêmes retenue:

$$Z = N \cdot C_x^p \cdot \left(\frac{1}{N}\right)^p \cdot \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{x-p}$$

où N représente le nombre d'hôtes disponibles, x le nombre total d'œufs pondus par le parasitoïde dans ces N hôtes, Z le nombre d'hôtes contenant p œufs du parasitoïde et  $C_x^p$  le nombre de combinaisons des x œufs pris p à p. Dans le cas présent, nous avons utilisé les valeurs obtenues à d = 20 sur l'ensemble des 10 femelles et des neuf jours d'expérience, soit N = 1742 cochenilles, x = 881 œufs, et p = 0, 1, 2, 3 ou 4 œufs. Les valeurs de Z apparaissent au tableau III.

La distribution observée diffère significativement de la distribution calculée ( $\chi^2_3 = 19,54$ ;  $P < 0,001$ ). Par rapport à une distribution au hasard, la distribution observée présente en effet un excès en cochenilles contenant un seul œuf.

Pour tenter d'expliquer ce résultat, il nous est paru possible d'envisager deux hypothèses. Ou bien le parasitoïde est capable de reconnaître les cochenilles parasitées de celles qui ne le sont pas, c'est-à-dire capable d'exprimer une certaine capacité discriminatoire, ou bien il existe un mécanisme de limitation du superparasitisme qui met en jeu le comportement de l'hôte lui-même.

#### ÉTUDE DE LA CAPACITÉ DISCRIMATOIRE D'E. LOPEZI

Dans les expériences sur la capacité discriminatoire et dans la limitation du superparasitisme,

TABLEAU III

Distributions observée et calculée (voir texte) du parasitisme d'*E. lopezi*<sup>1</sup>

Cochenilles contenant	Nombre d'hôtes	
	observé	calculé
0 œuf	1 007	1 050
1 œuf	608	532
2 œufs	108	134
3 œufs	17	23
4 œufs	2	3

<sup>1</sup> Les valeurs correspondent à la ponte de 881 œufs par 10 femelles sur 9 jours et un total de 1 742 cochenilles. Les deux distributions diffèrent très significativement ( $\chi^2_3 = 19,54$ ;  $P < 0,001$ ).

les femelles du parasitoïde sont prélevées dans l'élevage en milieu de journée, la veille du jour d'expérimentation; elles sont donc considérées comme expérimentées, c'est-à-dire accouplées et ayant déjà pondu. Les cochenilles présentées sont repérées individuellement par un léger marquage à l'encre de chine qui ne modifie pas la réponse du parasitoïde (Gardner *et al.*, 1984). Elles ont, de plus, les 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> paires de pattes sectionnées. Ainsi traitées, elles peuvent être disposées sur une surface relativement limitée, ne s'enfuient pas après une attaque du parasitoïde et possèdent donc toutes, potentiellement, les mêmes chances d'être explorées.

#### Capacité discriminatoire d'une femelle à l'égard de sa ponte

Au temps T, une femelle expérimentée est mise en présence de huit cochenilles dont quatre sont saines et quatre infestées par la femelle testée. Quatre heures plus tard, on présente à nouveau à la femelle quatre cochenilles saines et quatre des cochenilles parasitées au temps T. Au cours de l'observation, on note le nombre de rencontres et de piqûres effectuées par le parasitoïde sur chaque cochenille. L'expérience dure le temps nécessaire à la femelle pour effectuer quatre piqûres efficaces.

Les réponses de chacune des femelles sont portées dans le tableau IV. Le test U de Mann-Whitney montre qu'il n'y a pas de différence significative ( $P > 0,05$ ) entre le nombre de piqûres efficaces effectuées dans les cochenilles saines et le nombre de piqûres effectuées dans les cochenilles parasitées au temps T comme au temps T + 4 heures. La même conclusion apparaît quant au nombre de rencontres.

#### Capacité discriminatoire d'une femelle à l'égard de la ponte d'une autre femelle de la même espèce

Après avoir pondu quatre œufs sur des cochenilles saines, une femelle expérimentée est mise en présence de huit cochenilles parmi lesquelles quatre sont saines et les quatre autres viennent d'être parasitées par une autre femelle. On note pour chaque cochenille, le nombre de rencontres et de piqûres effectuées par la femelle. Lorsque cette dernière a pondu quatre fois, l'expérience est arrêtée.

Les réponses individuelles des 10 femelles testées font l'objet du tableau V. Le test U de Mann-Whitney montre que le nombre de piqûres efficaces effectuées dans les cochenilles saines n'est pas significativement différent du nombre de piqûres effectuées dans les cochenilles déjà parasitées ( $P > 0,05$ ). Il en va de même pour le nombre de rencontres.

TABLEAU IV

Nombre de rencontres et de piqûres efficaces effectuées par 6 femelles d'*E. lopezi* mises à pondre chacune sur 8 cochenilles (4 saines et 4 parasitées par la femelle testée) jusqu'à concurrence de 4 œufs

Femelle n°	Nombre de rencontres (et de piqûres efficaces)			
	Temps T		Temps T + 4 h	
	cochenilles		cochenilles	
	saines	parasitées	saines	parasitées
1	2 (1)	3 (3)	6 (1)	4 (3)
2	11 (3)	4 (1)	6 (2)	6 (2)
3	14 (2)	11 (2)	5 (1)	4 (3)
4	17 (3)	5 (1)	8 (3)	7 (1)
5	4 (3)	4 (1)	1 (1)	6 (3)
6	12 (2)	13 (2)	6 (2)	9 (2)
Total	60 (14)	40 (10)	32 (10)	36 (14)

TABLEAU V

Nombre de rencontres et de piqûres efficaces effectuées par 10 femelles d'*E. lopezi* mises à pondre chacune sur 8 cochenilles (4 saines et 4 parasitées) jusqu'à concurrence de 4 œufs

Femelle n°	Nombre de rencontres (nombre de piqûres efficaces) sur les cochenilles	
	saines	parasitées*
1	15 (3)	13 (1)
2	22 (2)	13 (2)
3	7 (3)	9 (1)
4	4 (2)	7 (2)
5	9 (3)	11 (1)
6	7 (1)	11 (3)
7	11 (3)	18 (1)
8	4 (3)	2 (1)
9	2 (1)	3 (3)
10	8 (0)	10 (4)
Total	89 (21)	97 (19)

\* par une autre femelle que celle testée.

LA LIMITATION DU SUPERPARASITISME: UNE CONSÉQUENCE DES RÉACTIONS DE DÉFENSE DE L'HÔTE.

Une cochenille, lorsqu'elle est piquée par la femelle d'*E. lopezi*, se défend activement en projetant son abdomen d'arrière en avant avec plus ou moins de violence. Néanmoins, une fois l'ovipositeur introduit dans la cochenille et la femelle du parasitoïde en position de ponte, cette réaction de défense semble s'estomper.

Lors des expériences précédentes, nous avons observé que la réaction de défense se manifeste également lorsque la femelle parasitoïde palpe une cochenille piquée au cours d'une précédente rencontre, ce qui peut entraîner la fuite du parasitoïde sans même qu'il y ait eu tentative de piqûre. Par contre, une cochenille n'ayant jamais subi de palpation ou de piqûre n'oppose que très rarement une réaction de défense. L'existence éventuelle d'une relation entre le nombre d'attaques subies par la cochenille et l'expression d'une réaction de défense a été recherchée.

L'expérience a porté sur 14 femelles mises chacune en présence de 6 cochenilles relativement éloignées les unes des autres. Pendant environ 1 h 30, on note le comportement des cochenilles (défense ou non) et celui de la femelle du parasitoïde (palpation, piqûre) au cours des rencontres successives.

Le tableau VI donne le nombre d'hôtes présentant ou non une réaction de défense, en fonction du nombre d'attaques subies (0 à 4). Si l'on compare les deux distributions de fréquence, la différence est hautement significative ( $\chi^2_3 = 75,8$ ;  $P < 0,001$ ), mais si l'on exclut de la comparaison les valeurs correspondant à 0 attaque subie par la cochenille (première colonne du tableau), elle ne l'est plus ( $\chi^2_2 = 2,4$ ;  $P > 0,05$ ). Par conséquent, les cochenilles qui n'ont jamais été attaquées par le parasitoïde présentent une réaction de défense significativement moins fréquente que celles qui ont été piquées au moins une fois. Par contre, après la première piqûre, les attaques ultérieures ne modifient pas significativement la fréquence avec laquelle s'exprime la réaction de défense de l'hôte. Le comportement de défense de l'hôte est donc induit par la première attaque de la femelle d'*E. lopezi*.

TABLEAU VI

Nombre d'hôtes présentant une réaction de défense ou non en fonction du nombre d'attaques subies<sup>1</sup>

Nombre d'hôtes	Nombre d'attaques subies par l'hôte					Total des hôtes
	0	1	2	3	4	
Présentant une réaction de défense	3	39	27	10	2	81
Sans défense	76	26	10	4	0	116
Total	79	65	37	14	2	197

<sup>1</sup> Données obtenues à partir de 14 femelles mises à pondre chacune sur 6 cochenilles saines pendant 1 h 30.

### Discussion

L'infestation de la cochenille *P. manihoti* par *E. lopezi* résulte d'un ensemble de séquences comportementales commençant par une longue phase d'exploration au moyen des antennes. Il est probable, ensuite, que l'ovipositeur affine la prospection à partir d'informations captées par l'équipement sensoriel des valves 3 puis, après perforation de la cuticule dorsale de l'hôte, par celui des valves 1. Seules ces valves 1 possèdent des organes sensoriels et pénètrent dans l'hôte; leur équipement sensoriel diversifié allie mécanorécepteurs et chimiorécepteurs. Il est probable que ces organes renseignent la femelle sur l'état «physiologique» de la cochenille. Si cette dernière est reconnue apte à assurer le développement d'un œuf, s'opère une piqûre efficace. Dans le cas contraire, la piqûre reste sans ponte ou devient piqûre nutritionnelle suivie d'une phase de succion de l'hémolymphe.

Toutes les piqûres laissent une cicatrice sur la cuticule de la cochenille, mais seul le pédicelle de l'œuf émergeant des téguments de l'hôte serait perceptible par l'hyménoptère.

Ni ce marquage physique des hôtes infestés, pas plus que les substances secrétées par les glandes annexes et éventuellement inoculées au moment de la piqûre, ne semblent suffire à induire ou à faire exprimer par la femelle une capacité discriminatoire lui permettant de reconnaître une cochenille indemne de parasitisme d'une cochenille parasitée par elle-même ou par une congénère.

Le parasitisme solitaire des cochenilles (environ 60 à 80 % des cas dans les conditions d'expérience) résulte, en effet, de l'acquisition par l'hôte agressé d'un comportement de défense induit par la première piqûre.

Différents rôles peuvent être attribués aux sécrétions des glandes annexes de l'appareil reproducteur femelle des hyménoptères parasites:

lubrification facilitant le passage de l'œuf dans le canal de ponte (Pampel, 1913), protection contre les réactions immunitaires de l'hôte (Osman & Furher, 1979), paralysie temporaire facilitant l'infestation (Flanders, 1950) ou définitive empêchant le rejet de l'œuf parasite (Ratcliffe & King, 1967), marquage chimique perceptible par d'autres femelles (King & Ratcliffe, 1969; Harrison *et al.*, 1985).

La glande de Dufour ou glande basique pourrait sécréter une substance lubrifiante des œufs. Comme l'encapsulation des œufs du parasitoïde se produit parfois dans notre élevage ainsi que dans différents pays africains, c'est plutôt un rôle paralysant et quelquefois toxique qui doit être dévolu à la glande acide extrêmement développée. Cette action se révèle lors de la piqûre nutritionnelle. En effet, même si l'expérimentateur empêche la phase de succion de l'hémolymphe qui se produit normalement aussitôt le retrait de l'ovipositeur, la cochenille est rapidement tuée. La mort est encore plus rapide si la succion s'opère. De telles cochenilles se trouvent donc rapidement soustraites à la recherche des stades-hôtes préférentiellement infestés par l'Encyrtidae.

*E. lopezi* possède une fertilité pouvant aboutir à la ponte par une seule femelle de plus de 200 œufs (Biassangama, 1984; Iziquel, 1985), la plupart du temps en situation de parasitisme solitaire. De ce point de vue, *E. lopezi* apparaît, dans les conditions expérimentales du laboratoire, comme un auxiliaire intéressant en lutte biologique contre *P. manihoti*.

La piqûre nutritionnelle pourrait être liée à la présence dans le vitellus de l'œuf d'*E. lopezi* de plaquettes protéiques en grande quantité. Il y aurait là, comme le suggère Dowell (1978), une source de matériaux complémentaires nécessaires à la femelle pour l'élaboration de ses ovocytes et absents du miellat émis par les cochenilles. Cette nutrition aux dépens de l'hôte serait également de nature à renforcer la fécondité de cette espèce

largement synovogénique; l'influence du facteur nourriture sur le potentiel reproducteur d'*E. lopezi* a été démontrée (Odebiyi & Bokonon-Ganta, 1986).

### Remerciements

Les auteurs expriment leurs remerciements pour leur constant dévouement à M. Le Lannic, ingénieur du Centre commun de Microscopie électronique à balayage de l'Université de Rennes, à Mme Allo, ingénieur d'études, à M. Dédelot qui assure avec compétence le tirage des photographies et à Mme Rault pour la qualité de la mise en forme et la frappe du texte dactylographié.

Ce travail a bénéficié de l'aide financière du Fonds d'Action de Coopération du ministère des Relations extérieures et de la Coopération.

### Références

- AUSTIN, A. D., 1983. Morphology and mechanisms of the ovipositor system of *Ceratobius* Ashmead (Hymenoptera: Scelionidae) and related genera. — *Int. J. Insect Morph. Embryol.*, 12: 139-155.
- AUSTIN, A. D. & T. O. BROWNING, 1981. A mechanism for movements of eggs along insects ovipositors. — *Int. J. Insect Morph. Embryol.*, 10: 93-108.
- BARBIER, R. & J. P. RAIMBAULT, 1985. Formation et mise en place de sphérules autour du chorion de l'œuf chez *Leptomastix dactylopii* (Hymenoptera, Encyrtidae). — *Bull. Soc. zool. Fr.*, 110: 339-346.
- BIASSANGAMA, A., 1984. Étude du parasitisme des cochenilles Pseudococcidae par les Hyménoptères Encyrtidae; application à la lutte biologique contre la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* en République Populaire du Congo. — Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Université de Rennes I, 176 p.
- COPLAND, M. J. W., 1976. Female reproductive system of the Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). — *Int. J. Insect Morph. Embryol.*, 5: 151-166.
- COPLAND, M. J. W. & P. E. KING, 1971. The structure and possible function of the reproductive system in some Eulophidae and Tetracampidae. — *Entomologist*, 104: 4-28.
- COPLAND, M. J. W. & P. E. KING, 1972a. The structure of the female reproductive system in the Eurytomidae (Chalcidoidea: Hymenoptera). — *J. Zool.*, London, 166: 185-212.
- COPLAND, M. J. W. & P. E. KING, 1972b. The structure of the female reproductive system in the Pteromalidae (Chalcidoidea: Hymenoptera). — *Entomologist*, 105 (1306): 77-96.
- COPLAND, M. J. W. & P. E. KING, 1972c. The structure of the female reproductive system in the Torymidae (Chalcidoidea: Hymenoptera). — *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 124: 191-212.
- DOWELL, R., 1978. Ovary structure and reproductive biologies of larval parasitoids of the alfalfa weevil (Coleoptera, Curculionidae). — *Can. Ent.*, 110: 507-512.
- FLANDERS, S. E., 1950. Regulation of ovulation and egg disposal in the parasitic Hymenoptera. — *Can. Ent.*, 82: 134-140.
- GARDNER, S. M., S. A. WARD & A. F. G. DIXON, 1984. Limitation of superparasitism by *Aphidius rhopalosiphii*: a consequence of aphid defensive behaviour. — *Ecol. Ent.*, 9: 145-155.
- HARRISON, E. G., R. C. FISHER & K. M. ROSS, 1985. The temporal effects of Dufour's gland secretion in host discrimination by *Nemeritis canescens*. — *Entomology*, 9: 145-155.
- HERREN, H. R., P. NEUENSCHWANDER, W. N. O., B. HENNESSEY & K. M. LEMA, 1985. *Epidinocarsis lopezi* in Africa. — Pages 124-126 in Annual Report 1984, International Institute of tropical Agriculture (I.I.T.A.), Ibadan, Nigeria, 135 p.
- IZIQUEL, Y., 1985. Le parasitisme de la cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti* par l'Encyrtidae *Apoanagyrus lopezi* (= *Epidinocarsis lopezi*): Induction, modalités et conséquences agronomiques. — D.E.A. d'écologie-éthologie, Université de Rennes I, 28 p.
- KING, P. E. & N. A. RATCLIFFE, 1969. The structure and possible mode of functioning of the female reproductive systems in *Nasonia vitripennis* (Homoptera: Pteromalidae). — *J. Zool.*, London, 157: 319-344.
- KING, P. E. & M. J. W. COPLAND, 1969. The structure of the female reproductive systems in the Mymaridae (Chalcidoidea: Hymenoptera). — *J. nat. Hist.*, 3: 349-365.
- NÉNON, J. P., O. GUYOMARD & C. HÉMON, 1988. Encapsulation des œufs et des larves de l'Hyménoptère Encyrtidae *Epidinocarsis* (= *Apoanagyrus*) *lopezi* par son hôte Pseudococcidae *Phenacoccus manihoti*; effet de la température et du superparasitisme. — *C.r. hebdom. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 306: 325-331.
- ODEBIYI, J. A. & A. H. BOKONON-GANTA, 1986. Biologie of *Epidinocarsis* (= *Apoanagyrus*) *lopezi* (Hymenoptera: Encyrtidae) an exotic parasite of cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* (Homoptera: Pseudococcidae) in Nigeria. — *Entomophaga*, 31 (3): 57-62.
- OSMAN, S. E. & E. FUHRER, 1979. Histochemical analysis of accessory genital gland secretions in female *Pimpla turionella* (Hymenoptera: Ichneuminiidae). — *Int. J. Invert. Reprod.*, 1: 323-332.
- PAMPPEL, W., 1913. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Ichneumoniden. — *Z. wiss. Zool.*, 108: 291-357.
- RATCLIFFE, N. A. & P. E. KING, 1967. The «venom» system of *Nasonia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae). — *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, A, 42: 49-61.
- ROGERS, D. J. & S. G. APPAN, 1973. Manihot manihotides (Euphorbiaceae). — *Flora neotropica*, monograph no. 13. Hafner Press, New York, 212 p.
- SALT, G., 1933. Experimental studies in insect parasitism. II: Superparasitism. — *Proc. R. Soc.*, B, 114: 455-476.
- SCUDDER, G. G. E., 1971. Comparative morphology of insect genitalia. — *A. Rev. Ent.*, 16: 379-406.

- SILVESTRE, L., 1973. Aspects agronomiques de la production de manioc à la ferme d'État de Mant-soumba (Rép. pop. du Congo). — Institut de Recherche en agronomie tropicale (I.R.A.T.), Paris, rapport de mission, 35 p.
- SMITH, E. L., 1970. Evolutionary Morphology of the external insect genitalia. 2. Hymenoptera. — Ann. ent. Soc. Am., 63: 1-27.
- VAN LENTEREN, J. C., K. BAKKER & J. J. M. VAN ALPHEN, 1978. How to analyse host discrimination. — Ecol. Ent., 3: 71-75.
- VAN VEEN, J. C. & M. L. E. VAN WIJK, 1985. The unique structure and functions of the ovipositor of the non-paralyzing ectoparasitoid *Colpoclupeus florus* Walk. (Hym., Eulophidae) with special reference to antennal sensilla and immature stages. — Z. angew. Ent., 99: 511-531.

**RÉGRESSION DU DIMORPHISME SEXUEL  
DANS LE GENRE *FORMICOXENUS*  
ET POLYMORPHISME COMPARÉ DES SEXES  
DANS LA FAMILLE DES FORMICIDAE (HYMENOPTERA)**

R. LOISELLE et A. FRANCOEUR

*Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi (Québec) G7H 2B1*

**Résumé**

Le genre *Formicoxenus* se singularise au sein des Formicidés par le fait que ses sept espèces sont xénobiotiques et que le mâle subit une évolution régressive par étapes : formes normale, intermédiaire et ergatoïde. Chez les mâles de forme normale, les funicules sont constitués d'articles longs et subcylindriques; l'alitrunc est normalement développé et pourvu de deux paires d'ailes. Les mâles de forme intermédiaire ont un alitrunc plus élancé et un mésothorax réduit et dépourvu d'ailes. Enfin, chez les mâles ergatoïdes, la tête est plus allongée, les antennes, l'alitrunc et le pédicelle sont presque semblables aux parties correspondantes des ergates. Bien que la production de mâles ergatoïdes se rencontre chez d'autres genres, c'est la première fois que l'on peut mettre en évidence la continuité de cette évolution régressive à l'intérieur d'un même genre. Une revue du polymorphisme des mâles chez les Formicidés nous apprend qu'une vingtaine d'espèces produisent des mâles intermédiaires ou ergatoïdes et que huit espèces produisent des mâles gynécoïdes. Quelques hypothèses tentent d'expliquer les causes de la dérive de certains caractères propres aux mâles vers des caractères normalement réservés aux femelles. Une analyse des relations qui existent entre le polymorphisme des mâles et celui des femelles nous amène à formuler deux hypothèses : (1) la forme normale du mâle est qualifiée de primitive; (2) le dimorphisme sexuel était plutôt faible chez l'ancêtre des fourmis, mais avec le temps les femelles se sont transformées afin de pouvoir accomplir divers travaux plus ou moins spécialisés. Les cas d'ergatoïdie et de gynécoïdie observés chez les mâles de certaines espèces correspondraient à une régression secondaire du dimorphisme sexuel. Finalement, nous présentons une synthèse des jeux de formes recensées chez les Formicidés. Un nouveau terme, *desmaner*, est créé pour identifier les mâles de forme intermédiaire. Une brève discussion souligne les problèmes de terminologie qui apparaissent lorsqu'il faut bien distinguer la *forme* du corps de la *fonction* sociale chez les individus d'une même colonie.

**Abstract**

The genus *Formicoxenus* appears unique in the ant family in that its seven species are all xenobionts and the male undergoes a step by step regressive evolution; from normal to intermediate, and to ergatoid forms. The males with a normal form have long and subcylindrical antennomeres and a normally developed alitrunk with two pairs of wings. Intermediate males have a slender alitrunk and a simplified mesothorax without wings. In ergatoid males, the head is more elongate; antennae, alitrunk and pedicel resemble the corresponding parts of ergates. Even if the occurrence of ergatoid males is known in some other genera, this is the first time that the continuity of this regressive evolution can be shown within a single genus. A review of male polymorphism among Formicids shows that about twenty species produce intermediate or ergatoid males, and that eight species produce gynecoid males. Some hypotheses are put forward to explain the causes of the drift of male characters towards characters normally seen in females. An analysis of the relations between male and female polymorphism leads to two hypotheses: (1) the normal form of the male is qualified as primitive; (2) sexual dimorphism was rather weak in ant ancestors, but with time females were transformed in order to achieve specialised tasks. The cases of ergatoidism and of gynecoidism observed in males of some species would then correspond to a secondary regression of sexual dimorphism. Finally a synthesis of variations in form observed in the two sexes is presented for the Formicidae. A new term, *desmaner*, is proposed for the intermediate form of some males. A brief discussion underlines terminological problems arising when one attempts to distinguish the *form* of the body from the social *function* of individuals living in the same colony.

## Introduction

Cet article fait suite à la révision récente du genre *Formicoxenus* (Francoeur *et al.*, 1985). Une meilleure compréhension de l'évolution de ces fourmis xénobiotiques, vivant en parasites d'espèces des genres *Myrmica*, *Manica* et *Formica*, a amené une riche moisson de données, en particulier concernant le polymorphisme des femelles et des mâles. Pour rendre compte des faits observés, il a fallu réviser ou préciser divers éléments de morphologie et de terminologie (Francoeur *et al.*, 1985).

Les caractères importants qui regroupent les sept espèces du genre sont les suivants : des poils courts sur les yeux composés, une membrane dorsale à l'apex de l'aiguillon (disparue secondairement chez trois espèces du groupe le plus évolué), des genitalia mâles de type leptothoraciforme mais présentant des particularités, un mode de vie xénobiotique, et une modification graduelle de la forme des mâles, de normale chez les espèces primitives à ergatoïde chez les espèces plus évoluées.

Dans cet article, nous caractérisons brièvement les formes mâles rencontrées dans le genre *Formicoxenus* pour les situer dans le cadre plus général du polymorphisme du mâle au sein de la famille des Formicidés. Nous mettons ensuite en relation le jeu des formes mâles avec celui des formes femelles. La régression du dimorphisme sexuel est mise en évidence pour plusieurs espèces.

Nous avons préféré utiliser les termes «gyne» et «ergate» plutôt que «reine» et «ouvrière». On trouvera une justification de ce choix dans la section intitulée «Relations avec le polymorphisme des femelles».

### Polymorphisme des mâles dans le genre *Formicoxenus*

Une description complète des mâles du genre *Formicoxenus* est présentée dans la révision taxonomique effectuée par Francoeur *et al.* (1985). Nous nous contentons ici de faire ressortir les caractères importants des formes normale, intermédiaire et ergatoïde, pour appuyer les comparaisons qui vont suivre.

#### FORME NORMALE

Les mâles de forme normale sont produits dans les colonies de *F. provancheri* et de *F. quebecensis*. Ils sont morphologiquement très près des mâles de *Leptothorax* (*sensu* Smith, 1950). La tête, courte et arrondie, supporte deux grands yeux composés, trois gros ocelles, une paire de man-

dibules courtes et rectangulaires, une paire d'antennes à scape court et à funicule long composé d'articles subcylindriques. L'alitrone normalement développé est pourvu de deux paires d'ailes, de sclérites bien individualisés, de sillons de Mayr creusés et évidents. L'extrémité postérieure du gastre affiche des genitalia toujours apparents. La coloration du corps varie de brun foncé à noirâtre.

#### FORME INTERMÉDIAIRE

Les mâles de forme intermédiaire se rencontrent chez *F. quebecensis* et *F. chamberlini*. Leur tête est très semblable à celle des mâles normaux. Chez *F. chamberlini*, la différence majeure se situe au niveau des antennes : l'indice du scape augmente et les articles du funicule sont plus courts. L'alitrone est plus élancé. On observe une réduction et un affaissement du mésoscutum et une fusion plus ou moins importante des sclérites. Le métanotum est indistinct. Seulement quelques individus de *F. quebecensis* portent des moignons d'ailes ; tous les autres sont aptères. Le propodéum est plus allongé que chez la forme normale, se rapprochant de celui de l'ergate. Les genitalia restent apparents. La coloration du corps est brunâtre.

#### FORME ERGATOÏDE

Les colonies de *F. nitidulus*, *F. diversipilosus* et *F. hirticornis*, trois espèces qui vivent dans des nids de *Formica* spp. (groupes *rufa* et *exsecta*), produisent des mâles de forme ergatoïde. La tête est allongée, pourvue d'yeux composés à peine plus grands que ceux d'une ergate ; les deux ou trois ocelles sont minuscules. L'indice du scape augmente fortement ; les articles du funicule sont inégaux et s'allongent progressivement. Chez *F. nitidulus*, les derniers articles du funicule forment même une massue peu différenciée très semblable à celle rencontrée chez l'ergate. L'alitrone ressemble à celui d'une ergate, quoique proportionnellement un peu plus long. Les sclérites du mésothorax sont complètement fusionnés. Le pédicelle se rapproche lui aussi de celui d'une ergate. En position naturelle, les genitalia sont rétractés. Le corps est brun rougeâtre.

Le tableau I résume les modifications morphologiques liées à l'ergatoïdie des mâles de *Formicoxenus*. Le vif intérêt suscité par la réduction du dimorphisme sexuel observée à l'intérieur de ce genre nous a incités à vérifier l'importance de ce phénomène au sein de la famille des Formicidés.

### Polymorphisme des mâles chez les Formicidés

La dernière synthèse sur le polymorphisme des mâles remonte à Le Masne (1956a). De nouvelles

TABLEAU I

Modifications morphologiques liées à l'ergatoïdie des mâles dans le genre *Formicoxenus*

## TÊTE

- allongement du crâne
- développement partiel des mandibules
- réduction de la taille des yeux composés et des ocelles
- allongement du scape
- raccourcissement des articles du funicule

## ALITRONC

- perte des ailes et des tegulae
- forte réduction du mésonotum
- effacement du métanotum
- fusion des sclérites

## GASTRE

- rétraction des genitalia

## GÉNÉRAL

- diminution de la pigmentation

données s'étant accumulées depuis, nous présentons une revue succincte des connaissances actuellement disponibles sur le sujet.

## TYPES DE VARIATIONS

Rappelons d'abord, parallèlement à ce que nous avons vu dans le genre *Formicoxenus*, quelques variations importantes déjà observées chez les mâles de quatre espèces que nous croyons représentatives de l'ensemble.

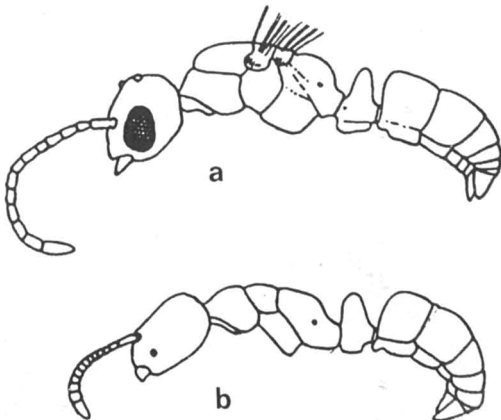


Figure 1. *Hypoponera eduardi*: a, mâle normal; b, mâle ergatoïde. D'après Emery (1909).

*Hypoponera eduardi*

Cette Ponérine produit des mâles normaux et des mâles ergatoïdes (fig. 1), mais dans des colonies différentes selon Le Masne (1956a). L'ergatoïdie se manifeste surtout au niveau de la tête des individus: aplatie dorso-ventralement, sans ocelles, avec de minuscules yeux composés et des funicules aux articles inégaux. L'alitrone se réduit, mais plusieurs sutures restent distinctes. Les genitalia restent externes. Le mâle ergatoïde conserve une coloration jaunâtre, alors que le mâle normal et l'ergate adultes sont noirs ou brun noir.

*Cardiocondyla wroughtonii*

Dans une même colonie de *C. wroughtonii* élevée en laboratoire, nous avons observé à la fois des mâles normaux et des mâles ergatoïdes. Comme on peut le constater à la figure 2, la dérive des mâles ergatoïdes (de la forme normale vers l'ergate) est comparable à ce qui s'est produit dans le genre *Formicoxenus*. Il faut remarquer l'extrême réduction des yeux composés, les antennes pourvues d'une massue bien différenciée (tendance seulement chez *F. nitidulus*) et les mandibules particulières de ces mâles ergatoïdes. De plus, leur coloration s'avère nettement plus pâle que celle des mâles normaux. Au repos, les genitalia sont presque entièrement rétractés.

*Technomyrmex* sp. (*albipes*?)

Chez les mâles de *Technomyrmex* sp. décrits par Terron en 1972, on constate un phénomène particulier. Alors que l'alitrone apparaît diversement simplifiée chez les formes intermédiaire et ergatoïde, la tête demeure pour sa part très conservatrice (fig. 3). En effet, les yeux composés sont peu réduits chez le mâle ergatoïde, alors que les rapports longueur/largeur de la tête et longueur du funicule/longueur du scape ont une légère tendance à se rapprocher de ceux rencontrés chez l'ergate. Jusqu'à maintenant, cette faible dérive vers des caractères propres à l'ergate au niveau de la tête d'un mâle ergatoïde est particulière à ce genre. Les genitalia demeurent apparents chez le mâle ergatoïde.

Il faut rappeler ici que les *Technomyrmex* sont des Dolichodérines. Selon l'état actuel de nos connaissances, ce cas d'ergatoïdie est le seul qui se rencontre ailleurs que chez les Myrmicines et les Ponérines.

*Anergates atratulus*

Chez cette espèce de la tribu Tetramoriini (Bolton, 1976), la dérive de certains caractères mâles se fait dans une toute autre direction. En



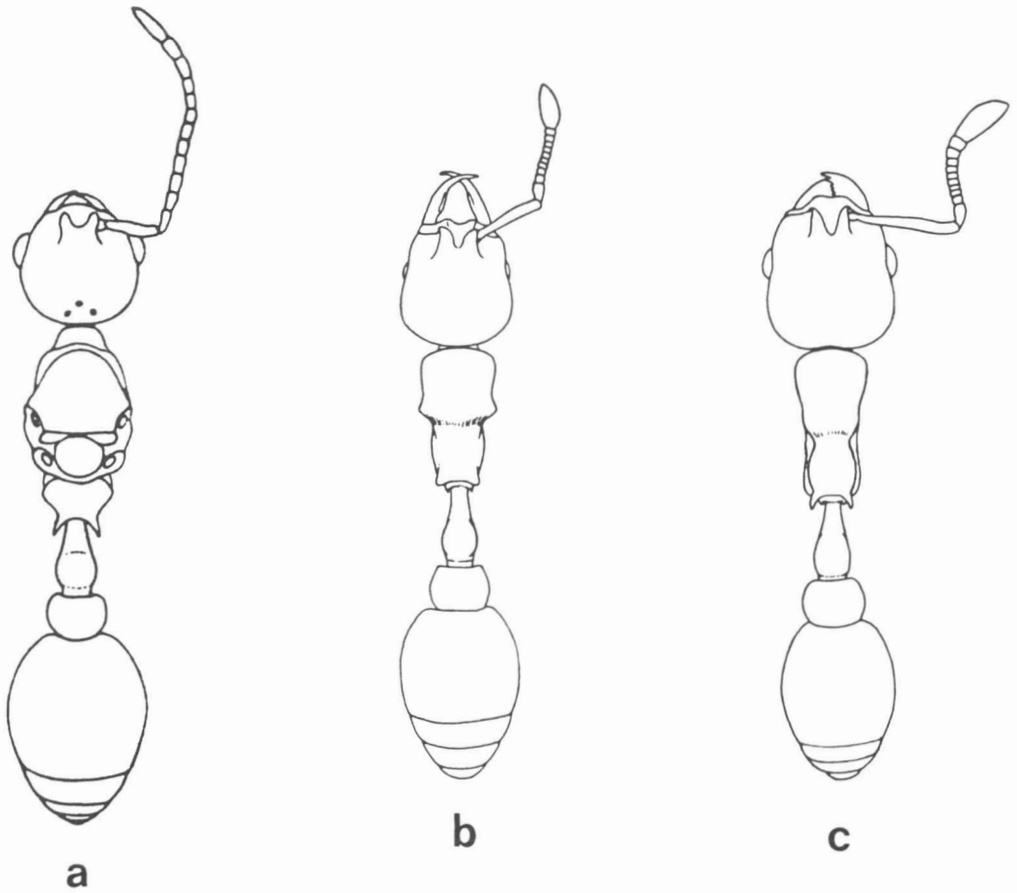


Figure 2. *Cardiocondyla wroughtonii*: a, mâle normal; b, mâle ergatoïde; c, ergate. D'après Kugler (1983).

effet, la tête du mâle ressemble beaucoup à celle de la gyne: les yeux composés sont à peine plus grands chez le mâle; les antennes sont semblables et comprennent 11 articles chez les deux sexes; les mandibules du mâle sont réduites (fig. 4). Bien qu'aptère et nymphoïde, ce dernier possède un alitrone pleinement développé. Les genitalia sont proéminents.

L'existence d'un mâle gynécoïde chez cette espèce coïncide avec l'absence de caste ouvrière; *A. atratulus* est un parasite social de *Tetramorium caespitum*.

#### MÂLES INTERMÉDIAIRES ET MÂLES ERGATOÏDES

Nous avons regroupé au tableau II les espèces de fourmis qui produisent des mâles de formes

intermédiaire ou ergatoïde. On remarquera que ces espèces appartiennent à deux sous-familles du complexe ponéroïde (les Ponérines et les Myrmicines) et à une seule sous-famille du complexe myrmécioïde (les Dolichodérines). Ces complexes furent suggérés par Brown (1954) et conservés par Wilson (1971). D'après une hypothèse plus récente de Taylor (1978), les Dolichodérines se retrouvent dans un complexe dit formicoïde. Selon les deux phylogénies proposées, les mâles de *Technomyrmex* offrent le seul cas d'ergatoïdie actuellement connu en dehors du complexe ponéroïde.

Plusieurs espèces des genres *Hypoponera*, *Formicoxenus* et *Cardiocondyla* produisent des mâles intermédiaires ou ergatoïdes (tableau II).

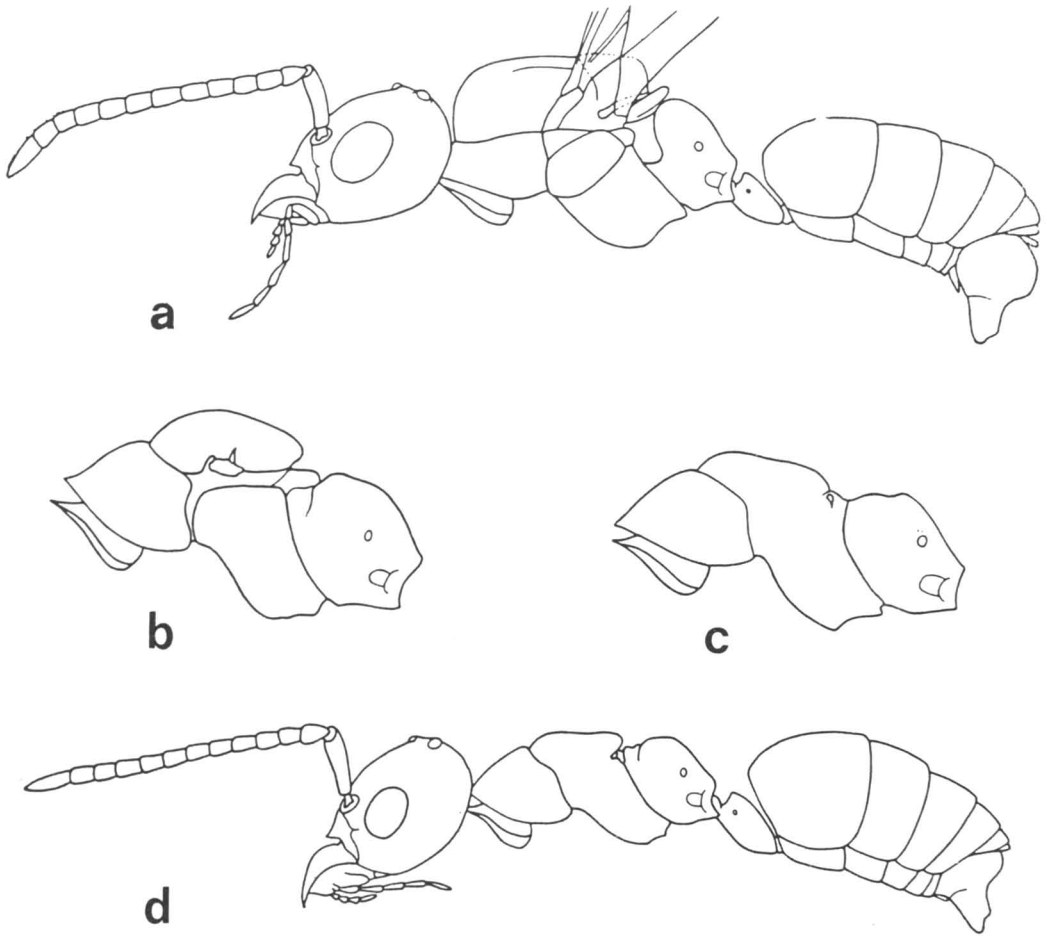


Figure 3. Mâles de *Technomyrmex* sp. (*albipes* ?): a, normal; b et c, intermédiaires; d, ergatoïde. D'après Terron (1972).

Dans la majorité des cas, les mâles de forme normale sont inconnus, probablement inexistant pour plusieurs.

Dans le genre *Hypoponera*, l'ergatoïdie des mâles présente divers niveaux de développement. Elle est moins poussée chez *H. opaciceps* et *H. ragusae*. Les mâles ergatoïdes de la première espèce possèdent des antennes trapues, avec un scape très court et des articles subégaux au funicule; le mésonotum est bombé, le propodéum allongé et en pente forte dorsalement (Smith & Haug, 1931). Chez *H. eduardi*, la ressemblance avec les ergates est plus grande; les scapes sont cependant encore très courts. Les mâles de *H. gleadowi* et de *H. punctatissima* ressemblent à s'y méprendre aux ergates de leur espèce res-

pective (Smith, 1939). Très modifiées, les antennes des mâles sont pourvues d'un scape long et le funicule se termine par une massue peu prononcée. En outre, chez *H. punctatissima*, elles n'ont que 12 articles, comme chez l'ergate.

Les mâles ergatoïdes du genre *Cardiocondyla* présentent un aspect très particulier. À quelques reprises, des auteurs les ont même décrits comme étant des ouvrières de genres nouveaux (*Emeryia* Forel, 1890, et *Xenometa* Emery, 1917) vivant en parasites sociaux dans des nids de *Cardiocondyla* (Kugler, 1983). Cette méprise s'explique en partie par des genitalia très peu apparents, une coloration pâle et la forme parfois insolite des mandibules et du pronotum.

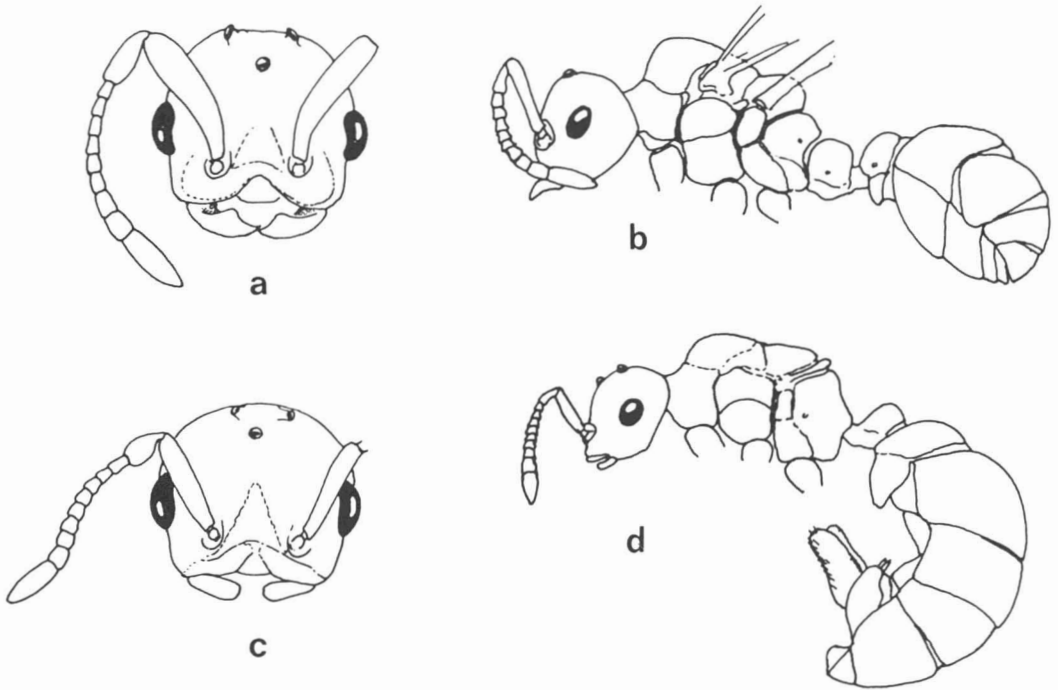


Figure 4. *Anergates atratulus*. Gyne : a, tête; b, profil du corps. Mâle gynécoïde : c, tête; d, profil du corps. D'après Kutter (1977).

Chez les genres mentionnés au tableau II, il semble donc exister une tendance plus ou moins forte à produire des mâles aptères qui calquent les ergates avec un succès variable. Par ailleurs, il n'est pas facile d'expliquer les causes de ce phénomène qui se présente à la fois chez des espèces libres et chez des parasites.

#### Impact du parasitisme

Dans le genre *Formicoxenus*, seul *F. provancheri*, l'espèce la plus primitive du genre, ne produit que des mâles normaux (Francoeur *et al.*, 1985). Déjà chez *F. quebecensis*, pourtant une espèce jumelle de *F. provancheri*, une même colonie peut produire des mâles normaux et des mâles intermédiaires. De plus, l'apparition de mâles ergatoïdes chez *F. nitidulus*, *F. diversipilosus*, *F. hirticornis* et probablement *F. sibiricus* coïncide avec l'adoption d'espèces hôtes appartenant au genre *Formica*. Ces faits suggèrent que la régression du dimorphisme sexuel à l'échelle du genre *Formicoxenus* est reliée principalement au développement du parasitisme.

#### Existe-t-il des castes mâles ?

Les travaux publiés par Le Masne (1953, 1956a) sur *H. eduardi* semblent montrer l'exis-

tence d'un cycle de reproduction particulier où n'interviendraient que les mâles ergatoïdes et les ergates majors. Ce cycle serait indépendant de la reproduction habituelle entre individus ailés. À notre connaissance, cette hypothèse n'a pas encore été vérifiée pour le genre *Hypoponera*.

Chez une espèce de *Technomyrmex* (*albipes*?), les différentes formes de mâles coexistent dans une même colonie. Quant aux gynes, aucune ne remplissait la fonction de reine sur les 25 colonies étudiées par Terron (1972). Des «ouvrières majors», probablement des ergatogynes inférieures (voir la section sur le polymorphisme dans Francoeur *et al.*, 1985), les remplaçaient. C'est pourquoi Terron fait un parallèle entre le mode de reproduction de cette espèce et celui de *H. eduardi*.

#### Mâles résidants

À première vue, la perte des ailes chez les mâles apparaît comme un handicap. Mais si l'on se penche plus attentivement sur la question, on peut formuler diverses hypothèses où l'aptérisme des mâles n'a rien de négatif. Par exemple, il est possible que la dérive de certains caractères des mâles vers des caractères d'ergates — les mâles ergatoïdes représentant l'aboutissement ultime de

TABLEAU II

Espèces produisant des mâles intermédiaires ou ergatoïdes

Espèces	Mâles intermédiaires	Mâles ergatoïdes	Références
<b>PONERINAE</b>			
<i>Hypoponera opaciceps</i>		X	Smith & Haug, 1931
<i>Hypoponera ragusae</i> <sup>1</sup>		X	Emery, 1909; LeMasne, 1956a
<i>Hypoponera eduardi</i>		X	LeMasne, 1956a
<i>Hypoponera gleadowi</i> <sup>1</sup>		X	Smith, 1939; Wilson & Taylor, 1967
<i>Hypoponera punctatissima</i> <sup>1</sup>		X	Smith, 1936; Wilson & Taylor, 1967
<b>MYRMICINAE</b>			
<i>Formicoxenus quebecensis</i>	X		Francoeur <i>et al.</i> , 1985
<i>Formicoxenus chamberlini</i> <sup>1</sup>	X		Francoeur <i>et al.</i> , 1985
<i>Formicoxenus nitidulus</i> <sup>2</sup>		X	Francoeur <i>et al.</i> , 1985
<i>Formicoxenus diversipilosus</i> <sup>2</sup>		X	Francoeur <i>et al.</i> , 1985
<i>Formicoxenus hirticornis</i> <sup>2</sup>		X	Francoeur <i>et al.</i> , 1985
<i>Cardiocondyla batesi</i> <sup>1</sup>	X	X	Kugler, 1983
<i>Cardiocondyla emeryi</i>		X	Kugler, 1983
<i>Cardiocondyla wroughtonii</i>		X	Kugler, 1983
<i>Cardiocondyla ectopia</i> <sup>1</sup>		X	Kugler, 1983
<i>Cardiocondyla elegans</i> <sup>1</sup>		X	Kugler, 1983
<i>Cardiocondyla nuda</i> <sup>1</sup>		X	Kugler, 1983
<i>Cardiocondyla papuana</i> <sup>1</sup>		X	Kugler, 1983
<i>Cardiocondyla stambuloffi</i> <sup>1</sup>		X	Kugler, 1983
<b>DOLICHODERINAE</b>			
<i>Technomyrmex</i> sp. ( <i>albipes</i> ?)	X	X	Terron, 1972

<sup>1</sup> Mâles normaux inconnus.<sup>2</sup> Mâles normaux inexistantes.

cette dérive — fasse partie d'une nouvelle stratégie quant à l'utilisation du producteur de gamètes que constitue le mâle.

Habituellement, les mâles de forme normale n'apparaissent qu'à des périodes déterminées de l'année. De plus, ils doivent quitter le nid un certain temps après l'émergence sous peine d'être mis en pièces; c'est du moins ce qui se produit en milieu artificiel. Au contraire, les mâles ergatoïdes de l'espèce tropicale *Cardiocondyla wroughtonii* sont présents toute l'année dans nos élevages. Très bien acceptés par les formes femelles de la colonie, ces mâles résidants restent près du couvain et s'accouplent avec les nouvelles gynes produites. Ces dernières émergent régulièrement sur de longues périodes et les colonies sont fortement polygynes. Toujours chez *C. wroughtonii*, la production de mâles ailés semble irrégulière et plus ou moins abondante (Lupo & Galil, 1985; Stuart *et al.*, 1987). De plus, ces mâles normaux montrent peu d'intérêt envers les nouvelles gynes lorsqu'ils sont dans le nid; ils seraient donc produits pour

aller s'accoupler à l'extérieur du nid, possiblement avec des gynes originant d'autres colonies. Cette stratégie particulière de reproduction expliquerait le fait que, des huit espèces dont on connaît au moins une forme mâle, six ne semblent pas produire de mâles normaux. Cette forme serait tout simplement disparue ou en voie de disparaître.

Il existe quelques similitudes entre les mâles ergatoïdes de *C. wroughtonii* et ceux de *Technomyrmex* sp. étudiés par Terron (1972). Ces derniers ont une durée de vie souvent longue, dépassant trois ou quatre mois. Ils ne sont jamais très nombreux dans une colonie, souvent uniques. Ils coexistent avec des mâles de forme normale. Ces données laissent supposer que les deux espèces suivent une stratégie similaire quant à l'usage des mâles.

Il est possible d'établir un parallèle intéressant entre le dimorphisme des mâles de *Cardiocondyla* et celui observé chez quelques espèces de Chalcidiens ficaricoles (Torymidae: Agaoninae et

ldarninae), vivant en symbiose avec les fleurs de figuiers (Richards, 1961; Hamilton, 1979). Dans les deux cas, le comportement des mâles ailés diffère complètement de celui des mâles aptères. Les premiers ne tentent pas de s'accoupler avec les nouvelles femelles et quittent la colonie (ou la figue) lorsqu'ils en ont l'occasion; les seconds restent sur le couvain (ou dans la figue) et vont jusqu'à se battre pour la possession des femelles (Hamilton, 1979; Stuart *et al.*, 1987).

#### MÂLES GYNÉCOÏDES

On trouve des mâles gynécoïdes chez *Anergates atratulus*, *Teleutomyrmex schneideri*, *Pheidole* (= *Anergatides*) *neokohli*, *P.* (= *Bruchomyrma*) *acutidens*, *Monomorium* (= *Epoecus*) *pergandei*, *M. talbotae*, *Plagiolepis xene* et *Aporomyrmex ampelsoni* (tableau III). Une réduction similaire du dimorphisme sexuel existerait également chez *Monomorium* (= *Wheeleriella*) *adulatrix*, *M. santschii* et *M. wroughtonii* (Wilson, 1971), et chez *M. hospitum* (Emery, 1922). Toutes ces espèces sont des parasites sociaux permanents qui ont perdu leur caste ouvrière. Chez chacune d'elles, les mâles calquent certains caractères propres aux gynes: tête allongée et plus ou moins anguleuse, yeux composés de taille relative comparable à ceux des gynes, petits ocelles, scapes longs, et souvent le même nombre d'articles aux antennes. Qu'ils soient ailés, subaptères ou aptères, les mâles ont un alitronc normalement développé; le mésonotum est parfois réduit, mais les sclérites ne se fusionnent jamais.

Chez quatre espèces de Myrmicines (tableau III), les mâles ne deviennent jamais des imagos parfaits; leur corps garde l'apparence d'une nymphe. La cuticule est alors mince et dépigmentée. L'abdomen reste mou et est dévié ven-

tralement à l'apex. Les genitalia sont souvent très développés.

Il semble que *P. xene* et *A. ampelsoni* soient les seules Formicines à produire des mâles gynécoïdes. Notons que les mâles de *Plagiolepis grassei* montrent eux aussi une gynécoïdie apparente (Kutter, 1952; Le Masne, 1956b). Tous les autres cas connus de gynécoïdie prononcée des mâles se retrouvent chez les Myrmicines. Il faut rappeler ici que dans une liste présentée par Wilson (1971), le nombre d'espèces inquilines est beaucoup plus élevé chez les Myrmicines (une trentaine) que chez les Formicines (quatre seulement).

On peut voir encore ici un lien étroit entre la régression du dimorphisme sexuel et le mode de vie de ces espèces à mâles gynécoïdes, le parasitisme entraînant en effet une simplification du système. La disparition du «modèle» ergate suppose une perte d'information génétique ou du moins l'inactivation des gènes qui sont à la base de l'expression de ce modèle. Le mâle, perdant quelques-uns des attributs propres à son sexe, ne peut donc dériver que vers la forme gyne.

Dans une liste d'espèces dont les mâles ressembleraient plus ou moins à des ergates, Wilson (1971) inclut *Crematogaster atlantica*. Dans ce cas, nous croyons qu'il s'agit plutôt de mâles de forme normale partiellement dégénérés à cause du parasitisme. En effet, malgré l'absence d'ails (la gyne est aussi aptère), l'alitronc est complètement développé et des vestiges de tegulae persistent. En outre, les modifications des premiers articles du funicule ne correspondent pas à la forme de funicule rencontrée chez les femelles et le scape reste très court (Wheeler, 1936).

L'ensemble des variations observées chez les fourmis mâles illustre donc pleinement un phé-

TABLEAU III  
Espèces produisant des mâles gynécoïdes

Espèces	Mâles	Références
<b>MYRMICINAE</b>		
<i>Anergates atratulus</i>	aptères, nymphoïdes	Wheeler, 1910
<i>Teleutomyrmex schneideri</i>	ailés, nymphoïdes	Kutter, 1950
<i>Pheidole neokohli</i>	subaptères, nymphoïdes	Emery, 1922; Wilson, 1984
<i>Pheidole acutidens</i>	subaptères, nymphoïdes	Bruch, 1931; Wilson, 1984
<i>Monomorium pergandei</i>	ailés	Wheeler, 1910; DuBois, 1986
<i>Monomorium talbotae</i>	ailés	DuBois, 1986
<b>FORMICINAE</b>		
<i>Plagiolepis xene</i>	subaptères	Kutter, 1952; LeMasne, 1956b
<i>Aporomyrmex ampelsoni</i>	aptères ou ailés	Faber, 1969; Passera, 1969

nomène de polymorphisme comme il s'en présente chez le sexe femelle.

### Relations avec le polymorphisme des femelles

La figure 5 présente une synthèse des jeux de formes recensées jusqu'ici chez les Formicidae en fonction des deux sexes. À droite sont identifiés deux types différents de polymorphisme chez les femelles. Un premier type s'exprime verticalement par une série de variations allant d'une forme pleinement développée appelée gyne ou gynomorphe, vers une forme régressée appelée ergate ou ergatomorphe. Il s'agit d'un *polymorphisme* que nous qualifions de *primaire* par rapport à l'évolution des formes, donc antérieur au suivant. Le *polymorphisme secondaire* qui ne concerne que l'ergate est exprimé horizontalement; Wilson (1971) l'a étudié en détail.

À gauche de la figure 5, le mâle normal est placé à une certaine distance de la gyne; cette distance correspond à l'importance du dimorphisme sexuel. Deux axes différents de modification de l'habitus sont identifiés. Les mâles de forme normale rencontrés dans les genres *Formicoxenus*, *Hypoponera*, *Cardiocondyla* et *Technomyrmex* partagent les caractères suivants: tête trapue et arrondie, grands yeux composés, longues antennes pourvues d'un scape court et d'articles du funicule subcylindriques et subégaux, alitronc pleinement développé, genitalia apparents. Bien que des modifications plus ou moins importantes affectent certains éléments de ces structures, on peut reconnaître ce modèle de base chez la majorité des genres de Formicidae. En outre, la forme générale de l'antenne rappelle celle que l'on retrouve chez les mâles appartenant à d'autres familles d'Aculéates. Ces faits permettent de supposer que cette forme normale correspondrait en grande partie à la forme primitive du mâle chez les fourmis. Cette hypothèse s'accorde avec le conservatisme morphologique affiché par ce sexe. D'ailleurs, cet insecte est construit essentiellement pour voler et n'est pas adapté à une vie terricole prolongée.

Curieusement, tous les caractères céphaliques mentionnés pour le mâle dit normal se retrouvent chez l'ergate de la fourmi fossile *Sphecomyrma freyi* (Wilson *et al.*, 1967). Il semble donc que le dimorphisme sexuel ait pu être plus faible à l'origine. Très tôt cependant, les femelles ont dû s'adapter morphologiquement afin de mieux effectuer certaines tâches: travaux d'excavation, recherche et transport de la nourriture, soins donnés au couvain. Un plus grand développement des mandibules a amené un allongement de la tête. Les antennes ont été modifiées de différentes

façons (raccourcissement de certains articles du funicule ou allongement du scape) pour permettre à leur extrémité de se présenter juste devant les mandibules et d'explorer efficacement l'environnement immédiat de la tête. Cette évolution morphologique des femelles apparaît donc comme la cause du dimorphisme sexuel prononcé que l'on rencontre actuellement chez la grande majorité des espèces.

Lorsqu'il y a régression du dimorphisme sexuel, le mâle peut prendre deux directions (fig. 5). Premièrement, l'ergatoïdie: le mâle perd ses ailes et dérive plus ou moins vers l'ergate; le mâle intermédiaire présente alors une réduction de l'alitronc similaire à ce qui se produit chez les ergatogynes. Deuxièmement, la gynécoïdie: le mâle conserve un alitronc normal, parfois même ses ailes, et subit certaines modifications qui le font ressembler à la gyne. Dans les deux cas, le mâle a tendance à acquérir des caractères femelles. L'inverse n'a jamais été observé à notre connaissance.

### Terminologie associée aux morphes

Le diagramme de la figure 5 reprend en partie la terminologie utilisée par Wheeler (1910). On a d'abord le triangle classique formé par l'*aner*, la *gyne* et l'*ergate* comme formes de base. Le mâle ergatoïde devient l'*ergatener*; le mâle gynécoïde, le *gynécener*. Pour le mâle intermédiaire, nous proposons le terme *desmaner* à l'image de *desmergate* (*desmos* signifiant lien). Mal connus à l'époque de Wheeler, les mâles intermédiaires étaient assimilés aux mâles ergatoïdes. L'*ergatogyne* est une forme intermédiaire entre la gyne et l'ergate. Ainsi, nous poussons jusqu'à leurs limites essentielles la simplification et l'intégration du système de Wheeler déjà amorcées par Wilson (1971). Dans cette nouvelle approche, chaque forme fondamentale peut présenter des variations au niveau de la taille (ex.: *micraner*, *macrogyne*) ou des spécialisations propres à un groupe donné (ex.: *dorylaner*) sans pour autant que sa nature première soit changée. Les cas pathologiques ou tératologiques étant des accidents du développement, il n'est pas nécessaire de les retenir ici.

Ce système simple et précis de nomenclature a le mérite de toujours bien identifier le sexe et la forme de chaque individu. Peuvent s'ajouter ensuite des termes qui indiquent la fonction de ces individus: reine, ouvrière, soldat, etc. Avec cette utilisation rationnelle des termes dont nous disposons, on peut facilement décrire des réalités complexes comme il en existe par exemple dans le genre *Formicoxenus*, chez qui la fonction de reine peut être remplie par des gynes, des erga-

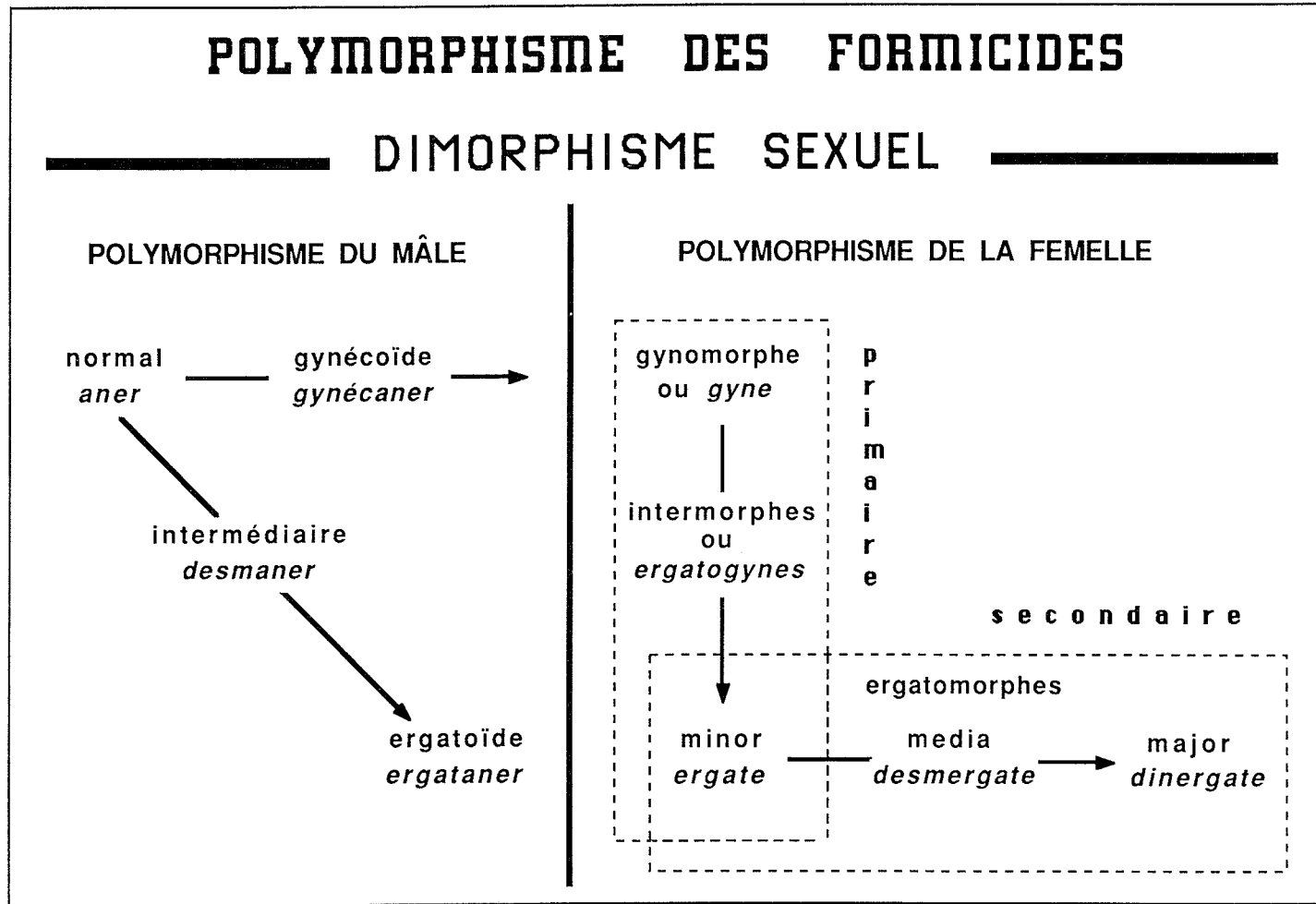


Figure 5. Principaux axes de variations en fonction du sexe pour les diverses formes recensées chez les fourmis. Les cas pathologiques ou tératologiques ne sont pas considérés.

toynes ou même des ergates (Francoeur *et al.*, 1985).

Depuis le début du siècle, des auteurs ont modifié plus ou moins profondément le sens de certains des termes mentionnés ci-dessus; d'autres ont suggéré de nouveaux noms pour tenir compte de nouvelles données d'observation. Un exemple de cette évolution de la terminologie nous est donné avec les termes «ergatogyne», «intercaste» et «intermorphe» qui décrivent avec plus ou moins de précision, ou d'ambiguïté selon le cas, les formes intermédiaires entre la gyne et l'ergate. Nous ressentons donc le besoin de réviser en profondeur la terminologie associée aux formes et aux fonctions chez les fourmis. Nous traiterons spécifiquement de cette question dans un autre article.

### Conclusion

À l'intérieur du genre *Formicoxenus*, on constate une régression du dimorphisme sexuel puisque les mâles passent d'une forme normale chez les espèces primitives à une forme ergatoïde chez les plus évoluées. C'est la première fois qu'il est possible de mettre en évidence la continuité de cette évolution régressive à l'intérieur d'un même genre.

On observe par ailleurs une régression du dimorphisme sexuel chez une trentaine d'espèces de fourmis appartenant à quatre sous-familles. Pour la majorité de ces espèces, le fait qu'elles soient parasites peut expliquer ce phénomène. Dans le cas des espèces libres, on suppose un rôle différent joué par les deux formes de mâles ou bien une nouvelle stratégie de reproduction qui favoriserait la présence d'un mâle ergatoïde résidant.

Le polymorphisme existe aussi bien chez les mâles que chez les femelles. L'analyse de ce phénomène permet de reconnaître pour chacun deux types différents de polymorphisme. Globalement, on observe chez les desmaners (mâles intermédiaires) et chez les ergataners (mâles ergatoïdes) un processus de réduction de l'alitrone très semblable à celui observé chez les femelles, de la gyne vers l'ergate. Enfin, la synthèse hiérarchique des formes produites (fig. 5) met en évidence quatre axes différents d'évolution morphologique.

### Remerciements

Cette étude fut rendue possible grâce à une subvention du Conseil de recherches en sciences naturelles et génie du Canada.

### Références

- BOLTON, B., 1976. The ant tribe Tetramoriini (Hymenoptera: Formicidae). Constituent genera, review of smaller genera and revision of *Triglyphothrix* Forel. — Bull. Br. Mus. nat. Hist., Ent., 34(5): 283-378.
- BROWN, W. L., 1954. Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae. — Insectes soc., 1: 21-31.
- BRUCH, C., 1931. Notas biológicas y sistematicas acerca de *Bruchomyrma acutidens* Santschi. — Revista Mus. La Plata, 33: 31-55.
- DUBOIS, M. B., 1986. A revision of the native New World species of the ant genus *Monomorium* (*minimum* group) (Hymenoptera: Formicidae). — Kans. Univ. Sci. Bull., 53: 65-119.
- EMERY, C., 1909. Beiträge zur Monographie der Formiciden des paläarktischen Faunen-gebietes (Hym.). Teil VIII. Ponerinae. — Dt. ent. Z., 3: 355-376.
- EMERY, C., 1917. Questions de nomenclature et synonymies relatives à quelques genres et espèces de Formicides (Hyménoptères). — Bull. Soc. ent. Fr., 1917: 94-97.
- EMERY, C., 1922. Hymenoptera. Formicidae. Myrmicinae. — Genera Insect., n° 174, 397 p.
- FABER, W., 1969. Beiträge zur Kenntnis sozialparasitischer Ameisen. 2. *Aporomyrmex ampeloni* nov. gen., nov. spec. (Hym. Formicidae), ein neuer permanenten Sozialparasit bei *Plagiolepis vindobonensis* Lomnicki aus Osterreich. — Pflanzenschutzberichte, 39: 39-100.
- FOREL, A., 1890. *Aenictus-Typhlatta* découverte de M. Wroughton. Nouveaux genres de Formicides. — Anns Soc. ent. Belg., 34: 102-114.
- FRANCOEUR, A., R. LOISELLE & A. BUSCHINGER, 1985. Biosystématique de la tribu Leptothoracini (Formicidae, Hymenoptera). 1. Le genre *Formicoxenus* dans la région holarctique. — Naturaliste can., 112: 343-403.
- HAMILTON, H. D., 1979. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects. — Pages 167-220 in M. S. Blum & N. A. Blum (ed.). Sexual selection and reproductive competition in Insects. Academic Press, New York.
- KUGLER, J., 1983. The males of *Cardiocondyla* Emery (Hymenoptera: Formicidae) with the description of the winged male of *Cardiocondyla wroughtonii* (Forel). — Israel J. Ent., 17: 1-21.
- KUTTER, H., 1950. Ueber eine neue, extrem parasitische Ameise: *Teleutomyrmex*. — Mitt. schweiz. ent. Ges., 23: 81-94.
- KUTTER, H., 1952. Ueber *Plagiolepis xene* Stärcke (Hymenoptera, Formicidae). — Mitt. schweiz. ent. Ges., 25: 57-72.
- KUTTER, H., 1977. Hymenoptera Formicidae. — Insecta helv. Fauna, vol. 6, 298 p.
- LE MASNE, G., 1953. Observations sur la biologie de la fourmi *Ponera eduardi* Forel. La descendance des ouvrières fécondées par des mâles ergatoïdes. — C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 236: 1096-1098.
- LE MASNE, G., 1956a. La signification des reproducteurs aptères chez la fourmi *Ponera eduardi* Forel. — Insectes soc., 3: 239-259.



- LE MASNE, G., 1956b. Recherches sur les fourmis parasites. *Plagiolepis grassei* et l'évolution des *Plagiolepis* parasites. — C. r. hebdomadaire. Séances Acad. Sci., Paris, 243: 673-675.
- LUPO, A. & J. GALIL, 1985. Nesting habits of *Cardiocondyla wroughtonii* Forel (1890) (Hymenoptera: Formicidae). — Israel J. Ent., 19: 119-125.
- PASSERA, L., 1969. Biologie de la reproduction chez *Plagiolepis pygmaea* Latreille et ses deux parasites sociaux *Plagiolepis grassei* Le Masne et *Passera* et *Plagiolepis xene* Stårcke (Hymenoptera, Formicidae). — Anns Sci. nat. (Zool. biol. anim.), 12<sup>e</sup> sér., 11: 327-481.
- RICHARDS, O. W., 1961. An introduction to the study of polymorphism in Insects. — Pages 1-10 in J. S. Kennedy (ed.). Insect polymorphism. Symposia of the Royal Ent. Soc. of London, no. 1. E. W. Classey, Faringdon, England.
- SMITH, M. R., 1936. Ants of the genus *Ponera* in America, North of Mexico. — Ann. ent. Soc. Am., 29: 420-430.
- SMITH, M. R., 1939. A new species of North American *Ponera*, with an ergatandrous form (Hymenoptera: Formicidae). — Proc. ent. Soc. Wash., 41: 76-78.
- SMITH, M. R., 1950. On the status of *Leptothorax* Mayr and some of its subgenera. — Psyche, Camb., 57: 29-30.
- SMITH, M. R. & G. W. HAUG, 1931. An ergatandrous form in *Ponera opaciceps* Mayr. — Ann. ent. Soc. Am., 24: 507-509.
- STUART, R. J., A. FRANCOEUR & R. LOISELLE, 1987. Fighting males in the ant genus *Cardiocondyla*. — Pages 551-552 in J. Eder & H. Rembold (ed.). Chemistry and biology of social insects. Verlag J. Peperny, München, 757 p.
- TAYLOR, R. W., 1978. *Nothomyrmecia macrops*. A living-fossil ant rediscovered. — Science, 201: 979-985.
- TERRON, G., 1972. Observations sur les mâles ergatoides et les mâles ailés chez une Fourmi du genre *Technomyrmex* Mayr (Hym., Formicidae, Dolichoderinae). — Anns Fac. Sci. Cameroun, n° 10, p. 107-120.
- WHEELER, W. M., 1910. Ants: their structure, development and behaviour. — Columbia Univ. Press, New York, 663 p.
- WHEELER, W. M., 1936. A singular *Crematogaster* from Guatemala. — Psyche, Camb., 43: 40-48.
- WILSON, E. O., 1971. The Insect societies. — Harvard Univ. Press, Cambridge, 548 p.
- WILSON, E. O., 1984. Tropical social parasites in the ant genus *Pheidole*, with an analysis of the anatomical parasitic syndrome (Hymenoptera: Formicidae). — Insectes soc., 31: 316-334.
- WILSON, E. O. & R. W. TAYLOR, 1967. The ants of Polynesia. — Pacific Insect Monograph, no. 14, 109 p.
- WILSON, E. O., F. M. CARPENTER & W. L. BROWN, 1967. The first mesozoic ants, with the description of a new subfamily. — Psyche, Camb., 74: 1-19.

LE  
NATURALISTE  
CANADIEN  
**REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE**

VOLUME 115  
1988

UNIVERSITÉ LAVAL  
QUÉBEC

# LE NATURALISTE CANADIEN

## Revue d'écologie et de systématique

CN ISSN 0028-0798

RÉDACTEUR

PIERRE MORISSET

RÉDACTEURS ADJOINTS

CYRILLE BARRETTE

PIERRE BELLEFLEUR

EDWIN BOURGET

CONRAD CLOUTIER

GILLES LEROUX

COMITÉ DE RÉDACTION

DENIS BARABÉ, *Jardin botanique de la ville de Montréal*

BERNARD BERNIER, *Département des sciences forestières, Université Laval*

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

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

JEAN-MARC DESCHÊNES, *Centre de recherches phytotechniques, Agriculture Canada, Ottawa*

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 \$10.

**TABLE DES MATIÈRES DU VOLUME 115**

Numéro 1

DESGRANGES, J.-L. & M. DARVEAU Fréquentation des lacs du Québec méridional par les oiseaux aquatiques à la période de reproduction .....	1-7
ZOLADESKI, C. Classification and gradient analysis of forest vegetation of Cape Enragé, Bic Park, Québec	9-18
BERGERON, Y., A. BOUCHARD & A. LEDUC Les successions secondaires dans les forêts du Haut-Saint-Laurent, Québec .....	19-38
HUTCHISON, L. J., R. C. SUMMERBELL & D. W. MALLOCH Additions to the mycota of North America and Québec: Arctic and boreal species from Schefferville, Northern Québec .....	39-56
COURCHESNE, F. & W. H. HENDERSHOT Apport en sulfate et en eau à la surface du sol sous quatre espèces arborescentes .....	57-63
LETARTE, Y. & G. VAILLANCOURT Biomasse, production, productivité et reproduction chez une population de <i>Sphaerium corneum</i> (Linné) (Mollusca: Bivalvia: Sphaeriidae) du lac Saint-Pierre (fleuve Saint-Laurent, Québec)	65-76
LAFONT, M., M. COSTE, J.-G. WASSON & B. FAESSEL Comparaison de quatre indices biologiques pour apprécier l'impact de la pollution dans des cours d'eau français .....	77-87
CUNJAK, R. A., R. G. RANDALL & E. M. P. CHADWICK Snorkeling versus electrofishing: A comparison of census techniques in Atlantic salmon rivers .....	89-93

**COMMUNICATION BRÈVE**

McALPINE, D. F., J. FINNE, M. PHINNEY, S. GILLILAND & S. MAKEPEACE Breeding records for the gadwall ( <i>Anas strepera</i> ) in New Brunswick .....	95-96
--	-------

**REVUE DES LIVRES**

FAVREAU, M. Illustrated guide to some hornworts, liverworts and mosses of eastern Canada (R. R. Ireland & G. Bellolio-Trucco) .....	97
FITZGERALD, G. F. The Túngara frog: A study in sexual selection and communication (M. J. Ryan) .....	97-98
CAMIRÉ, C. Properties and management of forest soils, 2nd edition (W. L. Pritchett & R. F. Fisher) .....	98
COUILLARD, P. Histoire des sciences au Québec (L. Chartrand, R. Dufresne & Y. Gingras) .....	98-99
MESSIER, F. Mammalian dispersal patterns: The effects of social structure on population genetics (B.D. Chepko-Sade & Z. T. Halpin) .....	99-100
PINEAU, M. Land use and forest resources in a changing environment: The urban/forest interface (G. A. Bradley) .....	100-101
AUCLAIR, J.-C. Predation: Direct and indirect impacts on aquatic communities (W. C. Kerfoot & A. Sih) .....	101-102

Numéro 2

SAINTE-MARIE, B., R. DUFOUR & C. DESJARDINS Beaching of snow crabs ( <i>Chionoecetes opilio</i> ) on the north shore of the Gulf of Saint Lawrence .....	105-109
CARON, L. M. J. & D. E. SERGEANT Yearly variation in the frequency of passage of beluga whales ( <i>Delphinapterus leucas</i> ) at the mouth of the Saguenay River, Québec, over the past decade .....	111-116
BORDAGE, G. & L. FILION Analyse dendroécologique d'un milieu riverain fréquenté par la castor ( <i>Castor canadensis</i> ) au mont du Lac-des-Cygnes (Charlevoix, Québec) .....	117-124
DOYON, D., C. J. BOUCHARD & R. NÉRON Extension de la répartition géographique de <i>Setaria faberii</i> au Québec .....	125-129
CATLING, P. M., K. W. SPICER & L. P. LEFKOVITCH Effects of the introduced floating vascular aquatic, <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> (Hydrochari- taceae), on some North American aquatic macrophytes .....	131-137
DOUCET, R. & J. BOILY Développement des bouquets de marcottes d'épinette noire dans des coupes récentes au Québec .....	139-147
GRENIER, Y. & D. COUILLARD Mortalité des semis de mélèzes laricin attribuable aux boues résiduelles utilisées pour leur fertilisation .....	149-155
HUBBES, M. Pathogen virulence and host reaction in Dutch elm disease .....	157-161
DUCHESNE, L. C. Resistance mechanisms to Dutch elm disease: A review .....	163-167
DESROCHERS, P. & G. B. OUELLETTE Inhibition <i>in vitro</i> d' <i>Ophiostoma ulmi</i> par un champignon deutéromycète .....	169-172
RIOUX, D. & G. B. OUELLETTE Quelques changements histologiques chez trois essences forestières inoculées avec <i>Ophiostoma ulmi</i> , pathogène de la maladie hollandaise de l'orme .....	173-178

REVUE DES LIVRES

LAIR, H. Reproductive success. Studies of individual variation in contrasting breeding systems (T. H. Clutton-Brock) .....	179-181
THOMAS, D. The short-tailed fruit-bat: A study in plant-animal interactions (T. Fleming) .....	181-182
MARSHALL, L. The evolution of sex: An examination of current issues (R. E. Michod & B. R. Levin) .....	182-183
DUBÉ, M. Grass genera of the world (L. Watson & M. J. Dallwitz) .....	183-184
CHAPDELAIN, G. Atlas of wintering North American birds: An analysis of Christmas Bird Count Data (T. Root)	184
DUBÉ, M. Dictionnaire de botanique (B. Boullard) .....	185
GAUTHIER, R. Catalogue bibliographique des bryophytes du Québec et du Labrador (M. Favreau & G. R. Brassard) .....	185-186
PRESCOTT, J. Stones of silence: Journeys in the Himalayas (G. B. Schaller) .....	186

Numéro 3/4

BOIVIN, G. L'entomologie des cultures maraîchères au Québec: problèmes et solutions .....	193-197
BOITEAU, G. La recherche entomologique sur la pomme de terre dans les provinces atlantiques du Canada .....	199-208
QUIRING, D. T. La recherche entomologique sur la luzerne et le maïs fourrager en Ontario .....	209-221
RICHOUX, P. Inventaire des coléoptères des cours d'eau: comparaison de méthodes de prélèvement . . .	223-228

BARKER, P. S.	
The entomological problems of wheat in the Canadian Prairies . . . . .	229-234
LEMPÉRIÈRE, G., N. FRANJUS, J. M. BOUCHY, P. BOURDIN, L. CARRÈRE & D. BAILEY	
Infestation des peuplements de <i>Picea</i> par <i>Dendroctonus micans</i> Kug. (Coleoptera: Scolytidae) en Limousin (France) et essais de lutte biologique avec le prédateur <i>Rhyzophagus grandis</i> Gyll. (Coleoptera: Rhyzophagidae) . . . . .	235-243
MBONDJI MBONDJI, P.	
Étude épidémiologique d' <i>Hypothenemus hampei</i> (Coleoptera: Scolytidae), ravageur des baies du caféier, dans deux régions du Cameroun . . . . .	245-249
RAYMOND, H. L.	
Abondance relative et dynamique saisonnière des Tabanidae (Diptera) d'une savane de Guyane française . . . . .	251-259
VINCENT, C. & N. J. BOSTANIAN	
La protection des vergers de pommiers au Québec: état de la question . . . . .	261-276
GRATZ, N. G.	
The role of entomology in vector-borne disease problems . . . . .	277-286
YAMÉOGO, L., C. LÉVÉQUE, K. TRAORÉ & C. P. FAIRHURST	
Dix ans de surveillance de la faune aquatique des rivières d'Afrique de l'Ouest traitées contre les simuliés (Diptera: Simuliidae), agents vecteurs de l'onchocercose humaine . . . . .	287-298
MESSI, J. & B. BAPFUBUSA	
L'efficacité du dichlorocide sur <i>Acanthoscelides obtectus</i> Say (Coleoptera: Bruchidae), ravageur du haricot ( <i>Phaseolus vulgaris</i> ) en stockage . . . . .	299-303
CHASSAGNARD, M.-T.	
Esquisse phylogénétique du genre <i>Zaprionus</i> Coq. (Diptera: Drosophilidae) et description de trois nouvelles espèces afrotropicales . . . . .	305-322
GOUDEY-PERRIÈRE, F., C. PERRIÈRE, P. BROUSSE-GAURY & F. PÉTEK	
Glandes mandibulaires, spermatophore, fèces et vitellogenèse chez <i>Blaberus craniifer</i> Burm. (Dictyoptera: Blaberidae): étude immunocytochimique chez des femelles décapitées . . . . .	323-331
FRANCOEUR, A. & R. LOISELLE	
Évolution du strigile chez les Formicides (Hyménoptères) . . . . .	333-353
IZIQUEL, Y., A. LE RALEC & J. P. NÉNON	
<i>Epidinocarsis lopezi</i> (Hymenoptera: Encyrtidae): ovipositeur, types de piqûres et nature du parasitisme sur <i>Phenacoccus manihoti</i> (Homoptera: Pseudococcidae) . . . . .	355-366
LOISELLE, R. & A. FRANCOEUR	
Régression du dimorphisme sexuel dans le genre <i>Formicoxenus</i> et polymorphisme comparé des sexes dans la famille des Formicidae (Hymenoptera) . . . . .	367-378



## INDEX ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS

BAILEY, D. (voir LEMPÉRIÈRE, G., N. FRANJUS, J. M. BOUCHY, P. BOURDIN, L. CARRÈRE & D. BAILEY) .....	235-243
BERGERON, Y., A. BOUCHARD & A. LEDUC. Les successions secondaires dans les forêts du Haut-Saint-Laurent, Québec .....	19-38
BAPFUBUSA, B. (voir MESSI, J. & B. BAPFUBUSA) .....	299-303
BARKER, P. S. The entomological problems of wheat in the Canadian Prairies .....	229-234
BOILY, J. (voir DOUCET, R. & J. BOILY) .....	139-147
BOITEAU, G. La recherche entomologique sur la pomme de terre dans les provinces atlantiques du Canada .....	199-208
BOIVIN, G. L'entomologie des cultures maraîchères au Québec: problèmes et solutions .....	193-197
BORDAGE, G. & L. FILION. Analyse dendroécologique d'un milieu riverain fréquenté par le castor ( <i>Castor canadensis</i> ) au mont du Lac-des-Cygnés (Charlevoix, Québec) .....	117-124
BOSTANIAN, N. J. (voir VINCENT, C. & N. J. BOSTANIAN) .....	261-276
BOUCHARD, A. (voir BERGERON, Y., A. BOUCHARD & A. LEDUC) .....	19-38
BOUCHARD, C. J. (voir DOYON, D., C. J. BOUCHARD & R. NÉRON) .....	125-129
BOUCHY, J. M. (voir LEMPÉRIÈRE, G., N. FRANJUS, J. M. BOUCHY, P. BOURDIN, L. CARRÈRE & D. BAILEY) .....	235-243
BOURDIN, P. (voir LEMPÉRIÈRE, G., N. FRANJUS, J. M. BOUCHY, P. BOURDIN, L. CARRÈRE & D. BAILEY) .....	235-243
BROUSSE-GAURY, P. (voir GOUDEY-PERRIÈRE, F., C. PERRIÈRE, P. BROUSSE-GAURY & F. PÉTEK) .....	323-331
CAMIRÉ, C. Properties and management of forest soils, 2nd edition (W. L. Pritchett & R. F. Fisher) .....	98
CARON, L. M. J. & D. E. SERGEANT. Yearly variation in the frequency of passage of beluga whales ( <i>Delphinapterus leucas</i> ) at the mouth of the Saguenay River, Québec, over the past decade .....	111-116
CARRÈRE, L. (voir LEMPÉRIÈRE, G., N. FRANJUS, J. M. BOUCHY, P. BOURDIN, L. CARRÈRE & D. BAILEY) .....	235-243
CATLING, P. M., K. W. SPICER & L. P. LEFKOVITCH. Effects of the introduced floating vascular aquatic, <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> (Hydrocharitaceae), on some North American aquatic macrophytes .....	131-137
CHADWICK, E. M. P. (voir CUNJAK, R. A., R. G. RANDALL & E. M. P. CHADWICK) .....	89-93
CHAPDELAINE, G. Atlas of wintering North American birds: An analysis of Christmas Bird Count Data (T. Root) .....	184
CHASSAGNARD, M.-T. Esquisse phylogénétique du genre <i>Zaprionus</i> Coq. (Diptera: Drosophilidae) et description de trois nouvelles espèces afrotropicales .....	305-322
COSTE, M. (voir LAFONT, M., M. COSTE, J.-G. WASSON & B. FAESSEL) .....	77-87
COUILLARD, D. (voir GRÉNIER, Y. & D. COUILLARD) .....	149-155
COUILLARD, P. Histoire des sciences au Québec (L. Chartrand, R. Dufresne & Y. Gingras) .....	98-99
COURCHESNE, F. & W. H. HENDERSHOT. Apport en sulfate et en eau à la surface du sol sous quatre espèces arborescentes .....	57-63
CUNJAK, R. A., R. G. RANDALL & E. M. P. CHADWICK. Snorkeling versus electrofishing: A comparison of census techniques in Atlantic salmon rivers .....	89-93
DARVEAU, M. (voir DESGRANGES, J.-L. & M. DARVEAU) .....	1-7
DESGRANGES, J.-L. & M. DARVEAU. Fréquentation des lacs du Québec méridional par les oiseaux aquatiques à la période de reproduction .....	1-7
DESROCHERS, P. & C. B. OUELLETTE. Inhibition <i>in vitro</i> d' <i>Ophiostoma ulmi</i> par un champignon deutéromycète .....	169-172
DOUCET, R. & J. BOILY. Développement des bouquets de marcottes d'épinette noire dans des coupes récentes au Québec .....	139-147
DOYON, D., C. J. BOUCHARD & R. NÉRON. Extension de la répartition géographique de <i>Setaria faberii</i> au Québec .....	125-129
DUBÉ, M. Grass genera of the world (L. Watson & M. J. Dallwitz) .....	183-184
DUBÉ, M. Dictionnaire de botanique (B. Boullard) .....	185
DUCHESNE, L. C. Resistance mechanisms to Dutch elm disease: A review .....	163-167
FAIRHURST, C. P. (voir YAMÉOGO, L., C. LÉVÉQUE, K. TRAORÉ & C. P. FAIRHURST) .....	287-298
FAVREAU, M. Illustrated guide to some hornworts, liverworts and mosses of eastern Canada (R.R. Ireland & G. Bellolio-Trucco) .....	97
FAESSEL, B. (voir LAFONT, M., M. COSTE, J.-G. WASSON & B. FAESSEL) .....	77-87
FILION, L. (voir BORDAGE, G. & L. FILION) .....	117-124
FINNE, J. (voir McALPINE, D. F., J. FINNE, M. PHINNEY, S. GILLILAND & S. MAKEPEACE) .....	95-96
FITZGERALD, G. F. The Túngara frog: A study in sexual selection and communication (M. J. Ryan) .....	97-98



FRANCOEUR, A. (voir LOISELLE, R. & A. FRANCOEUR) .....	367-378
FRANCOEUR, A. & R. LOISELLE. Évolution du strigile chez les Formicidae (Hyménoptères) .....	333-353
FRANJUS, N. (voir LEMPÉRIÈRE, G., N. FRANJUS, J. M. BOUCHY, P. BOURDIN, L. CARRÈRE & D. BAILEY) .....	235-243
GAUTHIER, R. Catalogue bibliographique des bryophytes du Québec et du Labrador (M. Favreau & G. R. Brassard) .....	185-186
GOUDEY-PERRIÈRE, F., C. PERRIÈRE, P. BROUSSE-GAURY & F. PÉTEK. Glandes mandibulaires, spermatophore, fèces et vitellogenèse chez <i>Blaberus craniifer</i> Burm. (Dictyoptera: Blaberidae): étude immunocytochimique chez des femelles décapitées .....	323-331
GRATZ, N. G. The role of entomology in vector-borne disease problems .....	277-286
GRENIER, Y. & D. COUILLARD. Mortalité des semis de mélèzes laricin attribuable aux boues résiduaires utilisées pour leur fertilisation .....	149-155
HENDERSHOT, W. H. (voir COURCHESNE, F. & W. H. HENDERSHOT) .....	57-63
HUBBES, M. Pathogen virulence and host reaction in Dutch elm disease .....	157-161
HUTCHISON, L. J., R. C. SUMMERBELL & D. W. MALLOCH. Additions to the mycota of North America and Québec: Arctic and boreal species from Schefferville, Northern Québec .....	39-56
IZIQUEL, Y., A. LE RALEC & J. P. NÉNON. <i>Epidinocarsis lopezi</i> (Hymenoptera: Encyrtidae): ovipositeur, types de piqûres et nature du parasitisme sur <i>Phenacoccus manihoti</i> (Homoptera: Pseudococcidae) .....	355-366
GILLILAND, S. (voir McALPINE, D. F., J. FINNE, M. PHINNEY, S. GILLILAND & S. MAKEPEACE) .....	95-96
LAFONT, M., M. COSTE, J.-G. WASSON & B. FAESSEL. Comparaison de quatre indices biologiques pour apprécier l'impact de la pollution dans des cours d'eau français .....	77-87
LAIR, H. Reproductive success. Studies of individual variation in contrasting breeding systems (T. H. Clutton-Brock) .....	179-181
LEDUC, A. (voir BERGERON, Y., A. BOUCHARD & A. LEDUC) .....	19-38
LEFKOVITCH, L. P. (voir CATLING, P. M., K. W. SPICER & L. P. LEFKOVITCH) .....	131-137
LEMPÉRIÈRE, G., N. FRANJUS, J. M. BOUCHY, P. BOURDIN, L. CARRÈRE & D. BAILEY. Infestation des peuplements de <i>Picea</i> par <i>Dentroctonus micans</i> Kug. (Coleoptera: Scolytidae) en Limousin (France) et essais de lutte biologique avec le prédateur <i>Rhyzophagus grandis</i> Gyll. (Coleoptera: Rhyzophagidae) .....	235-243
LÉVESQUE, C. (voir YAMÉOGO, L., C. LÉVÉQUE, K. TRAORÉ & C. P. FAIRHURST) .....	287-298
LE RALEC, A. (voir IZIQUEL, Y., A. LE RALEC & J. P. NÉNON) .....	355-366
LETARTE, Y. & G. VAILLANCOURT. Biomasse, production, productivité et reproduction chez une population de <i>Sphaerium corneum</i> (Linné) (Mollusca: Bivalvia: Sphaeriidae) du lac Saint-Pierre (fleuve Saint-Laurent, Québec) .....	65-76
LOISELLE, A. (voir FRANCOEUR, A. & R. LOISELLE) .....	333-353
LOISELLE, R. & A. FRANCOEUR. Régression du dimorphisme sexuel dans le genre <i>Formicoxenus</i> et polymorphisme comparé des sexes dans la famille des Formicidae (Hymenoptera) .....	367-378
MAKEPEACE, S. (voir McALPINE, D. F., J. FINNE, M. PHINNEY, S. GILLILAND & S. MAKEPEACE) .....	95-96
MALLOCH, D. W. (voir HUTCHISON, L. J., R. C. SUMMERBELL & D. W. MALLOCH) .....	39-56
MARSHALL, L. The evolution of sex: An examination of current issues (R. E. Michod & B. R. Levin) .....	182-183
MBONDJI MBONDJI, P. Étude épidémiologique d' <i>Hypothenemus hampei</i> (Coleoptera: Scolytidae), ravageur des baies du caféier, dans deux régions du Cameroun .....	245-249
McALPINE, D. F., J. FINNE, M. PHINNEY, S. GILLILAND & S. MAKEPEACE. Breeding records for the gadwall ( <i>Anas strepera</i> ) in New Brunswick .....	95-96
MESSI, J. & B. BAPFUBUSA. L'efficacité du dichlorocide sur <i>Acanthoscelides obtectus</i> Say (Coleoptera: Bruchidae), ravageur du haricot ( <i>Phaseolus vulgaris</i> ) en stockage .....	299-303
NÉNON, J. P. (voir IZIQUEL, Y., A. LE RALEC & J. P. NÉNON) .....	355-366
NÉRON, R. (voir DOYON, D., C. J. BOUCHARD & R. NÉRON) .....	125-129
OUELLETTE, G. B. (voir DESROCHERS, P. & G. B. OUELLETTE) .....	169-172
OUELLETTE, G. B. (voir RIOUX, D. & G. B. OUELLETTE) .....	173-178
PERRIÈRE, C. (voir GOUDEY-PERRIÈRE, F., C. PERRIÈRE, P. BROUSSE-GAURY & F. PÉTEK) .....	323-331
PÉTEK, F., (voir GOUDEY-PERRIÈRE, F., C. PERRIÈRE, P. BROUSSE-GAURY & F. PÉTEK) ..	323-331
PHINNEY, M. (voir McALPINE, D. F., J. FINNE, M. PHINNEY, S. GILLILAND & S. MAKEPEACE) ..	95-96
PRESCOTT, J. Stones of silence: Journeys in the Himalayas (G. B. Schaller) .....	186
QUIRING, D. T. La recherche entomologique sur la luzerne et le maïs fourrager en Ontario .....	209-221
RANDALL, R. G. (voir CUNJAK, R. A., R. G. RANDALL & E. M. P. CHADWICK) .....	89-93
RAYMOND, H. L. Abondance relative et dynamique saisonnière des Tabanidae (Diptera) d'une savane de Guyane française .....	251-259
RICHOUX, P. Inventaire des coléoptères des cours d'eau: comparaison de méthodes de prélèvement .....	223-228
RIOUX, D. & G. B. OUELLETTE. Quelques changements histologiques chez trois essences forestières inoculées avec <i>Ophiostoma ulmi</i> , pathogène de la maladie hollandaise de l'orme .....	173-178

SERGEANT, D. E. (voir CARON, L. M. J. & D. E. SERGEANT) .....	111-116
SPICER, K. W. (voir CATLING, P. M., K. W. SPICER & L. P. LEFKOVITCH) .....	131-137
SUMMERBELL, R. C. (voir HUTCHISON, L. J., R. C. SUMMERBELL & D. W. MALLOCH) .....	39-56
THOMAS, D. The short-tailed fruit-bat: A study in plant-animal interactions (T. Fleming) .....	181-182
TRAORÉ, K. (voir YAMÉOGO, L., C. LÉVÉQUE, K. TRAORÉ & C. P. FAIRHURST) .....	287-298
VINCENT, C. & N. J. BOSTANIAN. La protection des vergers de pommiers au Québec: état de la question .....	261-276
WASSON, J.-G. (voir LAFONT, M., M. COSTE, J.-G. WASSON & B. FAESSEL) .....	77-87
YAMÉOGO, L., C. LÉVÉQUE, K. TRAORÉ & C. P. FAIRHURST. Dix ans de surveillance de la faune aquatique des rivières d'Afrique de l'Ouest traitées contre les simulies (Diptera: Simuliidae), agents vecteurs de l'onchocercose humaine .....	287-298
ZOLADESKI, C. Classification and gradient analysis of forest vegetation of Cape Enragé, Bic Park, Québec .....	9-18



## 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 50 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 (ed.). *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 50 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 (ed.). *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.

MESSI, J. & B. BAPFUBUSA L'efficacité du dichlorocide sur <i>Acanthoscelides obtectus</i> Say (Coleoptera: Bruchidae), ravageur du haricot ( <i>Phaseolus vulgaris</i> ) en stockage . . . . .	299-303
CHASSAGNARD, M.-T. Esquisse phylogénétique du genre <i>Zaprionus</i> Coq. (Diptera: Drosophilidae) et description de trois nouvelles espèces afrotropicales . . . . .	305-322
GOUDEY-PERRIÈRE, F., C. PERRIÈRE, P. BROUSSE-GAURY & F. PÉTEK Glandes mandibulaires, spermatophore, fèces et vitellogenèse chez <i>Blaberus craniifer</i> Burm. (Dictyoptera: Blaberidae): étude immunocytochimique chez des femelles décapitées . . . . .	323-331
FRANCOEUR, A. & R. LOISELLE Évolution du strigile chez les Formicides (Hyménoptères) . . . . .	333-353
IZIQUEL, Y., A. LE RALEC & J. P. NÉNON <i>Epidinocarsis lopezi</i> (Hymenoptera: Encyrtidae): ovipositeur, types de piqûres et nature du parasitisme sur <i>Phenacoccus manihoti</i> (Homoptera: Pseudococcidae) . . . . .	355-366
LOISELLE, R. & A. FRANCOEUR Régression du dimorphisme sexuel dans le genre <i>Formicoxenus</i> et polymorphisme comparé des sexes dans la famille des Formicidae (Hymenoptera) . . . . .	367-378

**Limnologie fondamentale et effets anthropogéniques  
(précipitations acides, réservoirs)**

Naturaliste canadien (*Revue d'écologie et de systématique*)  
vol. 114, n° 3, 1987, 189 pages, 18\$

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

**Basic limnology and anthropogenic effects (acid rain, reservoirs). —**

Naturaliste canadien (*Revue d'écologie et de systématique*)  
vol. 114, n° 3, 1987, 189 pages, 18\$

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

RECU

89 12 21

ÉNERGIE ET RESSOURCES  
CENTRE DE DOCUMENTATION  
TERRES ET FORÊTS

Deuxième conférence internationale des entomologistes  
d'expression française

Second international conference of French-speaking  
entomologists

BOIVIN, G. L'entomologie des cultures maraîchères au Québec: problèmes et solutions .....	193-197
BOITEAU, G. La recherche entomologique sur la pomme de terre dans les provinces atlantiques du Canada .....	199-208
QUIRING, D. T. La recherche entomologique sur la luzerne et le maïs fourrager en Ontario .....	209-221
RICHOUX, P. Inventaire des coléoptères des cours d'eau: comparaison de méthodes de prélèvement .....	223-228
BARKER, P. S. The entomological problems of wheat in the Canadian Prairies .....	229-234
LEMPÉRIÈRE, G., N. FRANJUS, J. M. BOUCHY, P. BOURDIN, L. CARRÈRE & D. BAILEY Infestation des peuplements de <i>Picea</i> par <i>Dentroctonus micans</i> Kug. (Coleoptera: Scolytidae) en Limousin (France) et essais de lutte biologique avec le prédateur <i>Rhyzophagus grandis</i> Gyll. (Coleoptera: Rhyzophagidae) .....	235-243
MBONDJI MBONDJI, P. Étude épidémiologique d' <i>Hypothenemus hampei</i> (Coleoptera: Scolytidae), ravageur des baies du caféier, dans deux régions du Cameroun .....	245-249
RAYMOND, H. L. Abondance relative et dynamique saisonnière des Tabanidae (Diptera) d'une savane de Guyane française .....	251-259
VINCENT, C. & N. J. BOSTANIAN La protection des vergers de pommiers au Québec: état de la question ...	261-276
GRATZ, N. G. The role of entomology in vector-borne disease problems .....	277-286
YAMÉOGO, L., C. LÉVÊQUE, K. TRAORÉ & C. P. FAIRHURST Dix ans de surveillance de la faune aquatique des rivières d'Afrique de l'Ouest traitées contre les simulies (Diptera: Simuliidae), agents vecteurs de l'onchocercose humaine .....	287-298

(Suite au verso)

(Continued on inside back cover)