

LE NATURALISTE CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 116
NUMÉRO 1
1989

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 — Premier trimestre 1990. Bibliothèque nationale du Québec — Bibliothèque nationale d'Ottawa

**WHELKS (*BUCCINUM UNDATUM*) AND OTHER SUBTIDAL INVERTEBRATE
PREDATORS IN THE NORTHERN GULF OF ST. LAWRENCE**P. JALBERT¹, J. H. HIMMELMAN*GIROQ, Département de biologie
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4*P. BÉLAND²*Centre de recherche en écologie des pêches,
Pêches et Océans Canada,
310, av. des Ursulines, Rimouski (Québec) G5L 3A1*

and

B. THOMAS³*GIROQ, Département de biologie
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4***Résumé**

Un échantillonnage quantitatif effectué en plongée avec scaphandre autonome dans l'Archipel de Mingan (Québec), au nord du golfe du Saint-Laurent, a permis de déterminer que le buccin commun, *Buccinum undatum*, est le plus abondant des prédateurs infralittoraux avec une densité moyenne de $1,82 \cdot m^{-2}$. La structure de taille des populations de buccins est caractérisée par un fort mode de juvéniles de 1-3 cm de longueur coquillière, suivi d'une chute des densités se stabilisant à 4-5 cm et finalement d'une légère augmentation à 8-9 cm de longueur, coïncidant avec la maturité sexuelle. Ces patrons de fréquence de longueurs sont semblables à différentes profondeurs et sur différents types de substrats, suggérant que le buccin a peu de préférences vis-à-vis ces aspects de l'habitat. Cependant des tests statistiques montrent que les buccins de différentes tailles ont des préférences significatives pour certains substrats ou certaines profondeurs. Le deuxième prédateur en abondance est une étoile de mer, *Leptasterias polaris* (densité de $0,44 \cdot m^{-2}$), suivie du crabe, *Hyas araneus* ($0,12 \cdot m^{-2}$) et d'une autre étoile de mer, *Asterias vulgaris* ($0,10 \cdot m^{-2}$). Contrairement à *Buccinum*, *Leptasterias*, *Hyas* et *Asterias* montrent une séparation nette des individus de différentes tailles avec la profondeur et le substrat, les petits individus étant concentrés dans les zones rocheuses peu profondes. *Buccinum* et les étoiles de mer semblent se chevaucher dans l'utilisation des ressources alimentaires.

Abstract

Quantitative sampling of subtidal communities using SCUBA diving in the Mingan Archipelago (Québec), northern Gulf of St. Lawrence, showed the whelk *Buccinum undatum* to be the most abundant of the subtidal predators with a mean density of $1.82 \cdot m^{-2}$. The size structure of whelk populations was characterized by a strong mode of juveniles measuring 1-3 cm in shell length, followed by a sharp decrease in frequencies stabilizing at 4-5 cm, and

¹ Present address: Institut Maurice-Lamontagne, ministère des Pêches et des Océans du Canada, C.P. 1000, Mont-Joli (Québec) G5H 3Z4

² Present address: Institut national d'écotoxicologie du Saint-Laurent, 310, avenue des Ursulines, Rimouski (Québec) G5L 3A1

³ Present address: Ministère de l'Agriculture des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec, 96, montée Sandy Beach, Gaspé (Québec) G0C 1R0

finally an increase at about 8-10 cm, coinciding with sexual maturity. This length frequency pattern was similar at different depths and on different substrata, suggesting weak habitat preferences. However, statistical tests indicated that the different size groups showed significant preferences for certain depths and substrates. The second most abundant predator was a seastar, *Leptasterias polaris* (density $0.44 \cdot m^{-2}$), followed by the crab *Hyas araneus* ($0.12 \cdot m^{-2}$), and another seastar, *Asterias vulgaris* ($0.10 \cdot m^{-2}$). In contrast to *Buccinum*, *Leptasterias*, *Asterias* and *Hyas* showed a marked separation of different size individuals with depth and substratum, small individuals being concentrated in the shallow rocky zone. *Buccinum* and seastars appeared to overlap in their use of prey resources.

Introduction

The common whelk, *Buccinum undatum* L. (Neogastropoda; Buccinidae), is a North Atlantic species distributed in North America, from Labrador to New Jersey, and in Europe from Norway to Spain (Abbott, 1974). It has been fished for many years in various parts of Europe, and for at least 17 years in the St. Lawrence Estuary in eastern Canada. Considering the widespread distribution and commercial importance of *Buccinum*, surprisingly little is known about its ecology. The whelk is poorly adapted to the intertidal zone and cannot tolerate temperatures above 29°C (Gowanloch, 1927; Fretter & Graham, 1962; Hancock, 1963). It has a stable rate of respiration at salinities from 20 to 30‰ and can tolerate sudden changes in salinity between 18 and 33‰ (Staaland, 1970, 1972). Nielsen (1975) reported that *Buccinum undatum* feeds mostly on bivalves, although occasionally on polychaetes, echinoderms and dead fish. In the laboratory, he noted that in preying on bivalves it uses the lip of its shell to prevent valve closure. From observations in the Gulf of St. Lawrence on the frequency of individuals with material in their stomachs, Martel *et al.* (1986a, 1986b) indicated that *Buccinum* feeds mainly in winter and little during May through September, when copulation and egg laying occur.

The incomplete understanding of the population biology of *Buccinum* derives partly from the fact that previous workers based their observations almost entirely on capture data from baited traps (Hancock, 1967; Younker & MacWilliams, 1971; Léger, 1974; Villemure & Lamoureux, 1975; Bailey, 1978; Santarelli-Chaurand, 1985). Villemure & Lamoureux (1975) demonstrated a progressive decrease in the mean size of trapped whelks, from the Gaspé Peninsula to the upper portion of the St. Lawrence Estuary, which may be related to decreasing salinities. Baited traps are highly selective, individuals smaller than 5 cm in shell length being nearly absent, probably because of changes in such factors as mobility or dietary preferences with size (Himmelman, 1988; MacQuinn *et al.* 1988). Thus, the analysis of trap capture data is severely limited as a technique for examining the population biology of *Buccinum*.

In the present study, we used SCUBA diving to quantify the distribution, abundance, and size structure of *Buccinum undatum* in a subtidal community in the northern Gulf of St. Lawrence. We also determined the distribution of other invertebrate predators and of non-predatory species, in order to define potential interactions between whelks and other invertebrate species.

Methods

The study area was the shallow water community around six islands in the Mingan Archipelago, near Havre-Saint-Pierre, in the northern part of the Gulf of St. Lawrence (Fig. 1). During June, July and August of 1982 and 1983, the number and size of whelks, and various physical and biotic parameters (all of which could be noted underwater) were recorded in $1 m^2$ quadrats placed along 24 transects which ran perpendicular to the shore, extending from the level of lowest water of spring tides (LWST) to ca 20 m in depth. In each transect, after determining the bottom profile, 50 or more quadrats were examined from positions predetermined to give a relatively even distribution of quadrats at different depths. In 1982, 16 transects were made with observations in a total of 1317 quadrats, and in 1983, 8 transects were made with 455 quadrats.

In each quadrat, we carefully searched for whelks, examining all surfaces of loose rock material and shell debris. Our technique did not permit us to look for whelks below the surface of the substratum, and thus completely buried whelks, if present, would have been missed. For each quadrat, we recorded the number of whelks, the shell length of each individual encountered, the depth (m), and the substratum in 5 categories: sand-mud (less than 3 mm), gravel (3-10 mm), pebbles and cobbles (1-30 cm), boulders (more than 30 cm) and bedrock. The substratum categories were noted in order of abundance in 1982; in 1983 the percentage cover of each substratum category was recorded. For other large invertebrate predators encountered, their number and size (shell length of gastropods, diameter of seastars, maximum carapace dimension for crabs)

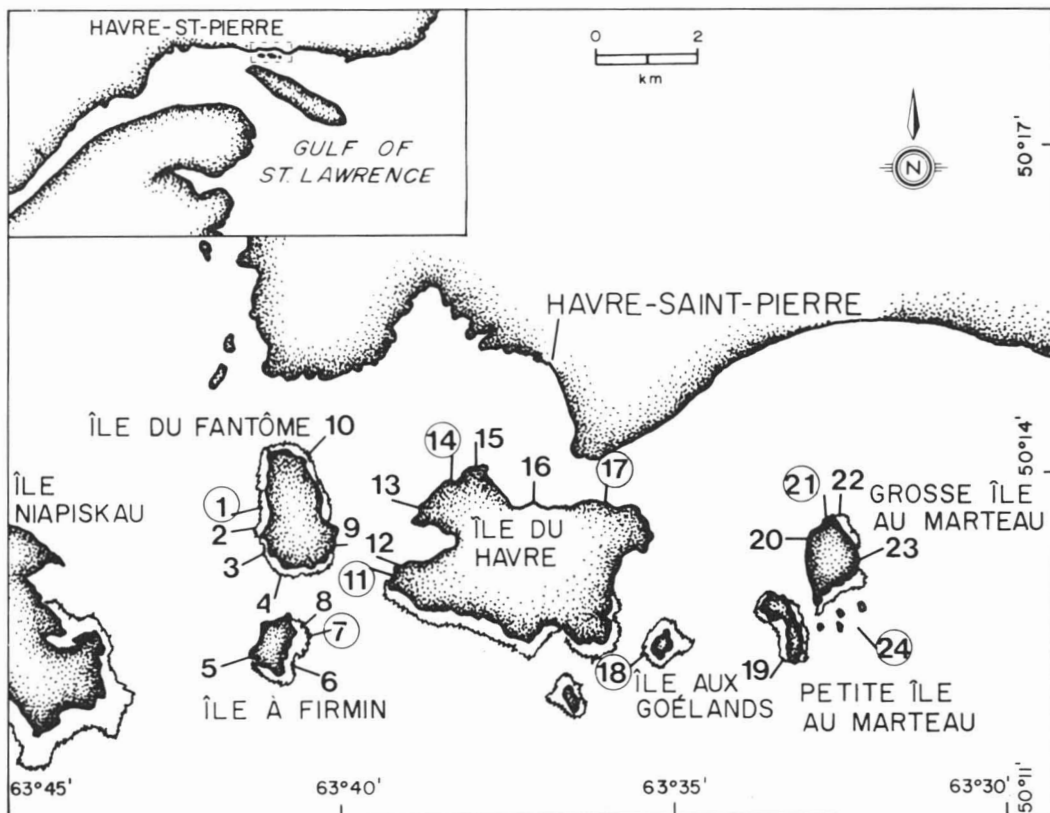


Figure 1. Map of the Mingan Archipelago (Québec), northern part of the Gulf of St. Lawrence, showing where quantitative transects of the subtidal community were made. Circled transect numbers are those of 1983, uncircled, 1982.

were recorded, except that in 1983, when no records were made for the crabs *Hyas araneus* and *Cancer irroratus*. Hermit crabs, *Pagurus* spp., were usually small and only their presence or absence was noted in 1982, whereas in 1983 individuals were counted. In 1982 we noted which algae and non-predatory macroinvertebrates were present in the quadrats, whereas in 1983 we noted the percentage cover of algae, urchins *Strongylocentrotus droebachiensis*, and ophiuroids *Ophiopholis aculeata*, and counted the number of individuals of other large non-predatory invertebrates.

To examine the growth rate of *Buccinum*, during July and August 1982, 2866 whelks were tagged (by attaching numbered tags on a cleaned portion of the shell using epoxy glue) and released. Of these, 379 whelks were double-tagged to examine tag loss. During intensive fishing with baited traps one year later, 26 of these individuals were recaptured. To determine the biomass of different size groups of whelks, the shell length and live weight (after allowing surface water to drain for 15-

20 min) were determined for 128 whelks collected in June 1982.

The size structure of the whelks and other predators was examined in relation to depth and substratum. In partitioning the 1983 samples among different substrata, we used only those quadrats where the cover of a single substratum was 55% or greater; only 18 of the 455 quadrats (4%) were thus eliminated. For the 1982 samples all the quadrats were used and partitioned according to the substratum which was recorded as being predominant. Thus, there was a difference in the way we partitioned the samples for the two years, but the low rejection rate using the 55% criterion for the 1983 data indicated that very few 1982 quadrats would have been eliminated by the 1983 criterion.

Relationships among the various invertebrates and different size groups of predators in the benthic community were examined by multiple (or canonical) discriminant analysis (Walker *et al.*, 1979;

Shin, 1982; Williams, 1983); this analysis was performed with the statistical package SAS. The mean of the points (centroids) was used to represent each species in the ordination (see Jalbert, 1986).

Results

SIZE STRUCTURE OF *BUCCINUM UNDATUM*

The size structure of *Buccinum* populations showed the same general pattern irrespective of

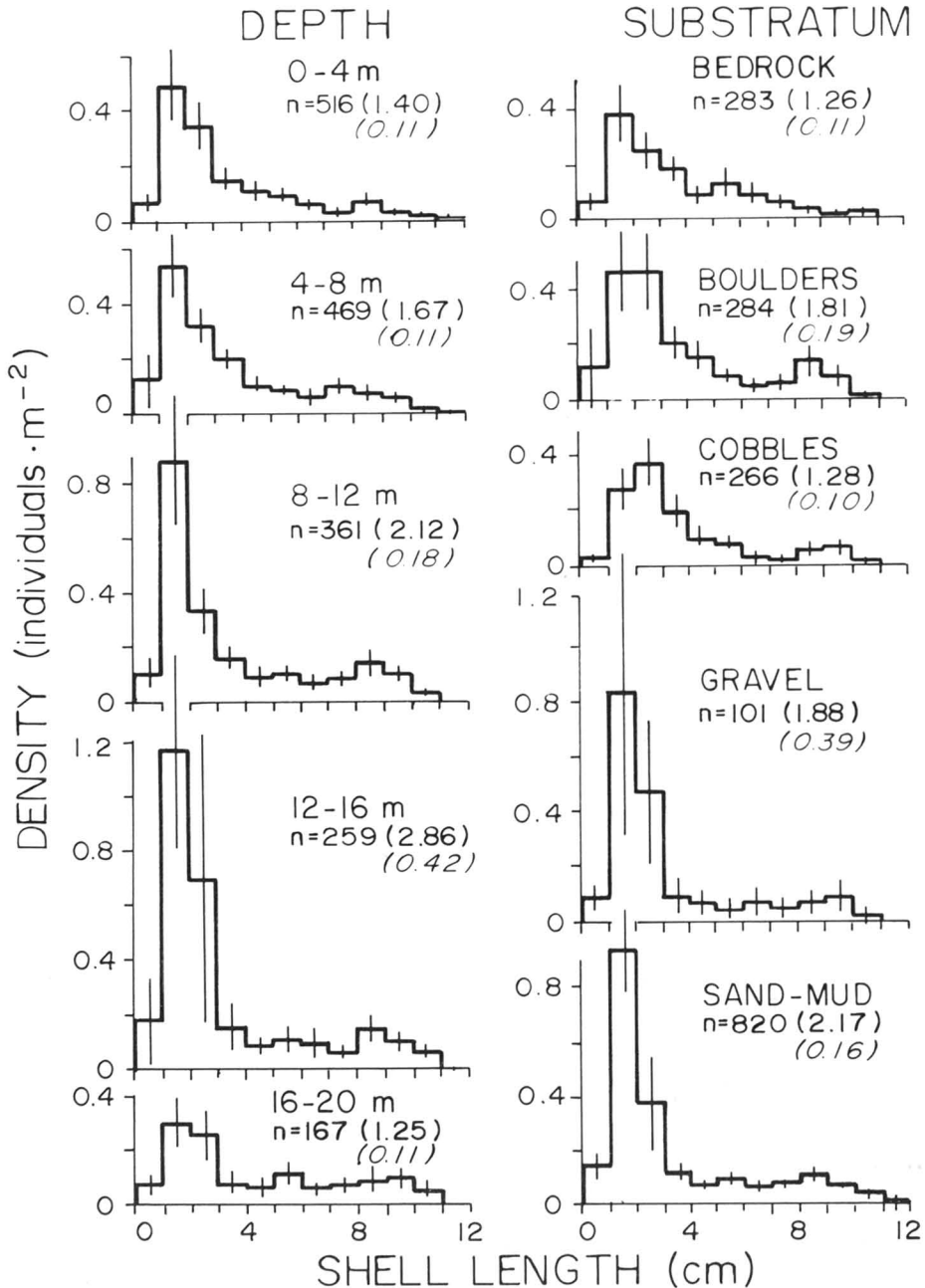


Figure 2. Size frequency distributions of *Buccinum undatum* based on the 1772 samples taken in 1982 and 1983, partitioned according to depth (left), and according to the predominant substratum present (right). The vertical bars show the 95% confidence limits. For each distribution the number of quadrats (n) on which the distribution is based is indicated, the mean density of whelks is shown in parentheses, and the standard error in italics.

the depth and type of substratum (Fig. 2). Thus, there were consistently few whelks measuring less than 1 cm in shell length, and individuals measuring 1-2 cm, or sometimes 2-3 cm (on boulders and cobbles) were the most abundant size group. With increasing size, frequencies fell, levelling off at 3-5 cm in shell length, and finally there was usually a slight increase at 8-10 cm. The overall density showed a progressive increase from $1.40 \cdot m^{-2}$ at 0-4 m in depth to a peak of $2.86 \cdot m^{-2}$ at 12-16 m below LWST, and then a drop to the minimum of $1.25 \cdot m^{-2}$ at 16-20 m (Fig. 2), thus a 2.3-fold difference between extremes. There was only a 1.7-fold variation in the density of whelks when the samples were partitioned according to substratum (Fig. 2).

To test whether the size distributions differed, we performed G tests (Sokal & Rohlf, 1981), first comparing the five distributions for each 4 m depth interval, and then the five distributions for different substrata. Both series of tests showed significant differences ($P < 0.05$). To further examine variations in the populations related to depth and substratum, we divided the individuals into four size groups defined in relation to *Buccinum*'s life cycle: (1) 0-1 cm individuals, which are *recruits*, since Martel *et al.* (1986a) indicated that 3 mm individuals hatch from the egg masses during late autumn and winter. These made up 6% of the population, but could have been undersampled due to their small size; sampling of some sediment areas using an "air lift" indicated that small whelks could be more abundant than measured by visual observation by divers in the present study. (2) *Juveniles*, 1-3 cm in length, which made up 57% of the population of whelks. (3) Whelks measuring 3-7 cm in length, which according to Martel *et al.* (1986a) have undeveloped gonads. These *immatures* made up 23% of the population. (4) Whelks measuring more than 7 cm, which have developed gonads (Martel *et al.*, 1986a). These *adults* made up 14% of the total samples.

Differences between habitats for these four size groups were examined using a modified Student test (*t'* test), which tests the equality of the means when the variances are unequal (Sokal & Rohlf, 1981; Snedecor & Cochran, 1971). The densities of juvenile and mature whelks showed significant variations with depth ($P < 0.05$), whereas the densities of recruits and immatures did not ($P > 0.05$) (Fig. 3). The density of juveniles progressively increased from 0-8 m to a peak at 12-16 m and then dropped markedly at 16-20 m, whereas the density of adults increased from 0-4 m to 8-12 m and then stabilized (Fig. 3). The density of all four groups varied significantly on different substrata ($P < 0.05$). Recruits were most abundant on sand-mud and least on cobbles and

bedrock; juveniles were more abundant on sand-mud than on cobbles, boulders and bedrock; immatures were most abundant on bedrock and boulders and least abundant on gravel; and adults were most abundant on sand-mud and least on bedrock (Fig. 3). Thus, even though the general shape of *Buccinum* size distributions appeared to be similar throughout the subtidal habitat, significant differences with depth and substratum were detected.

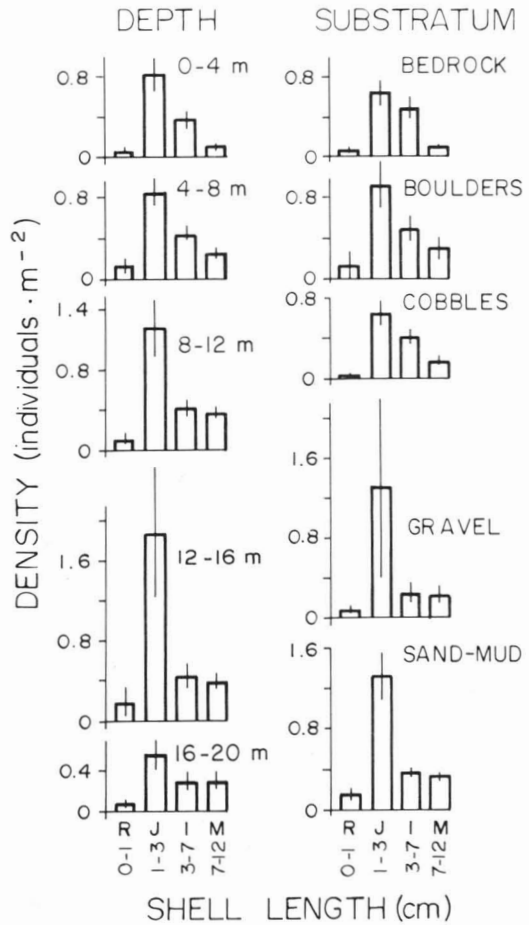


Figure 3. Density of four size groups of *Buccinum undatum*, recruits (R), juveniles (J), immatures (I), and mature individuals (M), at different depths and on different substrata.

The length-weight relationship for whelks in the Mingan Archipelago is shown in Figure 4. Biomass calculations based on this relationship and the size-frequency distributions showed that adult whelks made by far the greatest contribution to total biomass. For example, a general estimation for the

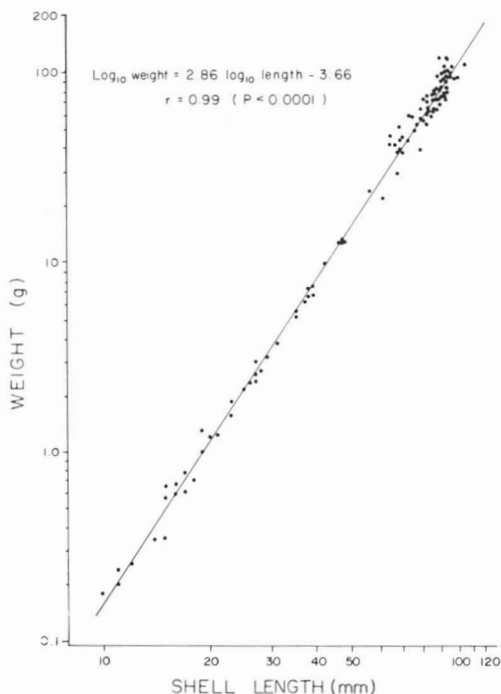


Figure 4. *Buccinum undatum*. Model I regression of the relationship between shell length and total wet body weight, including the shell, for whelks collected in June 1982 in the Mingan Archipelago.

region, giving equal weight to the five depth intervals shown in Figure 2, indicated that the biomass of recruits, juveniles, immatures and matures (wet weight including shell) was 0.002, 1.2, 6.2, and $23.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, respectively.

GROWTH OF *BUCCINUM UNDATUM*

Of the 2866 whelks tagged in 1982, only 26 were recaptured (Fig. 5). The majority of the 6-8 cm individuals showed a slight growth, whereas there was no growth of larger whelks. One individual decreased in shell length; this was likely due to breakage of the shell lip, possibly during predation of bivalves (Nielsen, 1975). No individuals measuring less than 6 cm were recaptured. Possible factors accounting for the small numbers recaptured were (1) loss of tags (double-tagging indicated that there was a 20% tag loss), (2) movement of whelks to sites far beyond the release points, (3) natural mortality, which was not examined during this study, and (4) tagging mortality, particularly due to the stress of the 20-30 min period outside water during tagging. Underwater observations of whelks one day after release showed that many were on their backs with their

foot extended and such individuals were probably vulnerable to predators; tagged individuals observed later during the summer were active and appeared normal.

ABUNDANCE AND SIZE STRUCTURE OF OTHER PREDATORS

Two other large gastropods, the American pelican's foot, *Aporrhais occidentalis*, and the northern neptune, *Neptunea despecta*, were present in the Mingan Archipelago, but almost always occurred on sediment bottoms and in lower densities than *Buccinum*. The density of *Aporrhais* was $0.22\text{-}0.27 \cdot \text{m}^{-2}$ between 14 and 20 m in depth and decreased in abundance in shallower depths. *Neptunea* was only found below 10 m in depth at a density varying from 0.01 to $0.06 \cdot \text{m}^{-2}$.

Seastars and crabs were common invertebrate predators in our study area. There were four species of seastars, *Leptasterias polaris*, *Asterias vulgaris*, *Crossaster papposus*, and *Solaster endeca*, and three species of crabs, *Hyas araneus*, *Cancer irroratus* and *Pagurus* spp. The overall density of *Leptasterias polaris*, the northern six-armed seastar, was about 5 times lower than that of *Buccinum*. In contrast to *Buccinum*, its density decreased markedly with depth, from a maximum of $0.74 \cdot \text{m}^{-2}$ at 4-8 m to $0.06 \cdot \text{m}^{-2}$ at 16-20 m. Further, small *Leptasterias* were concentrated in shallow water, and large individuals (greater than 30 cm in diameter) were absent above 4 m in depth (Fig. 6). *Leptasterias* measuring less than 15 cm in diameter were most abundant on bedrock and least on sand-mud, and individuals greater than

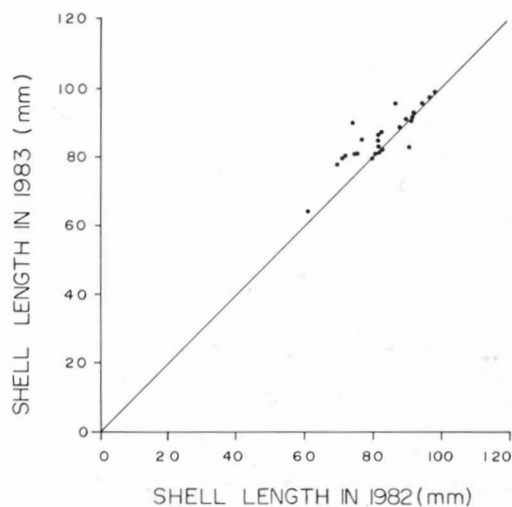


Figure 5. Ford-Walford plot showing the growth of tagged whelks, *Buccinum undatum*, released in July and August 1982, and recaptured one year later.

30 cm were absent on bedrock and boulders (Fig. 6). The distribution and population size structure of *Asterias vulgaris* closely resembled that of *Leptasterias*, there being a marked decrease in density with depth, with small individuals concentrated at shallow depths, particularly on bedrock (Fig. 7). However, *Asterias* was 4-5 times

less abundant than *Leptasterias*, its density varying from $0.19 \cdot \text{m}^{-2}$ at 4-8 m below LWST to $0.01-0.03 \cdot \text{m}^{-2}$ at 12-20 m in depth. *Crossaster papposus* and *Solaster endeca* were much less abundant than the other two seastars, their mean density for all of the quadrats being $0.010 \cdot \text{m}^{-2}$ and $0.002 \cdot \text{m}^{-2}$, respectively. Thus, there was a distinct

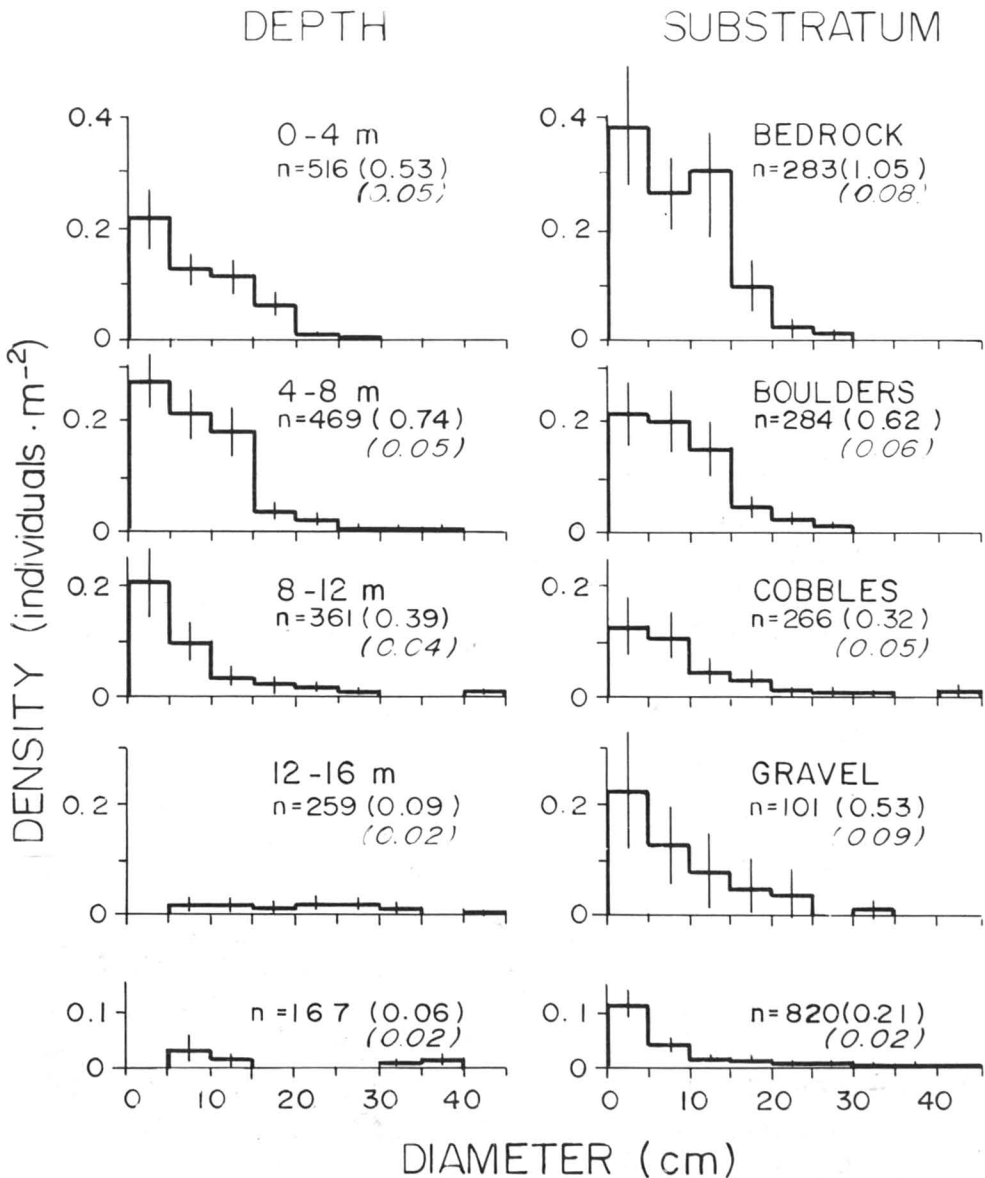


Figure 6. Size frequency distributions of *Leptasterias polaris* based on the 1772 samples taken in 1982 and 1983, and partitioned according to depth (left), and according to the predominant substratum present (right). The vertical bars show the 95% confidence limits. For each distribution the number of quadrats (n) on which the distribution is based is indicated, the mean density of seastars is shown in parentheses, and the standard error in italics.

partitioning of *Leptasterias* and *Asterias* of different sizes with depth and substratum, in contrast with the slight partitioning in the *Buccinum* populations.

The density of the spider crab, *Hyas araneus*, was similar to that of *Asterias*, and showed a marked drop between 4-8 and 8-12 m (Fig. 8). Individuals measuring less than 6 cm in carapace length were concentrated in the same habitat as the small seastars and immature whelks, i.e. on rocky substrata in shallow water (Fig. 8). The dis-

tribution of larger *Hyas* (greater than 6 cm) varied only slightly with depth or substratum. The rock crab, *Cancer irroratus*, was 20-40% less abundant than *Asterias* and *Hyas*, and in contrast to the other predators, the largest individuals (9-12 cm in carapace width) were the most frequent (Fig. 9). Many of the size distributions tended to be bimodal. Different size groups appeared to be relatively evenly distributed among the different substrata, with the possible exception of *Cancer* measuring less than

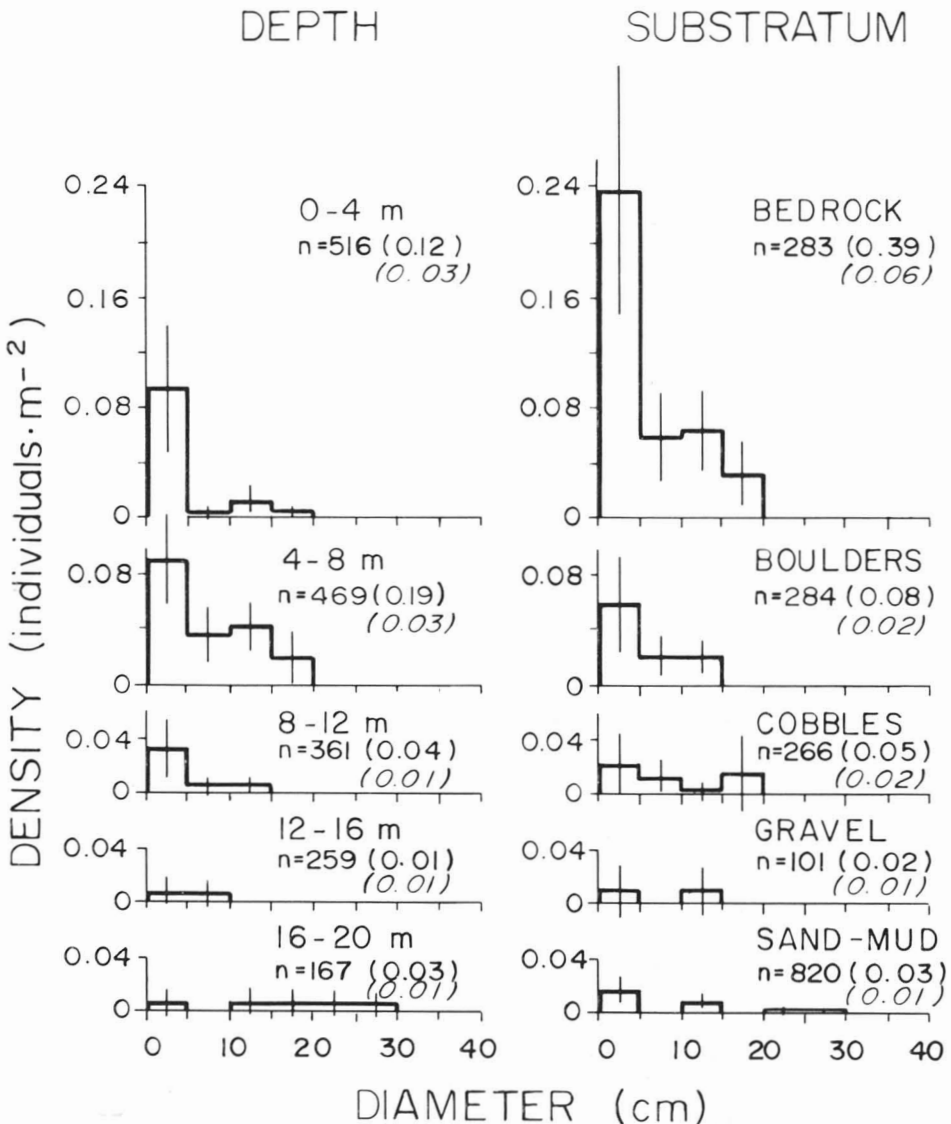


Figure 7. Size frequency distributions of *Asterias vulgaris* based on the 1772 samples taken in 1982 and 1983, partitioned according to depth (left), and according to the predominant substratum present (right). The vertical bars show the 95% confidence limits. For each distribution the number of quadrats (n) on which the distribution is based is indicated, the mean density of seastars is shown in parentheses, and the standard error in italics.

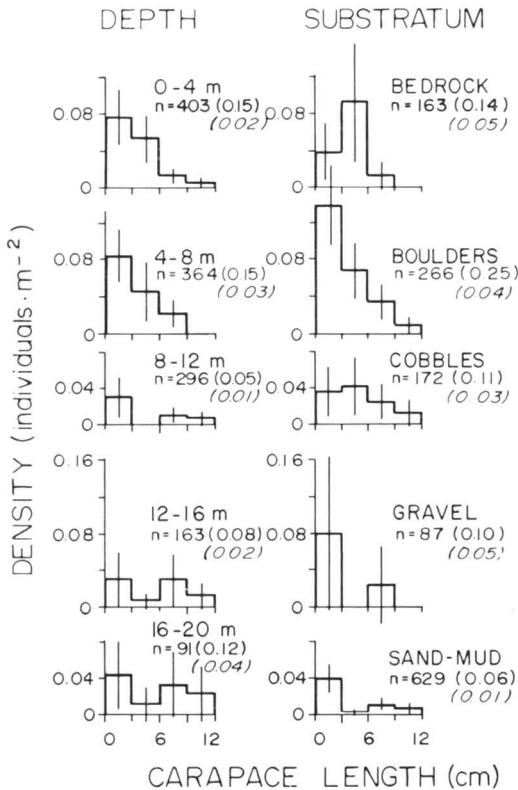


Figure 8. Size frequency distributions of *Hyas araneus* based on the 1317 samples taken in 1982, partitioned according to depth (left), and according to the predominant substratum present (right). The vertical bars show the 95% confidence limits. For each distribution the number of quadrats (n) on which the distribution is based is indicated, the mean density of crabs is shown in parentheses, and the standard error in italics.

3 cm in carapace width, which were absent on boulders. Finally, the 1983 data for *Pagurus* sp. (the year when its density was recorded) showed a progressive increase with depth, from 1.13 individuals · m⁻² at 0-2 m in depth to 4.94 · m⁻² at 18-20 m. Their size was not recorded but the vast majority were small, occupying gastropod shells measuring less than 1 cm in length.

DISTRIBUTION OF COMMON NON-PREDATORY SPECIES

Potential prey species were concentrated in specific habitats (Fig. 10, Table I). Mussels (*Mytilus edulis*), and grazing gastropods (*Acmaea testudinialis*, *Littorina* spp., and *Margarites* spp.) attained peak occurrence on rocky substrata at the shallowest depths, and the Arctic saxicave (*Hiatella arctica*), chitons (*Tonicella* spp.), and brittle stars (*Ophiopholis aculeata*) were most frequent at

depths of 2-8 m on bedrock and boulder substrata. *Mya truncata* and other large clams (*Serripes groenlandicus*, *Clinocardium ciliatum* and *Spisula polynyma*) showed the opposite distributional patterns, being concentrated at greater depths (more than 8 m) on sand or mud bottoms. The sand dollar, *Echinarachnius parma*, was mostly found on gravel or sand-mud bottoms, whereas the polychaete *Pectinaria granulata* was mostly on cobble bottoms, and both had a wide depth distribution. The percentage occurrence data did not adequately illustrate the distribution of the urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*, since it was nearly always present. The quantitative data for 1983 showed that it attained peak abundance on bedrock at 2-6 m in depth. The three most conspicuous subtidal algae were *Alaria esculenta*, *Agarum cribrosum* and *Ptilota serrata*. *Alaria* showed a decrease in abundance with increasing depth and was absent below 6 m; *Agarum* attained peak occurrence at depths of 4-6 m; and *Ptilota*

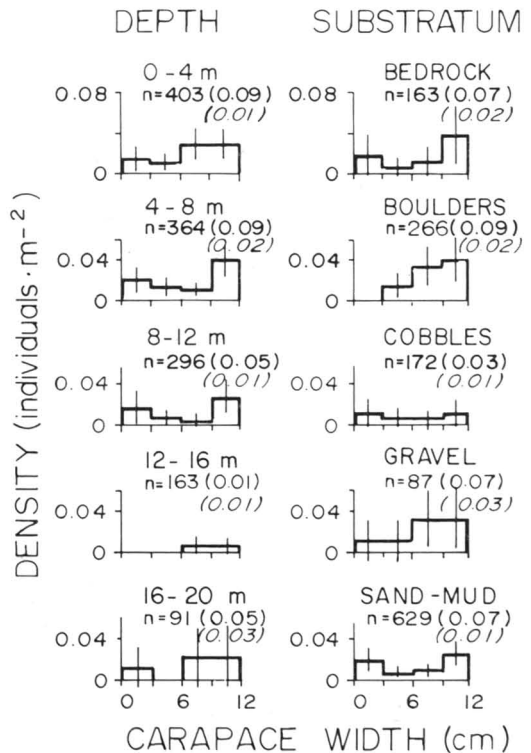


Figure 9. Size frequency distributions of *Cancer irroratus* based on the 1317 samples taken in 1982, partitioned according to depth (left), and the predominant substratum present (right). The vertical bars show the 95% confidence limits. For each distribution the number of quadrats (n) on which the distribution is based is indicated, the mean density of crabs is shown in parentheses, and the standard error in italics.

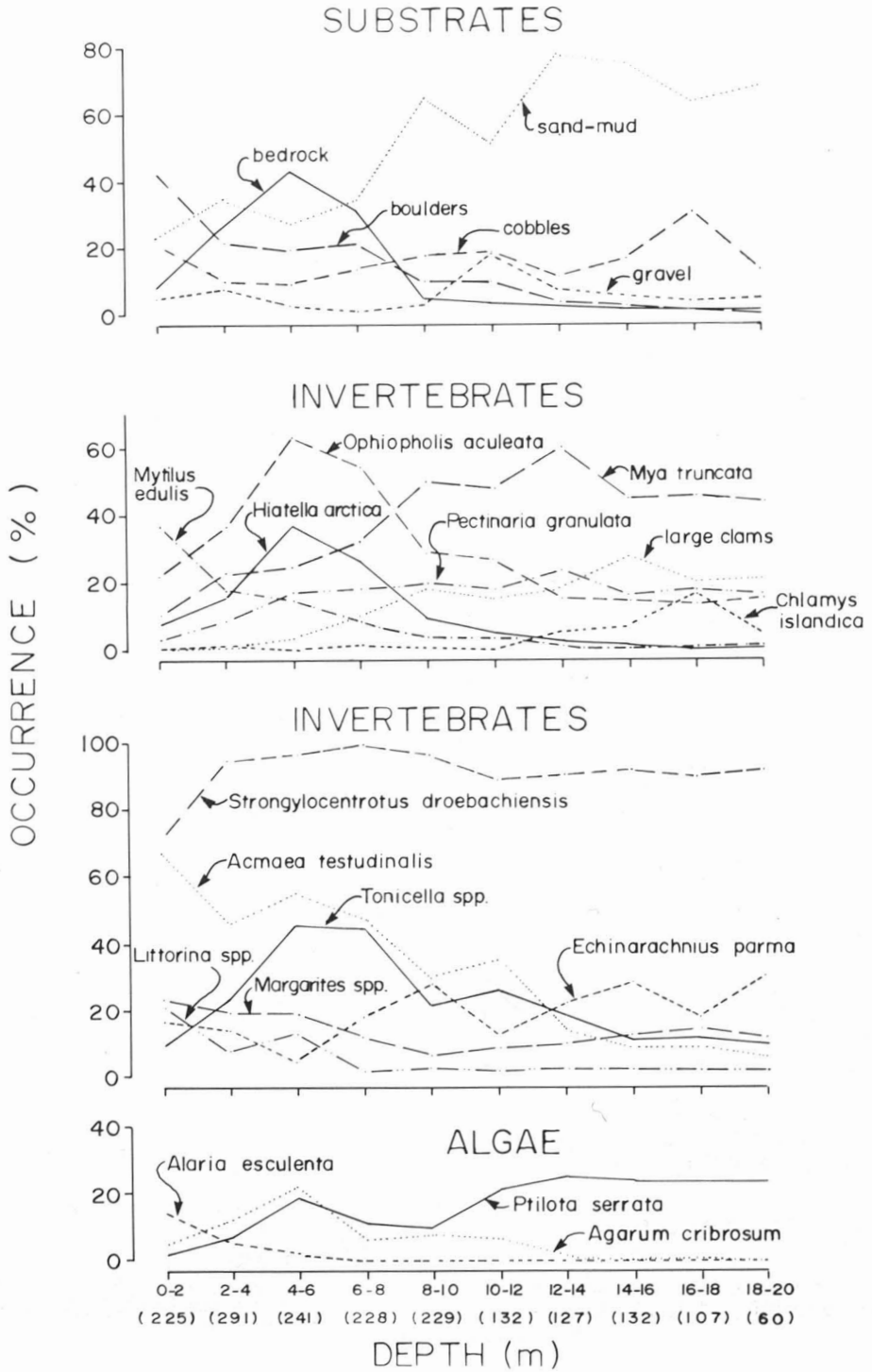


Figure 10. Occurrence (the percentage of the quadrats in which the substratum or species was present) of different substrata and of the various non-predatory species in the 1982 and 1983 quadrats, partitioned according to 2 m depth intervals. The number of quadrats for each depth interval is indicated in parentheses.

TABLE I

Occurrence (the percentage of the quadrats in which the species was present) of the various non-predatory species in the 1982 and 1983 quadrats, partitioned according to the dominant substratum present

| | <i>Bedrock</i> (n = 283) ¹ | <i>Boulders</i> (n = 284) | <i>Cobbles</i> (n = 266) | <i>Gravel</i> (n = 101) | <i>Sand-mud</i> (n = 820) |
|--|--|------------------------------|-----------------------------|----------------------------|------------------------------|
| Invertebrates | | | | | |
| <i>Mytilus edulis</i> | 19.4 | 21.8 | 10.2 | 6.9 | 2.7 |
| <i>Hiatella arctica</i> | 47.3 | 22.9 | 8.3 | 6.9 | 1.7 |
| <i>Mya truncata</i> | 11.3 | 17.3 | 39.8 | 32.7 | 47.2 |
| Other large clams | 0.4 | 2.1 | 8.3 | 7.9 | 24.3 |
| <i>Chlamys islandica</i> | 0 | 1.8 | 10.9 | 1.0 | 0.9 |
| <i>Ophiopholis aculeata</i> | 75.3 | 57.0 | 43.2 | 9.9 | 9.7 |
| <i>Pectinaria granulata</i> | 6.7 | 9.9 | 28.2 | 10.9 | 13.2 |
| <i>Acmaea testudinalis</i> | 40.3 | 73.6 | 53.0 | 45.5 | 17.7 |
| <i>Tonicella</i> spp. | 38.9 | 46.1 | 38.7 | 31.7 | 9.4 |
| <i>Littorina</i> spp. | 14.5 | 11.6 | 12.4 | 5.0 | 2.7 |
| <i>Margarites</i> spp. | 17.3 | 34.5 | 18.8 | 4.0 | 6.1 |
| <i>Strongylocentrotus droebachiensis</i> | 95.8 | 92.6 | 94.7 | 87.1 | 87.2 |
| <i>Echinarachnius parma</i> | 0 | 2.8 | 11.7 | 21.8 | 29.9 |
| Algae | | | | | |
| <i>Alaria esculenta</i> | 7.4 | 6.0 | 3.0 | 2.0 | 0.4 |
| <i>Agarum cribrosum</i> | 20.8 | 14.8 | 9.4 | 5.9 | 1.7 |
| <i>Ptilota serrata</i> | 34.3 | 7.0 | 16.9 | 5.0 | 9.8 |

¹ n = number of quadrats.

had a broad depth distribution and was present in more than 10% of samples for each 2-m depth interval between 4 m and 20 m. All three algae were most frequent on rocky substrata, particularly on bedrock. When a separate analysis was made using the quantitative data on species abundance collected in 1983 (percentage cover and counts of the number of individuals), essentially the same substratum and depth preferences were indicated for all of the non-predatory species, except for the urchin as noted above.

SPATIAL PARTITIONING AMONG SUBTIDAL ORGANISMS

The multiple discriminant analysis, based on the quantitative data from 1983, graphically shows the spatial relationship among the different organisms in the benthic community (Fig. 11). In this analysis the species were associated with different types of substrata, but since depth and substratum were strongly related, a relationship with depth was also evident. The first axis (canonical I) separates two extremes in substratum, sand-mud to the left and rocky substrata to the right. These substrata were at opposite ends of the depth gradient (Fig. 10). The second axis (canonical II) differentiates between bedrock and boulder and cobbles (all of

which were most frequent at shallow depths) (Fig. 10). All non-predatory species, except the urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, occur near the perimeter of the graph, indicating their association with specific substrata, as indicated in Table I. *Echinarachnius*, *Mya* and other large clams (*Serripes*, *Clinocardium*, *Spisula*) are positioned to the left indicating their association with sediment bottoms; *Hiatella*, *Ophiopholis*, and the algae *Alaria*, *Agarum* and *Ptilota* are positioned in the lower right indicating their association with bedrock; and *Tonicella*, *Acmaea*, *Littorina*, *Margarites*, *Mytilus* and *Chlamys* occur in the upper right indicating their association with boulders and cobbles. The urchin, being common throughout the subtidal zone, is centrally placed by the multiple discriminant analysis. The marked change in habitat between small and large seastars is evident. *Asterias* and *Leptasterias* measuring 0-5 and 5-10 cm in diameter are associated with bedrock whereas large individuals (greater than 20 cm) are associated with *Mya*, *Echinarachnius* and large clams found in sediment areas. *Cancer* and *Hyas* were not treated in this analysis, since they were not noted during the 1983 sampling. Finally, *Buccinum undatum* is the most centrally placed of the predatory species examined, again indicating its ubiquitousness in the benthic subtidal community

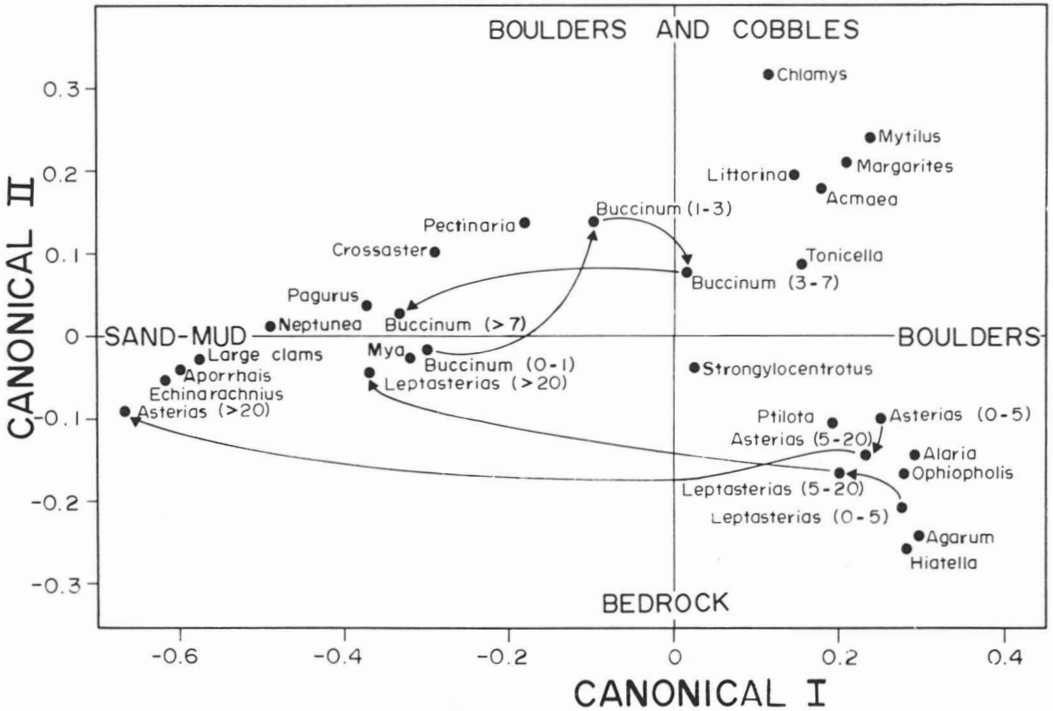


Figure 11. Multiple discriminant analysis separating the various benthic species according to their association with different substrata.

compared to the other predators. Nevertheless, the changes in position of the different size groups of whelks reflect changes in habitat as indicated by the previous analyses; the recruits and adults are most associated with fine substrata, and the juveniles and immatures with more rocky substrata.

Discussion

SIZE STRUCTURE OF WHELK POPULATIONS

Peak densities of particular size groups of whelks are somewhat associated with specific habitats and depths (Fig. 3 and 11). It appears that whelks upon attaining 1 cm tend to move from deeper sand-mud bottoms to coarser bottoms, and upon attaining 3 cm to bedrock and boulders in even shallower water. Finally, with sexual maturity (at about 7 cm in shell length), they return to gravel, sand, and mud areas in deeper water. Possibly these changes in habitat are associated with the distribution of prey species. In laboratory studies, Nielsen (1975) noted that *Buccinum undatum* individuals less than 4.5 cm in shell length eat only small molluscs, whereas larger *Buccinum* prey mainly on large bivalves. Since small preys (*Hiatella*, *Mytilus*) are characteristic of the rocky zone

and large clams (*Mya truncata*, *Serripes groenlandicus*, *Clinocardium ciliatum*, *Spisula polynyma*) of the deeper sediment zone, the change in habitat could be due to the distribution of prey and a change in dietary preferences with size.

Habitat changes with size are characteristic of many shallow water invertebrates, including other gastropods (Franz, 1971; Broom, 1982; Palmer, 1983; Moran *et al.*, 1984; Tallmark, 1980). In the present study *Leptasterias*, *Asterias* and *Hyas* showed pronounced habitat changes with size (Fig. 6, 7, 8). Compared to those species, the degree of spatial partitioning of different size groups of *Buccinum* was small. Indeed, the same general size structure pattern persisted irrespective of depth and substratum. This apparent constancy of the size structure of whelks may be due to their having only slight preferences for specific habitats and/or to a high degree of mixing of the individuals throughout the subtidal zone. In concurrent studies, we documented the high mobility of *Buccinum* (Himmelman, 1988; MacQuinn *et al.*, 1988). For example, we obtained large numbers of whelks in baited traps in locations where the density measured using SCUBA diving was very low, and further documented that tagged whelks can cover 50 m per day when moving towards a baited trap (Himmelman, 1988).

In the Mingan Archipelago hatching of whelk egg capsules occurs during the winter, and at this stage the whelks measure 3 mm in length (Martel *et al.*, 1986b). In our study, we have no information on the growth of small whelks. However, in Europe *Buccinum undatum* is reported to attain 2.2-2.3 cm at an age of 1 year and 3.5 cm at 2 years (Hancock, 1963; Santarelli-Chaurand, 1985). This suggests that the abundant individuals measuring 1-3 cm in our study are 1-year old whelks, or if growth is somewhat slower in the northern Gulf due to the much colder water temperatures, 1- and 2-year old whelks. Whelks measuring less than 1 cm are probably only a part of the recent recruitment, the latest individuals to hatch, or the most slowly growing individuals. Whelks measuring 1-3 cm, which we refer to as juveniles, were abundant in both 1982 and 1983. A predominance of juveniles was similarly reported by Hancock (1973) for study areas in England.

An abrupt fall in the density of individuals with increasing size, notably between 3 and 4-5 cm, was seen throughout the subtidal zone, although the fall was more pronounced on gravel and sand-mud substrata below 8 m in depth than on rocky substrata in shallow water (Fig. 2). This decrease was probably not due to physical conditions, since subtidal conditions are generally stable, particularly at greater depths where the decrease in small whelks was greatest. Possibly the loss of small individuals was due to predation by seastars, crabs or fish. This presumed mortality factor appeared to decrease for larger whelks since the frequencies between 4 and 8 cm were relatively stable.

The small mode at 8-10 cm was evident in most whelk size distributions (Fig. 2). This mode was probably not due to a strong recruitment pulse from a number of years earlier, since its position was the same in separate examinations of the 1982 and 1983 data. It more likely represented an accumulation of individuals due to a slowing of growth. This hypothesis is supported by our growth measurements (Fig. 5). Other studies also indicated a marked decrease in growth for larger individuals (Hancock, 1973; Santarelli-Chaurand, 1985). Martel *et al.* (1986a) demonstrated that *Buccinum* in the Mingan Archipelago attains sexual maturity between 7 and 8 cm. Whelks measuring less than 7 cm had small undeveloped gonads, whereas all males and most females larger than 8 cm produced gametes annually. Thus, the accumulation of individuals at 8-10 cm was likely caused by a slowing of growth related to increased energy requirements for reproduction.

POTENTIAL INTERACTIONS BETWEEN *BUCCINUM* AND OTHER PREDATORS

Buccinum is one of a number of benthic predators which are sympatric in the subtidal zone

between 0 and 20 m in depth. Bivalves are an important food source for *Buccinum* (Nielsen, 1975) as well as for the seastars *Leptasterias* and *Asterias* (Himmelman, unpubl. observ.). Thus *Buccinum* and seastars may overlap in their use of prey resources. This overlap is likely to be greatest between immature whelks and small seastars in the shallow rocky zone, and between adult whelks and large seastars in the sediment zone.

Leptasterias probably has a greater predatory impact within the subtidal community than *Buccinum*, since feeding *Leptasterias* were frequently observed whereas whelks were rarely observed feeding. Further, *Leptasterias* preys on whelks and the density of whelks measuring more than 3 cm in shell length (immatures and adults, 0.67 individual $\cdot m^{-2}$) is only 4.5 times greater than the density of *Leptasterias* measuring more than 10 cm in diameter (0.15 individual $\cdot m^{-2}$). A strong escape response of whelks to *Leptasterias* (Harvey *et al.*, 1987) indicates that predation by *Leptasterias* is probably a selective agent on whelk populations. Contact with *Leptasterias* usually provokes a fleeing response in immature whelks (smaller than 7 cm), whereas in mature whelks (greater than 7 cm) it causes violent contortions which can separate the whelk from an attacking seastar (Harvey *et al.*, 1987). The ability of seastars to capture whelks probably varies with the size difference between the two. The fleeing response of immature whelks (3-7 cm) may limit predation by smaller seastars but may not be sufficient to prevent attacks by large seastars. We suggested earlier that predation is the most likely cause of the sharp decrease in whelks between 2 and 4-5 cm. If small *Buccinum* are more vulnerable to predation by large seastars, the higher concentration of immature *Buccinum* in shallow water could be due to an avoidance of large seastars in deeper water. Alternately, there could be fewer immature whelks in deeper water due to high predation by seastars or other predators.

The strong escape response by large adult whelks probably reduces the risk of predation by large seastars and permits them to use the prey resources in the sediment zone where large seastars are concentrated. In the sediment zone where large whelks and seastars are most abundant whelks sometimes aggregate around *Leptasterias* preying on clams. The whelk's escape response appears to be inhibited when the seastar presents no danger (suggesting that whelks can discriminate the activity of the seastar). *Buccinum* feeds on prey remains left by *Leptasterias* and is often found with its proboscis deep within the sediment in holes recently dug by *Leptasterias*. This suggests there is a facilitative relationship between *Buccinum* and seastars (*i.e.* an inter-

action where the chances of one species to survive and reproduce are enhanced by the actions of another) such as described by Duggins (1981) among several grazers in Pacific subtidal communities. Rosenthal (1971) noted that the whelk *Kelletia kelletii* and the seastar *Pisaster giganteus* have similar prey but the whelk's escape response to the seastar is poorly developed. The inhibition of *Buccinum*'s escape response in the presence of feeding seastars, and the lack of an escape response of *Kelletia* to *Pisaster*, may be beneficial in permitting them to profit from seastar foraging activities.

Acknowledgements

We are greatly indebted to P. Joly, Y. Boivin, F. Hazel, and others who participated in the underwater sampling work, and to Y. Mercier and L. Corriveau for preparing the figures. The study was jointly financed through the Ministry of Fisheries and Oceans of Canada (*Centre de recherche en écologie des pêches*), and by grants from the National Sciences and Engineering Research Council, the *Fonds pour la formation de chercheurs et l'aide à la recherche* (F.C.A.R.) of the Ministry of Education of Québec and Fisheries and Oceans Canada to J.H.H.

References

- ABBOTT, R. T., 1974. American seashells, 2nd ed. — Van Nostrand Reinhold Company, New York, 663 p.
- BAILEY, R. F. J., 1978. Whelks on snow crab fishing grounds in the southwestern Gulf of St. Lawrence. — Fisheries and Environment Canada, Fish. mar. Serv. Ind. Rep., no. 104, 9 p.
- BROOM, M. J., 1982. Size-selection, consumption rates and growth of the gastropods *Natica maculosa* (Lamarck) and *Thais carinifera* (Lamarck) preying on the bivalve, *Anadara granosa* (L.). — J. exp. mar. Biol. Ecol., 56: 213-233.
- DUGGINS, D. O., 1981. Interspecific facilitation in a guild of benthic marine herbivores. — Oecologia, 48: 157-163.
- FRANZ, D. R., 1971. Population age structure, growth and longevity of the marine gastropod *Urosalpinx cinera* Say. — Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole, 140: 63-72.
- FRETTER, V. & A. GRAHAM, 1962. British prosobranch molluscs. — Ray Society, London, 755 p.
- GOWANLOCH, J. N., 1927. Contributions to the study of marine gastropods II. The intertidal life of *Buccinum undatum*, a study in non adaptation. — Contr. Can. Biol. Fish., N.S., 3: 167-177.
- HANCOCK, D. A., 1963. Marking experiments with the commercial whelk (*Buccinum undatum*). — Spec. Publs int. Commn NW. Atlant. Fish., 4: 176-187.
- HANCOCK, D. A., 1967. Whelks. — Fisheries Laboratory, Burnham on Crouch, Essex, Laboratory Leaflet no. 15, 14 p.
- HANCOCK, D. A., 1973. The relationship between stock and recruitment in exploited invertebrates. — Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer, 164: 113-131.
- HARVEY, C., F.-X. GARNEAU & J. H. HIMMELMAN, 1987. Chemodetection of the predatory seastar, *Leptasterias polaris*, by the whelk, *Buccinum undatum*. — Mar. Ecol. Prog. Ser., 40: 79-86.
- HIMMELMAN, J. H., 1988. Movement of whelks (*Buccinum undatum*) towards a baited trap. — Mar. Biol., 97: 521-531.
- JALBERT, P., 1986. La répartition des populations de *Buccinum undatum* et des autres prédateurs benthiques dans la communauté infralittorale du nord du golfe du Saint-Laurent. — Thèse de M.Sc., Université Laval, Québec, 56 p.
- LÉGER, C., 1974. Le bigorneau au Nouveau-Brunswick. — Service d'expansion et de la recherche, min. des Pêches et de l'Environnement du Canada, Bouctouche, Nouveau-Brunswick, 20 p.
- MARTEL, A., D. H. LARRIVÉ, K. R. KLEIN & J. H. HIMMELMAN, 1986a. Reproductive cycle and seasonal feeding activity of the neogastropod *Buccinum undatum* L. — Mar. Biol., 92: 211-221.
- MARTEL, A., D. H. LARRIVÉ & J. H. HIMMELMAN, 1986b. Behaviour and timing of copulation and egg-laying in the neogastropod *Buccinum undatum* L. — J. exp. mar. Biol. Ecol., 96: 27-42.
- MCQUINN, I. H., L. GENDRON & J. H. HIMMELMAN, 1988. Area of attraction and effective area fished by a whelk (*Buccinum undatum*) trap under variable conditions. — Can. J. Fish. aquat. Sci., 45: 2054-2060.
- MORAN, M. J., P. G. FAIRWEATHER & A. J. UNDERWOOD, 1984. Growth and mortality of predatory intertidal whelk *Morula marginalba* Blainville (Muricidae): The effects of different species of prey. — J. exp. mar. Biol. Ecol., 75: 1-17.
- NIELSEN, C., 1975. Observations on *Buccinum undatum* L. attacking bivalves and on prey responses, with a short review on attack methods of other prosobranchs. — Ophelia, 13: 87-108.
- PALMER, A. R., 1983. Growth rate as a measure of food value in thaidid gastropods: Assumptions and implications for prey morphology and distribution. — J. exp. mar. Biol. Ecol., 73: 95-124.
- ROSENTHAL, R. J. 1971. Trophic interaction between the sea star *Pisaster giganteus* and the gastropod *Kelletia kelletii*. — U.S. Fish. Wild. Serv., Fish. Bull., 69: 669-679.
- SANTARELLI-CHAURAND, L., 1985. Les pêcheries de buccin (*Buccinum undatum* L.: Gastropoda) du golfe Normand-Breton. Éléments de gestion de la ressource. — Thèse de doctorat, Université Aix-Marseille II, Marseille, 194 p.
- SHIN, P. K. S., 1982. Multiple discriminant analysis of macrobenthic infaunal assemblages. — J. exp. mar. Biol. Ecol., 59: 39-50.
- SNEDECOR, G. W. & W. G. COCHRAN, 1971. Méthodes statistiques. 6^e édition. — Association de coordination technique agricole, Paris, 649 p.

- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF, 1981. Biometry, the principles and practice of statistics in biological research. 2nd edition. — W. H. J. Freeman & Company, New York, 859 p.
- STAALAND, H., 1970. Volume regulation in the common whelk, *Buccinum undatum* L. — Comp. Biochem. Physiol., 34: 355-365.
- STAALAND, H., 1972. Respiratory rate and salinity preference in relation to the ecology of three marine prosobranchs; *Buccinum undatum* L., *Neptunea antiqua* (L.) and *Neptunea despecta* (L.). — Norw. J. Zool., 20: 35-50.
- TALLMARK, B., 1980. Population dynamics of *Nassarius reticulatus* (Gastropoda, Prosobranchia) in Gullmar Fjord, Sweden. — Mar. Ecol. Prog. Ser., 3: 51-62.
- VILLEMURE, L., & P. LAMOUREUX, 1975. Inventaire et biologie des populations de buccins (*Buccinum undatum* L.) sur la rive sud de l'estuaire maritime du Saint-Laurent en 1974. — Ministère de l'Industrie et du Commerce du Québec, Cah. Inf., n° 69, 49 p.
- WALKER, H. A., S. B. SAILA & E. L. ANDERSON, 1979. Exploring data structure of New York Bight benthic data using post-collection stratification of samples, and linear discriminant analysis for species composition comparisons. — Estuar. coast. mar. Sci., 9: 101-120.
- WILLIAMS, B. K., 1983. Some observations on the use of discriminant analysis in ecology. — Ecology, 64: 1283-1291.
- YOUNKER, D. & K. MacWILLIAMS, 1971. Whelk survey, final report. P.E.I., Charlottetown, — Ind. Dev. Brch, Dep. Envir., Ottawa, 36 p.

LE COMPORTEMENT SOCIAL DANS UN PETIT GROUPE CAPTIF DE LIÈVRES D'AMÉRIQUE (*LEPUS AMERICANUS*)

J. FERRON et J.-P. OUELLET

Département de biologie et de sciences de la santé,
Université du Québec à Rimouski, Rimouski (Québec) G5L 3A1

Résumé

Les interactions sociales au sein d'un petit groupe de lièvres d'Amérique (*Lepus americanus*) adultes (deux mâles et deux femelles) ont été suivies pendant une période de 12 mois. Nous avons calculé le taux de rencontres selon le sexe des individus impliqués, ainsi que le taux d'utilisation de chacun des modes comportementaux sociaux au cours de ces rencontres. Les hiérarchies de dominance ont été déterminées à partir des interactions à caractère agressif. Les distances interindividuelles ont été enregistrées pour tous les animaux. L'ensemble du comportement social du lièvre est caractérisé par la dominance des comportements agonistiques et neutres. Les rencontres à caractère cohésif sont peu fréquentes et sont limitées aux rapports entre femelles ou entre mâles et femelles. Les mâles dominent les femelles durant la saison d'inactivité sexuelle, alors que les femelles dominent les mâles durant la saison de reproduction. Le mâle dominant s'est tenu, en moyenne, plus proche des femelles que le mâle subordonné et cela, tout au long de l'étude. La valeur adaptative de ces comportements est discutée en rapport avec l'organisation socio-spatiale et la stratégie de reproduction de cette espèce, qui est caractérisée par de la polygynie en série et tout probablement par la superfoetation.

Abstract

Social interactions in a small group of penned adult (two males and two females) snowshoe hares (*Lepus americanus*) were observed during a 12 month period. The encounter rate between each sex category and the occurrence rate of each type of social behaviour pattern during these encounters were calculated. Dominance hierarchies, based on aggressive interactions, were established. Individual distances in the enclosure were also recorded. Snowshoe hare social behaviour is characterized by the dominance of agonistic and neutral interactions. Encounters involving cohesive behaviour are uncommon and are restricted to interactions between females, or between males and females. Hierarchies are characterized by male dominance during the non-breeding season, and by female dominance during the breeding season. The dominant male was, on average, closer to females than the subordinate male during all the study period. The adaptive value of these behaviours is discussed in relation to the socio-spatial organization and the reproductive strategy of this species which is characterized by serial polygyny and possibly by superfoetation.

Introduction

Peu d'études ont traité du comportement du lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) et elles se limitent à des observations générales (Severaid, 1942) ou à des données sur le comportement maternel (Forcum, 1966; Graf & Sinclair, 1987; Rongstad & Tester, 1971). L'étude de Graf (1985) sur l'organisation sociale du lièvre ne traite que du comportement agonistique. Cependant, il a pu établir que le taux d'interactions agressives étaient élevé. De plus, il a observé que les mâles sont impliqués plus fréquemment et plus intensément dans de telles relations que les femelles. Il a également trouvé que les mâles dominaient les fe-

melles en hiver, tandis que la hiérarchie était inversée durant la saison de reproduction estivale. Tout comme l'ont mentionné Cowan & Bell (1986), dans une revue du comportement social chez les Léporidés, nous souscrivons à l'idée qu'il est nécessaire de recueillir des données éthologiques plus complètes sur le lièvre d'Amérique.

Le but du présent travail est de présenter un tableau plus complet des interactions sociales chez le lièvre, en traitant non seulement des relations agonistiques, mais également des relations cohésives et de reconnaissance par suivi des rapports sociaux dans un groupe captif de lièvres adultes pendant une année complète. Contrai-

rement aux études antérieures, une attention toute particulière est portée à la valeur adaptative de ces comportements.

Le lièvre d'Amérique est très difficile à observer directement en nature, en raison de son activité crépusculaire et nocturne (Keith, 1964), de sa préférence pour les couverts végétaux denses (Keith *et al.*, 1984; Royar, 1986), de son pelage cryptique (Prescott & Richard, 1982) et de ses déplacements rapides. C'est pourquoi la présente étude a été réalisée en enclos, mais dans des conditions climatiques naturelles.

Matériel et méthodes

Les observations ont été effectuées d'octobre 1979 à septembre 1980, à Sainte-Luce, Québec, Canada (48°32'N., 68°21'O.). Les animaux étaient gardés dans un enclos extérieur de 3,7 m × 7,3 m, entouré d'une clôture de 2,4 m.

L'enclos était recouvert de grillage métallique pour éviter la prédation par les rapaces. La clôture de bois était recouverte de grillage à l'intérieur pour éviter que les lièvres ne la rongent. Ce grillage était enterré jusqu'à 30 cm de profondeur et replié vers l'intérieur de l'enclos d'un autre 30 cm; aucune évocation n'a eu lieu. Le sol était recouvert de foin, d'avril à novembre, et de neige, le reste de l'année. Une fois par semaine, lors d'une journée où il n'y avait pas d'observations, le foin était enlevé et remplacé. En plus de pouvoir manger du foin, les lièvres avaient accès à de la moulée commerciale pour lapin dans une mangeoire (60 cm × 15 cm) recouverte d'un toit pour en protéger le contenu contre les intempéries. Plusieurs abris étaient disponibles. Les observations se faisaient par la fenêtre d'un cabanon annexé à l'enclos.

Les animaux ont été capturés en forêt dans la région de Rimouski, puis ont été immédiatement introduits dans l'enclos en juillet et août 1979. Le protocole d'observation a été établi en septembre 1979 et les données ont été enregistrées à partir d'octobre 1979 jusqu'en septembre 1980, à raison de huit heures chaque mois, une fois par semaine durant deux heures consécutives, après le coucher du soleil. Le groupe étudié était constitué au départ, en octobre 1979, de quatre lièvres capturés à l'état sauvage (deux mâles et deux femelles). Le 5 mai 1980, un mâle adulte a été retiré du groupe et euthanasié; il avait été sérieusement blessé par l'autre mâle du groupe. Ce retrait a été pris en considération pour les calculs des taux de rencontres et des taux de manifestation de chaque type de comportement social, durant la saison de reproduction.

La localisation de chaque animal dans l'enclos a été enregistrée à toutes les cinq minutes durant

les périodes d'observation. Pour ce faire, l'enclos a été divisé en 18 carrés de 1,2 m × 1,2 m balisés par des marqueurs et l'animal a été considéré comme étant au centre du carré pour fins d'analyse.

Les deux femelles adultes ont donné naissance à sept portées durant la saison de reproduction en 1980. Les jeunes ont été périodiquement retirés pour éviter la surpopulation dans l'enclos (tableau I).

Tous les comportements observés et quantifiés sont énumérés au tableau III (voir également les descriptions des comportements agonistiques faites par Graf, 1985). La communication vocale n'est pas considérée dans le présent travail; des cris sont toutefois émis à l'occasion (Forcum, 1966), notamment lorsqu'un animal est mordu par un autre.

Pour fins d'analyse, l'année a été divisée en deux parties: la saison de reproduction (avril à septembre) et la saison d'inactivité sexuelle (octobre à mars); les dates de mise-bas en enclos (tableau I) et la durée moyenne de la gestation (37,2 jours selon Severaid, 1942) ont servi à déterminer les limites de ces périodes. Toutes les interactions sociales et la séquence d'exécution des comportements sociaux ont été enregistrées pour chacune des rencontres. L'une ou l'autre des activités mentionnées au tableau III pouvait marquer le début d'une rencontre sociale. La fin d'une rencontre était caractérisée par le départ d'un ou des deux animaux, dans des directions différentes, ou par le passage à une autre activité, comme l'alimentation ou le toilettage.

À partir des comportements sociaux observés, chaque rencontre a été ensuite catégorisée comme étant agonistique, cohésive ou de reconnaissance, ou comme une combinaison de ces catégories. Un taux de rencontre par 100 heures a ensuite été calculé pour chacune de ces catégories, selon le sexe des individus impliqués (appelée combinaison sexuelle), à partir de la formule suivante:

$$T_r = (N_r \times 100) / (H \times D_y)$$

où T_r = le taux de rencontre par 100 heures, N_r = le nombre de rencontres pour une combinaison sexuelle donnée, H = le nombre d'heures d'observation durant la période, et D_y = le nombre de dyades pour une combinaison sexuelle donnée durant la période. Ainsi pour un groupe captif de quatre adultes, composé de deux mâles et de deux femelles, le nombre de dyades était de 1 pour la combinaison sexuelle mâle-mâle, de 4 pour la combinaison sexuelle mâle-femelle et de 1 pour la combinaison sexuelle femelle-femelle. Les combinaisons sexuelles mâle-femelle et femelle-

TABLEAU I

Performances reproductrices de deux femelles captives de lièvre d'Amérique

| Femelle | Taille de la portée | Date de naissance | Nombre de jours entre les naissances | Date de retrait des jeunes de l'enclos ¹ |
|---------|---------------------|-----------------------|--------------------------------------|---|
| B | 3 | 12-05-80 ² | 36 | 1j:20-06-80(m) 1j:24-06-80(m) 1j:25-06-80(m) |
| | 6 | 17-06-80 | | 4j:19-07-80(r) 2j:30-07-80(r) |
| | 5 | 24-07-80 | 37 | 1j:04-08-80(m) 1j:05-08-80(m) 3j:01-09-80(r) |
| D | 2 | 05-05-80 | 40 | 1j:17-06-80(r) 1j:04-07-80(r) |
| | 2 | 12-06-80 ³ | | 2j:06-07-80(r) |
| | 2 | 22-07-80 | 40 | 1j:27-07-80(r) 1j:30-09-80(r) |
| | 2 | 04-09-80 | 44 | 2j:31-09-80(r) |

¹ r: retiré de l'enclos; m: mort; j: jeune.² Accouplement observé le 11-05-80.³ Accouplement observé le 12-06-80 après la mise bas.

mâle ont été regroupées du fait que certains des comportements sociaux constituant la séquence des événements d'une même rencontre entre un mâle et une femelle pouvaient être initiés par le mâle, alors que d'autres pouvaient l'être par la femelle.

Comme plusieurs comportements peuvent être observés à l'intérieur d'une même rencontre, un taux de manifestation de chaque type de comportement social, durant ces rencontres, a également été calculé pour chaque combinaison sexuelle en utilisant la même approche, mais en distinguant les combinaisons mâle-femelle et femelle-mâle. La formule utilisée était la suivante :

$$T_m = (F_m \times 100) / (H \times D_y)$$

où T_m = le taux de manifestation d'un type de comportement social par 100 heures, F_m = la fréquence de manifestation d'un type de comportement social pour une combinaison sexuelle donnée, H = le nombre d'heures d'observation durant la période, et D_y = le nombre de dyades pour une combinaison sexuelle donnée durant la période.

L'analyse statistique des taux de rencontre et de manifestation des différents patrons de com-

portement a été effectuée à l'aide d'un test de G à deux ou trois critères de classification (Sokal & Rohlf, 1981) selon la nature des données. Pour effectuer ces analyses, les données brutes ont été utilisées, c'est-à-dire sur une base de 48 heures d'observation par dyade pour chaque saison. De plus, certaines comparaisons multiples ont été effectuées en utilisant la valeur critique selon le degré de liberté du test initial (Scherrer, 1984). L'analyse des distances interindividuelles moyennes a été réalisée à l'aide d'une analyse de variance suivie d'un test de comparaison multiple de Tukey (SPSS-X). Pour l'ensemble de ces tests, les différences ont été jugées significatives pour un seuil de $P = 0,05$.

Nous sommes conscients du fait que les animaux étaient gardés dans un enclos dont les dimensions sont inférieures à la superficie normale des domaines vitaux. Par contre, comme la nourriture était disponible à volonté, l'influence de la compétition alimentaire était réduite. En raison du fait que les facteurs spatiaux et alimentaires étaient contrôlés, cela nous permet de faire ressortir les variations quantitatives de comportement d'une saison à l'autre, particulièrement en ce qui a trait à l'influence de la reproduction, et cela d'une combinaison sexuelle à l'autre.

Résultats

L'hétérogénéité des taux totaux de rencontres (tableau II) entre lièvres adultes, selon les sexes et selon les saisons de reproduction ou d'inactivité sexuelle, est démontré par un test de G à deux critères de classification. Il ressort, suite à des comparaisons multiples, que les taux totaux de rencontres entre mâles sont plus élevés durant la saison d'inactivité sexuelle que durant la saison de reproduction. La tendance inverse est observée pour ce qui est des dyades mâle-femelle et femelle-femelle. Le taux de rencontres est donc fonction du sexe des individus impliqués et de la saison au cours de laquelle les interactions sont observées.

L'ensemble du comportement social du lièvre est caractérisé par la dominance des comportements agonistiques et neutres. Les rencontres à caractère cohésif sont peu fréquentes et sont limitées aux rapports entre femelles ou entre mâles et femelles (tableau II).

Des taux de manifestation de chaque type de comportement social, durant ces rencontres, ont également été calculés pour chaque combinaison sexuelle (tableau III). Cependant en raison de la faible fréquence des comportements de nature cohésive, ceux-ci ont dû être exclus du traitement statistique. Un test de G à trois critères de classification, effectué sur les fréquences totales des comportements agonistiques et neutres, indique que le sexe des individus en interaction, la saison où le rapport social a lieu et la nature des com-

portements influencent la fréquence de manifestation des comportements sociaux.

COMPORTEMENT AGONISTIQUE

Une comparaison multiple montre qu'il existe une différence significative dans le taux global de manifestation des comportements agonistiques selon le sexe du lièvre qui initie le comportement: lorsqu'un mâle est l'initiateur, ce taux est plus faible au cours de la saison de reproduction; à l'inverse, il est plus élevé au cours de cette même saison lorsqu'une femelle est initiatrice.

Les relations agonistiques peuvent se faire sous forme de menace ou d'agression. Les deux types de comportement peuvent se manifester au cours de la même rencontre. Pour toutes les dyades et pour les deux périodes considérées, les actions agressives (poursuivre, bondir-ruer, charger et mordre) sont toujours plus fréquentes que les menaces. La poursuite est l'action agressive la plus fréquemment observée.

COMPORTEMENT NEUTRE

Une comparaison multiple montre que, pour les dyades mâle-mâle et femelle-femelle, il existe une différence significative du taux global de manifestation des comportements neutres (de reconnaissance) entre les saisons de reproduction et d'inactivité sexuelle, selon le sexe du lièvre qui initie le comportement (tableau III): lorsqu'un mâle est l'initiateur, le taux de manifestation des comportements neutres est plus faible au cours de la

TABLEAU II

Taux de rencontre entre lièvres adultes captifs, par 100 heures

| Nature de la rencontre sociale | Mâle-mâle | | Mâle-femelle Femelle-mâle | | Femelle-femelle | |
|---------------------------------|----------------------|-----|------------------------------|-----|-----------------|-----|
| | Période ¹ | | Période | | Période | |
| | R | IS | R | IS | R | IS |
| Agonistique | 150 | 244 | 287 | 161 | 242 | 83 |
| Agonistique et neutre | 0 | 21 | 55 | 31 | 23 | 4 |
| Cohésive | 0 | 0 | 1 | 1 | 2 | 0 |
| Cohésive et neutre | 0 | 0 | 8 | 6 | 0 | 6 |
| Neutre | 25 | 113 | 148 | 189 | 208 | 125 |
| Neutre, cohésive et agonistique | 0 | 0 | 4 | 1 | 4 | 0 |
| Total | 175 | 378 | 503 | 389 | 479 | 219 |
| Rencontres impliquant du: | | | | | | |
| Comportement agonistique | 150 | 265 | 346 | 193 | 269 | 87 |
| Comportement cohésif | 0 | 0 | 13 | 8 | 6 | 6 |
| Comportement neutre | 25 | 134 | 215 | 227 | 235 | 135 |

¹ R: saison de reproduction, d'avril à septembre; IS: saison d'inactivité sexuelle, d'octobre à mars.

TABLEAU III

Taux de manifestation, par 100 heures, de chaque type de comportement manifesté lors des rencontres sociales entre lièvres adultes captifs

| Type de comportement | Mâle-mâle | | Mâle-femelle | | Femelle-mâle | | Femelle-femelle | |
|----------------------|----------------------|------------|--------------|------------|--------------|------------|-----------------|------------|
| | Période ¹ | | Période | | Période | | Période | |
| | R | IS | R | IS | R | IS | R | IS |
| Agonistique | | | | | | | | |
| Menacer | 0 | 19 | 5 | 24 | 118 | 44 | 98 | 19 |
| Poursuivre | 150 | 217 | 1 | 74 | 120 | 21 | 179 | 75 |
| Bondir-ruer | 0 | 17 | 3 | 7 | 10 | 11 | 29 | 2 |
| Charger | 0 | 25 | 1 | 19 | 66 | 8 | 35 | 0 |
| Mordre | 13 | 13 | 0 | 18 | 5 | 5 | 2 | 4 |
| Autres | 0 | 2 | 1 | 3 | 4 | 4 | 0 | 0 |
| Total | 163 | 293 | 11 | 145 | 323 | 93 | 343 | 100 |
| Cohésif | | | | | | | | |
| Toilettage social | 0 | 0 | 14 | 5 | 2 | 7 | 8 | 0 |
| Ramper sous | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 | 1 | 0 | 6 |
| Sexuel | 0 | 0 | 13 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Total | 0 | 0 | 28 | 8 | 2 | 8 | 8 | 6 |
| Neutre | | | | | | | | |
| Approche | | | | | | | | |
| Par devant | 0 | 88 | 112 | 101 | 54 | 48 | 142 | 52 |
| Par le côté | 25 | 42 | 52 | 57 | 33 | 22 | 102 | 65 |
| Par derrière | 63 | 142 | 30 | 92 | 63 | 21 | 117 | 85 |
| Non déterminé | 0 | 19 | 10 | 12 | 1 | 8 | 10 | 2 |
| Reniflement | | | | | | | | |
| Naso-nasal | 0 | 58 | 107 | 90 | 107 | 88 | 150 | 50 |
| Naso-corporel | 0 | 2 | 25 | 35 | 3 | 13 | 6 | 27 |
| Naso-génital | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Total | 88 | 351 | 336 | 388 | 261 | 200 | 527 | 281 |

¹ R: saison de reproduction, d'avril à septembre; IS: saison d'inactivité sexuelle, d'octobre à mars.

saison de reproduction lorsque l'animal visé est un mâle; à l'inverse, il est plus élevé au cours de cette même saison lorsqu'une femelle est initiatrice et que l'animal visé est une femelle.

Le reniflement mutuel nez-à-nez apparaît comme le type de reniflement interindividuel le plus fréquent (tableau III). D'autres parties du corps peuvent être reniflées, notamment lorsqu'un mâle rencontre une femelle. Toutefois un seul reniflement anogénital fait par un mâle à l'endroit d'une femelle a été observé. Pour ce qui est de l'autre catégorie de comportements neutres, les approches, les lièvres peuvent aborder leurs congénères de toutes les directions.

COMPORTEMENT COHÉSIF

Quoique le comportement cohésif ait été exclu de l'analyse statistique, il est intéressant de noter

qu'aucun comportement cohésif, de quelque nature que ce soit, n'a été observé entre mâles (tableau III). Les comportements cohésifs sont principalement exécutés par les mâles à l'endroit des femelles durant la saison de reproduction. Le comportement sexuel est toujours initié par les mâles et est, comme on peut s'y attendre, presque exclusivement limité à la saison de reproduction (sauf quelques tentatives infructueuses des mâles de monter les femelles en mars, dernier mois de la saison d'inactivité sexuelle). Le toilettage social est le seul autre comportement cohésif important par sa fréquence; il est exécuté entre mâles et femelles durant toute l'année, et entre femelles seulement au cours de la saison de reproduction.

DOMINANCE

À partir des agressions enregistrées entre adultes au cours des saisons de reproduction et

TABLEAU IV

Hiérarchies de dominance durant la saison de reproduction et la saison d'inactivité sexuelle dans un groupe de lièvres captifs

Saison d'inactivité sexuelle¹

| | | Perdant | | | | Total |
|---------|-----------|---------|--------|-----------|-----------|-------|
| | | Mâle C | Mâle A | Femelle B | Femelle D | |
| Gagnant | Mâle C | — | 108 | 79 | 53 | 240 |
| | Mâle A | 3 | — | 34 | 11 | 48 |
| | Femelle B | 18 | 17 | — | 37 | 72 |
| | Femelle D | 11 | 4 | 1 | — | 16 |
| | Total | 32 | 129 | 114 | 101 | 376 |

Saison de reproduction^{1,2}

| | | Perdant | | | Total |
|---------|-----------|-----------|-----------|--------|-------|
| | | Femelle B | Femelle D | Mâle C | |
| Gagnant | Femelle B | — | 84 | 111 | 195 |
| | Femelle D | 3 | — | 65 | 68 |
| | Mâle C | 2 | 0 | — | 2 |
| | Total | 5 | 84 | 176 | 265 |

¹ Indice de linéarité = 1.² Le mâle A n'était présent dans l'enclos qu'en avril durant la saison de reproduction; il a perdu ses 23 interactions agressives avec l'autre mâle et les deux femelles.

TABLEAU V

Distances interindividuelles moyennes (en mètres) dans un groupe de lièvres adultes en captivité¹

| Dyade sexuelle | Période | |
|--|------------------------|---------------------|
| | Saison de reproduction | Saison d'inactivité |
| Mâle C-femelle D | 2,50 | 2,15 |
| Mâle C-femelle B | 2,61 | 2,30 |
| Mâle A-femelle D | 2,99 | 2,88 |
| Mâle A-femelle B | 3,26 | 2,64 |
| Mâle C-mâle A | 3,26 | 2,47 |
| Femelle D-femelle B | 2,54 | 2,55 |
| Hiérarchie de dominance (voir tableau IV) | B>D>C>A | C>A>B>D |

¹ Analyse de variance de la distance interindividuelle de chaque dyade suivie d'un test de Tukey: *, $P \leq 0,05$; n.s., non significatif ($P > 0,05$).

d'inactivité sexuelle, des matrices de dominance ont été établies (tableau IV). Il en ressort que les femelles dominent les mâles durant la saison de reproduction et que les mâles dominent les femelles durant la saison d'inactivité sexuelle. Pour chaque période, l'indice de linéarité (Bekoff, 1977) est égal à 1, ce qui indique que la structure sociale est une hiérarchie linéaire.

L'UTILISATION DE L'ESPACE EN RAPPORT AVEC LA DOMINANCE

L'analyse des distances interindividuelles moyennes entre adultes dans l'enclos révèle que le mâle dominant (individu C) est significativement plus proche des femelles que ne l'est le mâle subordonné (individu A), et cela tout au cours de l'année (tableau V). Durant la saison d'inactivité sexuelle, la distance interindividuelle moyenne entre mâles ne diffère pas significativement de celle entre femelles, alors qu'au cours de la saison de reproduction, on observe une différence entre ces deux dyades. Elle serait attribuable au fait que les deux mâles sont plus éloignés l'un de l'autre au cours de cette saison par rapport à la saison d'inactivité sexuelle (analyse de variance de la distance interindividuelle, suivie d'un test de Tukey: $P < 0,05$).

Discussion

Bien que le comportement social des lièvres adultes soit dominé par les rapports agonistiques et neutres, la fréquence et la nature des relations sociales diffèrent en fonction de la saison (de reproduction ou d'inactivité sexuelle) et du sexe des individus impliqués. Les mâles ont plus de rapports entre eux durant la saison d'inactivité sexuelle et ces rapports se manifestent surtout sous forme de poursuites. Ils dominent alors les femelles et le mâle dominant se tient en moyenne plus proche des femelles que le mâle subordonné. À l'inverse, les femelles sont plus actives socialement au cours de la saison de reproduction, où leurs rapports sont principalement agonistiques ou neutres, aussi bien entre elles qu'envers les mâles. Néanmoins, elles ont alors certains rapports cohésifs avec les mâles ou entre elles et elles dominent les mâles.

COMPARAISON DE NOS RÉSULTATS AVEC LES DONNÉES DÉJÀ EXISTANTES

Bittner & Rongstad (1982) affirment que le lièvre d'Amérique manifeste peu d'agressivité. Grange (1932) rapporte qu'avant et après la saison de reproduction, on a vu des lièvres adultes jouer ensemble, et il croit que l'agression jouerait un rôle mineur dans la vie sociale de cette espèce. Nos résultats indiquent plutôt que les rapports agressifs dominent la vie sociale des lièvres adultes; les

comportements de reconnaissance (reniflements et approches) sont également très fréquents chez les lièvres captifs, mais les manifestations cohésives demeurent très peu fréquentes. Nos résultats diffèrent donc sensiblement de ceux des auteurs précédents. Il se pourrait que l'absence de facteurs de compétition ait influencé la nature des comportements sociaux. Il est toutefois impossible de le savoir puisque Grange (1932) et Bittner & Rongstad (1982) ne fournissent aucune donnée en ce sens.

Graf (1985) a calculé un taux de 3,7 interactions agonistiques par heure dans de petits groupes (trois à cinq individus) de lièvres captifs. À partir du nombre total d'interactions de nature agonistique, cohésive ou de reconnaissance, nous avons calculé, en utilisant la même approche que cet auteur, des taux d'interactions pour chacune des catégories de comportement. Nous avons trouvé un taux horaire de rencontres agonistiques de 3,1, un taux horaire de rencontres de reconnaissance de 2,7 et un taux horaire de rencontres cohésives de 0,1. Le taux horaire d'interactions pour toutes les catégories combinées est de 5,3; il est à noter que certaines interactions impliquent plus d'une catégorie de comportement, d'où le fait que le taux horaire total ne correspond pas à la somme des trois catégories. Nos résultats concernant les rencontres agonistiques semblent donc semblables à ceux obtenus par Graf (1985), qui n'a malheureusement pas analysé les rencontres impliquant des comportements cohésifs et neutres.

En situation naturelle (lièvres s'alimentant sur un arbre tombé au sol) ainsi qu'à des mangeoires placées en nature, Graf (1985) a calculé un taux horaire d'interactions agonistiques de 3,6, qui se rapproche des taux calculés en captivité. Cela suggère que le comportement agonistique des lièvres captifs est semblable à celui des lièvres vivant à l'état sauvage, au moins lors de leur alimentation à des sites riches en nourriture. Il y a tout lieu de croire que la même tendance vaut pour les comportements cohésifs et neutres.

À la lumière de ces observations, on peut supposer que les lièvres vivant totalement à l'état sauvage manifesteraient fréquemment des comportements de reconnaissance (neutres) en raison du niveau élevé de recouvrement des domaines vitaux (Boutin, 1979). Quant au faible taux d'interaction cohésive, il serait la conséquence des tendances agonistiques du lièvre, consécutives à une forte densité de population, à la compétition alimentaire (Sinclair, 1986) ou au comportement reproducteur de cette espèce (voir section suivante). Les faibles tendances cohésives du lièvre sont confirmées par les observations de Boutin (1980) qui, à partir d'expériences sur l'utilisation

de l'espace par les hases, a conclu que les femelles utilisaient leur domaine vital de manière à éviter les interactions.

LA VALEUR ADAPTATIVE DU COMPORTEMENT SOCIAL

Notre étude appuie les conclusions de Graf (1985) à l'effet que les lièvres ont une structure sociale hiérarchique où les mâles dominent les femelles durant la saison d'inactivité sexuelle, tandis que les femelles dominent les mâles au cours de la saison de reproduction. Il est à noter que la dominance est ici reliée à l'agression. Une telle relation a été suggérée pour les lagomorphes (Tefft & Chapman, 1987), mais ce n'est pas toujours le cas chez les autres mammifères (Lehner, 1979).

Graf (1985) émet l'hypothèse que ces changements de dominance seraient attribuables au comportement des mâles. La façon dont les mâles approchent les femelles durant la saison de reproduction permettrait aux femelles de les dominer. Adoptant une posture non agressive d'approche (caractérisée notamment par le redressement des oreilles) pour scruter l'état sexuel des femelles, les mâles se rendraient vulnérables à une riposte agressive de la part de celles-ci (leur état agressif étant indiqué par le repli des oreilles vers l'arrière). Comme nous n'avons pas enregistré la position des oreilles des lièvres lors des interactions, nous ne pouvons pas déterminer si de tels changements posturaux se sont produits lors des modifications de la hiérarchie de dominance. Quoiqu'il en soit, cela ne demeure qu'une explication causale (Krebs & Davies, 1981).

L'explication fonctionnelle de ce changement de dominance pourrait être la suivante. Les mâles demeurent sexuellement actifs d'avril à septembre, mais les femelles ne semblent réceptives, d'après nos observations, qu'une seule journée à chaque œstrus. Comme elles peuvent avoir jusqu'à quatre portées par année (polygynie en série), chaque femelle n'est réceptive qu'au maximum quatre jours par saison de reproduction. En dehors de ces jours, elles résistent aux avances des mâles en se montrant agressives à leur égard (comme c'est le cas pour plusieurs espèces de mammifères: Ewer, 1968). Il s'ensuit que le taux de manifestation des comportements agonistiques des femelles envers les mâles est particulièrement élevé durant la saison de reproduction, d'où leur dominance sur ceux-ci. La défense des jeunes par la mère n'est certainement pas un facteur d'agressivité et de dominance des femelles sur les mâles, car le comportement maternel se limite à une courte période d'allaitement par jour, parfois deux (Flux 1981a; Graf & Sinclair 1987; Ferron, non publié).

L'investissement des mâles dans la reproduction pourrait aussi avoir un rôle à jouer dans l'explication fonctionnelle de ce changement de dominance chez le lièvre d'Amérique. En effet, le premier accouplement de la saison de reproduction pourrait avoir, pour le mâle, un meilleur rendement que les suivants s'il y a superfœtation lors des autres copulations; il serait alors important que le mâle s'assure un accès prioritaire aux femelles avant le début de la saison de reproduction, par le biais d'une hiérarchie de dominance. La superfœtation, qui a surtout été étudiée chez *Lepus europaeus*, permet le déclenchement d'une seconde gestation avant même la naissance de la portée précédente; l'accouplement par un mâle induit l'ovulation mais la fécondation est accomplie par le sperme du mâle ayant fécondé la portée précédente (Martinet *et al.*, 1970; Martinet & Raynaud, 1973). L'existence de la superfœtation chez le lièvre d'Amérique a été suggérée par Flux (1981b). Au cours de la présente étude, nous avons observé un cas d'accouplement le jour avant que la femelle ne donne naissance à sa première portée. La gestation qui suivit fut de 36 jours, soit la plus courte période entre deux naissances. Comme on signale que la gestation est habituellement de 37,2 jours (Severaid, 1942) ou de 36,6 jours (Dodds, 1965), il est possible qu'il y ait eu superfœtation à cette occasion.

De plus, nos résultats indiquent qu'il y a eu augmentation de la fréquence des comportements agonistiques entre les mâles vers la fin de la saison d'inactivité sexuelle. En avril, le premier mois de la saison de reproduction, le mâle A fut grièvement blessé par le mâle C, qui était le mâle dominant. Windberg & Keith (1976) ont trouvé des cicatrices sur 20 % des lièvres capturés au cours de la saison de reproduction et croient que ces cicatrices seraient associées à l'occupation de rangs sociaux inférieurs. Toutes ces observations suggèrent que le fait d'être dominant sur les femelles et les autres mâles à la fin de la saison d'inactivité sexuelle peut favoriser l'accès prioritaire aux femelles au début de la saison de reproduction et résulter en un succès reproducteur plus élevé. Chez plusieurs espèces de lapins (J. A. Chapman, comm. pers.), la priorité d'accès aux femelles est effectivement associée à l'occupation par les mâles de rangs sociaux élevés tout au cours de la saison de reproduction. Nous n'avons pas pu déterminer le lien entre le succès reproducteur et le rang social des mâles dans la présente étude. Nos résultats concernant les distances interindividuelles moyennes indiquent toutefois que le mâle dominant (C) se tenait plus proche des deux femelles que le mâle subordonné (A), aussi bien durant la saison d'inactivité sexuelle qu'au cours du mois d'avril, premier mois de la saison de reproduction,

alors que les deux mâles étaient présents dans l'enclos. Ceci suggère que la priorité d'accès aux femelles en œstrus par le mâle dominant pourrait persister tout au cours de la saison de reproduction, ce qui constitue une raison de plus d'être dominant au début de cette période.

Bref, les mâles maintiennent à l'année une hiérarchie de dominance entre eux, car l'accès aux femelles en œstrus et le succès reproducteur reposeraient sur leur rang social. Il semble primordial que cette hiérarchie soit clairement établie avant le début de la saison de reproduction; la possibilité d'engendrer deux portées par superfœtation en serait une des causes. Les femelles, en raison de la fréquence élevée des agressions manifestées durant la saison de reproduction, deviendraient dominantes sur les mâles.

Remerciements

Cette étude a été réalisée grâce à une subvention (A-0093) du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada. L'Université du Québec à Rimouski a aussi contribué financièrement et matériellement à la réalisation de ce travail. Nous sommes reconnaissants à Michel Larrivée et Benoît Sénécal pour leur assistance technique et à Marseille Saucier-Ferron pour son support et les soins prodigués aux animaux captifs.

Références

- BEKOFF, M., 1977. Quantitative study of three areas of classical ethology: Social dominance, behavioral taxonomy, and behavioral variability. — Pages 1-46 in B. A. Hazlett (ed.). Quantitative methods in the study of animal behavior. Academic Press, New York, 222 p.
- BITTNER, S. L. & O. J. RONGSTAD, 1982. Snowshoe hare and allies. — Pages 146-163 in J. A. Chapman & G. A. Feldhamer (ed.). Wild mammals of North America. Biology, management, and economics. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 1147 p.
- BOUTIN, S., 1979. Spacing behaviour of snowshoe hares in relation to their population dynamics. — M.Sc. Thesis, University of British Columbia, Vancouver, 141 p.
- BOUTIN, S., 1980. Effect of spring removal experiments on the spacing behaviour of female snowshoe hares. — Can. J. Zool., 58: 2167-2174.
- COWAN, D. P. & D. J. BELL, 1986. Leporid social behaviour and social organization. — Mammal. Rev., 16: 169-179.
- DODDS, D. G., 1965. Reproduction and productivity of snowshoe hares in Newfoundland. — J. Wildl. Mgmt, 29: 303-315.
- EWER, R. F., 1968. Ethology of mammals. — Plenum Press, New York, 418 p.
- FLUX, J. E. C., 1981a. Field observations of behaviour in the genus *Lepus*. — Pages 377-394 in K. Myers & C. D. MacInnes (ed.). Proceedings of the world lagomorph conference held in Guelph, Ontario, August 1979. University of Guelph, Ontario, 983 p.
- FLUX, J. E. C., 1981b. Reproductive strategies in the genus *Lepus*. — Pages 155-174 in K. Myers & C. D. MacInnes (ed.). Proceedings of the world lagomorph conference held in Guelph, Ontario, August 1979. University of Guelph, Ontario, 983 p.
- FORCUM, D. L., 1966. Postpartum behaviour and vocalizations of snowshoe hares. — J. Mammal., 47: 543.
- GRAF, R. P., 1985. Social organization of snowshoe hares. — Can. J. Zool., 63: 468-474.
- GRAF, R. P. & A. R. E. SINCLAIR, 1987. Parental care and adult aggression toward juvenile snowshoe hares. — Arctic, 40: 175-178.
- GRANGE, W. B., 1932. Observations on the snowshoe hare, *Lepus americanus phaeonotus* Allen. — J. Mammal., 13: 1-19.
- KEITH, L. B., 1964. Daily activity pattern of snowshoe hares. — J. Mammal., 45: 626-627.
- KEITH, L. B., J. R. CARY, O. J. RONGSTAD & M. C. BRITTINGHAM, 1984. Demography and ecology of a declining snowshoe hare population. — Wildl. Monog., no. 90, 43 p.
- KREBS, J. R. & N. B. DAVIES, 1981. An introduction to behavioural ecology. — Sinauer Associates, Massachusetts, 292 p.
- LEHNER, P. N., 1979. Handbook of ethological methods. — Garland STPM Press, New York, 403 p.
- MARTINET, L., J.-J. LEGOUIS & B. MORET, 1970. Quelques observations sur la reproduction du lièvre européen (*Lepus europeus*) en captivité. — Annls Biol. anim. Biochim. Biophys., 10: 195-202.
- MARTINET, L. & F. RAYNAUD, 1973. Survie prolongée des spermatozoïdes dans l'utérus de la hase; explication de la superfœtation. — Colloques Inst. natn. Santé Rech. méd., 26: 295-308.
- PRESCOTT, J. & P. RICHARD, 1982. Mammifères du Québec et de l'Est du Canada. Vol. 1. — Éditions France-Amérique, Montréal, 199 p.
- RONGSTAD, O. J. & J. R. TESTER, 1971. Behavior and maternal relations of young snowshoe hares. — J. Wildl. Mgmt, 35: 338-346.
- ROYAR, K. J., 1986. Snowshoe hare model habitat management guidelines in Vermont. — Pages 6-13 in Model habitat management guidelines for deer, bear, hare, grouse, turkey, woodcock and non-game wildlife. Vermont Fish & Wildlife Department, 64 p.
- SCHERRER, B., 1984. Biostatistique. — Gaétan Morin Éditeur, Chicoutimi, 850 p.
- SEVERAID, J. H., 1942. The snowshoe hare; its life history and artificial propagation. — Maine Dep. Inland Fish and Game, 95 p.
- SINCLAIR, A. R. E., 1986. Testing multi-factor causes of population limitation: An illustration using snowshoe hares. — Oikos, 47: 360-364.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF, 1981. Biometry, the principles and practice of statistics in biological research. 2nd edition. — W. H. J. Freeman & Company, New York, 859 p.

- TEFFT, B. C. & J. A. CHAPMAN, 1987. Social behavior of the New England cottontail, *Sylvilagus transitionalis* (Bangs) with a review of social behavior in new world rabbits. — Rev. Écol. (Terre Vie), 42: 235-276.
- WINDBERG, L. A. & L. B. KEITH, 1976. Snowshoe hare population response to artificial high densities. — J. Mammal., 57: 523-533.

COLEOPTERA COLLECTED ALONG EASTERN UNGAVA BAY, QUÉBEC: PART 1, CARABIDAE¹

Alan V. MORGAN

*Quaternary Sciences Institute
Department of Earth Sciences
University of Waterloo
Waterloo (Ontario) N2L 3G1*

Résumé

Vingt-neuf espèces de coléoptères carabidés ont été récoltées dans plusieurs localités à l'est de la baie d'Ungava (Nouveau-Québec) en juillet et août 1986. Ces récoltes comprennent des extensions assez considérables de l'aire de répartition de plusieurs espèces. La carte de répartition de six espèces au Québec-Labrador et des données succinctes sur les habitats de quelques taxons sont présentées.

Abstract

Twenty-nine species of carabid beetles were collected from a variety of localities in eastern Ungava Bay in July and August, 1986. Several of the records provide substantial range extensions. Distributional maps for six species in Québec-Labrador, and selected habitat data are provided.

Introduction

When fossil insect research started at the University of Waterloo in 1970, it was realised that the modern Coleoptera fauna of northern Canada was poorly known. From 1972, and continuing on an annual basis in subsequent years, an attempt was made to systematically collect from different regions of the Arctic and Subarctic. One of the principal reasons for establishing a northern collecting programme at the University of Waterloo was to gather ecological data (missing on practically all collecting records), in order to augment knowledge which could be applied to fossil insect research (Morgan, 1972). Such data is needed to establish records of species assemblages, and to further our understanding of the habitat requirements of the different species. Fossil assemblages in the recent geological past differ from those of today. For example, species with modern western North American distributions existed in eastern Canada until about 10 000 years before present. The modern assemblages probably became established (at least in mid-latitude positions) about 7500 years ago (Morgan, 1987). An understanding of the ecology of species making up modern as-

semblages should help to unravel the rapidity and nature of past environmental change during the waning phases of the last major glaciation.

Specimens collected represent many families of Coleoptera, and were used as comparative material to assist in the identification of fossil remains found in southern sites. Because of the composition of the southern fossil assemblages, collecting was concentrated from the northern boreal ecotone north onto arctic tundra, or altitudinally onto alpine tundra. With few exceptions (Morgan *et al.*, 1984, 1986; Nielson *et al.*, 1986; Morgan, 1988, 1989) much of the collecting data has remained unpublished. The Coleoptera from the east side of Ungava Bay, reported in part in this paper, represent a continuation of collecting in the late seventies and early eighties in northern and western Québec. With renewed interest in arctic Coleoptera an attempt is being made to publish records of the Coleoptera stored in the Quaternary Entomology Laboratory at the University of Waterloo.

Methods

Although this paper mainly describes collections made between the Koroc River and Gregson Inlet (Fig. 1), limited collecting was also undertaken

¹ Quaternary Entomology Laboratory Contribution no. 104.

at other settlements. The respective sites are described below with notes on the surrounding habitats.

Environment Canada meteorological statistics for Kuujuaq are given for the collecting period (Fig. 2). These figures can be compared to tem-

peratures recorded at the Koroc River camp (Fig. 2). The latter may be considered to be representative of the area described in this paper. More specific data, such as temperatures recorded in leaf litter, or beneath stones sheltering carabids, may be obtained from the author.

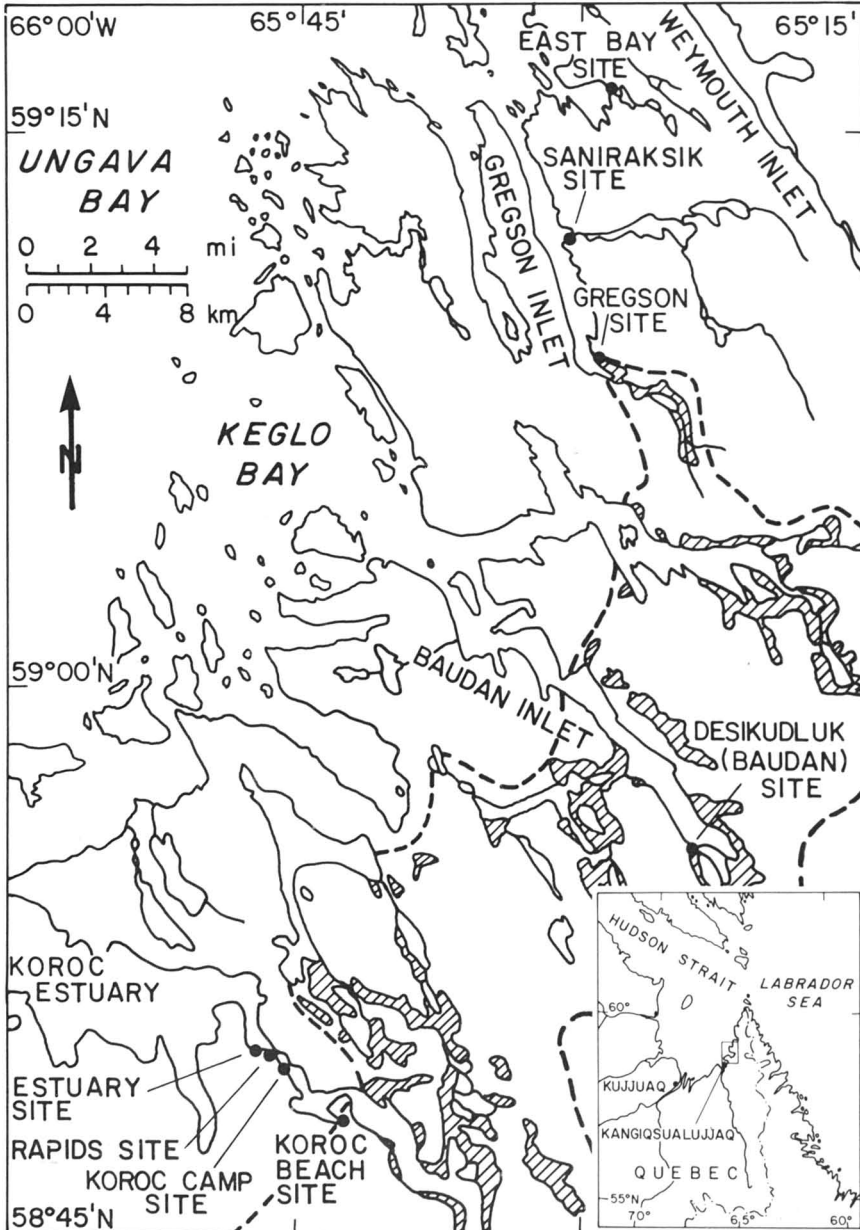


Figure 1. Regional map with collecting localities. The northern limit of trees is shown by a dashed line. Diagonal shading indicates areas of dense tree cover.

KUUJJUAQ (FORT CHIMO)
(58°06'00"N, 68°25'00"W)

Three sites were investigated at the limits of the settlement. Time limitation precluded the establishment of traps, and all the Coleoptera collected were found sheltering beneath various types of debris, both natural (rocks and wood), and artificial (material and animal remains). The first site was on a moist substrate of coarse sand on a hillside at the northwestern edge of the town. The vegetation cover was herbaceous, with some *Ledum groenlandicum* Oeder.

The second site was in a zone up to 20 m back from the edge of the river at the high water mark. Coleoptera were found under drift debris on a medium sand substrate with *Epilobium angustifolium* L., low *Salix* shrubs, and graminoid plants.

The third site was on a terrace top, about 100 m inland from the river, and close to the airport turnoff. The area was well-vegetated, and covered with graminoid plants and shrubs up to 1.5 m high growing on a moist organic substrate.

KANGIQSUALUJJUAQ (GEORGE RIVER)
(58°45'15"N, 66°04'00"W)

Only one area was sampled, beside the airstrip. Coleoptera were hand-picked from under boulders

on a moist to dry organic substrate. The vegetation cover consisted of graminoid plants, mosses, and small *Betula* shrubs, growing on a coarse sand substrate.

KOROC RIVER (58°50'00"N, 65°46'00"W)

The most substantial collecting was conducted by pitfall traps, sifting, and hand collecting in the area of the lower reaches of the Koroc River throughout the months of July and August 1986. The pitfall traps were monitored at two- to four-day intervals (occasionally slightly longer intervals in bad weather) until the end of the field season in early September. Between July 31 and August 14, Coleoptera were also gathered at selected localities by a thorough search of different habitats. There were four principal collecting sites in this region (Fig. 1).

Koroc beach site

This site was located 4 km southeast of the lowest Koroc rapids. Four pitfall trap complexes (central cup with four radiating baffle arms, each terminated by a cup) were placed in an area about 100 m long, at the southern edge of the lowermost Koroc River Lake (UTM reference: 432210) in the first week of July. The site was located at the limit

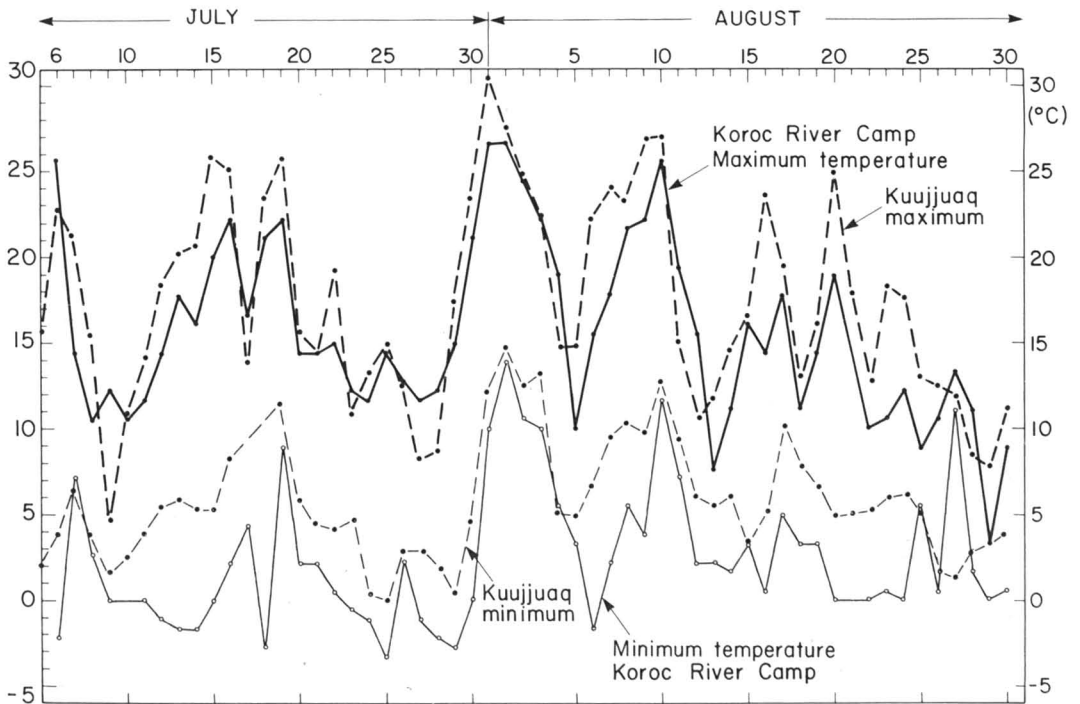


Figure 2. Maximum and minimum temperatures recorded at Kuujjuaq and the Koroc River (Koroc Camp site) during July and August, 1986.

of trees (Fig. 1), and the hillside behind the pitfall traps was covered with a fairly dense growth of trees (*Picea* and *Larix*), with shrubs (*Alnus*, *Salix* and *Betula*) along the stream and close to the edge of the lake.

Trap 1 was situated on a hillside, approximately 50 m inland from the western edge of a small sand beach, in a grove of small spruces. The vegetation cover was 100%, with graminoid plants, mosses, and some low shrubs (*Salix* and *Ledum*).

Trap 2 was on the foreshore just at storm high water mark, east of a small stream which enters the lake. The trap was set into beach sand in an area with a 40% vegetation cover, consisting predominantly of graminoid plants with some willows. The substrate was partially covered with a deadfall litter of woody debris.

Trap 3 was also on the foreshore, about 20 m east of trap 2. It was set 2 m back from the top of the beach, under a large *Salix* bush. The area had a 80% cover of herbaceous vegetation.

Trap 4 was located behind the foreshore about 5 m back from the beach, and a further 15 m east of trap 3. It was in an area of *Alnus* shrubs, with a close to 100% cover of graminoid plants, littered with wood debris.

The area close to the traps was also examined for beetles, by sifting leaf litter at the stream margin, and by turning stones and debris along the beach.

Koroc camp site

This site (UTM reference: 405238) was situated on the west side of the lowest lake on the Koroc River, about 20 m above high tide level. The immediate environs consisted of bedrock (gneiss) outcrops alternating with well-vegetated, moist to wet swales, containing ephemeral, and sometimes permanent ponds. Margins of these small water bodies were fringed with thick mats of mosses. The shoreline of the lake was bordered with occasional thickets of *Alnus* and *Salix*, and graminoid plants. There was an abundance of *Cladonia* lichens on the drier areas over the rock knolls, and the area was blanketed with subarctic ericaceous shrubs (*Cassiope*, *Ledum*, *Vaccinium*, etc.). The area is probably outside true treeline, but scattered clumps of krummholz *Picea* and small *Larix* were present in the lee of rock outcrops and in small stream valleys. Three pitfall traps were located at the Koroc Camp.

Trap 9 was situated in a peaty substrate covered with graminoid plants, with relatively dry mosses, lichens, and bare rock outcrops less than 2 m away.

Trap 10 was located beside an ephemeral pond, on a moist substrate which gradually dried

up through August. The vegetation cover was 100%, and consisted predominantly of mosses, and ericaceous low shrubs.

Trap 11 was in an area of graminoid and ericaceous plants.

Koroc rapids site

This site was situated on the west side of the Koroc River, some 200 m below the rapids, and 4 to 5 m above the high tide mark. Coleoptera were hand-picked from beneath stones. The area had a few krummholz *Picea* and dwarf *Salix*, but was mostly covered by graminoid plants in drier areas and mosses near snow melt patches. The substrate varied from coarse gravel to decomposed organic mats and ranged from moist to dry, depending on seepage.

Koroc estuary site

This site (UTM reference: 390245) comprised six closely-spaced locations, 800 m to the west of the rapids. All the collecting sites were ecologically similar, 1 to 2 m above the high tide mark, on moist to dry substrates of coarse sand or fine gravel and occasional organic mats. The vegetation consisted mostly of scattered graminoid plants and small mosses.

BAUDAN INLET (58°55'42"N, 65°24'00"W)

This locality (UTM reference: 615345) is called Desikudluk Lake by the Inuit (Fig. 1). The area collected was situated about 3 m above high tide level in the inlet, and within 80 m of the coast. The shore margin consisted of large boulders scattered along the high tide mark, with a 90-100% vegetation cover of graminoid plants, mosses and *Honckenya peploides* (L.) Ehrh. between the boulders. About 10 m inland the ground sloped gently to the margin of a moderately large (100 m × 40 m) depression, which marked the position of a former pond. Vegetation cover in the depression rarely exceeded 50% and consisted of carices, grasses and small mosses. The lowest parts of the depression still retained water with mosses and carices. Vegetation on hill slope areas less than 200 m from the collecting site included *Picea mariana* (Mill.) B.S.P., *Larix laricina* (DuRoi) Koch, and *Sorbus decora* (Sarg.) Schneid.

Coleoptera were collected beneath boulders on medium to dry substrates varying from silt to coarse sand and fine gravel (see also Morgan, 1989).

GREGSON INLET (59°08'30"N, 65°28'30"W)

This locality is situated at the northernmost limit of trees in northeastern Québec (Fig. 1). The col-

lecting site was at the southeastern end of the fjord (UTM reference: 580585). Trees in the area consisted predominantly of *Larix laricina*, with some *Picea mariana*, and smaller willows. Coleoptera were found in an area about 100 m inland from the sea shore, parallel with the high tide mark. This area had a silt and gravel substrate, but was littered with large boulders. The area was dominated by mosses and herbaceous plants.

to a small stream entering the bay from the east. The general area was well-vegetated (predominantly graminoid plants, mosses and lichens), with low willows in sheltered spots. Most of the landscape was open, with outcrops of gneiss and erratics. Several large dried-out ponds were present and only one area retained standing water in a small bedrock hollow. All Coleoptera were found under boulders on dry substrates.

EAST BAY (59°16'00"N, 65°28'30"W)

The locality (UTM reference: 589727) is about 5 km west of Weymouth Inlet (Fig. 1). The main collecting area was 20 m above sea level, and 150 m inland from the storm high tide mark, close

Results

The species list of carabid beetles together with the numbers collected at the respective sites mentioned above, are given in Table I. Nomenclature used follows that of Lindroth (1961).

TABLE I
List of northeastern Ungava carabids reported in this paper

| Species | Collection sites ¹ | | | | | | | | | | |
|--|-------------------------------|----|---|----|----|----|---|----|---|----|----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 |
| <i>Carabus chamissonis</i> Fisch. | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 |
| <i>Carabus taedatus</i> Fab. | - | - | 3 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Pelophila borealis</i> (Payk.) | - | - | - | - | 5 | 3 | - | - | - | - | - |
| <i>Nebria suturalis</i> LeC. | - | - | - | - | - | - | 2 | - | - | - | 1 |
| <i>Nebria gyllenhali castanipes</i> Kby. | 21 | 5 | - | - | 14 | 18 | 4 | 1 | - | - | - |
| <i>Notiophilus borealis</i> Harr. | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - |
| <i>Elaphrus lapponicus</i> Gyll. | - | - | - | - | 5 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Elaphrus americanus</i> Dej. | 2 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Dyschirius hiemalis</i> Bousquet | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Trechus crassiscapus</i> Lth. | - | - | - | - | 5 | 2 | - | - | - | - | - |
| <i>Patrobus stygicus</i> Chd. | - | - | - | - | 8 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Patrobus septentrionis</i> Dej. | - | - | - | - | 17 | 2 | - | - | - | - | - |
| <i>Bembidion carinula</i> Chd. | - | - | - | - | 2 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Bembidion hasti</i> C.R. Sahlb. | - | 1 | - | - | - | - | 3 | 33 | - | - | - |
| <i>Bembidion grapei</i> Gyll. | 4 | 3 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Bembidion sordidum</i> Kby. | 9 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Pterostichus adstrictus</i> Eschz. | 4 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Pterostichus arcticola</i> Chd. | - | - | - | 15 | 1 | - | - | 4 | 7 | 1 | 1 |
| <i>Pterostichus brevicornis</i> Kby. | - | - | - | - | 2 | 2 | - | - | - | - | - |
| <i>Pterostichus punctatissimus</i> Rand. | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - |
| <i>Pterostichus haematopus</i> Dej. | 1 | - | - | 1 | 6 | 5 | - | - | - | 1 | - |
| <i>Amara torrida</i> (Panz.) | 2 | - | 5 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Amara alpina</i> (Payk.) | - | - | - | - | 1 | 5 | - | - | 2 | - | 1 |
| <i>Amara hyperborea</i> Dej. | 1 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Amara glacialis</i> Mann. | - | 84 | - | - | 2 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Amara quenseli</i> (Schnh.) | 6 | 10 | 4 | - | 1 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Amara pseudobrunnea</i> Lth. | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Amara erratica</i> (Dft.) | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Cymindis unicolor</i> Kby. | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | 1 |

¹ Location of sites. 1, Kuujjuaq (hill side location). 2, Kuujjuaq (river bank location). 3, Kuujjuaq (river terrace location). 4, Kangiqsualujjuaq. 5, Koroc River (Koroc beach site). 6, Koroc River (Koroc camp site). 7, Koroc River (Koroc rapids site). 8, Koroc River (Koroc estuary site). 9, Baudan Inlet. 10, Gregson Inlet. 11, East Bay.

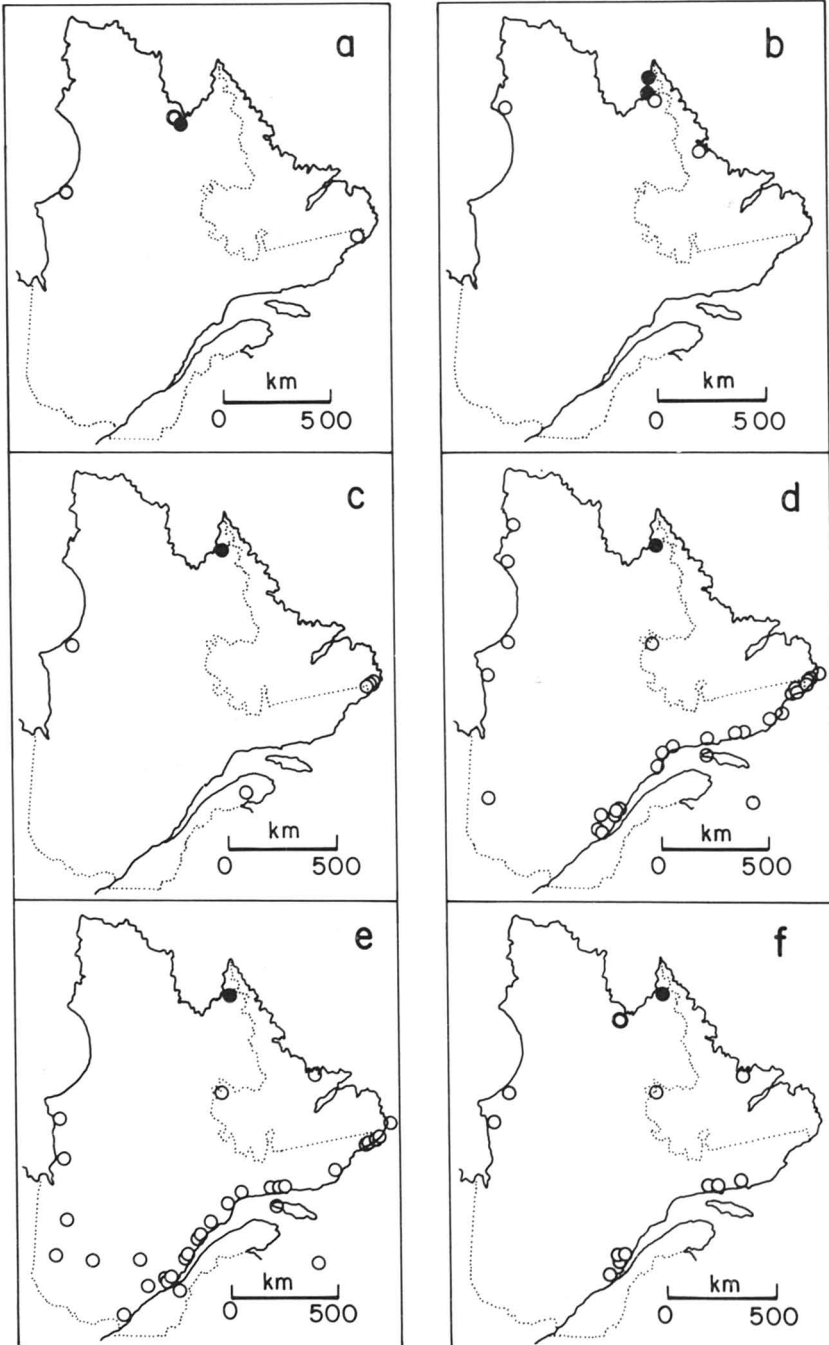


Figure 3. Distribution maps of six carabid species in Québec and Labrador. Open circles indicate previous records. Black dots indicate new localities. (a) *Carabus taedatus*. Previously known localities after Laroche (1975) and Elias (1984). (b) *Nebria suturalis*. Previously known localities after Laroche (1975). (c) *Elaphrus lapponicus*. Previously known localities after Goulet (1983). (d) *Patrobus stygicus*. Previously known localities after Laroche (1975). (e) *Trechus crassiscapus*. Previously known localities after Laroche (1975). (f) *Amara pseudobrunnea*. Previously known localities after Laroche (1975) and Elias (1984).

Most of the species reported in this paper have been recorded from northern Québec, and specific site localities or ranges are presented in Laroche (1975). A few species, notably *Nebria suturalis* (Fig. 3b), *Patrobis stygicus* (Fig. 3d), *Bembidion carinula*, *Pterostichus punctatissimus*, and *Cymindis unicolor* represent slight extensions to known ranges (ca 50, 200, 100, and 200 km respectively). Additional finds of *Carabus taedatus* (Fig. 3a) and *Amara pseudobrunnea* (Fig. 3f) confirm collecting records made by Morgan in 1978 (unpubl.), Elias in 1979 (Elias, 1984), and R. Sexton in 1980 (unpubl.). *Elaphrus lapponicus* (Fig. 3c) and *Trechus crassiscapus* (Fig. 3e) are well beyond published range records (ca 800 and 350 km respectively). The record for *Dyschirius hiemalis* was published by Bousquet (1987) and added considerably (ca 950 km) to the range then known.

Ecological observations for most of the species at the respective habitats reported in this paper agree with those described by Lindroth (1961, 1963, 1966, 1968, 1969). In a few cases, the new collecting records provide supplemental data which may be of use to paleoentomologists in the reconstruction of fossil habitats. These additional habitat comments are given below.

Nebria suturalis was known from two localities in northern Québec and one in Labrador (Fig. 3b). The habitat is summarised by Laroche (1975) as "ruisselets, sous les pierres". Lindroth (1961) writes that, on Mt. Washington, which was then the only known locality with ecological data, "it occurs under stones where water is seeping or trickling down the mountainside in open places above the tree line, along brooks, but this seems to be unusual" (p. 74). My own collecting records in part agree with the habitat described above. The two specimens from the Koroc River were found under slabs of rock, resting either on more rocks, or on moist, dead mosses. The locality was at the base of a small snow patch which was partially in the shadow of a rock bluff. The *Nebria* were not collected in areas with any active water flow; indeed the locality was not excessively damp. Active seepage from melting snow was present nearby. The solitary (immature) individual from the East Bay site was found under a small boulder, on a dry substrate of mosses and lichens. The nearest water source was a small brook over 100 m away, and a small pond about 50 m away.

Elaphrus lapponicus was only known from two localities in Québec (Kuujuarapik, and the Gaspé Peninsula). Three localities are also known in southernmost Labrador (Lindroth, 1961; Laroche, 1975; Goulet, 1983). The Koroc River collection represents a large range extension (Fig. 3c), and the habitat best agrees with the de-

scription in Goulet (1983). The five specimens (very dark brown, copper-brown, red copper-brown and dark metallic green) were all taken in pitfall traps 3 and 4, between July 8-10, and August 6. Despite a careful search none was found alive around the trap area. The traps were close to a small stream. The area in the immediate vicinity was well-vegetated with short graminoid plants in a grove of *Alnus*, *Salix*, *Larix*, and *Picea*.

Dyschirius hiemalis has recently been described as a new species (Bousquet, 1987), and is only known elsewhere in Québec from Mt. Albert on the Gaspé Peninsula. The solitary specimen from the Koroc River (trap 2; Koroc beach site) was collected on a coarse sand substrate, lightly vegetated with grasses, and strewn with small woody detritus. The nearest organic materials consisted of the turf bank about 1.5 m from the trap, and leaf detritus close to the stream, about 3 m away.

Patrobis septentrionis was found in the same traps as *Elaphrus lapponicus* (see above) at the Koroc River (beach site). These new records confirm that the North American species ranges north to the tree limit, as reported in Lindroth (1961).

Trechus crassiscapus represents another surprising range extension (Fig. 3e). Lindroth (1961) described the species as "strictly eastern and confined to a rather small area in and around the northern Appalachians" (p. 200), but Laroche (1975) reported 31 localities in Québec-Labrador and wrote that it occurs in the north up to Schefferville. Both authors describe the species as hygrophilous, often associated with the margins of water bodies, and in substrates with *Alnus* and *Betula* leaves, or with mosses and carices. The Koroc River specimens reconfirm these habitat characteristics. Specimens were found with *Patrobis septentrionis*, sifted from leaf litter, or found beneath stones (Koroc camp site) at the lake edge bordered with *Alnus*. The species was found marginally beyond the treeline, but probably should be considered as living up to the treeline.

Pterostichus arcticola has meagre habitat records, though this was partly rectified by a description of collecting localities from Keewatin and Baffin Island (Nielsen *et al.*, 1986). The records in this paper point to organic substrates which may vary from moist to dry, usually mantled with grasses, ericaceous plants and low shrubs. The species is widespread on true tundra, but ranges south to the treeline.

Pterostichus punctatissimus is regarded by Lindroth (1955, 1966) as an inhabitant of the area below timber limit, but Laroche (1975) records it from tundra, at the base of shrubs. The species does range marginally beyond treeline, and the

Koroc River specimen substantiates this observation. However, I regard the species as a resident of areas up to treeline. Occurrences beyond the tree limit appear to be confined to the perambulations of solitary individuals which should not be regarded as true residents of the tundra.

Acknowledgements

I would like to thank Yves Bousquet of the Biosystematics Research Center, Ottawa, who confirmed the identification of all the species described in this paper. Thanks also to Dr J. Legault for assistance with the translation; to Dr Geoff Power, Dr D. Barton and University of Waterloo students at the Koroc River, who watched field traps, and collected the climatic data during the study period, and to Tommy and Alice Baron, who guided us safely through the treacherous waters of Ungava Bay and were always ready to help in any way. Finally, to Siân and Alexis, who turned out to be zealous and tireless collectors, and to the National Science and Engineering Research Council of Canada, for providing the Northern Supplement which made this research possible.

References

- BOUSQUET, Y., 1987. The Carabid fauna of Canada and Alaska: Range extensions, additions and descriptions of two new species of *Dyschirius* (Coleoptera). — *Coleopt. Bull.*, 41: 111-135.
- ELIAS, S. A., 1984. Coleoptera from two subarctic localities in Canada with ecological notes and six new distribution records. — *Coleopt. Bull.*, 38: 142-144.
- GOULET, H., 1983. The genera of holarctic Elaphrini and species of *Elaphrus* Fabricius (Coleoptera: Carabidae): Classification, phylogeny and zoogeography. — *Quaest. ent.*, 19: 219-482.
- LAROCHELLE, A., 1975. Les Carabidae du Québec et du Labrador. — *Bull. n° 1*, Département de biologie du Collège Bourget, Rigaud, 255 p.
- LINDROTH, C. H., 1955. The carabid beetles of Newfoundland. Including the French Islands of St. Pierre and Miquelon. — *Opusc. ent., Suppl.*, 12: 1-160.
- LINDROTH, C. H., 1961. The ground-beetles (Carabidae excl. Cicindelinae) of Canada and Alaska, Part 2. — *Opusc. ent., Suppl.*, 20: 1-200.
- LINDROTH, C. H., 1963. The ground-beetles (Carabidae excl. Cicindelinae) of Canada and Alaska, Part 3. — *Opusc. ent., Suppl.*, 24: 201-408.
- LINDROTH, C. H., 1966. The ground-beetles (Carabidae excl. Cicindelinae) of Canada and Alaska, Part 4. — *Opusc. ent., Suppl.*, 29: 409-648.
- LINDROTH, C. H., 1968. The ground-beetles (Carabidae excl. Cicindelinae) of Canada and Alaska, Part 5. — *Opusc. ent., Suppl.*, 33: 649-944.
- LINDROTH, C. H., 1969. The ground-beetles (Carabidae excl. Cicindelinae) of Canada and Alaska, Part 6. — *Opusc. ent., Suppl.*, 34: 945-1192.
- MORGAN, A., 1972. The fossil occurrence of *Helophorus arcticus* Brown (Coleoptera: Hydrophilidae) in Pleistocene deposits of the Scarborough Bluffs, Ontario. — *Can. J. Zool.*, 50: 555-558.
- MORGAN, A. V., 1987. Late Wisconsin and early Holocene paleoenvironments of east-central North America based on assemblages of fossil Coleoptera. — Pages 353-370 in H. E. Wright & W. F. Ruddiman (ed.). *North America and adjacent oceans during the last deglaciation. Decade of North American Geology Volume*. Geological Society of America, Boulder, Colorado, 501 p.
- MORGAN, A. V., 1988. *Polygraphus convexifrons* Wood (Coleoptera: Scolytidae): A range extension to Ungava Bay, Québec, Canada. — *Coleopt. Bull.*, 42: 69-72.
- MORGAN, A. V., 1989. Late Pleistocene zoogeographic shifts and new collecting records for *Helophorus arcticus* Brown (Coleoptera: Hydrophilidae) in North America. — *Can. J. Zool.*, 67: 1171-1179.
- MORGAN, A. V. & A. MORGAN, 1980. Faunal assemblages and distributional shifts of Coleoptera during the Late Pleistocene in Canada and the northern United States. — *Can. Ent.*, 112: 1105-1128.
- MORGAN, A. V., A. MORGAN, A. C. ASHWORTH & J. V. MATTHEWS, Jr., 1983. Late Wisconsin fossil beetles in North America. — Pages 354-363 in S. Porter & H. E. Wright, Jr. (ed.). *Late Quaternary environments of the United States, Volume 1, The Late Pleistocene*. University of Minnesota Press, Minneapolis, Minnesota, 407 p.
- MORGAN, A. V., A. MORGAN & R. F. MILLER, 1984. Range extension and fossil occurrences of *Holoboreaphilus nordenskiöldi* (Mäklin) (Coleoptera: Staphylinidae) in North America. — *Can. J. Zool.*, 62: 463-467.
- MORGAN, A. V., A. MORGAN, R. E. NELSON & J. PILNY, 1986. Current status of knowledge on the past and present distribution of the genus *Blethisa* (Coleoptera: Carabidae) in North America. — *Coleopt. Bull.*, 40: 105-115.
- MOTT, R. J., J. V. MATTHEWS, Jr. & T. ANDERSON, 1981. Late glacial paleoenvironments bordering the Champlain Sea based on pollen and macrofossil evidence. — Pages 129-171 in W. C. Mahaney (ed.). *Quaternary Paleoclimate*. Geo Abstracts Limited, Norwich, England, 464 p.
- NIELSON, E., A. V. MORGAN, A. MORGAN, R. J. MOTT, N. W. RUTTER, & C. CAUSSE, 1986. Stratigraphy and paleoecology of glacial and non-glacial deposits of the Gillam area, Manitoba. — *Can. J. Earth Sci.*, 23: 1641-1661.

TAXONOMY OF SPECIES OF NORTH AMERICAN *STACHYS* (LABIATAE) FOUND NORTH OF MEXICO

Gerald A. MULLIGAN and Derek B. MUNRO

*Biosystematics Research Centre, Research Branch
Agriculture Canada, Ottawa (Ontario) K1A 0C6*

Résumé

Les auteurs présentent le traitement taxonomique des 32 espèces de *Stachys* (Labiatae) croissant au nord de la frontière du Mexique. L'article comprend une clé d'identification, la synonymie et la répartition de chaque taxon, des données écologiques, de nouveaux dénombrements chromosomiques et des études morphologiques des graines et du pollen. Deux nouvelles espèces de *Stachys* restreintes à la Californie sont décrites, *S. bergii* G. Mulligan & D. Munro *sp. nov.* ($2n = 34$) et *S. stebbinsii* G. Mulligan & D. Munro *sp. nov.* ($2n = 66$). De plus, un certain nombre de nouvelles combinaisons taxonomiques sont proposées.

Abstract

The taxonomy of the 32 species of *Stachys* (Labiatae) found north of Mexico is presented. This includes a key, synonymy, distributions, habitat data, new chromosome numbers and morphological studies of seeds and pollen. Two new species of *Stachys*, confined to California, are described, *S. bergii* G. Mulligan & D. Munro *sp. nov.* ($2n = 34$) and *S. stebbinsii* G. Mulligan & D. Munro *sp. nov.* ($2n = 66$). A number of new taxonomic combinations are proposed.

Introduction

In 1974, a weedy *Stachys* with fusiform rhizomes collected in a carrot field at Sheffield, Sunbury Co., New Brunswick by C.F. Everett was sent to us for identification. We found it impossible to determine what the correct name for this weed was using the available literature, or even to ascertain whether it was native or introduced. We subsequently determined (Mulligan *et al.*, 1983) that this weed was *S. palustris* L., a hexaploid with the base number of $x = 17$, and that it was introduced into North America from Europe as early as 1815. It is now widespread in southeastern Canada and the adjacent United States. This initial study revealed that introduced *S. palustris* is related to a large number of native *Stachys* species with the chromosome numbers $2n = 34$, $2n = 68$, $2n = 66$ and $2n = 64$. Since the taxonomic limits and names for plants with these chromosome numbers were unclear, we decided to collect more living material of *Stachys* species from the area north of Mexico, to determine their chromosome numbers, to conduct taxonomic studies utilizing living and herbarium material, and to try to construct a key that would aid in their identification. We were aided considerably by the excellent monograph of

American *Stachys* by Epling (1934) and studies of *Stachys* of the eastern United States by Nelson (Nelson & Faurey, 1979; Nelson, 1980, 1981).

Materials and methods

Living material of *Stachys* was collected in North America from many sites north of Mexico and from four locations in Europe and grown in a greenhouse in Ottawa. Chromosome numbers of these plants were determined using the techniques outlined in Taylor & Mulligan (1968). These living plants, and herbarium specimens from the following herbaria were examined morphologically: A, ALA, ARIZ, B, BARC, BH, BM, BR, CAN, CAS, CCO, CM, CSPU, DAO, DS, F, FI, FMC, FSU, G, GH, HAL, JEPS, ILL, ISC, KEW, L, LA, LE, MA, MASS, MICH, MO, MT, MTMG, NA, NDG, NEBC, NHA, NY, OXF, P, PH, QFA, RM, RSA, SIU, SIV, U, UAC, UBC, UC, UCLA, UCR, UCSB, UPS, US, UVIC, V, WIS, WTU and WTV. Acronyms are according to Holmgren *et al.* (1981). Voucher specimens for all of the material on which chromosome numbers were determined are in the herbarium of Agriculture Canada in Ottawa (DAO). When the collection number listed is in parentheses, the voucher was grown and collected in a greenhouse in Ottawa.

Key to *Stachys* in North America

- A. Annuals or winter annuals.
 - B. Leaves truncate, occasionally cordate at base, coarsely pubescent; corolla white to purple.
 - C. Upper portion of stem with glandular and eglandular hairs less than 0.5 mm long; calyx to 5 mm long; bracteoles at base of flower stalk more than 1.0 mm long1. *S. agraria*
 - C. Upper portion of stem with spreading eglandular hairs about 1mm long; calyx over 5 mm long; bracteoles at base of flower stalk less than 0.5 mm long5. *S. arvensis*
 - B. Leaves attenuate to broadly attenuate at base, glabrous to sparsely fine pubescent; corolla yellow4. *S. annua*
- A. Biennials or perennials.
 - D. Bracteoles at base of flower stalk more than 4 mm long, often equalling length of calyx.
 - E. Bracteoles strongly spined; stem pubescent but not pilose-tomentose23. *S. officinalis*
 - E. Bracteoles spineless or weakly spined; stem pilose-tomentose....17. *S. germanica*
 - D. Bracteoles at base of flower stalk less than 3 mm long, much shorter than calyx.
 - F. Calyx more than 8.5 mm long; corolla tube 15-28 mm long; corolla usually reddish.
 - G. Sides and angles of stem with many short and slender eglandular hairs; non-rhizomatous13. *S. coccinea*
 - G. Sides of stem usually glabrous; angles of stem with retrorse bristles or long stiffish eglandular hairs; rhizomatous.
 - H. Calyx (7-) 8.5-11.0 mm long; lower surface of leaves with sparse glandular and eglandular hairs or glabrous11. *S. chamissonis* var. *cooleyae*
 - H. Calyx 11-15 mm long; lower surface of leaves with dense glandular and eglandular hairs11. *S. chamissonis* var. *chamissonis*
 - F. Calyx less than 8.0 mm long; corolla tube less than 12 mm long; corolla pink, purple or whitish.
 - I. Leaves or bracts of inflorescence spined.
 - J. Flower stalk mostly more than 1.5 mm long.
 - K. Calyx lobes equalling or longer than the tube; leaves mostly cordate, often rounded at apex14. *S. drummondii*
 - K. Calyx lobes much shorter than tube; leaves mostly deltoid, usually pointed at apex8. *S. bigelovii*
 - J. Flower stalk mostly much shorter than 1.5 mm.
 - L. Stamens exerted from the tube less than 2 mm; corolla tube less than 6 mm long30. *S. stricta*
 - L. Stamens exerted from the tube more than 2 mm; corolla tube more than 6 mm long.
 - M. Stem and calyx with whitish cob-webby hairs; side lobes of lower corolla lip usually reflexed; corolla whitish3. *S. albens*
 - M. Stem and calyx lacking cob-webby hairs; side lobes of lower corolla lip usually spreading; corolla usually coloured (whitish in *S. ajugoides*).
 - N. Flowering head congested, short26. *S. pycnantha*
 - N. Flowering head interrupted, long.
 - O. Leaves below inflorescence mostly tapering to broadly tapering at base with rounded apex; stem and inflorescence silky-strigose; corolla whitish2. *S. ajugoides*

- O. Leaves below inflorescence mostly rounded, truncate or cordate at base with acute apex; stem and inflorescence not silky-strigose; corolla coloured.
 - P. Stem leaves below inflorescence mostly rounded at base 27. *S. rigida* var. *rigida*
 - P. Stem leaves below inflorescence mostly truncate or cordate at base.
 - Q. Leaves or bracts of inflorescence with weak spines..... 21. *S. mexicana*
 - Q. Leaves or bracts of inflorescence with stout spines.
 - R. Tube of corolla not saccate or constricted.....9. *S. bullata*
 - R. Tube of corolla strongly saccate or constricted.
 - S. Central lobe of corolla lip less than 5 mm broad; leaves with few resinous glandular hairs 27. *S. rigida* var. *quercetorum*
 - S. Central lobe of corolla lip more than 6 mm broad; leaves with copious very glandular hairs 29. *S. stebbinsii*
- I. Leaves or bracts of inflorescence spineless.
 - T. Some stem leaves with distinct petiole over one-fifth the length of blade.
 - U. Stem and leaves densely lanate with leaf dentations hidden by thick felt... 10. *S. byzantina*
 - U. Stem and leaves not densely lanate, dentations not hidden by thick felt.
 - V. Calyx lobes deltoid to narrowly deltoid, approximately half the length of the calyx tube.
 - W. Stem leaves below inflorescence mostly rounded at base.
 - X. Sides of stem below inflorescence glabrous; angles of stem glabrous or with retrorse scabrous hairs; eastern 20. *S. latidens*
 - X. Sides and angles of stem not as above; extreme western 27. *S. rigida* var. *rigida*
 - W. Stem leaves below inflorescence mostly cordate at base.
 - Y. Calyx lobes less than half the length of tube; calyx covered with minute glandular and eglandular hairs; flowers pinkish; eastern . 22. *S. nuttallii*
 - Y. Calyx lobes more than half the length of tube; calyx pubescence not as above; flowers purplish; extreme western..... 21. *S. mexicana*
 - V. Calyx lobes broadly to narrowly lanceolate, about equalling length of tube.
 - Z. Sides of stem below inflorescence glabrous.
 - AA. Hairs on angles of stem, if present, retrorse scabrous; calyx lobes with rudimentary spines or none.....32. *S. tenuifolia*
 - AA. Hairs on angles of stem soft, to 1.5 mm long, spreading; calyx lobes strongly spined12. *S. clingmanii*
 - Z. Sides and angles of stem below inflorescence copiously pubescent.
 - BB. Sides and angles of stem below inflorescence covered with long eglandular hairs and short glandular ones; stem leaves below inflorescence mostly cordate shaped; rhizome fusiform 31. *S. sylvatica*

- BB. Sides and angles of stem below inflorescence covered with short glandular and eglandular hairs; stem leaves below inflorescence mostly deltoid to narrowly deltoid; rhizome tuberous 16. *S. floridana*
- T. Stem leaves below inflorescence sessile or short-petioled; if petiole present, less than one-fifth the length of blade.
- CC. Calyx mostly glabrous; calyx lobes spineless or nearly so.
- DD. Most leaves below inflorescence less than 6 mm wide; leaf margin usually partially entire19. *S. hyssopifolia*
- DD. Most leaves below inflorescence from 7 to 13 mm wide; leaf margin shallowly toothed6. *S. aspera*
- CC. Calyx mostly pubescent; calyx lobes sharply spined.
- EE. Entire plant densely covered with lanate hairs; most stem leaves less than 13 mm wide28. *S. rothrockii*
- EE. Entire plant not densely covered with lanate hairs; most stem leaves more than 13 mm wide.
- FF. Calyx lobes deltoid to narrowly deltoid, obviously shorter than tube.
- GG. Calyx lobes more than half the length of tube; extreme western 27. *S. rigida* var. *rigida*
- GG. Calyx lobes less than half the length of tube; eastern.
- HH. Angles of stem below inflorescence with short retrorse scabrous hairs or glabrous; sides glabrous 20. *S. latidens*
- HH. Angles of stem below inflorescence with longer hairs; sides glabrous or puberulent15. *S. eplingii*
- FF. Calyx lobes lanceolate to broadly lanceolate, about equalling length of tube.
- II. Sides of stem below inflorescence glabrous; stem angles with hairs up to 1.5 mm long18. *S. hispida*
- II. Sides and angles of stem below inflorescence pilose, puberulent or villous.
- JJ. Lower leaf surface and calyx densely tomentose or lanate with whitish felt; plant usually 15 to 40 cm high; Californian. 7. *S. bergii*
- JJ. Lower leaf surface and calyx not densely tomentose or lanate; plant usually more than 50 cm high; not Californian.
- KK. Hairs on stem below inflorescence soft, mostly spreading 25. *S. pilosa* var. *pilosa*
- KK. Hairs on stem below inflorescence stiff, mostly reflexed-appressed.
- LL. Calyx lobes lance-subulate; calyx usually with stiff eglandular hairs; corolla pink 25. *S. pilosa* var. *arenicola*
- LL. Calyx lobes deltoid in lower third and narrowly lanceolate above; calyx usually with soft glandular and eglandular hairs; corolla purple.. 24. *S. palustris*

Taxonomy

1. *STACHYS AGRARIA* CHAM. & SCHLECHT.

Stachys agraria Cham. & Schlecht., *Linnaea* 5: 100, 1830. Mexico, near Jalapa, *Schiede 143* (Isotype: HAL).

Stachys umbrosa Scheele, *Linnaea* 22: 595, 1849. Texas, near New Braunfels, *Roemer* (Type unknown).

Stachys confusa Briq., *Annu. Conserv. Jard. bot. Genève* 2: 122, 1898. Texas, Brazos River, *Drummond* (Holotype: G; isotypes: GH!, K!; photographs in DAO!).

Stachys camporum M. E. Jones, *Contr. western Bot.* 12: 70, 1908. Mexico, Chihuahua Prov., in Mound Valley, Sierra Madre Mountains, 18 Sept. 1903, *Jones* (Holotype: CSPU; isotypes: CAS!, DS!, photographs in DAO!).

Stachys polysegia Briq., *Annu. Conserv. Jard. bot. Genève* 13 & 14: 385, 1911. Mexico, Tamaulipas Prov., near San Juan, *Kemp* (Holotype: NY).

This annual herb is native along the edges of streams, rivers, springs and ponds in the prairies and woodlands of Texas. It has been introduced into Alabama, Arizona, Florida, Kentucky, Louisiana and Mississippi where it grows in disturbed habitats. Nelson (1981) includes plants of this taxon in *S. crenata* Raf., *Flora Ludoviciana* 42, 1817. We do not think that the original description of this species fits our concept of *S. agraria*. Unfortunately, neither Nelson nor ourselves could locate the type specimen of *S. crenata*.

$2n = 32$. TEXAS. Kleberg Co., G. *Williges* (*D.B.M.* 2934).

This is the first chromosome number reported for *S. agraria*.

Bassett & Munro (1986) found that *S. agraria*, *S. bigelovii*, *S. coccinea* and *S. drummondii* have pollen with tectate-perforate sculpturing on the polar ends whereas other native species found north of Mexico have a microreticulate sculpturing at their polar ends. It is interesting that three of the species with tectate-perforate pollen (*S. agraria*, $2n = 32$; *S. coccinea*, $2n = 84$; *S. drummondii*, $2n = ca\ 80-82$) were the only native species in our study area with base numbers other than $x = 17$ or numbers derived from ancestors with the base number $x = 17$ ($2n = 64$ and 66).

2. *STACHYS AJUGOIDES* BENTH.

Stachys ajugoides Benth., *Linnaea* 6: 80, 1831. California, *Chamisso*, 1830 (Isotype: KEW!, photograph in DAO!).

Stachys ramosa Heller, *Muhlenbergia* 1: 116, 117, 1906. California, Santa Clara Co. (in a field on Fairview ridge), foothills west of Los Gatos, *Heller*

7510 (Isotypes: DS!, F!, UC!, US!, photographs in DAO!).

It is native along the coastal range of California from Orange to Humboldt Counties. It grows in wet places along the margins of lakes, rivers, streams, springs and marshes. It sometimes occurs in other moist habitats.

$2n = 66$. CALIFORNIA. San Mateo Co., *D.B.M.* 2755.

This is the first chromosome number reported for this species. It has 64 chromosomes of about equal length and two chromosomes almost twice the size of the others. This situation is similar to that found in other western North American taxa of *Stachys* with the chromosome number $2n = 66$. We suspect that species with the chromosome number $2n = 66$ are derived from tetraploid ancestors with the somatic number of 68.

3. *STACHYS ALBENS* A. GRAY

Stachys albens A. Gray, *Proc. Am. Acad.* 7: 387, 1868. California, Fort Tejon and vicinity, near lat. 35° and long. 119° , *Xantus de Vessey 80*, 1857-8 (Lectotype: GH!; isolectotype: US!; photographs in DAO!).

Stachys lanuginosa Greene, *Pittonia* 3: 342, 1895. California, (mountains of) Fresno Co., *Mrs. Peckinpah*, 1890 (Holotype: NDG!, photograph in DAO!).

Stachys malacophylla Greene, *Pittonia* 3: 343, 1895. Based on *S. velutina* Greene, *Erythra* 2: 121, 1894. *Non Schweinitz*, Keating Narrative, Longs Exp. Winnipeg 2: 390, 1824; *non Willdenow*, *Enum. Suppl.* 41, 1813.

Stachys albens var. *juliensis* Jeps., *Manual flowering Pl. Calif.* 877, 1925. California, Fresno Co., Dinkey Ranger Station, McKinley Grove, *Grant 1198* (Holotype: UC!, photograph in DAO!).

This species is native in California from Riverside County in the south to Lake and Sacramento Counties in the north, and eastward to Mono County. It grows in wet soils at the edges of creeks, rivers, streams, lakes, sloughs and marshes. It has been introduced into a few wet habitats in Nevada and Utah and is persisting there.

$2n = 66$. CALIFORNIA. Ventura Co., east of Ojai, *D.B.M.* (*D.B.M.* & *G.A.M.* 2442); Ventura Co., in Los Padres Natn. Forest, *D.B.M.* (*D.B.M.* & *G.A.M.* 2444); San Benito Co., *D.B.M.* (*D.B.M.* & *G.A.M.* 2453); Tulare Co., near town of Three Rivers, *D.B.M.*, (*D.B.M.* & *G.A.M.* 2455); Tulare Co., in Sequoia Natn. Park, *D.B.M.* (*D.B.M.* & *G.A.M.* 2456, 2460); Madera Co., S of Coarsegold, *D.B.M.* (*D.B.M.* & *G.A.M.* 2462); Madera Co., S of junction highways 49 and 41, *D.B.M.* (*D.B.M.* & *G.A.M.* 2464); Mariposa Co., *D.B.M.* (*D.B.M.* & *G.A.M.* 2465); Mono Co., *D.B.M.* (*D.B.M.* & *G.A.M.* 2466).

This is the first chromosome number reported for *S. albens*. It has two chromosomes about twice the length of the other 64.

4. *STACHYS ANNUA* L.

Stachys annua L., Sp. Pl. ed. 2, 813, 1763 (*sensu* Ball in Tutin et al., Flora Europaea, Vol. 3, 370 p., 1972).

It was introduced from Europe and has been collected in disturbed habitats in Maine, New Jersey, New York, and the District of Columbia. It does not seem to persist.

Previous authors reported the chromosome number of $2n = 34$ on material from European sources (Lang, 1940; Aydin, 1978).

5. *STACHYS ARVENSIS* L.

Stachys arvensis L., Sp. Pl. ed. 2, 814, 1763 (*sensu* Ball in Tutin et al., Flora Europaea, Vol. 3, 370 p., 1972).

It has been introduced from Europe into waste land and cultivated fields in British Columbia, California, Louisiana, Maine, Massachusetts, New Jersey, New York, Nova Scotia, Oregon and Pennsylvania. It only seems to persist along the west coast of North America.

$2n = 10$. BRITISH COLUMBIA. Victoria, *Melburn in 1962 & 1965* (chromosome count by W.M. Bowden). — GERMANY. Alpes (*D.B.M. & G.A.M. 2937*).

Three chromosome numbers have been reported for *S. arvensis* by other authors: $2n = 10$ (Strid, 1965), $2n = 20$ (Wulff, 1939; Lang, 1940) and $2n = 18$ (Aydin, 1978).

6. *STACHYS ASPERA* MICHX.

Stachys aspera Michx., Fl. bor.-am. 2: 5, 1803. South Carolina, *Michaux* (Isotype: P, photograph in DAO!).

Stachys palustris L. var. *aspera* (Michx.) A. Gray, Manual Bot. Northern U.S., ed. 2, 317, 1856.

Stachys hyssopifolia Michx. var. *ambigua* A. Gray, Synopt. Fl. N. Am. 2: 387, 1878. Missouri, near St. Louis, *Engelmann* (Holotype: GH!, photograph in DAO!).

Stachys ambigua (Gray) Britt., Mem. Torrey bot. Club 5: 288, 1894, non *S. ambigua* J. Smith, Engl. Bot. 30: pl. 2089, 1810.

Stachys tenuifolia Willd. var. *aspera* (Michx.) Fern., Rhodora 10: 85, 1908.

Stachys grayana House, N.Y. State Mus. Bull. 293. 60, 1921 (based on *S. hyssopifolia* var. *ambigua*).

It is sporadic in moist habitats in Georgia, Illinois, Indiana, Iowa, Kentucky, Louisiana, Missouri, North Carolina, South Carolina, Tennessee and Virginia.

$2n = 68$. SOUTH CAROLINA. S of Columbia, *J. B. Nelson* (*D.B.M. 2572*).

This is the first chromosome number reported

for *S. aspera*. All 68 chromosomes are about equal in length.

7. *STACHYS BERGII* G. MULLIGAN & D. MUNRO, SP. NOV

Based on *Stachys rigida* Nutt. ex Benth. subsp. *lanata* Epling, Madroño 4: 270-272, 1938. California, Del Norte Co., Bear Basin, near Gasquet, C. & R. Epling, August 1935 (Holotype and isotype: LA in UC!, photographs in DAO!).

Other specimens seen. CALIFORNIA. Del Norte Co., Smith River and Patricks Creek, open hillsides in poor soil, from Smith River Canyon up to rocky hills at an altitude of 2000 feet, plants from perennial running root-stalks, in local colonies above normal coastal fog belt, July 1937, *H.E. & S.T. Parks 24024* (CAN!, GH!, NY!); Del Norte Co., Patricks Creek, warm hillside, flowers pale pink, 1000 feet, July 21, 1937, *H.E. Parks & J.P. Tracy 11405* (DAO!); Del Norte Co., open hillsides at Douglas Park on Smith River, 24 June 1936, *J. William Thompson 12933* (NY!); Del Norte Co., forming patches in gravelly places, flowers pale pink, altitude 2400 feet, July 9, 1940, *H.E. Parks & J.P. Tracy 11487* (JEPS!).

This species is named after Ken Berg, Humboldt State University, Arcata, California, who first collected living plants for us. It is known only from Del Norte County in northwestern California where it grows on hillsides up to 600 metres. *Stachys bergii* occurs around Gasquet at Bear Basin and French Hill and along Patrick Creek to Smith River. It grows on serpentine deposits listed in Kruckeberg (1984).

$2n = 34$. CALIFORNIA. Del Norte Co., Patricks Creek junction, Old Gasquet Toll Road, September 3, 1983, *K. Berg* (*D.B.M. & G. A. M. 2931*); Del Norte Co., on highway 199, a few plants by bridge over Smith River, between Gasquet and Patricks Creek, 5.1 mi W of Patricks Bridge, *D.B.M. 3011A*; Del Norte Co., N of highway 199 on Old Gasquet Toll Road at Patricks Creek, a few plants on serpentine soil, *D.B.M. 3011B*.

This is the first chromosome number reported for this species. All 34 chromosomes are about equal in length. This is the only Californian native that is diploid with the base number $x = 17$.

Stachys bergii previously was considered a subspecies of *S. rigida*, a species that we now know has 66 somatic chromosomes. *Stachys bergii* can be distinguished from the varieties of *S. rigida* by the following characters.

- A. Calyx tube about equalling lobes; calyx lobes lanceolate to broadly lanceolate; leaves of inflorescence spineless; petiole of most stem leaves less than 1 cm long; undersurface of leaves whitish; plant 15 to 40 cm tall *S. bergii*
- A. Calyx tube about twice as long as lobes; calyx lobes deltoid to narrowly deltoid; leaves of inflorescence with or without spines; petiole of most stem leaves more

than 1 cm long; leaves commonly greenish on both surfaces; plant usually over 40 cm tall *S. rigida* vars.

Stachys bergii ($2n = 34$) with its calyx tube about equalling lobes, calyx lobes lanceolate to broadly lanceolate and spineless leaves in the inflorescence, seems morphologically much closer to some eastern species with the base number $x = 17$ (*S. floridana*, $2n = 34$; *S. hispida*, $2n = 68$; *S. pilosa*, $2n = 68$; *S. tenuifolia*, $2n = 34$ & 68) than to *S. rigida* ($2n = 66$) with its calyx tube about twice as long as lobes, calyx lobes deltoid to narrowly deltoid, and leaves of the inflorescence with or without spines.

8. *STACHYS BIGELOVII* A. GRAY

Stachys bigelovii A. Gray, Proc. Am. Acad. 8: 371, 1872. Texas, in the crevices of rocks on the Limpo Creek, Wright 1535 (Holotype: NY!; isotypes: GH!, NY!).

This plant is native to Texas, occurring in crevices and along gravel and sand bars of canyons at middle and upper elevations.

The chromosome number of *S. bigelovii* is unknown.

9. *STACHYS BULLATA* BENTH.

Stachys bullata Benth., Lab. Gen. et Sp. 547, 1834. California, Beechey (Holotype: KEW!, photograph in DAO!; isotype: LA in UC!).

Stachys californica Benth., DC. Prodr. 12: 469, 1848. California, San Francisco, *Barceley* (Holotype: KEW!, photograph in DAO!; isotype: LA in UC!).

Stachys acuminata Greene, Bull. Calif. Acad. 2: 410, 1887. California, Island of Santa Cruz, July and August 1886, Greene (Holotype: US!, photograph in DAO!).

This species is mainly native to the coastal range of California from the San Francisco Bay area south to Los Angeles County. It occurs north to Trinity County, south to San Diego County and on Anacapa, Santa Cruz and Santa Rosa Islands. It grows on dry to moist slopes in canyons and along the margins of water courses.

$2n = 66$. CALIFORNIA. San Luis Obispo Co., *D.B.M.* (*D.B.M.* & *G.A.M.* 2447); Monterey Co., 22.8 km S Big Sur Station, *D.B.M.* (*D.B.M.* & *G.A.M.* 2450); Monterey Co., 7.2 km S Big Sur Station, *D.B.M.* (*D.B.M.* & *G.A.M.* 2451); San Benito Co., *D.B.M.* (*D.B.M.* & *G.A.M.* 2454).

This is the first chromosome number reported for this species. Two of the 66 somatic chromosomes are approximately twice the length of the other 64 chromosomes.

10. *STACHYS BYZANTINA* C. KOCH

Stachys byzantina C. Koch, Linnaea 21: 686, 1849

(*sensu* Ball in Tutin *et al.*, Flora Europaea, Vol. 3, 370 p., 1972).

This species was introduced from Europe, probably as an ornamental. It is naturalized locally in pastures, waste land and along roadsides in Ontario, California, New York and Vermont.

$2n = 30$. ONTARIO. Bruce Co., *P.M. Catling* (*D.B.M.* & *G.A.M.* 2506).

The same chromosome number, $n = 15$, was reported by Gill (1980, 1981) on plants from the same area but under the name *S. olympica* Poir.

11. *STACHYS CHAMISSONIS* BENTH.

Stachys chamissonis Benth., Linnaea 6: 80, 1831. California, San Francisco, *Chamisso* (Lectotype: LE!, photograph in DAO!; isolectotype: LA in UC!).

Stachys flaccida Eastwood, Bull. Torrey bot. Club 29: 80, 1902. California, Mendocino Co., near Mendocino, *Brown 836* (Holotype: CAS!, photograph in DAO!; isotypes: F, LA in UC!, US!).

This native of California occurs along the coast and into the coastal range from Santa Barbara County to Humboldt County and Santa Cruz Island. It is common on sea cliffs and along the margins of swamps, marshes, bogs and ditches, and in other moist areas.

$2n = 64$. CALIFORNIA. San Luis Obispo Co., *D.B.M.* 2753; Humboldt Co., *D.B.M.* (*D.B.M.* & *G.A.M.* 2773, 2775).

Four chromosomes are approximately twice the length of the remaining 60. This suggests that *S. chamissonis* is derived from ancestors with the tetraploid chromosome number $2n = 68$.

Stachys chamissonis Benth. var. *cooleyae* (Heller) G. Mulligan & D. Munro, *stat. nov.*

Based on *Stachys cooleyae* Heller, Bull. Torrey bot. Club 26: 590, 1899. British Columbia, Vancouver Island at Nanaimo, 18 July, 1891, *Cooley* (Holotype: NY!, photograph LA in UC!).

Stachys caurina Piper, Proc. biol. Soc. Wash. 32: 42, 1919. Clallam Co., Washington, Olympic Mountains, *Elmer 2543* (Holotype: US!, photographs in DAO!, and LA in UC!; isotype: DS!, photograph in DAO!).

Stachys confertiflora Piper, Proc. biol. Soc. Wash. 32: 42, 1919. Oregon, Benton Co., near Corvallis, 7 Aug. 1918, *Piper* (Isotype: GH!, photograph in DAO!).

Stachys ciliata Dougl. ssp. *macrantha* Piper, Proc. biol. Soc. Wash. 32: 43, 1919. British Columbia, between lat. 49° and 49°10', and long. 121°25' and 122°, *Macoun 54,685* (Holotype: US!, photograph in DAO!, and LA in UC!).

This taxon is mainly native to the coastal area from southern Oregon, through Washington to Vancouver Island and the adjacent mainland of

British Columbia. It also occurs locally in a marsh at Oak Park, San Luis Obispo County in California. It grows along the edges of the sea, rivers, creeks, springs, swamps, marshes and bogs.

$2n = 64$. BRITISH COLUMBIA. Vancouver Island, N of Cassidy, *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2246)*; Vancouver Island, Saanichton Expt. Farm, *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2258)*; Vancouver Island, S of Duncan, *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2255)*; Vancouver Island, W of Cameron Lake, A. & O. Ceska (*D.B.M. & G.A.M. 2566*); Vancouver Island, W of Sooke River, A. & O. Ceska (*D.B.M. & G.A.M. 2567*); Vancouver Island, French Beach, A. & O. Ceska (*D.B.M. & G.A.M. 2568*); Vancouver Island, S of Cowichan Bay Road, *D.B.M. 2820, 2821*; Vancouver Island, S of junction to Yellow Point, *D.B.M. 2822*; Vancouver Island, W of Taylor River bridge, *D.B.M. 2826*; Vancouver Island, S of Port Renfrew, *D.B.M. 2836*; E of Vancouver, *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2262)*. — WASHINGTON. Clallam Co., *D.B.M. 2244*; Lewis Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2804, 2805, 2808, 2813)*. — OREGON. Lane Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2786)*; Columbia Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2800)*.

Four chromosomes are approximately twice the length of the remaining 60. Gill (1980, 1981) reported $n = 34$ for plants of var. *cooleyae* from one location in British Columbia. We consider this to be a miscount. The chromosome number for *S. cooleyae* reported as $n = 32$ in Taylor & Mulligan (1968) is erroneous because of a misidentification and miscount (see under *S. mexicana*).

12. *STACHYS CLINGMANII* SMALL

Stachys clingmanii Small, Fl. southeastern U.S. 1032, 1037, 1903. North Carolina, Swain Co., Clingman's Dome, 6000 feet, August 1891, Beardslee & Kofoid (Holotype: NY!, photograph LA in UC!; isotypes: MO!, LA in UC!, US!, photographs in DAO!).

It is native in meadows, wood clearings and along roadsides in Arkansas, Indiana, North Carolina, Tennessee, Vermont and Virginia.

The chromosome number of this species is unknown.

13. *STACHYS COCCINEA* ORTEGA

Stachys coccinea Ortega, Hort. Mat. 20, 1797. Plant probably described from material sent by Sessé from the western part of Mexico between 1789 and 1792 and grown in the *Hortus Regius Matritensis* in Madrid. There is no collection in MA prior to 1798 but there is one of *S. coccinea* collected in the botanical garden in 1800.

Stachys coccinea Jacq., Hort. Schoenb. 3: 18, 1798. Apparently based on cultivated material grown in Schoenbrunn Garden, Vienna. Original material was not seen.

Stachys cardinalis Kunze, Bot. Zeit. 2: 645, 1844. Apparently based on cultivated material. It was not seen.

Stachys oaxacana Fern., Proc. Am. Acad. Sci. 35: 564, 1900. Mexico, Oaxaca, Papico Cuicatlan, alt. 5400 ft., *Gonzales 47* (Lectotype: GH!, photograph in DAO!).

Stachys limitanea A. Nels., Am. J. Bot. 25: 115, 1938. Arizona, moist rock crevices, Massacre Camp, mountains between Ruby and Tucson-Nogales highways, *Nelson & Nelson 1471* (Holotype: RM!, photograph in DAO!).

It is native along the banks of streams and in rock crevices, to 1800 metres, in the foothills and mountains of Arizona and New Mexico.

$2n = 84$. ARIZONA. Santa Cruz, *G. Yatskievych & M.D. Windham (D.B.M. & G.A.M. 2553)*.

The same chromosome number ($n = 42$) was reported for plants from New Mexico by Spellenberg (1986) and a count of $2n = 80$ by Lang (1940).

14. *STACHYS DRUMMONDII* BENTH.

Stachys drummondii Benth., Lab. Gen. et Sp. 551, 1834. Texas, Brazos River, 1833, *Drummond* (Holotype: KEW!; isotype?: G!; photographs in DAO!).

It is native, at low elevations, in open woods and dense thickets in southeastern Texas.

$2n = ca$ 80-82. TEXAS. Nuecas Co., *G. Williges (D.B.M. & G.A.M. 2933)*.

This approximate count is the first for *S. drummondii*.

15. *STACHYS EPLINGII* J. B. NELSON

Stachys eplingii J. B. Nelson, Brittonia 31: 492, 1979. Virginia, Fauquier Co., Swale 1/4 mi S of Route 55, Pond Mountains, western slope of Bull Run Mountains, *Allard 8985* (Holotype: NY; isotypes: F, GH, US! VPI).

It is native on mountain slopes in Arkansas, Kentucky, North Carolina, Oklahoma, Tennessee and Virginia.

$2n = 34$. TENNESSEE. Polk Co., 1.6 km NE of junction highway 64 on the road to Archville, *D.B.M. 2921*; Polk Co., 2.7 km S of highway 411 on highway 30, *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2920)*.

All of the chromosomes are about the same length. This is the first chromosome number reported for this species.

16. *STACHYS FLORIDANA* SHUTTLEW. EX BENTH.

Stachys floridana Shuttlew. ex Benth., DC. Prodr. 12: 478, 1848. Florida, near Jacksonville, *Rugel 176* (Isotypes: BM, F, MO, US, NY!).

This species is native to Florida. Herbarium specimens, representing introductions into Geor-

gia, Louisiana, North Carolina and Texas, have been seen. *Stachys floridana* has also been introduced into Alabama, Mississippi, South Carolina, Tennessee and Virginia (J. B. Nelson, pers. comm.). It occurs in moist woodland situations and as an aggressive weed along roadsides and in waste places, lawns and cultivated land.

$2n = 34$. FLORIDA. Escambia Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2909)*; Gadsden Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2910)*; Leon Co., Tallahassee, *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2913)*; Leon Co., Tallahassee, J. B. Nelson (*D.B.M. & G.A.M. 2554*).

This is the first time the chromosomes of this species have been counted. All of the chromosomes are about the same length.

17. *STACHYS GERMANICA* L.

Stachys germanica L., Sp. Pl. 581, 1753 (*sensu* Ball in Tutin et al., Flora Europaea, Vol. 3, 370 p., 1972).

This species was introduced from Europe and is naturalized locally in waste places, fields and along roadsides in southern Ontario, Florida, New Jersey, Ohio, Pennsylvania, Tennessee and Virginia.

$2n = 30$. ONTARIO. Wellington Co., *P.M. Catling (D.B.M. & G.A.M. 2507)*.

Gill (1980, 1981) reported the same chromosome number ($n = 15$) for plants from the same area and Lang (1940), Vachova (1978), van Loon & van Setten (1982), and Papanicolaou (1984) observed 30 somatic chromosomes in plant material from Europe.

18. *STACHYS HISPIDA* PURSH

Stachys hispida Pursh, Fl. Am. Sept. 2: 407, 1814. Virginia, Clayton (Holotype: BM!, photograph in DAO!).

Stachys palustris L. var. *macrocalyx* Jennings, J. Wash. Acad. Sci. 10: 458, 459, 1920. Ontario, black ash swamp at east end of Pelican Lake, Sioux Lookout, Jennings & Jennings 11,031 (Holotype: CM!, photograph in DAO!).

Stachys tenuifolia Willd. var. *perlonga* Fern., Rhodora 45: 466, 468, 1943. Virginia, Greensville Co., bottomland woods along Meherrin River northeast of Gaskins, Fernald & Long 13,435 (Lectotype: GH!; isoelectotypes: CAN!, US!; photographs in DAO!; and MO, NY, PH, TENN, J. B. Nelson, pers. comm.).

Stachys tenuifolia Willd. var. *platyphylla* Fern., Rhodora 45: 468, 1943. Vermont, sandy shore of Connecticut River, Norwich, July 1910, Williams (Holotype: GH!, photograph in DAO!).

Stachys tenuifolia Willd. var. *hispida* (Pursh) Fern., Rhodora 45: 469, 470, 1943.

Stachys palustris L. var. *hispida* (Pursh) Boivin, Phytologia 22: 381, 1972.

Stachys pilosa Nutt. ssp. *hispida* (Pursh) Löve & Löve, Taxon 3: 354, 1982.

In Canada this species is native in southern Québec, southern Ontario and southern Manitoba. In the United States it occurs from Maine south to Georgia in the east and westward to North Dakota, Iowa and Missouri. It grows along the margins of lakes, rivers, creeks, swamps, ditches, marshes and other areas flooded in the spring.

$2n = 68$. ONTARIO. Kent Co., Dover Township, *D.B.M. 2958*; Essex Co., Tillbury North Township, *D.B.M. 2961*; Pelee Island, E end of Scudder, *D.B.M. 2963*; Pelee Island, on Henderson Road, *D.B.M. 2964*; Pelee Island, on Central Dyke Road, *D.B.M. 2967*. — OHIO. Crawford Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2175)*. — INDIANA. Clinton Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2186)*. — IOWA. Jackson Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2201)*. — WISCONSIN. Eau Claire Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2299)*; St. Croix Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2212)*.

Löve & Löve (1982) reported $2n = 64$ for plants of *S. pilosa* ssp. *hispida* from one site in Manitoba. We consider this to be a miscount. In addition the *S. tenuifolia* counts of $n = 32$ for plants from one location in Québec and two in Ontario, and the *S. tenuifolia* var. *hispida* report of $n = 32$ based on plants from one location in Ontario and another in Manitoba (Gill, 1980, 1981) are also considered to be incorrect. *Stachys hispida* is a tetraploid with the base number $x = 17$. All of its somatic chromosomes are approximately equal in length.

19. *STACHYS HYSSOPIFOLIA* MICHX.

Stachys hyssopifolia Michx., Fl. bor.-am. 2: 4, 1803. (South Carolina), Michaux (Isotype: P!, photographs in DAO!, and LA in UC!).

Stachys atlantica Britt., Manual Fl. northern U.S. 792, 1901. New York, Long Island, Southampton, Clute 277 (Holotype: NY).

Stachys lythroides Small, Fl. southeastern U.S. 1031, 1903. Florida, near Tallahassee, Berg (Holotype: NY, photographs LA in UC!).

Stachys hyssopifolia Michx. var. *lythroides* (Small) J. B. Nelson, Phytologia 46: 94, 1980.

This native species has a disjunct distribution in North America. In the extreme eastern portion of the United States, it ranges from southern Maine, New York and Pennsylvania to northern Florida. Further west, it occurs in Michigan, Indiana, Illinois and Missouri. It is typically found around the edges of ponds in the east but also occurs in moist meadows, swamps, marshes and ditches throughout its range.

$2n = 34$. MASSACHUSETTS. Boston, *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2564)*. — SOUTH CAROLINA. Near

Columbia, *C. Aulbach-Smith* (*D.B.M. & G.A.M. 2864*). — INDIANA. Jasper Co., *D.B.M. 2908*. — FLORIDA. Leon Co., *D.B.M. & J. B. Nelson (D.B.M. & G.A.M. 2912)*.

The chromosomes are all approximately the same length. This is the first time that the chromosomes of this taxon have been counted.

20. *STACHYS LATIDENS* SMALL IN BRITTON

Stachys latidens Small in Britton, Manual Fl. northern U.S. 793, 1901. Virginia, White Top Mountain, August 11, 12, 1892, *Small* (Holotype: NY, photograph LA in UC!; isotypes: F, LA in UC!, MO, PENN, PH, US!).

Stachys tenuifolia Willd. var. *latidens* (Small) J. B. Nelson, Phytologia 46: 94, 1980.

This native is most common in woodlands, thickets and clearings on mountainsides in Virginia and North Carolina. It is less common in Alabama, District of Columbia, Georgia, Kansas, southern New Jersey, western Pennsylvania and West Virginia.

$n = 17$, $2n = 34$. TENNESSEE. Sassafras Ridge, *J. B. Nelson (D.B.M. & G.A.M. 2555)*. — GEORGIA. Rabun Co., *D.B.M. 2917*. — NORTH CAROLINA. Haywood Co., *D.B.M. 2924*; Mitchell Co., *D.B.M. 2929*.

$2n = 68$. NORTH CAROLINA. Jackson Co., *D.B.M. 2922*; Haywood Co., *D.B.M. 2923, 2925*; Mitchell Co., *D.B.M. 2928*.

Stachys latidens contains diploid and tetraploid populations with the base number $x = 17$. All of the chromosomes were of approximately the same length. Although diploid plants grown in the greenhouse tended to be less robust than tetraploids, we could not find any morphological characters that would consistently permit us to separate plants at the two ploidy levels. This is the first time the chromosome numbers of this taxon have been reported.

21. *STACHYS MEXICANA* BENTH.

Stachys mexicana Benth., Lab. Gen. et Sp. 541, 1834. Nueva España (probably collected on expedition to Nootka by Mocino), *Mocino & Sessé* (Holotype: OXF!; possible isotype: MA!; photographs in DAO!).

Stachys ciliata Dougl. ex Benth., Lab. Gen. et Sp. 539, 1834. Among brush wood on the banks of the Columbia River near the ocean, 1825, *Douglas* (Holotype: KEW!, photographs in DAO!, and LA in UC!).

Stachys nuttallii Shuttlew. var. *occidentalis* Benth., DC. Prodr. 12: 469, 1848. Nootka Island, *Barclay* (Lectotype: KEW!, photograph in DAO!).

Stachys ciliata Dougl. ex Benth. var. *pubens* Gray, Synopt. Fl. N. Am. 2: 388, 1878. British Columbia, Fraser River, *Holmes* (Lectotype: NY!).

Stachys pubens (Gray) Heller, Bull. Torrey bot. Club 25: 581, 582, 1898.

Stachys emersonii Piper, Erythea 6: 31, 32, 1898. Washington, Chehalis Co., along river banks, Hoquiam, *Lamb 1138* (Isotypes: US!, photographs in DAO!, and LA in UC!).

This species is native on Annette Island in Alaska, the Queen Charlotte Islands and Vancouver Island and adjacent mainland, in western Washington, in western Oregon and in western California. It typically grows in moist locations or in drier areas of floodplains.

$2n = 66$. BRITISH COLUMBIA. Vancouver Island, at Combers Beach, S of Mitchell (*D.B.M. & G.A.M. 2551*); Vancouver Island, near Ucluelet, *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2827)*; Queen Charlotte Islands, Moresby Island, *J. A. Calder & R. L. Taylor 36035 & 36704*, reported as $n = 32$ for *Stachys cooleyae* A. Heller in Taylor and Mulligan (1968), recounted on same slides December 23, 1981 as $n = 33$. — WASHINGTON. Grays Harbour Co., *D.B.M. 2815*. — OREGON. Benton Co., *D.B.M. 2787*; Lincoln Co., *D.B.M. 2788*; Clatsop Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2793)*. — CALIFORNIA. Humboldt Co., *D.B.M. 2771, 2776, 2777*; Del Norte Co., *D.B.M. 3012, 3013*.

The $n = 32$ chromosome count reported for *S. cooleyae* from two locations in the Queen Charlotte Islands of British Columbia (Taylor & Mulligan, 1968) is invalid due to misidentifications and miscounts. The counted specimens (36035 & 36704) are plants of *S. mexicana* and a recount of the slides attached to the vouchers revealed that the number is $n = 33$ not $n = 32$. In addition, we consider the reports of $n = 32$ by Gill (1980, 1981) for *S. mexicana* material from one location in British Columbia to be a miscount. We observed that two of the somatic chromosomes were approximately twice the size of the other 64.

22. *STACHYS NUTTALLII* SHUTTLEW. EX BENTH.

Stachys nuttallii Shuttlew. ex Benth., DC. Prodr. 12: 469, 1848. Tennessee, Cumberland Mountains, June 1842, *Rugel* (Isotypes: NY!, KEW!, G!, BM!, DAO!; photographs in DAO!).

Stachys cordata Riddell, Suppl. Cat. Ohio Pl. 15, 1836. Ohio, *Riddell* (Holotype: US!, photographs in DAO!, and LA in UC!).

Stachys palustris L. var. *cordata* (Riddell) A. Gray, Manual Bot. Northern U.S., ed. 2, 317, 1856.

Stachys salvioides Small, Fl. southeastern U.S. 1032, 1902. Tennessee, White Cliff Springs, *Kearney* (Holotype: NY!, photograph LA in UC!).

Stachys riddellii House, Bull. N.Y. State Mus. 233: 60, 1921. Based on *Stachys cordata* Riddell.

Stachys subcordata Rydb., Torreyia 27: 88, 1927. Virginia, Bedford Co., peaks of Otter, *Rydberg 9264* (Holotype: NY!; isotypes: CAS!, UC!, US!; photographs in DAO!, and LA in UC!).

This taxon is native in woods and meadows, often in wet locations and at higher elevations, in Georgia, Illinois, Indiana, Kentucky, North Carolina, Ohio, Pennsylvania, South Carolina, Tennessee, Virginia and West Virginia.

$2n = 34$. TENNESSEE. Washington Co., *D.B.M.* 2927.

The 34 somatic chromosomes were about equal in length. This is the first time the chromosome number of this species has been reported.

23. *STACHYS OFFICINALIS* (L.) TREVISAN

Stachys officinalis (L.) Trevisan, *Prosp. Fl. Euganea* 26, 1842 (*sensu* Ball in Tutin *et al.*, *Flora Europaea*, Vol. 3, 370 p., 1972).

This plant has escaped from gardens in the northeastern United States but does not seem to have become naturalized.

$2n = 16$. FRANCE. Vosges, J. McNeill 8529.

The somatic chromosomes were much longer than any of the other *Stachys* taxa examined. The same chromosome number was previously reported for European material by Lang (1940), Polya (1949), Guinochet & Logeois (1962), and Gadella & Kliphuis (1968).

24. *STACHYS PALUSTRIS* L.

Stachys palustris L., *Sp. Pl.* 580, 1753 (*sensu* Ball in Tutin *et al.*, *Flora Europaea*, Vol. 3, 370 p., 1972).

This species was introduced from Eurasia as early as 1815 (Mulligan *et al.*, 1983) and has become naturalized along the margins of water-courses, along roadsides, in cultivated fields and in waste places. In Canada, it occurs in Newfoundland, Prince Edward Island, Nova Scotia, New Brunswick, southern Québec and southern Ontario. It also was collected once in southern British Columbia. In the United States, it is found in Connecticut, Delaware, Illinois, Maine, Massachusetts, New Jersey, New York, Vermont and Wisconsin.

Plants of *S. palustris* from Scotland and 8 locations in Newfoundland, Québec and Ontario had the chromosome numbers $n = 51$ and $2n = 102$ (Mulligan *et al.*, 1983). Lang (1940), Löve (1954), Morton (1973), Wilcock & Jones (1974) and Gervais & Cayouette (1985) obtained the same chromosome number for this species. The chromosome counts of $n = 32$ or $2n = 64$ on European material of *S. palustris* by Rohweder (1937), Wulff (1938) and Aydin (1978) appear to be erroneous. The numbers of $2n = 64$ and $2n = 96$ for North American plants of *S. palustris* by Gill &

Morton in Wilcock & Jones (1974), and Gill (1980, 1981) are also erroneous counts, with the $2n = 64$ number probably referable to *S. pilosa* var. *pilosa* and the $2n = 96$ to *S. palustris*. Voucher specimens for the Gill counts are not available. *S. palustris* is a hexaploid with the base number $x = 17$. The 102 somatic chromosomes of *S. palustris* are almost equal in length.

Examination of the seed coats of 20 species of *Stachys*, using a scanning electron microscope, showed that introduced *S. palustris* had a hexagonal areolate testa topography. Nineteen other species, all native to North America, had a simple-reticulate testa topography. These species were: *S. ajugoides*, *S. albens*, *S. bullata*, *S. chamissonis*, *S. coccinea*, *S. drummondii*, *S. eplingii*, *S. floridana*, *S. hispida*, *S. hyssopifolia*, *S. latidens*, *S. mexicana*, *S. nuttallii*, *S. pilosa*, *S. pycnantha*, *S. rigida*, *S. rothrockii*, *S. stricta*, and *S. tenuifolia*.

25. *STACHYS PILOSA* NUTT.

Stachys pilosa Nutt., *J. Acad. Phil.* 7. 48, 1834. Idaho, near junction of Big Lost River Valley and Snake River Plain, 6 June 1833, Wyeth (Holotype: BM!, photograph in DAO!).

Stachys velutina Schweintz, Longs Exped. Winnipeg 2: 390, 1824. *Non* Willd., *Enumer. Suppl.* 41, 1814; *nec* Greene, *Erythra* 2: 121, 1894.

Stachys bracteata Greene, *Pittonia* 3: 342, 1898. California, shores of Goose Lake, 1895, Austin (Lectotype: NDG!, photograph in DAO!).

Stachys scopulorum Greene, *Pittonia* 3: 342, 1898. Colorado, Bear Creek, 23 July 1889, Greene (Holotype: NDG!, photograph in DAO!).

Stachys teucriformis Rydb., *Bull. Torrey bot. Club* 31: 640, 1904. Colorado, New Windsor, 1894, Osterhout (Holotype: NY!, photograph LA in UC!).

Stachys palustris L. var. *homotricha* Fern., *Rhodora* 10: 85, 1908. Maine, Piscataquis Co., Pleasant River Valley, Brownsville, 20 Sept. 1900, Fernald (Holotype: GH!, photograph in DAO!).

Stachys ampla Rydb., *Bull. Torrey bot. Club* 36: 683, 1909. South Dakota, Custer Black Hills, Rydberg 1208 (Holotype: NY!, photograph LA in UC!).

Stachys asperirma Rydb., *Bull. Torrey bot. Club* 36: 682, 1909. Utah, towards Jordan City, Leonard 138 (Holotype: NY!).

Stachys leibergii Rydb., *Bull. Torrey bot. Club* 36: 682, 683, 1909. Idaho, Blue Creek, Cœur d'Alene Mountains, Leiberg 1328 (Holotype: US!, photograph in DAO!; isotype: UC!).

Stachys palustris L. var. *puberula* Jennings, *J. Wash. Acad. Sci.* 10: 458, 1920. Ontario, shore of Jarvis Lake at Hunt, Jennings & Jennings 15052 (Holotype: CM!, photograph in DAO!).

Stachys palustris L. var. *nipigonensis* Jennings, J. Wash. Acad. Sci. 10: 459, 460, 1920. Ontario, head of Ombabika Bay, north end of Lake Nipigon, Jennings & Jennings 6944 (Holotype: CM!, photograph in DAO!).

Stachys borealis Rydb., Brittonia 1,2: 95-96, 1931. Northwest Territories, Mackenzie River, 1861-2, Onion, Kennicott & Hardisty (Holotype: NY!, photograph LA in UC!).

Stachys homotricha Rydb., Brittonia 1,2: 95, 1931. Based on *Stachys palustris* var. *homotricha* Fern.

Stachys puberula Rydb., Brittonia 1,2: 95, 1931. Based on *Stachys palustris* var. *puberula* Jennings.

Stachys pustulosa Rydb., Brittonia 1,2: 95, 1931. Wisconsin, Fort Howard, 22 August 1890, Schuette (Holotype: NY!, photograph LA in UC!).

Stachys schweinitzii Rydb., Brittonia 1,2: 95, 1931. Based on *S. velutina* Schwein., Keating Narrative, Longs Exp. Winnipeg 2: 390, 1824.

Stachys palustris L. ssp. *pilosa* (Nutt.) Epling, Beih. Reper. Spec. nov. Regni veg. 80: 63, 1934.

Stachys palustris L. var. *phaneropoda* Weather ex Fern., Rhodora 45: 475, 1943. Iowa, riverbank, Estherville, Wolden 1118 (Holotype: GH!, photographs in DAO!, and LA in UC!).

Stachys palustris L. var. *pilosa* (Nutt.) Fern., Rhodora 45: 474, 1943.

Stachys palustris L. var. *homotricha* Fern. forma *stevensonis* Boivin, Phytologia 22: 380, 1972. Alberta, Clear Lake, Stevenson 1332 (Holotype: DAO!).

This native plant is the most widespread *Stachys* taxon in North America. It is common in the western half of Canada and the United States, except for its absence in most of California and western Oregon, western Washington, western British Columbia, and its rarity in Yukon and Alaska. It is sporadic in most of the eastern half of Canada and the United States but is absent in northeastern Canada, Prince Edward Island and the southeastern United States. It grows in a wide range of habitats, especially areas that undergo spring flooding. This includes the margins of lakes, rivers, creeks, ponds, swamps, coulees and ditches. It is occasionally a weed of cultivated ground.

$2n = 68$. ONTARIO. Dorion (near Thunder Bay), D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2355); Eagle River, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2351); Thunder Bay, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2353). — MANITOBA. Melita, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2323); Turtle Mountain Prov. Park, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2325); S of Brandon, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2326); SE of Brandon, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2340); Riding Mountain Natn. Park, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2332, 2334); S of Dauphin, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2335); E of Dauphin, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2336); St. Rose du Lac, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2337); Holland, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2341);

W of Morden, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2342); Morden, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2345); Sandilands Prov. Forest, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2349); Souris, D.B.M. 2668. — SASKATCHEWAN. Maple Creek, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2307); Fort Qu'Appelle, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2312); Corrine, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2313); Kennedy, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2316); Moosejaw, D.B.M. 2691. — ALBERTA. N of junction road to Hill Spring on highway 6, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2284); N of junction highway 505 on highway 6, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2286); Milk River, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2295); Seven Persons, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2300); Medicine Hat, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2302). — WYOMING. Laramie, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2226). — COLORADO. Larimer Co., D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2229); Costillo Co., D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2471). — ARIZONA. Apache Co., D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2751).

Gill (1980, 1981) published counts of $n = 32$ on material of *S. palustris* from 15 locations in New Brunswick, Québec, Ontario, Manitoba and Alberta. Most, if not all, of these were probably determined from plants of *S. pilosa* var. *pilosa*. However, voucher specimens are not in the herbarium of the Department of Biology, University of Waterloo, Ontario, as was stated in Gill (1980, 1981). Löve & Löve (1982) reported the somatic number of $2n = 64$ for plants of *S. pilosa* var. *pilosa* from Manitoba. We are convinced that the $2n = 64$ reports are erroneous and that this widespread taxon is a tetraploid with the base number $x = 17$. The 68 somatic chromosomes of this taxon are almost equal in length.

Stachys pilosa Nutt. var. ***arenicola*** (Britton) G. Mulligan & D. Munro, *comb. nov.*

Based on *Stachys arenicola* Britt., Manual Fl. northern U.S. 792, 1901. New York, Staten Island, near New Dorp, *Domina* (Holotype: NY!, photograph LA in UC!).

Stachys palustris L. var. *arenicola* (Britt.) Farw., Am. Midl. Nat. 11. 82, 1928.

Stachys brevidens Rydb., Brittonia 1,2: 95, 1931. Minnesota, Tower, July 1891, Luggen (Holotype: Minn!, photograph in DAO!).

Stachys palustris L. ssp. *arenicola* (Britt.) Gill, Phytologia 46: 240, 1980.

In Canada, variety *arenicola* occurs only in the southern tip of Ontario and in southern Manitoba. It is fairly common in moist habitats in Minnesota, Wisconsin, Iowa, Illinois and Indiana and is rare in South Dakota, Nebraska, Kansas, Missouri, Arkansas, Kentucky, Ohio, Michigan, District of Columbia and New York. Although this taxon is frequently confused with *S. palustris*, it is most closely related to *S. pilosa* var. *pilosa* and even *S. hispida*.

$2n = 68$. MICHIGAN. Location unknown, A. A. Reznicek (D.B.M. & G.A.M.). — KENTUCKY. Meade Co., D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2479).

Material of *S. pilosa* var. *arenicola* was tetraploid with the base number $x = 17$. All of the chromosomes are about equal in length. This is the first chromosome number report for this taxon.

26. *STACHYS PYCNANTHA* BENTH.

Stachys pycnantha Benth., Pl. Hartweg, 331, 1849. California, Carmel, Hartweg 1922 (Holotype: KEW!, photograph LA in UC!; isotypes: KEW, NY).

This native occurs mainly in the coastal range from Santa Barbara County to Contra Costa and Solano Counties. It also grows inland in Butte and Tehama Counties. It seems to favour serpentine deposits.

$2n = 66$. CALIFORNIA. Marin Co., *D.B.M.* (*D.B.M.* & *G.A.M.* 2756).

Two of the chromosomes were approximately twice the length of the other 64. This is the first chromosome number report for this species.

27. *STACHYS RIGIDA* NUTT. EX BENTH.

Stachys rigida Nutt. ex Benth., in DC. Prodr. 12: 472, 1848. Oregon/Washington?, Columbia River, Nuttall (Lectotype: PHIL!, photograph in DAO!).

Stachys prattenii Durand, J. Acad. Sci. Phil. 2: 100, 1855. California. (Calaveras Co. ?), Pratten (Holotype: PH!, photograph in DAO!).

Stachys littoralis Greene, Pittonia 3: 341, 1898. California, Modoc Co., rocky shore of Egg Lake, 25 July 1893, Baker (Holotype: NDG!, photograph in DAO!). *Non S. littoralis* Phillipi, An. Univ. Chile 90: 560, 1895.

Stachys striata Greene, Pittonia 3: 341, 1898. California, Plumas Co., July 1882, Austin (Holotype: NDG!, photograph in DAO!).

Stachys vestita Howell, Fl. northwest Am. 1: 558, 1901. Oregon, Grant's Pass, 1886, Howell (Isotypes: F, US!, photograph in DAO!).

Stachys rivularis Heller, Muhlenbergia 1: 33, 1906. California, Nevada Co., Truckee, Heller 7114 (Isotypes: NY! US!; photographs in DAO!).

Stachys rigida Nutt. ex Benth. ssp. *rivularis* (Hell.) Epling, Beih. Repert. Spec. nov. Regni veg. 80: 60, 1934.

Stachys ajugoides Benth. var. *rigida* (Nutt. ex Benth.) Jeps. & Hoov., Fl. Calif. 3: 427, 1943.

It is native to the northern half of California, adjacent Washoe County in Nevada, western Oregon and southwestern Washington. It inhabits moist to wet, often shaded, locations along water courses, marshes, lakes, ditches and seepage areas at altitudes of up to 1800 metres.

$n = 33$, $2n = 66$. OREGON. Jackson Co., *D.B.M.* (*D.B.M.* & *G.A.M.* 2780); Deschutes Co., Sun River, *D.B.M.* (*D.B.M.* & *G.A.M.* 2782); Deschutes Co., Red-

mond, *D.B.M.* (*D.B.M.* & *G.A.M.* 2784). — CALIFORNIA. Placer Co., *D.B.M.* 2760; Nevada Co., *D.B.M.* 2762; Plumas Co., *D.B.M.* 2764; Tehama Co., *D.B.M.* 2768; Shasta Co., *D.B.M.* 3001; Siskiyou Co., *D.B.M.* 3002, 3004, 3005, 3007; Trinity Co., *D.B.M.* 3009.

This is the first chromosome count reported for this taxon. Two of the 66 somatic chromosomes are approximately twice the length of the other 64.

Stachys rigida Nutt. ex Benth. var. *quercetorum* (Heller) G. Mulligan & D. Munro, *comb. nov.*

Based on *Stachys nuttallii* Shuttlew. var. *leptostachya* Benth., Pl. Hartweg, 331, 1849. California, Monterey near Carmel, Hartweg 1921 (Holotype: KEW!, photograph in DAO!; isotype: NY!).

Stachys quercetorum Heller, Muhlenbergia 2: 318, 1907. California, San Mateo Co., near Crystal Springs, Heller 8577 (Isotypes: DS!, US!, photographs in DAO!).

Stachys gracilentia Heller, Muhlenbergia 2: 319, 1907. California, San Mateo Co., near Crystal Springs, Heller 8574 (Isotypes: F, US!, photograph in DAO!).

Stachys viarum Heller, Muhlenbergia 2: 316, 1907. California, San Mateo Co., near San Mateo, Heller 858 (Isotypes: F, US!, photograph in DAO!).

Stachys rigida Nutt. ex Benth. ssp. *quercetorum* (Heller) Epling, Beih. Repert. Spec. nov. Regni veg. 80: 59, 1934.

Stachys ajugoides Benth. var. *quercetorum* (Heller) Jeps. & Hoov., Fl. Calif. 3: 427, 1943.

This variety is coastal ranging from Santa Clara County in California to Douglas County in Oregon. It also occurs in southern California in western San Bernardino, Orange, Los Angeles and Ventura Counties. Variety *quercetorum* grows in both dry and moist habitats.

$2n = 66$. CALIFORNIA. San Mateo Co., *D.B.M.* 2754.

This is the first chromosome number report for this taxon. Two of the 66 somatic chromosomes are approximately twice the length of the other 64.

28. *STACHYS ROTHROCKII* GRAY

Stachys rothrockii Gray, Proc. Am. Acad. Arts 12: 82, 1877. New Mexico, Zuni, 1874, Rothrock 177 (Holotype: GH!; isotypes DAO!, NY, PH, US!).

It is native to central and northern Arizona, northwestern New Mexico and southwestern Utah. It grows predominantly in open pine forests between 1500 and 2000 metres, frequently on alkaline soils.

$2n = 34$. ARIZONA. Coconino Co., *D.B.M.* 2746.

This is the first chromosome number report for this taxon.

29. *STACHYS STEBBINSII* G. MULLIGAN & D. MUNRO, SP. NOV.

Holotype. — California, Riverside Co., in Palm Springs, along Tahquitz Creek, about 60 to 100 m west of bridge on highway 111 (at south end of city), many plants in sand amongst boulders in the central part of the creek, living material collected by D. B. Munro, July 25, 1980 and grown in a greenhouse in Ottawa; holotype is greenhouse grown, chromosome number $2n = 66$ (Munro & Mulligan 2433 DAO!).

Perennis, patens rhizomatibus subterraneis et seminibus; rhizomata alba succulenta, 5-10 mm lata; caules erecti, plerumque robusti, 1.0-1.5 m longi, pilis et eglanduliferis et glanduliferis, pili glanduliferi densi in supremo caule, calyce et foliis, pili glanduliferi brevistipitati, flavidi, viscid-resinosi odoriferi; folia ad 10-12 cm longa et ad 4-5 cm lata, late lanceolata usque anguste cordata, basi truncata usque cordata; petioli longissimi 5-6 cm longi; flores albi usque pallide rosei, in quoque verticillo sex; corollae tubus 6-7 mm longus, labium superius 7-8 mm longum, labium inferius 10-11 mm longum; tubae annulus obliquus constrictus extra tubum, calcar saccatum magnum; calyx 6-7 mm longus, calycis tuba dentibus fere duplo longior; semina atro-brunnea usque nigra, 2.0×1.5 mm.

Perennial, spreading by underground rhizomes and seeds; rhizomes white and fleshy, 5-10 mm thick; stems erect, usually robust, 1.0-1.5 m tall, with both eglandular and glandular hairs; glandular hairs abundant on upper stem and on the calyx and leaves, glandular hairs short-stalked, yellowish, sticky-resinous and odouriferous; leaves to 10-12 cm long and 4-5 cm wide, broadly lanceolate to narrowly cordate with truncate to cordate leaf bases; longest petioles 5-6 cm long; flowers whitish to pale pink, 6 per verticel; corolla tube 6-7 mm long, upper lip 7-8 mm long, lower lip 10-11 mm long; annulus of tube oblique and constricted outside tube, saccate spur large; calyx 6-7 mm long, ratio of calyx tube to teeth approaching 2 to 1; seeds dark brown to black, 2.0×1.5 mm.

Other specimens seen. CALIFORNIA. Elsinore, dry valley, spring 1892, A. J. McClatchie (NY!); Riverside, along streams in hills, July 10, 1899, H. M. Hall 1220a (NY!); Riverside Co., Saunders Meadow, San Jacinto Mountains, 5500 feet, July 30, 1928, Carl V. Meyer 585 (JEPS!); Riverside Co., San Jacinto Mountains, wet bank below spring, Pine Flats, alt. 5700 ft., July 28, 1924, Philip A. Munz & I. M. Johnston 8803 (GH!); Orange Co., Silverado Canyon, Santa Ana Mountains, near stream, June 21, 1931, F. R. Fosberg 55129 (GH!, NY!); Orange Co., 4.4 mi. E from Silverado (Gate), Silverado Canyon, Santa Ana Mountains, 3350 ft., Yellow Pine Forest, seen in rocky stream bed, now dry gully, June 27, 1958, E. K. Balls 23287 (DAO!); low hills near the Santa Ana River, April 1882, S. B. Parish 1749 (GH!); Lake Merced, San

Francisco, June 8, 1902, A. A. Heller (NY!); near U.S. Marine Hospital, San Francisco, April 27, 1904, A. A. Heller 7359 (NY! UC!); St. Luis Obispo, June 26, 1896, E. Palmer 369 (NY!); Napa Co., 11.1 miles south of St. Helena, May 9, 1941, C. Epling & H. Lewis (UC!); Berry Canyon (near Clear Creek), Butte Canyon, May 9, 1902, A. A. Heller & H. E. Brown 5516 (GH!); San Diego Co., South Creek, June 1894, R. D. Alderson (GH!).

This species is named after G. Ledyard Stebbins. It is restricted to western California and the northern Baja Peninsula. It is common around San Francisco and from southern Los Angeles County southward to San Diego County; it is also found on the west side of the Baja Peninsula from Tijuana southward to El Rosario. It inhabits moist to wet situations along water courses, around marshes and lake edges, and in roadside ditches. It grows on humous and seepage soils, as well as sand and gravel wherever moisture is abundant.

Stachys stebbinsii plants usually have been included under *S. rigida*. However, they can be distinguished by the following characters:

- A. Central lobe of lower corolla lip 6-10 mm wide; corolla tube more than 2 mm in diameter above the constriction; leaves, upper stem and calyx with copious, short-stalked, yellowish, sticky-resinous, glandular hairs; plant noticeably odouriferous; leaves mostly to occasionally cordate at base *S. stebbinsii*
- A. Central lobe of lower corolla lip 3-5 mm wide; corolla tube less than 2 mm in diameter above the constriction; leaves, upper stem and calyx with no or scattered glandular hairs; plant not noticeably odouriferous; leaves rounded or truncate at base, except occasionally shallowly cordate in var. *quercetorum* *S. rigida*

$2n = 66$. CALIFORNIA. Riverside Co., Palm Springs, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2433); Riverside Co., San Bernardino Natn. Forest, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2434); Riverside Co., Fuller Mill Creek, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2436); Riverside Co., El Cariso Fire Station, D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2441); San Diego Co., D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2439); Orange Co., D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2440).

Two of the 66 somatic chromosomes are about twice the length of the other 64. This is the first chromosome number reported for this taxon.

30. *STACHYS STRICTA* GREENE

Stachys stricta Greene, Erythea 2: 122, 1894. California, Sonoma Co., Knight's Valley, 18 June 1894, Davy (Isotype: photograph LA in UC!).

Stachys ingrata Greene, Pittonia 3: 341, 1898. California, Auburn, June 1887, Harrison (Holotype: NDG!, photograph in DAO!).

Stachys ajugoides Benth. var. *stricta* (Greene) Jepson, Fl. W. Middle Calif., 457, 1901.

This species is confined to California, especially in the foothills of the Sierra Nevadas from Mariposa and Merced Counties to Butte and Glenn Counties. It also occurs in eastern Sonoma County. It inhabits moist soils in meadows, and along streams and creeks. It seems to have an affinity for serpentine soils.

$2n = 66$. CALIFORNIA. Tuolumne Co., *J. McCaskill*, K. Winter, G.D. Barbe (*D.B.M. & G.A.M.* 2935).

Two of the 66 somatic chromosomes are approximately twice the length of the other 64. This is the first chromosome number reported for this species.

31. STACHYS SYLVATICA L.

Stachys sylvatica L., Sp. Pl. 580, 1753 (*sensu* Ball in Tutin *et al.*, Flora Europaea, Vol. 3, 370 p., 1972).

This species has been introduced from Europe and has become established locally in disturbed habitats in Ontario, New York and Pennsylvania.

$2n = 66$. FRANCE. Bas-Rhin, *J. McNeill* 8522.

The same chromosome number was previously reported for European material by Scheerer (1939), Lang (1940), Gadella & Kliphuis (1963), Pogan *et al.* (1980), van Loon & van Setten (1982), and Strid (1983). Some other numbers for this species have been published for European plants: $2n = 48$, Lang (1940), Löve & Löve (1942), Delay (1947) and Majovsky (1974); $n = 32$ or $2n = 64$, Morton (1973), Murin & Majovsky (1979), Aydin (1978), Murin (1978), Micieta (1981) and Migra (1982); $2n = 62$ and 68 , Wilcock & Jones (1974).

32. STACHYS TENUIFOLIA WILLD.

Stachys tenuifolia Willd., Sp. Pl. 3: 100, 1800 (Pennsylvania), Muhlenberg (Holotype: B, microfiche!), photographs in DAO!, and LA in UC!).

Stachys glabra Riddell, Suppl. Cat. Ohio Pl. 16: 580, 1836. Ohio, low woods, Worthington, August, Riddell (Holotype: US!, photograph in DAO!).

Stachys palustris L. var. *glabra* (Riddell) Gray, Man. Bot. Northern U.S., ed. 2, 317, 1856.

Stachys aspera Michx. var. *glabra* Gray, Synopt. Fl. N. Am. 2: 387, 1878.

Stachys cincinnatensis Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 531, 1891. Ohio, near Cincinnati, Kuntze (Holotype: NY).

This wide ranging species occurs from New Jersey and Pennsylvania in the northeast to South Carolina in the southeast, to Texas in the southwest and to Kansas, Iowa and Wisconsin in the west and northwest. It is concentrated along the

Mississippi River drainage basin from Iowa to Indiana, Pennsylvania, West Virginia, south to Louisiana and Alabama. It is most common in moist locations, especially along the margins of woodlands.

$2n = 34$. INDIANA. Adams Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2180)*; Huntington Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2183)*. — VIRGINIA. Greensville Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2418)*. — LOUISIANA. West Baton Rouge Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2430)*. — KANSAS. Franklin Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2472)*; Miami Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2473)*. — MISSOURI. Newton Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2474)*. — KENTUCKY. Trigg Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2477)*. — WEST VIRGINIA. Marion Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2485)*.

$2n = 68$. WEST VIRGINIA. Meade Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2480)*; Cabell Co., *D.B.M. (D.B.M. & G.A.M. 2482)*.

Lewis *et al.* (1962) reported $n = 16$ for plants of this species from Texas. We believe that this count should be $n = 17$. Gill (1980, 1981) published the number $n = 32$ for *S. tenuifolia* plants from one location in Québec and two in Ontario. However, *S. tenuifolia* does not occur in Canada and the key in Gill (1980) clearly shows that his plants were *S. hispida* not *S. tenuifolia*. In addition, the number undoubtedly should be $n = 34$, not $n = 32$. We conclude that *S. tenuifolia* contains diploid and tetraploid populations with the base number $x = 17$. Although tetraploid plants of *S. tenuifolia* grown in the greenhouse in Ottawa tended to be more robust than diploid plants, we could not find any characters that consistently enabled us to distinguish plants at the two chromosome levels. The somatic chromosomes of *S. tenuifolia* are almost equal in length.

Conclusions

Thirty-two species of *Stachys* occur in North America north of Mexico, 25 of them are native to this area and seven are introduced from Europe. The very widespread native *S. pilosa* ($2n = 68$) has often been confused with *S. palustris* ($2n = 102$), an introduced plant with a more restricted distribution. In addition, to having a different chromosome number, being quite different morphologically and occupying different habitats (Mulligan *et al.*, 1983), we have shown here that *S. palustris* has a seed testa topography quite distinct not only from *S. pilosa* but also from other *Stachys* native to our study area.

Our 25 native *Stachys* form two distinct groups of species. One group contains species with the basic chromosome number $x = 17$ or derivatives of it, and the other contains species with a wide range of other numbers and a unique pollen apocolpia morphology.

There are eleven native species with the base number of $x = 17$: 6 are diploid (*S. bergii*, *S. eplingii*, *S. floridana*, *S. hyssopifolia*, *S. nuttallii* and *S. rothrockii*), 2 species have both diploid and tetraploid plants (*S. latidens* and *S. tenuifolia*), and 3 species are only tetraploid (*S. aspera*, *S. hispida* and *S. pilosa*). All of these, except *S. bergii*, *S. pilosa* and *S. rothrockii*, are restricted to the eastern half of our study area and all of them have 34 and/or 68 somatic chromosomes that are about equal in length. *Stachys bergii* is a local endemic on serpentine deposits in Del Norte County, California, whereas *S. pilosa*, a very widespread species, is absent from most of California and the western parts of Oregon, Washington and British Columbia. *Stachys rothrockii* is localized in Arizona, New Mexico and Utah.

There are eight native *Stachys* with 66 somatic chromosomes: *Stachys ajugoides*, *S. albens*, *S. bullata*, *S. mexicana*, *S. pycnantha*, *S. rigida*, *S. stebbinsii* and *S. stricta*. Sixty-four of their chromosomes are about the same size as in species with 34 and/or 68 somatic chromosomes, and the remaining two are about twice this size. In addition, there is one species, *S. chamissonis*, that has 64 somatic chromosomes, 60 of them about the same size as those found in species with the base number of $x = 17$ and four chromosomes approximately twice this size. All the species with 66 chromosomes are native to California with some species occurring northward, in extreme western North America, to Annette Island in Alaska. *Stachys chamissonis* is a coastal species that is native from California to southwestern British Columbia.

We believe that native species of *Stachys* with the base number of $x = 17$ are closely related, with tetraploids derived from diploids. In general, tetraploids, with this base number, have a much wider range than diploids. It seems likely that *Stachys* species with the chromosome numbers $2n = 66$ and $2n = 64$ are derived from tetraploid ancestors with the base number of $x = 17$, and that the reduction of somatic chromosome numbers to 66 and 64 are the result of the fusion of material from pairs of somatic chromosomes. It is interesting that *S. chamissonis* and its variety *cooleyae*, both with the reduced chromosome number of $2n = 64$, are the only taxa in this group of species that are commonly pollinated by hummingbirds (Grant & Grant, 1968) and that have a large number of punctae per lumen on the mesocolpium of their pollen (Bassett & Munro, 1986).

The other *Stachys* examined cytologically have quite different chromosome numbers: *S. agraria*, $2n = 32$; *S. coccinea*, $2n = 84$; *S. drummondii*, $2n = ca\ 80-82$. These three species, along with *S. bigelovii*, have the northern part of their distribution in the south-central United States. Bassett

& Munro (1986) reported that these species, along with six others native from Mexico southward into South America, have pollen with tectate-perforate apocolpium. These six species are; *S. boraginoides* Cham. & Schl., *S. costaricensis* Briq., *S. eriantha* Benth., *S. grahami* Benth., *S. petiolosa* Briq. and *S. tenerrima* Epl. The pollen that they examined in material of 38 other *Stachys* received from North American, European and Japanese sources all had microreticulate apocolpium. Bassett & Munro (1986) suggested that the ten species of southern *Stachys* with unique tectate-perforate apocolpium may be part of a large group of species that is quite distinct and should be recognized in some formal taxonomic manner. Further studies on the chromosome numbers, pollen morphology and other characteristics of species native to south-central United States southward into Mexico, Central America and South America are needed to further clarify this situation.

Acknowledgments

We would like to thank the many persons who supplied us with living material, herbarium specimens, photographs and gave us other assistance. We especially want to acknowledge the valuable advice and other contributions of Dr J. B. Nelson. We also thank Walter Wojtas for the preparation of many slides for chromosomal studies, Dr Jacques Cayouette for assisting us with the Latin description for *S. stebbinsii*, and Dr Guy Bailargeon for the French résumé.

References

- AYDIN, A., 1978. In IOPB chromosome number reports. LXI. — *Taxon*, 27: 375-392.
- BASSETT, I. J. & D. B. MUNRO, 1986. Pollen morphology of the genus *Stachys* (Labiatae) in North America, with comparisons to some taxa from Mexico, Central and South America and Eurasia. — *Pollen Spores*, 28: 279-295.
- DELAY, C., 1947. Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames. — *Revue Cytol. Cytophysiol. vég.*, 9: 169-222; 10: 103-229.
- EPLING, C., 1934. Preliminary revision of American *Stachys*. — *Beih. Repert. Spec. nov. Regni veg.*, 80: 1-75.
- GADELLA, T. W. J. & E. KLIPHUIS, 1963. Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. I. — *Acta bot. neerl.*, 12: 195-230.
- GADELLA, T. W. J. & E. KLIPHUIS, 1968. Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. IV. — *Proc. R. Neth. Acad. Sci., Ser. C.*, 71: 168-183.
- GERVAIS, C. & J. CAYOUILLE, 1985. Liste annotée de nombres chromosomiques de la flore vasculaire du nord-est de l'Amérique. IV. — *Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.)*, 112: 319-331.
- GILL, L. S., 1980. Cytotaxonomy of the genus *Stachys* L. in Canada. — *Caryologia*, 33: 473-481.

- GILL, L. S., 1981. Chromosome evolution and incidence of polyploidy in the Canadian Labiatae. — *Revue Cytol. Biol. vég. Bot.*, 4: 331-339.
- GRANT, K. A. & V. GRANT, 1968. Hummingbirds and their flowers. — Columbia University Press, New York, 115 p.
- GUINOCHE, M. & A. LOGEOIS, 1962. Premières prospections caryologiques dans la flore des Alpes Maritimes. — *Revue Cytol. Biol. vég.*, 25: 465-480.
- HOLMGREN, P. K., W. KEUKEN & E. K. SCHOFIELD, 1981. *Index Herbariorum*. Part. I. The herbaria of the world. 7th edition. — Dr W. Junk B.V. Publishers, The Hague and Boston, 452 p.
- KRUCKBERG, A. R., 1984. California serpentine: Flora, vegetation, geology, soils and management problems. — *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 78: 1-180.
- LANG, A., 1940. Untersuchungen über einige Verwandtschafts- und Abstammungsfragen in der Gattung *Stachys* L. auf cytogenetischer Grundlage. — *Bibliotheca Bot.*, 118: 1-94.
- LEWIS, W. H., H. L. STRIPLING & R. G. ROSS, 1962. Chromosome numbers for some angiosperms of the southern United States and Mexico. — *Rhodora*, 64: 147-161.
- LOON, J. C. van & A. K. van SETTEN, 1982. *In* IOPB chromosome number reports LXXVI. — *Taxon*, 31: 589-592.
- LÖVE, A., 1954. Cytotaxonomical evaluation of corresponding taxa. — *Vegetatio*, 5: 212-224.
- LÖVE, A. & D. LÖVE, 1942. Cytotaxonomic studies on boreal plants. I. Some observations on Swedish and Icelandic plants. — *K. fysiogr. Sällsk. Lund Förh.*, 12: 58-76.
- LÖVE, A. & D. LÖVE, 1982. *In* IOPB chromosome number reports LXXV. — *Taxon*, 31: 342-368.
- MAJOVSKY, J., 1974. Index to chromosome numbers of Slovakian flora. Part 3. — *Acta Fac. Rerum nat. Univ. comen., Bratis., Bot.*, 22: 1-20.
- MICIETA, K., 1981. Zytotaxonomische probleme einiger pflanzensippen des Javorniky-Gebirges. — *Acta Fac. Rerum nat. Univ. comen., Bratis., Bot.*, 28: 95-104.
- MIGRA, V., 1982. Zytotaxonomische probleme ausgewählter taxa der flora des Babia Hora-Bergmassivs (Gebirge Zápané Beskydy) I. — *Acta Fac. Rerum nat. Univ. comen., Bratis., Bot.*, 29: 87-95.
- MORTON, J. H., 1973. A cytological study of the British Labiatae (excluding *Mentha*) (Lamiaceae). — *Watsonia*, 9: 239-246.
- MULLIGAN, G. A., D. B. MUNRO & J. McNEILL, 1983. The status of *Stachys palustris* L. (Labiatae) in North America. — *Can. J. Bot.*, 61: 679-682.
- MURIN, A., 1978. *In* Index of chromosome numbers of Slovakian flora. Part 6. — *Acta Fac. Rerum nat. Univ. comen., Bratis., Bot.*, 26: 1-42.
- MURIN, A. & J. MAJOVSKY, 1979. Karological study of Slovakian Flora. I. — *Acta Fac. Rerum nat. Univ. comen., Bratis., Bot.*, 27: 127-133.
- NELSON, J. B., 1980. Two new combinations in *Stachys* (Labiatae). — *Phytologia*, 46: 94.
- NELSON, J. B., 1981. *Stachys* (Labiatae) in southeastern United States. — *Sida*, 9: 104-123.
- NELSON, J. B. & J. E. FAIREY, 1979. Misapplication of the name *Stachys nuttallii* (Lamiaceae) to a new southeastern species. — *Brittonia*, 31: 491-494.
- PAPANICOLAOU, K., 1984. *In* IOPB chromosome number reports LXXXII. — *Taxon*, 33: 126-134.
- POGAN, E., H. WCISLOW & A. JUNKUC, 1980. Further studies in chromosome numbers of Polish angiosperms. Part XIII. — *Acta biol. cracov., Ser. bot.*, 22: 37-69.
- POLYA, L., 1949. Chromosome numbers of some Hungarian plants. — *Acta geobot. hung.*, 6: 124-137.
- ROHWEDER, H., 1937. Versuch zur Erfassung der mengenmässigen Bedeckung des Darss und Zingst mit polyploiden Pflanzen. Ein Beitrag zur Bedeutung der Polyploidie bei der Eroberung neuer Lebensraume. — *Planta*, 27: 501-549.
- SCHEERER, H., 1939. Chromosomenzahlen aus der schleswig-holsteinischen Flora I. — *Planta*, 29: 636-642.
- SPELLENBERG, R., 1986. *In* IOPB chromosome number reports XC. — *Taxon*, 35: 195-198.
- STRID, A., 1965. Studies in the Aegean flora. VI. Notes on some genera of Labiatae. — *Bot. Notiser*, 118: 104-122.
- STRID, A., 1983. *In* IOPB chromosome number reports LXXVIII. — *Taxon*, 32: 138-141.
- TAYLOR, R. L. & G. A. MULLIGAN, 1968. Flora of the Queen Charlotte Islands. Part 2. Cytological aspects of the vascular plants. — Queen's Printer, Ottawa, 148 p.
- VACHOVA, M., 1978. *In* Index of chromosome numbers of Slovakian flora. Part 6. — *Acta Fac. Rerum nat. Univ. comen., Bratis., Bot.*, 26: 1-42.
- WILCOCK, C. C. & B. M. G. JONES, 1974. The identification and origin of *Stachys* × *ambigua* Sm. — *Watsonia*, 10: 139-147.
- WULFF, H. D., 1938. Chromosomenstudien an der schleswig-holsteinischen Angiospermen-Flora. II. — *Ber. dt. bot. Ges.*, 56: 247-254.
- WULFF, H. D., 1939. Chromosomenstudien an der schleswig-holsteinischen Angiospermen-Flora. IV. — *Ber. dt. Bot. Ges.*, 57: 424-431.

ARCTIC ALGAL COMMUNITIES IN THE REGION OF THE NUVUK ISLANDS, NORTHEASTERN HUDSON BAY, CANADA¹

D. W. KEATS², J. M. GREEN and R. G. HOOPER

Department of Biology and Ocean Sciences Centre
Memorial University of Newfoundland, St. John's (Newfoundland) A1B 3X9

Résumé

Les communautés d'algues marines benthiques de la région des îles Nuvuk, près de l'extrémité sud-ouest du détroit d'Hudson, ont été étudiées par plongée (SCUBA) en juillet 1982 et 1983, et en août 1984. Seize espèces de chlorophytes, 29 de phéophytes, et 29 de rhodophytes ont été identifiées. La zone littorale supérieure et moyenne, soumise à une forte abrasion par les glaces, est occupée par une bande d'*Ulothrix flacca* (Dillwyn) Thuret in Le Jol. et autres micro-algues. Une ceinture dense de *Fucus evanescens* Agardh se rencontre dans le littoral inférieur. Sur les substrats durs, l'infralittoral supérieur est soumis à une forte abrasion par les glaces et est généralement occupé par une communauté d'algues annuelles. Aux étages inférieurs de l'infralittoral, on trouve des forêts de laminariales caractérisées par une richesse spécifique élevée, une forte productivité et une grande abondance d'invertébrés.

Abstract

Benthic marine algal communities were studied using SCUBA diving in the vicinity of the Nuvuk Islands near the southwestern entrance to Hudson Strait. Studies were conducted in July 1982 and 1983, and August 1984. Sixteen chlorophytes, 29 phaeophytes and 29 rhodophytes were identified. The high to mid intertidal zone was heavily ice-scoured, and was covered by a green band of *Ulothrix flacca* (Dillwyn) Thuret in Le Jol. and other microalgae. The low intertidal zone had a dense band of *Fucus evanescens* Agardh. On hard substrate, the upper subtidal zone was heavily ice-scoured, and was generally covered by a dense growth of ephemeral algae. Below this, kelp beds characterized by a high species richness, apparently high productivity, and an abundance of invertebrates, predominated.

Introduction

Floristics and community composition of benthic marine algae of the Canadian Arctic are very poorly known. Lee (1980) published a checklist summarizing previously published distribution records as well as his own collections. Wilce (1959) and Hooper & Whittick (1984) described the marine algal flora of the Labrador region, and Dunton (1984) analyzed the structure of western arctic kelp beds. These reports indicate that rich, high-biomass algal communities are common in the Arctic where substrate and oceanographic conditions are suitable. In northwestern Québec the only published report is of nine seaweed species collected from Ivugivik by Lee (1980). He did not describe seaweed communities.

A series of field trips to the Nuvuk Island region of northeastern Hudson Bay in 1982, 1983, and 1984 provided the opportunity to examine marine algal communities there in some detail. The purpose of this paper is to describe the species composition and dominant zonation patterns of marine algae in this region.

Materials and Methods

STUDY AREA

The Nuvuk Islands are located in southwestern Hudson Strait (Fig. 1) and consist of a series of small islands interspersed with narrow, shallow marine channels approximately 100 m in width and less than 10 m in depth. The maximum tidal amplitude is about 2 m. Strong semidiurnal tidal currents sweep through the channels between islands. Substrates are silty with mid-channel regions of unsorted gravel, cobble and scattered small and large boulders. The sides of channels

¹ Contributions of the Ocean Sciences Centre no. 75.

² Present address: Botany Department, University of the Western Cape, P. Bag X17, Bellville 7530, South Africa.

consist of exposed bedrock, gravel and, in some cases, soft mud. Gaston *et al.* (1984) described the general oceanographic features and natural history of the region, and Gilkinson *et al.* (1986) provided a description of the shallow water marine benthic molluscs of the study area. While the sites described by Gilkinson *et al.* (1986) are the same as those described in this paper, the site numbers used in the present study have been arranged in order of decreasing exposure to wave action.

FIELD COLLECTIONS AND OBSERVATIONS

Observations and collections of marine benthic algae were made during 40-50 person hours of SCUBA diving at sites in the region of the Nuvuk Islands in July 1982 and 1983. In 1984 more intensive collections and observations were made during ca 20 person hours of diving at six sites (Fig. 1). Observations and collections were made while systematically crossing the sites from the intertidal zone to the maximum depth, and these were supplemented by casual observations and collections made by divers who were collecting fish. Species composition was determined ac-

cording to depth, substrate, and locality. Specimens were identified using the classification and nomenclature of South & Tittley (1986). Voucher specimens of most species are deposited in the Phycological Herbarium of Memorial University of Newfoundland (NFLD).

PHYSICAL DESCRIPTION OF SITES

Site 1 is located outside of the main channels, and is fully exposed from the southwest through west to the north. Towards the shore there is an extensive shallow area (2 m) protected by an offshore shoal. Beyond the shoal the slope is moderate to a depth of ca 10 m. At 10-15 m, the bedrock and boulder substrate gives way to hard packed sand.

Site 2 is moderately exposed to swells from the northeast. It has a near vertical bedrock slope to the maximum diving depth of 30 m. The bedrock is broken by crevices and ledges, and an occasional boulder.

Site 3 is partially exposed to swells from the northeast, but is still relatively sheltered. The slope

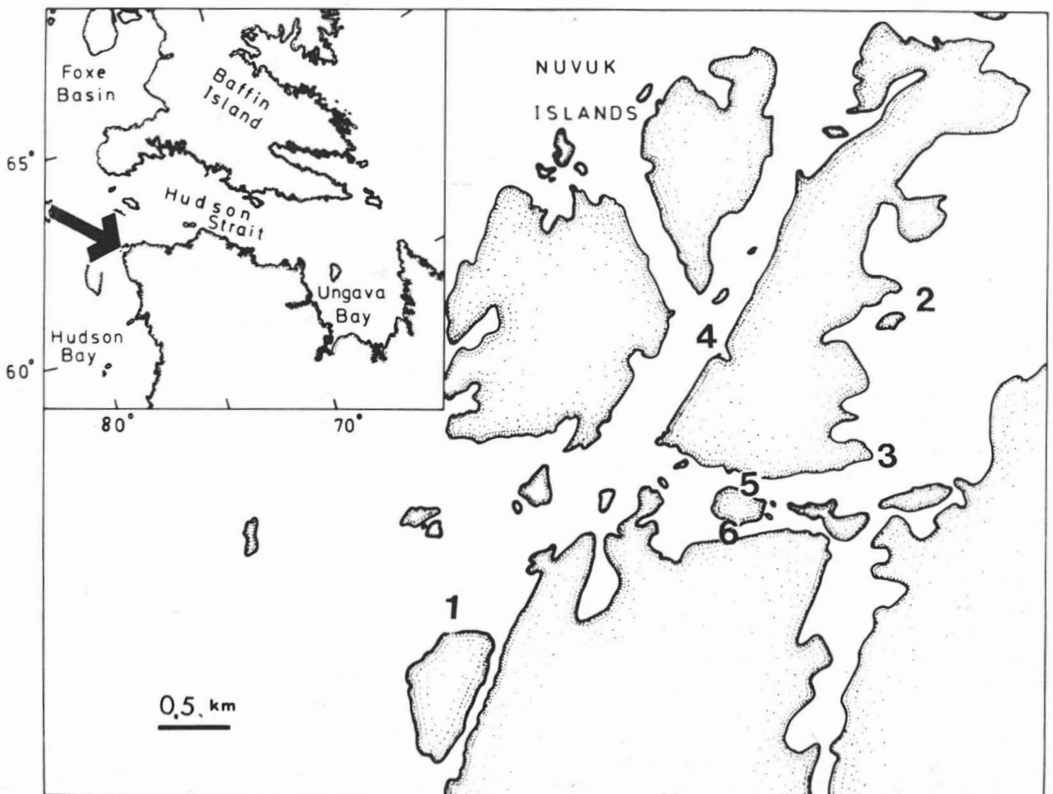


Figure 1. Map of the study area. Numbers 1-6 show collecting sites.

is very steep ($>45^\circ$) consisting primarily of bedrock down to about 8 m, and bedrock with very large boulders to the maximum depth of 22 m.

Site 4 is a moderately exposed cove on the western side of Nuvuk Island. It is exposed to swells from the northwest, but is relatively protected from other directions. The head of the cove is a beach, made up of sand and Pleistocene shell deposits. The sides of the cove consist of steeply sloping bedrock down to about 4-5 m. The centre of the cove consists of large boulders mixed with sand, which give way to small rocks and sand toward the beach.

At site 5, which is fully sheltered, collections were made from the main island, across the channel to the smaller island to the south. On the north side of the channel, the substrate is mainly bedrock in the intertidal and upper subtidal zones, although there is a boulder beach near the collecting site. This slopes steeply to ca 3 m, where there are mainly boulders and large rocks. Below this (ca 4 m) there is a relatively bare, muddy, ice-scoured area, with boulders and large rocks along the mid channel side. The central channel area (maximum depth of 7 m) consists mainly of boulders, large rocks and gravel interspersed. The lower intertidal zone along the south side of the channel consists of a boulder barricade, above which there is mainly a mixture of gravel and mud. Strong semidiurnal tidal currents sweep through the channel.

At site 6, which is also fully sheltered, the substrate is mainly muddy silt with scattered cobble and boulders. The slope is quite gentle, and a maximum depth of 7 m was reached. The upper intertidal zone is mainly relatively bare mud. Semidiurnal tidal currents occur through this channel, but they are not as strong as those at site 5.

Results

We recorded 16 species of Chlorophyta, 29 Phaeophyta and 29 Rhodophyta (Table I). We also recorded one chrysophyte; other microalgae were not identified. One common terete dichotomously branched rhodophyte could not be positively identified because it was sterile, and is probably an undescribed species.

SPECIES COMPOSITION OF SITES

Site 1

The upper to mid-intertidal zone had a green band, composed mainly of *Ulothrix flacca*, mixed with other filamentous microscopic green algae and diatoms. Below this was a dense zone of *Fu-*

cus evanescens. Behind the protection of the shoal, *Fucus* extended well into the subtidal region, where it was mixed with *Alaria esculenta*, *Laminaria digitata*, *L. longicuris*, *L. solidungula*, *Saccorhiza dermatodea*, and *Agarum cribrosum*. There were also abundant understory rhodophytes in the shallow area, especially *Devaleraea ramentacea*, *Odonthalia dentata*, and *Dilsea integra*.

Beyond the shoal, the above community gave way to a *Laminaria longicuris* bed. The *L. longicuris* was a narrow, short, hollow stiped form, which formed dense impenetrable thickets, separated by patches of *L. solidungula*, *A. cribrosum*, and other algae. The latter kelps were also mixed with *L. longicuris*, and *L. solidungula* was common even in the dense thickets. The understory rhodophytes mentioned above were still prevalent.

On isolated patches of hard substrate within the sand-dominated bottom 10-15 m in depth, *L. solidungula* and *A. cribrosum* were prevalent, and understory rhodophytes were abundant.

Sites 2 and 3

These sites showed the same intertidal zonation as at site 1, with a green band above *Fucus evanescens*. The upper subtidal area was ice-scoured, and had a rich association of annuals and newly recruited perennials. The most abundant species were *Saccorhiza dermatodea*, *Devaleraea ramentacea*, *Laminaria digitata*, *L. longicuris*, *Alaria esculenta*, *Chordaria flagelliformis*, *Dictyosiphon foeniculaceus*, *Ulvaria obscura*, and *Monostroma grevillei*.

From ca 2-5 m in depth the most conspicuous alga was *Agarum cribrosum*, and there were also many patches of *L. longicuris*, *L. digitata* (a large-blade non digitate form), and *L. solidungula*. *Phyllophora truncata*, *Dilsea integra*, and *Odonthalia dentata* were the most abundant understory rhodophytes, and some very large specimens of *Turnerella pennyi* (50-60 cm across) were also present. From ca 6-22 m *L. solidungula* and *A. cribrosum* were co-dominant, and the understory rhodophytes mentioned above were present.

Site 4

The upper intertidal region, on hard substrate, has a typical green band of *Ulothrix flacca* mixed with other filamentous greens. A *Fucus evanescens* band was present in the lower intertidal zone, and along its lower edge was mixed with an abundant growth of *Chordaria flagelliformis*. The upper subtidal area was dominated by a band of *Alaria esculenta*, mixed with exposed coastal forms of *Laminaria digitata* and *Saccorhiza dermatodea*. Below about 1-2 m *Agarum cribrosum* and *Lami-*

TABLE I

Benthic algae collected in the vicinity of the Nuvuk Islands

| Species | Depth (m) ¹ | Site ² |
|--|------------------------|-------------------|
| CHLOROPHYTA | | |
| <i>Acrochaete viridis</i> (Reinke) R. Nielsen | + | + |
| <i>Blidingia minima</i> (Nueg ex Kuetz.) Kylin | + | + |
| <i>Bolbocoleon pilliferum</i> N. Pringsh | + | + |
| <i>Chaetomorpha melagonium</i> (F. Weber & Mohr) Kuetz. | 0-22 | 1-6 |
| <i>Enteromorpha clathrata</i> (Roth) Grev. | + | + |
| <i>E. linza</i> (L.) J. Agardh | + | + |
| <i>Monostroma grevillei</i> (Thuret) Wittr. | 0-6 | 3-6 |
| <i>Pringsheimiella scutata</i> (Reinke) Hoehnel ex Marchew. | + | + |
| <i>Pseudoclonium submarinum</i> Wille | + | + |
| <i>Pseudopringsheimia confluens</i> (Rosenv.) Wille | + | + |
| <i>Rhizoclonium riparium</i> (Roth) Kuetz. ex Harvey | + | + |
| <i>Spongomorpha aeruginosa</i> (L.) Hoek | 0-22 | 3, 6 |
| <i>S. arcta</i> (Dillwyn) Kuetz. | 0-22 | 1, 3-6 |
| <i>Ulothrix flacca</i> (Dillwyn) Thuret in Le Jol. | 0-2 | 1-6 |
| <i>Ulva lactuca</i> L. | 0-3 | 2, 4, 6 |
| <i>Ulvaria obscura</i> (Kuetz.) Gayral. | 0-6 | 3-5 |
| PHEAOPHYTA | | |
| <i>Agarum cribrosum</i> (Mert.) Bory | 2-22 | 1-6 |
| <i>Alaria esculenta</i> (L.) Grev. | 0-5 | 1-6 |
| <i>Chorda filum</i> (L.) Stackh. | 1-5 | 6 |
| <i>C. tomentosa</i> Lyngbye | 0-5 | 1, 5 |
| <i>Chordaria flagelliformis</i> (O. F. Muell.) Agardh | 0-8 | 1-6 |
| <i>Coilodesme bulligera</i> Stroemf. | 1-6 | 2, 5 |
| <i>Desmarestia aculeata</i> (L.) Lamouroux | 0-8 | 1, 5, 6 |
| <i>D. viridis</i> (O. F. Muell.) Lamouroux | 1-10 | 1-3, 5 |
| <i>Dictyosiphon foeniculaceus</i> (Hudson) Grev. | 0-8 | 1-3, 5, 6 |
| <i>Ectocarpus fasciculatus</i> Harvey | + | + |
| <i>E. siliculosus</i> (Dillwyn) Lyngbye | + | + |
| <i>Elachista fucicola</i> (Velley) Aresch. | + | + |
| <i>Fucus evanescens</i> Agardh | 0-2 | 1, 2, 4-6 |
| <i>Haplospora globosa</i> Kjellman | 0-10 | 2, 3, 5, 6 |
| <i>Laminaria digitata</i> (Hudson) Lamouroux | 0-8 | 1-6 |
| <i>L. longicuris</i> Bach. Pyl. | 0-8 | 1-6 |
| <i>L. solidungula</i> J. Agardh | 0-22 | 1-6 |
| <i>Laminariocolax tomentosoides</i> (Farlow) Kylin | + | + |
| <i>Lithoderma fatiscens</i> Aresch. | + | + |
| <i>Petalonia fascia</i> (O. F. Muell.) O. Kuntze | + | + |
| <i>Pilayella littoralis</i> (L.) Kjellman | 0-2 | 1-6 |
| <i>Pseudolithoderma extensum</i> (P. Crouan & H. Crouan) S. Lund | + | + |
| <i>Ralfsia fungiformis</i> (Gunnerus) Setch. & Gardn. | 0-2 | 1-5 |
| <i>Saccorhiza dermatodea</i> (Bach. Pyl.) J. Agardh | 0-5 | 1, 3-6 |
| <i>Scytosiphon lomentaria</i> (Lyngbye) Link | 0-1 | 4 |
| <i>Sphacelaria arctica</i> Harvey | + | + |
| <i>S. plumosa</i> Lyngbye | 4-22 | 1-3, 5 |
| <i>Stictyosiphon tortilis</i> (Rupr.) Reinke | + | + |
| <i>Streblonema</i> sp. (Derb. & Sol. in Castagne) | + | + |
| RHODOPHYTA | | |
| <i>Ahnfeltia plicata</i> (Hudson) Fries | + | + |
| <i>Audouinella membranacea</i> (Magnus) Papenf. | + | + |
| <i>A. secundata</i> (Lyngbye) P. Dixon in Parke & P. Dixon | + | + |
| <i>A. spetsbergensis</i> (Kjellman) Woelk. | + | + |
| <i>Callophyllis cristata</i> (Agardh) Kuetz. | 2-22 | 2-6 |
| <i>Ceramium rubrum</i> (Hudson) Agardh | + | + |
| <i>Ceratocolax hartzii</i> Rosenv. | + | + |
| <i>Clathromorphum circumscriptum</i> (Stroemf.) Foslie | + | 1-6 |

TABLE I (continued)

| Species | Depth (m) ¹ | Site ² |
|---|------------------------|-------------------|
| <i>C. compactum</i> (Kjellman) Foslie | 2–20 | 1, 5, 6 |
| <i>Dilsea integra</i> (Kjellman) Rosenv. | 2–22 | 1–6 |
| <i>Devaleraea ramentacea</i> (L.) Guiry | 0–10 | 1–6 |
| <i>Fimbrifolium dichotomum</i> (Lepechin) G. Hansen | 1–20 | 2, 3, 5 |
| <i>Halosacciocolax kjellmanii</i> S. Lund | + | + |
| <i>Leptophytum laeve</i> (Stroemf.) Adey | 10–22 | 5 |
| <i>Lithothamnion glaciale</i> Kjellman | 4–22 | 1–6 |
| <i>Membranoptera alata</i> (Hudson) Stackh. | 5–22 | 2, 3, 5 |
| <i>Odonthalia dentata</i> (L.) Lyngbye | 3–22 | 1–6 |
| <i>Palmaria palmata</i> (L.) O. Kuntze | 0–5 | 1, 3–6 |
| <i>Phycodryis rubens</i> (L.) Batters | 4–22 | 1–3, 5 |
| <i>Phyllophora truncata</i> (Pallas) A. Zin. | 3–22 | 1–6 |
| <i>Polysiphonia arctica</i> J. Agardh | + | + |
| <i>P. flexicaulis</i> (Harvey) F. Collins | 0–22 | 1, 3 |
| <i>P. urceolata</i> (Lightf. ex Dillwyn) Grev. | 0–3 | 3, 5 |
| <i>Porphyra miniata</i> (Agardh) Agardh | 0–10 | 1–6 |
| <i>Ptilota serrata</i> Kuetz. | 5–20 | 1–6 |
| <i>Rhodomela</i> sp. | 1–15 | 1, 2, 5 |
| <i>Scagelia pylaisei</i> (Mont.) Wynne | 1–22 | 2, 3, 5, 6 |
| <i>Turnerella pennyi</i> (Harvey) Schmitz | 3–6 | 1–6 |
| Unidentified rhodophyte | 3–22 | 1–3, 5 |
| CHRYSOPHYTA | | |
| <i>Phaeosaccion collinsii</i> Farlow | 0–4 | 1, 3–6 |

¹ Depth and site data are included only for species for which there is absolute certainty about their depth range and presence/absence at all sites. These data are thus excluded for microalgae and incidental collections.

² See Figure 1.

maria longicuris dominated, the latter tending towards *L. saccharina* in morphology. The mixture of *L. longicuris* and *Agarum cribrosum* gradually gave way to a mixture of *L. solidungula* and *Agarum* between 4 and 5 m, and this continued to the maximum diving depth of 12 m. The understory rhodophytes mentioned above, along with the broad form of *Fimbrifolium dichotomum*, were present in the subtidal kelp community.

Site 5

In the upper intertidal zone, the substrate was covered by a thin green layer of *Ulothrix* and other green algae. The lower intertidal zone on both sides of the channel, protected by an ice foot during the winter, had a ca 100% coverage of *Fucus evanescens*. In the immediate subtidal zone, a non-digitate form of *Laminaria digitata* was the most conspicuous alga on hard substrates. The muddy area of the upper subtidal region was covered (ca 100%) by a population of *Dictyosiphon foeniculaceus*. In the central channel, *Laminaria longicuris* dominated. Mature specimens had very long (up to 4 m) clean blades, indicating rapid growth. A rich understory flora of mainly *Turnerella pennyi*, *Dilsea integra*, *Odonthalia dentata*,

and the undescribed rhodophyte, was associated with the *Laminaria* forest. Toward the south side of the channel, the *Laminaria* forest gave way to a community dominated by *Agarum cribrosum*, with numerous large green sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*). The understory rhodophytes mentioned above were common under the *Agarum*. The *Agarum* blades supported a dense epiflora, consisting mainly of *Phaeosaccion collinsii*, *Porphyra miniata*, *Ulvaria obscura*, *Monostroma grevillei*, *Cladophora* sp., and tube dwelling diatoms.

Site 6

Only microalgae and diatoms were found in the upper to mid-intertidal zone. *Fucus evanescens* was present in the low intertidal zone on rocks. In the low intertidal zone, and extending well into the subtidal region, there was a zone dominated mainly by *Dictyosiphon foeniculaceus* and *Ulva lactuca*, and also containing a conspicuous growth of young *Chordaria flagelliformis*, *Desmarestia aculeata*, and *Chaetomorpha melagonium*. Below ca 2 m, *Desmarestia aculeata* became the dominant alga, although there was still much *Dictyosiphon* present. *Chaetomorpha* was very abundant, tangled

in with the *Desmarestia*. Dense populations of caprellid amphipods were found in the *Desmarestia*. Below ca 4 m there was a zone in which large patches of *Laminaria longicuris* (up to 4 m blade length) were mixed with large patches of *Agarum cribrosum*. *Laminaria solidungula*, *L. digitata*, and a very large, wideblade form of *Sacchariza dermatodea* were also common. *Phyllophora truncata*, *Neodilsea*, *Callophyllis* and *Turnerella* were the predominant understory algae.

Discussion

The 73 species identified in this study total less than half of the known Canadian arctic marine flora (Lee, 1980). If the other species were present, which is likely, they were not seen either due to the timing of the field work or to their cryptic nature. The sample includes all the conspicuous dominant species and is adequate for comparison with other northern seaweed communities.

All algae observed in the vicinity of the Nuvuk Islands were also found in the northern Labrador-Ungava region by Wilce (1959), and along the central Labrador coast by Hooper & Whittick (1984). The major difference in the flora of the Nuvuk region appears to be the absence of a few, mainly intertidal, species. This may be due to heavier ice-scouring in the Nuvuk area. Nevertheless, the Nuvuk flora still falls within the relatively rich subarctic region, rather than the depauperate light-limited high arctic region (Lee, 1980). The strong currents in this part of Hudson Bay enhance irradiance penetration of the water column by reducing ice cover. These currents also transport nutrients from deeper water, promoting algal growth.

Many species here occur at distinct shore levels and depths. The zonation patterns observed in the intertidal zone correspond to those described by Ellis & Wilce (1961). Much of the shore is covered by a thick ice foot in winter. As a consequence, perennial species are excluded from the higher to mid-intertidal zone, and in summer the shore is covered by a thin green layer of microscopic algae such as *Ullothrix*. Typical intertidal taxa such as *Fucus* are restricted to low shore levels, unscoured refugia such as the ice-rafted boulder barricade, and protected pools. The upper subtidal algae form a conspicuous band averaging approximately two meters in width. This zone is dominated by fast growing annuals capable of colonizing and growing to maturity during the ice free season. In general, perennial species can only mature and survive below this ice-stressed zone. The perennial zone begins at a depth of 2 to 4 m. The upper portion is dominated by *Alaria esculenta*, *Laminaria lon-*

gicuris and *L. digitata*. There is a gradual change in the perennial community as depth increases. Below approximately 6 to 8 m, the dominant species are *Laminaria solidungula* and *Agarum cribrosum*. A rich understory of rhodophytes occurs throughout the kelp zone. As the deepest dives were 22 m, we do not know the lower limits of the euphotic zone.

This study did not measure primary production, but circumstantial evidence indicates that benthic primary production in the area is high. The high biomass of annual ephemeral algae in the ice-scoured zone represents the current summer production since ice break-up in May or early June. The large size of all kelp species also indicates unusually high annual growth. This contrasts greatly with kelp beds of the Beaufort Sea (Dunton, 1984), where the flora is extremely sparse and unproductive, with few associated animals. This is due to the combined effects of light limitation, caused by high turbidity, and low nutrient availability (Dunton, 1984). The large numbers of animals in the Nuvuk algal beds was striking. These include large numbers of herbivores. *Littorina saxatilis* was the most important intertidal species, while *Margarites* spp., the chiton *Tonicella marmorea*, and the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* may have been sufficiently abundant to influence algal biomass subtidally (Gilkinson *et al.*, 1986). Selective feeding on algae such as *Laminaria longicuris* could increase diversity by providing space for grazing-resistant and opportunistic algae (Keats, 1986). In addition to these grazers, large numbers of suspension-feeding amphipods, hydroids, bryozoans and other invertebrates were abundant in the Nuvuk sites, and probably feed mainly upon detritus originating from benthic plants.

Acknowledgements

The authors thank Kent Gilkinson, Denis Goulet, Guy Martel and Pierre Ryan for their assistance in the field. We especially thank Tony Gaston (Canadian Wildlife Service), and David Cairns (Department of Fisheries and Oceans, Moncton) for logistical and field support. We are grateful to the Canadian Coast Guard for transportation and to personnel at the Iquluit Research Laboratory for logistical support. Adami Mangiok and Johanne Coulombe, Ivujivik, assisted in important ways. Louis Druehl, John Himmelman and R. Dillinger provided helpful comments on the manuscript.

Funding was provided through the Canadian Wildlife Service, the Northern Science Training Grant Program of the Department of Indian Affairs and Northern Development, and a Natural Sciences and Engineering Research Council operating grant awarded to J. M. G.

References

- DUNTON, K., 1984. Annual carbon budget for an arctic kelp community. — Pages 311-326 in P. W. Barnes & E. Reimnitz (ed.). *The Alaskan Beaufort Sea ecosystems and environments*. Academic Press, San Diego, 460 p.
- ELLIS, D. V. & R. T. WILCE, 1961. Arctic and subarctic examples of intertidal zonation. — *Arctic*, 14: 224-235.
- GASTON, A. J., D. K. CAIRNS, R. D. ELLIOT & D. G. NOBLE, 1984. A natural history of Digges Sound. — *Can. Wildl. Serv. Rep. Ser.*, no. 46, Ottawa, 103 p.
- GILKINSON, K. D., J. M. GREEN & D. W. KEATS, 1986. Shallow water marine benthic molluscs (Bivalvia, Gastropoda, Amphineura) collected in the vicinity of the Nuvuk Islands, Northwest Territories, Canada. — *Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.)*, 113: 83-89.
- HOOPER, R. G. & A. WHITTICK, 1984. The benthic marine algae of the Kaipokok Bay, Makkovik Bay and Big River Bay region of the central Labrador coast. — *Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.)*, 111: 131-138.
- KEATS, D. W., 1986. The effects of the experimental removal of green sea urchins, and of ice-scour on sublittoral benthic macro-algal communities in eastern Newfoundland. — Ph.D. Thesis, Memorial University of Newfoundland, St. John's, 233 p.
- LEE, R. K. S., 1980. A catalogue of the marine algae of the Canadian Arctic. — *Natn. Mus. Canada, Publs Bot.*, no. 9, 82 p.
- SOUTH, G. R. & I. TITTLE, 1986. A checklist and distributional index of the benthic marine algae of the North Atlantic Ocean. — *Huntsman Marine Laboratory and British Museum (Natural History)*, St. Andrews and London, 76 p.
- WILCE, R. T., 1959. The marine algae of the Labrador peninsula and northwest Newfoundland (Ecology and distribution). — *Bull. Natn. Mus. Can.*, no. 158, 103 p.

VARIATIONS DU POTENTIEL HYDRIQUE DE PLANTS D'ÉPINETTE NOIRE EN PÉPINIÈRE EN FONCTION DE VARIABLES MÉTÉOROLOGIQUES

David POTHIER, Marc BÉDARD, Richard CAISSY et Jean STEIN

Département des sciences forestières, Faculté de foresterie et de géomatique,
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4

Résumé

Les variations diurnes du potentiel hydrique du xylème (ψ_x) de plants d'épinette noire [*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.] irrigués et asséchés, ont été mesurées pendant la saison de croissance 1986 à la pépinière de Normandin, Québec (48°45'N., 72°30'O.). Les valeurs horaires des variables météorologiques utilisées pour le calcul de l'évapotranspiration potentielle (ET_o) ont également été enregistrées. Pour chacune des trois journées étudiées, la radiation nette (R_n) et ET_o se sont avérées être les variables les mieux corrélées à ψ_x avec des coefficients de détermination (R^2) variant de 0,83 à 0,97. Cependant, lorsque toutes les valeurs journalières ont été regroupées ensemble, le R^2 du modèle non-linéaire de prédiction de ψ_x en fonction de ET_o a chuté à 0,79, mais a été amélioré à 0,87 en tenant compte du potentiel hydrique de base des plants qui est mesuré juste avant l'aube. Les plants qui ont subi un stress hydrique artificiel ont eu des croissances en hauteur et en biomasse diminuées pendant la saison de croissance 1986 et le nombre moyen de feuilles sur leur pousse terminale de 1987 a été plus faible que chez les plants irrigués. Les résultats de cette étude suggèrent que la prédiction de l'évolution du stress hydrique en pépinière et la planification du programme d'irrigation qui en découle, seraient réalisables à partir des données du statut hydrique du sol et de la demande évaporative de l'atmosphère.

Abstract

Diurnal patterns of xylem water potential (ψ_x) for irrigated and drought-treated black spruce [*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.] seedlings were determined at various times throughout summer 1986 in the Normandin (Québec) nursery (48°45'N-72°30'W). Concurrent hourly measurements of variables used to estimate potential evapotranspiration (ET_o) were also recorded. For each of the three days studied, net radiation (R_n) and ET_o were the variables most correlated to ψ_x with coefficients of determination (R^2) between 0.83 and 0.97. For all daily measurements lumped together, however, the R^2 of the non-linear prediction model of ψ_x using ET_o fell to 0.79 but was improved to 0.87 by adding the predawn water potential. The mean number of leaves on 1987 leaders as well as 1986 height and biomass growths of drought-treated seedlings were lower than on irrigated seedlings. The results of this study suggest that the diurnal and seasonal prediction of water stress in nurseries and the scheduling of irrigation will be possible from data on soil water status and atmospheric evaporative demand.

Introduction

Le potentiel hydrique des végétaux est lié à leur croissance par sa relation avec la conductance stomatale (Running, 1976; Murphy & Ferrell, 1982; Grossnickle & Blake, 1986) qui affecte le taux de photosynthèse (Boyer, 1976; Farquhar & Sharkey, 1982; Waring & Schlesinger, 1985). Plusieurs auteurs ont étudié les variations diurnes du potentiel hydrique du xylème (ψ_x) de conifères en relation avec diverses variables météorologiques caractéristiques de la demande évaporative de l'atmosphère (e.g. Kaufmann, 1975; Hellkvist & Parsby, 1976; Pereira & Kozlowski, 1976, 1977b; Murphy & Ferrell, 1982). Les principales variables

météorologiques mises en évidence par ces auteurs sont le déficit de pression de vapeur de l'atmosphère et la radiation nette. De plus, Hellkvist & Parsby (1976) ont trouvé une relation linéaire entre ψ_x et l'évapotranspiration potentielle qui intègre le déficit de pression de vapeur de l'atmosphère, la radiation nette et la résistance de la couche limite du couvert au transfert de vapeur d'eau.

Outre les variables météorologiques, la variation diurne de ψ_x est également liée à l'essence considérée (Barker, 1973; Lopushinsky & Klock, 1974; Cline & Campbell, 1976; Running, 1976; Pereira & Kozlowski, 1976, 1977a, 1977b, 1978),

à la variation génétique d'une même espèce (Hellkvist & Parsby, 1976), à la teneur en eau du sol (Waring & Cleary, 1967; Sucoff, 1972; Lopushinsky & Klock, 1974), à la température du sol (Kaufmann, 1975, 1977), à la capacité d'entreposage d'eau dans l'arbre (Hinckley *et al.*, 1978; Whitehead & Jarvis, 1981), à la perméabilité des tissus conducteurs (Hinckley & Ritchie, 1973; Whitehead & Jarvis, 1981), de même qu'à la position de la feuille dans l'arbre (Sucoff, 1972; Hellkvist *et al.*, 1974; Rundel & Stecker, 1977; Hinckley *et al.*, 1978; Whitehead & Jarvis, 1981) et dans le couvert (Hinckley *et al.*, 1978). Toutefois, à l'intérieur d'un peuplement de densité homogène, les variations diurne et saisonnière de ψ_x à une hauteur déterminée du couvert sont principalement déterminées par la disponibilité de l'eau dans le sol et par la variation des paramètres météorologiques.

Pour illustrer ce phénomène, Hinckley & Ritchie (1973) ont mis en évidence la relation suivante :

$$\psi_x = \psi_b + \psi_d \quad (1)$$

où ψ_x est égal au potentiel hydrique du xylème, ψ_b est le potentiel hydrique de base, et ψ_d correspond à la dépression du potentiel hydrique sous ψ_b . La valeur de ψ_b est généralement déterminée par la mesure de ψ_x avant l'aube. Ainsi, ψ_b correspond à un équilibre hydrique entre les parties aériennes d'une plante et le sol autour de ses racines, puisque la fermeture nocturne des stomates permet à la tige de réhydrater ses tissus conducteurs (Sucoff, 1972; Hinckley et Ritchie, 1973; Hellkvist & Parsby, 1976; Pereira & Kozlowski, 1976, 1978). De son côté, ψ_d dépend principalement des conditions météorologiques qui régissent la demande évaporative de l'atmosphère de même que des conductivités hydrauliques du sol et de la plante. La conductivité hydraulique du sol varie surtout en fonction de la texture et de la teneur en eau du sol (Gardner, 1960). Par ailleurs, outre les caractéristiques anatomiques du xylème de la plante, sa conductivité hydraulique peut être diminuée quotidiennement par la formation de cavitations qui peuvent se développer lorsque ψ_x prend des valeurs inférieures à $-1,0$ MPa (Tyree & Dixon, 1986).

Quoique plusieurs études mettent en relation les variations diurne et saisonnière de ψ_x en fonction des conditions météorologiques correspondantes pour plusieurs essences arborescentes, aucune d'entre elles n'a été effectuée en pépinière avec des plants d'épinette noire [*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.] à racines nues. De telles études permettraient de caractériser l'évolution du stress hydrique des plants et, par conséquent, de planifier des programmes adéquats d'irrigation qui opti-

miseraient leur croissance et leur taux de survie après la plantation.

Dans le but de déterminer les principaux paramètres expliquant les variations diurne et saisonnière du potentiel hydrique de plants à racines nues, une étude a été entreprise à la pépinière de Normandin (Québec) avec des plants d'épinette noire.

Matériel et méthodes

La pépinière de Normandin est située au nord-ouest du lac Saint-Jean (48°45'N., 72°30'O.). Le sol de la pépinière fait partie de la série l'Ascension et est principalement composé de sable grossier originant d'un dépôt fluvio-lacustre deltaïque. Pendant l'été 1986, des plants d'épinette noire (1½-1½) à racines nues étaient produits sur les parcelles d'échantillonnage mises à l'étude. La caractéristique 1½-1½ réfère au fait que les semis d'épinette noire se sont développés pendant 1½ an en pépinière avant d'être transplantés en juillet 1985 sur les parcelles d'échantillonnage. Ces plants devaient donc se développer pendant une autre période de 1½ an avant la plantation sur les sites de reboisement à l'automne 1986. Le repiquage de juillet 1985 s'est fait à une densité d'environ 150 plants·m⁻² et les plants avaient une hauteur moyenne de 23 cm et une masse sèche moyenne (partie aérienne et racines) de 2600 mg en juin 1986.

Le dispositif expérimental original comportait quatre différents traitements d'irrigation et quatre répétitions. Les régimes d'irrigation visaient à maintenir constantes diverses teneurs en eau volumétrique du sol, soit plus de 35 %, 25 %, 15 %, et moins de 10 % pour les quatre traitements respectivement, ce qui correspond à des potentiels hydriques du sol de $-0,001$, $-0,005$, $-0,15$ et $-0,74$ MPa. Les parcelles mesuraient environ 6 × 7 m chacune et étaient séparées par une zone tampon d'environ 3 m de largeur. Les parcelles devant supporter des traitements à faibles teneurs en eau volumétrique du sol ont été recouvertes de toiles de plastique lors de certains épisodes pluvieux de façon à maintenir la teneur en eau du sol au niveau désiré. Par ailleurs, les irrigations ont été effectuées à l'aide de gicleurs de type *rain jet* 66V montés sur des débimètres quantitatifs «Melnor». La teneur en eau du sol a été vérifiée périodiquement en utilisant la réflectométrie dans le domaine temporel à l'aide d'un vérificateur de câble (Tektronix, modèle 1502) à raison de quatre mesures réparties uniformément par parcelle. Lorsque la teneur en eau du sol atteignait une valeur de 5 % inférieure à la valeur prescrite, une irrigation était appliquée.

Dans le cadre de l'étude qui portait sur les variations diurne et saisonnière de ψ_x , trois journées pendant l'été 1986 ont été sélectionnées. Ces journées correspondent au 20 juin, 16 juillet et 19 août 1986 respectivement. Pour les deux premiers jours, les mesures de ψ_x ont été prises dans une parcelle supportant un traitement à teneur en eau du sol moyen. Toutefois, lors de la troisième journée étudiée, des données simultanées de ψ_x ont été recueillies dans des parcelles à haute et faible teneurs en eau du sol.

Les valeurs horaires de ψ_x ont été mesurées à l'aide d'une chambre à pression (PMS, modèle 610) selon une méthode de récolte basée sur celle de Tyree *et al.* (1983). Au début de chaque heure, 8 à 15 plants par parcelle étaient récoltés et immédiatement placés individuellement dans des sacs de plastique à fermeture étanche contenant du papier humide, puis déposés dans un récipient opaque et réfrigérant. Les mesures de ψ_x étaient évaluées pendant un intervalle de temps ne dépassant pas une période de 30 minutes suivant la récolte. Des tests préliminaires ont indiqué que les mesures de ψ_x pouvaient être exécutées selon cette méthode sans en modifier leurs valeurs.

Les instruments utilisés pour mesurer les composantes de l'évapotranspiration potentielle (ET_o) étaient situés à proximité des parcelles expérimentales à une hauteur de 2 m au-dessus des plants en production. La vitesse du vent, la radiation nette, la température de l'air et l'humidité relative ont été mesurées respectivement à l'aide d'un anémomètre (*Weather Measure*, modèle W203-HF), d'un bilanmètre (Swissteco, type S-1), d'un thermistor et d'un psychromètre (*Weathertronics*, modèle 4470). Ces données ont été enregistrées à toutes les 30 secondes par un système d'acquisition automatique de données (CR5 de Campbell). Ces données ont ensuite servi à évaluer une moyenne horaire de l'heure précédant les lectures de ψ_x . L'équation de Penman-Monteith (Jarvis & Stewart, 1979) a été utilisée pour calculer ET_o du couvert de plants d'épinette noire :

$$ET_o = [sA + (\rho \cdot c_p \cdot DPV/r_a)] / \lambda (s + \gamma) \quad (2)$$

où ET_o est le taux d'évapotranspiration par unité de surface ($mg \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), s est la pente de la relation entre la pression de vapeur à saturation et la température ($Pa \cdot ^\circ C^{-1}$), A est l'énergie radiante disponible ($J \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), ρ est la densité de l'air ($Kg \cdot m^{-3}$), c_p est la chaleur spécifique de l'air à pression constante ($J \cdot Kg^{-1} \cdot ^\circ C^{-1}$), DPV est le déficit de pression de vapeur de l'atmosphère par rapport à la saturation (Pa), r_a est la résistance de la couche limite du couvert ($s \cdot m^{-1}$), λ est la chaleur latente de vaporisation de l'eau ($J \cdot mg^{-1}$) et γ est la constante psychrométrique ($Pa \cdot ^\circ C^{-1}$). Les valeurs de s et DPV ont été calculées à partir des

mesures de température et d'humidité relative de l'air (Jones, 1983). L'énergie radiante disponible (A) a été estimée à partir des mesures de radiation nette (R_n) auxquelles a été soustrait un terme évalué à 10 % de R_n pour tenir compte de l'énergie fixée par photosynthèse et de l'énergie entreposée dans le sol (Campbell, 1977; Jones, 1983). La résistance de la couche limite du couvert (r_a) a été estimée à partir d'une étude sur le comportement de semis d'épinette de Sitka [*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.] face à différentes vitesses de vent dans une chambre d'assimilation (Landsberg & Ludlow, 1970):

$$r_a = 1,2 \mu^{-0,5} \quad (3)$$

où μ est la vitesse du vent ($m \cdot s^{-1}$).

Les taux de croissance relatifs en biomasse et en hauteur ont été calculés de la façon suivante (Radford, 1967):

$$TCR = (\ln X_2 - \ln X_1) / (t_2 - t_1) \quad (4)$$

où TCR est le taux de croissance relatif de la variable X et $(t_2 - t_1)$ est l'intervalle de temps considéré.

Résultats

Pour toutes les journées étudiées, ψ_x diminue très rapidement entre 6 et 8 heures (heure normale de l'est), soit peu de temps après le lever du soleil (fig. 1, 2 et 3). Par la suite, ψ_x diminue légèrement pour atteindre une valeur minimale au début de l'après-midi. Cette valeur minimale se situe entre $-1,35$ et $-1,40$ MPa pour les plants mesurés en juin et juillet (fig. 1 et 2) de même que pour ceux mesurés dans la parcelle irriguée du mois d'août (fig. 3). Cependant, la valeur minimale de ψ_x de la parcelle ayant subi une longue période de sécheresse a atteint $-1,77$ MPa (fig. 3). La variation diurne de ψ_x au cours des journées étudiées est en étroite relation avec les variations correspondantes des paramètres météorologiques mesurés (tableau I). Ce phénomène est bien illustré par l'augmentation rapide de ψ_x lors du léger épisode pluvieux survenu le 16 juillet entre 15:00 et 16:00 heures (fig. 2). Cette hausse de ψ_x semble surtout reliée aux baisses de R_n et DPV puisque la précipitation totale enregistrée pendant cette période n'a été que de 0,3 mm.

La radiation nette s'est avérée être le paramètre le plus linéairement relié à la variation de ψ_x pour chacune des journées étudiées (tableau I). Cependant, R_n et ET_o ont présenté des relations non linéaires avec ψ_x (e.g. fig. 4) et un modèle exponentiel négatif a sensiblement augmenté le niveau de corrélation entre ψ_x et ces deux variables météorologiques (tableau II). Toutefois, lorsque toutes les données sont regroupées, les coefficients de

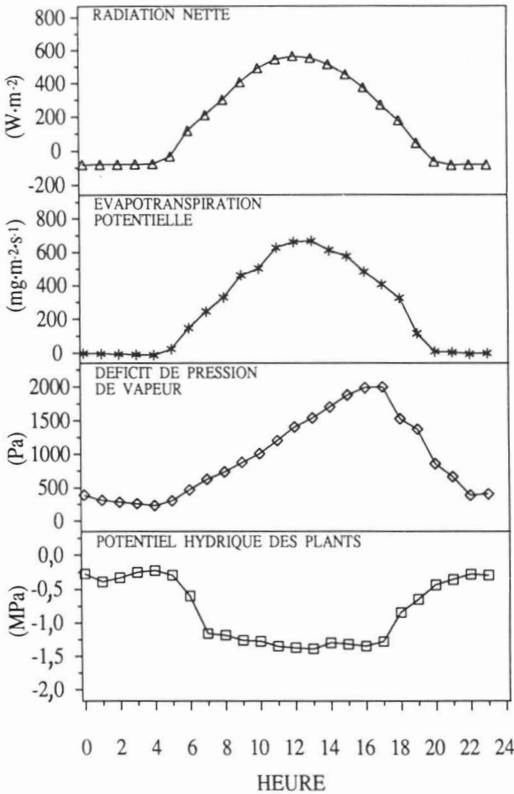


Figure 1. Variation diurne du potentiel hydrique du xylème des plants (ψ_x), du déficit de pression de vapeur, de l'évapotranspiration potentielle et de la radiation nette pendant la journée du 20 juin 1986. Chaque valeur de ψ_x correspond à une moyenne de 12 à 15 plants. Chaque valeur des variables météorologiques correspond à la moyenne horaire de l'heure précédente (heure normale de l'est).

détermination entre les paramètres météorologiques et ψ_x diminuent significativement (tableaux I et II). Le niveau de corrélation entre ψ_x et R_n du modèle non-linéaire est amélioré en tenant compte du ψ_b des plants pour ajuster l'ordonnée à l'origine ($R^2 = 0,89$):

$$\psi_x = -0,101 + \psi_b - 1,09 (1 - e^{-0,0000355 R_n^{1,86}}) \quad (5)$$

Il en est de même pour le modèle non-linéaire utilisant ET_o ($R^2 = 0,87$):

$$\psi_x = -0,0490 + \psi_b - 1,20 (1 - e^{-0,00551 ET_o^{0,996}}) \quad (6)$$

Les ψ_b mesurés juste avant l'aube ont des valeurs de $-0,23$, $-0,13$, $-0,07$ et $-0,37$ MPa pour les journées du 19 juin, 16 juillet et 19 août (parcelles irriguée et asséchée) respectivement, et correspondent à des teneurs en eau volumétrique des premiers 12 cm du sol de 20, 18, 31 et 8 %.

Le traitement d'irrigation visant à maintenir la teneur en eau volumétrique du sol au-dessus de 35 % s'est manifesté en gardant ψ_x à un niveau élevé comparativement à la parcelle maintenue artificiellement en état de sécheresse (fig. 3 et 4). Pendant la période du 26 juin au 27 août 1986, la croissance en hauteur moyenne de cinq plants de la parcelle irriguée a été de 3,1 cm comparativement à 1,1 cm pour ceux de la parcelle asséchée, ce qui correspond à des TCR (équation 4) de 0,08 et 0,02 $\text{cm} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{mois}^{-1}$ respectivement. Pendant la même période, la croissance en biomasse sèche des racines et de la partie aérienne des plants a été de 1811 mg ($TCR = 0,29 \text{ mg} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{mois}^{-1}$) et 1722 mg ($TCR = 0,22 \text{ mg} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{mois}^{-1}$) pour les parcelles irriguée et asséchée respectivement. De plus, le nombre moyen de feuilles sur les pousses terminales de six plants sélectionnés au hasard dans les mêmes parcelles à la fin de l'été

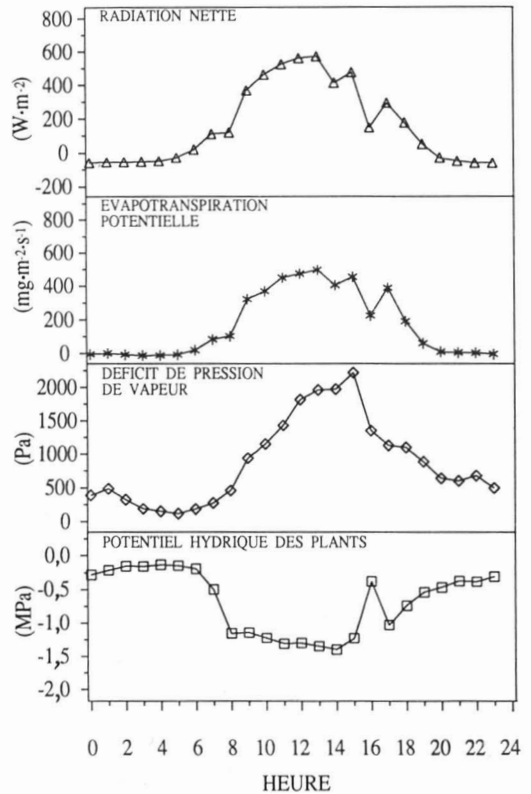


Figure 2. Variation diurne du potentiel hydrique du xylème des plants (ψ_x), du déficit de pression de vapeur, de l'évapotranspiration potentielle et de la radiation nette pendant la journée du 16 juillet 1986. Chaque valeur de ψ_x correspond à une moyenne de 12 à 15 plants. Chaque valeur des variables météorologiques correspond à la moyenne horaire de l'heure précédente (heure normale de l'est).

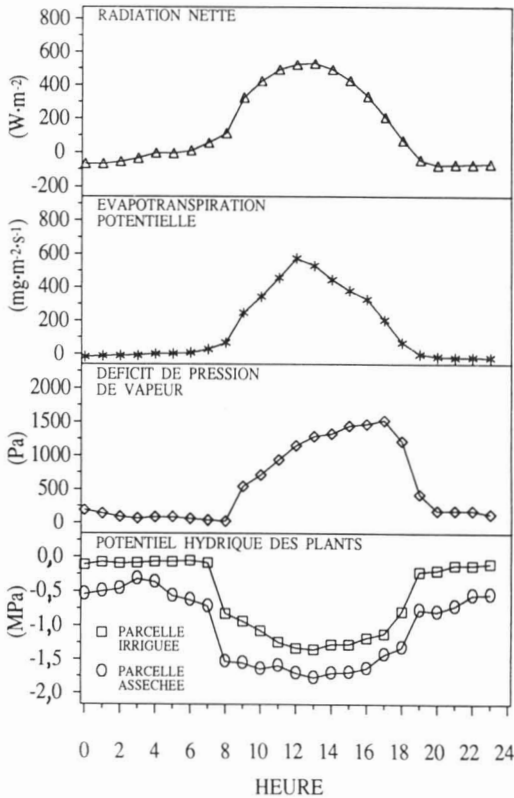


Figure 3. Variation diurne du potentiel hydrique du xylème des plants (ψ_x), du déficit de pression de vapeur, de l'évapotranspiration potentielle et de la radiation nette pendant la journée du 19 août 1986. Chaque valeur de ψ_x correspond à une moyenne de 8 à 10 plants. Chaque valeur des variables météorologiques correspond à la moyenne horaire de l'heure précédente (heure normale de l'est).

TABLEAU I

Coefficients de détermination (R^2) linéaires simples entre les données horaires de potentiel hydrique du xylème des plants et les variables météorologiques¹

| Date | ET _o | R _n | DPV | TEMP | VENT |
|-----------------------------|-----------------|----------------|------|------|------|
| 20 juin | 0,92 | 0,93 | 0,63 | 0,67 | 0,82 |
| 16 juillet | 0,84 | 0,87 | 0,68 | 0,62 | 0,35 |
| 19 août (irrigué) | 0,87 | 0,89 | 0,79 | 0,68 | 0,80 |
| 19 août (asséché) | 0,78 | 0,83 | 0,68 | 0,65 | 0,76 |
| Toutes les dates regroupées | 0,72 | 0,77 | 0,53 | 0,39 | 0,52 |

¹ ET_o, évapotranspiration potentielle; R_n, radiation nette; DPV, déficit de pression de vapeur de l'atmosphère; TEMP, température de l'air; VENT, vitesse du vent.

TABLEAU II

Coefficients de détermination (R^2) non-linéaires du modèle $\Psi_x = b_0 + b_1(1 - e^{-b_2 \cdot x^{b_3}})$ entre les données horaires de potentiel hydrique du xylème des plants et l'évapotranspiration potentielle (ET_o) et la radiation nette (R_n)

| Date | ET _o | R _n |
|-----------------------------|-----------------|----------------|
| 20 juin | 0,97 | 0,97 |
| 16 juillet | 0,86 | 0,88 |
| 19 août (irrigué) | 0,96 | 0,94 |
| 19 août (asséché) | 0,94 | 0,92 |
| Toutes les dates regroupées | 0,79 | 0,81 |

1987, a été de 317 et de 196 pour les parcelles irriguée et asséchée respectivement.

Discussion

L'ajustement rapide de ψ_x en réponse aux variations diurnes des paramètres météorologiques est probablement relié à la faible résistance au passage de l'eau dans le sol autour des racines et dans les plants eux-mêmes. Cette faible résistance est partiellement attribuable à la courte distance séparant les racines et le feuillage des plants. De plus, la faible capacité d'entreposage d'eau dans les tissus conducteurs des plants pourrait également contribuer à la rapidité d'ajustement de ψ_x (Hinckley *et al.*, 1978; Whitehead & Jarvis, 1981; Tyree, 1988). Ce phénomène est bien représenté par la faible hystérèse existant dans la relation entre ψ_x et ET_o pour les parcelles irriguée et asséchée (fig. 4). Il semble donc que la baisse de conductivité hydraulique du sol associée à la faible teneur en eau du sol de la parcelle asséchée n'ait pas été assez prononcée pour influencer de façon marquée le recouvrement du statut hydrique des plants en après-midi. Kaufmann (1977) a également observé une faible hystérèse avec des semis irrigués de *Pinus radiata* D. Don. Toutefois, avec des semis maintenus en état de sécheresse, il a noté une forte hystérèse dans la relation entre ψ_x et la transpiration des plants. Cette divergence de résultats peut être expliquée par un niveau de stress hydrique beaucoup plus élevé dans le cas de l'étude entreprise par Kaufmann (1977), puisque les ψ_b moyens des plants irrigués et asséchés étaient d'environ -0,50 et -0,75 MPa respectivement, alors qu'ils ont été de -0,07 et -0,37 MPa pour les plants correspondants de la présente étude. Puisque ψ_b est représentatif du statut hydrique du sol (Sucoff,

1972), la faible conductivité hydraulique probable du sol des parcelles asséchées de Kaufmann (1977) devait grandement limiter l'extraction de l'eau par les plants et retarder ainsi leur réhydratation. De plus, il est possible que la baisse de conductivité hydraulique des plants attribuable à la formation de cavitations et/ou d'embolies, suite aux faibles ψ_x subis par les plants sur de longues périodes (Tyree & Dixon, 1986), soit aussi partiellement responsable de cette forte hystérèse.

Les plants des parcelles irriguée et asséchée ne diffèrent pas que par leur ψ_b , mais également

par leur ψ_x minimal qui est de $-1,35$ et $-1,77$ MPa respectivement (fig. 3 et 4). Cette valeur minimale de ψ_x est atteinte en après-midi pour les plants des deux parcelles et correspond généralement à la fermeture stomatale des plants. Il est donc probable que la conductance stomatale des plants de toutes les parcelles soit très faible en après-midi pendant les journées ensoleillées, comme Murphy & Ferrell (1982) l'ont généralement constaté. Cependant, la conductance stomatale des plants asséchés doit diminuer plus rapidement que celle des plants irrigués parce que leur ψ_x minimal est

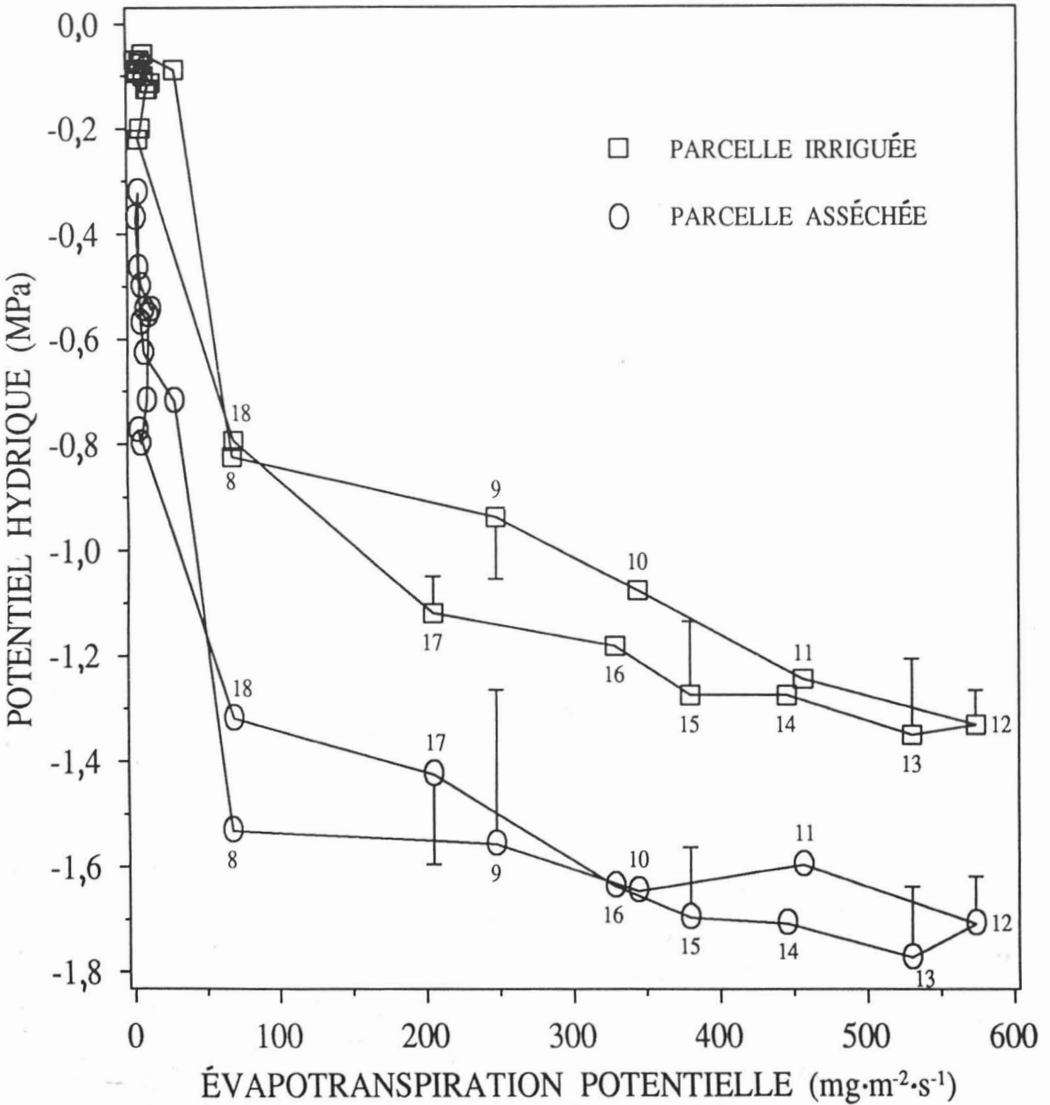


Figure 4. Courbes d'hystérèse entre le potentiel hydrique du xylème des plants et l'évapotranspiration potentielle pendant la journée du 19 août 1986. Les chiffres adjacents aux symboles indiquent l'heure normale de l'est et les lignes verticales correspondent aux écarts-types.

atteint plus tôt dans la matinée (fig. 4). Ainsi, en fonction du déficit hydrique interne des plants, la fermeture des stomates est initiée à un certain seuil de ET_o , ce qui limite l'évapotranspiration réelle (ET_R). La fermeture stomatale est donc responsable de la relation non-linéaire entre ψ_x et ET_o (fig. 4) parce que ET_o représente l'évapotranspiration d'un couvert végétal humide dont les stomates seraient pleinement ouverts. Par conséquent, une relation entre ET_o et ET_R est généralement non-linéaire (Jarvis & Stewart, 1979), alors qu'une relation entre ψ_x et ET_R est habituellement linéaire (Jarvis, 1975).

La plus faible valeur de ψ_x des plants asséchés comparativement à celle des plants irrigués est probablement associée à un plus faible potentiel de turgescence qui est relié à l'expansion cellulaire (Ray *et al.*, 1972; Cosgrove, 1981; Tyree & Jarvis, 1982) et à la division cellulaire (Kramer, 1983). De plus, puisque Grossnickle & Blake (1986) ont observé qu'une diminution de la conductance foliaire de plants 1½-1½ d'épinette noire était associée à une baisse linéaire de ψ_x , il est possible d'estimer que la conductance foliaire des plants irrigués a été d'environ 45 % supérieure à celle des plants asséchés pendant les heures d'ensoleillement. Par conséquent, le taux de photosynthèse des plants asséchés aurait probablement subi une baisse importante comparativement aux plants irrigués, puisque le taux de photosynthèse est dépendant de la conductance stomatale qui est elle-même reliée à ψ_x (Farquhar & Sharkey, 1982). Les plus faibles valeurs probables du potentiel de turgescence et de photosynthèse des plants asséchés, comparativement aux plants irrigués, sont probablement la cause des baisses de croissances en hauteur et en biomasse pendant les mois de juillet et août. En outre, le plus grand nombre moyen de feuilles sur les pousses terminales de plants irrigués indique que les plants privés de précipitation ont véritablement subi un stress hydrique. En effet, le nombre de feuilles des pousses de la plupart des pinacées est déterminé par les conditions environnementales prévalant lors de la formation des bourgeons, soit à la fin de la saison de croissance précédant le dénombrement (Kramer & Kozlowski, 1979; Lanner, 1985). Puisque les plants asséchés étaient en état de stress lors de la formation des bourgeons en 1986, le nombre de feuilles sur leur pousse terminale en 1987 est d'environ 40 % inférieur à celui des plants irrigués.

Sur une base journalière, R_n est un bon estimateur de ψ_x (tableaux I et II), ce qui corrobore les résultats de Pereira & Kozlowski (1976, 1978) pour deux espèces de conifères et de feuillus. Cependant, plusieurs auteurs ont souligné que DPV avait une plus grande influence que R_n sur la variation de ψ_x et sur le contrôle stomatal des conifères en

milieu boréal (Barker, 1973; Ritchie & Hinckley, 1975; Running, 1976; Pereira & Kozlowski, 1977a; Murphy & Ferrell, 1982; Grossnickle & Blake, 1986). Ainsi, par l'intégration de R_n et de DPV , ET_o explique également une proportion importante de la variation de ψ_x (tableau II). Il est possible que la forte corrélation observée entre R_n et ψ_x soit partiellement attribuable au fait que l'échantillonnage n'ait eu lieu que par journées ensoleillées. Puisque R_n ne contient aucune information concernant l'humidité de l'air, ET_o devrait donc être un meilleur prédicteur de la variation de ψ_x sur une base saisonnière, puisque plusieurs conditions météorologiques sont alors rencontrées.

Les équations 5 et 6 mettent en relief l'importance de tenir compte à la fois de ψ_b , qui est relié au statut hydrique du sol au niveau des racines, et de la variation des paramètres météorologiques pour pouvoir prédire adéquatement ψ_x sur une base saisonnière. Par conséquent, à partir des valeurs du statut hydrique du sol et des paramètres météorologiques permettant le calcul de ET_o , il serait possible de planifier un programme efficace d'irrigation en pépinière. Ce programme pourrait fixer un seuil de ψ_b qui optimiserait la conductance stomatale et le taux de photosynthèse, de même que leurs effets sur la croissance et le taux de survie des plants.

Remerciements

Cette étude a été rendue possible grâce au support financier du Conseil de recherches en sciences naturelles et génie du Canada et du ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec (MERQ). De plus, il faut souligner l'étroite collaboration du personnel de la pépinière de Normandin (MM. Pierre Dombrowski, Guy Marineau et Jean Tremblay) et de M. Gil Lambany du MERQ. Nous tenons également à remercier le Dr P. A. Dubé de même que deux évaluateurs anonymes pour leurs commentaires constructifs d'une version préliminaire de cet article. Nos remerciements s'adressent également à M. Denis Lévesque pour son support technique dans le domaine de l'acquisition des données.

Références

- BARKER, J. E., 1973. Diurnal patterns of water potential in *Abies concolor* and *Pinus ponderosa*. — *Can. J. Forest Res.*, 3: 556-564.
- BOYER, J. S., 1976. Photosynthesis at low water potentials. — *Phil. Trans. R. Soc.*, B, 273: 501-512.
- CAMPBELL, G. S., 1977. An introduction to environmental biophysics. — Springer-Verlag New York Inc., 159 p.
- CLINE, R. G. & G. S. CAMPBELL, 1976. Seasonal and diurnal water relations of selected forest species. — *Ecology*, 57: 367-373.
- COSGROVE, D. J., 1981. Analysis of the dynamic and steady-state responses of growth rate and turgor

- pressure to changes in cell parameters. — *Pl. Physiol.*, 68: 1439-1446.
- FARQUHAR, G. D. & T. D. SHARKEY, 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. — *A. Rev. Pl. Physiol.*, 33: 317-345.
- GARDNER, W. R., 1960. Dynamic aspects of water availability to plants. — *Soil Sci.*, 89: 63-73.
- GROSSNICKLE, S. C. & T. J. BLAKE, 1986. Environmental and physiological control of needle conductance for bare-root black spruce, white spruce, and jack pine seedlings on boreal cutover sites. — *Can. J. Bot.*, 64: 943-949.
- HELLKVIST, J. & J. PARSEBY, 1976. The water relations of *Pinus sylvestris*. III. Diurnal and seasonal patterns of water potential. — *Physiologia Pl.*, 38: 61-68.
- HELLKVIST, J., G. P. RICHARDS & P. G. JARVIS, 1974. Vertical gradients of water potential and tissue water relations in Sitka spruce trees measured with the pressure chamber. — *J. appl. Ecol.*, 11: 637-667.
- HINCKLEY, T. M. & G. A. RITCHIE, 1973. A theoretical model for calculation of xylem sap pressure from climatological data. — *Am. Midl. Nat.*, 90: 56-69.
- HINCKLEY, T. M., J. P. LASOIE & S. W. RUNNING, 1978. Temporal and spatial variations in the water status of forest trees. — *Forest Sci. Monogr.*, 20, 72 p.
- JARVIS, P. G., 1975. Water transfer in plants. — Pages 369-394 in D. A. De Vries & N. H. Afgan (ed.). Heat and mass transfer in the biosphere. John Wiley and Sons, New York.
- JARVIS, P. G. & J. STEWART, 1979. Evaporation of water from plantation forests. — Pages 327-350 in E. D. Ford, D. C. Malcom & J. Atterson (ed.). The ecology of even-aged forest plantations. Inst. terr. Ecol., Nat. Envir. Res. Council, Cambridge, England.
- JONES, H. G., 1983. Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology. — Cambridge University Press, Cambridge, 323 p.
- KAUFMANN, M. R., 1975. Leaf water stress in Engelmann spruce. Influence of the root and shoot environments. — *Pl. Physiol.*, 56: 841-844.
- KAUFMANN, M. R., 1977. Soil temperature and drying cycle effects on water relations of *Pinus radiata*. — *Can. J. Bot.*, 55: 2413-2418.
- KRAMER, P. J., 1983. Water relations of plants. — Academic Press Inc., London, United Kingdom, 489 p.
- KRAMER, P. J. & T. T. KOZLOWSKI, 1979. Physiology of woody plants. — Academic Press, London, United Kingdom, 811 p.
- LANDSBERG, J. J. & M. M. LUDLOW, 1970. A technique for determining resistance to mass transfer through the boundary layers of plants with complex structure. — *J. appl. Ecol.*, 7: 187-192.
- LANNER, R. M., 1985. On the insensitivity of height growth to spacing. — *Forest Ecol. Mgmt.*, 13: 143-148.
- LOPUSHINSKY, W. & G. O. KLOCK, 1974. Transpiration of conifer seedlings in relation to soil water potential. — *Forest Sci.*, 20: 181-186.
- MURPHY, E. M. & W. K. FERRELL, 1982. Diurnal and seasonal changes in leaf conductance, xylem water potential, and abscisic acid of Douglas-fir [*Pseudotsuga mensiesii* (Mirr.) Franco] in five habitat types. — *Forest Sci.*, 28: 627-638.
- PEREIRA, J. S. & T. T. KOZLOWSKI, 1976. Diurnal and seasonal changes in water balance of *Abies balsamea* and *Pinus resinosa*. — *Oecol. Pl.*, 11: 397-412.
- PEREIRA, J. S. & T. T. KOZLOWSKI, 1977a. Influence of light intensity, temperature, and leaf area on stomatal aperture and water potential of woody plants. — *Can. J. Forest Res.*, 7: 145-153.
- PEREIRA, J. S. & T. T. KOZLOWSKI, 1977b. Water relations and drought resistance of young *Pinus banksiana* and *P. resinosa* plantation trees. — *Can. J. Forest Res.*, 7: 132-137.
- PEREIRA, J. S. & T. T. KOZLOWSKI, 1978. Diurnal and seasonal changes in water balance of *Acer saccharum* and *Betula papyrifera*. — *Physiologia Pl.*, 43: 19-30.
- RADFORD, P. J., 1967. Growth analysis formulae. Their use and abuse. — *Crop Sci.*, 7: 171-175.
- RAY, P. M., P. B. GREEN & R. CLELAND, 1972. Role of turgor in plant cell growth. — *Nature*, 239: 163-164.
- RITCHIE, G. A. & T. M. HINCKLEY, 1975. The pressure chamber as an instrument for ecological research. — *Adv. ecol. Res.*, 9: 165-264.
- RUNDEL, P. W. & R. E. STECKER, 1977. Morphological adaptations of tracheid structure to water stress gradients in the crown of *Sequoiadendron giganteum*. — *Oecologia*, 27: 135-139.
- RUNNING, S. W., 1976. Environmental control of leaf water potential in conifers. — *Can. J. Forest Res.*, 6: 104-112.
- SUCOFF, E., 1972. Water potential in red pine: Soil moisture, evapotranspiration, crown position. — *Ecology*, 53: 681-686.
- TYREE, M. T., 1988. A dynamic model for water flow in a single tree: Evidence that models must account for hydraulic architecture. — *Tree Physiol.*, 4: 195-217.
- TYREE, M. T. & M. A. DIXON, 1986. Water stress induced cavitation and embolism in some woody plants. — *Physiologia Pl.*, 66: 397-405.
- TYREE, M. T. & P. G. JARVIS, 1982. Water in tissues and cells. — Pages 35-77 in O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond & H. Ziegler (ed.). *Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation*. Encyclopedia of plant physiology vol. 12 B. Springer Verlag, Berlin, 747 p.
- TYREE, M. T., M. E. D. GRAHAM, K. E. COOPER & L. J. BAZOS, 1983. The hydraulic architecture of *Thuja occidentalis*. — *Can. J. Bot.*, 61: 2105-2111.
- WARING, R. H. & B. D. CLEARY, 1967. Plant moisture stress: Evaluation by pressure bomb. — *Science*, 155: 1248-1254.
- WARING, R. H. & W. H. SCHLESINGER, 1985. Forest ecosystems, concepts and management. — Academic Press, London, United Kingdom, 340 p.
- WHITEHEAD, D. & P. G. JARVIS, 1981. Coniferous forests and plantations. — Pages 49-152 in T. T. Kozlowski (ed.). *Water deficits and plant growth* vol. 6. Academic Press, London, United Kingdom, 582 p.

COMMUNICATION BRÈVE

DAILY GROWTH INCREMENTS IN THE OTOLITHS OF ARCTIC CHAR (*SALVELINUS ALPINUS*)

Andreas STENZEL, Geoffrey POWER and David R. BARTON

Department of Biology, University of Waterloo
Waterloo (Ontario) N2L 3G1

Résumé

Les auteurs analysent la microstructure de 32 otolithes d'alevins (0 + an) d'omble chevalier [*Salvelinus alpinus* (L.)] provenant de la rivière Koroc, Nouveau-Québec. Deux échantillons pris en 1986 montrent une formation quotidienne de zones de croissance. Les accroissements quotidiens observés chez les poissons échantillonnés en 1985 et 1986 suggèrent que la formation d'anneaux réguliers débute dès l'émergence des alevins.

Abstract

Thirty-two otoliths from young of the year arctic char [*Salvelinus alpinus* (L.)] from the Koroc River, northern Québec, were prepared for analysis of microstructure. Two samples taken in 1986 indicated that growth increments were formed daily. Fish sampled in 1985 and 1986 had increment counts which suggested that regular ring formation began at the time of emergence.

Introduction

Anadromous arctic char [*Salvelinus alpinus* (L.)] are widely distributed (Johnson, 1980) usually in waters that are ice-covered most of the year. The eggs spawned in September-October in northern Québec (Cunjak *et al.*, 1986) incubate under an ice cover. Fry hatch in April (McCallum, 1972; Johnson, 1980) and emergence takes place about, or soon after, ice break-up. Difficulties of field work at this time and the remoteness of many arctic char rivers, makes the study of early life history impractical.

Analysis of otolith microstructure might offer a way of circumventing these difficulties. A number of recent studies have shown that daily growth increments are found in salmonid otoliths (Wilson & Larkin, 1980, 1982; Neilson & Geen, 1982; Campana, 1983; Volk *et al.*, 1984). Several authors have suggested that it is possible to date events such as hatching (Marshall & Parker, 1982; Neilson & Geen, 1982) and emergence (Wilson & Larkin, 1980) by associating otolith checks or the initiation of daily increment formation with the event.

This work describes otolith microstructure in young of the year arctic char from the Koroc River, northern Québec, and assesses the possibility of

using otolith microstructure to detail early life history.

Materials and methods

The Koroc River is a fourth-order river originating in the Torngat Mountains at an elevation of over 1000 m. It has a catchment of 4050 km² (Anonymous, 1984) and the deep, main valley runs westward to Ungava Bay (58°49'N, 65°46'W). The river is ice covered from November to late May or early June. Anadromous arctic char ascent 88 km to Korluktok falls. Young of the year arctic char were captured 1-3 km above the mouth of the river at night, using a light and hand seine, in late August 1985, and July and August 1986. Fork length (± 1 mm) and blotted wet weight (± 0.1 g) were recorded in the field (Table I). Otoliths (sagittae) were stored dry.

Otoliths were prepared as described by Neilson & Geen (1982) and Wilson & Larkin (1982). They were attached, sulcus acusticus side down, to a microscope slide with thermosetting plastic resin, then ground and polished using a grinding jig and metallurgical lapping films (3M Canada). Grit sizes 9, 3 and 0.5 μ m were used to start the grinding;

0.3 μm grit was best for the smallest otoliths and final polishing.

To reach the midplane, where the ring resolution is the sharpest, the otolith was viewed under a compound microscope between each successive grind. If it was not positioned so that the grinding surface was tangential to the midplane, the slide was heated to allow repositioning. If an otolith was too opaque for reading after grinding, the slide was heated and the otolith repositioned with the polished surface down. The sulcus acusticus side was then polished until the desired clarity of ring structures was achieved.

Viewed under oil with transmitted light at $1000\times$ magnification, increments appeared as a pattern of alternating dark rings (discontinuous growth zone) and wider light rings (growth increment zone) (Mugiya *et al.*, 1981). Some dark rings appeared as double rings but these were easily recognized as such and did not complicate the counts (Eckmann & Rey, 1987). Counts were initiated from the first distinct dark ring bordering the otolith nucleus (reference increment) and continued out to the otolith edge. Clarity was rarely consistent along one plane and continuous adjustment of the focal plane was needed to maintain focus.

Otolith radii were measured under a dissecting microscope at $50\times$ magnification. For consistency, a line was positioned through the centre of the nucleus to the tip of the rostrum, and the radius was measured ($\pm 20\ \mu\text{m}$) along a fixed 45° angle from the centre to the edge of the postrostrum.

The small size and fragility of the otoliths was a problem. Many otoliths contained hairline fractures throughout their matrix; 14 out of 46 otoliths shattered during polishing and had to be discarded. The otoliths used for this study were stored dry, which may have contributed to the brittleness.

Results

Irregular and faint rings were visible within the otolith nucleus but could not be counted (Fig. 1). Outside the first clear ring (reference increment), rings were regular and more or less distinct. The difference between the mean increment counts for the two 1986 sample dates (47.3 on 19 July and 71.8 on 16 August) was 24.5. This closely approximates the 28 days that separated the two sampling dates and indicates that increments were formed daily. Exact concordance would not be anticipated because of extended spawning and hatching periods.

If increments are formed daily, reference increments were laid down between 31 May and 17 June 1985 (mean = 10 June). Fry captured on 30th August 1985 had a mean increment count of 80.3. In 1986, the earliest dates for formation of the reference increment were 19 May (August sample) and 20 May (July sample). The latest dates for the initiation of regular increments were 9 June (July sample) and 22 June (August sample).

Regression analyses of fork length (cm), blotted wet weight (g) and otolith radius (μm) on increment count for the 1986 samples were significant ($P < 0.001$) (Table II). By extrapolation, fry were estimated to be 1.9 cm in length, 0.072 g in weight and had an otolith radius of 94.2 μm at the time the reference increment was formed.

Discussion

The initiation of otolith increment deposition varies among species (Taubert & Coble, 1977; Wilson & Larkin, 1980; Mashall & Parker, 1982; Rice *et al.*, 1985). In hatchery-reared salmonids, the first distinct daily growth increments are laid down at hatching and are used as reference points

TABLE I

Summary statistics of arctic char fry from the Koroc River, Québec, aged by growth increments: mean \pm standard error values (range in brackets) for increment count, fork length, blotted wet weight, and otolith radius

| Capture date | Increment count | Fork length (cm) | Wet weight (g) | Otoliths radius (μm) |
|--------------|--|---|--|--|
| 30/8/85 | 80.3 \pm 1.71 (72.0 – 90.0) n = 13 | 3.9 \pm 0.16 (2.9 – 5.0) n = 13 | 0.75 \pm 0.08 (0.20 – 1.40) n = 13 | 397.5 \pm 10.52 (320 – 450) n = 12 |
| 19/7/86 | 47.3 \pm 2.36 (40.0 – 60.0) n = 8 | 2.7 \pm 0.04 (2.6 – 2.9) n = 8 | 0.16 \pm 0.01 (0.12 – 0.18) n = 8 | 213.3 \pm 8.02 (180 – 230) n = 6 |
| 16/8/86 | 71.8 \pm 3.56 (55.0 – 89.0) n = 9 | 3.2 \pm 0.09 (2.9 – 3.7) n = 9 | 0.28 \pm 0.02 (0.17 – 0.41) n = 9 | 271.1 \pm 13.88 (200 – 340) n = 9 |

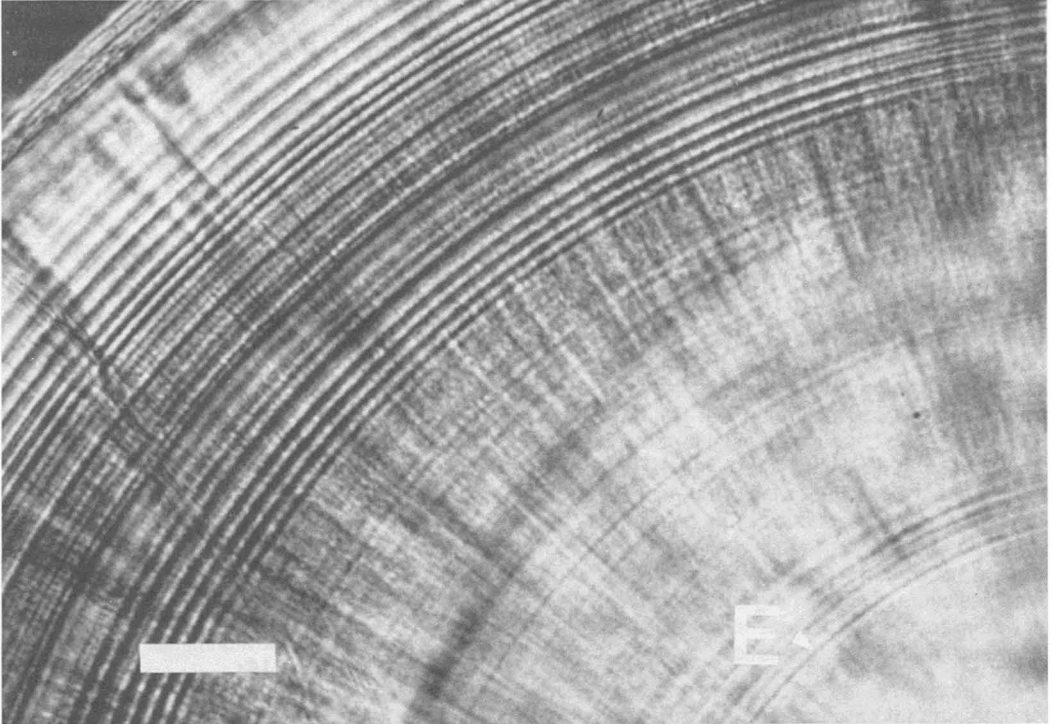


Figure 1. The reference increment (E), formed on emergence, and 72 growth increments in an arctic char otolith. The bar represents 20 μm .

to initiate ring counts (Marshall & Parker, 1982; Neilson & Geen, 1982). In a study of wild sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), initial ring deposition began at emergence (Wilson & Larkin, 1980). The difference between those patterns may be related to absence of light in the natural environment, *i.e.* within the gravel of a spawning redd, to entrain the circadian rhythm of calcium uptake (Mugiya *et al.*, 1981).

A problem is to decide whether the reference increment in otoliths of the Koroc River arctic char is associated with hatching or emergence. Based on the two 1986 samples, it appears that increments are laid down daily, at least between mid-

July and mid-August. If it is assumed that this also occurs earlier in the year, then daily increment formation began between 19 May and 22 June in the fish sampled in 1985 and 1986.

Water temperature can affect otolith microstructure. Taubert & Coble (1977) demonstrated that a drop in temperature could stop daily increment formation in the otoliths of green sunfish. Marshall & Parker (1982) reported cessation of daily ring formation in sockeye salmon held at temperatures below 5°C. If this also occurs in arctic char, then increment conditions after emergence could cause ring counts to be less than the age in days and the date of formation of the reference

TABLE II

Regression relationship of fork length (FL), weight (W), and otolith radius (OR) on otolith increment count (X) for arctic char fry from the Koroc River, northern Québec, sampled on 19 July and 16 August 1986

| Dependent variable | Equation | P | N | R ² |
|----------------------------------|------------------------|---------|----|----------------|
| Length (cm) | FL = 0.019 X + 1.878 | < 0.001 | 17 | 0.660 |
| Weight (g) | log W = 0.007 X - 1.14 | < 0.001 | 17 | 0.754 |
| Otolith radius (μm) | OR = 2.622 X + 94.222 | < 0.001 | 15 | 0.879 |

increment would be earlier than estimated above. The general pattern for larger Ungava rivers is that they warm quite quickly after ice break-up and maintain temperatures above 5°C until the fall (Power, 1969) so inhibition of ring formation is unlikely.

Arctic char in the Koroc River begin spawning in late September in areas of groundwater upwelling and spawning is probably completed within a month (Cunjak *et al.*, 1986). McCallum (1972) reported that the incubation period for September spawners in Char Lake, Cornwallis Island, was approximately six months at 1°C, and that eggs hatched during March and early April. In Alaska, arctic char spawn from August to November and eggs hatch in mid-April (Johnson, 1980). The Koroc River arctic char live in a similar environment and probably hatch in April and emerge 1-2 months later, about or soon after ice break-up. The most reasonable interpretation of our data is that the reference increment is laid down at the time of emergence. This should be confirmed with samples taken after hatching and within a few days of emergence, from at least one arctic char stock, to ensure reliable interpretation.

Regression analysis furnishes another means of obtaining information about earlier life history stages, provided that the relationships between otolith dimension and length or weight, determined later in the summer, remain valid. That accurate back-calculation is possible was demonstrated for chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in a laboratory study by Bradford & Geen (1987). They used a curvilinear model relating otolith radius to fish length (which was not significantly better than a simple linear regression), but they cautioned against back-calculation in field studies before careful laboratory experiments have confirmed the accuracy of the method. Wilson & Larkin (1982) estimated an error of 15% in the back-calculated weights of sockeye salmon fry, based on an otolith radius-fry weight regression. For arctic char, we estimated a length of 18.8 mm and a corresponding weight of 0.072 g at emergence. Reported lengths for anadromous populations range from 19-27 mm at emergence (McCarty, 1980), 20-25 mm at yolk absorption (Nielsen, 1961), and 19-22 mm at first feeding (Wallace & Aasjord, 1984). Our estimate corresponds with these values and demonstrates the potential for this kind of calculation.

Our results indicate that analysis of otolith microstructure is worth pursuing further. It can provide information about timing and growth events early in the life history of arctic char, when sampling is usually impossible. It has the inherent promise of providing information on mortality patterns in early life, since changes in age structure of survivors can

be related to dates of emergence and river conditions around this period.

References

- ANONYMOUS, 1984. Le Nord du Québec: profil régional. — Office de planification et de développement du Québec (O.P.D.Q.), Gouvernement du Québec, Québec, 184 p.
- BRADFORD, M. J. & G. H. GEEN, 1987. Size and growth of juvenile chinook salmon back-calculated from otolith growth increments. — Pages 453-461 in R. C. Summerfelt & G. E. Hall (ed.). The age and growth of fish. The Iowa State University Press, Ames, Iowa, 544 p.
- CAMPANA, S. E., 1983. Calcium deposition and otolith check formation during periods of stress in coho salmon *Oncorhynchus kisutch*. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 75A: 215-220.
- CUNJAK, R. A., G. POWER & D. R. BARTON, 1986. Reproductive behaviour of anadromous arctic char (*Salvelinus alpinus*) in the Koroc River, Québec. — *Naturaliste can.* (Rev. Écol. Syst.), 113: 383-387.
- ECKMANN, R. & P. REY, 1987. Daily increments on the otoliths of larval and juvenile *Coregonus* spp., and their modification by environmental factors. — *Hydrobiologia*, 148: 137-143.
- JOHNSON, L., 1980. The arctic char, *Salvelinus alpinus* — Pages 15-98 in E. K. Balon (ed.). Chars, salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Dr W. Junk, The Hague, The Netherlands, 928 p.
- MARSHALL, S. L. & S. S. PARKER, 1982. Pattern identification in the microstructure of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) otoliths. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 39: 542-547.
- McCALLUM, W., 1972. Arctic char study. — Pages 67-73 in F. H. Rigler (ed.). Char Lake project PF-2 annual report, 1970-1971. Canadian Committee International Biological Program., Ottawa, 85 p.
- McCARTY, P. J., 1980. A review of the systematics and ecology of arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in the western Arctic. — *Can. tech. Rep. Fish. aquat. Sci.*, no. 935, 89 p.
- MUGIYA, Y., N. WATABE, J. YAMADA, J. M. DEAN, D. G. DUNKELBERGER & M. SHIMIZU, 1981. Diurnal rhythm in otolith formation in the goldfish (*Carassius auratus*). — *Comp. Biochem. Physiol.*, 68A: 659-662.
- NEILSON, J. D. & G. H. GEEN, 1982. Otoliths of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) daily growth increments and factors influencing their production. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 39: 1340-1347.
- NIELSEN, J., 1961. Contributions to the biology of the Salmonidae in Greenland. IV. Age and growth of the freshwater stage of anadromous char, *Salvelinus alpinus* (L.). — *Meddr Grønland*, 159: 49-75.
- POWER, G., 1969. The salmon of Ungava Bay. — *Tech. Rep. Arctic Inst. N. Am.*, no. 22, 72 p.
- RICE, J. A., L. B. CROWDER & F. P. BINKOWSKI, 1985. Evaluating otolith analysis for bloater (*Coregonus hoyi*): Do otoliths ring true? — *Trans. Am. Fish. Soc.*, 114: 532-539.

- TAUBERT, B. D. & D. W. COBLE, 1977. Daily rings in otoliths of three species of *Lepomis* and *Tilapia mossambica*. — J. Fish. Res. Bd Can., 34: 332-340.
- VOLK, E. C., R. C. WISSMAR, C. A. SIMENSTAD & D. M. EGGERS, 1984. Relationship between otolith microstructure and the growth of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) under different prey rations. — Can. J. Fish. aquat. Sci., 41: 126-133.
- WALLACE, J. C. & D. AASJORD, 1984. The initial feeding of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) alevins at different temperatures and under different feeding regimes. — Aquaculture, 38: 19-33.
- WILSON, K. H. & P. A. LARKIN, 1980. Daily growth rings in the otoliths of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). — Can. J. Fish. aquat. Sci., 37: 1495-1498.
- WILSON, K. H. & P. A. LARKIN, 1982. Relationship between thickness of daily growth increments in sagittae and change in body weight of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) fry. — Can. J. Fish. aquat. Sci., 39: 1335-1339.

REVUE DES LIVRES

AGEE, J. K. & D. R. JOHNSON (ed.), 1988. **Ecosystem management for parks and wilderness**. — University of Washington Press, Seattle and London, 246 p. Couverture rigide, 20 \$ U.S.

C'est à la fin du siècle dernier que les premiers parcs nationaux voyaient le jour en Amérique du Nord. Leurs promoteurs avaient pour objectif la conservation de sites naturels et de leur faune sauvage pour le plaisir des «générations présentes et futures». L'exploitation des ressources naturelles et l'établissement de peuplements humains étaient interdits à l'intérieur de ces espaces afin de préserver l'équilibre naturel qui devait y régner. À peine trois générations plus tard, plusieurs postulats ayant servi d'assises à l'élaboration de la politique des parcs doivent être sérieusement remis en question. Les limites des étendues protégées, définies sur une base politique, n'englobent souvent que des parties d'écosystèmes où la notion d'équilibre naturel est bien théorique. Les frontières des parcs ne protègent que partiellement le milieu, alors que la qualité des sites et l'intégrité de leurs populations animales sont maintenant menacées autant par des activités pratiquées à l'extérieur des limites des parcs, que par les millions de visiteurs bien intentionnés ou par des pratiques de gestion qui modifient les perturbations naturelles des écosystèmes. Pour ceux qui s'intéressent à ces problèmes, le livre *Ecosystem management for parks and wilderness* sera une source féconde de sujets de réflexion.

Il s'agit d'un ouvrage comportant 14 chapitres écrits par autant d'auteurs dans le cadre d'un atelier sur la gestion des parcs et des espaces sauvages. On y fait un examen sérieux des problèmes modernes auxquels sont confrontés les gestionnaires de parcs. Sans apporter de solutions techniques et simples, les auteurs posent les questions pertinentes et identifient les enjeux de la conservation des milieux naturels en Amérique du Nord. Les sujets abordés sont variés, incluant en particulier le cadre légal, l'écologie végétale, la gestion des grands carnivores, l'impact de la pollution atmosphérique, les aspects économiques. Naturellement, tous les sujets ne sont pas traités avec autant de profondeur; la philosophie et le style de chaque auteur demeurent évidents. Cependant, on sent une volonté assez ferme de la part des éditeurs d'assurer une cohérence à l'ouvrage et de forcer les auteurs à exposer clairement leurs questions et à conclure sous forme de réponses concises.

J'ai bien aimé, entre autres, les chapitres sur les aspects légaux (Robert B. Keiter), la synthèse historique de la végétation en Amérique du Nord (Linda B. Bruebaker) et l'examen critique du concept de succession végétale et de climat (Norman L. Christensen). Keiter présente une revue exhaustive des lois américaines sur la protection de l'environnement, la gestion des forêts nationales, des parcs nationaux et des espaces sauvages, en illustrant avec des exemples précis de jurisprudence comment le citoyen peut utiliser les tribunaux pour rappeler les gestionnaires à leurs obligations légales en matière de conservation. Christensen traite sans dé-

tour du débat sur les concepts de succession végétale et de climat et du rôle des feux, questions qui hantent tous les gestionnaires de parcs en Amérique du Nord, sauf probablement les gestionnaires du Parc Yellowstone depuis l'automne 1988. Il conclut par une phrase pernicieuse de Mark Twain que plusieurs chefs de services gouvernementaux apprécieront: «*The researches of many commentators have already shed considerable darkness on this subject and it is probable that, if they continue, we shall soon know nothing about it.*»

Par ailleurs, le chapitre sur la pollution atmosphérique (D. F. Grigal) me laisse un peu perplexe. On croirait entendre une rhétorique pour apaiser les demandes de réduction des émissions polluantes. Pour ce qui est du bioxyde de carbone, à peine une dizaine de lignes y sont consacrées, pour conclure: «*At present, the uncertainties so completely outweigh the certainties that further discussion is simply an exercise in science fiction.*» Quant aux oxydes d'azote, tout semble aller aussi bien et même mieux et on retrouve cette perle à leur sujet: «*Similarly, nitrogen oxides show a decline starting about 1975 and a leveling off since then.*» De toute façon, si vous n'êtes pas convaincus par ces affirmations, ne craignez rien puisque les effets ne sont pas entièrement négatifs. Certes les polluants peuvent réduire la croissance des arbres mais «*whether or not a tree is growing slowly or quickly may have little impact on its aesthetic value. A reduction of growth, if not so severe that it leads to accelerated rates of mortality or visual symptoms of decline, may even retard rates of vegetation change — maintaining status quo.*» Voilà de bonnes nouvelles pour les propriétaires d'érablières du Québec: un peu de pollution réduirait le vieillissement, peut-être même le dépérissement, des forêts. Quoiqu'il en soit, cet ouvrage n'est pas un manuel scolaire sur la pollution atmosphérique mais bien une série d'essais sur la conservation des milieux naturels et on accepte que certains chapitres suscitent la controverse.

On note aussi l'absence de mention des autochtones et de la possibilité de les intéresser à une gestion coopérative dans certains cas. Il s'agit probablement d'un autre squelette dans le placard de l'histoire des parcs nationaux puisque les autochtones sont une des premières composantes des écosystèmes à avoir été éliminée. Cette lacune est probablement aussi liée au fait que, pour la majorité des auteurs, le monde de la conservation se limite au sud du 50^e parallèle où la présence autochtone est moins manifeste maintenant. On mentionne bien le Canada au passage, mais si brièvement: «*Canadian forests now supply a third of U.S. softwood lumber at prices that have our mills against the wall.*» Pour ce qui est de l'Alaska on n'y accorde pas beaucoup plus d'importance.

Malgré son orientation parfois un peu trop centrée sur le modèle yellowstonien, cet ouvrage devrait apporter des suggestions stimulantes pour les gestionnaires de nos parcs, tout en rafraîchissant les notions d'écologie de ceux qui ont quitté l'université il y a quelques années.

Quant aux nouveaux gradués, ils y trouveront une mine d'idées sur l'application des principes écologiques à la conservation. Enfin tous ceux qui ont à cœur l'avenir des parcs et des espaces naturels devraient y jeter un coup d'œil: ils découvriront certainement un chapitre qui piquera leur curiosité.

Jean HUOT

Département de biologie
Université Laval

BOUCHARD, M. A. & S. PÉLOQUIN (éd.), 1989. **L'histoire naturelle du cratère du Nouveau-Québec.** — Volume 7, Collection Environnement et Géologie, Université de Montréal, 420 p., 13,5 × 21 cm. Couverture souple, 15 \$ CAN.

Le cratère du Nouveau-Québec est un phénomène géographique unique dans le paysage québécois. En effet, sa forme circulaire presque parfaite, son diamètre perceptible d'un coup d'œil (3,4 km), son bourrelet périphérique et le lac aux eaux limpides qu'il contient le caractérisent et le distinguent des sept autres cratères météoritiques dispersés sur notre territoire. Ces derniers étant des formes complexes, n'ont pas le même impact visuel. «Notre» cratère est sur la liste des 32 cratères simples de la planète et se situe parmi les plus spectaculaires, comme ceux de Brent, en Ontario et de Barringer, en Arizona. Il est le trait particulier qui ponctue la physionomie du Nouveau-Québec.

Le recueil de textes de Michel Bouchard et de ses collaborateurs est une lecture obligatoire pour quiconque s'intéresse au milieu naturel du Nouveau-Québec car il véhicule plusieurs contributions scientifiques nouvelles. Cet ouvrage, en plus de faire le bilan des connaissances acquises depuis la découverte du cratère par les hommes blancs en 1943, présente des résultats de recherche obtenus suite au travail de terrain des auteurs.

Parmi les nombreux faits nouveaux soumis par le groupe de Bouchard, notons les plus saillants. La présence d'impactites, dont 21 galets ont été retrouvés dans les dépôts quaternaires dans un versant du cratère et à proximité, confirme hors de tout doute son origine météoritique. Une datation ^{39}Ar - ^{40}Ar sur un de ces échantillons situe l'âge de l'impact à environ 1,3 millions d'années. À partir d'une analyse morphométrique du cratère, les auteurs déduisent que l'explosion qui l'a creusé a été provoquée par l'impact d'un bolide pierreux (chondrite) de 150 à 170 m de diamètre percutant le sol à une vitesse comprise entre 15 et 30 km·s⁻¹.

Suite à une intéressante étude de la teneur en hornblende de la fraction sableuse des tills dans les trainées de dépôts glaciaires autour du cratère, et connaissant la superficie et la teneur des affleurements d'origine, les auteurs arrivent à calculer que le dernier écoulement glaciaire a érodé une tranche de roc d'environ 2 m d'épaisseur sur le paysage avoisinant et sur le bourrelet périphérique. Il est difficile d'évaluer l'érosion effectuée par les glaciations plus anciennes. De plus, deux écoulements glaciaires successifs, non datés, ont laissé des stries et des formes profilées dans la région; les plus anciennes (flot Ungava) indiquent une direction de 110°, les plus récentes (flot Payne), de 45°. Selon les relevés sismiques, le fond du cratère contient d'épaisses sé-

quences de till, gravier, sable et autres dépôts non définis et apparemment stratifiés ou disposés en unités sédimentaires superposées.

Cependant, à peine 14 cm de sédiments lacustres se sont accumulés sur le fond durant l'Holocène et la base de cette mince couche de vase est vieille de 5030 ± 70 ans, selon une datation au ^{14}C par la méthode de spectrométrie de masse en accélérateur de particules. Le taux de sédimentation post-glaciaire n'est donc que de 1,2 cm par millénaire, ce qui est dû à la quasi-absence de bassin-versant, limité à la crête du bourrelet périphérique, et à la très faible productivité végétale sur les sols environnants dans ce milieu arctique extrêmement rigoureux. Dix entailles, ou vallées transversales, percent le bourrelet périphérique du cratère. Certaines d'entre elles ont servi de chenaux fluvio-glaciaires au temps de la déglaciation, tandis que d'autres ont servi de déversoirs pour un lac glaciaire retenu dans l'enceinte contre le front glaciaire lorsque, à un stade un peu plus évolué de déglaciation, celui-ci obstruait encore le coin sud-ouest du cratère. Une ancienne ligne de rivage plus basse que les entailles et contenue dans le bassin, mais 15-20 m plus haute que le niveau du lac actuel, est probablement un vestige d'une période de l'Holocène plus humide qu'actuellement.

Les analyses polliniques des sédiments de fond du lac du cratère et de ceux d'un autre lac avoisinant mettent surtout en évidence le fait que la végétation régionale s'est graduellement appauvrie de la déglaciation jusqu'à nos jours, ce qui reflète de façon plus ou moins précise la dégradation climatique générale qu'a connue l'arctique québécois au cours de l'Holocène. Ces analyses soulèvent aussi le problème nouveau de la présence dans le till régional et dans les premières laminations au fond du lac, de pollen plus ancien que la dernière glaciation. Ce contenu pollinique ancien est peut-être relié aux datations ^{14}C «contaminées» et anormalement vieilles de fonds de lacs ailleurs au Québec nordique (Stravers, L. K. S., 1981. *Palynology and deglaciation history of the Central Labrador-Ungava*. M.Sc. thesis, University of Colorado, 171 p.)

L'analyse des diatomées dans les boues lacustres révèle, comme on peut s'y attendre, une micro-flore peu diversifiée dans ce lac froid (4°C), très oligotrophe et couvert de glace 10 mois par an.

Sur le plan faunique, le lac contient une population d'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*). Delisle et Roy (chapitre 13) ont capturé 55 individus en août 1988. Bien que maigres et devant se livrer au cannibalisme, un seul de ces poissons captifs dans ce lac isolé était vraiment rachitique et mal formé, ce qui contrarie les croyances générales à l'effet que le lac du cratère contient des poissons particulièrement monstrueux. Cette espèce a vraisemblablement pu s'introduire dans le lac à la fin de la déglaciation, en remontant le déversoir qui permettait alors un passage relativement facile avec le lac La-Flamme, situé à peu de distance. Un inventaire archéologique des sites de tentes et autres structures de pierres autour du cratère a aussi été amorcé par des membres du groupe de recherche. Ce qui frappe le lecteur est la différence de perception entre l'observateur blanc qui survole le cratère et les Inuit qui l'ont autrefois baptisé Pingualuit (colline, terre haute); vu du sol, à quelque

distance, c'est en effet une colline qui forme le rempart périphérique.

D'autres observations propres aux spécialités des membres de l'équipe interdisciplinaire sont présentées dans le volume. Certaines hypothèses nouvelles sont avancées. Par exemple, il est possible que la dépression fermée ait pu servir de piège sous-glaciaire à sédiments et, qu'en conséquence, une importante série sédimentaire quaternaire soit préservée sous le fond du lac.

Ce volume fait partie d'une collection bon marché qui publie des rapports inédits et des recherches en cours d'évolution. Toutefois, ceci n'excuse que très partiellement la mauvaise présentation de l'ouvrage. Il y a 17 chapitres de longueur et de qualité fort inégales. L'introduction de 21 pages ne fait essentiellement que répéter la table des matières. Les auteurs auraient dû se regrouper pour fusionner certains chapitres susceptibles de faire un tout. Ainsi les chapitres 4 (*Origin and age ...*) et 5 (Essai de reconstitution de la forme initiale ...) présentent une unité thématique qui aurait justifié un seul chapitre. Il en va de même des chapitres qui traitent de géologie glaciaire, d'englaciation et de déglaciation (chapitres 6, 7 et 8). Quelques chapitres sont des textes d'articles scientifiques à paraître, d'autres sont des rapports de travaux de terrain. À la fin de chaque chapitre sont reproduits des résumés de communications présentées à divers congrès et des découpures de journaux sur les thèmes couverts par le chapitre. Cet aspect «scrap-book» aurait pu être éliminé en constituant une annexe à la fin d'un volume mieux structuré. La carte géologique et sa légende (p. 53) sont illisibles. Les légendes des photos 6.4a et 6.5 sont inversées.

Malgré le caractère préliminaire de cet ouvrage et comprenant bien la volonté des auteurs de vouloir simplement étaler le bilan des connaissances sur le sujet, un travail d'édition plus complet aurait été nécessaire. Quant au contenu, il est original et fascinant pour tout lecteur curieux et aimant des paysages du Québec nordique.

Michel ALLARD

Département de géographie
et Centre d'études nordiques
Université Laval

SASSON, A., 1988. **Biotechnologies and development**. — Unesco, Technical Centre for Agricultural and Rural Cooperation (CTA), Paris, 364 p., 44,50 \$ CAN.

L'auteur avait déjà campé le paysage en 1984 dans un ouvrage précédent : *Biotechnologies: challenges and promises*. Dans le présent livre, il présente le portrait, fidèle, des biotechnologies telles qu'elles sont appliquées ou en voie de l'être sur le terrain, avec exemples précis à l'appui. De fait, si certains pouvaient s'imaginer que les pays en voie de développement sont un désert biotechnologique, ils trouveront ici matière à être détrompés. Plus, ceux qui douteraient de la possibilité d'appliquer

les biotechnologies aux problèmes des pays en voie de développement trouveront maints exemples du contraire.

Le caractère important de cet ouvrage est que l'auteur ne se cantonne pas dans un exposé technique des réalisations et promesses des biotechnologies. Il élargit la perspective et consacre le dernier tiers de son livre à l'examen des dimensions socio-économiques et géopolitique des biotechnologies. Ce souci de déborder le cadre strictement technique transparait d'ailleurs tout au long du livre : l'auteur n'hésite pas, en effet, à aborder des matières ayant porté ou pouvant mener à controverse (aspects éthiques, par exemple).

Albert Sasson est l'un des rares scientifiques capables de maîtriser avec compétence les diverses facettes des biotechnologies. De l'agriculture, en passant par la foresterie, l'alimentation, la zootechnie, la santé et la médecine, la production des produits pharmaceutiques ou d'énergie, jusqu'au recyclage biologique et au contrôle de la pollution, l'auteur couvre un vaste champ avec des données précises, des considérations spécifiques et bien focalisées et des références pertinentes à l'appui. En dépit du foisonnement d'informations, le lecteur ne perd pas de vue la ligne générale de la démarche et le souci majeur de l'auteur : montrer que les applications des biotechnologies ne sont pas l'apanage des pays développés, qu'il n'y a pas de stratégie unique de développement ou d'utilisation des biotechnologies et que leur implantation ne requiert pas nécessairement une lourde infrastructure scientifique.

Ceci dit, l'auteur reste prudent et soulève, très explicitement, le danger de nouvelles dépendances à l'endroit des multinationales et de l'accroissement du fossé qui sépare les pays développés et ceux qui le sont moins. Sans lancer de polémique, l'auteur reste clair : le danger existe et il faut être vigilant.

Ces soucis d'un ordre élevé ne font que rehausser l'intérêt de cet ouvrage qui, rappelons-le, est d'une grande tenue scientifique. On pourrait même proposer que sa lecture soit fortement conseillée à tous ceux et celles qui se destinent à devenir «biotechnologues». Des fermentations classiques aux transferts de gènes et d'embryons, en passant par les anticorps monoclonaux et les peptides immunogènes, le lecteur trouve une matière abondante et précise. L'auteur n'a pas hésité, quitte à être pris en faute, à indiquer les rendements des technologies, leurs performances économiques, à prédire leur potentiel et, le cas échéant, à annoncer leur date probable d'implantation. Si, à cette moisson abondante, on ajoute les éléments historiques et de genèse d'entreprises biotechnologiques que l'on trouve dans ce livre, on comprendra l'intérêt pour le lecteur averti de consulter cet ouvrage.

Ce livre sera, à n'en pas douter, un outil précieux pour les décideurs scientifiques des pays en voie de développement : ils y trouveront un exposé clair de ce qui est possible. À eux de décider ce qui est souhaitable.

Joël DE LA NOÛE

Département de sciences et
technologie des aliments
Université Laval

OUVRAGES REÇUS

- BALECH, E., 1988. **Los dinoflagelados del Atlántico Sudoccidental.** — Publicaciones especiales n° 1, Instituto español de oceanografía, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid, 310 p., 21 × 29,5 cm. Couverture souple.
- BLACK, C. C. & M. R. DAWSON (ed.), 1989. **Papers on fossil rodents. In honour of Albert Elmer Woods.** — Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, Science series no. 33, 193 p., 18 × 26 cm. Couverture rigide.
- BROOKS, D. R. & E. O. WILEY, 1988. **Evolution as entropy. Toward a unified theory of biology. 2nd edition.** — The University of Chicago Press, Chicago, 424 p., 15 × 23 cm. Couverture rigide, 60 \$ U.S., couverture souple, 19,95 \$ U.S.
- COHEN, D. M. (ed.), 1989. **Papers on the systematics of Gadiform fishes.** — Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, Science series no. 32, ix + 262 p., 18 × 26 cm. Couverture rigide.
- DESGRANGES, J.-L. (ed.), 1989. **Studies of the effects of acidification on aquatic wildlife in Canada: Lacustrine birds and their habitats in Québec.** — Canadian Wildlife Service, Ottawa, occasional paper no. 67, 70 p., 22 × 28 cm. Couverture souple. Également disponible en français.
- GORENFLOT, R., 1989. **Abrégé de biologie végétale. Plantes supérieures. 2. Appareil reproducteur. 2^e édition.** — Masson, Paris, 264 p., 13,5 × 21 cm. Couverture souple, 114 FF.
- GRIFFITH, J., 1988. **Free: The end of the human condition.** — Centre for Humanity's Adulthood, Sydney, Australia, 228 p., 14 × 21,5 cm. Couverture souple.
- GUIGNARD, J. L., 1989. **Abrégé de botanique. 7^e édition.** — Masson, Paris, 259 p., 13,5 × 21 cm. Couverture souple, 115 FF.
- HARTL, D. L. & A. G. CLARK, 1988. **Principles of population genetics. 2nd edition.** — Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 682 p., 18 × 25 cm. Couverture rigide, 39,95 \$ U.S.
- HELLER, R., 1989. **Abrégé de physiologie végétale. 2. Nutrition. 4^e édition.** — Masson, Paris, 288 p., 13,5 × 21 cm. Couverture souple, 114 FF.
- KEELEY, S. C. (ed.), 1989. **The California chaparral. Paradigms reexamined.** — Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, Sciences series no. 34, 171 p., 18 × 26 cm. Couverture rigide.
- KLINKA, K., V. J. KRAJINA, A. CESKA & A. M. SCAGEL, 1989. **Indicator plants of coastal British Columbia.** — The University of British Columbia Press, Vancouver, ix + 288 p., 15,5 × 23 cm. Couverture souple.
- LALUMIÈRE, R. & M. THIBAUT, 1988. **Les forêts du parc national de la Mauricie, au Québec.** — Les Presses de l'Université Laval, Québec, Études écologiques n° 11, 516 p., 79 tableaux, 2 cartes, 17 × 25 cm. Couverture souple, 55 \$ CAN.
- LAUGHTON, R., 1989. **The movements of adult salmon within the River Spey.** — Department of Agriculture and Fisheries for Scotland, Marine Laboratory, Aberdeen, Scottish Fisheries Research Report no. 41, 19 p., 21 × 29,5 cm. Couverture souple.
- MASSÉ, G., R. FORTIN, P. DUMONT & J. FERRARIS, 1989. **Étude et aménagement de la frayère multispécifique de la Rivière aux Pins et dynamique de la population du grand brochet, *Esox lucius* L., du fleuve Saint-Laurent, Boucherville, Québec.** — Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec, service de l'Aménagement et de l'Exploitation de la faune, Montréal, rapport technique n° 06-40, xxvii + 24 p., 21 × 28 cm. Couverture souple.
- PHILLIPS, R. C. & E. G. MENÉZ, 1988. **Seagrasses.** — Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., Smithsonian contributions to the marine sciences, no. 34, 104 p., 22 × 28 cm. Couverture souple.
- SHULL, E. M., 1987. **The butterflies of Indiana.** — Indiana Academy of Science, Indianapolis, 262 p., 20 × 24 cm. Couverture rigide, 25 \$ U.S.
- SOPER, J. H., C. E. GARTON & D. R. GIVEN, 1989. **Flora of the north shore of Lake Superior (Vascular plants of the Ontario portion of the Lake Superior drainage basin).** — Musées nationaux du Canada, Musée national des sciences naturelles, Ottawa, Syllogeus no. 63, 61 p., 12 × 15,5 cm. Couverture souple, 3,95 \$ CAN. + 2,50 \$ de frais postaux.
- SYTNIK, K. M. (ed.), 1985. **Living in the environment: A sourcebook for environmental education.** — UNESCO/UNEP, Naukova Dumka Publishers, Kiev, 232 p., 17,5 × 22 cm. Couverture rigide.
- ZOHAR, Y. & B. BRETON (ed.), 1988. **Reproduction in fish: Basic and applied aspects in endocrinology and genetics. / Reproduction chez les poissons: Bases fondamentales et appliquées en endocrinologie et génétique.** — Proceedings of the French-Israeli symposium, Tel-Aviv, Israel, 10-12 November, 1986. Institut national de la recherche agronomique, Paris, les colloques de l'INRA, n° 44, 236 p., 16 × 24 cm. Couverture souple.

**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 116

NUMÉRO 1

1989

| | |
|--|-------|
| JALBERT, P., J. H. HIMMELMAN, P. BÉLAND & B. THOMAS Whelks (<i>Buccinum undatum</i>) and other subtidal invertebrate predators in the northern Gulf of St. Lawrence..... | 1-15 |
| FERRON, J. & J.-P. OUELLET Le comportement social dans un petit groupe captif de lièvres d'Amérique (<i>Lepus americanus</i>)..... | 17-26 |
| MORGAN, A. V. Coleoptera collected along eastern Ungava Bay, Québec: Part 1, Carabidae .. | 27-34 |
| MULLIGAN, G. A. & D. B. MUNRO Taxonomy of species of North American <i>Stachys</i> (Labiatae) found north of Mexico..... | 35-51 |
| KEATS, D. W., J. M. GREEN & R. G. HOOPER Arctic algal communities in the region of the Nuvuk Islands, northeastern Hudson Bay, Canada..... | 53-59 |
| POTHIER, D., M. BÉDARD, R. CAISSY & J. STEIN Variations du potentiel hydrique de plants d'épinette noire en pépinière en fonction de variables météorologiques..... | 61-68 |
| COMMUNICATION BRÈVE | |
| STENZEL, A., G. POWER & D. R. BARTON Daily growth increments in the otoliths of arctic char (<i>Salvelinus alpinus</i>).. | 69-73 |
| REVUE DES LIVRES | |
| HUOT, J. Ecosystem management for parks and wilderness (J. K. Agee & D. R. Johnson)..... | 75-76 |
| ALLARD, M. L'histoire naturelle du cratère du Nouveau-Québec (M. A. Bouchard & S. Péloquin)..... | 76-77 |
| DE LA NOÛE, J. Biotechnologies and development (A. Sasson)..... | 77 |
| OUVRAGES REÇUS | 78 |



LE
NATURALISTE
CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 116
NUMÉRO 2
1989

UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

The bottom half of the cover features a complex, abstract graphic design. It consists of multiple parallel lines in various shades of green and blue, which step and zig-zag across the page, creating a sense of depth and movement. The lines are most prominent on the right side, where they form a series of nested, stepped shapes that resemble a staircase or a series of overlapping paths.

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 — Deuxième trimestre 1990. Bibliothèque nationale du Québec — Bibliothèque nationale d'Ottawa

EFFET DE L'ORIENTATION AU COURANT SUR LA CROISSANCE DU PÉTONCLE GÉANT, *PLACOPECTEN MAGELLANICUS* (GMELIN)

Marcel FRÉCHETTE

Ministère des Pêches et des Océans
Institut Maurice-Lamontagne
850, Route de la Mer, C.P. 1000
Mont-Joli (Québec) G5H 3Z4

Résumé

Nous testons l'hypothèse selon laquelle le pétoncle géant [*Placopecten magellanicus* (Gmelin)] pourrait tirer un avantage alimentaire de l'énergie du courant en s'orientant de façon à présenter l'ouverture palléale au courant (position *face* au courant). Les observations ont été faites sur des pétoncles collés à la surface de plaques rotatives montrant une orientation constante au courant et posées sur le fond, au milieu de peuplements naturels. Deux orientations ont été retenues pour les pétoncles: la position *face*, et la position *dos*, pour laquelle la charnière pointait en direction du courant. Sous un courant faible ($< 10 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$), il n'y a pas d'effet bénéfique de la position *face* au courant sur la croissance de la coquille. Par contre, la position *dos* pourrait contribuer à minimiser les effets du stress mécanique engendré par un écoulement trop fort, puisque la croissance est plus rapide dans cette position lorsque le courant est élevé ($> 10 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$). Il semble que l'orientation n'ait pas eu d'effets sur les tissus mous. *Placopecten magellanicus* doit donc être rangé parmi les filtreurs actifs.

Abstract

The hypothesis that scallops [*Placopecten magellanicus* (Gmelin)] benefit from being oriented with the pallial gape facing into the current was tested in field experiments. Scallops were glued in different directions on rotating plates showing constant orientation with respect to current direction. At low current speed ($< 10 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$), shell growth did not respond positively to gaping into the current. Under high speed conditions ($> 10 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$), scallops glued with their umbo facing into the current showed a significantly higher growth rate. This suggests that orientation of scallops with their umbo facing into the current may provide a means of minimizing the effect of mechanical stress caused by high current speed. There was no apparent effect of orientation on soft parts. *Placopecten magellanicus* must be considered as an active suspension feeder.

Introduction

On reconnaît différents modes alimentaires chez les suspensivores benthiques, selon la source d'énergie assurant le transport de l'eau le long de leur appareil alimentaire. Il y a d'abord les filtreurs actifs, qui n'assurent leur alimentation qu'au prix d'énergie métabolique, alors que l'alimentation des filtreurs passifs repose essentiellement sur l'énergie fournie par les courants marins (Jørgensen, 1966). LaBarbera (1977) a décrit un troisième groupe: les filtreurs mixtes, capables de générer eux-mêmes des courants alimentaires, tout en utilisant les courants marins pour les assister. De façon générale, les filtreurs passifs orientent leur appareil alimentaire de façon perpendiculaire au courant (Wainwright & Dillon, 1969;

Grigg, 1972; Leversee, 1976). On a interprété cette stratégie comme une réponse aux contraintes mécaniques du milieu (Grigg, 1972; Théodor & Denizot, 1965), ou comme une façon d'assurer le succès de la prise alimentaire (Leversee, 1976). Chez les filtreurs mixtes, l'addition d'une composante passive peut résulter en une augmentation de la prise alimentaire (Young & Braithwaite, 1980) et en une réduction du coût de pompage de l'eau (LaBarbera, 1977; Hammen *et al.*, 1962; LaBarbera, 1981).

L'efficacité des stratégies passive et mixte exigerait donc une orientation non aléatoire par rapport au courant (Otway & Underwood, 1987). De tels patrons ont été observés chez les ascidiens (Young & Braithwaite, 1980), les brachiopodes (Eshleman & Wilkins, 1979), les balanes (Crisp &



Figure 1. Dispositif expérimental. A, plaques rotatives. B, pétoncles collés à la surface des plaques rotatives. La taille de l'individu à l'extrême gauche est de 50 mm.

Bourget, 1985; Otway & Underwood, 1987) et plusieurs autres groupes d'invertébrés (Otway & Underwood, 1987). Une orientation non aléatoire a également été observée chez plusieurs pectinidés, dont *Notovola meridionalis* (Tate) (Olsen, 1955), *Pecten maximus* (L.) (Hartnoll, 1967; Mathers, 1976), et *Placopecten magellanicus* (Gmelin) (Caddy, 1968). À la suite de ces observations et sur la foi de considérations hydrodynamiques (Hartnoll, 1967) et d'observations histologiques sur les tubules des diverticules digestifs (Mathers, 1976), on a avancé que les pétoncles seraient des filtreurs mixtes. Les expériences décrites ci-dessous visaient à étudier l'effet de l'orientation au courant sur la croissance du pétoncle géant, *Placopecten magellanicus*.

Matériel et méthodes

Les expériences ont été menées dans la baie de Gaspé, Québec (48°48'N., 64°20'O.) en 1984 (du 9 septembre au 17 octobre) et en 1985 (du 14 juillet au 10 octobre). Les observations portaient sur la survie, la croissance de la coquille et la relation longueur-poids de pétoncles collés à la surface de plaques rotatives présentant une orientation constante par rapport au courant (fig. 1). Les individus (24 en 1984 et 54 en 1985) furent collés de telle sorte que l'ouverture palléale (face au courant) ou la charnière (dos au courant) soient face au courant. Selon la nomenclature adoptée par Wildish *et al.* (1987), ceci correspond à des orientations de 90° et 270°. Les orientations face et dos correspondent à l'orientation de 56 % et 4 % des individus d'une population naturelle observée par Caddy (1968). Les autres orientations (0° et 180°) ne furent pas étudiées en raison de l'espace limité sur les plaques rotatives. Les plaques furent déposées sur le fond par des plongeurs à Grande-Grève (1984 et 1985) et sous le pont de Gaspé (1985). La profondeur d'immersion était de 12 à 14 m aux deux endroits. Les deux sites retenus étaient situés au sein des populations naturelles dont provenaient les pétoncles. Vérification fut faite au début et à la fin des expériences que rien n'obstruait le mouvement des plaques.

Les pétoncles furent mesurés au millimètre près au début et à la fin de chaque période expérimentale. La taille initiale des pétoncles allait de 51 mm à 95 mm en 1984, et de 46 mm à 96 mm en 1985. Les pétoncles furent congelés peu de temps après leur sortie de l'eau, et ramenés au laboratoire pour y être disséqués et placés à l'étuve à 60°C, jusqu'à l'obtention d'un poids constant.

Des courantomètres furent immergés aux deux endroits (rotor à 0,5 m du fond) les 10 et 11 novembre 1987, de façon à couvrir le cycle semi-diurne de la marée simultanément.

La mesure de croissance adoptée est l'augmentation absolue de la taille de la coquille. Puisqu'il existe une relation entre cette mesure de la croissance et la taille des individus, les données ont été analysées selon la méthode de Ford-Walford, où la longueur individuelle à la fin de l'expérience est représentée en fonction de la longueur au début de l'expérience (Ricker, 1975). Une telle représentation permet d'étudier la croissance indépendamment de la taille initiale.

La relation entre la longueur (= hauteur) et le poids total des tissus mous a été étudiée en raison de la possibilité d'un déphasage entre la croissance de la coquille et des tissus mous (Wildish *et al.*, 1987). De plus, il est également concevable que les pétoncles de l'une ou l'autre orientation se soient émaciés au cours de l'expérience. Dans les deux cas, la croissance des coquilles n'aurait pas été en cause. L'étude de cette relation permet de cerner une réponse des organismes n'affectant que les tissus mous.

Les relations de Ford-Walford et les relations longueur-poids étant des régressions de modèle II, et non de modèle I (Ricker, 1973), les données ont été analysées en testant d'abord l'homogénéité des pentes selon Clarke (1980), puis les ordonnées à l'origine par ANCOVA à l'aide du progiciel SAS (procédure GLM).

Résultats

COURANT

La vitesse du courant est beaucoup plus faible à Grande-Grève qu'à Gaspé, où deux maxima sont observés au cours du cycle de marée (fig. 2). La moyenne des vitesses observées est de 12,6 cm·s⁻¹ à Gaspé et de 4,6 cm·s⁻¹ à Grande-Grève, ce qui situe ces deux stations de part et d'autre du seuil critique approximatif de 10 cm·s⁻¹ pour l'obtention d'un effet du courant sur la croissance du pétoncle géant (Wildish *et al.*, 1987).

MORTALITÉ

Il n'y eut aucune mortalité en 1984. Par contre, en 1985, seulement 28 des 54 individus utilisés survécurent. Aucun des individus de taille inférieure à 68 mm n'a survécu. La proportion de survivants ne change pas selon l'orientation (analyse de tableaux de contingence; Grande-Grève: $\chi^2 = 0,02$, $P > 0,05$; Gaspé: $\chi^2 = 0,85$, $P > 0,05$).

CROISSANCE

Les relations de Ford-Walford sont présentées aux figures 3 et 4 et l'équation de chacune des relations obtenues apparaît au tableau I. L'analyse fait ressortir que les pentes ne sont pas hétérogènes lorsque prises deux à deux (face versus

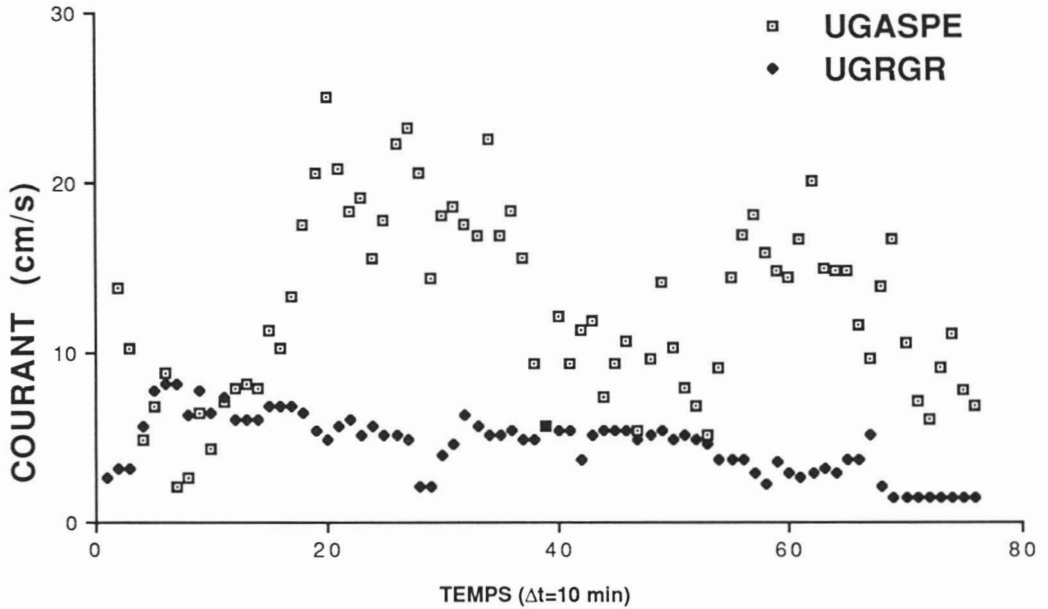


Figure 2. Vitesse du courant mesurée de façon concomitante à Gaspé (UGASPÉ) et à Grande-Grève (UGRGR) lors d'un cycle semi-diurne de marée.

TABLEAU I

Équations des relations de Ford-Walford pour les expériences de 1984 et 1985. D : logarithme de la longueur initiale (mm); F : logarithme de la longueur finale (mm)

| Année | Site | Orientation | Modèle I | Modèle II | r^2 | n |
|-------|--------------|-------------|---------------------|---------------------|----------------|----|
| 1984 | Grande-Grève | face | $F = 1,01D + 0,09$ | $F = 1,01D + 0,29$ | $\approx 1,00$ | 12 |
| | | dos | $F = 0,96D + 3,66$ | $F = 0,96D + 3,86$ | $\approx 1,00$ | 12 |
| 1985 | Grande-Grève | face | $F = 0,89D + 12,23$ | $F = 0,96D + 6,35$ | 0,87 | 7 |
| | | dos | $F = 0,89D + 12,43$ | $F = 0,90D + 11,46$ | 0,97 | 8 |
| | Gaspé | face | $F = 0,80D + 16,00$ | $F = 0,83D + 13,68$ | 0,92 | 6 |
| | | dos | $F = 0,73D + 27,27$ | $F = 0,77D + 24,31$ | 0,90 | 7 |

TABLEAU II

Analyse (ANCOVA) des différences statistiques dans les relations de Ford-Walford selon l'orientation au courant, en 1984

| Source de variation | df | SC | MC | F | P |
|---------------------|----|----------|----------|--------|--------|
| Longueur initiale | 1 | 3507,430 | 3507,430 | 11 969 | 0,0001 |
| Orientation | 1 | 0,016 | 0,016 | 0,05 | 0,82 |
| Erreur | 21 | 6,154 | 0,293 | | |
| Total | 23 | 3539,625 | | | |

TABLEAU III

Analyse (ANCOVA) des différences statistiques dans les relations de Ford-Walford selon l'orientation au courant et le site de l'expérience, en 1985

| Source de variation | dl | SC | MC | F | P |
|---------------------|----|---------|--------|--------|--------|
| Longueur initiale | 1 | 765,35 | 765,35 | 248,09 | 0,0001 |
| Site | 1 | 3,23 | 3,23 | 1,05 | 0,32 |
| Orientation | 1 | 51,38 | 51,38 | 16,66 | 0,0005 |
| Site × orientation | 1 | 48,29 | 48,29 | 15,65 | 0,0006 |
| Erreur | 23 | 70,95 | 3,08 | | |
| Total | 27 | 1371,86 | | | |

dos) pour chacune des stations (1984: $T = 1,62$, 14 dl, $P > 0,05$; 1985, Grande-Grève: $T = 0,19$, 8 dl, $P > 0,05$; 1985, Gaspé: $T = 0,20$, 8 dl, $P > 0,05$).

Les analyses de covariance présentées aux tableaux II (1984) et III (1985) indiquent qu'en 1984, l'orientation n'a pas eu d'effet sur la croissance, alors qu'en 1985, l'orientation avait un effet significatif. Le terme d'interaction indique également que l'effet de l'orientation ne s'est pas manifesté aux deux sites, ce que laissent prévoir les équations du tableau I et les figures 3 et 4.

RELATION LONGUEUR-POIDS

La relation entre la longueur et le poids total des tissus mous à la fin des expériences est présentée au tableau IV. L'analyse statistique de ces relations n'est possible que pour 1984, en raison du faible

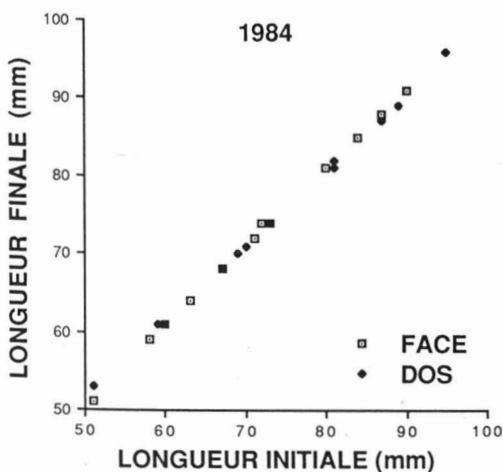


Figure 3. Relations de Ford-Walford pour l'expérience menée à Grande-Grève en 1984 avec des pétoncles orientés face ou dos au courant. Voir le tableau I pour les équations des droites de régression.

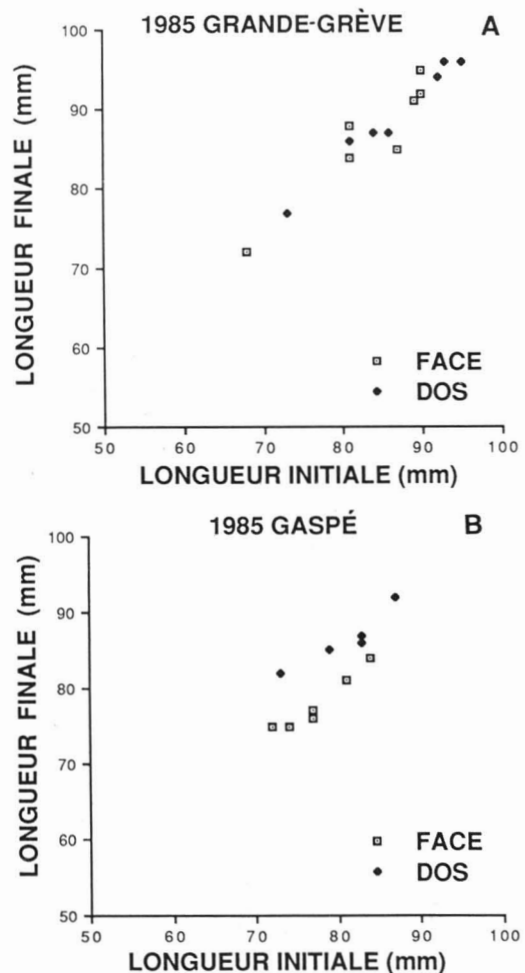


Figure 4. Relations de Ford-Walford pour les expériences menées en 1985 à Grande-Grève (A) et à Gaspé (B), avec des pétoncles orientés face ou dos au courant. Voir le tableau I pour les équations des droites de régression.

TABLEAU IV

Équations pour les régressions de modèle I et de modèle II décrivant la relation entre la longueur (L , en mm) et le poids sec (M , en g) des pétoncles selon leur orientation, après transformation logarithmique des données. Le coefficient de détermination (r^2) est également donné

| Année | Site | Orientation | Modèle I | Modèle II | r^2 |
|-------|--------------|-------------|--------------------|--------------------|-------|
| 1984 | Grande-Grève | face | $M = 2,67L - 4,51$ | $M = 2,72L - 4,61$ | 0,96 |
| | | dos | $M = 2,68L - 4,55$ | $M = 2,69L - 4,58$ | 0,99 |
| 1985 | Grande-Grève | face | $M = 3,17L - 5,48$ | $M = 3,45L - 6,03$ | 0,85 |
| | | dos | $M = 3,19L - 5,49$ | $M = 3,36L - 5,82$ | 0,90 |
| | Gaspé | face | $M = 3,62L - 6,37$ | $M = 4,53L - 8,07$ | 0,64 |
| | | dos | $M = 2,50L - 4,21$ | $M = 3,13L - 5,40$ | 0,64 |

recouvrement des tailles en 1985. En 1984, aucune différence n'est apparue selon l'orientation [homogénéité des pentes selon Clarke (1980): $T = 0,08$, 11 dl, $P > 0,05$; ANCOVA: $P = 0,37$].

Discussion

L'examen des résultats indique que, pour la durée et la période de l'année des expériences, la relation longueur-poids n'est pas sujette à changement selon l'orientation des individus, quelle que soit la vitesse du courant. Il en va autrement de la croissance, qui ralentit considérablement chez les pétoncles en position *face* au courant lorsque celui-ci est élevé ($> 10 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$), ainsi qu'on l'observe à Gaspé (tableau I, fig. 4B). Un courant plus faible n'aurait cependant aucun effet sur la croissance.

Ces résultats confirment ceux obtenus par Wildish *et al.* (1987) pour un courant faible. Par contre, ils paraissent diverger de ceux obtenus sous un courant plus élevé, puisqu'à l'encontre de l'étude précitée, la position *dos* semble conférer un certain avantage. La raison de cette divergence pourrait résider en une différence apparemment mineure dans les traitements imposés aux pétoncles. Alors que l'orientation des pétoncles de la présente étude était de 90° (*face*) ou de 270° (*dos*), les orientations choisies par Wildish *et al.* (1987) étaient de 45° , 135° , 225° et 315° . Le siphon exhalent des pétoncles orientés dans un axe de 225° faisait donc directement face au courant. La pression exercée par le courant incident sur le courant exhalent contrecarrait le gradient de pression généré par l'appareil ciliaire des pétoncles à partir d'une vitesse de courant de $10 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$. Au-delà de ce seuil, toute augmentation du courant entraînait soit l'arrêt total de la filtration, soit sa réduction progressive, à telle enseigne que l'alimentation devenait impossible sous un courant d'environ $66 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$. Dans notre étude, par contre,

le courant exhalent des pétoncles collés *dos* au courant présentait un angle de 45° au courant. C'est donc dire qu'une composante vectorielle du courant s'écoulait de façon orthogonale au courant incident, sans subir l'effet antagoniste attribuable à la direction du courant. Si on fait abstraction du travail à faire pour vaincre l'inertie du liquide environnant, on peut estimer cette composante à environ 70 % ($\sin 45^\circ \approx 0,7$) du courant exhalent total. En conséquence, il faut prévoir que pour un pétoncle orienté *dos* au courant, les effets négatifs d'un écoulement trop fort ne se manifesteront qu'à des vitesses de courant nettement plus élevées que celles prévues par Wildish *et al.* (1987), d'où l'effet bénéfique de l'orientation *dos* au courant pour les pétoncles de Gaspé.

Il semble donc que le pétoncle ne puisse tirer quelque avantage nutritif d'une orientation *face* au courant, et que les conclusions de Hartnoll (1967) et Mathers (1976) ne s'appliquent pas à *P. magellanicus*. En conséquence, il n'y a pas lieu de ranger le pétoncle géant parmi les filtreurs mixtes, pour autant qu'on puisse s'en tenir aux seules orientations *face* et *dos*. La prise alimentaire ne s'effectuerait qu'au prix d'une dépense métabolique. Par ailleurs, lorsque le courant est plus élevé, une orientation *dos* au courant pourrait permettre de minimiser l'effet du stress mécanique du courant.

Ces expériences n'éclaircissent évidemment qu'une partie de la question de l'orientation au courant, puisque l'orientation *face* au courant pourrait faciliter la natation (Vogel 1985), ce qui favoriserait la fuite face aux prédateurs (Peterson *et al.*, 1982).

Remerciements

Je remercie vivement l'équipe de plongeurs (J. Bonardelli, J. Dufresne, J. Pineault et M. Poirier) ayant collaboré à ces travaux. J'adresse également mes re-

merciements à L. Corriveau, I. D'Auteuil, R. Duguay, M. Giguère, H. Gilbert, J. Lambert et L. Pagé pour leur assistance sur le terrain et au laboratoire. Je désire finalement souligner l'étroite collaboration offerte par les autorités du Parc national Forillon et par le ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec.

Références

- CADDY, J. F., 1968. Underwater observations on scallop (*Placopecten magellanicus*) behavior and drag efficiency. — J. Fish. Res. Bd Can., 25: 2123-2141.
- CLARKE, M. R. B., 1980. The reduced major axis of a bivariate sample. — Biometrika, 67: 441-446.
- CRISP, D. J. & E. BOURGET, 1985. Growth in barnacles. — Adv. mar. Biol., 22: 199-204.
- ESHLEMAN, W. P. & J. L. WILKINS, 1979. Brachiopod orientation to current direction and substrate position (*Terebratalia transversa*). — Can. J. Zool., 57: 2079-2082.
- GRIGG, R. W., 1972. Orientation and growth form of sea fans. — Limnol. Oceanogr., 17: 185-192.
- HAMMEN, C. S., D. P. HANLON & S. C. LUM, 1962. Oxidative metabolism in *Lingula*. — Comp. Biochem. Physiol., 5: 185-191.
- HARTNOLL, R. G., 1967. An investigation of the movement of the scallop, *Pecten maximus*. — Helgoländer wiss. Meeresunters., 15: 523-533.
- JØRGENSEN, C. B., 1966. Biology of suspension feeding. — Pergamon Press, Oxford, 357 p.
- LaBARBERA, M., 1981. Water flow patterns in and around three species of articulate brachiopods. — J. exp. mar. Biol. Ecol., 55: 185-206.
- LaBARBERA, M., 1977. Brachiopod orientation to water movement. I. Theory, laboratory behavior, and field orientations. — Paleobiology, 3: 270-287.
- LEVERSEE, G. J., 1976. Flow and feeding in fan-shaped colonies of the gorgonian coral, *Leptogorgia*. — Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole, 151: 344-356.
- MATHERS, N. F., 1976. The effects of tidal currents on the rhythms of feeding and digestion in *Pecten maximus* L. — J. exp. mar. Biol. Ecol., 24: 271-283.
- OLSEN, A. M., 1955. Underwater studies on the Tasmanian commercial scallop, *Notovola meridionalis* (Tate) (Lamellibranchiata: Pectinidae). — Aust. J. mar. Freshwat. Res., 6: 392-409.
- OTWAY, N. M. & A. J. UNDERWOOD, 1987. Experiments on orientation of the intertidal barnacle *Tessieropora rosea* (Krauss). — J. exp. mar. Biol. Ecol., 105: 85-106.
- PETERSON, C. H., W. G. AMBROSE, Jr. & J. H. HUNT, 1982. A field test of the swimming response of the Bay Scallop (*Argopecten irradians*) to changing biological factors. — Bull. mar. Sci., 32: 939-944.
- RICKER, W. E., 1973. Linear regressions in fishery research. — J. Fish. Res. Bd Can., 30: 409-434.
- RICKER, W. E., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. — Bull. Fish. Res. Bd Can., no. 191, 382 p.
- THÉODOR, J. & M. DENIZOT, 1965. Contribution à l'étude des gorgones, I. — Vie Milieu, 16: 237-241.
- VOGEL, S., 1985. Flow-assisted shell reopening in swimming scallops. — Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole, 169: 624-630.
- WAINWRIGHT, S. A. & J. R. DILLON, 1969. On the orientation of sea fans (genus *Gorgonia*). — Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole, 136: 130-139.
- WILDISH, D. J., D. D. KRISTMANSON, R. L. HOAR, A. M. DeCOSTE, S. D. McCORMICK & A. W. WHITE, 1987. Giant scallop feeding and growth responses to flow. — J. exp. mar. Biol. Ecol., 113: 207-220.
- YOUNG, C. M. & L. F. BRAITHWAITE, 1980. Orientation and current-induced flow in the stalked ascidian *Styela montereyensis*. — Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole, 159: 428-440.

MORPHOLOGIE DU CERF DE VIRGINIE AU QUÉBEC : VARIATIONS RÉGIONALES ET ANNUELLES

François POTVIN

Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche
150, boulevard St-Cyrille Est, 5^e étage
Québec, G1R 4Y1

Résumé

De 1973 à 1987, 5119 cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) provenant de neuf zones de chasse au Québec ont été mesurés. Les variables analysées sont le poids éviscéré, la longueur du pied arrière, le diamètre du merrain et le nombre d'andouillers. À 1,5 an, les mâles de l'île d'Anticosti sont moins lourds (41 contre 55 kg), ont le pied plus court (47,5 contre 49,8 cm), le diamètre du merrain plus petit (14,7 contre 19,0 mm) et des bois moins ramifiés (2,2 contre 3,4 andouillers) que ceux du Québec continental. Ces derniers sont généralement un peu plus gros que les cerfs des états américains du nord-est. Le poids et le nombre d'andouillers varient selon la zone et la période d'abondance du cerf. La longueur du pied arrière et le diamètre du merrain montrent le moins de variation. Les différences observées paraissent surtout causées par la nutrition et ses relations avec le climat et la densité des populations animales.

Abstract

From 1973 to 1987, 5119 white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) from nine hunting zones in Québec were measured. Variables analysed were dressed weight, hind foot length, antler beam diameter, and number of antler points. Yearling males from Anticosti Island were lighter (41 versus 55 kg), had a shorter hind foot (47,5 versus 49,8 cm), a smaller beam diameter (14,7 versus 19,0 mm) and less antler points (2,2 versus 3,4) than deer from the mainland in Québec. The latter were slightly bigger than deer from the northeastern states of the United States. Weight and number of antler points varied according to hunting zone and deer density. Hind foot length and antler beam diameter were the least variable. Nutrition, as related to climate and animal density, seems to be the operating mechanism influencing physical characteristics.

Introduction

En Amérique du Nord, la plupart des organismes qui gèrent le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) mesurent régulièrement les caractéristiques morphologiques des animaux récoltés durant la saison de chasse (Hesselton & Sauer, 1973; Severinghaus & Moen, 1983). L'analyse de ces résultats permet d'évaluer la condition physique du cheptel et de l'interpréter en fonction de la capacité de support du milieu. Chez les cervidés, de nombreux facteurs influencent le poids et les diverses mesures morphologiques, entre autres la nutrition, le climat, la compétition intraspécifique et la génétique (Klein & Standgaard, 1972; Smith *et al.*, 1982; Saether, 1985; Langvatn & Albon, 1986; Fowler, 1987; Klein *et al.*, 1987; Huot, 1988). Pour faire une évaluation valable de ces mesures morphologiques, il faut bien com-

prendre les mécanismes en cause et posséder des données sur plusieurs années.

Au Québec, les statistiques sur les caractéristiques morphologiques du cerf de Virginie sont limitées à des portions de territoire et datent de plusieurs années (Huot, 1973, 1982; Bouchard & Huot, 1973). Son aire de répartition couvre toute la partie sud de la province, soit environ 100 000 km² (Potvin, 1986); il est présent dans des habitats très diversifiés, qui vont de la forêt feuillue en milieu agro-forestier jusqu'à la forêt boréale. Les densités varient actuellement de moins de 1 à plus de 15 cerfs/km², selon l'endroit. Au cours des 30 dernières années, la taille du cheptel a grandement fluctué, passant d'une période d'abondance, vers 1960, à un déclin très prononcé jusqu'au milieu des années 1970; depuis, le rétablissement a été tel que la population a maintenant dépassé le

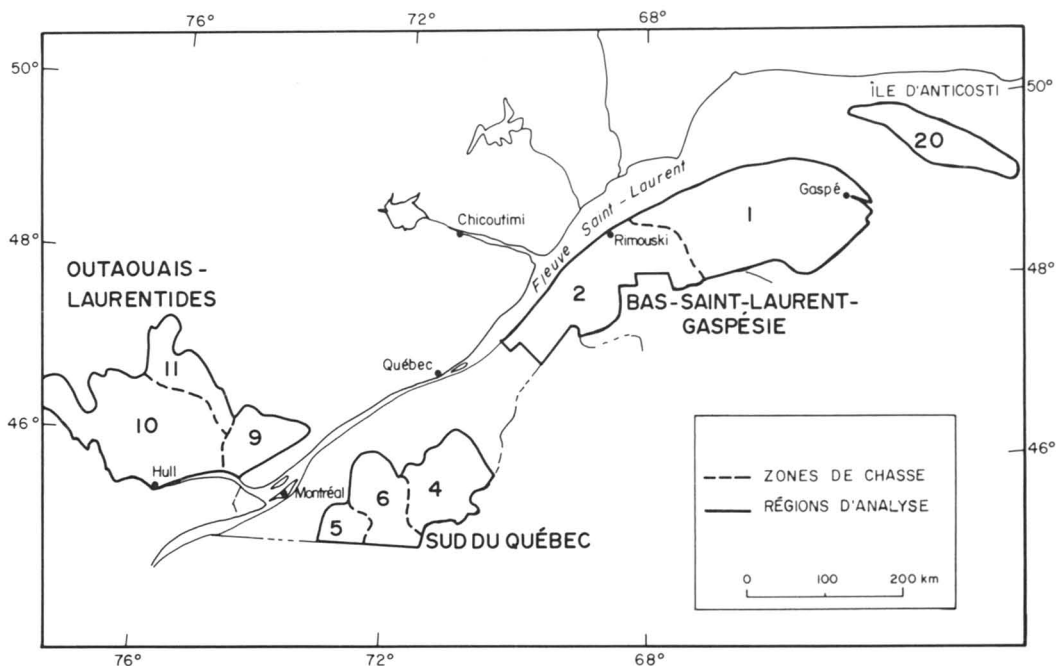


Figure 1. Les zones de chasse du Québec utilisées pour l'analyse des mesures morphologiques du cerf de Virginie.

TABLEAU I

Caractéristiques générales des zones de chasse du Québec utilisées pour l'analyse des mesures morphologiques du cerf de Virginie

| Région | Zone | Habitat | Indice de rigueur de l'hiver ¹ | Densité actuelle ² (cerfs/km ²) |
|----------------------------|------|-----------------------------------|---|--|
| Bas-Saint-Laurent-Gaspésie | 1 | Forêt de résineux, forestier | 147 | 0,9 |
| | 2 | Forêt de résineux, forestier | 138 | 0,8 |
| Sud du Québec | 4 | Forêt mixte, agro-forestier | 78 | 0,9 |
| | 5 | Forêt de feuillus, agro-forestier | 42 | 4,5 |
| | 6 | Forêt mixte, agro-forestier | 66 | 1,5 |
| Outaouais-Laurentides | 9 | Forêt de feuillus, forestier | 106 | 0,9 |
| | 10 | Forêt mixte, surtout forestier | 101 | 4,7 |
| | 11 | Forêt mixte, forestier | 89 | 2,4 |
| Île d'Anticosti | 20 | Forêt boréale, forestier | 107 | 15,5 |

¹ Basé sur une moyenne provinciale de 100 (Potvin & Breton, 1986).

² Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche (données non publiées).

niveau initial d'avant la baisse (ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, données non publiées).

Cette étude a pour objectif de dresser le portrait morphologique des cerfs québécois et d'identifier les principaux facteurs causant des différences régionales et annuelles. J'ai analysé les données de plus de 5000 animaux provenant de toutes les régions, au cours de la période s'étendant de 1973 à 1987.

Matériel et méthodes

Les cerfs examinés proviennent de neuf zones de chasse, qui appartiennent à quatre grandes régions sur le plan des caractéristiques de l'habitat et de la rigueur de l'hiver (fig. 1, tableau I). Le Bas-Saint-Laurent-Gaspésie (zones 1 et 2) est un milieu forestier avec des peuplements de résineux peu diversifiés; le climat hivernal y est des plus rigoureux. Le Sud du Québec (zones 4, 5 et 6) est surtout agro-forestier et possède le climat le plus propice. Davantage forestière, la région de l'Outaouais-Laurentides (zones 9, 10 et 11) connaît des hivers plutôt modérés. Les zones 5 et 10 affichent les plus fortes densités de cerfs au Québec continental, soit près de 5 cerfs/km². Malgré un habitat peu propice dominé par la forêt boréale, l'île d'Anticosti (zone 20) supporte des densités trois fois supérieures. Introduit à la fin du siècle dernier, le cerf y a proliféré grâce à l'absence de prédateurs et à un climat hivernal de type maritime (Huot, 1982).

Les cerfs mesurés furent récoltés par les chasseurs durant la saison à l'arme à feu (fin-octobre à la mi-novembre). L'échantillon comprenait 5119 animaux, dont 4109 mâles et 1010 femelles. Près de la moitié des mâles appartenaient à la classe 1,5 an ($N = 1982$). Les zones 1, 5 et 10 ont procuré à elles seules 65 % des spécimens de cette classe d'âge. Les zones 4 et 6 furent regroupées pour l'analyse à cause d'un changement apporté à leur limite durant la période. Les informations recueillies sur chaque animal comprenaient la zone, l'âge, le poids éviscéré (± 1 kg), la longueur du pied arrière (± 1 cm), le diamètre du merrain et le nombre d'andouillers de 2,5 cm et plus. L'âge des faons et d'une partie des animaux de 1,5 an a été déterminé à partir du stade de remplacement des dents (Severinghaus, 1949). Dans les autres cas, on a fait appel au comptage des anneaux de ciment des incisives centrales (Ouellet, 1977). Le pied arrière a été mesuré en position allongée, de la pointe du sabot à l'extrémité du *tuber calcis* sur des pattes intactes non disséquées. Cette variable n'était disponible qu'avant 1980. Un ruban souple, placé à 2,5 cm au-dessus de la meule, a permis d'établir la circonférence du merrain (± 1 mm).

Pour l'analyse, cette valeur a été transformée en diamètre en la divisant par π .

Le traitement statistique a fait appel au logiciel SPSS/PC + V2.0 (Norusis, 1988). L'analyse des différences régionales a d'abord été faite pour les mâles de 1,5 an, parce que c'est le groupe d'âge le plus sensible aux conditions défavorables (Roseberry & Klimstra, 1975) et pour lequel l'échantillon était le plus grand. Une analyse de variance à un critère a été appliquée à chacune des quatre mesures séparément, puis un test de Duncan a permis de regrouper les zones homogènes. Nous avons aussi examiné l'ensemble des données par sexe à l'aide d'une analyse de variance à un critère, en considérant l'âge comme covariable.

L'analyse des différences annuelles a été réalisée pour les mâles de 1,5 an dans les zones 1, 5 et 10 seulement, car ce sont les seules pour lesquelles des données étaient disponibles après 1980. Une analyse de variance (zone \times période) comprenant six covariables climatiques a été effectuée. Deux périodes ont été retenues, soit 1973-1980, quand la densité du cerf était faible, et 1985-1987, alors que la population avait atteint un niveau élevé (environ quatre fois plus). Les covariables suivantes, susceptibles d'avoir influencé la croissance, ont été considérées: chute de neige de l'hiver précédent, chute de neige du deuxième hiver précédent, précipitation de pluie (mai-juillet) de l'été précédent, précipitation de pluie du deuxième été précédent, degrés-jours de croissance (mai-juillet) de l'été précédent et degrés-jours de croissance du deuxième été précédent. Enfin, nous avons calculé le coefficient de corrélation de Pearson entre les covariables climatiques qui se sont avérées significatives et les moyennes annuelles des mesures morphologiques, afin d'établir le sens de la relation.

Résultats

VARIATIONS RÉGIONALES

Selon l'analyse de variance portant sur les mâles de 1,5 an, les zones diffèrent entre elles pour chacune des quatre mesures ($F = 9,8-41,6$; $P < 0,01$). Les plus gros animaux (58 kg) de cette classe d'âge se rencontrent dans les zones 4, 5 et 6 et les plus petits (41 kg) à l'île d'Anticosti (tableau II). Les autres zones forment un groupe homogène (environ 55 kg), sauf la zone 1 où les cerfs sont un peu moins lourds. Les animaux de l'île d'Anticosti ont le pied arrière nettement plus court (47,5 cm) que leur congénères du continent (49-51 cm). Ils possèdent également les plus petits merrains (14,7 contre 19,0 mm) et sont presque toujours des daguets (2,2 andouillers, en moyenne).

TABLEAU II

Mesures morphologiques [$\bar{x} \pm$ écart type (N)] des cerfs de Virginie mâles de 1,5 an au Québec pour la période 1973-1980, par zone de chasse¹

| Région | Zone(s) | Poids (kg) | Longueur du pied arrière (cm) | Diamètre du merrain (mm) | Nombre d'andouillers |
|-------------------------|---------|----------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|
| Bas-St-Laurent-Gaspésie | 1 | 52,1 ± 10,0 (65) | 49,0 ± 2,1 ^a (92) | 19,1 ± 4,1 ^{ab} (113) | 3,3 ± 1,8 ^{abc} (120) |
| | 2 | 54,3 ± 7,3 ^a (116) | 49,5 ± 2,2 ^{ab} (125) | 19,1 ± 3,8 ^{ab} (124) | 2,9 ± 1,4 ^a (128) |
| Sud du Québec | 5 | 57,6 ± 7,1 ^b (107) | 49,5 ± 1,9 ^{ab} (105) | 19,2 ± 3,2 ^{ab} (107) | 3,0 ± 1,3 ^{ab} (81) |
| | 4-6 | 58,6 ± 7,8 ^b (141) | 49,9 ± 2,2 ^b (148) | 19,9 ± 2,8 ^{bc} (148) | 3,2 ± 1,3 ^{ab} (134) |
| Outaouais-Laurentides | 9 | 56,5 ± 6,0 ^{ab} (26) | 50,7 ± 1,7 (36) | 20,9 ± 3,2 ^c (33) | 4,7 ± 1,9 (34) |
| | 10 | 54,5 ± 6,7 ^a (410) | 49,9 ± 1,9 ^b (541) | 18,7 ± 3,3 ^a (537) | 3,6 ± 1,7 ^c (533) |
| | 11 | 54,9 ± 6,3 ^a (73) | 49,8 ± 2,1 ^b (99) | 18,5 ± 3,2 ^a (97) | 3,5 ± 1,5 ^{bc} (99) |
| Île d'Anticosti | 20 | 41,1 ± 7,3 (63) | 47,5 ± 2,0 (63) | 14,7 ± 2,6 (50) | 2,2 ± 0,6 (40) |

¹ Pour chaque variable morphologique, les zones identifiées par une même lettre ne diffèrent pas statistiquement l'une de l'autre, d'après le test de Duncan ($P > 0,05$).

Les mesures morphologiques autres que le poids caractérisent peu les zones du Québec continental les unes par rapport aux autres. Les cerfs de la zone 9 ont davantage d'andouillers (4,7), le pied arrière plus long et de plus gros merrains. Les individus de la zone 1 se distinguent de ceux des zones de l'Outaouais-Laurentides par un pied arrière plus court. Ceux de la zone 2 s'en distinguent par un nombre inférieur de pointes. Dans l'ensemble, les zones se regroupent assez bien selon le découpage en quatre grandes régions. Le Sud du Québec se caractérise par des animaux plus lourds. Les cerfs du Bas-Saint-Laurent-Gaspésie se distinguent de ceux de l'Outaouais-Laurentides par un pied arrière plus court ou un nombre inférieur d'andouillers. Enfin, l'île d'Anticosti est une région nettement distincte, avec les plus faibles valeurs pour les quatre mesures morphologiques.

La figure 2 illustre l'évolution du poids et de la longueur du pied arrière en fonction de l'âge. La croissance des biches est pratiquement complétée à 3,5 ans, alors que celle des mâles se poursuit jusqu'à 4,5 ans (longueur du pied arrière) ou même 5,5 ans (poids). D'autre part, les différences entre l'île d'Anticosti et les autres régions, qui sont perceptibles dès l'âge de six mois, se maintiennent durant toute la vie de l'animal. À l'âge adulte, les biches de l'île d'Anticosti sont en moyenne 36 %

moins lourdes que celles du Sud du Québec; chez les mâles, la différence est de 39 %.

On observe la même tendance dans le diamètre du merrain (fig. 3). Le plus faible diamètre à l'âge de 1,5 an chez les cerfs de l'île d'Anticosti se conserve jusqu'à l'âge adulte. Par contre, le nombre d'andouillers de ces derniers, qui est de loin inférieur à celui des autres régions à 1,5 an, atteint à 6,5 ans, une valeur comparable aux meilleures zones (huit pointes) (test de Duncan, $P > 0,05$); les cerfs du Sud du Québec (sept pointes) sont alors surpassés par ceux du Bas-Saint-Laurent-Gaspésie et de l'Outaouais-Laurentides ($P < 0,05$).

VARIATIONS ANNUELLES

Les trois zones étudiées de 1973 à 1987 diffèrent l'une de l'autre quant au poids et au nombre d'andouillers (tableau III). En regroupant les années en deux périodes d'abondance du cerf, on constate que cette variable a également une influence significative. L'interaction zone × période est importante dans le cas du poids. Dans les zones 5 et 10, les cerfs étaient de 5 à 7 % moins lourds en 1985-1987, période de densités élevées, qu'au cours des années 1970 (tableau IV). Par contre, un tel changement n'est pas apparu dans la zone 1, où la densité est restée relativement basse. Quant au nombre d'andouillers, il a légèrement

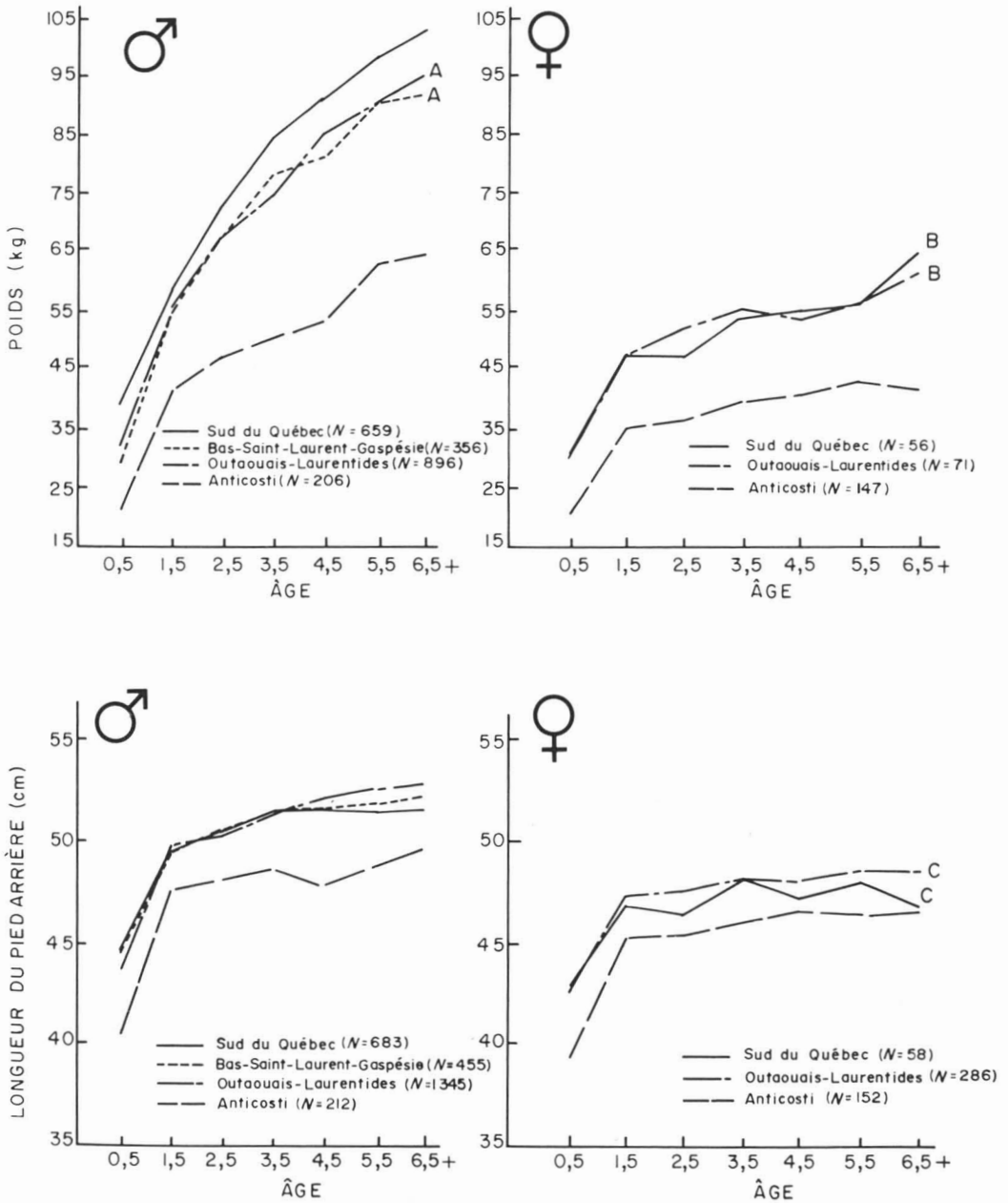


Figure 2. Poids éviscéré et longueur du pied arrière du cerf de Virginie au Québec pour la période 1973-1980, selon l'âge et la région. Les courbes identifiées par une même lettre ne diffèrent pas statistiquement l'une de l'autre ($P > 0,05$) d'après l'analyse de variance, en considérant l'âge comme covariable.

diminué partout. Pour sa part, le diamètre du merain ne montre aucune variation selon la zone ou la période.

Le poids est relié aux conditions climatiques de l'hiver et de l'été précédents (tableaux III et V).

Dans la zone 1, les cerfs de 1,5 an sont moins lourds à la suite d'un hiver avec des chutes de neige abondantes. Dans la zone 5, une température plus chaude de mai à juillet est reliée à des animaux plus gros l'automne suivant. Au niveau de l'ensemble des zones, l'influence de la chute de

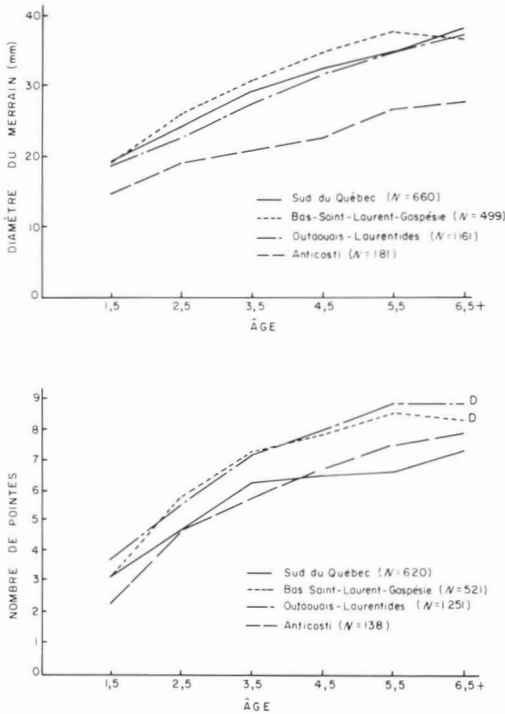


Figure 3. Caractéristiques des bois du cerf de Virginie au Québec pour la période 1973-1980, selon l'âge et la région. Les courbes identifiées par une même lettre ne diffèrent pas statistiquement l'une de l'autre ($P > 0,05$) d'après l'analyse de variance, en considérant l'âge comme covariable.

neige n'est significative que pour la période 1973-1980, alors que les animaux étaient moins lourds à la suite d'un hiver neigeux. Dans la zone 10, la longueur du pied arrière des mâles de 1,5 an à l'automne est reliée négativement à l'abondance des pluies au début de l'été de l'année en cours. Aucun facteur climatique ne semble influencer de façon marquée le diamètre du merrain et le nombre d'andouillers.

Discussion

POIDS

Le poids corporel est une donnée utilisée de façon courante pour évaluer la condition physique d'un cervidé (Klein & Standgaard, 1972; Hesselton & Sauer, 1973; Huot 1982, 1988; Skogland, 1983). C'est un indice particulièrement bon à l'automne, alors que les réserves adipeuses sont maximales. Le poids reflète surtout des changements de nature saisonnière, dont ceux associés à la nutrition. Les premiers effets surviennent au

moment de la vie fœtale : des biches moins bien nourries ou affrontant des hivers plus rigoureux donnent naissance à des faons plus petits (Verme, 1963, 1977; Bartmann, 1986). S'ils ont un régime nutritif plus pauvre en calories à l'automne, les faons arrivent à l'hiver moins lourds ou ont des réserves adipeuses plus basses (Holter & Hayes, 1977; Verme & Ozoga, 1980a, 1980b). L'hiver est souvent considéré comme la période critique quant au poids qu'atteindront les cerfs à 1,5 an (Severinghaus, 1955, 1979). Chez le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), on a démontré que des faons ayant un régime pauvre en hiver, mais fréquentant les mêmes pâturages d'été qu'un groupe témoin, arrivent à l'automne plus petits (Suttie *et al.*, 1983; Suttie & Hamilton, 1983; Adam & Moir, 1985). Enfin, indépendamment de l'hiver, la nutrition au printemps ou à l'été affecte directement le poids atteint par différents cervidés à l'automne : citons le cas du cerf-mulet (*Odocoileus hemionus*) (Julander *et al.*, 1961), du renne (*Rangifer tarandus*) (Reimers *et al.*, 1983) et du cerf élaphe (Langvatn & Albon, 1986).

Le climat peut agir de façon indirecte, en affectant l'abondance et la qualité de la nourriture, et peut ainsi causer des variations annuelles de poids au sein d'une population animale. De telles variations ont été décrites chez l'original (*Alces alces*) (Saether, 1985; Saether & Haagenrud, 1985; Crête, 1988) et le cerf élaphe (Clutton-Brock & Albon, 1983). La température et la chute de neige durant l'hiver précédent, de même que la température et les précipitations de pluie au cours de l'été sont reliées au poids des animaux à l'automne.

La fertilité du sol est aussi susceptible d'influencer la qualité de la nourriture. Jacobson *et al.* (1977) ont associé les variations de poids chez le cerf de Virginie à la concentration en calcium et en phosphore du sol. À l'inverse, chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*) du Danemark, Klein & Standgaard (1972) ont mesuré les plus gros animaux dans les secteurs où les sols étaient les plus pauvres. Ils ont expliqué ces différences de poids par la densité animale, qui était plus élevée là où les sols étaient les plus fertiles, ce qui aurait annulé l'effet bénéfique engendré par la qualité du sol.

La relation inverse entre le poids et la densité animale est un phénomène bien connu chez le cerf de Virginie (Dickinson, 1983; Kie *et al.*, 1983), le renne (Skogland, 1983) et les grands mammifères en général (Fowler, 1987). Tout comme le climat, la dépendance de la densité agit par le biais de la nutrition, qui demeure le mécanisme fondamental causant les différences observées (Leader-Williams & Ricketts, 1982; Fowler, 1987).

Dans mon étude, les cerfs de 1,5 an les plus lourds proviennent du Sud du Québec, une région

TABLEAU III

Résultats (rapports *F*) de l'analyse de variance de quatre mesures morphologiques des cerfs de Virginie mâles de 1,5 an au Québec en fonction de la zone¹, de deux périodes d'abondance² du cerf et de six covariables climatiques

| Variable | Degrés de liberté | Poids | Longueur du pied arrière | Diamètre du merrain | Nombre d'andouillers |
|---|-------------------|-------------------|--------------------------|---------------------|----------------------|
| Zone | 2 | 14,0*** | 0,2 ^{NS} | 0,7 ^{NS} | 3,5** |
| Période | 1 | 6,1*** | | 4,0 ^{NS} | 9,8*** |
| Zone × période | 2 | 6,8*** | | 0,7 ^{NS} | 0,0 ^{NS} |
| Chute de neige de l'hiver précédent | 1 | 7,9*** | 0,7 ^{NS} | 0,6 ^{NS} | 0,5 ^{NS} |
| Chute de neige du 2 ^e hiver précédent | 1 | 0,5 ^{NS} | 3,0 ^{NS} | 1,4 ^{NS} | 0,0 ^{NS} |
| Précipitations de pluie (mai à juillet) de l'été précédent | 1 | 9,7*** | 9,4*** | 0,4 ^{NS} | 1,2 ^{NS} |
| Précipitations de pluie du 2 ^e été précédent | 1 | 0,2 ^{NS} | 6,5*** | 2,4 ^{NS} | 6,7*** |
| Degrés-jours de croissance (mai à juillet) de l'été précédent | 1 | 4,5** | 1,4 ^{NS} | 0,1 ^{NS} | 2,8 ^{NS} |
| Degrés-jours de croissance du 2 ^e été précédent | 1 | 0,3 ^{NS} | 0,7 ^{NS} | 1,5 ^{NS} | 0,5 ^{NS} |

¹ Zones 1, 5 et 10.

² 1973-1980 = peu abondant; 1985-1987 = abondant.

*** $P < 0,01$; ** $P < 0,05$; ^{NS}: $P > 0,05$.

TABLEAU IV

Poids et nombre d'andouillers ($\bar{x} \pm$ écart type (*N*)) des cerfs de Virginie mâles de 1,5 an provenant de trois zones de chasse du Québec, selon deux périodes d'abondance du cerf^{1,2}

| Zone | Poids (kg) | | Nombre d'andouillers | |
|-------|----------------------------------|----------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|
| | 1973-1980 | 1985-1987 | 1973-1980 | 1985-1987 |
| 1 | 52,1 ± 10,0 ^a (65) | 53,5 ± 7,5 ^a (121) | 3,3 ± 1,8 ^b (120) | 3,0 ± 1,4 ^b (122) |
| 5 | 57,6 ± 7,1 (107) | 53,8 ± 6,2 (173) | 3,0 ± 1,3 ^c (81) | 2,9 ± 1,2 ^c (174) |
| 10 | 54,5 ± 6,7 (410) | 51,9 ± 5,7 (160) | 3,6 ± 1,7 ^d (533) | 3,4 ± 1,5 ^d (161) |
| TOTAL | 54,8 ± 7,3 (582) | 53,1 ± 6,4 (454) | 3,5 ± 1,7 (734) | 3,1 ± 1,4 (457) |

¹ 1973-1980 = peu abondant; 1985-1987 = abondant.

² Pour chaque zone, les paires de données identifiées par une même lettre ne diffèrent pas statistiquement l'une de l'autre ($P > 0,05$), d'après le test de *t*.

TABLEAU V

Coefficient de corrélation de Pearson (*r*) entre trois mesures morphologiques des cerfs de Virginie mâles de 1,5 an au Québec (moyennes annuelles) et quatre variables climatiques, selon la zone et la période d'abondance du cerf¹

| Mesure | Zone ou période ² (N) | Chute de neige ³ | Pluie ⁴ | | Degrés-jours ⁵ |
|-----------------------------|-------------------------------------|-----------------------------|--------------------|--------|---------------------------|
| | | | E-1 | E-2 | |
| Poids | Zone 1 (5) | 0,75* | NS | – | NS |
| | Zone 5 (6) | NS | NS | – | 0,68* |
| | Zone 10 (9) | NS | NS | – | NS |
| | 1973-1980 (14) | –0,69*** | NS | – | 0,41* |
| | 1985-1987 (6) | NS | NS | – | NS |
| Longueur du pied arrière | Zone 1 (3) | – | NS | NS | – |
| | Zone 5 (4) | – | NS | NS | – |
| | Zone 10 (7) | – | –0,62* | NS | – |
| | 1973-1980 (14) | – | –0,47** | –0,43* | – |
| Nombre d'andouillers | Zone 1 (5) | – | – | NS | – |
| | Zone 5 (6) | – | – | NS | – |
| | Zone 10 (9) | – | – | 0,57* | – |
| | 1973-1980 (14) | – | – | NS | – |
| | 1985-1987 (6) | – | – | NS | – |

¹ – : Variable non significative ($P > 0,05$), d'après l'analyse de variance (tableau III).

² 1973-1980 = peu abondant; 1985-1987 = abondant.

³ Chute de neige de l'hiver précédent.

⁴ Précipitations de pluie (mai à juillet) de l'été précédent (E-1) et du deuxième été précédent (E-2).

⁵ Degrés-jours de croissance (mai à juillet) de l'été précédent.

*** $P < 0,01$; ** $P < 0,05$; * $P < 0,10$; NS: $P > 0,10$.

agro-forestière offrant le climat le plus propice. C'est un résultat attendu sur le plan nutritionnel : l'habitat est plus riche et plus diversifié, les hivers sont plus courts et les printemps plus hâtifs, ce qui permet une meilleure croissance. L'analyse des variations annuelles pour la zone 5 confirme d'ailleurs l'influence positive des degrés-jours de croissance au début de l'été sur le poids atteint à l'automne. Même avec près de 5 cerfs/km², la densité ne paraît pas encore suffisamment élevée pour amener une compétition intra-spécifique très forte pour la nourriture disponible. En effet, la baisse de poids notée dans la période récente, où les densi-

tés sont environ quatre fois supérieures à celles des années 1970, demeure plutôt faible. Les données fragmentaires obtenues au Québec de 1968 à 1972 sont pratiquement identiques aux valeurs mesurées plus récemment, ce qui confirme que le poids a varié de façon peu marquée depuis 20 ans (tableau VI). Par rapport à ceux du nord-est des États-Unis, les cerfs du Québec continental sont en moyenne plus lourds à 1,5 an.

Une situation très différente prévaut à l'île d'Anticosti. Le poids des mâles de 1,5 an est comparable à celui mesuré au centre des Adirondacks,

TABLEAU VI

Caractéristiques morphologiques [\bar{x} (N)] des cerfs de Virginie mâles de 1,5 an provenant de différentes régions dans l'est de l'Amérique du Nord

| <i>Endroit</i> | <i>Poids (kg)</i> | <i>Longueur du pied arrière (cm)</i> | <i>Diamètre du merrain (mm)</i> | <i>Nombre d'andouillers</i> | <i>Source</i> |
|----------------------------|-----------------------|--|---|---------------------------------|---|
| Illinois | | | | | |
| Crab Orchard | — | 45,5 (67) | — | — | Roseberry & Klimstra (1975) |
| Maine | 44,0-51,3 (535) | — | 13,0-17,6 (1950) | 2,2-3,3 (336) | Banasiak (1961) |
| Michigan | | | | | |
| région I | — | — | 17,4 | 3,6 | Ullrey (1982) |
| région II | — | — | 18,7 | 3,9 | Ullrey (1982) |
| région III | — | — | 21,7 | 5,7 | Ullrey (1982) |
| New Hampshire | 48,9 (701) | 48,5 (825) | 16,7 (765) | — | Siegler (1968) |
| New York | | | | | |
| centre des Adirondacks | 41,4 (324) | — | 15,6 (3673) | — | Severinghaus (1979); Severinghaus & Moen (1983) |
| région Ouest | 53,9 (211) | — | 18,7 (27 606) | — | |
| Vermont | | | | | |
| 1964-1969 | 46,7-53,1 (3079) | — | 15,9-17,6 (3079) | — | Garland (1977) |
| 1970-1975 | 45,8-51,0 (348) | — | 15,0-17,1 (346) | 2,2-3,2 | Garland (1977) |
| 1986 | 54,9 (36) | — | 19,1 (42) | 3,5 (43) | Regan & Darling (1986) |
| 1987 | 54,5 (34) | — | 18,1 (34) | 3,1 (34) | Regan & Darling (1988) |
| Québec | | | | | |
| 1968-1969 (zones 10 et 11) | 57,1 (21) | 50,1 (111) | — | 3,1 (103) | Stephenson (1973) |
| 1968-1969 (zone 5) | 56,9 (108) | 48,1 (104) | 17,8 (71) | 3,5 (102) | Bouchard & Huot (1973) |
| 1968-1969 (zones 10 et 11) | 51,7 (71) | 49,3 (152) | 17,3 (234) | 3,0 (243) | Bouchard & Huot (1973) |
| 1973-1980 (Anticosti) | 41,1 (63) | 47,5 (63) | 14,7 (50) | 2,2 (40) | Cette étude |
| 1973-1980 (autres zones) | 55,4 (938) | 49,8 (1146) | 19,0 (1159) | 3,4 (1129) | Cette étude |

dans l'état de New York (tableau VI). Cette région, dont l'habitat d'hiver est très pauvre et qui est considérée comme surpeuplée (Severinghaus, 1979), produit les cerfs les plus petits dans les états américains du nord-est. Le climat de l'île d'Anticosti ne peut à lui seul expliquer un tel écart, car les cerfs du Bas-Saint-Laurent-Gaspésie, qui affrontent des conditions encore plus rigoureuses, sont beaucoup plus gros. À l'île d'Anticosti, la densité de cerfs est très élevée et l'habitat d'hiver semble détérioré par le broutement excessif (Potvin, 1985). Huot (1982) a indiqué que les faons y perdent 41 % de leur poids corporel au cours de l'hiver. Un tel stress semble donc se répercuter sur l'animal tout au long de sa vie. Selon Severinghaus (1979), la croissance réalisée à 1,5 an laisse déjà prévoir le poids qui sera atteint à l'âge adulte. Mes données vont dans le même sens, indiquant même que l'allure de la courbe de croissance est établie dès l'âge de six mois. De plus, la date de mise bas peut aussi affecter le potentiel de développement du faon, par le biais d'une saison de croissance plus ou moins longue. À l'île d'Anticosti, la parturition est légèrement plus tardive (médiane = 25 juin) que dans la zone 10 (15 juin) (Goudreault, 1980; Potvin & Tremblay, 1984).

De façon globale, les facteurs nutritionnels sont ceux qui semblent le mieux expliquer les variations régionales et annuelles observées au Québec. L'influence de la densité animale, un mécanisme qui agit aussi par la nutrition, a été mineure jusqu'à maintenant sauf à l'île d'Anticosti. Celle du climat, qui est également liée à la nutrition, paraît plus marquée. Là où les hivers sont les plus rigoureux (zone 1), le poids est relié négativement à la chute de neige; le même phénomène s'observe aussi dans les trois zones analysées durant la période de faibles densités (1973-1980). Au début de l'été, la température, mesurée en degré-jours de croissance, joue un rôle positif (zone 5).

Le climat pourrait avoir un effet inverse s'il agissait par le biais de la sélection naturelle, car un hiver rigoureux aurait alors pour résultat d'éliminer les animaux plus petits. En effet, la survie des faons à la naissance (Verme, 1977) ou au cours de leur premier hiver (White *et al.*, 1987) dépend de leur taille, les plus gros animaux ayant une meilleure survie. Dans mon étude, je n'ai pas noté de relation positive entre la chute de neige durant l'hiver précédent et le poids des mâles de 1,5 an à l'automne, même au cours de la période récente (1985-1987).

On associe souvent les différences régionales dans la morphologie des animaux à des facteurs de nature génétique. Par des études en captivité, Harmel (1982) a démontré qu'un mâle «supé-

rieur» (selon le poids et le nombre d'andouillers) avait une descendance qui conservait des caractéristiques également supérieures, par comparaison à huit reproducteurs «inférieurs». En nature cependant, il est peu probable que le potentiel génétique de croissance puisse être atteint, comme c'est le cas pour des animaux gardés en captivité dans un environnement stable, avec un régime alimentaire optimal. Ainsi, Severinghaus & Tanck (1964) ont obtenu en captivité des descendants 50 % plus lourds à partir de faons provenant d'une région où les animaux étaient considérés comme déficients (Adirondacks). De même, Geist (1986) a présenté les résultats de travaux sur le cerf élaphe où, par une alimentation appropriée, on a produit des descendants deux fois plus lourds que leurs congénères en nature. Sans nier le rôle ultime de la génétique, les facteurs liés au complexe nutrition-climat-densité sont suffisants pour expliquer à eux seuls les variations observées au Québec quant au poids.

LONGUEUR DU PIED ARRIÈRE

La longueur du pied arrière n'est pas considérée comme un indicateur sensible et utile de la condition physique (Hesselton & Sauer, 1973; Huot, 1988). Les travaux sur le renne et le cerf élaphe montrent peu de différences entre diverses populations ou groupes d'animaux pour la longueur du pied arrière, par opposition au poids corporel (Reimers *et al.*, 1983; Suttie & Hamilton, 1983; Suttie *et al.*, 1983). Ceci vient d'abord du fait que la croissance du pied est complétée très tôt dans la vie de l'animal (Roseberry & Klimstra, 1975; Suttie & Mitchell, 1983). Au niveau du squelette, les os situés à l'extrémité des membres (*v.g.* métatarse) ont une croissance prioritaire par rapport aux autres (*v.g.* fémur) (Klein, 1964; Klein & Standgaard, 1972). Ils sont influencés par les facteurs à long terme (Huot, 1988) et par des facteurs génétiques (Klein & Standgaard, 1972). Cependant, les récents travaux de Klein *et al.* (1987) apportent une interprétation contradictoire, puisque ces auteurs ont noté que la longueur du pied arrière du caribou diminuait avec la latitude et ont indiqué qu'elle pouvait être affectée par des changements nutritionnels à court terme. De même certaines études poursuivies en captivité montrent que la nutrition de la biche influence la longueur du pied arrière du faon à la naissance (Verme, 1963). Des faons ayant un régime plus riche en calories à l'automne développent aussi un pied plus long (Verme & Ozoga, 1980a, 1980b).

Mes données confirment la faible sensibilité de cet indicateur. Sauf pour l'île d'Anticosti, les différences entre les zones sont de 1 cm ou moins pour les mâles de 1,5 an. Dans le cas de l'île d'Anticosti, l'écart n'est que de 5 %, ce qui est très faible

par rapport à la différence de poids (39 %). En comparaison avec les états du nord-est américain, les cerfs du Québec continental ont le pied un peu plus long, et ceux de l'île d'Anticosti l'ont légèrement plus court (tableau VI). Tout comme pour le poids, le stress nutritionnel important, causé par une densité élevée, explique vraisemblablement la situation à l'île d'Anticosti.

Le seul facteur climatique que j'aie pu associer à la longueur du pied arrière est la pluie au cours de l'été précédent, reliée négativement à sa croissance dans la zone 10. On peut émettre l'hypothèse d'une maturation plus rapide de la végétation quand les précipitations sont abondantes, ce qui causerait une diminution de la qualité de la nourriture à la fin de l'été et à l'automne.

Certains auteurs ont suggéré d'autres mesures squelettiques comme indices de la condition physique, soit le rapport longueur du fémur/longueur du pied arrière (Klein, 1964) et la longueur de la mandibule (Skogland, 1983; Suttie & Mitchell, 1983). Cette dernière mesure est particulièrement intéressante car la croissance de la mandibule se poursuit durant toute la vie de l'animal (Suttie & Mitchell, 1983). La prise de données peut aussi être mieux standardisée, car l'échantillon peut être conservé pour vérification ultérieure. Le prélèvement de la mandibule pose par contre certaines difficultés.

CARACTÉRISTIQUES DES BOIS

Les caractéristiques des bois sont considérées comme de bons indices de la condition physique du cerf (Hesselton & Sauer, 1973). On croit généralement que la croissance corporelle a préséance sur celle des bois (French *et al.*, 1956; Cowan & Long, 1962; Ullrey, 1982) de sorte que les mesures de bois formeraient un groupe d'indicateurs plus sensibles. La nutrition joue un rôle certain dans la croissance des bois (Goss, 1983). Les déficiences en calories et en protéines entraînent des conséquences plus marquées que celles en calcium ou en phosphore, même si les bois sont formés surtout de minéraux (French *et al.*, 1956; Ullrey, 1982). À 1,5 an, les mâles en captivité, maintenus sur un régime complet, ont six à huit andouillers, alors que ceux maintenus sur un régime déficient sont en majorité des daguets. Cependant, la détermination du moment auquel le stress alimentaire est important ne fait pas l'unanimité. Même si la croissance des bois se déroule surtout de mai à août, Severinghaus *et al.* (1950) associent les variations de diamètre du merrain chez les mâles de 1,5 an à la nourriture disponible durant l'hiver précédent. À l'inverse, Cowan & Long (1962) mentionnent qu'une période de restriction alimentaire en hiver n'affecte pas la croissance des bois si la nourriture de mai à juillet est

abondante. Une étude en captivité semble indiquer que, chez le cerf de Virginie, un stress nutritif en fin d'hiver provoque une croissance réduite des bois (Ullrey, 1982). Une carence marquée en énergie tout au long de l'hiver réduit sensiblement la masse des bois chez le cerf élaphe (Suttie & Hamilton, 1983). Chez le renne en nature, c'est par contre la nourriture du printemps et de l'été qui amène des variations au niveau du diamètre du merrain (Reimers *et al.*, 1983). Enfin, tout comme pour le poids, la densité et les effets qui en dépendent peuvent, par le biais de la nutrition, provoquer des variations dans les caractéristiques des bois (Severinghaus *et al.*, 1950; Fowler, 1987).

Autant sinon davantage que pour le poids, les caractéristiques des bois ont fait l'objet de discussions et d'expérimentation sur le plan génétique. Un mâle de 1,5 an « supérieur » (six andouillers) a produit une lignée avec des bois plus développés (diamètre du merrain, nombre d'andouillers) que ceux des daguets, même à la deuxième génération (Harmel, 1982). Smith *et al.* (1982) ont, pour leur part, analysé le profil génétique des populations de cerfs en nature : les mâles de 1,5 an les plus hétérozygotes ont en général des bois plus développés.

Chez les cerfs du Québec continental, le diamètre du merrain apparaît comme la variable la moins sensible parmi celles analysées. Les zones ne montrent pratiquement aucune variation l'une par rapport à l'autre, sauf la zone 9, dont l'échantillon est de taille réduite. L'analyse des variations annuelles ne permet pas d'identifier de variables significatives parmi celles liées au climat ou à la densité du cerf. Par rapport aux états du nord-est américain, les animaux du Québec ont de gros merrains (tableau VI). Cependant, notre technique de mesure (ruban souple) diffère de celle employée couramment, laquelle fait appel à un vernier, ce qui permet de mesurer le diamètre entre les papilles du merrain (Severinghaus & Moen, 1983). Il est donc possible que nos données soient biaisées à la hausse, ce qui rend délicate la comparaison avec d'autres secteurs. Avant 1973 au Québec, les merrains étaient mesurés à l'aide d'un vernier. Pour la période 1969-1972, les diamètres mesurés sont plus petits et davantage comparables à ceux des états américains, ce qui tend à confirmer l'existence d'un biais. Cependant, ce biais n'a pas influencé notre analyse pour la période 1973-1987, puisque la technique utilisée n'a pas varié.

Les cerfs de l'île d'Anticosti ont des merrains plus petits (14,7 mm) que ceux des Adirondacks (15,6 mm) à 1,5 an. Dickinson (1983) a décrit une population de cerfs en piteux état, où le diamètre

n'était que 12,3 mm. Les animaux de l'île d'Anticosti sont encore loin de cette situation, mais semblent subir un stress nutritif important dû à une densité élevée. De toute évidence, il faut que la situation soit extrême pour que le diamètre du merrain montre des variations importantes.

Le nombre d'andouillers, pour sa part, varie davantage. Sur le plan régional, il est plus élevé dans l'Outaouais-Laurentides que dans le Sud du Québec, à l'inverse du poids. Cette différence se maintient jusqu'à l'âge adulte. Même s'ils sont plus lourds, les mâles de 6,5 ans et plus du Sud du Québec n'ont en moyenne que sept pointes, comparativement à huit pour ceux de l'Outaouais-Laurentides. La nutrition permettant aux cerfs du Sud du Québec d'atteindre des poids supérieurs, nous ne pouvons qu'émettre l'hypothèse d'une influence génétique pour expliquer cette différence dans le nombre d'andouillers.

Dans le cas de l'île d'Anticosti, il est étonnant de constater que les mâles, majoritairement des daguets à 1,5 an, comptent en moyenne autant d'andouillers à partir de 6,5 ans que ceux du Bas-Saint-Laurent-Gaspésie et de l'Outaouais-Laurentides. Il est reconnu que les chasseurs y sont sélectifs, de sorte que la récolte ne constitue pas un échantillon représentatif de la population de cerfs (Potvin *et al.*, 1987). Notre échantillon contenait 110 faons, 572 biches et 598 mâles de 1,5 an et plus, dont 31 % de daguets. Le traitement des résultats par classe d'âge réduit sensiblement l'importance du biais. Toutefois, nous ne pouvons prétendre que l'échantillon au sein d'un groupe d'âge soit totalement représentatif, les chasseurs de trophée ayant pu choisir des animaux portant davantage d'andouillers. Par ailleurs, l'île d'Anticosti a un substrat calcaire, de sorte que la nourriture d'été des cerfs contient une forte proportion de calcium (Tremblay, 1981). Il serait étonnant cependant que ce facteur, considéré comme non prioritaire sur le plan nutritionnel, entraîne des merrains plus ramifiés, mais dont le diamètre demeure très faible (fig. 3). Malgré la possibilité d'un certain biais à cause de la sélection des chasseurs, nous retenons l'hypothèse d'une influence génétique, tout comme précédemment pour le Québec continental, pour expliquer le nombre d'andouillers relativement élevé des cerfs de l'île d'Anticosti à l'âge adulte.

De même que pour le poids, l'analyse annuelle indique une baisse légère dans le nombre d'andouillers en fonction de l'abondance du cerf. Malgré cela, les cerfs de 1,5 an ont des bois qui se comparent à ceux des états américains (tableau VI). Seuls ceux de l'île d'Anticosti, majoritairement des daguets, ont des caractéristiques qui s'apparentent aux plus faibles valeurs connues. Tout

comme pour le poids et le diamètre du merrain, cette situation résulte d'une densité particulièrement élevée.

Conclusion

Les variables les plus sensibles sont le poids corporel et le nombre d'andouillers des mâles de 1,5 an. Le diamètre du merrain est facile à obtenir, mais son analyse n'a pas donné de résultats concluants. Le prélèvement de la mandibule, pour en établir la longueur, est une avenue intéressante. Toutefois, nous n'avons pas de données historiques et le prélèvement comme tel est laborieux. L'échantillon peut par contre être conservé pour vérification en plus de permettre la détermination de l'âge de façon plus certaine. L'utilisation du pourcentage de gras dans des muscles comme indice du gras total a aussi été proposée (Ringbert *et al.*, 1981). Elle demande une manipulation additionnelle et une analyse subséquence en laboratoire. Avant d'entreprendre un vaste programme utilisant cette variable, il faudrait vérifier si le poids corporel n'est pas un indice tout aussi valable et plus direct.

Remerciements

Un tel travail aurait été impossible sans la participation active du personnel du ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, qui a recueilli toutes les données sur le terrain au cours des années. Merci également à F. Messier et J. Huot qui ont aimablement révisé le manuscrit initial.

Références

- ADAM, C. L. & C. E. MOIR, 1985. Effect of winter nutrition of young farmed red deer on their subsequent growth at pasture. — *Anim. Prod.*, 40: 135-141.
- BANASIAK, C. F., 1961. Deer in Maine. — *Maine Dep. Inland Fish. Game, Game Div. Bull. no. 6*, 159 p.
- BARTMANN, R. M., 1986. Growth rates of mule deer fetuses under different winter conditions. — *Gt Basin Nat.*, 46: 245-248.
- BOUCHARD, R. & J. HUOT, 1973. Analyse partielle de certaines données de chasse recueillies aux stations d'enregistrement de 1969 à 1972. — *Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche, Québec, Serv. faune, Rapp. non publié*, 33 p.
- CLUTTON-BROCK, T. H. & D. ALBON, 1983. Climatic variation and body weight of red deer. — *J. Wildl. Mgmt*, 47: 1197-1201.
- COWAN, R. L. & T. A. LONG, 1962. Studies on antler growth and nutrition of white-tailed deer. — *Proc. natn. Deer Disease Symp.*, Athens, Georgia, 1: 54-77.
- CRÊTE, M., 1988. Variations régionales de mesures corporelles chez l'original, *Alces alces*, de trois réserves fauniques du Québec. — *Alces*, 24: 102-111.

- DICKINSON, N. R., 1983. An example of the effect of underharvesting on a deer population. — N.Y. Fish Game J., 30: 231-232.
- FOWLER, D. W., 1987. A review of density dependence in populations of large mammals. — Pages 401-441 in H. H. Genoways (ed.). Current mammalogy. Vol. 1. Plenum Press, New York, 519 p.
- FRENCH, C. E., L. C. McEWAN, N. D. MAGRUDER, R. H. INGRAM & R. W. SWIFT, 1956. Nutrient requirements for growth and antler development in the white-tailed deer. — J. Wildl. Mgmt, 20: 221-232.
- GARLAND, L. E., 1977. Vermont's experience with a buck-only hunting season since 1897. — Trans. NE. Deer Study Grp Meet., 13: 89-100.
- GEIST, V., 1986. Super antlers and pre-world war II european research. — Wildl. Soc. Bull., 14: 91-94.
- GOSS, R. J., 1983. Deer antlers. — Academic Press, New York, 316 p.
- GOUDREAU, F., 1980. Reproduction et dynamique de la population de cerfs de l'île d'Anticosti. — Thèse de M.Sc., Université Laval, Québec, 121 p.
- HARMEL, D. E., 1982. Effects of genetics on antler quality and body size in white-tailed deer. — Pages 339-348 in R. D. Brown (ed.). Antler development in Cervidae. Caesar Kleberg Wildl. Res. Inst., Kingsville, Texas, 480 p.
- HELSELTON, W. T. & P. R. SAUER, 1973. Comparative physical condition of four deer herds in New York according to several indices. — N.Y. Fish Game J., 20: 76-107.
- HOLTER, J. B. & H. H. HAYES, 1977. Growth in white-tailed deer fawns fed varying energy and constant protein. — J. Wildl. Mgmt, 41: 506-510.
- HUOT, J., 1973. Le cerf de Virginie au Québec. — Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche, Québec, Serv. faune, Bull. n° 17, 49 p.
- HUOT, J., 1982. Body condition and food resources of white-tailed deer on Anticosti Island, Québec. — Ph.D. thesis, University of Alaska, Fairbanks, 240 p.
- HUOT, J., 1988. Évaluation de la condition physique des ongulés sauvages dans les régions nordiques. — Université Laval, Centre d'études nordiques, Nordicana n° 50, 32 p.
- JACOBSON, H. A., D. C. GUYNN, L. F. CASTLE & E. J. HACKETT, 1977. Relationships between soil characteristics and body weights, antler measurements and reproduction of white-tailed deer in Mississippi. — Trans. NE. Deer Study Grp Meet., 13: 47-55.
- JULANDER, O., W. L. ROBINETTE & D. A. JONES, 1961. Relation of summer range condition to mule deer herd productivity. — J. Wildl. Mgmt, 25: 54-60.
- KIE, J. G., M. WHITE & D. L. DRAWE, 1983. Condition parameters of white-tailed deer in Texas. — J. Wildl. Mgmt, 47: 583-594.
- KLEIN, D. R., 1964. Range-related differences in growth of deer reflected in skeletal ratios. — J. Mammal., 45: 226-235.
- KLEIN, D. R. & H. STRANDGAARD, 1972. Factors affecting growth and body size of roe deer. — J. Wildl. Mgmt, 36: 64-79.
- KLEIN, D. R., M. MELDGAARD & S. G. FANCY, 1987. Factors determining leg length in *Rangifer tarandus*. — J. Mammal., 68: 642-655.
- LANGVATN, R. & S. D. ALBON, 1986. Geographic clines in body weight of norwegian red deer: a novel explanation of Bergmann's role? — Holarct. Ecol., 9: 285-293.
- LEADER-WILLIAMS, N. & C. RICKETTS, 1982. Growth and condition of three introduced reindeer herds on South Georgia: the effect of diet and density. — Holarct. Ecol., 5: 381-388.
- NORUSIS, M. J., 1988. SPSS/PC+ V2.0 base manual for the IBM PC/XT/AT and PS/2. — SPSS Inc., Chicago, 606 p.
- OUELLET, R., 1977. Une méthode améliorée dans la préparation des incisives I1 des ongulés. — Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche, Québec, Dir. recherche faunique, Publ. n° RRF 10, 27 p.
- POTVIN, F., 1985. Évolution de l'habitat du cerf à Anticosti de 1978 à 1983. — Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Québec, Dir. faune terrestre, Publ. n° SP 1020, 28 p.
- POTVIN, F., 1986. Plan tactique — Cerf de Virginie. — Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Québec, Dir. faune terrestre, Rapp. non publié, 55 p.
- POTVIN, F. & L. BRETON, 1986. Sommaire des conditions d'enneigement pour le cerf au Québec de 1973 à 1985. — Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Québec, Dir. faune terrestre, Publ. n° SP 1208, 30 p.
- POTVIN, F., A. GINGRAS & A. LUSSIER, 1987. Bilan de l'exploitation du cerf à Anticosti de 1975 à 1986. — Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Québec, Dir. faune terrestre, Publ. n° SP 1240, 20 p.
- POTVIN, F. & J. TREMBLAY, 1984. Contribution à l'étude de la productivité du cerf de Virginie au Québec. — Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Québec, Dir. faune terrestre, Publ. n° 822, 33 p.
- REGAN, R. J. & S. R. DARLING, 1986. 1986 Vermont deer seasons report. — Vermont Fish Game Dep., unpubl. Rep., 20 p.
- REGAN, R. J. & S. R. DARLING, 1988. 1987 Vermont deer seasons report. — Vermont Fish Game Dep., unpubl. Rep., 20 p.
- REIMERS, E., D. R. KLEIN & R. SORUMGAARD, 1983. Calving time, growth rate, and body size of norwegian reindeer on different ranges. — Arct. Alp. Res., 15: 107-118.
- RINGBERG, T. M., R. G. WHITE, D. F. HOLLEMAN & J. R. LUICK, 1981. Prediction of carcass composition in reindeer (*Rangifer tarandus tarandus* L.) by use of selected indicator bones and muscles. — Can. J. Zool., 59: 583-588.
- ROSEBERRY, J. L. & W. D. KLIMSTRA, 1975. Some morphological characteristics of the Crab Orchard deer herd. — J. Wildl. Mgmt, 39: 48-58.
- SAETHER, B. E., 1985. Annual variation in carcass weight of norwegian moose in relation to climate along a latitudinal gradient. — J. Wildl. Mgmt, 49: 977-983.

- SAETHER, B. E. & H. HAAGENRUD, 1985. Geographical variation in body weight and sexual size-dimorphism of Norwegian moose (*Alces alces*). — *J. Zool.*, 206: 83-96.
- SEVERINGHAUS, C. W., 1949. Tooth development and wear as criteria of age in white-tailed deer. — *J. Wildl. Mgmt.*, 13: 195-216.
- SEVERINGHAUS, C. W., 1955. Deer weights as an index of range conditions. — *N.Y. Fish Game J.*, 2: 154-160.
- SEVERINGHAUS, C. W., 1979. Weights of white-tailed deer in relation to range conditions in New York. — *N.Y. Fish Game J.*, 26: 162-187.
- SEVERINGHAUS, C. W., H. F. MAGUIRE, R. A. COOKINGHAM & J. E. TANCK, 1950. Variation by age class in the antler beam diameters of white-tailed deer related to range conditions. — *Trans. N. Am. Wildl. Conf.*, 15: 551-568.
- SEVERINGHAUS, C. W. & A. N. MOEN, 1983. Prediction of weight and reproductive rates of a white-tailed deer population from records of antler beam diameter among yearling males. — *N.Y. Fish Game J.*, 30: 30-38.
- SEVERINGHAUS, C. W. & J. E. TANCK, 1964. Productivity and growth of white-tailed deer from the Adirondack region of New York. — *N.Y. Fish Game J.*, 11: 13-27.
- SIEGLER, H. R. (ed.), 1968. The white-tailed deer of New Hampshire. — *New Hamps. Fish Game Dep., Survey Rep.*, no. 10, 256 p.
- SKOGLAND, T., 1983. The effects of density dependent resource limitation on size of wild reindeer. — *Oecologia*, 60: 156-168.
- SMITH, M. H., R. K. CHESSER, E. G. COTHRAN & P. E. JOHNS, 1982. Genetic variability and antler growth in a natural population of white-tailed deer. — Pages 365-387 in R. D. Brown (ed.). *Antler development in Cervidae*. Caesar Kleberg Wildl. Res. Inst., Kingsville, Texas, 480 p.
- STEPHENSON, B., 1973. Deer management in the North-Montréal region. — Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche & ministère de l'Agriculture et de la Colonisation, Rapp. non publié, 126 p.
- SUTTIE, J. M. & W. J. HAMILTON, 1983. The effect of winter nutrition on growth of young scottish red deer (*Cervus elaphus*). — *J. Zool.*, 201: 153-159.
- SUTTIE, J. M. & B. MITCHELL, 1983. Jaw length and hind foot length as measures of skeletal development of red deer (*Cervus elaphus*). — *J. Zool.*, 200: 431-434.
- SUTTIE, J. M., E. D. GOODALL, K. PENNIE & R. N. B. KAY, 1983. Winter food restriction and summer compensation in red deer stags (*Cervus elaphus*). — *Br. J. Nutr.*, 50: 737-747.
- TREMBLAY, J., 1981. Qualité de la nourriture d'été du cerf de Virginie à l'île d'Anticosti. — Thèse de M. Sc., Université Laval, Québec, 106 p.
- ULLREY, D. E., 1982. Nutrition and antler development in white-tailed deer. — Pages 49-59 in R. D. Brown (ed.). *Antler development in Cervidae*. Caesar Kleberg Wildl. Res. Inst., Kingsville, Texas 480 p.
- VERME, L. J., 1963. Effect of nutrition on growth of white-tailed deer fawns. — *Trans. N. Am. Wildl. nat. Resour. Conf.*, 28: 431-443.
- VERME, L. J., 1977. Assessment of natural mortality in upper Michigan deer. — *J. Wildl. Mgmt.*, 41: 700-708.
- VERME, L. J. & J. J. OZOGA, 1980a. Effects of diet on growth and lipogenesis in deer fawns. — *J. Wildl. Mgmt.*, 44: 315-324.
- VERME, L. J. & J. J. OZOGA, 1980b. Influence of protein-energy intake on deer fawn in autumn. — *J. Wildl. Mgmt.*, 44: 305-314.
- WHITE, G. C., R. A. GARROT, R. M. BARTMANN, L. H. CARPENTER & A. W. ALLDREDGE, 1987. Survival of mule deer in northwest Colorado. — *J. Wildl. Mgmt.*, 51: 852-859.

VARIATIONS SAISONNIÈRES DU RÉGIME ALIMENTAIRE DES CARIBOUS DU TROUPEAU DE LA RIVIÈRE GEORGE, QUÉBEC NORDIQUE

Line GAUTHIER, René NAULT¹ et Michel CRÊTE

Direction générale de la ressource faunique

Service de la faune terrestre

Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche

150, boulevard Saint-Cyrille Est, 5^e étage, Québec G1R 4Y1

Résumé

Le régime alimentaire saisonnier des caribous (*Rangifer tarandus caribou*) du troupeau de la rivière George, au nord du Québec, fut déterminé à partir de 56 échantillons de contenu de rumens récoltés entre décembre 1985 et novembre 1987. Les animaux s'alimentent principalement de lichens terrestres du genre *Cladina* durant l'automne et l'hiver. Au printemps, les plantes graminoides (cypéracées principalement) prennent de l'importance, alors que les feuilles de *Betula glandulosa* Michx. sont la principale source de nourriture durant l'été. Les échantillons récoltés au printemps contiennent plus de matériel végétal mort que ceux prélevés durant les autres saisons. Dans tous les cas, le matériel vivant se compose surtout de lichens terrestres, à l'exception des feuilles et des ramilles qui dominent durant l'été. Le matériel mort représente environ la moitié des végétaux identifiés dans les échantillons prélevés au printemps, à cause vraisemblablement de la mauvaise qualité de l'habitat utilisé en avril 1987 et de la consommation simultanée de pousses vertes et séchées de graminoides, en juin.

Abstract

Seasonal food habits of the Rivière George caribou (*Rangifer tarandus caribou*) herd in northern Québec were determined using 56 samples of rumen contents collected between December 1985 and November 1987. Caribou ate mainly *Cladina* lichens in fall and winter. In spring, graminoids (mostly Cyperaceae) increased in the diet, while dwarf birch (*Betula glandulosa* Michx.) leaves became the dominant food item in summer. Samples collected during spring contained more dead material than samples collected in other seasons. In all cases, terrestrial lichens made up the bulk of living material, with the exception of leaves and twigs in summer. Dead material represented more than half of rumen contents in April and June, probably due to the poor quality of the range used in April 1987, and to the simultaneous consumption of green and dry graminoid shoots in June.

Introduction

Deux grands troupeaux de caribous (*Rangifer tarandus caribou*) occupent le nord du Québec, celui de la rivière George et celui de la rivière aux Feuilles. Le premier a connu une croissance démographique annuelle dépassant 10 pour cent pendant quelques décennies (Messier *et al.*, 1988), de sorte qu'il comptait 682 000 ($s_x = 145\ 000$, $n = 81$) individus en 1988 (Crête *et al.*, 1989a). Le troupeau de la rivière aux Feuilles, pour sa part, totalisait plus de 100 000 animaux en 1986 (Crête *et al.*, 1987). La vigueur démographique du troupeau de la rivière George a fléchi depuis 1984, de sorte que les effectifs pourraient maintenant se

stabiliser, voire décroître (Couturier *et al.*, 1988; Crête *et al.*, 1989a; Hearn *et al.*, 1990). Par ailleurs, les tendances démographiques du troupeau de la rivière aux Feuilles sont inconnues; la condition physique des animaux est cependant excellente (J. Huot et M. Crête, données non publiées). Dans un tel contexte, la détermination du régime alimentaire des caribous de la rivière George s'avèrait une information de base particulièrement importante pour comprendre les mécanismes en jeu, d'autant plus que l'on soupçonnait une sur-utilisation de l'habitat d'été (Messier *et al.*, 1988; Huot, 1989; Hearn *et al.*, 1990). L'étude a donc été axée sur ce troupeau, bien qu'une comparaison entre les deux troupeaux fut possible pour la période de la mise bas.

Les données disponibles sur le régime alimentaire du troupeau de la rivière George étaient,

¹ Adresse actuelle: Gauthier et Guillemette Consultants Inc., 1110, boulevard de la Rive-Sud, Saint-Romuald (Québec) G6W 4M6

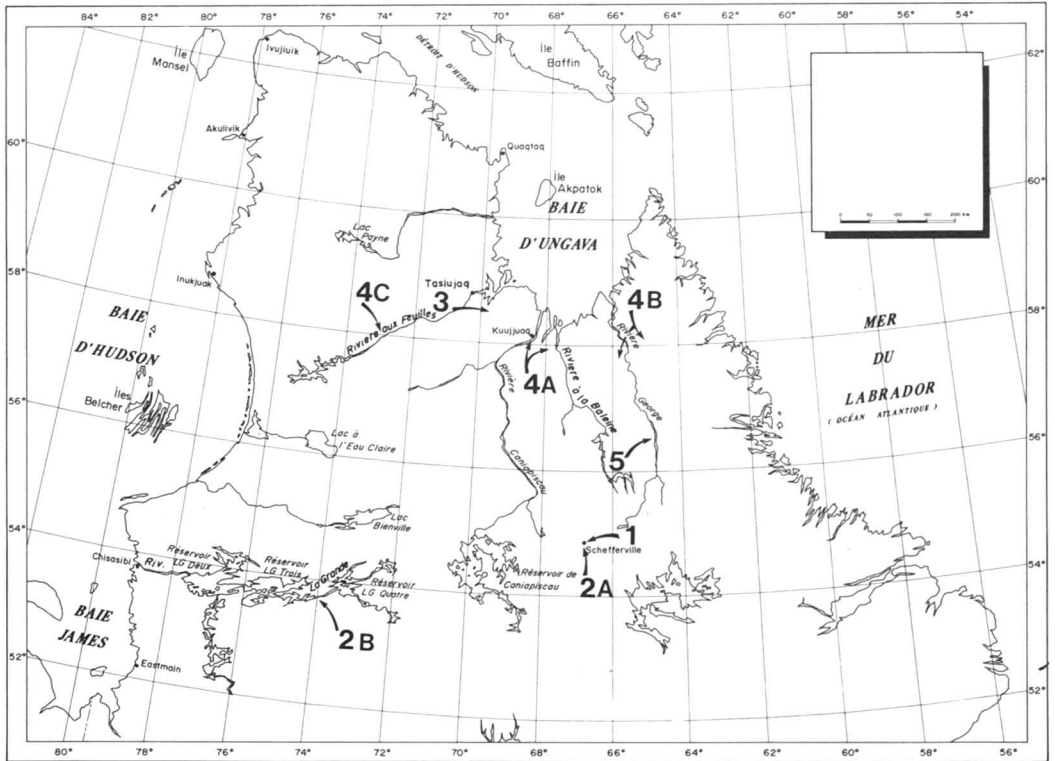


Figure 1. Localisation des sites de récoltes des contenus de rumens de caribous pour différentes périodes : 1, automne (Schefferville, novembre 1987); 2, période hivernale (2A, Schefferville, décembre 1985 et mars 1986; 2B, la Grande Rivière, février 1987); 3, début du printemps (Tasiujaq, avril 1987); 4, période de mise bas (4A, Kuujuaq-Baleine, juin 1986 et 1987; 4B, aire de mise bas de la rivière George, juin 1986 et 1987; 4C, aire de mise bas de la rivière aux Feuilles, juin 1987); 5, période estivale (rivière George, juillet 1987).

au moment de l'étude, soit fragmentaires, soit peu représentatives puisque prélevées chez des femelles s'approchant de l'aire de mise bas (Parker, 1981). Elles étaient inexistantes pour l'autre troupeau. Cet article présente les résultats de l'analyse de 56 échantillons de contenu de rumens prélevés chez les caribous du troupeau de la rivière George à diverses périodes de l'année et de 8 échantillons prélevés au printemps dans l'aire de mise bas du troupeau de la rivière aux Feuilles. En nous appuyant sur des études nord-américaines (Miller, 1976; Thompson & McCourt, 1981; Boertje, 1984; Thomas & Hervieux, 1986), nous avons émis l'hypothèse que les lichens constituent l'élément de base de l'alimentation des caribous au nord du Québec, sauf durant la saison de croissance où ce sont les feuilles. Bien que la technique utilisée comporte certaines imprécisions quant à la composition de la nourriture ingérée (Gaare *et al.*, 1977), elle permet quand même d'identifier les éléments dominants du régime alimentaire.

Matériel et méthodes

Les échantillons de contenu de rumens ont été récoltés entre décembre 1985 et novembre 1987 à divers endroits fréquentés par les caribous au nord du Québec (fig. 1). Tous les spécimens furent prélevés chez des animaux de plus d'un an, soit 18 mâles et 46 femelles. Ces caribous furent sacrifiés à l'arme à feu et servirent aussi pour l'analyse de contaminants (Crête *et al.*, 1989b, et non publ.) et de la condition physique (Couturier *et al.*, 1988). Chaque rumen de caribou fut échantillonné en prélevant un volume variant entre un et quatre litres de liquide dans la panse. Les échantillons furent conservés dans une solution de formaldéhyde (10 %).

Au laboratoire, un litre de chaque échantillon a été lavé au-dessus d'une série de trois tamis (mailles: 4,75 mm, 3,35 mm, et 2,00 mm) (Scotter, 1967). Un échantillon de 25 g (humide) des frag-

ments retenus a été constitué aléatoirement en proportion de la quantité recueillie dans chacun des trois tamis. Le matériel provenant des deux premiers tamis fut trié au complet dans tous les cas. Dans le cas du troisième tamis, les 20 premiers échantillons seulement furent triés au complet; pour les 44 autres, le tri fut limité à la moitié de l'échantillon, l'autre partie étant simplement séchée et pesée. Les résultats obtenus à partir de la moitié triée ont été extrapolés au poids total de façon à rendre tous les résultats comparables.

Les fragments furent classés selon les groupes suivants: lichens (terrestres et corticoles), plantes graminoides, plantes ligneuses (feuilles, ramilles et fruits), mousses et hépatiques, plantes herbacées latifoliées, champignons, matériel non triable et autres. Pour chacun des groupes, à l'exception des champignons et de la catégorie «autres», on a distingué le matériel vivant du matériel mort sur la base du dessèchement des tissus (plantes vertes) ou de la décomposition des thalles (lichens).

La matière organique triée a été séchée pendant 48 heures (70°C) et maintenue pendant environ 15 heures à la température de la pièce avant d'être pesée avec une précision de 0,01 g. Seule la fréquence d'apparition de chaque espèce, genre ou famille identifiés dans les rumens a été déterminée, les pesées s'effectuant par groupe de végétaux. Une partie de chaque échantillon n'a pu être triée parce que les fragments étaient trop fins ou parfois non identifiables; elle fut pesée et subdivisée en quatre grands groupes (lichens, graminoides, feuilles et ramilles), chacun recevant une cote d'abondance relative variant entre I et IV.

La composition du régime alimentaire est exprimée en pourcentage de la masse de l'échantillon représenté par chacun des groupes de végétaux pour différentes périodes du cycle annuel du caribou: la période hivernale (début décembre à début mars), le printemps (début mars à fin mai), la période de mise bas (fin mai à fin juin), la période estivale (juillet) et l'automne (novembre). Une analyse de variance à deux critères de classification fut effectuée sur les données transformées (arcsin), pour évaluer le rôle joué par le sexe et la période de récolte, à l'aide de la procédure GLM du progiciel SAS (SAS Inst., 1985). Les moyennes (LSM ou *least-square means*) furent comparées grâce à l'énoncé LSMEANS de cette dernière procédure. L'analyse statistique n'a porté que sur les pourcentages de lichens terrestres, de plantes graminoides, de feuilles et de ramilles des plantes ligneuses, de mousses et d'hépatiques. De plus, des tests de rang de Wilcoxon ont été utilisés pour évaluer des différences possibles entre la pro-

portion des groupes de végétaux retenus par les différents tamis et pour comparer l'importance des quatre groupes (lichens, graminoides, feuilles et ramilles) dans les parties triée et non triée.

Résultats

L'utilisation de trois tamis était justifiée car la proportion des différents groupes de végétaux y différait. On a en effet retrouvé de façon significative (tests de Wilcoxon) plus de lichens dans le tamis fin (2,00 mm) que dans les deux autres ($P < 0,001$), et moins de plantes graminoides ($P < 0,001$), de ramilles ($P < 0,001$) et de feuilles ($P < 0,05$).

L'abondance relative des différents groupes de végétaux reconnus dans la partie non triable a été comparée à celle obtenue pour les mêmes groupes dans la partie triée ($n = 64$). Les graminoides ($P < 0,001$), les feuilles ($P < 0,01$) et les ramilles ($P < 0,05$) montraient des proportions significativement plus importantes (tests de Wilcoxon) dans le matériel non trié que dans le matériel trié. Par conséquent, l'importance de ces groupes dans la partie triée fut légèrement sous-estimée. Toutefois, les poids relativement faibles du matériel en cause dans la plupart des cas n'ont pu modifier fortement la tendance des résultats. Conséquemment, seul le matériel trié (81 % de la masse des spécimens en moyenne) a été considéré pour l'analyse des résultats.

DIFFÉRENCES ENTRE LES SEXES

Aucune différence significative (ANOVA, $P > 0,05$) ne fut notée entre le contenu des rumens des mâles et des femelles pour les périodes où cette comparaison était possible (automne, hiver et été), bien que le petit nombre d'échantillons comparés (5, 16 et 12 respectivement) ait pu empêcher de détecter des différences subtiles. Les sexes sont donc regroupés pour la présentation de tous les résultats.

DIFFÉRENCES ENTRE LES LOCALITÉS

Pour la période hivernale et pour la mise bas, les échantillons de rumens ont été prélevés à des endroits passablement distants (fig. 1). À l'hiver, l'alimentation des caribous différait très peu entre l'est (Schefferville) et l'ouest (la Grande Rivière) de l'aire occupée (tableau I). Seul le pourcentage moyen de ramilles d'arbustes était plus élevé dans les échantillons récoltés à Schefferville (12 versus 7 %; LSM, $P = 0,03$). Pendant la mise bas, les deux secteurs échantillonnés dans l'aire de répartition du troupeau de la rivière George ne montraient pas de différences marquées entre eux, ni avec celui de la rivière aux Feuilles. Seules les

TABLEAU I

Masse relative (% moyen de matière sèche \pm écart type) des divers groupes de végétaux (fragments vivants et morts) dans les rumens de caribous prélevés à cinq périodes de l'année dans diverses localités au nord du Québec entre 1985 et 1987

| | <i>Automne</i> | | <i>Hiver</i> | | <i>Début du printemps</i> | <i>Période de la mise bas</i> | | | <i>Été</i> |
|-----------------------|--|---|--|--|--|---|---|--|------------|
| | 1. <i>Schefferville</i> (novembre) (5) ¹ | 2A. <i>Schefferville</i> (déc.-mars) (6) | 2B. <i>La Grande Rivière</i> (février) (10) | 3. <i>Tasiujaq</i> (avril) (12) | 4A. <i>Kuujuaq-Baleine</i> (juin) (6) | 4B. <i>Rivière George</i> (juin) (5) | 4C. <i>Rivière aux Feuilles</i> (juin) (8) | 5. <i>Rivière George</i> (juillet) (12) | |
| Lichens terrestres | 76,9 \pm 5,4 | 65,8 \pm 15,1 | 69,9 \pm 10,3 | 49,3 \pm 12,4 | 50,9 \pm 23,7 | 39,5 \pm 24,0 | 53,5 \pm 11,4 | 25,8 \pm 9,9 | |
| Plantes graminoides | 5,7 \pm 1,7 | 6,9 \pm 9,0 | 1,3 \pm 1,3 | 17,5 \pm 7,6 | 34,9 \pm 30,5 | 41,5 \pm 17,7 | 32,8 \pm 11,7 | 11,1 \pm 6,0 | |
| Plantes ligneuses | | | | | | | | | |
| Feuilles | 9,1 \pm 3,1 | 11,3 \pm 5,4 | 16,7 \pm 10,3 | 7,1 \pm 1,9 | 5,1 \pm 3,0 | 7,0 \pm 5,7 | 5,3 \pm 1,4 | 43,6 \pm 9,8 | |
| Ramilles | 5,8 \pm 1,8 | 11,8 \pm 6,5 | 6,5 \pm 4,6 | 19,0 \pm 6,6 | 6,9 \pm 6,0 | 5,8 \pm 3,0 | 6,1 \pm 2,7 | 15,1 \pm 3,5 | |
| Fruits | 0,4 \pm 0,3 | 0,4 \pm 0,4 | 0,8 \pm 0,7 | 0,4 \pm 0,3 | 0,9 \pm 1,1 | 1,3 \pm 2,5 | 0,7 \pm 0,5 | 1,0 \pm 0,9 | |
| Mousses et hépatiques | 1,2 \pm 0,5 | 3,4 \pm 2,6 | 3,7 \pm 2,1 | 6,4 \pm 4,1 | 0,6 \pm 0,4 | 4,6 \pm 3,5 | 1,1 \pm 0,6 | 2,6 \pm 1,1 | |
| Herbacées (autres) | 0,4 \pm 0,6 | 0,2 \pm 0,2 | 0 | 0 | 0,4 \pm 0,9 | 0 | 0,1 \pm 0,1 | 0,3 \pm 0,4 | |
| Champignons | 0,3 \pm 0,2 | 0 | 0,1 \pm 0,3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| Autres | 0,1 \pm 0,1 | 0,2 \pm 0,1 | 0,9 \pm 2,0 | 0,3 \pm 0,9 | 0,3 \pm 0,2 | 0,3 \pm 0,2 | 0,4 \pm 0,3 | 0,5 \pm 0,3 | |

¹ Nombre d'échantillons analysés entre parenthèses.

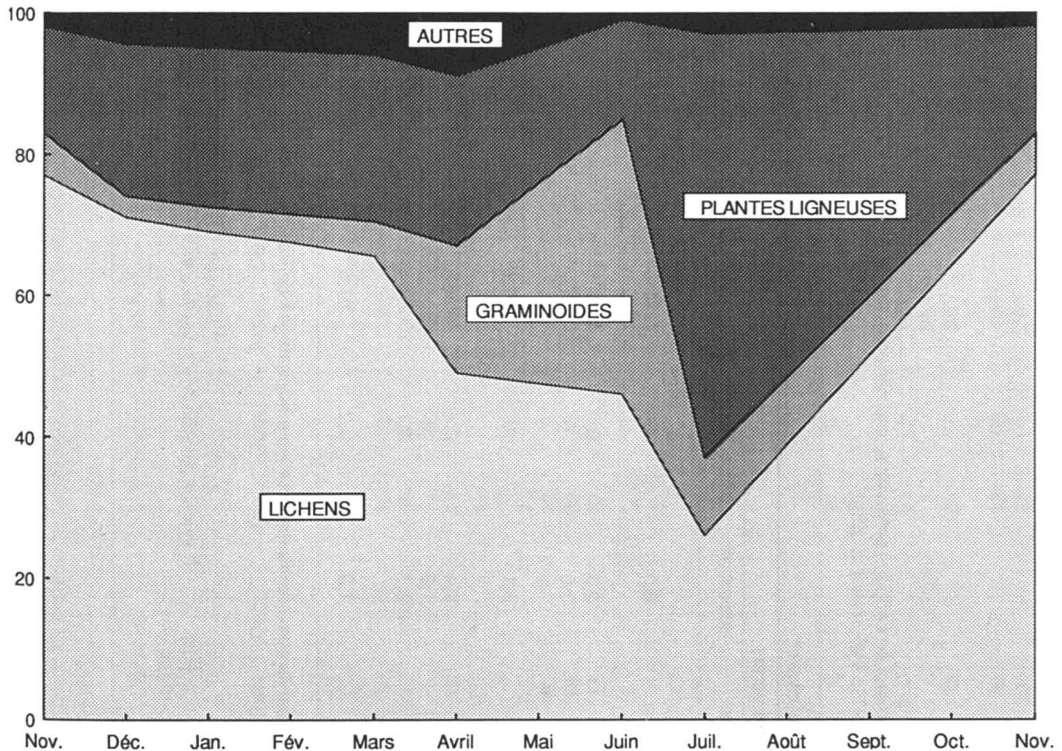


Figure 2. Importance relative (en pourcentage) des groupes de végétaux consommés par les caribous du troupeau de la rivière George au cours d'une année, d'après la masse sèche du contenu de rumens.

mousses étaient plus abondantes dans les rumens prélevés dans l'aire de mise bas de la rivière George (5 versus 1 %; LSM, $P < 0,01$).

VARIATIONS SAISONNIÈRES

Les lichens, qui sont l'élément le plus important du régime alimentaire des caribous du nord québécois (fig. 2, tableau I), étaient plus abondants dans les rumens pendant l'automne (77 %) et l'hiver (66-70 %) qu'au printemps (40-54 %) et à l'été (26 %) (LSM, $P < 0,05$). Seule la valeur enregistrée durant la mise bas pour le secteur Kuujuaq-Baleine ne différait pas significativement de celle obtenue à l'hiver pour Schefferville (LSM, $P > 0,05$). Les échantillons prélevés en novembre contenaient en moyenne significativement moins de mousses que ceux récoltés en hiver (LSM, $P < 0,05$). Les contenus de rumens récoltés au début du printemps comportaient des quantités supérieures de graminoides, de ramilles d'arbustes et de mousses par rapport aux deux périodes précédentes (LSM, $P < 0,05$). Durant la mise bas, les caribous consommèrent significativement plus de plantes graminoides (33-42 %) comparativement à toutes les périodes précédentes (LSM, $P < 0,05$). En période estivale, les caribous délaiss-

sèrent les lichens terrestres pour s'alimenter de feuilles vertes d'arbustes, dont l'abondance dans les rumens (44 %) différait de celle notée en d'autres périodes de l'année (LSM, $P < 0,002$).

NATURE DES VÉGÉTAUX CONSOMMÉS

Selon la période de l'année, entre 18 et 55 pour cent des fragments végétaux retrouvés dans les rumens étaient morts (tableau II). Les végétaux vivants perdirent de l'importance particulièrement au début du printemps et pendant la période de mise bas. Durant l'été, l'automne et l'hiver, les rumens contenaient des pourcentages de matériel vivant (68-82 %) qui ne différaient pas entre eux de manière significative (LSM, $P > 0,10$). En automne et en hiver, la partie vivante se composait principalement de lichens terrestres du genre *Cladina* (tableau III). D'autres genres (ou espèces) apparaissaient relativement fréquemment, mais étaient peu abondants: *Stereocaulon* sp., *Cladonia* sp., *Peltigera* sp. et *Nephroma arcticum*. Les plantes vertes, incluant les graminoides, les plantes ligneuses, les mousses et les herbacées, occupaient moins de 8 % du contenu des rumens pour ces périodes. Les principaux fragments végétaux morts étaient constitués d'aiguilles de *Larix*

TABLEAU II

Masse relative (% moyen de matière sèche) des divers groupes de végétaux dans des rumens de caribous prélevés à cinq périodes de l'année au nord du Québec entre 1985 et 1987, selon que le matériel trié était vivant ou mort¹

| Périodes de récolte | Matériel vivant ² | | | | | Total ⁵ | Matériel mort |
|-----------------------------------|------------------------------|-----------------|----------------------------|---------|-----------|---------------------|---------------|
| | Lichens | Plantes vertes | | | | | |
| | | Pl. graminoides | Pl. ligneuses ³ | Mousses | Herbacées | | |
| Automne | | | | | | | |
| 1. Schefferville (5) ⁴ | 75,3 | 1,0 | 3,7 | 0,9 | 0 | 81,0 ^{ab} | 18,6 |
| Hiver | | | | | | | |
| 2A. Schefferville (6) | 60,2 | 0,4 | 4,7 | 2,3 | 0,1 | 67,6 ^{acf} | 32,2 |
| 2B. La Grande Rivière (10) | 67,1 | 0,1 | 4,1 | 3,6 | 0 | 75,0 ^{ab} | 24,0 |
| Début du printemps | | | | | | | |
| 3. Tasiujaq (12) | 37,9 | 0,2 | 4,8 | 3,1 | 0 | 46,1 ^d | 53,6 |
| Période de la mise bas | | | | | | | |
| 4A. Kuujuaq-Baleine (6) | 49,1 | 3,5 | 5,7 | 0,4 | 0,4 | 59,1 ^{cd} | 40,5 |
| 4B. Rivière George (5) | 37,5 | 0,5 | 5,0 | 1,8 | 0 | 44,9 ^{de} | 54,9 |
| 4C. Rivière aux Feuilles (8) | 51,5 | 6,4 | 1,7 | 0,7 | 0,1 | 60,4 ^{cb} | 39,2 |
| Été | | | | | | | |
| 5. Rivière George (12) | 23,4 | 6,9 | 49,9 | 1,2 | 0,2 | 81,6 ^{bf} | 17,9 |

¹ Les résultats de l'analyse statistique sont présentés uniquement pour le matériel vivant car ils sont identiques pour les pourcentages de fragments morts, les deux valeurs étant complémentaires.

² Champignons exclus (état indéterminé).

³ Incluant les feuilles, les ramilles et les fruits.

⁴ Nombre d'échantillons entre parenthèses.

⁵ Les résultats indicés de la même lettre ne sont pas significativement différents (LSM, $P > 0,05$).

TABLEAU III

Pourcentage de présence (prés.) et de dominance (dom.)¹ des taxons végétaux dans les rumens de caribous du nord québécois en 1985-1987 selon la période de l'année²

| Groupes végétaux | Automne (5) ⁵ | | Hiver ³ (16) | | Début du printemps (12) | | Période de la mise bas | | | | Été (12) | |
|---|-----------------------------|------|----------------------------|------|-------------------------------|------|-------------------------------------|------|--------------------------------|------|-------------|------|
| | Prés. | Dom. | Prés. | Dom. | Prés. | Dom. | Rivière George ⁴ (11) | | Rivière aux Feuilles (8) | | Prés. | Dom. |
| | | | | | | | Prés. | Dom. | Prés. | Dom. | | |
| Lichens terrestres | | | | | | | | | | | | |
| <i>Alectoria ochroleuca</i> (Hoffm.) Mass. | 20 | . | 25 | 25 | 83 | . | 27 | . | 62 | . | 83 | 50 |
| <i>Cetraria nivalis</i> (L.) Ach. | 40 | . | 19 | . | 100 | . | 54 | . | 62 | . | 75 | 11 |
| <i>Cetraria</i> sp. (brun) | 60 | . | 12 | . | 83 | . | 36 | 25 | 12 | . | 92 | 36 |
| <i>Cladina</i> sp. | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 92 | 100 | 91 | 100 | 100 | 100 | 67 |
| <i>Cladonia gracilis</i> (L.) Willd. | 80 | . | 6 | . | . | . | 18 | 50 | 25 | . | . | . |
| <i>Cladonia</i> sp. | 60 | . | 56 | . | 75 | . | 45 | . | 37 | . | 67 | . |
| <i>Cornicularia</i> sp. | 40 | . | 12 | . | 100 | . | 64 | . | 62 | . | 67 | . |
| <i>Nephroma arcticum</i> (L.) Torss. | 80 | . | 6 | . | 8 | . | 9 | . | 12 | . | 8 | . |
| <i>Peltigera</i> sp. | 80 | . | 56 | . | 8 | . | 54 | . | 50 | . | 17 | . |
| <i>Sphaerophorus globosus</i> (Huds.) Vain. | . | . | 6 | . | 100 | . | 18 | . | 25 | . | 33 | . |
| <i>Stereocaulon</i> sp. | 100 | . | 94 | . | 58 | . | 100 | . | 100 | . | 58 | . |
| Umbilicariaceae | . | . | 6 | . | 17 | . | 27 | . | 12 | . | . | . |
| Plantes graminoides | | | | | | | | | | | | |
| <i>Carex</i> sp. | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 42 | . |
| Cyperaceae | 20 | . | 6 | . | 17 | . | . | . | 25 | . | 33 | . |
| Gramineae | . | . | . | . | 8 | . | 9 | . | . | . | 17 | . |
| <i>Scirpus caespitosus</i> L. | . | . | . | . | . | . | 9 | 100 | 75 | . | . | . |
| Plantes ligneuses | | | | | | | | | | | | |
| <i>Alnus</i> sp. | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 8 | . |
| <i>Arctostaphylos</i> sp. | . | . | . | . | . | . | 9 | . | . | . | 17 | . |
| <i>Betula glandulosa</i> Michx. | . | . | 6 | . | 8 | . | 27 | 33 | 25 | . | 100 | 92 |
| <i>Betula</i> sp. (fruits) | . | . | . | . | . | . | 18 | . | 50 | . | 42 | . |
| <i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench. | 100 | 40 | 62 | 30 | . | . | 27 | . | 25 | . | . | . |
| <i>Empetrum nigrum</i> L. | 100 | . | 56 | . | 100 | . | 54 | . | 87 | . | 58 | . |
| <i>Juniperus communis</i> L. | 20 | . | . | . | 8 | . | . | . | 25 | . | . | . |
| <i>Kalmia polifolia</i> Wang | 100 | . | 19 | . | 25 | . | 36 | . | 25 | . | . | . |
| Ericaceae (fruits) | . | 20 | 6 | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| <i>Larix laricina</i> (Du Roi) K. Koch | 60 | . | 37 | 17 | 33 | . | 18 | 100 | 12 | . | 50 | . |
| <i>Ledum decumbens</i> (Ait.) Lodd. | . | . | 6 | . | 100 | . | 27 | . | 75 | . | 25 | 17 |
| <i>Ledum</i> sp. | 40 | . | 50 | . | . | . | 9 | . | 12 | . | 17 | . |

TABLEAU III (suite et fin)

| Groupes végétaux | Automne (5) ⁵ | | Hiver ³ (16) | | Début du printemps (12) | | Période de la mise bas | | | | Été (12) | |
|--|-----------------------------|------|----------------------------|------|-------------------------------|------|-------------------------------------|------|--------------------------------|------|-------------|------|
| | Prés. | Dom. | Prés. | Dom. | Prés. | Dom. | Rivière George ⁴ (11) | | Rivière aux Feuilles (8) | | Prés. | Dom. |
| | | | | | | | Prés. | Dom. | Prés. | Dom. | | |
| <i>Linnaea borealis</i> L. | 20 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| <i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Desv. | 20 | . | . | . | 8 | . | . | . | 12 | . | . | . |
| <i>Picea</i> sp. | 20 | . | 56 | . | 25 | . | 9 | . | 12 | . | . | . |
| <i>Ribes</i> sp. | . | . | . | . | . | . | 9 | . | . | . | . | . |
| <i>Salix herbacea</i> L. | . | . | . | . | . | . | 9 | . | . | . | . | . |
| <i>Salix</i> sp. | . | . | . | . | 8 | . | 45 | 40 | 12 | . | 58 | 14 |
| <i>Vaccinium myrtilloides</i> Michx. | 100 | . | 56 | 22 | . | . | . | . | . | . | . | . |
| <i>Vaccinium oxycoccos</i> L. | . | . | . | . | 8 | . | 9 | . | 25 | . | . | . |
| <i>Vaccinium uliginosum</i> L. | 100 | . | 44 | . | 83 | 20 | 27 | . | 62 | . | 100 | 8 |
| <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. | 100 | . | 87 | 21 | 100 | 100 | 91 | 10 | 100 | 25 | 83 | . |
| <i>Vaccinium</i> sp. | 40 | . | 25 | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| Mousses et hépatiques | | | | | | | | | | | | |
| <i>Aulacomnium</i> sp. | . | . | . | . | 67 | . | 18 | . | 62 | . | . | . |
| <i>Dicranum</i> sp. | 100 | . | 94 | 13 | 83 | . | 82 | 22 | 100 | . | 75 | 11 |
| <i>Drepanocladus</i> sp. | . | . | 12 | . | 8 | . | 45 | . | 25 | . | . | . |
| Hépatique à feuilles (sp.?) | 60 | . | 19 | . | 33 | . | 18 | . | 50 | . | 33 | . |
| <i>Pleurozium schreberi</i> (Bird) Mitt. | 100 | 80 | 100 | 81 | 67 | . | 82 | 56 | 100 | 37 | 92 | 36 |
| <i>Pohlia</i> sp. | 80 | . | 19 | . | 75 | . | 27 | . | 25 | . | 8 | . |
| <i>Polytrichum piliferum</i> Hedw. | 40 | . | 37 | 17 | 83 | 10 | 18 | . | . | . | 8 | 100 |
| <i>Polytrichum</i> sp. | 80 | . | 31 | 60 | 8 | . | . | . | 12 | . | 25 | . |
| <i>Ptilidium</i> sp. | 80 | . | 87 | . | 83 | . | 73 | . | 100 | 12 | 92 | . |
| <i>Rhacomitrium</i> sp. | . | . | 25 | . | 83 | 40 | 18 | . | 50 | 25 | 50 | . |
| <i>Sphagnum</i> sp. | . | . | . | . | 17 | . | 27 | . | . | . | 17 | . |
| Herbacées (autres) | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cornus canadensis</i> L. | 40 | . | . | . | . | . | 9 | . | 25 | 50 | . | . |
| <i>Equisetum</i> sp. | . | . | . | . | . | . | 18 | . | . | . | 33 | . |
| <i>Lycopodium</i> sp. | . | . | 19 | . | . | . | . | . | 12 | . | 8 | . |

¹ Le pourcentage de dominance représente les cas où le taxon composait plus de 50 pour cent des fragments triés du groupe de végétaux, selon une estimation visuelle.

² Les résultats ne concernent que les parties vivantes des plantes.

³ Secteur Schefferville et la Grande Rivière (2A et 2B).

⁴ Secteur Kuujuaq-Baleine et rivière George (4A et 4B).

⁵ Nombre d'échantillons entre parenthèses.

laricina et des feuilles de *Vaccinium* sp. pour les échantillons prélevés à Schefferville, et d'aiguilles de *L. laricina* et de *Pinus banksiana* Lamb. dans les spécimens de la Grande Rivière. Il y avait une relation linéaire significative ($r_s = 0,43, P = 0,004$) entre le pourcentage de lichens et de feuilles mortes dans les rumens pour toutes les périodes, laissant supposer que les feuilles mortes étaient ingérées accidentellement en même temps que les lichens. Au début du printemps dans la région de Tasiujaq, les lichens terrestres occupaient toujours une proportion importante du matériel vivant contenu dans les échantillons, bien que les fragments morts dominaient. Outre *Cladina* sp. qui était fréquent et abondant, *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria nivalis*, *Cetraria* sp. (brun), *Cornicularia* sp. et *Sphaerophorus globosus* furent souvent identifiés. La présence occasionnelle de lichens saxicoles de la famille des umbilicariacées fut notée. Par ailleurs, les éricacées et les mousses apparaissaient fréquemment dans les rumens même s'ils n'étaient jamais très abondants. Les parties mortes des végétaux comprenaient principalement des feuilles de graminoides, des ramilles d'arbustes et des fragments de *Cladina* sp.

Au moment de la mise bas, le pourcentage de matériel vivant dans les échantillons demeura relativement faible et homogène aux trois endroits échantillonnés. Les lichens terrestres du genre *Cladina* représentaient encore une proportion importante du matériel vivant. Les plantes vertes possédaient une importance limitée, comparable à celle des périodes précédentes, mais la composition différait. Entre autres, on nota une importance accrue des graminoides et de *Salix* sp.. On remarqua aussi, dans quelques échantillons, la présence de ramilles de *Larix laricina* sur lesquelles apparaissaient des aiguilles nouvellement formées et des jeunes feuilles d'espèces sempervirentes comme *Empetrum nigrum* et *Vaccinium vitis-idaea*. Le matériel mort ingéré se composait principalement de fragments de graminoides (feuilles, tiges, rhizomes, etc.)

C'est durant la période estivale que les échantillons contenaient le plus de matériel vivant, surtout des plantes vertes, bien que les lichens terrestres aient été encore présents (*Cladina* sp., *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria nivalis* et *Cetraria* sp.). Les plantes vertes étaient surtout représentées par les graminoides et les plantes ligneuses, principalement des cypéracées et *Betula glandulosa*. Les feuilles nouvelles de *Vaccinium uliginosum* et de *Vaccinium vitis-idaea* étaient aussi très fréquentes. Les fragments morts se composaient surtout de ramilles d'arbustes et de plantes graminoides.

Discussion

Quand on tente de déterminer le régime alimentaire des caribous à l'aide du contenu de la panse, le temps de passage variable des végétaux dans le rumen crée un biais en faveur de la nourriture ayant un faible taux de digestibilité (Bergerud & Russell, 1964; Gaare & Skogland, 1975; White *et al.*, 1975; Thomas & Hervieux, 1986). À propos de ce biais, Bergerud (1972) a indiqué que la comparaison des groupes de végétaux à l'intérieur d'un échantillon était moins fiable que la comparaison d'un même groupe de végétaux au cours d'une saison ou d'une année. Ayant surtout axé notre analyse sur des comparaisons saisonnières pour les différents groupes de végétaux, et ayant pris soin de trier même les particules fines retenues par le tamis à mailles de 2,00 mm, nous pensons avoir minimisé le problème de la digestion différentielle.

Le régime alimentaire des caribous du nord québécois varie beaucoup au cours de l'année. Les lichens terrestres, qui dominent dans l'alimentation durant l'hiver, diminuent au profit des graminoides au printemps et des feuilles de bouleaux glanduleux à l'été (fig. 2). Toutefois, nos données ne permettent pas de caractériser adéquatement la nourriture automnale. Par ailleurs, une analyse non publiée portant sur 10 spécimens récoltés en octobre 1983 dans le secteur de Kuujuaq (J. Deshayes, comm. pers.) a révélé des valeurs moyennes de 50 % pour les lichens terrestres, 11 % pour les graminoides et 18 % et 17 % respectivement pour les ramilles et les feuilles des plantes ligneuses. Ces données suggèrent un retour graduel à un régime de type hivernal.

Des variations saisonnières similaires ont été observées, à partir d'analyses fécales, chez les caribous (*R. tarandus granti*) des troupeaux Porcupine et Denali en Alaska (Thompson & McCourt, 1981; Boertje, 1984). De plus, les résultats obtenus en hiver chez le caribou (*R. tarandus groenlandicus*) du troupeau Kaminuriak dans les Territoires du Nord-Ouest (Miller, 1976; Thomas & Hervieux, 1986) s'apparentent fortement à nos données pour la même période. Comme l'a fait remarqué Bergerud (1977), la similarité des habitats utilisés par les caribous à travers l'Amérique pourrait être responsable des ressemblances de leurs habitudes alimentaires. Ainsi, l'hypothèse que nous avons émise, à savoir que la nourriture des caribous du nord québécois était semblable à celle consommée ailleurs en Amérique du Nord, est acceptée.

Les lichens fruticuleux du genre *Cladina* constituent la principale source de nourriture vivante en hiver chez les caribous du troupeau de

la rivière George. De plus, ces lichens semblent être une nourriture d'appoint consommée régulièrement en d'autres saisons. Leur importance dans le régime alimentaire est probablement une conséquence de la grande disponibilité de ces végétaux (Bergerud, 1977). D'autres espèces de lichens, dont le contenu en protéines est élevé (Scotter, 1965; Thomas *et al.*, 1984), semblent être sélectionnées à l'hiver, notamment *Stereocaulon* sp., *Peltigera* sp. et *Nephroma arcticum*. L'importance plus marquée d'*Alectoria ochroleuca* et du genre *Cetraria* dans les échantillons récoltés dans les secteurs de Tasiujaq, de la rivière George et de la rivière aux Feuilles est probablement, et d'une même façon, le reflet de leur dominance en milieu toundrique (Parker, 1975, 1981).

Bien que les lichens soient une source d'énergie très digestible (Klein, 1982; Thomas *et al.*, 1984), ils ne peuvent à eux seuls combler les besoins en protéines qui seraient surtout satisfaits par la consommation des parties vertes de la végétation (Karaev, 1968). Huot (1989) a d'ailleurs démontré que les caribous du nord québécois affichaient un bilan protéique négatif en hiver. La présence régulière dans les échantillons de plantes vertes semble être la conséquence de cette recherche de protéines.

Il y a moins de lichens terrestres dans les échantillons récoltés au cours de la migration printanière près de Tasiujaq que dans ceux prélevés à l'hiver. Les plantes graminoides, les ramilles d'arbustes et les mousses y sont par contre plus nombreuses. Le phénomène s'expliquerait surtout par une faible disponibilité des lichens dans le milieu. Un inventaire de reconnaissance dans cette région (M. Crête, non publ.) a en effet révélé une proportion élevée de thalles morts dans la strate lichénique. Cette observation coïncide avec le contenu des rumens: le pourcentage moyen de lichens morts était significativement plus élevé (LSM, $P < 0,01$) à Tasiujaq que partout ailleurs. L'habitat utilisé à cet endroit pendant la migration printanière est donc possiblement dégradé et moins représentatif de ceux où s'alimentent normalement les caribous.

Au moment de la mise bas, la proportion de graminoides augmente substantiellement. L'ingestion de la partie vivante de ces plantes, qui croissent par la base, force aussi la consommation de la partie morte des tiges, ce qui explique qu'on ait observé environ neuf fois plus de graminoides mortes que vivantes à cette période. La faible valeur nutritive (Scotter, 1972) et la digestibilité limitée (Thomas *et al.*, 1984) des graminoides mortes suggèrent que les caribous recherchaient les tiges nouvelles. Cette préférence pour les graminoides au printemps se manifeste aux trois endroits

échantillonnés. Toutefois les lichens demeurent encore une source importante de nourriture durant cette saison. La comparaison des terrains de mise bas de la rivière aux Feuilles et de la rivière George suggère que l'ingestion de mousses pourrait avoir été plus grande au deuxième endroit. Une étude subséquente a confirmé cette observation, reflet d'un habitat plus pauvre à la rivière George; en plus, elle a révélé des différences entre les deux endroits au niveau de la disponibilité des lichens et des graminoides (Crête *et al.*, 1990).

En période estivale, la présence de feuilles de bouleau glanduleux augmente de façon marquée dans les rumens. Presque toutes ces feuilles sont vivantes et nouvellement formées, ce qui laisse croire qu'elles constituent l'élément majeur de la nourriture durant le pic de l'allaitement et de la reconstitution des réserves corporelles; Crête *et al.* (1990) ont aussi confirmé cette observation. Les feuilles d'arbustes à feuilles décidues ont déjà été reconnues comme la nourriture estivale la plus importante pour le caribou ailleurs en Amérique du Nord (Bergerud, 1977), à cause vraisemblablement d'une valeur nutritive élevée (Scotter, 1972).

Le faible pourcentage de mousses dans les rumens suggère que ce groupe végétal est ingéré accidentellement avec d'autres plantes (Prins, 1981; Thomas & Kroeger, 1980; Thomas *et al.*, 1984). C'est le cas notamment de *Pleurozium schreberi*, dont l'abondance plus élevée dans les récoltes d'hiver s'explique par sa croissance parmi les lichens dans certains milieux boisés du sud de la toundra forestière et de la forêt boréale (Helle, 1981).

Même si le troupeau de caribous de la rivière George connaissait un ralentissement de sa croissance démographique au cours de la période d'étude, l'analyse du contenu des rumens n'a pas permis d'identifier d'anomalies alimentaires majeures, sauf peut-être au moment de la mise bas où le matériel mort et les mousses étaient plus abondants. Une collecte plus hâtive d'une semaine environ des échantillons de juillet aurait aussi montré la difficulté des caribous de la rivière George à trouver suffisamment de feuilles de bouleau glanduleux à cette période dans la toundra (Crête *et al.*, 1990). Les spécimens actuels de juillet furent surtout récoltés dans la toundra forestière où le bouleau est plus commun.

À la fin de l'automne et à l'hiver, quand les animaux ont migré au sud vers la frange de la forêt boréale, les lichens fruticuleux, en particulier ceux du genre *Cladina*, constituent l'essentiel de la prise alimentaire. Leur disponibilité ne semble pas poser de problème puisque les animaux conservent presque totalement leurs réserves corporelles à

cette période, la nourriture riche en protéines étant par contre limitée (Huot, 1989). À la fin du printemps, les caribous se tournent vers les nouvelles pousses de graminoides et peuvent ainsi accroître leur prise de protéines, les lichens demeurant quand même une composante importante de la nourriture. Cette période de l'année est critique en particulier pour les femelles gestantes, et la chronologie de l'apparition des plantes graminoides affecte sûrement le choix d'habitat, comme on l'a observé au Groënland (Thing, 1984). La disponibilité des plantes graminoides, partiellement liée à la vitesse de fonte de la neige, pourrait même avoir des répercussions sur la croissance des fœtus et la date de mise en bas. Finalement, les feuilles d'arbustes semblent constituer l'aliment de base au cours de l'été, une période du cycle annuel encore cruciale pour les femelles qui allaitent et rebâtissent leurs réserves corporelles.

Remerciements

Nous aimerions remercier en premier lieu ceux qui nous ont assisté dans l'identification de certaines plantes: Jean Deshayé pour les taxons vasculaires, François Lutzoni pour les lichens et Normand Dignard pour les bryophytes. Nous remercions également Jean Huot pour ses conseils lors du choix de la méthode d'analyse des échantillons de contenu de rumens. Nos remerciements s'adressent aussi à Magella Guillemette, François Potvin et François Messier pour avoir commenté la version préliminaire du texte. Hélène Crépeau, statisticienne à l'Université Laval, nous a conseillé lors du traitement des données. Finalement, les commentaires judicieux de deux évaluateurs anonymes et du directeur de la revue, Pierre Morisset, ont permis d'améliorer cet article.

Références

- BERGERUD, A. T. & L. RUSSELL, 1964. Evaluation of rumen food analysis for Newfoundland caribou. — *J. Wildl. Mgmt*, 28: 809-814.
- BERGERUD, A. T., 1972. Food habits of Newfoundland caribou. — *J. Wildl. Mgmt*, 36: 913-923.
- BERGERUD, A. T., 1977. Diets for caribou. — Pages 243-266 in M. Rechcigl Jr. (ed.). *CRC Handbook Series in nutrition and food. Section G: Diets, culture, media and food supplements. Vol. 1. Diet for mammals.* CRC Press, Cleveland, Ohio, 645 p.
- BOERTJE, R. D., 1984. Seasonal diets of the Denali caribou herd, Alaska. — *Arctic*, 37: 161-165.
- COUTURIER, S., J. BRUNELLE & D. VANDAL, 1988. Decline of physical condition and decrease of recruitment in the George river caribou herd. — *Proc. 3rd N. Am. Caribou Workshop. Alaska Dep. Fish Game, Wildl. Tech. Bull. no. 8*, p. 35-37.
- CRÉTE, M., D. LE HENAFF, R. NAULT, D. VANDAL & N. LIZOTTE, 1987. Estimation du nombre de caribous associés aux aires de mise bas de la rivière aux Feuilles et de la rivière George en 1986. — Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec, Direction de la faune terrestre et Direction rég. Nouveau-Québec, rapport interne, 31 p.
- CRÉTE, M., D. LE HENAFF, R. NAULT, L.-P. RIVEST & S. LUTTICH, 1989a. Estimation du nombre de caribous associés à l'aire de mise bas de la rivière George en 1988 et révision des estimations antérieures. — Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec, rapport n° SP1555, 48 p.
- CRÉTE, M., R. NAULT, P. WALSH, J.-L. BÉNÉDETTI, M. A. LEFEBVRE, J.-P. WEBER & J. GAGNON, 1989b. Variation in cadmium content of caribou tissues from northern Québec. — *Sci. Total Envir.*, 80: 103-112.
- CRÉTE, M., J. HUOT & L. GAUTHIER, 1990. Food selection during early lactation by caribou calving on the tundra in Québec. — *Arctic*, 43: sous presse.
- GAARE, E. & T. SKOGLAND, 1975. Wild reindeer food habits and range use at Hardangervidda. — Pages 195-205 in F. E. Wielgolaski (ed.). *Fennoscandian tundra ecosystems. Ecological Studies*, part 2, vol. 17, 337 p.
- GAARE, E., A. SORENSEN & R. G. WHITE, 1977. Are rumen samples representative of the diet? — *Oikos*, 29: 390-395.
- HEARN, B. J., S. N. LUTTICH, M. CRÉTE & M. B. BERGER, 1990. Survival of radio-collared caribou (*Rangifer tarandus caribou*) from the George River herd, Nouveau-Québec-Labrador. — *Can. J. Zool.*, 68: 276-283.
- HELLE, T., 1981. Habitat and food selection of the wild forest reindeer (*Rangifer tarandus fennicus* Linn.) in Kuhmo, eastern Finland, with special reference to snow characteristics. — *Research Institute of northern Finland, University of Oulu.*, no. A2, 33 p.
- HUOT, J., 1989. Body composition of the George river caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in fall and late winter. — *Can. J. Zool.*, 67: 103-107.
- KARAEV, G. I., 1968. Reindeer fodder resources. — Pages 129-175 in P. S. Zhigunov. *Reindeer Husbandry. Translated from Russian by the Israel Program for Scientific Translation, Jerusalem.* U.S. Dep. Comm., Springfield, Virginia, 348 p.
- KLEIN, D. R., 1982. Fire, lichens, and caribou. — *J. Range Mgmt*, 35: 390-395.
- MESSIER, F., J. HUOT, D. LE HENAFF & S. LUTTICH, 1988. Demography of the George River caribou herd: Evidence of population regulation by forage exploitation and range expansion. — *Arctic*, 41: 279-287.
- MILLER, D. R., 1976. Biology of the Kaminuriak population of barren-ground caribou. Part 3: Taiga winter range relationships and diet. — *Can. Wildl. Serv., Rep. Ser.*, no. 36, 40 p.
- PARKER, G. R., 1975. An investigation of caribou range of Southampton Island, NWT. — *Can. Wildl. Serv., Rep. Ser.*, no. 33, 83 p.
- PARKER, G. R., 1981. Physical and reproductive characteristics of an expanding woodland caribou po-

- pulation (*Rangifer tarandus caribou*) in northern Labrador. — *Can. J. Zool.*, 59: 1929-1940.
- PRINS, H. H. T., 1981. Why are mosses eaten in cold environments only. — *Oikos*, 38: 374-380.
- SAS INSTITUTE INC., 1985. SAS user's guide: statistics. — SAS Inst. Inc., Cary, North Carolina, 956 p.
- SCOTTER, G. W., 1965. Chemical composition of forage lichens from northern Saskatchewan as related to use by barren-ground caribou. — *Can. J. Pl. Sci.*, 45: 246-250.
- SCOTTER, G. W., 1967. The winter diet of barren-ground caribou in northern Canada. — *Can. Fld-Nat.*, 81: 33-39.
- SCOTTER, G. W., 1972. Chemical composition of forage plants from the Reindeer preserve, Northwest Territories. — *Arctic*, 25: 21-27.
- THING, H., 1984. Feeding ecology of the West Greenland caribou (*Rangifer tarandus groenlandicus*) in the Sisimiut-Kangerlussuaq region. — *Danish Rev. Game Biol.*, 12: 1-53.
- THOMAS, D. C. & P. KROEGER, 1980. *In vitro* digestibilities of plants in rumen fluids of Peary Caribou. — *Arctic*, 33: 757-767.
- THOMAS, D. C., P. KROEGER & D. HERVIEUX, 1984. *In vitro* digestibilities of plants utilized by barren-ground caribou. — *Arctic*, 37: 31-36.
- THOMAS, D. C., & D. P. HERVIEUX, 1986. The late winter diets of barren ground caribou in north-central Canada. — *Rangifer, Spec. Iss.*, 1: 305-310.
- THOMPSON, D. C. & K. H. McCOURT, 1981. Seasonal diets of the Porcupine caribou herd. — *Am. Midl. Nat.*, 105: 70-76.
- WHITE, R. G., B. R. THOMPSON, T. SKOGLAND, S. J. PERSON, D. E. RUSSELL, D. F. HOLLEMAN & J. R. LUICK, 1975. Ecology of caribou at Prudhoe Bay, Alaska. — Pages 151-187 in J. Brown (ed.). Ecological investigations of the tundra biome in the Prudhoe Bay region, Alaska. *Biol. Pap. Univ. Alaska, Spec. Rep. no. 2*, 215 p.

CURRENT STATUS OF RARE VASCULAR PLANTS ON CAPE ENRAGÉ (BIC), QUÉBEC

Christopher A. ZOLADESKI

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

Résumé

La répartition actuelle et l'état des populations de six plantes vasculaires rares du cap Enragé, parc du Bic, Québec, sont présentés en détail. À l'exception de *Woodsia alpina* (Bolton) S. F. Gray et *W. oregana* D. C. Eaton var. *oregana*, ces plantes semblent persister dans la région. Les problèmes potentiels que pose la conservation des plantes rares dans le parc sont discutés.

Abstract

Details on the current distribution and state of populations of six rare vascular plants on Cape Enragé, Bic Park, Québec, are presented. Except for *Woodsia alpina* (Bolton) S. F. Gray and *W. oregana* D. C. Eaton var. *oregana*, these plants appear to persist successfully in the area. Potential problems for rare plant preservation in the Park are discussed.

Introduction

The Gaspé Peninsula and the adjacent Bic area along the estuary of the St. Lawrence River are botanical regions famous for the diversity of vegetation and the occurrence of rare plants (Fernald, 1924, 1925; Scoggan, 1950; Morisset *et al.*, 1983). The Bic, situated 20 km southwest of Rimouski, is a locality where many rare vascular (Macoun, 1906; Fernald, 1908; Wynne-Edwards, 1937; Scoggan, 1950) and cryptogamic (Ireland & Crum, 1984) species have been found.

The diverse flora of the Bic comprises approximately 710 vascular species (Scoggan, 1950). The most interesting plants cited for the Bic by Marie-Victorin (1964) are: *Arabis drummondii* Gray, *A. holboellii* Hornem. var. *collinsii* (Fern.) Rollins, *Carex concinna* R. Br., *Corydalis aurea* Willd., *Draba aurea* Vahl, *Rosa williamsii* Fern., *Woodsia alpina* (Bolton) S. F. Gray, and *W. oregana* D. C. Eaton var. *oregana*. Four of them (*Arabis holboellii* var. *collinsii*, *Draba aurea*, *Corydalis aurea* and *Woodsia oregana* var. *oregana*) represent cordilleran elements, rare in eastern Canada (Scoggan, 1950; Morisset, 1971). The plants are thought to persist in the area because of favourable conditions, such as severe climate, abundance of exposed limestone cliffs, and presence of dry sandy substrates covered by pioneer non-forest vegetation (Morisset, 1971). Most of the rare species cited for the Bic area are

concentrated on Cape Enragé, a small (68.6 ha) peninsula, which has been recommended for preservation as an integral part of Bic Park (Zoladeski, 1984).

Like many scenic areas in North America, the Bic is under an ever increasing pressure from tourism. Therefore, monitoring the status of rare species provides a means of gauging the level of man's impact and the response of natural systems. This report provides details on the present (1983) condition of populations of some interesting vascular taxa found in the Cape Enragé sector of the Bic. Five of the species discussed, namely *Arabis holboellii* var. *collinsii*, *Corydalis aurea*, *Rosa williamsii*, *Woodsia alpina*, and *Woodsia oregana* var. *oregana*, are considered rare in Québec (Bouchard *et al.*, 1983).

Description of site and survey methods

The Cape Enragé (48°22'N, 68°46'W) is located in the central portion of the Bic Conservation Park, Québec, on the south shore of the St. Lawrence estuary. It is formed of two distinct morphological units, a tombolo and an anticlinal. The flat tombolo (15.7 ha) is composed of sand, gravel and pebbles. The dominant vegetation there is a young open *Picea glauca* (Moench) Voss forest and semi-natural lawns of *Festuca rubra* L. The rocky anticlinal (52.9 ha) reaches 104 m of altitude.

Its southern slopes are moderately inclined, while the northern ones are composed of steep rocky cliffs and talus slopes, bordered at the sea level by piled limestone boulders. Various forests, of secondary character, dominated by *Picea glauca*, *Thuja occidentalis* L., *Abies balsamea* (L.) Mill., and *Populus tremuloides* Michx. cover most of the crest.

The area was surveyed phytosociologically using the Braun-Blanquet (1932) methodology (Zoladeski, 1984, 1988). The floristic data were supplemented through a careful exploration of all accessible habitats, particularly the cliffs, where rare or potentially rare plants were known to occur. Where possible, information on the number of rare plants and condition of populations was collected. The field work was carried out in June and July of 1983.

Results

Draba aurea [*D. minganensis* (Vict.) Fern.] was first recorded at the Bic by Fernald (1908). However, he was not specific about the exact location of stations or the approximate number of plants. *Draba aurea* is relatively frequent in northern Québec and Labrador, but extremely rare in the south (Fig. 1). It has been recorded from the Mingan Islands, and the Bic station marks the southern limit of distribution east of 95° longitude (Rousseau, 1974). Wynne-Edwards (1937) wrote about the Bic station: "The plant may be practically extinct on account of the secular amelioration of the climate and is now reduced to the last and coolest habitats". Indeed, the plants that we have recorded are all concentrated on the northern cliffs of the anticlinal. They are confined primarily to open habitats on big limestone blocks and rock crevices, where

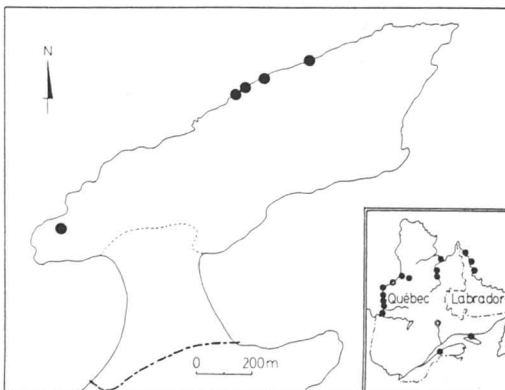


Figure 1. Distribution of *Draba aurea* Vahl in Québec (after Rousseau, 1974; Deshayé & Morisset, 1985; Deshayé & Cayouette, 1988) and on Cape Enragé; ——— limit of study area; - - - border between the tombolo (to the south) and anticlinal (to the north).

they grow together with *Poa alpina* L., *Artemisia campestris* L. ssp. *canadensis* (Michx.) Scoggan, *Thuidium abietinum* (Brid.) B.S.G., *Polytrichum piliferum* Hedw., *Tortula ruralis* (Hedw.) Gaertn., Meyer & Schreb., *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Lindb. They also grow in moist shaded places in lower parts of slopes, in thick carpet of mosses. During this survey, about 40 individuals were recorded, but the plants were also seen on many of the inaccessible high cliffs which points to the successful reproduction of this species.

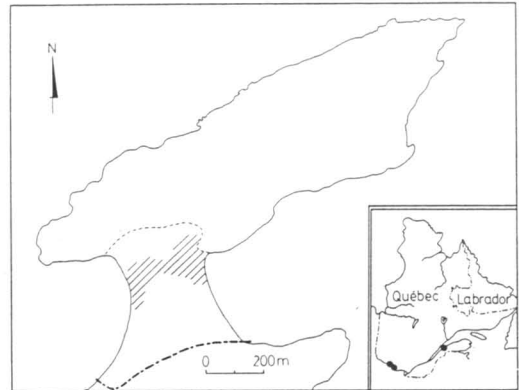


Figure 2. Distribution of *Arabis holboellii* Hornem. var. *collinsii* (Fern.) Rollins in Québec (after Rousseau, 1974) and on Cape Enragé (oblique shading).

Arabis holboellii var. *collinsii* was discovered in the Bic by J. F. Collins and M. L. Fernald in 1904 and first mentioned by Macoun (1906). In Québec, its other stations are in the Ottawa Valley (Fig. 2). Rousseau (1974) establishes its northeastern limit in North America between Cape Enragé and Cape Caribou, that is exactly on the tombolo of the surveyed sector. This plant is very abundant in open sunny places, and it grows particularly well in the *Festuca rubra* lawns on both sides of the tombolo, together with *Achillea millefolium* L., *Cerastium arvense* L., *Fragaria virginiana* Dcne., *Poa compressa* L., *Poa pratensis* L., and *Vicia cracca* L. It is also common in openings in the young white spruce woodland in the centre, which are of similar floristic composition.

Corydalis aurea has been reported in Québec, apart from the Bic, only from the mouth of Mata-pedia River in the Gaspé Peninsula, the Ottawa River Valley, and the shores of Lake Temiscamingue (Fig. 3). The Bic is the northernmost station of the species. On Cape Enragé, about 15 plants were found in 7 localities. *Corydalis aurea* grows on the tombolo in dry sandy habitats, such as the *Elymus arenarius* L. shore community, and on the anticlinal on limestone boulders and edges of forest.

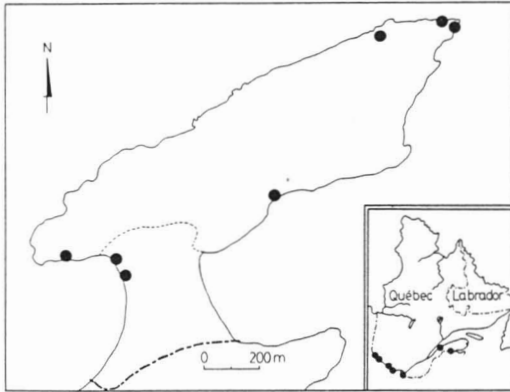


Figure 3. Distribution of *Corydalis aurea* Willd. in Québec (after Rousseau, 1974) and on Cape Enragé.

The fern *Woodsia oregana* var. *oregana* is an extremely rare plant in Québec, and is known exclusively from Cape Enragé (Fig. 4). The Bic station was discovered in 1904 by Fernald and Collins, but has recently been considered extinct, apparently due to excessive collecting (M. M. Grandtner, pers. comm.). However, we rediscovered the plant on the south shore of the anticlinal, where only a few individuals grew in rock fissures on an exposed low cliff.

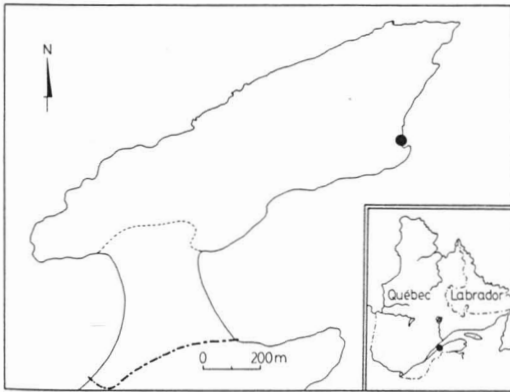


Figure 4. Distribution of *Woodsia oregana* D. C. Eaton var. *oregana* in Québec (after Rousseau, 1974) and on Cape Enragé.

Woodsia alpina was found in the same small clump as *Woodsia oregana* var. *oregana*. For both these ferns this is apparently the sole station on Cape Enragé, which indicates that they may be in a precarious state and should deserve particular protection.

Rosa williamsii was reported in the Gaspé Peninsula only from La Madeleine, Percé, and the Bic (type station) (Boivin, 1945). Scoggan (1950) considered it as an endemic to the Gaspé Pen-

insula, but later lowered its rank to a calciphilous ecotype of *Rosa blanda* Ait. (Scoggan, 1978). The species is very frequent in the sector, where it inhabits sandy openings on the tombolo, cliffs and rocky outcrops in forests on the crest.

Conclusion

Most of the rare vascular plants on Cape Enragé appear to be in satisfactory condition. Despite their small population size, they do not seem to be threatened by extinction at the present time. *Rosa williamsii* and *Arabis holboellii* var. *collinsii* are especially abundant in their respective habitats. *Corydalis aurea* and *Draba aurea*, although much less numerous, also appear to be persisting successfully. The *Woodsia alpina* and *W. oregana* var. *oregana* populations, however, are very small and may well be the only ones on the Cape. These taxa seem not to be reproducing well and may be at risk. The proposed protection of the sector within the Bic Park as 'zone of extreme preservation' (Zoladeski, 1984) with no human intervention or very limited development of tourist facilities ought to assure the survival of these rare species. In order to protect the heliophytic plants on the tombolo, however, it may be necessary to prevent the complete establishment or further expansion of the forest through selective removal of woody species. Only then will Cape Enragé continue to serve as an important heritage of rare vascular plants in the lower St. Lawrence region.

Acknowledgments

I thank F. Lutzoni for field assistance. Financial support came from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, the Ministry of Loisir, Chasse et Pêche of Québec, and Laval University. The author also thanks B. Ford for comments on the manuscript.

References

- BOIVIN, B., 1945. Notes sur le genre *Rosa* dans le Québec. — *Naturaliste can.* (Rev. Écol. Syst.), 72: 225-228.
- BOUCHARD, A., D. BARABÉ, M. DUMAIS & S. HAY, 1983. The rare vascular plants of Québec. — *Natn. Mus. Can.*, Ottawa, Syllogeus no. 48, 79 p.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1932. *Plant sociology*. — McGraw Hill, New York, 439 p.
- DESHAYE, J. & P. MORISSET, 1985. La flore vasculaire du lac à l'Eau Claire, Nouveau-Québec. — *Provancheria* (Mémoires de l'Herbier Louis-Marie, Univ. Laval, Québec), n° 18, 52 p.
- DESHAYE, J. & J. CAYOUILLE, 1988. La flore vasculaire des îles et de la presqu'île de Manitousuk, baie d'Hudson: structure phytogéographique et interpré-

- tation bioclimatique. — *Provancheria* (Mémoires de l'Herbier Louis-Marie, Univ. Laval, Québec), n° 21, 74 p.
- FERNALD, M. L., 1908. *Draba aurea* in Rimouski County, Québec. — *Rhodora*, 10: 148.
- FERNALD, M. L., 1924. Isolation and endemism in north-eastern America and their relation to the age-and-area hypothesis. — *Am. J. Bot.*, 11: 558-572.
- FERNALD, M. L., 1925. Persistence of plants in unglaciated areas of boreal America. — *Mem. Am. Acad. Arts Sci.*, 15: 239-342.
- IRELAND, R. R. & H. CRUM., 1984. *Schistidium obtusifolium*, a new species of the Grimmiaceae from Québec. — *Bryologist*, 87: 371-373.
- MACOUN, J. M., 1906. Contributions to canadian botany, XVII. — *Ottawa Nat.*, 20: 135-143.
- MARIE-VICTORIN, Fr., 1964. Flore laurentienne. 2^e édition — Presses de l'Université de Montréal, Montréal, 924 p.
- MORISSET, P., 1971. Endemism in the vascular plants of the Gulf of St. Lawrence region. — *Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.)*, 98: 167-177.
- MORISSET, P., J. BÉDARD & G. LEFEBVRE, 1983. The rare plants of Forillon national Park. — Parks Canada, Ottawa, 51 p.
- ROUSSEAU, C., 1974. Géographie floristique du Québec-Labrador. — Presses de l'Université Laval, Québec, 799 p.
- SCOGGAN, H. J., 1950. The flora of Bic and the Gaspé Peninsula, Québec. — *Bull. natn. Mus. Can.*, no. 115 (Biol. Ser. no. 39), 399 p.
- SCOGGAN, H. J., 1978-1979. The Flora of Canada. — *Natn. Mus. nat. Sci.*, Ottawa, *Publs Bot.* no. 7, 4 parts, 1711 p.
- 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.
- ZOLADESKI, C. A., 1988. Classification and gradient analysis of forest vegetation of Cape Enragé, Bic Park, Québec. — *Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.)*, 115: 9-18.

MAINTIEN APRÈS FEU DE LIMITES ABRUPTES ENTRE DES PEUPELEMENTS D'ÉPINETTES NOIRES (*PICEA MARIANA*) ET DES FORMATIONS DE FEUILLUS INTOLÉRANTS (*POPULUS TREMULOIDES* ET *BETULA PAPYRIFERA*) DANS LA RÉGION DU SAGUENAY-LAC SAINT-JEAN (QUÉBEC)

Réjean GAGNON

Département des Sciences fondamentales
Université du Québec à Chicoutimi
Chicoutimi (Québec) G7H 2B1

Résumé

L'auteur analyse l'origine de limites abruptes, semblables à des lignes d'arrêt de feu, entre des peuplements d'épinettes noires [*Picea mariana* (Mill.) BSP] et des formations de peupliers faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) et de bouleaux à papier (*Betula papyrifera* Marsh.), croissant sur des sites mésiques. Les dates d'installation et les structures d'âge équiennes des peuplements contigus sont semblables. La transition abrupte entre les peuplements est interprétée comme étant antérieure au dernier feu et elle se serait maintenue malgré la destruction simultanée des deux peuplements adjacents par un même feu. Après le dernier feu, il ne semble pas y avoir eu de succession secondaire au niveau des espèces arborescentes dominantes, mais plutôt un renouvellement de type cyclique des peuplements.

Abstract

The origin of sharp boundaries, similar to fire sculptures, between black spruce [*Picea mariana* (Mill.) BSP] stands and adjacent broad leaf intolerant stands of aspen (*Populus tremuloides* Michx.) and paper birch (*Betula papyrifera* Marsh.), growing on mesic sites, was analysed. The establishment dates and the even-aged structures of adjacent stands were the same. The sharp transition between adjacent stands is interpreted as being older than the last fire, and it has persisted in spite of the simultaneous destruction of both stands. After the last fire, there appeared to be no secondary succession in the dominant tree species, but a cyclic type of forest renewal.

Introduction

Depuis une quinzaine d'années, plusieurs études ont montré que les feux jouent un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers boréaux (Carleton, 1982; Cogbill, 1985; Chandler *et al.*, 1983; Foster, 1985; Foster & King, 1986; Heinselman, 1973, 1981a, 1981b; Kelsall *et al.*, 1977; Rowe & Scotter, 1973; Swain, 1973, 1980; Van Wagner, 1978, 1983; Viereck, 1973, 1983; Zackrisson, 1977). Parmi les indices du passage d'un feu de forêt dans un territoire, on mentionne les limites abruptes, souvent en arc de cercle (*fire sculpture*), entre deux peuplements adjacents (Foster & King, 1986; Heinselman, 1973; Lutz, 1956). Ces limites peuvent être utilisées pour cartographier les contours d'un feu; Heinselman (1973) précise même que les limites d'un peuplement sont suffisantes pour cartographier le dernier feu: «*Stand boundaries alone*

suffice to map the last fire in any area [...]» (p. 337). De telles limites sont donc interprétées comme datant toujours du *dernier* feu.

La présente étude avait pour objectif de vérifier la justesse de cette assertion de Heinselman (1973) lorsque ce sont des espèces bien adaptées au feu, comme l'épinette noire [*Picea mariana* (Mill.) BSP], le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) ou le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.) qui constituent les peuplements séparés par des limites abruptes. Lorsqu'un peuplement s'installe suite à un feu, il présente une structure d'âge équienne typique (Carleton, 1982; Day, 1972; Heinselman, 1973; Van Wagner, 1978) et le plus vieil arbre de la cohorte indique l'âge approximatif du feu. La structure d'âge et la date d'installation de chacun des peuplements situés de part et d'autre de limites abruptes ont donc été déterminées.

Territoire étudié

Deux endroits distants d'environ 200 km et localisés à l'intérieur du bassin hydrographique du Saguenay-Lac Saint-Jean ont été analysés (fig. 1).

Le premier est situé dans la Réserve faunique des Laurentides à environ 25 km au sud-ouest de Chicoutimi, près du lac du Dépôt (ca 48°13'N., 71°13'O.). Le territoire se situe dans la zone de la forêt boréale, à l'étage inférieure du domaine de la sapinière à bouleau blanc, dans la région écologique des moyennes Laurentides (Jurdant *et al.*, 1972). Le relief est montueux et l'altitude varie entre 350 et 450 m. Les matériaux géologiques de surface sont des tills minces sur les interfluves ou épais dans les creux du terrain. Le territoire a déjà fait l'objet d'une coupe sélective, comme en témoignent quelques grosses souches tronçonnées et partiellement décomposées. Des charbons de bois sont fréquemment présents sur ces souches.

Le deuxième endroit est localisé à environ 120 km au nord lac Saint-Jean, à 2 km au sud du lac Libéral (Kanushemuakushkatsh), au kilomètre 78 de la route forestière L-206 (ca 49°45'N., 72°45'O.). Selon la classification des régions

forestières de Rowe (1972), le territoire fait partie du secteur forestier de Chibougamau-Natashquan de la zone boréale. L'épinette noire est l'espèce dominante dans ce secteur. Le relief est montueux et l'altitude varie entre 300 et 500 m. Les dépôts de surface sont aussi principalement des tills. Ce territoire est constitué de forêts non encore perturbées par l'exploitation forestière.

Dans chaque région, deux peuplements furent choisis pour analyse à partir de photographies aériennes obliques prises à basse altitude (fig. 2 et 3). Les critères de sélection étaient les suivants: (1) l'homogénéité des formations; (2) la présence de transitions abruptes entre les peuplements d'épinettes noires et les formations de feuillus intolérants dominées par le peuplier faux-tremble; (3) l'absence, entre les deux types de peuplements, de coupe-feu naturel (dépression humide, rupture de pente, etc.), susceptible d'expliquer la limite; et (4) la localisation des deux peuplements contigus dans des sites mésiques similaires ayant un bon drainage et sur des dépôts semblables.

Méthodes

À l'intérieur de surfaces de 200 m² pour les résineux et de 400 m² pour les feuillus, l'âge de

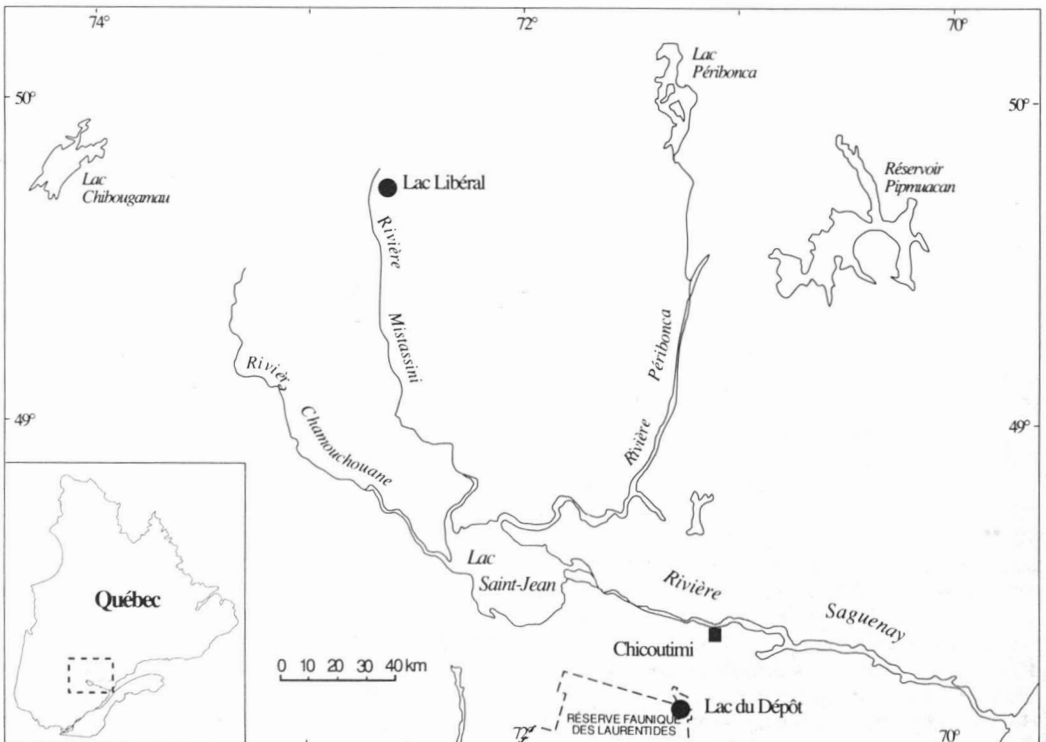


Figure 1. Carte de localisation des sites étudiés.

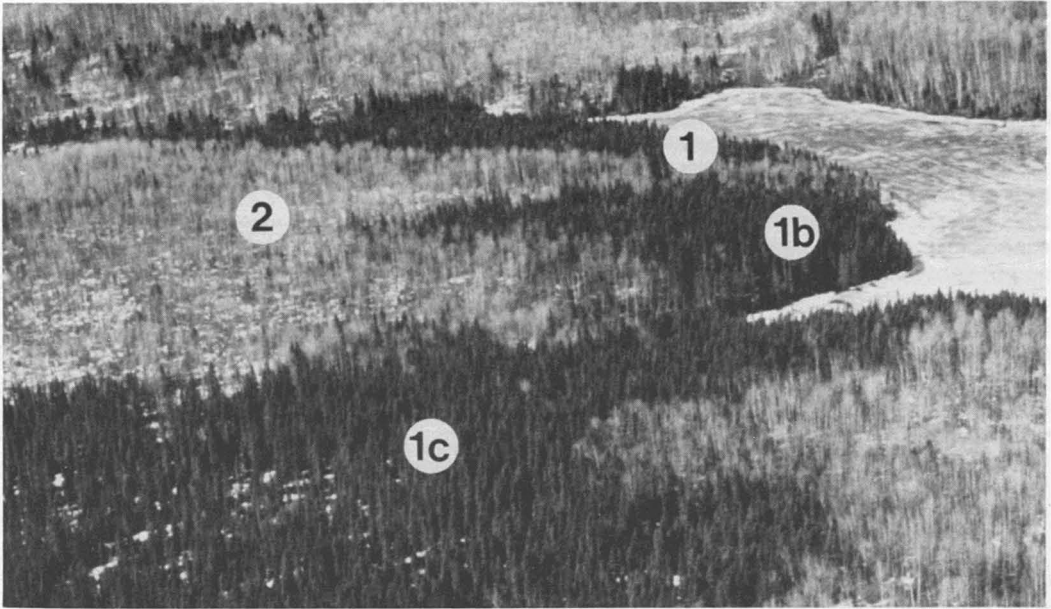


Figure 2. Photographie aérienne oblique de peuplements adjacents d'épinettes noires et de feuillus intolérants (peuplier faux-tremble et bouleau à papier) près du lac du Dépôt. Les chiffres indiquent les sites échantillonnés. La photographie a été prise au mois d'avril 1984, avant le débourrement des bourgeons.

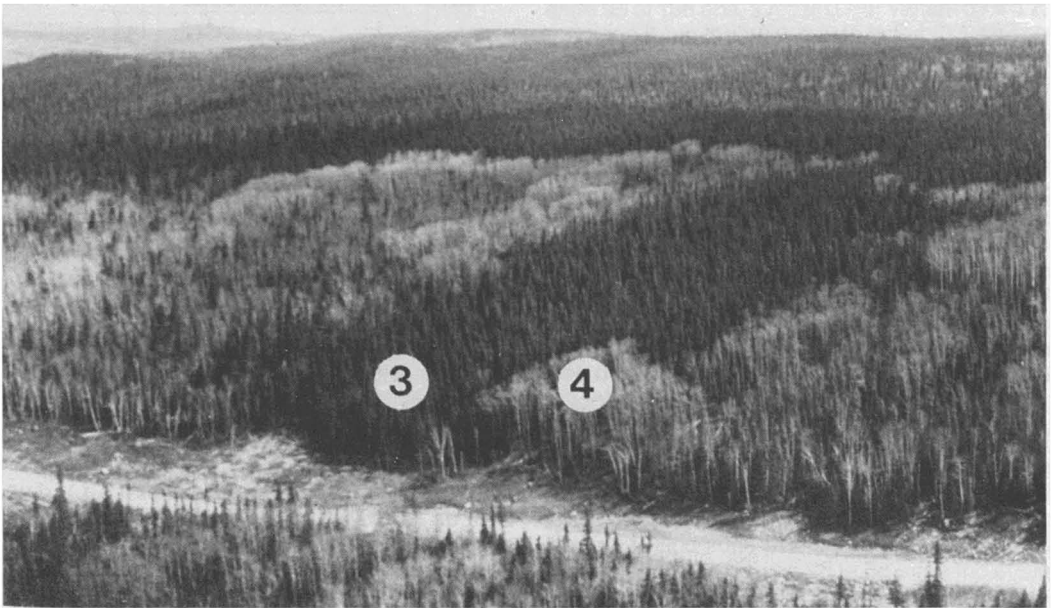


Figure 3. Photographie aérienne oblique de peuplements adjacents d'épinettes noires et de feuillus intolérants (peuplier faux-tremble et bouleau à papier) près du lac Libéral. Les chiffres indiquent les sites échantillonnés. La photographie a été prise au mois de novembre 1986, après la chute des feuilles.

tous les arbres (diamètre à hauteur de poitrine, DHP > 2,5 cm) a été déterminé à partir d'échantillons récoltés à l'aide d'une sonde de « Pressler » à 30 cm au-dessus du niveau du sol pour les peuplements du lac du Dépôt, et à partir de rondelles sectionnées à la base des arbres pour les peuplements du lac Libéral. L'âge fut calculé en laboratoire en dénombrant les anneaux de croissance sous grossissement maximum de 40X, sur des échantillons finement sablés. Les petites tiges composant la strate de régénération (DHP < 2,5 cm) ont été récoltées. Dans ce cas, la surface échantillonnée a été établie en fonction de la densité de la régénération. Au lac du Dépôt, des surfaces de 100 m² ont été choisies, tandis qu'au lac Libéral, des surfaces de 200 m² et de 50 m² ont été échantillonnées pour les feuillus et les résineux respectivement. Par la suite, le nombre de petites tiges a été ajusté en fonction de la surface échantillonnée pour les arbres. L'origine des plantules (sexuée ou végétative) a été notée et leur âge a été calculé en laboratoire à partir des cicatrices des écailles du bourgeon terminal ou des anneaux de croissance mesurés au niveau du sol. De plus, pour chacun des sites, une description biophysique de la station a été complétée. Les échantillonnages ont eu lieu au mois d'août 1984 au lac du Dépôt et en août 1986 au lac Libéral.

Résultats

LAC DU DÉPÔT

Site 1 (fig. 2 et 4): peuplement pur d'épinettes noires sur till glaciaire en pente et bien drainé. L'épaisseur de la matière organique varie entre 10 et 15 cm; il y a abondance de charbon de bois, principalement près des horizons minéraux. Au sol on retrouve des mousses hypnacées et des plaques de sol nu. Le sous-bois est ouvert. La majorité des épinettes noires adultes ont entre 48 et 57 ans; leur DHP varie de 7 à 22 cm. De plus, deux bouleaux à papier et deux peupliers faux-tremble, dont les DHP sont inférieurs à 12 cm, sont aussi présents. La régénération est composée de marcottes d'épinette noire et de quelques semis de sapin.

Site 2 (fig. 2 et 5): peuplement de peupliers faux-tremble et de bouleaux à papier sur till glaciaire bien drainé. L'épaisseur de la matière organique varie de 5 à 10 cm; les charbons de bois sont peu abondants. L'érable à épis (*Acer spicatum* Lam.) domine le sous-bois. Les peupliers ont entre 55 et 62 ans avec un DHP variant de 11 à 33 cm. L'âge des bouleaux à papier varie de 44 à 62 ans et leur DHP est de 3 à 23 cm. Des bouleaux jaunes (*Betula alleghaniensis* Britton), avec un DHP de 3 à 16 cm, et un cerisier de

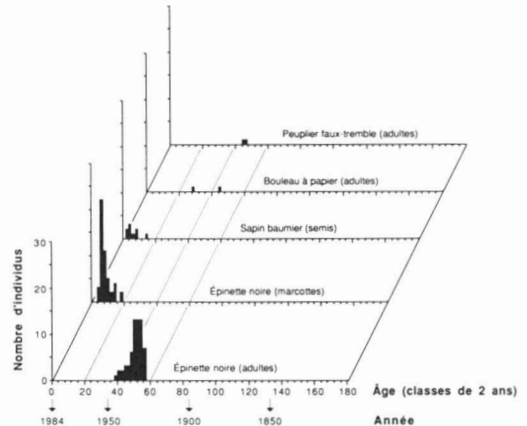


Figure 4. Site 1. Structure d'âge d'un peuplement épinette d'épinettes noires installé après le feu de 1922, au lac du Dépôt. Les marcottes d'épinette noire dominent les jeunes classes d'âge, accompagnées de quelques semis de sapin.

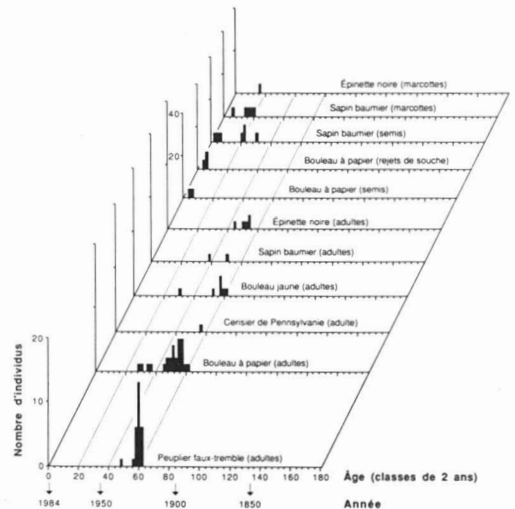


Figure 5. Site 2. Structure d'âge d'une formation épinette de feuillus dominée par les peupliers faux-tremble et les bouleaux à papier accompagnés de quelques bouleaux jaunes, d'épinettes noires et de sapins installée après le feu de 1922, au lac du Dépôt. Quelques semis ou rejets de souche de bouleau et quelques semis ou marcottes de sapin sont présents dans les jeunes classes.

Pennsylvanie (*Prunus pensylvanica* L.f.), d'un DHP de 10 cm, font aussi partie de cette cohorte. Les épinettes noires adultes sont à peine plus jeunes que les peupliers et appartiennent aux mêmes classes d'âge que le peuplement adjacent d'épinettes du site 1, soit de 50 à 56 ans; leur DHP varie de 7 à 16 cm. Les sapins adultes sont âgés de 40 et 50 ans. Il y a peu d'espèces arborescen-

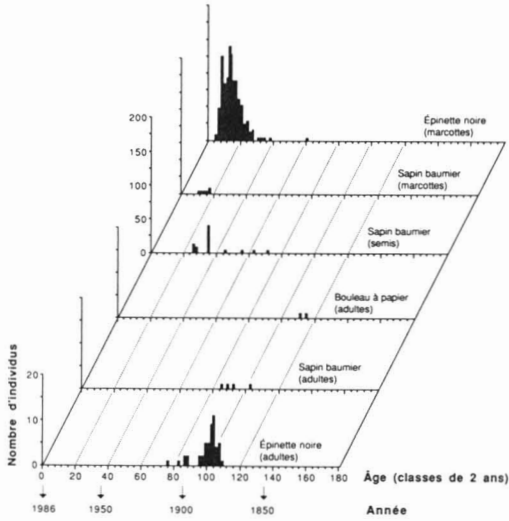


Figure 6. Site 3. Structure d'âge d'un peuplement équiennne d'épinettes noires installé après le feu de 1870, au lac Libéral. Les marcottes d'épinette dominent les jeunes classes d'âge.

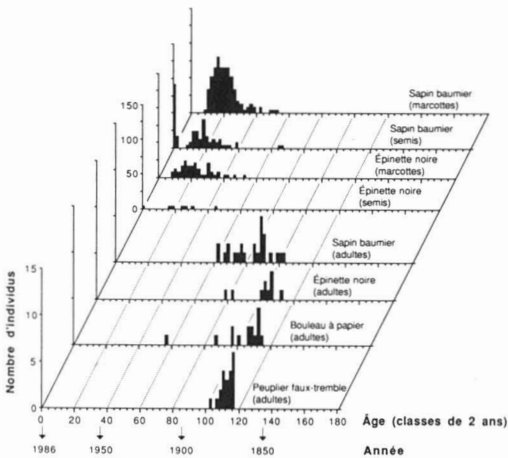


Figure 7. Site 4. Structure d'âge d'une formation équiennne de feuillus dominée par les peupliers faux-tremble et les bouleaux à papier accompagnés de quelques épinettes noires et de sapins installée après le feu de 1870, au lac Libéral. Les marcottes de sapin dominent les jeunes classes d'âge, accompagnées de semis de sapin et de marcottes d'épinette noire.

tes dans les classes de 20 à 40 ans. La régénération est composée de quelques jeunes semis et rejets de souche de bouleau, de quelques semis et marcottes de sapin dont l'âge atteint 30 ans, et de quelques marcottes d'épinette noire.

LAC LIBÉRAL

Site 3 (fig. 3 et 6): peuplement d'épinettes noires sur till glaciaire en pente et bien drainé. L'épaisseur de la matière organique varie de 15 à 20 cm. Il y a abondance de charbons de bois près des horizons minéraux. Les mousses hypnacées forment un tapis presque continu. Le kalmia (*Kalmia angustifolia* L.) et le lédon (*Ledum groenlandicum* Retz.) sont présents en sous-bois. La majorité des arbres ont entre 95 et 105 ans; leur DHP varie de 5 à 27 cm. On dénombre aussi quelques sapins ayant un DHP de 3 à 16 cm dont l'âge varie de 80 à 105 ans, et deux bouleaux à papier d'un DHP moyen de 15 cm et âgés de 113 et de 116 ans. Les marcottes d'épinette noire constituent l'essentiel de la régénération du peuplement; quelques semis et marcottes de sapin sont aussi présents.

Site 4 (fig. 3 et 7): peuplement de peupliers faux-tremble accompagnés de quelques bouleaux à papier et d'épinettes noires sur till glaciaire en pente et bien drainé. L'épaisseur de la matière organique varie entre 5 et 10 cm. Des charbons de bois sont présents dans l'horizon organique près du sol minéral. Des sapins sont présents en sous-bois. L'âge de la majorité des peupliers varie de 108 à 117 ans et leur DHP, de 18 à 28 cm; les bouleaux ont de 105 à 115 ans, soit le même âge que ceux présents dans le peuplement contigu d'épinette noire (site 3), avec un DHP de 8 à 23 cm. Les épinettes noires ont aussi le même âge que celles du peuplement adjacent (site 3), soit entre 95 et 105 ans, avec un DHP variant de 9 à 22 cm. On retrouve en sous-étage des sapins dont l'âge varie de 60 à 100 ans avec un DHP de 3 à 29 cm. La régénération sous les feuillus est composée exclusivement de résineux. Les marcottes et les semis de sapin dominent; il y a aussi quelques marcottes d'épinette noire.

Discussion

Tous les peuplements échantillonnés au lac du Dépôt ainsi qu'au lac Libéral présentent une structure d'âge équiennne, indiquant une installation massive sur une courte période de temps. L'absence, dans chacun des secteurs d'études, d'arbres plus vieux que la cohorte principale indiquerait qu'une élimination des arbres a précédé l'installation de la cohorte. La présence de charbons de bois dans les sols des peuplements étudiés suggère que le feu a été cet élément destructeur et que la cohorte d'arbres s'est installée rapidement après cette perturbation.

Dans le secteur du lac du Dépôt, les peuplements contigus de feuillus intolérants et d'épinet-

tes noires se seraient installés après le même feu qui a eu lieu en 1922. Cette date est basée sur la datation de trois cicatrices de feu récoltées sur des épinettes noires en bordure du lac Simoncouche, localisé à 1 km à l'ouest du lac du Dépôt. Des données historiques appuient le passage d'un feu sur le territoire à cette époque (Anonyme, 1922; Lortie, 1979; carte forestière de la compagnie Abitibi-Price). Les structures d'âge d'autres peuplements adjacents d'épinettes noires (fig. 2, sites 1b et 1c) ont aussi été analysées (Gagnon, données inédites). Ces peuplements présentent la même date d'installation et la même structure d'âge que le peuplement du site 1, indiquant que le feu de 1922 aurait couvert toute la partie visible sur la figure 2. Quant aux peuplements de peupliers faux-tremble et d'épinettes noires du lac Libéral, ils se seraient installés tous les deux après un même feu qui a eu lieu vers 1870. On mentionne plusieurs feux sur le territoire québécois à cette époque dont le grand feu du Lac Saint-Jean (Cogbill, 1985; Lortie, 1979; Richardson, 1871; Tremblay, 1938).

Le léger décalage d'âge, dans chacun des secteurs étudiés, entre les peuplements de peupliers faux-tremble et d'épinettes peut s'expliquer par les différences entre ces deux essences dans leur mode de régénération après feu. Les peuplements de peupliers faux-tremble se régénèrent surtout par drageons après feu (Blake, 1963; Foster & King, 1986; Heinselman, 1981a; Lutz, 1956; Perala & Russel, 1983; Rowe, 1983). Les drageons, profitant d'un système racinaire déjà en place, croissent rapidement et atteignent souvent 60 cm de hauteur dès la première année après un feu (Ahlgren, 1974). Le nombre d'anneaux de croissance à la base des tiges peut donc potentiellement correspondre à l'âge du feu. Contrairement au peuplier, l'épinette noire se régénère uniquement par graines après feu (Heinselman, 1981a; LeBarron, 1939; Viereck, 1983; Vincent, 1965). Les semis s'installent principalement durant les trois premières années qui suivent le feu (St-Pierre, 1990). Cependant, la croissance relativement lente des semis au début, la formation de racines adventives au-dessus du collet et l'absence de formation, dans certaines circonstances (Carleton, 1982), d'anneau de croissance annuelle à la base rendent difficile l'obtention de l'âge réel de l'arbre. Comme le mentionne Carleton (1982), l'âge mesuré de la cohorte d'épinettes noires après feu peut être décalé de 10 ans par rapport à l'âge réel du feu.

Comment expliquer que des sites contigus ayant subi, en même temps, une même perturbation puissent se régénérer les uns en feuillus intolérants et les autres en épinettes noires? Plusieurs explications sont possibles: (1) la présence de différences entre les sites dans leurs

conditions abiotiques, (2) l'intensité différente du feu dans les deux sites, et (3) la persistance, à chacun des sites, des peuplements qui s'y rencontraient avant le dernier feu.

Aux deux endroits, les conditions écologiques physiques des peuplements contigus sont très semblables aux niveaux des dépôts de surface et du drainage, de sorte qu'aucune différence abiotique actuelle n'est susceptible d'expliquer la présence des deux peuplements différents. Malheureusement, on ne possède aucune donnée historique sur le comportement et l'intensité du dernier feu au lac du Dépôt, ni au lac Libéral. Cependant, dans les deux endroits étudiés, on ne retrouve aucun arbre plus vieux que l'âge du dernier feu; ces données indiquent que le feu a été suffisamment intense pour tuer tous les arbres. Les feux causant ce type de dommage sont classés comme sévères (Chandler *et al.*, 1983). Aucune donnée n'indique donc que l'intensité du feu ait pu être très différente dans les peuplements contigus de feuillus et de conifères.

Il reste la troisième solution; les peuplements se sont régénérés sur place après le dernier feu et les limites abruptes actuelles sont approximativement les mêmes que celles qui existaient au moment de cette perturbation. Les mécanismes de régénération après feu des espèces dominantes peuvent expliquer une telle persistance. Comme nous l'avons signalé plus haut, l'épinette noire se régénère uniquement par graines après un feu sévère; la structure d'âge équienne des peuplements appuie cette origine, car les peuplements issus de marcottes présentent une structure d'âge inéquienne (Légère & Payette, 1981). Chez l'épinette noire, le réservoir de graines n'est pas dans le sol, mais il est localisé dans des cônes semi-sérotineux réunis en une masse compacte au sommet des arbres, où les graines survivent à la chaleur intense du feu (Viereck & Dyrness, 1979; Wilton, 1963; Zasada *et al.*, 1979; Frank & Safford, 1970; Thomas & Wein, 1985). La dispersion des graines d'épinettes noires est relativement faible: LeBarron (1939) mentionne des distances de dispersion égales à une ou deux fois la hauteur des arbres. Les feux intenses, en réduisant l'épaisseur de la matière organique, favorisent la formation de lits propices à la germination de l'épinette noire (Ahlgren, 1974; Heinselman, 1981a; Lutz, 1956; Viereck, 1973). À partir de ces informations, il est très probable que les sites des lacs du Dépôt et Libéral présentement occupés par des peuplements d'épinette noire étaient aussi occupés par l'épinette noire avant le feu, puisque le réservoir de graines se trouve dans les arbres et que leur dispersion se fait localement. Quant au peuplier faux-tremble, il se régénère par drageons après feu (Blake, 1963; Foster & King, 1986; Heinselman,

1981a; Lutz, 1956; Rowe, 1983). Les auteurs sont unanimes à ce sujet. Dans le secteur du lac Libéral, la présence de clones circulaires de peupliers appuie cette origine végétative (Blake, 1963). Cette hypothèse implique la présence *in situ* de peupliers, puisque les bourgeons adventifs qui donnent naissance aux drageons après feu sont localisés sur les racines des arbres. Les peupliers faux-tremble occupaient donc avant le feu les mêmes sites qu'actuellement. La présence de peuplements d'épinette noire ou de peuplier n'est pas liée en premier lieu au feu comme tel, mais aux conditions qui prévalaient avant le feu.

Les autres essences, comme les bouleaux à papier, ont pu se régénérer par rejets de souche, comme en témoigne la présence de tiges polycormiques, ou par graines (Heinselman, 1981a; Lutz, 1956). Ces dernières demeureraient viables quelques années dans le sol (Frank & Safford, 1970; Morin, 1981). Les sapins, se régénérant après feu par graines provenant de survivants, se réinstallent plus ou moins rapidement, en fonction de la proximité de la source de graines (Dix & Swan, 1971; Furyaev *et al.*, 1983; Rowe, 1983).

Conclusion

Lorsqu'une limite abrupte, semblable à une ligne d'arrêt de feu, est formée d'essences bien adaptées au feu, comme l'épinette noire et le peuplier faux-tremble, il est possible que cette limite soit antérieure à l'âge des peuplements qui la forment et qu'elle ait pu se maintenir malgré la destruction par un même feu des deux peuplements adjacents. Cette limite peut se maintenir même si les deux peuplements croissent sur des sites semblables et qu'ils ne sont pas séparés par un coupe-feu naturel. Ce type de limite proviendrait de phénomènes historiques antérieurs à l'âge du dernier feu.

Le maintien de telles limites impliquerait que: (1) en tenant compte des caractéristiques de reproduction après feu des peupliers faux-tremble et des épinettes noires, il y a absence de succession secondaire depuis le dernier feu au niveau de la strate arborescente dominante; (2) les formations forestières peuvent présenter une certaine stabilité, malgré le passage d'une perturbation majeure comme un feu, pendant une période de temps au moins équivalente à l'âge de la dernière perturbation (jusqu'à 120 ans au lac Libéral); (3) il y a un remplacement de type cyclique des peuplements après feu (Dix & Swan, 1971; Methven *et al.*, 1975); et (4) lors du calcul du régime des feux (Heinselman 1973) dans un territoire donné, la fréquence des aires brûlées peut être mal estimée, puisque les limites abruptes entre deux peuple-

ments composés d'essences bien adaptées au feu ne correspondent pas nécessairement aux limites du dernier feu.

Remerciements

Nous tenons à remercier l'École de pilotage du Cégep de Chicoutimi ainsi que la compagnie Donohue de Saint-Félicien Inc., pour leur support logistique lors de la prise des photographies aériennes. Nous adressons des remerciements particuliers à M. Hubert Morin pour les nombreuses discussions lors de l'élaboration du manuscrit, ainsi qu'à MM. Pierre J.H. Richard et Charles Van Wagner pour leurs judicieuses suggestions. Ce travail a bénéficié de l'appui financier du Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada, de la Fondation de l'Université du Québec à Chicoutimi, du ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec (Service de la recherche) et du Service canadien des forêts (Programme de recherche universitaire en foresterie).

Références

- AHLGREN, C. E., 1974. Effects of fire on temperate forests: North Central United States. — Pages 195-223 in T. T. Kozlowski & C. E. Ahlgren (ed.). *Fire and ecosystems*. Academic Press, New York, 542 p.
- ANONYME, 1922. — Le Soleil, Québec, 13 juillet.
- BLAKE, G. M., 1963. Clone identification and delineation in the aspens. — Ph.D. thesis, University of Minnesota, 107 p.
- CARLETON, T. J., 1982. The pattern of invasion and establishment of *Picea mariana* (Mill.) BSP into the subcanopy layers of *Pinus banksiana* Lamb. dominated stands. — *Can. J. Forest Res.*, 12: 973-984.
- CHANDLER, C., P. CHENEY, P. THOMAS, L. TRABAUD & D. WILLIAMS, 1983. *Fire in forestry: Forest fire behavior and effects*. Vol. 1. — John Wiley & Sons Inc., New York, 450 p.
- COGBILL, C. V., 1985. Dynamics of the boreal forests of the Laurentian Highlands, Canada. — *Can. J. Forest Res.*, 15: 252-261.
- DAY, R. J., 1972. Stand structure, succession, and use of southern Alberta's rocky mountain forest. — *Ecology*, 53: 472-478.
- DIX, R. L. & J. M. A. SWAN, 1971. The roles of disturbance and succession in upland forests at Candle Lake, Saskatchewan. — *Can. J. Bot.*, 49: 657-676.
- FOSTER, D. R., 1985. Vegetation development following fire in *Picea mariana* (black spruce)-*Pleurozium* forests of southeastern Labrador, Canada. — *J. Ecol.*, 73: 517-534.
- FOSTER, D. R. & G. A. KING, 1986. Vegetation pattern and diversity in southeast Labrador, Canada: *Betula papyrifera* forest development in relation to fire history and physiography. — *J. Ecol.*, 74: 465-484.
- FRANK, R. M. & L. O. SAFFORD, 1970. Lack of viable seeds in the forest floor after clearcutting. — *J. For.*, 68: 776-778.

- FURYAEV, V. V., R. W. WEIN & D. C. MacLEAN, 1983. Fire influences in *Abies*-dominated forests. — Pages 221-234 in R. W. Wein & D. A. MacLean (ed.). The role of fire in northern circumpolar ecosystems. SCOPE 18. John Wiley & Sons Inc., New York, 322 p.
- HEINSELMAN, M. L., 1973. Fire in the virgin forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. — *Quat. Res.*, 3: 329-382.
- HEINSELMAN, M. L., 1981a. Fire and succession in the conifer forests of northern North America. — Page 374-406 in D. C. West, H. H. Shugart & D. B. Botkin (ed.). Forest succession: Concepts and application. Springer-Verlag, New York, 517 p.
- HEINSELMAN, M. L., 1981b. Fire intensity and frequency as factors in the distribution and structure of northern ecosystems. — Pages 7-57 in H. A. Mooney, T. M. Bonnicksen, N. L. Christensen, J. E. Lotan & W. A. Reiners (ed.). Fire regime and ecosystem properties. U.S. Forest Serv., Washington D.C., Gen. Tech. Pap. no. WO-26, 531 p.
- JURDANT, M., J. BEAUBIEN, J. L. BÉLAIR, J.-C. DIONNE & V. GÉRARDIN, 1972. Carte écologique de la région du Saguenay-Lac St-Jean. Notice explicative. — Environnement Canada, Centre de recherches forestières des Laurentides, Québec, Rapp. d'inf. n° Q-F-X-31, 3 vol., 93 p.
- KELSALL, J. P., E. S. TELLER & T. D. WRIGHT, 1977. The effects of fire on the ecology of the boreal forest, with particular reference to the Canadian north: a review and selected bibliography. — *Can. Wild. Serv., Occ. Pap.*, no. 32, 58 p.
- LeBARRON, R. K., 1939. The role of forest fires in the reproduction of black spruce. — *Proc. Minn. Acad. Sci.*, 7: 10-14.
- LÉGÈRE, A. & S. PAYETTE, 1981. Ecology of a black spruce (*Picea mariana*) clonal population in the hemiarctic zone, northern Québec: population dynamics and spatial development. — *Arct. Alp. Res.*, 13: 261-276.
- LORTIE, M., 1979. Arbres, forêts et perturbations naturelles au Québec. — Presses de l'Université Laval, Québec, 173 p.
- LUTZ, H. J., 1956. Ecological effects of forest fires in Interior Alaska. — *Tech. Bull. U.S. Dep. Agric.*, no. 1133, 121 p.
- METHVEN, I. R., C. E. Van WAGNER & B. J. STOCKS, 1975. The vegetation on four burned areas in Northwest Ontario. — Petawawa Forest Exp. Stn, Petawawa, Ontario, Inf. Rep. no. PS-X-80.
- MORIN, H., 1981. Dynamique des populations de graines dans les étages montagnard, subalpin et alpin au mont Jacques-Cartier, Québec. — Thèse de M. Sc., Université Laval, Québec, 76 p.
- PERALA, D. A. & J. RUSSELL, 1983. Aspen. — Pages 113-115 in R. Burns (technical compiler). Silvicultural systems for the major forest types of the United States. U.S. Dep. Agric., Forest Serv., Agric. Handb. no. 445, 191 p.
- RICHARDSON, J., 1871. Report on the country north of Lake St. John. — *Can. Geol. Surv., Report of Progress for 1870-1871*, p. 283-308.
- ROWE, J. S., 1972. Les régions forestières du Canada. — Ministère de l'Environnement, Service canadien des forêts, Publ. n° 1300F, 172 p.
- ROWE, J. S., 1983. Concepts of fire effects on plant individuals and species. — Pages 135-155 in R. W. Wein & D. A. MacLean (ed.). The role of fire in northern circumpolar ecosystems. SCOPE 18. John Wiley & Sons Inc., New York, 322 p.
- ROWE, J. S. & G. W. SCOTTER, 1973. Fire in the boreal forest. — *Quat. Res.*, 3: 444-464.
- ST-PIERRE, H., 1990. Régénération après feu du pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) et de l'épinette noire [*Picea mariana* (Mill.) BSP] dans la forêt boréale, lac Desautels, réserve faunique Ashuapmushuan, Québec. — Mémoire de maîtrise, Université Laval, Québec, 52 p.
- SWAIN, A. M., 1973. A history of fire and vegetation in northeastern Minnesota as recorded in lake sediments. — *Quat. Res.*, 3: 383-396.
- SWAIN, A. M., 1980. Landscape patterns and forest history in the Boundary Waters Canoe area, Minnesota: a pollen study from Hug Lake. — *Ecology*, 61: 747-754.
- THOMAS, P. A. & R. W. WEIN, 1985. Delayed emergence of four conifer species on postfire seedbeds in eastern Canada. — *Can. J. Forest Res.*, 15: 727-729.
- TREMBLAY, V., 1938. Histoire du Saguenay, depuis les origines jusqu'à 1870. — Publication de la Société historique du Saguenay, n° 3. Édition du Centenaire, Chicoutimi, 331 p.
- Van WAGNER, C. E., 1978. Age-class distribution and forest fire cycle. — *Can. J. Forest Res.*, 8: 220-227.
- Van WAGNER, C. E., 1983. Fire behavior in northern conifer forests and shrublands. — Pages 65-79 in R. W. Wein & D. A. MacLean (ed.). The role of fire in northern circumpolar ecosystems. SCOPE 18. John Wiley & Sons Inc., New-York, 322 p.
- VIERECK, L. A., 1973. Wildfire in the taiga of Alaska. — *Quat. Res.*, 3: 465-495.
- VIERECK, L. A., 1983. The effects of fire in black spruce ecosystems of Alaska and northern Canada. — Pages 201-221 in R. W. Wein & D. A. MacLean (ed.). The role of fire in northern circumpolar ecosystems. SCOPE 18. John Wiley & Sons Inc., New York, 322 p.
- VIERECK, L. A. & C. T. DYRNESS (ed.), 1979. Ecological effects of the Wickersham Dome fire near Fairbanks, Alaska. — U.S. Dep. Agric. Forest Serv., Gen. Tech. Rep. no. PNW-90, 71 p.
- VINCENT, A. B., 1965. Black spruce: A review of its silvics, ecology and silviculture. — *Can. Dep. For.*, Publ. no. 1100, 79 p.
- WILTON, W. C., 1963. Black spruce seedfall immediately following fire. — *For. Chron.*, 26: 477-479.
- ZACKRISSON, O., 1977. Influence of forest fires on the north Swedish boreal forest. — *Oikos*, 29: 22-32.
- ZASADA, J. C., L. A. VIERECK & M. J. FOOTE, 1979. Black spruce seedfall and seedling establishment. — Pages 42-50 in L. A. Viereck & C. T. Dyrness (ed.). Ecological effects of the Wickersham Dome fire near Fairbanks, Alaska. U.S. Dep. Agric., Forest Serv., Gen. Tech. Rep. no. PNW-90, 71 p.

L'IMPORTANCE DE LA COMPOSITION BOTANIQUE DANS LA CARACTÉRISATION DES MATÉRIAUX TOURBEUX¹

H. DINEL, M. P. E. LÉVESQUE

Centre de recherche sur les terres, Direction générale de la recherche
Ministère de l'Agriculture, Ottawa (Ontario) K1A 0C6

et

A. LAROUCHE

Département de géographie, Université de Montréal
C.P. 6128, Succursale A, Montréal (Québec) H3C 3J7

Résumé

Cent six échantillons de tourbes provenant de 13 tourbières de l'est du Canada méridional furent caractérisés et différenciés selon les critères physiques et chimiques généralement acceptés pour la classification des sols tourbeux. La composition botanique des tourbes a également été établie. La relation entre les propriétés physiques (teneur en fibres frottées) et les propriétés chimiques (indice au pyrophosphate) est grandement améliorée lorsqu'elle est établie pour des échantillons préalablement classés en fonction de leur nature botanique.

Abstract

One hundred and six peat materials from 13 peat deposits of southeastern Canada were characterized by physical and chemical criteria generally accepted for the classification of organic soils. The botanical composition of these materials was also established. The relationship between the physical (rubbed fibers) and the chemical (pyrophosphate index) properties was greatly improved when it was based on materials first classified according to their botanical composition.

Introduction

Les matériaux tourbeux sont utilisés pour les productions horticoles sur place et comme milieu de culture en serre. Certains types de matériaux tourbeux (surtout la sphaigne) sont fort recherchés pour améliorer la capacité de rétention d'eau des sols pauvres en matière organique. Récemment, la tourbe à haute teneur en sphaigne a été mise à l'essai avec succès pour la filtration de certaines eaux usées de même que pour la rétention de sédiments, ainsi que comme source de substrat biodégradable pour la production de compost à partir des lisiers et des déchets des usines de transformation des produits de la mer (Mathur *et al.*, 1986). Pour faire un choix judicieux dans les différentes utilisations de la tourbe, une caractérisation physique, chimique et botanique est requise.

Le système canadien de classification des sols organiques utilise le degré de décomposition pour différencier les matériaux tourbeux (Commission canadienne de pédologie, 1978). Le degré de décomposition est déterminé soit par le test des fibres frottées (McKeague, 1978), soit par la mesure des quantités de substances humifiées extraites dans une solution diluée de pyrophosphate de sodium (indice au pyrophosphate: Kaila, 1956). Le degré de décomposition est sans doute le critère qui donne le plus d'information sur les autres propriétés des matériaux tourbeux, à savoir la densité apparente, la porosité, la conductivité hydraulique, la valeur calorifique, la teneur en cendres, la capacité d'échange cationique (C.E.C.) et le pouvoir de rétention de l'eau (Walsmley, 1977; Lévesque *et al.*, 1980b; Lévesque & Dinel, 1977, 1978). En utilisant le test des fibres frottées, les matériaux sont classés comme fibriques s'ils contiennent plus de 40 % de fibres frottées en volume, et comme humiques s'ils en contiennent moins de 10 %; d'autre part, si on

¹ Contribution n° 89-32 du Centre de recherche sur les terres.

utilise l'indice au pyrophosphate, une valeur ≤ 15 identifie les matériaux fibriques et un indice ≥ 30 identifie les matériaux humiques; des valeurs intermédiaires caractérisent les matériaux mésiques (Lévesque *et al.*, 1980a). Toutefois, ces deux critères de classification ne donnent pas nécessairement les mêmes résultats: lorsque le degré de décomposition est mesuré par les fibres frottées, on obtient une classification des matériaux tourbeux avec une dominance mésique, alors que l'indice au pyrophosphate donne une classification à dominance fibrique (Lévesque *et al.*, 1980b). La méthode d'évaluation du degré de décomposition conditionne donc l'expression des autres propriétés recherchées pour l'utilisation des matériaux tourbeux.

La principale faiblesse de ces deux méthodes de détermination du degré de décomposition est que la première reflète exclusivement certaines propriétés physiques de la tourbe, alors que la deuxième reflète exclusivement la nature chimique des substances humifiées solubles dans une solution de pyrophosphate de sodium. D'autre part, les matériaux tourbeux étant constitués d'éléments botaniques très diversifiés, la composition botanique de la tourbe peut être un élément discriminatoire à utiliser au préalable afin d'assurer un emploi plus efficace et ordonné des autres critères de différenciation (Lévesque *et al.*, 1980a; Lévesque, 1981).

Le présent article a pour objectif de relier la caractérisation physique et chimique de la tourbe à sa nature botanique.

Matériel et méthodes

Les matériaux tourbeux choisis pour en illustrer la caractérisation physique, chimique et botanique proviennent de 13 dépôts tourbeux de l'est du Canada méridional (tableau I).

La caractérisation physique et chimique des matériaux tourbeux a été effectuée selon les procédures décrites par McKeague (1978), sauf pour l'indice au pyrophosphate qui fut mesuré par la méthode proposée par Kaila (1956).

Les matériaux tourbeux ont été préalablement tamisés selon la méthode proposée par Diné & Lévesque (1976). Pour les besoins de l'analyse macrofossile, les trois fractions granulométriques supérieures à 0,45 mm (0,45-1,00 mm, 1,00-2,00 mm et $>2,00$ mm) ont été retenues. Les macrorestes végétaux sont dénombrés un à un jusqu'à concurrence de 500 pièces pour chacune des fractions granulométriques (Diné *et al.*, 1983) et ils sont identifiés à l'aide du système progressif proposé par Lévesque *et al.* (1988). Ce système

permet d'obtenir une information détaillée sur la nature botanique des macrofossiles. Au premier niveau de différenciation, les macrofossiles sont distingués au niveau des grandes classes suivantes: *Lignosae*, *Herbaceae*, *Muscineae*, *Pteridophyteae* et autres. À l'intérieur de chaque classe, l'identification peut être poussée jusqu'à l'espèce ou au tissu lorsque le contexte ou l'objectif de l'étude l'exigent. Dans le présent travail, nous nous en sommes tenus au premier niveau de différenciation, afin de ne pas trop nous éloigner du cadre fourni par la classification canadienne des sols (Commission canadienne de pédologie, 1978). Un échantillon est classé dans les *Lignosae*, les *Herbaceae* ou les *Muscineae* selon la classe ayant la plus grande fréquence de pièces macrofossiles dénombrées.

Résultats et discussion

Les données obtenues pour la caractérisation physique et chimique ont été regroupées (tableau II) selon que l'on utilise la teneur en fibres frottées (F_f), l'indice au pyrophosphate (I_p) ou l'origine botanique comme base de classification des matériaux tourbeux. En comparant ces trois bases de différenciation, on note que les groupes fibriques, mésiques et humiques diffèrent sensiblement. Ceci peut s'expliquer par le fait que la première méthode est basée sur la nature fibreuse de la tourbe, alors que la deuxième mesure la teneur en substances humifiées solubles dans une solution de pyrophosphate de sodium. Lorsque la première méthode est utilisée, la moyenne des teneurs en fibres frottées passe de 66,0 % pour le groupe fibrique à 4,8 % pour le groupe humique avec une valeur intermédiaire pour le groupe mésique. Cette distribution des teneurs en fibres frottées est maintenue lorsque l'indice au pyrophosphate est utilisé comme base de classification, quoique les écarts entre les groupes soient plus faibles (40,6 à 3,1). On observe des différences semblables dans l'indice au pyrophosphate lorsque l'on compare les classifications basées sur les fibres frottées et l'indice au pyrophosphate (tableau II). Globalement, l'indice au pyrophosphate aussi bien que la teneur en fibres frottées permettent de répartir les échantillons dans les trois classes de matériaux. Toutefois, on note que la teneur en fibres frottées met en évidence la classe mésique (56 échantillons sur 106), alors que l'indice au pyrophosphate met en évidence la classe fibrique (72 échantillons). Ces différences sont le reflet, respectivement, de l'état de dégradation et de l'état de décomposition des matériaux. Tous deux sont dépendants de l'origine et de la nature botanique de la tourbe.

TABLEAU I

Sites de prélèvements, forme de terrain et classification des profils tourbeux (selon Lévesque *et al.*, 1980a, 1980b)

| Localité (prov.) | Nombre de couches échantillonnées ¹ | Forme de terrain ² | Nature des profils |
|-----------------------------|--|--|--------------------|
| Beauséjour (Qué.) | 6 (3m, 3h) | Tourbière oligotrophe de plateau (<i>Plateau bog</i>) | Humisol terrique |
| Cacouna (Qué.) | 10 (4f, 3m, 3h) | Tourbière oligotrophe de bassin (<i>Basin bog</i>) | Fibrisol humique |
| Saint-Charles (Qué.) | 7 (2f, 5m) | Tourbière oligotrophe bombée (<i>Domed bog</i>) | Mésisol fibrique |
| Cochrane (Ont.) | 8 (1f, 7m) | Tourbière oligotrophe de plateau (<i>Plateau bog</i>) | Mésisol typique |
| Farnham (Qué.) | 6 (3m, 3h) | Tourbière minérotrophe de transition (<i>Transitional fen</i>) | Mésisol humique |
| Gatineau, Parc de la (Qué.) | 7 (7f) | Tourbière oligotrophe de bassin (<i>Basin bog</i>) | Fibrisol typique |
| Keswick (Ont.) | 4 (4m) | Marais deltaïque actif (<i>Active deltaic marsh</i>) | Mésisol typique |
| Les Escoumins (Qué.) | 10 (4f, 4m, 2h) | Tourbière oligotrophe en couverture (<i>Blanket raised bog</i>) | Mésisol humique |
| Moose Creek (Ont.) | 8 (5m, 3h) | Tourbière minérotrophe horizontale (<i>Horizontal fen</i>) | Mésisol humique |
| Mistassini (Qué.) | 15 (4f, 11m) | Tourbière oligotrophe bombée (<i>Domed bog</i>) | Mésisol fibrique |
| Ormsdown (Qué.) | 6 (3f, 2m, 1h) | Tourbière oligotrophe plate (<i>Flat bog</i>) | Mésisol humique |
| Saint-Chrysostome (Qué.) | 7 (4m, 3h) | Marécage de bassin (<i>Transitional fen-swamp</i>) | Mésisol humique |
| Saint-Fabien (Qué.) | 12 (6f, 5m, 1h) | Tourbière de bassin (<i>Basin bog</i>) | Fibrisol mésique |

¹ f = fibrique; m = mésique; h = humique.² Tarnocai, 1980.

Pour illustrer l'importance que peut avoir l'origine botanique des matériaux tourbeux, nous avons établi pour chacun des types de tourbe (*Muscineae*, *Herbaceae* et *Lignosae*) une courbe de régression linéaire entre la teneur en fibres frottées (F_f) et l'indice au pyrophosphate (I_p) (fig. 1). Nous remarquons que les tourbes de *Muscineae* ont de fortes teneurs en fibres frottées et un faible indice au pyrophosphate, alors que les matériaux de *Lignosae* se retrouvent dans la région correspondant à de faibles teneurs en fibres

frottées et à de forts indices au pyrophosphate. Les tourbes de *Herbaceae* se retrouvent en position intermédiaire avec des teneurs en fibres frottées variant entre 12 et 45 %, et des indices au pyrophosphate de 6,0 à 27,0.

La valeur discriminatoire de l'origine botanique se reflète aussi sur les autres propriétés physiques et chimiques des matériaux tourbeux. Ainsi, on remarque au tableau II que la teneur en cendres, la densité apparente et la capacité d'échange

TABLEAU II

Valeurs moyennes (\pm écart type) pour certaines propriétés physiques et chimiques des matériaux tourbeux selon différentes classifications

| | Classification selon | | | | | | | | |
|--|------------------------------|----------------------------|----------------------------|-----------------------------|----------------------------|----------------------------|------------------------------|------------------------------|-----------------------------|
| | Fibres frottées (F_f , %) | | | Indice au pyrophosphate | | | Composition botanique | | |
| | <i>fibrique</i> (n = 31) | <i>mésique</i> (n = 56) | <i>humique</i> (n = 19) | <i>fibrique</i> (n = 72) | <i>mésique</i> (n = 20) | <i>humique</i> (n = 14) | <i>Muscineae</i> (n = 50) | <i>Herbaceae</i> (n = 19) | <i>Lignosae</i> (n = 37) |
| Fibres frottées (F_f , %) | 66,0 \pm 14,5 | 22,6 \pm 7,2 | 4,8 \pm 3,3 | 40,6 \pm 23,9 | 16,8 \pm 6,7 | 3,1 \pm 1,9 | 58,4 \pm 21,6 | 20,0 \pm 11,0 | 11,9 \pm 8,7 |
| Indice au pyro-phosphate (Ip) | 7,9 \pm 3,2 | 13,4 \pm 5,5 | 44,6 \pm 20,5 | 9,2 \pm 3,0 | 21,3 \pm 3,4 | 55,8 \pm 11,2 | 8,0 \pm 3,0 | 15,2 \pm 15,5 | 29,9 \pm 21,5 |
| Cendres (g/100g) | 2,3 \pm 1,4 | 4,9 \pm 3,7 | 10,0 \pm 7,1 | 4,6 \pm 5,1 | 4,8 \pm 4,8 | 11,2 \pm 7,7 | 3,7 \pm 6,2 | 5,0 \pm 2,6 | 9,5 \pm 3,6 |
| Densité apparente (g/cm ³) | 0,065 \pm 0,010 | 0,121 \pm 0,027 | 0,151 \pm 0,014 | 0,094 \pm 0,026 | 0,152 \pm 0,011 | 0,183 \pm 0,009 | 0,065 \pm 0,010 | 0,107 \pm 0,007 | 0,168 \pm 0,007 |
| C.E.C. (méq/100g) | 136 \pm 19 | 166 \pm 45 | 181 \pm 81 | 153 \pm 40 | 178 \pm 57 | 192 \pm 58 | 132 \pm 20 | 153 \pm 47 | 204 \pm 50 |

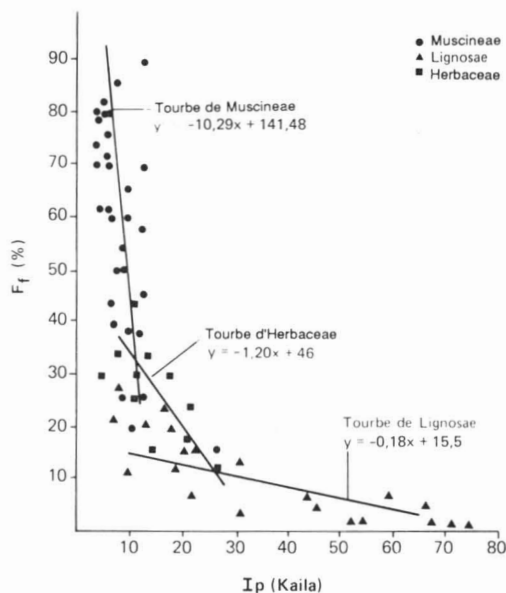


Figure 1. Courbes de régression linéaire entre la teneur en fibres frottées (F_f) et l'indice au pyrophosphate (I_p , Kaila, 1956) lorsque la composition botanique est utilisée comme base de différenciation.

cationique augmentent de la tourbe de *Muscineae* à la tourbe de *Lignosae*, alors que la tourbe d'*Herbaceae* donne des valeurs intermédiaires.

Ces données montrent l'importance de la caractérisation botanique comme critère de différenciation des matériaux tourbeux. Nous recommandons l'utilisation de ce critère dans les travaux de caractérisation et d'inventaire des sols tourbeux et nous suggérons de différencier les matériaux tourbeux en se basant sur l'importance relative de chacune des composantes botaniques principales. Ceci se justifie par l'effet discriminatoire de la composition botanique sur les propriétés physiques et chimiques, le degré de décomposition de 40 % de fibres frottées pour un échantillon ligneux n'étant certainement pas comparable ou équivalent à 40 % de fibres frottées pour un échantillon de mousses. Largin (1979) a proposé un système de différenciation des matériaux tourbeux où la composante botanique dominante est arbitrairement choisie. Dans son système, la composante botanique principale serait les *Lignosae* avec 40 % de matériaux ligneux, alors que les *Herbaceae* ou les *Muscineae* pourraient atteindre 60 % et être considérées comme des composantes secondaires. Nous croyons qu'il est préférable d'avoir une connaissance précise de la composition botanique des matériaux tourbeux et

de classer ceux-ci selon la composante dominante au premier niveau de différenciation. Nous suggérons aussi que des niveaux plus poussés de différenciation botanique soient utilisés pour différencier à l'intérieur d'un même groupe selon les objectifs de l'étude.

Références

- COMMISSION CANADIENNE DE PÉDOLOGIE, 1978. Le système canadien de classification des sols. — Agriculture Canada, Ottawa, Publ. n° 1646, 170 p.
- DINEL, H. & M. P. E. LÉVESQUE, 1976. Une technique simple pour l'analyse granulométrique de la tourbe en milieu aqueux. — Can. J. Soil Sci., 56: 119-120.
- DINEL, H., A. LAROUCHE & M. P. E. LÉVESQUE, 1983. Évaluation de deux méthodes de quantification des macrofossiles dans les matériaux tourbeux. — Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.), 110: 429-434.
- KAILA, A., 1956. Determination of the degree of humification in peat samples. — Maataloust. Aikakausk. (J. sci. agric. Soc. Finland), 28: 18-35.
- LARGIN, I. F., 1979. Principles of determination of types, groups and kinds of peat. — Pages 243-248 in Proceedings of the International Peat Symposium, Hyttiälä, Finland, Sept. 17-21, 1979. International Peat Society, Hyttiälä, 387 p.
- LÉVESQUE, M. P. E., 1981. Characterization and differentiation of peat materials in the context of peat soils classification. — Pages 74-105 in Proceedings of the organic soils mapping and interpretations workshop, Fredericton, New-Brunswick, Sept. 15-18, 1981. Agriculture Canada, Land Resource Research Centre, Ottawa, 219 p.
- LÉVESQUE, M. P. E. & H. DINEL, 1977. Fiber content, particle size distribution and some related properties of four peat materials in eastern Canada. — Can. J. Soil Sci., 57: 187-195.
- LÉVESQUE, M. P. E. & H. DINEL, 1978. Applicability of thermal methods for characterization of peats and plants. — Geoderma, 20: 201-213.
- LÉVESQUE, M. P. E., H. DINEL & R. MARCOUX, 1980a. Évaluation des critères de différenciation pour la classification de 92 matériaux tourbeux du Québec et de l'Ontario. — Can. J. Soil Sci., 60: 479-486.
- LÉVESQUE, M. P. E., M. MORITA, M. SCHNITZER, & S. P. MATHUR, 1980b. The physical, chemical and morphological features of some Québec and Ontario peats. — Agriculture Canada, Ottawa, 70 p.
- LÉVESQUE, M. P. E., H. DINEL & A. LAROUCHE, 1988. Guide illustré des macrorestes végétaux des tourbières du Canada. — Agriculture Canada, Ottawa, Publ. n° 1817F, 65 p.
- MATHUR, S. P., J.-Y. DAIGLE, M. P. E. LÉVESQUE & H. DINEL, 1986. The feasibility of preparing high quality composts from fish scrap and peat with seaweeds or crab scrap. — Biol. Agric. Hort., 4: 27-38.
- McKEAGUE, J. A., 1978. Manuel de méthodes d'échantillonnage et d'analyse des sols. — Société canadienne de la science du sol, Institut de recherche sur les terres, Agriculture Canada, 250 p.

- TARNOCAI, C., 1980. Canadian wetland registry. — Pages 9-38 *in* C. D. A. Rubec & F. C. Pollet (ed.), Proceedings of a workshop on Canadian wetlands. Environment Canada, Ecological series, no. 12, 90 p.
- WALSMLEY, M. E., 1977. Physical and chemical properties of peat. — Pages 82-129 *in* N. W. Rathforth & C. D. Browner (ed.), Muskeg and the northern environment in Canada. University of Toronto Press, Toronto, 425 p.

EFFET RÉSIDUEL DES ENGRAIS N, P ET K SUR LES RENDEMENTS DE LA CAROTTE ET DE L'OIGNON EN SOLS ORGANIQUES

Nicolas TREMBLAY

Station de recherches, Agriculture Canada
430, boulevard Gouin, C.P. 457
St-Jean-sur-Richelieu (Québec) J3B 6Z8

et

Léon-Étienne PARENT

Département des sols
Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4

Résumé

L'analyse des données de fertilisation en N-P-K et de rendement recueillies chez les producteurs de carottes et d'oignons en sols organiques de la région du sud de Montréal démontre principalement que: (1) la fertilisation appliquée avant le semis n'est pas corrélée avec les rendements; (2) la fertilisation appliquée l'année précédente est positivement corrélée aux rendements vendables de carottes, mais pas à ceux de l'oignon. Ceci indique un effet important du précédent cultural sur la culture de la carotte. Comme la carotte est cultivée sur 40 % des superficies en sols organiques au Québec, la régie de la fertilisation devrait s'inscrire dans le cadre des rotations de cultures plutôt qu'à l'échelle de cultures successives traitées de façons individuelles. Les systèmes actuels de diagnostic et de pronostic doivent être améliorés pour atteindre cet objectif.

Abstract

A survey of carrot and onion productions on Québec Histosols located south of Montréal showed (1) that N-P-K fertilization applied the year of production was not correlated with yield, and (2) that N-P-K fertilization applied the preceding year was significantly correlated with carrot marketable yield, but not with onion yield. Thus a residual effect of successive crops would predominate in carrot production. Since carrots are grown on 40 % of the cultivated organic soils in Québec, the fertilization strategy should take into account the rotation of crops with carrots, rather than consider successive crops on an individual basis. Present diagnosis and prognosis systems must be improved to meet this objective.

Introduction

La superficie cultivée en sols organiques dans le sud de Montréal représente environ 10 000 hectares dont 40 % sont occupés par la culture de la carotte et 10 % par celle de l'oignon. Les sols organiques se distinguent des sols minéraux par l'apport plus important d'azote par minéralisation de la matière organique, par leur faible rétention du phosphore et par leur capacité d'échange cationique (C.E.C.) élevée.

Bien que le contenu en azote total des sols organiques puisse atteindre 3 %, seulement une faible partie est sous forme inorganique et disponible pour la nutrition des plantes. Dans l'est du Canada, les précipitations abondantes font en

sorte que les quantités d'azote minéralisées sont rarement excessives pour les cultures et peuvent devenir insuffisantes, en raison des pertes encourues par lessivage, d'une absorption réduite consécutive à l'asphyxie des racines, ou de la dénitrification (Lucas *et al.*, 1975). À cause des nombreux facteurs impliqués dans la mise en disponibilité de l'azote, il peut devenir difficile d'en régulariser l'apport en cours de culture, particulièrement à l'approche de la récolte, comme cela est souhaitable dans la production de carottes (Lucas *et al.*, 1975).

La plupart des cultures maraîchères sont très exigeantes en phosphore. Étant donné la faible rétention du phosphore par les sols organiques

(Parent & MacKenzie, 1985), il peut être difficile d'y constituer de fortes réserves. Les dépôts organiques sont très pauvres en potassium puisque cet élément est présent sous forme soluble dans les cellules végétales (Puustjarvi & Robertson, 1975) et que, malgré la forte C.E.C. des sols organiques (Mathur & Lévesque, 1988), la quantité de potassium fixé au complexe colloïdal est faible (Baligar *et al.*, 1978). Le potassium appliqué est donc peu retenu et ne s'introduit que très peu dans la fraction non échangeable. Les pluies abondantes constituent aussi un facteur contribuant au lessivage du potassium en sols organiques. De fortes applications de potassium sont nécessaires à la mise en production des sols organiques (Jasmin *et al.*, 1977) et doivent être répétées chaque année à des doses pouvant doubler celles requises en sols minéraux.

Donc, la dispersion dans le profil cultural du phosphore et du potassium fournis par l'engrais serait plus importante en sol organique qu'en sol minéral, de sorte que l'absorption du phosphore et du potassium par les plantes cultivées en sol organique dépendrait de l'extension de leur système racinaire et de la charge de fertilisants appliquée l'année précédant le semis. La carotte, qui possède un système racinaire plus développé que celui de l'oignon (Lorenz & Maynard, 1980), est cultivée en sol organique dans le cadre de successions culturales impliquant l'oignon. Le but de ce travail est donc d'évaluer l'influence de la fertilisation en N-P-K du précédent cultural sur le rendement de la carotte et de l'oignon cultivés en sol organique.

Matériel et méthodes

Cette étude a été effectuée en 1986 et 1987. Des informations relatives à la régie des cultures ont été recueillies chez les producteurs du sud de Montréal, en collaboration avec le Réseau de dépistage et de recherche de cette région. Chaque année, 25 champs de carottes et 26 champs d'oignons ont été sélectionnés, de façon à varier les types de sol et les modes de régie. Pour chacun de ces champs, cinq parcelles de 30 × 30 m ont été espacées également dans le sens des rangs. Une fiche de renseignements sur la régie de la culture fut complétée par le producteur qui y décrivait, entre autres, le précédent cultural et la fertilisation appliquée, la fertilisation pour l'année courante, le cultivar utilisé et les opérations culturales effectuées. Les rendements ont été évalués dans toutes les parcelles sur trois sous-parcelles. Chaque sous-parcelle était constituée d'une planche de culture (largeur: 1,80 m) sur une longueur de 1,5 m. Pour les fins de cette étude, les

rendements moyens (moyenne des 5 parcelles par champ et des 15 sous-parcelles) ont été calculés pour chaque champ. Ces données sont disponibles sur deux années pour l'oignon (1986 et 1987) et sur une seule pour la carotte (1987).

Les données de fertilisation et de rendements ont été soumises à des analyses de régression afin d'estimer dans quelle mesure la fertilisation en N-P-K était associée aux rendements obtenus. Les rendements moyens par champ ont été reliés à la fertilisation appliquée au sol par le producteur. Pour les analyses de régression, trois champs ont été exclus chez la carotte parce que, malgré des apports très importants de fertilisants, les rendements étaient excessivement faibles. Dans un cas, il s'agissait de la mise en production d'une nouvelle terre; dans les deux autres, un régime hydrique déficient a possiblement été la cause de l'insuccès. En 1986, les rendements d'oignons de cinq champs ont été affectés par la grêle et n'ont pas été inclus dans les calculs.

Résultats

Dans les 25 champs consacrés à la culture de la carotte en 1987 on avait cultivé, l'année précédente, de la carotte (16 champs), de l'oignon (6), du céleri (2) ou de la laitue (1). Sur les neuf champs qui n'étaient pas cultivés en carottes en 1986, les applications de fertilisants ont été en moyenne de 138 kg·ha⁻¹ de N, de 46 kg·ha⁻¹ de P et de 168 kg·ha⁻¹ de K. On remarque, au tableau I, que les quantités d'azote utilisées pour la carotte exclusivement (année 1987) sont assez faibles. La carotte bénéficie d'importants apports de potassium (188 kg·ha⁻¹ de K en moyenne). Les coefficients de variation relatifs à la fertilisation en 1986 étaient plus élevés que ceux de 1987 parce qu'ils représentaient la variabilité dans la fertilisation de quatre cultures. Les rendements vendables en carotte en 1987 ont représenté 74 % de la récolte totale.

Les diagrammes de dispersion de la figure 1 mettent en relation les rendements en carottes obtenus en 1987 et la fertilisation en N-P-K effectuée soit pendant la saison 1987, soit au cours de la saison précédente. En 1987, la fertilisation annuelle en azote, en phosphore ou en potassium n'a pas été significativement corrélée aux rendements vendables de carottes (fig. 1).

Les applications d'engrais l'année précédant la culture de la carotte semblent avoir beaucoup plus d'influence sur les rendements que la fertilisation effectuée avant le semis. En effet, les taux d'engrais appliqués en 1986 sont significativement corrélés aux rendements obtenus en 1987. C'est le cas pour l'azote ($r = 0,55^{**}$), le phosphore ($r =$

TABLEAU I

Fertilisation moyenne en N-P-K en 1987 et 1986 pratiquée sur les champs de carottes et rendement obtenu en 1987

| Variable | Nombre de champs ¹ | Moyenne | C. V. (%) |
|--|-------------------------------|---------|-----------|
| Fertilisation moyenne (kg·ha ⁻¹) | | | |
| 1986 | | | |
| Azote (N) | 24 | 80 | 65 |
| Phosphore (P) | 24 | 36 | 48 |
| Potassium (K) | 24 | 154 | 27 |
| 1987 | | | |
| Azote (N) | 25 | 62 | 34 |
| Phosphore (P) | 25 | 40 | 34 |
| Potassium (K) | 25 | 188 | 25 |
| Rendement (t·ha ⁻¹) en 1987 ² | | | |
| Petites invendables ≤ 19 mm | 24 | 2,8 | 41 |
| Grosses invendables > 19 mm | 24 | 13,4 | 55 |
| Vendables | 24 | 45,4 | 31 |
| Rendement total | 24 | 61,6 | 29 |

¹ Les données de fertilisation n'ont pu être obtenues pour l'un des champs en 1986 et les mesures de rendement n'étaient pas disponibles pour un autre champ en 1987.

² Les données incluent trois champs aux rendements extrêmement faibles qui ont été exclus des analyses de régression présentées à la figure 1.

0,63***) et encore davantage pour le potassium ($r = 0,82^{***}$). Ainsi, il semble que le précédent cultural et la fertilisation qui y est associée montrent un effet résiduel significatif.

En 1987, les quantités de fertilisants N-P-K appliquées par les producteurs aux cultures d'oignons n'ont pas été significativement différentes de celles appliquées en 1986, malgré le fait que les rendements aient été supérieurs en 1987 (tableau II). Nous avons cherché sans succès à établir des relations entre la fertilisation en N-P-K et les rendements en oignons, comme chez la carotte. Pour l'une ou l'autre des deux années, les coefficients de corrélation linéaire de Pearson entre la fertilisation faite l'année de la récolte (ou l'année précédant la récolte) et les rendements n'ont jamais excédé 0,34, ni atteint le seuil de probabilité de $P \leq 0,1$. Ceci témoigne de l'absence de relation globale entre la fumure N-P-K et les rendements en oignons sur l'ensemble des sites soumis à l'étude.

Discussion

Les recommandations d'engrais pour la carotte au Québec varient de 40 à 60 kg·ha⁻¹ de N, de 17 à 48 kg·ha⁻¹ de P, et de 117 à 267 kg·ha⁻¹ de K (Anonyme, 1987). Donc, la fertilisation moyenne

appliquée en 1987 correspondait à une recommandation pour sols de faible niveau de fertilité en phosphore et de niveau intermédiaire de fertilité en potassium. Comme le phosphore et le potassium sont très mobiles dans les sols organiques peu minéralisés (Lucas, 1980), l'effet résiduel du phosphore et du potassium dépend particulièrement du bilan de la fertilisation, du lessivage et de l'exportation d'éléments par les cultures précédentes. La régie de la fertilisation de la carotte devrait donc tenir compte des successions de cultures.

Forbes & White (1986) ont démontré que, sur les sols déjà riches en éléments fertilisants, il ne faut pas s'attendre à une réponse substantielle des cultures de laitues suite à l'application de phosphore, potassium ou magnésium; Forbes (1985) émet les mêmes conclusions dans le cas des applications de phosphore et de magnésium chez la carotte. Dans les sols organiques, l'azote est souvent mobilisé suite à de fortes applications de phosphore; en Finlande, Kaila (1958) interprète ce phénomène par le fait que l'augmentation des rendements provoquée par le phosphore introduit dans le sol des matières organiques fraîches, lesquelles stimulent l'activité microbienne et la minéralisation de la matière organique du sol. Nos résultats indiquent que l'application de l'azote en

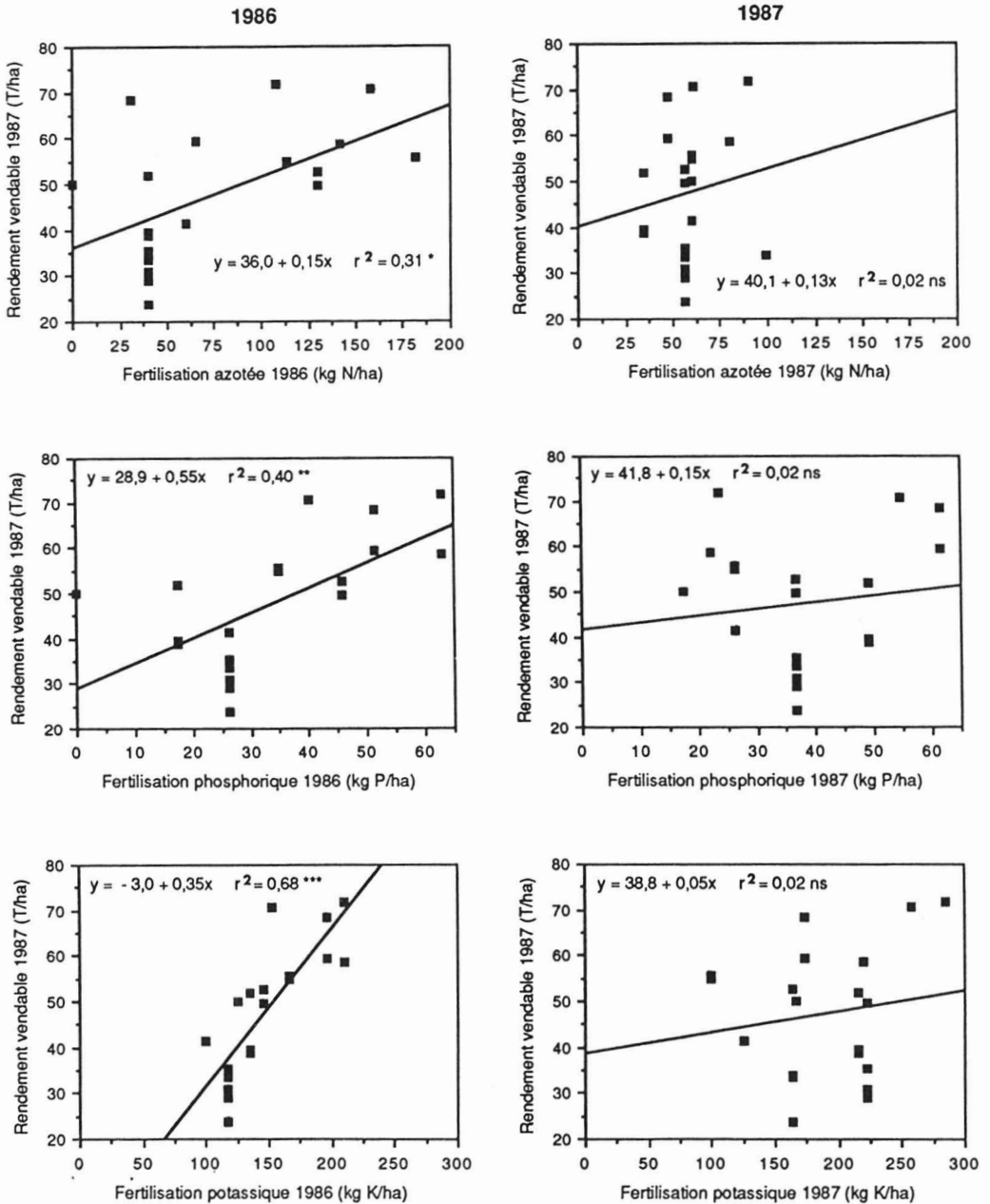


Figure 1. Diagrammes de dispersion de la fertilisation en N-P-K appliquée en 1986 ou en 1987 et des rendements vendables ($t \cdot ha^{-1}$) obtenus en 1987 dans les champs de carotte. r^2 = coefficient de détermination; ***, $P \leq 0,001$; **, $P \leq 0,01$; *, $P \leq 0,05$; ns, non-significatif.

1986 était surtout corrélée à celle du phosphore ($r = 0,63^{**}$). Donc, l'effet résiduel de l'azote pourrait être attribué en partie à l'action du phosphore sur la minéralisation de l'azote organique du sol. Un précédent culturel exigeant

en azote, phosphore ou potassium pourrait donc faire varier considérablement les besoins en engrais de la carotte et ainsi nécessiter des mécanismes d'ajustement de la régie de fertilisation. On peut également envisager que

TABLEAU II

Comparaison entre les années 1986 et 1987 de la fertilisation en N-P-K et des rendements vendables obtenus dans les champs d'oignons

| <i>Variable</i> | <i>Année</i> | <i>Nombre de champs¹</i> | <i>Moyenne</i> | <i>Valeur du t²</i> |
|--|--------------|-------------------------------------|----------------|--------------------------------|
| Fertilisation (kg·ha ⁻¹) | | | | |
| Azote (N) | 1986 | 21 | 134 | n.s. |
| | 1987 | 26 | 134 | |
| Phosphore (P) | 1986 | 21 | 50 | n.s. |
| | 1987 | 26 | 45 | |
| Potassium (K) | 1986 | 21 | 171 | n.s. |
| | 1987 | 26 | 180 | |
| Rendement vendable (t·ha ⁻¹) | | | | |
| | 1986 | 20 | 40,6 | *** |
| | 1987 | 24 | 57,7 | |

¹ En 1986, 21 champs ont été étudiés, mais les données de rendement n'étaient disponibles que pour 20 champs. En 1987, 26 champs ont été étudiés, mais les données de rendement n'étaient disponibles que pour 24 d'entre eux.

² n.s., non significatif; ***, significatif au seuil $P \leq 0,001$.

l'important effet résiduel des engrais sur la carotte soit dû à une meilleure répartition des éléments nutritifs dans le profil cultural l'année précédant le semis.

Les rendements plus élevés en oignons en 1987 qu'en 1986 semblent être liés aux différences climatiques entre ces deux années. En effet, la saison 1986 a été caractérisée par du temps froid et humide, et la saison 1987 par du temps chaud et sec. Ainsi, les producteurs n'ont pas ajusté la fertilisation aux conditions particulières de la saison. Au Québec, les recommandations pour la fertilisation de l'oignon cultivé en sols organiques s'élèvent à 110 kg·ha⁻¹ de N, mais varient de 17 à 80 kg·ha⁻¹ de P et de 46 à 192 kg·ha⁻¹ de K (Anonyme, 1987). En moyenne, les producteurs ont fertilisé l'oignon comme si les sols montraient un niveau de fertilité intermédiaire en phosphore et faible en potassium.

Malgré les plus faibles besoins en potassium au Québec, le précédent cultural semble moins affecter l'oignon que la carotte. D'après Hamilton & Bernier (1976), la carotte appauvrit davantage les sols organiques que l'oignon, le céleri ou la laitue. En effet, les rendements de carottes sont beaucoup plus affectés que les rendements d'oignons en l'absence de fertilisation en azote, phosphore ou potassium pendant quatre ans (Hamilton & Bernier, 1975). Une influence considérable de la fertilisation en potassium a été mise en évidence pour la carotte mais pas pour l'oignon (Hamilton & Bernier, 1975). La carotte semble donc plus sensible que l'oignon à la fertilité

cumulative du sol et à l'effet résiduel des fertilisants l'année précédant la culture.

Conclusion

L'analyse des données de fertilisation en N-P-K et de rendement recueillies chez les producteurs de carottes et d'oignons de la région du sud de Montréal démontre donc que: (1) dans l'ensemble, la fertilisation appliquée avant le semis n'est pas corrélée aux rendements; (2) la fertilisation appliquée l'année précédente est positivement corrélée aux rendements vendables de carotte. En conséquence, il semble que la fertilisation de la carotte doive être planifiée dans le cadre des rotations. La régie de la fertilisation nécessite donc le développement de systèmes de diagnostic plus complets, permettant de réajuster les recommandations aux besoins des cultures. Enfin, comme la carotte est cultivée sur 40 % des superficies en sols organiques au Québec, la stratégie de fertilisation axée sur les systèmes de rotation plutôt que sur les cultures individuelles pourrait devenir avantageuse pour l'économie de la fertilisation dans l'ensemble des cultures maraîchères.

Ces conclusions s'appliquent à une analyse faite chez plusieurs producteurs et sur plusieurs types de sols organiques. Il reste toutefois à vérifier si cet effet résiduel se produit dans plusieurs systèmes de rotation impliquant la carotte.

Références

- ANONYME, 1987. Guide de fertilisation. — Association des fabricants d'engrais chimiques, Montréal, 133 p.
- BALIGAR, V. C., S. A. BARBER & D. L. MYHRE, 1978. Cation exchange equilibria in Florida and Indiana histosols. — *Soil Sci.*, 126: 109-117.
- FORBES, R. B., 1985. Carrot fertilization trials at Zellwood, Florida: 1974-1975. — University of Florida, Institute of food and agricultural sciences, Central Florida Research and Education Center, Sanford, Florida, Res. Rep. SAN 85-14, 10 p.
- FORBES, R. B. & J. M. WHITE, 1986. Lettuce fertilization trials at Zellwood. — University of Florida, Institute of food and agricultural sciences, Central Florida Research and Education Center, Sanford, Florida, Res. Rep. SAN 86-13, 12 p.
- HAMILTON, H. A. & R. BERNIER, 1975. N-P-K fertilizer effects on yield, composition and residues of lettuce, celery, carrot and onion grown on an organic soil in Québec. — *Can. J. Pl. Sci.*, 55: 453-461.
- HAMILTON, H. A. & R. BERNIER, 1976. Carrot, onion, celery and lettuce crop succession studies on an organic soil. — *Can. J. Pl. Sci.*, 56: 881-884.
- JASMIN, J. J., H. A. HAMILTON, J. MILLETTE, E. J. HOGUE & R. BERNIER, 1977. Mise en production des sols organiques. — Agriculture Canada, Station de recherches, Saint-Jean-sur-Richelieu, Bull. tech. n° 11, 38 p.
- KAILA, A., 1958. Effect of superphosphate on the mobilization of nitrogen in a peat soil. — *Maataloust. Aikakausk. (J. sci. agric. Soc. Finland)*, 30: 114-124.
- LORENZ, O. A. & D. N. MAYNARD, 1980. Knott's handbook for vegetable growers. — John Wiley & Sons Inc., New York, 390 p.
- LUCAS, R. E., 1980. Mobility of phosphorus and potassium in Everglades Histosols. — Pages 413-417 in *Proceedings of the 6th International Peat Congress, Duluth, Minnesota*. International Peat Society, Duluth, 735 p.
- LUCAS, R. E., P. E. RIEKE, J. C. SHICKLUNA & A. COLE, 1975. Lime and fertilizer requirements for peats. — Pages 51-70 in D. W. Robinson & J. G. D. Lamb (ed.). *Peat in horticulture*. Academic Press, London, 170 p.
- MATHUR, S. P. & M. LÉVESQUE, 1988. Soil tests for copper, iron, manganese, and zinc in histosols. 2. The distributions of soil iron and manganese in sequentially extractable forms. — *Soil Sci.*, 145: 102-110.
- PARENT, L. E. & A. F. MacKENZIE, 1985. Rate of pyrophosphate hydrolysis in organic soils. — *Can. J. Soil Sci.*, 65: 497-506.
- PUUSTJÄRVI, V. & R. A. ROBERTSON, 1975. Physical and chemical properties. — Pages 23-38 in D. W. Robinson & J. G. D. Lamb (ed.). *Peat in horticulture*. Academic Press, London, 170 p.

REVUE DES LIVRES

GRAY, J. (ed.), 1988. **Paleolimnology. Aspects of freshwater paleoecology and biogeography.** — Elsevier, New York, ix + 678 p., 20 × 26 cm. Couverture rigide, 168,50 \$US.

Ce volume rassemble une série de conférences présentées au premier Congrès international de paléocéologie, tenu à Lyon (France) en juillet 1983. À cela s'ajoutent quelques autres articles commandés par madame J. Gray. Le sous-titre du volume, *Aspects of freshwater paleoecology and biogeography*, suggère un contenu qui n'est ni une introduction à la paléolimnologie, ni un recueil d'articles scientifiques, mais plutôt un compromis entre les deux. L'introduction générale révèle qu'un des principaux objectifs de cette publication était de synthétiser l'état des interprétations environnementales réalisées à partir de l'analyse de certains organismes dulcaquicoles. Un second objectif était de tenter d'établir une correspondance entre les travaux de paléocéologie réalisés dans des lacs actuels et les études poursuivies dans les dépôts de lacs anciens.

Le premier chapitre, par J. Gray, est une discussion générale de 200 pages sur le contenu en fossiles des milieux d'eau douce. L'auteure y présente les environnements d'eau douce dans un contexte géologique et elle décrit les animaux fossiles suivant leur ordre phylogénétique. Ce travail constitue un document de référence fort intéressant, appuyé par une solide bibliographie. Il est suivi d'une série d'articles plus courts et plus spécialisés groupés sous deux volets: le premier volet rassemble des documents témoignant du potentiel de reconstitution paléocéologique à partir de l'analyse de certains organismes, alors que le second réunit des travaux en géologie portant sur des formations spécifiques ou sur certains types de sédiments. On saisit difficilement la pertinence dans ce recueil de l'article de D. W. Taylor sur la biogéographie des mollusques d'eau douce (*Aspects of freshwater mollusc ecological biogeography*).

Un second groupe d'articles est celui des travaux orientés en géologie. Les résultats traitent de la sédimentologie des lacs et des fossiles qui y sont rattachés suivant l'échelle de temps géologique. Les thèmes retenus sont les varves (R. Y. Anderson & W. E. Dean), les lacs salins australiens et leurs organismes (P. De Dekker), les dépôts du bassin de Culpepper en Virginie et les fossiles qui leur sont associés (P. J. W. Gore), ainsi que les dépôts lacustres de l'ouest de l'Amérique du Nord (M. V. H. Wilson). Ces articles, pour la plupart descriptifs, accordent peu d'attention au dynamisme des communautés, quoique Gore et Wilson aient tenté une certaine interprétation.

Un troisième groupe d'articles comprend des sujets plus hétérogènes. Il rassemble des études réalisées à partir de l'analyse et de l'interprétation de divers organismes: diatomées, champignons, microfaune, macrophytes et même pigments végétaux fossiles. Dans l'ensemble, ces articles présentent une discussion générale sur le contenu fossile, puis ils traitent de

l'écologie actuelle des organismes, de l'interprétation probable des conditions passées, et ils se terminent par certains exemples qui sont le plus souvent les propres études des auteurs. Ces articles diffèrent par l'importance accordée aux divers éléments de leur contenu. P. W. Frank, par exemple, présente les Concostracodes par le biais d'une trop brève introduction. P. Carbonel et collaborateurs décrivent l'écologie et les assemblages fossiles et sub-fossiles d'Ostracodes d'eau douce à partir de cinq articles très spécialisés réunis en un document trop long. M. E. Collinson traite l'analyse des macrophytes d'une façon claire et concise, mais elle réfère trop peu aux nombreux travaux nord-américains.

Même si plusieurs articles semblent appropriés pour servir d'introduction à un domaine particulier de la paléolimnologie, nous croyons que ce recueil réunit une série trop hétérogène de documents. Certains articles présentent une information de base quant à la biologie et à la taxonomie d'un ou plusieurs groupes: notons la discussion de M. A. Sherwood-Pike sur les champignons, l'article de J. P. Smol sur les chrysophytes ou encore le travail de J. P. Bradbury sur les diatomées. Mais il n'en est pas toujours ainsi. De plus, le vocabulaire utilisé dans le volume exige une connaissance de la géologie, la botanique, la zoologie, la limnologie, l'écologie et la paléocéologie. Trop peu d'articles discutent des méthodes utilisées ou encore présentent des références à la taxonomie. Seuls font exception les travaux de F. S. Medioli et D. B. Scott sur les Thécamoebiens, de D. E. Williams sur les Tricoptères et de F. W. Harrison sur les éponges. En fait, les lecteurs intéressés à une introduction aux méthodes et à la littérature en paléolimnologie devraient plutôt consulter l'ouvrage de B. E. Berglund (1986): *Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology* (Wiley, New York).

Paleolimnology n'est donc pas un document de référence idéal. Les articles, plus ou moins longs et plus ou moins spécialisés, n'offrent pas de vue générale de l'interprétation paléocéologique des milieux d'eau douce. Certains travaux mettent l'accent sur des thèmes que d'autres ignorent: on pense, par exemple, à l'interprétation fossile des Branchiopodes du sous-ordre Cladocera qui n'est pas discutée par M. C. Whiteside & M. R. Swindale, alors qu'il est l'élément dominant de l'article de R. J. Wootton sur les insectes. Les résultats des travaux de P. De Dekker sur les Ostracodes et ceux de R. L. Elder et M. V. H. Wilson sur les fossiles de certains poissons présentent une approche originale et intéressante quant à l'utilisation de la taxonomie pour la reconstitution d'environnements passés.

En conclusion, cet ouvrage est un recueil d'articles dont certains seulement peuvent être suggérés comme introduction à un domaine de la paléolimnologie. La qualité de l'édition du volume est bonne et les figures et photographies sont de qualité. Il aurait été souhaitable cependant que certains articles soient mieux illustrés par des photographies ou des croquis. De plus, des diagrammes auraient souvent dû accompagner la descrip-

tion des résultats afin d'exprimer et de synthétiser graphiquement les éléments analysés.

Ce volume s'adresse donc aux paléoécologistes intéressés à consulter certains travaux en dehors de leur spécialité, mais qui par expérience sauront comment suppléer au besoin à cette documentation. Peu de raisons motivent l'achat personnel d'un tel volume étant donné que tous les articles sont déjà publiés dans le volume 62 de *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Mais peut-être serait-il utile à un centre de documentation ou à une bibliothèque non abonnée à ce périodique.

M. GARNEAU & K. GAJEWSKI

Centre d'études nordiques
Université Laval

McALPINE, J. F. & D. M. WOOD (ed.), 1989. **Manual of Nearctic Diptera. Volume 3.** — Agriculture Canada, Ottawa, pages 1333-1581, 21 × 27,5 cm. Couverture rigide, 75,95 \$CAN (91,15 \$US).

Pour qui souhaite se familiariser avec la terminologie, les concepts et l'approche de la «systématique phylogénétique», connue aussi sous le nom de «cladisme», préconisée par l'entomologiste diptérologue Willy Hennig dès 1950, le volume 3 de *Manual of Nearctic Diptera* constitue une source d'exercices et d'illustrations tout à fait hors pair.

Initialement, l'équipe du département de diptérologie du Centre de recherches en biosystématique d'Agriculture Canada, en préparant ce manuel, avait prévu deux volumes dont l'essentiel des chapitres était consacré à l'identification et à la morphologie des familles (108) et des genres (2150) de diptères présents en Amérique du Nord au nord du Mexique. Le dernier chapitre du second volume devait être rédigé par W. Hennig et, naturellement, consacré à la phylogénie et la classification des diptères. Le premier volume a paru en 1981, le second en 1987; or, Hennig était décédé en 1976 et les recherches taxonomiques avançaient. Le chapitre prévu a donc été repris par quelques membres du Centre et est devenu un volume de 250 pages environ, attendu par ceux et celles qui connaissaient déjà les deux précédentes parutions, dont il définit la logique taxonomique.

La teinte est ainsi clairement annoncée dès que l'on ouvre ce livre: la photographie de W. Hennig est placée en exergue à valeur d'épigraphe, face à la page titre. Les tenants et les praticiens, de plus en plus nombreux, du cladisme vont se réjouir à la lecture et à l'analyse, détaillée, de ce volume. Les adversaires pourront sans doute y trouver matière à alimenter leurs critiques, ceux notamment qui, comme Ernst Mayr, n'acceptent pas le principe cladistique voulant que la division d'une espèce-souche soit toujours dichotomique, toute espèce existante étant éliminée lorsqu'une nouvelle espèce prend naissance.

Le volume est subdivisé en trois chapitres. Le premier (le 114^e de l'ensemble), rédigé par D. M. Wood et A. Borkent, traite de la classification et de la phylogénie des Nématocères (33 pages); le second, par N. E. Woodley, de celles des Brachycères Orthorrhaphes (21 pages); enfin, J. F. McAlpine consacre 105 pages à celles des Muscomorphes (15 superfamilles, 82 familles).

La grande difficulté du taxonomiste, quelle que soit son approche, lors de l'élaboration d'un arbre phylogénétique, c'est de s'assurer avant tout de la réelle filiation entre les taxons analysés et comparés (monophylie) et, pour cela, de la valeur des caractères retenus, de leurs variations et de l'interprétation à laquelle ils peuvent ainsi se prêter. Les phénomènes de convergence et de parallélisme évolutifs constituent autant de pièges ne permettant pas toujours de s'assurer des liens monophylétiques entre taxons (qu'ils soient sous-ordres, superfamilles, familles, genres ou espèces). Dans ce contexte, les adeptes du cladisme proposent des cladogrammes construits selon une approche rigoureusement hypothético-déductive, basée principalement sur la mise en évidence des synapomorphies (caractères dérivés partagés par deux groupes-sœurs).

À ce titre, ce volume est tout à fait remarquable pour comprendre et suivre la logique d'un taxonomiste cladiste. Ainsi, dans sa préface, D. M. Wood s'exprime en ces termes: «*Dipterists are in general agreement that the order Diptera, the suborder Brachycera and the Muscomorpha are each a demonstrably monophyletic group [...] the same is probably not true, however, of the Nematocera [...] probably paraphyletic [...] because the ancestor of the Brachycera is presumed to have, as its sister group, some part of the Nematocera, not the Nematocera as a whole*». Et de pratiquer l'exercice justificatif au chapitre sur les Nématocères.

De ce point de vue, le volume, surtout dans les deux premiers chapitres, est d'un emploi agréable et pratique: un dendrogramme, par exemple, est proposé pour situer les Nématocères par rapport aux groupes voisins. Ce dendrogramme renvoie, par des numéros repris dans le texte, à une description détaillée des caractères retenus, de leurs variations, de leur interprétation par Hennig et d'autres auteurs, dont quelques-uns sont même égratignés au passage, puis par les auteurs même du chapitre. La même chose au niveau de la phylogénie entre les familles d'un sous-ordre: un cladogramme illustre par exemple comment les 83 caractères retenus ont permis de construire l'arbre phylogénétique des familles de Nématocères, caractères repris, décortiqués et discutés en détail dans le texte. Dans l'ensemble, les auteurs s'appuient fortement sur la classification proposée par Hennig, à laquelle ils apportent des modifications, des compléments et quelques innovations somme toute inhérents à l'acquisition des connaissances, mais aussi au fait que les caractères analysés sont pris aussi bien chez les adultes que chez les larves et les nymphes: c'est là une des originalités majeures de l'ouvrage, ce qui donne une validité accrue aux hypothèses (cladogrammes) retenues.

Le volume 3 est présenté avec le même luxe que les deux volumes précédents: couverture rigide rouge et or, grand format, texte aéré et illustrations par Idema; bien que moins abondantes que dans les volumes précédents, les illustrations sont toujours aussi claires que scientifiquement précises. Ce volume constitue en soi un livre indépendant pour l'entomologiste qui s'intéresse aux problèmes taxonomiques (bien que les caractères discutés nécessitent parfois de se référer aux chapitres portant sur la morphologie des familles, dans les volumes précédents). Ceux ou celles qui se sont procurés ces deux volumes ne pourront pas se dispenser du

troisième, véritable articulation, lien méthodologique justifiant la logique des 113 chapitres antérieurs. Un beau et solide ouvrage de référence.

Alain MAIRE

Département de chimie-biologie
Université du Québec à Trois-Rivières

RENAULT-MISKOVSKY, J. & M. PETZOLD, 1989.
Spores et pollen. — La Duraulié, Cabriès, 360 p.,
270 fig., 21 × 31 cm. Couverture rigide, 450 FF.

C'est une vue tout en couleurs d'un champ de tournesols qui habille le livre de Josette Renault-Miskovsky illustré par Michel Petzold, *Spores et pollen*. C'est un livre de science et un livre d'art. Livre de science parce qu'il traite de particules biologiques méconnues, objets d'étude d'une poignée de savants œuvrant dans des domaines variés, théoriques ou appliqués; livre d'art par son illustration de haute qualité, artistiquement choisie, généreusement disposée sur des pages aérées. La préface, par Théodore Monod de l'Académie des Sciences de Paris, traduit l'émotion du lecteur découvrant la diversité et la beauté de ces objets microscopiques que sont les grains de pollen et les spores, réalisant les multiples applications qu'autorisent leur infinie variété et leur large dispersion.

Une courte introduction dépeint l'histoire de la palynologie, ses antiques racines, ses développements modernes. Elle donne le plan de l'ouvrage, son contenu, mais aussi son ton; voilà un livre qu'on lira lentement, qui nous conviera à la réflexion, dans lequel l'illustration abondante, très belle, dira: « Arrêtes-toi et regardes ce quotidien invisible... » Tout le contraire d'un livre de référence pour le chercheur pressé, poussé par la fièvre de la publication. Un livre de découvertes pour le naturaliste amateur ou pour le lecteur non spécialiste.

Dans une première partie, Madame Renault-Miskovsky aborde la genèse, la dispersion, les formes et les structures des spores et des grains de pollen. La fresque historique mène le lecteur sur la piste de l'évolution végétale, de l'Antécambrien à nos jours, soulignant les périodes d'apparition des premières spores et des premiers grains de pollen, retraçant les milieux qui se sont succédés dans le temps jusqu'à l'apparition des Angiospermes au Crétacé inférieur, il y a près de 115 millions d'années. De belles reconstitutions de paysages, au fusain ou en couleurs, des photographies de plantes fossilisées, de spores, de grains de pollen et des schémas phylogénétiques illustrent le sujet. La place des spores et du pollen dans le monde végétal actuel est traduite simplement par un tableau synoptique de la classification des végétaux, un rappel des définitions des grandes coupures taxonomiques (embranchements) et la présentation des principaux cycles de reproduction des plantes vasculaires (alternances de générations). Le chapitre sur la dispersion des spores et des grains de pollen, magnifiquement illustré en couleurs, constitue un condensé d'histoire naturelle où les algues, les champignons, les lichens, les mousses, les hépatiques, les fougères, les prêles et les lycopodes sont passés en revue dans leurs traits essentiels. Les Phanérogames sont abordées en bloc, mais pour chaque agent de dispersion du pollen: le vent, l'eau, les animaux. La diversité des

formes et des structures des spores et des grains de pollen est présentée en deux temps: d'abord par un exposé des formes, des ornementsations et des structures de base, puis par une illustration généreuse de la clé de Knut Faegri et Johannes Iversen, tirée du célèbre et toujours utile *Textbook of pollen analysis* (Munksgaard, 1964), permettant la détermination des grains de pollen des taxons du nord-ouest européen. Suivent 31 planches couleurs, pleine page, présentant côte à côte chaque plante dans son milieu avec son pollen observé au microscope ordinaire et au microscope électronique à balayage. Le potentiel de ce dernier outil pour la détermination du pollen fait l'objet d'une démonstration portant sur les genres *Olea* et *Phyllyrea*. La première partie se termine par l'illustration des restes de micro-organismes trouvés dans divers sédiments géologiques (Acritarches, Chitinozoaires, Tasmanacées, Dinoflagellés, Diatomées), très brièvement et à titre purement indicatif.

Dans la deuxième partie du livre, les propriétés et les utilisations des spores et des grains de pollen sont abondamment traitées. Les usages économiques sont d'abord présentés, avec le rôle du pollen dans la vie des abeilles et celle de l'homme (apithérapie, miels), les applications médicales (phytothérapie, pollinoses), et les rôles forestier et agronomique (productions végétales). Une quarantaine de pages, toujours bien illustrées, passent en revue le rôle des spores et du pollen dans la reproduction des végétaux et dans le maintien de la qualité des productions alimentaires des champignons, des céréales, des fourrages, des arbres, des Légumineuses, des plantes oléagineuses, etc., jusqu'aux épices. Le lecteur est alors conduit à apprécier l'importance et la variété des mécanismes de la fécondation, ceux-là même dont dépend une alimentation que nous considérons souvent comme un acquis, en ignorant le plus souvent les miracles secrets, les fines astuces et les fragiles équilibres dont la fécondation est le siège.

L'utilité géologique des spores et des grains de pollen pour la reconstitution des flores, des végétations, des climats, des milieux naturels et de l'environnement de l'homme fossile clôt l'ouvrage. Cette dernière partie comprend une brève revue des modes de prélèvement et des techniques d'extraction des grains de pollen et des spores pour divers types de sédiments, roches ou dépôts meubles, organiques ou non. Un aperçu de l'histoire du globe terrestre et de son couvert végétal est ensuite présenté, du Cambrien à l'Holocène, surtout pour l'Europe et la France pour ce qui est des derniers 65 millions d'années. Cette section reprend, en la complétant, la fresque historique du début de l'ouvrage où l'accent avait été mis sur l'évolution de la vie végétale depuis les origines jusqu'à l'apparition des plantes à fleurs. C'est à la révélation de la perspective temporelle que le lecteur est convié dans ces pages, par le truchement des reconstitutions des milieux qui se sont succédés sur terre. Les principaux événements ayant été décelés par l'analyse sporopollinique y sont passés en revue, notamment les fluctuations climatiques et les cycles glaciaires, avec les chronologies diverses qui s'y rattachent. L'approche est d'abord stratigraphique. L'environnement de l'homme préhistorique français est quelque peu développé par l'examen de cas illustrant l'apport de l'étude du pollen dans les sites de Tautavei, du Vallonnet, de Belvis, de l'Hortus, entre autres. D'autres exemples

d'applications, historiques ceux-là, sont évoqués; rites funéraires du Moyen-Âge, criminologie.

Spores et pollen est un livre portant sur les grains de pollen et les spores, non sur la palynologie ou l'analyse孢粉学. Ce n'est ni un manuel, ni un traité. Si on y comprend aisément pourquoi et comment les palynologues en arrivent aux reconstitutions des milieux proposées dans l'ouvrage par la seule observation des microfossiles emprisonnés dans les sédiments, c'est en vain qu'on y chercherait un exposé méthodologique critique, même incomplet. C'est la même chose pour les applications portant sur le pollen et les spores dans l'air ou dans les miels. Ce livre révèle des objets microscopiques habituellement invisibles mais pourtant omniprésents, de grande importance pour l'homme, témoins de son milieu passé. Il ouvre des horizons inconnus. C'est son objectif et son mérite. Il y réussit fort bien, malgré quelques coquilles typographiques, quelques renvois fautifs aux figures, des textes inégaux et parfois schématiques, la nécessité de recourir quelquefois à une encyclopédie pour des définitions (en géologie ou en botanique). Enfin, son prix est amplement justifié par la qualité des illustrations sur papier fin. Je le recommande à tous ceux qui, curieux de la Nature, aiment les beaux livres.

Pierre J. H. RICHARD

Département de géographie
Université de Montréal

RICHARD, P. J. H., 1988. **Le couvert végétal du Québec-Labrador et son histoire postglaciaire.** — Département de géographie, Université de Montréal, Montréal, Notes et documents, n° 87-01, 74 p., 21,5 × 28 cm. Couverture souple, broché, 5 \$CAN.

Cet essai vise à esquisser les grands traits de la végétation actuelle du Québec-Labrador en regard de son évolution spatio-temporelle depuis le retrait des glaciers du Wisconsin. S'appuyant notamment sur ses nombreux travaux réalisés en palynologie et en paléophytogéographie, de même que sur d'autres études touchant principalement à la géologie du Quaternaire, à la végétation, à la flore et à la cartographie écologique, le travail de l'auteur est de taille puisqu'il compose aussi avec l'ensemble des facteurs du milieu (relief, physiographie, climat, humidité des sols) qui conditionnent également la végétation.

Très bien structuré, l'ouvrage introduit d'abord le lecteur aux sciences de la biogéographie et de la paléobiogéographie et aux liens qui les unissent aux disciplines connexes. Cette section est suivie de la description du milieu selon les aspects énumérés ci-dessus, auxquels s'ajoutent la végétation climatique et les utilisations du territoire. Les notions et concepts utilisés (paysage, sères physiographiques, chronoséquences végétales) y sont clairement illustrés. Vient ensuite une brève revue de la chronologie de la déglaciation avant d'entrer dans le vif du sujet. La description du couvert végétal y est faite pour chacun des douze grands domaines ou formations végétales dont une carte couleur a aussi été publiée par l'auteur en 1988. Dans chaque cas, trois sères physiographiques schématisent l'essentiel des rapports de la végétation avec les condi-

tions topographiques et hydriques voire en partie quelques aspects de la géomorphologie des stations. D'autre part, les douze grands paysages reconnus sont regroupés en quatre grandes zones: la toundra, la toundra forestière et la taïga, les pessières et sapinières et, finalement, les érablières. C'est à ce niveau de perception qu'est abordée l'histoire postglaciaire de la végétation. L'examen de l'histoire d'un transect entre la région du lac Saint-Jean et la frontière des États-Unis permet plusieurs constatations sur la colonisation de cet ensemble par la végétation par rapport aux conditions changeantes de l'environnement et aux paysages végétaux actuels.

L'auteur prend aussi le soin d'ajouter un complément qui explique, entre autres choses, la représentation partielle et forcément incomplète de la réalité que constituent les classifications, les sères physiographiques ou encore les notes écologiques qu'il utilise dans ses fiches de végétation. Celles-ci, présentées en annexe, donnent, pour chaque unité de la carte de végétation, des informations supplémentaires relatives à la flore, aux paysages, au milieu physique, aux peuplements ou encore aux espèces ligneuses manifestes, lesquelles sont caractérisées par une série de notes écologiques.

Étant donné l'ampleur de cette étude, il est tout à fait normal que certains points aient pu échapper à l'observation. Les remarques qui suivent concernent surtout les aspects écologiques de la végétation contemporaine.

Il est peu probable que l'orme d'Amérique puisse être associé au domaine de la sapinière à bouleau blanc autrement que par la proximité géographique de son milieu (alluvions des vallées) par rapport à ce dernier. C'est le cas en Gaspésie où le plateau, domaine de la sapinière, est fortement entaillé par les vallées. Quant au domaine de la sapinière à épinette noire, les tremblais y sont très peu importantes, voire négligeables. Aussi, dans le domaine de l'érablière à bouleau jaune, le tilleul est un nouveau venu beaucoup plus important que le frêne d'Amérique; il est d'ailleurs bien représenté dans les sères physiographiques de ce domaine. Pour certaines sères, la situation de l'érable à sucre et du bouleau jaune est problématique. En climat relativement froid et humide, comme dans les domaines de la sapinière à bouleau jaune et de la sapinière à érable rouge, l'érable à sucre tend à coloniser les stations bien drainées sur le haut des versants, les sommets ou encore les pentes fortes, plutôt que les pentes imparfaitement drainées au bas des versants. Le même phénomène se rencontre chez le bouleau jaune dans le domaine de la sapinière à bouleau blanc.

Nous croyons également que le facteur «perturbation» aurait pu être ajouté aux fiches de végétation pour caractériser l'épinette noire de la forêt boréale. En effet, même si cette espèce forme de grands climax, sa régénération et le maintien de sa vitalité à long terme seraient en étroite association avec le cycle du feu. Cogbill écrivait en 1985 à propos du climax de la pessière à mousses de la zone boréale canadienne: "Any long term stability in this system comes from a cycle of disturbance (e.g. fire cycle) followed by reestablishment of the same species which were there before". (Can. J. For. Res., vol. 15, p. 260)

Au plan climatique, nous ne comprenons pas que l'évapotranspiration n'épuise nulle part les réserves

hydriques du sol. Le travail de Wilson (1971, *Serv. météorologique du Canada, Études climatologiques II*) et plus particulièrement celui de Massin (1971, *Serv. de la météorologie, min. des Richesses naturelles, publ. M-35*) sur les déficits hydriques démontrent que des possibilités d'épuisement de l'eau du sol existent en saison estivale, surtout pour les régions du sud-ouest du Québec. Elles sont d'ailleurs suffisantes pour se traduire par des variations facilement perceptibles dans les végétations régionales (bioclimats).

Ces quelques remarques n'entachent en rien la valeur de cet ouvrage. Somme toute, il est d'une qualité remarquable, tant pour la richesse de son contenu et son excellente présentation que pour l'effort mis afin de bien éclairer le lecteur. Il devrait intéresser quiconque se préoccupe de mieux connaître son environnement naturel, que ce soit le profane ou le spécialiste s'intéressant aux sciences de l'écologie ou de l'environnement. À l'heure où les menaces qui pèsent sur l'environnement de la planète ont atteint une gravité sans précédent dans l'histoire de l'humanité, cette étude apporte un éclairage des plus précieux sur les facteurs historiques ayant modelé les paysages végétaux actuels du Québec-Labrador ou déterminé le rythme et l'importance des changements survenus dans la végétation. Elle devrait aussi nous aider à mieux prévoir les conséquences éventuelles d'un réchauffement du climat.

Michel THIBAUT

Service de la recherche et
du développement,
Ministère de l'Énergie et
des Ressources,
Sainte-Foy

WAISER, W.A., 1989. **The field naturalist. John Macoun, the Geological Survey, and natural science.** — University of Toronto Press, Toronto, Buffalo, London, 287 p., 15 × 22,5 cm. Couverture rigide, 30 \$CAN.

William Andrew Waiser, professeur-adjoint au Département d'histoire de l'Université de la Saskatchewan, est actuellement le biographe le plus averti du botaniste-naturaliste John Macoun (1831-1920). En 1976, il complétait un mémoire de maîtrise sur Macoun et le *Great North West*; en 1979, il annotait la réédition de l'autobiographie de Macoun publiée par l'*Ottawa Field-Naturalists' Club*, tout en y incluant un essai bibliographique et un index de qualité. Plus tard, il terminait un doctorat en histoire qui constitue la base du présent volume.

Il en résulte un livre fort intéressant comprenant sept chapitres, en plus de l'introduction et de la conclusion, dans lesquels la vie de Macoun se déroule d'une manière essentiellement chronologique: sa naissance en Irlande, sa venue au Canada, ses premières armes comme professeur dans la région de Belleville en Ontario, ses premières herborisations autour des Grands Lacs. En 1872, il rencontre fortuitement l'ingénieur en chef de la *Canadian Pacific Railway* qui l'invite à participer à une exploration de l'Ouest canadien à la recherche de la meilleure route pour le Transcontinental. Ce fut pour Macoun le début d'une série d'expéditions dans l'Ouest

et ses rapports favorables ont largement influencé le développement agricole de certaines régions qu'on avait jugées inaptées auparavant (rapports de Palliser et de Hind). Bien qu'associé au *Geological Survey* qui subventionne ses explorations, il doit cependant attendre jusqu'en 1882 pour y décrocher un emploi permanent. Les façons de faire du nouveau botaniste du Dominion plaisaient aux politiciens mais il devait sans cesse affronter les tensions internes du *Geological and Natural History Survey*. Promu *Survey Naturalist* en 1887, ses nouvelles tâches l'obligent à considérer, lors de ses explorations, la faune tout autant que la flore, mais cette promotion ajoute à ses préoccupations car elle ne s'accompagne pas de nouvelles ressources financières ni humaines. Le succès remporté par son *Catalogue of Canadian Plants* (1883-1902) l'incite à entreprendre une publication analogue sur les oiseaux. Ses collections s'accroissent tellement que les besoins en espace deviennent vite un cauchemar: le nouveau Musée *Victoria Memorial*, l'actuel Musée des sciences naturelles, ne sera vraiment disponible qu'en 1912. Cette année-là, il se retire sur l'île de Vancouver mais demeure le Chef de la Division de botanique du Musée jusqu'en 1917; son fils James Melville (Jim) le remplacera alors, pour peu de temps cependant, car il décède en 1920, quelques mois seulement avant son père.

L'étude de Waiser est fort bien documentée et ses sources variées: livres, articles scientifiques, articles de journaux, études diverses, correspondance, matériel d'archives de plusieurs institutions, documents de la Chambre des Communes et d'autres organismes gouvernementaux, et même des notes manuscrites du botaniste Bernard Boivin. Le livre comprend plusieurs photographies et deux cartes indiquant les principaux voyages de Macoun dans l'Ouest. Je n'y ai trouvé que peu d'erreurs typographiques: l'absence d'un mot dans une citation en français «Nous devons attribuer une grande (?) du succès [...]» (p. 75) (grande part, j'imagine!); *Limanthes* au lieu de *Limnanthes* (p. 78); une mauvaise transcription d'une note en français «[...] pour la Musée Geologique» (p. 141).

Ce livre relate plus que la vie de Macoun. Il raconte également l'histoire d'une époque importante du *Geological Survey*, il illustre quels étaient les objectifs politiques du temps en matière de développement du Dominion, sur quelles bases on établissait des frontières, etc. On en apprend beaucoup sur les personnages que Macoun côtoyait, collègues ou correspondants, sur ses contacts avec les botanistes comme Barnston, Brunet, Dewey, William J. Hooker, Lawson, sur ses influences intellectuelles (Humboldt plutôt que Darwin, semble-t-il). L'index du livre est fort utile et permet au botaniste, au naturaliste ou au géologue, de dresser, par exemple, des biographies du fils Macoun (James Melville) qui a toujours vécu dans l'ombre de son père, de Robert Bell, d'Albert Peter Low, d'A. R. C. Selwyn, de William Spreadborough, de Percy Taverner, etc. On y apprend ce que Macoun pense de lui-même («[...] *I think it is important that a man like myself should be in that country. I could tell the climate from the flora*» p. 71), ce que les autres comme Asa Gray et Joseph D. Hooker pensent de lui, comment il réagit à la critique comme celle du choix du suédois Kindberg (un «*splitter*») pour l'étude de ses bryophytes, comment la botanique cana-

dienne et les autres sciences naturelles étaient à la remorque des spécialistes américains, et dans quel climat M.O. Malte, le successeur des deux Macoun, devait travailler pour assurer la continuité. On y découvre même que les deux Macoun avaient approché des botanistes américains de renom, comme E. Greene et M. L. Fernald, pour combler le poste de botaniste du Dominion en 1906.

Il n'y a rien à redire de Waiser l'historien. Sur cet aspect, le livre est impeccable et mérite certainement des éloges. Il y a cependant des éléments dans la conclusion qui ont besoin d'être nuancés et qui sont sans doute attribuables au fait que l'auteur n'est pas un botaniste. Son analyse est ambivalente; d'une part il souligne fort bien l'apport inestimable de Macoun à la collection, son temps limité pour l'étude en profondeur et sa dépendance de l'étranger pour ses identifications, mais d'autre part, il critique son héros en voulant qu'il soit un spécialiste, un chef de file à la tête des nouveaux courants de la biologie, une sorte de Darwin canadien. En parlant du père et du fils, Waiser (p. 206) conclut: «*As collectors pure and simple, however, they were out of touch with the kind of biological research that was occurring at universities and other similar institutions*». Des propos semblables apparaissent tout au long du livre et même sur la jaquette: «*By concentrating on general collecting, moreover, Macoun was missing the mainstream of the new science of biology with its emphasis on pure, comprehensive research*». Précisons tout d'abord que les Macoun n'étaient peut-être pas aussi éloignés de la *pure research* que l'auteur le pense, à preuve cet article de M. O. Malte et J. M. Macoun intitulé *Hybridization in the genus Viola* et publié en 1915 dans *The Ottawa Naturalist*. Règle générale, cependant, de telles affirmations s'approchent de la réalité quoique Waiser ne précise pas ce qu'il entend par ces nouveaux courants de la biologie, et ne précise pas où ils avaient pignon sur rue au Canada, ni qui en étaient les adeptes. Ces propos sont même tendancieux parce qu'ils discréditent, du moins en partie, l'ensemble de la carrière de Macoun. À lire la conclusion et la jaquette du livre, on a l'impression que Macoun n'était qu'un vulgaire collectionneur enraciné dans les traditions du passé et qu'il a manqué le bateau en n'étant pas un spécialiste. À l'époque de Macoun, le Canada aurait eu sans doute besoin de spécialistes, mais comme le pays était au moins 50 ans en retard sur les États-Unis dans tous les domaines des sciences naturelles, il fallait d'abord en faire l'exploration avant que les sites naturels ne soient perturbés, et c'est ce que Macoun et son fils ont fait, ceci d'une manière exceptionnelle compte tenu des moyens qu'ils avaient à leur disposition. Pouvaient-ils leur en demander davantage? Pouvaient-ils être à la fois des explorateurs et des érudits de la nouvelle biologie? L'exploration d'un territoire a toujours précédé l'étude

approfondie de ses ressources et l'époque actuelle ne fait pas exception. L'Amérique centrale et l'Amérique du Sud, par exemple, sont sillonnées par des botanistes américains entre autres, et il en résulte des rapports, des listes floristiques, des flores, un peu comme au temps de Macoun.

L'auteur porte un jugement de valeur également sur l'ensemble des collections de Macoun. Selon lui les spécimens «*[...] were generally poorly documented [...]*» (p. 205). Il est vrai que certains correspondants ont déploré la qualité des informations et même des spécimens de Macoun (surtout les vertébrés). L'auteur a-t-il examiné de près les récoltes botaniques de Macoun, les a-t-il comparées avec des spécimens récoltés par des contemporains? On peut en douter. Il aurait vite constaté que ceux de Macoun ne sont ni meilleurs ni pires que ceux des américains de la même époque, avec leurs étiquettes laconiques du genre «*Lake Superior*», «*Ohio*»; certaines étiquettes de Macoun sont de ce type, mais la plupart de celles consultées sont relativement détaillées, avec des localités précises, des dates et des notes sur l'habitat.

Un autre jugement de Waiser mérite d'être nuancé. Il prétend à juste titre que «*by concentrating most of his energies on field work, Macoun had limited time to devote to detailed study and publication*» (p. 206). Cela va presque de soi, sauf que l'auteur ne nous donne aucune idée des publications de Macoun. On ne sait pas à combien de publications se chiffre son œuvre, encore moins à combien de pages elle s'élève. Il aurait fallu nous présenter une bibliographie détaillée du père, et également du fils — que l'auteur assimile souvent au père dans ses jugements — et l'on aurait pu constater que leur productivité est considérable. Il n'y a aucune analyse détaillée du *Catalogue of Canadian Plants*, dont la valeur à l'époque était inestimable, tant par la richesse de sa documentation que par l'étendue du territoire couvert. Il a fallu attendre près d'un siècle avant qu'on en refasse la mise à jour grâce à l'*Énumération des plantes du Canada* de Bernard Boivin (*Naturaliste can.* 93 et 94, 1966-1967) et au *Flora of Canada* de Scoggan (Musées nationaux du Canada, 1978-1979), qui n'est en fait qu'un autre Catalogue complété par des clés d'identification. D'ailleurs, les spécialistes américains n'ont toujours pas produit un Catalogue à la Macoun ni une Flore qui couvre l'ensemble de leur territoire...

Malgré ces réserves, je recommande la lecture de ce livre et son acquisition par les institutions botaniques. Je souhaite aussi lire un jour une analyse de l'œuvre de Macoun écrite par un botaniste ou par un naturaliste.

Jacques CAYOUILLE
Centre de recherches biosystématiques
Agriculture Canada,
Ottawa

OUVRAGES REÇUS

- BRODIE, H. J., 1989. **Fungi: Delight of curiosity.** — University of Toronto Press, Toronto, Buffalo, London, 131 p., 14 × 21,5 cm. Couverture souple, 11,95 \$CAN.
- CODY, W., 1988. **Flore du parc national du Mont Riding, Manitoba.** — Centre d'édition du gouvernement du Canada, Ottawa, 340 p., 12,5 × 19,5 cm. Couverture souple, 24,75 \$CAN.
- CODY, W. J. & D. M. BRITTON, 1989. **Ferns and fern allies of Canada.** — Centre d'édition du gouvernement du Canada, Ottawa, 430 p., 15 × 23 cm. Couverture souple, 38,50 \$CAN.
- EISENBERG, J. F., 1989. **Mammals of the Neotropics. Vol. 1. The northern Neotropics.** — University of Chicago Press, Chicago, 449 p., 21,5 × 28 cm. Couverture souple, 34,95 \$US; couverture rigide, 85 \$US.
- FALKENMARK, M. & T. CHAPMAN (ed.), 1989. **Comparative hydrology. An ecological approach to land and water resources.** — Les Presses de l'UNESCO, Paris, 479 p., 15,5 × 24 cm. Couverture souple, 180 FF.
- GRASSÉ, P. -P. & D. DOUMENC, 1989. **Abrégé de zoologie. 1. Invertébrés. 3^e édition.** — Masson, Paris, 263 p., 13,5 × 21 cm. Couverture souple, 125 FF.
- KERLINGER, P., 1989. **Flight strategies of migrating hawks.** — University of Chicago Press, Chicago 375 p., 15 × 23 cm. Couverture souple, 19,95 \$US; couverture rigide, 60 \$US.
- LEMAY, A. B., R. McNICOLL & R. OUELLET, 1989. **Incidence de la grenaille de plomb dans les gésiers de canards, d'oies et de bernaches récoltés au Québec.** — Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Québec, Direction de la gestion des espèces et des habitats, 87 p., 21,5 × 28 cm. Broché.
- MORRISON, R. I. G. & R. K. ROSS, 1989. **Atlas of Nearctic shorebirds on the coast of South America.** — Environment Canada, Canadian Wildlife Service, Ottawa, 2 volumes, 325 p., 21,5 × 28 cm. Couverture souple, gratuit.
- ODUM, E. P., 1989. **Ecology and our endangered life-support systems.** — Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, 212 p., 15 × 22,8 cm. Couverture souple, 14,95 \$US.
- VAN GRANSEN, P., 1989. **Abrégé de biologie végétale. 2^e édition.** — Masson, Paris, 415 p., 13,5 × 21 cm. Couverture souple, 135 FF.
- YOUNGSON, A. F., S. A. M. MARTIN, W. C. JORDAN & E. VERSPOOR, 1989. **Genetic protein variation in farmed Atlantic salmon in Scotland: Comparison of farmed strains with their wild source populations.** — Department of Agriculture and Fisheries for Scotland, Marine Laboratory, Aberdeen, Scottish Fisheries Research Report no. 42, 12 p., 21 × 29,5 cm. Couverture souple.

**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 116

NUMÉRO 2

1989

| | |
|--|---------|
| FRÉCHETTE, M. Effet de l'orientation au courant sur la croissance du pétoncle géant, <i>Placopecten magellanicus</i> (Gmelin) | 79-85 |
| POTVIN, F. Morphologie du cerf de Virginie au Québec: variations régionales et annuelles. | 87-100 |
| GAUTHIER, L., R. NAULT & M. CRÊTE Variations saisonnières du régime alimentaire des caribous du troupeau de la rivière George, Québec nordique | 101-112 |
| ZOLADESKI, C. Current status of rare vascular plants on Cape Enragé (Bic), Québec | 113-116 |
| GAGNON, R. Maintien après feu de limites abruptes entre des peuplements d'épinettes noires (<i>Picea mariana</i>) et des formations de feuillus intolérants (<i>Populus tremuloïdes</i> et <i>Betula papyrifera</i>) dans la région du Saguenay-Lac Saint-Jean (Québec) | 117-124 |
| DINEL, H., M. P. E. LÉVESQUE & A. LAROUCHE L'importance de la composition botanique dans la caractérisation des matériaux tourbeux | 125-130 |
| TREMBLAY, N. & L.-É. PARENT Effet résiduel des engrais N, P et K sur les rendements de la carotte et de l'oignon en sols organiques | 131-136 |
| REVUE DES LIVRES | |
| GARNEAU, M. & K. GAJEWSKI Paleolimnology. Aspects of freshwater paleoecology and biogeography (J. Gray, ed.) | 137-138 |
| MAIRE, A. Manual of Nearctic Diptera. Volume 3. (J. F. McAlpine & D. M. Wood, ed.). | 138-139 |
| RICHARD, P. J. H. Spores et pollen (J. Renault-Wiskovsky & M. Petzold) | 139-140 |
| THIBAUT, M. Le couvert végétal du Québec-Labrador et son histoire postglaciaire (P. J. H. Richard) | 140-141 |
| CAYOJETTE, J. The field naturalist. John Macoun, the Geological Survey, and natural science (W. A. Waiser) | 141-142 |
| OUVRAGES REÇUS | 143 |

LE NATURALISTE CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 116
NUMÉRO 3
1989

UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

The lower half of the cover features a complex, abstract graphic design. It consists of multiple overlapping, stepped lines in various shades of green and blue, creating a sense of depth and movement. The lines are thick and have a slightly irregular, hand-drawn quality. The overall effect is a modern, geometric pattern that contrasts with the plain, light-colored background of the upper half.

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 — Deuxième trimestre 1990. Bibliothèque nationale du Québec — Bibliothèque nationale d'Ottawa

NEW NOVA SCOTIA RECORDS OF THE LONG-TAILED SHREW, *SOREX DISPAR*,
WITH COMMENTS ON THE TAXONOMIC STATUS OF *SOREX DISPAR*
AND *SOREX GASPENSIS*

Fred W. SCOTT

Natural History Section, Nova Scotia Museum
1747, Summer Street, Halifax (Nova Scotia) B3H 3A6

and

C. G. van ZYLL de JONG

Curator of Mammals, Canadian Museum of Nature
P.O. Box 3443, Station D, Ottawa (Ontario) K1P 6P4

Résumé

En septembre 1986, nous avons capturé quatre spécimens de *Sorex dispar* Batchelder dans la vallée de Smith Brook, comté de Cumberland, Nouvelle-Écosse. Le nombre total de spécimens connus de cette espèce en provenance des Provinces Maritimes est maintenant de sept. Des mesures crâniennes de *S. dispar* en provenance du Nouveau-Brunswick et de la Nouvelle-Écosse sont comparées à celles de *S. gaspensis* Anthony & Goodwin de la Gaspésie et des Maritimes, et à celles de *S. dispar* du Maine et du New Hampshire, en utilisant des analyses morphométriques multivariées. Les résultats démontrent qu'il n'y a pas de différence significative dans la forme du crâne entre ces deux espèces. La principale discontinuité morphologique est due à une différence de taille. Une comparaison des distances généralisées au sein des taxons et entre les taxons jette un doute sur la validité de la distinction spécifique de ces deux taxons.

Abstract

In September 1986, we collected four specimens of *Sorex dispar* Batchelder in the Smith Brook valley, Cumberland County, Nova Scotia, bringing to seven the number of specimens of this species known from the Maritimes. Cranial measurements of *S. dispar* from Nova Scotia and New Brunswick are compared with those of *S. gaspensis* Anthony & Goodwin from the Gaspé Peninsula and the Maritimes, and *S. dispar* from Maine and New Hampshire, using multivariate morphometric analyses. Results show that there are no significant differences in skull shape between the two species, and that the morphological discontinuity is primarily due to the differences in size. Comparison of within- and between-taxon generalized distances casts doubt on the specific distinctness of the two taxa.

Introduction

Sorex dispar Batchelder 1896 and *Sorex gaspensis* Anthony & Goodwin 1924 are closely related and, as far as is known, allopatric Appalachian shrews currently placed in the subgenus *Otisorex* De Kay 1842 (Kirkland & Van Deusen, 1979; George, 1988). Kirkland & Van Deusen (1979) demonstrated the existence of a south-north cline of decreasing size in *S. dispar*. When extrapolated northwards to the distributional range of *S. gaspensis*, this cline predicts shrews

larger than *S. gaspensis*. On the basis of univariate statistical comparisons and discriminant analysis, Kirkland & Van Deusen (1979) considered that the discontinuity between *S. dispar* and *S. gaspensis* justified their continued recognition as separate species. French and Kirkland (1983) examined 68 specimens of *S. gaspensis* collected in 1980 at two localities in New Brunswick and confirmed the earlier conclusion of Kirkland and Van Deusen (1979) that the two taxa were morphologically and specifically distinct. However, neither of these analyses explicitly stated whether there

were differences in shape between the taxa. A difference in shape implies a different epigenetic process, and hence a greater genetic difference, than does a difference in size alone.

In September 1986 we trapped four specimens of *S. dispar* in Smith Brook valley, Cumberland County, Nova Scotia, 6 km north of the Folly Mountain site where one of us collected the first Nova Scotian *S. dispar* in 1984 (Scott, 1987) (Fig. 1). Since these five new specimens are from the northeastern extreme of the *S. dispar* distributional range and are geographically intermediate between the northern New Brunswick and the Cape Breton Island populations of *S. gaspensis*, they are of considerable taxonomic and zoogeographic interest and their capture prompted our craniometric re-examination of the two species.

Unlike *S. dispar*, *S. gaspensis* occupies a comparatively restricted range, comprising the Gaspé Peninsula, northern New Brunswick, and Cape Breton Island, Nova Scotia, where it was discovered at three sites in 1974 (Roscoe & Majka, 1976). Earlier, a single specimen was collected by one of us (FWS) at Kelly's Mountain, Cape Breton Island, in 1971, but it was not recognized as being a *S. gaspensis* until 1976. The species has subsequently been trapped at three additional localities on Cape Breton Island (Herman & Scott, 1984; Scott, unpubl. data).

The purpose of this paper is twofold: to report on the four additional specimens of *S. dispar* collected in 1986 (including habitats and associated mammal species), and to present the results of our morphometric comparison of these new specimens with samples of *S. dispar* and *S. gaspensis* from other localities in Québec, the Maritimes and New England.

Materials and methods

COLLECTING METHODS

Trapping was carried out at nine sites in Smith Brook valley, Cumberland County, Nova Scotia (Fig. 1) for nine nights between 2 and 11 September 1986, with the specific objective of capturing *S. dispar* if it was present. Three types of pitfall traps were used: white plastic 750-mL ice cream containers, plastic pails of 4.55-L capacity, and conical fibreglass traps 40 cm long and 12 cm in diameter at the mouth. All the pails and a small portion of the 750-mL containers were set dry, with bedding material and canned dog food; all the other pitfall traps were partially filled with water. Snap traps of two types were used: Museum Special and Victor mouse traps, both baited with peanut butter. The only live traps used were large

Sherman folding traps. Sampling effort totaled 3712 trap-nights (TN) (1823 pitfall, 1799 snap, 90 live). The four individuals of *S. dispar* captured were taken in pitfall traps, one in a large pail trap with bedding material and food (a heavy dew wetted the shrew and it died before traps were checked in the morning) and the other three in partially water-filled 750-mL containers.

COLLECTING SITES

The trapping sites were in two basic habitat types: an extensive artificial talus created for the railroad crossing of the valley, constructed about 65 years ago, and areas of natural talus on both sides of the valley west of the railroad. The lower third of each artificial talus slope was forested. The forest was predominantly balsam fir [*Abies balsamea* (L.) Mill.], with some beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.), white birch (*Betula papyrifera* Marsh.), red maple (*Acer rubrum* L.) and yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britton), with an understory of mountain maple (*Acer spicatum* Lam.), striped maple (*A. pensylvanicum* L.) and balsam fir. There was a sparse ground cover (10-15%) of *Clintonia borealis* (Ait.) Raf., *Streptopus amplexifolius* (L.) DC. and ferns [*Osmunda* sp. and *Dryopteris phegopteris* (L.) C. Chr.], and an extensive growth of mosses on the rocks and rotting logs. The remainder of the talus was bare, with occasional forbs (*Chrysanthemum leucanthemum* L. and *Hyperricum perforatum* L.) and young tree saplings [grey birch (*Betula populifolia* Marsh.) and white birch]. Rocks were mostly 15 to 40 cm in diameter and had sharp edges, having been blasted from bedrock to the north of the valley. One individual of *S. dispar* was taken in the artificial talus just 1 m above the well-defined edge of the forest on the west side of the railroad.

The natural talus was all forested but the north side of the valley (where the talus was most extensive) was very dry, there being treeless open areas measuring as much as 10 m in diameter, with virtually no ground cover vegetation. Dominant tree species were beech and white birch, with occasional balsam fir and striped and sugar maples (*Acer saccharum* Marsh.). The ground cover was very sparse, never more than about 25% even in the most sheltered wooded areas, and dominated by *Aralia nudicaulis* L. and *Aster acuminatus* Michx. *Polystichum acrostichoides* (Michx.) Schott was the only common pteridophyte in the more mesic areas. Captures on these xeric to mesic natural talus sites were few, only 32 animals in 1684 TN (1.9 captures/100 TN).

The natural talus sampled on the south side of the valley was along a small unnamed tributary stream (which we named "Dispar Brook") and supported a very moist mature yellow birch and

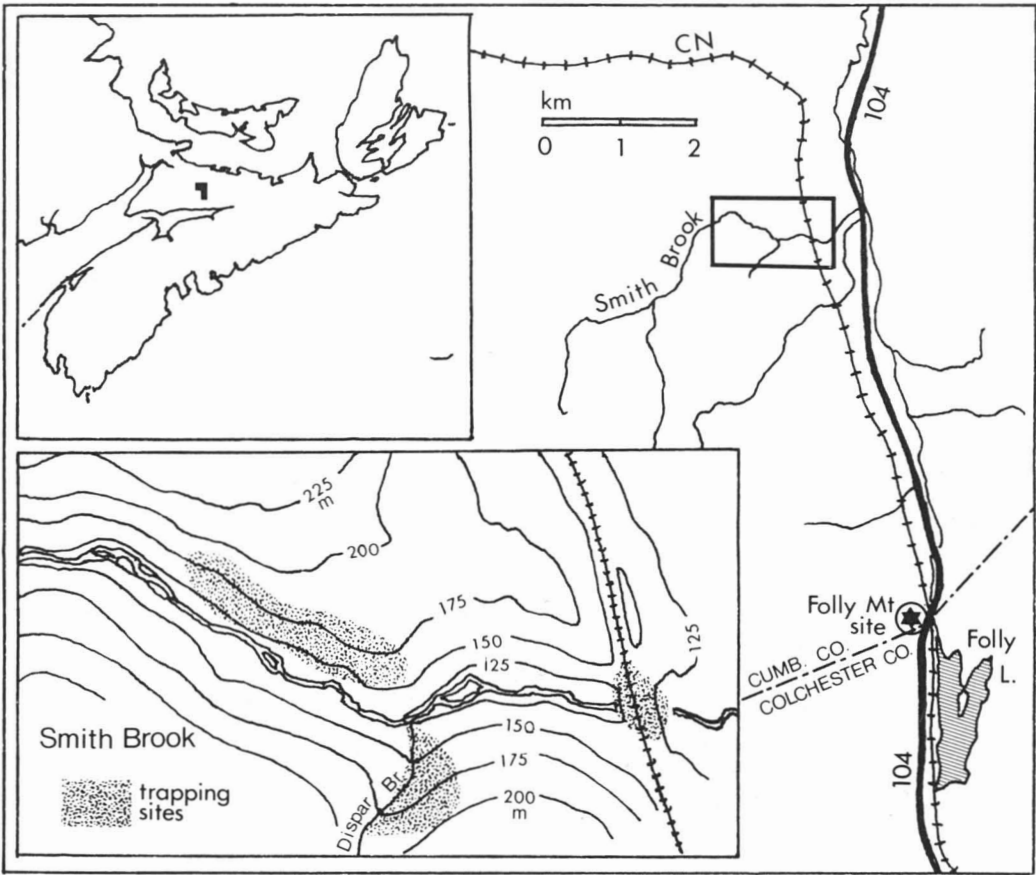


Figure 1. Location of trapping sites in Smith Brook valley, Cumberland Co., Nova Scotia, where four specimens of *Sorex dispar* were captured in 1986.

sugar maple forest with scattered balsam fir and a sparse understory of sugar maple, yellow birch and some beech (Fig. 2). There was a lush ground cover dominated by *Dryopteris spinulosa* (O. F. Muell.) Watt., with some *Aster acuminatus*, *Aralia nudicaulis* and *Oxalis montana* Raf. This vegetation concealed 90-100% of the substrate. The site yielded 73 animals in 1147 TN (6.36 captures/100 TN), including the other three *S. dispar*, all of which were taken within 5 m of the stream.

MORPHOLOGICAL ANALYSIS

The crania of the four *S. dispar* that we collected were compared to those of *S. dispar* from New Hampshire ($n = 16$), Maine ($n = 2$) and New Brunswick ($n = 2$), and with those of *S. gaspensis* from Québec ($n = 6$), New Brunswick ($n = 28$) and Nova Scotia ($n = 9$) (see Appendix for a list of specimens examined). A total of 10 measurements, which could be taken on all skulls, were used in the comparisons. They are:

- 1) least interorbital width (IOW);
- 2) least width of the maxillary plate, taken parallel to the alveolar line (MPL);
- 3) width across M2-M2 (M2M2W);
- 4) length of the upper unicuspid tooth row (UL);
- 5) P4-M3 length (LP4M3);
- 6) width across I1-I1 (I1I1W);
- 7) length of the mandible (ML);
- 8) height of the coronoid process (CH);
- 9) coronoid process-condyle length (CCL);
- 10) length of the mandibular tooth row (LP2M3).

All measurements are defined in van Zyll de Jong (1980), except for number 2 which is defined above. The measurements were made using a microlength measuring attachment on a Wild stereomicroscope.

The data were subjected to a canonical variates analysis to clarify the interrelationships among



Figure 2. Dispar Brook on the south side of Smith Brook valley, Cumberland Co., Nova Scotia, where three of the four specimens of *Sorex dispar* were captured.

geographic population samples of the two taxa. A ratio diagram was constructed to show the relative sizes and shapes of the crania of each group, using the New England *S. dispar* (*i.e.*, the New Hampshire and Maine samples combined) as a standard. The product-moment correlation coefficient, r , was used as a measure of similarity in shape between each of the geographic populations (Sneath & Sokal, 1973).

Results

Of the four captures of *S. dispar* reported here, the one trapped on 4 September in the artificial talus was a subadult male (standard measurements: 115–54–12 mm, 3.4 g). The three specimens from Dispar Brook were captured on 5 and 8 September. Two were subadult males (standard measurements: 120–57–12.5 mm, 3.9 g; and 114–54–12.3 mm, 3.6 g). The third one was an adult male with testes less than 1 mm in length (123–60.5–13 mm, 4.2 g).

Table I summarizes the total captures for all Smith Brook valley sites, and for the artificial talus and Dispar Brook sites alone. The only species observed elsewhere in the valley but not at Dispar Brook were *Tamiasciurus hudsonicus* and *Zapus hudsonius*. The Dispar Brook captures comprised 42.4% of total captures, although the trapping effort there was only 30.9% of the total.

MORPHOMETRIC COMPARISONS

Basic statistics for all ten variables are presented in Table II. Results of the canonical variates analysis are presented in a two-dimensional projection showing individual specimens of the geographic samples (Fig. 3) and in a three-dimensional one showing the group centroids connected by a minimum spanning tree giving generalized distances between nearest neighbours in canonical variates space (Fig. 4).

The two-dimensional graph (Fig. 3) shows two main groupings, with *S. dispar* on the left, and *S. gaspensis* on the right. The *S. dispar* specimens

TABLE I

Summary of total captures for all Smith Brook valley sites, and for the two traplines where *S. dispar* was captured

| 1) SMITH BROOK VALLEY SITES | | | | |
|---|---------------------------------|---------------------------|-------------------------|----------------------|
| Species | Number of captures ¹ | | | |
| | Pitfall traps (TN = 1823) | Snap traps (TN = 1799) | Live traps (TN = 90) | Total (TN = 3712) |
| <i>Sorex cinereus</i> Kerr | 2 (0.11) | 0 (0) | 0 (0) | 2 (0.05) |
| <i>S. fumeus</i> Miller | 49 (2.69) | 6 (0.33) | 0 (0) | 55 (1.48) |
| <i>S. dispar</i> Batchelder | 4 (0.22) | 0 (0) | 0 (0) | 4 (0.11) |
| <i>S. palustris</i> Richardson | 1 (0.05) | 0 (0) | 0 (0) | 1 (0.03) |
| <i>Blarina brevicauda</i> (Say) | 0 (0) | 21 (1.17) | 1 (1.11) | 22 (0.59) |
| <i>Tamiasciurus hudsonicus</i> (Erxleben) | 0 (0) | 1 (0.06) | 0 (0) | 1 (0.03) |
| <i>Peromyscus maniculatus</i> (Wagner) | 0 (0) | 40 (2.22) | 3 (3.33) | 43 (1.16) |
| <i>Clethrionomys gapperi</i> (Vigors) | 1 (0.05) | 21 (1.17) | 2 (2.22) | 24 (0.65) |
| <i>Napæozapus insignis</i> (Miller) | 0 (0) | 20 (1.11) | 0 (0) | 20 (0.54) |
| Total | 57 (3.13) | 109 (6.06) | 6 (6.67) | 172 (4.63) |
| 2) ARTIFICIAL TALUS | | | | |
| Species | Number of captures ¹ | | | |
| | Pitfall traps (TN = 397) | Snap traps (TN = 484) | Live traps (TN = 0) | Total (TN = 881) |
| <i>Sorex cinereus</i> Kerr | 2 (0.50) | 0 (0) | 0 (0) | 2 (0.23) |
| <i>S. fumeus</i> Miller | 2 (0.50) | 0 (0) | 0 (0) | 2 (0.23) |
| <i>S. dispar</i> Batchelder | 1 (0.25) | 0 (0) | 0 (0) | 1 (0.11) |
| <i>Blarina brevicauda</i> (Say) | 0 (0) | 3 (0.62) | 0 (0) | 3 (0.34) |
| <i>Peromyscus maniculatus</i> (Wagner) | 0 (0) | 14 (2.89) | 0 (0) | 14 (1.59) |
| <i>Clethrionomys gapperi</i> (Vigors) | 0 (0) | 3 (0.62) | 0 (0) | 3 (0.34) |
| <i>Napæozapus insignis</i> (Miller) | 0 (0) | 11 (2.27) | 0 (0) | 11 (1.25) |
| <i>Zapus hudsonius</i> (Zimmermann) | 0 (0) | 1 (0.21) | 0 (0) | 1 (0.11) |
| Total | 5 (1.26) | 32 (1.26) | 0 (0) | 37 (4.20) |
| 3) DISPAR BROOK | | | | |
| Species | Number of captures ¹ | | | |
| | Pitfall traps (TN = 742) | Snap traps (TN = 315) | Live traps (TN = 90) | Total (TN = 1147) |
| <i>Sorex cinereus</i> Kerr | 2 (0.27) | 0 (0) | 0 (0) | 2 (0.17) |
| <i>S. fumeus</i> Miller | 28 (3.77) | 0 (0) | 0 (0) | 28 (2.44) |
| <i>S. dispar</i> Batchelder | 3 (0.40) | 0 (0) | 0 (0) | 3 (0.26) |
| <i>S. palustris</i> Richardson | 1 (1.13) | 0 (0) | 0 (0) | 1 (0.09) |
| <i>Blarina brevicauda</i> (Say) | 0 (0) | 8 (2.54) | 2 (2.22) | 10 (0.87) |
| <i>Peromyscus maniculatus</i> (Wagner) | 0 (0) | 8 (2.54) | 10 (11.11) | 18 (1.57) |
| <i>Clethrionomys gapperi</i> (Vigors) | 0 (0) | 8 (2.54) | 1 (1.11) | 9 (0.78) |
| <i>Napæozapus insignis</i> (Miller) | 0 (0) | 1 (0.32) | 1 (1.11) | 2 (0.17) |
| Total | 34 (4.58) | 25 (7.94) | 14 (15.56) | 73 (6.36) |

¹ The number of captures per 100 trap nights (TN) is given in parentheses.

from New Brunswick and Nova Scotia, although overlapping to some extent with New England *S. dispar*, show a shift to the right in canonical space, toward New Brunswick *S. gaspensis*. The character vectors projected onto the graph suggest that

position along the first axis primarily indicates size, with larger forms situated toward the left. Position along the second axis represents shape variation. New Brunswick and Québec *S. gaspensis* are similar, as demonstrated by overlapping specimen

TABLE II
Means and standard deviations for ten cranial measurements of *Sorex dispar* and *Sorex gaspensis*

| Measurements | <i>Sorex dispar</i> | | | | <i>Sorex gaspensis</i> | | |
|---|-------------------------|----------------------|------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|------------------------|
| | <i>N.H.</i> (n = 18) | <i>Me</i> (n = 2) | <i>N.B.</i> (n = 2) | <i>N.S.</i> (n = 4) | <i>N.B.</i> (n = 28) | <i>Qué.</i> (n = 6) | <i>N.S.</i> (n = 9) |
| Least interorbital width (IOW) | 3.14 ± 0.07 | 3.15 ± 0.11 | 3.08 ± 0.12 | 3.09 ± 0.11 | 2.97 ± 0.08 | 2.95 ± 0.05 | 2.93 ± 0.05 |
| Least width of zygomatic plate (MPL) | 0.83 ± 0.09 | 0.95 ± 0.11 | 0.79 ± 0.06 | 0.87 ± 0.03 | 0.79 ± 0.14 | 0.80 ± 0.06 | 0.74 ± 0.06 |
| Width across M2-M2 (M2M2W) | 3.80 ± 0.07 | 3.81 ± 0.01 | 3.67 ± 0.07 | 3.73 ± 0.11 | 3.49 ± 0.09 | 3.48 ± 0.05 | 3.43 ± 0.03 |
| Length of unicuspid tooth row (UL) | 2.63 ± 0.06 | 2.63 ± 0.02 | 2.58 ± 0.04 | 2.65 ± 0.08 | 2.47 ± 0.05 | 2.45 ± 0.05 | 2.41 ± 0.09 |
| P4-M3 length (LP4M3) | 3.92 ± 0.06 | 3.86 ± 0.08 | 3.87 ± 0.03 | 3.87 ± 0.04 | 3.64 ± 0.07 | 3.63 ± 0.03 | 3.55 ± 0.04 |
| Width across I1-I1 (I1I1W) | 1.28 ± 0.02 | 1.30 ± 0 | 1.25 ± 0.01 | 1.27 ± 0.03 | 1.21 ± 0.03 | 1.22 ± 0.03 | 1.14 ± 0.02 |
| Length of mandible (ML) | 8.44 ± 0.10 | 8.43 ± 0.04 | 8.32 ± 0.04 | 8.28 ± 0.10 | 7.85 ± 0.18 | 7.77 ± 0.12 | 7.67 ± 0.18 |
| Height of coronoid process (CH) | 2.95 ± 0.08 | 3.01 ± 0.12 | 2.88 ± 0 | 2.98 ± 0.02 | 2.81 ± 0.05 | 2.76 ± 0.06 | 2.70 ± 0.03 |
| Coronoid process – condyle length (CCL) | 2.15 ± 0.09 | 2.25 ± 0.01 | 2.12 ± 0.03 | 2.17 ± 0.03 | 2.06 ± 0.08 | 2.00 ± 0.06 | 1.96 ± 0.05 |
| Length of mandibular tooth row (LP2M3) | 4.71 ± 0.08 | 4.68 ± 0.11 | 4.63 ± 0.04 | 4.66 ± 0.10 | 4.41 ± 0.08 | 4.39 ± 0.05 | 4.32 ± 0.06 |

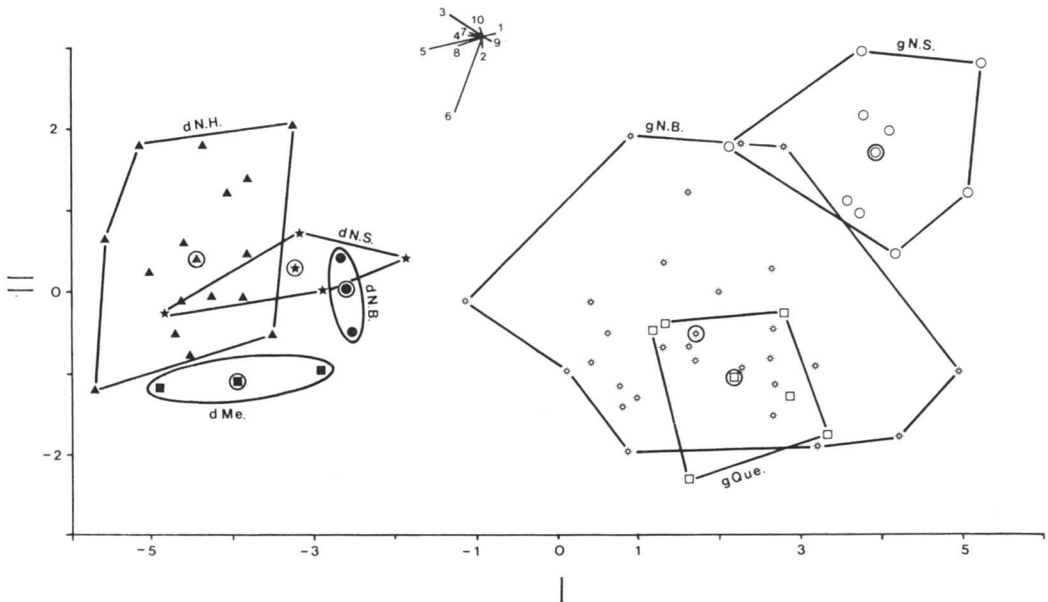


Figure 3. Position of specimens of *Sorex dispar* from New Hampshire (d N.H.), Maine (d Me.), Nova Scotia (d N.S.) and New Brunswick (d N.B.), and *S. gaspensis* from Québec (g Qué.), New Brunswick (g N.B.) and Nova Scotia (g N.S.) projected onto the first two canonical axes. Character vectors indicate the relative magnitude and direction of each character in two-dimensional canonical variate space. The numbers identifying vectors correspond to those of the measurements described under Materials and methods.

distributions and the proximity of their centroids to one another. The *S. gaspensis* sample from Cape Breton Island differs appreciably from the mainland samples of *S. gaspensis* in being situated to the right of and above them. The character vectors suggest that the Cape Breton Island population is characterized by smaller size and narrower I1-I1 width.

The morphometric relationships among our samples of the *dispar-gaspensis* complex are expressed quantitatively in terms of generalized distances between nearest neighbours in canonical space in Figure 4. There is general concordance between the geographic distances separating neighbouring populations and their separation in canonical variates space, except for neighbouring populations of *S. dispar* and *S. gaspensis* from New Brunswick. Québec and New Brunswick *S. gaspensis* are 1.63 distance (D) units apart, which is concordant with the geographic distance between them. The difference between the positions of the two along axis III is not too important, as that axis represents a small percentage of total variation. The distances separating nearest geographical neighbours within the two taxa are generally of a similar order of magnitude, except for the within-taxon distance between *S. gaspensis* from Cape Breton Island and New Brunswick, which closely approaches the between-taxon dis-

tance separating the New Brunswick *S. dispar* and *S. gaspensis* from each other.

In our comparison we have included only samples of *S. dispar* from the northern portion of its geographic range. The overall clinal variation in *S. dispar* is thus not displayed and one may get the impression that variation within *S. dispar* is exceeded greatly by the variation between it and *S. gaspensis*. Examination of the canonical plots in Kirkland & Van Deusen (1979) and French & Kirkland (1983) shows that this is not the case. The generalized distance between the samples from the southern and northern extremes of the range of *S. dispar* is equivalent to that between New England *S. dispar* and *S. gaspensis*. In other words, the New England *S. dispar* are morphometrically intermediate between *S. gaspensis* and the southernmost populations of *S. dispar*.

A ratio diagram of the 10 measured variables (Fig. 5) shows the differences in size and shape of the crania. The New Brunswick and Nova Scotia specimens of *S. dispar* were combined in this diagram because of the small sample size. The points for the *S. gaspensis* samples are all situated to the left of the line representing *S. dispar* from New England (New Hampshire and Maine combined), indicating the smaller dimensions of the former. Assessment of differences among means with the

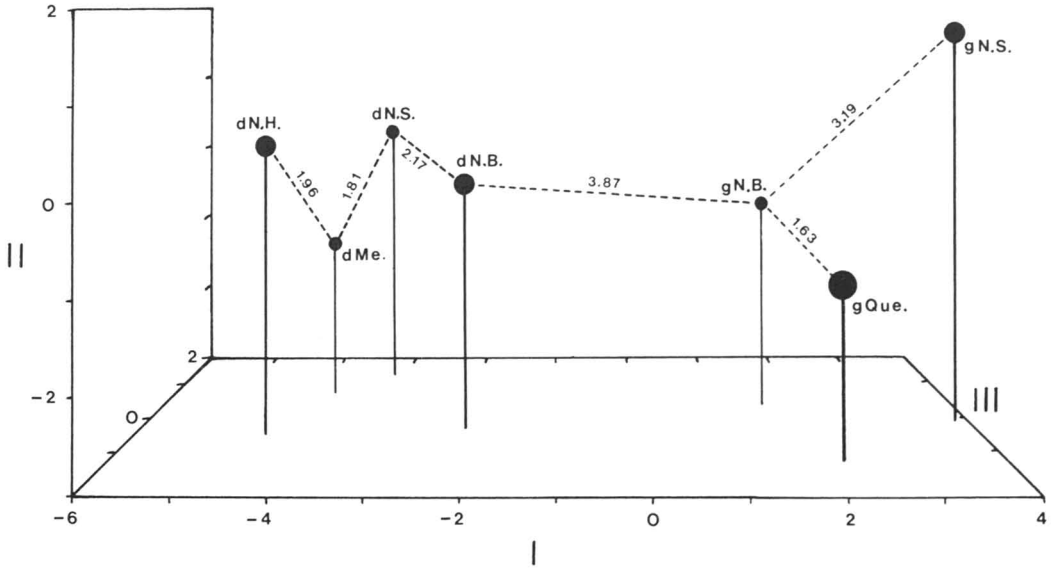


Figure 4. The centroids of the geographical samples of *Sorex dispar* and *S. gaspensis* projected onto the first three canonical axes (sample abbreviations as in Fig. 3). The minimum spanning tree, giving generalized distances between neighbours, summarizes the morphometric relationships between the populations.

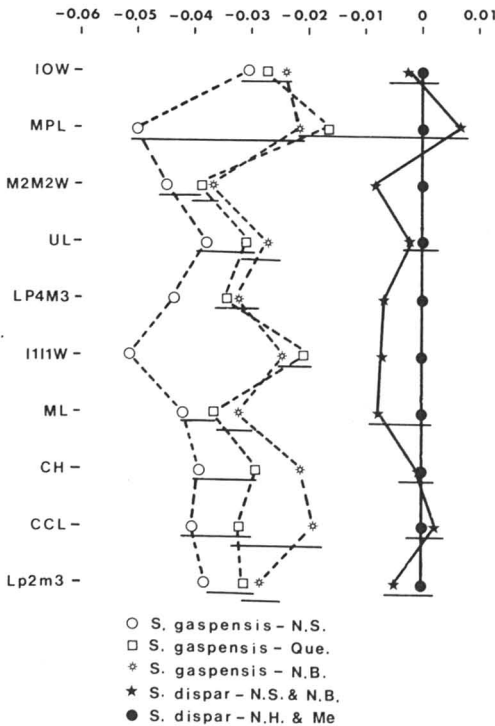


Figure 5. Ratio diagram comparing ten cranial dimensions (abbreviations as in Materials and methods) in *Sorex dispar* from the Maritimes and three geographic populations of *S. gaspensis* with *S. dispar* from New England, which serves as the standard. Nonsignificant differences are underlined.

Student-Newman-Keuls multiple range test (Sokal & Rohlf, 1981) indicates that all differences are significant at the 5% level except for the width of the maxillary plate (MPL); in that measurement, Québec and New Brunswick *S. gaspensis* are not significantly different from the two *S. dispar* samples (Fig. 5). In *S. dispar* from the Maritime Provinces, seven of ten cranial dimensions are smaller than those of New England *S. dispar*, only three of them significantly so (M2M2W, LP4M3 and I111W).

Within *S. gaspensis*, the samples from Québec and New Brunswick differ significantly from one another in only one measurement (CH), whereas the Cape Breton Island sample differs from the Québec sample in two (LP4M3, I111W), and from the New Brunswick sample in eight (LP4M3, I111W, M2M2W, UL, ML, CH, CCL and LP2M3).

As far as relative size is concerned, the ratio diagram shows a situation similar to that portrayed in Figures 3 and 4, with Cape Breton Island *S. gaspensis* being the smallest, followed by *S. gaspensis* from Québec and New Brunswick, *S. dispar* from Nova Scotia and New Brunswick, and finally *S. dispar* from New England. Similarity in shape based on the same ten variables is generally high and reveals a pattern of interlocality variation incongruent with the existence of two distinct species (Table III). If two morphologically distinct species were present, one would expect the similarity coefficient to form two distinct clusters corresponding to *S. gaspensis* and *S. dispar* populations

TABLE III

Similarities in shape (r) between each of the geographical samples of *S. dispar* and *S. gaspensis*

| | | | | | |
|-----------------------------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| New England <i>S. dispar</i> | 1.0000 | | | | |
| Maritimes <i>S. dispar</i> | 0.9717 | 1.0000 | | | |
| Nova Scotia <i>S. gaspensis</i> | 0.5256 | 0.7114 | 1.0000 | | |
| New Brunswick <i>S. gaspensis</i> | 0.9826 | 0.9986 | 0.6738 | 1.0000 | |
| Québec <i>S. gaspensis</i> | 0.9948 | 0.9430 | 0.4372 | 0.9590 | 1.0000 |

respectively. The most dissimilar with respect to shape is the Cape Breton Island population of *S. gaspensis*, with its highest similarity to Maritimes *S. dispar* ($r = 0.711$) and its lowest to *S. gaspensis* from Québec ($r = 0.437$). The highest value ($r = 0.998$), curiously, is that between New Brunswick *S. gaspensis* and *S. dispar* from the Maritimes.

Discussion

The two Smith Brook valley sites at which *S. dispar* was captured are similar to the Folly Mountain site (Scott, 1987) in all essential respects. The main differences are that the Folly Mountain site is more than 300 m from running water and the talus is not continuous. It faces east and is slightly drier than Dispar Brook (though much wetter than the driest Smith Brook valley sites), and the forest contains a higher proportion of beech. Ground cover plants cover only about 30% of the substrate. The six *S. gaspensis* sites in Cape Breton Island with which we are familiar are all essentially similar to the Folly Mountain and Smith Brook sites (Prescott, 1979; Roscoe & Majka, 1976; Scott, unpubl. data). Talus varies from continuous to interrupted or patchy; the forest cover is predominantly deciduous; ground cover plants conceal from 30% of the substrate at the driest sites to 90-100% at the dampest; and there is a deep layer of leaf litter even in the driest most open areas. Proximity to water varies from less than 5 to more than 300 m. The small mammal communities at all these sites are very similar, the principal differences being that *S. fumeus* does not occur on Cape Breton Island, and *Microtus chrotorrhinus* (Miller) has not yet been found on the Nova Scotia mainland, though it does occur in Québec, New Brunswick and New England.

The results of our craniometric analyses clearly show that the Nova Scotia specimens of *S. dispar* differ little from the two New Brunswick specimens and are close in size to populations in northern New England. The morphometric characteristics of *S. dispar* from the Maritimes indicate a continuation of the south-north size cline demonstrated by Kirkland & Van Deusen (1979). Our results further

establish that the morphological difference between *S. dispar* and *S. gaspensis* is fundamentally one of size. No other differences were found. The fact that the *S. gaspensis* intra-taxon distance from the Cape Breton Island population to the Mount Carleton population in New Brunswick ($D = 3.19$) approaches the inter-taxon distance between *S. dispar* and *S. gaspensis* in New Brunswick ($D = 3.87$) casts doubt on size being a character of specific distinction. In summary, there are two allopatric, ecologically equivalent taxa, *S. dispar* and *S. gaspensis*, which differ from one another in a single morphological parameter (size) to the same degree that populations of *S. dispar* from opposite ends of the range differ from each other. Although we have two diagnosable populations, we do not know whether or not this single known diagnostic character may be attributable to ecophenotypic variation (Wiley, 1981). The present basis for deciding the status of the two taxa is very slender indeed. In our view the question of specific identity therefore remains unresolved and cannot be settled until evidence from different character sets becomes available.

The earliest fossil evidence of *S. dispar* dates from the late Pleistocene (Kurtén & Anderson, 1980). Evidence for the presence of *S. gaspensis* in the Gaspé Peninsula 5000 years B.P. or later was found in the Saint-Elzéar cave (Lasalle & Guilday, 1980; Lasalle, 1984). It is probable that the present variation in the group arose as follows:

- 1) An expansion of the ancestral population northward into a suitable habitat following deglaciation, and a concurrent development of a south-north size cline in response to unknown factors in an environmental gradient.
- 2) A disruption of the contiguous distributional range (possibly during the Hypsithermal, 9000-2500 years B.P.) in the northern part of the range, creating one or several peripheral isolates (proto-*S. gaspensis*).
- 3) Natural selection, no longer offset by gene flow from southern populations, acted on the isolates to produce a size reduction optimal for the local environmental conditions,

resulting in the existing morphological discontinuity.

An alternative scenario is the one proposed by Kirkland & Van Deusen (1979) of a separation at the beginning of the Wisconsinan into an Appalachian refugium occupied by *S. dispar*, and a more northern continental shelf refugium or natak in the Maritimes where *S. gaspensis* could have diverged from *S. dispar*.

The discontinuity in the size cline between the two taxa would therefore be a direct result of the distributional discontinuity and the resulting disruption of gene flow between them, and does not necessarily imply attainment of specific status.

Acknowledgements

We were greatly assisted in our trapping at Smith Brook sites by Donna Naughton and Shelagh van Zyll de Jong, Canadian Museum of Nature, Ottawa; John Gilhen, Nova Scotia Museum, Halifax; Donald F. McAlpine, New Brunswick Museum, Saint John; Thomas B. Herman, Taye Teferi and Donald Stewart, Department of Biology, Acadia University, Wolfville, Nova Scotia; and Vitaly Volobouev, Laboratory of Ecological Genetics, Montpellier, France. The graphs were prepared by Donna Naughton. We are also grateful to the curators of the mammal collections at the American Museum of Natural History, New York, the National Museum of Natural History, Washington D.C., Shippensburg University (The Vertebrate Museum), Shippensburg, Pennsylvania, and the University of Connecticut (Museum of Natural History) for the loan of specimens. Thomas B. Herman, Gordon L. Kirkland, Jr., and Pierre Morisset made useful comments on the manuscript.

Literature cited

- FRENCH, T. W. & G. L. KIRKLAND, Jr., 1983. Taxonomy of the Gaspé shrew, *Sorex gaspensis*, and the rock shrew, *S. dispar*. — *Can. Fld-Nat.*, 97: 75-78.
- GEORGE, S. B., 1988. Systematics, historical biogeography, and evolution of the genus *Sorex*. — *J. Mamm.*, 69: 443-461.
- HERMAN, T. B. & F. W. SCOTT, 1984. An unusual decline in abundance of *Peromyscus maniculatus* in Nova Scotia. — *Can. J. Zool.*, 62: 175-178.
- KIRKLAND, G. L., Jr. & H. M. VAN DEUSEN, 1979. The shrews of the *Sorex dispar* group: *Sorex dispar* Batchelder and *Sorex gaspensis* Anthony and Goodwin. — *Am. Mus. Novit.*, 2675: 1-21.
- KURTÉN, B. & E. ANDERSON, 1980. Pleistocene mammals of North America. — Columbia University Press, New York, 442 p.
- LASALLE, P., 1984. Geological setting and preliminary faunal report for the St-Elzéar Cave, Québec, Canada. — Pages 332-346 in H. H. Genoways & M. R. Dawson (ed.). Contributions in Quaternary vertebrate paleontology: a volume in memorial to John E. Guilday. Carnegie Museum Nat. Hist., Pittsburg, Penn., Spec. Publ. no. 8, 538 p.
- LASALLE, P. & J. E. GUILDAY, 1980. Caverne de St-Elzéar-de-Bonaventure. Rapport préliminaire sur les fouilles de 1977 et 1978. — Ministère de l'Énergie et des Ressources, Québec, Publ. n° DPV-750, 31 p.
- PRESCOTT, W. H., 1979. The mammals of Cape Breton Highlands National Park: The small mammal surveys, 1974-1975 — Canadian Wildlife Service, Sackville, New Brunswick, 237 p.
- ROSCOE, B. & C. MAJKA, 1976. First records for the rock vole (*Microtus chrotorrhinus*) and the Gaspé shrew (*Sorex gaspensis*) from Nova Scotia and second record of the Thompson's pygmy shrew (*Microsorex thompsoni*) from Cape Breton Island. — *Can. Fld-Nat.*, 90: 497-498.
- SCOTT, F. W., 1987. First record of the long-tailed shrew, *Sorex dispar*, for Nova Scotia. — *Can. Fld-Nat.*, 101: 404-407.
- SNEATH, P. H. A. & R. R. SOKAL, 1973. Numerical taxonomy. — W. H. Freeman, San Francisco, 573 p.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF, 1981. Biometry. 2nd edition. — W. H. Freeman, San Francisco, 859 p.
- WILEY, E. O., 1981. Phylogenetics: theory and practice of phylogenetic systematics. — Wiley-Interscience, New York, 439 p.
- van ZYLL de JONG, C. G., 1980. Systematic relationships of prairie and woodland forms of the common shrew, *Sorex cinereus* Kerr, in the northern zone of contact. — *J. Mamm.*, 61: 66-75.
- YATES, T. L., R. W. BARBER & D. M. ARMSTRONG, 1987. Survey of North American collections of Recent mammals. — *Suppl., J. Mamm.*, 68(2), 76 p.

Appendix

LIST OF SPECIMENS EXAMINED

(Collection abbreviations follow Yates *et al.*, 1987)

Sorex dispar dispar

MAINE (total 2). Aroostook Co. (1 USNM); Somerset Co. (1 AMNH). — NEW HAMPSHIRE (total 16). Coos Co. (10 AMNH, 4 UCONN); Rutland Co. (2 UCONN). — NEW BRUNSWICK (total 2). Albert Co. (2 SUVM). — NOVA SCOTIA (total 4). Cumberland Co. (2 NMC, 2 NSM).

Sorex gaspensis

NEW BRUNSWICK (total 28). Northumberland Co. (28 USNM). — NOVA SCOTIA (total 9). Inverness Co. (7 NMC, 1 NSM); Victoria Co. (1 NSM). — QUÉBEC (total 6). Gaspé Peninsula (6 AMNH).

DIVERSITÉ ET ABONDANCE DES APOÏDES (HYMENOPTERA : APOIDEA) DANS L'AGROÉCOSYSTÈME DE SAINT-HYACINTHE, QUÉBEC

A. PAYETTE et D. de OLIVEIRA

Département des Sciences biologiques, Université du Québec à Montréal
C.P. 8888, Succursale A, Montréal (Québec) H3C 3P8

Résumé

La concentration et la spécialisation de l'exploitation agricole modifient la disponibilité des sites de nidification et des ressources alimentaires des apoïdes. Dans cette étude, les apoïdes furent inventoriés dans des biotopes non cultivés (une haie et une friche) et cultivés (une prairie et deux luzernières) dans la région de Saint-Hyacinthe (Québec), de mai à septembre 1984. La diversité des abeilles sauvages était plus élevée dans les milieux non cultivés. Des 61 espèces d'apoïdes dénombrées, sept seulement se retrouvaient dans les milieux cultivés. L'abeille domestique (*Apis mellifera* L.) représentait 76 % de l'effectif total. La richesse en espèces et l'abondance des apoïdes dénombrés sur des groupes de plantes indigènes, naturalisées et légumineuses, sont comparées entre les biotopes. Il y a une relation positive entre la richesse en espèces des apoïdes et celle des groupes de végétaux en fleurs, ainsi qu'entre l'abondance des apoïdes et celle des groupes de végétaux en fleurs. D'autres facteurs, toutefois, influencent la composition des apoïdes dans l'agroécosystème de Saint-Hyacinthe.

Abstract

The concentration and the specialization of agricultural exploitation modify the availability of nesting sites and food resources for bees. In this study, the Apoidea were surveyed in non-cultivated (one hedge and a fallow field) and cultivated (one meadow and two alfalfa fields) biotopes in the Saint-Hyacinthe (Québec) region, from May to September 1984. A higher diversity of native bees was found in the non-cultivated biotopes. Sixty-one species of Apoidea were observed in the five biotopes, but only seven of them were found in the cultivated biotopes. Honey bees made up 76% of the total number of insects sampled. The richness and abundance of Apoidea on groups of native, naturalized and leguminous plants were compared between biotopes. Both the richness and the abundance of Apoidea were positively correlated with plant groups in bloom. However, other factors also influenced the composition of Apoidea in the agricultural ecosystem of Saint-Hyacinthe.

Introduction

Parmi les insectes, les apoïdes sont les plus importants pollinisateurs des écosystèmes naturels et agricoles. Dans le premier cas, les abeilles sauvages ont un rôle très important dans le maintien de la diversité des plantes indigènes alors que, dans les agroécosystèmes, les apoïdes ont surtout une importance économique par la pollinisation des cultures (Free, 1960, 1970; Jaycox, 1964; McGregor, 1976; Anonyme, 1981). Or, depuis quelques décennies, nous assistons à une concentration et à une spécialisation de l'exploitation agricole dans les agroécosystèmes. Cette concentration se traduit par une augmentation de la sur-

face agricole utilisée, au détriment de la disponibilité des sites potentiels de nidification pour les abeilles sauvages, soit par la récupération des terrains en friche, soit par l'élimination des bois, des haies et des fossés (Bohart, 1952; McGregor, 1976). La spécialisation de la production agricole se traduit par une diminution des polycultures traditionnelles au profit des monocultures. L'utilisation de plantes introduites à des fins culturales favorise la dissémination de plantes adventices, lesquelles peuvent se naturaliser et contribuer alors à modifier la flore régionale et, de ce fait, les ressources alimentaires disponibles aux apoïdes.

Peu d'études en Amérique du Nord ont été réalisées sur des communautés de pollinisateurs. Mentionnons celle de Ginsberg (1983) effectuée dans un champ abandonné, celles de Plowright & Thaber (1979) et de Painchaud (1982) réalisées en milieu forestier, respectivement au Nouveau-

¹ Communication d'abord présentée dans le cadre de la deuxième conférence internationale des entomologistes d'expression française.

Brunswick et au Québec (région des Laurentides). Néanmoins, en milieu agricole, la valeur pollinisatrice des apoïdes a été démontrée dans plusieurs cultures fruitières (Brittain, 1933; Free, 1960, 1970; Pion, 1980; Boyle & Philogène, 1983; Winston & Graf, 1983; de Oliveira *et al.*, 1984a, 1984b; MacKenzie & Winston, 1984).

Cette étude avait pour but d'examiner l'influence de la concentration et de la spécialisation de l'exploitation agricole sur l'abondance et la diversité des apoïdes. L'objectif plus précis était de déterminer et comparer l'abondance et la diversité des apoïdes dans différents biotopes.

Matériel et méthodes

DESCRIPTION DES BIOTOPES

Cette étude fut réalisée dans l'agroécosystème de Saint-Hyacinthe (Québec), plus précisément dans le secteur situé entre les villes de Saint-Thomas-d'Aquin et de Saint-Hyacinthe (45°30'N., 72°59'O.), à environ 50 km à l'est de Montréal. Cette région agricole est caractérisée par de grandes superficies de maïs-grain et par une importante exploitation apicole. Elle se situe dans la vallée du Saint-Laurent, caractérisée par un sol de type argileux.

Cinq biotopes furent échantillonnés durant la saison 1984: deux milieux non cultivés, soit une haie (H) et une friche (F), et trois milieux cultivés, soit une prairie de fauche (P) et deux parcelles de luzerne (*Medicago sativa* L.) (L1 et L2). Un rucher expérimental est établi à proximité des sites étudiés, sur les terres de la Station de recherches en phytotechnie de Saint-Hyacinthe (ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec).

Haie (biotope H)

Depuis 1967, cette haie sur talus ne subit plus de pratiques culturales. D'une superficie de 1,9 hectare, elle est limitée à l'ouest et à l'est par des cultures de maïs-grain, au nord par des bâtiments agricoles et au sud par un ruisseau.

Friche (biotope F)

Ce champ, laissé en friche depuis 1973, a une superficie de 2,4 hectares; il est limité à l'ouest par une route secondaire, à l'est par un champ de maïs-grain, au nord par un bâtiment commercial et au sud par un bois dense de frênes d'Amérique (*Fraxinus americana* L.).

Prairie de fauche (biotope P)

Cette prairie, d'une superficie de 2,6 hectares, n'est plus cultivée depuis 1979. Elle est limitée à

l'ouest et au nord par des résidences, à l'est et au sud par des cultures de betteraves sucrières. Elle est délimitée par des fossés de drainage.

Luzernières (biotopes L1 et L2)

Elles ont été ensemencées en 1980. Les biotopes L1 et L2 (deux parcelles de luzerne d'une superficie de 2,7 hectares), furent sélectionnés de façon aléatoire dans deux luzernières ayant 19 et 52 hectares respectivement. Le biotope L1 est limité à l'ouest par une érablière, à l'est par une friche, au nord par le reste de la luzernière et au sud par un ruisseau. Le biotope L2 est délimité par le reste de la luzernière. Le drainage s'effectue par canalisations enterrées.

ÉCHANTILLONNAGE

De mai à septembre 1984, onze journées d'échantillonnage ont été réalisées. L'échantillonnage s'est effectué de 08:00 à 18:00 heures. La surface de chacun des biotopes fut divisée en quadrats d'un mètre carré. À chaque journée d'échantillonnage, 35 quadrats furent sélectionnés de façon aléatoire pour un total de 385 quadrats par biotope.

Nous avons identifié les plantes en fleurs présentes dans les quadrats et, pour chacune d'elles, nous avons calculé la surface moyenne occupée par 30 fleurs. Nous avons compté le nombre de fleurs et ainsi calculé la densité moyenne florale par mètre carré. Cette densité a été obtenue à partir de 10 quadrats sélectionnés de façon aléatoire dans chacun des biotopes. Puis, pour l'estimation de la surface florale de chaque espèce végétale dans un quadrat, nous avons multiplié la surface moyenne de la fleur de chaque espèce par la densité moyenne de fleurs dans les quadrats sélectionnés. Enfin le total de la surface florale pour chaque espèce végétale a été calculée en multipliant la surface florale par le nombre de quadrats et ceci pour chacun des biotopes. La surface florale, selon Ginsberg (1983), représente l'abondance des ressources alimentaires disponibles dans les biotopes.

Durant des périodes de cinq minutes d'observation, les abeilles domestiques (*Apis mellifera* L.) furent dénombrées et les abeilles sauvages récoltées avec un pot contenant du cyanure de potassium, pour identification ultérieure.

IDENTIFICATION

Les plantes en fleurs rencontrées dans les quadrats ont été identifiées à l'aide de Marie-Victorin (1964). Les espèces rencontrées furent ensuite placées dans un des groupes suivants: (I) indigènes, (N) naturalisées (adventices), et (L) légumineuses (naturalisées et introduites) (Marie-

Victorin, 1964). L'identification des abeilles sauvages fut réalisée en se référant à la collection d'apoïdes du laboratoire d'entomologie de l'Université du Québec à Montréal, et aux ouvrages de Mitchell (1960, 1962). De plus, plusieurs spécimens furent vérifiés ou identifiés par des spécialistes: Andrénilides et Mégachilides par W. E. LaBerge, et Halictides par G. C. Eickwort.

Dans cette étude, les termes apoïdes et abeilles sauvages seront utilisés différemment: le premier englobe les abeilles sauvages et l'abeille domestique, alors que le second exclut l'abeille domestique. Seules les apoïdes femelles, capturées lors du butinage du pollen ou du nectar, furent retenues pour l'analyse des données.

ANALYSE

La diversité spécifique des apoïdes a été déterminée par la mesure de l'indice de Shannon-Wiener (Margalef, 1958). Les deux composantes de la diversité sont la richesse spécifique (le nombre d'espèces récoltées dans un biotope) et la régularité (la distribution de fréquence des espèces). La diversité des apoïdes et celle des abeilles sauvages furent mesurées dans chaque biotope, sur l'ensemble de la saison. La mesure de diversité H' a été calculée en utilisant le logarithme à base 2. Les données sur les apoïdes et sur la végétation ont été soumises à des analyses de variance ANOVA et SNK à l'aide du progiciel SPSSX (Nie *et al.*, 1975). Les coefficients de corrélation de rang de Kendall entre, d'une part, la richesse et l'abondance des apoïdes et, d'autre part, la richesse et l'abondance des groupes de végétaux furent calculés pour l'ensemble des biotopes, pour chacun d'entre eux et pour toute la saison.

Résultats

ABONDANCE DES RESSOURCES FLORALES

Quarante-trois espèces de plantes en fleurs furent échantillonnées dans les biotopes étudiés. Nous avons observé une différence significative de l'abondance moyenne saisonnière des végétaux en fleurs entre les biotopes (ANOVA, $F = 3,97$, $P < 0,01$). La haie possède la plus faible abondance florale, la friche et la prairie de fauche ont des valeurs semblables et les luzernières ont les abondances florales les plus élevées (SNK, $P < 0,05$). L'abondance saisonnière moyenne des plantes indigènes est significativement plus élevée dans la friche que dans la haie, alors que la richesse spécifique est plus élevée dans cette dernière ($P < 0,05$). Les plantes naturalisées sont significativement plus abondantes dans la friche, tandis que la richesse spécifique

n'est pas significativement différente ($P < 0,05$) entre la haie et la friche. L'abondance moyenne saisonnière des légumineuses est significativement différente entre les biotopes ($F = 4,64$, $P < 0,01$). Elle est plus faible dans la haie, similaire dans la friche, la prairie et la luzernière L1, et plus élevée dans la luzernière L2 ($P < 0,05$). La richesse spécifique des légumineuses est plus élevée dans la friche et la prairie ($P < 0,05$).

Haie

Les espèces qui fleurissent le plus tôt dans la saison se retrouvent dans ce biotope. Les plantes indigènes (13 espèces) représentent 94 % de l'abondance des ressources alimentaires, tandis que les plantes naturalisées (4 espèces) et les légumineuses (1 espèce) n'en constituent que 4 % et 2 % respectivement. Le groupe des plantes indigènes produit un premier pic de floraison au début de juin et un second, plus faible, à la mi-août (fig. 1A). Les plantes naturalisées et les légumineuses sont peu abondantes dans la haie.

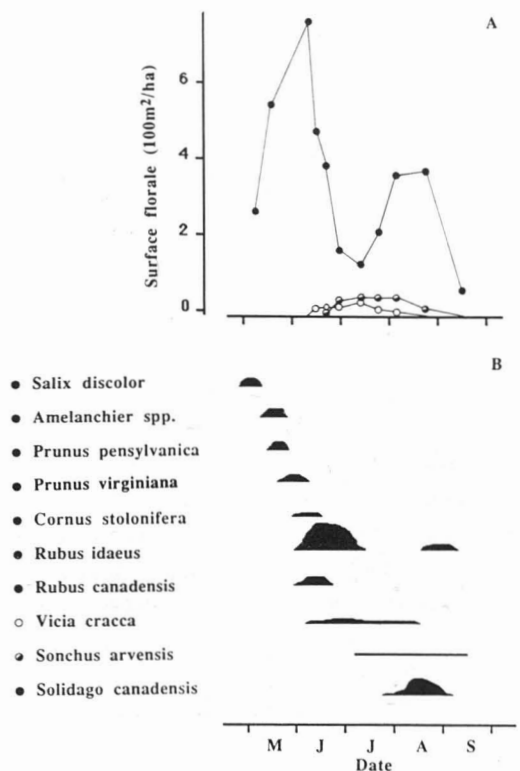


Figure 1. Ressources florales dans le biotope haie. (A) Abondance des ressources florales de mai à septembre: ● plantes indigènes, ○ plantes naturalisées. (B) Phénologie de la floraison et abondance relative des principales espèces végétales en fleurs.

L'abondance et la phénologie de la floraison des principales espèces de la haie sont représentées à la figure 1B. Le premier pic du printemps est composé de *Salix discolor* Muhl., *Amelanchier* spp., *Prunus* spp., *Cornus stolonifera* Michx. et *Rubus* spp.; le deuxième, à l'automne, est composé surtout de *Rubus idaeus* L. et *Solidago canadensis* L.

Friche

La surface florale des espèces de la friche est constituée de 39 % de plantes indigènes (10 espèces), 15 % de plantes naturalisées (8 espèces) et 46 % de légumineuses (4 espèces). L'abondance des ressources florales des espèces indigènes augmente progressivement à partir de mai pour atteindre un maximum en septembre (fig. 2A). Les plantes naturalisées, qui sont les moins abondantes dans ce biotope, atteignent un premier pic en mai et un deuxième à la fin de juillet.

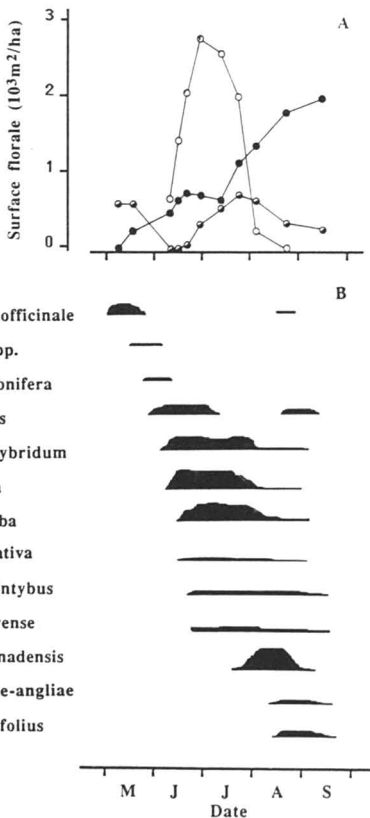


Figure 2. Ressources florales dans le biotope friche. (A) Abondance des ressources florales de mai à septembre : ● plantes indigènes, ◐ plantes naturalisées, ○ légumineuses. (B) Phénologie de la floraison et abondance relative des principales espèces végétales en fleurs.

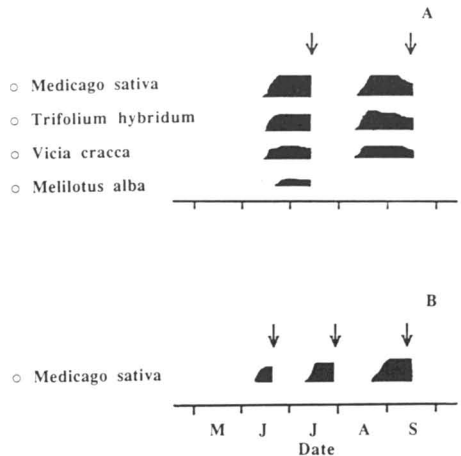


Figure 3. Phénologie de la floraison et abondance relative des légumineuses: (A) prairie, (B) luzernières L1 et L2; ↓ fauchaisons.

Les légumineuses sont particulièrement abondantes de la mi-juin à la fin de juillet (fig. 2A). Les principales espèces indigènes rencontrées en août (fig. 2B) sont *Solidago canadensis*, *Aster novae-angliae* L., *Aster cordifolius* L. et *Rubus idaeus*. Les légumineuses étaient composées des espèces suivantes: *Trifolium hybridum* L., *Vicia cracca* L., *Melilotus alba* Desr. et *Medicago sativa* L.

Prairie

On retrouve ici les quatre espèces de légumineuses mentionnées précédemment dans la friche. Deux fauchaisons sont pratiquées au cours de la saison (fig. 3A).

Luzernières

Les périodes de floraison et l'abondance des ressources florales de *M. sativa* dans les luzernières L1 et L2 sont représentées à la figure 3B. Dans ces biotopes, il y a trois périodes de floraison interrompues par des fauchaisons.

DIVERSITÉ DES APOÏDES

Les valeurs de diversité *H'* des apoïdes sont nettement plus élevées dans les milieux non cultivés que dans la prairie et les luzernières (tableau I). Dans la luzernière L2 la diversité est nulle, car les échantillons ne comprenaient qu'une seule espèce, *Apis mellifera*. Pour les abeilles sauvages, la valeur *H'* est plus élevée dans tous les biotopes (tableau I). Les résultats exprimés au tableau I indiquent que la diversité des apoïdes diminue jusqu'à tendre vers zéro à mesure que les milieux s'apparentent à des monocultures.

TABLEAU I

Diversité spécifique (H'), richesse et régularité de l'ensemble des apoïdes et des abeilles sauvages dans les cinq biotopes étudiés à Saint-Hyacinthe en 1984

| | Biotopes ¹ | | | | |
|--------------------------|-----------------------|------|----------|------|----|
| | Non cultivés | | Cultivés | | |
| | H | F | P | L1 | L2 |
| Apoïdes | | | | | |
| Diversité | 2,67 | 2,44 | 0,49 | 0,20 | 0 |
| Richesse | 54 | 30 | 5 | 4 | 1 |
| Régularité | 0,46 | 0,50 | 0,21 | 0,10 | 0 |
| Abeilles sauvages | | | | | |
| Diversité | 4,72 | 3,92 | 1,87 | 1,46 | — |
| Richesse | 53 | 29 | 4 | 3 | 0 |
| Régularité | 0,82 | 0,81 | 0,94 | 0,92 | — |

¹ H, haie; F, friche; P, prairie; L1, luzernière L1; L2, luzernière L2.

La richesse spécifique en abeilles sauvages est positivement corrélée à celle des groupes de végétaux, pour l'ensemble et pour chacun des biotopes (tableau II). Elle est aussi corrélée à l'abondance des ressources florales des groupes de végétaux dans tous les biotopes, à l'exception de la luzernière L1 (tableau II). La richesse spécifique en abeilles sauvages récoltées sur les plantes indigènes est significativement plus élevée dans la haie ($P < 0,05$) que dans la friche. Le nombre d'espèces d'abeilles sauvages récoltées sur les plantes naturalisées et sur les légumineuses est semblable dans la haie et dans la friche, mais il y est significativement supérieur à ceux de la prairie et des luznières ($P < 0,05$). Les comparaisons de la richesse totale saisonnière par groupe de végétaux (tableau III) permettent de faire ressortir d'autres éléments. En effet, la richesse spécifique totale en abeilles sauvages récoltées sur les quatre espèces de légumineuses dans la friche est supérieure à celle observée dans la prairie, avec 15 et 4 espèces respectivement. Dans la haie et la

TABLEAU II

Coefficients de corrélation de rang de Kendall¹ entre les abeilles et les groupes de végétaux, pour chacun et l'ensemble des biotopes étudiés à Saint-Hyacinthe en 1984

| Abeilles | Biotopes ³ | Richesse spécifique des groupes de végétaux ² | | | Abondance des ressources florales des groupes de végétaux ² | | |
|---|-----------------------|--|---------|---------|--|---------|---------|
| | | I | N | L | I | N | L |
| Richesse spécifique des abeilles sauvages | H | 0,64** | 0,78** | 0,69** | 0,71*** | 0,60* | 0,62** |
| | F | 0,65** | 0,68** | 0,70** | 0,56** | 0,60** | 0,79*** |
| | P | — | — | 0,82** | — | — | 0,81** |
| | L1 | — | — | 0,54* | — | — | 0,18 |
| | L2 | — | — | — | — | — | — |
| | T | 0,93*** | 0,85*** | 0,66*** | 0,78*** | 0,80*** | 0,26** |
| Abondance des abeilles domestiques | H | 0,46* | 0,87*** | 0,63* | 0,71*** | 0,81*** | 0,34 |
| | F | 0,75** | 0,26 | 0,47* | 0,46** | 0,68** | 0,51* |
| | P | — | — | 0,99*** | — | — | 0,94*** |
| | L1 | — | — | 0,82** | — | — | 0,78*** |
| | L2 | — | — | 0,81** | — | — | 0,90*** |
| | T | 0,91*** | 0,83*** | 0,67*** | 0,74*** | 0,85*** | 0,83*** |
| Abondance des abeilles sauvages | H | 0,47* | 0,78** | 0,69** | 0,83*** | 0,60** | 0,63** |
| | F | 0,74** | 0,44* | 0,75** | 0,44* | 0,73*** | 0,81*** |
| | P | — | — | 0,91*** | — | — | 0,93*** |
| | L1 | — | — | 0,53* | — | — | 0,18 |
| | L2 | — | — | — | — | — | — |
| | T | 0,92*** | 0,81*** | 0,71*** | 0,79*** | 0,83*** | 0,30** |

¹ *, $P < 0,05$; **, $P < 0,01$; ***, $P < 0,001$.

² I, plantes indigènes; N, plantes naturalisées; L, légumineuses.

³ H, haie; F, friche; P, prairie; L1 et L2, luznières L1 et L2; T, total pour l'ensemble des biotopes.

TABLEAU III

Abondance des apoïdes par biotope et par groupe de végétaux dans la région de Saint-Hyacinthe en 1984

| | Biotopes ¹ | | | | | Groupes de végétaux ² | | | | | |
|---|-----------------------|-----|----------|----|----|----------------------------------|---|---|--------|---|---|
| | Non cultivés | | Cultivés | | | Haie | | | Friche | | |
| | H | F | P | L1 | L2 | I | N | L | I | N | L |
| COLLETIDAE | | | | | | | | | | | |
| <i>Colletes simulans armatus</i> Patton | - | 6 | - | - | - | - | - | - | + | - | - |
| <i>Hylaeus affinis</i> (Smith) | 2 | 1 | - | - | - | - | + | - | - | + | - |
| <i>H. cressoni cressoni</i> (Cockerell) | 4 | 2 | - | - | - | + | + | - | + | + | - |
| <i>H. ellipticus</i> (Kirby) | 1 | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - |
| <i>H. modestus modestus</i> Say | 27 | 45 | - | - | - | + | + | - | + | + | + |
| Total des récoltes | 34 | 54 | - | - | - | | | | | | |
| ANDRENIDAE | | | | | | | | | | | |
| <i>Andrena barbilabris</i> (Kirby) | 3 | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - |
| <i>A. canadensis canadensis</i> D.T. | - | 4 | - | - | - | - | - | - | + | - | - |
| <i>A. carlini carlini</i> Cockerell | 2 | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - |
| <i>A. carolina</i> Viereck | 6 | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - |
| <i>A. cressonii cressonii</i> Robertson | 3 | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - |
| <i>A. forbesii</i> Robertson | 4 | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - |
| <i>A. frigida</i> Smith | 5 | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - |
| <i>A. hippotes</i> Robertson | 6 | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - |
| <i>A. hirticincta</i> Provancher | 3 | 6 | - | - | - | + | - | - | + | - | - |
| <i>A. imitatrix</i> Cresson | 5 | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - |
| <i>A. miranda</i> Smith | 8 | - | - | - | - | + | - | + | - | - | - |
| <i>A. miserabilis</i> Cresson | 10 | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - |
| <i>A. nasonii</i> Robertson | 5 | 3 | - | - | - | + | - | - | + | - | - |
| <i>A. rufosignata</i> Cockerell | 6 | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - |
| <i>A. sigmundi</i> Cockerell | 4 | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - |
| <i>A. vicina</i> Smith | 3 | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - |
| <i>A. wilkella</i> (Kirby) | 7 | 37 | 10 | - | - | + | - | + | - | - | + |
| <i>A. w-scripta</i> Viereck | 6 | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - |
| <i>Pseudopanurgus andreoides</i> (Smith) | - | 6 | - | - | - | - | - | - | + | - | - |
| Total des récoltes | 86 | 56 | 10 | - | - | | | | | | |
| HALICTIDAE | | | | | | | | | | | |
| <i>Halictus confusus confusus</i> Smith | 13 | 6 | - | - | - | + | + | - | - | + | + |
| <i>Lasioglossum coriaceum</i> (Smith) | 5 | 4 | - | - | - | + | - | + | - | + | + |
| <i>L. leucozonium</i> (Schrank) | 2 | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - |
| <i>L. zonulum</i> (Smith) | 2 | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - |
| <i>Evyllaenus divergens</i> (Lovell) | 4 | 1 | - | - | - | + | - | + | - | - | + |
| <i>E. foxii</i> (Robertson) | 5 | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - |
| <i>E. pectoralis</i> (Smith) | 5 | - | - | - | - | + | + | - | - | - | - |
| <i>Dialictus admirandus</i> (Sandhouse) | 5 | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - |
| <i>D. cressonii</i> (Robertson) | 9 | 6 | - | - | - | + | - | - | + | + | - |
| <i>D. dreisbachi</i> Mitchell | 6 | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - |
| <i>D. imitatus</i> (Smith) | 3 | 5 | - | - | - | + | - | - | - | + | - |
| <i>D. laevissimus</i> (Smith) | 66 | 68 | - | 6 | - | + | - | - | + | + | + |
| <i>D. lineatulus</i> (Crawford) | 6 | 2 | - | - | - | + | - | - | + | - | - |
| <i>D. oblongus</i> (Lovell) | 6 | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - |
| <i>D. versans</i> (Lovell) | 9 | 2 | - | - | - | + | - | - | + | + | - |
| <i>D. viridatus</i> (Lovell) | 5 | 9 | - | - | - | + | - | - | + | + | - |
| <i>Augochlorella striata</i> (Provancher) | 62 | 49 | - | - | - | + | + | - | + | + | + |
| Total des récoltes | 213 | 152 | - | 6 | - | | | | | | |
| MEGACHILIDAE | | | | | | | | | | | |
| <i>Heriades carinata</i> Cresson | - | 8 | - | - | - | - | - | - | + | + | - |
| <i>Hoplitis producta</i> (Cresson) | - | 9 | - | - | - | - | - | - | + | - | + |
| <i>H. truncata truncata</i> (Cresson) | 3 | 4 | - | - | - | - | - | + | - | - | + |

TABLEAU III (suite et fin)

| | Biotopes ¹ | | | | | Groupes de végétaux ² | | | | | |
|--|-----------------------|-----|----------|-----|-----|----------------------------------|---|---|--------|---|---|
| | Non cultivés | | Cultivés | | | Haie | | | Friche | | |
| | H | F | P | L1 | L2 | I | N | L | I | N | L |
| <i>Megachile centuncularis</i> (Linnaeus) | 1 | 5 | - | 2 | - | - | + | - | - | + | + |
| <i>M. gemula gemula</i> Cresson | 4 | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - |
| <i>M. inermis</i> Provancher | 2 | 8 | - | - | - | + | - | - | - | + | - |
| <i>M. melanophoea melanophoea</i> Smith | 3 | - | - | - | - | + | - | + | - | - | - |
| <i>M. pacifica</i> (Panzer) | - | - | 3 | 4 | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>M. relativa</i> Cresson | 2 | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - |
| <i>Osmia atriventris</i> Cresson | - | 3 | - | - | - | - | - | - | - | - | + |
| <i>O. simillima</i> Smith | 2 | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - |
| Total des récoltes | 17 | 37 | 3 | 6 | - | | | | | | |
| ANTHOPHORIDAE | | | | | | | | | | | |
| <i>Ceratina dupla</i> Say et <i>C. calcarata</i> Robertson ³ | 75 | 45 | - | - | - | + | + | + | + | + | + |
| APIDAE | | | | | | | | | | | |
| <i>Bombus affinis</i> Cresson | 8 | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - |
| <i>B. fervidus fervidus</i> (Fabricius) | 7 | 6 | 6 | - | - | + | - | + | + | + | + |
| <i>B. impatiens</i> Cresson | 7 | 5 | - | - | - | + | - | + | - | + | + |
| <i>B. rufocinctus</i> Cresson | 5 | - | 5 | - | - | + | - | + | - | - | - |
| <i>B. ternarius</i> Say | 3 | - | - | - | - | + | + | - | - | - | - |
| <i>B. terricola terricola</i> Kirby | 6 | - | - | - | - | + | - | + | - | - | - |
| <i>B. vagans vagans</i> Smith | 13 | 17 | - | - | - | + | - | + | + | + | + |
| Total des récoltes | 49 | 28 | 11 | - | - | | | | | | |
| TOTAL DES ABEILLES SAUVAGES | 474 | 372 | 24 | 12 | 0 | | | | | | |
| APIS MELLIFERA LINNAEUS | 824 | 606 | 322 | 470 | 491 | + | + | + | + | + | + |
| TOTAL DES APOÏDES | 1298 | 978 | 346 | 482 | 491 | | | | | | |
| NOMBRE TOTAL D'ESPÈCES D'ABEILLES SAUVAGES PAR GROUPE VÉGÉTAL | | | | | | | | | | | |
| Plantes indigènes | 44 | 18 | - | - | - | | | | | | |
| Plantes naturalisées | 13 | 18 | - | - | - | | | | | | |
| Légumineuses | 14 | 15 | 4 | 3 | - | | | | | | |

¹ H, haie; F, friche; P, prairie; L1 et L2, luzernières L1 et L2.² I, plantes indigènes; N, plantes naturalisées; L, légumineuses; +, présence; -, absence.³ Les caractères d'identification des femelles de *C. dupla* et de *C. calcarata* ne permettent pas de séparer ces deux espèces; toutefois, les mâles, de *C. dupla* étaient plus abondants que ceux de *C. calcarata*.

luzernière L1, où une seule légumineuse est présente, 14 et 3 espèces d'abeilles sauvages furent récoltées respectivement.

Les valeurs de régularité (tableau I) des apoïdes sont faibles dans tous les biotopes et varient considérablement, de 0,10 à 0,50. Cependant, en ne considérant que les abeilles sauvages, la distribution de fréquence des espèces est plus régulière d'un biotope à l'autre, et la régularité varie peu, soit de 0,81 à 0,94.

ABONDANCE DES APOÏDES

Dans les cinq biotopes étudiés en 1984, 3 592 spécimens d'apoïdes furent échantillonnés (tableau III). Parmi ces spécimens, l'abeille domestique représentait 76 % de l'effectif. Les abeilles sauvages récoltées dans la haie, la friche, la prairie et les luzernières L1 et L2 représentaient respectivement 36 %, 38 %, 7 %, 2 % et 0 % des spécimens capturés.

L'abondance des apoïdes butineuses au cours de la saison 1984 est représentée à la figure 4, pour chacun des biotopes. Dans la haie, le nombre d'apoïdes actifs à la fin de mai et au début de juin est deux fois plus élevé qu'à la fin d'août (fig. 4A), tandis qu'on observe le phénomène inverse dans la friche (fig. 4B). Dans ces deux biotopes, le nombre d'abeilles domestiques observées au printemps et à la fin de l'été est environ deux fois plus élevé que le nombre d'abeilles sauvages. Dans la prairie, les apoïdes butinent durant les deux périodes de floraison (fig. 4C). Dans la luzernière L1, l'abeille domestique est présente durant les trois périodes de floraison (fig. 4D) tandis que les abeilles sauvages ne sont récoltées que lors des deux dernières périodes de floraison. Dans ces deux biotopes (P et L1), les abeilles sauvages sont environ 10 fois moins abondantes que les abeilles domestiques. Dans la luzernière L2, on retrouve uniquement l'abeille domestique qui butine durant les trois périodes de floraison (fig. 4E).

L'abondance des apoïdes qui butinent sur les plantes indigènes est significativement plus élevée dans la haie que dans la friche ($P < 0,05$), mais sur les plantes naturalisées, l'abondance des apoïdes est plus élevée dans la friche que dans la haie ($P < 0,05$). L'abondance des abeilles domestiques sur les légumineuses ne diffère pas significativement d'un biotope à l'autre ($F = 1,78$, $P > 0,10$), alors que les abeilles sauvages récoltées sur les légumineuses sont significativement plus abondantes dans la friche que dans les autres biotopes.

L'abondance des abeilles domestiques et celle des abeilles sauvages est corrélée avec la richesse des ressources florales par groupe de végétaux; toutefois l'abondance des abeilles domestiques, dans la friche, n'est pas corrélée avec la richesse des plantes naturalisées (tableau II). L'abondance des abeilles domestiques est corrélée avec celle du groupe de végétaux sur lequel

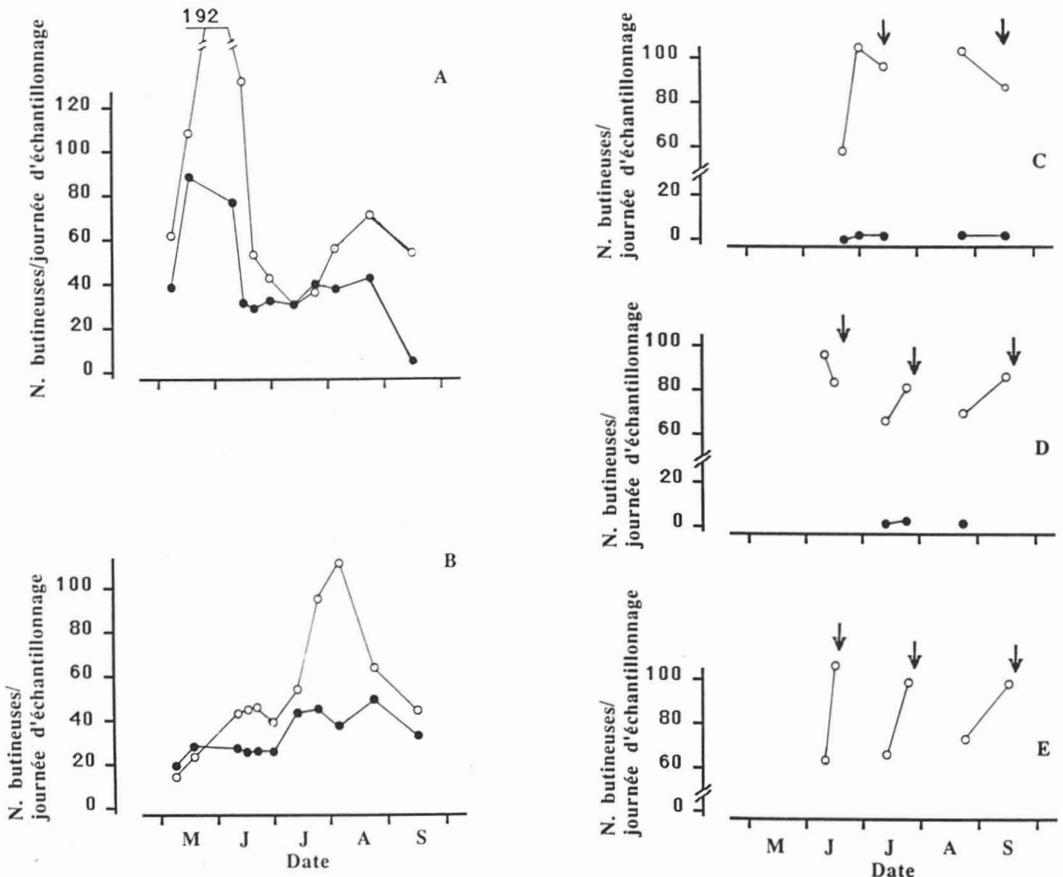


Figure 4. Abondance des apoïdes dans les biotopes: (A) haie, (B) friche, (C) prairie, (D) luzernière L1, (E) luzernière L2; ● abeilles sauvages, ○ abeilles domestiques, ↓ fauchaisons.

elles furent dénombrées (tableau II), sauf sur *Vicia cracca* dans la haie. Notons enfin que, dans tous les biotopes, à l'exception de la luzernière L1, l'abondance des abeilles sauvages est corrélée avec l'abondance des groupes de végétaux (tableau II).

Discussion

En considérant la technique de capture utilisée lors de l'échantillonnage, il est possible que certaines espèces d'abeilles sauvages qui butinent dans les corolles profondes ainsi que celles qui ont un vol rapide, soient sous-représentées dans les récoltes. Toutefois, cette technique s'avère plus efficace que celle du filet fauchoir, en particulier lors de la récolte d'abeilles sauvages sur *Rubus* spp., *Crataegus* spp., *Fragaria* spp. et *Potentilla* spp. Ces espèces possèdent en effet des caractéristiques morphologiques particulières, telles des épines ou encore des tiges très courtes, qui limitent considérablement l'usage du filet. De plus, l'usage de pots permet de récolter exclusivement les abeilles sauvages qui s'approvisionnent en pollen et en nectar.

Les fortes valeurs de diversité obtenues pour les apoïdes dans les milieux non cultivés sont principalement dues aux 61 espèces qu'on y a dénombré comparativement aux 7 espèces récoltées dans les milieux cultivés (tableau III). Selon Legendre et Legendre (1984), «la régularité de la distribution de fréquence des espèces est inversement proportionnelle à l'activité biologique dans le milieu». Les valeurs faibles de régularité obtenues pour les apoïdes, lorsque comparées avec celles des abeilles sauvages, sont surtout dues à une grande activité de butinage de l'abeille domestique dans cette région agricole. La forte proportion d'abeilles domestiques (76 %) dénombrées dans les cinq biotopes traduit bien l'importante exploitation apicole dans l'agroécosystème de Saint-Hyacinthe.

Une relation entre la richesse spécifique des pollinisateurs et celle des trois groupes de végétaux étudiés a aussi été démontrée par Heithaus (1974) dans les communautés de pollinisateurs de différents habitats. Cette relation est conforme au concept théorique voulant que la diversité des consommateurs augmente avec la diversité des ressources (Heithaus, 1974).

Plusieurs facteurs semblent influencer la composition des communautés d'abeilles sauvages dans les milieux étudiés. De nombreux sites de nidification furent recensés dans la haie et la friche, mais aucun n'a été trouvé dans les autres milieux. Stephen (1955) et Batra (1984) rapportent que la destruction des sites de nidification contri-

bue à diminuer la richesse spécifique et l'abondance des abeilles sauvages dans un milieu donné. L'absence de sites de nidification à proximité des ressources alimentaires semble aussi être un facteur qui influence la composition des communautés d'abeilles sauvages, notamment dans la prairie et les luzernières L1 et L2. C'est ainsi que l'on pourrait interpréter la faible présence ou l'absence d'abeilles sauvages dans les milieux cultivés. Stephen et al. (1969) mentionnent que le rayon d'action de butinage des abeilles sauvages est associé à leur taille corporelle. Une longue distance à parcourir du site de nidification aux ressources d'un milieu cultivé constitue un facteur limitatif pour de nombreuses espèces de petite taille. Plusieurs espèces d'abeilles sauvages dont les périodes d'activité de butinage coïncident avec la floraison de certaines plantes cultivées peuvent effectivement se déplacer jusqu'à celles-ci, mais les pratiques culturales les empêchent d'y nidifier.

Dans la luzernière L1, la relation entre l'abondance des abeilles sauvages et celle des légumineuses n'est pas significative parce que l'abondance des ressources alimentaires qu'offrent les luzernières semblent peu accessibles aux abeilles sauvages et ce, pour les raisons déjà évoquées dans l'analyse de la richesse spécifique des abeilles sauvages des milieux cultivés. En raison de leur organisation sociale très développée, les abeilles domestiques ont besoin de grandes quantités de nectar et de pollen pour maintenir et augmenter leurs populations. Parce qu'elles sont bien adaptées au vol sur de longues distances, elles peuvent exploiter avantageusement les ressources considérables offertes par les légumineuses. C'est probablement pour cette raison que l'abeille domestique, au milieu de la saison, est moins abondante dans la friche que dans les milieux cultivés. La comparaison des biotopes a montré que l'abeille domestique est l'espèce la plus fréquente sur les plantes indigènes printanières dans la haie (fig. 4A) même si ce groupe de végétaux n'est pas le plus abondant. À cette époque de la saison, l'abeille domestique butine dans la haie car les ressources printanières sont rares ou absentes dans les autres milieux.

La faible corrélation entre l'abondance des abeilles sauvages et la richesse des plantes indigènes dans la haie pourrait s'interpréter par l'abondance des *Andrena* et des *Dialictus* qui butinent principalement, en début de saison, sur les genres *Prunus* et *Rubus*. Selon Mitchell (1960), ces pollinisateurs sont caractérisés par de courtes périodes d'activité de butinage, synchronisées avec la période de floraison de leurs plantes-hôtes.

Les milieux cultivés fournissent des ressources alimentaires abondantes mais distribuées de

façon discontinue au long de la saison. La fauchaison est un facteur qui contribue à réduire les périodes de butinage d'apoïdes ou à les déplacer dans d'autres milieux afin qu'ils puissent compléter leur cycle biologique. En effet, nous avons pu observer en juillet 1984 une augmentation de la densité d'abeilles domestiques dans la friche (fig. 4B) suite aux fauchaisons effectuées dans les milieux cultivés situés à proximité de cette friche. Ce phénomène a aussi été noté en 1983 (Payette, non publié). Ce déplacement des populations d'*Apis mellifera* en réponse aux fauchaisons pourrait augmenter la compétition avec les abeilles sauvages pour les ressources de certains biotopes, provoquant ainsi des déplacements et réductions des populations. De la même façon, les plantes printanières de la haie attirent l'abeille domestique, ce qui pourrait aussi augmenter la compétition alimentaire avec les abeilles sauvages à cette époque de la saison.

L'utilisation de produits phytosanitaires est un autre facteur important pouvant être impliqué dans la réduction des apoïdes (Anonyme, 1981). L'impact des traitements insecticides a été démontré chez les abeilles sauvages, notamment au Nouveau-Brunswick et en Nouvelle-Écosse par Kevan (1975, 1977) et sur l'abeille domestique par Pion *et al.* (1984) dans des monocultures de maïs-grain du sud du Québec.

Conclusion

Plusieurs facteurs influencent la diversité et l'abondance des apoïdes dans les milieux étudiés de la région de Saint-Hyacinthe. L'exploitation des prairies et des luzernières provoque une discontinuité des périodes de floraison, alors que les haies et les friches offrent une plus grande richesse végétale et assurent une succession plus stable de la nourriture. Les différents types de substrats disponibles pour les sites de nidification dans les milieux non cultivés semblent permettre aux abeilles sauvages de maintenir leurs populations en butinant sur la flore environnante.

Le maintien et la réorganisation des milieux non cultivés (haies, friches, bois, etc.), ainsi que la restructuration des surfaces cultivées existantes (prairies, monocultures, etc.) favoriseraient l'expansion des populations d'apoïdes. En ce sens, la réalisation d'aménagements devrait être envisagée dans les régions agricoles où la pollinisation des cultures par les apoïdes est avantageuse.

Remerciements

Nous remercions S. Pion, B. Levac, L. Moreau, C. Ritchot et F. Therrien pour leur disponibilité et leurs con-

seils judicieux, autant sur le terrain qu'au laboratoire, et pour l'intérêt porté à cette étude. Nos remerciements s'adressent aussi à J. Lemaire et D. Coderre pour les discussions et suggestions en statistique, à W. E. Laberge (*Section of Faunistic Natural Resources Building*, Champaign, Illinois) pour la confirmation et l'identification des Andréniides et des Mégachilides, et à G. C. Eickwort (Université Cornell, Ithaca, New York) pour la confirmation et l'identification d'Halictides. Cette étude a été subventionnée en partie par le Conseil des recherches et services agricoles du Québec.

Références

- ANONYME, 1981. Interactions entre pesticides et pollinisateurs. — Conseil national de recherches du Canada, Ottawa, Rapport n° 18472, 215 p.
- BATRA, S. W. T., 1984. Solitary bees. — *Sci. Am.*, 250: 120-127.
- BOHART, G. E., 1952. Pollination by native insects. — Pages 107-121 in *Insects. The Yearbook of Agriculture*. U.S. Dep. Agric., Washington, 780 p.
- BOYLE, R. M. D. & B. J. R. PHILOGÈNE, 1983. The native pollinators of an apple orchard: variations and signification. — *J. hort. Sci.*, 58: 355-3363.
- BRITAIN, W. H., 1933. Apple pollination studies in the Annapolis Valley, N.S., Canada, 1928-1932. — *Bull. Dep. Agric. Can.*, no. 162, N. S., 198 p.
- de OLIVEIRA, D., S. PION & R. O. PARADIS, 1984a. La pollinisation et la production de pommes. — Pages 51-61 in C. Vincent & N. J. Bostanian (éd.). *La phyto-protection des vergers de pommiers au Québec*. Agriculture Canada, Station de recherches, St-Jean-sur-Richelieu, *Bull. Tech.* n° 19, 203 p.
- de OLIVEIRA, D., S. PION & R. O. PARADIS, 1984b. Agents pollinisateurs et productivité du framboisier Newburgh (*Rubus idaeus* L.) au Québec. — Pages 311-316 in J. N. Tasei (éd.). *V^e Symposium international sur la pollinisation*. Les colloques de l'INRA, Versailles, n° 21, 493 p.
- FREE, J. B., 1960. The pollination of fruit trees. — *Bee Wld*, 41: 141-169.
- FREE, J. B., 1970. *Insect pollination of crops*. — Academic Press, London, 544 p.
- GINSBERG, H. S., 1983. Foraging ecology of bees in an old field. — *Ecology*, 64: 165-175.
- HEITHAUS, E. R., 1974. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. — *Ann. Mo. bot. Gdn*, 61: 675-691.
- JAYCOX, E. R., 1964. Pollination of fruit trees by honey bees. — *Am. Bee J.*, 104: 338-339.
- KEVAN, P. G., 1975. Forest application of the insecticide fenitrothion and its effect on wild bee pollinators (Hymenoptera: Apoidea) of lowbush blueberries (*Vaccinium* spp.) in southern New Brunswick, Canada. — *Biol. Conserv.*, 7: 301-309.
- KEVAN, P. G., 1977. Blueberry crops in Nova Scotia and New Brunswick, pesticides and crop reductions. — *Can. J. Agric. Econ.*, 25: 61-65.
- LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1984. *Écologie numérique*. 1. Le traitement multiple des données

- écologiques, 2^e édition. — Masson, Paris et les Presses de l'Université du Québec, Montréal, 260 p.
- MacKENZIE, K. E. & M. L. WINSTON, 1984. Diversity and abundance of native bee pollinators on berry crops and natural vegetation in the lower Fraser Valley, British Columbia. — *Can. Ent.*, 116: 965-974.
- MARGALEF, R., 1958. Information theory in ecology. — *Gen. Syst.*, 3: 36-71.
- MARIE-VICTORIN, Fr., 1964. Flore laurentidienne, 2^e édition. — Les Presses de l'Université de Montréal, Montréal, 925 p.
- McGREGOR, S. E., 1976. Insect pollination of cultivated crop plants. — *Agric. Handb. U.S. Dep. Agric.*, no. 496, 411 p.
- MITCHELL, T. B., 1960. Bees of the eastern United States, Vol. I. — *Tech. Bull. N. Carol. agric. Exp. Stn*, no. 141, 538 p.
- MITCHELL, T. B., 1962. Bees of the eastern United States, Vol. II. — *Tech. Bull. N. Carol. agric. Exp. Stn*, no. 152, 577 p.
- NIE, N. H., C. H. HULL, J. G. JENKINS, K. STEINBRENNER & D. H. BENT, 1975. SPSS. Statistical Package for the Social Sciences, 2nd edition. — McGraw-Hill Co., New York, Toronto, 675 p.
- PAINCHAUD, D., 1982. Étude d'une communauté d'insectes pollinisateurs dans les Laurentides. — Mémoire de M.Sc., Université du Québec à Montréal, 202 p.
- PION, S., 1980. La pollinisation du fraisier (*Fragaria ananassa* Duch.), du pommier (*Malus pumila* Mill.) et du framboisier (*Rubus strigosus* Michx.) par les insectes. — Mémoire de M.Sc., Université du Québec à Montréal, Montréal, 180 p.
- PION, S., D. de OLIVEIRA, A. BÉLANGER & C. RITCHOT, 1984. Traitements insecticides et activité de l'abeille domestique sur le maïs-grain au Québec. — Pages 201-208 in J. N. Tasei (éd.). V^e Symposium international sur la pollinisation. Les colloques de l'INRA, Versailles, n^o 21, 493 p.
- PLOWRIGHT, R. C. & G. R. THABER, 1979. The effect of biocides on forest pollinisation in New Brunswick. — Proceedings of the IV^e Symposium on Pollination. Misc. Publs, Md agric. Exp. Stn, 1: 483-487.
- STEPHEN, W. P., 1955. Alfalfa pollination in Manitoba. — *J. econ. Ent.*, 48: 543-548.
- STEPHEN, W. P., G. E. BOHART, & P. F. TORCHIO, 1969. The biology and external morphology of bees, with a synopsis of the genera of Northwestern America. — *Bull. Ore. St. Univ. agric. Exp. Stn*, 140 p.
- WINSTON, M. L. & L. H. GRAF, 1983. Native bee pollinators of berry crops in the Fraser Valley region of British Columbia. — *J. ent. Soc., B.C.*, 79: 14-19.

**LE RÔLE DU BACILLUS THURINGIENSIS H14
DANS LA LUTTE CONTRE *SIMULIUM DAMNOSUM* THÉOBALD
(DIPTERA: SIMULIIDAE), VECTEUR DE L'ONCHOCERCOSE
EN AFRIQUE OCCIDENTALE¹**

L. K. B. AKPOBOUA, P. GUILLET, D. C. KURTAK et P. PANGALET

*Programme de lutte contre l'onchocercose en Afrique de l'Ouest
B.P. 549, Ouagadougou, Burkina Faso*

Résumé

Plusieurs formulations de *Bacillus thuringiensis* H14 (*B.t.* H14) sont utilisées comme larvicides contre *Simulium damnosum* Théobald s.l. par l'Organisation Mondiale de la Santé en Afrique de l'Ouest. Ces produits se sont révélés très efficaces et comparables en coût aux larvicides chimiques classiques dans les rivières à faible débit (au dessous de 50 m³/s). Ils sont également très sélectifs contre *Simulium* et ne constituent aucun danger pour les poissons, les crustacés et les autres insectes aquatiques. Le *B.t.* H14 est devenu un insecticide essentiel pour l'O.C.P., utilisé en rotation avec les autres larvicides, car il permet de maintenir un contrôle effectif du vecteur en cas de résistance aux insecticides chimiques. Les problèmes liés aux formulations initiales de *B.t.* H14 (faible concentration de matière active, faible dispersion et courte portée en rivière) font l'objet d'une attention particulière des producteurs et les efforts ont déjà abouti à des progrès remarquables.

Abstract

Formulations of *Bacillus thuringiensis* H14 (*B.t.* H14) are widely used as larvicides against *Simulium damnosum* Théobald s.l. by the World Health Organisation's Onchocerciasis Control Programme in West Africa. These products have proven to be highly effective and comparable in cost to classical chemical larvicides at least at low river discharges (below 50 m³/sec). They are also very selective for *Simulium* species and pose no risk for fish, crustacea or other aquatic insects. *B.t.* H14 has thus become the basis of the insecticide rotation plan used by the OCP to maintain effective vector control in the face of resistance to temephos. The initial drawbacks of the formulations (low active ingredient content, low dispersal and short range in the river) are the object of development efforts by the producers, and significant progress has already been made.

Introduction

L'onchocercose est une filariose due au développement dans le derme de l'homme, de la filaire *Onchocerca volvulus* Leuckart. Ce ver parasite est «vivipare» et émet pendant la plus grande partie de sa vie, de l'ordre de 10 ans, des embryons ou microfilaires localisés dans les tissus dermiques, provoquant des prurits et lésions cutanées; ces microfilaires peuvent envahir l'œil causant des troubles oculaires graves dont le terme ultime est la cécité.

En Afrique de l'Ouest, les efforts de lutte contre les simulies vectrices de l'onchocercose humaine datent de plusieurs décennies (Davies *et al.*, 1962; Le Berre *et al.*, 1978; Philippon & Le Berre, 1978). Le Programme de Lutte Contre l'Onchocercose (O.C.P.), initié en 1974 par l'Organisation Mondiale de la Santé en Afrique occidentale, connaît un succès considérable (Anonyme, 1985). Dans plus de 90 % de l'aire initiale, la transmission de l'onchocercose a été interrompue. Dans la majorité des villages où de récents résultats de l'évaluation épidémiologique ont signalé une transmission résiduelle, l'incidence de la maladie et la charge de la communauté en microfilaires continuent de diminuer rapidement, indiquant que les épisodes de transmission restent des événements

¹ Communication d'abord présentée dans le cadre de la deuxième conférence internationale des entomologistes d'expression française.

rares. Les résultats des enquêtes ophtalmologiques entreprises dans les villages initialement hyperendémiques de la zone initiale ayant subi 12 à 13 ans de traitements larvicides réussis, montrent qu'actuellement moins de 0,6 % de la population a des microfilaries dans les yeux par rapport à plus de 50 % au début de la lutte antivectorielle.

Malgré l'introduction d'un microfilaricide, l'ivermectine, la lutte contre l'onchocercose repose principalement sur le contrôle du vecteur. Il consiste en l'épandage de larvicides dans les rivières, en amont des rapides où se développent les larves de simulies. Cette stratégie permet d'attaquer celles-ci à leur stade le plus vulnérable, alors qu'elles sont concentrées dans une zone limitée et identifiable, contrairement aux adultes qui se dispersent sur de grandes étendues. L'utilisation des aéronefs permet d'atteindre en toute saison les gîtes de reproduction, de les traiter rapidement et efficacement en utilisant une quantité minimum d'insecticide.

À son début en 1975, le contrôle des populations de *Simulium damnosum* Théobald s.l. était basé sur l'utilisation d'un seul larvicide, le téméphos (Abate®), un organophosphoré. À la fin de 1978, l'aire opérationnelle couvrant 650 000 km² concernait sept pays : Niger, Bénin, Togo, Burkina Faso, Mali, Côte d'Ivoire et Ghana. En mars 1979, la zone d'opération a été étendue au sud de la Côte d'Ivoire, soit une extension de 110 000 km². En mars 1980, les densités simulidiennes sur le Bas Bandama en Côte d'Ivoire augmentaient malgré les traitements hebdomadaires. En mai 1980, des tests de sensibilité (Guillet *et al.*, 1980), mirent en évidence une résistance au téméphos chez une espèce forestière (*Simulium sanctipauli* Vajime & Dunbar) du complexe *Simulium damno-*

sum. Cette résistance a nécessité l'introduction de produits alternatifs, parmi lesquels figurait le *Bacillus thuringiensis* sérotype H14 (*B.t.* H14).

Après un bref rappel des insecticides chimiques couramment en usage, le présent article a pour objectif de faire une mise au point sur l'utilisation du *B.t.* H14 dans la campagne de lutte contre les vecteurs de l'onchocercose humaine en Afrique de l'Ouest.

Larvicides utilisés par l'O.C.P.

L'O.C.P. utilise couramment cinq larvicides, soit quatre composés appartenant à différents groupes chimiques et un insecticide biologique, le *B.t.* H14 (tableau I).

TÉMÉPHOS

Le téméphos fut le seul insecticide utilisé par l'O.C.P. depuis 1975, après que les travaux menés pendant la période préparatoire eurent montré les très bonnes performances de cet organophosphoré sous forme de concentré émulsifiable à 20 %. (Quélénnec, 1970; Le Berre *et al.*, 1972). La turbidité et le fort débit des rivières augmentent l'efficacité du téméphos, à tel point que la dose peut être réduite de 0,1 à 0,05 mg/L par 10 minutes en saison des pluies. Aux doses utilisées, cet insecticide ne présente pas d'effet toxique pour les poissons et les mammifères, et son effet sur la faune non-cible est négligeable (Laws *et al.*, 1968; Dejoux, 1983; Elouard, 1983). Il présente une portée de 20 à 40 km aux débits élevés. Sur le terrain, il retient son efficacité pendant au moins trois ans lorsqu'il est entreposé sous des conditions tropicales (Kurtak *et al.*, 1987). Les possibilités d'utilisation de ce produit

TABLEAU I

Larvicides actuellement utilisés par le Programme de Lutte contre l'Onchocercose (O.C.P.)

| Composé | Classe | Formulation | Dose opérationnelle (mg l.a./L) | Volume de formulation (L × m ³ /sec) |
|-------------------------------|--------------------|------------------------|---------------------------------|---|
| Téméphos | Organophosphoré | Concentré émulsifiable | 0,05 à 0,1 | 0,15 à 0,3 |
| Chlorphoxime | Organophosphoré | Concentré émulsifiable | 0,05 | 0,15 |
| Carbosulfan | Carbamate | Concentré émulsifiable | 0,05 | 0,12 |
| Perméthrine | Pyréthriinoïde | Concentré émulsifiable | 0,015 | 0,045 |
| <i>B.t.</i> H14 Teknar® | Toxine bactérienne | Suspension | 1,6 | 1,15 |
| <i>B.t.</i> H14 Sandoz HPD | Toxine bactérienne | Suspension | 1,2 | 0,72 |

ont diminué à cause de la résistance qu'ont développée les espèces forestières (Guillet *et al.*, 1980) et sylvicoles (Kurtak, 1983) du complexe *S. damnosum*.

CHLORPHOXIME

Le chlorphoxime a été introduit en 1980 dans l'O.C.P. pour traiter les similies résistantes au téméphos. Il s'agit d'un organophosphoré sous forme de concentré émulsifiable à 20 %. À la dose opérationnelle de 0,05 mg/L par 10 minutes, la toxicité de ce produit pour la faune non-cible est plus élevée que celle du téméphos (Gibon & Troubat, 1980). Sa portée de 15 km et sa stabilité au stockage (deux ans au maximum) sont nettement inférieures à celles du téméphos (Kurtak *et al.*, 1987). Chez les similies forestières résistantes au téméphos, la résistance au chlorphoxime apparaît en moins d'un an d'utilisation hebdomadaire de cet insecticide. Cette résistance n'est pas toujours stable et peut régresser après l'arrêt des traitements (Kurtak *et al.*, 1982, 1987).

PERMÉTHRINE

À cause de la toxicité plus élevée de ce pyrèthroïde pour la faune d'invertébrés non-cibles, la perméthrine est utilisée uniquement pendant la saison des pluies (débit supérieur à 70 m³/sec) pour un maximum de six à huit cycles hebdomadaires. Elle est plus efficace contre les populations résistantes aux organophosphorés, à cause de la corrélation négative entre la résistance aux organophosphorés et la sensibilité aux pyrèthroïdes. Toutefois, elle perd son efficacité dans les eaux contenant de fortes concentrations d'algues et lorsque la température de l'eau est supérieure à 30°C (Kurtak *et al.*, 1987). L'usage opérationnel de ce produit sous forme de concentré émulsifiable à 20 % à la dose de 0,015 mg/L par 10 minutes a commencé en 1985. Jusqu'à présent, ce produit a montré une grande stabilité dans les conditions de stockage sur le terrain et aucune résistance à ce produit n'a encore été observée.

CARBOSULFAN

Le carbosulfan, un carbamate, semble moins toxique pour les organismes non-cibles que la perméthrine, mais plus toxique que le téméphos et le chlorphoxime à la dose opérationnelle de 0,05 mg/L par 10 minutes (Kurtak *et al.*, 1987). Son utilisation n'est envisagée que dans les rivières dont le débit dépasse 75 m³/sec et pour un nombre maximal de 10 cycles hebdomadaires. En effet, dans les rivières au débit inférieur à 25 m³/sec, l'épandage de carbosulfan présente un risque pour les poissons. On a craint le développement d'une résistance croisée entre les carbamates et les organophosphorés (Hemingway & Lines,

1985), mais depuis l'introduction du carbosulfan en 1985, la sensibilité à ce produit n'a pas baissé.

BACILLUS THURINGIENSIS SÉROTYPE H14

Cette bactérie produit à la sporulation des inclusions cristallomorphes contenant une endotoxine. Sous l'action combinée du pH intestinal et des enzymes digestifs des larves de moustiques ou de similies, ces inclusions libèrent plusieurs polypeptides dont certains sont toxiques pour les larves. Les spores n'ont en revanche aucune toxicité (de Barjac, 1978).

Le *B. thuringiensis* sérotype H14, découvert en 1977 (Goldberg & Margalit, 1977) et décrit en 1978 (de Barjac, 1978), a ouvert de nouvelles perspectives à cause de son action spécifique sur les larves de *Simulium* et de certains moustiques (Undeen & Berl, 1979; de Barjac & Coz, 1979; Weiser & Vankova, 1978). Cette souche de *B. thuringiensis* a été testée sur le terrain avec succès contre les larves de similies (Guillet & de Barjac, 1979; Undeen & Colbo, 1980).

Efficacité

Les produits primaires non formulés (lyophilisés ou atomisés) sont très toxiques pour les larves de similies (CL100 de 0,05 à 0,2 mg/L par 10 minutes). L'efficacité des formulations expérimentales ou commerciales est plus faible (CL100 de 0,4 à plus de 3,2 mg/L par 10 minutes) (Guillet *et al.*, 1982).

Comme pour tous les larvicides antisimulidiens, l'efficacité du *B.t.* H14 dépend largement de sa formulation (Jamnback & Means, 1968; Guillet & Escaffre, 1979). En effet elle peut varier indépendamment du titre mesuré par les essais au laboratoire sur les larves de moustiques; ce titre est exprimé en Unités de Titre International (UTI) d'*Aedes aegypti* par mg (Molloy *et al.*, 1984).

L'efficacité d'une formulation de *B.t.* H14 varie généralement en fonction de quatre facteurs principaux: ses caractéristiques physiques, son titre en toxine, la sensibilité des larves de similies et, la qualité de l'eau de la rivière.

La toxine du *B.t.* H14 agissant uniquement après ingestion, il n'est pas surprenant, compte tenu du mode de nutrition des larves de similies, que l'efficacité dépende de la nature et de la taille des particules qui constituent les formulations (Molloy *et al.*, 1984). Des recherches ont démontré que les formulations de *B.t.* H14 constituées de suspensions concentrées de très fines particules sont beaucoup mieux adaptées à l'utilisation opérationnelle contre les larves de similies que les formulations à grosses particules. (Guillet *et al.*, 1982). L'efficacité des formulations constituées de fines particules ne dépend pas du temps de con-

tact, que celui-ci soit de quelques secondes à plusieurs dizaines de minutes (Guillet, 1985).

Sélectivité

Les traitements à grande échelle effectués par l'O.C.P. ont montré que le *B.t.* H14 présente une grande sécurité d'emploi vis-à-vis des organismes non-cibles (Lacey *et al.*, 1982a), dont les mammifères, et qu'il ne pose aucun problème sérieux de contamination de l'environnement (Weiser & Vankova, 1978; Dejoux, 1979).

Stabilité

La delta endotoxine du *B.t.* H14 est thermostable (de Barjac, 1978). Il a été démontré que l'activité des formulations de *B.t.* H14 peut être conservée même après 16 mois de stockage sous le soleil tropical (Guillet *et al.*, 1982).

Possibilité de développement d'une résistance

Une résistance à la toxine du *B.t.* H14 a déjà été induite chez les larves de moustiques lors des essais en laboratoire; cependant cette résistance atteint un niveau moins élevé et régresse très rapidement après l'arrêt de la pression sélective (Georghiou, 1985). Une méthode standard d'évaluation de la sensibilité des larves du complexe *S. damnosum* au *B.t.* H14 a été mise au point (Lacey *et al.*, 1982b) et modifiée (Guillet *et al.*, 1985) en vue de son utilisation sur le terrain. Elle consiste à mettre en contact les larves de simules avec une préparation standard de *B.t.* H14 produite par

l'Institut Pasteur de Paris (IPS 80) titrant 15 000 UTI d'*Aedes aegypti* par mg à température constante. Cette technique couramment utilisée par l'O.C.P. n'a pas jusqu'à présent permis de mettre en évidence une résistance au *B.t.* H14, malgré l'utilisation massive de ce produit depuis 1981.

Rôle du *B.T.* H14 dans les opérations de contrôle des simules depuis 1981

De 1975 à 1979, le téméphos a été le seul insecticide employé par l'O.C.P. En 1980, le chlorphoxime fut introduit sur tous les sites au fur et à mesure de l'apparition de la résistance au téméphos chez les populations de *S. sanctipauli* du sud de la Côte d'Ivoire. La majeure partie des rivières en Côte d'Ivoire fut donc traitée au chlorphoxime en 1981 (fig. 1).

En fin 1981, avec l'apparition soudaine de la résistance croisée aux organophosphorés dans le sud de la Côte d'Ivoire, la formulation de *B.t.* H14 de la compagnie Sandoz (SAN 402 WDC), connue sous le nom commercial de Teknar®, fut sélectionnée et testée sur le Bandama. Environ 8 000 litres de Teknar® furent ainsi utilisés (fig. 1).

Malgré les succès enregistrés sur le plan du contrôle des vecteurs, des problèmes liés à l'utilisation du *B.t.* H14 représentaient un handicap important pour les opérations. Pour une meilleure dispersion lors de son application dans les rivières, le Teknar® devait être préalablement dilué avec

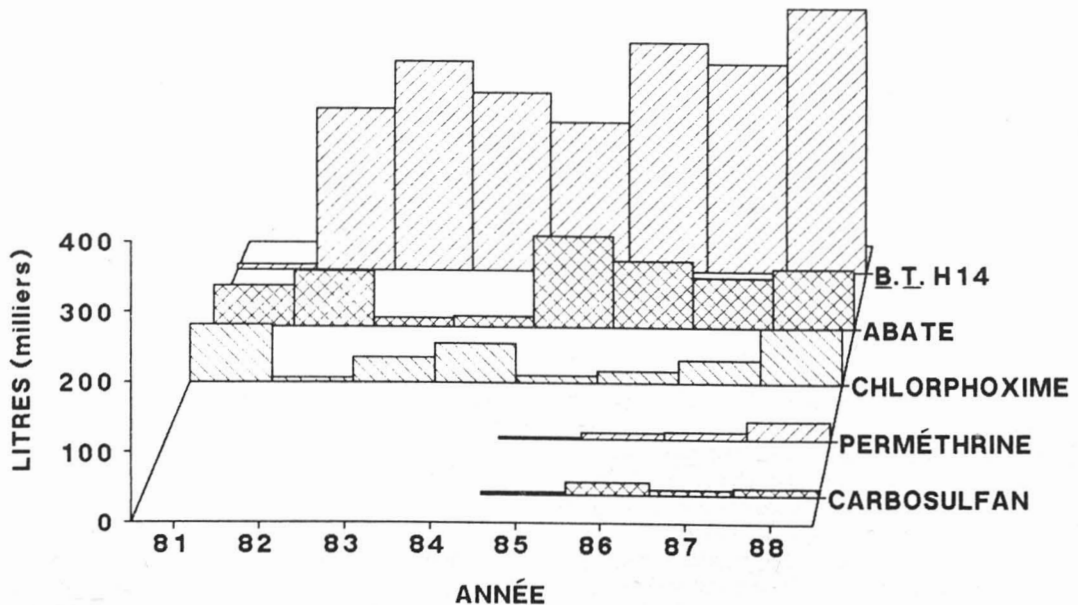


Figure 1. État comparatif des larvicides utilisés.

plus de 20 % d'eau, ce qui augmentait le volume de produit à transporter et à épandre. L'utilisation du Teknar® dilué, à cause du volume à transporter, se limitait aux rivières dont le débit ne dépasse pas 50 m³/s et posait de sérieux problèmes, entre autre une portée très limitée (moins de 5 km) et une viscosité à la fois excessive et variable nécessitant l'ajustement du taux de dilution. L'épandage d'énormes quantités (jusqu'à 200 litres par point d'épandage) entraînait un coût d'application très élevé. Les hélicoptères qui épandaient en moyenne 20 litres de téméphos à l'heure depuis 1975 étaient obligés, en fin 1981, d'épandre avec le Teknar® WDC plus de quatre fois ce volume, soit une moyenne de 85 litres à l'heure. Pour le traitement au téméphos, les hélicoptères étaient tous équipés du système «vide-vite» et de pompes pour la surpression de l'insecticide. Il fallut modifier les appareils de traitement pour l'utilisation du Teknar® dont la viscosité élevée ne permettait pas l'application par gravité. Les hélicoptères furent équipés d'un système de pulvérisation constitué d'une courte rampe de 1,6 m munie de trois à cinq buses avec pompe; le système «vide-vite» monté sur les avions, grâce à la plus grande vitesse au moment de l'épandage, permettait d'obtenir une dispersion suffisante du produit au point de traitement et fut conservé.

En 1982, la propagation de la résistance sur les bassins avoisinants nécessita une utilisation accrue du *B.t.* H14 en saison sèche sur les rivières de moyens débits. Pendant la saison des pluies, les coûts d'opération furent augmentés malgré la mise en œuvre d'un hélicoptère gros porteur devenu nécessaire pour l'épandage. Ainsi, 233 000 litres de Teknar® ont été épandus, soit 30 fois plus qu'en 1981. Le chlorphoxime était utilisé uniquement sur le bassin de la Marahoué où la sensibilité des simuliés à ce produit était devenue normale en fin de la saison des pluies. Le téméphos fut utilisé sur les bassins où se développaient conjointement les espèces forestières et savanicoles de simuliés; ce traitement sélectif visait à détruire ces dernières.

En 1983, l'apparition d'une baisse de sensibilité au téméphos chez les espèces savanicoles sur le Bas Bandama en Côte d'Ivoire nécessita l'abandon de cet insecticide sur tout le bassin et un usage intensif du Teknar® WDC. En raison du risque de propagation de la résistance, la limite d'utilisation du Teknar® WDC sur ce cours d'eau fut portée à 250 m³/s. Grâce au déficit hydrologique exceptionnel du Bandama en 1983, cette limite ne fut heureusement jamais atteinte. Sur le reste du réseau ivoirien, on alterna le Teknar® WDC et le chlorphoxime dans les zones où la sensibilité à ce dernier était redevenue normale. Au total 310 000 litres de Teknar® WDC ont été ainsi

utilisés tandis que le chlorphoxime représentait 10 % du volume total des insecticides utilisés. Le téméphos était maintenu dans les zones où il n'y avait pas de résistance à ce produit.

En 1984, l'utilisation du chlorphoxime fut plus importante (17 % du volume total des insecticides) à cause des débits trop importants des rivières pour le traitement au Teknar® WDC et à cause du retour de la sensibilité des espèces simuliédiennes à ce produit. Le téméphos qui représentait 39,2 % du volume total d'insecticides en 1981, n'en représentait plus que 24,8 % l'année suivante, puis respectivement 3,7 % et 4,7 % pour les années 1983 et 1984. Le volume total de *B.t.* a été de 257 000 litres en 1984 (fig. 1). Le *B.t.* H14, qui ne représentait que 5,4 % du volume total des insecticides épandus en 1981, en constituait 73 % en 1982 et s'est maintenu au-dessus de ce pourcentage en 1983 et 1984, et devenait donc l'insecticide de base pour le traitement des populations résistantes aux organophosphorés.

En 1985 la compagnie Sandoz a mis au point une formulation améliorée de *B.t.* H14 dérivée d'une souche asporogène, le Teknar® HPD. Cette formulation s'est avérée efficace à la dose de 0,8 mg/L par 10 minutes. Elle est utilisée à la dose opérationnelle de 1,2 mg/L par 10 minutes sans adjonction d'eau. Bien que la précipitation en 1985 ait été plus importante qu'au cours des années précédentes, l'utilisation du *B.t.* H14 a été réduite à 218 000 litres. Ceci était dû aux plus faibles doses de Teknar® HPD utilisées et à l'introduction de nouveaux insecticides chimiques, la perméthrine et le carbosulfan, efficaces contre les espèces résistantes au téméphos. Le Teknar® HPD représentait 59 % du volume total des insecticides utilisés, le téméphos 36 %, le chlorphoxime environ 2 %, la perméthrine 0,08 % environ, et le carbosulfan 1,5 %. La stratégie d'utilisation des cinq larvicides était basée sur le système de rotation suivant: le *B.t.* H14 (Teknar® HPD) sur les rivières dont le débit est inférieur à 75 m³/s, le chlorphoxime durant environ huit semaines pour des débits supérieurs à 75 m³/s, la perméthrine durant six semaines dans les mêmes conditions hydrologiques pour empêcher une sélection des espèces résistantes au chlorphoxime, retour au chlorphoxime ou au carbosulfan jusqu'à ce que le débit baisse au-dessous de 75 m³/s, permettant une reprise des traitements au Teknar® HPD.

En 1986, l'utilisation du Teknar® HPD a été étendue au fleuve Niger et ses affluents au Mali, où la résistance des simuliés savanicoles au téméphos venait d'être détectée. Environ 330 000 litres de *B.t.* H14, soit 70 % du volume total des larvicides, ont été utilisés durant cette période, en rotation avec les quatre insecticides chimiques sur la base du principe précédemment exposé.

En 1987, la compagnie Abbott a mis au point une formulation de *B.t.* H14 équivalente au Teknar® HPD, le Vectobac 12AS. L'O.C.P. utilisa donc conjointement ces deux formulations, dont le prix était devenu beaucoup plus compétitif par rapport aux insecticides chimiques. Ainsi, 300 000 litres de *B.t.* H14 (Teknar® HPD et Vectobac 12AS confondus), soit 71 % du volume total des larvicides, ont été utilisés pour couvrir la zone initiale et la Guinée. Le téméphos (17 % du volume total) fut surtout utilisé à l'est pour le traitement des rivières du sud du Togo et du sud du Bénin.

À la fin de 1987, la résistance au téméphos a été détectée sur certaines rivières du Bénin et en début de 1988 sur les bassins de l'ouest du Mali : ceci a occasionné une extension de l'utilisation du *B.t.* H14, de concert avec la réintroduction des organophosphorés sur les bassins où la résistance des simulies savanicoles à ces produits avait régressé. La quantité totale de *B.t.* H14 utilisé pour l'année 1988 a été évaluée à 380 000 litres.

Problèmes liés à l'utilisation du *B. thuringiensis* H14

Certains problèmes liés à l'utilisation du *B.t.* H14 demeurent et ont trait à la dispersion du produit, à son inhibition par les algues, sa portée et la température de l'eau.

La densité du Teknar® étant supérieure à celle de l'eau, il est possible qu'un pourcentage non négligeable du produit sédimente au point d'application avant son passage dans les gîtes.

Une perte d'efficacité du Teknar® a été observée sur certaines rivières (Comoé, Bandama, Sassandra) où les effluents des usines favorisent une croissance importante des algues en saison sèche (Kurtak *et al.*, 1987). Sur certains cours d'eau, la densité des algues atteint 1500 à 3000 cellules/mL et les doses de *B.t.* H14 doivent être doublées. L'inhibition semble due à la rétention des cristaux de toxines sur les algues, empêchant leur ingestion par les larves. Des études sont en cours pour évaluer l'implication opérationnelle de cette interférence.

La portée limitée du Teknar® force à multiplier les points d'application, ce qui entraîne un coût d'utilisation élevé. Pour une même rivière, le nombre d'heures de vol nécessaires pour appliquer le Teknar® est environ de 1,5 à 2 fois plus élevé qu'avec le téméphos.

De nombreuses études ont mis en évidence la corrélation entre la température de l'eau et la mortalité des larves de simulies (Molloy *et al.*, 1984; Lacey & Mulla, 1977; Morin *et al.*, 1988). Dans le

cas des larves du complexe *S. damnosum*, la mortalité est moindre lorsque la température de l'eau est de 20°C. Dans la zone de l'O.C.P., la température de 25° à 30°C généralement observée sur les gîtes larvaires (Ocran *et al.*, 1982) n'influe pas significativement sur la sensibilité des larves au *B. thuringiensis* H14.

Conclusion

Les perspectives offertes par la lutte biologique pour le contrôle des simulies se limitent actuellement à l'emploi du *B.t.* H14. Suite à la résistance des simulies aux organophosphorés, cet entomopathogène a atteint rapidement le stade de l'utilisation opérationnelle, bien que des améliorations soutenues soient encore nécessaires. Un grand pas a été franchi avec les nouvelles formulations qui sont plus fluides et plus efficaces. Ces nouvelles formulations permettent d'étendre progressivement l'utilisation du *B.t.* H14 au traitement des populations résistantes dans l'ensemble de l'aire couverte par le Programme de Lutte contre l'Onchocercose pendant la période des basses eaux.

Le *B.t.* H14 permet de limiter, dans le temps et dans l'espace, l'usage d'insecticides chimiques moins sélectifs, ce qui diminue ainsi leur impact écologique et le risque de développement d'une résistance. Bien que le *B.t.* H14 soit moins performant et plus coûteux d'utilisation que le téméphos, il représente actuellement un atout majeur pour le Programme dans la poursuite de son action à long terme.

L'emploi des toxines bactériennes du fait de leurs propriétés remarquables, représente sans doute, en matière de lutte larvicide, l'une des solutions d'avenir les plus prometteuses. Les recherches devront se poursuivre pour obtenir de nouvelles formulations de *B.t.* H14 et éventuellement d'autres agents biologiques adaptés à la lutte contre les vecteurs de l'onchocercose.

Références

- ANONYME, 1985. Dix années de lutte contre l'onchocercose en Afrique de l'Ouest. — WHO, Onchocerciasis Control Programme, Ouagadougou, Burkina Faso, Rapp. interne n° GVA/85.1A, 137 p.
- de BARJAC, H., 1978. Une nouvelle variété de *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* serotype H14. — C.r. hebdomadaire. Séanc. Acad. Sci., Paris, 286D : 797-800.
- de BARJAC, H. & J. COZ, 1979. Sensibilité comparée de six espèces différentes de moustiques à *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis*. — Bull. WHO, 57 : 139-141.
- DAVIES, J. B., R. W. CROSSKEY, M. R. L. JOHNSTON & M. E. CROSSKEY, 1962. The control of *Simulium damnosum* at Abuja, Northern Nigeria, 1955-60. — Bull. WHO, 27 : 491-510.

- DEJOUX, C., 1979. Recherches préliminaires concernant l'action de *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* de Barjac sur la faune d'invertébrés d'un cours d'eau tropical. — Doc. WHO, Vect. Biol. Cont., Genève, n° 79.721, 11 p.
- DEJOUX, C., 1983. Utilisation du téméphos en campagne de lutte contre *Simulium damnosum* en Afrique de l'Ouest. Impact des premiers cycles de traitements sur le milieu aquatique. — Rev. Hydrobiol. trop., 16: 165-181.
- ELOUARD, J. M., 1983. Impact d'un insecticide organophosphoré (le téméphos) sur les entomocénoses associées aux stades préimaginaux du complexe *Simulium damnosum* Théobald (Diptera: Simuliidae). — Thèse Doctorat d'État, Université Paris-Sud, 347 p.
- GEORGHIOU, G. P., 1985. The potentiality for development of resistance to *Bacillus thuringiensis* in medically important Diptera. — WHO, Vect. Biol. Cont., ECV/Expert Comm., no. 85, 13 p. (Unpubl.).
- GIBON, F. M. & J. J. TROUBAT, 1980. Effets d'un traitement au chlorphoxime sur la dérive des invertébrés benthiques. — Laboratoire hydrologique de Bouaké, Côte d'Ivoire, Rapp. ORSTOM n° 37, 12 p.
- GOLDBERG, L. & J. MARGALIT, 1977. Bacterial spore demonstrating rapid larvicidal activity against *Anopheles sergentii*, *Uranotaenia unguiculata*, *Culex univittatus*, *Aedes aegypti* and *Culex pipiens*. — Mosquito News, 37: 355-358.
- GUILLET, P., 1985. La lutte contre les vecteurs de l'onchocercose en Afrique de l'Ouest: Étude de la résistance et recherche de nouveaux larvicides. — Thèse de Doctorat, Université Paris-Sud, 444 p.
- GUILLET, P. & H. de BARJAC, 1979. Toxicité de *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* pour les larves de simuliées vectrices de l'onchocercose. — C. r. hebdomadaire Séanc. Acad. Sci., Paris, 289D: 549-552.
- GUILLET, P. & M. ESCAFFFRE, 1979. Évaluation de *Bacillus thuringiensis* de Barjac pour la lutte contre les larves de *Simulium damnosum* s.l. II: Efficacité comparée de trois formulations expérimentales. — Doc. WHO, Vect. Biol. Cont. no. 79.735, 7 p.
- GUILLET, P., M. ESCAFFFRE, M. OUEDRAOGO & D. QUILLÉVÉRE, 1980. Mise en évidence d'une résistance au téméphos dans le complexe *S. 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). — Cah. ORSTOM, série Ent. méd. Parasit., 18: 291-299.
- GUILLET, P., H. ESCAFFFRE & J. M. PRUD'HOM, 1982. Utilisation d'une formulation de base de *B.t.* H14 dans la lutte contre l'onchocercose en Afrique de l'Ouest. I: Efficacité et modalités d'application. — Cah. ORSTOM, série Ent. méd. Parasit., 20: 181-185.
- GUILLET, P., J. M. HOUGARD, J. DOANNIO, H. ESCAFFFRE & J. DUVAL, 1985. Évaluation de la sensibilité des larves du complexe *S. damnosum* à la toxine de *Bacillus thuringiensis* H14. Méthodologie. — Cah. ORSTOM, 23: 241-250.
- HEMINGWAY, J. & J. D. LINES, 1985. Pesticide sequence and resistance. — WHO, Vect. Biol. Cont., ECV/Expert Comm., no. 85.31, 6 p. (Unpubl.).
- JAMNBACK, H. & R. G. MEANS, 1968. Formulation as a factor influencing the effectiveness of Abate in control of blackflies (Diptera: Simuliidae). — Proc. New Jers. Mosq. Exterm. Ass., 55: 89-94.
- KURTAK, D., 1986. Insecticide persistence in the Onchocerciasis Control Programme. — Parasitology today, 2: 20-21.
- KURTAK, D., M. OUEDRAOGO, M. OCRAN, T. BARRO & P. GUILLET, 1982. Preliminary note on the appearance in Ivory Coast of resistance to chlorphoxime in *Simulium soubrense/sanctipauli* larvae already resistant to téméphos (Abate®). — WHO, Vect. Biol. Cont., no. 82.850, 12 p. (Unpubl.).
- KURTAK, D., H. JAMNBACK, R. MEYER, M. OCRAN & P. RENAUD, 1987. Evaluation of larvicides for the control of *Simulium damnosum* s.l. (Diptera: Simuliidae) in West Africa. — J. Am. Mosq. Control Ass., 3: 201-210.
- LACEY, L. A. & M. S. MULLA, 1977. Evaluation of *Bacillus thuringiensis* as biocide of blackfly larvae (Diptera: Simuliidae). — J. Invert. Path., 30: 46-49.
- LACEY, L. A., H. ESCAFFFRE, B. PHILIPPON, A. SEKETELI & P. GUILLET, 1982a. Large river treatment with *Bacillus thuringiensis* H14 for the control of *S. damnosum* s.l. in the Onchocerciasis Control Programme. — Trop. Med. Parasit., 33: 97-101.
- LACEY, L. A., A. H. UNDEEN & M. M. CHANCE, 1982b. Laboratory procedures for the bioassay and comparative efficacy evaluation of *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* H14 against blackflies (Simuliidae). — Misc. Publs ent. Soc. Am., 12 (4): 19-23.
- LAWS, E. R., V. A. SEDLAK, J. W. MILES, C. R. JOSEPH, J. R. LACOMBA & A. D. RIVIERA, 1968. Field study of the safety of Abate for treating potable water and observations on the effectiveness of a control programme involving both Abate and Malathion. — Bull. WHO, 38: 439-445.
- LE BERRE, R., H. ESCAFFFRE, B. PENDRIEZ, S. GREBAUT & P. PANGALET, 1972. Lutte contre l'onchocercose en Afrique de l'Ouest. II. Essais de nouveaux larvicides et de nouvelles formulations en traitement conventionnel. — WHO, Vect. Biol. Cont., no 76.615, 27 p.
- LE BERRE, R., J. F. WALSH, J. B. DAVIES, B. PHILIPPON & R. GARMS, 1978. Control of onchocerciasis: medical entomology — a necessary prerequisite to socio-economic development. — Pages 70-75 in Symposium Proceedings, Medical Entomology, Centenary, London, 23-25 Nov. 1977. Royal Society of tropical Medicine and Hygiene, London.
- MOLLOY, D., S. P. WRAIGHT, B. KAPLAN, J. GERALDI & P. PETERSON, 1984. Laboratory evaluation of commercial formulations of *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* against mosquito and blackfly larvae. — J. agric. Ent., 1: 161-168.
- MORIN, A., C. BACK, A. CHALIFOUR, J. BOISVERT & R. H. PETERS, 1988. Empirical models predicting ingestion rates of blackfly larvae. — Can. J. Fish. aquat. Sci., 45: 1711-1719.
- OCRAN, M. H., J. B. DAVIES, H. AGOUA, C. GBOHO & J. OUEDRAOGO, 1982. River water temperatures in

- the Onchocerciasis Control Programme Area. — WHO, Vect. Biol. Cont., no. 82.848, 9 p.
- PHILIPPON, B. & R. LE BERRE, 1978. La lutte contre les vecteurs de l'onchocercose humaine en Afrique inter-tropicale. — Med. trop., 38: 667-673.
- QUÉLÉNNEC, G., 1970. Essais sur le terrain de nouvelles formulations d'insecticides OMS 187, OMS 876 et OMS 971 contre les larves de simules. — Bull. WHO, 43: 313-316.
- UNDEEN, A. H. & L. BERL, 1979. Laboratory studies on the effectiveness of *Bacillus thuringiensis* de Barjac against *Simulium damnosum* larvae. — Mosquito News, 39: 742-745.
- UNDEEN, A. H. & M. H. COLBO, 1980. The efficacy of *Bacillus thuringiensis* var *israelensis* against blackfly larvae (Diptera: Simuliidae) in their natural habitat. — Mosquito News, 40: 181-184.
- WEISER, J. & J. VANKOVA, 1978. Toxicity of *Bacillus thuringiensis* for blackflies and other fresh water invertebrates. — Pages 243-244 in Proc. Int. Colloquium on Invertebrate Pathology and XI Ann. Meeting of the Society of Invertebrate Pathology.

**GABRIUS SUBNIGRITULUS (REITTER), A PALEARCTIC SPECIES
RECENTLY INTRODUCED INTO NORTH AMERICA
(COLEOPTERA: STAPHYLINIDAE)**

A. SMETANA

*Biosystematics Research Centre, Agriculture Canada
Research Branch, Central Experimental Farm
Ottawa (Ontario) K1A 0C6*

Résumé

Gabrius subnigrutilus (Reitter), une espèce paléarctique de vaste répartition est signalée pour la première fois en Amérique du Nord. L'espèce est décrite brièvement, illustrée et comparée aux espèces semblables, *Gabrius nigrutilus* (Gravenhorst) et *Gabrius picipennis* (Mäklin). Une clef d'identification de ces trois espèces est également présentée.

Abstract

Gabrius subnigrutilus (Reitter), a widely distributed Palaearctic species, is reported for the first time from North America. The species is briefly described, illustrated, and compared to the similar species *Gabrius nigrutilus* (Gravenhorst) and *Gabrius picipennis* (Mäklin). A key is presented for identification of these three species.

Introduction

In the past decade, numerous specimens of *Gabrius subnigrutilus* (Reitter, 1909), a widely distributed Palaearctic species, have been collected in North America in or near areas which are characteristic for introduced species. These records are published in this paper, together with a brief description and information on the distribution and habitat preferences of this species. The character states distinguishing *G. subnigrutilus* from two related species, *G. nigrutilus* (Gravenhorst, 1802) and *G. picipennis* (Mäklin, 1852), are discussed.

The specimens mentioned in this paper are deposited in several collections. The abbreviations used for the respective collections are as follows: CNCC, Canadian National collection, Ottawa; CTLC, Claire Trudel-Lévesque collection, Fleurimont, Québec; LEMC, Lyman Entomological Museum collection, Macdonald College, McGill University, Sainte-Anne-de-Bellevue, Québec; MUNC, Memorial University of Newfoundland collection, St. Johns, Newfoundland.

***Gabrius subnigrutilus* (Reitter, 1909)**

Philonthus subnigrutilus Reitter, 1909: 132.

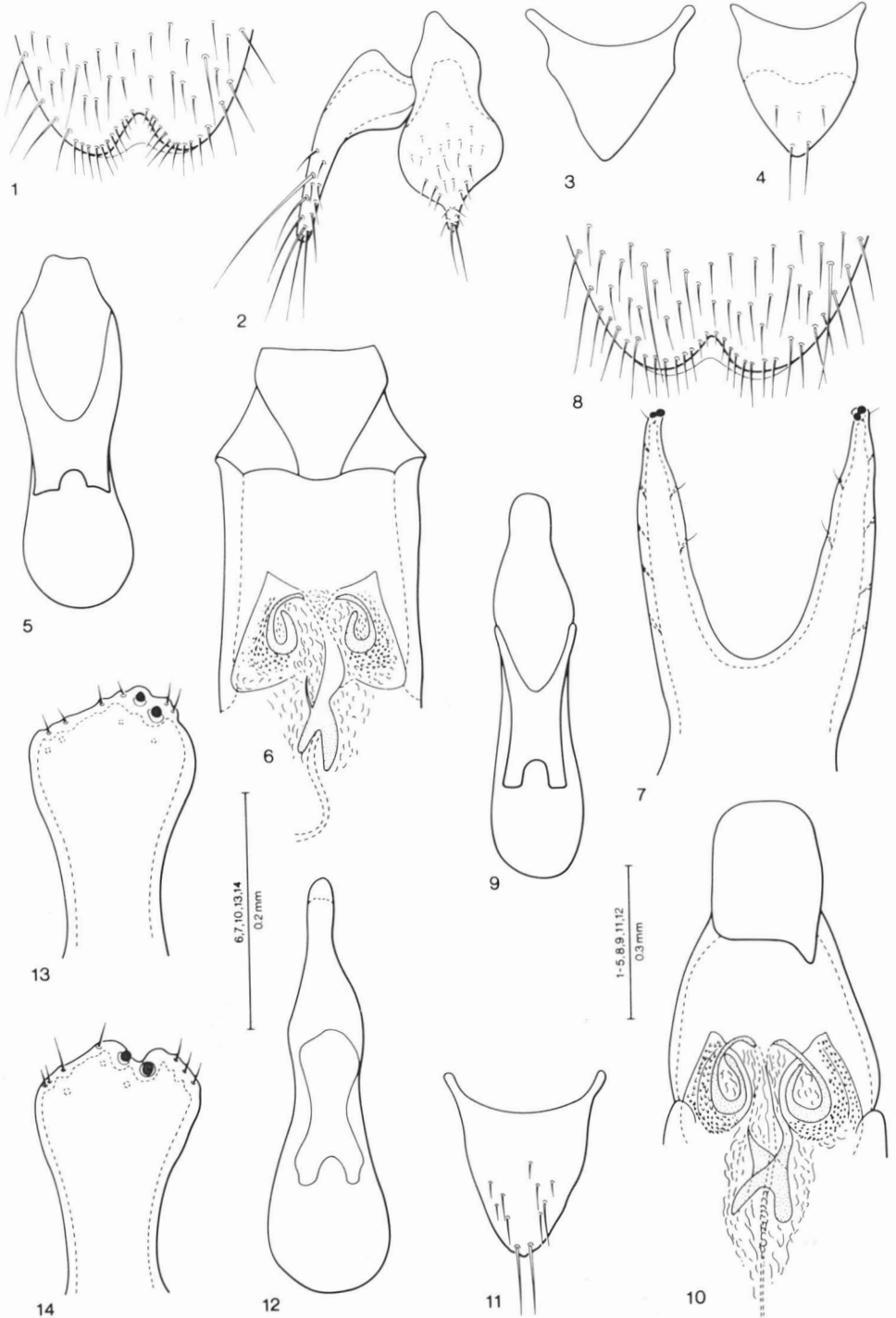
Gabrius appendiculatus Sharp, 1910: 131; Szujecki, 1980: 84-86.

Philonthus appendiculatus; Gridelli, 1920: 150, pl. 3, fig. 11; Palm, 1963: 101-106.

Gabrius subnigrutilus; Smetana, 1956: 171; Tóth, 1984: 88.

In all external characters, very similar to *G. nigrutilus* but different as follows: average size smaller; form less robust; coloration generally darker, piceous-black; maxillary and labial palpi and first three segments of antennae brownish, legs brown, all tibiae, particularly those of middle legs, and hind femora darkened. Head with tempora about 1.8 times longer than eyes seen from above; microsculpture on dorsal surface of head and pronotum somewhat stronger, particularly on head.

MALE. Secondary sexual characters on sternite 8 similar to those of *G. nigrutilus* but medioapical emargination wider and deeper (Fig. 1, 8). Genital segment with styli of tergite 9 shorter; tergite 10 shorter, more strongly narrowed, apex subacute (Fig. 3); sternite 9 short, distal portion strongly, arcuately widened and then narrowed into subacute, styliform apex bearing two apical setae (Fig. 2). Aedeagus (Fig. 5-7) short and rather wide, middle portion of median lobe parallel-sided, apical portion of characteristic pentagonal shape in dorsal view; paramere divided into two long branches, widely, arcuately, separated from each other at base; two closely attached sensory peg



Figures 1-7. *Gabrius subnigritulus*: 1, apex of male sternite 8; 2, left stylus of tergite 9, and sternite 9 of male genital segment; 3, tergite 10 of male genital segment; 4, tergite 10 of female genital segment; 5, aedeagus in ventral view; 6, apex of median lobe in dorsal view with internal sac; 7, underside of apical portion of paramere with sensory peg setae. — Figures 8-11. *Gabrius nigritulus*: 8, apex of male sternite 8; 9, aedeagus in ventral view; 10, apex of median lobe in dorsal view with internal sac; 11, tergite 10 of female genital segment. — Figures 12-14. *Gabrius picipennis*: 12, aedeagus in ventral view; 13, 14, underside of apical portion of paramere with sensory peg setae.

setae at apex of each branch; one small seta at lateroapical corner and two similar setae on median margin of each branch well below apex; internal sac with sclerotized structures as in Fig. 6.

FEMALE. Genital segment with tergite 10 small and short, of pentagonal shape, with two apical setae, entire apical half of tergite more pigmented (Fig. 4).

LENGTH: 3.8 to 4.4 mm.

DISTRIBUTION. *Gabrius subnigrutilus* is widely distributed in the western portion of the Palaearctic region, eastward to Siberia. It was apparently recently introduced into North America, probably within a short period of time, to both the Atlantic and Pacific coasts. It is at present known from the following localities in Canada (Fig. 15).

BRITISH COLUMBIA: Malahat, Goldstream Provincial Park, near Mount Finlayson Trail, 11-VII-1979, *I. Smith* (CNCC) (1); 3 km N of Nelson, 2-V-1981, *I. Askevold* (CNCC) (1); Round Lake, near Faulkland, 31-IV-1981, *I. Askevold* (CNCC) (1). — **NEWFOUNDLAND:** Pasadena, 24-V-1986, *L. H. Hollett* (MUNC) (1). — **QUÉBEC:** Ormstown, 29-VI-1978, *E. J. Kiteley* (CNCC) (1); Windsor, 12-VI-1983, *C. Trudel-Lévesque* (CNCC) (3); Oka, 16-V-1983, *F. Génier* (LEMC) (1); L'Assomption, 1-IX-1983, *L. LeSage* (CNCC) (3); Johnville (near Sherbrooke), various dates in May, June, July, September and October 1987, *C. Trudel-Lévesque* (CNCC, CTLC) (25).

HABITAT. In Europe, the species occurs mainly in wet habitats, such as swampy meadows and forests, marshes and swamps, edges of both standing and running water, etc. It occurs regularly in mountainous areas, where it may occur to the subalpine and alpine zones, in moss and grass roots, and even at the edges of snowfields.

The North American specimens were taken by sifting wet moss and grass clumps at the edges of a spring pool (Ormstown), by treading wet mossy area in a wet maple-hickory forest (Oka), in moss on a rock (Goldstream Prov. Park), under stones on a sandy beach (Round Lake) and in shore debris (near Nelson). The specimens from L'Assomption were taken "ex soil around radishes" and the long series from the Johnville area was taken in or around the edges of a strawberry plantation. The last two data seem to indicate that *G. subnigrutilus* is well adapted to agricultural habitats in Québec.

Discussion

There is no doubt that *G. subnigrutilus* is not a native North American taxon, but has been introduced fairly recently to this continent. It belongs to a cluster of Palaearctic species that has no native North American representatives. Furthermore, among all the material of the Philonthini available from North America, it has been collected only

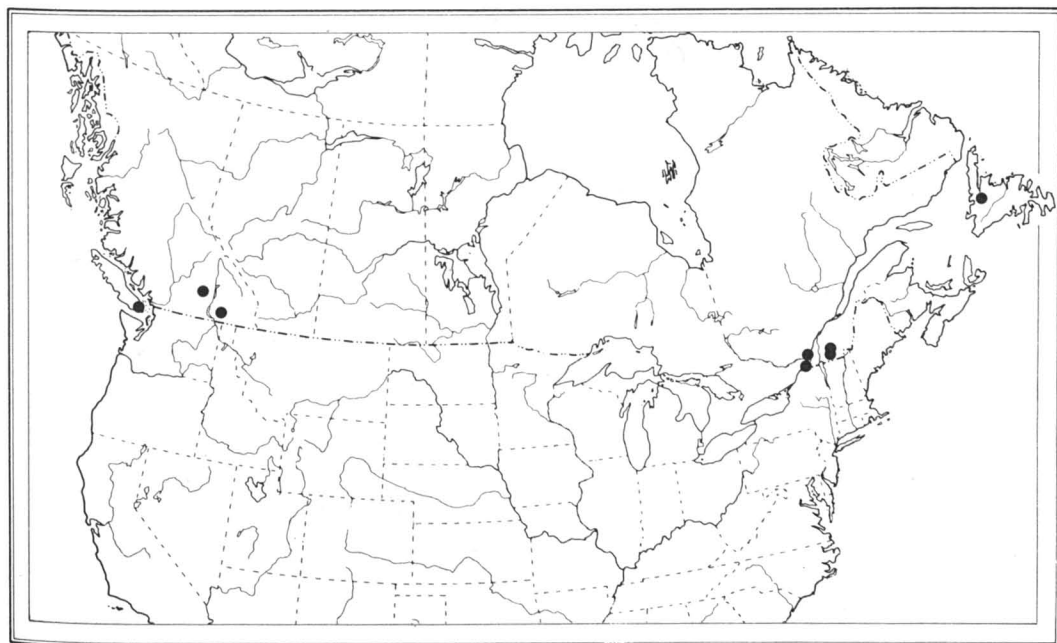


Figure 15. Collection localities of *Gabrius subnigrutilus* in North America.

recently, from the localities listed in the present paper.

Gabrius subnigritulus belongs, together with *G. nigritulus* and *G. picipennis*, to the "nigritulus-group". The group was characterized by Smetana (1960) and will be redefined in the revision of the genus *Philonthus* Stephens (1829) and the related genera for North America (Smetana, in prep.). This revision will also present detailed descriptions and illustrations of both *G. nigritulus* and *G. picipennis*.

The following key will facilitate the identification of the three species of the "nigritulus-group" known to occur in North America at present:

1. Paramere of aedoeagus solid; apical portion of median lobe of aedoeagus rod-like, with apex less sclerotized (Fig. 12-14). Length 3.9-6.0 mm
..... *G. picipennis*
Paramere of aedoeagus divided into two distinct branches apically (Fig. 5-9) 2
2. Apical portion of median lobe of aedoeagus of quadrangular shape in dorsal view, with tooth-like projection in right basal angle (Fig. 10). Tergite 10 of female genital segment without appreciable pigmented area (Fig. 11). Length 4.0-5.5 mm *G. nigritulus*
Apical portion of median lobe of aedoeagus of characteristic pentagonal shape in dorsal view (Fig. 6). Tergite 10 of female genital segment with extensive but not well defined, pigmented area (Fig. 4). Length 3.8-4.4 mm *G. subnigritulus*

Acknowledgments

I thank Drs Y. Bousquet and D. E. Bright of the Biosystematics Research Centre for their criticisms of the manuscript.

References

- GRAVENHORST, J. L. C., 1802. Coleoptera Microptera Brunsvicensia. — Brunsvigae, 66 + 206 p.
- GRIDELLI, E., 1920. Secondo contributo alla conoscenza delle species palearctiche del genere *Philonthus*. Revisione delle specie del sottogen. *Gabrius* Steph. sensu A. A. — Annali Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria, 9: 115-157.
- MÄKLIN, F. W., 1852. In Mannerheim: Zweiter Nachtrag zur Kaefer-Fauna der nordamerikanischen Laender des russischen Reiches. — Bull. Soc. imp. Nat. Moscou, 25: 283-387.
- PALM, T., 1963. Svensk Insektfauna 9. Skalbagar. Coleoptera. Kortvingar: Fam. Staphylinidae. Underfam. Paederinae, Staphylininae. Häfte 3. — Almqvist & Wiksells, Stockholm, 168 p.
- REITTER, E., 1909. Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches, II. — K. G. Lutz Verlag, Stuttgart, 392 p., pl. 41-80.
- SHARP, D., 1910. Diagnoses of some new species of *Gabrius*. — Entomologist's mon. Mag., 46: 129-131.
- SMETANA, A., 1956. Systematické a faunistické poznámky ke zvířeně drabčiků Československa II. (Col., Staphylinidae). — Acta Soc. ent. Českoslov., 52: 165-180.
- SMETANA, A., 1960. Monographische Bearbeitung der paläarktischen Arten der Gattung *Gabrius* Steph. aus der *nigritulus*-Gruppe (Coleoptera). — Deutsche ent. Z., N.F., 7: 295-356.
- STEPHENS, J. F., 1829. The nomenclature of British insects being a compendious list of such species as are contained in the Systematic Catalogue of British Insects. — London, 68 p.
- SZUJECKI, A., 1980. Klucze do oznaczania owadów Polski. Part XIX. Coleoptera. Issue 24°. Staphylinidae — Staphylininae. — Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, 164 p.
- TÓTH, L., 1984. Fauna Hungariae. VII. kötet. Coleoptera II. 11. Füzet. Holyvák VII. — Staphylinidae VII. Fauna Hungariae 159. — Akadémiai Kiadó, Budapest, 142 p.

DIVERSITY AND ECOLOGICAL CHARACTERISTICS OF EMERGENT BEACH FLORA ALONG THE OTTAWA RIVER IN THE OTTAWA-HULL REGION, QUÉBEC AND ONTARIO

Daniel F. BRUNTON

216, Lincoln Heights Road, Ottawa (Ontario) K2B 8A8

and

Bruce M. DI LABIO

62, Grange Street, Ottawa (Ontario) K1Y 0N9

Résumé

La flore vasculaire de vingt-trois plages émergeant de la rivière des Outaouais a été inventoriée lors de baisses records du niveau de l'eau, entre juin et octobre 1987. Divers types de substrats (sable, limon, argile, calcaire et grès) ont été visités. Cent trente-six taxons ont été notés sur des sites qui sont normalement inondés au moins jusqu'au début de l'été. Plusieurs de ces taxons sont rare à l'échelle locale et certains, à l'échelle provinciale : *Potamogeton vaseyi*, *Fimbristylis autumnalis* et *Gratiola aurea* (au Québec), ainsi que *Isoetes riparia*, *Alisma gramineum* et *Elatine triandra* (en Ontario). L'abondance et la répartition des taxons rares sont brièvement discutées. Près de 11 % des taxons sont adventices, alors que plus de 50 % sont indigènes et ont de vastes aires de répartition géographique. Les espèces nordiques sont favorisées par la fraîcheur du microclimat et se classent au deuxième rang par leur abondance (16 %). La persistance des feuilles, la tolérance au stress, ainsi que l'habilité à croître en milieu perturbé semblent être d'importants atouts pour la survie de ces plantes. Des plantes annuelles de terrain sec furent également notées sur les substrats qui émergent de façon saisonnière.

Abstract

A survey of the vascular flora of 23 emergent beach sites along the Ottawa River in Québec and Ontario was undertaken during record low water levels, between June and October 1987. A variety of beaches on different infertile substrates (sand, silt, clay, limestone and sandstone bedrock, and granite cobble) were surveyed. A total of 136 taxa were recorded at sites normally under water until at least early summer. Many of these were rare at a local level and several were provincially rare: *Potamogeton vaseyi*, *Fimbristylis autumnalis* and *Gratiola aurea* (Québec); *Isoetes riparia*, *Alisma gramineum* and *Elatine triandra* (Ontario). The status and distribution of these and other locally rare taxa are discussed briefly. Approximately 11% of the beach flora are introductions. Over 50% of the native taxa are common species with wide geographic ranges. Northern species, presumably favoured by the cool microclimate, represent the second largest group (16%). Evergreenness, stress tolerance and the ability to benefit from site disturbance appear to be important survival strategies. Upland annuals were also found on the seasonally available emergent substrate.

Introduction

While much research in Canada concerning the ecology and floristics of aquatic and terrestrial habitats has been undertaken, only relatively recently have botanists and ecologists turned a critical eye to the transition between those systems — the beach. The importance of regeneration by buried seed resulting from cyclical disturbances has received attention (Keddy & Reznicek, 1982;

Keddy, 1983, 1985), as have investigations of productivity (Boston & Adams, 1987), the relationships between species richness and standing crop (Moore & Keddy, 1989b), and succession (Savile, 1951; van der Valk, 1981). A rich literature exists in Québec and Ontario in which aquatic and emergent flora are treated within general floristic studies (e.g. Dore & Gillett, 1955; Lavoie, 1984; Morton & Venn, 1984; Reznicek & Catling, 1989), but few studies focus on the distribution, survival strategies

and status of the stress-tolerant flora of infertile wet beach habitats (Moore & Keddy, 1989b).

The summer of 1987 witnessed the lowest water levels ever recorded along the Ottawa River in western Québec and eastern Ontario, exposing large areas of wet beach that rarely, if ever, had been examined botanically (Fig. 1). This offered an excellent opportunity to survey the vascular flora of these emergent habitats and to enumerate the species growing there. Accordingly, we undertook a survey of sites along the Ottawa River in order to characterize the vascular flora of these emergent beaches. The present paper reports the results of this survey, and discusses the floristic affinities of the emergent beach flora and some of the main survival strategies employed on these infertile wet beach habitats.

Methods

Between June and October 1987 we conducted over 40 visits to sites along the Ottawa River between Quyon, Pontiac County, Québec and Cumberland, Russell County, Ontario (Fig. 2). All of these are within the Ottawa-Hull region, *viz* within a 50 km radius of the Parliament Buildings

in Ottawa (Anonymous, 1981). This region, also known as the Ottawa District, has served as the limit for local natural history investigations for over a century.

The sites varied considerably in size, substrate and situation. Some were visited repeatedly while others were examined only once. In most cases Di Labio collected samples of all species observed during his visits and brought them back for determination. Brunton made notes in the field on the taxa observed and collected vouchers for rare and unknown species. Most vouchers have been deposited in DAO, TRT and/or Brunton's personal herbarium (DFB), with pteridophytes being deposited in OAC (acronyms of Boivin, 1980).

We attempted to identify all vascular taxa observed at each of the 23 study sites (Table I). We recorded the species present and collected voucher specimens only from the areas of emergent beach, *viz*, river bottom submerged by normal post-spring water levels but now exposed. Records of rare species provincially (Bouchard *et al.*, 1983; Argus *et al.*, 1982-1987) and locally (Gillett & White, 1978; Brunton, 1985a, 1985b, 1985c), or of taxa not previously recorded in the



Figure 1. Sparsely and heavily vegetated pure sand and silty sand emergent beach at Site 1, Quyon (20 September 1987).

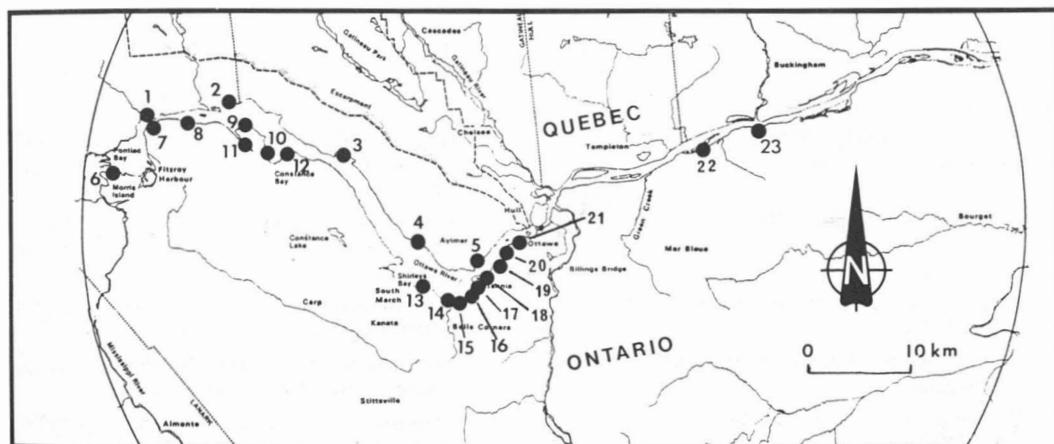


Figure 2. Ottawa River study sites (see text).

TABLE I

Emergent vascular flora study sites along the Ottawa River (UTM references in parentheses)

QUÉBEC

- | | |
|--|--|
| 1. Quyon Beach, Onslow Township, Pontiac Co. (VF 383247) | An extensive, heavily vegetated, moderately sloping sand and silty sand beach downstream of a large boat pier. |
| 2. Onslow Beach, Onslow Township, Pontiac Co. (VF 125424) | An extensive, gently sloping silty sand beach behind a protective sand spit with areas of sparse to dense aquatic and emergent vegetation. |
| 3. Breckenridge Bay, Eardley Township, Gatineau Co. (VF 234373) | A sparsely vegetated, gently sloping clay beach in a quiet bay. |
| 4. The Cedars, Aylmer, Gatineau Co. (VF 320277) | A narrow, sparsely vegetated, moderately sloping limestone bedrock and sand beach exposed to the main river flow. |
| 5. Deschênes Rapids, Aylmer, Gatineau Co. (VF 374255) | A narrow, sparsely vegetated, silt and sandstone bedrock beach in a side bay below a major rapids. |

ONTARIO

- | | |
|--|---|
| 6. Morris Island, Fitzroy Township, Regional Municipality of Ottawa-Carleton (R.M.O.-C) (VF 010347) | Narrow, sparsely vegetated, moderately sloping sand and limestone bedrock beach amongst small islands. |
| 7. Mohr's Landing, Fitzroy Township, R.M.O.-C. (VF 046404) | Narrow, sparsely vegetated, moderately sloping sand and clay beach downstream of small boat pier. |
| 8. McLaren's Landing, Torbolton Township, R.M.O.-C. (VF 089404) | Extensive, moderately vegetated, gently sloping sand and silt beach in a quiet bay. |
| 9. Constance Bay North, Torbolton Township, R.M.O.-C. (VF 135399) | Large, moderately to heavily vegetated, almost flat pure sand beach. |
| 10. Constance Bay South, Torbolton Township, R.M.O.-C. (VF 165364) | Large, moderately vegetated, gently sloping to almost flat sand and silty sand beach. |
| 11. Buckham Bay, Torbolton Township, R.M.O.-C. (VF 144379) | Extensive, sparsely vegetated, gently sloping sand beach in a quiet bay. |
| 12. Horseshoe Bay, Torbolton Township, R.M.O.-C. (VF 178373) | Large, densely vegetated, gently sloping sand and clay beach with granite cobble margin, in quiet, shallow bay. |

TABLE I (continued)

| | |
|---|--|
| 13. Beatty Point, Nepean, R.M.O.-C. (VF 320234) | Narrow, sparsely vegetated, gently sloping limestone bedrock and silt beach exposed to main river flow. |
| 14. Stillwater Park, Nepean, R.M.O.-C. (VF 351231) | Extensive, sparsely vegetated, gently sloping limestone bedrock, silty sand and granite cobble beach in quiet bay. |
| 15. Ottawa Beach, Haydon Park, Nepean, R.M.O.-C. (VF 361223) | Vast, moderately to sparsely vegetated, gently sloping to almost level sand and clay beach. |
| 16. Scrivens Avenue Beach, Ottawa, R.M.O.-C. (VF 369230) | Vast, sparsely to moderately vegetated, gently sloping to almost level clay beach. |
| 17. Britannia Pier, Ottawa, R.M.O.-C. (VF 371236) | Extensive, moderately to sparsely vegetated, almost level sand and silty sand beach with scattered shale and sandstone outcroppings. |
| 18. Britannia Filtration Plant, Ottawa, R.M.O.-C. (VF 383247) | Narrow, densely vegetated, gently sloping silty sand and sandstone bedrock beach in a quiet shallow bay below rapids. |
| 19. Deschênes Lookout, Ottawa, R.M.O.-C. (VF389252) | Narrow, moderately sloping, sparsely vegetated sandstone and shale bedrock beach exposed to main river flow. |
| 20. Kitchissippi Lookout, Ottawa, R.M.O.-C. (VF 403271) | Narrow, moderately sloping, sparsely vegetated sand and shale bedrock beach exposed to main river flow. |
| 21. Remic Rapids, Ottawa, R.M.O.-C. (VF 415383) | Small, gently sloping, sparsely vegetated sand and shale bedrock and silt beach in bay below large rapids. |
| 22. Petrie Island, Cumberland, R.M.O.-C. (VF 610387) | Narrow, moderately sloping, sparsely vegetated sand beach along island edge in river channels. |
| 23. Ministry of Transport Picnic Area, Cumberland, R.M.O.-C. (VF 662403) | Narrow, steeply sloping, sandstone bedrock and silty clay, sparsely vegetated beach exposed to the main river flow. |

Ottawa-Hull region were supported by voucher specimens wherever possible.

Results

There was a great floristic diversity on the emergent beaches that we surveyed along the Ottawa River (Table I). We noted 136 taxa (Table II), a majority of which (57%) were monocots. This high figure presumably reflects the higher proportion of monocots than dicots that are adapted to the ecological advantages and constraints of prolonged submergence (*cf.* Fassett, 1972).

Almost half (48%) of the emergent beach flora consisted of species described as uncommon, sparse or rare by Gillett & White (1978). This is a much higher figure than that for upland areas in the Ottawa-Hull region. About 35% of the flora in the Mer Bleue and Stony Swamp Conservation Areas

(in Gloucester/Cumberland and Nepean, respectively), for example, have comparable status (Brunton, 1982, 1984).

Several species are considered to be provincially rare in Québec or Ontario. They are briefly mentioned below, as are those locally rare or sparse taxa represented by 12 or fewer records in the Ottawa-Hull region.

Isoetes riparia

Sites 1, 2 and 6; Québec and Ontario

It was found uncommonly in sand and gravel and open silty sand, often deeply inset into the substrate, in formerly deep water (>0.5 m) sites. This is a species of the Atlantic coastal plain and the eastern slope of the Appalachian Mountains that is uncommon in Québec (Kott & Britton, 1983) and rare in Ontario (Kott, 1983).

TABLE II

Species observed at Ottawa River study sites
(site numbers are those used in Table I; introduced species are indicated by**)

| Species | Sites [Bold Face indicates voucher specimen(s)] |
|--|---|
| ISOETACEAE | |
| <i>Isoetes</i> × <i>dodgei</i> Eat. | 1, 2, 7, 12 |
| <i>I. echinospora</i> Dur. | 1, 8, 10, 12, 19, 20 |
| <i>I.</i> × <i>hickeyi</i> Taylor & Luebke | 2 |
| <i>I. macrospora</i> Dur. | 2 |
| <i>I. riparia</i> Engelm. | 1, 2, 6 |
| EQUISETACEAE | |
| <i>Equisetum</i> × <i>litorale</i> Kuhl. | 1 |
| ASPLENIACEAE | |
| <i>Onoclea sensibilis</i> L. | 19 |
| TYPHACEAE | |
| <i>Typha latifolia</i> L. | 15, 17 |
| SPARGANIACEAE | |
| <i>Sparganium chlorocarpum</i> Rydb. | 18, 21 |
| <i>S. fluctuans</i> (Morong) Robins. | 1 |
| POTAMOGETONACEAE | |
| <i>Potamogeton epihydrus</i> Raf. | 1-3, 11, 12 |
| <i>P. gramineus</i> L. | 3, 9, 11, 12, 15, 17 |
| <i>P. natans</i> L. | 6 |
| <i>P. obtusifolius</i> Mert. & Koch | 5 |
| <i>P. perfoliatus</i> L. | 1-4, 7, 9, 12, 15, 18 |
| <i>P. richardsonii</i> (A. Benn.) Rydb. | 1, 9, 17, 18 |
| <i>P. robbinsii</i> Oakes | 6, 7, 12, 18 |
| <i>P. spirillus</i> Tuckerm. | 5, 6, 8, 17-20 |
| <i>P. vaseyi</i> Robbins | 2, 6, 18 |
| <i>P. zosteriformis</i> Fern. | 18 |
| ZANNICHELLIACEAE | |
| <i>Zannichellia palustris</i> L. | 14-16 |
| NAJADACEAE | |
| <i>Najas flexilis</i> (Willd.) R. & S. | 1, 9, 11, 16-18 |
| ALISMATACEAE | |
| <i>Alisma gramineum</i> Gmel. | 15 |
| <i>A. triviale</i> Pursh | 1, 3, 7, 8, 12-19, 21, 23 |
| <i>Sagittaria graminea</i> Michx. | 1, 4, 5, 7, 8, 9, 12, 17, 18, 19, 20, 23 |
| <i>S. latifolia</i> Willd. | 1-23 |
| <i>S. rigida</i> Pursh | 16, 17, 18 |
| HYDROCHARITACEAE | |
| <i>Elodea canadensis</i> Michx. | 1, 6, 7, 9, 12, 15-18, 22 |
| <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.** | 17 |
| <i>Vallisneria americana</i> Michx. | 1, 7, 9, 10, 12, 15, 16-19, 23 |
| POACEAE | |
| <i>Agrostis stolonifera</i> L. | 21 |
| <i>Digitaria ischaemum</i> (Schreb.) Muhl.** | 11, 17 |
| <i>Echinochloa crusgalli</i> (L.) Beauv.** | 1 |
| <i>E. wiegandii</i> (Fassett) McNeill & Dore | 11, 16-19 |
| <i>Eragrostis minor</i> Host** | 17 |
| <i>E. pectinacea</i> (Michx.) Nees** | 2, 10, 18 |
| <i>Glyceria borealis</i> (Nash) Batch. | 1, 11, 18 |
| <i>Leersia oryzoides</i> (L.) Sw. | 12, 18 |
| <i>Panicum capillare</i> L. | 1, 7, 12, 15, 17 |

TABLE II (continued)

| <i>Species</i> | <i>Sites [Bold Face indicates voucher specimen(s)]</i> |
|--|--|
| <i>Phalaris arundinacea</i> L. | 10, 12, 18 |
| <i>Setaria glauca</i> (L.) Beauv. | 18 |
| <i>Spartina pectinata</i> Link | 15, 17, 18, 21 |
| <i>Zizania palustris</i> L. | 1, 9, 12, 15, 16 |
| CYPERACEAE | |
| <i>Carex lacustris</i> Willd. | 18 |
| <i>C. lenticularis</i> Michx. | 18 |
| <i>Cyperus aristatus</i> Rottb. | 1, 2, 7, 10, 12, 16 |
| <i>C. bipartitus</i> Torr. | 1, 7, 11, 12, 17 |
| <i>C. diandrus</i> Torr. | 1, 3, 7, 18 |
| <i>C. odoratus</i> L. | 12, 18 |
| <i>C. strigosus</i> L. | 1, 7, 18 |
| <i>Dulichium arundinaceum</i> (L.) Britt. | 16 |
| <i>Eleocharis acicularis</i> (L.) R. & S. | 1, 2-4, 5 , 6-9, 10 , 11-18, 19 , 20-23 |
| <i>E. erythropoda</i> Steudl. | 1, 2, 7, 12, 20, 21 |
| <i>E. intermedia</i> (Muhl.) Schultes | 1, 15, 16 |
| <i>E. obtusa</i> (Willd.) Schultes | 1, 16, 22 |
| <i>E. ovata</i> (Roth) R. & S. | 1 |
| <i>E. palustris</i> (L.) R. & S. | 1-23 |
| <i>E. tenuis</i> (Willd.) Schultes var. <i>borealis</i> (Svenson) Boivin (<i>E. elliptica</i> Kunth.) | 1, 17 |
| <i>Fimbristylis autumnalis</i> (L.) R. & S. | 3, 12 |
| <i>Scirpus cyperinus</i> (L.) Kunth | 1, 17 |
| <i>S. fluviatilis</i> (Torr.) Gray | 1, 7 |
| <i>S. pungens</i> Vahl. | 1, 9, 10, 12-23 |
| <i>S. lacustris</i> L. var. <i>condensatus</i> Peck var. <i>glaucus</i> (Sm.) Böck | 1-23 3, 18 |
| LEMNACEAE | |
| <i>Lemna minor</i> L. | 15, 18 |
| <i>L. trisulca</i> L. | 16, 19 |
| ERIOCAULACEAE | |
| <i>Eriocaulon septangulare</i> With. | 1, 3, 10, 12, 18 |
| PONTEDERIACEAE | |
| <i>Pontederia cordata</i> L. | 7, 12, 16, 18 |
| <i>Zosterella dubia</i> (Jacq.) Small | 2, 5, 12, 13, 15 , 16, 17, 22 |
| JUNCACEAE | |
| <i>Juncus alpinoarticulatus</i> Chaix. ex Vill. | 1, 16 |
| <i>J. articulatus</i> L. | 1, 9, 11, 16, 21 |
| <i>J. brevicaudatus</i> (Engelm.) Fern. | 9, 11, 16 |
| <i>J. bufonius</i> L. | 1, 15, 22 |
| <i>J. compressus</i> Jacq.** | 21 |
| <i>J. dudleyi</i> Wieg. | 17 |
| <i>J. effusus</i> L. | 7, 18 |
| <i>J. filiformis</i> L. | 3, 10, 12 |
| <i>J. nodosus</i> L. | 1, 10, 20, 21 |
| <i>J. pelocarpus</i> E. Mey. | 1-3, 7, 9 , 10-12, 16, 17, 19 |
| <i>J. subtilis</i> E. Mey | 1, 9 |
| IRIDACEAE | |
| <i>Iris versicolor</i> L. | 18 |
| SALICACEAE | |
| <i>Populus deltoides</i> Marsh. | 1, 7, 15-18 |
| POLYGONACEAE | |
| <i>Polygonum hydropiper</i> L. | 18 |

TABLE II (continued)

| Species | Sites [Bold Face indicates voucher specimen(s)] |
|---|---|
| <i>P. lapathifolium</i> L.** | 7, 17, 21 |
| <i>P. neglectum</i> Bess. | 1, 18 |
| <i>P. pennsylvanicum</i> L. | 1, 17, 18 |
| <i>P. persicaria</i> L.** | 1, 7, 12, 17 |
| <i>Rumex verticillatus</i> L. | 18 |
| CHENOPODIACEAE | |
| <i>Chenopodium glaucum</i> L.** | 16 |
| MOLLUGINACEAE | |
| <i>Mollugo verticillata</i> L.** | 1 |
| NYMPHAEACEAE | |
| <i>Nuphar microphyllum</i> Morong | 17, 18 |
| <i>N. variegatum</i> Engelm. | 12, 16, 17 |
| <i>Nymphaea odorata</i> Ait. | 10, 16, 22 |
| RANUNCULACEAE | |
| <i>Ranunculus aquatilis</i> L. | 1, 7, 10, 16, 18 |
| <i>R. reptans</i> L. | 1, 3, 6, 12, 18, 19, 21 |
| <i>R. sceleratus</i> L.** | 1 |
| BRASSICACEAE | |
| <i>Erysimum asperum</i> (Nutt.) DC.** | 18 |
| <i>Rorippa palustris</i> (L.) Bess.(s. l.) | 7, 12, 17, 18 |
| ROSACEAE | |
| <i>Potentilla anserina</i> L. | 21 |
| EUPHORBIACEAE | |
| <i>Acalypha rhomboidea</i> Raf. | 18 |
| <i>Euphorbia maculata</i> L. | 18, 21 |
| CALLITRICHACEAE | |
| <i>Callitriche hermaphroditica</i> L. | 21 |
| <i>C. verna</i> L. | 1 |
| BALSAMINACEAE | |
| <i>Impatiens capensis</i> Meerb. | 1, 18 |
| CLUSIACEAE | |
| <i>Hypericum boreale</i> (Britt.) Bickn. | 18 |
| <i>H. ellipticum</i> Hook. | 12 |
| <i>H. majus</i> (Gray) Britt. | 1 |
| ELATINACEAE | |
| <i>Elatine triandra</i> Schkr. | 6 |
| VIOLACEAE | |
| <i>Viola lanceolata</i> L. | 12, 18 |
| LYTHRACEAE | |
| <i>Lythrum salicaria</i> L.** | 1, 3, 5, 7-23 |
| ONAGRACEAE | |
| <i>Epilobium ciliatum</i> Raf. | |
| ssp. <i>glandulosum</i> (Lehm) Hoch & Raven | 18 |
| <i>Ludwigia palustris</i> (L.) Ell. | 1, 7, 12 |
| HALORAGACEAE | |
| <i>Myriophyllum alterniflorum</i> DC. | 1, 6, 7, 11, 17 |
| <i>M. sibiricum</i> Komarov | 1, 2, 6 , 7, 17, 18 |
| <i>M. tenellum</i> Bigel. | 1, 2-4, 9 , 10, 12, 20, 21 |

TABLE II (continued)

| Species | Sites [Bold Face indicates voucher specimen(s)] |
|---|---|
| APIACEAE | |
| <i>Cicuta bulbifera</i> L. | 1, 17 |
| <i>Sium suave</i> Walt. | 1, 17, 21 |
| PRIMULACEAE | |
| <i>Lysimachia terrestris</i> (L.) BSP. | 17 |
| MENYANTHACEAE | |
| <i>Nymphoides cordata</i> (Ell.) Fern. | 1, 2, 8 , 10, 11 |
| LAMIACEAE | |
| <i>Lycopus americanus</i> Muhl. | 1, 12 |
| <i>L. uniflorus</i> Michx. | 7 |
| <i>Mentha arvensis</i> L. | 6, 18 |
| SCROPHULARIACEAE | |
| <i>Gratiola aurea</i> Pursh | 9, 12, 18 |
| <i>Lindernia dubia</i> (L.) Penn. | 1, 18 |
| <i>Mimulus ringens</i> L. | 12, 18, 21 |
| LENTIBULARIACEAE | |
| <i>Utricularia vulgaris</i> L. | 6 |
| PLANTAGINACEAE | |
| <i>Littorella americana</i> Fern. | 12 |
| <i>Plantago major</i> L.** | 7, 17, 18 |
| ASTERACEAE | |
| <i>Ambrosia artemisiifolia</i> L. | 1, 18 |
| <i>Aster lateriflorus</i> (L.) Britt. (s. l.) | 12 |
| <i>Bidens beckii</i> Torr. | 1, 19 |
| <i>B. cernua</i> L. | 1, 2, 7, 12, 16-18 |
| <i>B. frondosa</i> L. | 1, 7, 12, 17, 18 |
| <i>Euthamia graminifolia</i> (L.) Nutt. | 18 |
| <i>Gnaphalium uliginosum</i> L. | 1, 7, 17 |
| <i>Taraxacum officinale</i> Weber** | 1, 12, 17, 18 |

Isoetes × *dodgei*

Sites 1, 2, 7 and 12; Ontario and Québec

The discovery of hybrids between *I. echinospora* and *I. riparia* during the present study lead to the recombination and description of this taxon (Britton & Brunton, 1989). Site 12 constitutes the cytological type location for *I. × dodgei*. It grew alone or with either or both parent species in populations of varying sizes in silt and sand in formerly deep water situations. It is otherwise found locally at scattered sites along the Ottawa River and in lakes in Gatineau and Papineau Counties.

Isoetes × *hickeyi*

Site 2; Québec

Taylor & Luebke (1988) described this hybrid between *I. echinospora* and *I. macrospora* from a single site in Wisconsin. A second population was found along the Ottawa River during our study,

growing with an abundance of *I. echinospora* and *I. × dodgei*, moderate numbers of *I. riparia* and a small number of *I. macrospora* in silty sand over clay in a formerly shallow water (<0.5 m) site.

Equisetum × *litorale*

Site 1; Québec

One small population grew in open, wave-washed sand in a formerly shallow water site. This hybrid between *E. arvense* L. and *E. palustre* L. is otherwise known in the Ottawa-Hull region from five sites along major rivers in Ontario and Québec (Lafontaine, 1973; Brunton, 1980).

Sparganium fluctuans

Site 1; Québec

It was found uncommonly in open sand in a formerly deep water site. This widespread aquatic of central Ontario and Québec is approaching the

southern limit of its range in this area and is known elsewhere locally from a few lakes in Gatineau County and one other site location along the Ottawa River.

Potamogeton obtusifolius

Site 5; Québec

A few emergent plants were found in silt over sandstone bedrock in a normally deep water site. It is a northern species known elsewhere in the Ottawa-Hull region from an 1893 collection near Wakefield, Gatineau County (Dobson & Catling, 1983).

Potamogeton vaseyi

Sites 2 and 6; Québec

This was found in fresh water in formerly deep water sites in sand. It is an infrequently recorded species that is rare in Québec (Bouchard *et al.*, 1983) but no longer considered so in Ontario (Pryer & Argus, 1987). It is abundant at Site 2 (less common at Site 6) and is known elsewhere from scattered lakes in Gatineau County and at the south end of Morris Island in the Ottawa River (Dobson & Catling, 1983; Brunton, 1985a).

Zannichellia palustris

Sites 14, 15 and 16; Ontario

It occurred commonly in clay substrates in formerly shallow water situations. This common maritime and prairie slough species is rare in southern Ontario and is known elsewhere in the Ottawa Valley from a site along the Rideau River in Ottawa (Brunton & Di Labio, 1990).

Alisma gramineum

Sites 15 and 16; Ontario

It grew abundantly on clay substrates in formerly shallow water sites; flowering occurred upon emergence from the water. It is reported as rare in Ontario as a prairie disjunct (Catling, 1987), although it is locally common along parts of the St. Lawrence River in Ontario and Québec. It is known elsewhere locally from the lower Gatineau River, Gatineau County. Specimens examined from the St. Lawrence River, the Ottawa-Hull region and western Canada (in the field and in herbaria) suggest that the eastern material is smaller in overall stature and proportions than prairie plants. This appearance and its unique distribution pattern suggest the possibility of separate origins for the eastern and western populations. Perhaps the eastern material constitutes accidentally introduced European *A. gramineum*.

Cyperus odoratus

Sites 12, (15?) and 18; Ontario

It was found uncommonly in sand and on sandstone substrates in formerly shallow water sites. This is a southern species, once but no longer considered rare in Ontario (Pryer & Argus, 1987). It is unrecorded elsewhere in the Ottawa-Hull region; we did not see it at Site 15 where it was reported by Dickson (1981).

Eleocharis tenuis var. *borealis* (= *E. elliptica*)

Sites 1 and 17; Québec and Ontario

It was found uncommonly on emergent sand and sandstone in formerly shallow water sites. This is a widespread sedge of northern and north-western distribution that is found sparingly in a number of sites along the Ottawa River (Brunton, 1980).

Eleocharis ovata

Site 1; Québec

A large population was observed on silty sand in a formerly shallow water site. That station is the first lower Ottawa Valley record of this northern sedge which is at the southern limit of its range in the Ottawa-Hull region (Di Labio & Brunton, 1989).

Fimbristylis autumnalis

Sites 3 and 12; Québec and Ontario

It was uncommon in silty sand amongst gravel in formerly shallow water sites. A southern sedge approaching the northern limit of its range, this shoreline species was formerly considered rare in Ontario (Pryer & Argus, 1987) and is considered rare in Québec (Bouchard *et al.*, 1983). Elsewhere in the Ottawa-Hull region it occurs in scattered sites along the Ottawa River.

Juncus subtilis

Sites 1, 9 (and 15?); Québec and Ontario

The population of this diminutive rush at Site 1 was immense (it was uncommon at Site 9). It was found on emergent sand and silty sand in formerly shallow water sites. Previously considered rare in Ontario (Pryer & Argus, 1987), it remains so in southern Ontario. Its status in Québec is unclear (*cf.* Bouchard *et al.*, 1983). It is unknown elsewhere in the Ottawa-Hull region. We were unable to relocate the Site 15 population noted by P. M. Catling (pers. comm.).

Mollugo verticillata

Site 1; Québec

A small population was found at the high water mark in open sand. This widespread southern spe-

cies is weedy in Canada and is otherwise known in the Ottawa-Hull region from eight sites (Brunton, 1985b).

Nuphar microphyllum

Sites 17 and 18; Ontario

It grew uncommonly in silty sand and silt/sandstone substrates in protected, formerly deep water sites. This northern species is near the southern limit of its range here and it is otherwise known locally from a series of 19th century collections from Hull, Gatineau County.

Elatine triandra

Site 6; Ontario

A small population occurred in emergent and slightly flooded sand in a formerly deep water site. It is widespread but considered by C. J. Keddy (1987) to be rare in Ontario. It is known elsewhere in the middle and lower Ottawa Valley from collections made prior to 1950.

Gratiola aurea

Sites 9, 12 and 18; Ontario

It was found regularly in silt and sand amongst boulders and gravel in formerly shallow water sites. This southern species is approaching the northern limit of its range here. It is considered rare in Québec (Bouchard *et al.*, 1983) and formerly so in Ontario (Pryer & Argus, 1987). It is known elsewhere in the Ottawa-Hull region from scattered sites along the Ottawa River.

Littorella americana

Site 12; Ontario

It was abundant in emergent silty sand in a protected, formerly shallow water river bay site. This widespread aquatic is approaching the southern limit of its range in the Ottawa-Hull region and was formerly considered to be rare in Ontario (Pryer & Argus, 1987; Bassett, 1973). Its discovery here was the first for the lower Ottawa Valley (Brunton & Di Labio, 1989).

Discussion

While the flora of the Ottawa River beaches was found to be diverse in native taxa, few alien species were observed. We found a maximum of 15 introduced taxa, 11% of the total flora. The low percentage of aliens on infertile beaches contrasts strikingly with that of upland environments in southern Ontario (Beschel *et al.*, 1970; Morton & Venn, 1984; Reznicek & Catling, 1989), where they typically rank between 20% and 27% of the total flora. These results suggest that the aquatic

ecosystem has been less seriously affected than most upland areas of populated southern Ontario. While water quality and habitat reduction have undoubtedly affected it and we would not wish to belittle the serious detrimental impacts of species like *Hydrocharis morsus-ranae* and *Lythrum salicaria*, the flora of infertile wet beaches along the Ottawa River appears to include relatively few weeds.

The majority of wet beach species (59%) are found over a wide area of northeastern North America and are well within their normal ranges in the Ottawa-Hull region. The relative long term stability of the wet beach environment, one which has changed little since the end of the post-glacial Champlain Sea era in comparison to the physical changes of upland habitats, may help to explain why so many widespread species are present on these wet sites.

The next largest group (16%) consists of northern species, plants typically found in the boreal regions of Ontario and Québec (11%) or Atlantic Canada (5%). It is the cool microclimate of the beach sites that presumably favours northern elements to some degree.

Species with more typically southern distributions make up less than 10% of the wet beach flora.

After consideration of the ecological condition and situation in which these emergent taxa were observed and following consultation with a variety of general and specific literature sources (Fernald, 1950; Fassett, 1972; Keddy & Reznicek, 1982; Day *et al.*, 1988; Voss, 1965; Moore & Keddy, 1989b, etc.), we arrived at several conclusions regarding the developmental and survival strategies utilized by many of these plants. In the following discussion we have attempted to group representative species which demonstrate these strategies or patterns.

The vast majority of emergent species observed are long-lived and are adapted to frequent and prolonged flooding. Some produce leaves and stems each year from perennial roots or rhizomes but will not flower or set seed unless they become exposed. Examples of this group include *Hypericum boreale*, *Myriophyllum tenellum*, *Littorella americana* and *Gratiola aurea*. Other species have similar characteristics but will set seed in shallow water. These include *Zanichellia palustris*, *Elatine triandra* and *Callitriche verna*. *Zosterella dubia* takes on very different appearances in submerged and emergent states, producing typical (insect pollinated?) flowers when exposed and cleistogamous flowers when submerged (Voss, 1972).

Many species are adapted to complete their life cycles underwater. They leaf out, produce flowers and set seed on a regular (usually annual) basis. While additional light and warmer temperatures usually offered by shallower water may enhance this development, such species can prevail in deeper water. Examples observed here include *Potamogeton* (most species), *Isoetes* (all taxa), *Elodea canadensis* and *Vallisneria americana*.

Evergreenness may be an important survival characteristic for a number of species, particularly in those sites where the infertility of the sand substrate limits the rate of growth (P. A. Keddy, pers. comm.). Species observed that may benefit from that characteristic include *Eriocaulon septangulare*, *Juncus pelocarpus*, *Alisma gramineum*, *Myriophyllum tenellum*, *Sagittaria graminea* and *Ranunculus reptans*.

Species capable of withstanding the combination of prolonged flooding and low substrate fertility are called 'stress tolerators' (Day *et al.*, 1988). Such plants would have an obvious advantage at some of our sites. The group includes *Isoetes echinospora*, *Myriophyllum tenellum*, *Eriocaulon septangulare*, *Littorella americana*, *Juncus pelocarpus* and *Isoetes* \times *dodgei*. Other species are not as successful in emergent beach situations as the stress tolerators or the evergreen species and appear to require regular disturbance of the site to enable them to compete effectively. Such agents as ice scouring, wave erosion and other physical impacts (*cf.* Lemke & Keddy, 1988; Day *et al.*, 1988) help to prepare sites for these species. Examples of such taxa include *Cyperus bipartitus*, *Ranunculus sceleratus*, *Eleocharis intermedia*, *Populus deltoides*, *Isoetes* \times *dodgei* and *Zizania palustris*.

A number of species found on these Ottawa River beaches cannot survive prolonged inundation. They are upland or shoreline annuals, the seeds of which become established on the newly exposed substrate of emergent beaches. They develop quickly and produce seed before the water level rises again. At least some of this seed will, presumably, be moved by wind, animals or other physical agents to higher ground before reflooding. A number of native species that are now common weedy plants of disturbed upland sites may well have depended on seasonally lowered beach areas for their survival before recent human activity enlarged their habitat. Such species include *Echinochloa wiegandii*, *Panicum capillare*, and *Polygonum neglectum*.

We found little or no evidence (*e.g.* dense seedling populations in deep water sites, etc.) of dense seed banks, which are so important in maintaining plant populations on some emergent lake

beaches (Keddy & Reznicek, 1986). This may indicate that while the 1987 water level along the Ottawa River was comparable to that of well known Muskoka lakes (Keddy, 1981; Keddy & Reznicek, 1982), such levels may be too infrequent to offer opportunities even for plants adapted to withstand 30 or 40 year periods of inundation.

The flora of these emergent wet beaches includes a disproportionately large number of regionally and provincially rare species. Moore & Keddy (1989a) have established that such infertile wet beaches support a higher species richness and a larger number of rare species than do fertile wetlands, such as marshes. They also conclude that the greater susceptibility of these infertile habitats to pollution and physical impact argues for the need for better environmental protection and conservation management in this distinctive and restricted habitat. Our qualitative assessment of such sites along the Ottawa River in the Ottawa-Hull Region of Québec and Ontario leads us to support and endorse Moore & Keddy's (1989a) call for greater attention and concern to be focused on these important wetland resources.

Acknowledgements

Our thanks to K. L. McIntosh of Ottawa for her valuable assistance in the field and helpful criticism of the manuscript. We also received assistance from D. M. Britton, University of Guelph, K. M. Pryer, National Museum of Nature, W. J. Crins, New York State Museum, P. A. Keddy, University of Ottawa and C. Frankton and P. M. Catling, Agriculture Canada, who provided important literature, information and identification expertise. P. A. Keddy and C. Frankton also offered valuable criticisms of an earlier draft of the manuscript, as did an anonymous reviewer and the editor. Finally, our thanks to Michel Gosselin, National Museum of Nature, for his translation of the abstract and to the curators of the herbaria cited for access to those collections and their associated libraries.

References

- ANONYMOUS, 1981. The Ottawa District. — Trail & Landscape, 15: 126.
- ARGUS, G. W., K. M. PRYER, D. J. WHITE & C. J. KEDDY (ed.), 1982-1987. Atlas of the rare vascular plants of Ontario, Parts 1-4. — Natn. Mus. nat. Sci., Ottawa (loose-leaf).
- BASSETT, I. J., 1973. The plantains of Canada. — Can. Dep. Agric., Ottawa, Res. Brch Monogr. no. 7, 47 p.
- BESCHEL, R. E., A. E. GARWOOD, R. HAINAULT, I. D. MACDONALD, S. P. van der KLOET & C. H. ZAVITZ, 1970. List of vascular plants of the Kingston region. — Fowler Herbarium, Queen's University, Kingston, 92 p.

- BOIVIN, B., 1980. Survey of Canadian Herbaria. — *Provancheria* (Mémoires de l'Herbier Louis-Marie, Univ. Laval), n° 10, 187 p.
- BOSTON, H. L. & M. S. ADAMS, 1987. Productivity, growth and photosynthesis of two small 'isoetid' plants *Littorella americana* and *Isoetes macrospora*. — *J. Ecol.*, 75: 333-350.
- BOUCHARD, A., D. BARABÉ, M. DUMAIS & S. HAY, 1983. The rare vascular plants of Québec. — *Natn. Mus. nat. Sci., Ottawa, Syllogeus no. 48*, 73 p.
- BRITTON, D. M. & D. F. BRUNTON, 1989. A new *Isoetes* hybrid (*Isoetes echinospora* × *riparia*) for Canada. — *Can. J. Bot.*, 67: 2995-3002.
- BRUNTON, D. F., 1980. An ecological inventory of the Shirleys Bay area, National Capital Commission Greenbelt, Ottawa-Carleton. — *Natn. Capital Comm., Ottawa, Conservation Studies no. 1*, 165 p.
- BRUNTON, D. F., 1982. An ecological inventory of the Stony Swamp conservation area, National Capital Commission Greenbelt, Nepean, Ontario. — *Natn. Capital Comm., Ottawa, Conservation Studies no. 5*, 142 p.
- BRUNTON, D. F., 1984. The vegetation and flora of Mer Bleue, National Capital Commission Greenbelt, Ottawa. — *Natn. Capital Comm., Ottawa, Conservation Studies no. 22*, 206 p.
- BRUNTON, D. F., 1985a. Recent significant plant records from the Ottawa District, Part 1: Clubmoss family to Sedge family. — *Trail & Landscape*, 19: 27-47.
- BRUNTON, D. F., 1985b. Recent significant plant records from the Ottawa District, Part 2: Pickerelweed family to Bean family. — *Trail & Landscape*, 19: 96-112.
- BRUNTON, D. F., 1985c. Recent significant plant records from the Ottawa District, Part 3: Wood Sorrel family to Sunflower family. — *Trail & Landscape*, 19: 155-175.
- BRUNTON, D. F. & B. DI LABIO, 1989. Shoreweed (*Littorella americana*) new to the Ottawa District and Ottawa-Carleton. — *Trail & Landscape*, 23: 18-21.
- BRUNTON, D. F. & B. DI LABIO, 1990. The Horned Pondweed (*Zannichellia palustris*) in the Ottawa District. — *Trail & Landscape*, 24: 49-51.
- CATLING, P. M., 1987. *Alisma gramineum* L. — *In* K. M. Pryer & G. W. Argus (ed.). Atlas of the rare vascular plants of Ontario, Part 3. *Natn. Mus. nat. Sci., Ottawa* (loose-leaf).
- DAY, R. T., P. A. KEDDY, J. McNEILL & T. CARLETON, 1988. Fertility and disturbance gradients: a summary model for riverine marsh vegetation. — *Ecology*, 69: 1044-1054.
- DICKSON, H. L., 1981. Ottawa Beach. — *Trail & Landscape*, 15: 13-17.
- DI LABIO, B. M. & D. F. BRUNTON, 1989. The oval spike-rush (*Eleocharis ovata*) new to the Ottawa District and Pontiac County. — *Trail & Landscape*, 23: 15-17.
- DOBSON, I. & P. M. CATLING, 1983. The pondweeds (*Potamogeton*) of the Ottawa District. — *Trail & Landscape*, 17: 79-99.
- DORE, W. G. & J. M. GILLETT, 1955. Botanical survey of the St. Lawrence Seaway area in Ontario. — *Can. Dep. Agric., Ottawa, Sci. Service*, 139 p.
- FASSETT, N. C., 1972. A manual of aquatic plants. — University of Wisconsin Press, Madison, 405 p.
- FERNALD, M. L., 1950. Gray's manual of botany, 8th edition. — American Book Co., New York, 1632 p.
- GILLETT, J. M. & D. J. WHITE, 1978. Checklist of the vascular plants of the Ottawa-Hull Region, Canada. — *Natn. Mus. nat. Sci., Ottawa*, 155 p.
- KEDDY, C. J., 1987. *Elatine triandra* Schkuhr. — *In* K. M. Pryer & G. W. Argus (ed.). Atlas of the rare vascular plants of Ontario, Part 3. *Natn. Mus. nat. Sci., Ottawa* (loose-leaf).
- KEDDY, P. A., 1981. Vegetation with coastal plain affinities in Axe Lake near Georgian Bay, Ontario. — *Can. Fld-Nat.*, 95: 241-248.
- KEDDY, P. A., 1983. Shoreline vegetation in Axe Lake, Ontario: effects of exposure on zonation patterns. — *Ecology*, 64: 33-344.
- KEDDY, P. A., 1985. Wave disturbance on lakeshores and within-lake distribution of Ontario's Atlantic coastal plain flora. — *Can. J. Bot.*, 63: 656-660.
- KEDDY, P. A. & A. A. REZNICEK, 1982. The role of seed banks in the persistence of Ontario's coastal plain flora. — *Am. J. Bot.*, 69: 13-22.
- KEDDY, P. A. & A. A. REZNICEK, 1986. Great Lakes vegetation dynamics: the role of fluctuating water levels and buried seed. — *Gt Lakes Res.*, 12: 25-36.
- KOTT, L., 1983. *Isoetes riparia* Engelm. — *In* G. W. Argus & D. J. White (ed.). Atlas of the rare vascular plants of Ontario, Part 3. *Natn. Mus. nat. Sci., Ottawa* (loose-leaf).
- KOTT, L. & D. M. BRITTON, 1983. Spore morphology and taxonomy of *Isoetes* in northeastern North America. — *Can. J. Bot.*, 61: 3140-3163.
- LAFONTAINE, D. J., 1973. The fern allies of the Ottawa-Hull District, Part 1. The horsetails. — *Trail & Landscape*, 7: 90-95.
- LAVOIE, G., 1984. La flore vasculaire du comté de Témiscouata, Québec. — *Provancheria* (Mémoires de l'Herbier Louis-Marie, Univ. Laval), n°16, 131p.
- LEMKE, K. & P. A. KEDDY, 1988. An unusual shoreline flora along the Mississippi River, Lanark County. — *Trail & Landscape*, 22: 49-52.
- MOORE, D. R. J. & P. A. KEDDY, 1989a. Infertile wetlands: conservation priorities and management. — Pages 391-397 *in* M. Bardecki & N. Patterson (ed.). Wetlands: inertia or momentum. Fed. Ont. Nats., Toronto, 426 p.
- MOORE, D. R. J. & P. A. KEDDY, 1989b. The relationship between species richness and standing crop in wetlands: the importance of scale. — *Vegetatio*, 79: 99-106.
- MORTON, J. K. & J. M. VENN, 1984. The flora of Manitoulin Island, 2nd revised edition. — University of Waterloo Press, Waterloo, 106 p.
- PRYER, K. M. & G. W. ARGUS (ed.), 1987. Atlas of the rare vascular plants of Ontario, Part 3. — *Natn. Mus. nat. Sci., Ottawa* (loose-leaf).

- REZNICEK, A. A. & P. M. CATLING, 1989. Flora of Long Point, Region Municipality of Haldimand-Norfolk. — Mich. Bot., 28: 99-175.
- SAVILE, D. B. O., 1951. Changes in grassland near Ottawa, Ontario, following prolonged flooding. — Can. Fid-Nat., 65: 42-45.
- TAYLOR, W. C. & N. T. LUEBKE, 1988. *Isoetes* × *hickeyi*: a naturally occurring hybrid between *I. echinospora* and *I. macrospora*. — Am. Fern J., 78: 6-13.
- van der VALK, A. G., 1981. Succession in wetlands: a Gleasonian approach. — Ecology, 62: 688-696.
- VOSS, E. G., 1965. Some rare and interesting aquatic plants of northern Michigan, with special reference to Cusino Lake (Schoolcraft Co.). — Mich. Bot., 4: 11-25.
- VOSS, E. G., 1972. Michigan flora: Part 1. Gymnosperms and monocots. — Cranbrook Inst. Sci., Bloomfield Hills, 488 p.

CALIBRATION D'UNE ÉQUATION SIMPLE POUR L'ESTIMATION DE L'ÉVAPOTRANSPIRATION POTENTIELLE¹

Philippe ROCHETTE

Centre de recherches sur les terres, Direction de la recherche
Agriculture Canada, Ottawa (Ontario) K1A 0C6

et

Pierre-André DUBÉ

Département de phytologie
Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4

Résumé

Les valeurs d'évapotranspiration potentielle (*ETP*) produites par le plus simple des modèles de Baier et Robertson (BR1) sont comparées à celles données par l'approche de Penman. L'étude a été faite à douze endroits de la partie méridionale du Québec (Canada). À la moitié d'entre eux, les valeurs d'*ETP* estimées par les deux approches sont jugées semblables. Pour l'autre moitié, des différences allant de 10 à 28 % des valeurs obtenues par l'approche de Penman ont cependant été observées. Des différences locales concernant l'écoulement de l'air froid, la proximité d'une étendue d'eau et la vitesse du vent sont identifiées comme causes probables de l'imprécision du modèle BR1 à ces stations. Pour corriger partiellement cette situation, une calibration locale du modèle est suggérée. De plus, pour augmenter la capacité de l'équation à tenir compte de certaines conditions climatiques et topographiques locales, l'utilisation de l'écart à la normale de l'amplitude thermique journalière et de la vitesse moyenne du vent estival est proposée. Testées aux 12 endroits étudiés, les dernières modifications n'ont pas affecté les estimations de l'*ETP* aux stations où le modèle original (BR1) était déjà relativement bon, mais ont diminué significativement l'erreur d'estimation mensuelle aux stations où BR1 était moins adéquat.

Abstract

The accuracy of the potential evapotranspiration (*ETP*) estimates provided by the simplest of the Baier and Robertson models (BR1) was evaluated against those obtained by the physically-based approach of Penman. The study was conducted at 12 sites in the southern part of Québec (Canada). Both methods gave similar values at six of the meteorological stations where they were compared. For the other six stations, differences ranging from 10 to 28 % of the Penman estimates were observed. Differences in cold air drainage, proximity to a water body and wind velocity were identified as probable causes for the inadequacy of BR1 at those stations. Local calibrations and modifications involving the deviation of the daily temperature range from its normal value and the mean summer wind velocity are suggested to improve the original BR1. These modifications, when tested at 12 selected sites, significantly decreased the monthly summation of the errors in the daily estimates at stations where BR1 was inadequate, without affecting estimates at the other stations.

Introduction

L'évapotranspiration potentielle (*ETP*) peut être estimée à l'aide de méthodes reposant sur des principes physiques comme celles issues du bilan énergétique d'une surface terrestre (Bowen, 1926;

Penman, 1963; Monteith, 1965) ou par d'autres méthodes plus empiriques (Thornthwaite, 1948; Turc, 1961; Jensen & Haise, 1963; Baier & Robertson, 1965). Le terme *ETP* utilisé dans cette étude désigne l'évapotranspiration de référence «gazon» telle que définie par Doorenbos & Pruitt (1977).

¹ Contribution n° 89-75 du Centre de recherches sur les terres

Bien que moins précises que les méthodes plus rigoureuses, les méthodes empiriques esti-

mant l'*ETP* sont toutefois utiles car elles exigent moins de variables ou des variables plus facilement disponibles. Le choix d'une méthode empirique doit cependant être fait avec prudence. En effet, les coefficients des équations empiriques expriment à la fois le patron de corrélation entre les variables originales et leurs substituts, et l'effet moyen sur l'*ETP* des variables originales négligées. Ils sont donc grandement dépendants des conditions sous lesquelles ils ont été déterminés.

Deux aspects apparaissent primordiaux pour qu'une équation empirique estime adéquatement l'*ETP*. En premier lieu, la calibration de l'équation devrait être effectuée dans des conditions représentatives de celles où elle sera utilisée. D'autre part, comme la première condition n'est pas toujours respectée, il faut que l'équation soit aussi sensible que possible à certaines conditions locales particulières afin de minimiser l'erreur d'estimation qu'une telle situation engendre.

L'équation (1) proposée par Baier & Robertson (1965) (BR1) est une équation empirique calibrée au Canada. Elle devrait donc, a priori, y donner de meilleurs résultats que celles calibrées ailleurs. Elle exprime l'*ETP* ($\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$) par une fonction de la température maximale (T_{max}) ($^{\circ}\text{F}$), de l'amplitude thermique journalière (AT) ($^{\circ}\text{F}$) et de la radiation extraterrestre (Re) ($\text{cal}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$):

$$ETP_{\text{BR1}} = 0,094(-87,03 + 0,928T_{\text{max}} + 0,933AT + 0,0486Re) \quad (1)$$

L'équation a initialement été calibrée avec des données d'évaporation mesurées par évaporimètre (*black porous disk atmometer*) à six endroits au Canada (Baier & Robertson, 1965). Le coefficient 0,094 a ensuite été proposé pour convertir les centimètres cubes d'eau évaporée par les évaporimètres en millimètres d'eau évapotranspirée selon l'équation de Penman (1963) (Baier, 1971). La démarche a le mérite d'avoir été la première, à notre connaissance, à exprimer l'effet de la radiation solaire sur l'*ETP* par une fonction de la radiation extraterrestre et de l'amplitude thermique journalière. Le premier terme reflète l'importance de l'énergie solaire potentielle disponible en un lieu et à un moment donnés, alors que le deuxième mesure de façon indirecte l'enneigement en raison de la corrélation entre les extrêmes journaliers de température et le couvert nuageux.

Depuis le moment où elle a été proposée, l'équation BR1 a été fréquemment utilisée de façon satisfaisante dans sa forme originale (Baier & Robertson, 1970; Bootsma, 1984) ou dans une version légèrement modifiée (Anonyme, 1976; Coligado *et al.*, 1968). En revanche, des erreurs appréciables ont été observées lorsqu'elle a été utilisée à certains endroits par De Jong & Tugwood (1987). Ces derniers recommandent même de

calibrer localement BR1 plutôt que d'utiliser les coefficients originaux, lorsque l'*ETP* calculée doit servir de variable d'entrée à un modèle de bilan hydrique.

Un examen des valeurs d'*ETP* rapportées par Treidl (1978) et de celles obtenues dans une étude préliminaire par les présents auteurs a permis d'identifier deux causes possibles à l'imprécision des estimations faites par BR1 au Québec méridional. D'une part, l'amplitude thermique journalière en un endroit ne résulte pas uniquement des conditions météorologiques de la journée étudiée, dont l'enneigement, mais aussi de la continentalité du climat régional et de la situation physique de la station qui influence l'écoulement de l'air froid. Or, les deux dernières causes ne sont pas reliées directement à la radiation solaire et pourraient engendrer des erreurs lors de l'utilisation de BR1. D'autre part, la vitesse du vent, qui détermine en partie le pouvoir évaporant de l'air, est absente de l'équation BR1. Or, ce paramètre est fortement variable dans l'espace (Leduc, 1982). L'utilisation, à un endroit donné, d'une équation calibrée pour l'ensemble d'un territoire pourrait donc générer des erreurs appréciables dans le calcul de l'*ETP* à un endroit où la vitesse moyenne du vent diffère de la moyenne territoriale.

Dans cette étude, nous proposons donc de calibrer BR1 au Québec méridional à l'aide de valeurs journalières d'*ETP* obtenues par l'équation de Penman (1963). Des modifications sont également suggérées afin de rendre BR1 plus sensible aux conditions locales d'amplitude thermique journalière et de vitesse de vent qui s'écartent des moyennes territoriales.

Matériel et méthodes

Cette étude se fonde sur les données météorologiques, de mai à octobre inclusivement, de 12 stations synoptiques opérées au Québec par le Service de l'environnement atmosphérique du ministère canadien de l'Environnement. Les coordonnées géographiques et la durée de la période étudiée pour chacune des stations sont présentées au tableau I. Les variables météorologiques journalières retenues sont la température de l'air (bulbes sec et humide), la vitesse moyenne du vent à dix mètres de la surface du sol et le nombre d'heures d'insolation. La liste des abréviations et synonymes est présentée à l'Annexe I.

CALCUL DE L'*ETP* DE RÉFÉRENCE PAR L'ÉQUATION DE PENMAN

La calibration de nouvelles équations d'estimation de l'*ETP* devrait être faite à l'aide de mesures lysimétriques. En raison de l'absence de telles mesures aux stations étudiées, nous avons donc

TABLEAU I
Description des dossiers météorologiques utilisés

| Station | Latitude | Longitude | Altitude (m) | Période étudiée |
|---------------|----------|-----------|--------------|-----------------|
| Ottawa | 45°19' | 75°40' | 114 | 1972-1985 |
| Québec | 46°48' | 71°23' | 75 | 1972-1985 |
| Montréal | 45°28' | 73°45' | 30 | 1972-1985 |
| Sherbrooke | 45°26' | 71°41' | 238 | 1978-1985 |
| Mirabel | 45°41' | 74°02' | 82 | 1977-1985 |
| Sainte-Agathe | 46°03' | 74°17' | 395 | 1972-1985 |
| Baie-Comeau | 49°08' | 68°12' | 22 | 1978-1985 |
| Sept-Îles | 50°13' | 66°15' | 58 | 1972-1985 |
| Gaspé | 48°46' | 64°29' | 28 | 1978-1985 |
| Mont-Joli | 48°36' | 68°12' | 46 | 1972-1985 |
| Roberval | 48°31' | 72°16' | 180 | 1978-1985 |
| Val d'Or | 48°03' | 77°47' | 338 | 1972-1985 |

choisi d'utiliser comme référence les valeurs journalières ($\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$) obtenues par l'équation proposée par Penman (1963):

$$ETP_{\text{PEN}} = 10 [WRn + (1-W)15,36f(u)DS] / \lambda \quad (2)$$

où Rn est la radiation nette, $f(u)$ est la fonction du vent exprimant la résistance aérodynamique de l'air au transfert de la vapeur d'eau, DS est le déficit de saturation de pression de vapeur d'eau, et λ est la chaleur de vaporisation de la vapeur d'eau;

$$W = s / (s + \gamma),$$

où la pente de la courbe de saturation de pression de vapeur d'eau en fonction de la température, s , est calculée à la température moyenne de l'air, et la constante psychrométrique, γ , est considérée égale à $0,66 \text{ mbar}\cdot\text{C}^{-1}$;

$$f(u) = (1 + 0,00625u_2),$$

où le parcours du vent à 2 mètres (u_2) est obtenu à partir du parcours du vent à 10 mètres (u_{10}) par l'expression suivante, basée sur le profil logarithmique de la vitesse du vent: $u_2 = 0,725 u_{10}$;

$$DS = (e_s - e_a),$$

où les pressions de vapeur d'eau saturante (e_s) et réelle (e_a) sont obtenues respectivement en calculant la pression de vapeur saturante à la température moyenne de l'air et à la température moyenne du point de rosée.

En raison de l'absence de mesures lysimétriques, il nous est impossible de déterminer une fonction du vent qui serait propre à nos conditions comme le suggèrent Jensen (1980) et Slayter & McIlroy (1961). Il faut donc choisir une fonction calibrée ailleurs, mais représentative du climat du Québec.

La nature sub-humide du climat du nord-est de l'Amérique du Nord fait que l'advection de chaleur sensible y est en général relativement faible. Il serait donc raisonnable de croire que la fonction du vent calibrée par Penman (1963) en Angleterre pourrait être utilisée au Québec avec succès. Les résultats obtenus par Allen (1986), dans une étude visant à tester la valeur de différentes fonctions du vent à trois endroits aux États-Unis, montrent qu'à Coshocton (Ohio), celle de Penman (1963) s'est avérée la plus adéquate. Nous avons donc choisi la fonction du vent donnée par Penman (1963) qui avait également été retenue par Ferland (1969) et De Jong & Tugwood (1987).

L'absence de mesures de la radiation nette pose le problème de son estimation. La radiation nette peut s'exprimer de la façon suivante:

$$Rn = (1-a)Rs - RI \quad (3)$$

L'albédo a est considéré égal à 0,23 (Jones, 1983). Pour le calcul de Rs , la fonction suivante, intégrant le nombre relatif d'heures d'ensoleillement (n/N) et Re , a été choisie:

$$Rs = [0,25 + 0,51(n/N)] Re \quad (4)$$

où les coefficients sont ceux proposés par Linacre (1969) et où n et N sont respectivement le nombre observé et le nombre potentiel d'heures d'ensoleillement de la journée considérée. N et Re sont obtenus par un algorithme conçu à cette fin par Audet (1975).

Le bilan de radiation thermique (RI) peut être estimé par de nombreuses méthodes empiriques (Brunt, 1932; Penman, 1963; Swinbank, 1963; Idso & Jackson, 1969; Jensen, 1974; Brutsaert, 1975). Celle proposée par Jensen (1974) pour les climats sub-humides a été retenue:

$$Rl = Rbo [1,1(Rs/Rso) - 0,1] \tag{5}$$

où *Rbo* est le bilan de la radiation thermique théorique par ciel clair et s'exprime :

$$Rbo = (0,39 - 0,05e_a^{0,5})11,71 \times 10^{-9}(Tmax^4 + Tmin^4)/2 \tag{6}$$

Les températures maximale (*Tmax*) et minimale (*Tmin*) y sont exprimées en degrés Kelvin et la radiation solaire maximale théorique par ciel clair (*Rso*) est donnée par une fonction polynômiale du nombre de jours après le premier janvier (*JJ*), de la forme :

$$Rso = a_0 + a_1 JJ + a_2 JJ^2 + a_3 JJ^3 + \dots + a_7 JJ^7 \tag{7}$$

et dont les coefficients pour les douze stations utilisées sont présentés au tableau II.

Le choix de la méthode de Jensen (1974) a été motivé par le fait que les valeurs moyennes qu'elle génère sont voisines de celles publiées dans les normales climatiques canadiennes (Anonyme, 1982). Les rapports *Rn/Rs* sont aussi comparables à ceux trouvés en Ontario par Davies & Buttimor (1969) et Selirio *et al.* (1971).

MODIFICATIONS SUGGÉRÉES À BR1

La première modification vise à réduire l'effet des facteurs autres que l'enneigement sur *AT*. À cette fin, nous proposons le remplacement de la variable *AT* par *ATx*. La nouvelle équation (BRP-E) s'exprime :

$$ETP_{BRP-E} = a_0 + a_1 Tmax + a_2 ATx + a_3 Re \tag{8}$$

où *ATx* = *AT* - *ATnor*

ATnor est la normale de *AT* pour le mois auquel la journée étudiée appartient et la température est exprimée en degrés Celsius.

La seconde vise à tenir compte de l'effet de conditions locales de vent (Annexe II). Elle suggère la calibration d'équations distinctes pour des classes différentes de vitesse moyenne du vent estival. Pour ce faire, nous avons tout d'abord centré la vitesse moyenne du vent estival à chaque station par rapport à la vitesse moyenne de l'ensemble de ces stations. Les valeurs journalières de vent à chaque station étaient alors multipliées par le rapport entre le vent estival moyen de l'ensemble des stations et celui de la station étudiée. À chacune des stations, des valeurs journalières d'*ETP* ont ensuite été obtenues par l'équation de Penman (1963) pour des vitesses virtuelles allant de 0,6 à 1,3 (par incrément de 0,1) fois la vitesse de vent centrée sur la moyenne de l'ensemble des stations. Huit équations (BRP-V1 à BRP-V8) exploitant les mêmes variables que l'équation BR1 originale ont ensuite été déterminées en utilisant les valeurs journalières de l'*ETP*_{PEN} obtenues pour chaque classe de vent. Le choix de l'équation de type BRP-V pour une station donnée était déterminé par le rapport arrondi de la vitesse moyenne de son vent estival réel sur la moyenne de l'ensemble des stations. Ainsi, à Ottawa, ce rapport est égal à 0,93 (tableau III). On a donc utilisé, à cet endroit, l'équation calibrée à 0,9 fois la vitesse moyenne du vent de l'ensemble des stations (BRP-V4) (Annexe II).

Cette même démarche a ensuite été reprise pour calibrer les équations regroupant les deux

TABLEAU II

Coefficients des polynômes donnant la radiation solaire journalière maximale (*Rso*) (cal·cm⁻²·d⁻¹) en fonction du nombre de jours après le 1^{er} janvier.

| Station | a ₀ | a ₁ | a ₂ (× 10 ⁻²) | a ₃ | a ₄ (× 10 ⁻⁶) | a ₅ (× 10 ⁻⁹) | a ₆ (× 10 ⁻¹¹) | a ₇ (× 10 ⁻¹⁴) |
|---------------|----------------|----------------|---|----------------|---|---|--|--|
| Ottawa | 159,63 | 1,6792 | 2,8239 | 0 | -0,88335 | 0 | 1,0504 | -1,57 |
| Québec | 154,52 | 1,3368 | 3,1632 | 0 | -0,95165 | 0 | 1,1409 | -1,71 |
| Montréal | 160,58 | 1,8448 | 2,5038 | 0 | -0,80708 | 0 | 0,94874 | -1,40 |
| Sherbrooke | 156,21 | 1,1998 | 3,0256 | 0 | -0,88695 | 0 | 1,0381 | -1,54 |
| Mirabel | 146,89 | 2,3200 | 2,1326 | 0 | -0,74755 | 0 | 0,87486 | -1,29 |
| Sainte-Agathe | 144,29 | 2,0177 | 2,5736 | 0 | -0,85095 | 0 | 1,0158 | -1,52 |
| Baie-Comeau | 130,86 | 1,2752 | 3,1102 | 0 | -0,91371 | 0 | 1,0654 | -1,57 |
| Sept-Îles | 121,55 | 1,0753 | 3,6462 | 0 | -1,0734 | 0 | 1,3121 | -2,00 |
| Gaspé | 146,61 | 0,069925 | 4,7803 | 0 | -2,0577 | 7,2881 | -0,72336 | 0 |
| Mont-Joli | 145,71 | -0,061480 | 5,1760 | 0 | -2,2218 | 7,9034 | -0,78913 | 0 |
| Roberval | 141,77 | 0,60815 | 3,7877 | 0 | -1,0617 | 0 | 1,2692 | -1,91 |
| Val d'Or | 135,75 | 1,5812 | 3,1075 | 0 | -0,95924 | 0 | 1,1501 | -1,73 |

TABLEAU III

Description des conditions estivales moyennes de vent (u_{est}) et d'amplitude thermique journalière (AT_{est}) aux stations étudiées

| Station | Vent | | Équations BRP-Vx et BRP-EVx utilisées | Amplitude thermique | |
|---------------|--|-------------------------|--|--------------------------------------|-------------------------|
| | u_{est} ($\text{km}\cdot\text{d}^{-1}$) | u_{est}^* relative | | AT_{est} ($^{\circ}\text{C}$) | AT_{est}^* relatif |
| Ottawa | 193 | 0,93 | V4 | 11,1 | 0,98 |
| Québec | 199 | 0,98 | V5 | 11,3 | 1,00 |
| Montréal | 222 | 1,07 | V6 | 10,8 | 0,96 |
| Sherbrooke | 133 | 0,64 | V1 | 13,6 | 1,20 |
| Mirabel | 163 | 0,78 | V3 | 12,0 | 1,06 |
| Sainte-Agathe | 161 | 0,77 | V3 | 11,7 | 1,04 |
| Baie-Comeau | 260 | 1,25 | V7 | 10,0 | 0,88 |
| Sept-Îles | 237 | 1,14 | V6 | 8,8 | 0,78 |
| Gaspé | 186 | 0,89 | V4 | 12,8 | 1,13 |
| Mont-Joli | 284 | 1,30 | V8 | 10,2 | 0,90 |
| Roberval | 247 | 1,19 | V7 | 11,2 | 0,99 |
| Val d'Or | 212 | 1,02 | V5 | 12,3 | 1,09 |
| Moyenne | 208 | 1,00 | | 11,3 | 1,00 |

* Les valeurs relatives des variables sont égales au rapport de leur valeur à la station sur la moyenne des 12 stations.

modifications (BRP-EV1 à BRP-EV8) en utilisant AT_x au lieu de AT .

Une calibration de l'équation originale de Baier & Robertson (1) (BRP) a aussi été faite. Elle a servi de point de comparaison pour juger de l'amélioration au modèle apportée par les modifications suggérées. Les calibrations des différentes équations ont été faites à l'aide des données de la moitié des années (7) de la période étudiée, choisies au hasard. L'autre moitié a servi à la validation des modèles.

Les différences moyennes entre les valeurs d' ETP données par les nouvelles équations et par Penman (1963) ont finalement été comparées entre elles et à celles obtenues par l'équation originale BR1. Cette analyse a été faite à l'aide du test de comparaisons multiples de Waller-Duncan exécuté par la procédure GLM du logiciel SAS (1982).

Les calibrations des modèles consistent en des régressions linéaires multiples et ont été réalisées à l'aide de la procédure REG du logiciel SAS (1982).

Résultats et discussion

Une modification de l'équation BR1 impliquant l'utilisation de l'écart à la normale de l'amplitude thermique journalière (BRP-E), et une autre faisant intervenir la vitesse moyenne du vent estival (BRP-V), ont été effectuées selon la démarche décrite à la section précédente. Leur impact sur la

précision de l'estimation de l' ETP au Québec méridional, lorsqu'elles sont considérées seules (BRP-V, BRP-E) ou ensemble (BRP-EV), a été évalué.

D'un modèle à l'autre, le coefficient de détermination (R^2) a été relativement stable, variant de 0,60 à 0,65. Ces statistiques d'ajustement des

TABLEAU IV

Coefficients des modèles du type Baier & Robertson calibrés au Québec méridional

| Modèle | Ordonnée à l'origine | T_{max} ($\times 10^{-2}$) | AT ($\times 10^{-2}$) | AT_x ($\times 10^{-2}$) | Re ($\times 10^{-3}$) |
|---------|-------------------------|-----------------------------------|------------------------------|--------------------------------|------------------------------|
| BRP | -2,41 | 6,51 | 8,35 | 0 | 4,14 |
| BRP-V1 | -2,46 | 6,03 | 8,01 | 0 | 4,07 |
| BRP-V2 | -2,46 | 6,16 | 8,22 | 0 | 4,09 |
| BRP-V3 | -2,46 | 6,29 | 8,42 | 0 | 4,11 |
| BRP-V4 | -2,46 | 6,43 | 8,63 | 0 | 4,13 |
| BRP-V5 | -2,47 | 6,56 | 8,83 | 0 | 4,15 |
| BRP-V6 | -2,47 | 6,69 | 9,04 | 0 | 4,17 |
| BRP-V7 | -2,47 | 6,83 | 9,24 | 0 | 4,19 |
| BRP-V8 | -2,47 | 6,96 | 9,45 | 0 | 4,21 |
| BRP-E | -1,75 | 6,46 | 0 | 9,75 | 4,48 |
| BRP-EV1 | -1,84 | 6,19 | 0 | 8,66 | 4,34 |
| BRP-EV2 | -1,82 | 6,33 | 0 | 8,88 | 4,37 |
| BRP-EV3 | -1,81 | 6,47 | 0 | 9,09 | 4,40 |
| BRP-EV4 | -1,80 | 6,61 | 0 | 9,30 | 4,43 |
| BRP-EV5 | -1,78 | 6,75 | 0 | 9,52 | 4,46 |
| BRP-EV6 | -1,77 | 6,89 | 0 | 9,73 | 4,48 |
| BRP-EV7 | -1,76 | 7,03 | 0 | 9,95 | 4,51 |
| BRP-EV8 | -1,74 | 7,17 | 0 | 1,02 | 4,54 |

droites de régression sont semblables à celles obtenues par Baier & Robertson (1965). Les coefficients des différents modèles sont regroupés au tableau IV.

VALEURS JOURNALIÈRES

Les statistiques journalières d'ajustement des modèles pour la période de calibration et celles d'estimation pour la période de validation se sont révélées presque identiques (Rochette, 1988). Nous nous limiterons donc à l'examen des statistiques de validation (tableau V).

Ces résultats nous permettent de juger la capacité de BR1 à estimer l' ETP_{PEN} . L'erreur d'estimation est faible à Montréal, Québec, Ottawa, Val d'Or et Sainte-Agathe. L'équation originale semble donc valable à ces endroits. Les erreurs d'estimation à Sherbrooke, Sept-Îles, Mont-Joli, et Baie-Comeau sont cependant beaucoup plus grandes. Il est intéressant de noter que les stations où BR1 produit les estimations les plus justes sont celles où les valeurs moyennes d'amplitude thermique journalière et de vitesse du vent sont les plus proches des moyennes de l'ensemble des stations (tableau III). Au contraire, les stations où les erreurs d'estimation sont les plus grandes sont celles qui combinent des valeurs relativement petites de vitesse du vent et relativement fortes d'amplitude thermique ou l'inverse. Ces résultats confirment le manque d'universalité de l'équation BRI et justifient notre démarche visant à la rendre plus sensible à certaines conditions locales estivales d'amplitude thermique et de vitesse du vent.

L'analyse statistique des erreurs journalières d'estimation des modèles n'indique aucune différence significative entre les diverses équations en

raison de leur trop grande variabilité (tableau V). On note cependant certaines tendances. Ainsi, l'erreur moyenne d'estimation demeure pratiquement inchangée d'une méthode à l'autre aux stations où l'équation BR1 est déjà relativement précise. Elle est cependant diminuée de façon plus ou moins importante aux stations problématiques, par l'utilisation des modèles modifiés. L'écart type de l'erreur moyenne, pour sa part, est très semblable pour toutes les équations calibrées selon l' ETP_{PEN} (24 à 35 % de la valeur moyenne de l' ETP_{PEN}). Il est plus important pour BR1 (32 à 44 %).

VALEURS MENSUELLES

Erreur d'estimation

Le cumul mensuel des erreurs journalières d'estimation réduit la variabilité relative des résultats, et les tests statistiques permettent de trouver des différences significatives à cette échelle de temps (tableau VI). Ces résultats confirment les tendances observées au niveau journalier. Ainsi, l'équation BRP est significativement plus précise que BR1 à quatre stations (Sherbrooke, Baie-Comeau, Sept-Îles et Mont-Joli). Cette différence peut être attribuée au fait que BRP a été calibrée à l'aide des valeurs d' ETP_{PEN} alors que des observations d'évaporation ont servi à celle de BR1 (Baier & Robertson, 1965). Le fait que BRP est, en quelque sorte, une calibration régionale du modèle canadien (BRI) peut aussi être en partie responsable de cette différence.

Les modèles modifiés, quant à eux, ont été plus précis que BRP à deux stations (Sherbrooke et Mont-Joli) pour BRP-V, et à une station (Sherbrooke) pour BRP-E. Le modèle regroupant

TABLEAU V

Erreurs journalières d'estimation ($ETP_{BR} - ETP_{PEN}$) de l' ETP obtenue par les modèles du type Baier & Robertson

| Station | Erreur moyenne d'estimation (mm) | | | | | Écart type de l'erreur moyenne (mm) | | | | | Référence (mm) |
|---------------|----------------------------------|------|-------|-------|--------|-------------------------------------|-----|-------|-------|--------|----------------|
| | BR1 | BRP | BRP-V | BRP-E | BRP-EV | BR1 | BRP | BRP-V | BRP-E | BRP-EV | Penman |
| Ottawa | -0,1 | -0,2 | -0,2 | -0,2 | -0,2 | 1,3 | 1,0 | 1,0 | 1,0 | 1,0 | 3,4 |
| Québec | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 1,3 | 0,9 | 0,9 | 0,9 | 0,9 | 3,0 |
| Montréal | -0,1 | -0,2 | -0,2 | -0,2 | -0,2 | 1,1 | 0,9 | 0,9 | 0,9 | 0,9 | 3,4 |
| Sherbrooke | 0,8 | 0,6 | 0,4 | 0,4 | 0,2 | 1,3 | 0,8 | 0,8 | 0,8 | 0,8 | 2,7 |
| Mirabel | 0,3 | 0,3 | 0,1 | 0,2 | 0,1 | 1,1 | 0,8 | 0,8 | 0,8 | 0,8 | 3,0 |
| Sainte-Agathe | 0,2 | 0,3 | 0,2 | 0,2 | 0,1 | 1,2 | 0,9 | 0,9 | 0,9 | 0,9 | 2,8 |
| Baie-Comeau | -0,4 | 0,1 | 0,2 | 0,1 | 0,3 | 1,1 | 0,8 | 0,8 | 0,8 | 0,8 | 2,7 |
| Sept-Îles | -0,8 | -0,1 | -0,1 | 0,1 | 0,1 | 1,1 | 0,8 | 0,8 | 0,8 | 0,8 | 2,6 |
| Gaspé | 0,3 | 0,4 | 0,3 | 0,2 | 0,2 | 1,4 | 0,9 | 0,9 | 0,9 | 0,9 | 2,7 |
| Mont-Joli | -0,6 | -0,2 | -0,1 | -0,1 | 0,1 | 1,3 | 0,9 | 0,9 | 0,9 | 0,9 | 3,0 |
| Roberval | -0,3 | -0,1 | 0,0 | -0,1 | 0,0 | 1,2 | 0,9 | 0,9 | 0,9 | 0,9 | 3,1 |
| Val d'Or | -0,2 | 0,0 | 0,0 | -0,1 | -0,1 | 1,4 | 0,8 | 0,8 | 0,8 | 0,8 | 3,0 |

TABLEAU VI

Cumuls mensuels des erreurs journalières d'estimation ($ETP_{BR} - ETP_{PEN}$) de l' ETP obtenue par les modèles du type Baier & Robertson

| Station | Erreur moyenne d'estimation (mm) | | | | | Écart type de l'erreur moyenne (mm) | | | | | Référence (mm) |
|---------------------|----------------------------------|--------------------|-------------------|--------------------|-------------------|-------------------------------------|------|-------|-------|--------|----------------|
| | BR1 | BRP | BRP-V | BRP-E | BRP-EV | BR1 | BRP | BRP-V | BRP-E | BRP-EV | Penman |
| Ottawa | -3,7 ^a | -5,5 ^a | -7,3 ^a | -5,3 ^a | -6,9 ^a | 17,7 | 8,6 | 8,6 | 8,4 | 8,4 | 103,0 |
| Québec | -1,3 ^a | 0,9 ^a | -0,8 ^a | 0,9 ^a | -0,8 ^a | 23,3 | 7,9 | 7,9 | 7,5 | 7,6 | 93,0 |
| Montréal | -3,8 ^a | -6,1 ^a | -5,9 ^a | -5,4 ^a | -5,1 ^a | 16,0 | 7,9 | 7,8 | 7,6 | 7,6 | 105,0 |
| Sherbrooke | 23,3 ^a | 19,0 ^b | 11,3 ^c | 12,5 ^c | 5,1 ^d | 20,3 | 6,8 | 6,7 | 6,6 | 6,3 | 82,0 |
| Mirabel | 10,5 ^a | 8,2 ^{ab} | 4,5 ^{bc} | 5,8 ^{bc} | 2,2 ^c | 17,7 | 6,1 | 6,2 | 6,2 | 6,2 | 90,5 |
| Sainte-Agathe | 5,5 ^{ab} | 8,8 ^a | 5,2 ^{ab} | 7,4 ^{ab} | 3,8 ^b | 19,9 | 6,6 | 6,5 | 6,4 | 6,5 | 86,1 |
| Baie-Comeau | -10,9 ^a | 2,5 ^c | 6,0 ^{bc} | 4,2 ^{bc} | 7,7 ^{ab} | 21,5 | 8,7 | 9,1 | 9,4 | 9,8 | 81,8 |
| Sept-Îles | -25,0 ^a | -3,6 ^b | -2,2 ^b | 2,0 ^b | 3,5 ^b | 20,2 | 8,2 | 8,3 | 9,1 | 9,3 | 79,2 |
| Gaspé | 8,5 ^{ab} | 11,3 ^a | 9,7 ^{ab} | 7,1 ^{ab} | 5,4 ^b | 23,1 | 8,6 | 8,6 | 8,9 | 8,8 | 82,2 |
| Mont-Joli | -18,5 ^a | -6,9 ^b | -1,6 ^c | -4,1 ^{bc} | 1,3 ^c | 23,6 | 10,0 | 10,5 | 9,7 | 10,1 | 91,6 |
| Roberval | -7,8 ^a | -3,6 ^{ab} | 0,4 ^b | -3,7 ^b | 0,2 ^b | 19,3 | 6,9 | 6,9 | 6,7 | 6,6 | 95,5 |
| Val d'Or | -4,6 ^a | 0,7 ^a | 1,0 ^a | -1,7 ^a | -1,7 ^a | 23,9 | 7,8 | 7,9 | 7,4 | 7,4 | 90,9 |
| Toutes les stations | -3,4 ^a | 1,4 ^b | 1,1 ^b | 1,0 ^b | 0,8 ^b | | | | | | 90,1 |

Les valeurs d'une même ligne identifiées par une même lettre ne sont pas statistiquement différentes l'une de l'autre au seuil de 0,05.

les deux modifications (BRP-EV) a, de son côté, produit une erreur d'estimation significativement plus petite que BRP à cinq stations (Sherbrooke, Mirabel, Sainte-Agathe, Gaspé et Mont-Joli).

Ces résultats s'expliquent par les différences entre les valeurs estivales moyennes de vitesse du vent (u_{est}) et d'amplitude thermique journalière (AT_{est}) aux stations étudiées et celles de l'ensemble des stations (tableau III). Le coefficient affectant la variable AT dans le modèle BRP étant positif, une valeur plus forte de cette variable entraîne une hauteur d' ETP estimée plus importante. Cette observation est cohérente avec le rapport entre l'ennuagement, la radiation reçue et l' ETP . La vitesse du vent a, elle aussi, un effet positif sur l' ETP et son effet moyen sur l' ETP pour l'ensemble des stations est exprimé par les coefficients de l'équation. Aux stations étudiées, on doit donc s'attendre à une surestimation de l' ETP_{PEN} par l'équation BRP d'autant plus importante que les valeurs locales estivales moyennes de la vitesse du vent sont plus petites et que celles d'amplitude thermique journalière sont plus grandes par rapport aux moyennes de l'ensemble des stations. C'est le cas à Sherbrooke, Mirabel, Sainte-Agathe et Gaspé. Cette constatation est particulièrement évidente pour la station qui bénéficie le plus des modifications, Sherbrooke, où u_{est} et AT_{est} sont respectivement la plus faible et la plus forte valeur parmi les stations étudiées. À Mont-Joli, une amplitude thermique inférieure à la

moyenne a accentué l'effet dû à la plus grande valeur de vent estival parmi les stations étudiées. Une sous-estimation en a résulté.

La seule station où BRP-EV a entraîné une augmentation significative de l'erreur d'estimation par rapport à l'équation BRP a été celle de Baie-Comeau. Les conditions moyennes de l'amplitude thermique journalière et de la vitesse du vent y sont pourtant nettement différentes des valeurs moyennes de l'ensemble des stations. Nous n'avons pas trouvé d'explication à la contreperformance du modèle à cette station.

Erreur absolue d'estimation

Les valeurs moyennes des écarts d'estimation nous renseignent sur les tendances des modèles à surestimer ou à sous-estimer l' ETP . Elles peuvent cependant nous dissimuler une variabilité des estimations relativement grande. En effet, un écart moyen très faible peut être généré par des valeurs qui varient fortement, mais symétriquement, en deçà et au delà de l' ETP_{PEN} . C'est pourquoi, nous avons également soumis la valeur absolue moyenne des cumuls mensuels des écarts à une analyse de variance afin de mesurer l'effet des différents modèles sur la variabilité des erreurs d'estimation autour de leur moyenne (tableau VII).

La variabilité des résultats de trois stations (Sherbrooke, Mirabel et Sainte-Agathe) a été dimi-

TABLEAU VII

Cumuls mensuels des erreurs journalières absolues d'estimation ($ETP_{BR} - ETP_{PEN1}$) de l' ETP obtenue par les modèles

| Station | Valeur absolue moyenne de l'erreur d'estimation ¹ (mm) | | | | | Référence (mm) |
|---------------------|---|-------------------|--------------------|-------------------|-------------------|----------------|
| | BR1 | BRP | BRP-V | BRP-E | BRP-EV | Penman |
| Ottawa | 12,9 ^a | 7,7 ^b | 8,5 ^b | 7,4 ^b | 8,2 ^b | 103,0 |
| Québec | 17,3 ^a | 6,7 ^b | 6,6 ^b | 6,3 ^b | 6,4 ^b | 93,0 |
| Montréal | 11,5 ^a | 7,5 ^b | 7,4 ^b | 7,0 ^b | 6,8 ^b | 105,0 |
| Sherbrooke | 28,5 ^a | 19,0 ^b | 11,6 ^c | 12,6 ^c | 6,5 ^d | 82,0 |
| Mirabel | 17,8 ^a | 8,7 ^b | 6,5 ^c | 7,2 ^c | 5,5 ^c | 90,5 |
| Sainte-Agathe | 16,4 ^a | 9,4 ^b | 7,1 ^c | 8,4 ^c | 6,5 ^c | 86,1 |
| Baie-Comeau | 17,2 ^a | 7,6 ^b | 9,6 ^b | 8,7 ^b | 11,1 ^b | 81,8 |
| Sept-Îles | 25,1 ^a | 6,9 ^b | 6,5 ^b | 7,4 ^b | 8,0 ^b | 79,2 |
| Gaspé | 21,2 ^a | 12,1 ^b | 11,0 ^{bc} | 9,3 ^{bc} | 8,2 ^c | 82,2 |
| Mont-Joli | 20,8 ^a | 9,3 ^b | 8,6 ^b | 8,5 ^b | 8,5 ^b | 91,6 |
| Roberval | 14,3 ^a | 6,3 ^b | 5,8 ^b | 6,2 ^b | 5,7 ^b | 95,5 |
| Val d'Or | 16,7 ^a | 6,4 ^b | 6,5 ^b | 5,9 ^b | 5,9 ^b | 90,9 |
| Toutes les stations | 18,1 ^a | 8,7 ^b | 7,9 ^{bc} | 7,8 ^{bc} | 7,3 ^c | 90,1 |

¹ Les valeurs d'une même ligne identifiées par une même lettre ne sont pas significativement différentes l'une de l'autre au seuil de 0,05.

nuée significativement par l'utilisation des modèles BRP-E, BRP-V et BRP-EV par rapport à BRP, alors que celle des résultats de Gaspé et de l'ensemble des stations a été réduite seulement par l'utilisation de BRP-EV par rapport à l'équation BRP.

La variabilité de BR1 est significativement plus élevée que celle des modèles calibrés pour le Québec méridional. Cette différence est engendrée, selon nous, par le fait que le coefficient de T_{max} est relativement élevé dans le modèle BR1. En effet, si nous modifions ce dernier pour tenir compte des unités différentes de mesure de la température et les divisons par le coefficient de Re , nous obtenons un rapport T_{max}/Re deux fois plus élevé que pour le modèle BRP, soit 34,4 contre 15,7. Cette plus grande contribution relative de la température maximale est peut-être due au fait que le modèle BR1 a été originalement calibré à partir d'observations sur des évaporimètres. Ces derniers sont, en effet, nettement plus sensibles au pouvoir évaporant de l'air que ne l'est l' ETP . Enfin, cette plus grande sensibilité serait exprimée par l'importance relative du coefficient de T_{max} en raison de la corrélation entre la température de l'air et son pouvoir évaporant.

Conclusion

La capacité de l'équation BR1 pour l'estimation de l' ETP_{PEN} a été vérifiée à 12 endroits du Québec

méridional. Les estimations ont été jugées satisfaisantes à Ottawa, Montréal, Québec, Sainte-Agathe et Val d'Or. Elles ont cependant été jugées nettement moins précises à Sherbrooke, Mirabel, Baie-Comeau, Sept-Îles, Gaspé, Mont-Joli et Roberval.

Un examen des valeurs estivales moyennes de la vitesse du vent et de l'amplitude thermique journalière aux stations étudiées a montré que les stations où le modèle original est le moins précis sont celles où ces variables s'écartent nettement des moyennes de l'ensemble des stations. Afin de rendre le modèle plus sensible aux conditions locales de ces variables climatiques, deux modifications ont été suggérées.

L'utilisation de l'écart à la normale de l'amplitude thermique journalière et la calibration d'équations différentes selon diverses vitesses moyennes du vent ont amélioré significativement la précision des estimations mensuelles du modèle aux stations où le modèle original était moins adéquat.

Les nouvelles équations proposées dans cette étude permettent une meilleure estimation de l' ETP_{PEN} au Québec méridional que le modèle BR1 original. Elles nous apparaissent donc comme des outils utiles pour l'étude régionalisée de ce paramètre et dans toute autre application où l' ETP est impliquée (bilan hydrique, indice d'assèchement, régie de l'irrigation, etc.). De plus, nous

croynons que la même démarche peut être reprise partout où une référence fiable de l'*ETP* peut être calculée à l'échelle régionale.

Remerciements

Cette étude a été assistée financièrement par le ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec. Les auteurs aimeraient remercier Mme Johanne Boisvert pour ses commentaires lors de la révision du manuscrit et M. Oliva Couture pour son assistance dans le traitement des données.

Références

- ALLEN, R. G., 1986. A Penman for all seasons. — *J. Irrig. Drain. Div. Am. Soc. civ. Engrs*, 112: 348-368.
- ANONYME, 1976. Atlas agroclimatique du Canada. — *Inst. rech. chim. biol., Sect. rech. serv. agromét., Agric. Canada, Ottawa, Dir. Rech.*, 17 cartes.
- ANONYME, 1982. La radiation solaire. *In Normales climatiques du Canada 1951-1980, Vol. 1. Envir. Canada, Service de l'environnement atmosphérique*, 276 p.
- AUDET, H., 1975. Méthode de calcul d'ensoleillement en un point de la surface terrestre. — *Univ. du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, Centre de rech. du Moyen Nord*, 96 p.
- BAIER, W., 1971. Evaluation of latent evaporation estimates and their conversion to potential evaporation. — *Can. J. Pl. Sci.*, 51: 255-266.
- BAIER, W. & G. W. ROBERTSON, 1965. Estimation of latent evaporation from simple weather observations. — *Can. J. Pl. Sci.*, 45: 276-284.
- BAIER, W. & G. W. ROBERTSON, 1970. Climatic estimates of average and probable irrigation requirements and of seasonal drainage in Canada. — *J. Hydrol.*, 10: 20-37.
- BOOTSMA, A., 1984. Climatic zonation for forage crops in the Atlantic region. — *Agric. Can., Ottawa, Res. Brch, Land Resour. Res. Inst., Agromet. Sect., Contr. no. 1983-27F*, 44 p.
- BOWEN, I. S., 1926. The ration of heat losses by conduction and by evaporation from any water surface. — *Phys. Rev.*, 27: 779-787.
- BRUNT, D., 1932. Notes on radiation in the atmosphere. — *Q. J. R. met. Soc.*, 58: 389-418.
- BRUTSAERT, W., 1975. On a derivable formula for long wave radiation from clear skies. — *Wat. Resour. Res.*, 11: 742-744.
- COLIGADO, M. C., W. BAIER & W. K. SLY, 1968. Risk analysis of weekly climatic data for agricultural and irrigation planning. *Can. Dep. Agric., Pl. Res. Inst., Agromet. Sect., Tech. Bull. no. 17-24*, 34 p.
- DAVIES, J. A. & P. H. BUTTIMOR, 1969. Reflection coefficients, heating coefficients and net radiation at Simcoe, Southern Ontario. — *Agric. Met.*, 6: 373-386.
- DE JONG, R. & P. M. TUGWOOD, 1987. Comparison of potential evapotranspiration models and some applications in soil water modelling. — *Can. Agric. Engng*, 29: 15-20.
- DOORENBOS, J. & W. O. PRUITT, 1977. Guidelines for predicting crop water requirements. — *F.A.O. Irrig. Drain. Pap. no. 24*, 142 p.
- FERLAND, M., 1969. Évapotranspiration potentielle au Québec. — *Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.)*, 96: 601-619.
- IDSO, S. B. & R. D. JACKSON, 1969. Thermal radiation from the atmosphere. — *J. geophys. Res.*, 74: 5397-5403.
- JENSEN, M. E. (ed.), 1974. Consumptive use of water and irrigation water requirements. — *Am. Soc. Civ. Engrs, Irrig. Drain. Div., New York, Rep. Tech. Comm. Irrig. Wat. Requir.*, 215 p.
- JENSEN, M. E., 1980. Design and operation of farm irrigation systems. — *American Society of agricultural Engineers Publ.*, St-Joseph, Michigan, 829 p.
- JENSEN, M. E. & H. R. HAISE, 1963. Estimating evapotranspiration from solar radiation. — *J. Irrig. Drain. Div. Am. Soc. civ. Engrs*, 89: 15-41.
- JONES, H. J., 1983. Plant and microclimate, a quantitative approach to environmental physiology. — *Cambridge University Press, Cambridge*, 323 p.
- LINACRE, E. T., 1969. Net radiation to various surfaces. — *J. appl. Ecol.*, 6: 61-75.
- LEDUC, R., 1982. Vent mensuel moyen sur le Québec méridional. — *Min. Envir., Serv. mét., Feuille. Mét.*, 21: 147-160.
- MONTEITH, J. L., 1965. Evaporation and environment. — *Symp. Soc. exp. Biol.*, 19: 205-234.
- PENMAN, H. L., 1963. Vegetation and hydrology. — *Commonw. Bur. Soils, Farnham Royal, England, Tech. Commun. no. 53*, 124 p.
- ROCHETTE, P., 1988. Contributions au zonage agroclimatique du Québec méridional. — *Thèse de doctorat, Université Laval*, 277 p.
- SELIRIO, I. S., D. M. BROWN & K. M. KING, 1971. Estimation of net and solar radiation. — *Can. J. Pl. Sci.*, 51: 35-39.
- SLAYTER, R. O. & I. C. McILROY, 1961. Practical climatology. — *C.S.I.R.O., Melbourne, & UNESCO, Paris*, 340 p.
- SAS (STATISTICAL ANALYSIS SYSTEM), 1982. SAS user's guide: Statistics. — *SAS Institute Inc., Cary, North Carolina*, 584 p.
- SWINBANK, W. C., 1963. Long wave radiation from clear skies. — *Q. J. R. met. Soc.*, 89: 339-348.
- THORNTHWAITE, C. W., 1948. An approach toward a rational classification of climate. — *Geogr. Rev.*, 38: 55-94.
- TREIDL, R. A. (ed.), 1978. Manuel de météorologie agricole et forestière, Partie II. — *Pêches Envir. Can., Envir. atmos.*, 14 tableaux.
- TURC, L., 1961. Évaluation des besoins en eau d'irrigation, évapotranspiration potentielle, formule climatique et mise à jour. — *Ann. agron.*, 12: 13-49.

Annexe I

LISTE DES ABRÉVIATIONS ET SYMBOLES

| | | | |
|-------------|--|-----------|--|
| a | = Albédo du couvert végétal; | N | = Nombre potentiel d'heures d'ensoleillement; |
| AT | = Amplitude thermique journalière ($^{\circ}\text{C}$), sauf dans l'équation originale de Baier et Robertson ($^{\circ}\text{F}$); | R_{bo} | = Bilan de la radiation thermique théorique par ciel clair ($\text{cal}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$); |
| AT_x | = $(AT - AT_{nor})$ ($^{\circ}\text{C}$); | Re | = Radiation extraterrestre ($\text{cal}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$); |
| AT_{est} | = Moyenne estivale de l'amplitude thermique journalière pour la période étudiée ($^{\circ}\text{C}$); | Rl | = Bilan de la radiation thermique ($\text{cal}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$); |
| AT_{nor} | = Normale de AT pour le mois auquel la journée étudiée appartient ($^{\circ}\text{C}$); | Rn | = Radiation nette ($\text{cal}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$); |
| $BR1$ | = Équation n ^o 1 proposée par Baier & Robertson (1965) pour l'estimation de l'évapotranspiration potentielle; | R_s | = Radiation solaire ($\text{cal}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$); |
| BRP | = Calibration de $BR1$ selon l' ETP_{PEN} ; | R_{so} | = Radiation solaire maximale théorique par ciel clair ($\text{cal}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$); |
| $BRP-E$ | = Calibration d'une version modifiée (AT remplacé par AT_x) de $BR1$ selon l' ETP_{PEN} ; | s | = Pente de la courbe de saturation de pression de vapeur d'eau en fonction de la température, calculée à la température moyenne de la journée ($\text{mbar}\cdot^{\circ}\text{C}^{-1}$); |
| $BRP-V_x$ | = Calibration d'une version modifiée (pour différentes classes « x » de vitesses moyennes du vent estival) de $BR1$ selon l' ETP_{PEN} ; | T_{max} | = Température maximale journalière de l'air (unités indiquées dans le texte); |
| $BRP-EV_x$ | = Calibration d'une version modifiée (modifications de $BRP-E$ et $BRP-V_x$ combinées) de $BR1$ selon l' ETP_{PEN} ; | T_{min} | = Température minimale journalière de l'air (unités indiquées dans le texte); |
| DS | = Déficit de saturation de l'air en vapeur d'eau (mbar); | u_{10} | = Parcours journalier du vent à dix mètres ($\text{km}\cdot\text{d}^{-1}$); |
| e_a | = Pression partielle réelle de la vapeur d'eau de l'air (mbar); | u_2 | = Parcours journalier du vent à deux mètres ($\text{km}\cdot\text{d}^{-1}$); |
| e_s | = Pression partielle de la vapeur d'eau de l'air saturé (mbar); | u_{est} | = Parcours journalier moyen du vent estival ($\text{km}\cdot\text{d}^{-1}$); |
| ETP | = Évapotranspiration potentielle ($\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$); | V_{est} | = Vitesse estivale moyenne du vent ($\text{km}\cdot\text{h}^{-1}$); |
| ETP_{BR} | = ETP calculée à l'aide des équations de type Baier & Robertson ($\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$); | V_{jc} | = Vitesse journalière du vent centrée sur la moyenne de l'ensemble des stations ($\text{km}\cdot\text{h}^{-1}$); |
| ETP_{PEN} | = ETP calculée à l'aide de l'équation proposée par Penman (1963) ($\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$); | V_{jr} | = Vitesse journalière réelle du vent ($\text{km}\cdot\text{h}^{-1}$); |
| $f(u)$ | = Fonction du vent de l'équation de Penman; | W | = $s / (s + \gamma)$; |
| n | = Nombre observé d'heures d'ensoleillement journalier; | γ | = Constante psychrométrique ($\text{mbar}\cdot^{\circ}\text{C}^{-1}$); |
| | | λ | = Chaleur latente de vaporisation de l'eau ($\text{cal}\cdot\text{cm}^{-3}$). |

Annexe II

RÉSUMÉ DES ÉTAPES DE LA CALIBRATION DES MODÈLES

- (1) Calcul, à chaque station i , du vent journalier centré (V_{jc_i}) sur le vent estival moyen de l'ensemble des stations ($Vest_{moy}$):

- a) Calcul du vent journalier estival moyen à chaque station i ($Vest_i$):

$$Vest_i = \left(\sum_{n=1}^7 \sum_{k=121}^{273} (V_{jr_{ikn}}) \right) / (7 \times 153)$$

où $V_{jr_{ikn}}$ est le vent journalier réel à la station i pour le jour julien k de l'année n retenue pour la calibration.

- b) Calcul du vent estival moyen pour l'ensemble des 12 stations étudiées:

$$Vest_{moy} = \left(\sum_{i=1}^{12} Vest_i \right) / 12$$

- c) $V_{jc_{ikn}} = V_{jr_{ikn}} \times (Vest_{moy} / Vest_i)$
(pour chaque i, k, n)

- (2) Caractéristiques des calibrations.

Les équations ont été calibrées en fonction des valeurs journalières d'ETP estimées par l'équation de Penman (1963) calculées à l'aide de différentes vitesses de vent journalier (tableau A).

TABLEAU A

Variables climatiques et vitesses de vent pour lesquelles ont été calibrées les différentes équations BRP servant à l'estimation de l'évapotranspiration potentielle journalière¹

| Modèle | Variables utilisées | Vitesse du vent |
|---------|---------------------|-----------------------|
| BRP | $Re, Tmax, AT$ | V_{jr_i} |
| BRP-E | $Re, Tmax, ATx$ | V_{jr_i} |
| BRP-V1 | $Re, Tmax, AT$ | $V_{jc_i} \times 0,6$ |
| BRP-V2 | $Re, Tmax, AT$ | $V_{jc_i} \times 0,7$ |
| BRP-V3 | $Re, Tmax, AT$ | $V_{jc_i} \times 0,8$ |
| BRP-V4 | $Re, Tmax, AT$ | $V_{jc_i} \times 0,9$ |
| BRP-V5 | $Re, Tmax, AT$ | $V_{jc_i} \times 1,0$ |
| BRP-V6 | $Re, Tmax, AT$ | $V_{jc_i} \times 1,1$ |
| BRP-V7 | $Re, Tmax, AT$ | $V_{jc_i} \times 1,2$ |
| BRP-V8 | $Re, Tmax, AT$ | $V_{jc_i} \times 1,3$ |
| BRP-EV1 | $Re, Tmax, ATx$ | $V_{jc_i} \times 0,6$ |
| BRP-EV2 | $Re, Tmax, ATx$ | $V_{jc_i} \times 0,7$ |
| BRP-EV3 | $Re, Tmax, ATx$ | $V_{jc_i} \times 0,8$ |
| BRP-EV4 | $Re, Tmax, ATx$ | $V_{jc_i} \times 0,9$ |
| BRP-EV5 | $Re, Tmax, ATx$ | $V_{jc_i} \times 1,0$ |
| BRP-EV6 | $Re, Tmax, ATx$ | $V_{jc_i} \times 1,1$ |
| BRP-EV7 | $Re, Tmax, ATx$ | $V_{jc_i} \times 1,2$ |
| BRP-EV8 | $Re, Tmax, ATx$ | $V_{jc_i} \times 1,3$ |

¹ V_{jr_i} = vitesse réelle du vent journalier, V_{jc_i} = vitesse du vent journalier centrée sur la moyenne de 12 endroits du Québec méridional, l'indice i représente chacun des 12 endroits, Re est la radiation extraterrestre, $Tmax$ est la température maximale, AT est l'amplitude thermique journalière et ATx est l'écart à la normale de AT .

NIDIFICATION DE L'URUBU À TÊTE ROUGE (*CATHARTES AURA*) ET SON STATUT AU QUÉBEC

Jacques CHABOT

Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche
13, rue Buteau, Hull (Québec) J8Z 1V4

et

Simon BARRETTE
30A, rue Principale, Aylmer (Québec) J9H 3L1

Résumé

Les auteurs signalent la nidification de l'urubu à tête rouge (*Cathartes aura*) à l'île Lafontaine (comté de Pontiac) et à Saint-Valérien-de-Milton (comté de Shefford), Québec. C'est une nouvelle extension de l'aire de nidification de cette espèce, jusqu'ici considérée comme non nicheuse au Québec. Les observations consignées révèlent une population en croissance dans le sud du Québec, particulièrement depuis le début des années 1970. Le statut de « nicheur et migrateur peu commun » lui est attribué. Aux deux sites de nidification, la ponte aurait eu lieu dans les trois dernières semaines d'avril et les jeunes auraient quitté le nid durant la deuxième ou la troisième semaine d'août. Les premiers migrants arrivent durant la dernière semaine de mars et leur départ s'effectue à la fin de septembre et au début d'octobre.

Abstract

This paper reports the nesting of the turkey vulture (*Cathartes aura*) at Lafontaine Island (Pontiac County), and Saint-Valérien-de-Milton (Shefford County), Québec. This represents an extension of the known breeding range since the species was not heretofore considered to be a nesting bird in Québec. Observation records indicate a population increase in southern Québec, particularly since the seventies. For the two nesting records, egg laying occurred during the three last weeks of April, and the juveniles left the nest during the second and third weeks of August. The first migrants show up in the last week of March and most of the birds are gone by the end of September and the beginning of October.

L'aire de répartition de l'urubu à tête rouge (ou vautour à tête rouge, *Cathartes aura*) s'étend depuis le sud du Canada et les États-Unis jusqu'aux Antilles, en Amérique Centrale et au sud de l'Amérique du Sud (Godfrey, 1986). Au Canada, il niche dans le sud de la Colombie-Britannique, dans le centre et le sud de l'Alberta et de la Saskatchewan, dans le sud du Manitoba, ainsi que dans l'ouest et le sud de l'Ontario. Jusqu'à maintenant, il était considéré comme un rare visiteur dans le sud du Québec (Godfrey, 1986; David, 1980; Anonyme, 1985).

Au Québec, la première mention de cette espèce date du 27 août 1894, à Godbout (Comeau, 1909). D'autres mentions se sont ajoutées par la suite, mais c'est surtout depuis les années 1970 que le nombre d'observations a augmenté régulièrement d'année en année (fig. 1); la plupart proviennent de l'extrême sud de la province (fig. 2).

La distribution saisonnière des observations indique que les premiers migrants arrivent durant la dernière semaine de mars et repartent à la fin de septembre et au début d'octobre (fig. 3). La baisse du nombre de mentions de mai à septembre est probablement reliée au nombre d'heures d'observations des ornithologues amateurs qui s'activent plus particulièrement au printemps.

La nidification de l'urubu à tête rouge n'avait pas été observée au Québec avant 1987. Les deux premières mentions de nidification, signalées ici, étendent quelque peu vers le nord-est son aire de reproduction connue.

Un premier site de nidification, abritant deux jeunes, fut découvert à l'île Lafontaine (comté de Pontiac; 45°43'39"N., 76°45'21"O.) le 3 juillet 1987 (fig. 4-7). Il se trouvait entre de gros blocs de pierre d'un éboulis, sur une pente d'environ 40°. Il était

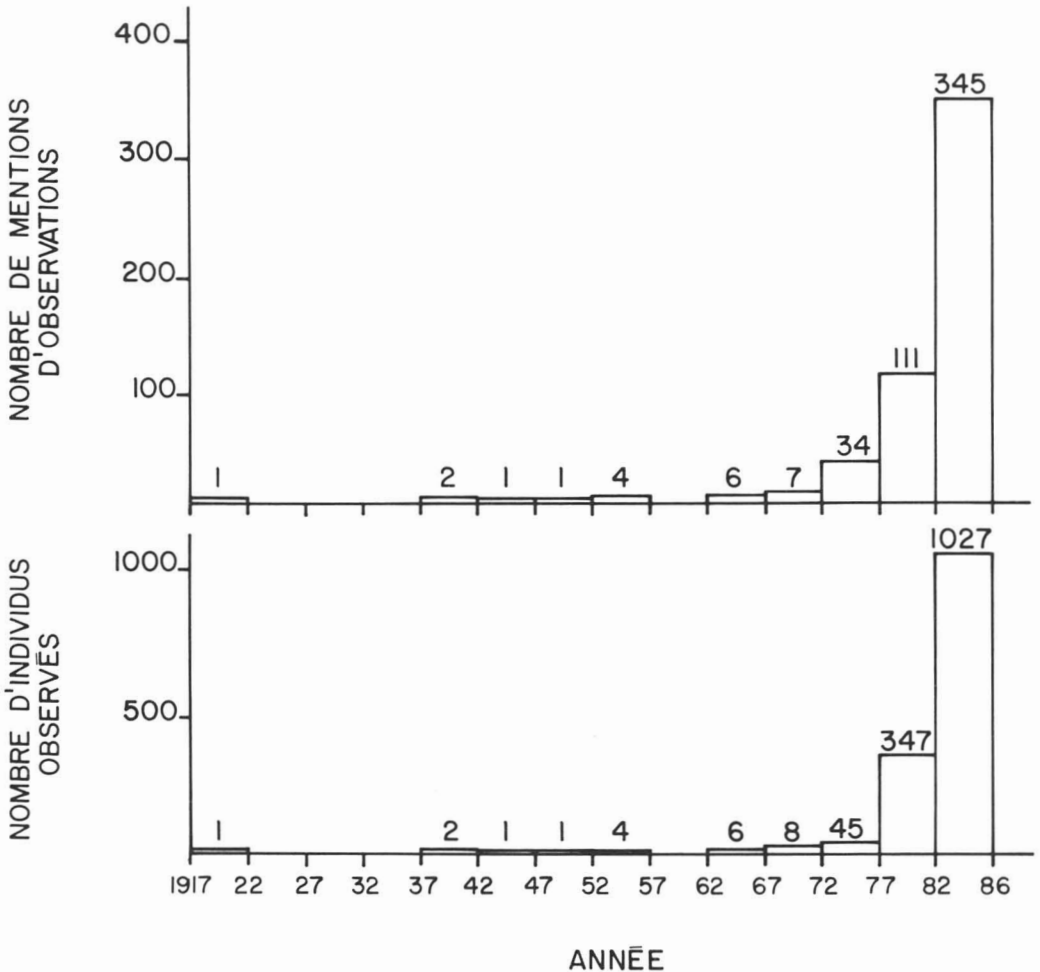


Figure 1. Nombre de mentions d'observations de l'urubu à tête rouge et d'individus observés par période de cinq ans de 1917 à 1986 au Québec. Ces mentions proviennent en majeure partie du fichier informatisé « Étude des populations d'oiseaux du Québec » (E.P.O.Q.), du fichier de la Société de loisir ornithologique de l'Estrie (Sylvain Lessard, comm. pers.) ainsi que d'une revue de la littérature. Le fichier E.P.O.Q. est géré par l'Association québécoise des groupes d'ornithologues, qui codifie les renseignements (localité, date, espèces, nombre d'individus, etc.) inscrits sur les feuillets d'observations que font parvenir ses membres.

situé au centre de l'éboulis, à environ 15 m de la rivière des Outaouais et à une hauteur de 10 m au dessus du niveau estival de la rivière, dans un secteur peu accessible et peu achalandé. La végétation avoisinante était diversifiée et clairsemée. Le fond de la cavité tenant lieu de nid n'était garni d'aucun matériel protecteur. Seuls des restes de ce qui semblait être des excréments et des restes de nourriture jonchaient le sol, en particulier à l'entrée principale (d'autres ouvertures donnaient accès à la cavité). Malgré un examen minutieux des lieux, aucune coquille d'œuf ne fut trouvée. Selon leur apparence, les jeunes étaient âgés de 45 à 50 jours environ (Bent, 1937). En tenant

compte d'une période d'incubation de 39 à 41 jours et du premier vol effectué à l'âge de 11 semaines (Harrison, 1978), la ponte aurait eu lieu entre le 13 et le 20 avril, et les jeunes auraient quitté le nid entre le 9 et le 14 août.

Un deuxième site de nidification fut découvert le 28 juin 1987 par M. Yan Lebihan dans le 11^e rang de Saint-Valérien-de-Milton (comté de Shefford; 45°30'N., 72°45'O.). Deux jeunes se trouvaient à l'intérieur d'une cavité formée par des blocs de pierres tombés au pied d'un escarpement d'environ 4 m de hauteur, dans une forêt mixte clairsemée à dominance de feuillus. Les coquilles

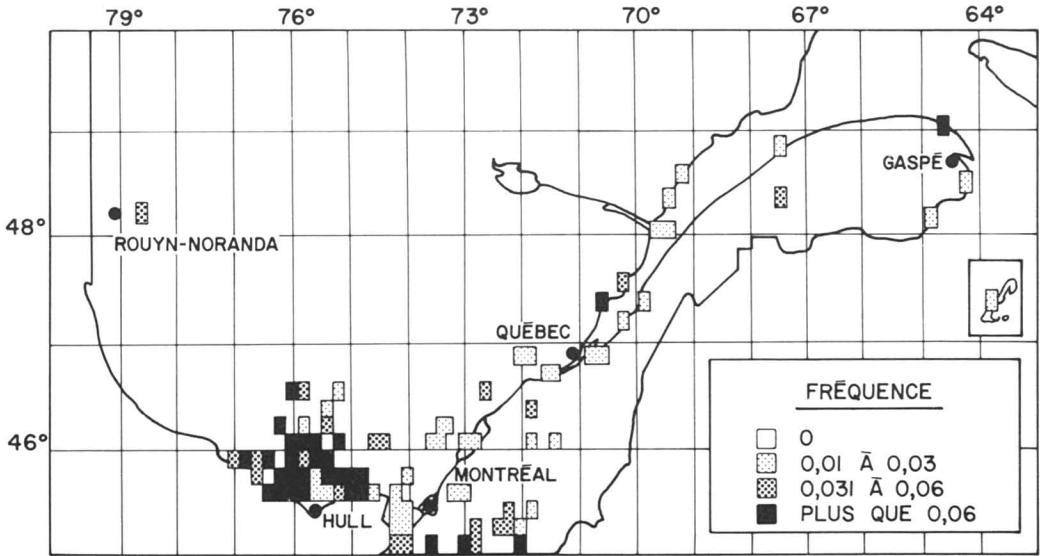


Figure 2. Distribution des observations de l'urubu à tête rouge au Québec de 1932 à 1987, pour chacune des zones de 10° de latitude par 12° de longitude du Québec méridional, à partir des renseignements compilés au fichier E.P.O.Q. et des mentions de 1987 : nombre de mentions (387) sur nombre de feuillets (101 798).

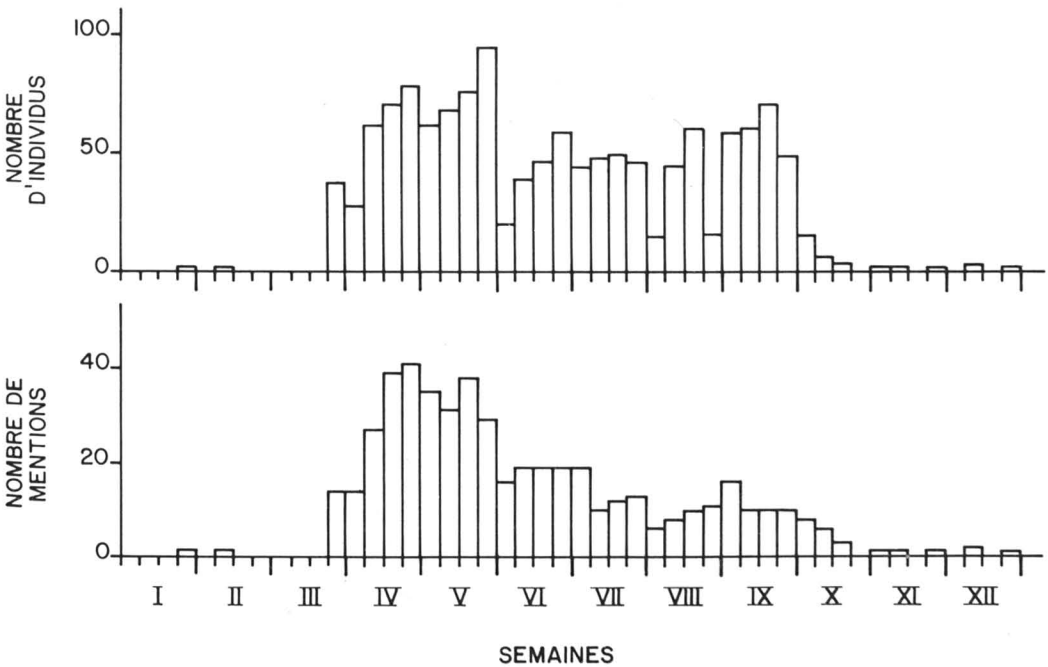
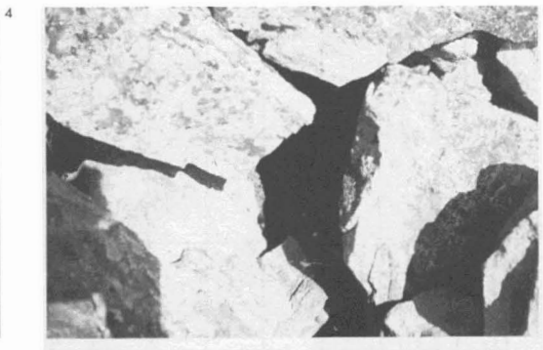


Figure 3. Nombre de mentions d'observations de l'urubu à tête rouge et d'individus observés par semaine pour l'ensemble des données compilées au Québec jusqu'en 1986 inclusivement. Les chiffres romains indiquent les mois de janvier à décembre. Chaque mois est divisé en quatre parties : les trois premières parties sont de sept jours chacune et la quatrième représente le solde des journées restantes du mois.



Figures 4-6. Site de nidification de l'urubu à tête rouge à l'île Lafontaine. — Figure 7. Juvénile âgé d'environ 45 à 50 jours photographié le 13 juillet 1987 à l'île Lafontaine.

de deux œufs d'urubu, quelques débris et de la fiente jonchaient le sol de la cavité. Ce site fut visité à toutes les semaines suivant sa découverte. Un seul jeune occupait les lieux le 20 août et les deux étaient absents lors de la visite subséquente, le 26 août. La ponte aurait donc eu lieu approximativement vers le 27 avril.

Nous avons également découvert deux autres emplacements qui sont vraisemblablement d'anciens sites de nidification. Le premier fut trouvé le 13 juillet 1987 à environ 5 m du premier site décrit précédemment. Le deuxième, à Luskville (comté de Pontiac; 45°32'40"N., 76°01'10"O.), fut découvert le 4 juillet 1985. Nous croyons que l'urubu y a niché car les deux sites, inoccupés au moment de la visite, étaient en tout point semblables au premier nid décrit précédemment. Le sol à l'intérieur des cavités était encore jonché de restes d'excréments, de composition exactement semblable à celle observée au premier site de nidification.

Depuis 1920, l'urubu à tête rouge a étendu son aire de répartition vers le nord-est de l'Amérique du Nord. Les causes probables de cette expansion sont, selon Wilbur (1983), une tendance à long terme au réchauffement de la température et la détérioration de l'habitat dans la partie sud de l'aire

de répartition de l'urubu. Il suggère également qu'une hausse de la nourriture disponible, résultant entre autres de l'augmentation des populations de cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) et des cas de mortalité de cerfs, ait pu contribuer à l'expansion de l'aire de l'urubu. Nous présumons que l'apport d'un supplément important de nourriture provenant des animaux écrasés sur les routes par les automobilistes et des carcasses abandonnées d'animaux de ferme, de même que la modification de l'habitat suite au déboisement, constituent probablement d'autres facteurs qui ont contribué à cette extension de l'aire de répartition de l'urubu.

Les résultats des recensements d'oiseaux nicheurs en Amérique du Nord, entrepris de 1965 à 1979, indiquent que les populations de l'urubu à tête rouge sont stables à l'exception de celles de la Floride, où l'on note une diminution, et de celles de la région des Grands-Lacs, où l'on observe une augmentation (Robins *et al.*, 1986). Cadman *et al.* (1987) donnent une bonne description du statut de l'espèce et de son expansion récente en Ontario.

La fréquence des observations de l'urubu au cours des dernières années dans le sud du Québec, particulièrement dans l'Outaouais, l'Es-

trie et le sud de Montréal, ainsi que les premières mentions de nidification rapportées dans cet article, obligent à modifier le statut de cette espèce au Québec. On peut désormais qualifier l'urubu à tête rouge de « nicheur et migrateur peu commun » dans le sud du Québec.

Remerciements

Nous tenons à remercier M. Jacques Larrivée de l'Association québécoise des groupes d'ornithologues, responsable du fichier « Étude des populations d'oiseaux du Québec », M. Sylvain Lessard de la Société de loisir ornithologique de l'Estrie qui a mis à notre disposition les mentions d'observations de l'urubu à tête rouge dans cette région, ainsi que M. Serge Tanguay qui nous a transmis les principales informations relatives au site de nidification de Saint-Valérien-de-Milton. Nous remercions aussi les nombreux ornithologues amateurs qui parcourent le Québec et qui prennent la peine de consigner patiemment leurs observations. Finalement, nous remercions sincèrement M. Daniel Toussaint pour la révision du manuscrit initial, ainsi que mesdames Louise Fourcaudot et Lucie Therrien pour la dactylographie du texte.

Références

- ANONYME, 1985. Guide d'observation des oiseaux de l'Outaouais. — Club des ornithologues de l'Outaouais, Hull, 223 p.
- BENT, A. C., 1937. Turkey Vulture. — Pages 13-28 in *Life histories of North American birds of prey*. U.S. National Museum, Washington, Bull. no. 167, 409 p.
- CADMAN, M. D., P. F. J. EAGLES & F. HELLEINER, 1987. Atlas of the breeding birds of Ontario. — University of Waterloo Press, Waterloo, 617 p.
- COMEAU, N. A., 1909. Life and sport on the north shore of the lower St-Lawrence and Gulf. — Daily Telegraph Printing House, Québec, 440 p.
- DAVID, N., 1980. État et distribution des oiseaux du Québec méridional. — Club des ornithologues du Québec, Cah. Orn. Victor-Gaboriault, n° 3, 213 p.
- GODFREY, W. E., 1986. Les oiseaux du Canada. Édition révisée. — Musée national des sciences naturelles, Ottawa, 650 p.
- HARRISON, C., 1978. A field guide to the nests, eggs and nestlings of North American Birds. — Demeter Press, Time Books, Glasgow, 416 p.
- ROBBINS, C. S., C. BYSTRAK & P. H. GEISSLER, 1986. The breeding bird survey: its first fifteen years, 1965-1979. — U.S. Dep. interior, Fish and Wildlife Service, Washington, Resource Publ. no. 157, 196 p.
- WILBUR, S. R., 1983. The status of vultures in the western hemisphere. — Pages 113-123 in S. R. Wilbur & J. A. Jackson (ed.). *Vulture biology and management*. University of California Press, Los Angeles, 550 p.

REVUE DES LIVRES

BIJIAOUI, R., 1986. **Atlas des Longicornes de France.** — Éditions La Duraulié, Cabries, France, 56 planches couleur + 5 p., 24,5 × 33 cm. Couverture rigide, édition courante reliée toile, 650FF; édition bibliophile reliée cuir, 850FF.

Cet «Atlas» des Longicornes présente 231 espèces de Cérambycides vivant en France. Réparties en 6 sous-familles, 42 tribus et 122 genres, les espèces sont présentées dans 56 planches en couleurs magnifiquement réalisées par l'auteur. La disposition des dessins, le souci des détails morphologiques et la qualité du travail font de chaque planche un document de grande valeur.

Peints d'après nature, les spécimens sont représentés avec suffisamment de précision pour permettre à l'usager d'identifier ses captures sans avoir recours à des tableaux d'identification. Des détails au trait montrent le dimorphisme sexuel et les différences anatomiques entre les espèces voisines.

En plus d'être un ouvrage de référence, cet atlas peut servir de catalogue d'inventaire aux collectionneurs. Des colonnes présentées à la table des matières permettent d'indiquer les espèces capturées, le sexe des insectes et le numéro des cartons où ils sont rangés.

Ce bel atlas a, à mon avis, une seule lacune. Des compléments d'information biologique auraient pu être ajoutés sous forme de tableaux. D'un seul coup d'œil, le coléoptériste aurait eu accès à un ensemble de données telles que l'habitat, la plante-hôte, la période d'activité de l'adulte, etc.

En plus d'être un ouvrage artistique, cet atlas devrait connaître un grand accueil de tous ceux qui s'intéressent aux coléoptères d'Europe.

Jean-Marie PERRON

Département de biologie
Université Laval

BRODIE, H. J., 1989. **Fungi. Delight of curiosity.** — University of Toronto Press, Toronto, Buffalo, London, xii + 131 p., 14 × 21,5 cm. Paperback reprint of 1978 the edition, 11,95 \$CAN.

I am impressed by this stimulating little book having a third printing. The phrase «delight of curiosity» reflects Harold Brodie's enthusiastic approach to the fungi and to biology in general. Many former students recall him as a lively and exceptional lecturer. We see, on p. 9 and p. 119, that «delight of curiosity» is borrowed from a 1752 work of Linnaeus. I did not check the reference when the first edition appeared; and now, too late, I cannot, for I find no Linnaeus publication of 1752. It is not in *Philosophia botanica* (1751). I hope some Linnaean student can enlighten us.

Brodie needlessly apologizes for using Latin names when no common names are available. Horticulturists

use them; and Latin is, after all, the *lingua franca* of botany and mycology.

Recently fungi have become generally recognized as a kingdom distinct from plants and animals, so rapidly has biochemical and ultrastructural knowledge expanded. In 1977, when Brodie was writing this book, acceptance of this distinctness was less general; and he may be pardoned for speaking of them as kinds of plants.

Various fungi are discussed in this book, but three groups deserve special attention because they deal explicitly with form and function. *Pilobolus* (p. 10), Nidulariaceae or bird's nest fungi («nids» to their devotees, p. 51) and *Sphaerobolus* (p. 76), although unrelated, have independently evolved mechanisms for throwing spore masses onto foliage, whence they are ingested and dispersed by herbivores. Nature often duplicates itself when effective dispersal, the vital requirement in non-motile organisms, is needed.

In his chapter on mushrooms, Brodie deals with questions of beauty both of form and of function. Those close to him must realize that he recognized beauty of function. As Chandrasekar shows in chapter 4 of *Truth and beauty: Aesthetics and motivations in science* (University of Chicago Press, 1987), many besides Keats have considered unity of truth and beauty. Brodie fully appreciated that the recognition of function lends beauty to a structure. Similarly we justifiably see beauty in a machine that precisely performs its function. In the chapter on the coral fungus no argument is needed: it is beautiful by any standard.

Truth and beauty are again linked in the discussion of the bird's nest fungi. After centuries of naturalists' gropings, and a significant proposal by A.H.R. Buller in 1941 (Proc. Roy. Soc. Can., 36: 159), Brodie spent several years testing the splash dispersal of peridioles of all species of «nids» available at Winnipeg and Bloomington. The work culminated in his seminal 1951 paper (Can. J. Bot., 29: 224-234). In it he both outlined the elaborate means of dispersal in *Cyathus* (largest and most advanced genus of «nids») and showed effective dispersal in other fungi, and in lichens, liverworts, mosses and vascular plants. This paper quickly led to recognition of splash-cups in other plants and of a springboard device in several plants, again indicating that in so critical a problem as dispersal the same device may evolve repeatedly. Following Buller, Brodie spoke of raindrops dispersing peridioles of the «nids», and this term came into general use; but raindrops are small (less than 2.2 mm in diameter) and usually slanted by wind. The «nids» and various plants with splash dispersal usually grow under trees or shrubs, where shed drops are generally 4-5 mm in diameter. Umbrella users know that under trees the drops are louder (*i.e.* larger) than in the open; but how much larger and how fast do they fall? Finally, in 1978 Dr H.N. Hayhoe, a mathematician, derived an equation allowing us to calculate the relative momentum of a drop of any size after a distance of fall (Can. J. Bot., 56:

127-128). We saw that a large drop from the canopy, after falling only 0.5 m had a much higher momentum than a large raindrop at terminal velocity. At last we understood the occurrence of «nids» or splash-cup plants in areas where heavy rain is unknown; but the term dispersal by raindrops will be with us for a long term.

A few points may be noted briefly. Serious crop losses, e.g. by wheat stem rust, are due to great areas being planted to a genetically uniform crop; rusts occur in natural mixed grasslands, but do little harm. Fleming is rightly remembered for discovering penicillin; but it was Florey who developed production to pilot plant stage, allowing American cooperators in World War II to undertake commercial production. The ants' fungus gardens (p. 102) also introduce humus deeply into sterile tropical subsoil.

D. B. O. SAVILE

*Biosystematics Research Centre
Agriculture Canada
Ottawa*

CLAYTON, W. D. & S. A. RENVOIZE, 1986. **Genera Graminum. Grasses of the world.** — Kew Bulletin Additional Series XIII. Her Majesty's Stationery Office, London, 389 p., 24,5 × 15 cm. Couverture souple, £25.

Il y a deux aspects à considérer dans une « revue de livre » : l'évaluation et la présentation. Je ne peux prétendre évaluer adéquatement un ouvrage fait par deux auteurs dont l'expérience sur les graminées totalise 50 ans. Qui plus est, Clayton et Renvoize ont travaillé presque toute leur vie à l'Herbier du Jardin botanique de Kew, là où se retrouve la collection la plus complète de graminées du monde. Ces auteurs sont certainement les meilleurs actuellement et les mieux placés pour produire un tel ouvrage, qui regroupe les quelque 10 000 espèces de graminées en 651 genres. Aussi me bornerai-je à présenter cette bible qui devrait faire les délices de tous les agrostologues (ou presque).

L'introduction n'a que 27 pages mais le texte en est très dense et il n'y a aucun verbiage inutile. Les notions essentielles sur les graminées y sont condensées; on donne d'abord la règle générale, puis des exceptions notoires, suivies de la documentation pertinente. Dans la section sur la morphologie, on trouve, entre autres, un schéma présentant une évolution hypothétique des caractères de l'épillet et de l'inflorescence, et un autre schéma basé sur l'évolution des types d'embryons. On mentionne brièvement les sortes de cléistogamie et on aborde les différents aspects de la reproduction, de l'anatomie et du métabolisme des graminées. L'accent est mis sur les types d'anatomie, «kranz», «non-kranz» et leurs variantes, leurs métabolismes correspondants (C₄ et C₃) et les principales sous-familles chez lesquelles ils se retrouvent. Il faut peut-être regretter de ne retrouver les schémas anatomiques correspondants à ces phénomènes que beaucoup plus loin dans le livre, soit au début de la sous-famille des Pooideae (p. 80) et de celle des Panicoideae (p. 258-259). Les auteurs brossent ensuite un bref historique de la classification des graminées et ils indiquent selon quels critères s'appuie la leur. Elle se veut pratique et construite principalement autour des

caractères morphologiques et anatomiques, avec un raffinement ultérieur provenant des autres disciplines comme la cytologie et la phytochimie. On vise à conserver les caractères les plus constants dans chaque groupe et on utilise l'approche de la cladistique pour délimiter les frontières entre ces groupes. Ainsi, pour établir des liens entre les six sous-familles, on utilise les types d'anatomie et d'embryons; on présente également un diagramme illustrant les affinités probables entre les 40 tribus. Suivent des observations sur le biôme «prairie» (*grassland*), l'évolution, la répartition géographique et la taille des genres. Finalement, les auteurs présentent les critères qu'ils ont retenus pour la séparation des grandes unités de leur classification: l'anatomie pour les sous-familles, les structures de l'épillet pour les tribus et diverses différences pour les sous-tribus.

La partie principale de l'ouvrage consiste en l'énumération des 651 genres regroupés en six sous-familles (Bambusoideae, Pooideae, Centrothecoideae, Arundoideae, Chloridoideae et Panicoideae) et 40 tribus, chacune ayant parfois jusqu'à 11 sous-tribus. À chaque niveau, du genre jusqu'à la famille, on retrouve les éléments communs suivants: clés dichotomiques, synonymie, références et descriptions. Pour chaque genre on retrouve également l'espèce-type (tout comme celle des genres synonymes), le nombre d'espèces, la répartition mondiale, le type d'anatomie, l'habitat général et des commentaires divers comme, par exemple, les affinités entre deux genres, leurs hybrides connus, etc. Le cas échéant, une classification infragénérique est brièvement exposée, particulièrement pour les plus grands genres comme *Aristida*, *Bromus*, *Digitaria*, *Festuca*, *Panicum* et *Setaria*. L'information cytologique est synthétisée principalement au niveau de la tribu, mais on en trouve également sous certains genres. Au début de chaque tribu, les auteurs présentent un diagramme illustrant les relations probables entre les genres qui la composent. Il y a parfois des discussions élaborées, comme celle qui précède la tribu des Bambuseae. La synonymie peut être considérée comme exhaustive; par exemple, elle comprend jusqu'aux genres nouveaux décrits dans *La Flore canadienne* (1863, Darveau Éd., Québec) de Provancher. À la fin du travail, on retrouve une liste des genres hybrides et de leurs synonymes, une énumération étonnamment brève de 14 genres dont on n'a pu vérifier l'affiliation (types perdus ou non retracés) et la validation taxonomique de deux taxons. L'index de l'ouvrage comprend tous les noms de genres et des catégories supérieures, avec en caractères gras ceux qu'on accepte ici.

Dans sa revue d'un travail récent de Watson & Dallwitz, le *Grass genera of the world*, Martin Dubé (*Naturaliste can.*, 115: 184, 1988) le comparait à l'ouvrage de Clayton & Renvoize et il évoquait la facture classique et conservatrice du *Genera graminum*. Le nombre de genres est inférieur (651) dans le *Genera graminum*, comparativement à 763 pour le *Grass genera of the world*. Par contre, dans leur traitement des Triticeae, les auteurs se situent à mi-chemin entre le conservatisme et l'école du «génomé»; ils reconnaissent 18 genres comparativement à 37, par exemple, dans le *Conspectus of Triticeae*, de Löve (1984, *Repert. nov. Spec. Regni veg.*, 95: 425-521). Les genres de la flore du Canada se retrouvent à peu près tels qu'on les connaissait jusqu'à

maintenant: *Torreyochloa* y est reconnu, mais *Vahlodea* n'est pas séparé de *Deschampsia*; par contre *Graphophorum* forme un genre distinct de *Trisetum*.

On n'avait pas vu un tel travail depuis près de 100 ans et il deviendra certainement un classique que tous les agrostologues et toutes les institutions botaniques devraient posséder. La classification pourrait être adoptée par les conservateurs d'herbier et les spécimens classés en conséquence. Malgré les nombreux changements qui ont affecté la classification des graminées depuis une quarantaine d'années, le présent système paraît suffisamment cohérent pour qu'on puisse s'y fier pour un bon bout de temps. Bien sûr, un travail d'une telle envergure n'est pas parfait (il y a très peu d'illustrations par exemple) et les auteurs sont les premiers à l'admettre, à preuve cette citation de la préface: «*There is something here to annoy everyone; so do not bother to chastise — think rather to improve*».

Jacques CAYOUILLE

Centre de recherches biosystématiques
Agriculture Canada
Ottawa

CODY, W. J. & D. M. BRITTON, 1989. **Ferns and fern allies of Canada.** — Canadian Government Publishing Centre, Ottawa, 430 p., 15 × 23 cm. Paperbound, 38,50 \$CAN; 46,20 \$US outside Canada.

This is a major contribution to the botany of Canada. A long awaited book, it represents a pioneering effort to describe ferns and fern allies over this huge country. The volume will interest a broad spectrum of readers, non-professionals and professionals, students and teachers, scientists and laypeople. It covers the spore-dispersing, non-seed-producing, higher plants: the lycopodioids (clubmosses, spikemosses, and quillworts), the equisetoids (horsetails and scouring rushes), the ophioglossoids (grapeferns, moonworts, and adder's-tongues), the schizaeoids (curly-grass ferns), and many groups of typical leptosporangiate ferns (cliffbrakes, maidenhairs, woodferns, lady-ferns, ostrich ferns, spleenworts, to mention a few), as well as members of the azolloids (floating mosquito ferns) and marsilioids (rooted water clovers). A total of 159 taxa are recognized and mapped.

For each species, Cody and Britton present the names, scientific and colloquial, identification keys and descriptions, data on geographical distribution and habitats, morphology, and chromosomes. The authors have not failed to present problems where they arise. For the general naturalist as well as the botanist, this book will be stimulating and rewarding. I expect it to inspire much new public and scientific interest in these plants, and many people will now be able to go into the field and make discoveries knowingly, including new range extensions and perhaps even new species! As I have found out in my own work, Canada is still an explorers' paradise, a heaven for naturalists of all persuasions.

The illustrations are invaluable. The line drawings, prepared by V. Fulford, are mostly of lapidary beauty and accuracy (see those, for example, of *Polystichum*) although a few do not meet standards (for example, *Selaginella apoda*). Best or not best, they are all

extremely useful for field identification. I found the range maps fascinating and I am sure that all students of the flora of North America will also. Comparing the various species of *Equisetum*, for example, leads to all sorts of phytogeographical questions. *Equisetum laevigatum* is confined to southern Canada, but *E. telmateia* is restricted to extreme southwestern British Columbia. *Gymnocarpium jessoense* has an enormous range extending roughly from the southeast to the northwest, but *G. robertianum* (long confused with *G. jessoense*) is confined to the east. The western and northern distributions of *Lycopodium clavatum* var. *monostachyum* are very different from that of the typical variety. Several species, for example *L. alpinum*, appear to occur in western and in eastern Canada but not in the midlands. The species that have their main distribution area in the west and reappear sporadically in the east have long puzzled plant geographers, and here we have the patterns of all of them brought together.

Among the «hot spots» for pteridophytes, two stand out especially. Southwestern British Columbia is one of these. Some 30 percent of Canada's species are exclusively western, and most of these are confined to southwestern British Columbia. The other «hot spot» is southern Ontario in the Great Lakes region (an area dear to my heart!). Over two-thirds of all known Canadian pteridophytes occur here, nearly half of them with strictly eastern North American affinities, many of them associated with eastern United States. Some species are vicariants with Europe. In the east we find such ampho-Atlantic taxa as *Botrychium matricariifolium* (the British Columbia dot is surely the similar *B. boreale* var. *obtusilobum* = *B. pinatum* St. John) and *Gymnocarpium robertianum*. In the west we find such European vicariants as *Blechnum spicant* and *Equisetum telmateia*. It will be interesting to study these vicariants, especially those in the west to determine whether there has been genetic differentiation.

The identification keys are very good, and in general the classification is one that I can approve of. However, in one detail I do disagree. Since the time of Copeland's *Genera Filicum* (1947, Chronica botanica Co. & Ronald Press, New York) practically all authors have made a division of Pteridaceae into Adiantaceae and Dennstaedtiaceae, which Cody and Britton have not. This brings together, unnaturally in my opinion, genera *Dennstaedtia* and *Pteridium*, numbered 1 and 2 in this treatment, together with genera 3 to 8, *Cheilanthes* to *Adiantum*. The problem here has partially to do with soriation and soral ontogeny and their bearing on taxonomy. Although it is described otherwise in the key, the sori of typical adiantoid ferns are not marginal. To be truly marginal, the sorus has to develop directly from the marginal meristem, which it does in typical dennstaedtioid ferns. In adiantoid ferns, the sori are submarginal at best, and are actually produced by laminar initials other than those of the margin. The so-called marginal sori of most adiantoid ferns are protected by the inrolled edge of the lamina but not produced by the actual margin. The protective covering of the adiantoid ferns is what is called a «false indusium.» Actually, this fundamental morphological difference, i.e. true indusium in dennstaedtioids and false indusium in adiantoids, established the original taxonomic separation of the two groups, which was amply supported by the marvelous cytological studies of Irene

Manton, who showed that the chromosome base numbers were also distinct.

The taxonomy and the discussions connected with it will probably stimulate more controversy about this book than any other aspect. The authors have found themselves lodged between two drastically different views of the nature and definition of species: on the one hand, that of the classical «variety-form» school represented, for example, in Canada by Scoggan and Boivin, and in the United States by Weatherby, Fernald, Reed, Tryon, and Clausen, and, on the other hand, that of the more modern «species-hybrid» school represented in Canada at least in part by the authors of this book, and in the United States by Copeland, Wherry, Benedict, and Wagner and his students. Many of the varieties or forms of the former have turned out to be the species or hybrids of the latter or taxonomically nothing at all, mere trivial variants not worthy of recognition. The species-hybrid school has devoted much attention to finding objective means of determining which populations are unquestionably species, which populations are varieties or subspecies, and which populations are sterile or fertile hybrids. The problems are by no means solved, as Cody and Britton have described, but most of us, including them, believe that we are on the right track. We try, for example, to use many data sources, such as geography, ecology, morphology, anatomy, palynology, cytology, genetics, flavonoids, isozymes, cpDNA, and nuclear DNA. The modern school emphasizes critical field studies of natural populations, including co-existence of taxa, variation patterns and breeding characteristics. The dramatic revisions of the past quarter of a century have resulted mainly from becoming more familiar with the taxa, learning all we can about them, and utilizing data that once would have been regarded as unimportant or irrelevant. In the United States, two authors, Mickel and Lellinger, have endeavored to synthesize this recently acquired knowledge, and now Cody and Britton have done much of it for Canada.

There is a point that I must make in this connection, and that is that the writing of this book was actually completed in 1983, six years ago. It is true that the authors have included a brief bibliography of papers published since that time, but these and others have not been fully absorbed into the text, including some of the papers of the authors themselves. However, I should point out that keeping up with the new developments in pteridology has become an almost impossible task during the past decade, and the number of significant publications is rapidly increasing. One reason is the preparation of the new *Flora North America*, which involves many pteridological researchers, including the authors of this book. Many important changes are currently being made and published. As one of the editors of *Flora North America*, I want first to congratulate Cody and Britton on their bringing together so much of the modern work, but second to alert them to the fact that it will probably be necessary to make some revisions in the next few years. Just to note a few of the recent research projects that have been or will soon be completed, I might mention those on *Gymnocarpium* (Britton's own work, and that of his student Katherine Pryer), *Isoetes* (again Britton, but also Carl Taylor and James Hickey), *Huperzia* (Joe Beitel), *Cystopteris* (Chris Haufler), *Polypodium* (Haufler and Mike Windham), *Cryptogramma* (Ed Alverson), and *Botrychium* (Wagner and Wagner).

Those who are professional botanists will be grateful to Cody and Britton for doing a splendid job of bringing together an enormous amount of information on the ferns and fern allies of Canada. Those who are nonprofessionals and students who are interested in pteridophytes will find this fine book an invaluable companion.

Warren Herb WAGNER, Jr.

Department of Biology
University of Michigan
Ann Arbor

EISENBERG, J. F., 1989. **Mammals of the Neotropics. The Northern Neotropics. Volume 1. Panama, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana.** — University of Chicago Press, Chicago, 449 p., 21,5 × 27,5 cm. Couverture souple, 34,95 \$US.; couverture rigide, 85 \$US.

Il n'y a peut-être pas de région biogéographique dont la faune mammalienne présente autant d'intérêt que la région néotropicale. On y trouve par exemple un ordre entier dont toute l'histoire s'est déroulée dans cette région (les Édentés ou Hénarthres: fourmilliers, tatous et paresseux), deux ordres dont une part très importante et très spéciale de l'histoire s'est également déroulée ici (les Primates et les Marsupiaux). On y trouve des représentants de 13 des 20 ordres de mammifères vivants. C'est de plus une région où l'histoire des mammifères s'est déroulée en vase clos. En effet, l'Amérique du Sud a été une île durant toute la période la plus turbulente de l'histoire des mammifères, soit du Paléocène, juste après la disparition des dinosaures, jusqu'à tout récemment soit vers la fin du Pliocène: une période d'environ 50 millions d'années. Suite à la formation définitive de l'isthme de Panama au Pliocène, on assiste alors aux échanges spectaculaires entre les faunes très différentes des deux Amériques. Cette situation très particulière, cette «*splendid isolation*» comme l'a nommée G. G. Simpson, a constituée une sorte d'expérience naturelle dans l'histoire des mammifères, résultant en un assemblage diversifié et très riche de formes bizarres et hautement spécialisées (e.g. chauves-souris vampires, fourmilliers sans dents, rongeurs de 50 kg, tatous à l'armure osseuse, singes de 70 g, etc.).

Étant donné le très grand intérêt que présente cette faune, il est surprenant qu'elle n'ait pas fait plus tôt l'objet d'une revue comme celle qu'Eisenberg nous présente ici. En dépit de toutes ses qualités, le beau livre de Cabrera et Yepes (*Mamíferos Sud-Americanos*, 1940, Compañía Argentina de Editores, Tucumán / Buenos Aires) ne vient pas à la cheville de celui-ci. De plus, étant donné la menace qui pèse sur la survie de plusieurs espèces actuelles de mammifères d'Amérique du Sud, il est heureux qu'Eisenberg ait finalement trouvé le moyen de commencer à livrer (ce volume n'est que le premier d'une série de trois) le fruit de près de 20 ans de recherches personnelles dans cette région ainsi que de sa connaissance encyclopédique de la littérature récente sur le sujet.

L'ouvrage s'ouvre par une introduction où l'auteur présente, sur un ton très personnel, l'histoire de son engagement dans l'étude de la biologie des mammifères de cette région, et la nature et l'organisation du livre. On

y trouve trois chapitres-synthèses. Le premier traite de la biogéographie et de la description des habitats contemporains de la région. Le second aborde les phénomènes de spéciation et décrit les affinités que présente la faune mammalienne de la région couverte par l'ouvrage (les pays en question sont identifiés au sous-titre du livre) avec les pays avoisinants. C'est un peu l'explication des répartitions géographiques que l'on observe aujourd'hui. Enfin, le dernier de ces chapitres est un beau résumé de l'écologie des communautés de mammifères observées dans cette région des tropiques.

Le livre comprend ensuite 13 chapitres traitant chacun d'un ordre de mammifères. Certains sont très succincts, comme ceux des Insectivores (5 pages), des Pinnipèdes (2 pages), des Siréniens (3 pages), des Périssodactyles (4 pages) ou des Lagomorphes (4 pages). D'autres, au contraire, conformément à l'importance numérique de l'ordre qu'ils décrivent, couvrent de quelques dizaines (Carnivores, Primates, Marsupiaux, Édentés) à près d'une centaine (Rongeurs), ou même plus de 150 pages (Chiroptères). Pour les ordres (ou les familles) les plus nombreux, l'auteur présente des clés d'identification et quelques tableaux qui résument et comparent divers caractères distinctifs.

Cet ouvrage n'est pas une simple revue de la littérature sur les mammifères de cette partie du monde, mais il présente aussi beaucoup d'informations inédites : on y trouve d'innombrables données morphométriques sur la plupart des espèces. Ces données prennent le plus souvent la forme de petits tableaux présentant les mesures corporelles standard, en prenant bien soin d'indiquer les valeurs moyennes, leur écart type, la taille des échantillons, en distinguant bien les mâles des femelles et en identifiant les muséums où sont déposés les spécimens ainsi mesurés. Il s'agit donc d'une synthèse d'une très grande valeur, autant pour les naturalistes que pour les systématiciens. Chaque chapitre est accompagné d'une abondante bibliographie où on note entre autres que J. F. Eisenberg a lui-même contribué, au cours des années, à la connaissance de la plupart des ordres décrits, des Chiroptères aux Primates, en passant par les Édentés et les Carnivores ! Il a lui-même étudié, sur le terrain ou dans des musées, 436 des 449 espèces traitées ici.

Le traitement de chaque espèce comprend une description morphologique, puis l'aire de répartition et les habitats fréquentés. L'aire de répartition est présentée sur une carte de la région, toujours à la même échelle et dont la légende est généralement explicite. Dans la bibliographie, on distingue les références ayant servi à dresser ces cartes. Ensuite, pour la plupart des espèces, l'auteur présente quelques notes sur l'histoire naturelle de l'animal (reproduction, alimentation, organisation sociale). Ces notes sont très utiles et rendent la lecture de l'ouvrage hautement intéressante. À part les cartes de répartition, les illustrations ne sont pas très abondantes. Il y a quelques dizaines de dessins de crânes, et 21 planches couleurs. Ces dernières compensent largement leur nombre réduit par leur qualité et leur fidélité exceptionnelles. Celles des Édentés et des Carnivores notamment sont de véritables œuvres d'art (elles sont l'œuvre de Fiona Reid).

La qualité de la mise en page, de la typographie et de la production générale de l'ouvrage sont du calibre

auquel les Presses de l'Université de Chicago nous ont habitués depuis plusieurs années. Même la reliure de cette édition à couverture souple semble très résistante (je l'ai testée) et elle est destinée à durer aussi longtemps que la valeur scientifique du contenu.

S'il faut à tout prix relever des défauts, je signalerai qu'on aurait pu expliquer plus clairement, au début de l'ouvrage, la signification des différents symboles utilisés sur les cartes de répartition plutôt que de laisser le lecteur en déduire le sens à l'usage.

Devant la profondeur, la qualité et l'importance de ce volume, on ne peut que souhaiter que John Eisenberg fasse diligence pour faire profiter au plus vite les mammalogistes des volumes 2 et 3 de la série.

Cyrille BARRETTE

*Département de biologie
Université Laval*

KERLINGER, P., 1989. **Flight strategies of migrating hawks**. — University of Chicago Press, Chicago, 375 p., 15,5 x 23 cm. Couverture souple, 19,95 \$US; couverture rigide, 60,00 \$US.

La migration est un déplacement régulier et, dans le cas des oiseaux, comprend les mouvements printaniers des quartiers d'hiver vers les quartiers d'été ou de reproduction, et les mouvements automnaux en sens inverse. Voici un livre qui tente d'utiliser la théorie de la sélection naturelle pour expliquer les différents aspects de la migration au sein d'un ordre particulier de la classe des oiseaux. Le titre du livre aurait grandement bénéficié d'un sous-titre plus général, car l'ouvrage n'est pas destiné uniquement aux spécialistes des oiseaux rapaces. Tout ornithologiste intéressé au phénomène des migrations en retirera des bénéfices; l'auteur n'hésite pas à faire des excursions en dehors des rapaces et se risque, sans précaution, à faire des généralisations. Le biologiste intéressé à la sélection naturelle y trouvera de nombreux arguments en relation avec la migration chez les rapaces. Enfin, un avertissement s'adresse aux chercheurs qui ne veulent pas remettre en question leurs données; l'auteur y critique plusieurs interprétations et même ses propres explications sont examinées avec un sens critique hors du commun.

Cette caractéristique générale de l'ouvrage est attribuable à deux raisons : l'auteur ne s'adresse pas uniquement aux spécialistes et il considère la nature empirique des observations obtenues sur le vol des oiseaux rapaces par diverses méthodes. La matière traitée est bien répartie entre les différents chapitres. Les cinq premiers chapitres passent en revue les différents concepts de base essentiels à la compréhension du reste de l'ouvrage. Ces concepts comprennent une analyse générale du phénomène migratoire et des diverses méthodes utilisées pour l'étudier, des critiques pertinentes sur l'efficacité de ces méthodes, ainsi qu'un examen des hypothèses déjà émises. Un de ces chapitres présente les bases nécessaires à la compréhension des phénomènes atmosphériques pertinents à la migration des oiseaux, particulièrement les mouvements ascensionnels de masses d'air chaud, grandement utilisées par les rapaces au cours de leurs migrations. Un autre chapitre explique, de façon intéressante, les aspects théoriques

du vol des oiseaux et les particularités de celui des rapaces.

Les chapitres suivants analysent en détail les différents aspects de la migration à l'aide d'observations de l'auteur et de diverses données publiées. Les théories du vol chez les oiseaux y sont appliquées aux rapaces. Le rôle du vent et de la topographie, de l'altitude, de la vitesse de vol, des phénomènes d'atrouplement, du comportement face aux grandes masses d'eau constituent les principaux sujets traités. Un de ces chapitres présente diverses simulations à l'aide des données récoltées par l'auteur. Ainsi, on modélise la migration d'un épervier brun quittant la ville de Québec pour se rendre à son quartier d'hivernage à Gainesville en Floride. Plusieurs chercheurs condamnent ce genre de modèles à cause de leur manque de réalisme, mais ces modèles constituent un excellent exercice permettant d'éclaircir certains aspects du problème et de formuler de meilleures hypothèses de travail. Enfin, le dernier chapitre résume l'ensemble de l'ouvrage; il présente la stratégie globale de migration chez les rapaces en comparaison avec d'autres migrateurs, ainsi qu'une série d'avenues de recherche nécessaires pour étayer les nombreuses hypothèses émises tout au long de l'ouvrage. Bien qu'il apporte plus d'interrogations que de réponses, ce livre pourra stimuler toute personne s'intéressant aux phénomènes migratoires.

Pierre LAPORTE

*Service canadien de la faune
Environnement Canada
Sainte-Foy*

KLINKA, K., V. J. KRAJINA, A. CESKA & A. M. SCAGEL, 1989. **Indicator plants of coastal British Columbia.** — University of British Columbia Press, Vancouver, 300 p., 365 photographies couleur, 15,5 × 23 cm. Couverture souple, prix non indiqué.

Pour le moins original, ce livre est très riche en informations. L'objectif avoué des auteurs? Décrire les préférences écologiques des plantes et en déduire les caractéristiques des sites qu'elles occupent. D'abord écrit pour les forestiers qui travaillent sur le terrain afin qu'ils puissent, sans autre formation technique, caractériser écologiquement la qualité d'un site par l'analyse de sa végétation, le livre se veut utile également, selon les auteurs, aux naturalistes de même qu'aux étudiants en biologie, en botanique, en écologie, en géographie et en sciences des sols.

Dans la première partie du volume, les auteurs définissent, en une douzaine de pages, la notion de plante indicatrice de même que différents concepts de base qui s'y rattachent. Ils y exposent leur méthode pour caractériser les plantes, méthode rattachée à l'analyse de la végétation de Braun-Blanquet et permettant la description d'amplitudes écologiques spécifiques, raisonnablement acceptables. Par la suite, en une trentaine de pages, ils traitent sommairement des quatre facteurs du milieu qu'ils ont retenus pour caractériser les espèces indicatrices. Pour chacun des facteurs, les groupes d'espèces indicatrices sont énumérés: six groupes pour le climat, cinq pour l'humidité du sol, trois pour la richesse en azote du sol et cinq pour le type de matériau géolo-

gique de surface. Contrairement aux «groupes écologiques» de l'école de Jurdat, les groupes d'espèces indicatrices servent d'indice pour une classe d'un seul facteur écologique donné (climat, humidité du sol, etc.). Chaque groupe est nommé d'après une espèce importante, représentative du groupe, et la plus grande partie du chapitre est consacrée à la liste des plantes rattachées à chaque groupe. La première partie du volume se termine par une vingtaine de pages où les auteurs montrent, à titre d'exemple, comment appliquer la méthode des plantes indicatrices pour diagnostiquer le régime hydrique et la richesse du sol en éléments nutritifs.

Mais c'est la deuxième partie qui constitue le corps du volume, étant la plus volumineuse (p. 63 à 248) et la plus attrayante. Il s'agit d'un répertoire de 419 plantes indicatrices, des espèces forestières en grande partie, classées par ordre alphabétique du nom latin, comprenant pour chacune un ou deux noms vernaculaires anglais, le nom de la famille (anglais et latin), une photographie en couleurs (5,7 × 8 cm) et un court résumé de la répartition et des préférences écologiques de la plante, et mentionnant souvent les espèces végétales qui l'accompagnent régulièrement. Le répertoire traite autant des arbres que des plantes vasculaires herbacées; il comprend aussi de nombreuses mousses de même que des lichens, toutes des espèces du nord-ouest de l'Amérique du Nord. Notons que plusieurs de ces plantes poussent aussi dans l'est (Québec et les Maritimes): le répertoire comprend une centaine de plantes vasculaires herbacées ou arbustives de l'est du Canada; par contre, la flore arborescente de l'est y est à peu près absente.

En annexe (p. 258 à 267), un tableau synoptique, un peu difficile à lire, reprend et complète la liste des caractéristiques pour les 419 espèces, à l'aide d'une codification forcément un peu compliquée. Les informations se répartissent sur six colonnes: d'abord la forme de croissance, puis le groupe écologique auquel la plante appartient (des points de vue du climat, de l'humidité, de la richesse en azote du sol et du matériau de surface); la sixième colonne mentionne la valeur de la plante comme indicatrice d'autres facteurs, tels l'alcalinité, la richesse en calcium, l'enneigement prolongé, la présence de sols perturbés, salins, inondés ou à nappe phréatique fluctuante.

Le livre comprend, en outre, une liste de références, un index des noms scientifiques et vernaculaires, de même que deux cartes, l'une, très sommaire, des régions phytogéographiques de l'Amérique du Nord et l'autre, des précipitations, principal facteur associé à la classification des climats de la Colombie-Britannique.

Quelle valeur peut avoir ce livre à l'extérieur de la Colombie-Britannique? Certes, les informations contenues dans ce livre sont valables dans l'est du Canada, dans bien des cas, mais la circonspection s'impose et les auteurs eux-mêmes nous la prêchent. Ils rappellent l'expérience d'Ellenberg qui avait mesuré la croissance de plusieurs espèces en cultures pures et conclu que, dans des conditions où la compétition interspécifique était absente, les «optima physiologiques» étaient très près les uns des autres; mêlées à d'autres espèces, sur le terrain, les mêmes plantes montraient des «optima écologiques» différents, en rapport avec les différentes

conditions du sol. Ce transfert d'optima physiologiques à optima écologiques laisse supposer que les espèces indicatrices sont valides seulement pour une région géographique donnée. Une flore différente environnant une espèce donnée peut produire un changement important dans les relations de compétition, modifier les optima écologiques d'une plante et en changer considérablement les préférences écologiques, et peut-être même entraîner la reclassification d'une plante indicatrice. Retenons quand même que ce livre peut nous servir d'indicateur, de point de départ et de comparaison pour l'observation des plantes de l'est du Canada et qu'il peut certainement servir à dresser le « portrait écologique » complet des plantes envisagées dans la totalité de leur aire de répartition.

L'éditeur a sûrement apporté beaucoup de soin à la production du volume. Le carton souple de la couverture et la reliure cousue-collée résisteront à bien des sorties sur le terrain; les coins arrondis retarderont le défraîchissement inévitable d'un livre qu'on transporte fréquemment. Le choix d'un papier mat, s'il rend le volume plus résistant à l'humidité, met moins bien en valeur les 365 photographies en couleurs. Ces photos constituent un répertoire inestimable et témoignent, de la part des photographes, d'une grande connaissance des plantes. C'eût été rendre aux photographes un meilleur hommage que d'indiquer leur nom près de chacune des photos : ne

sont-ils pas responsables de la beauté du livre. Ceci vaudrait mieux, il me semble, qu'un simple « crédit des photos » à la fin du volume. Malgré l'utilisation d'un papier mat, qui en assombrit plusieurs, la plupart des photos permettent, je crois, l'identification des espèces même s'il ne s'agit pas d'un guide d'identification.

La décision des auteurs de ne pas s'occuper de l'identification des plantes laisse perplexe. Ce choix est confirmé par un classement des espèces par ordre alphabétique, classement qui ne se révèle pratique que pour ceux et celles qui connaissent déjà l'identité de la plante. Mais les photos occupent beaucoup de place dans ce livre et presque toutes présentent des plans rapprochés des espèces, laissant rarement voir l'habitat. En somme, dans un tel contexte, les photos ne servent-elles pas à l'identification de la plante? Remarquez qu'il n'y a pas lieu de s'en plaindre : les photos confèrent beaucoup d'attrait au livre. À mon avis, il manque peu de choses pour que ce guide puisse être utilisé pour l'identification des plantes et l'abondance des photos laisse croire que les auteurs, s'ils ont pu dépasser le plaisir de l'identification pour se consacrer au « portrait écologique », se sont tout de même longuement attardés au plaisir livré par la beauté des plantes.

Gisèle LAMOUREUX

*Fleurbec
Saint-Henri-de-Lévis*

OUVRAGES REÇUS

BRODO, I. M., 1990. **Les lichens de la région d'Ottawa, 2^e édition** [Traduit de l'anglais par S. Lemieux, L. Barry, A. Glaser et J. Di Tomaso]. — Musée national des sciences naturelles, Ottawa, 115 p., 84 fig., 31,5 × 28 cm. Couverture souple, reliure spirale, 9,95 \$CAN.

Cet ouvrage est une mise à jour de la première édition de 1981 (voir *Naturaliste can.*, 1982, 109:290). Vingt-huit espèces ont été ajoutées, portant le nombre de taxons traités à environ 400. La nomenclature a été révisée pour la rendre conforme aux derniers travaux en systématique des lichens et une dizaine de figures ont été ajoutées. La typographie par traitement de texte et la reliure spirale faciliteront l'utilisation des clefs d'identification, qui constituent la majeure partie de ce guide fort utile.

CLÉMENT, D., 1990. **L'ethnobotanique montagnaise de Mingan**. — Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, Nordicana n° 53, X + 108 p., 21,5 × 28 cm. Couverture souple, 10 \$CAN.

GÉHU, J.-M. (éd.), 1989. **Colloques phytosociologiques XVI. Phytosociologie et pastoralisme**. — J. Cramer, Berlin-Stuttgart, VII + 859 p., 15 × 23 cm. Couverture rigide, prix non indiqué.

Actes d'un colloque international de phytosociologie tenu à Paris en 1988. La majorité des 32 communications présentées et des 20 «posters» inclus dans ce livre traitent de régions européennes et nord-africaines.

HARRINGTON, C. R. (ed.), 1990. **Canada's missing dimension: Science and history in the Canadian arctic islands**. 2 volumes. — Canadian museum of nature, Ottawa, 855 p., 22 × 27 cm. Couverture souple, 25 \$CAN.

HELLER, R., 1990. **Abrégé de physiologie végétale. 2. Développement. 4^e édition**. — Masson, Paris, 266 p., 151 figures, 13,5 × 21 cm. Couverture souple, 120 FF.

McALLISTER, D. F., 1990. **A list of the fishes of Canada / Liste des poissons du Canada**. — Musée national des sciences naturelles, Ottawa, Syllogeus n° 64, 310 p., 32 illust. noir & blanc, 21,5 × 28 cm. Couverture souple, gratuit.

SCOTTER, G. W., T. J. ULRICH & E. T. JONES, 1990. **Birds of the Canadian Rockies**. — Western Producer Prairie Books, Saskatoon, XVI + 170 p., 231 photographies couleur, 3 cartes, 13,5 × 20,5 cm. Couverture souple, 22,95 \$CAN.

**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

Ministère Énergie et Ressources

Centre de documentation
6700, 4^e Avenue ouest, B-200
Charlesbourg (Québec) Canada
G1H 6R1

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 116

NUMÉRO 3

1989

| | |
|--|---------|
| SCOTT, F. W. & C. G. van ZYLL de JONG New Nova Scotia records of the long-tailed shrew, <i>Sorex dispar</i> , with comments on the taxonomic status of <i>Sorex dispar</i> and <i>Sorex gaspensis</i> | 145-154 |
| PAYETTE, A. & D. de OLIVEIRA Diversité et abondance des apoïdes (Hymenoptera: Apoidea) dans l'agro-écosystème de Saint-Hyacinthe, Québec..... | 155-165 |
| AKPOBOUA, L. K. B., P. GUILLET, D. C. KURTAK & P. PANGALET Le rôle du <i>Bacillus thuringiensis</i> H14 dans la lutte contre <i>Simulium damnosum</i> Théobald (Diptera: Simuliidae), vecteur de l'onchocercose en Afrique occidentale..... | 167-174 |
| SMETANA, A. <i>Gabrius subnigrifolius</i> (Reitter), a palearctic species recently introduced into North America (Coleoptera: Staphylinidae) | 175-178 |
| BRUNTON, D. F. & B. M. DI LABIO Diversity and ecological characteristics of emergent beach flora along the Ottawa River in the Ottawa-Hull region, Québec and Ontario..... | 179-191 |
| ROCHETTE, P. & P.-A. DUBÉ Calibration d'une équation simple pour l'estimation de l'évapotranspiration potentielle..... | 193-203 |
| COMMUNICATION BRÈVE | |
| CHABOT, J. & S. BARRETTE Nidification de l'urubu à tête rouge (<i>Cathartes aura</i>) et son statut au Québec. | 205-209 |
| REVUE DE LIVRES | |
| PERRON, J.-M. Atlas des Longicornes de France (R. Bijaoui) | 211 |
| SAVILLE, D. B. O. Fungi. Delight of curiosity (H. J. Brodie)..... | 211-212 |
| CAYOUILLE, J. Genera Graminum. Grasses of the world (W. D. Clayton & S. A. Renvoize). | 212-213 |
| WAGNER, W. H. Jr. Ferns and fern allies of Canada (W. Cody & D. M. Britton)..... | 213-214 |
| BARRETTE, C. Mammals of the Neotropics. The Northern Neotropics. Volume 1. Panama, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana (J. F. Eisenberg). | 214-215 |
| LAPORTE, P. Flight strategies of migrating hawks (P. Kerlinger) | 215-216 |
| LAMOUREUX, G. Indicator plants of coastal British Columbia (K. Klinka, V. J. Krajina, A. Ceska & A. M. Scagel)..... | 216-217 |
| OUVRAGES REÇUS | 218 |

LE NATURALISTE CANADIEN

LE NATURALISTE CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 116
NUMÉRO 4
1989

Vol. 116, No. 4, p. 240-504

1989

UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

LE NATURALISTE CANADIEN

Revue d'écologie et de systématique

CN ISSN 0028-0798

RÉDACTEUR

PIERRE MORISSET

ADMINISTRATEUR

JEAN-MARIE PERRON

RÉDACTEURS ADJOINTS

CYRILLE BARRETTE

PIERRE BELLEFLEUR

EDWIN BOURGET

CONRAD CLOUTIER

GILLES LEROUX

ADJOINTE

LUCE DUMONT

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, Lennoxville*

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*

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 1990. Bibliothèque nationale du Québec — Bibliothèque nationale d'Ottawa

**INVENTAIRE ET RÉPARTITION DE LA FLORE
ENDOMYCORHIZIENNE DE DUNES ET DE RIVAGES MARITIMES
DU QUÉBEC, DU NOUVEAU-BRUNSWICK ET DE LA NOUVELLE-ÉCOSSE**

Yolande DALPÉ

*Centre de recherches biosystématiques
Agriculture Canada, Direction de la recherche
Ferme expérimentale centrale
Ottawa (Ontario) K1A 0C6*

Résumé

Sables et plantes de dunes et de rivages maritimes du Québec, du Nouveau-Brunswick et de la Nouvelle-Écosse ont été analysés pour leur contenu en champignons mycorrhiziens à vésicules et arbuscules (MVA). Parmi les 529 échantillons provenant de 67 lieux de récolte différents, 52 % contiennent des spores de champignons MVA; 68 % des 61 espèces végétales récoltées sont endomycorhizées incluant certaines Caryophyllacées, Chenopodiacees et Polygonacées. Trente espèces fongiques ont été isolées dont 17 identifiées et 2 nouvelles entités à décrire. On dénombre sept nouvelles mentions pour le Québec, cinq pour le Nouveau-Brunswick et trois pour la Nouvelle-Écosse. *Glomus aggregatum* Schenck & Smith domine la flore endomycorhizienne; *Scutellispora calospora* (Nicol. & Gerd.) Gerd. & Trappe, *Glomus fasciculatum* (Thaxt.) Gerd. & Trappe, *G. macrocarpum* (Tul. & Tul.) Schenck & Smith et *G. constrictum* Trappe abondent. Six espèces s'ajoutent à l'inventaire des sables maritimes d'Europe, d'Australie et d'Amérique du Nord: *Acaulospora dilatata* Morton, *A. nicolsonii* Walker, *A. spinosa* Walker & Trappe, *Glomus albidum* Walker & Rhodes, *G. caledonium* (Nicol. & Gerd.) Trappe & Gerd. et *G. clarum* Nicolson & Schenck.

Abstract

Vesicular-arbuscular mycorrhizal (VAM) fungi from sandy soils and plants of maritime sand dunes and shores of Québec, New Brunswick and Nova Scotia were analysed. Of the 529 harvested samples coming from 67 different sites, 52% contained spores of VAM fungi. Of the 61 plant species harvested, 68% were colonized, including members of the Caryophyllaceae, Chenopodiaceae and Polygonaceae. A total of 30 species of VAM fungi were isolated; from them 17 were identified and 2 are new species to be described. Of this fungal species inventory, seven are newly mentioned for Québec, five for New Brunswick and three for Nova Scotia. The endomycorrhizal flora of those locations and habitats was dominated by *Glomus aggregatum* Schenck & Smith; *Scutellispora calospora* (Nicol. & Gerd.) Gerd. & Trappe, *Glomus fasciculatum* (Thaxt.) Gerd. & Trappe, *G. macrocarpum* (Tul. & Tul.) Schenck & Smith and *G. constrictum* Trappe were abundant. Six species were added to the list of VAM species observed in other sandy maritime habitats from Europe, Australia and North America: *Acaulospora dilatata* Morton, *A. nicolsonii* Walker, *A. spinosa* Walker & Trappe, *Glomus albidum* Walker & Rhodes, *G. caledonium* (Nicol. & Gerd.) Trappe & Gerd. and *G. clarum* Nicolson & Schenck.

Introduction

Le caractère cosmopolite des champignons mycorrhiziens à vésicules et arbuscules (MVA) et la mise en évidence de leur effet bénéfique sur le développement des plantes ont déclenché, durant

les dernières années, une recrudescence d'inventaires tant au niveau du statut mycorrhizien des plantes bénéficiaires (Harley & Harley, 1987) que de l'identité des espèces fongiques impliquées (Sutton & Baron, 1972; Herskowitz & Estey, 1978; Dalpé *et al.*, 1986). Les dunes et les rivages mari-

times ont fait l'objet de quelques analyses, dans différentes parties du monde et sous plusieurs latitudes. Les régions étudiées jusqu'à maintenant se situent en Écosse (Nicolson & Johnston, 1979b), en Hollande (Ernst *et al.*, 1984), en Italie (Giovannetti & Avio, 1983; Giovannetti & Nicolson, 1983; Giovannetti, 1985; Pacioni *et al.*, 1985; Puppi *et al.*, 1986; Puppi & Riess, 1985), à Hawaï (Koske, 1988), en Australie (Koske, 1975; Jehne & Thompson, 1981) et, pour l'Amérique du Nord, en Californie et en Oregón (Rose, 1988; Gerdemann & Trappe, 1974; Koske & Halvorson, 1989a), en Floride (Nicolson & Johnston, 1979a; Sylvia, 1986), du New Jersey à la Virginie (Koske, 1987) et sur les côtes de la Nouvelle-Angleterre (Koske & Halvorson, 1981; Koske, 1981; Bergen & Koske, 1984; Gemma & Koske, 1989; Gemma *et al.*, 1989).

La pauvreté des sables maritimes en éléments minéraux, particulièrement en phosphore, leur environnement xérique et leur texture granuleuse sont tous des critères qui favorisent le développement des champignons MVA (Koske & Halvorson, 1981; Miller, 1987), de même que l'aggrégation des substrats et par conséquent la stabilisation graduelle des sols (Koske & Polson, 1984). La côte Atlantique étant jusqu'à maintenant la mieux répertoriée en espèces de champignons MVA, le présent inventaire qui couvre les dunes et les rivages maritimes du Québec, du Nouveau-Brunswick et de la Nouvelle-Écosse se veut une continuation et un complément des travaux précédemment effectués entre la Nouvelle-Angleterre et la Floride. Ces analyses permettent d'établir de nouvelles données sur la répartition des champignons MVA, de comparer ce contenu avec ceux répertoriés dans les autres régions étudiées et de déterminer le statut mycorhizien de plantes communes sur ces rivages.

Matériel et méthodes

RÉCOLTE DES ÉCHANTILLONS

Soixante-sept lieux de récolte, caractérisés par leur substrat sablonneux, leur distribution littorale, et leur accessibilité ont été sélectionnés et visités entre le 6 et le 20 août de 1984 à 1987 pour un total de 529 échantillons récoltés. Cette période de l'année nous a semblé la plus propice pour détecter la présence simultanée de racines colonisées et de spores dans le substrat. La zone d'échantillonnage se situe pour le Québec dans la région de la Côte-Nord, au Nouveau-Brunswick sur les rives de la Baie des Chaleurs, de la côte acadienne et de la baie de Fundy, et en Nouvelle-Écosse sur les rives de la baie de Chignecto et de la côte Atlantique (fig. 1). Chaque échantillon de sable

contient environ 600 mL de sol prélevés de la mycorhizosphère, puis conservés dans des sacs de plastique jusqu'au moment de l'analyse et entreposés au frais (4°C) avec une portion ou la totalité du système racinaire correspondant. Sur le terrain, l'échantillonnage s'est effectué par transects, de la rive vers l'intérieur des terres à raison d'un échantillon par 20 mètres de distance, et chaque transect distancé d'environ 300 mètres. Étant donné le nombre élevé d'échantillons récoltés, leur analyse est présentée ici par lieu de récolte sans tenir compte du degré de fixation des sables.

EXTRACTION DES SPORES

Pour chaque échantillon, environ 100 mL de sol sont vigoureusement agités dans 600 mL d'H₂O, puis rapidement décantés et le surnageant filtré sous vide sur papier Whatman n° 2. Avec les substrats sablonneux, deux agitations rigoureuses dans 600 mL d'eau chacune suffisent généralement pour séparer du sol la majorité des propagules fongiques. Les spores extraites une à une sous la loupe sont ensuite triées et montées sur lame microscopique dans le milieu PVLG (polyvinylalcool-acide lactique-glycérol) (Omar *et al.*, 1979). L'identification des espèces s'appuie sur l'examen des spécimens-types, les descriptions originales et la comparaison des spécimens avec ceux de l'Herbier national de mycologie, Ottawa (DAOM). Les abréviations utilisées pour les espèces fongiques suivent le code de Pérez & Schenck (1990) et la classification fongique est présentée selon les révisions de Pirozynski & Dalpé (1989) et de Morton & Benny (1990).

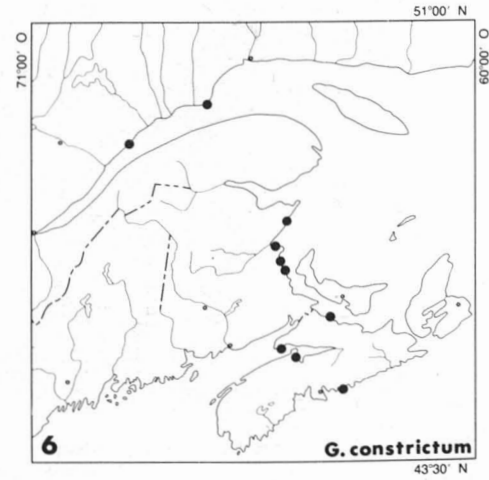
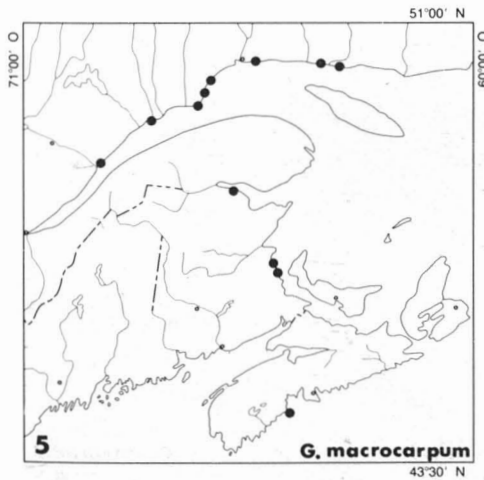
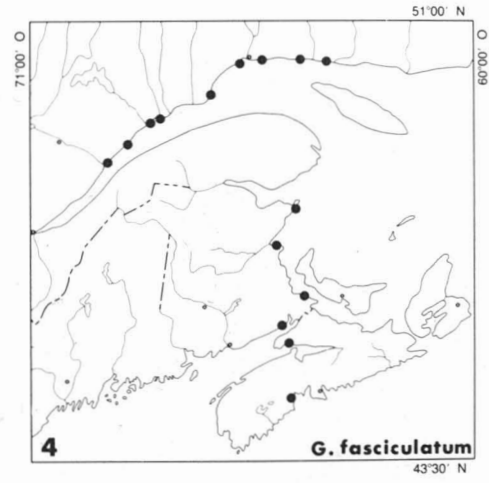
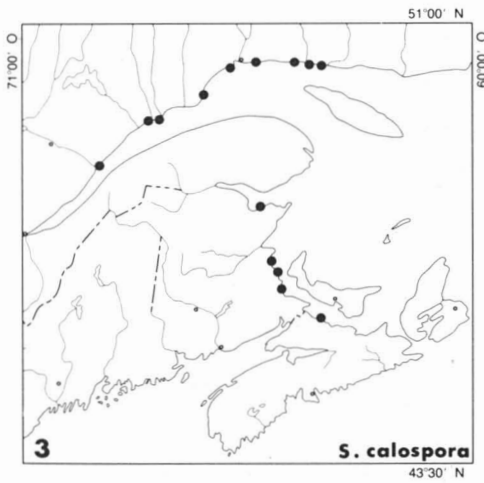
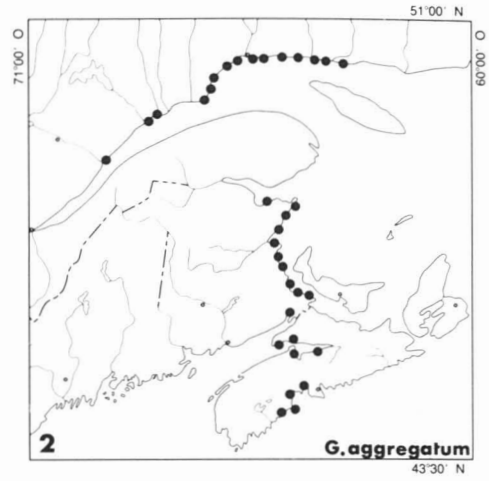
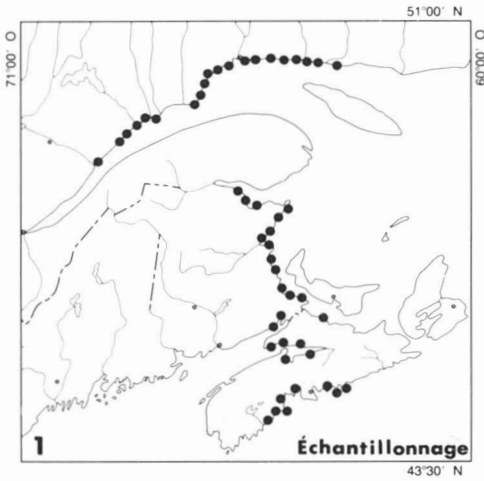
COLONISATION RACINAIRE

Les racines débarassées des particules de sable adhérentes sont blanchies au KOH 10 %, à 90°C, pendant 10 à 15 minutes. Plusieurs rinçages dans l'eau suivent pour acidifier le matériel avant sa coloration au vert de méthyle et à la fuchsine acide selon la méthode d'Alexander (1980). Les structures fongiques intraracinaires, contrastées en rouge foncé à violet, se détectent sous la loupe et les racines sont alors montées sur lame microscopique dans le milieu PVLG. La présence de vésicules, d'arbuscules ou de pelotons fongiques constitue le critère déterminant de la colonisation racinaire.

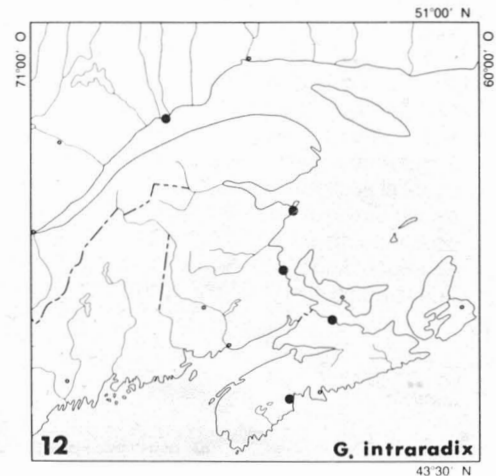
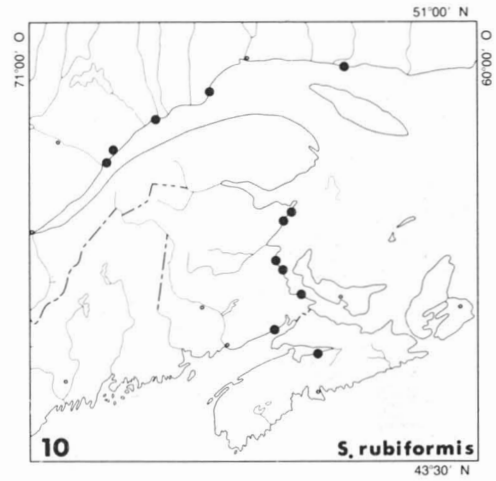
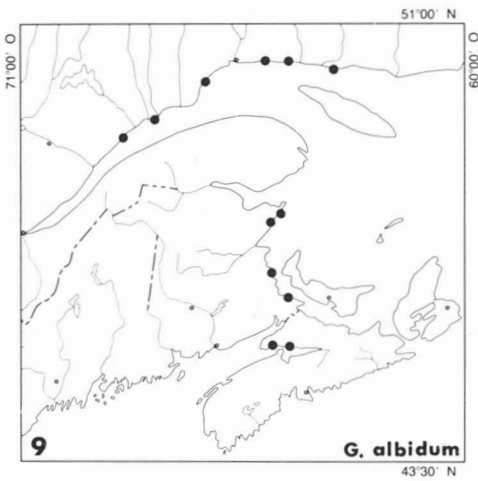
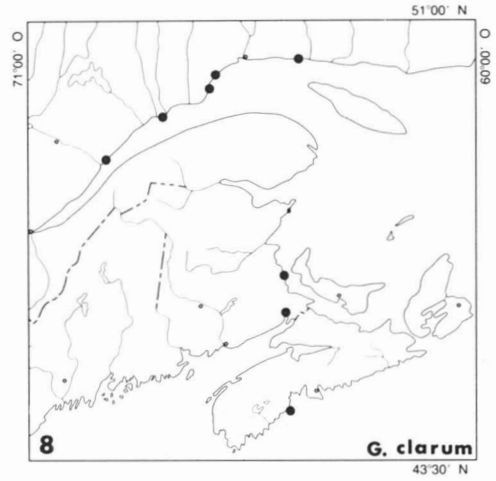
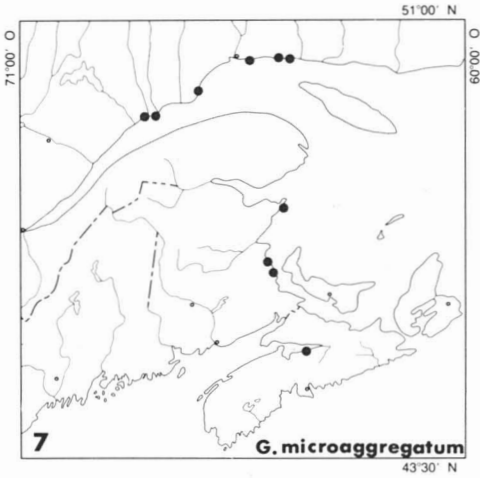
Résultats

FLORE ENDOMYCORHIZIENNE

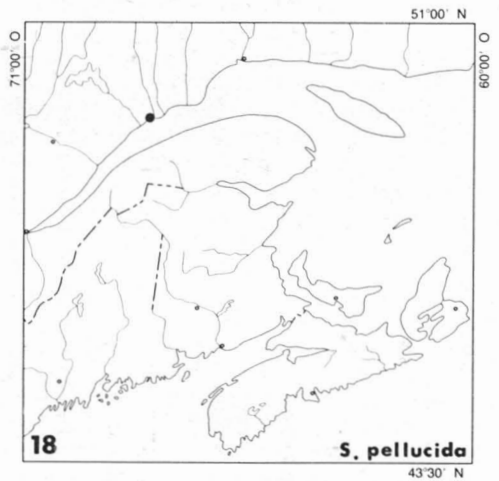
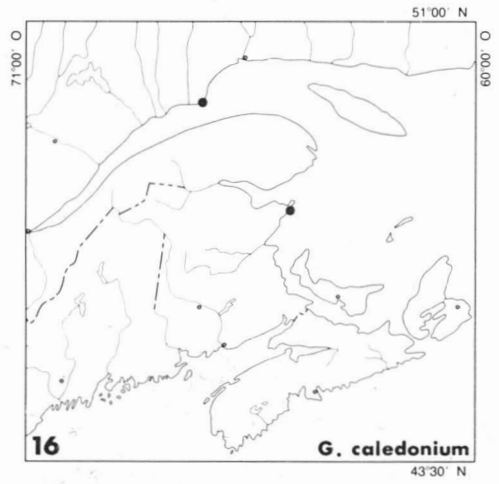
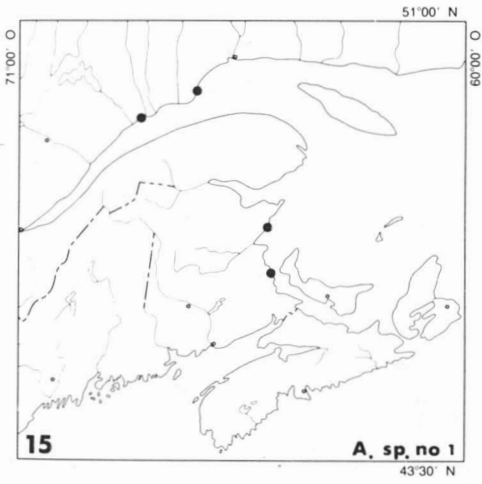
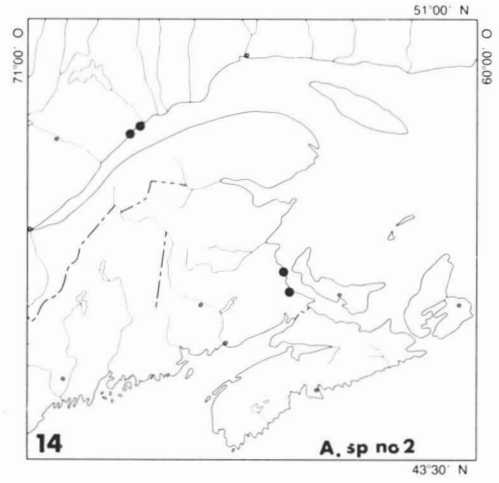
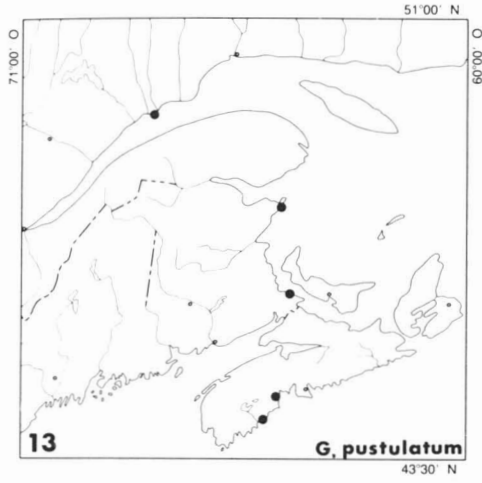
Les champignons MVA observés sont énumérés au tableau I. Des 529 échantillons de sol analysés, 277 (52,2 %) contiennent des spores de champignons MVA (tableau II). Jusqu'à 7



Figures 1-6. Répartition géographique des champignons MVA répertoriés. — 1, Sites d'échantillonnage (Québec, Nouveau-Brunswick, Nouvelle-Écosse); 2, *Glomus aggregatum*; 3, *Scutellispora calospora*; 4, *G. fasciculatum*; 5, *G. macrocarpum*; 6, *G. constrictum*.



Figures 7-12. Répartition géographique des champignons MVA répertoriés: — 7, *Glomus microaggregatum*; 8, *G. clarum*; 9, *G. albidum*; 10, *Sclerocystis rubiformis*; 11, *Acaulospora spinosa*; 12, *G. intraradix*.



Figures 13-18. Répartition géographique des champignons MVA répertoriés. — 13, *Glomus pustulatum*; 14, *Acaulospora* sp. n° 2; 15, *A. sp. n° 1*; 16, *G. caledonium*; 17, *A. nicolsonii*; 18, *Scutellispora pellucida*.

TABLEAU I

Liste des espèces fongiques observées, acronymes, fréquence, répartition et précédentes mentions pour l'est de l'Amérique du Nord

| | Acronyme | Fréquence ¹ | | Répartition ² | Autres mentions pour le Québec |
|---|----------|---------------------------|-------------------|--------------------------|-----------------------------------|
| | | échantillons (n = 529) | lieux (n = 67) | | |
| Acaulosporacées | | | | | |
| <i>Acaulospora dilatata</i> Morton | ADLT | 1 | 1 | Qué. | |
| <i>Acaulospora nicolsonii</i> Walker | ANCS | 1 | 1 | Qué. | |
| <i>Acaulospora spinosa</i> Walker & Trappe | ASPN | 5 | 5 | Qué.; N.-B. | |
| <i>Acaulospora</i> sp. n° 1 | ASP1 | 10 | 6 | Qué.; N.-B. | |
| <i>Acaulospora</i> sp. n° 2 | ASP2 | 5 | 4 | Qué.; N.-B. | |
| <i>Acaulospora</i> spp. (4 espèces) | ASPP | 5 | 5 | Qué.; N.-B. | |
| Gigasporacées | | | | | |
| <i>Gigaspora</i> sp. et <i>Scutellispora</i> spp. (3 espèces) | GSP | 45 | 22 | Qué.; N.-B.; N.-É. | |
| <i>Scutellispora calospora</i> (Nicol. & Gerd.) Gerd. & Trappe | CCLS | 45 | 15 | Qué.; N.-B.; N.-É. | Furlan & Fortin, 1972 |
| <i>Scutellispora pellucida</i> Nicol. & Schenck | CPLC | 1 | 1 | Qué. | |
| Glomacées | | | | | |
| <i>Glomus aggregatum</i> Schenck & Smith | LAGR | 181 | 40 | Qué.; N.-B.; N.-É. | Dalpé <i>et al.</i> , 1986 |
| <i>Glomus albidum</i> Walker & Rhodes | LABD | 6 | 12 | Qué.; N.-B. | |
| <i>Glomus caledonium</i> (Nicol. & Gerd.) Trappe & Gerd. | LCLD | 2 | 2 | Qué.; N.-B. | Herskowitz & Estey, 1978 |
| <i>Glomus clarum</i> Nicolson & Schenck | LCLR | 8 | 9 | Qué.; N.-B.; N.-É. | |
| <i>Glomus constrictum</i> Trappe | LCST | 20 | 10 | Qué.; N.-B.; N.-É. | Dalpé <i>et al.</i> , 1986 |
| <i>Glomus fasciculatum</i> (Thaxt.) Gerd. & Trappe emend. Walker & Koske | LFSC | 18 | 15 | Qué.; N.-B.; N.-É. | Thaxter, 1922 |
| <i>Glomus intraradix</i> Schenck & Smith | LINR | 6 | 5 | Qué.; N.-B.; N.-É. | |
| <i>Glomus macrocarpum</i> (Tul. & Tul.) Schenck & Smith | LMCC | 26 | 12 | Qué.; N.-B.; N.-É. | Berch & Fortin, 1984 |
| <i>Glomus microaggregatum</i> Koske, Gemma & Olexia | LMAG | 15 | 10 | Qué.; N.-B.; N.-É. | |
| <i>Glomus mosseae</i> (Nicol. & Gerd.) Gerd. & Trappe | LMSS | 9 | 5 | Qué.; N.-B. | Herskowitz & Estey, 1978 |
| <i>Glomus pustulatum</i> Koske Friese Walker & Dalpé | LPST | 16 | 5 | Qué.; N.-B.; N.-É. | |
| <i>Glomus</i> sp. (4 espèces non identifiées) | LSP | 56 | 23 | Qué.; N.-B.; N.-É. | |
| <i>Sclerocystis rubiformis</i> Gerdemann & Trappe | SRBF | 18 | 11 | Qué.; N.-B.; N.-É. | Dalpé <i>et al.</i> , 1986 |

¹ Fréquence : nombre d'échantillons ou de lieux de récolte contenant une espèce fongique.² Qué. : Québec; N.-B. : Nouveau-Brunswick; N.-É. : Nouvelle-Écosse.

espèces fongiques ont été répertoriées dans un seul échantillon de sol mais la grande majorité ne contiennent qu'une (55,9 %), deux (24,5 %) ou trois (10,8 %) espèces (tableau III). Des 67 lieux de récolte visités, seulement 8 (11,9 %) ne contiennent aucune propagule de champignon MVA (tableaux II et III); six d'entre eux sont constitués de rivages généralement inondés (Pointe-aux-Anglais, Rivière-des-Rapides, et Magpie au Québec, Passboro, Medford et Taylor's Head en Nouvelle-Écosse), d'un rivage graveleux (Bereford, N.-B.) et d'un autre formé exclusivement de débris de coquillages (Îlots-Caribou, Qué.). Jusqu'à 14 espèces fongiques ont été répertoriées par lieu de récolte mais la majorité contiennent entre une et cinq espèces (20,3 %, 30,5 %, 11,8 %, 11,8 % et 11,8 % respectivement).

Dix-sept espèces de champignons MVA des genres *Acaulospora*, *Glomus*, *Sclerocystis*, et *Scutellispora* ont été identifiées (tableau I), quelques autres espèces non identifiées appartiennent aux genres *Acaulospora* (4), *Gigaspora/Scutellispora* (3) et *Glomus* (4), pour un total de 30 espèces. *Glomus aggregatum* Schenck & Smith domine (tableaux I et II; fig. 2). Cinq autres espèces fréquemment retrouvées dans les trois provinces sont *Scutellispora calospora* (Nicol. & Gerd.) Gerd. & Trappe (fig. 3), *G. macrocarpum* (Tul. & Tul.) Schenck & Smith (fig. 5), *G. fasciculatum* (Thaxt.) Gerd. & Trappe (fig. 4), *G. constrictum* Trappe (fig. 6) et *G. microaggregatum* Koske, Gemma & Olexia (fig. 7). Quatre autres espèces, bien que moins fréquentes, se rencontrent également dans les trois provinces: *G. clarum* Nicolson & Schenck (fig. 8), *G. intraradix* Schenck & Smith (fig. 12), *G. pustulatum* Koske, Friese, Walker & Dalpé (fig. 13) et *Sclerocystis rubiformis* Gerd. & Trappe (fig. 10). Six espèces sont répertoriées uniquement au Québec et au Nouveau-Brunswick: *Acaulospora spinosa* Walker & Trappe (fig. 11), *Acaulospora* sp. n° 2 (fig. 14), *A. sp. n° 1* (fig. 15), *G. albidum* Walker & Rhodes (fig. 9), *G. caledonium* (Nicol. & Gerd.) Trappe & Gerd. (fig. 16) et *G. mosseae* (Nicol. & Gerd.) Gerd. & Trappe, alors que trois se retrouvent uniquement au Québec: *A. dilatata* Morton, *A. nicolsonii* Walker (fig. 17) et *S. pellucida* Nicol. & Schenck (fig. 18). Ces deux dernières espèces, bien que restreintes à un seul lieu de récolte, sont prédominantes dans leur site respectif; aucune caractéristique de l'habitat ou des plantes vasculaires compagnes ne semble associé à cette prédominance. Les espèces non identifiées du genre *Acaulospora*, n° 1 et n° 2 appartiennent à des entités à décrire:

Acaulospora n° 1: spores jaune orangé très pâle, 125-154 µm de diamètre, ornementées; paroi sporale en deux groupes: groupe A formé

d'une paroi concolore à la spore, 1,5-2,8 µm d'épaisseur incluant les ornements (0,5-1,8 µm de longueur, cylindriques, 0,7-2 µm de diamètre, distancées irrégulièrement de 1 à 5 µm); groupe B formé d'une paroi membranaire, hyaline, 0,5 µm d'épaisseur. Pore, hyphe suspenseur et saccule sporifère non observés.

Acaulospora n° 2: spores brun-roux, 122-156 µm de diamètre, ornementées; paroi sporale en deux groupes: groupe A formé d'une paroi concolore à la spore, 0,5-0,8 µm d'épaisseur, d'aspect sablé en coupe, à trame irrégulièrement granuleuse; groupe B formé d'une paroi concolore à la spore, 5-6,5 µm d'épaisseur, laminée. Pore, hyphe suspenseur et saccule sporifère non observés.

Pour les autres espèces des genres *Acaulospora*, *Glomus*, *Gigaspora* et *Scutellispora*, le peu de spores isolées et leur statut moribond n'ont pu permettre leur identification. Six espèces (*A. dilatata*, *A. nicolsonii*, *A. spinosa*, *G. albidum*, *G. caledonium* et *G. clarum*) s'ajoutent à l'inventaire de la flore endomycorhizienne des dunes et sables maritimes, qui compte maintenant plus de cinquante espèces (tableau IV).

STATUT MYCORHIZIEN DES PLANTES DES DUNES ET DES RIVAGES MARITIMES

Les plantes récoltées simultanément avec les échantillons de sol représentent 61 espèces réparties dans 24 familles (tableau V). Soixante-cinq pourcent des espèces végétales récoltées se sont avérées porteuses d'endomycorhizes à champignons MVA. Le statut mycorhizien de 24 espèces est vérifié pour la première fois; de celles-ci, 15 sont endomycorhizées: trois espèces circumhémisphériques [*Calamagrostis canadensis* (Michx.) Beauv., *Honckenya peploides* (L.) Ehrh. et *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl], une amphiatlantique (*Atriplex glabriuscula* Edmonston), une amphibéringienne (*Poa eminens* Presl), deux nord-américaines [*Agrostis scabra* Willd. et *Atriplex subspicata* (Nutt.) Rydb.], sept du nord-est de l'Amérique du Nord [*Limonium carolinianum* (Walt.) Britt., *Puccinellia laurentiana* (Vasey) Hitchc., *Rumex persicarioides* L., *Spartina alterniflora* Loisel., *S. patens* (Ait.) Mühl., *Solidago hispida* Mühl., *S. sempervirens* L.] et une introduite (*Artemisia stelleriana* Besser). Quelques familles dont les représentants sont traditionnellement considérés non mycorhizables y figurent. Les deux Caryophyllacées récoltées se sont avérées mycorhizées dans 40 % des cas, des six Chenopodiacées vérifiées, 50 % étaient endomycorhizées et le sixième des plants de *Cakile edentula* (Brassicacées) était colonisé. Aucun représentant des Cypéracées, Joncacées ou Joncaginacées

TABLEAU II

Liste des lieux de récolte et répartition des espèces fongiques rencontrées

| Lieu de récolte ¹ | Coordonnées | Échantillons + VA/total ² | Champignons à vésicules et arbuscules ³ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|------------------------------|--------------------|---|--|------|------|------|------|------|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|------|------|------|-----|------|--|--|
| | | | ADLT | ANCS | ASPN | ASP1 | APS2 | ASPP | GSP | CCLS | CPLC | LAGR | LABD | LCLD | LCLR | LCST | LFSC | LINR | LMCCL | LMAG | LMSS | LPST | LSP | SRBF | | |
| QUÉBEC | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Tadoussac | 40°09'N., 69°43'O. | 12/20 | | | X | | | X | X | X | X | | X | | X | X | | X | | | | | X | X | | |
| Baie-des-Bacon | 48°31'N., 69°16'O. | 3/4 | | | | | X | | | | | | | | X | | | | | | | | | | | |
| Baie-des-Boivert | 48°34'N., 69°09'O. | 2/3 | | | | | | | | | X | X | | | | | | | | | | | | | | |
| Latour | 48°49'N., 68°58'O. | 3/6 | | | | | | | | | X | | | | X | | | | | | | X | | | | |
| Cap-Colombier | 48°49'N., 68°53'O. | 1/3 | | | | | | | | | | X | | | | | | | | | | | | | | |
| Bersimis | 48°56'N., 68°39'O. | 7/13 | X | | | X | X | X | X | X | X | X | | | | X | | X | X | | | | | X | | |
| Pointe-aux-Outardes | 49°03'N., 68°26'O. | 12/12 | | | | | | X | X | | | X | | X | | X | | X | | | | | | | | |
| Pointe-des-Monts | 49°19'N., 67°23'O. | 2/4 | | | | | | | | | X | | X | X | | X | | X | | | | | X | | | |
| Pointe-à-Poulin | 49°24'N., 67°19'O. | 43/50 | | | X | X | | X | X | | X | | X | | X | | X | X | | | | X | X | X | | |
| Rivière-Pentecôte | 49°47'N., 67°10'O. | 6/7 | | | | | | | | | X | X | | X | | | | X | | | | | | | | |
| Rivière-Brochu | 50°06'N., 66°42'O. | 4/8 | | | | | | | | | X | | | | | | | | | | | | X | | | |
| Gallix | 50°08'N., 68°37'O. | 5/6 | | | | | | X | | | X | | | | | | | | | | | | X | | | |
| Clarke City | 50°12'N., 66°38'O. | 1/6 | | | | | | | | | | | | | | | | X | | | | | | | | |
| Moisie | 50°11'N., 66°05'O. | 6/12 | | | | | | | X | | X | | | | | | | X | X | | | | | | | |
| baie de Sept-Îles | 50°12'N., 66°28'O. | 4/6 | | | | | | X | | | X | | | | | X | | | | | | | X | | | |
| Vieux-Matamec | 50°17'N., 65°58'O. | 3/5 | | | | | | X | | | | | | | | | | | | | | | X | | | |
| anse Bellefleur | 50°16'N., 65°39'O. | 5/6 | X | | | | | X | | | X | X | | | | | | | | | | | X | | | |
| Anse du Cormoran | 50°16'N., 65°33'O. | 1/6 | | | | | | | | | X | | | | | | | | | | | | | | | |
| Rivière-au-Bouleau | 50°18'N., 65°32'O. | 3/6 | | | | | | | | | | | X | | | | | | | | | | X | X | | |
| Rivière-aux-Graines | 50°17'N., 65°11'O. | 5/6 | | | | | X | | | | X | | | | | | | | X | | | | X | | | |
| Sheldrake | 50°15'N., 64°52'O. | 5/6 | | | | | X | X | | | X | X | | X | | X | | X | X | | | | X | | | |
| Rivière-au-Tonnerre | 50°16'N., 64°47'O. | 2/6 | | | | | X | | | | X | | | | | | | | | | | | | | | |
| Rivière-St-Jean | 50°18'N., 64°20'O. | 3/6 | | | | | X | X | | | X | | | | | | | | | | | | | | | |
| Longue-Pointe | 50°16'N., 64°09'O. | 6/12 | | | | | X | X | | | X | | | | | X | | X | | | | | | | | |
| Mingan | 50°18'N., 64°02'O. | 7/13 | | | | | X | X | | | X | | | | | | | X | | | | | | | | |
| Havre-St-Pierre | 50°14'N., 63°36'O. | 6/12 | | | | | X | | | | X | | | | | | | X | | | | | X | | | |
| NOUVEAU-BRUNSWICK | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Charlo | 48°00'N., 66°14'O. | 1/9 | | | | | | | | | | | | | | | | X | | | X | | | | | |
| pointe de Bathurst | 47°40'N., 67°36'O. | 3/5 | | | | | | | | X | | X | | | | | | | | | | | | | | |
| Pokamouche | 47°42'N., 65°31'O. | 4/13 | | | | | | | | | X | | | | | | | | | | | | | X | | |
| Shippagan | 47°41'N., 44°41'O. | 5/5 | | | | | | | | | X | | X | | | | | | X | | | X | | | | |
| Brantville | 47°23'N., 64°25'O. | 2/4 | | | | | | | | | | | | | X | | | | | | | | | | | |
| Tabusintac | 47°21'N., 65°03'O. | 7/9 | | | | | X | | | | X | | | | | | | | | | | | | | | |
| Oak Point | 47°07'N., 65°16'O. | 4/8 | | | | | | | X | | X | | | | | | | | | | | | | | | |
| Moody Point | 47°06'N., 65°22'O. | 1/4 | | | | | | | | | X | | | | | | | | | | | | | | | |

TABLEAU III
Abondance des espèces fongiques par échantillon et par lieu de récolte

| | <i>Nombre d'espèces fongiques</i> | | | | | | | | | | | | | | |
|--|-----------------------------------|------|------|------|------|------|-----|-----|---|-----|-----|-----|-----|----|-----|
| | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 |
| Par échantillon (<i>n</i> = 529) ¹ | 252 | 155 | 68 | 30 | 14 | 5 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| En pourcentage sur l'ensemble des échantillons | 47.6 | 29.3 | 12.8 | 5.6 | 2.6 | 0.9 | 0.7 | 0.2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| En pourcentage pour l'ensemble des échantillons colonisés (<i>n</i> = 277) | – | 55.9 | 24.5 | 10.8 | 5.0 | 1.8 | 1.4 | 0.3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Par lieu de récolte (<i>n</i> = 67) | 8 | 12 | 18 | 7 | 7 | 7 | 2 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| En pourcentage sur l'ensemble des lieux de récolte | 11.9 | 17.9 | 26.8 | 10.4 | 10.4 | 10.4 | 2.9 | 0 | 0 | 1.4 | 2.9 | 1.4 | 1.4 | 0 | 1.4 |
| En pourcentage pour l'ensemble des lieux de récolte colonisés (<i>n</i> = 59) | – | 20.3 | 30.5 | 11.8 | 11.8 | 11.8 | 3.3 | 0 | 0 | 1.6 | 3.3 | 1.6 | 1.6 | 0 | 1.6 |

¹ Nombre d'échantillons ou de lieux de récolte contenant 0,1,2,3... espèces fongiques.

TABLEAU IV

Espèces de champignons MVA répertoriées dans les dunes et les sables maritimes

| Genre | Espèce | Répartition ¹ et références |
|------------------------|---|--|
| ACAULOPSORACÉES | | |
| <i>Acaulospora</i> | <i>dilatata</i> ² | QUÉ. |
| | <i>elegans</i> | CAL. (Gerdemann & Trappe, 1974) |
| | <i>laevis</i> | CAL. (Gerdeman & Trappe, 1974) |
| | <i>nicolsonii</i> ² | QUÉ. |
| | <i>scrobiculata</i> | N.-A. (Koske & Halvorson, 1981; Tews & Koske, 1986; Gemma <i>et al.</i> , 1989) — ATL. (Koske, 1987) — FLD. (Sylvia, 1986) — HAW. (Koske, 1988) — ITA. (Puppi <i>et al.</i> , 1986) |
| <i>Entrophospora</i> | <i>spinosa</i> ² | QUÉ. — N.-B. |
| | <i>trappei</i> | CAL. (Ames & Linderman, 1976) |
| | <i>infrequens</i> | CAL. (Koske & Halvorson, 1989a) |
| GIGASPORACÉES | | |
| <i>Gigaspora</i> | <i>gigantea</i> | N.-A. (Koske & Halvorson, 1981; Tews & Koske, 1986; Gemma & Koske, 1988; Gemma <i>et al.</i> , 1989) — ATL. (Koske, 1987) — AUS. (Koske, 1975) |
| | <i>globiferum</i> | ATL. (Koske, 1987) |
| | <i>margarita</i> | CAL. (Rose, 1988) |
| <i>Scutellispora</i> | <i>rosea</i> | ATL. (Koske, 1987) |
| | <i>arenicola</i> | CAL. (Koske & Halvorson, 1989b) |
| | <i>calospora</i> | N.-A. (Koske & Halvorson, 1981; Tews & Koske, 1986; Gemma <i>et al.</i> , 1989) — ATL. (Koske, 1987) — CAL. (Gerdemann & Trappe, 1974; Rose, 1988) — AUS. (Koske, 1975) — ITA. (Giovannetti & Avio, 1983) — QUÉ. — N.-B., — N.-É. |
| | <i>coralloides</i> | CAL. (Rose, 1988; Gerdemann & Trappe, 1974) |
| | <i>dipapillosa</i> | N.-A. (Koske & Walker, 1985) — ATL. (Koske, 1987) |
| | <i>erythropha</i> | N.-A. (Koske & Walker, 1984; Tews & Koske, 1986; Gemma <i>et al.</i> , 1989) — ATL. (Koske, 1987) |
| | <i>fulgida</i> | N.-A. (Koske & Walker, 1986b) — ATL. (Koske, 1987) |
| | <i>gilmorei</i> | ORE. (Gerdemann & Trappe, 1974) |
| | <i>gregaria</i> | ITA. (Giovannetti & Avio, 1983) |
| | <i>heterogama</i> | CAL. (Rose, 1988) — ITA. (Giovannetti & Nicolson, 1983) |
| <i>minuta</i> | CUBA (Ferrer & Herrera, 1981) | |
| <i>pellucida</i> | N.-A. (Bergen & Koske, 1984; Gemma <i>et al.</i> , 1989) — ATL. (Koske, 1987) — CAL. (Rose, 1988) — QUÉ. | |
| <i>persica</i> | N.-A. (Bergen & Koske, 1984; Tews & Koske, 1986; Gemma <i>et al.</i> , 1989) — ATL. (Koske, 1987) — ITA. (Puppi <i>et al.</i> , 1986) | |
| <i>reticulata</i> | N.-A. (Koske <i>et al.</i> , 1983) — ITA. (Giovannetti, 1985) | |
| <i>verrucosa</i> | N.-A. (Koske & Walker, 1985) — ATL. (Koske, 1987) — FLO. (Sylvia, 1986) | |
| <i>weresubiae</i> | ATL. (Koske, 1987) — FLO. (Sylvia, 1986) | |
| GLOMACÉES | | |
| <i>Glomus</i> | <i>aggregatum</i> | N.-A. (Bergen & Koske, 1984; Tews & Koske, 1986) — ATL. (Koske, 1987) — CAL. (Koske & Halvorson, 1989a) — FLO. (Sylvia, 1986) — HAW. (Koske, 1988) — QUÉ. — N.-B. — N.-É. |
| | <i>albidum</i> ² | QUÉ. — N.-B. |
| | <i>botryoides</i> | ITA. (Puppi <i>et al.</i> , 1986) |
| | <i>caledonium</i> ² | QUÉ. — N.-B. |
| | <i>clarum</i> ² | QUÉ. — N.-B. — N.-É. |
| | <i>constrictum</i> | HAW. (Koske, 1988) — QUÉ. — N.-B. — N.-É. |
| | <i>deserticola</i> | FLO. (Sylvia, 1986) — ITA. (Pacioni <i>et al.</i> , 1985) |
| | <i>etunicatum</i> | N.-A. (Koske & Halvorson, 1981) — Cal. (Koske & Halvorson, 1989a) — ITA. (Puppi <i>et al.</i> , 1986) |
| | <i>fasciculatum</i> | ÉCO. (Nicolson & Johnston, 1979b) — N.-A. (Koske & Halvorson, 1981; Tews & Koske, 1986) — FLO. (Gerdeman & Trappe, 1974) — CAL. (Koske & Halvorson, 1989a) — HOL. (Ernst <i>et al.</i> , 1984) — ITA. (Giovannetti, 1985) — QUÉ. — N.-B. — N.-É. |

TABLEAU IV (suite)

| Genre | Espèce | Répartition ¹ et références |
|---------------------|---|--|
| <i>Glomus</i> | <i>geosporum</i> | ITA. (Pacioni <i>et al.</i> , 1985) |
| | <i>globiferum</i> | N.-A. (Koske & Walker, 1986a) — FLO. (Sylvia, 1986) |
| | <i>halonatatum</i> | ANG. (Rose & Trappe, 1980) |
| | <i>intradix</i> | HAW. (Koske, 1988) — CAL. (Koske & Halvorson, 1989a) — QUÉ. — N.-B. — N.-É. |
| | <i>macrocarpum</i> | ITA. (Puppi <i>et al.</i> , 1986) — QUÉ. — N.-B. — N.-É. |
| | <i>microaggregatum</i> | N.-A. (Koske <i>et al.</i> , 1986b) — CAL. (Rose, 1988) — HAW. (Koske, 1988) — QUÉ. — N.-B. — N.-É. |
| | <i>microcarpum</i> | ITA. (Puppi & Riess, 1987) |
| | <i>monosporum</i> | CAL. (Koske & Halvorson, 1989a) |
| | <i>mosseae</i> | CAL. (Gerdemann & Trappe, 1974) — HOL. (Ernst <i>et al.</i> , 1984) — ITA. (Giovannetti & Avio, 1983) — QUÉ. — N.-B. — N.-É. |
| | <i>nanolumen</i> | HAW. (Koske, 1989) |
| | <i>occultum</i> | N.-A. (Tews & Koske, 1986) — ITA. (Puppi <i>et al.</i> , 1986) |
| | <i>pansihalos</i> | ATL. (Berch & Koske, 1986) — CAL. (Berch & Koske, 1986; Koske & Halvorson, 1989a) |
| | <i>pustulatum</i> | N.-A. (Koske <i>et al.</i> , 1986a; Tews & Koske, 1986) — QUÉ. — N.-B. — N.-É. |
| <i>tortuosum</i> | ATL. (Koske, 1987) | |
| <i>trimurales</i> | ATL. (Koske & Halvorson, 1989b) — CAL. (Koske & Halvorson, 1989b) | |
| <i>Sclerocystis</i> | <i>rubiformis</i> | ORE. (Gerdemann & Trappe, 1974) — QUÉ. — N.-B. — N.-É. |
| | <i>sinuosa</i> | HAW. (Koske, 1988) |

¹ Abréviations : ANG. : Angleterre; ATL. : New Jersey — Virginie; AUS. : Australie; CAL. : Californie; ÉCO. : Écosse; FLO. : Floride; HAW. : Hawaï; HOL. : Hollande; ITA. : Italie; N.-A. : Nouvelle-Angleterre; N.-B. : Nouveau-Brunswick; N.-É. : Nouvelle-Écosse; ORE. : Orégon; QUÉ. : Québec.

² Addition à la flore mycorrhizienne des dunes et rivages maritimes.

n'était mycorhizé, mais le petit nombre de récolte ne permet ici aucune généralisation.

Trois espèces végétales récoltées plus abondamment, *Ammophila breviligulata* Fern., *Leymus mollis* (Trin.) Pilger et *Lathyrus japonicus* Willd. (respectivement 146, 99 et 56 récoltes) se sont avérées endomycorhizées à plus de 50 % (tableau VI) et associées à respectivement 17, 12 et 7 différentes espèces fongiques. L'espèce *G. aggregatum* domine dans la mycorrhizosphère de ces trois partenaires végétaux, comme c'est le cas pour l'ensemble des rhizosphères étudiées. Les espèces *S. calospora* et *G. macrocarpum* viennent respectivement aux deuxième et troisième rangs pour leur fréquence (tableau VI). On peut retrouver simultanément un maximum de sept espèces fongiques dans les mycorrhizosphères.

Discussion

FLORE ENDOMYCORHIZIENNE

Les Glomacées prédominent dans les sables maritimes du Québec, du Nouveau-Brunswick et de la Nouvelle-Écosse avec 16 entités réperto-

riées. Une situation identique a été observée dans les sables maritimes d'Italie (Puppi *et al.*, 1986) et de Floride (Sylvia, 1986) alors que les inventaires du nord de la Californie et de la côte Atlantique indiquent une prédominance des Gigasporacées (*Gigaspora* et *Scutellispora*) (Rose, 1988; Koske, 1987). *Glomus aggregatum* constitue l'élément principal de la flore endomycorhizienne du nord-est de l'Amérique du Nord (tableau I). Bien qu'inventoriée sur la côte Atlantique (Bergen & Koske, 1984), en Floride (Sylvia, 1986) et à Hawaï (Koske, 1988), cette espèce n'y constitue jamais l'essentiel de la composition sporale comme c'est le cas au Québec et dans les Maritimes. Ses spores de petite taille (30-70-115 × 44-80-124 µm) se retrouvent habituellement enchevêtrées dans un réseau de filaments qui recouvre de grandes portions des systèmes racinaires, ou encore des débris végétaux ou des masses de cristaux de sable. Cette propension à s'associer aux différentes structures solides du sol favorise la sporulation (Huang & Tang, 1988) de même que la mycorrhization des racines et la stabilisation du substrat (Puppi & Riess, 1985). *G. constrictum*, *G. fasciculatum*, *G. intradix*, *G. macrocarpum*, *G. microaggregatum*, *G. mosseae* et *G. pustulatum* ont toutes été précédemment

TABLEAU V

Liste des plantes récoltées et taux de colonisation racinaire

| | | Nbre de plantes colonisées/ nbre de plantes récoltées | Nouvelle mention ¹ | Références |
|-------------------------------------|---|--|----------------------------------|------------------------------|
| Araliacées | <i>Aralia hispida</i> Vent. | 0/4 | + | Boullard (1953) |
| Caryophyllacées | <i>Honckenya peploides</i> (L.) Ehrh. | 5/13 | + | |
| | <i>Moehringia lateriflora</i> (L.) Fenzl. | 1/2 | + | |
| Chénopodiacées | <i>Atriplex glabriuscula</i> Edmonston | 1/4 | + | |
| | <i>Atriplex laciniata</i> L. | 0/1 | + | |
| | <i>Atriplex subspicata</i> (Nutt.) Rydb. | 1/1 | + | |
| | <i>Salicornia europea</i> L. | 1/5 | - | Rozema <i>et al.</i> (1986b) |
| | <i>Suaeda calceoliformis</i> (Hook.) Moq. | 0/1 | + | |
| | <i>Suaeda maritima</i> (L.) Dumort. | 0/2 | - | Rozema <i>et al.</i> (1986a) |
| Cistacées | <i>Hudsonia tomentosa</i> Nutt. | 0/1 | Ecto ² | Malloch & Malloch (1981) |
| Composées | <i>Achillea millefolium</i> L. | 6/13 | - | Ernst <i>et al.</i> (1984) |
| | <i>Anaphalis margaritacea</i> (L.) Clarke | 2/2 | - | Asai (1934) |
| | <i>Artemisia stelleriana</i> Besser | 9/13 | + | |
| | <i>Matricaria matricarioides</i> (Less.) Porter | 1/1 | + | Harley & Harley (1987) |
| | <i>Senecio pseudo-arnica</i> Less. | 0/2 | + | |
| | <i>Senecio vulgaris</i> L. | 0/1 | + | |
| | <i>Solidago hispida</i> Mühl. | 1/1 | + | |
| | <i>Solidago sempervirens</i> L. | 2/9 | - | Koske & Halvorson (1981) |
| | <i>Sonchus arvensis</i> L. | 0/1 | + | |
| <i>Taraxacum</i> sp. | 0/3 | - | Hawker <i>et al.</i> (1957) | |
| Crucifères | <i>Cakile edentula</i> (Bigel.) Hook. | 4/23 | + | |
| | <i>Thlaspi arvense</i> L. | 0/1 | + | |
| Cypéracées | <i>Carex paleacea</i> Wahlenb. | 0/2 | + | |
| Empétracées | <i>Empetrum</i> sp. | 0/2 | Eric ² | Harley & Harley (1987) |
| Graminées | <i>Agrostis scabra</i> Willd. | 1/1 | + | |
| | <i>Agrostis stolonifera</i> L. | 1/2 | - | Mason (1928) |
| | <i>Ammophila breviligulata</i> Fern. | 55/146 | - | Koske & Halvorson (1981) |
| | <i>Calamagrostis canadensis</i> (Michx.) Beauv. | 1/3 | + | |
| | <i>Agropyron trachycaulum</i> (Link) Malte | 0/5 | - | Zak & Parkinson (1984) |
| | <i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski | 1/3 | - | Kim & Weber (1985) |
| | <i>Festuca rubra</i> L. | 3/7 | - | Rozema <i>et al.</i> (1986a) |
| | <i>Hordeum vulgare</i> L. | 1/1 | - | Harley & Harley (1987) |
| <i>Leymus mollis</i> (Trin.) Pilger | 41/99 | - | Bond (1952) | |

TABLEAU V (suite)
Liste des plantes récoltées et taux de colonisation racinaire

| | | Nbre de plantes colonisées/ nbre de plantes récoltées | Nouvelle mention ¹ | Références |
|------------------|--|--|----------------------------------|---------------------------------------|
| Graminées | <i>Poa compressa</i> L. | 0/1 | - | Daft <i>et al.</i> , (1975) |
| | <i>Poa eminens</i> Presl | 2/3 | + | |
| | <i>Puccinellia laurentiana</i> (Vasey) Hitchc. | 1/2 | + | Marchant & Goodman (1969) |
| | <i>Spartina alterniflora</i> Loisel. | 1/7 | + | |
| | <i>Spartina patens</i> (Ait.) Mühl. | 3/4 | + | |
| | <i>Spartina pectinata</i> Link | 1/4 | - | Anderson <i>et al.</i> (1986) |
| Joncacées | <i>Juncus balticus</i> Willd. | 0/2 | + | |
| Joncaginacées | <i>Triglochin maritimum</i> L. | 0/2 | - | Rozema <i>et al.</i> (1986a,b) |
| Légumineuses | <i>Lathyrus japonicus</i> Willd. | 34/56 | - | Asai (1944); Koske & Halvorson (1981) |
| | <i>Vicia cracca</i> L. | 2/3 | - | Asai (1944) |
| Liliacées | <i>Smilacina stellata</i> (L.) Desf. | 3/5 | - | Currah & Van Dyk (1986) |
| Linacées | <i>Linum</i> sp. | 0/1 | - | Harley & Harley (1987) |
| Myricacées | <i>Myrica pensylvanica</i> Loisel. | 0/2 | - | Koske & Halvorson (1981) |
| Ombellifères | <i>Ligusticum scoticum</i> L. | 1/1 | - | Palin (1988) |
| Onagracées | <i>Epilobium angustifolium</i> L. | 1/3 | - | Currah & Van Dyk (1986) |
| | <i>Oenothera biennis</i> L. | 3/10 | - | Asai (1934) |
| Plantaginacées | <i>Plantago maritima</i> L. | 2/4 | - | Rozema <i>et al.</i> (1986a) |
| | <i>Plantago major</i> L. | 0/1 | - | Baas & Kuiper (1989) |
| Plombaginacées | <i>Limonium carolinianum</i> (Walt.) Britt. | 2/2 | + | |
| Polygonacées | <i>Rumex persicarioides</i> L. | 1/1 | + | Currah & Van Dyk (1986) |
| | <i>Rumex acetosella</i> L. | 3/5 | - | |
| Primulacées | <i>Glaux maritima</i> L. | 3/3 | - | Rozema <i>et al.</i> (1986a,b) |
| Rosacées | <i>Fragaria virginiana</i> Duchesne | 1/1 | - | Currah & Van Dyk (1986) |
| | <i>Potentilla anserina</i> L. | 3/7 | - | Harley & Harley (1987) |
| | <i>Potentilla tridentata</i> Ait. | 4/20 | - | Furlan & Fortin (1972) |
| | <i>Sanguisorba canadensis</i> L. | 0/1 | + | |
| Rubiaceées | <i>Galium mollugo</i> L. | 1/1 | - | Harley & Harley (1987) |
| Scrophulariacées | <i>Linaria vulgaris</i> Hill | 0/2 | - | Harley & Harley (1987) |

¹ Première mention du statut mycorhizien.

² Ecto: ectomycorhizes; Eric: mycorhizes de type ericoïde.

TABLEAU VI

Répartition des espèces fongiques dans la mycorrhizosphère d'*Ammophila breviligulata*, de *Leymus mollis* et de *Lathyrus japonicus*

| | <i>Ammophila breviligulata</i> | <i>Leymus mollis</i> | <i>Lathyrus japonicus</i> |
|---------------------------------------|------------------------------------|--------------------------|-------------------------------|
| % de plantes mycorhizées | 54 | 56 | 53 |
| Champignons à vesicules et arbuscules | | | |
| ANCS | 0 | 2 | 0 |
| ASPN | 1 | 0 | 0 |
| ASP1 | 1 | 0 | 1 |
| ASP2 | 1 | 0 | 1 |
| ATBC | 0 | 0 | 0 |
| GSP | 20 | 2 | 2 |
| CCLS | 9 | 11 | 8 |
| CPLC | 0 | 0 | 1 |
| LAGR | 54 | 40 | 18 |
| LABD | 2 | 0 | 0 |
| LCLD | 1 | 1 | 0 |
| LCLR | 2 | 0 | 3 |
| LCST | 1 | 1 | 1 |
| LFSC | 5 | 6 | 1 |
| LINR | 0 | 1 | 2 |
| LMCC | 6 | 6 | 6 |
| LMAG | 1 | 1 | 1 |
| LMSS | 3 | 2 | 4 |
| LPST | 3 | 3 | 6 |
| LSP | 13 | 13 | 2 |
| SRBF | 1 | 0 | 2 |

répertoriées dans les dunes et les sables maritimes (tableau IV), alors que les espèces *G. albidum*, *G. caledonium* et *G. clarum* isolées jusqu'à maintenant de sols cultivés, sont des premières mentions pour cet habitat. De ces espèces, *G. caledonium*, déjà signalé au Québec dans les sols agricoles (Herskowitz & Estey, 1978) et *Sclerocystis rubiformis*, seul représentant du genre, ont été répertoriés au Québec où ils occupent la mycorrhizosphère de plantes autant indigènes que cultivées (Dalpé, 1984; Dalpé et al., 1986).

L'importance du genre *Acaulospora* (neuf espèces) dans les présentes récoltes surpasse toutes les données précédemment obtenues d'habitats similaires. Les espèces n° 1 et n° 2 à spores ornementées prédominent avec *A. spinosa*. Elles constituent, avec *A. dilatata* et *A. nicolsonii*, des premières mentions pour le territoire étudié. *A. scrobiculata*, abondant sur les côtes de l'Atlantique (Koske & Halvorson, 1981; Koske, 1987), demeure totalement absent des échantillons analysés. Les espèces *A. dilatata* et *A. nicolsonii* ont été jusqu'à présent isolées de sols cultivés ou per-

turbés (Morton, 1986; Walker et al., 1984) et respectivement trouvées en Virginie occidentale et en Grande-Bretagne.

Les genres *Scutellispora* et *Gigaspora*, représentés par cinq entités, ne comptent que deux espèces dûment identifiées, ceci à cause du peu de spores récoltées. L'espèce *S. calospora* isolée originellement de dunes de la côte ouest (Gerdeemann & Trappe, 1974) abonde dans la plupart des sites étudiés et constitue une espèce prédominante, quasi cosmopolite des habitats sablonneux (tableau IV). *S. pellucida* signalée sur les dunes de Nouvelle-Angleterre s'avère être une première mention pour le Québec.

La flore endomycorhizienne répertoriée à ce jour pour les dunes et rivages maritimes comprend plus de cinquante espèces (tableau IV). Les aires de répartition de 11 espèces endomycorhiziennes déjà connues pour le Québec et les Maritimes sont étendues et six nouvelles mentions ajoutées pour ce territoire (tableau I). Notons *Glomus albidum* connu jusqu'à maintenant de l'Australie, (Hall & Abbott, 1984), des Indes (Mohankumar & Mahadevan, 1986), de la Corée (Koh & Lee, 1984) et de l'Iowa (Walker et al., 1982), *G. clarum* répertorié en Floride (Nicolson & Schenck 1979), *G. intraradix*, isolé de sols de la Floride (Schenck & Smith, 1982) et d'Hawaï (Koske, 1988), *G. microaggregatum* connu aux États-Unis (Koske et al., 1986b) et au Mexique (Berch et al., 1989), *A. dilatata* trouvé en Virginie occidentale (Morton, 1986), *Acaulospora spinosa* retrouvé en Iowa (Koske & Tews, 1987), au Brésil (Siqueira et al., 1987) et au Mexique (Walker & Trappe, 1981), et *A. nicolsonii* répertorié uniquement en Grande-Bretagne (Walker et al., 1984).

Les résultats obtenus indiquent clairement l'absence de spécificité des champignons MVA avec les représentants de la flore herbacée des dunes et des rivages maritimes. Le taux de plantes colonisées atteint ici 68 % et s'avère comparable à celui obtenu par Koske & Halvorson (1989a) dans leur étude de six plantes indigènes localisées dans des habitats sablonneux similaires en Californie, alors que l'analyse effectuée par Logan et al. (1989) de 41 plantes de dunes maritimes d'Australie mentionne un taux de colonisation racinaire de 90 %. L'analyse des méthodes d'échantillonnage et d'examen des racines utilisés précédemment pour l'étude des populations de champignons endomycorhiziens pourrait expliquer le faible taux de colonisation racinaire et l'absence fréquente de spores dans les substrats étudiés. D'une part, l'utilisation du KOH 10 % comme agent de blanchiment détériore sérieusement les couches de cellules corticales de certaines racines délicates, dont celles de plusieurs Graminées, ce qui pourrait réduire l'estimation de leur taux de colonisation.

D'autre part, le regroupement des échantillons par site de récolte et non par secteur de la berge visitée (rivage, dune non fixée, dune fixée) réduit considérablement le taux global des échantillons chargés de mycorrhizes; les plantes récoltées au bas du rivage, encore tributaires des rhizomes de leurs parents installés en zone de sable plus fixé, n'ont vraisemblablement pas encore acquis une autonomie nutritive suffisante pour s'associer aux champignons mycorrhiziens.

L'absence de colonisation racinaire chez les représentants des genres *Aralia* (Araliacées), *Senecio*, *Sonchus*, *Taraxacum* (Composées), *Agropyron* (Graminées), *Linum* (Linacées) et *Sanguisorba* (Rosacées), tous de familles reconnues endomycorrhizées (Newman & Reddell, 1987; Harley & Harley, 1987) est vraisemblablement uniquement due au faible nombre de récoltes analysées. Les variations saisonnières (Giovannetti, 1985; Gemma *et al.*, 1989) et le facteur température (Koske, 1987), ainsi que le degré de fixation des dunes (Puppi & Riess, 1987) constituent tous des éléments primordiaux délimitant la capacité des plantes à la colonisation mycorrhizienne.

Remerciements

De sincères remerciements à Gisèle Mitrow pour son assistance technique au laboratoire et sur le terrain; à C. W. Crompton (*Atriplex*, *Suaeda*) et Jacques Cayouette pour l'identification des plantes; à Jacques Cayouette et S. A. Redhead pour la révision du manuscrit. Les permis de récolte pour les parcs nationaux de Kouchibouguac (KOU-85/4) et de Fundy au Nouveau-Brunswick ont été obtenus de Parcs Canada.

Références

- ALEXANDER, M. P., 1980. A versatile stain for pollen, fungi, yeast and bacteria. — *Stain Technol.*, 55: 13-18.
- AMES, R. N. & R. G. LINDERMAN, 1976. *Acaulospora trappei* sp. nov. — *Mycotaxon*, 3: 565-569.
- ANDERSON, R. C., B. C. EBBERS & A. E. LIBERTA, 1986. Soil moisture influences colonization of prairie cordgrass *Spartina pectinata* by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. — *New Phytol.*, 102: 523-528.
- ASAI, T., 1934. Über das Vorkommen und die Bedeutung der Wurzelpilze in dem Landpflanzen. — *Jap. J. Bot.*, 7: 107-150.
- ASAI, T., 1944. Über die Mykorrhizenbildung der Leguminosen Pflanzen. — *Jap. J. Bot.*, 13: 463-485.
- BAAS, R. & D. KUIPER, 1989. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection and phosphate on *Plantago major* ssp. *pleiosperma* in relation to internal cytokinin concentrations. — *Physiologia Pl.*, 76: 211-215.
- BERCH, S. M. & J. A. FORTIN, 1984. Some sporocarpic Endogonaceae from eastern Canada. — *Can. J. Bot.*, 62: 170-180.
- BERCH, S. M. & R. E. KOSKE, 1986. *Glomus pansihalos*, a new species in the Endogonaceae, Zygomycetes. — *Mycologia*, 78: 832-836.
- BERCH, S. M., R. FERRERA-CERRATO & C. GONZALEZ-CHAVEZ, 1989. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi from corn fields in Atlacomulco Mexico. — *Mycologia*, 81: 933-935.
- BERGEN, M. & R. E. KOSKE, 1984. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi from sand dunes of Cape Cod, Massachusetts, U.S.A. — *Trans. Br. mycol. Soc.*, 83: 157-158.
- BOND, T. E. T., 1952. Biological flora of the British Isles: *Elymus arenarius* L. — *J. Ecol.*, 40: 220-227.
- BOULLARD, B., 1953. Les champignons endophytes des Araliacées. — *Bull. Soc. bot. Fr.*, 100: 75-77.
- CURRAH, R. S. & M. VAN DYK, 1986. A survey of some perennial vascular plant species native to Alberta for occurrence of mycorrhizal fungi. — *Can. Fid-Nat.*, 100: 330-342.
- DAFT, M. J., E. HACSKAYLO & T. H. NICOLSON, 1975. Arbuscular mycorrhizas in plants colonizing coal spoils in Scotland and Pennsylvania. — Pages 561-580 in F. E. Sanders, B. Mosse & T. H. Nicolson (ed.). *Endomycorrhizas*. Academic Press, London, 626 p.
- DALPÉ, Y., 1984. *Sclerocystis rubiformis*. — *Fungi Canadenses*, n° 284. Agriculture Canada, Ottawa.
- DALPÉ, Y., R. L. GRANGER & V. FURLAN, 1986. Abondance relative et diversité des Endogonacées dans un sol de verger du Québec. — *Can. J. Bot.*, 64: 912-917.
- ERNST, W. H. O., W. E. VAN DUIN & G. T. OOLBEK-KING, 1984. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in dune vegetation. — *Acta bot. neerl.*, 33: 151-160.
- FERRER, R. L. & R. A. HERRERA, 1981. El genero *Gigaspora* Gerdemann et Trappe (Endogonaceae) en Cuba. — *Rev. Jar. bot. nac. Habana*, 1: 43-66.
- FURLAN, V. & J. A. FORTIN, 1972. Première mention de l'*Endogone calospora* au Québec. — *Naturaliste can. (Rev. Ecol. Syst.)*, 99: 127-129.
- GEMMA, J. N. & R. E. KOSKE, 1988. Seasonal variation in spore abundance and dormancy of *Gigaspora gigantea* and in mycorrhizal inoculum potential of a dune soil. — *Mycologia*, 80: 211-216.
- GEMMA, J. N. & R. E. KOSKE, 1989. Field inoculation of american beachgrass *Ammophila breviflora* with VA mycorrhizal fungi. — *J. env. Mgmt*, 29: 173-182.
- GEMMA, J. N., R. E. KOSKE & M. CARREIRO, 1989. Seasonal dynamics of selected species of VA mycorrhizal fungi in a sand dune. — *Mycol. Res.*, 92: 317-321.
- GERDEMANN, J. W. & J. M. TRAPPE, 1974. The Endogonaceae in the Pacific Northwest. — *Mycol. Mem.*, 5: 1-76.
- GIOVANNETTI, M., 1985. Seasonal variations of vesicular-arbuscular mycorrhizas and endogonaceous spores in a maritime sand dune. — *Trans. Br. mycol. Soc.*, 84: 679-684.

- GIOVANNETTI, M. & L. AVIO, 1983. Endogonaceae spores in marine sand dunes in Italy. — *Annali Microbiol. Enzimol.*, 33: 129-136.
- GIOVANNETTI, M. & T. H. NICOLSON, 1983. Vesicular-arbuscular mycorrhizas in Italian sand dunes. — *Trans. Br. mycol. Soc.*, 80: 552-557.
- HALL, I. R. & L. K. ABBOTT, 1984. Some endogonaceae from south western Australia. — *Trans. Br. mycol. Soc.*, 83: 203-208.
- HARLEY, J. L. & E. L. HARLEY, 1987. A check-list of mycorrhiza in the British flora. — *New Phytol. (Suppl.)*, 105: 1-102.
- HAWKER, L. E., R. W. HARRISON, V. O. NICHOLLS & A. M. HAM, 1957. Studies on vesicular-arbuscular mycorrhizae. I. A strain of *Pythium ultimum* Trow. in roots of *Allium ursinum* L. and other plants. — *Trans. Br. mycol. Soc.*, 40: 375-390.
- HERSKOWITZ, J. M. & R. H. ESTEY, 1978. Endogonaceae from Québec soils. — *Can. J. Bot.*, 56: 1095-1098.
- HUANG, R. S. & C. S. TANG, 1988. Production of vesicular-arbuscular mycorrhizal sporocarps *Glomus aggregatum* on fiberglass screens. — *Pl. Soil*, 108: 233-236.
- JEHNE, W. & C. H. THOMPSON, 1981. Endomycorrhizae in plant colonization on coastal sand dunes at Cooloolo, Queensland. — *Aust. J. Ecol.*, 6: 221-230.
- KIM, C. K. & D. J. WEBER, 1985. Distribution of vesicular-arbuscular mycorrhiza on halophytes on inland salt playas. — *Pl. Soil*, 83: 207-214.
- KOH, S. D. & H. H. LEE, 1984. Studies of species and distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in relation to salt-marsh plants. — *Korean J. Mycol.*, 12: 175-182.
- KOSKE, R. E., 1975. *Endogone* spores in Australian sand dunes. — *Can. J. Bot.*, 53: 668-672.
- KOSKE, R. E., 1981. A preliminary study of interactions between species of vesicular-arbuscular fungi in a sand dune. — *Trans. Br. mycol. Soc.*, 76: 411-416.
- KOSKE, R. E., 1987. Distribution of VA mycorrhizal fungi along a latitudinal temperature gradient. — *Mycologia*, 79: 55-68.
- KOSKE, R. E., 1988. Vesicular-arbuscular mycorrhizae of some Hawaiian dune plants. — *Pacif. Sci.*, 42: 217-229.
- KOSKE, R. E., 1989. *Glomus nanolumen* (Endogonaceae). A new species from Hawaii. — *Mycologia*, 81: 935-938.
- KOSKE, R. E. & W. L. HALVORSON, 1981. Ecological studies of vesicular-arbuscular mycorrhizae in a barrier sand dune. — *Can. J. Bot.*, 59: 1413-1422.
- KOSKE, R. E. & W. L. HALVORSON, 1989a. Mycorrhizal associations of selected plant species from San Miguel Island Channel Islands National Park, California. — *Pacif. Sci.*, 43: 32-40.
- KOSKE, R. E. & W. L. HALVORSON, 1989b. *Scutellispora arenicola* and *Glomus trimurales*: two new species in the Endogonaceae. — *Mycologia*, 81: 927-933.
- KOSKE, R. E. & W. R. POLSON, 1984. Are VA mycorrhizae required for sand dune stabilization? — *Bioscience*, 34: 420-424.
- KOSKE, R. E. & L. L. TEWS, 1987. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi of Wisconsin sandy soils. — *Mycologia*, 79: 901-905.
- KOSKE, R. E. & C. WALKER, 1984. *Gigaspora erythroga*, a new species forming arbuscular mycorrhizae. — *Mycologia*, 76: 250-255.
- KOSKE, R. E. & C. WALKER, 1985. Species of *Gigaspora* (Endogonaceae) with roughened outer walls. — *Mycologia*, 77: 702-720.
- KOSKE, R. E. & C. WALKER, 1986a. *Glomus globiferum*: a new species of Endogonaceae with a hyphal peridium. — *Mycotaxon*, 26: 133-142.
- KOSKE, R. E. & C. WALKER, 1986b. Species of *Scutellispora* (Endogonaceae) with smooth-walled spores from maritime sand dunes: Two new species and a redescription of the spores of *Scutellispora pelucida* and *Scutellispora calospora*. — *Mycotaxon*, 27: 219-235.
- KOSKE, R. E., C. FRIESE, C. WALKER & Y. DALPÉ, 1986a. *Glomus pustulatum*: a new species in the Endogonaceae. — *Mycotaxon*, 26: 143-149.
- KOSKE, R. E., J. N. GEMMA & P. D. OLEXIA, 1986b. *Glomus microaggregatum*, a new species in the Endogonaceae. — *Mycotaxon*, 26: 125-132.
- KOSKE, R. E., D. DOUD MILLER & C. WALKER, 1983. *Gigaspora reticulata*: A newly described endomycorrhizal fungus from New England. — *Mycotaxon*, 26: 429-435.
- LOGAN, V. S., P. J. CLARKE & W. G. ALLAWAY, 1989. Mycorrhiza and root attributes of plants of coastal sand dunes of New South Wales Australia. — *Aust. J. Pl. Physiol.*, 16: 141-146.
- MALLOCH, D. & B. MALLOCH, 1981. The mycorrhizal status of boreal lands: Species from northeastern Ontario. — *Can. J. Bot.*, 59: 2167-2172.
- MARCHANT, C. J. & P. J. GOODMAN, 1969. Biological flora of the British Isles: *Spartina* Schreb. — *J. Ecol.*, 57: 285-297.
- MASON, E., 1928. Note on the presence of mycorrhiza in the roots of salt marsh plants. — *New Phytol.*, 27: 193-195.
- MILLER, R. M., 1987. The ecology of vesicular-arbuscular mycorrhizae in grass- and shrublands. — Pages 135-170 in G. R. Safir (ed.). *Ecophysiology of VA mycorrhizal plants*. CRC Press Inc., Boca Raton, Florida, 224 p.
- MOHANKUMAR, V. & A. MAHADEVAN, 1986. Survey of vesicular-arbuscular mycorrhizae in mangrove vegetation. — *Curr. Sci.*, 55: 936.
- MORTON, J. B., 1986. Three new species of *Acaulospora* (Endogonaceae) from high aluminium, low pH soils in West Virginia. — *Mycologia*, 78: 641-648.
- MORTON, J. B. & G. L. BENNY, 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): A new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. — *Mycotaxon*, 37: 471-491.

- NEWMAN, E. I. & P. REDDELL, 1987. The distribution of mycorrhizas among families of vascular plants. — *New Phytol.*, 106: 745-751.
- NICOLSON, T. H. & C. JOHNSTON, 1979a. Endogonaceous mycorrhizal endophytes in Florida. — *Mycologia*, 71: 178-198.
- NICOLSON, T. H. & C. JOHNSTON, 1979b. Mycorrhiza in the Gramineae. III. *Glomus fasciculatus* as the endophyte of pioneer grasses in a maritime sand dune. — *Trans. Br. mycol. Soc.*, 72: 261-268.
- NICOLSON, T. H. & N. C. SCHENCK, 1979. Endogonaceous mycorrhizal endophytes in Florida. — *Mycologia*, 71: 178-198.
- OMAR, M. B., L. BOLLAND & W. A. HEATHER, 1979. A permanent mounting medium for fungi. — *Bull. Br. mycol. Soc.*, 13: 31-32.
- PACIONI, G., M. LA SALVIA, S. ROSA & G. TROTTA, 1985. The annual dynamic of VA-mycorrhizae in a maritime sandy dune (Central East Italy). — Page 286 in R. Molina (ed.). *Proceedings of the 6th North American conference on Mycorrhizae (NACOM)*, Bend, Oregon, June 25-29, 1984. Corvallis, Oregon, 471 p.
- PALIN, M. A., 1988. Biological flora of the British Isles: *Ligusticum scoticum* L. — *J. Ecol.*, 76: 889-902.
- PÉREZ, Y. & C. SCHENCK, 1990. A unique code for each species of VA mycorrhizal fungi. — *Mycologia*, 82: 256-260.
- PIROZYNSKI, K. A. & Y. DALPÉ, 1989. Geological history of the Glomaceae with particular reference to mycorrhizal symbiosis. — *Symbiosis*, 7: 1-36.
- PUPPI, G. & S. RIESS, 1987. Role and ecology of VA mycorrhizae in sand dunes. — *Angew. Bot.*, 61: 115-126.
- PUPPI, G., F. CHIAPPERI, P. TABACCHINI, A. SANVITO & F. CARPIGO, 1986. Endogonaceae del litorale Tirrenico. — *Micol. Ital.*, 15: 7-14.
- ROSE, S. L., 1988. Above and belowground community development in a marine sand dune ecosystem. — *Pl. Soil*, 109: 215-226.
- ROSE, S. L. & J. M. TRAPPE, 1980. Three new endomycorrhizal *Glomus* spp. associated with actinorrhizal shrubs. — *Mycotaxon*, 10: 413-420.
- ROZEMA, J., W. ARP, J. VAN DIGGELEN, M. VAN ESBROEK, R. BROEKMAN, & H. PUNTE, 1986a. Occurrence and ecological significance of vesicular arbuscular mycorrhiza in the salt marsh environment. — *Acta bot. neerl.*, 35: 457-467.
- ROZEMA, J., W. ARP, M. ESBROEK, R. VAN BROEKMAN, R. PUNTE & H. SCHAT, 1986b. Vesicular arbuscular mycorrhiza in salt marsh plants in response to soil salinity and flooding and the significance to the water relations. — Pages 657-660 in V. Gianinazzi-Pearson & S. Gianinazzi (ed.). *Actes du 1^e Symposium européen sur les mycorrhizes*, Dijon, 1985. INRA, Paris, 932 p.
- SCHENCK, N. C. & G. S. SMITH, 1982. Additional, new and unreported species of mycorrhizal fungi (Endogonaceae) from Florida. — *Mycologia*, 74: 77-92.
- SIQUEIRA, J. O., A. COLOZZI-FILHO, E. D. OLIVEIRA, A. B. FERNANDES & M. L. FLORENCE, 1987. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in coffee seedlings in the southern region of Minas Gerais state Brazil. — *Pesqui. Agropecu. Bras.*, 22: 31-38.
- SUTTON, J. C. & C. L. BARON, 1972. Population dynamics of Endogone in soil. — *Can. J. Bot.*, 50: 1909-1914.
- SYLVIA, D. M., 1986. Spatial and temporal distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Uniola paniculata* in Florida U.S.A. foredunes. — *Mycologia*, 78: 728-734.
- TEWS, L. L., & R. E. KOSKE, 1986. Towards a sampling strategy for vesicular-arbuscular mycorrhizas. — *Trans. Br. mycol. Soc.*, 87: 353-358.
- THAXTER, R., 1972. A revision of the Endogonaceae. — *Proc. Am. Acad. Arts Sci.*, 57: 291-351.
- WALKER, C. & J. M. TRAPPE, 1981. *Acaulospora spinosa* sp. nov. with a key to the species of *Acaulospora*. — *Mycotaxon*, 22: 515-521.
- WALKER, C., C. MIZE & H. S. McNABB, 1982. Populations of endogonaceous fungi at 2 locations in central Iowa, U.S.A. — *Can. J. Bot.*, 60: 2518-2529.
- WALKER, C., L. E. REED & F. E. SANDERS, 1984. *Acaulospora nicolsonii* a new endogonaceous species from Great Britain. — *Trans. Br. mycol. Soc.*, 82: 360-364.
- ZAK, J. C. & D. PARKINSON, 1984. Patterns of initial saprophytic fungal colonization of grass roots from two severely disturbed soils. — *Can. J. Bot.*, 62: 596-602.

COMPÉTITION DE LA PETITE OSEILLE (*RUMEX ACETOSELLA* L.) AVEC LE FRAISIER CULTIVÉ (*FRAGARIA ANANASSA* DCNE)¹

Luc VÉZINA

et

Claude-J. BOUCHARD

Service de phytotechnie de Québec

Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec
2 700, rue Einstein, Sainte-Foy (Québec) G1P 3W8

Résumé

Lors de l'implantation d'une fraisière dans un sol infesté de graines de la petite oseille (*Rumex acetosella* L.), la mauvaise herbe développe ses premières rosettes après les derniers sarclages mécaniques. Elle envahit rapidement l'espace disponible au sol pendant que le fraisier (*Fragaria ananassa* Dcne) s'établit lentement. La mauvaise herbe nuit à l'enracinement des stolons des fraisiers et elle limite le développement des plantes-mères. Après la première récolte des fraises, la nuisance persiste, aussi bien à la fin de l'été qu'au printemps suivant. Les infestations peuvent occasionner des pertes de rendement allant jusqu'à 50 % et retardent le mûrissement des fruits. Les pertes de rendement causées par la petite oseille sont plus grandes dans des conditions d'irrigation que dans les conditions naturelles.

Abstract

In a newly-planted strawberry (*Fragaria ananassa* Dcne) field, infested with seeds of sheep sorrel (*Rumex acetosella* L.), the weed spread out soon after the last mechanical tillage. It invaded rows and rapidly covered the available space, whereas strawberry plants established slowly. Sheep sorrel competed with the crop, especially inhibiting the rooting of stolons from June to October, and it also slowed down the development of parent rosettes. After the first harvest, the detrimental effects of the weed persisted during late summer and into the following spring. The weed infestation decreased the strawberry yield by as much as 50%, and it delayed the maturation of fruits. The detrimental effects of sheep sorrel on the strawberry crop were increased under conditions of irrigation.

Introduction

La petite oseille (*Rumex acetosella* L.) est une espèce vivace qui infeste plusieurs fraisières commerciales au Québec. Elle est particulièrement abondante dans la région de Québec (Doyon *et al.*, 1986). Le développement végétatif de cette mauvaise herbe est bien documenté (Harris, 1970; Freeman, 1972; Putwain & Harper, 1972; Vézina *et al.*, 1986). L'étude de Vézina *et al.* (1986), conduite au champ, montre que la plante acquiert très tôt au cours de son développement la capacité de se régénérer végétativement, par la production de bourgeons adventifs sur les racines et de bourgeons axillaires à la base de la plante.

Ces caractéristiques permettent à la plante de se réimplanter facilement après une éradication mécanique superficielle (Vézina *et al.*, 1987) ou une répression chimique des parties aériennes. La petite oseille peut alors former d'importants clones et envahir très rapidement l'espace disponible.

Dans les couverts denses d'ivraie vivace (*Lolium perenne* L.), de pâturin des prés (*Poa pratensis* L.) ou de trèfle blanc (*Trifolium arvense* L.), la petite oseille subit une forte compétition et se développe difficilement (Harris, 1972). Dans les fraisières, où la plupart des programmes de lutte chimique se sont avérés inefficaces jusqu'à maintenant, la mauvaise herbe peut s'établir dès l'année de la plantation et développer des colonies denses (Vézina *et al.*, 1986).

La culture du fraisier se fait sur un cycle de trois ans. Durant la première saison de croissance, on

¹Contribution n° 379 de la Direction de la recherche et du développement, ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec

favorise la multiplication végétative en coupant les fleurs et en ameublissant le sol à l'aide de sarclages mécaniques, afin de favoriser le bon enracinement des plantes-filles. La cueillette des fruits s'effectue au cours des deux années subséquentes. Le fraisier s'établit donc lentement et ce phénomène pourrait avantager la petite oseille dont la propagation végétative est beaucoup plus rapide.

Cet article présente les résultats de trois expériences. La première avait pour but d'évaluer l'effet du sarclage manuel des parties aériennes de la petite oseille sur le rendement d'une fraisière en première année de production. La seconde visait à mesurer l'effet de l'irrigation sur l'intensité de l'interaction compétitive entre le fraisier et la petite oseille, de l'année d'implantation à la première année de production. La troisième avait pour but d'estimer l'effet d'un désherbage chimique de la petite oseille sur le rendement d'une fraisière en deuxième année de production.

Matériel et méthodes

EFFET DU SARCLAGE MANUEL

L'expérience s'est déroulée dans une fraisière commerciale à Saint-Laurent, île d'Orléans, au Québec. Le sol était un loam sableux-granuleux de la série Saint-André, de pH 6,7. Les jeunes fraisiers (« Redcoat ») ont été transplantés au champ le 2 mai 1980. Trois semaines plus tard, 20 parcelles comprenant chacune deux rangs de cinq mètres de longueur ont été aménagées. De nombreuses plantules de la petite oseille ont levé dès la fin du mois de juin, quelques jours après le dernier sarclage mécanique. À la fin du mois de juillet, la mauvaise herbe couvrait jusqu'à 20 % de la surface du sol dans les rangs.

Dans le but d'évaluer l'effet du sarclage manuel des parties aériennes de la petite oseille, l'expérience comprenait cinq traitements : un sarclage au début d'août 1980, un sarclage à la mi-octobre 1980, un sarclage à la fin de mai 1981, un sarclage à toutes les deux semaines, de la plantation à la première récolte, et un traitement sans désherbage qui a servi de témoin. Les traitements ont été répétés quatre fois selon un dispositif en blocs complets aléatoires. Les recouvrements au sol de la petite oseille et du fraisier ont été évalués visuellement, indépendamment l'un de l'autre, à tous les vingt jours, du début de juillet 1980 à la fin de juin 1981. Les rendements en fraises ont été mesurés dans chacune des parcelles au cours des deux premières semaines du mois de juillet 1981.

EFFET DE L'IRRIGATION

L'expérience a été réalisée dans une fraisière expérimentale située à la Station de recherche en

phytotechnie de Saint-Augustin, près de Québec, sur un loam sableux fertile, de pH 6,9. Les plants de fraises ont été transplantés le 7 mai 1981. Par la suite, des plantules de la petite oseille, au stade « 4 à 5 feuilles », ont été transplantées dans 30 parcelles comprenant chacune deux rangs de cinq mètres de longueur.

L'expérience comportait trois traitements : un premier où la transplantation de la petite oseille a été effectuée au début du mois de juin pour simuler une levée printanière, un second où la transplantation a été faite au mois de septembre pour simuler une infestation tardive et un troisième où les parcelles ont été gardées exemptes de mauvaises herbes. Les plantules de la petite oseille ont été placées dans les rangs de fraisiers, à 20 cm d'intervalle, de façon à couvrir une bande de 20 cm de largeur. La densité finale de la petite oseille était de 40 plantes/m². Dans chacune des parcelles, les autres mauvaises herbes ont été sarclées manuellement jusqu'à la récolte des fraises en 1982. La moitié des parcelles ont été irriguées goutte à goutte à l'aide de boyaux perforés étalés sur les rangs, tandis que les autres ont été gardées dans les conditions naturelles. Les traitements ont été répétés cinq fois selon un dispositif en tiroirs ayant en parcelles principales l'irrigation ou la non-irrigation de la culture et, en parcelles secondaires, la période d'établissement de la petite oseille.

Au cours de l'année de l'implantation et de la première année de production, le recouvrement au sol de la petite oseille et celui du fraisier ont été évalués visuellement à chaque semaine, indépendamment l'un de l'autre. L'année suivante, le 15 juin 1982, le recouvrement au sol des plantes-filles et des plantes-mères de fraisiers a été évalué et les plantes-filles ont été dénombrées. Ces mesures ont été effectuées à l'intérieur de six quadrats rectangulaires, de 0,5 par 1,0 m, placés dans les rangs de chacune des parcelles, soit trois dans chacun des deux rangs. Le rendement total en fraises dans chacune des parcelles a été évalué à partir de quatre cueillettes effectuées et colligées entre le 11 et le 16 juillet 1982.

EFFET D'UN DÉSHERBAGE CHIMIQUE

L'expérience a été menée dans la fraisière commerciale utilisée pour la première expérience, à Saint-Laurent (île d'Orléans). Douze parcelles comprenant chacune deux rangs de cinq mètres de longueur ont été aménagées le 18 juillet 1981, immédiatement après la récolte de la première année de production, sur un site infesté par la petite oseille.

Trois traitements ont été effectués. Le premier consistait à désherber la petite oseille par une application de 0,42 kg/ha de matière active de

Résultats et discussion

dicamba (acide trichloro-3,6-méthoxy-2 benzoïque) le 18 juillet 1981. Le deuxième traitement consistait à désherber la plante en effectuant la même application de dicamba le 17 septembre 1981, et le troisième traitement, qui servait de témoin, consistait à ne pas intervenir. Le dicamba a été utilisé parce qu'il réprime bien la petite oseille durant plusieurs mois, en agissant sur les parties souterraines de la plante, et qu'il n'occasionne, à la dose appliquée, aucun dommage appréciable au fraisier (Bouchard & Vézina, 1982, 1983a, 1983b). Les deux traitements et le témoin ont été répétés quatre fois selon un dispositif en blocs complets aléatoires. La mesure du rendement en fraises a été effectuée au cours des deux premières semaines du mois de juillet 1982.

ANALYSES

Les résultats des trois expériences précédentes ont été soumis à des analyses de variance après vérification de l'homogénéité des variances avec le test de Bartlett. Les moyennes obtenues dans la première et la troisième expériences, effectuées selon des dispositifs en blocs complets aléatoires, ont été respectivement comparées entre elles par le test de Bayes-Duncan. Les moyennes des résultats de la deuxième expérience, réalisée selon un dispositif factoriel en tiroirs, ont été comparées entre elles par l'application d'un LSD (*Least significant difference*) issu de tests de Fisher (Little & Hills, 1978). Les analyses ont été effectuées avec le logiciel SAS.

EFFET DU SARCLAGE MANUEL DE LA PETITE OSEILLE SUR LE RENDEMENT D'UNE FRAISIÈRE EN PREMIÈRE ANNÉE DE PRODUCTION

Les premières plantules de la petite oseille ont levé au début du mois de juin, mais l'implantation de la mauvaise herbe ne s'est faite qu'à partir de la mi-juillet, après le dernier travail mécanique du sol. La petite oseille a formé des rosettes qui ont rapidement couvert la surface du sol. Dans les parcelles non sarclées, la mauvaise herbe couvrait près de 40 % de la superficie à la fin de l'année de l'implantation.

Le sarclage des jeunes rosettes vivaces, effectué au début du mois d'août 1980, a été suivi d'une repousse au cours des mois de septembre et octobre. Dans les parcelles où un sarclage a été fait le 16 octobre 1980, il n'y a pas eu de repousse la même année. En 1981, la réimplantation de la petite oseille dans les parcelles sarclées l'année précédente a été plus lente que dans celles où il n'y avait eu aucune intervention: à la fin du mois de mai 1981, on notait 29 % de recouvrement de la petite oseille dans les premières et 38 % dans les secondes.

Le sarclage manuel effectué le 29 mai 1981, au début de la première année de production, a été suivi d'un regain important de la petite oseille au cours du mois de juin. Le recouvrement au sol de la mauvaise herbe dans ces parcelles était de l'or-

TABLEAU I

Effet du sarclage de la petite oseille (*Rumex acetosella* L.) sur le rendement d'une fraisière en première année de production

| Traitement | Rendement moyen ¹ : masse des fruits (g) sur 10 m de rangs |
|---|--|
| Sarclage manuel le 1 ^{er} août 1980 | 10 420 a |
| Sarclage manuel le 16 octobre 1980 | 872 b |
| Sarclage manuel le 29 mai 1981 | 828 b |
| Sarclage manuel à toutes les deux semaines de la plantation à la première récolte | 11 720 a |
| Aucun sarclage (témoin) | 702 b |
| LSD ($P = 0,05$) | 409 |

¹ Les résultats affectés d'une même lettre ne sont pas significativement différents au seuil de 0,05, selon le test de Bayes-Duncan.

dre de 50 % à la fin du mois de juin 1981, soit pratiquement autant que dans les parcelles sarclées l'année précédente.

Seul le sarclage effectué au début du mois d'août de l'année d'implantation a permis d'obtenir un aussi bon rendement en fraises que celui mesuré dans les parcelles gardées exemptes de la mauvaise herbe (tableau I). Les autres sarclages n'ont pas empêché la concurrence de la petite oseille et les rendements ont été réduits de 93 %, soit une perte de 1,85 kg de fraises pour chaque mètre de rang. Les rendements mesurés dans les parcelles sarclées le 16 octobre 1980 ou le 29 mai 1981 sont comparables à ceux obtenus dans les parcelles qui n'ont jamais été désherbées (tableau I). Il semble donc que la nuisance de la petite oseille s'exerce, l'année de la plantation, précisément au moment où les stolons du fraisier sont en croissance active et s'enracinent pour donner de nouveaux plants. Dans les conditions de croissance au site de l'expérience, cette période se situe de la mi-juillet à la fin du mois de septembre.

EFFET DE L'IRRIGATION

Recouvrement du fraisier et de la petite oseille

L'effet de l'irrigation n'a pu être mesuré au cours de l'année de l'implantation : l'évolution du

recouvrement du fraisier et de la petite oseille est donc décrite à partir de la situation dans les parcelles non irriguées. L'infestation artificielle des rangs de fraisiers par des plantules de la petite oseille au début du mois de juin, quatre semaines après la transplantation, a nui considérablement à l'implantation de la culture. Des stolons des fraisiers ont pu s'enraciner normalement avant que la petite oseille ne recouvre complètement le sol dans les rangs. Cependant, à la mi-juillet, le feuillage de la petite oseille recouvrait déjà 70 % de la surface dans les rangs, alors que celui des fraisiers avait un recouvrement d'environ 15 à 20 % (fig. 1). En août et septembre, la petite oseille couvrait presque totalement le sol (fig. 1) et les stolons des fraisiers apparus durant cette période n'ont pu s'enraciner. À partir du moment où la petite oseille est bien installée dans les rangs, on observe des écarts importants entre la couverture du feuillage des fraisiers dans les parcelles infestées et celle des fraisiers en développement sur un terrain exempt de la mauvaise herbe (fig. 1). À la fin du mois d'août, le recouvrement moyen de la culture dans les parcelles envahies par l'oseille était de 64 ± 4 % comparativement à 87 ± 6 % dans les parcelles exemptes de mauvaises herbes.

Développement végétatif du fraisier et rendement de la première récolte.

L'irrigation n'a pas provoqué de différence significative dans le développement végétatif du fraisier en libre croissance ou en situation de concurrence : le recouvrement des plantes-mères et des plantes-filles ainsi que la densité des plantes-filles dans les parcelles témoins sont semblables dans les parcelles irriguées et non irriguées (tableaux II et III). Par contre, la période où la petite oseille a été installée dans la fraisière l'année de l'implantation semble avoir un effet déterminant. En effet, la petite oseille installée au mois de septembre 1981 a été dominée par les fraisiers et n'a repris que faiblement en 1982 avec un pourcentage de recouvrement de 1 %; la culture dans ces parcelles a connu un développement semblable à celui mesuré dans les parcelles gardées exemptes de la mauvaise herbe (tableau II). À l'inverse, la petite oseille installée en juin 1981 a repris avec vigueur en 1982 (recouvrements de 67 à 70 %) et a entraîné une diminution du nombre de plantes-filles chez les fraisiers : de 38 ou 41 par m² en parcelles non infestées à 12 ou 13 en parcelles infestées (tableau II). Leurs recouvrements au sol présentaient également de grandes différences; de 57 ou 58 % à 8 ou 12 %. De plus, les plantes-mères avaient un recouvrement presque deux fois plus faible dans les parcelles infestées en juin 1981 que dans les parcelles sans mauvaises herbes (tableau II).

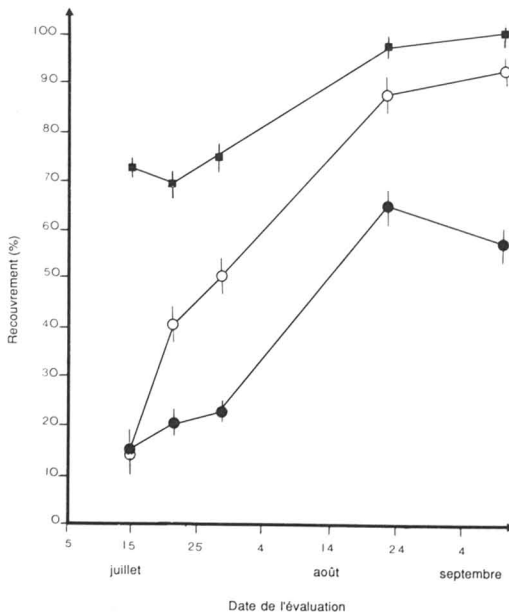


Figure 1. Recouvrement dans le rang (moyennes \pm erreurs types) de la petite oseille (*Rumex acetosella* L.) et du fraisier cultivé en compétition: ●, fraisier en compétition; ○, fraisier des parcelles témoins; ■, petite oseille en compétition.

TABLEAU II

Croissance, développement et rendement du fraisier en présence et en absence de la petite oseille (*Rumex acetosella* L.) en parcelles irriguées ou non irriguées, de la plantation de 1981 à la première récolte de 1982¹

| Traitement | Recouvrement dans les rangs (%) | | | Nombre de plantes-filles/m ² | Rendement moyen : masse des fruits (g) sur 10 m de rangs |
|--------------------------|---------------------------------|---------------|----------------|---|--|
| | Petite oseille | Fraisier | | | |
| | | Plantes-mères | Plantes-filles | | |
| Parcelles irriguées | | | | | |
| infestation : juin 1981 | 67 a ² | 19 b | 8 b | 13 b | 4 169 c |
| infestation : sept. 1981 | 1 b | 29 a | 61 a | 39 a | 16 535 a |
| non infestées | — | 32 a | 58 a | 41 a | 16 685 a |
| Parcelles non irriguées | | | | | |
| infestation : juin 1981 | 70 a | 17 b | 12 b | 12 b | 6 488 c |
| infestation : sept. 1981 | 1 b | 30 a | 62 a | 40 a | 14 334 b |
| non infestées | — | 28 a | 57 a | 38 a | 14 334 b |
| LSD | 7 | 5 | 8 | 6 | 926 |

¹ Le recouvrement de la petite oseille et du fraisier ainsi que le nombre de plantes-filles chez le fraisier ont été évalués le 15 juin 1982.

² Les résultats d'une même colonne affectés d'une même lettre ne sont pas significativement différents au seuil de 0,05, selon le test de Fisher.

L'irrigation a provoqué des rendements plus élevés de 15 % dans les parcelles exemptes de la petite oseille ou dans celles infestées tardivement en 1981 (tableau II). Cependant, dans les parcelles où la petite oseille a été installée en juin 1981, la perte de rendement est plus accentuée

dans les parcelles irriguées que dans les parcelles non irriguées : 75 % par rapport à 55 %. Les résultats de l'analyse de variance confirment cette interaction positive de l'irrigation avec la période d'infestation des parcelles (tableau III).

TABLEAU III

Analyses de variance des mesures sur le développement et le rendement du fraisier en présence et en absence d'infestations de la petite oseille (*Rumex acetosella* L.) dans des parcelles irriguées ou non irriguées, de la plantation de 1981 à la première récolte de 1982

| Sources de variation | dl | Moyennes des carrés ¹ | | | |
|------------------------------|----|----------------------------------|---------------|---|---|
| | | Recouvrement sur les rangs(%) | | Nombre de plantes-filles/m ² | Rendement moyen : masse de fruits (g) sur 10 m de rangs |
| | | Plantes-filles | Plantes-mères | | |
| Répétitions | 4 | 5,0 n.s. | 2,8 n.s. | 10,5 n.s. | 154 862 n.s. |
| Irrigation (I) | 1 | 9,4 n.s. | 16,7 n.s. | 23,2 n.s. | 3 353 285** |
| Erreur A | 4 | 6,6 | 2,8 | 6,8 | 142 328 |
| Infestation (IN) | 2 | 62 84,5** | 368,7** | 1861,0** | 548 505 517** |
| I × IN | 2 | 12,9 n.s. | 12,7 n.s. | 10,0 n.s. | 28 237 640** |
| Erreur B | 16 | 3,8 | 4,9 | 4,5 | 73 123 |
| Coefficient de variation (%) | | 4,5 | 8,6 | 7,1 | 2,3 |

¹ n.s., non significatif; **, $P \leq 0,01$.

L'ensemble de ces données montre donc que l'effet négatif de la petite oseille sur le fraisier débute l'année de l'implantation et est relié au fait que le fraisier s'établit lentement tandis que la petite oseille, présente dans les rangs au départ de la culture, peut couvrir rapidement l'espace disponible au sol. La mauvaise herbe limite le développement des plantes-mères, nuit à l'enracinement des stolons et conséquemment réduit le nombre de plantes-filles. En présence d'espèces de mauvaises herbes à feuilles larges autres que la petite oseille, le fraisier subit surtout une limitation dans le développement des plantes-filles (Larson & Wiseman, 1976). Pour protéger la culture contre l'envahissement de la petite oseille, il importe donc de retarder son installation sur les rangs ou d'empêcher ses jeunes rosettes de se développer, par des sarclages mécaniques fréquents.

EFFET DU DÉSHÉRBAGE CHIMIQUE DE LA PETITE OSEILLE SUR LE RENDEMENT D'UNE FRAISIÈRE EN DEUXIÈME ANNÉE DE PRODUCTION

La présence importante de la petite oseille dans les fraisières en deuxième année de production occasionne également des pertes de rendements en fruits (tableau IV). Le désherbage continu effectué immédiatement après la première récolte de 1981 jusqu'à la deuxième récolte en 1982 a permis une augmentation de rendement de 45 %. Dans le cas du désherbage qui a débuté environ deux mois après la première récolte, la hausse du rendement, par rapport à celui mesuré dans les parcelles non traitées, a été de 23 %.

Après la première récolte, le feuillage des fraisiers sèche et les plantes développent de nouvelles feuilles et des stolons qui cherchent à s'enraciner. Au printemps suivant, les plantes

TABLEAU IV

Effet de la compétition de la petite oseille (*Rumex acetosella* L.) sur le rendement d'une fraisière en deuxième année de production en juillet 1982, île d'Orléans

| Traitement | Rendement moyen ¹ : masse des fruits (g) sur 10 m de rangs |
|---|--|
| Désherbage entre le mois de juillet 1981 et le début du mois de juin 1982 | 12 472 |
| Désherbage continu depuis la mi-septembre 1981 | 10 507 |
| Aucun désherbage | 8 576 |
| LSD | 680 |

¹ Les trois mesures de rendement sont significativement différentes l'une de l'autre ($P < 0,05$), selon le test de Bayes-Duncan.

TABLEAU V

Effet de la présence de la petite oseille (*Rumex acetosella* L.) sur l'importance des cueillettes dans une fraisière en deuxième année de production en 1982, île d'Orléans

| Traitement | Rendement moyen: masse des fruits (g) sur 10 m de rangs et contribution à la récolte totale (%) | | | | |
|---|---|------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|-----------------|
| | 1 ^o cueillette 30-06 | 2 ^o cueillette 05-07 | 3 ^o cueillette 09-07 | 4 ^o cueillette 15-07 | Total |
| Désherbage entre le mois de juillet 1981 et le début du mois de juin 1982 | 748 6 % | 3492 28 % | 5487 38 % | 3493 28 % | 12 472 100 % |
| Désherbage continu depuis la mi-septembre 1981 | 580 5 % | 3321 32 % | 3598 34 % | 3008 29 % | 10 507 100 % |
| Aucun désherbage | 199 2 % | 1756 20 % | 3151 37 % | 3470 41 % | 8576 100 % |

continuent à développer des feuilles et de nouveaux stolons qui doivent trouver place dans le rang. L'effet nuisible de la petite oseille sur l'enracinement des stolons s'exerce donc non seulement à la fin de la première année de production, mais aussi au printemps suivant, avant la deuxième récolte.

La petite oseille a aussi pour effet de retarder le mûrissement des fruits. Les premières cueillettes ont été plus importantes dans les parcelles désherbées que dans celles infestées (tableau V). Les fraises récoltées au cours des premiers jours étant vendues en primeur à des prix plus élevés que ceux obtenus durant les semaines subséquentes, le retard de la récolte attribuable à la petite oseille accentue sa nuisance. De plus, les infestations de la mauvaise herbe diminuent l'attrait des fraisières pour l'autocueillette et rendent la cueillette plus difficile.

La petite oseille, une fois établie dans une fraisière, poursuit donc sa compétition avec la culture et tend à la dominer. Il faut espérer que l'homologation récente du chlorypyralide (acide 3,6-dichloro-2-pyridinecarboxylide), un herbicide reconnu comme exerçant une bonne action répressive sur la petite oseille, permettra d'intervenir efficacement dans les fraisières au moment de la rénovation et à l'automne. Il faut aussi promouvoir toute pratique qui empêche la production des semences de petite oseille, afin d'éviter d'enrichir le réservoir de graines dans le sol, souvent la source principale des infestations.

Remerciements

Les auteurs remercient le Dr Henri-Paul Therrien de ses commentaires sur la nature du travail effectué. Ils remercient également madame Renée Caron, agronome, de l'assistance technique qu'elle a fournie et monsieur Romain Néron, agronome, pour sa participation à l'établissement et la réalisation des expériences dans les fraisières commerciales. Ils expriment finalement leur vive reconnaissance au Conseil de recherches et services agricoles du Québec pour les subventions versées, sans lesquelles les travaux n'auraient pu être réalisés.

Références

- BOUCHARD, C.-J. & L. VÉZINA, 1982. Effet du dicamba appliqué après la récolte des fraises sur la répression de la petite oseille. — Rapport de recherches du Comité d'experts sur la malherbologie de l'Est du Canada, Agriculture Canada, Ottawa, p. 396.
- BOUCHARD, C.-J. & L. VÉZINA, 1983a. Effet du dicamba sur la répression de la petite oseille et le rendement de la fraise. — Rapport de recherches du Comité d'experts sur la malherbologie de l'Est du Canada, Agriculture Canada, Ottawa, p. 301.
- BOUCHARD, C.-J. & L. VÉZINA, 1983b. Effet phytotoxique du dicamba sur le fraisier. — Rapport de recherches du Comité d'experts sur la malherbologie de l'Est du Canada, Agriculture Canada, Ottawa, p. 302.
- DOYON, D., C.-J. BOUCHARD & R. NÉRON, 1986. Inventaire des mauvaises herbes dans les cultures du Québec (1980-1984). Volume 1. Principales données de relevés floristiques et agronomiques de la région agricole de Québec (02). — Service de recherche en phytotechnie de Québec, ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec, 42 p.
- FREEMAN, J.F., 1972. Red Sorrel as a weed. — *Weeds today*, Winter: 12-13.
- HARRIS, W., 1970. Genecological aspects of flowering and vegetative reproduction in *Rumex acetosella* L. — *N. Z. J. Bot.*, 8: 99-113.
- HARRIS, W., 1972. Shading, defoliation, temperature growth stage, and residual fertility effects on competition between *Rumex acetosella*, *Trifolium repens* and *Lolium (multiflorum × perenne)*. — *N.Z. J. agric. Res.*, 15: 687-705.
- LAWSON, H. M. & J. S. WISEMAN, 1976. Weed competition in spring-planted strawberries. — *Weed Research*, 16: 345-354.
- LITTLE, T. M. & F. J. HILLS, 1978. *Agricultural experimentation. Design and analysis.* — John Wiley & Sons, New York, 350 p.
- PUTWAIN, P. D. & J. L. HARPER, 1972. Studies in the dynamics of plant population V. Mechanisms governing the sex ratio in *Rumex acetosa* and *Rumex acetosella*. — *J. Ecol.*, 60: 113-129.
- VÉZINA, L., C.-J. BOUCHARD & H. P. THERRIEN, 1986. Croissance et développement de la petite oseille (*Rumex acetosella* L.) — *Naturaliste Can. (Rev. Écol. Syst.)*, 113: 107-144.

FREE-LIVING DINITROGEN-FIXING BACTERIA IN THE LEAF OF THE NORTHERN PITCHER PLANT (*SARRACENIA PURPUREA* L.)

Andrew B. PRANKEVICIUS and Duncan M. CAMERON

Department of Biology
York University
North York (Ontario) M3J 1P3

Résumé

La sarracénie pourpre (*Sarracenia purpurea* L.) est une plante carnivore croissant dans des milieux pauvres en azote, comme les tourbières à sphaignes, et elle comble probablement ses besoins en azote en digérant les proies animales qu'elle capture (des insectes pour la plupart). On croit que la plante digère ses proies à l'aide de sécrétions foliaires ou par protéolyse bactérienne dans le creux des feuilles. Il n'y avait jusqu'à présent aucune indication de symbiose entre la sarracénie pourpre et des bactéries fixatrices d'azote. Dans cette étude, nous avons recherché la présence de bactéries fixatrices d'azote dans le creux des feuilles de *S. purpurea*. Trois espèces d'Azotobacteriaceae ont été isolées des cavités des feuilles: *Azomonas insignis*, *Azotobacter beijerinckii* et *A. vinelandii*. La présence presque constante (98,2 %) d'*A. insignis* dans le creux des feuilles tout au long de la saison, ainsi que la rareté des trois bactéries dans les échantillons aériens, indiquent une association non fortuite d'*A. insignis* et de *S. purpurea*. Ces résultats suggèrent la présence d'une nouvelle source d'azote pour la sarracénie pourpre.

Abstract

The northern pitcher plant, *Sarracenia purpurea* L., exists mainly in nitrogen sparse environments such as peat bogs, and is thought to meet its nitrogen requirements by digestion of captured animal prey (mostly insects). The plant is thought to digest prey by leaf secretion and/or by bacterial proteolysis within the leaf cavity. There is no indication in the literature of a pitcher plant/nitrogen-fixing bacteria symbiosis. The existence of an additional nitrogen source has been examined in this study by sampling pitcher plant leaf cavities for the presence of dinitrogen-fixing bacteria. Three species of Azotobacteriaceae were isolated from leaf cavities, namely, *Azomonas insignis*, *Azotobacter beijerinckii*, and *A. vinelandii*. The near-ubiquitous occurrence (98.2%) of *A. insignis* in leaf cavities throughout the growing season, and the low frequency of occurrence of all three species in aerial samples indicates a non-random positive association of *A. insignis* and *S. purpurea*. This further suggests a hitherto unreported additional source of nitrogen for the northern pitcher plant.

Introduction

The northern pitcher plant (*Sarracenia purpurea* L.) is an insectivorous plant of peat bogs and moist mineral soils of northeastern United States and much of boreal Canada. Mellichamp (1875) was the first to suggest that prey digestion carried out in the leaf cavity was the result of bacterial activity. Though subsequent workers discounted the contribution of bacteria to prey digestion, bacteria capable of contributing towards prey digestion have been isolated from the leaf cavity (Hepburn & St. John, 1927; Plummer & Jackson, 1963; Lindquist, 1975; Ramcharitar, 1978) and they may contribute in making nutrients available to the plant.

Foliar absorption of amino acids and other nitrogen compounds has been demonstrated within the genus *Sarracenia* (Plummer & Kethley, 1964), and this in part suggests that nitrogen absorption from other sources should be investigated. Tropical plants in nitrogen-poor soils are known to be associated with free-living bacteria of the family Azotobacteriaceae (Bessemers, 1973; Campbell, 1983), and although the relationship is not always well defined, a symbiotic association between leaves and bacteria is normally found.

Examination of any cluster of *S. purpurea* usually reveals that the leaves are not always successful insect trapping mechanisms. The high investment in the production of these specialized

leaves suggests there are other means than capture of insect prey whereby this investment is recovered. One constant is the regular presence of bacteria in the leaf cavity (Mellichamp, 1875; Hepburn & St. John, 1927; Plummer & Jackson, 1963; Lindquist, 1975). Bacterial types previously identified as constituents of the leaf cavity community include proteolytic (Hepburn & Jones, 1927) and nitrogen reducing (Plummer & Jackson, 1963) bacteria, and Ramcharitar (1978) suggested the presence of dinitrogen-fixing bacteria. It thus appears probable that a complete array of nitrogen cycling bacteria are present in the leaf cavity. Lindquist (1975) hypothesized that dinitrogen-fixing bacteria were associated with *S. purpurea*, and he investigated a putative root-bacteria association, with negative results. The most likely sources of these bacteria are the aerial environment and the bodies of prey and/or inquiline insects.

If leaf secretions to the cavity are predominantly or exclusively digestive in character, then the cavity should be rich in nitrogen compounds, and nitrogen-fixing bacteria would have no selective advantage. There is, however, no strong evidence that the plant does secrete digestive enzymes, but it is likely that it does leak carbohydrates, as this is a common trait of the leaves of vascular plants (Silver, 1977). Uptake of nitrogenous compounds by the leaf of *Sarracenia flava* (Plummer & Kethley, 1964) is a relatively rapid process, and Cameron *et al.* (1977) have shown that oxygen tension in the cavity fluid of *S. purpurea* is low. The leaf cavity, then, is deduced to be an environment that is low in organic nitrogen and oxygen and high in carbohydrates, conditions that would allow the growth of significant numbers of dinitrogen-fixing bacteria.

No previous study, to our knowledge, has been directed toward establishing the presence or absence of dinitrogen-fixing bacteria in the pitcher plant leaf cavity. On balance, the known characteristics of the plant, and the conditions in which it grows in nature, indicate that a persistent population of dinitrogen-fixing bacteria should be present in the leaf cavity throughout the growing season. We address this hypothesis in the present study.

Materials and methods

The pitcher plant population studied is located in a kettle-hole bog near Uxbridge, Ontario (44°5'N, 79°10'W). Equal-aged cohorts of leaves were established in this population by tagging 120 unopen leaves on June 14, 1983. After one week all leaves were checked and tags were removed from the leaves which remained unopen so that all

tagged leaves ($n = 118$) were known to have opened during a particular one-week interval. In total, seven cohorts were established, each at two-week intervals throughout a single growing season.

SAMPLING

Samples of leaf cavity fluid were collected each week from ten leaves of each established cohort. Of the ten samples from each cohort, five were from leaves randomly selected to be sampled *in situ* each week throughout the growth season. The other five samples were taken randomly from the remainder of the cohort. As leaves from this remainder were sampled, tags were removed to preclude resampling. This was done to ascertain if regular sampling of an individual leaf would result in the introduction of bacterial types foreign to the leaf cavity. We observed no statistically significant differences in community structure between the two sample populations (Wilcoxon matched pairs signed-ranks test, $P > 0.05$). Samples were obtained using a sterile 5 ml pipette and each was transferred to a presterilized 5 ml collecting vial. Between 1 and 4 ml of sample were introduced to the vial, depending on fluid volume within the leaf cavity.

CULTURING AND ISOLATION OF BACTERIA

Samples were spread on plates containing Burke's nitrogen-free medium. Colonies were then picked and streaked on nitrogen free agar plates to ensure that residual nitrogen would not influence colony growth. All plates were incubated at 24°C for 48 hours before examination, then incubated for an additional 72 hours at 24°C before reexamination for changes in pigmentation.

AERIAL SAMPLES

Ten petri dishes containing Burke's medium were exposed at the study site for 5-minute intervals on each collection date. Each of the ten plates was exposed within 0.3 m of a specific leaf sampled; five were screened to prevent entry by insects and five were unscreened. This was done to test whether the distribution of dinitrogen-fixing bacteria in the leaf was merely an extension of the general bog environment, or a result of leaf fluid microcosm dynamics. These samples of aerial bacteria were returned to the laboratory and immediately cultured and isolated in identical fashion to the leaf fluid samples.

BACTERIAL ISOLATES

The isolates were characterized by standard microbiological tests (Table I), and results were evaluated by comparison with standard literature

TABLE I

Summary of the characterization of bacterial isolates

| | Cell morphology | Gram test | Motility | Dinitrogen fixation | Pigment | Cysts formed | Capsular slime produced | Carbohydrate utilization | | |
|---|-------------------|-----------|----------|---------------------|--|--------------|-------------------------|--------------------------|----------|----------|
| | | | | | | | | Starch | Mannitol | Rhamnose |
| Type 1 <i>Azomonas insignis</i> | Ovoid 2 × 5 μm | - | + | + | None | - | + | - | - | - |
| Type 2 <i>Azotobacter beijerinckii</i> | Ovoid 2 × 5 μm | - | - | + | Yellow; water insoluble | + | + | - | - | - |
| Type 3 <i>Azotobacter vinelandii</i> | Ovoid 2 × 5 μm | - | + | + | None; water soluble green pigment observed under U V light | + | + | - | + | + |

(Johnstone, 1974; Thompson & Skerman, 1979). All carbohydrate utilization tests were conducted using Burke's nitrogen-free medium modified by substituting starch, mannitol and rhamnose, respectively, for sucrose. An assay of nitrogenase activity is required to determine unequivocally that bacteria are dinitrogen-fixing; this was conducted using the acetylene reduction assay of Hardy *et al.* (1968). Nitrogenase activity was determined by gas chromatography with a Porapak R column at 50°C. A single flame-ionization detector was used for analysis, and helium was used as a gas carrier. Assays without acetylene were performed to control for the possibility of endogenous ethylene generation.

The presence or absence of three identified isolates within the sample population of leaves was monitored throughout the season.

Results and Discussion

ISOLATION OF BACTERIA

Three distinct morphological types of colonies were identified microscopically and macroscopically. All physiological examinations confirmed that

only three bacterial types were isolated. The first and most common formed small colourless colonies that tended towards browning after five days of incubation at 24°C; the second formed small yellow colonies; and the third colony type was colourless, three to five times larger in diameter than the other two types, and showed no signs of browning with age. All observable colonies appeared within 48 hours at 24°C incubation.

CHARACTERIZATION OF BACTERIAL ISOLATES

A summary of the characteristics of the isolates is presented in Table I. The size of the cells, rapid colony growth and production of extracellular slime identify the three isolates as members of the family Azotobacteriaceae (Johnstone, 1974). Type 1 was identified as *Azomonas insignis* (Derx, 1951), type 2 as *Azotobacter beijerinckii* (Lipman, 1904), and type 3 as *Azotobacter vinelandii* (Lipman, 1903). Finally, pure cultures of all three types tested with the acetylene reduction assay method showed unequivocally that all three were nitrogen-fixers.

DISTRIBUTION OF DINITROGEN-FIXING BACTERIA

Of 980 leaves sampled ranging in ages from 1 to 20 weeks, 962 (98.2%) were found to contain

TABLE II
Distribution of dinitrogen-fixing bacteria in pitcher plant leaf cavities¹

| Leaf age (Weeks) | Number of leaves examined | Species | | |
|---------------------|---------------------------------|-------------------------------------|-----------------------------------|------------------------------|
| | | <i>Azotobacter beijerinckii</i> | <i>Azotobacter vinelandii</i> | <i>Azomonas insignis</i> |
| 1 | 70 | 3 (4) | 2 (3) | 60 (86) |
| 2 | 70 | 3 (4) | 6 (9) | 69 (99) |
| 3 | 70 | 4 (6) | 8 (11) | 69 (99) |
| 4 | 70 | 4 (6) | 6 (9) | 68 (97) |
| 5 | 70 | 4 (6) | 7 (10) | 70 (100) |
| 6 | 70 | 3 (4) | 7 (10) | 70 (100) |
| 7 | 70 | 3 (4) | 8 (11) | 70 (100) |
| 8 | 70 | 8 (11) | 8 (11) | 68 (97) |
| 9 | 60 | 5 (8) | 3 (5) | 60 (100) |
| 10 | 60 | 11 (18) | 2 (3) | 60 (100) |
| 11 | 50 | 8 (16) | 3 (6) | 50 (100) |
| 12 | 50 | 6 (12) | 0 (0) | 49 (98) |
| 13 | 40 | 5 (13) | 3 (8) | 40 (100) |
| 14 | 40 | 6 (15) | 0 (0) | 40 (100) |
| 15 | 30 | 2 (7) | 5 (17) | 30 (100) |
| 16 | 30 | 4 (13) | 1 (3) | 30 (100) |
| 17 | 20 | 5 (25) | 2 (10) | 20 (100) |
| 18 | 20 | 3 (15) | 2 (10) | 19 (95) |
| 19 | 10 | 1 (10) | 2 (20) | 10 (100) |
| 20 | 10 | 0 (0) | 0 (0) | 10 (100) |
| Total | 980 | 88 (9) | 75 (8) | 962 (98) |

¹ Numerical values indicate the number of leaves in which the bacterial species are found; values in parentheses are percentages to nearest whole unit.

Azomonas insignis, 88 (9.0%) contained *Azotobacter beijerinckii*, and 75 (7.7%) contained *A. vinelandii*. This pattern of distribution was effectively the same throughout the period of study (Table II).

AERIAL SAMPLES

The frequencies of occurrence of species within leaves were compared to the frequencies of the three species in the aerial samples taken concurrently. Both *Azotobacter* species were equally frequent in the leaf and aerial samples (Mann-Whitney *U* tests, $P > 0.05$), but *Azomonas insignis* occurred more frequently in the leaf than in the surrounding environment (Mann-Whitney *U* test, $P < 0.05$). There were no differences in occurrence between screened and unscreened plates, indicating that insect prey were not significant vectors of these nitrogen-fixing bacteria. Also, fungi (*Trichoderma* spp.) were found in all 200 aerial samples, but in only 12 of 200 leaves.

Conclusion

Three species of dinitrogen-fixing bacteria have been isolated from the leaf cavity of *S. purpurea*. The regular presence of *Azomonas insignis*, combined with the finding that it is significantly more frequent in the leaf cavity than in the general bog environment, points towards the existence of an active plant-bacteria relationship. Considering the virtual exclusion of fungi in the leaf cavity, it also indicates the presence of a dynamic selection process. The association between vascular plant leaf surfaces and bacteria of the Azotobacteriaceae has long been observed (Bessemers, 1973), but further study, including quantification of nitrogenase activity, is required to understand fully the extent of the relationship between the three identified dinitrogen-fixing species and *S. purpurea*. Nonetheless, another potential source of nitrogen for a plant associated with nitrogen-sparse environments has been identified.

Acknowledgements

We are very grateful to the Nighswander family, who kindly allowed us access to their bog, and who did everything possible to facilitate this study. We are indebted to Drs B. Colman and E. Pearce, Department of Biology, York University, for critical review of the manuscript, to Dr Colman for use of his gas chromatograph and to Patricia D. Ross for help with the field work. This research was supported by funds from the Faculty of Science, York University, and by President's Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada funds awarded to D. M. Cameron.

References

- BESSEMS, E. P. M., 1973. Nitrogen fixation in the phyllosphere. — Agric. Res. Rep., no. 786, Wageningen, 68 p.
- CAMERON, C. J., G. L. DONALD & C. G. PATTERSON, 1977. Oxygen relationships in the pitcher plant *Sarracenia purpurea* L. with reference to the chironomid *Metriocnemus knabi* Coq. — Can. J. Zool., 55: 2018-2023.
- CAMPBELL, R., 1983. Microbial ecology. 2nd edition. — Blackwell Scientific Publications, Oxford, England, 191 p.
- DERX, H. G., 1951. *Azotobacter insigne* nov. spec. fixateur d'azote a flagellation polaire. — Proc. K. ned. Akad. Wet., Sect. C, 54: 342-350.
- HARDY, R. W. F., R. D. HOLSTEN, E. K. JACKSON & R. C. BURNS, 1968. The acetylene-ethylene assay for N_2 fixation: laboratory and field evaluation. — Pl. Physiol., 43: 1185-1207.
- HEPBURN, J. S. & F. M. JONES, 1927. The enzymes of the pitcher liquor of the Sarraceniaceae. — J. Trans. Wagner Free Inst. Sci., 11: 49-68.
- HEPBURN, J. S. & E. Q. ST. JOHN, 1927. A bacteriological study of the pitcher liquor of the Sarraceniaceae. — J. Trans. Wagner Free Inst. Sci., 11: 75-83.
- JOHNSTONE, D. B., 1974. *Azotobacter* and *Azomonas*. — Pages 254-256 in R. E. Buchanan & N. E. Gibbons (ed). Bergey's manual of determinative bacteriology, 8th edition. The Williams and Wilkins Company, Baltimore, 1268 p.
- LINDQUIST, J. A., 1975. Bacteriological and ecological observations on the northern pitcher plant, *Sarracenia purpurea*. — M.Sc. Thesis, University of Wisconsin, Madison.
- LIPMAN, J. G., 1903. Experiments on the transformation and fixation of nitrogen by bacteria. — Rep. New Jers. agr. Exp. Stn, 24: 217-285.
- LIPMAN, J. G., 1904. Soil bacteriological studies. — Rep. New Jers. agr. Exp. Stn, 25: 237-289.
- MELLICHAMP, S. H., 1875. Notes on *Sarracenia vario-laris*. — Proc. Am. Ass. Advmt Sci., 23: 113-133.
- PLUMMER, G. L. & J. H. JACKSON, 1963. Bacterial activity within the sarcophagus of the insectivorous plant *Sarracenia flava*. — Am. Midl. Nat., 69: 462-469.
- PLUMMER, G. L. & J. B. KETHLEY, 1964. Foliar absorption of amino acids, peptides and other nutrients in the pitcher plant *Sarracenia flava*. — Bot. Gaz., 125: 245-260.
- RAMCHARITAR, S., 1978. Classification of the bacteria present in the liquor microcosm of the pitcher plant, *Sarracenia purpurea* L. — B.Sc. Honours Thesis in Biology, York University, North York.
- SILVER, W. S., 1977. Foliar associates in higher plants. — Pages 153-184 in R. W. F. Hardy & W. S. Silver. A treatise on dinitrogen-fixation. Section III, Biology. John Wiley and Sons, New York, 675 p.
- THOMPSON, J. P. & V. B. D. SKERMAN, 1979. Azotobacteriaceae: the taxonomy and ecology of the aerobic nitrogen fixing bacteria. — Academic Press, Chicago, 417 p.

CHANGEMENTS SAISONNIERS DE L'ALIMENTATION DE L'OMBLE DE FONTAINE ANADROME (*SALVELINUS FONTINALIS*) DANS LES RIVIÈRES MATAPÉDIA ET RISTIGOUCHE (QUÉBEC)

Guy VERREAULT¹ et Réhaume COURTOIS²

¹Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche
Direction régionale du Bas-Saint-Laurent, de la Gaspésie
et des Îles-de-la-Madeleine
506, rue Lafontaine, Rivière-du-Loup (Québec) G5R 3G4

²Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche
Direction de la gestion des espèces et des habitats
150, boulevard St-Cyrille Est, 5^e étage, Québec G1R 4Y1

Résumé

Le régime alimentaire et la structure d'une population anadrome de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis* Mitchell) ont été étudiés en eau douce entre les mois de mai et octobre 1985, dans le but d'examiner les relations interspécifiques avec les autres poissons migrateurs de l'est du Québec. Les analyses stomacales ont porté sur 281 spécimens et révèlent une alimentation variée comprenant des mollusques, annélides, insectes et poissons. Les larves de trichoptères représentaient plus de 20 % des organismes ingérés, et l'on retrouve des poissons dans près de 40 % des estomacs examinés. Le coefficient alimentaire des 19 catégories de proies répertoriées montre que l'alimentation de l'omble de fontaine a changé de façon marquée au cours de la période d'échantillonnage : au printemps, les larves d'insectes dominaient la diète alors que les mois de septembre et octobre étaient surtout marqués par une forte prédation exercée sur les gaspareaux juvéniles (*Alosa pseudoharengus* Wilson) émigrant vers la mer. La taille des ombles a joué un rôle important pour la sélection de la nourriture : les gros individus se nourrissaient surtout de poissons, en l'occurrence des gaspareaux, alors que les petits ombles ingéraient beaucoup plus d'insectes, surtout des trichoptères sub-adultes. Les ombles de fontaine échantillonnés appartenaient majoritairement aux groupes d'âge 2⁺ et 3⁺, et étaient pour la plupart immatures. Ces poissons migrent en grand nombre à la fin de l'été et au début de l'automne vers l'embouchure de la rivière Matapédia pour s'alimenter aux dépens des gaspareaux juvéniles en dévalaison. L'impact de l'omble de fontaine sur le saumon de l'Atlantique (*Salmo salar* Linnaeus) juvénile semble nul ou très faible, puisqu'un seul cas de prédation a été observé.

Abstract

Food habits and population structure of anadromous brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchell) were studied in fresh water between May and October 1985 in order to assess inter-specific relations with other migratory species in eastern Québec. Stomach contents of 281 specimens were analysed. They showed a diversified diet which included molluscs, annelids, insects and fish. Trichoptera represented more than 20 % of all organisms ingested, and fish were found in about 40 % of the stomachs. Diet indices calculated for the 19 prey categories showed that trout diet changed drastically during the sampling period. In spring, insect larvae were the most important prey group whereas in September and October, trout fed mainly on juvenile alewives (*Alosa pseudoharengus* Wilson) emigrating to sea. Trout length played a major role in prey selection. Large specimens ingested mostly fish, namely alewives, whereas small trout ingested much more insects, especially subadult trichoptera. Most trout were aged 2⁺ and 3⁺ and the majority of these were immature. In late summer and early fall, trout migrate in large numbers to the mouth of the Matapedia River to feed on juvenile alewives emigrating to sea. Predation on salmon appeared minor as only one juvenile salmon was found in trout stomach contents.

Introduction

L'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis* Mitchell) a été l'objet de nombreuses recherches,

et Power (1980) a fait une revue exhaustive des différentes études réalisées sur cette espèce. Endémique de l'Amérique du Nord, on retrouve l'omble de fontaine dans la plupart des cours d'eau

de l'est du Canada (Scott & Crossman, 1974). Cette espèce vit souvent en sympatrie avec d'autres poissons migrateurs. Dans certains affluents des grands lacs, on la retrouve parfois associée au saumon du Pacifique (*Oncorhynchus* spp.) et à la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus gairdneri* Richardson). Sur le versant atlantique, l'association avec le saumon de l'Atlantique (*Salmo salar* Linnaeus) est fréquente. De plus, on retrouve souvent dans les mêmes rivières deux populations d'omble de fontaine: l'une résidente et l'autre anadrome, communément appelée «truite de mer». Dans l'est du Québec, l'omble de fontaine anadrome est parfois associée à l'éperlan arc-en-ciel (*Osmerus mordax* Mitchell) et au gaspareau (*Alosa pseudoharengus* Wilson).

La compréhension des relations interspécifiques à l'intérieur des rivières à saumon a attiré l'attention de plusieurs chercheurs. Ainsi, les travaux menés sur la rivière Matamec (Gibson & Dickson, 1984) ont permis de bien documenter les interactions entre les jeunes ombles de fontaine et les tacons du saumon de l'Atlantique. Par contre, les

relations trophiques avec les autres poissons migrateurs habitant les cours d'eau fréquentés par l'omble de fontaine anadrome n'ont pas suscité autant d'intérêt. Sa diète n'a été bien documentée qu'en eau salée ou saumâtre (Gaudreault *et al.*, 1982; Johnston, 1980; White, 1940, 1941; Wilder, 1952; A. Madden, comm. pers.), si bien que ses relations avec les autres poissons en eau douce sont peu connues.

Nous avons profité d'un projet de recherche visant à décrire l'importance de la pêche sportive sur les rivières Matapédia et Ristigouche pour étudier son impact sur les autres poissons habitant ces cours d'eau.

Matériel et méthodes

Les rivières Matapédia et Ristigouche (fig. 1) se déversent à l'extrémité ouest de la baie des Chaleurs, au sud de la Gaspésie (48°10'N., 67°00'O.). Ces deux rivières abritent d'importantes populations de saumons de l'Atlantique et

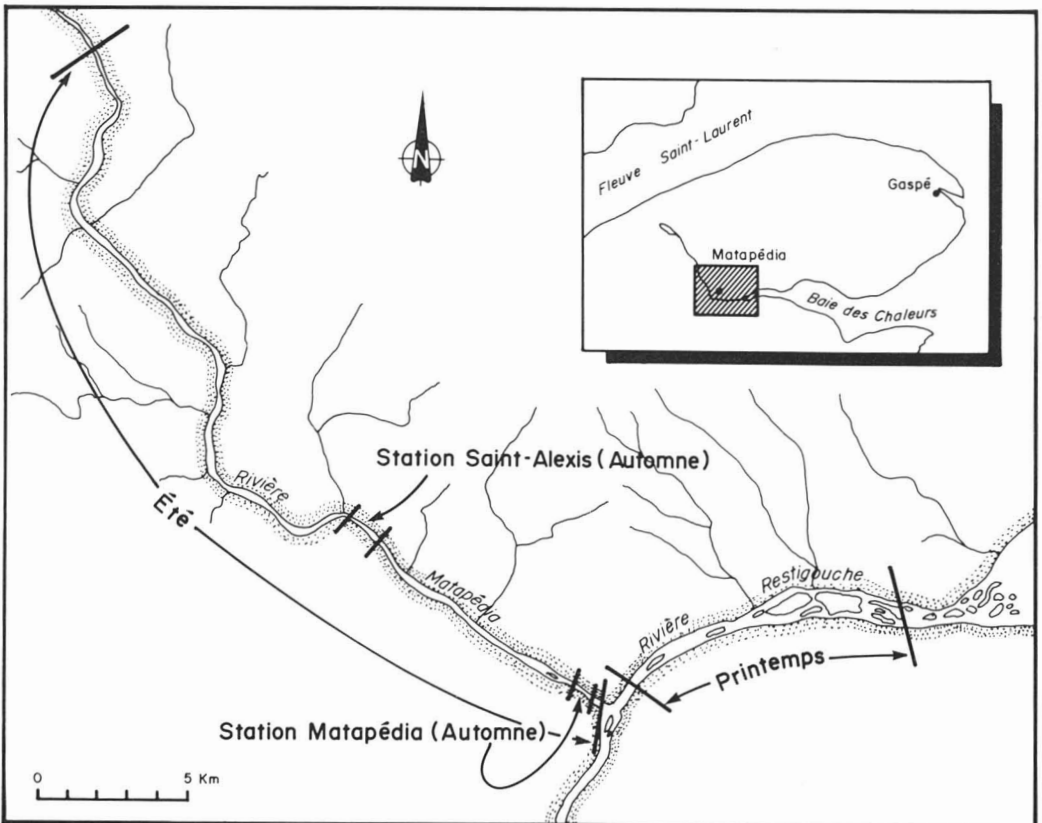


Figure 1. Carte de la partie aval des rivières Matapédia et Ristigouche illustrant les sites d'échantillonnage visités en 1985. Printemps: 15 mai au 13 juin; été: 13 juin au 28 août; automne: 14 septembre au 13 octobre.

d'ombles de fontaine. On y retrouve aussi la lamproie marine (*Petromyzon marinus* Linnaeus), l'anguille d'Amérique (*Anguilla rostrata* Le Sueur), le naseux noir (*Rhinichthys atratulus* Hermann), le méné de lac (*Couesius plumbeus* Agassiz), le chabot visqueux (*Cottus cognatus* Richardson) et le gaspareau (M. Fortin, comm. pers.). Le meunier noir (*Catostomus commersoni* Lacepède) et l'éperlan arc-en-ciel sont également fréquents dans la partie aval de la Ristigouche jusqu'à l'embouchure de la Matapédia; le ménomini rond (*Prosopium cylindraceum* Pallas), l'alose savoureuse (*Alosa sapidissima* Wilson), le bar rayé (*Morone saxatilis* Walbaum), et la lotte (*Lota lota* Linnaeus) ont également été signalés à quelque 10 km en aval de l'embouchure de la rivière Matapédia (A. Madden, comm. pers.).

Notre étude a été réalisée entre le 15 mai et le 13 octobre 1985; nous avons sollicité la collaboration des pêcheurs sportifs pour échantillonner 543 ombles de fontaine, dont 53 au printemps (15 mai au 13 juin), 46 à l'été (13 juin au 28 août) et 444 à l'automne (14 septembre au 13 octobre). Tous les spécimens ont été capturés en eau douce. La majorité d'entre eux ont été pesés et mesurés (longueur à la fourche); leur sexe et leur stade de maturité sexuelle ont été évalués à partir d'une clé adaptée de Legendre (1955) et Vladikov (1956). Un sous-échantillon de 281 spécimens (printemps: $n = 52$; été: $n = 38$; automne: $n = 189$) a été utilisé pour en déterminer l'âge au moyen des otolithes. Deux lectures d'âge ont été effectuées par le même lecteur à quelques semaines d'intervalle avec 88 % de concordance. Les estomacs des poissons du sous-échantillon ont été prélevés et préservés dans du formol 10 % pour analyse subséquente.

Les insectes contenus dans les estomacs ont été identifiés à l'ordre selon la clé fournie par Bland & Jacques (1978), alors que les poissons ont été identifiés à l'espèce. Les spécimens ont ensuite été soumis à une dessiccation de 60 heures à 105°C pour en déterminer le poids sec.

Afin d'évaluer l'importance relative des différentes proies, leur coefficient alimentaire (Hureau, 1970) a été déterminé selon l'équation suivante:

$$Q = C_n \times C_p$$

où Q est le coefficient alimentaire d'une proie donnée, C_n représente le pourcentage en nombre d'individus de cette proie par rapport au nombre total d'organismes ingérés, et C_p représente le pourcentage en poids des individus de cette proie par rapport au poids total des organismes ingérés. L'indice Q élimine en grande partie la surestimation de l'importance relative des petites proies et des organismes portant des structures de protec-

tion calcaires (Hyslop, 1980). Le coefficient alimentaire permet de classer les proies selon trois catégories: les proies préférées ($Q > 200$), les proies secondaires ($20 < Q < 200$) et les proies accidentelles ($Q < 20$). L'indice de fréquence (f), soit le pourcentage d'estomacs contenant un type de proie donné, a également été calculé.

Résultats

CARACTÉRISTIQUES DES CAPTURES

La taille moyenne des ombles de fontaine échantillonnés dans les rivières Matapédia et Ristigouche était de $268,8 \pm 48,9$ mm ($\bar{x} \pm s$); les extrêmes étaient de 99 et 540 mm (fig. 2a). Le poids des spécimens oscillait entre 35 et 1 000 g ($\bar{x} = 222,6 \pm 167,6$) (fig. 2b).

La structure d'âge du sous-échantillon ($n = 281$) montrait une représentation élevée des individus du groupe d'âge 2⁺, ceux-ci comptant pour 62,9 % de l'ensemble des captures. Les poissons du groupe d'âge 3⁺ en représentaient 25,5 % alors que ceux des groupes d'âge 1⁺ et 4⁺ ne formaient que 8,6 et 2,9 % de l'échantillon, respectivement. L'âge moyen a été établi à $2,7 \pm 0,4$ ans (fig. 2c). La faible abondance des individus du groupe d'âge 1⁺ provient du biais imposé par la méthode d'échantillonnage, ce groupe d'âge étant sous-représenté dans la pêche sportive.

Une forte proportion des individus présentaient une maturité sexuelle de stades 2 et 3 (31,6 % et 39,0 % respectivement), ce qui correspond à la période de développement des gonades (Legendre, 1955; Vladikov, 1956). Les stades 1 (immature), 4 (pré-reproduction) et 5 (reproduction) comprenaient chacun moins de 3 % des spécimens (fig. 2d).

Le rapport des sexes était très déséquilibré en faveur des femelles. Ces dernières représentaient 77 % des poissons de sexe connu. La forte proportion d'individus de sexe indéterminé (23,6 %) (fig. 2e) est attribuable aux poissons dont le développement des gonades n'était pas amorcé (stade 0).

ANALYSES STOMACALES

L'analyse des contenus stomacaux a permis l'identification de 4 254 organismes répartis en 19 groupes. Les proies comprenaient des mollusques, des annélides, des insectes à divers stades de développement et des poissons (tableau I). Certains organismes apparaissaient beaucoup plus fréquemment que d'autres: des poissons non identifiables parce que trop digérés se retrouvaient dans près de 40 % des estomacs;

les larves d'insectes, principalement les trichoptères ($f = 24,6$), les diptères ($f = 19,6$) et les éphéméroptères ($f = 19,2$), étaient particulièrement fréquents.

L'importance relative des proies variait sensiblement selon l'indice considéré. Le pourcentage en nombre (C_n) montrait l'abondance des larves de trichoptères ($C_n = 20,5$), des hyménoptères

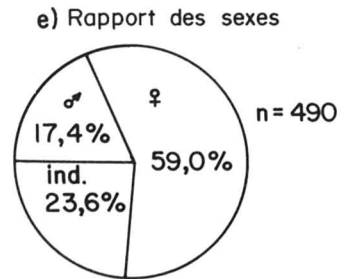
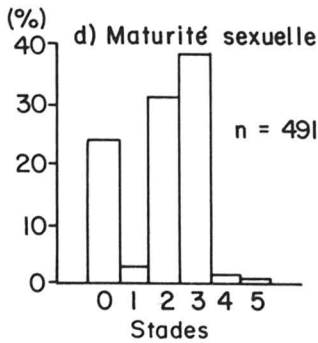
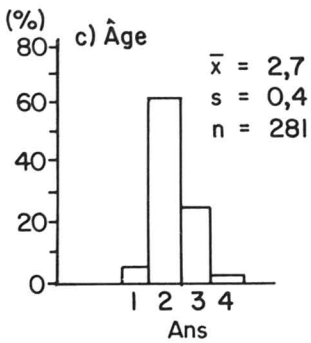
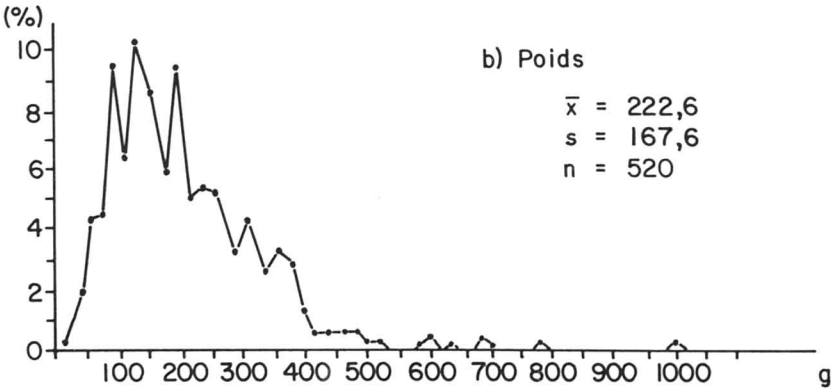
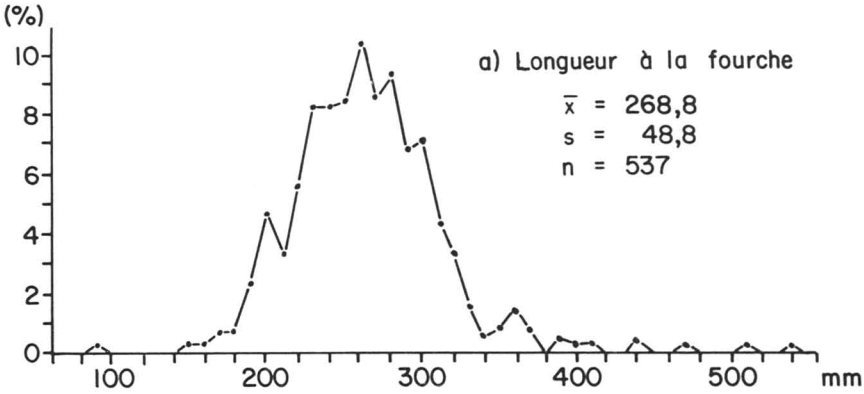


Figure 2. Caractéristiques biologiques des ombles de fontaine échantillonnés dans le cours inférieur des rivières Matapédia et Ristigouche entre le 15 mai et le 13 octobre 1985 : a) longueur à la fourche (mm), b) poids (g), c) âge, d) stade de maturité sexuelle, et e) rapport des sexes.

adultes ($C_n = 14,3$) et des plécoptères adultes ($C_n = 12,3$). Les poissons non identifiables ($C_p = 42,3$) et les gaspareaux ($C_p = 31,2$) dominaient quant au poids. Le coefficient alimentaire (Q), qui tient compte des deux indices précédents, montre que les proies les plus importantes étaient les poissons non identifiés ($Q = 351,8$), les larves de trichoptères ($Q = 157,9$) et les gaspareaux ($Q = 131,0$) (tableau I).

La diète de l'omble de fontaine a changé de façon marquée au cours de la saison (fig. 3). Les larves de trichoptères constituaient les proies préférées au printemps et à l'été, alors que les poissons (poissons non identifiables et gaspareaux) dominaient la diète automnale. La diversité du régime alimentaire a diminué sensiblement du printemps à l'automne. On retrouvait six proies secondaires au printemps: plécoptères adultes, éphéméroptères, odonates, diptères et plécoptères sub-adultes et mollusques (gastéropodes d'eau douce). À l'été, seulement quatre proies

secondaires furent recensées, soit les gaspareaux, les trichoptères adultes, les poissons non identifiables et les plécoptères adultes. À l'automne, on ne retrouvait plus que deux proies secondaires: les hyménoptères adultes et les mollusques.

L'importance relative des diverses proies a varié en fonction de la taille des ombles également (tableau II). Ainsi, les trichoptères sub-adultes et les plécoptères adultes furent ingérés surtout par les petits ombles (< 250 mm), alors que l'importance des poissons, des mollusques et des hyménoptères adultes a augmenté proportionnellement à la taille des ombles. D'autre part, les trichoptères larvaires furent fortement exploités par tous les groupes de poissons, mais particulièrement ceux ayant moins de 250 mm de longueur.

Un seul cas de prédation de saumon juvénile a été identifié. Il s'agissait d'un poisson de 6 cm de longueur provenant d'un omble de 204 mm

TABLEAU I

Alimentation de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) à partir de 281 spécimens capturés dans les rivières Matapédia et Ristigouche entre le 15 mai et le 13 octobre 1985

| Proies | Nombre d'estomacs | Nombre de proies | Poids sec (g) | Indice de fréquence (f) | Pourcentage | | Coefficient alimentaire (Q) |
|-----------------------------|-------------------|------------------|---------------|-------------------------|----------------|---------------|-----------------------------|
| | | | | | en nombre (Cn) | en poids (Cp) | |
| INSECTES SUB-ADULTES | | | | | | | |
| Coléoptères | 5 | 6 | <0,1 | 1,8 | 0,1 | <0,1 | <0,1 |
| Diptères | 55 | 244 | 0,7 | 19,6 | 5,7 | 0,7 | 4,0 |
| Éphéméroptères | 54 | 298 | 1,1 | 19,2 | 7,0 | 1,1 | 7,7 |
| Hémiptères | 4 | 16 | 0,1 | 1,4 | 0,4 | <0,1 | <0,1 |
| Mégaloptères | 1 | 1 | <0,1 | 0,4 | <0,1 | <0,1 | <0,1 |
| Odonates | 8 | 142 | 0,8 | 2,9 | 3,3 | 0,7 | 2,3 |
| Plécoptères | 34 | 109 | 1,1 | 12,1 | 2,6 | 1,0 | 2,6 |
| Trichoptères | 69 | 873 | 8,1 | 24,6 | 20,5 | 7,7 | 157,9 |
| INSECTES ADULTES | | | | | | | |
| Coléoptères | 14 | 19 | 0,4 | 5,0 | 0,5 | 0,4 | 0,2 |
| Diptères | 25 | 354 | 1,0 | 8,9 | 8,3 | 1,0 | 8,3 |
| Éphéméroptères | 2 | 9 | <0,1 | 0,7 | 0,2 | <0,1 | <0,1 |
| Hyménoptères | 20 | 610 | 3,4 | 7,1 | 14,3 | 3,2 | 45,8 |
| Plécoptères | 7 | 524 | 1,3 | 2,5 | 12,3 | 1,2 | 14,8 |
| Trichoptères | 19 | 248 | 0,4 | 6,8 | 5,8 | 0,4 | 2,3 |
| AUTRES INVERTÉBRÉS | | | | | | | |
| Annélides | 17 | 23 | 1,6 | 6,1 | 0,5 | 1,5 | 0,8 |
| Mollusques | 46 | 245 | 6,4 | 16,4 | 5,8 | 6,1 | 35,4 |
| POISSONS | | | | | | | |
| Gaspareau | 42 | 178 | 32,7 | 15,0 | 4,2 | 31,2 | 131,0 |
| Saumon | 1 | 1 | 1,5 | 0,4 | <0,1 | 1,4 | <0,1 |
| Indéterminés | 110 | 354 | 44,3 | 39,2 | 8,3 | 42,3 | 351,1 |
| TOTAL | | 4 254 | | | | | |

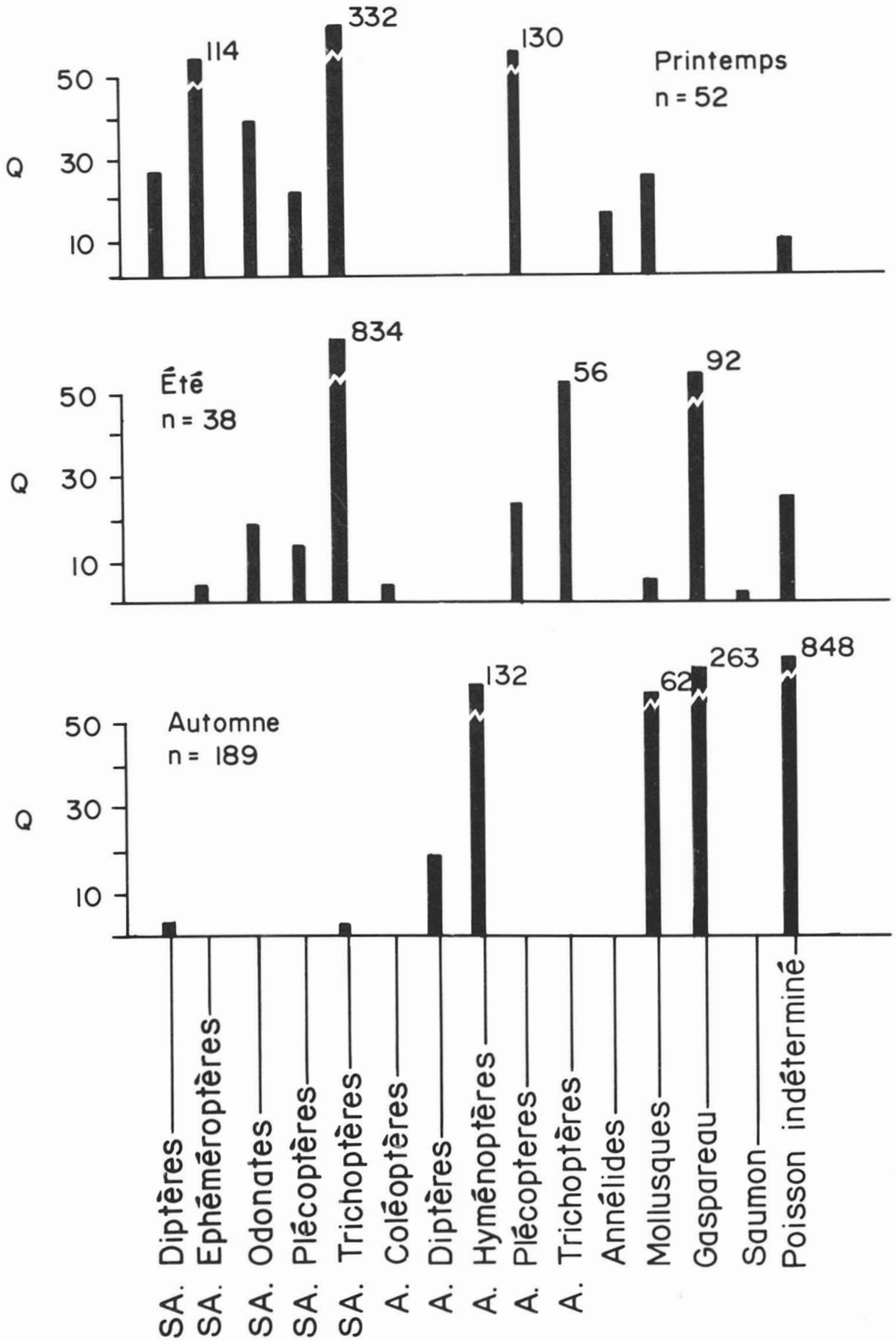


Figure 3. Coefficient alimentaire (Q) des proies recensées dans les contenus stomachaux des ombles de fontaine en fonction de la période d'échantillonnage. A = insectes adultes; SA = insectes sub-adultes.

TABLEAU II

Coefficient alimentaire (Q) des différentes proies recensées dans les contenus stomacaux selon la taille des ombles de fontaine

| Proies | Longueur à la fourche (mm) | | | Total (276) |
|-----------------------------|----------------------------|-------------------|--------------|----------------|
| | <250 (106) ¹ | 250-299,9 (96) | ≥300 (74) | |
| INSECTES SUB-ADULTES | | | | |
| Coléoptères | <0,1 | <0,1 | 0,0 | <0,1 |
| Diptères | 8,3 | 2,8 | 1,4 | 4,0 |
| Éphéméroptères | 6,8 | 17,4 | 1,7 | 7,7 |
| Hémiptères | <0,1 | <0,1 | 0,2 | <0,1 |
| Mégaloptères | <0,1 | 0,0 | 0,0 | <0,1 |
| Odonates | 14,6 | 0,0 | 0,0 | 2,3 |
| Plécoptères | 5,4 | 1,4 | 1,4 | 2,6 |
| Trichoptères | 203,4 | 98,5 | 39,9 | 157,9 |
| INSECTES ADULTES | | | | |
| Coléoptères | 0,1 | 0,3 | 0,2 | 0,2 |
| Diptères | 22,6 | 1,2 | 5,7 | 8,3 |
| Éphéméroptères | <0,1 | 0,0 | 0,0 | <0,1 |
| Hyménoptères | 20,3 | 68,3 | 94,2 | 45,8 |
| Plécoptères | 51,3 | 10,7 | 0,0 | 14,8 |
| Trichoptères | 3,8 | 0,0 | 5,8 | 2,3 |
| AUTRES INVERTÉBRÉS | | | | |
| Annélides | 1,6 | 1,0 | 0,0 | 0,8 |
| Mollusques | 16,3 | 26,3 | 118,3 | 35,4 |
| POISSONS | | | | |
| Gaspereau | 95,4 | 220,4 | 134,6 | 131,0 |
| Saumon | 0,2 | 0,0 | 0,0 | <0,1 |
| Indéterminés | 138,4 | 535,6 | 753,3 | 351,1 |

¹ Entre parenthèses, le nombre d'ombles analysés.

échantillonné à la mi-juin dans la rivière Matapédia.

Discussion

Certains poissons, même s'ils originent d'une population anadrome, demeurent en eau douce toute leur vie, ainsi que Nordeng (1983) l'a démontré chez l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus* Linnaeus). Il est donc probable que les formes anadrome et dulcicole coexistent dans les rivières Matapédia et Ristigouche. Il est toutefois difficile de distinguer de façon satisfaisante les deux formes (Castonguay & Fitzgerald, 1982) et, compte tenu du mode d'échantillonnage utilisé (pêche sportive), il est possible que certains ombles résidents aient été échantillonnés. Il apparaît toutefois évident que la majeure partie des spécimens recensés appartiennent à la forme anadrome: la capture de plus de 1 200 ombles en moins d'un mois dans un secteur restreint d'environ 1,5 ha (278 kg/ha) sur la rivière Matapédia témoigne d'une importante concentration en

période automnale. De plus, les caractéristiques biologiques des captures les apparentent davantage aux populations anadromes; ainsi, la majorité des individus capturés à l'automne, appartenant aux groupes d'âge 2⁺ et 3⁺, étaient immatures (stades de maturité 2 ou 3) ce qui n'est pas caractéristique des ombles dulcicoles des plans d'eau environnants. Par contre, Castonguay *et al.* (1982) ont constaté que la majeure partie des ombles anadromes de la rivière Saint-Jean étaient immatures à cet âge; ces auteurs ont aussi noté un déséquilibre du rapport mâles/femelles en faveur de ces dernières. Whoriskey *et al.* (1981) ont également obtenu des résultats similaires. Ces observations, de même que les autres caractéristiques de la population telles l'âge ($\bar{x} = 2,7 \pm 0,4$), la longueur ($\bar{x} = 269 \pm 49$ mm) et le poids ($\bar{x} = 223 \pm 168$ g) apparentent les spécimens échantillonnés aux autres populations peu exploitées d'ombles de fontaine anadromes (Castonguay *et al.*, 1982; Wilder, 1952).

Les poissons échantillonnés étaient 30 % plus lourds à l'été qu'au printemps et à l'automne

($F = 4,93$; $P < 0,01$) probablement parce que les pêcheurs ont enregistré les plus beaux spécimens. Comme leur longueur était similaire ($F = 1,22$; $P > 0,25$), il semble que la même population ait été échantillonnée durant toute la période d'étude.

ANALYSES STOMACALES

Le cycle vital des organismes benthiques et libres dans la colonne d'eau a des répercussions importantes sur la diète de l'omble de fontaine. À cause de son mode d'alimentation opportuniste (Scott & Crossman, 1974), cette espèce tire bénéfice des périodes de forte densité des proies : éclosion ou ponte chez les insectes, migration de masse chez les poissons fourrage, etc. À titre d'exemple, ce sont les insectes et principalement les larves de trichoptères qui dominent la diète en début de saison (fig. 3). Leur importance semble quelque peu surestimée en raison de leur enveloppe protectrice, mais ce type de proie représente malgré tout une importante source de nourriture pour les ombles. Johnston & Cheverie (1980), Johnson (1981) et Gibson *et al.* (1984) ont observé également une forte représentation des trichoptères sub-adultes dans la diète de l'omble de fontaine.

La présence de poissons dans le régime alimentaire ne devient importante qu'à partir de la fin d'août. La quasi-totalité des spécimens identifiables dans les contenus stomacaux étaient des gaspareaux. Il est probable que les poissons non identifiés appartenaient aussi à cette espèce puisqu'ils provenaient majoritairement des estomacs contenant des gaspareaux. Il s'agissait d'individus juvéniles d'environ 3 cm de longueur issus vraisemblablement des populations anadromes venant frayer au printemps dans la partie supérieure des rivières Matapédia et Ristigouche. Ces gaspareaux juvéniles entreprennent leur dévalaison à la fin de l'été. Ils sont encore présents dans la Matapédia au début d'août tel que révélé par les inventaires ichtyologiques (M. Fortin, comm. pers.), mais atteignent le cours inférieur de la Ristigouche entre la mi-août et octobre (A. Madden, comm. pers.).

Il est possible que nous ayons sous-estimé quelque peu l'importance des poissons dans la diète de l'omble de fontaine anadrome. Johnston (1980) signale en effet que, dans la partie inférieure de la rivière Dunk (île du Prince-Édouard), les œufs de poissons, principalement ceux de l'éperlan et du gaspareau, peuvent représenter entre 2 et 69 % du volume des aliments ingérés en juin et juillet. La présence d'œufs de gaspareaux a également été observée chez des spécimens échantillonnés le long du détroit de North-

umberland (Nouveau Brunswick) durant la même période (A. Madden, comm. pers.). L'absence d'œufs dans les contenus stomacaux que nous avons examinés peut s'expliquer par la faiblesse de notre échantillonnage en juin et juillet, car l'aire de reproduction du gaspareau couvre la majeure partie de notre zone d'étude.

Nos résultats complètent ceux de Gaudreault *et al.* (1982) en montrant que le régime alimentaire de l'omble est fortement conditionné par le site et la période d'échantillonnage. C'est ainsi qu'en eau saumâtre et salée, l'omble utilise davantage des crustacés et des poissons typiques de ces habitats, comme les lançons, les épinoches et les éperlans (Gaudreault *et al.*, 1982), alors qu'en eau douce son régime alimentaire est majoritairement constitué d'insectes et de poissons fréquentant les mêmes habitats que l'omble. Ces observations illustrent encore une fois la capacité de cette espèce à modifier son régime alimentaire en fonction de la disponibilité des proies, ainsi que l'ont signalé Power (1980) et Allan (1981).

RELATIONS INTERSPÉCIFIQUES CHEZ LES POISSONS

Même si les rivières Matapédia et Ristigouche supportent de bonnes populations de saumons, les cas de prédation par l'omble de fontaine semblent rares puisqu'un seul saumon juvénile a été retrouvé dans les contenus stomacaux. Ce fait s'explique surtout par l'utilisation d'habitats différents dans un même cours d'eau. Les saumons juvéniles préfèrent les eaux moyennement chaudes, rapides et turbulentes (Scott & Crossman, 1974; Gibson & Dickson, 1984), tandis que l'omble de fontaine recherche plutôt les zones aux eaux plus froides, plus calmes et bien abritées, souvent même à proximité ou à l'intérieur des fosses fréquentées par les saumons adultes. Symmons (1974) rapporte aussi que le comportement territorial des saumons juvéniles réduit également les risques de prédation par l'omble de fontaine.

On retrouve des concentrations importantes d'ombles dans le cours inférieur de la Matapédia lors de la migration des jeunes gaspareaux. À titre d'exemple, signalons que 1 297 captures d'ombles ont été enregistrées dans quatre fosses (1,5 ha) de cette rivière entre le 14 septembre et le 13 octobre 1985 (278 kg/ha). Le succès de pêche était également trois fois plus élevé à Matapédia durant l'automne (1,4 omble par pêcheur) qu'au printemps dans l'ensemble du secteur étudié (0,5 omble par pêcheur). Ces rassemblements de poissons ne sont pas reliés à la reproduction puisque les individus capturés étaient majoritairement (95 %) immatures (fig. 2). Il s'agirait plutôt de

migrations liées à la recherche active de nourriture aux dépens des bancs de gaspareaux juvéniles. Ces déplacements ne semblent toutefois pas de grande amplitude puisque le nombre de captures et le succès de pêche étaient beaucoup plus élevés à l'embouchure de la rivière Matapédia (1 297 captures et 1,4 omble par pêcheur) qu'à la station Saint-Alexis (114 captures et 0,5 omble par pêcheur) située à peine 8 km plus en amont (fig. 1).

La majorité des ombles échantillonnés appartenait aux groupes d'âge 2⁺ et 3⁺. Castonguay *et al.* (1982) rapportent que les ombles de fontaine de la rivière Saint-Jean ne migrent pas en eau salée avant leur quatrième année. Il est probable que les ombles des rivières Matapédia et Ristigouche réagissent de façon similaire. En pareil cas, ils passeraient leurs deuxième et troisième années dans la partie supérieure de l'estuaire; les concentrations observées pourraient donc être causées par des déplacements de faible amplitude vers des aires d'alimentation où abondent les jeunes gaspareaux.

L'importance des concentrations automnales d'ombles de fontaine anadromes varie toutefois considérablement d'une année à l'autre (R. Firth, comm. pers.). Cette situation pourrait être attribuable aux fluctuations d'abondance des gaspareaux juvéniles, ceux-ci étant fréquemment observés lorsque la pêche est bonne. Leur période de migration ou leur taux de survie exerceraient par conséquent une influence déterminante sur la qualité de la pêche et, possiblement, sur la survie des ombles de fontaine anadromes.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier Louis Belzile qui a participé à la planification des opérations, Patrick Fitzgerald, Jasmine Martin, Mario Fortin et Jean Morissette qui ont effectué l'échantillonnage, Gilles Landry, Jean Lamoureux et Allan Madden qui ont fourni de nombreuses informations. Charlotte Coulombe a dactylographié le manuscrit et Jean Berthiaume a réalisé les figures. Les Drs Julian Dodson et Martin Castonguay ainsi que deux arbitres anonymes ont aimablement commenté une version préliminaire de ce manuscrit. Nous exprimons notre profonde gratitude à toutes ces personnes.

Références

- ALLAN, J.D., 1981. Determinants of diet of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in a mountain stream. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 38: 184-192.
- BLANC, R. G. & H. E. JACQUES, 1978. How to know the insects. — C. Brown, Dubuke, Iowa, 409 p.
- CASTONGUAY, M., G. J. FITZGERALD & Y. COTÉ, 1982. Life history and movements of anadromous brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in the St-Jean River, Gaspé, Québec. — *Can. J. Zool.*, 60: 3084-3091.
- CASTONGUAY, M. & G. J. FITZGERALD, 1982. Critique de la méthode de distinction entre poissons anadromes et dulcicoles de la même espèce par la teneur en strontium de leurs écailles. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 39: 1423-1425.
- GAUDREAU, A., M. CASTONGUAY & G. J. FITZGERALD, 1982. Répartition des ressources et changements saisonniers de l'alimentation d'ombles de fontaine anadromes (*Salvelinus fontinalis*). — *Can. J. Zool.*, 60: 3068-3070.
- GIBSON, R. J. & T. A. DICKSON, 1984. The effect of competition on the growth of juvenile atlantic salmon. — *Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.)*, 111: 175-191.
- GIBSON, R. J., F. G. WHORISKEY, J. Y. CHARETTE & M. WINSOR, 1984. The role of lakes governing the invertebrate community and food of salmonids during the summer in a Québec boreal river. — *Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.)*, 111: 411-427.
- HUREAU, J.-C., 1970. Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae). — *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 68, n° 1391, 244 p.
- HYSLOP, E. J., 1980. Stomack contents analysis — A review of methods and their applications. — *J. Fish Biol.*, 17: 411-429.
- JOHNSON, J. H., 1981. Food interrelationships of coexisting brook trout, brown trout and yearling rainbow trout in tributaries of the Salmon River, New York. — *N. Y. Fish Game J.*, 28: 88-99.
- JOHNSTON, C. E., 1980. Observations on the foods of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in Dunk river system, Prince Edward Island. — *Proc. Nova Scotian Inst. Sci.*, 30: 31-40.
- JOHNSTON, C. E. & J. C. CHEVERIE, 1980. Angler harvest of native brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*) populations in the Dunk river system, Prince Edward Island. — *Proc. Nova Scotian Inst. Sci.*, 30: 41-54.
- LEGENDRE, V., 1955. *Salvelinus fontinalis*: stades de maturité sexuelle. — Ministère de la Chasse et des Pêcheries, Québec, Office de biologie, série A, n° 18, 1 p.
- NORDENG, H., 1983. Solution to the "Char Problem" based on Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in Norway. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 40: 1372-1387.
- POWER, G., 1980. The brook charr, *Salvelinus fontinalis*. — Pages 141-203 in E. K. Balon (ed.). *Salmonid Fishes of the genus Salvelinus*. Perspective in vertebrate science. Vol. 1. The Hague, the Netherlands, 928 p.
- SCOTT, W. B. & E. J. CROSSMAN, 1974. Poissons d'eau douce du Canada. — Ministère de l'Environnement, Ottawa, Bull. Off. Rech. Pêcheries Can., n° 184, 1026 p.
- SYMMONS, P. E. K., 1974. Territorial behaviour of juvenile Atlantic salmon reduces predation by brook trout. — *Can. J. Zool.*, 52: 677-679.
- VLADYKOV, V. D., 1956. Fecundity of wild speckled trout (*Salvelinus fontinalis*) in Québec lakes. — *J. Fish. Res. Brd Can.*, 13: 799-841.

- WHITE, H. C., 1940. Life history of sea-running brook trout (*Salvelinus fontinalis*) of Moser River, Nova Scotia — J. Fish. Res. Brd Can., 5: 258-264.
- WHITE, H. C., 1941. Migrating behaviour of sea-running *Salvelinus fontinalis*. — J. Fish. Res. Brd Can., 5: 258-264.
- WILDER, D. G., 1952. A comparative study of anadromous and freshwater populations of brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchill). — J. Fish Res. Brd Can., 9: 169-203.
- WHORISKEY, F. G., R. J. NAIMAN & W. L. MONTGOMERY, 1981. Experimental sea ranching of brook trout, *Salvelinus fontinalis* Mitchill. — J. Fish Biol., 19: 637-651.

A NEW SUBSPECIES OF *CICINDELA LIMBATA* SAY FROM LABRADOR (COLEOPTERA: CICINDELIDAE)

Walter N. JOHNSON

2917, 16th Avenue South
Minneapolis, Minnesota 55407, U.S.A.

Résumé

Une population disjointe de *Cicindela limbata* Say, provenant d'un habitat sablonneux autour de l'aéroport de Goose Bay au Labrador (Canada), est décrite comme une nouvelle sous-espèce sous le nom de **labradorensis**. Cette population est distante de plus de 2500 km de la localité la plus rapprochée connue pour l'espèce, à l'ouest du Minnesota. Une clef d'identification et une carte de répartition des cinq sous-espèces de *C. limbata* sont présentées et les différences morphologiques entre le nouveau taxon et les autres sous-espèces sont brièvement discutées. L'auteur suggère que des populations de *C. limbata* auraient pu survivre à la dernière glaciation dans un refuge situé dans l'est de l'Amérique du Nord, puis migrer jusque dans la région de Goose Bay avec le retrait du glacier.

Abstract

A disjunct population of *Cicindela limbata* Say, from sandy habitat around the Goose Bay airport, Labrador (Canada) is described as a new subspecies under the name **labradorensis**. This population is distant by more than 2500 km from the closest known locality for the species in western Minnesota. An identification key and a distribution map of the five subspecies of *C. limbata* are presented, and the morphological differences between the new taxon and the other subspecies are briefly discussed. It is suggested that populations of *C. limbata* could have survived the last glaciation in an eastern North American refugium, and would have migrated to the present Goose Bay location as the ice sheet retreated.

Introduction

The species *Cicindela limbata* was described by Thomas Say (1823) from specimens collected beside the Nebraska (Platte) and Arkansas rivers. The subspecies *hyperborea* was described by LeConte (1863) from Methy Portage (57°N), in Saskatchewan. In 1913, Casey named the subspecies *nympha* from Aweme, Manitoba, and in 1961 Rumpff named the subspecies *albissima* from the Coral Pink Sand Dunes, Utah.

The occurrence of a disjunct population of *C. limbata* in Labrador (Larson, 1986) prompted a study of the specimens from this region and how they may have reached this area after the last glaciation. The objectives of this paper are to describe the Labrador population as a new subspecies, and to examine its relationship with the other known subspecies of *C. limbata*.

Cicindela limbata labradorensis, n. ssp.

HEAD. Bright bronze centrally, green near eyes; interocular area finely striate and tinged with

green, especially behind eyes; clypeus bright bronze with bright green suture, frons punctate, hairs on head numerous and erect, covering frons, vertex, and area between and especially, near eyes; eyes not excessively prominent; first four joints of antennae bronze in color, scape with 2 to 4 erect sensory hairs; labrum white and truncate, slightly curved anteriorly with very small central tooth, labrum with 7 to 10 submarginal hairs; mandibles long, white at their basal 3/4, ending in sharp pointed black tips; joints of palpi testaceous with last article dark metallic green.

THORAX. Pronotum bronze, narrower than outer distance between eyes, subquadrate, widest near head, tapering slightly toward base; granularly wrinkled; with long hairs along the lateral margins and halfway towards the longitudinal impression; longitudinal impression shallow and transverse impressions deep.

ELYTRA. Shoulder wider than head, expanding outward for nearly 2/3 of its length; elytra from there becoming sinuate and elongated to near tip which becomes slightly rounded at apex in female

specimens; apical edge of elytra finely serrated; apical tooth of suture short; color of elytra bright bronze with fine green punctures, which when viewed at an angle, gives a lime green color, with a row of fine green foveae near suture and several scattered foveae near humeri. Maculation: humeral lunule long and wide, middle band and apical lunule wide; marginal band usually complete, but in a few specimens slightly interrupted near humeral lunule. Almost half of specimens (48%) with humeral lunule and middle band connected interiorly while 59% of specimens with middle band and apical lunule connected interiorly.

UNDERSIDE. Bright green with bronze tinge, green where there are impressions; covered almost throughout with white decumbent hairs; genae wrinkled and hairy; sides of thorax hairy; coxae hairy; center of abdomen nearly bare except for a few short hairs near edge of segments; legs bright green-bronze to bronze, femur with a large amount of hairs; tarsal claws long; abdomen shorter than apical edge of elytra in many specimens.

SIZE. (Specimens measured from tip of labrum to apex of elytra). Males: 10.1–10.7 mm, ($n = 9$) ($\bar{x} = 10.47$ mm). Females: 10.5–11.8 mm, ($n = 17$) ($\bar{x} = 11.17$ mm).

HABITAT. Specimens of this subspecies were found on "yellowish sand, either from bare areas on trails and roads where the sand was somewhat packed, or along the edges of large drainage ditches and open pits where the soil had been piled and sand was loose. These sites resulted from human disturbance of the prevalent lichen-black spruce forest in which the soil surface was covered with ericaceous shrubs, *Cladina* and a shallow peat layer — habitat unsuitable for *Cicindela limbata*" (Larson, 1986). *C. limbata labradorensis* were found only around the Goose Bay airport (Larson, pers. comm.).

ETYMOLOGY. This subspecies of *Cicindela limbata* is named after Labrador, the northernmost district of the Province of Newfoundland, Canada.

TYPE MATERIAL. Holotype (male) and allotype (female) collected at the Goose Bay airport, Labrador, Newfoundland, on July 3, 1984, along with 7 male and 13 female paratypes, collected by Larson & Butt. One male and 3 female additional paratypes collected on August 7, 1984, by Colbo at the same location. One female collected 3 miles up Churchill Road, Newfoundland, on July 21, 1980, by P. Rideout (CNC).

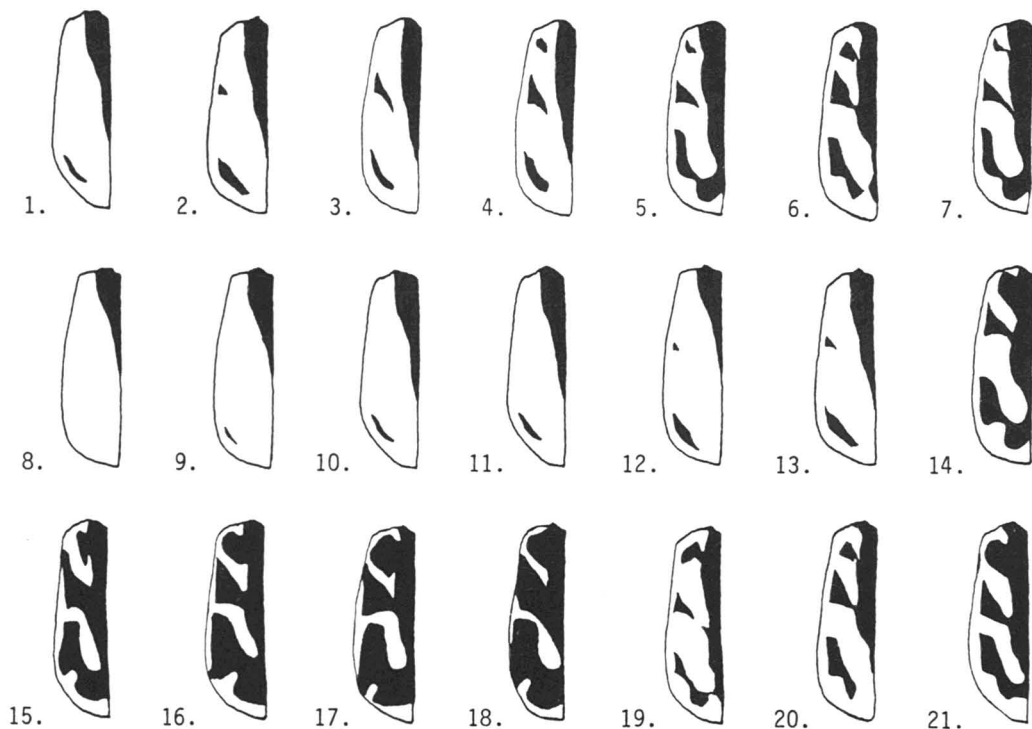
TYPE DISTRIBUTION. Holotype and allotype along with seven paratypes to the Canadian National Collection (CNC), Ottawa; one paratype to the United States National Museum, Washington, D. C.; two paratypes to Dr David J. Larson, Department of Biology, Memorial University of Newfoundland, St. John's; one paratype to Dr Kenneth W. Vick, Agric. Res. Stn, U.S. Dep. Agric., Gainesville, Florida; one paratype to Mr Ronald L. Huber, Prairie Village, Kansas; one paratype to Dr Richard Freitag, Lakehead University, Thunder Bay, Ontario; one paratype to the Strickland Museum, University of Alberta, Edmonton; one paratype to Mr John H. Acorn, Department of Entomology, University of Alberta, Edmonton; one paratype to Mr William D. Sumlin III, San Antonio, Texas; one paratype to Mr Edward V. Gage, San Antonio, Texas; one paratype to Mr Stephen J. Roman, Champlin, Minnesota; the remaining seven paratypes are in the author's collection.

Morphological differences

The subspecies of *C. limbata* vary in regards to elytra maculation and color, with the new subspecies (*labradorensis*) intermediate when compared to subspecies *limbata* and *hyperborea*. Figures 1-21 represent typical elytra maculation patterns found in the *C. limbata* specimens examined.

The Labrador population of *C. limbata* contains a number of specimens which have the elytra extended past the tip of the abdomen. More than half (59%) of the specimens examined of this new subspecies have the middle band of the elytra extended and connecting or almost connecting to the apical lunule near the suture as in typical *C. l. limbata* from Nebraska (see Fig. 1-21). Other differences are found in the ground color of the Labrador specimens which are bright bronze often with green reflections. The apices of the elytra are sinuate and elongated in 81% of the Goose Bay specimens examined. In *C. l. hyperborea*, the middle band of the elytra does not extend or almost connect to the apical lunule near the suture, and the ground color is dark green, brown, dark brown to almost black, with the apices of the elytra always rounded in shape.

The recent Labrador branch of *C. limbata* has taken on a similar, more reduced elytra maculation character, like that found in specimens of other closely related species from the northeast. In *C. repanda novascotiae* Vaurie and *C. hirticollis rhodensis* Calder, the maculation is more reduced than in their nominate forms.



Figures 1-21. Drawings of left elytron of specimens of subspecies of *Cicindela limbata* Say. — Figures 1-7. *limbata* Say. — Figures 8-10. *albissima* Rumpp. — Figures 11-13. *nympha* Casey. — Figures 14-18. *hyperborea* LeConte. — Figures 19-21. *labradorensis* n. ssp.

KEY TO THE SUBSPECIES OF *CICINDELA LIMBATA* SAY

- 1 Elytra maculation broad (usually covering over 75% of elytra) with humeral and/or apical lunules connected interiorly or confluent; marginal band complete 2
- 1 Elytra maculation intermediate to reduced (usually covering less than 50% of elytra) 3
 - 2 Elytra maculation very broad with humeral lunule and middle band usually confluent; middle and apical lunule connected interiorly (occasionally confluent) 4
 - 2 Elytra maculation broad with humeral lunule and middle band connected interiorly (not confluent), middle band and apical lunule often connected interiorly (Fig. 1-7); color bronze, bronze-green, green, blue-green or blue; (distribution: NE Colorado, Nebraska, S South Dakota and SE Wyoming) *limbata* Say
 - 3 Elytra maculation intermediate with humeral lunule, middle band and/or apical lunule often connected interiorly; marginal band complete (Fig. 19-21); apical margin of elytra usually sinuate; color bright bronze to bronze-green; (distribution: Labrador) *labradorensis* n. ssp.
 - 3 Elytra maculation reduced (usually covering under 50% of elytra) with middle band and apical lunule separated interiorly, humeral lunule and middle band usually separated interiorly, marginal band usually broken between humeral lunule and middle band along margin, middle band and apical lunule on occasion separated along margin (Fig. 14-18); color dark green, dark bronze, dark brown, to almost black; (distribution: NE Alberta, S Northwest Territories, N Saskatchewan, W Manitoba) *hyperborea* LeConte

- 4 Elytra maculation broad (Fig. 11-13); color bronze, dark bronze-green, brown to dark brown; (distribution: E North Dakota, NW Minnesota, SW Manitoba, S Saskatchewan, S Alberta)*nympha* Casey
- 4 Elytra maculation broad (Fig. 8-10); color bronze, bronze-green, green or blue-green (distribution: SW Utah)*albissima* Rumpff

Biogeographical considerations

Cicindela limbata prefers a sandy dune habitat, usually away from water. Populations of *C. limbata* dispersed to their present locations possibly during the recession of the recent glacial ice sheets, where deposits of sand were common and widespread. Rumpff (1961) hypothesized that a branch of *C. limbata* moved freely in and out of the Colorado River Basin during the mid-Cenozoic (Miocene) by a migration route across Wyoming, Montana, and Alberta, by way of the Green River Basin and other basins further north. Rumpff

(1961) further mentions that, if this hypothesis is correct, subspecies *albissima* is more closely related to the Canadian subspecies *nympha* than to subspecies *limbata*. The distribution of these subspecies is shown in Figure 22.

Even though Larson (1986) mentions that the disjunct population of *C. limbata* from Goose Bay could have been transported there, I believe this species at one time had a much larger distribution and became isolated in the east by glaciation. To be considered is that *C. limbata* had a more extensive distribution before the last glaciation, and that

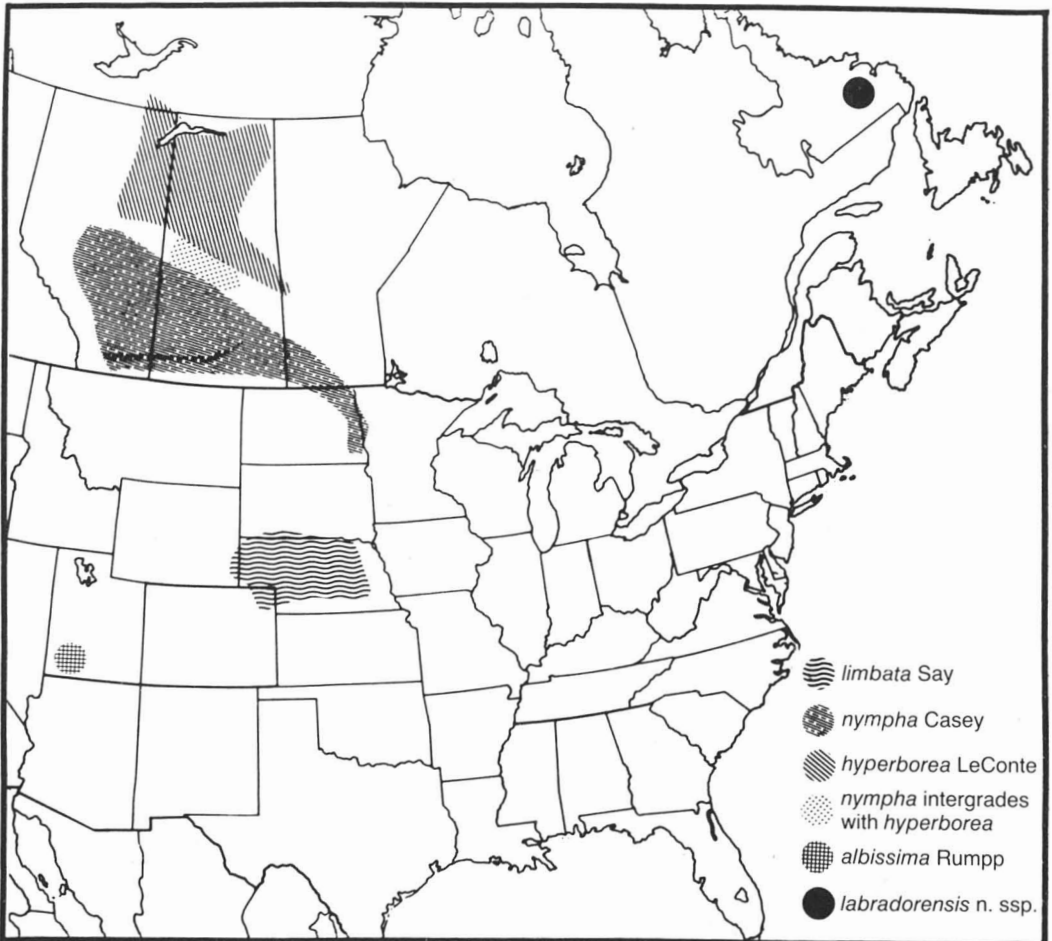


Figure 22. The known distribution for the subspecies of *Cicindela limbata* Say.

the species survived glaciation in the eastern United States, south of the ice sheet, as mentioned by Campbell (1980) for other species. Graves (1988) mentions the possibility of an off-shore refugium for *C. hirticollis rhodensis* which also prefers sandy habitats. It can be argued that adults of *C. limbata* (an insect which inhabits sparsely vegetated sand), a close relative of *C. hirticollis* Say (Freitag, 1972), would probably have little difficulty keeping up with the glacial melt and, assuming the presence of an adequate supply of prey, would readily adapt to the climate of the period as noted for *C. hirticollis* (Graves, 1988). *C. limbata* could have followed this glacial retreat north from the refugium to its present location at Goose Bay as the ice sheet retreated.

This recent isolation may explain the close resemblance of some specimens of nominate *C. limbata* to the Labrador population. Moreover, additional populations of *C. limbata* may occur between the widely separated Labrador and western Minnesota populations, as Harris (1911) listed *C.l. hyperborea* from James Bay, Canada. This location would place a possible population about halfway between the widely separated Labrador population and the populations of subspecies *nympha* from eastern North Dakota and western Minnesota. This location would also represent another disjunct population for *C. limbata*.

Acknowledgements

I wish to thank Dr David J. Larson, Department of Biology, Memorial University of Newfoundland, St. John's, for kindly letting me use his material: The description of the Goose Bay, Labrador, population of *C. limbata* would not have been possible without his help. Many of the Canadian locations for *C.l. hyperborea*, *C.l. nympha* and intergrades between these two subspecies were provided by Mr and Mrs John Carr, of Calgary, Alberta, who have extensively collected the species: The distribution

map could not have been completed without their help. I also wish to thank Dr Richard Freitag, of the Department of Biology, Lakehead University, Thunder Bay, Ontario, and Mr Ronald L. Huber, Prairie Village, Kansas, for reviewing a draft of this paper and to Mr John H. Acorn, Department of Entomology, University of Alberta, Edmonton, for providing specimens and reviewing drafts of the paper.

References

- CAMPBELL, J. M., 1980. Distribution patterns of Coleoptera in eastern Canada. — *Can. Ent.* 112: 1161-1175.
- CASEY, T. L., 1913. Studies in the Cicindelidae and Carabidae of America. Memoirs on the Coleoptera, 4. — New Era Publishing Co., Lancaster, Penn., 192 p.
- FREITAG, R., 1972. Female genitalia of the North American species of the *Cicindela maritima* group (Coleoptera: Cicindelidae). — *Can. Ent.*, 104: 1277-1306.
- GRAVES, R. C., 1988. Geographic variation in the North American tiger beetle, *Cicindela hirticollis* Say, with a description of five new subspecies (Coleoptera: Cicindelidae). — *Can. Ent.*, 120: 647-678.
- HARRIS, E. D., 1911. North American Cicindelidae in the Harris collection. — Truan Press, Yonkers, New York, 68 p.
- LARSON, D. J., 1986. The tiger beetle, *Cicindela limbata hyperborea* LeConte, in Goose Bay, Labrador (Coleoptera: Cicindelidae). — *Coleopt. Bull.*, 40: 249-250.
- LECONTE, J. L., 1863. New species of North American Coleoptera. — *Smithson. misc. Collns.*, no. 167, 86 p.
- RUMPP, N. L., 1961. Three new tiger beetles of the genus *Cicindela* from southwestern United States. — *Bull. Sth. Calif. Acad. Sci.*, 60, part 3, p. 165-187.
- SAY, T., 1823. Descriptions of coleopterous insects collected in the late expedition to the Rocky Mountains, performed by order of Mr Calhoun, Secretary of War, under the command of Major Long. — *J. Acad. nat. Sci. Philad.*, 3, part 1, p. 139-216.

Appendix

MATERIAL EXAMINED

(Localities and data with* indicate material collected by the author)

Cicindela limbata limbata

NEBRASKA. Arthur Co.: 4.5 miles north of Arthur, May 19, 1987*; 2 miles south of Lynn, September 26, 1971*. Blaine Co.: 5 miles north of Brewster, September 25, 1971*. Cherry Co.: 8 miles south of Valentine, August 30, 1981*; 9 miles south of Valentine, September 3, 1972*; 21 miles south of Valentine, May 30, 1981*; 29 miles south of Valentine, May 30, 1981*. Grant Co.: 8

miles west of Hyannis, May 26, 1974*. Hooker Co.: 3 miles east of Muller, May 26, 1974*. Lincoln Co.: 9 miles northeast of North Platte, July 25, 1981*; 14.5 miles northwest of North Platte, May 17, 1987*. Logan Co.: 4 miles north of Stapleton, May 18, 1985*; 8 miles north of Stapleton, July 26, 1982*. Sheridan Co.: 3 miles west of Antioch, May 26, 1974*. Thomas Co.: 4 miles west of Thedford,

May 26, 1974*; 5.5 miles south of Thedford, September 4, 1982*; 10.5 miles south of Thedford, May 18, 1985*.

C. l. nymppha

ALBERTA. Empress, June 10, 1984 (J. Acorn); Alberta-Saskatchewan border, 7 miles south of Empress, May 19, 1974 (G. Hilchie). — MANITOBA. Aweme, July 31, 1979*. — MINNESOTA. Polk Co.: Fertile Dunes, July 26, 1970*. — NORTH DAKOTA. Pembina Co.: Cavalier Dunes, August 25, 1977 (T. McCabe); 11 miles west of Cavalier, May 27, 1979*, April 28, 1980*. Richland Co.: 10 miles west of Walcott, June 8, 1969 & August 10, 1969 (R. Huber); 18 miles north of Wyndmere, July 17, 1971*, August 16, 1970*, May 31, 1976*.

C. l. nymppha intergrade with *C. l. hyperborea*

SASKATCHEWAN. Junction of Highways 2 and 165 east, August 11, 1984 (B.F. & J.L. Carr).

C. l. hyperborea

ALBERTA. 95 km north on 914 from 165, east of

Elak Base, June 12, 1987 (T. Lawton); Fort Mackay, 4.5 km north of bridge, May 13-28, 1979 (J. Ryan & G. Hilchie); Fort Mackay, June 10-24, 1979, July 8-25, 1979 (G. Hilchie); 30 km north of Fort Mackay, June 27, 1984 (G. Hilchie). — NORTH-WEST TERRITORIES. Fort Smith, July 21, 1950 (J. B. Wallis). — SASKATCHEWAN. Highway 955 at Clearwater River, June 11, 1987 (T. Lawton); Italy Lake, 36 km north of Missinipe, May 9, 1987 (T. Lawton); Hasbala Lake, June 29, 1973 (R. Hooper); South shore of Lake Athabasca, July 11, 1978 (R. Hooper); Thompson Bay Dunes, Lake Athabaska, July 19-21, 1985 (J. Acorn).

C. l. albissima

UTAH. Coral Pink Sand Dunes, July 26, 1968 (R. Ward), May 30, 1968, (E. Day), April 17, 1983 (J. Stamatov).

C. l. labradorensis n. ssp.

NEWFOUNDLAND. Labrador: 3 miles up Churchill Road, July 21, 1980 (P. Rideout); Goose Bay, July 3, 1984 (Larson & Butt), August 7, 1984 (Colbo).

VARIABILITÉ SPATIALE DE L'ESTIMATION DE L'ÉVAPOTRANSPIRATION POTENTIELLE AU QUÉBEC MÉRIDIONAL¹

Philippe ROCHETTE

Centre de recherches sur les terres, Direction de la recherche
Agriculture Canada, Ottawa (Ontario) K1A 0C6

et

Pierre-André DUBÉ

Département de phytologie
Faculté de l'agriculture et de l'alimentation
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4

Résumé

Une équation empirique estimant l'évapotranspiration potentielle (*ETP*) a été calibrée à 12 endroits du Québec méridional. Les équations régionales ont été comparées entre elles et leur utilisation a été jugée statistiquement préférable à celle d'une équation calibrée sur leurs dossiers regroupés. Bien que justes pour l'ensemble de la saison de croissance, les valeurs d'*ETP* estimées par les équations régionales ont été systématiquement supérieures à celles produites par l'approche de Penman au début et à la fin de la saison et inférieures en juillet et en août. Un coefficient empirique de correction est proposé pour réduire cette tendance. Les écarts types de l'erreur d'estimation des équations régionales, exprimés en pourcentage des valeurs estimées par l'équation de Penman, sont de 28 % pour une journée, 20 % pour trois jours, 14 % pour sept jours, 13 % pour dix jours, 8 % pour 30 jours et 3 % pour la saison entière.

Abstract

An empirical model for potential evapotranspiration (*ETP*) estimation was calibrated at 12 sites in southern Québec. Locally calibrated models were compared and their utilization was judged statistically superior to that of a model calibrated on all stations data. Although accurate for the whole growing season, the *ETP* estimates produced by regional models were found to be systematically higher than those given by Penman's equation at the beginning and at the end of the season, and lower during July and August. An empirical correction coefficient is proposed to minimize this effect. The standard deviation of the estimation error by regional models, expressed as a percentage of the *ETP* estimates by Penman's equation, was 28% for one day, 20% for three days, 14 % for seven days, 13% for ten days, 8% for 30 days and 3% for the entire season.

Introduction

L'évapotranspiration potentielle (*ETP*) est un des paramètres agroclimatiques qui a été le moins étudié au Québec. Peu de travaux ont impliqué sa mesure directe ou son estimation à l'aide d'équations issues du budget énergétique d'un couvert végétal (Ferland, 1969). Les études climatologiques de ce paramètre ont, quant à elles, utilisé des estimations produites par des relations empiriques calibrées ailleurs (Massin, 1971; Wilson,

1971). Les seules équations empiriques estimant l'*ETP*, calibrées au Canada, sont celles proposées par Baier & Robertson (1965) dont la plus simple (BR1) s'exprime :

$$ETP_{BR1} = 0,094 (-87,03 + 0,928T_{max} + 0,933AT + 0,486Re)$$

où T_{max} est la température maximale (°F), AT est l'amplitude journalière de la température de l'air (°F) et Re est la radiation solaire au sommet de l'atmosphère ($\text{cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$).

La précision des estimations faites à l'aide de BR1 a toutefois été jugée déficiente à certains

¹ Contribution n° 89-113 du Centre de recherches sur les terres

endroits du Québec méridional par Rochette & Dubé (1989). Ces derniers ont suggéré deux modifications à BR1 qui ont permis de réduire significativement l'erreur mensuelle d'estimation aux endroits où BR1 était la moins adéquate. La nouvelle équation (BRP-EV) proposée par ces auteurs est :

$$ETP_{BRP-EV} = a_{0i} + a_{1i} Tmax + a_{2i} ATx + a_{3i} Re$$

où ATx est l'écart entre la valeur de AT pour la journée considérée et sa normale pour le mois ($^{\circ}C$), $Tmax$ est exprimée en $^{\circ}C$ et l'indice i représente la classe de vitesse moyenne de vent estival pour laquelle l'équation a été calibrée (Rochette & Dubé, 1989).

L'utilisation d'une seule équation empirique pour l'estimation de l' ETP sur un territoire au climat et à la géographie hétérogènes est discutable. Jarvis *et al.* (1981), dans une revue des méthodes d'estimation de l'évapotranspiration, insistent, en effet, sur la faible probabilité que les équations empiriques donnent des estimations justes lorsqu'utilisées en-dehors des conditions où elles ont été calibrées. De Jong & Tugwood (1987) ont, à ce sujet, suggéré qu'il était préférable de recalibrer localement BR1 lorsque les valeurs estimées d' ETP devaient servir au calcul d'un bilan hydrique au Canada.

Une étude a donc été menée dans le but de vérifier si la calibration locale de BR1 et BRP-EV est statistiquement justifiée au Québec méridional et, le cas échéant, de proposer de nouvelles équations régionales du type BRP-EV pour y estimer l' ETP .

Matériel et méthodes

Cette étude se fonde sur les données météorologiques, de mai à septembre inclusivement, de 12 stations synoptiques opérées au Québec par le Service de l'environnement atmosphérique du ministère canadien de l'Environnement. Les coordonnées géographiques et la période étudiée pour chacune des stations sont présentées au tableau I. Les variables météorologiques journalières retenues sont la température de l'air (thermomètres sec et humide), la vitesse moyenne du vent et le nombre d'heures d'insolation. La liste des abréviations et symboles est présentée à l'Annexe I.

JUSTIFICATION STATISTIQUE DES ÉQUATIONS RÉGIONALES

Des équations de type BR1 et BRP-EV ont été calibrées à chaque station sur les données de l'ensemble de la période étudiée. L' ETP calculée selon l'équation de Penman (1963) (ETP_{PEN}), telle que présentée par Rochette & Dubé (1989), a servi de référence pour les calibrations. Ces équations ont ensuite été soumises au test de Chow (Koutsoyiannis, 1977). Ce test compare les équations de régression données par des populations individuelles à celle obtenue sur le groupement de ces populations par un rapport de F calculé selon l'expression suivante :

$$F_{a_1 + a_2 + \dots + a_n - 2k}^k = \frac{[SEC_T - (SEC_1 + SEC_2 + \dots + SEC_n)]/k}{(SEC_1 + SEC_2 + \dots + SEC_n)/(a_1 + a_2 + \dots + a_n - 2k)}$$

où a_n est le nombre d'observations du $n^{\text{ième}}$ groupe, k est le nombre de variables dans l'équa-

TABLEAU I

Description des sites météorologiques utilisés

| Station | Latitude | Longitude | Altitude (m) | Période étudiée | Vent estival moyen à 2m ($km \cdot h^{-1}$) |
|---------------|----------|-----------|--------------|-----------------|---|
| Ottawa | 45°19' | 75°40' | 114 | 1972-1985 | 8,0 |
| Québec | 46°48' | 71°23' | 75 | 1972-1985 | 8,3 |
| Montréal | 45°28' | 73°45' | 30 | 1972-1985 | 9,3 |
| Sherbrooke | 45°26' | 71°41' | 238 | 1978-1985 | 5,5 |
| Mirabel | 45°41' | 74°02' | 82 | 1977-1985 | 6,8 |
| Sainte-Agathe | 46°03' | 74°17' | 395 | 1972-1985 | 6,7 |
| Baie-Comeau | 49°08' | 68°12' | 22 | 1978-1985 | 10,8 |
| Sept-Îles | 50°13' | 66°15' | 58 | 1972-1985 | 9,9 |
| Gaspé | 48°46' | 64°29' | 28 | 1978-1985 | 7,8 |
| Mont-Joli | 48°36' | 68°12' | 46 | 1972-1985 | 11,8 |
| Roberval | 48°31' | 72°16' | 180 | 1978-1985 | 10,3 |
| Val d'Or | 48°03' | 77°47' | 338 | 1972-1985 | 8,8 |

tion, et SEC_n et SEC_T sont les sommes des carrés des écarts des équations issues respectivement du $n^{\text{ème}}$ groupe et de la population formée de l'union de tous les n groupes. L'hypothèse testée affirme que les équations obtenues des groupes individuels sont identiques, et elle sera acceptée si le rapport de F calculé est plus petit ou égal à la valeur théorique donnée au niveau 0,05.

Les calibrations des modèles consistent en des régressions linéaires multiples, et ont été réalisées à l'aide de la procédure REG de SAS (1982).

Résultats et discussion

JUSTIFICATION DES ÉQUATIONS RÉGIONALES

Des tests de Chow (Koutsoyiannis, 1977) ont été exécutés sur les équations BR1 de chaque paire possible (66) de stations. Seulement neuf d'entre eux (14 %) ont indiqué des paires composées de stations dont les données pouvaient être décrites par une même équation de régression linéaire (seuil = 0,05). Un seul groupe de trois stations, formé de Val d'Or, Roberval et Gaspé, a pu être identifié selon le même critère (tableau II).

Ces résultats montrent que les équations BR1 sont hautement influencées par les conditions locales et, qu'au Québec, il est généralement préférable, si nous voulons maximiser la précision des estimations, de ne pas regrouper plusieurs stations afin de définir une équation qui leur serait commune. De plus, les stations dont les équations sont statistiquement semblables ne présentant

pas toujours une continuité géographique l'une par rapport à l'autre, la définition de la région où pourrait s'appliquer leur équation commune est difficile à préciser. Par exemple, la détermination d'une zone commune aux stations de Val d'Or, Roberval et Gaspé, situées dans des territoires aux climats nettement différents et à environ 800 km l'une de l'autre est difficilement réalisable.

Des tests de Chow ont également été exécutés sur les équations BRP-EV de toutes les paires de stations possibles (66) afin de voir si l'utilisation de AT_x permet de former des associations spatiales plus nettes que celle de AT . Cette fois, 13 paires de stations (20 %) ont constitué autant de populations pouvant être décrites par une équation statistiquement semblable à celles obtenues sur chacune des stations qui les composent (tableau II).

Quatre groupes de trois stations ont également pu être formés. Il s'agit d'Ottawa et Montréal avec Sherbrooke ou Mirabel, et de Québec et Mirabel avec Ste-Agathe ou Gaspé. Les deux premiers groupes représentent des stations situées dans le sud de la province et il est plausible qu'ils puissent former des régions où l' ETP serait exprimée par une seule équation BRP-EV. Il en est de même pour le groupe comprenant Québec, Mirabel et Ste-Agathe localisé dans les Laurentides ou à leur contrefort. Ces associations ne nous sont cependant pas apparues assez marquées pour que nous les utilisions de préférence aux équations calibrées aux stations individuelles. Elles confirment cependant que la modification apportée à la variable AT rend l'équation plus sensible à cer-

TABLEAU II

Paires et groupes de trois stations* ayant des expressions statistiquement semblables de l'équation n° 1 de Baier & Robertson originale (BR1) et modifiée (BRP-EV)

| BR1 | | | Paires de stations semblables | | | BRP-EV | | |
|-----------------------|----|-----------------------|-------------------------------|----|----------------------------|--------|--|--|
| Ottawa | et | Montréal | Ottawa ^{2,3} | et | Montréal ^{2,3} | | | |
| Ottawa | et | Sainte-Agathe | Ottawa | et | Sherbrooke ² | | | |
| Montréal | et | Québec | Ottawa | et | Mirabel ^{3,4,5} | | | |
| Québec | et | Gaspé ¹ | Montréal | et | Sherbrooke | | | |
| Mirabel | et | Sainte-Agathe | Montréal | et | Mirabel | | | |
| Mirabel | et | Gaspé | Québec ^{4,5} | et | Mirabel | | | |
| Val d'Or ¹ | et | Roberval ¹ | Québec | et | Sainte-Agathe ⁴ | | | |
| Val d'Or | et | Gaspé | Québec | et | Gaspé ⁵ | | | |
| Roberval | et | Gaspé | Mirabel | et | Sainte-Agathe | | | |
| | | | Mirabel | et | Gaspé | | | |
| | | | Val d'Or | et | Roberval | | | |
| | | | Roberval | et | Gaspé | | | |
| | | | Roberval | et | Mont-Joli | | | |

* Les stations identifiées par un même chiffre forment un groupe de trois stations statistiquement semblables au seuil de 0,05.

taines particularités des conditions environnementales locales et lui donne une expression plus semblable d'une station à l'autre.

CALIBRATION DES ÉQUATIONS RÉGIONALES

À la lumière des résultats obtenus à la section précédente, il apparaît que le groupement de toutes les stations dans une équation provinciale n'est pas statistiquement justifié. Nous proposons donc l'utilisation d'équations régionales de type BRP-EV pour l'estimation de l'*ETP* au Québec méridional.

Les calibrations des équations régionales BRP-EV ont été réalisées à chaque station primaire à l'aide de toutes les valeurs d'*ETP*_{PEN} journalières disponibles. L'effet moyen de la vitesse du vent sur l'*ETP* a été exprimé par la calibration d'équations différentes pour des vitesses de vent de 0,5 à 2 fois (par incrément de 0,1) la vitesse réelle du vent journalier (Rochette & Dubé, 1989). Les coefficients de toutes ces équations sont regroupés à l'Annexe II alors que ceux des équations calibrées à la vitesse réelle du vent sont présentés au tableau III.

Le coefficient de détermination (R^2) des différentes équations régionales a varié de 0,60 à 0,73. Ces statistiques sont semblables à celles obtenues dans une étude à plus grande échelle (Rochette & Dubé, 1989) et à celles rapportées par Baier & Robertson (1965).

L'examen des coefficients de l'équation aux différentes stations (tableau III) révèle que celui de *ATx* passe du simple au double, de sa valeur la plus faible à la plus grande. Celui de *Tmax* est encore plus variable, alors que celui de *Re* est plus constant. Il est possible d'avoir une indication de

l'importance relative de la contribution des différentes variables dans l'expression de l'*ETP* en utilisant leurs valeurs moyennes approximatives dans l'équation. Ainsi, à Ottawa, pour des valeurs de $950 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ pour *Re*, de 30°C pour *Tmax* et de $\pm 3^\circ\text{C}$ pour *ATx*, *Re* est de loin la variable la plus importante, suivie par *Tmax* et *ATx* qui ne représentent respectivement que 15 % et 7 % de la contribution de *Re*. On note cependant qu'à certaines stations maritimes (Sept-Îles, Baie-Comeau, Gaspé et Mont-Joli), la contribution de *Re* est diminuée sensiblement, alors que celle des deux autres variables est nettement plus forte.

VALIDATION DES ÉQUATIONS

Dans le but de déterminer la capacité d'estimation des équations régionales, nous avons choisi au hasard sept années, sur les 14 couvertes par l'étude, dont les données ont servi à recalibrer BRP-EV. Les observations des sept autres années ont par la suite été utilisées pour la validation des équations.

Les statistiques des erreurs journalières d'estimation de l'*ETP* par BRP-EV pour la période de validation sont présentées au tableau IVa. Les erreurs moyennes journalières varient de $-0,1$ à $0,1 \text{ mm}$ pour l'ensemble de la saison. Bien que ces valeurs soient très faibles, l'examen de leur variation journalière au cours de la saison montre qu'elles sont, en moyenne, positives (surestimation) en mai et septembre, alors qu'elles sont négatives (sous-estimation) en juillet. Le patron de variation est donné pour Ottawa à la figure 1. On y observe (courbe «avant correction») une surestimation de 12 % en mai et de 15 % en septembre, alors que la sous-estimation est de 10 % en juillet.

TABLEAU III

Coefficients des équations régionales BRP-EV calibrées au Québec méridional à la vitesse réelle du vent (mai à septembre)

| Station | Ordonnée à l'origine | <i>Tmax</i> ($\times 10^{-2}$) | <i>ATx</i> ($\times 10^{-1}$) | <i>Re</i> ($\times 10^{-3}$) |
|---------------|----------------------|-------------------------------------|------------------------------------|-----------------------------------|
| Ottawa | -1,76 | 2,61 | 1,30 | 5,70 |
| Québec | -1,44 | 1,54 | 1,25 | 5,15 |
| Montréal | -1,90 | 2,67 | 1,40 | 5,82 |
| Sherbrooke | -1,96 | 2,35 | 0,68 | 5,20 |
| Mirabel | -1,82 | 2,21 | 1,22 | 5,45 |
| Sainte-Agathe | -1,92 | 2,15 | 1,15 | 5,38 |
| Baie-Comeau | -1,21 | 6,63 | 1,22 | 3,59 |
| Sept-Îles | -1,05 | 4,32 | 1,62 | 3,86 |
| Gaspé | -1,29 | 4,25 | 0,82 | 4,07 |
| Mont-Joli | -1,08 | 7,27 | 0,78 | 3,64 |
| Roberval | -1,67 | 5,15 | 1,18 | 4,79 |
| Val d'Or | -1,75 | 3,88 | 0,95 | 5,12 |

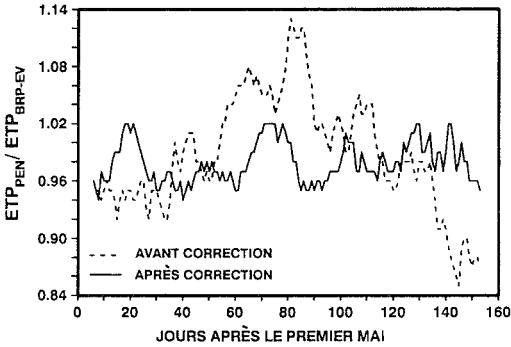


Figure 1. Variation du rapport entre l'ETP donnée par l'équation de Penman (ETP_{PEN}) et celle estimée par BRP-EV (ETP_{BRP-EV}) au cours de la saison de croissance à Ottawa avant et après l'utilisation du coefficient α .

Cette distribution temporelle particulière de l'erreur est due au fait que, dans le processus d'ajustement des courbes par la technique des moindres carrés utilisée par la régression linéaire, les plus faibles valeurs de la variable dépendante sont toujours surestimées alors que les plus fortes sont, au contraire, toujours sous-estimées. Or, au Québec méridional, les valeurs d'ETP les plus fortes sont étroitement corrélées avec le mois de juillet et les plus faibles avec les extrémités de la saison. Le patron saisonnier de variation temporelle de l'erreur d'estimation s'en trouve donc expliqué.

Ce biais systématique de l'erreur d'estimation réduit le potentiel d'utilisation pratique des équations. Afin de corriger ce problème, nous

avons opté pour l'utilisation d'un coefficient empirique α qui multiplie la valeur journalière donnée par BRP-EV. Ce coefficient est défini comme étant la valeur moyenne du rapport « ETP_{PEN} / ETP_{BRP-EV} » pour une journée donnée de la saison de croissance. Il est calculé sur une période de plusieurs années et sa valeur est exprimée à chaque station par une fonction polynomiale du nombre de jours après le premier mai (JM). La nouvelle expression de BRP-EV, appelée BR_{LAVAL} , se définit comme suit :

$$ETP_{LAVAL} = \alpha \times ETP_{BRP-EV}$$

où :

$$\alpha = a_0 + a_1 JM + a_2 JM^2 + \dots + a_6 JM^6 + a_7 JM^7$$

Les polynômes définissant α , utilisées dans l'étude de validation, ont été déterminées avec les observations de la période de calibration.

L'amplitude du patron de variation de l'erreur d'estimation au cours de la saison a été grandement réduite par l'utilisation de BR_{LAVAL} (figure 1) sans en affecter la valeur moyenne ni l'écart type (tableau IVa). Nous avons donc retenu cette version de l'équation. Les fonctions polynomiales définissant α , déterminées avec les observations de l'ensemble de la période «1972-1982», sont présentées au tableau V.

Les valeurs moyennes et les écarts types des erreurs d'estimation (période de validation) pour des cumuls d' ETP_{LAVAL} sur des périodes de trois, sept, dix et 30 jours, de même que pour la saison entière, sont présentées au tableau IVb. L'erreur moyenne en valeur absolue est de 0,1 mm et son

TABLEAU IVa

Moyenne (\bar{x} , mm) et écart type (s) des erreurs journalières d'estimation de l'ETP ($ETP_{BR} - ETP_{PEN}$) par BRP-EV et BR_{LAVAL}

| Station | Erreurs d'estimation | | | | Référence |
|---------------|----------------------|-----|--------------|-----|-----------|
| | BRP-EV | | BR_{LAVAL} | | Penman |
| | \bar{x} | s | \bar{x} | s | \bar{x} |
| Ottawa | 0,1 | 1,0 | 0,1 | 0,9 | 3,3 |
| Québec | 0,0 | 0,9 | 0,0 | 0,8 | 3,0 |
| Montréal | 0,1 | 0,9 | 0,1 | 0,9 | 3,3 |
| Sherbrooke | 0,0 | 0,8 | 0,0 | 0,8 | 2,8 |
| Mirabel | 0,0 | 0,8 | 0,0 | 0,8 | 3,3 |
| Sainte-Agathe | 0,1 | 0,8 | 0,1 | 0,8 | 2,8 |
| Baie-Comeau | -0,1 | 0,8 | -0,1 | 0,8 | 2,8 |
| Sept-Îles | 0,0 | 0,7 | 0,0 | 0,7 | 2,5 |
| Gaspé | 0,0 | 0,8 | 0,0 | 0,8 | 2,6 |
| Mont-Joli | 0,0 | 1,0 | 0,0 | 0,9 | 3,0 |
| Roberval | -0,1 | 0,9 | -0,1 | 0,9 | 3,1 |
| Val d'Or | 0,0 | 0,9 | 0,0 | 0,8 | 2,9 |

TABLEAU IVb

Moyenne (\bar{x} , mm) et écart type (s) des erreurs d'estimation de l'ETP ($ETP_{LAVAL} - ETP_{PEN}$) par BR_{LAVAL} pour des cumuls de 3,7,10 et 30 jours, de même que pour l'ensemble la saison de croissance

| Station | 3 jours | | | 7 jours | | | 10 jours | | | 30 jours | | | Saison | | |
|---------------|---------------------|-----|-----------|---------------------|-----|-----------|---------------------|-----|-----------|---------------------|-----|-----------|---------------------|-----------|--------|
| | Erreur d'estimation | | Penman | Erreur d'estimation | | Penman | Erreur d'estimation | | Penman | Erreur d'estimation | | Penman | Erreur d'estimation | | Penman |
| | \bar{x} | s | \bar{x} | \bar{x} | s | \bar{x} | \bar{x} | s | \bar{x} | \bar{x} | s | \bar{x} | s | \bar{x} | |
| Ottawa | 0,3 | 2,0 | 10,0 | 0,8 | 3,4 | 23,6 | 1,2 | 4,2 | 33,9 | 3,9 | 7,6 | 105,6 | 20,9 | 21,7 | 609,7 |
| Québec | 0,0 | 1,7 | 9,2 | 0,1 | 2,9 | 21,6 | 0,2 | 3,6 | 31,1 | 0,6 | 6,5 | 97,0 | 1,6 | 12,0 | 558,0 |
| Montréal | 0,2 | 1,9 | 10,0 | 0,4 | 3,2 | 23,6 | 0,6 | 3,9 | 33,9 | 2,8 | 7,3 | 103,5 | 11,4 | 13,8 | 605,4 |
| Sherbrooke | 0,1 | 1,6 | 8,4 | -0,2 | 2,6 | 19,9 | -0,2 | 3,3 | 28,7 | -0,5 | 6,2 | 91,1 | -1,2 | 12,8 | 497,3 |
| Mirabel | 0,0 | 1,8 | 9,9 | 0,1 | 3,2 | 23,1 | 0,2 | 4,1 | 33,0 | 0,6 | 7,3 | 99,5 | 5,7 | 22,1 | 530,0 |
| Sainte-Agathe | 0,1 | 1,7 | 8,3 | 0,4 | 3,0 | 19,6 | 0,6 | 3,7 | 28,3 | 2,3 | 6,6 | 88,6 | 9,4 | 13,1 | 500,2 |
| Baie-Comeau | -0,3 | 1,5 | 8,4 | -0,6 | 2,6 | 19,9 | -0,8 | 3,3 | 28,6 | -2,4 | 6,4 | 90,6 | 11,6 | 13,3 | 494,5 |
| Sept-Îles | 0,0 | 1,5 | 7,6 | 0,0 | 2,4 | 18,0 | 0,1 | 3,0 | 26,0 | 0,1 | 5,6 | 82,2 | 1,8 | 19,4 | 465,8 |
| Gaspé | 0,1 | 1,7 | 7,9 | -0,1 | 2,8 | 18,8 | -0,2 | 3,6 | 27,3 | -0,4 | 7,1 | 87,3 | 5,9 | 15,4 | 477,7 |
| Mont-Joli | 0,1 | 2,1 | 9,1 | -0,1 | 3,6 | 21,4 | -0,0 | 4,5 | 30,9 | 0,4 | 8,6 | 97,0 | -5,4 | 29,3 | 544,3 |
| Roberval | -0,4 | 1,9 | 9,3 | -0,9 | 3,2 | 21,8 | -1,3 | 3,9 | 31,7 | -4,6 | 8,0 | 98,5 | -9,1 | 19,1 | 560,0 |
| Val d'Or | 0,1 | 1,8 | 8,9 | -0,1 | 3,0 | 21,1 | -0,1 | 3,8 | 30,4 | 0,1 | 6,7 | 95,8 | -3,8 | 18,7 | 544,5 |

TABLEAU V

Coefficients des polynômes exprimant α en fonction du nombre de jours après le premier mai (JM)
 $(\alpha = a_0 + a_1JM + a_2JM^2 + a_3JM^3, \dots + a_7JM^7)$

| Station | a_0 | a_1 ($\times 10^{-2}$) | a_2 ($\times 10^{-3}$) | a_3 ($\times 10^{-4}$) | a_4 ($\times 10^{-6}$) | a_5 ($\times 10^{-8}$) | a_6 ($\times 10^{-11}$) | a_7 ($\times 10^{-14}$) |
|--------------------------|-------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|
| Ottawa ¹ | 0,816 | 2,7626 | -1,9373 | 0,61200 | -0,95280 | 0,77494 | -3,1730 | 5,1665 |
| Québec | 0,935 | 0,15911 | 0,0 | 0,0016336 | 0,0 | 0,0 | -0,032473 | 0,17075 |
| Montréal ¹ | 0,738 | 5,0679 | -3,4054 | 1,0162 | -1,5320 | 1,2276 | -5,0082 | 8,1988 |
| Sherbrooke | 0,954 | 0,0 | -0,084197 | 0,03177 | 0,0 | -0,06681 | 0,59704 | -1,5269 |
| Mirabel ¹ | 0,786 | 4,7332 | -3,3224 | 1,0024 | -1,5205 | 1,2233 | -4,9991 | 8,1795 |
| Sainte-Agathe | 0,920 | 0,19048 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | -0,017158 | 0,09471 |
| Baie-Comeau ² | 0,921 | 0,17114 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | -0,016956 | 0,09938 |
| Sept-Îles ² | 0,905 | 0,14606 | 0,0 | 0,0 | 0,0030481 | 0,0 | -0,060253 | 0,29954 |
| Gaspé | 0,847 | 0,52023 | -0,033519 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,00465 |
| Mont-Joli | 0,913 | 0,24503 | 0,0 | 0,0 | -0,0016055 | 0,0 | 0,0035332 | 0,0 |
| Roberval ² | 0,949 | -0,43802 | 0,17896 | -0,013543 | 0,0 | 0,0 | 0,010602 | 0,0 |
| Val d'Or ¹ | 0,764 | 4,1727 | -2,7209 | 0,81383 | -1,2447 | 1,0188 | -4,2734 | 7,2347 |

¹ Utiliser $\alpha = 0,95$ pour le mois de mai.

² Utiliser $\alpha = 0,93$ pour le mois de septembre.

écart type égale 20 % de la valeur de l' ETP_{PEN} pour le cumul sur trois jours. Les mêmes statistiques sont de 0,3 mm et 14 % pour sept jours, de 0,5 mm et 13 % pour dix jours, de 1,6 mm et 8 % pour 30 jours et, finalement, de 7,2 mm et 3 % pour la saison entière. Les résultats pour la saison entière ne sont cependant donnés qu'à titre indicatif, le nombre limité d'observations (≤ 7) ne permettant pas de considérer comme théoriquement valables les statistiques obtenues.

Conclusion

À la lumière de ces résultats et de ceux rapportés par Rochette & Dubé (1989), il apparaît que l' ETP_{PEN} est mieux estimée au Québec méridional par des équations de type BR1 calibrées localement et modifiées pour tenir compte de l'effet moyen de différentes vitesses du vent sur l' ETP (BR_{LAVAL}). Nous suggérons donc que le choix de l'équation BR_{LAVAL} à utiliser à un endroit donné du Québec méridional, pour l'estimation de l' ETP_{PEN} durant la période comprise entre le premier mai et le 30 septembre, se fasse de la façon suivante :

- 1) Identification de la station de référence la plus représentative des conditions climatiques de l'endroit étudié (souvent la plus proche);
- 2) Utilisation de la version de BR_{LAVAL} calibrée à la station de référence pour une vitesse moyenne de vent estival égale à celle de l'endroit en question. Ce dernier paramètre est disponible aux stations du réseau climatolo-

gique du ministère de l'Environnement du Québec (Anonyme, 1985).

Remerciements

Cette étude a été assistée financièrement par le ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec. Les auteurs aimeraient remercier M. Oliva Couture pour son assistance dans le traitement des données et le Dr Henry Hayhoe pour ses commentaires lors de la révision du manuscrit.

Références

- ANONYME, 1985. Statistiques sur les vents. Observations à 8:00 et 18:00 heures, (1977-1984). — Ministère de l'Environnement, Service de la météorologie, Québec, 450 p.
- BAIER, W. & G. W. ROBERTSON, 1965. Estimation of latent evaporation from simple weather observations. — Can. J. Pl. Sci., 45: 276-284.
- DE JONG, R. & P. M. TUGWOOD, 1987. Comparison of potential evapotranspiration models and some applications in soil water modelling. — Can. Agric. Engng, 29: 15-20.
- DOORENBOS, J. & W. O. PRUITT, 1977. Guidelines for predicting crop water requirements. — F.A.O. Irrig. Drain. Pap. no. 24, 142 p.
- FERLAND, M., 1969. Évapotranspiration potentielle au Québec. — Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.), 96: 601-619.
- JARVIS, P. G., W. R. N. EDWARDS & H. TALBOT, 1981. Models of crop and plant water use. — Pages 151-194 in D. A. Rose & D. A. Charles-Edwards

- (ed.). Mathematics and plant physiology. Academic Press, London, 320 p.
- KOUTSOYIANNIS, A., 1977. Theory of econometrics, 2nd edition. — Macmillan Press, London, 681 p.
- MASSIN, B., 1971. Les déficits hydriques au Québec. — Ministère des Richesses naturelles du Québec, n° MP-34, 284 p.
- PENMAN, H. L., 1963. Vegetation and hydrology. — Commonw. Bur. Soils, Farnham Royal, Bucks, England, Tech. Commun. no. 53, 124 p.
- ROCHETTE, P. & P. A. DUBÉ, 1989. Détermination d'une équation simple pour l'estimation de l'évapotranspiration potentielle. — Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.), 116: 193-203.
- SAS (STATISTICAL ANALYSIS SYSTEM), 1982. SAS user's guide: Statistics. — SAS Institute Inc., Cary, North Carolina, 584 p.
- WILSON, W. C., 1971. Le climat du Québec: Atlas agroclimatique, 1^{ère} partie. — Serv. météorol. Can., Étude climatologique n° 11, 5 p. et 65 cartes.

Annexe I

LISTE DES ABRÉVIATIONS ET SYMBOLES

| | | | |
|---------------------------|--|-----------------------------|---|
| <i>AT</i> | = Amplitude thermique journalière (unités indiquées dans le texte); | <i>ETP_{BR1}</i> | = Évapotranspiration potentielle estimée par l'équation BR1 (mm·d ⁻¹); |
| <i>ATx</i> | = Différence entre l'amplitude thermique journalière de la journée étudiée et la normale de l'amplitude thermique journalière du mois auquel elle appartient (°C); | <i>ETP_{BRP-EV}</i> | = Évapotranspiration potentielle estimée par l'équation BRP-EV (mm·d ⁻¹); |
| <i>BR1</i> | = Équation proposée par Baier & Robertson (1965) pour l'estimation de l'évapotranspiration potentielle; | <i>ETP_{LAVAL}</i> | = Évapotranspiration potentielle estimée par l'équation BR _{LAVAL} (mm·d ⁻¹); |
| <i>BR_{LAVAL}</i> | = Équation BRP-EV affectée du coefficient α ($\alpha \times$ BRP-EV); | <i>ETP_{PEN}</i> | = Évapotranspiration potentielle «gazon» telle que définie par Doorenbos & Pruitt (1977) et estimée par l'équation de Penman (1963) (mm·d ⁻¹); |
| <i>BRP-EV</i> | = Version de BR1 modifiée pour tenir compte de l'effet de différentes vitesses moyennes de vent estival sur l' <i>ETP</i> et où <i>AT</i> est remplacée par <i>ATx</i> ; | <i>Re</i> | = Radiation extraterrestre (cal·cm ⁻² ·d ⁻¹); |
| <i>ETP_{BR}</i> | = Évapotranspiration potentielle estimée par une équation du type BR1 (mm·d ⁻¹); | <i>Tmax</i> | = Température maximale journalière de l'air (unités indiquées dans le texte); |
| | | α | = Coefficient empirique corrigeant le patron temporel de la variation de l'erreur d'estimation de l' <i>ETP_{PEN}</i> par BRP-EV ($\alpha = ETP_{PEN}/ETP_{BRP-EV}$). |

Annexe II

Coefficients des équations régionales BRP-EV calibrées à certains pourcentages de la vitesse réelle du vent des stations pour la période 1972-1985 (mai à septembre)

| Station | % du vent réel | Ordonnée à l'origine | <i>Tmax</i> ($\times 10^{-2}$) | <i>ATx</i> ($\times 10^{-1}$) | <i>Re</i> ($\times 10^{-3}$) |
|---------|----------------|----------------------|-------------------------------------|------------------------------------|-----------------------------------|
| Ottawa | 50 | -1,89 | 3,23 | 1,11 | 5,26 |
| | 60 | -1,86 | 3,10 | 1,15 | 5,35 |
| | 70 | -1,83 | 2,98 | 1,18 | 5,44 |
| | 80 | -1,81 | 2,85 | 1,22 | 5,52 |
| | 90 | -1,78 | 2,73 | 1,26 | 5,61 |
| | 100 | -1,76 | 2,61 | 1,30 | 5,70 |
| | 110 | -1,73 | 2,49 | 1,33 | 5,78 |
| | 120 | -1,71 | 2,37 | 1,37 | 5,87 |
| | 130 | -1,68 | 2,24 | 1,41 | 5,96 |
| | 140 | -1,65 | 2,12 | 1,45 | 6,04 |
| | 150 | -1,63 | 2,00 | 1,48 | 6,13 |
| | 160 | -1,60 | 1,88 | 1,52 | 6,22 |

Annexe II (suite)

| Station | % du vent réel | Ordonnée à l'origine | T_{max} ($\times 10^{-2}$) | ATx ($\times 10^{-1}$) | Re ($\times 10^{-3}$) |
|------------|----------------|----------------------|-----------------------------------|-------------------------------|------------------------------|
| | 170 | -1,57 | 1,76 | 1,56 | 6,30 |
| | 180 | -1,55 | 1,63 | 1,60 | 6,39 |
| | 190 | -1,52 | 1,51 | 1,63 | 6,48 |
| | 200 | -1,50 | 1,38 | 1,67 | 6,57 |
| Québec | 50 | -1,54 | 2,24 | 1,08 | 4,76 |
| | 60 | -1,52 | 2,10 | 1,11 | 4,84 |
| | 70 | -1,50 | 1,96 | 1,15 | 4,92 |
| | 80 | -1,48 | 1,82 | 1,18 | 4,99 |
| | 90 | -1,46 | 1,68 | 1,21 | 5,07 |
| | 100 | -1,44 | 1,54 | 1,25 | 5,15 |
| | 110 | -1,42 | 1,39 | 1,28 | 5,23 |
| | 120 | -1,40 | 1,25 | 1,31 | 5,30 |
| | 130 | -1,38 | 1,11 | 1,35 | 5,38 |
| | 140 | -1,36 | 0,96 | 1,38 | 5,46 |
| | 150 | -1,34 | 0,83 | 1,41 | 5,53 |
| | 160 | -1,32 | 0,69 | 1,45 | 5,61 |
| | 170 | -1,30 | 0,55 | 1,48 | 5,69 |
| | 180 | -1,28 | 0,40 | 1,51 | 5,77 |
| | 190 | -1,25 | 0,27 | 1,55 | 5,84 |
| | 200 | -1,23 | 0,12 | 1,58 | 5,92 |
| Montréal | 50 | -1,94 | 3,09 | 1,23 | 5,33 |
| | 60 | -1,93 | 3,01 | 1,26 | 5,43 |
| | 70 | -1,92 | 2,93 | 1,29 | 5,53 |
| | 80 | -1,91 | 2,84 | 1,33 | 5,63 |
| | 90 | -1,91 | 2,76 | 1,36 | 5,72 |
| | 100 | -1,90 | 2,67 | 1,40 | 5,82 |
| | 110 | -1,89 | 2,59 | 1,43 | 5,92 |
| | 120 | -1,88 | 2,50 | 1,46 | 6,02 |
| | 130 | -1,88 | 2,42 | 1,50 | 6,12 |
| | 140 | -1,87 | 2,34 | 1,53 | 6,22 |
| | 150 | -1,86 | 2,25 | 1,56 | 6,31 |
| | 160 | -1,85 | 2,17 | 1,60 | 6,41 |
| | 170 | -1,85 | 2,09 | 1,63 | 6,51 |
| | 180 | -1,84 | 2,00 | 1,66 | 6,61 |
| | 190 | -1,83 | 1,92 | 1,70 | 6,71 |
| | 200 | -1,82 | 1,84 | 1,73 | 6,80 |
| Sherbrooke | 50 | -2,00 | 2,46 | 0,65 | 5,01 |
| | 60 | -1,99 | 2,44 | 0,66 | 5,05 |
| | 70 | -1,98 | 2,42 | 0,67 | 5,09 |
| | 80 | -1,98 | 2,40 | 0,67 | 5,12 |
| | 90 | -1,97 | 2,38 | 0,68 | 5,16 |
| | 100 | -1,96 | 2,35 | 0,68 | 5,20 |
| | 110 | -1,95 | 2,33 | 0,69 | 5,23 |
| | 120 | -1,94 | 2,31 | 0,69 | 5,27 |
| | 130 | -1,93 | 2,29 | 0,70 | 5,31 |
| | 140 | -1,92 | 2,26 | 0,70 | 5,34 |
| | 150 | -1,91 | 2,24 | 0,71 | 5,38 |
| | 160 | -1,90 | 2,22 | 0,71 | 5,41 |
| | 170 | -1,89 | 2,20 | 0,72 | 5,45 |
| | 180 | -1,88 | 2,17 | 0,73 | 5,49 |
| | 190 | -1,87 | 2,15 | 0,73 | 5,52 |
| | 200 | -1,86 | 2,13 | 0,74 | 5,56 |

Annexe II (suite)

| Station | % du vent réel | Ordonnée à l'origine | Tmax ($\times 10^{-2}$) | ATx ($\times 10^{-1}$) | Re ($\times 10^{-3}$) |
|---------------|-------------------|-------------------------|------------------------------|-----------------------------|----------------------------|
| Mirabel | 50 | -1,86 | 2,62 | 1,11 | 5,09 |
| | 60 | -1,85 | 2,54 | 1,13 | 5,16 |
| | 70 | -1,84 | 2,45 | 1,15 | 5,23 |
| | 80 | -1,84 | 2,37 | 1,17 | 5,30 |
| | 90 | -1,83 | 2,29 | 1,20 | 5,37 |
| | 100 | -1,82 | 2,21 | 1,22 | 5,45 |
| | 110 | -1,81 | 2,12 | 1,24 | 5,52 |
| | 120 | -1,81 | 2,03 | 1,26 | 5,59 |
| | 130 | -1,80 | 1,95 | 1,28 | 5,66 |
| | 140 | -1,79 | 1,87 | 1,30 | 5,74 |
| | 150 | -1,79 | 1,79 | 1,33 | 5,81 |
| | 160 | -1,78 | 1,70 | 1,35 | 5,88 |
| | 170 | -1,77 | 1,62 | 1,37 | 5,95 |
| | 180 | -1,76 | 1,53 | 1,39 | 6,02 |
| | 190 | -1,76 | 1,45 | 1,41 | 6,09 |
| | 200 | -1,75 | 1,37 | 1,43 | 6,17 |
| Sainte-Agathe | 50 | -1,95 | 2,46 | 1,04 | 5,08 |
| | 60 | -1,94 | 2,40 | 1,06 | 5,14 |
| | 70 | -1,93 | 2,34 | 1,08 | 5,20 |
| | 80 | -1,93 | 2,27 | 1,10 | 5,26 |
| | 90 | -1,92 | 2,22 | 1,12 | 5,32 |
| | 100 | -1,92 | 2,15 | 1,15 | 5,38 |
| | 110 | -1,91 | 2,09 | 1,17 | 5,43 |
| | 120 | -1,91 | 2,03 | 1,19 | 5,49 |
| | 130 | -1,90 | 1,96 | 1,21 | 5,55 |
| | 140 | -1,90 | 1,90 | 1,23 | 5,61 |
| | 150 | -1,89 | 1,84 | 1,25 | 5,67 |
| | 160 | -1,88 | 1,78 | 1,27 | 5,73 |
| | 170 | -1,88 | 1,71 | 1,29 | 5,79 |
| | 180 | -1,87 | 1,66 | 1,31 | 5,85 |
| 190 | -1,87 | 1,59 | 1,33 | 5,91 | |
| 200 | -1,86 | 1,53 | 1,36 | 5,97 | |
| Baie-Comeau | 50 | -1,34 | 5,92 | 1,03 | 3,53 |
| | 60 | -1,32 | 6,06 | 1,07 | 3,54 |
| | 70 | -1,29 | 6,20 | 1,11 | 3,55 |
| | 80 | -1,26 | 6,34 | 1,15 | 3,57 |
| | 90 | -1,24 | 6,48 | 1,18 | 3,58 |
| | 100 | -1,21 | 6,63 | 1,22 | 3,59 |
| | 110 | -1,18 | 6,76 | 1,26 | 3,60 |
| | 120 | -1,16 | 6,91 | 1,30 | 3,62 |
| | 130 | -1,13 | 7,04 | 1,34 | 3,63 |
| | 140 | -1,10 | 7,19 | 1,37 | 3,64 |
| | 150 | -1,07 | 7,32 | 1,41 | 3,66 |
| | 160 | -1,05 | 7,47 | 1,45 | 3,67 |
| | 170 | -1,02 | 7,60 | 1,48 | 3,68 |
| | 180 | -0,99 | 7,75 | 1,52 | 3,69 |
| | 190 | -0,97 | 7,89 | 1,56 | 3,70 |
| | 200 | -0,94 | 8,03 | 1,60 | 3,72 |
| Sept îles | 50 | -1,18 | 4,27 | 1,34 | 3,67 |
| | 60 | -1,15 | 4,29 | 1,39 | 3,71 |
| | 70 | -1,13 | 4,29 | 1,45 | 3,75 |
| | 80 | -1,10 | 4,30 | 1,50 | 3,78 |

Annexe II (suite)

| Station | % du vent réel | Ordonnée à l'origine | T_{max} ($\times 10^{-2}$) | ATx ($\times 10^{-1}$) | Re ($\times 10^{-3}$) |
|-----------|-------------------|-------------------------|-----------------------------------|-------------------------------|------------------------------|
| | 90 | -1,08 | 4,31 | 1,56 | 3,82 |
| | 100 | -1,05 | 4,32 | 1,62 | 3,86 |
| | 110 | -1,02 | 4,33 | 1,67 | 3,90 |
| | 120 | -1,00 | 4,34 | 1,73 | 3,93 |
| | 130 | -0,97 | 4,35 | 1,78 | 3,97 |
| | 140 | -0,95 | 4,36 | 1,84 | 4,01 |
| | 150 | -0,92 | 4,37 | 1,90 | 4,05 |
| | 160 | -0,90 | 4,37 | 1,95 | 4,08 |
| | 170 | -0,87 | 4,38 | 2,01 | 4,12 |
| | 180 | -0,85 | 4,39 | 2,06 | 4,16 |
| | 190 | -0,82 | 4,40 | 2,12 | 4,20 |
| | 200 | -0,80 | 4,41 | 2,17 | 4,23 |
| Gaspé | 50 | -1,43 | 4,14 | 0,69 | 3,95 |
| | 60 | -1,40 | 4,16 | 0,72 | 3,97 |
| | 70 | -1,37 | 4,18 | 0,74 | 4,00 |
| | 80 | -1,35 | 4,20 | 0,77 | 4,02 |
| | 90 | -1,32 | 4,23 | 0,80 | 4,05 |
| | 100 | -1,29 | 4,25 | 0,82 | 4,07 |
| | 110 | -1,27 | 4,27 | 0,85 | 4,10 |
| | 120 | -1,24 | 4,29 | 0,87 | 4,12 |
| | 130 | -1,21 | 4,31 | 0,90 | 4,15 |
| | 140 | -1,19 | 4,34 | 0,92 | 4,17 |
| | 150 | -1,16 | 4,36 | 0,95 | 4,20 |
| | 160 | -1,13 | 4,38 | 0,97 | 4,22 |
| | 170 | -1,10 | 4,40 | 1,00 | 4,25 |
| | 180 | -1,08 | 4,42 | 1,03 | 4,27 |
| | 190 | -1,05 | 4,45 | 1,05 | 4,30 |
| | 200 | -1,02 | 4,47 | 1,08 | 4,32 |
| Mont-Joli | 50 | -1,32 | 5,74 | 0,68 | 3,78 |
| | 60 | -1,27 | 6,04 | 0,70 | 3,75 |
| | 70 | -1,23 | 6,35 | 0,72 | 3,72 |
| | 80 | -1,18 | 6,66 | 0,74 | 3,69 |
| | 90 | -1,13 | 6,97 | 0,76 | 3,66 |
| | 100 | -1,08 | 7,27 | 0,78 | 3,64 |
| | 110 | -1,04 | 7,58 | 0,80 | 3,61 |
| | 120 | -0,99 | 7,89 | 0,83 | 3,58 |
| | 130 | -0,94 | 8,19 | 0,85 | 3,55 |
| | 140 | -0,90 | 8,51 | 0,87 | 3,52 |
| | 150 | -0,85 | 8,81 | 0,89 | 3,49 |
| | 160 | -0,80 | 9,12 | 0,91 | 3,46 |
| | 170 | -0,76 | 9,43 | 0,93 | 3,43 |
| | 180 | -0,71 | 9,74 | 0,95 | 3,40 |
| | 190 | -0,66 | 10,00 | 0,98 | 3,38 |
| | 200 | -0,62 | 10,30 | 1,00 | 3,35 |
| Roberval | 50 | -1,77 | 4,25 | 0,94 | 4,62 |
| | 60 | -1,75 | 4,43 | 0,99 | 4,65 |
| | 70 | -1,73 | 4,61 | 1,04 | 4,69 |
| | 80 | -1,71 | 4,79 | 1,09 | 4,72 |
| | 90 | -1,69 | 4,97 | 1,13 | 4,75 |
| | 100 | -1,67 | 5,15 | 1,18 | 4,79 |
| | 110 | -1,65 | 5,33 | 1,23 | 4,82 |
| | 120 | -1,63 | 5,51 | 1,28 | 4,86 |

Annexe II (suite et fin)

| Station | % du vent réel | Ordonnée à l'origine | T_{max} ($\times 10^{-2}$) | ATx ($\times 10^{-1}$) | Re ($\times 10^{-3}$) |
|-------------|-------------------|-------------------------|-----------------------------------|-------------------------------|------------------------------|
| | 130 | -1,61 | 5,70 | 1,33 | 4,89 |
| | 140 | -1,59 | 5,88 | 1,38 | 4,92 |
| | 150 | -1,57 | 6,05 | 1,42 | 4,96 |
| | 160 | -1,55 | 6,23 | 1,47 | 4,99 |
| | 170 | -1,53 | 6,42 | 1,52 | 5,03 |
| | 180 | -1,51 | 6,60 | 1,57 | 5,06 |
| | 190 | -1,49 | 6,78 | 1,62 | 5,09 |
| | 200 | -1,47 | 6,96 | 1,66 | 5,13 |
| Val d'Or | 50 | -1,79 | 3,21 | 0,84 | 4,91 |
| | 60 | -1,78 | 3,35 | 0,86 | 4,95 |
| | 70 | -1,77 | 3,48 | 0,89 | 4,99 |
| | 80 | -1,77 | 3,61 | 0,91 | 5,03 |
| | 90 | -1,76 | 3,74 | 0,93 | 5,08 |
| | 100 | -1,75 | 3,88 | 0,95 | 5,12 |
| | 110 | -1,74 | 4,01 | 0,97 | 5,16 |
| | 120 | -1,74 | 4,14 | 0,99 | 5,21 |
| | 130 | -1,73 | 4,27 | 1,02 | 5,25 |
| | 140 | -1,72 | 4,41 | 1,04 | 5,29 |
| | 150 | -1,71 | 4,54 | 1,06 | 5,33 |
| | 160 | -1,70 | 4,67 | 1,08 | 5,38 |
| | 170 | -1,70 | 4,80 | 1,10 | 5,42 |
| | 180 | -1,69 | 4,93 | 1,12 | 5,46 |
| | 190 | -1,68 | 5,07 | 1,15 | 5,50 |
| | 200 | -1,67 | 5,20 | 1,17 | 5,55 |
| Saint John* | 50 | -1,20 | 3,26 | 1,45 | 3,93 |
| | 60 | -1,15 | 3,09 | 1,50 | 3,98 |
| | 70 | -1,10 | 2,92 | 1,55 | 4,02 |
| | 80 | -1,04 | 2,76 | 1,59 | 4,07 |
| | 90 | -0,99 | 2,59 | 1,64 | 4,12 |
| | 100 | -0,94 | 2,43 | 1,69 | 4,16 |
| | 110 | -0,89 | 2,26 | 1,74 | 4,21 |
| | 120 | -0,84 | 2,09 | 1,79 | 4,25 |
| | 130 | -0,79 | 1,92 | 1,83 | 4,30 |
| | 140 | -0,74 | 1,75 | 1,88 | 4,35 |
| | 150 | -0,68 | 1,58 | 1,93 | 4,40 |
| | 160 | -0,63 | 1,42 | 1,98 | 4,44 |
| | 170 | -0,58 | 1,26 | 2,02 | 4,49 |
| | 180 | -0,53 | 1,08 | 2,07 | 4,53 |
| | 190 | -0,48 | 0,92 | 2,12 | 4,58 |
| | 200 | -0,43 | 0,75 | 2,17 | 4,62 |

* Ces équations pour la station de Saint John au Nouveau-Brunswick sont présentées à titre d'information supplémentaire.

NOUVELLES LOCALITÉS POUR LA SALAMANDRE POURPRE (*GYRINOPHILUS PORPHYRITICUS*) AU QUÉBEC

François SHAFFER et Yves BACHAND

Société d'herpétologie de l'Estrie
563, rue Poulin, Sherbrooke (Québec) J1E 2N4

Résumé

L'aire de répartition de la salamandre pourpre [*Gyrinophilus porphyriticus* (Green)] est mal connue au Québec. Des observations dans six nouvelles localités, située à l'est des mentions déjà rapportées, permettent de préciser davantage la répartition de cette espèce.

Abstract

The distribution of the spring salamander [*Gyrinophilus porphyriticus* (Green)] is not well known in Québec. Six new records east of the previously reported ones, help define the distribution of this species more accurately.

La salamandre pourpre [*Gyrinophilus porphyriticus* (Green)] atteint la limite nord de son aire de répartition dans le sud-ouest du Québec. Les travaux de Bleakney (1958), Logier & Toner (1961) et de Brandon (1967) montrent que la répartition de cette espèce au Québec se restreint aux Appalaches, mais ne signalent pas de mention à l'est de Sherbrooke. Plus récemment, Weller (1977) rapporte la récolte de spécimens à l'extérieur du système appalachien, soit au mont Yamaska en région montréalaise. Gordon (1979) signale la présence de la salamandre pourpre au mont Shefford et à l'ouest de la rivière Richelieu, près de Franklin Centre (fig. 1). Au cours des étés 1985 à 1989, huit nouveaux sites abritant la salamandre pourpre ont été trouvés dont six à l'est des mentions décrites par les auteurs précités. Cette note précise donc davantage les limites de répartition de cette espèce, considérée comme rare ou menacée par Cook (1970) et Leclair (1985).

Lors de ces inventaires de la faune herpétologique en Estrie, un total de 33 individus, soit 23 adultes et 10 larves, ont été dénombrés (tableau I). Deux individus ont été photographiés [Musée du Séminaire de Sherbrooke (MSS), 4.9.1 (2), 4.9.1 (3)], un spécimen a été conservé [MSS, 4.9.1. (1)] et les autres ont fait l'objet d'observations sur le terrain. Quatre spécimens capturés par W. F. Weller et J. E. Cebek, à Trottier, sont conservés au Musée national des sciences naturelles (NMNS, 27403). La plus importante concentration d'individus notée se situe au massif des monts Stoke (East Angus et Bishopton) où un total

de 18 individus ont été observés dans seulement trois des 12 ruisseaux du versant est. L'effort de recherche, concentré à proximité de la route, n'a cependant pas été identique à tous les sites.

L'ensemble des sites se situent dans les Appalaches (fig. 1). De toutes les observations rapportées au Québec à ce jour, la plus à l'est a été faite par les auteurs près de Bishopton. Le site de Trottier, où des captures ont été effectuées, représente la station la plus nordique au Québec. Il est permis de croire que des recherches plus étendues pourraient révéler la présence de cette espèce encore plus à l'est et au nord. Les observations réalisées à Katevale et Fairfax sont les premières à l'est de la rivière Magog.

Tous les individus ont été trouvés sous des pierres, dans des ruisseaux permanents au fond rocheux et graveleux. D'une façon générale, l'habitat où les observations ont été faites se caractérise par des ruisseaux provenant de montagnes, où l'eau est claire, froide et s'écoule relativement rapidement. Les ruisseaux s'avèrent pratiquement exempts de dépôts organiques propres aux ruisseaux surfertilisés. Au site de Katevale, l'observation a été faite à proximité de l'embouchure du ruisseau dans le lac Massawippi. Tous les sites sauf ce dernier se situent à une altitude supérieure à 200 m, et trois s'élèvent au-delà de 300 m (tableau I).

Tous les sites d'observation sont situés dans le grand domaine de l'érablière laurentienne (Grandtner, 1966). Ils sont tous entourés de forêts de feuillus. Les sites de Bishopton, Orford,

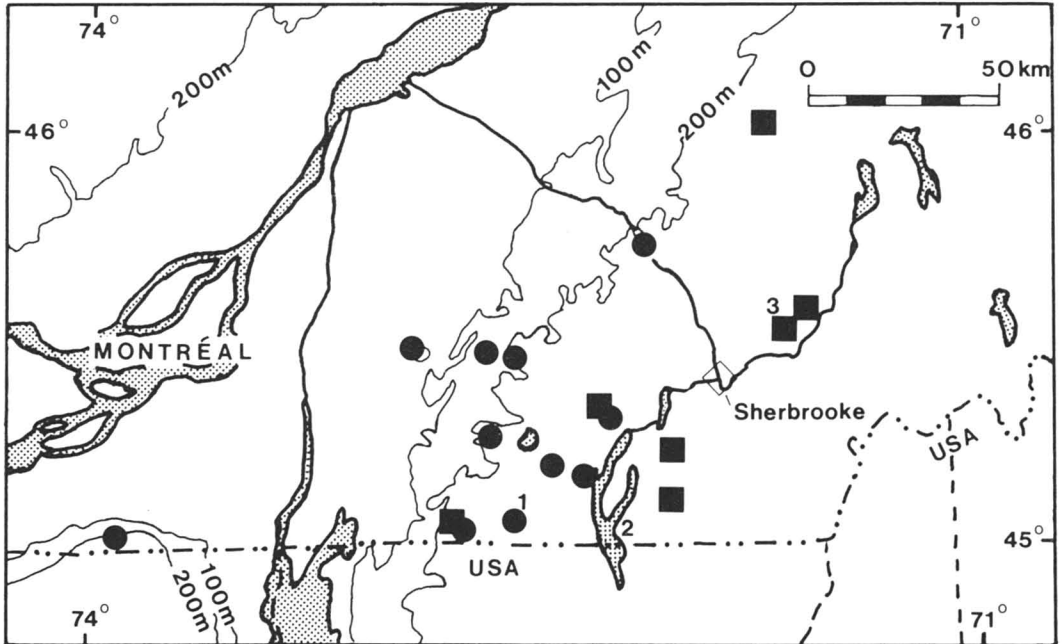


Figure 1. Répartition actuelle de la salamandre pourpre au Québec. Les cercles montrent les localités des mentions précédentes (Weller, 1977; Gordon, 1979); les carrés représentent les nouvelles localités mentionnées par les présents auteurs dans l'Estrie; 1, monts Sutton; 2, lac Memphrémagog; 3, monts Stoke. Fond de carte tiré de Weller (1977).

Katevale et Bolton-Sud sont dans des érablières âgées de 30 à 90 ans. Ceux d'East Angus et de Trottier sont entourés de feuillus intolérants de 30 ans et plus et, dans les endroits mals drainés, de résineux, notamment le sapin baumier [*Abies bal-*

samea (L.) Miller]. Les rives de certains ruisseaux sont occupées par des pruches [*Tsuga canadensis* (L.) Carr.] dans les endroits les plus escarpés. Les bassins versants des ruisseaux visités se composent en partie ou en totalité d'érablières.

TABLEAU I

Coordonnées et altitude des sites d'observation de la salamandre pourpre ainsi que le nombre d'individus observés

| Date | Localité | Coordonnées des sites | Altitude (m) | Nombre ¹ d'individus | Observateurs |
|----------|-------------------------|--------------------------|--------------|---------------------------------|-----------------------------|
| 27/05/85 | Trottier | 46°02'51"N., 71°44'18"O. | 297 | 7(6) | W. F. Weller & J. E. Cebek |
| 15/07/87 | Katevale | 45°13'10"N., 72°00'25"O. | 165 | 2 | Y. Létourneau & S. Deshaies |
| 15/07/88 | Frelighsburg | 45°03'35"N., 72°46'39"O. | 260 | 1 | Y. Bachand & F. Bluteau |
| 30/07/88 | Bolton-Sud ² | 45°09'55"N., 72°26'11"O. | 300 | 3(1) | Y. Bachand & F. Shaffer |
| 22/08/88 | Fairfax | 45°05'50"N., 72°02'31"O. | 315 | 1 | R. Séguin |
| 28/08/88 | East Angus | 45°29'39"N., 71°41'25"O. | 225 | 6 | F. Shaffer |
| 28/08/88 | East Angus | 45°29'51"N., 71°40'23"O. | 205 | 1 | F. Shaffer |
| 28/08/88 | Bishopton | 45°33'06"N., 71°37'09"O. | 250 | 11(3) | F. Shaffer |
| 16/05/89 | Stukely-Sud | 45°18'08"N., 72°16'35"O. | 358 | 1 | F. Shaffer |

¹ Le chiffre entre parenthèses représente le nombre de larves.

² Observation à un site déjà connu (Gordon, 1979).

Certaines perturbations ont été notées à Frelighsburg et Fairfax, où des terres agricoles se trouvent en amont des sites d'observation. À Trottier et East Angus des résidences dispersées sont situées à proximité des cours d'eau en question. Les autres sites bénéficient d'une grande intégrité.

Remerciements

Nous désirons remercier Fanny Bluteau, René Séguin, Stéphane Deshaies, Yves Létourneau, Wayne F. Weller et Joseph E. Cebek de nous avoir laissé consulter leurs notes de terrain. Nous remercions également J. Roger Bider et un correcteur anonyme pour la révision de ce texte.

Références

- BLEAKNEY, J. S., 1958. A zoogeographical study of the amphibians and reptiles of eastern Canada. — *Bull. natn. Mus. Can.*, 155: 1-119.
- BRANDON, R. A., 1967. *Gyrinophilus porphyriticus* (Green). — *Cat. Am. Amphib. Rept.*, 33.1 — 33.3.
- COOK, F. R., 1970. Rare or endangered Canadian amphibians and reptiles. — *Can. Fld-Nat.*, 84: 9-16.
- GRANDTNER, M. M., 1966. La végétation forestière du Québec méridional. — Les Presses de l'Université Laval, Québec, 216 p.
- GORDON, D. M., 1979. New localities for the northern spring salamander and the four-toed salamander in Southwestern Québec. — *Can. Fld-Nat.*, 93: 193-195.
- LECLAIR, R. Jr., 1985. Les amphibiens du Québec: biologie des espèces et problématique de conservation des habitats. — Ministère de Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Services des études écologiques, Série Synthèse, 121 p.
- WELLER, W. F., 1977. Distribution of stream salamander in Southwestern Québec. — *Can. Fld-Nat.*, 91: 299-303.

REVUE DES LIVRES

CODY, William J., 1988. **Flore du parc national du mont Riding, Manitoba.** — Agriculture Canada, Direction générale de la recherche et Environnement Canada, Service canadien des parcs, Publication n° 1818/F, Ottawa, 339 p., 12,6 × 19,5 cm. Couverture souple, 24,75 \$CAN; 29,70 \$US à l'étranger.

Cet ouvrage est une traduction de *Plants of Riding Mountain National Park, Manitoba*, publié simultanément en français et en anglais. L'auteur présente la flore vasculaire du parc national du mont Riding au Manitoba d'une façon simple et attrayante, dans un ouvrage à la portée des botanistes amateurs ou professionnels, des professeurs et des étudiants en botanique, des naturalistes aussi bien que des responsables de l'aménagement des parcs. La flore comprend 88 familles de plantes, 300 genres, 669 espèces, et deux hybrides. Elle est le fruit de deux saisons d'herborisation que l'auteur a effectuées dans le parc en 1979 et en 1983 et de l'examen de récoltes antérieures relevées dans différents herbiers. Le livre comprend une carte détaillée du parc, et deux diagrammes intitulés: (1) les relations entre les principales espèces d'arbres et les facteurs édaphiques et physiographiques, et (2) un profil général de la répartition des principales populations de plantes. Suivent la clé des familles, la flore proprement dite, une liste des espèces exclues, une liste des espèces présentes, une bibliographie, un glossaire et un index.

L'introduction, peut-être un peu brève, comprend des renseignements généraux sur la topographie, la géologie, les formations forestières et les principaux domaines écologiques du parc, et présente le contenu du livre. La clé des familles est simple et peut s'avérer fort utile pour des étudiants en botanique par exemple. La flore elle-même forme la partie principale de l'ouvrage et les courtes descriptions des espèces sont incorporées dans les clés dichotomiques, un peu à la manière du guide d'identification *Rocky Mountain Flora* de William A. Weber (Colorado Associated University Press, Boulder, 1976). Chaque élément de la clé menant à une espèce se termine par le nom latin de la plante, sa répartition, sa localisation, son habitat et sa fréquence dans le parc; les taxons infraspécifiques et les synonymes ainsi que le nom vernaculaire français, s'il y a lieu, sont aussi indiqués. Un peu moins de la moitié des espèces sont illustrées et c'est surtout le port de la plante qui est représenté; ces illustrations sont tirées d'un ouvrage précédent de l'auteur, *Vascular Plants of Continental Northwest Territories, Canada* (Porsild & Cody, Musées nationaux du Canada, 1980). Les clés s'avèrent relativement faciles d'accès et la terminologie utilisée est peu complexe; de plus, la plupart des mots difficiles sont définis dans le glossaire. La taxonomie utilisée est plutôt traditionnelle; dans certains cas, elle est plus actuelle comme en témoigne l'utilisation des noms de familles «Ptéridiacées» et «Aspidiacées»; dans d'autres, elle est moins à jour, par exemple, dans le traitement des genres *Calamagrostis*, *Habenaria*, *Gentiana* et *Aster*. La liste

des 28 espèces exclues est bien documentée et l'auteur indique, le cas échéant, le statut actuel du taxon rejeté. Le glossaire, plutôt bien fait, comprend la plupart des termes techniques utilisés dans les clés; on y retrouve quelques termes d'écologie et de géologie. Ce glossaire constitue une addition intéressante au trop petit nombre de glossaires de termes botaniques publiés en français. L'index des plantes regroupe à la fois les noms scientifiques, les synonymes, les espèces exclues et les noms vernaculaires français.

Ce livre possède plusieurs qualités: son format de poche en facilite l'utilisation sur le terrain, son texte et ses illustrations reproduits sur du papier glacé le rendent attrayant, l'information y est présentée d'une façon claire, et les clés des familles et des genres ainsi que le glossaire en permettent un usage plus universel, auprès des naturalistes du Québec, par exemple.

L'auteur n'en est pas à sa première flore et ses connaissances des plantes se reflètent dans le choix judicieux des caractères des clés. Il y a très peu d'erreurs techniques, sauf peut-être l'emploi de «capsule» pour désigner les fruits de certains genres de Crucifères.

L'ouvrage a malheureusement un défaut majeur: l'édition de la traduction française est de qualité très moyenne. En général, la traduction est adéquate, mais certains passages laissent à désirer ou sont carrément inexacts. Sous le mot «écaille» du glossaire (p. 294), l'expression *a single bract of the involucre* est rendue par «bractée unique de l'involucre» alors que l'auteur voulait désigner «une des bractées de l'involucre»; dans la clé de *Juncus alpinus* (p. 102), *leaves quill-like* est traduit évidemment à tort par «feuilles penniformes»; dans la clé des Ombellifères (p. 206), *leaves decompose* est curieusement traduit par «feuilles décomposées»; et «la» coquille est sans doute celle du titre du diagramme 1 où *tree species* devient «trois espèces»! Parfois c'est l'omission d'un mot qui rend le texte incompréhensible: dans la clé du genre *Oenothera*, en page 200, on lit «Fleurs jaunes, grosses et presque ligneuses»; on a oublié «capsules» devant «grosses». Je m'interroge également sur le choix de certains termes techniques comme «sétigère» pour *bristly*, «scapigère» pour *scapose*, «térétiforme» pour *terete*, d'autant plus que les deux derniers termes ne se retrouvent pas dans le glossaire. D'autre part, il me paraît assez inutile d'encombrer le glossaire de termes comme «caudigère ou caudigère», signifiant «qui porte une queue», puisque cet appendice, quoi qu'en disent certains botanistes, n'est pas l'apanage du monde végétal. Le glossaire est une traduction assez fidèle du texte anglais, mais il ne comprend pas les termes scientifiques que la traduction française a introduits tout au long de l'ouvrage, comme «distique, tristique, gladié, volubile, racémeux, squamiforme, pappiforme», etc., ainsi que la plupart des termes portant le suffixe «-forme». On ne les a pas définis dans le glossaire de la version anglaise parce qu'ils sont utilisés sous une forme plus simple comme *2-ranked*, *3-ranked*, *pappus-like* etc. On a également omis de défi-

nir des termes utilisés dans certaines définitions du glossaire: par exemple, le mot «funicule» apparaît à juste titre dans la définition de «hile», mais on a oublié de le définir. On s'est parfois fourvoyé quant au genre de certains termes scientifiques: pores (p. 11), carpelles (p. 12) et stigmates (p. 132) sont au féminin tandis que stipule (p. 287) est au masculin. Certains noms français de plantes sont inadéquats: «Ail du Canada» ne convient pas à l'*Allium stellatum* (p. 105), ni «Physostégie de Virginie» au *Physostegia ledinghamii* (p. 228). L'erreur vient du fait qu'on a traduit le nom vernaculaire anglais par un de ses équivalents en français sans toujours en vérifier le nom latin. Il y a également un certain nombre d'erreurs typographiques et quelques mauvais choix de caractères (gras, italiques), surtout dans l'index.

Ces lacunes gâchent malheureusement la qualité de cet ouvrage, dont la version française est nettement moins soignée que le texte anglais. Il semble bien que la seule addition d'un réviseur botaniste francophone dans le processus d'édition aurait permis de déceler la grande majorité des défauts énumérés précédemment. On ne peut exiger ni du traducteur ni de l'éditeur de la version française qu'ils connaissent les particularités botaniques des plantes, «penniforme» pour *quill-like* étant un exemple parmi d'autres. Seul un botaniste d'expérience peut s'en apercevoir. William J. Cody (comm. pers.), pour sa part, ne se considère l'auteur que de la version anglaise, et on ne peut l'en blâmer. Si on a comme politique de publier des travaux scientifiques originaux dans les deux langues officielles du Canada, il faudrait que les deux versions soient de qualité équivalente. C'est loin d'être le cas ici. On peut s'interroger sur le choix des livres scientifiques gouvernementaux à traduire, comme celui-ci par exemple, mais si on y tient, il faut se doter de moyens efficaces pour s'assurer d'une lecture appropriée dans chaque discipline et ainsi promouvoir l'excellence du produit de langue française.

Je recommande tout de même l'utilisation ou la consultation de cet ouvrage en français en raison des nombreux points positifs qui le caractérisent.

Jacques CAYOUILLE

Centre de recherches biosystématiques
Agriculture Canada
Ottawa

FALKENMARK, M. & T. CHAPMAN (ed.), 1989.

Comparative hydrology. An ecological approach to land and water resources. — Les Presses de l'UNESCO, Paris, x + 479 p., 143 figures, 59 tableaux, 15,5 × 24 cm. Couverture souple, 180 FF.

Le contenu de ce livre dont l'objet est «l'hydrologie comparative» est assimilable par celui qui a suivi quelques cours en hydrologie ou qui possède une expérience équivalente. Il s'adresse au planificateur de l'utilisation du territoire, à l'aménagiste des ressources naturelles, à l'ingénieur, à l'écologiste et à l'hydrologue. On y compare globalement les caractéristiques hydrologiques des différentes zones écohydrologiques du monde, en faisant ressortir les différences et les similitudes. La matière est organisée en trois sections.

La section A présente le concept de l'hydrologie comparative, sépare les processus hydrologiques entre le

cycle vertical, incluant l'évapotranspiration, et le cycle horizontal, se terminant par l'écoulement, et discute de la classification des régions écohydrologiques. On y retrouve aussi des sujets plus classiques comme la mesure des paramètres hydrologiques, les techniques de comparaisons régionales, et les relations réciproques entre l'utilisation du territoire et les processus hydrologiques. Les sections B et C traitent respectivement des territoires accidentés et plats. Dans chaque cas, on y décrit l'hydrologie des milieux secs et humides, en climats froid, tempéré et chaud.

Ce texte, en mettant l'accent sur la compréhension des interactions entre les composantes hydrologiques et l'écosystème, propose une approche rationnelle pour extrapoler les valeurs hydrologiques connues d'un site à un autre possédant des caractéristiques similaires. Le texte réfute certaines croyances populaires qui sont malheureusement à la base de décisions d'aménagement. Ce volume est donc utile pour l'aménagiste tout en étant une source d'inspiration pour le scientifique. Il représente aussi une source de références couvrant chaque région du monde. J'en recommande l'achat à toute personne qui s'intéresse aux composantes hydrologiques de diverses régions écohydrologiques.

André PLAMONDON

Département des sciences forestières
Université Laval

GUTHRIE, R. Dale, 1990. **The frozen fauna of the Mammoth Steppe: The story of Blue Babe.** — The University of Chicago Press, Chicago & London, xiv + 323 p., 15,5 × 23 cm. Softcover, 16,95 \$US; hardcover, 40 \$US.

The discovery of mummified remains of large extinct animals must be exciting, especially when the specimen is as well preserved and relatively complete as described in this volume. Although the book is ultimately concerned with the ecological conditions of Beringia during the Pleistocene, much of Guthrie's book revolves around the discovery and study of the mummified, partially eaten carcass of an Alaskan steppe bison that had lived in the Boutelliere Interval (interstadial) 36,000 years ago.

Guthrie begins his book with an interesting summary of previous finds of Pleistocene mummified remains from the permafrost of northern Eurasia and North America. Then, by examining specific examples, he presents the more plausible explanations of how such mummified specimens are preserved. Next we are introduced to the book's main character, Blue Babe, so named because of the coloration given to the bison's skin by the heavy covering of vivianite, an iron phosphate. This includes an account of its discovery north of Fairbanks by a gold miner, Mr Walter Roman, during placer mining operations. Guthrie describes how he and his family went about removing and preserving the remains before the onset of winter and before a new mining season began the following year. He also presents details of the site's stratigraphy, along with a summary of what placer mining involves and a brief introduction to taphonomic processes. What follows next is a description of his fascinating efforts to reconstruct both Blue Babe's death and the subsequent taphonomic processes leading to its preser-

vation, including his studies of the decay of a modern bison carcass he kept in his backyard one winter. Chapter 5 considers how Blue Babe may have appeared when alive, and is followed by a chapter on the missing thoracic vertebrae (hump) and a discussion of thoracic spine function in bison and other ungulates. Morphological criteria are used to predict the behaviour of fossil bison and to explore possible differences with extant forms in Chapter 6, while steppe bison ecology and phylogeny are discussed in Chapter 7. In the following two chapters, Guthrie presents a convincing argument that during the last glacial period much of northern Eurasia together with Beringia and unglaciated central Alaska and Yukon, were covered by what he has labelled as the Mammoth Steppe. He points out that this community was unique, and resembling neither present day taiga nor steppe, but it had its own characteristic flora and fauna. In Chapter 10, he speculates on the impact and interaction of predators (including human hunters) with bison. The book's final chapter details the preparation of the Blue Babe exhibit by Eirik Granqvist, based on a sculpture by the author, and how, to celebrate the completion of this work, they stewed and consumed a small piece of Blue Babe in the company of the late Bjorn Kurten! The volume is completed by two appendices providing lists of the arthropods and pollen identified in association with Blue Babe, the list of references cited, and an index.

Clearly, Guthrie packs a great deal of interesting topics into this single volume, not to mention the work involved. The broad ecological and behavioural approach to paleoecology that he uses is to be thoroughly applauded, and is one which he has developed successfully in previous publications. If nothing else, his case for the Mammoth Steppe community should set to rest much of the remaining doubts about the existence of this unique Pleistocene community. However, the book is not without problems. Throughout it, Guthrie introduces numerous ideas and hypotheses, but interesting as they are, they are not always adequately supported with either data or reference material. An absence of sources for original information also extends to many of the tables and figures, while in the chapter on behaviour for example, references are hopelessly out of date — the most recent behavioural papers cited were published in 1974. This leads to the unnecessary claim of the author having made «a significant new insight about antler and horn use;...» (p. 166), although there have been several papers and books published since the early 1970's dealing with costs and strategies of fighting in ungulates. An example of data limitations is seen in the reconstruction of Blue Babe's hump. The case rests heavily on a comparison of measurements from only four specimens, one each from fossil and plains bison and two from wood bison. The degree of subspecific variation in the latter two clearly indicates the need for a larger sample. But, at the very least, even if no other specimens were available, such limitations need to be acknowledged.

Some of the limitations may be understandable consequences of Guthrie covering so many fields, and perhaps not clearly targeting the audience. However, many could have been avoided simply by having the volume more thoroughly and critically reviewed by colleagues in the various disciplines prior to publication. As

it stands, the book's limitations may be acceptable for a technical reader familiar with the various subjects, but if the book is aimed at a mixed audience, many readers may not be in a position to so easily distinguish speculation from established knowledge. In conclusion, while I found it a stimulating book, it was at times frustrating. It is a volume which can definitely be recommended to readers if they are prepared to be circumspect and to do some digging in the library.

David SHACKLETON

*Department of Animal Science
University of British Columbia
Vancouver*

HARRINGTON, C. R. (ed.), 1990. **Canada's missing dimension. Science and history in the Canadian Arctic islands.** — Canadian Museum of Nature, Shell Canada, Petro-Canada, Polar Continental Shelf Project, Ottawa, 2 volumes, 855 p., 22 × 28 cm. Couverture souple, 25 \$CAN.

Cette imposante publication prolonge un symposium international tenu à Ottawa en novembre 1987; il était consacré aux connaissances de «l'héritage naturel» du *Northern Cone*, ce vaste archipel constituant la région la plus septentrionale du Canada.

Les deux volumes rassemblent trente-huit textes disposés en catégories bien classiques: la géosphère (y compris la paléontologie), l'hydrosphère, l'atmosphère, la biosphère et l'anthroposphère. Précédent trois articles concernant la pédagogie des recherches dans les îles arctiques. Nous évaluons à 24 % le nombre de pages traitant des sciences autres que physiques et naturelles, et à 2 % seulement le nombre de pages en français (résumés, un seul texte, très peu de références en cette langue).

Les articles sont l'œuvre d'une soixantaine d'auteurs parmi lesquels on retrouve des spécialistes fort connus tels William Barr, L. C. Bliss, R. L. Christie, S. A. Edlund, J. G. Fyles, Bernard Lauriol, Robert McGhee, Gordon A. McKay, Henri Ouellet, E. F. Roots, ainsi que le rédacteur C. R. Harrington rattaché à la Division de Paléobiologie du Musée canadien des Sciences naturelles.

La facture de cette publication possède tous les attributs d'un ouvrage scientifique: contenu rigoureux, texte bien imprimé, résumé en deux langues, discussion des résultats, remerciements, bibliographie, croquis, cartes, photographies, de même que des équations, tableaux, nombreux dessins de l'artiste Brenda Carter. Un index d'environ 2 500 entrées termine le second volume; ces référents sont fort utiles étant donné la structure thématique de cette bible.

Le tableau élaboré de l'archipel arctique comporte d'innombrables contributions et énoncés, soit de création, soit de confirmation. Il en est ainsi d'une démonstration que la paléontologie des vertébrés aide la compréhension de la configuration des terres émergées; notons une originale étude de la salinité du lac Garrow à l'île Cornwallis; on disserte sur la détection des icebergs; on mentionne les 186 espèces de lichens à Ellesmere; on rappelle le *whaling* préhistorique des Thuléens. D'après Roy M. Koerner, le «climat des 60 dernières années a

été plus froid que la moyenne des 10 000 dernières années mais plus chaud que la moyenne des 1 000 dernières années» (p. 265). De très nombreux autres sujets sont abordés, tels l'allaitement du lièvre, l'alpinisme à Baffin; comme dans d'autres tableaux du genre, le bœuf musqué reçoit aussi sa part. D'une façon peut-être humoristique, un auteur parle des 860 espèces d'insectes dans l'Arctique et «*many others await for discovery*»; un autre voit dans les migrations internationales du caribou de Peary une «*ecological manoeuvre*». Intéressante aussi l'influence du Petit Âge glaciaire (1660-1850) sur l'abandon du peuplement inuit dans les îles les plus septentrionales du Canada. Originale l'influence des voyages de Frédéric de Bray, en 1852-1854, sur un roman de Jules Verne publié douze ans plus tard. Bref, l'ensemble des deux volumes forment une encyclopédie scientifique de la région. La *missing dimension* dont parle le titre semble devenue moins exacte au plan scientifique; le thème a pu être emprunté à l'engagement politique et à la conscience du public, demeurant toutes deux timides à l'endroit de ces terres bien lointaines.

Évidemment, tout n'est pas connu et pour chaque lieu. En certains domaines, on est encore au niveau des inventaires de base. Des chercheurs abordent le problème difficile de la «zonation» interne à l'Extrême Nord, mais Bliss reprend le terme d'*écosystème* plutôt que celui de *zone*. Ici et là, l'ouvrage reconnaît les limites des connaissances, en ce qui concerne, par exemple, le comportement des mammifères du Haut Arctique en hiver. Ailleurs, on conseille de lier l'étude du pergélisol à celles des flux d'énergie et des changements climatiques; on recommande d'utiliser l'approche régionale en archéologie; on suggère de faire paraître un ouvrage sur les poissons du Grand Nord. Le rédacteur reprend l'idée de créer un *DEW Line* scientifique.

Ces quelques mentions indiquent également que des savants essaient d'utiliser une dimension autre que monodisciplinaire pour traiter de leur sujet. Un autre exemple de pluralité dans les méthodes apparaît dans les rapports entre le glacié (glaces flottantes) et la biologie océanographique.

Malgré tous ces aspects remarquables, l'ouvrage demeure dans le cadre des sécurités thématiques; on ne pénètre que prudemment dans la sphère multidisciplinaire; on ne se risque guère dans les exposés amples et généraux, qui, malgré leur vulnérabilité, permettent à la science de faire d'autres bonds. Une prudence traditionnelle fait éviter l'approche de la nordologie globale, que l'on désigne la chose par cette expression ou par une autre. Au plan intellectif, ne serait-ce pas là la vraie *missing dimension* de la recherche canadienne?

Louis-Edmond HAMELIN

Professeur émérite de géographie
Université Laval

MORRISON, R. I. G. & R. K. ROSS, 1989. *Atlas of Nearctic shorebirds on the coast of South America*. — Canadian Wildlife Service, Special Publication, Ottawa, 2 volumes, 325 p., 21,5 × 28 cm. Couverture souple, gratuit.

Cet ouvrage constitue un jalon important dans la connaissance des populations d'oiseaux de rivage qui se

reproduisent dans l'arctique canadien et qui hivernent, pour la plupart, en Amérique du Sud. Il est assez paradoxal, compte tenu de la quantité d'observateurs, d'ornithologues amateurs et de chercheurs s'intéressant à ce groupe d'oiseaux en Amérique du Nord, de constater que le premier ouvrage détaillé sur l'abondance et la répartition des limicoles traite plutôt du continent sud-américain.

«L'Atlas des oiseaux de rivage néarctiques sur les côtes d'Amérique du Sud» a été possible grâce à un programme spécial du Service canadien de la faune dont le but était de promouvoir des initiatives de conservation en Amérique latine en mettant l'accent sur des projets où le Canada et le pays hôte partageant la même ressource. Dans ce contexte, les oiseaux de rivage représentaient un sujet des plus pertinents pour mettre en œuvre un vaste projet d'inventaire qui allait impliquer des organismes gouvernementaux de douze pays différents. Ainsi, entre 1982 et 1986, au cours des mois de janvier et février, des inventaires aériens ont été effectués tout le long des côtes de l'Amérique du Sud, afin de déterminer les principales aires d'hivernage des différentes espèces d'oiseaux limicoles, qui passent plus de la moitié de l'année dans ces régions.

L'Atlas est présenté en deux volumes: le premier document synthétise l'information récoltée dans le cadre de ce travail, et le deuxième fournit le détail des inventaires effectués dans chaque région du continent au cours de cette période de cinq ans. Étant donné l'engagement des divers pays et l'intérêt suscité par le projet auprès de plusieurs organismes latino-américains, une grande partie de cette publication est présentée en anglais, en français, en espagnol et en portugais.

Le premier volume débute avec un résumé et une description de l'organisation de l'atlas. Une table des matières détaillée permet de retrouver les textes, les tableaux, les figures, les cartes et les photos dans l'un ou l'autre des deux volumes. Les auteurs fournissent aussi une carte-index qui permet de retracer les cartes détaillées montrant la répartition et l'abondance des oiseaux dans 46 secteurs côtiers du continent sud-américain. La section suivante sur les remerciements permet d'apprécier l'intérêt et l'engagement des organismes latino-américains envers ce projet, malgré des conditions économiques difficiles. Puis, on nous propose une introduction précisant les buts et les objectifs de l'Atlas ainsi qu'un chapitre décrivant les méthodes de travail utilisées et l'interprétation qu'on doit faire des résultats. La majeure partie du volume 1 est ensuite consacrée à un «Aperçu» de la répartition et de l'abondance des diverses catégories et espèces d'oiseaux de rivage le long des côtes. Cette section du document est supportée par une série de tableaux et de cartes montrant les principales aires d'hivernage des limicoles. Enfin, l'avant-dernier chapitre du volume 1 traite des conditions environnementales et géomorphologiques qui peuvent influencer la répartition des oiseaux dans ces régions, alors que le chapitre 5 montre la nécessité d'une collaboration internationale pour mettre en œuvre des actions concrètes qui permettront de protéger une ressource partagée par des pays dispersés d'un bout à l'autre des deux Amériques. Cette approche est illustrée par les auteurs à la fin du volume lorsqu'ils abordent le concept de «Réseau de réserves pour les oiseaux de rivage dans

l'hémisphère occidental». Ils montrent, à partir de leurs données d'inventaire, qu'il existe onze sites en Amérique du Sud qui pourraient obtenir un tel statut de réserve puisqu'ils concentrent au-delà de 250 000 oiseaux limicoles ou plus de 30 % des effectifs d'une population donnée.

Le volume 2 débute avec la description de l'organisation de l'Atlas. Celle-ci est suivie de la table des matières détaillée de ce volume et à nouveau de la carte-index permettant de retracer les secteurs précis de recensement pour chaque pays. On retrouve ensuite un sommaire où est abrégée, dans les quatre langues, l'information rapportée dans les cinq chapitres du volume 1. Tout le reste du volume 2 (chapitres 6 à 15) donne une description détaillée de la répartition des oiseaux de rivage néarctiques dans chaque pays d'Amérique du Sud en procédant dans le sens des aiguilles d'une montre. Les pays côtiers ainsi couverts sont le Vénézuéla, Trinidad (appelé Trinité dans le document), les Guyanes (Guyana, Surinam, Guyane française), le Brésil, l'Uruguay, l'Argentine, le Chili, le Pérou, l'Équateur et la Colombie.

Mentionnons enfin que dans les deux volumes, chaque chapitre se termine par une liste des références consultées, sauf la section sur les méthodes d'inventaire et d'analyse. Il est dommage que dans ce cas, les auteurs n'aient pas cru bon de se référer à d'autres ouvrages pour discuter la valeur de leur approche et faire ressortir les particularités de ce projet, en le comparant à des travaux d'inventaire effectués sur ce groupe d'oiseaux dans d'autres régions du monde. Les autres points qui jettent une ombre sur le document concernent quelques photos de piètre qualité, particulièrement pour la partie nord du continent, et la traduction boiteuse, du moins en français, dans un certain nombre de cas où il faut se référer au texte anglais pour se faire une idée claire de la situation décrite.

La production d'un document tel que «L'Atlas des oiseaux de rivage néarctiques sur les côtes d'Amérique du Sud» représente un ouvrage colossal qui n'aurait pu être réalisé sans la technique des inventaires aériens. Les auteurs et les coopérants latino-américains ont donc effectué plus de 28 000 kilomètres de vol, et ont ainsi pu dénombrer près de 3 millions d'oiseaux de rivage dispersés, la plupart du temps, dans des habitats inaccessibles par d'autres moyens. Les données récoltées pour un certain nombre d'espèces ont cependant dû être regroupées par taille d'oiseaux, afin de faciliter les estimés visuels et l'interprétation des résultats. C'est la raison pour laquelle on ne trouve pas d'information pour certaines espèces difficiles à différencier du haut des airs, soit, dans la majorité des cas, des oiseaux limicoles de petite taille du genre *Calidris*. Les auteurs ont par ailleurs fait beaucoup d'efforts pour fournir au lecteur l'information la plus complète possible à partir des données de base récoltées sur le terrain. Ainsi, dans les deux volumes, plus de 250 tableaux, figures et cartes permettent de visualiser l'importance de diverses régions d'Amérique du Sud pour la survie de ces oiseaux en période hivernale.

Les dénombrements effectués par Morrison et Ross ont permis d'établir que les oiseaux de rivage hivernant le long des côtes du continent sud-américain, sont concentrés surtout dans quelques secteurs restreints, où ils

sont très nombreux. Ces travaux ont donc révélé un aspect primordial pour la conservation des oiseaux de rivage : si des problèmes sérieux survenaient dans ces sites majeurs de rassemblement, ils pourraient causer des pertes considérables à une population ou à une espèce donnée. Comme plusieurs secteurs très importants pour les oiseaux sont dispersés d'un bout à l'autre du continent sud-américain, et que d'autres travaux, en Amérique du Nord, ont aussi révélé la présence de concentrations majeures d'oiseaux limicoles aux États-Unis et au Canada, il est absolument nécessaire d'implanter un système de jumelage de réserves afin d'assurer la protection de sites d'importance stratégique pour les oiseaux de rivage dans toute leur aire de répartition.

À tous ceux que ce groupe d'oiseaux fascine et à ceux qui sont sceptiques face aux résultats d'un projet d'envergure internationale, il est fortement recommandé de se procurer ce volume qui, je l'espère, sera éventuellement complété par un ouvrage similaire pour l'Amérique du Nord.

André BOURGET

*Service canadien de la faune
Sainte-Foy*

SCOTTER, G. W., T. J. ULRICH & E. J. JONES, 1990.
Birds of the Canadian Rockies. — Western
Producer Prairie Books, Saskatoon, xvi + 170 p.,
13,5 × 20,5 cm. Couverture souple, 22,95 \$CAN.

Birds of the Canadian Rockies nous offre une visite guidée de l'avifaune des Rocheuses canadiennes, en particulier celles des parcs nationaux de Banff et Jasper. Présenté sous la forme d'un guide de terrain à couverture souple, on y retrouve la description de plus de 200 espèces d'oiseaux communs dans cette région de l'ouest. Chaque espèce est illustrée par une photographie en couleurs sur la page opposée au texte, à raison d'une à trois espèces par page. Seules les espèces rares ou accidentelles ont été omises. Ces dernières ont cependant été incluses dans la liste d'oiseaux des montagnes Rocheuses, en annexe.

Dans l'introduction, on nous présente ce livre comme un guide d'identification non technique, abondamment illustré de superbes photographies et destiné à l'observateur débutant. Dans l'ensemble, le livre remplit bien ses promesses. Pour chacune des espèces, on nous donne les noms anglais et latins, la taille de l'oiseau, sa répartition dans les Rocheuses sous une forme codifiée, et une courte description des principales caractéristiques permettant d'identifier l'espèce, y compris son habitat. Les descriptions sont assez complètes et devraient permettre d'identifier assez facilement la plupart des espèces. De nombreux commentaires savoureux sur la reproduction, le comportement ou la biologie de l'espèce viennent souvent agrémente le texte. L'utilisation de termes techniques est effectivement réduite au minimum et, pour aider encore plus le novice, un glossaire ainsi qu'un diagramme illustrant l'anatomie externe d'un oiseau sont présentés à la fin.

Les photographies, imprimées sur papier semi-glacé, sont généralement excellentes. On note toutefois quelques exceptions, notamment celles du grand becscie et du canard roux. Bien qu'utiles pour l'identification, les photos n'en demeurent pas moins limitées dans leur

capacité à illustrer les subtilités du plumage qui sont parfois nécessaires pour différencier certaines espèces. C'est le cas notamment pour les bécasseaux, les moucheterolles, les viréos et les grives. De plus, pour les nombreuses espèces où le plumage du mâle diffère de celui de la femelle, seulement le plumage plus coloré du mâle est généralement illustré. Il est donc important de souligner que l'amateur averti et le novice qui voudront pousser plus à fond leurs identifications devront se procurer, en plus de ce livre, un guide d'identification plus conventionnel où des dessins mettent en évidence les marques distinctives les plus importantes, à la fois chez les adultes et les immatures.

Encore au chapitre des photos, on note que sur certaines d'entre elles où les deux sexes sont représentés (v.g. sarcelle cannelle, canard siffleur, canard roux), la légende indique mâle et femelle dans l'ordre inverse où ils apparaissent sur la photo. De plus, certaines photos, bien que d'excellente qualité, demeurent d'une utilité douteuse pour identifier l'espèce sur le terrain. C'est le cas entre autre pour les photos du butor d'Amérique, de la gélinotte huppée, de l'alouette cornue, de la sturnelle de l'ouest, et surtout du bec-croisé rouge qui est illustré par un immature aux couleurs ternes.

Ce livre s'adresse avant tout aux amateurs de plein air qui débutent dans l'observation des oiseaux. Il saura sans aucun doute aider les nombreux touristes qui visitent chaque année les parcs nationaux des Rocheuses, à découvrir un peu mieux la richesse de l'avifaune de cette région. Son prix est aussi relativement abordable (22.95 \$) pour un livre illustré par autant de photos de bonne qualité. Il est toutefois bon de rappeler que, pour l'amateur averti, ce livre ne saurait se substituer à un guide de terrain conventionnel à cause des limites inhérentes à la photographie pour l'identification sur le terrain.

Gilles GAUTHIER

Département de biologie
Université Laval

SHULL, Ernest M., 1987. **The butterflies of Indiana**. — Indiana University Press, Bloomington & Indianapolis, 262 p., 50 planches en couleurs, cartes de répartition, 20 × 24 cm. Couverture rigide, prix non indiqué.

Cet ouvrage, d'une qualité exceptionnelle, contribue grandement à la connaissance des papillons diurnes de l'Indiana. Les 50 planches en couleurs illustrent 149 espèces par des photographies remarquablement précises de 535 spécimens reproduits grandeur nature. L'auteur présente le dessous de presque toutes les espèces, facilitant ainsi l'identification des papillons. Il donne également une bonne description de l'adulte, de la chenille, du cycle vital, y compris les plantes-hôtes, le tout accompagné d'une carte de répartition pour chacune des espèces. On retrouve dans ce travail la majorité des espèces de l'est du Canada, à l'exception des espèces nordiques et alpines. Le travail d'Ernest M. Shull mérite une place dans la bibliothèque de tout lépidoptériste.

Jean-Paul LAPLANTE

Lorretteville

TAYLOR, Peter, 1989. **The genus *Utricularia*. A taxonomic monograph**. — Her Majesty's Stationary

Office Publication Centre, London, England, Kew Bulletin Additional Series XIV, 724 p., 15,5 × 24,5 cm. Softcover, £ 40 net.

Worldwide taxonomic studies of complex groups of vascular plants are not produced as often as they should be, largely because of the difficulties involved in gaining familiarity with plants on a worldwide basis. The scope of Dr. Taylor's monograph is only one of many things that commend it. The genus itself is one of the more fascinating in the plant kingdom. The plants produce small bladders that trap and digest micro-organisms.

There is more diversity in this group than many Canadian botanists will realize. Our plants (9 species) are aquatic, or occur on shorelines or in bogs or fens. Other species grow as epiphytes on trees in tropical cloud forests or on rocks. They have orchid-like flowers and tiny, light wind-dispersed seeds that are also like those of orchids, as well as leathery leaves and tubers! There are species that are found primarily in the water that collects in epiphytic «tank» bromeliads. There are also species that grow in places where there is periodically rapidly moving water (as rheophytes) and have mucilaginous seeds.

The monograph recognizes 214 species, and is based largely on 2,000 specimens preserved in alcohol at the Kew Botanic Gardens, supplemented by examination of many thousands of dried herbarium specimens at Kew and elsewhere. Dr. Taylor writes authoritatively about the plants and in a way that is possible only through extensive field study.

The subdivisions of the genus are based on vegetative morphology, in particular that of the traps, but inflorescence morphology is taken into account. This classification seems to be an improvement over earlier classifications which were based to some degree on incorrectly described structures.

No infra-specific taxa are recognized. Although I philosophically disagree with this procedure, it is not a major problem. However the definition of species varies a little from one group of vascular plants to another, and especially since no infra-specific taxa are recognized, a little discussion of what constitutes a species in *Utricularia*, and what has been done with some of the recently recognized infra-specific taxa, would have been useful.

The 56-page introduction includes a review of previous taxonomic work, extensive notes on morphology of both vegetative and reproductive structures, several pages on reproduction and evolution, ecology and distribution, and concludes with a table indicating geographic distribution of each of the 214 species. There are also notes on preparation of specimens and on the material examined in the preparation of the monograph. Of particular value in the introduction are several pages on modes of capsule dehiscence, morphology of internal trap glands and variation of seed surfaces, the latter with 40 scanning electron microscope photographs.

The introduction is followed by keys to species arranged geographically. The North American species have to be sought in a key including South America, Central America, the Caribbean and some oceanic islands. However, the distribution of the species is sometimes (but not always) indicated in the key so that one identifying a Canadian plant need not labour over the fea-

tures of a species confined to Venezuela. Since the key treats many species not found in Canada, it not surprisingly fails to employ the features most readily used to separate the Canadian species. For example it is hardly necessary to determine whether or not the bracts are tubular to identify *U. resupinata*. Terms used in the keys are discussed in the introduction.

The taxonomic treatment follows the keys, first with genus description, followed by keys to subgenera and sections and species within sections. For each species there is a list of synonyms, a list of illustrations, a detailed description including reference to pollen and chromosome number (where information is available), notes on distribution, habitat and flowering time, as well as notes on classification, ecology, etc. The descriptions are largely, but not entirely comparable, there sometimes being structures mentioned for one species and not for another. The monograph concludes with a list of new taxa, rejected taxa, a bibliography and index to species names and synonyms.

Canadian botanists may be interested in some of the innovations in Dr. Taylor's work relating to the Canadian species. The names *Utricularia inflata* Walter and *U. radiata* Small, recently considered to represent a single species, are treated as separate taxa, and only *U. radiata* occurs in Canada (in Nova Scotia). Dr. Taylor suggests that cleistogamy in *U. subulata* L. is a consequence of environmental conditions, this making its formal taxonomic recognition, as f. *cleistogama* (Gray) Fernald, inappropriate. Our familiar and widespread *U. vulgaris* L. is treated as *U. macrorhiza* LeConte, the name *U. vulgaris* L. being applied to a closely related European species which can be distinguished from *U. macrorhiza* only when in flower, and only by rather small differences in spur shape. The close relationship between these two taxa, as currently understood, seems better reflected by treating them as subspecies or varieties, in which case our plant is correctly called *Utricularia vulgaris* L. var. *americana* A. Gray. As noted by Dr. Taylor, the relationship between these two taxa deserves more study. Interestingly Dr. Taylor attributes the North American plant also to eastern Asia. Another area of concern with respect to the systematics of the Canadian species is the circumscription of *U. ochroleuca* R. Hartman and *U. minor* L. Dr. Taylor's illustration of *U. minor* does not fit some of the North American material well and the same applies to his illustration of *U. ochroleuca*. The relationship between these two species and *U. intermedia* Hayne, also deserves more study and should include reference to both European and North American material. Another interesting aspect of Dr. Taylor's work is that he reports considerable variation in the size, shape and disposition of arms of the internal trap glands, unlike Thor (*Nordic J. Bot.*, 8: 219-225, 1988), whose studies revealed that species in northern Europe could be identified accurately by the features of these glands alone.

Hybrids and hybrid origins are largely rejected in this monograph, the putative hybrids being regarded as «dysploid vegetative apomicts». There is no mention, under *U. ochroleuca*, of the fact that several authors have proposed that it is of hybrid origin. With its intermediate morphology, aborted pollen, occurrence with one or both putative parents (*U. intermedia* and *U. minor*), and unknown fruits and seeds, I find it difficult to reject the

hybrid hypothesis so easily.

Dr. Taylor's work includes reference to recent publications on the systematics of *Utricularia* including the fine work of Ceska and Bell for the Pacific Northwest [*Madroño*, 22 (2): 74-84, 1973] and the interesting contribution of Thor (*loc. cit.*) for the Nordic countries. Rossbach's paper on aquatic species of *Utricularia* (*Rhodora*, 41: 113-128, 1939), which includes a key for eastern Canadian species based on leaf characters, is not listed in the bibliography.

The drawings are of good quality and in many cases illustrate structures not previously illustrated. They are not always directly comparable. For example seeds are shown for some species but not for others, and flowers and perianth are shown from different angles in different plates. There is sometimes so much overlapping in the drawings, for example of internal trap glands, as to be distracting. The captions for the figures are a little small. Magnifications are provided in the captions. The illustrations were inked by Susan Hillier, but are based on Dr. Taylor's original pencil drawings of alcohol-preserved material, which is usually referenced in the caption.

The work is well bound by stitching in fascicles, and has a durable soft cover. It is well printed on good quality paper.

This monograph might have been better with reference to herbarium vouchers (few dried specimens are cited) and perhaps with greater use of herbarium material generally. Dr. Taylor's annotations are not to be found on the *Utricularia* specimens in two of Canada's largest and most representative herbaria (DAO and CAN). To some extent however, this shortcoming is compensated for by Dr. Taylor's extensive field studies of living material. It would have been useful if Dr. Taylor had indicated where some of the types «not located» had been searched for, and I would have preferred his use of the conventional exclamation mark to clearly indicate the type specimens that he has examined.

Although the keys may not be especially useful to Canadian botanists, the descriptions and illustrations of our species will be useful. To anyone with a broad interest in this group, and especially to one needing to identify species from different parts of the world, and to any library that attempts to maintain a good collection of systematic literature, this work is essential. As with many successful works, Dr. Taylor devoted a large amount of his spare time to his studies of *Utricularia*, and it was not until a few years before his retirement that he was permitted by the administration of the Kew Botanic Gardens to devote all of his time to the completion of the monograph. One of the major values of a great monograph is that it increases involvement of taxonomists leading to a better understanding of the group in question. Systematists in particular will appreciate that Dr. Taylor has effectively passed on a large portion of his knowledge, which was gained over a considerable time and with substantial difficulty and expense. He has provided the basic materials that should facilitate the production of regional treatments for the many floristic projects currently underway, especially those for tropical regions.

Paul M. CATLING

Biosystematics Research Centre
Agriculture Canada
Ottawa

OUVRAGES REÇUS

- BAFFRAY, M., F. BRICE, PH. DANTON & J.-P. TOURNIER, 1989. **Nature et culture des plantes carnivores.** — Édisud, Aix-en-Provence, 178 p., 22,5 × 24 cm., nombreuses photos et illustr. couleurs, tableaux synoptiques. Couverture rigide, 169 FF.
- BÉLANGER, L. & S. TREMBLAY, 1989. **Distribution et caractéristiques forestières des héronnières du Québec.** — Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Dir. Gestion des espèces et des habitats, Rapp. techn. n° 1584, Québec, 52 p., 21,5 × 28 cm. Couverture souple, gratuit.
- BLONDEAU, M., 1989. **La flore vasculaire de la région d'Inuvik incluant Wolstenholme (Nouveau-Québec) et les îles Digges (Territoires du Nord-Ouest).** — Provancheria, n° 22, Université Laval, Québec, 102 p., 17 × 25 cm. Couverture souple, 6 \$CAN.
- BLONDEAU, M., 1989. **La flore vasculaire des environs d'Akulivik, Nouveau-Québec.** — Provancheria, n° 23, Université Laval, Québec, 80 p., 17 × 25 cm. Couverture souple, 5 \$CAN.
- BLONDEAU, M., 1990. **La flore vasculaire de la Baie Diana, Détroit d'Hudson, Nouveau-Québec.** — Provancheria, n° 24, Université Laval, Québec, 68 p., 17 × 25 cm. Couverture souple, 5 \$CAN.
- BOUCHÉ, M., 1990. **Écologie opérationnelle assistée par ordinateur.** — Masson, Paris, 572 p., 18 × 25 cm. Couverture rigide, 530 FF.
- BOYD, H. & J. Y. PIROT (ed.), 1989. **Flyways and reserve networks for water birds.** — I.W.R.B. (International Waterfowl & Wetlands Research Bureau) Special Publication no. 9, Gloucester, England, 109 p., 21,5 × 28 cm. Couverture souple, prix non indiqué.
- BURGESS, M. M., D. G. HARRY & D. C. SEGO (éd.), 1990. **Pergélisol-Canada. Actes de la cinquième conférence canadienne sur le pergélisol.** — Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, Collection Nordicana, n° 54, x + 424 p., 21,5 × 27,5 cm. Couverture souple, 40 \$CAN.
- CHENEY, D. L. & R. M. SEYFARTH, 1990. **How monkeys see the world.** — University of Chicago Press, Chicago, x + 377 p., 16 × 23,5 cm. Couverture rigide, relié toile, 24,95 \$US.
- CURRAN, P. J., G. M. FOODY, K. Ya. KONDRATYEV, V. V. KOZODEROV & P. P. FEDCHENKO, 1990. **Remote sensing of soils and vegetation in the U.S.S.R.** — Taylor & Francis, Bristol, Pennsylvania, x + 203 p., 16 × 24 cm. Couverture rigide, 62 \$US.
- DEVILLERS, P., W. ROGGEMAN, J. TRICOT, P. DEL MARMOL, C. KERWIJN, J.-P. JACOB & A. ANSELIN, 1988. **Atlas des oiseaux nicheurs de Belgique.** — Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelles, 395 p., 21 × 21 cm. Couverture souple, prix non indiqué.
- DEWSBURY, D. A. (ed.), 1989. **Studying animal behavior. Autobiographies of the founders.** — University of Chicago Press, Chicago, 512 p., 15,5 × 23 cm. Couverture souple, £ 15,95 (U. K. & Eire); 22,95 \$US.
- EMMONS, L., 1990. **Neotropical rainforest mammals.** — University of Chicago Press, Chicago, xiv + 281 p., 15,5 × 23 cm, 29 planches en couleurs, cartes de répartition. Couverture souple, 19,95 \$US; couverture rigide, 45 \$US.
- FIROR, J., 1990. **The changing atmosphere. A global challenge.** — Yale University Press, New Haven, xii + 145 p., 14,5 × 22 cm. Couverture rigide, relié toile, 19,95 \$US.
- FUNK, V. A. & D. R. BROOKS, 1990. **Phylogenetic systematics as the basis of comparative biology.** — Smithsonian Institution Press, Washington & London, 45 p., 21,5 × 28 cm. Couverture souple, 7,95 \$US.
- HILLIS, D. M. & C. MORITZ (ed.), 1990. **Molecular systematics.** — Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, xvi + 588 p., 17,5 × 25,5 cm. Couverture souple, reliure spirale, 37,95 \$US; couverture rigide, relié toile, 65 \$US.
- LAVENDER, D. P., R. PARISH, C. M. JOHNSON, G. MONTGOMERY, A. VYSE, R. A. WILLIS & D. WINSTON (ed.), 1990. **Regenerating British Columbia's forests.** — University of British Columbia Press, Vancouver, 384 p., 21,7 × 28 cm. Couverture souple, 25,95 \$CAN.
- NORTON, B. G., 1987. **Why preserve natural variety?** — Princeton University Press, Princeton, xii + 281 p., 13,5 × 21,5 cm. Réimpression de 1990 sous couverture souple, 13,95 \$US.
- OZENDA, P., 1990. **Les organismes végétaux. Tome 1: végétaux inférieurs.** — Masson, Paris, iv + 219 p., 13,5 × 21 cm. Couverture souple, 120 FF.
- PAGEAU, Y., 1990. **Le phénomène humain et l'évolution.** — Éditions du Méridien, Montréal, 519 p., 15 × 22,5 cm. Couverture souple, prix non indiqué.
- POMARÈDE, M., 1990. **La couleur des oiseaux et ses mystères.** — Armand Colin, Paris, 160 p., 22,5 × 28 cm. Couverture rigide, 260 FF.
- ROLAND, J.-C. & B. VIAN, 1990. **Atlas de biologie végétale. I. Organisation des plantes sans fleurs, 2^e édition.** — Masson, Paris, 123 p., 20,5 × 26 cm. Couverture souple, 137 FF.
- TOMELLERI, J. R. & M. E. EBERLE, 1990. **Fishes of the central United States.** — University Press of Kansas, Lawrence, xv + 226 p., 17,5 × 25,5 cm. Couverture souple, 17,95 \$US; couverture rigide, 35 \$US.

- VANDER WALL, S. B., 1990. **Food hoarding in animals**. — University of Chicago Press, Chicago, xii + 445 p., 18 × 25,5 cm. Couverture souple, 29,95 \$US; couverture rigide, 76 \$US.
- VLASSIS, G., 1990. **Oiseaux en Camargue**. — Édisud, Aix-en-Provence, 143 p., 24,5 × 24 cm, nombreuses photos couleurs & dessins. Couverture rigide, relié toile, 180 FF.
- WIER, B. S., 1990. **Genetic data analysis. Methods for discrete population genetic data**. — Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, xii + 377 p., 15,5 × 23 cm. Couverture souple, 27 \$US; couverture rigide, 48 \$US.

LE
NATURALISTE
CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 116
1989

UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

LE NATURALISTE CANADIEN

Revue d'écologie et de systématique

CN ISSN 0028-0798

RÉDACTEUR

PIERRE MORISSET

ADMINISTRATEUR

JEAN-MARIE PERRON

RÉDACTEURS ADJOINTS

CYRILLE BARRETTE

PIERRE BELLEFLEUR

EDWIN BOURGET

CONRAD CLOUTIER

GILLES LEROUX

ADJOINTE

LUCE DUMONT

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, Lennoxville*

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*

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.

LE NATURALISTE CANADIEN
Revue d'écologie et de systématique

TABLE DES MATIÈRES DU VOLUME 116

Numéro 1

| | |
|--|-------|
| JALBERT, P., J. H. HIMMELMAN, P. BÉLAND & B. THOMAS Whelks (<i>Buccinum undatum</i>) and other subtidal invertebrate predators in the northern Gulf of St. Lawrence | 1-15 |
| FERRON, J. & J.-P. OUELLET Le comportement social dans un petit groupe captif de lièvres d'Amérique (<i>Lepus americanus</i>) | 17-26 |
| MORGAN, A. V. Coleoptera collected along eastern Ungava Bay, Québec: Part 1, Carabidae | 27-34 |
| MULLIGAN, G. A. & D. B. MUNRO Taxonomy of species of North American <i>Stachys</i> (Labiatae) found north of Mexico | 35-51 |
| KEATS, D. W., J. M. GREEN & R. G. HOOPER Arctic algal communities in the region of the Nuvuk Islands, northeastern Hudson Bay, Canada | 53-59 |
| POTHIER, D., M. BÉDARD, R. CAISSY & J. STEIN Variations du potentiel hydrique de plants d'épinette noire en pépinière en fonction de variables météorologiques | 61-68 |
| COMMUNICATION BRÈVE | |
| STENZEL, A., G. POWER & D. R. BARTON Daily growth increments in the otoliths of arctic char (<i>Salvelinus alpinus</i>) | 69-73 |
| REVUE DES LIVRES | |
| HUOT, J. Ecosystem management for parks and wilderness (J. K. Agee & D. R. Johnson) | 75-76 |
| ALLARD, M. L'histoire naturelle du cratère du Nouveau-Québec (M. A. Bouchard & S. Péloquin) | 76-77 |
| DE LA NOÛE, J. Biotechnologies and development (A. Sasson) | 77 |
| OUVRAGES REÇUS | 78 |

Numéro 2

| | |
|--|--------|
| FRÉCHETTE, M. Effet de l'orientation au courant sur la croissance du pétoncle géant, <i>Placopecten magellanicus</i> (Gmelin) | 79-85 |
| POTVIN, F. Morphologie du cerf de Virginie au Québec: variations régionales et annuelles | 87-100 |

| | |
|---|---------|
| GAUTHIER, L., R. NAULT & M. CRÊTE Variations saisonnières du régime alimentaire des caribous du troupeau de la rivière George, Québec nordique..... | 101-112 |
| ZOLADESKI, C. Current status of rare vascular plants on Cape Enragé (Bic), Québec | 113-116 |
| GAGNON, R. Maintien après feu de limites abruptes entre des peuplements d'épinettes noires (<i>Picea mariana</i>) et des formations de feuillus intolérants (<i>Populus tremuloides</i> et <i>Betula papyrifera</i>) dans la région du Saguenay–Lac Saint-Jean (Québec)..... | 117-124 |
| DINEL, H., M. P. E. LÉVESQUE & A. LAROUCHE L'importance de la composition botanique dans la caractérisation des matériaux tourbeux . | 125-130 |
| TREMBLAY, N. & L.-É. PARENT Effet résiduel des engrais N, P et K sur les rendements de la carotte et de l'oignon en sols organiques..... | 131-136 |
| REVUE DES LIVRES | |
| GARNEAU, M. & K. GAJEWSKI Paleolimnology. Aspects of freshwater paleoecology and biogeography (J. Gray, ed.)..... | 137-138 |
| MAIRE, A. Manual of Nearctic Diptera. Volume 3. (J. F. McAlpine & D. M. Wood, ed.) | 138-139 |
| RICHARD, P. J. H. Spores et pollen (J. Renault-Miskovsky & M. Petzold)..... | 139-140 |
| THIBAUT, M. Le couvert végétal du Québec-Labrador et son histoire postglaciaire (P. J. H. Richard) | 140-141 |
| CAYOUILLE, J. The field naturalist. John Macoun, the Geological Survey, and natural science (W. A. Waiser) . | 141-142 |
| OUVRAGES REÇUS | 143 |

Numéro 3

| | |
|---|---------|
| SCOTT, F. W. & C. G. van ZYLL de JONG New Nova Scotia records of the long-tailed shrew, <i>Sorex dispar</i> , with comments on the tax- onomic status of <i>Sorex dispar</i> and <i>Sorex gaspensis</i> | 145-154 |
| PAYETTE, A. & D. de OLIVEIRA Diversité et abondance des apoïdes (Hymenoptera: Apoidea) dans l'agroécosystème de Saint- Hyacinthe, Québec..... | 155-165 |
| AKPOBOUA, L. K. B., P. GUILLET, D. C. KURTAK & P. PANGALET Le rôle du <i>Bacillus thuringiensis</i> H14 dans la lutte contre <i>Simulium damnosum</i> Théobald (Diptera: Simuliidae), vecteur de l'onchocercose en Afrique occidentale..... | 167-174 |
| SMETANA, A. <i>Gabius subnigritulus</i> (Reitter), a palearctic species recently introduced into North America (Coleoptera: Staphylinidae) | 175-178 |
| BRUNTON, D. F. & B. M. DI LABIO Diversity and ecological characteristics of emergent beach flora along the Ottawa River in the Ottawa-Hull region, Québec and Ontario | 179-191 |
| ROCHETTE, P. & P.-A. DUBÉ Calibration d'une équation simple pour l'estimation de l'évapotranspiration potentielle..... | 193-203 |
| COMMUNICATION BRÈVE | |
| CHABOT, J. & S. BARRETTE Nidification de l'urubu à tête rouge (<i>Cathartes aura</i>) et son statut au Québec..... | 205-209 |

REVUE DE LIVRES

| | |
|--|---------|
| PERRON, J.-M. Atlas des Longicornes de France (R. Bijaoui)..... | 211 |
| SAVILE, D. B. O. Fungi. Delight of curiosity (H. J. Brodie)..... | 211-212 |
| CAYOUILLE, J. Genera Graminum. Grasses of the world (W. D. Clayton & S. A. Renvoize) | 212-213 |
| WAGNER, W. H. Jr. Ferns and fern allies of Canada (W. Cody & D. M. Britton) | 213-214 |
| BARRETTE, C. Mammals of the Neotropics. The Northern Neotropics. Volume 1. Panama, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana (J. F. Eisenberg)..... | 214-215 |
| LAPORTE, P. Flight strategies of migrating hawks (P. Kerlinger)..... | 215-216 |
| LAMOUREUX, G. Indicator plants of coastal British Columbia (K. Klinka, V. J. Krajina, A. Ceska & A. M. Scagel) . | 216-217 |
| OUVRAGES REÇUS | 218 |

Numéro 4

| | |
|--|---------|
| DALPÉ, Yolande Inventaire et répartition de la flore endomycorhizienne de dunes et de rivages maritimes du Québec, du Nouveau-Brunswick et de la Nouvelle-Écosse..... | 219-236 |
| VÉZINA, Luc & Claude-J. BOUCHARD Compétition de la petite oseille (<i>Rumex acetosella</i> L.) avec le fraisier cultivé (<i>Fragaria ananassa</i> Dcne)..... | 237-243 |
| PRANKEVICIUS, Andrew B. & Duncan M. CAMERON Free-living dinitrogen-fixing bacteria in the leaf of the northern pitcher plant (<i>Sarracenia purpurea</i> L.) | 245-249 |
| VERREAULT, Guy & Réhaume COURTOIS Changements saisonniers de l'alimentation de l'omble de fontaine anadrome (<i>Salvelinus fon-</i> <i>tinalis</i>) dans les rivières Matapédia et Ristigouche (Québec)..... | 251-260 |
| JOHNSON, Walter N. A new subspecies of <i>Cicindela limbata</i> Say from Labrador (Coleoptera: Cicindelidae)..... | 261-266 |
| ROCHETTE, Philippe & Pierre-André DUBÉ Variabilité spatiale de l'estimation de l'évapotranspiration potentielle au Québec méridional | 267-278 |

COMMUNICATION BRÈVE

| | |
|--|---------|
| SHAFFER, François & Yves BACHAND Nouvelles localités pour la salamandre pourpre (<i>Gyrinophilus porphyriticus</i>) au Québec ... | 279-281 |
|--|---------|

REVUE DES LIVRES

| | |
|---|---------|
| CAYOUILLE, J. Flore du parc national du mont Riding, Manitoba (W. J. Cody)..... | 283-284 |
| PLAMONDON, A. Comparative hydrology. An ecological approach to land and water resources (M. Falkenmark & T. Chapman, ed.) | 284 |
| SHACKLETON, D. The frozen fauna of the Mammoth Steppe: The story of Blue Babe (R. D. Guthrie)..... | 284-285 |
| HAMELIN, L.-E. Canada's missing dimension. Science and history in the Canadian Arctic Islands (C. R. Harrington, ed.) | 285-286 |

| | |
|--|---------|
| BOURGET, A. | |
| Atlas of Nearctic shorebirds on the coast of South America (R. I. G. Morrison & R. K. Ross). | 286-287 |
| GAUTHIER, G. | |
| Birds of the Canadian Rockies (G. W. Scotter, T. J. Ulrich & E. J. Jones) | 287-288 |
| LAPLANTE, J.-P. | |
| The butterflies of Indiana (E. M. Shull)..... | 288 |
| CATLING, P. M. | |
| The genus <i>Utricularia</i> . A taxonomic monograph (P. Taylor)..... | 288-289 |
| OUVRAGES REÇUS | 290-291 |

INDEX ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS

| | |
|---|---------|
| AKPOBOUA, L. K. B., P. GUILLET, D. C. KURTAK & P. PANGALET. Le rôle de <i>Bacillus thuringiensis</i> H14 dans la lutte contre <i>Simulium damnosum</i> Théobald (Diptera : Simuliidae), vecteur de l'onchocercose en Afrique occidentale..... | 167-174 |
| ALLARD, M. L'histoire naturelle du cratère du Nouveau-Québec (M. A. Bouchard & S. Péloquin).... | 76-77 |
| BACHAND, Y. (voir SHAFFER, F. & Y. BACHAND)..... | 279-281 |
| BRUNTON, D. F. & B. M. DI LABIO. Diversity and ecological characteristics of emergent beach flora along the Ottawa River in the Ottawa-Hull region, Québec and Ontario | 179-191 |
| BARRETTE, C. Mammals of the Neotropics. The Northern Neotropics. Volume 1. Panama, Columbia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana (J. F. Eisenberg) | 214-215 |
| BARRETTE, S. (voir CHABOT, J. & S. BARRETTE)..... | 205-209 |
| BARTON, D. R. (voir STENZEL, A., G. POWER & D. R. BARTON)..... | 69-73 |
| BÉDARD, M. (voir POTHIER, D., M. BÉDARD, R. CAISSY & J. STEIN) | 61-68 |
| BÉLAND, P. (voir JALBERT, P., J. H. HIMMELMAN, P. BÉLAND & B. THOMAS) | 1-15 |
| BOUCHARD, C.-J. (voir VÉZINA, L. & C.-J. BOUCHARD)..... | 237-243 |
| BOURGET, A. Atlas of Nearctic shorebirds on the coast of South America (R. I. G. Morrison & R. K. Ross)..... | 286-287 |
| CAISSY, R. (voir POTHIER, D., M. BÉDARD, R. CAISSY & J. STEIN)..... | 61-68 |
| CAMERON, D. M. (voir PRANKEVICIUS, A. B. & D. M. CAMERON)..... | 245-249 |
| CATLING, P. M. The genus <i>Utricularia</i> . A taxonomic monograph (P. Taylor)..... | 288-289 |
| CAYOUILLE, J. The field naturalist. John Macoun, the Geological Survey, and natural science (W. A. Waiser) | 141-142 |
| CAYOUILLE, J. Genera Graminum. Grasses of the world (W. D. Clayton & S. A. Renvoize)..... | 212-213 |
| CAYOUILLE, J. Flore du parc national du mont Riding, Manitoba (W. J. Cody) | 283-284 |
| CHABOT, J. & S. BARRETTE. Nidification de l'urubu à tête rouge (<i>Cathartes aura</i>) et son statut au Québec..... | 205-209 |
| COURTOIS, R. (voir VERREAULT, G. & R. COURTOIS) | 251-260 |
| CRÊTE, M. (voir GAUTHIER, L., R. NAULT & M. CRÊTE)..... | 101-112 |
| DALPÉ, Y. Inventaire et répartition de la flore endomycorhizienne de dunes et de rivages maritimes du Québec, du Nouveau-Brunswick et de la Nouvelle-Écosse | 219-236 |
| DE LA NOÛE, J. Biotechnologies and development (A. Sasson) | 77 |
| de OLIVEIRA, D. (voir PAYETTE, A. & D. de OLIVEIRA)..... | 155-165 |
| DI LABIO, B. M. (voir BRUNTON, D. F. & B. M. DI LABIO)..... | 179-191 |
| DINEL, H., M. P. E. LÉVESQUE & A. LAROUCHE. L'importance de la composition botanique dans la caractérisation des matériaux tourbeux..... | 125-130 |
| DUBÉ, P.-A. (voir ROCHETTE, P. & P.-A. DUBÉ)..... | 193-203 |
| DUBÉ, P.-A. (voir ROCHETTE, P. & P.-A. DUBÉ)..... | 267-278 |
| FERRON, J. & J.-P. OUELLET. Le comportement social dans un petit groupe captif de lièvres d'Amérique (<i>Lepus americanus</i>)..... | 17-26 |
| FRÉCHETTE, M. Effet de l'orientation au courant sur la croissance du pétoncle géant, <i>Placopecten magellanicus</i> (Gmelin) | 79-85 |
| GAGNON, R. Maintien après feu de limites abruptes entre des peuplements d'épinettes noires (<i>Picea mariana</i>) et des formations de feuillus intolérants (<i>Populus tremuloides</i> -et <i>Betula papyfera</i>) dans la région du Saguenay-Lac Saint-Jean (Québec)..... | 117-124 |
| GAJEWSKI, K. (voir GARNEAU, M. & K. GAJEWSKI) | 137-138 |
| GARNEAU, M. & K. GAJEWSKI. Paleolimnology. Aspects of freshwater paleoecology and biogeography (J. Gray, ed.)..... | 137-138 |
| GAUTHIER, G. Birds of the Canadian Rockies (G. W. Scotter, T. J. Ulrich & E. J. Jones)..... | 287-288 |
| GAUTHIER, L., R. NAULT & M. CRÊTE. Variations saisonnières du régime alimentaire des caribous du troupeau de la rivière George, Québec nordique | 101-112 |
| GREEN, J. M. (voir KEATS, D. W., J. M. GREEN & R. G. HOOPER) | 53-59 |
| GUILLET, P. (voir AKPOBOUA, L. K. B., P. GUILLET, D. C. KURTAK & P. PANGALET) | 167-174 |
| HAMELIN, L.-E. Canada's missing dimension. Science and history in the Canadian Arctic Islands (C. R. Harington, ed.) | 285-286 |
| HIMMELMAN, J. H. (voir JALBERT, P., J. H. HIMMELMAN, P. BÉLAND & B. THOMAS)..... | 1-15 |
| HOOPER, R. G. (voir KEATS, D. W., J. M. GREEN & R. G. HOOPER)..... | 53-59 |
| HUOT, J. Ecosystem management for parks and wilderness (J. K. Agee & D. R. Johnson) | 75-76 |
| JALBERT, P., J. H. HIMMELMAN, P. BÉLAND & B. THOMAS. Whelks (<i>Buccinum undatum</i>) and other subtidal invertebrate predators in the northern Gulf of St. Lawrence..... | 1-15 |
| JOHNSON, W. N. A new subspecies of <i>Cicindela limbata</i> Say from Labrador (Coleoptera : Cicindelidae)..... | 261-266 |
| KEATS, D. W., J. M. GREEN & R. G. HOOPER. Arctic algal communities in the region of the Nuvuk Islands, northeastern Hudson Bay, Canada..... | 53-59 |

| | |
|--|---------|
| KURTAK, C. (voir AKPOBOUA, L. K. B., P. GUILLET, D. C. KURTAK & P. PANGALET) | 167-174 |
| LAMOUREUX, G. Indicator plants of coastal British Columbia (K. Klinka, V. J. Krajina, A. Ceska & A. M. Scagel) | 216-217 |
| LAPLANTE, J.-P. The butterflies of Indiana (E. M. Shull) | 288 |
| LAPORTE, P. Flight strategies of migrating hawks (P. Kerlinger) | 215-216 |
| LAROUCHE, A. (voir DINEL, H., M. P. E. LÉVESQUE & A. LAROUCHE) | 125-130 |
| LÉVESQUE, M. P. E. (voir DINEL, H., M. P. E. LÉVESQUE & A. LAROUCHE) | 125-130 |
| MAIRE, A. Manual of Nearctic Diptera. Volume 3. (J. F. McAlpine & D. M. Wood, ed.) | 138-139 |
| MORGAN, A. V. Coleoptera collected along eastern Ungava Bay, Québec: Part 1, Carabidae | 27-34 |
| MULLIGAN, G. A. & D. B. MUNRO. Taxonomy of species of North American <i>Stachys</i> (Labiatae) found north of Mexico | 35-51 |
| MUNRO, D. B. (voir MULLIGAN, G. A. & D. B. MUNRO) | 35-51 |
| NAULT, R. (voir GAUTHIER, L., R. NAULT & M. CRÉTE) | 101-112 |
| OUELLET, J.-P. (voir FERRON, J. & J.-P. OUELLET) | 17-26 |
| PANGALET, P. (Voir AKPOBOUA, L. K. B., P. GUILLET, D. C. KURTAK & P. PANGALET) | 167-174 |
| PARENT, L.-É. (voir TREMBLAY, N. & L.-É. PARENT) | 131-136 |
| PAYETTE, A. & D. de OLIVEIRA. Diversité et abondance des apoïdes (Hymenoptera: Apoidea) dans l'agroécosystème de Saint-Hyacinthe, Québec | 155-165 |
| PERRON, J.-M. Atlas des Longicornes de France (R. Bijjaoui) | 211 |
| PLAMONDON, A. Comparative hydrology. An ecological approach to land and water resources (M. Falkenmark & T. Chapman, ed.) | 284 |
| POTHIER, D., M. BÉDARD, R. CAISSY & J. STEIN. Variations du potentiel hydrique de plants d'épinière noire en pépinière en fonction de variables météorologiques | 61-68 |
| POTVIN, F. Morphologie du cerf de Virginie au Québec: variations régionales et annuelles | 87-100 |
| POWER, G. (voir STENZEL, A., G. POWER & D. R. BARTON) | 69-73 |
| PRANKEVICIUS, A. B. & D. M. CAMERON. Free-living dinitrogen-fixing bacteria in the leaf of the northern pitcher plant (<i>Sarracenia purpurea</i> L.) | 245-249 |
| RICHARD, P. J. H. Spores et pollen (J. Renault-Miskovsky & M. Petzold) | 139-140 |
| ROCHETTE, P. & P.-A. DUBÉ. Calibration d'une équation simple pour l'estimation de l'évapotranspiration potentielle | 193-203 |
| ROCHETTE, P. & P.-A. DUBÉ. Variabilité spatiale de l'estimation de l'évapotranspiration potentielle au Québec méridional | 267-278 |
| SAVILLE, D. B. O. Fungi. Delight of curiosity (H. J. Brodie) | 211-212 |
| SCOTT, F. W. & C. G. van ZYLL de JONG. New Nova Scotia records of the long-tailed shrew, <i>Sorex dispar</i> , with comments on the taxonomic status of <i>Sorex dispar</i> and <i>Sorex gaspensis</i> | 145-154 |
| SHACKLETON, D. The frozen fauna of the Mammoth Steppe: The story of Blue Babe (R. D. Guthrie) | 284-285 |
| SHAFFER, F. & Y. BACHAND. Nouvelles localités pour la salamandre pourpre (<i>Gyrinophilus porphyriticus</i>) au Québec | 279-281 |
| SMETANA, A. <i>Gabrius subnigrifolius</i> (Reitter), a palearctic species recently introduced into North America (Coleoptera: Staphylinidae) | 175-178 |
| STEIN, J. (voir POTHIER, D., M. BÉDARD, R. CAISSY & J. STEIN) | 61-68 |
| STENZEL, A., G. POWER & D. R. BARTON. Daily growth increments in the otoliths of arctic char (<i>Salvelinus alpinus</i>) | 69-73 |
| THIBAUT, M. Le couvert végétal du Québec-Labrador et son histoire post-glaciaire (P. J. H. Richard) | 140-141 |
| THOMAS, B. (voir JALBERT, P., J. H. HIMMELMAN, P. BÉLAND & B. THOMAS) | 1-15 |
| TREMBLAY, N. & L.-É. PARENT. Effet résiduel des engrais N, P et K sur les rendements de la carotte et de l'oignon en sols organiques | 131-136 |
| van ZYLL de JONG, C. G. (voir SCOTT, F. W. & C. G. van ZYLL de JONG) | 145-154 |
| VERREAULT, G. & R. COURTOIS. Changements saisonniers de l'alimentation de l'omble de fontaine anadrome (<i>Salvelinus fontinalis</i>) dans les rivières Matapédia et Ristigouche (Québec) | 251-260 |
| VÉZINA, L. & C.-J. BOUCHARD. Compétition de la petite oseille (<i>Rumex acetosella</i> L.) avec le fraisier cultivé (<i>Fragaria ananassa</i> DCne) | 237-243 |
| WAGNER, W. H. Jr. Ferns and fern allies of Canada (W. Cody & D. M. Britton) | 213-214 |
| ZOLADESKI, C. Current status of rare vascular plants on Cape Enragé (Bic), Québec | 113-116 |

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.

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, G. Birds of the Canadian Rockies (G. W. Scotter, T. J. Ulrich & E. J. Jones) .. | 287-288 |
| LAPLANTE, J.-P. The butterflies of Indiana (E. M. Shull) | 288 |
| CATLING, P. M. The genus <i>Utricularia</i> . A taxonomic monograph (P. Taylor)..... | 288-289 |
| OUVRAGES REÇUS | 290-291 |

TABLE DES MATIÈRES DU VOLUME 116

INDEX ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS

Numéros thématiques / *Special Issues*

Écologie de l'orignal / *Moose ecology*

1974 - vol. 101, n^{os} 1/2 & 3/4, 735 pages, 14 \$.
(épuisé / *out of print*)

**Les forêts décidues de l'hémisphère nord /
*Deciduous forests of the northern hemisphere***

1977 - vol. 104, n^o 1/2, 186 pages, 15 \$.

**L'océanographie de l'estuaire du Saint-Laurent /
*Oceanography of the St. Lawrence Estuary***

1979 - vol. 106, n^o 1, 276 pages, 12 \$.

**Recherches sur la baie d'Hudson et la baie James /
*Scientific studies of Hudson and James bays***

1982 - vol. 109, n^{os} 3 & 4, 725 pages, 28 \$ pour les deux volumes.

**Estuaire du Saint-Laurent : processus océanographiques et écologiques /
*St. Lawrence Estuary : oceanographic and ecological processes***

1985 - vol. 112, n^o 1, 161 pages, 15 \$.

Études biologiques du comportement / *Biological studies of behavior*

1986 - vol. 113, n^o 3, 69 pages, 15 \$.

**Limnologie fondamentale et effets anthropogéniques
(précipitations acides et réservoirs) /**

Basic limnology and anthropogenic effects (acid rain and reservoirs)

1987 - vol. 114, n^o 3, 189 pages, 18 \$.

**Choix de travaux présentés à la 2^e Conférence internationale des
entomologistes d'expression française /**

***Selected papers of the 2nd international conference
of French-speaking entomologists***

1988 - vol. 115, n^o 3/4, 186 pages, 20 \$.

Expédiez votre chèque ou mandat à : / *Send your cheque or money order to :*

Le Naturaliste canadien (Revue d'écologie et de systématique)
Département de biologie
Université Laval, Sainte-Foy
Québec G1K 7P4
Canada

LE NATURALISTE CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 116

NUMÉRO 4

1989

| | |
|--|---------|
| DALPÉ, Yolande Inventaire et répartition de la flore endomycorhizienne de dunes et de rivages maritimes du Québec, du Nouveau-Brunswick et de la Nouvelle-Écosse... | 219-236 |
| VÉZINA, Luc & Claude-J. BOUCHARD Compétition de la petite oseille (<i>Rumex acetosella</i> L.) avec le fraisier cultivé (<i>Fragaria ananassa</i> Dcne)..... | 237-243 |
| PRANKEVICIUS, Andrew B. & Duncan M. CAMERON Free-living dinitrogen-fixing bacteria in the leaf of the northern pitcher plant (<i>Sarracenia purpurea</i> L.)..... | 245-249 |
| VERREAULT, Guy & Réhaume COURTOIS Changements saisonniers de l'alimentation de l'omble de fontaine anadrome (<i>Salvelinus fontinalis</i>) dans les rivières Matapédia et Ristigouche (Québec)..... | 251-260 |
| JOHNSON, Walter N. A new subspecies of <i>Cicindela limbata</i> Say from Labrador (Coleoptera: Cicindelidae)..... | 261-266 |
| ROCHETTE, Philippe & Pierre-André DUBÉ Variabilité spatiale de l'estimation de l'évapotranspiration potentielle au Québec méridional..... | 267-278 |

COMMUNICATION BRÈVE

| | |
|--|---------|
| SHAFFER, François & Yves BACHAND Nouvelles localités pour la salamandre pourpre (<i>Gyrinophilus porphyriticus</i>) au Québec | 279-281 |
|--|---------|

REVUE DES LIVRES

| | |
|---|---------|
| CAYOUILLE, J. Flore du parc national du mont Riding, Manitoba (W. J. Cody)..... | 283-284 |
| PLAMONDON, A. Comparative hydrology. An ecological approach to land and water resources (M. Falkenmark & T. Chapman, ed.)..... | 284 |
| SHACKLETON, D. The frozen fauna of the Mammoth Steppe: The story of Blue Babe (R. D. Guthrie) | 284-285 |
| HAMELIN, L.-E. Canada's missing dimension. Science and history in the Canadian Arctic Islands (C. R. Harington, ed.)..... | 285-286 |
| BOURGET, A. Atlas of Nearctic shorebirds on the coast of South America (R. I. G. Morrison & R. K. Boss)..... | 286-287 |

(Suite au verso)

(Continued on inside back cover)

