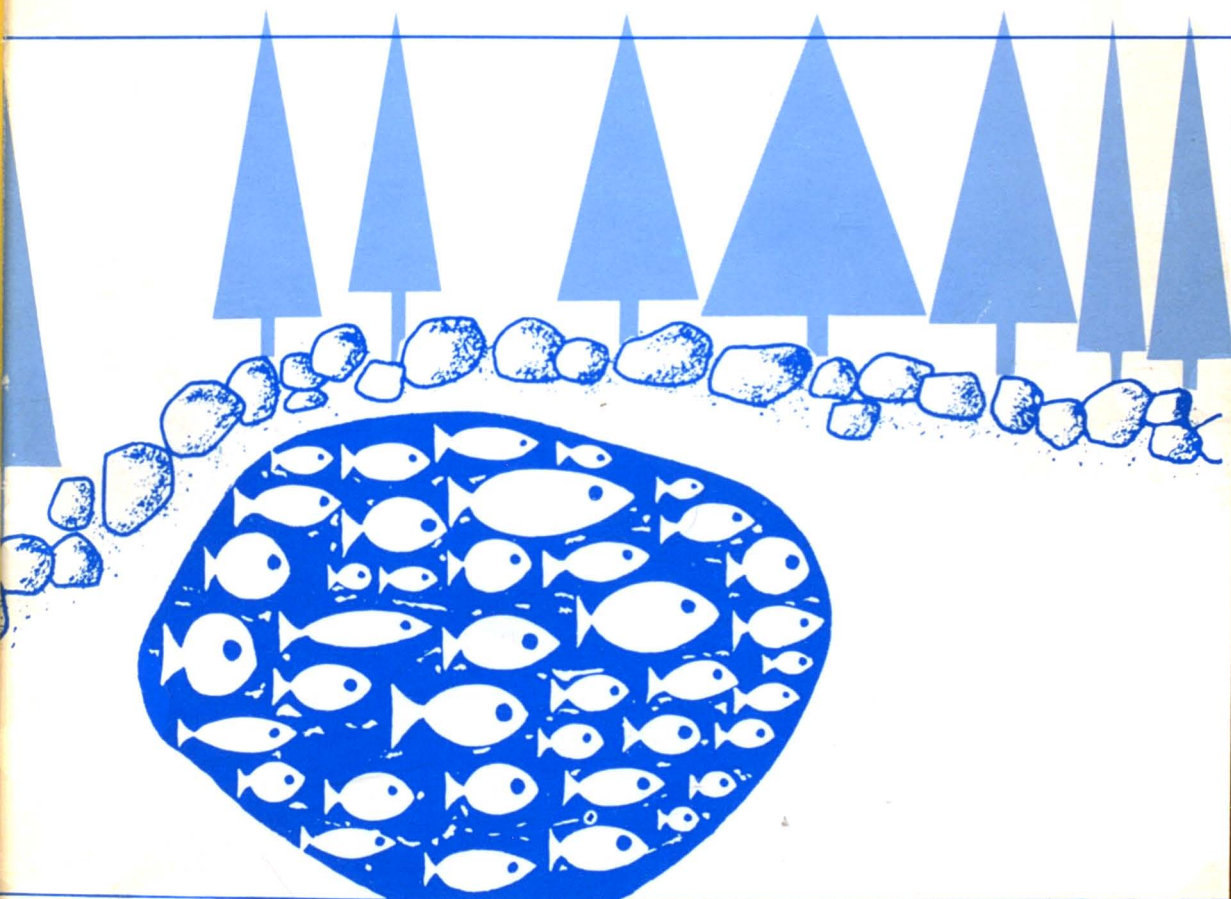


Volume 104,
numéros 1 et 2,
janvier-février mars-avril 1977

le naturaliste canadien

revue d'écologie et de systématique

LES FORÊTS DÉCIDUES DE L'HÉMISPHERE NORD



Fondé en 1868
par l'abbé L. Provancher

Les Presses de l'Université Laval

LE NATURALISTE CANADIEN

CN ISSN 0028-0798

DIRECTEUR

G.-WILFRID CORRIVAULT

DIRECTEUR-ADJOINT

MIROSLAV GRANDTNER

SECRÉTAIRE

GUY LACROIX

SECRÉTAIRE-ADJOINT

PIERRE MORISSET

COMITÉ DE RÉDACTION

RENÉ BÉLAND, *Université Laval*

RENÉ BÉIQUE, *Direction générale de la conservation, Ministère des terres et forêts, Québec*

JULIEN BERGERON, *Ministère de l'industrie et du commerce, Québec*

BERNARD BERNIER, *Université Laval*

PAUL BERTHET, *Faculté des sciences de Lyon*

PIERRE COUILLARD, *Université de Montréal*

MICHEL DELSOL, *Faculté catholique de Lyon*

LLOYD M. DICKIE, *Institut d'océanographie, Université Dalhousie, Halifax*

ANDRÉ GAGNON, *Université Laval*

PAUL GERVAIS, *Université Laval*

ROGER HEIM, *Muséum national d'histoire naturelle de Paris*

WILLIAM S. HOAR, *Université de la Colombie-Britannique*

ROBERT LAGUEUX, *Université Laval*

VICTORIN LAVOIE, *Université Laval*

ERNEST LEPAGE, *Saint-Simon, Rimouski*

TREVOR PLATT, *Laboratoire d'écologie marine, Institut océanographique de Bedford, Dartmouth, N. E.*

GASTON MOISAN, *Service de la faune du Québec*

W.E. RICKER, *Office des recherches sur les pêcheries du Canada*

D. M. ROSS, *Université d'Alberta*

HENRI TINTANT, *Faculté des sciences de Dijon*

ADMINISTRATION (abonnements, changements d'adresse, droits de reproduction):

Les Presses de l'Université Laval, Case postale 2447, Québec G1K 7R4

Abonnement annuel

personnel: \$ 12.00 — collectif: \$24.00 — le numéro: \$4.00
(multi-user) — numéros spéciaux: \$10.00

Publication bimestrielle de l'Université Laval, LE NATURALISTE CANADIEN accepte des articles inédits, rédigés en français ou en anglais, découlant de travaux de recherche dans le domaine de l'écologie fondamentale et appliquée (agronomique, forestière), de la systématique, de la morphologie ou des sciences de la terre.

De brèves communications scientifiques seront acceptées pour publication rapide. Elles ne devront pas excéder 1,500 mots, titre et bibliographie compris.

Les manuscrits doivent être adressés au **Secrétariat de la rédaction**, LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Faculté des sciences et de génie, Université Laval, Québec G1K 7P4, Québec.

LE NATURALISTE CANADIEN est publié avec l'aide du Conseil national de recherches du Canada et du Ministère de l'éducation du Québec.

Répertorié dans Current Contents, Biological Abstracts et Périodex.

Courrier de la deuxième classe — Enregistrement no 1768

Dépôt légal — Premier trimestre 1977: Bibliothèque nationale du Québec — Bibliothèque nationale d'Ottawa.

INTERNATIONALE VEREINIGUNG FÜR VEGETATIONSKUNDE
INTERNATIONAL SOCIETY FOR VEGETATION SCIENCE
ASSOCIATION INTERNATIONALE DE PHYTOSOCIOLOGIE

*Recueil des communications
présentées au Symposium international
sur*

LES FORÊTS DÉCIDUES DE L'HÉMISPHERE NORD

*Université Laval, Québec, Canada
21 et 22 juin 1976*

ÉDITEURS

M. M. GRANDTNER et W. S. BENNINGHOFF

REMERCIEMENTS

Nos remerciements les plus sincères s'adressent d'abord à l'Honorable Normand Toupin, alors ministre des terres et forêts du Québec, qui a bien voulu prononcer l'allocution d'ouverture et aux personnes suivantes qui ont pris une part active à l'organisation du Symposium: Vincent Dion, Pierre Grondin, Pierre Lalonde, Richard Lalumière, Gilles Lemieux, Michel Melançon, Colette Nuyt, Diane Paradis, Marthe Simard, Jean-Robert Thibault et Françoise Vaucamps. Cette dernière nous a, de plus, grandement aidés lors de l'édition de ce Recueil. Enfin, ce Symposium a été réalisé avec l'aide financière des organismes suivants: Ministère de l'éducation du Québec, Conseil national de recherches du Canada, Université Laval, Ministère des terres et forêts du Québec et Ministère du tourisme, de la chasse et de la pêche du Québec. L'Association canadienne française pour l'avancement des sciences a accordé pour sa part un appui financier à la publication de ce Recueil dans le Naturaliste canadien.

LE NATURALISTE CANADIEN

Volume 104

Janvier-février mars-avril 1977

Numéros 1 et 2

ECOGRAMS OF SWISS FOREST ASSOCIATIONS

Claude BÉGUIN

Institut botanique, Université de Neuchâtel, Neuchâtel, Suisse

Otto HEGG

Systematisch-Geobotanisches Institut, Universität Bern, Bern, Schweiz

Heinrich ZOLLER

Botanisches Institut, Universität Basel, Basel, Schweiz

Résumé

Une nouvelle carte de la végétation suisse est en cours de réalisation. La définition, à l'aide d'écogrammes, des 100 types environ de végétation qui sont cartographiés et leur évaluation pour la protection de la nature sont décrits.

Abstract

For a new vegetation map of Switzerland based on a grid system, the definition of about 100 mapped vegetation types by ecograms and their evaluation for nature protection are described.

Introduction

In a projected vegetation map of Switzerland for the purposes of nature protection (Béguin *et al.*, 1974) we try to give a maximum of information concerning the importance of a certain region for conservation.

We think that vegetation is a very good indicator of the richness of the whole ecosystem, and that it is this part which is most easily recognized. For our country, we have a good knowledge of the existing plant associations, their rough distribution, their ecological requirements and their floristic composition. We suppose therefore that it is possible to tell what vegetation cover exists in any place, by using the topographic and geologic maps and the most recent air photographs.

Methods and discussion

Because we had from the beginning the intention to use a computer for the

calculation of the protection-values of a landscape facet, we tried to arrange our data in a way convenient for processing by computer. We use a mapping method based on the grid system printed on our detailed topographic maps with a grid element of 1 km². For every of these elements we note all data concerning the vegetation and some ecological and human factors on cards for Optical Mark Readers (OMR-cards).

119 vegetation types can be distinguished by our methods, about 100 of them being natural or seminatural. Usually they are defined on the level of alliances in the Braun-Blanquet system. 34 of them are forests, (19 deciduous and 15 coniferous), 10 are shrubs, the rest is free of woody plants.

In order to get a good correlation between the different collaborators over the whole country, it was very important to give a clear definition of every vegetation type to be mapped. We found the

best way to give these definitions is in an ecogram, which shows the geographic, topographic, climatic, edaphic and geologic factors determining the distribution of the community. Figure 1 shows an example, the ecogram for the *Quercion pubescenti-petraeae*, oakwoods rich in species growing on warm, well drained places. It shows:

- Altitudinal zones (*Höh-stuf*): hill (c), montane (m, lower, middle, upper), subalpine (s, lower and upper), alpine (a, lower and upper), nival (n) belts.
- Preferred aspects within these belts (*Exp*).
- Deviations from the normal climate of the belt to drier or moister conditions (*Hum*).
- Deviations from the normal climate of the belt to warmer or colder conditions (*Temp*).

- Geographic distribution for 7 regions within Switzerland.
- Characteristic topographic features (*Hang, Neigung*).
- Kind bedrock on which the community may grow (*Geologie*).
- Data concerning the soil conditions (*Boden*), mainly soil water, soil types, soil texture, soil depth (*Skelett, Gründigkeit*).
- Special observations (Bemerkungen), literature consulted.

On the reverse of the ecogram characteristic species can be noted to be used as checks in the field.

With all the data for every grid element on the computer, it is possible to produce a number of maps, all based on the grid of 1 km. The simplest maps are those showing the distribution of one vegetation type. An example is shown in figure 2.

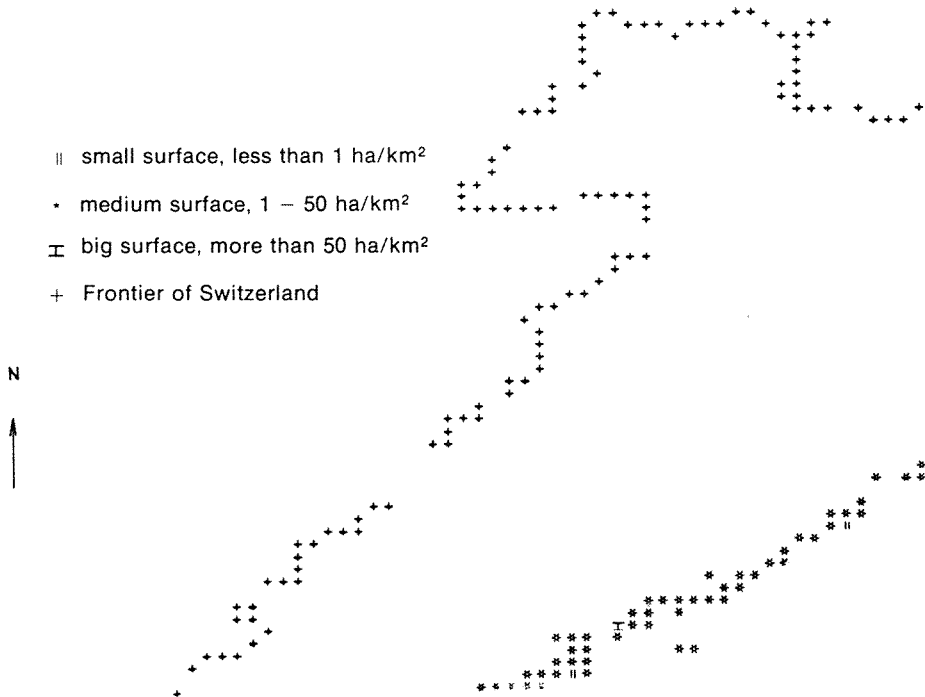


Figure 2. Example of a distribution map of the *Quercion pubescenti-petraeae*, a rare deciduous forest community in the northwestern part of Switzerland. On this provisional computer output one symbol is equal to 1 km². The map shows the climatically restricted area of these oak forests along the south foot of the Jura mountain.

For the main purpose of our work, for the evaluation of the landscape for the protection of nature, we need other, synthetical maps. The value of a landscape depends on several factors; the majority of them can be estimated by an estimation of the vegetation. It is influenced by the kind and the number of vegetation types, their condition and the surface they cover. The definition of the values of the different vegetation types was made by considering nine different points of view:

- Rareness of the community within 13 different regions of Switzerland.
- Rare plants and animals, which usual-

ly are present in stands of the community.

- Importance of the community for these rare species.
- Threat to the community by direct or indirect human activities.
- Possibility of reconstruction of disturbed or destroyed stands.
- Value of the vegetation for human recreation.
- Value of the community for the stability of the landscape.
- Ethical value.
- Value for Science.

Every one of these 9 parts of the total value is evaluated with 0, 1 or 2 points.



Figure 3. Provisional map of the total values for nature protection, in 6 classes. Northwest part of Switzerland.

To sum up the total value of the community, we use different factors for these nine parts, because their importance for nature protection is not equal. The final values vary from 0 to 10 and may be different for several regions of the country. For a given square, the value of a community that is present is modified by the surface covered by the stand within the square and by its development. These modified values for all communities of a square are summed up to the total of this square. It is possible to determine the value for one formation alone (e.g. for all deciduous forests) or for the whole vegetation. A very provisional example which must be checked thoroughly is shown in figure 3.

Conclusion

This brief communication shows how

to define vegetation types on an ecological basis and how to estimate the significance of a landscape for the protection of natural values. The help obtained from the knowledge of our vegetation types defined by phytosociologists for this estimation is obviously important.

References

- BÉGUIN, C., O. HEGG, and H. ZOLLER, 1974. Landschaftsökologisch — vegetationskundliche Bestandesaufnahme der Schweiz zu Naturschutzzwecken, p. 245-251. In: P. MULLER (ed.), Verhandlungen der Ges. f. Ökologie. — Erlangen, Junk, The Hague.
- BÉGUIN, C., O. HEGG and H. ZOLLER, 1974. Pflanzensoziologisch-ökologische Kartierung der Schweiz mit der Gitternetzmethode zu Naturschutzzwecken. In: R. TÜXEN (ed.). — International Association of Vegetation Science, Symposium 1974, in press.

LES HÊTRAIES DE POLOGNE ET LEUR PROTECTION

Florian CELIŃSKI et Stanislaw WIKA

*Instytut Botaniki Uniwersytetu Śląskiego
Zakład Geobotaniki i Ochrony Przyrody, Katowice, Pologne*

Résumé

Le *Fagus silvatica* est arrivé sur le territoire de la Pologne lors de la période atlantique de l'Holocène par trois voies différentes: du sud-est par les Carpathes orientales, du sud par la porte de Moravie et des Sudètes et, plus tard, de l'ouest le long des moraines du nord. Actuellement, outre les associations de la sous-alliance *Eu-Fagion* (*Dentario glandulosae-Fagetum*, *Dentario enneaphyllidis-Fagetum* et *Melico-Fagetum*), il existe des hêtraies thermophiles de la sous-alliance *Cephalanthero-Fagion* (*Carici-Fagetum*, *Mercuriali-Fagetum* et *Taxo-Fagetum*) et de la sous-alliance *Luzulo-Fagion* (*Luzulo nemorosae-Fagetum* et *Luzulo pilosae-Fagetum*). L'aire occupée par ces hêtraies s'est rétrécie sous l'effet de l'activité économique au point qu'il est devenu nécessaire de les protéger dans les parcs nationaux et les réserves écologiques. On y préserve même de beaux exemplaires isolés de hêtre en tant que monuments naturels. Au total, 9 des 13 parcs nationaux et 108 des 312 réserves forestières contiennent des hêtraies, ou des hêtres, bien conservés.

Abstract

Fagus silvatica appeared in Poland during the atlantic period of the Holocene following three different routes: from the south east through the Oriental Carpathian Mountains, from the south through Moravia and Sudeten and, later, from the west along the northern moraines. Today, besides the associations of the suballiance *Eu-Fagion* (*Dentario glandulosae-Fagetum*, *Dentario enneaphyllidis-Fagetum* and *Melico-Fagetum*) there exists also other *Fagus* associations, more thermophilic, of the suballiances *Cephalanthero-Fagion* (*Carici-Fagetum*, *Mercuriali-Fagetum* and *Taxo-Fagetum*) and *Luzulo-Fagion* (*Luzulo nemorosae-Fagetum* and *Luzulo pilosae-Fagetum*). Under the evergrowing influence of economic activity, the area occupied by these *Fagus* associations has become restricted to the extent that they are now protected in national parks and ecological reserves. Even a few isolated, majestic beeches have been preserved as natural monuments. Over all, beeches and beech associations, in good condition, are present in 9 out of 13 national parks and in 108 out of 312 forest reserves.

Introduction

Les hêtraies de l'alliance *Fagion* se développent dans les habitats forestiers relativement fertiles. La flore de la strate herbacée comprend de nombreux géophytes liés aux conditions spécifiques créées par la forêt de hêtre. Cette flore particulière, et son intéressante biologie, ont, de longue date, attiré les phytosociologues. Aussi les groupements de hêtre sont-ils parmi les mieux connus de toutes les forêts feuillues. À l'heure ac-

tuelle, nous sommes assez bien renseignés sur leur composition floristique, leur écologie et leur distribution géographique.

Fagus silvatica au Pléistocène

Au Pléistocène supérieur et au cours des périodes interglaciaires récentes, un hêtre très proche de *Fagus silvatica* était largement répandu en Europe centrale. En Pologne, il est apparu dans

le bas-pays et dans les montagnes. Au cours des périodes ultérieures, le hêtre fut repoussé jusqu'à des refuges méridionaux, situés près de la mer Méditerranée. Les recherches palynologiques dans les sédiments de la dernière période interglaciaire d'Eems ont démontré l'absence du hêtre en Europe centrale à cette époque. Le climat trop sec de cette période ne lui aurait pas permis de s'étendre vers le nord. Ce n'est qu'au Holocène que les conditions climatiques plus favorables ont permis son expansion (fig. 1). Au cours de la période atlantique avancée (3 000 ans av. J.C.) le hêtre parvint à coloniser la majorité des territoires de l'Europe, Pologne comprise (Szafer, 1966).

Le hêtre est arrivé sur le territoire de la Pologne en empruntant au moins trois voies. Il est venu, en premier lieu, du sud-est, par les Carpathes orientales et du sud par la porte de Moravie ainsi que par les Sudètes. Plus tard, il a quitté des refuges occidentaux pour s'installer le long des moraines au nord de la Po-

logne (Szafer, 1966; Stachak, 1965). Les conditions édapho-climatiques favorables lui ont permis de s'étendre, parfois sur de grandes superficies. Là où il a dominé, il a créé les conditions scia-philes des forêts de hêtre qui, par leur flore, se distinguent fortement des autres forêts feuillues mixtes.

Distribution actuelle du hêtre

En Pologne, l'aire du hêtre englobe actuellement la Poméranie occidentale et une partie de la Poméranie orientale, le Pays de Lubusz (Ziemia Lubuska), la Grande Pologne occidentale ainsi que toute la Pologne méridionale y compris les Sudètes et les Carpathes (fig. 2). Dans les montagnes, il apparaît dans les étages inférieurs et il joue un rôle important dans la végétation de la zone des forêts feuillues et mixtes. Dans les Carpathes orientales (Bieszczady), il forme aussi un étage montagnard supérieur (subalpin) atteignant la limite supérieure de la forêt. Dans les Carpathes

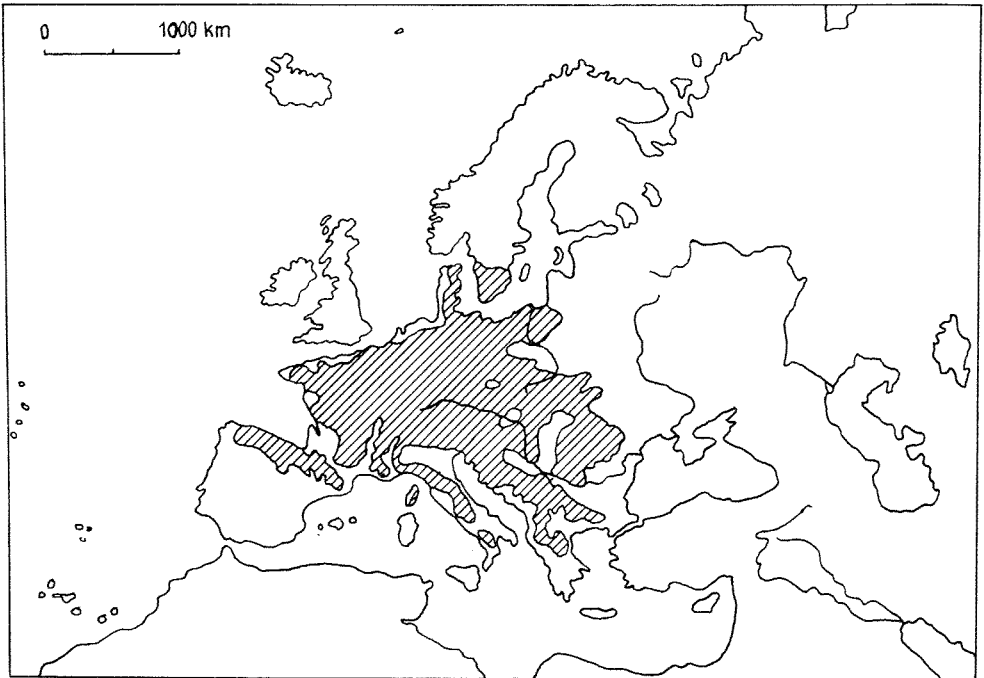


Figure 1. L'aire de distribution du hêtre (*Fagus sylvatica*) en Europe.

occidentales et les Sudètes, il n'atteint jamais cette limite, étant donné que la zone des forêts subalpines y est formée par les pessières (*Picea abies*).

Caractéristiques phytosociologiques des hêtraies de Pologne

Le hêtre colonise des sols très variés. On le rencontre sur les rendzines, sur les terres noires, sur les sols bruns moyennement fertiles, sur les sols bruns acides, sur les sols lessivés, sur les sols

podzoliques, ainsi que sur les semi-podzols.

Son aire de distribution englobe différents types de climat. Le haut-pays est caractérisé par des précipitations plus importantes, par une température plus basse et une période de végétation plus brève que le bas-pays.

L'histoire complexe de l'extension du hêtre et la variabilité de ses habitats contribuèrent à la formation de différentes associations. Les recherches

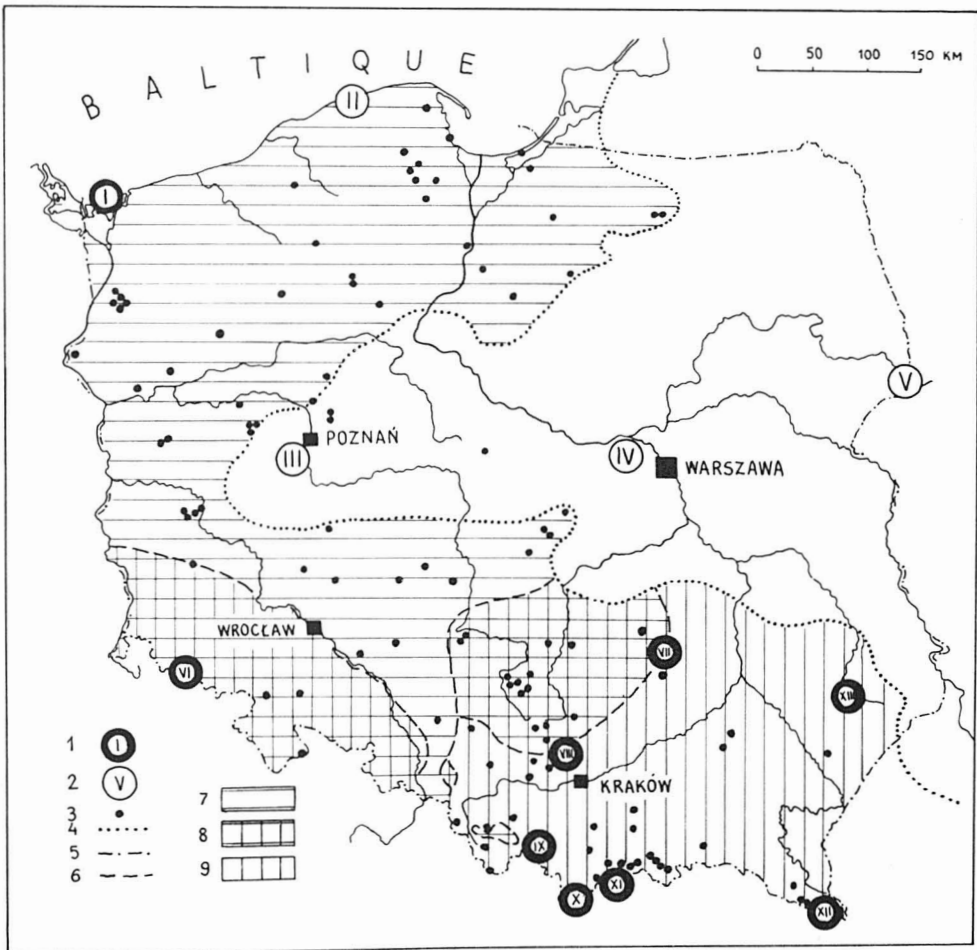


Figure 2. L'aire de distribution du hêtre (*Fagus silvatica*) et des principales hêtraies en Pologne. 1- parcs nationaux dans lesquels sont protégés les groupements de hêtre, 2- parcs nationaux où manquent les hêtraies, 3- réserves écologiques dans lesquelles sont protégées les hêtraies, 4- limite nord-est de l'aire du hêtre, 5- frontière internationale, 6- limite provisoire de la distribution des trois associations principales de hêtre, 7- aire de distribution du *Melico-Fagetum*, 8- aire de distribution du *Dentario enneaphyllidis-Fagetum*, 9- aire de distribution du *Dentario-glandulosae-Fagetum*.

TABLEAU I

Variabilité floristique des hêtraies en Pologne

N ^o successif des tableaux	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
Nombre des relevés dans le tableau	26	25	60	46	9	33	69	30	12	17	35	1	13	7	
Sous-alliance	Eu-Fagion								Cephalanthero-Fagion				Luzulo-Fagion		
Association	Dentario glandulosae-Fagetum			Dentario enneaphyllidis-Fagetum			Melico-Fagetum		Mercuriali-Fagetum	Carici-Fagetum		Taxo-Fagetum	Luz. nem.-Fag.	Luz. pil.-Fag.	
Ch: Dentario glandulosae-Fagetum	V + ⁻³ V + ⁻² V + ⁻³ V + ⁻⁴ III + ⁻¹ V + ⁻⁵ II + I + II + ⁻¹ II + ⁻³														
Ch: Dentario enneaphyllidis-Fagetum				II + ⁻² IV + ⁻³ IV + ⁻⁴ III + ⁻² III + II +									x		
Ch: Melico-Fagetum				V + ⁻⁴ II +			III + ⁻³ V + ⁻⁵ V + ⁻⁴ III r ⁻³ I + ⁻¹		II 2					vr ⁰ + ⁰	
Ch+D: Cephalanthero-Fagion									III + ⁻¹ V +	III + ⁻¹ III + ⁻¹ IV + ⁻¹	III + ⁻¹ V + ⁻¹	III + ⁻¹ IV + ⁻¹	x	x	
				II + ⁻¹					III + ⁻¹	II + ⁻¹ III + ⁻²	V + ⁻⁴ III + ⁻²	V + ⁻² IV + ⁻¹			
Ch+D: Luzulo-Fagion															
Vaccinium myrtillus	II r ⁰ -1 ⁰			I + ⁻¹ I 2			I + I +		I + I +		II +			IV r-2 V + ⁻³	V + ⁻³
Folytrichum attenuatum d	II + I +			I + ⁻¹ I +			I + II + ⁻¹ I +		II + ⁻¹ I +	I +				V + ⁻³ V + ⁻⁴	V + ⁻⁴
Luzula nemorosa	I + ⁻²			I + II +			I + II + ⁻¹		I r-1 I +					V + V + ⁻⁴	III +
Luzula pilosa				I + I +			II + ⁻¹		I + I +					V + ⁻¹ III + ⁻²	III + ⁻²
Deschampsia flexuosa				I + I +					I + I +					V + ⁻² III + ⁻²	III + ⁻²
Dicranella heteromalla d				I +					I +					V + ⁻² III + ⁻²	III + ⁻²
Carex pilulifera									I +					V + ⁻² III + ⁻²	III + ⁻²
Leucobryum glaucum d									I +					V + ⁻² III + ⁻²	III + ⁻²

Ch: Fagion silvaticae

Fagus silvatica
 Fagus silvatica
 Fagus silvatica
 Acer pseudoplatanus
 Acer pseudoplatanus
 Acer pseudoplatanus
 Asperula odorata
 Mercurialis perennis
 Actea spicata
 Dentaria bulbifera
 Prenanthes purpurea
 Neottia nidus-avis
 Rubus hirtus
 Polystichum lobatum
 Euphorbia amygdaloides
 Petasites albus
 Lunaria rediviva
 Galanthus nivalis

a
b
c
a
b
c

V 4-5	III ⁺ +5	V 2-5	V 2-5	V 3-4	V 2-5	V 2-5	V 2-5	V 4-5	V 4-5	V 2-5	V 3-5	V 2-5
V +3	III ⁺ +2	V +5	V +5	V +1	V +4	V +4	V +4	V +2	V +2	V +2	V +3	V +2
V +2	IV ⁺ +2	III ⁺ +1	III ⁺ +2	IV +1	IV +1	IV +1	IV +1	IV +2	IV +2	IV +2	IV +3	IV +2
II +	I +	III ⁺ +4	IV +2	V +1	IV +1	IV +1	IV +1	I +	I +	II +	I +1	V +2
I +	II +	I +2	I +1	I +1	II +1	II +1	II +1	I +1	I +1	III +	III +2	V +2
II +3	III ⁺ +4	IV +3	V +2	III ⁺ +3	V +3	V +3	V +3	I +1-5	I +1-5	IV +1	III ⁺ +1	III +
IV +	V +5	IV +3	IV +2	V +3	V +3	V +3	V +3	V +4	V +4	IV +2	III ⁺ +3	IV +
I +	V +1	IV +3	IV +1	V +3	III ⁺ +3	III ⁺ +3	III ⁺ +3	II +2	II +2	I +	IV +3	I +
II +	III ⁺ +2	V +2	III ⁺ +1	IV +1	IV +1	IV +1	IV +1	I +	I +	IV +1	IV +3	IV ⁺ 0-1
II +	IV +	II +2	II +2	I +	V +3	V +4	V +4	I -2	I -2	IV +1	IV +3	I +
II +	II +1	V +5	I +	I +	I +	I +	I +	I +	I +	IV +1	IV +3	III ⁺
V +2	IV +1	I +	I +1	I +	I +	I +	I +	I +	I +	II +	II +	I +
V +2	IV +1	I +	I +1	I +	I +	I +	I +	I +	I +	II +	II +	I +
II +1	V +2	III ⁺	III ⁺ +3	III ⁺	III ⁺	III ⁺	III ⁺	III ⁺	III ⁺	II +	II +	III ⁺
I +3	II +	I +2	II +1	II +1	III ⁺ +2	III ⁺ +2	III ⁺ +2	III ⁺ +2	III ⁺ +2	II +	II +	III ⁺
					III ⁺ +2	III ⁺ +2	III ⁺ +2	III ⁺ +2	III ⁺ +2			

Source des matériaux :

1. Medwecka-Kornaś, (1955) - Gorce - Dentario glandulosae-Fagetum (tab. 7, relevés 1-26).
2. Pancer-Kotejowa (1973) - Pieniny - Dentario glandulosae-Fagetum (tab. 8, relevés 1-25).
3. Zarzycki (1963) - Bieszczady occidentales - Dentario glandulosae-Fagetum (tab. 7a + 7b + 7c).
4. Matuszkiewicz W., Matuszkiewicz A., (1973) - Sudètes - Dentario enneaphyllidis-Fagetum (tab. 4).
5. Kuczynska (1973) - Monts Opawskie - Dentario enneaphyllidis-Fagetum (tab. 11, relevés 1-9).
6. Celiński, Wika (1974-75) - réserve "Parkowe" - Haut-Plateau de Cracovie et de Wieluń - Dentario enneaphyllidis-Fagetum (manuscrit).
7. Celiński (1962) - La Grande Forêt de hêtre près de Szczecin - Melico-Fagetum (tab. 15 + 18).
8. Tokarz (1971) - Pologne du Nord-Est - Melico-Fagetum (tab. 2).
9. Celiński (1962) - La Grande Forêt de hêtre près de Szczecin - Mercuriali-Fagetum (tab. 12).
10. Pancer-Kotejowa (1973) - Pieniny - Carici-Fagetum (tab. 10, relevés 4-20).
11. Michalik (1972) - Haut-Plateau de Cracovie et de Wieluń - Carici-Fagetum (tab. 1).
12. Matuszkiewicz W., Matuszkiewicz A. (1973) - Sudètes - Taxo-Fagetum (tab. 1).
13. Celiński (1962) - La Grande Forêt de hêtre près de Szczecin - groupement de hêtraie acidophile à Deschampsia flexuosa (= Luzulo pilosae-Fagetum) (tab. 26).
14. Myczkowski (1958) - Petites Beskides - Luzulo nemorosae-Fagetum (tab. 8, relevés 65, 71, 74 + tab. 9, relevés 43, 44, 50, 55).

phytosociologiques ont démontré qu'il existe, en Pologne, 8 associations forestières dominées par le hêtre (tableau I). Toutes ces associations appartiennent à l'alliance du *Fagion* de l'ordre des *Fagetalia* et leur systématique phytosociologique, se présente comme suit :

Sous-alliance: EU-FAGION Oberd.
1957 em. R.Tx. 1960

1. *Dentario glandulosae-Fagetum* Klika
1927 em. Mat. 1964
2. *Dentario enneaphyllidis-Fagetum*
Oberd. 1957
3. *Melico-Fagetum* Lohm. ab Seibert
1954
4. *Carici-Fagetum* Moor 1952 em. Hartman et Jahn 1967
5. *Mercuriali-Fagetum* Cel. 1962
6. *Taxo-Fagetum* Etter 1947

Sous-alliance: LUZULO-FAGION Lohm.
et R. Tx. 1954

7. *Luzulo nemorosae-Fagetum* Markgr.
1932 em. Meusel 1937
8. *Luzulo pilosae-Fagetum* Mat. 1973
(= *Trientali-Fagetum* R. Tx. 1960
n.n.).

Dentario glandulosae-Fagetum

La hêtraie carpathique (fig. 3a) est un groupement forestier commun dans toute l'étendue des Carpathes polonaises entre 600 et 1200 m au dessus du niveau de la mer (optimum 800 à 1150 m). Elle descend, sous une forme sub-montagnarde, vers le piémont des Carpathes, les plateaux de Cracovie, les Monts Swietokrzyskie, le bassin de Sandomierz pour s'arrêter à Roztocze (fig. 2). Cette dernière forme est proche des chênaies-charmaies du bas-pays.

Les espèces caractéristiques et différencielles comme *Dentaria glandulosa*, *Symphytum cordatum* (espèces sub-endémiques carpathiques), *Polystichum braunii*, *Euphorbia amygdaloides*, *Festuca drymeya* et *Cardamine trifolia* la

différencient nettement, au point de vue floristique, des autres hêtraies.

La strate arborescente est formée de *Fagus sylvatica*, *Abies alba* avec addition de *Picea abies* et, dans les endroits plus humides, d'*Acer pseudoplatanus*. La strate herbacée dense est formée de plusieurs sous-strates, avec une prépondérance de géophytes eutrophes ou de plantes vivaces à feuilles larges. La strate muscinale est peu développée.

La hêtraie carpathique est liée à un climat assez frais et humide s'apparentant nettement au climat subocéanique montagnard. Elle se développe sur les sols bruns, fertiles, argileux, assez humides, riches en humus et en substances minérales. Elle est caractérisée par une grande variabilité régionale et écologique (Matuszkiewicz, Matuszkiewicz, 1973).

Dentario enneaphyllidis-Fagetum

L'aire de distribution de la hêtraie sudétique (fig. 2) se situe principalement dans les Sudètes où elle forme une ceinture forestière au contact des forêts subalpines d'épicéas à une altitude moyenne de 1050 m (optimum 600 à 800 m).

En dehors des Sudètes elle apparaît en tant que variante submontagnarde avec une participation accrue des espèces de l'alliance *CARPINION BETULI*. Cette dernière variante est connue dans le piémont des Sudètes ainsi que sur des élévations isolées, plus éloignées du massif des Sudètes, du plateau Silésien et de celui de Cracovie-Wieluń. Elle atteint aussi la partie occidentale des Monts Swietokrzyskie (Matuszkiewicz, Matuszkiewicz, 1973).

Sa composition dendrologique est analogue à celle de la hêtraie carpathique. La différence essentielle entre ces deux associations réside dans la strate herbacée. Dans la hêtraie sudéti-

que manquent les espèces des hêtraies carpathiques. Par contre, *Dentaria enneaphyllos* y croît souvent. Ce géophyte fait partie de ses meilleures espèces caractéristiques. En outre, c'est dans cette association que l'on rencontre assez souvent, contrairement aux autres hêtraies polonaises, *Elymus europaeus* et *Euphorbia dulcis*.

La forte participation des plantes vivaces eutrophes et des géophytes à la strate herbacée est un autre caractère qui distingue la hêtraie sudétique et la hêtraie carpathique. Les géophytes atteignent leur plus grand développement au début de l'été, avant que les hêtres ne se couvrent de feuilles et n'ombragent le sol de la forêt.

Les conditions d'habitats de la hêtraie sudétique sont typiques du climat subocéanique de l'étage montagnard inférieur. Les Sudètes en comparaison des Carpathes, subissent nettement l'influence du climat océanique caractérisé par des variations atténuées de température annuelle ainsi que par des précipitations plus élevées durant la période de végétation.

Les sols de la hêtraie sudétique se distinguent par une activité biologique considérable. Leur profil possède habituellement un horizon bien formé avec un humus de type mull. Ils appartiennent soit aux sols bruns montagnards du type profond ou semi-profond soit aux pararendzines brunes et parfois aux pararendzines de tchernoziem.

Melico-Fagetum

Cette association représente un type de hêtraie que l'on rencontre, en Pologne, presque exclusivement dans le bas-pays. Elle est fortement liée aux terrains diversifiés des lacs de Poméranie où elle occupe parfois de grandes superficies comme dans le cas de la hêtraie située près de Szczecin qui couvre

60 km². On peut la rencontrer également dans la Grande Pologne occidentale, au pays de Lubusz (*Ziemia Lubuska*) et à l'est de la Vistule — dans la partie occidentale de la Poméranie (la moraine d'Elblag, les coteaux de Górów, les lacs de Mazurie et de Mrągowo). Elle se rapproche, au sud de la Pologne, de la hêtraie sudétique qui monte jusqu'au piémont des Sudètes.

Il s'agit, au point de vue floristique, de la plus pauvre des hêtraies de la sous-alliance EU-FAGION. *Abies alba* et *Picea abies*, contrairement aux hêtraies montagnardes, sont absentes dans ce groupement. Le hêtre est, par contre, souvent accompagné de *Quercus sessilis*, *Q. robur* et, dans les individus plus humides, de *Carpinus betulus*. Quelquefois, les futaies naturelles sont formées uniquement de hêtre (fig. 3b).

La strate herbacée est formée de quelques espèces seulement qui ont tendance à former des faciès. Les espèces caractéristiques de cette association sont: *Melica uniflora* et *Festuca silvatica*. Elles transgressent, parfois, dans d'autres associations apparentées. La troisième espèce, plus fidèle, (*Corydalis fabacea*) y apparaît rarement et se confine à quelques variantes seulement.

La végétation herbacée à caractère essentiellement graminéen, se développe tardivement (surtout les faciès à *Melica uniflora* et à *Festuca silvatica*).

La hêtraie à *Melica* se développe aussi sous un climat subatlantique, aux hivers doux et aux étés humides et frais. Les individus les plus typiques de cette association apparaissent soit sur les sols vaseux et argileux soit sur des sols sablo-argileux des moraines basales et frontales. Ils s'épanouissent le mieux sur les sols bruns ou lessivés se distinguant par une considérable activité biologique. Ils évitent par contre les crêtes et les pentes exposées aux vents domi-

nants (Celiński, Kraska, 1969; Celiński, Wika, 1975) et les vastes plateaux mal drainés en profondeur.

Carici-Fagetum

La présence de la hêtraie thermophile a été mise en évidence, en Po-

logne, pour la première fois sur les plateaux de Cracovie-Wieluń par Michalik (1972) et dans les Pieniny par Panczer-Kotejowa (1973). Dans les deux cas la futaie est formée de plusieurs espèces dont la valeur technique laisse beaucoup à désirer. En dehors du hêtre on



Figure 3. a- Hêtraie carpathique (*Dentario glandulosae-Fagetum*), b- hêtraie pomeranienne (*Melico-Fagetum*).

y aperçoit souvent *Acer pseudoplatanus*, *Abies alba* et *Carpinus betulus*. *Picea abies*, *Tilia platyphyllos*, *Quercus robur* et *Pinus silvestris* n'y font que de rares apparitions.

La strate herbacée, riche en espèces (en moyenne plus de 50 dans un individu d'association) est caractérisée par une couverture plus réduite que celle des hêtraies de la sous-alliance EU-FAGION. Outre la végétation liée aux forêts ombragées, un nombre important de plantes exigeant plus de lumière y croissent. Les espèces caractéristiques et différentielles de l'association sont: *Cephalanthera alba*, *C. rubra*, *C. longifolia*, *Carex alba*. D'autres taxons appartenant aux chênaies thermophiles et même aux pelouses thermophiles, en font partie.

Cette hêtraie se forme sur les pentes rocheuses calcaires, exposées soit au sud, soit au sud-ouest. Ceci prouve qu'elle est étroitement liée aux facteurs topographiques qui déterminent, tant du point de vue microclimatique que du point de vue édaphique, le caractère thermophile de l'habitat.

Les sols semblent être fortement squelettiques. Leurs horizons meubles sont riches en substances minérales et en humus du type mull. Ils appartiennent aux rendzines ou aux pararendzines de tchernozem.

Mercuriali-Fagetum

Cette hêtraie appartenant à la sous-alliance CEPHALANTHERO-FAGION a été décrite dans l'un des plus grands complexes de hêtraies à *Melica*, dans la Grande Forêt de hêtre près de Szczecin (Celiński, 1962).

Comme les individus de cette association occupent des dépressions humides, *Quercus robur*, *Ulmus laevis*, *Fraxinus excelsior* et *Alnus glutinosa* y

croissent de façon isolée. Les conditions favorables de développement de la futaie occasionnent, chez le hêtre, des accroissements en hauteur et en diamètre exceptionnels. Cependant du point de vue technique, sa valeur est faible à cause des courbes et de la ramification de son tronc.

Par sa composition floristique et par son type d'habitat, cette association diffère nettement de la hêtraie thermophile du *Carici-Fagetum* étudié plus haut. La fermeture complète du couvert arborescent rend impossible l'implantation des héliophytes. C'est pourquoi dans la strate herbacée, souvent abondante, domine *Mercurialis perennis*. *Cephalanthera alba*, *C. rubra*, *Neottia nidus-avis* et *Epipactis latifolia* y montrent une grande constance. En fait, les espèces sciaphiles liées aux habitats humides et fertiles prennent la place des héliophytes et celle des plantes xérothermiques.

Les sols de cette association sont formés d'argile marneuse. Ils ont un horizon humifère bien développé atteignant 40 à 50 cm de profondeur. L'horizon gleyifié, qui subit des changements au cours de la période de végétation, vient se placer habituellement un peu en dessous de l'horizon humifère. Ces sols sont classés parmi les terres noires forestières d'origine marécageuse.

Taxo-Fagetum

Des fragments d'individus de cette association existent dans le piémont des Sudètes dans les monts Kaczawskie près de Wojcieszów et dans la chaîne des monts Krowiarki dans le bassin de Klodzko. Ils s'y développent sur un substrat calcaire, donc dans un habitat typique des hêtraies thermophiles. Leur composition floristique est appauvrie par rapport à la forme typique de ce groupement que l'on rencontre en Suisse, en Allemagne et en Tchécoslova-

quie. Ils constituent sans doute une relique extrazonale.

Taxus baccata est l'espèce caractéristique la plus importante de cette association. Il croît dans la strate arborée inférieure et dans la strate arbustive.

Luzulo nemorosae-Fagetum

La hêtraie acidophile montagnarde est essentiellement limitée à la tranche inférieure de l'étage forestier et au piémont de la chaîne des Sudètes-Carpathes, donc à l'aire du *Dentario glandulosae-Fagetum* et du *Dentario enneaphyllidis-Fagetum*. Dans les Sudètes, elle s'étend entre 400 et 1000 m d'altitude (optimum 550 à 850 m). Dans les Carpathes sa limite altitudinale remonte de 150 m. Dans les chaînes de montagnes formées de roches acides elle constitue le type dominant des hêtraies.

Cette hêtraie à luzule est mal caractérisée au point de vue floristique. Elle ne contient qu'une seule espèce caractéristique régionale: la *Luzula nemorosa* var. *albida* dont l'optimum de distribution quantitative se situe dans cette hêtraie. Cependant cette espèce transgresse dans les formes plus pauvres des hêtraies fertiles, mais souvent avec une fréquence et une vitalité affaiblies.

D'autres caractères qui la différencient des hêtraies fertiles sont: la participation d'un groupe important d'espèces acidophiles de la sous-alliance LUZULO-FAGION et l'apparition des plantes montagnardes.

Les individus de la hêtraie acidophile montagnarde sont liés au climat humide et frais des étages montagnards inférieurs et moyens. Leurs sols, formés de roches acides de différents âges et provenant de différentes formations géologiques, sont habituellement classés parmi les sols bruns acides, podzoliques ou même semi-podzols. L'horizon supérieur du profil est pourvu d'humus du

type moder ou d'humus transitoire modéré avec l'horizon de surface A_F ou A_{FH} nettement plus accentué.

Luzulo pilosae-Fagetum

Cette hêtraie, par opposition à la précédente, est liée au territoire du bas-pays. Elle se développe sur les terrains morainiques dans l'aire du stade poméranien de la glaciation baltique. A l'est, elle traverse la Vistule pour pénétrer profondément dans la voïvodie d'Olsztyn; au sud-est elle parvient jusqu'aux plateaux de Cracovie-Wieluń et de Silésie; au sud, elle atteint la hêtraie acide montagnarde.

Il s'agit de l'association la plus pauvre au point de vue floristique et écologique. Elle est dépourvue de bonnes espèces caractéristiques. Elle constitue cependant un type de forêt que l'on ne peut assimiler à aucune autre hêtraie ou forêt acidophile de l'alliance QUERCION ROBORI-PETRAE.

En tant qu'association de bas-pays elle est soumise au climat humide subatlantique. Ses individus occupent, le plus souvent, les sols formés d'argiles et de sables argileux appartenant aux sols lessivés, aux sols bruns semi-podzoliques, acides, avec des processus de podzolisation souvent nettement accentués.

LA SUCCESSION

Dans les hêtraies qui se développent sur substrats acides, le hêtre présente une vitalité affaiblie. Il reste toujours l'arbre dominant dans la futaie et se reproduit remarquablement, mais il fait preuve d'un accroissement sensiblement moindre. Du fait que les couronnes sont plus espacées, les strates inférieures de la végétation sont moins ombragées ce qui rend possible l'épanouissement des plantes herbacées acidophiles exigeant plus de lumière. L'apparition de ces dernières en grande

quantité est due aussi à l'acidification de la couche supérieure du sol. De telles conditions d'habitat amènent les héliot-acidophytes à s'emparer de la strate herbacée de la forêt. Ce sont surtout les plantes caractéristiques et différentielles de la sous-alliance LUZULO-FAGION, comme: *Luzula nemorosa*, *L. pilosa*, *Deschampsia flexuosa*, *Carex pilulifera*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Polytrichum attenuatum*, *Dicranella heteromalla*, *Leucobryum glaucum* et d'autres.

Le processus progressif d'acidification et de podzolisation du sol aboutit à la transformation des hêtraies acidophiles de l'alliance du QUERCION ROBORI-PETRAEAE en groupements mixtes de l'alliance du DICRANO-PINION. Le hêtre y demeure pourtant assez longtemps. Cependant, dans la suite de la succession il cède petit à petit sa place à d'autres espèces d'arbres (*Quercus sessilis*, *Q. robur*, *Betula pendula*, *Pinus silvestris*) qui, étant moins exigeantes, finissent par dominer. Aussi, dans les limites de son aire, le hêtre apparaît en petit nombre dans les forêts feuillues acidophiles, dans les groupements mixtes, dans les chênaies-charmaies, dans les érablières et dans les sapinières mésophiles. Ceci prouve que le hêtre est actuellement loin d'être agressif et qu'il cède, au contraire, sa place soit aux forêts acidophiles soit aux forêts mésophiles de la chênaie-charmaie.

La protection des hêtraies

Comme il ressort de la figure 2, la limite nord-est du hêtre passe à travers le territoire de notre pays. Ses associations forestières dominent des étendues plus vastes là où l'habitat leur est favorable. Ce sont avant tout les terrains élevés, assez fertiles, de l'étage inférieur montagnard et les terrains variés des moraines poméraniennes. Les hêtraies évitent, en principe, les terrains plats et

humides du bas-pays ainsi que les terrains au relief marqué où l'on observe le phénomène de dégradation des habitats. Parmi les facteurs qui restreignent localement l'apparition des hêtraies on classe les vents dominants défavorables (Celiński, 1962; Celiński Wika, 1975).

L'étendue des hêtraies, comme celle des forêts feuillues en général, a été fortement réduite par leur transformation en champs cultivables. Actuellement, les hêtraies ne se sont conservées que dans les terrains fortement accidentés peu accessibles, inutilisables par l'agriculture. Les surfaces occupées par les hêtraies constituent, par rapport aux habitats potentiels de hêtre, un pourcentage plus que modeste.

Au cours des dernières années, on a commencé à mieux prendre conscience de l'importance économique et sociale des forêts de hêtre. Le bois de hêtre, à cause de ses grandes qualités techniques, est de plus en plus recherché. La forêt de hêtre, réfractaire à la pollution de l'air, joue un rôle important dans le domaine de la protection de l'environnement. De plus, les hêtraies augmentent la valeur esthétique du paysage. Ces caractéristiques ont stimulé la protection et la préservation des hêtraies.

Les forêts de hêtre sont, en principe, protégées de deux manières différentes: 1) dans les parcs nationaux et 2) dans les réserves forestières. Dans 9 des 13 parcs nationaux, elles sont préservées comme l'une des principales composantes de la nature. Elles jouent un rôle particulièrement important dans le Parc national de Bieszczady et dans celui de Babia Góra. Elles sont aussi représentées, en grand nombre, dans les parcs nationaux des Tatras, d'Ojców et de Świętokrzyski. En outre, on a constitué une série de réserves destinées uniquement à la protection du hêtre. Dans 108

des 312 réserves forestières existant en Pologne (recensement de 1976) les associations de hêtraies ou leurs fragments avec de vieux arbres monumentaux sont également protégés (fig. 2).

Références

- CELIŃSKI, F., 1962. Zespoły leśne Puszczy Bukowej pod Szczecinem. — *Monographiae botan.*, 13 (Suppl.), 209 p.
- CELIŃSKI, F. and T. WOJTERSKI, 1963. Świat roślinny Babiej Góry. *In*: Szafer, W. (red.). Babiogórski Park Narodowy, Wyd. popularno nauk. Zakł. Ochr. Przyr. — PAN, 22: 109-173.
- CELIŃSKI, F. and M. KRASKA, 1969. Wpływ panujących wiatrów i wystawy na kształtowanie się siedlisk leśnych Puszczy Bukowej pod Szczecinem. — *Badan. fizjogr. Pol. zach.*, 22: 53-67.
- CELIŃSKI, F. and S. WIKI, 1975. Über den Einfluss der herrschenden Winde auf die Ausbildung der Waldgesellschaften. (Manuscrit).
- KUCZYŃSKA, I., 1973. Stosunki geobotaniczne Opolszczyzny. I. Zbiorowiska leśne. — *Acta Univ. Wratisl.*, N° 162, *Prace botan.*, 15: 3-92.
- MATUSZKIEWICZ, W. and A. MATUSZKIEWICZ, 1973. Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski. Cz. 1. Lasy bukowe. — *Phytocoenosis*, 2 (2): 143-202.
- MEDWECKA-KORNAS, A., 1955. Zespoły leśne Gorców. — *Ochr. Przyr.*, 23: 1-110.
- MEUSEL, H., E. JÄGER and E. WEINERT, 1965. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. — G. Fischer Verl., *Jean, Text*: 583 p., *Karten*: 258 p.
- MICHALIK, S., 1972. Ciepłolubne lasy bukowe na Wyżynie Krakowsko-Częstochowskiej. — *Fragm. flor. geobot.*, 18 (2): 215-225.
- MYCZKOWSKI, S., 1958. Ochrona i przebudowa lasów Beskidu Małego. — *Ochr. Przyr.*, 25: 141-237.
- PANCER-KOTEJOWA, E., 1973. Zbiorowiska leśne Pienińskiego Parku Narodowego. — *Fragm. flor. geobot.*, 19 (2): 197-258.
- SZAFER, W., 1966. Dziesięć tysięcy lat historii lasu w Tatrach. — PAN. *Nauka dla wszystkich*, (1): 3-32.
- STACHAK, A., 1965. Fenologia buka zwyczajnego na tle warunków siedliskowych w Puszczy Bukowej pod Szczecinem w latach 1957-1961. — *Szczec. Tow. Nauk, Wydz. Nauk Przyr.-Rol.*, 10 (2): 3-97.
- TOKARZ, H., 1970, 1971. Zbiorowiska leśne z udziałem buka (*Fagus silvatica*) w obszarze północno-wschodniej granicy jego zasięgu. Cz. I — *Melico-Fagetum*. — *Acta biol. med. Soc. Sc. Gedanensis*, 15: 227-274.
- ZARZYCKI, K., 1963. Lasy Bieszczadów Zachodnich. — *Acta Agric. Silv., Ser. Leśna*, 3: 3-175.

FLORISTIC COMPOSITION AND TOPOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF THE FOREST COMMUNITIES OF THE GNEISS AREAS OF WESTERN CONNECTICUT

A.W.H. DAMMAN and B. KERSHNER

*Ecology section, Biological sciences group
The University of Connecticut, Storrs, Conn. 06268, U.S.A.*

Résumé

Les auteurs présentent des descriptions phytosociologiques de 11 communautés végétales forestières des régions de gneiss de l'ouest du Connecticut. Ils discutent des relations écologiques entre ces communautés et leur distribution en rapport avec la topographie. Trois toposéquences sont reconnues, à l'intérieur desquelles, la quantité des eaux d'infiltration le long de la pente détermine la surface occupée par chaque communauté ainsi que sa position sur la pente. Un diagramme illustrant les relations écologiques entre ces communautés accompagne le texte.

Abstract

Phytosociological descriptions are presented for 11 plant communities occurring in the forests of the gneiss areas of western Connecticut. The ecological relationships between these communities and their distribution with respect to topography is discussed. Three toposequences were recognized; within each seepage water supply along the slope determines the area covered by each community as well as its presence on the slope. A diagram illustrates the ecological relationships between the communities.

Introduction

Vegetation studies in Connecticut have dealt primarily with successional changes in forest composition (Lutz, 1928; Collins, 1962; Olson, 1965; Stephens and Waggoner, 1970). Studies concerned with the floristic composition of the plant communities of forested areas are few. Nichols (1914, 1915) provided lists of plant species by habitat. Subsequent papers by Egler and Niering (1965, 1967, 1971) and Niering and Egler (1966) describe vegetation changes in relation to topography for various parts of Connecticut but information on the floristic composition of their types is limited to trees, shrubs and selected ground cover species only. Kershner (1975) and Raup (1938) defined vegetation types on an adequate floristic basis.

The latter, although dealing with the Black Rock Forest in New York State, discusses a vegetation which is very similar to that of Western Connecticut. Both Kershner (1975) and Raup (1938) are concerned primarily with the somewhat limited range of conditions found within their study areas. They do not attempt to provide a general picture of the effect of habitat changes on the floristic composition of the vegetation.

The purpose of this paper is to show the variation in the floristic composition of the forests of the gneiss areas of Western Connecticut, present a first approximation for the classification of the forest communities on a floristic basis, and show the topographical and ecological relationships between these vegetation types.

Geographical setting

The study area includes the hilly part of Western Connecticut underlain by gneiss and associated granites and schists of the Waramaug formation, Hartland formation and the southern Highlands (Rodgers *et al.*, 1959). Glacial till derived from these rocks covers most of the area but limited areas with glacio-fluvial and alluvial deposits are included. Limestone occurs in a fairly extensive area to the northwest and in some of the valleys in the southern parts. The vegetation of these calcareous areas, now mostly agricultural land, is not discussed, but the presence of the limestone deposits undoubtedly affects the quality of the glacial till overlying the gneiss.

Annual precipitation is well-distributed throughout the year, and amounts to 1 150-1 250 mm. Water losses due to evapotranspiration (Thorntwaite, 1948) are about 650 mm. During the summer months evapotranspiration exceeds precipitation by only 50-90 mm, or less than the water storage capacity of a well-drained loam. Average length of the frost-free season is 150 days (Brumbach, 1965).

Forests cover the major part of the area. Almost all forest stands have originated after logging or developed on pastures and farmland abandoned toward the end of the 19th century (Winer, 1955). The chestnut blight eliminated the chestnut (*Castanea dentata*) as a major forest tree about 60 years ago (Moss, 1973).

Methods and materials

The field data upon which this paper is based consist of vegetation and habitat descriptions made on transects across topographical gradients. In addition, to complete the data, less common vegetation types were described wher-

ever they were encountered, and notes were made on the floristic composition of the vegetation on other field trips in the area. The senior author collected data throughout the study area, whereas the junior author supplied vegetation data for the Pond Mountain Natural Area near Kent, Connecticut.

The vegetation was described in quadrats varying in size from 200 to 400 m² and including areas homogeneous with respect to vegetation cover and soil conditions. Abundance/cover and sociability of all species present were rated using the well-known scales of Braun-Blanquet (Mueller-Dombois and Ellenberg, 1974) except that abundance/cover classes 1 and 2 were further refined (Table 1) and that no sociability values were assigned to species in the shrub and tree strata.

Descriptions were tabulated, analyzed for similarities and differences in species composition, and then organized in vegetation synthesis tables (Mueller-Dombois and Ellenberg, 1974). A summary table showing constancy class and most commonly recorded abundance/cover and sociability values was based on these synthesis tables.

The basic vegetation units recognized are at the level of sub-associations in the Zürich-Montpellier tradition. They are defined by differential species groups only. No association and sub-association names have been assigned to them, and they are merely referred to as "communities". Such an informal classification is preferred until further data collected over a much larger area provide a clear concept of the associations and of the species distribution over the plant communities, including those outside the forests.

The nomenclature of the vascular plants follows Fernald (1950), that for the mosses Crum *et al.* (1965).

Floristic composition of the forest vegetation

The primary interest of this paper is the relationship between habitat conditions and other permanent site factors, vegetation. Therefore, in analyzing the vegetation, emphasis was placed on floristic and structural properties of the vegetation indicating edaphic conditions and other permanent site factors, rather than on those indicative of temporary conditions associated with canopy closure and composition.

Disturbance, whether natural or man-made, frequently affects the composition of the tree layer over long periods because of the longevity of trees. In contrast, the ground vegetation often reaches a more or less stable composition as soon as the tree canopy is closed unless changes from deciduous to coniferous forests are involved. Most of the forests are less than 100 years old, and the composition of the tree stratum varies within wide limits depending on nature and severity of disturbance. Especially, *Betula lenta* and *Acer rubrum* benefit from disturbance at the expense of other tree species. After disturbance, they are often dominant on sites where they would be minor components otherwise.

This means that a major breakdown of the forest vegetation expressing edaphic-topographic relationships cannot be based on the composition of the tree stratum unless sampling is carefully limited to undisturbed areas. Since this was impossible for practical reasons, it should be realized that the tree canopy can vary within some of the plant communities, especially those on the moist to well-drained sites.

Some of the major characteristics of the plant communities are briefly described below. Further details on their floristic composition are summarized in

Table I. Constancy class and abundance/cover value are given for all species present in over 10 percent of the descriptions of at least one of the communities, others have been omitted to simplify the table. Abundance/cover values are modal values, thus this table does not show the occasional dominance of a tree species which is a constant, but minor, component of the tree stratum of the community.

Four major units can be recognized within the forest vegetation: 1) the *Fraxinus americana*-*Carya* forests, 2) the *Acer rubrum*-*Quercus* forests, 3) the *Fraxinus americana*-*Acer saccharum* forest, and 4) the *Symplocarpus foetidus*-*Acer rubrum* swamp. As defined they correspond to associations in the Zürich-Montpellier tradition, however, they are floristically quite different, and undoubtedly they belong to different classes if units comparable to those were to be recognized here.

FRAXINUS AMERICANA-CARYA FORESTS

Forests dominated by *Carya* species, especially *Carya glabra*, with an admixture of *Fraxinus americana* and *Quercus* species. These forests are distinguished floristically by a large number of species of dry, rocky forests (Table I, group e) as well as species of dry, nutrient-poor open sites reaching their optimal development outside the forests (Table I, group f). A number of small ferns, such as *Woodsia obtusa*, *W. ilvensis*, *Asplenium platyneuron*, and *A. trichomanes* occur scattered on ledges or rock outcrops.

Two communities were recognized within these forests:

1) *Viburnum rafinesquianum*-*Fraxinus*-*Carya* community. Oaks, especially *Quercus rubra* and *Q. velutina*, occur regularly, and *Tilia americana* occasionally. Physiognomically, it is recognized

TABLE I

Summary table showing the floristic composition of the forest communities of the gneiss areas.

Roman figures indicate constancy class: I 10-20%, II 21-40%, III 41-60%, IV 61-80%, V 81-100%, – less than 10%. The other values are most commonly recorded abundance/cover and sociability ratings according to the scales of Braun-Blanquet (Mueller-Dombois and Ellenberg, 1974) with – and + used to indicate the lower and upper halves of abundance/cover classes 1 and 2. For species present in the tree or shrub layer, T, Sh, and H is used to indicate the occurrence of these species in tree, shrub, and herb layer, respectively. Species with a constancy of less than 10% in all communities have been omitted from the summary table.

Associations		Fraxinus-Carya forests		Acer rubrum-Quercus forests				Fraxinus-Acer saccharum forests				Symlocarpus-Acer rubrum swamp
Plant communities (sub-associations)		<i>Viburnum rafinesquianum</i>	<i>Carex pensylvanica</i>	<i>Gaylussacia</i>	<i>Vaccinium</i>	<i>Viburnum acerifolium</i>	<i>Osmunda cinnamomea</i>	<i>Dryopteris noveboracensis</i>	<i>Hepatica-Anemonella</i>	<i>Athyrium thelypteris-Dryopteris hexagonoptera</i>	<i>Osmunda claytoniana</i>	
<i>Tree layer</i>	cover in % height in m	60 12	50 8	70 13	75 15	85 18	95 18	85 18	85 22	90 25	85 21	80 18
<i>Betula lenta</i>	T	I ⁺	.	III ⁺	III 1 ⁺	III 2 ⁺	.	– 4	IV 2 [–]	II 2 ⁺	III 2 ⁺	I ⁺
	Sh	II 1 [–]	II 2 [–]	II 1 ⁺	II 1 ⁺	II 1 ⁺	.	II ⁺	II 1 ⁺	II ⁺	I ⁺	II ⁺
	H	.	II 1 [–] .1	.	.	I ⁺ .1	.	II 1 ⁺ .1	.	.	II 1 [–] .1	.
<i>Betula lutea</i>	T	.	.	.	I 1 [–]	II 2 [–]	V 2 [–]	IV 2 ⁺	I ⁺	III 2 ⁺	III 1 ⁺	IV 2 [–]
	H	.	.	.	–	I ⁺ .1	.	.	.	I ⁺ .1	III 1 [–] .1	.
<i>Acer rubrum</i>	T	.	.	IV 1 ⁺	II 3	IV 2 ⁺	V 4	– 4	I 1 [–]	II ⁺	V 2 ⁺	V 4
	Sh	.	.	III 1 ⁺	II 2 [–]	II 2 [–]	II 2 ⁺	.	.	I ⁺	II ⁺	III ⁺
	H	.	I ⁺ .1	III 1 [–] .1	IV 1 ⁺ .1	V 1 [–] .1	.	I ⁺ .1	.	I ⁺ .1	III ⁺ .1	III ⁺ .1
<i>Acer saccharum</i>	T	.	.	.	– ⁺	III 2 [–]	II 2 [–]	V 4	V 4	V 4	V 4	I ⁺
	Sh	I ⁺	.	.	– ⁺	– ⁺	–	–	IV 2 [–]	III 1 ⁺	II 1 [–]	.
	H	I ⁺ .1	.	.	– 1 [–] .1	III ⁺ .1	II 1 [–] .1	II 1 [–] .1	IV 1 [–] .1	III 1 [–] .1	III 1 [–] .1	.
<i>Fraxinus americana</i>	T	III 2 [–]	V 2 ⁺	.	.	I 1 [–]	–	III 2 [–]	V 2 ⁺	V 3	V 2 [–]	I ⁺
	Sh	II 2 [–]	.	.	.	I 1 ⁺	–	II 2 ⁺	III ⁺	II 1 [–]	II 1 [–]	I ⁺
	H	IV 1 [–] .1	III 1 ⁺ .1	.	I ⁺ .1	III 1 [–] .1	III ⁺ .1	II 1 ⁺ .1	–	III 1 ⁺ .1	IV ⁺ .1	.
<i>Quercus rubra-velutina</i> ¹	T	V 2 ⁺	I 1 ⁺	<u>IV 2⁺</u>	<u>V 4</u>	V 4	IV 1 ⁺	III 3	IV ⁺	.	IV 2 ⁺	.
	Sh	.	.	III 1 ⁺	I 1 [–]
	H	V 1 [–] .1	IV ⁺ .1	V 1 ⁺ .1	IV 1 [–] .1	V ⁺ .1	I ⁺ .1	III ⁺ .1	.	.	II ⁺ .1	.

<i>Quercus alba</i>	T	II 2 ⁻	III 1 ⁻	I +	III 2 ⁻	II 1 ⁺
	H	III + .1	III + .1	II + .1	.	III + .1	- + .1	.	.	II 1 ⁻ .1	.	.
	Sh
<i>Quercus prinus</i>	T	I 2 ⁻	I 2 ⁺	V 4	IV 3	II 2 ⁻	.	II 2 ⁻
	Sh	.	.	II 2 ⁻	.	- 1 ⁺
	H	I + .1	III + .1	V 1 ⁺ .1	II 1 ⁺ .1	I + .1
<i>Amelanchier arborea</i>	T	I 1 ⁺	I 1 ⁺	II 1 ⁺	II 1 ⁺
	Sh	I 1 ⁻	.	III 1 ⁺	.	I 1 ⁺
	H	IV 1 ⁺ .1	IV 1 ⁺ .1	III 1 ⁺ .1	III 1 ⁺ .1	II 1 ⁺ .1
<i>Pinus rigida</i>	T	.	I 2 ⁺	- 1 ⁺	- 1 ⁺
<i>Carya glabra</i>	T	V 3	V 3	II 2 ⁻	.	I 1 ⁺
	H	IV + .1	I + .1	.	I 1 ⁻ .1
<i>Carya ovata</i>	T	IV 3	III 2 ⁺	III 1 ⁺	.	I 2	.	I 1 ⁺	.	IV 1 ⁺	.	.
	Sh	I 1 ⁺	.	I 1 ⁻
	H	IV + .1	I + .1	I + .1	I + .1	II + .1	.	I + .1
<i>Carya tomentosa</i>	T	II 2 ⁻	I 1
	Sh	I 1 ⁺
	H	I + .1
<i>Castanea dentata</i> ²	T	.	.	- †	III †	II †
	Sh	.	.	II 1 ⁺	II ⁺	III 2 ⁺	- +	.	.	.	III 1 ⁺	.
	H	.	.	II 1 ⁻ .1	II 2 ⁻ .1	II 1 ⁺ .1	.	I 1 ⁺ .1
Δc ³ <i>Cornus florida</i>	T	I 1 ⁺	.	II 2 ⁺	.	.	II 1 ⁺	.
	Sh	II 2 ⁻	.	.	I +	IV 2 ⁻	IV 2 ⁻	.
	H	II 1 ⁺ .1	.	II 1 ⁻ .2	III + .2	.	II 1 ⁺ .1	.
Δc <i>Carpinus caroliniana</i>	T	II 1 ⁺	.	.
	Sh	I 2 ⁻	II +	.	II 1 ⁺	II 1 ⁺	.	.
Δd <i>Liriodendron tulipifera</i>	T	I 1 ⁺	II 2	II 1 ⁺	.
	H	- + .1	.	.	II + .1	II + .1	I + .1	.
Δu <i>Tilia americana</i>	T	II +	.	.	.	- +	.	.	III 2	II 2	I 2	.
	Sh	III 1 ⁻	II +	.	.
	H	II + .1	.	.	.	- + .1	.	- + .1	.	I + .1	.	.
<i>Ulmus rubra</i>	T	III +	III 1 ⁺	.	.
	Sh	II 1 ⁺	III +
Δk <i>Carya cordiformis</i>	T	III 1 ⁺	III 1 ⁺	.	.
	Sh	I +	I 1 ⁻	.	.
<i>Prunus serotina</i>	T	.	.	I +	- +	II 2 ⁻	.
	Sh	III 1 ⁺	.	II 2 ⁻	.	I 2 ⁻	IV +	.
	H	II 1 ⁻ .1	II + .1	II 1 ⁺ .1	I + .1	II 1 ⁻ .1
<i>Tsuga canadensis</i>	T	- 1 ⁺
	Sh	- +	I 2 ⁻	I +	.	.	.

TABLE I (CONTINUED)

Associations		Fraxinus-Carya forests		Acer rubrum-Quercus forests				Fraxinus-Acer saccharum forests				Symlocarpus-Acer rubrum swamp
Plant communities (sub-associations)		<i>Viburnum rafinesquianum</i>	<i>Carex pensylvanica</i>	<i>Gaylussacia</i>	<i>Vaccinium</i>	<i>Viburnum acerifolium</i>	<i>Osmunda cinnamomea</i>	<i>Dryopteris noveboracensis</i>	<i>Hepatica-Anemone</i>	<i>Athyrium thelypteris-Dryopteris hexagonoptera</i>	<i>Osmunda claytoniana</i>	
<i>Betula papyrifera</i>	T	.	.	.	12 ⁻	II +
<i>Fagus grandifolia</i>	T	.	.	.	II +	II 2 ⁻
Δd <i>Juglans cinerea</i>	T	I 1 ⁺	.	.
<i>Ostrya virginiana</i>	T	I 1 ⁻
	Sh	III 2 ⁻	.	II 1 ⁺	II 1 ⁺	III 2 ⁻	.	.	II 1 ⁺	II 1 ⁺	.	.
	H	I + .1	.	I + .1	.	II + .1
<i>Vitis labrusca</i>		III +	.	I +	I +	III +	II +	II +
<i>Vitis aestivalis</i>		II +	I +	.	.	I 1 ⁺
<i>Shrub layer</i>	cover in % height in m	25 2	5 2	20 2.5	20 2	50 2.5	15 3	20 2	40 3	50 4	30 2.5	40 3
<i>Hamamelis virginiana</i>	Sh	.	.	II 1 ⁺	II 2 ⁺	IV 2 ⁺	V 2 ⁻	III 2 ⁺	IV 2 ⁺	III 2 ⁻	II 1 ⁺	.
	H	.	.	III 1 ⁻ .1	III 1 ⁻ .1	III 1 ⁻ .2	.	III 1 ⁺ .2	.	II 1 ⁺ .1	III 1 ⁺ .1	.
<i>Viburnum acerifolium</i>	Sh	.	.	.	II +	V 3	.	.	I 3	II +	V 1 ⁺	.
	H	.	.	I + .2	II 1 ⁻ .2	IV 2 ⁺ .3	II + .1	IV 1 ⁺ .2	II + .2	I + .2	IV 2 ⁺ .2	.
<i>Acer pensylvanicum</i>	Sh	.	.	.	II 2 ⁻	II 2 ⁻	I 1 ⁺	.	II 1 ⁺	.	.	.
	H	.	.	II + .1	II 1 ⁻ .2	III 1 ⁺ .2	I 1 ⁻ .1	II 1 ⁺ .1
<i>Corylus cornuta</i>	Sh	.	.	.	II 1 ⁺	III 2 ⁺	.	.	.	I 1 ⁺	.	.
	H	.	.	.	II 2 ⁺ .2	IV 2 ⁻ .2	II + .1	I 1 ⁺ .1	.	I 1 ⁺ .2	III 2 ⁺ .2	.
<i>Lindera benzoin</i>	Sh	V 1 ⁺	I 1 ⁺	IV 2 ⁻	V 3	V 3	V 3
	H	IV 2 ⁺ 2	.	.	V 1 ⁻ .2	II + .2	.
Δp <i>Viburnum recognitum</i>	Sh	II +	IV +	I 1 ⁺
<i>Ilex verticillata</i>	Sh	II 1 ⁺	.	.	.	III +	II 1 ⁺

<i>Vaccinium corymbosum</i>	Sh	I 1 ⁻	V 2 ⁺	.	.	.	IV 1 ⁺	V +
<i>Viburnum lentago</i>	Sh	II +	.	.	V +
	H	I 1 ⁺ .2	.	III 1 ⁻ .1	.	.
<i>Viburnum dentatum</i>	Sh	III +
	H	I 1 ⁻ 1
<i>Cornus amomum</i>	Sh	II +
Δa <i>Kalmia latifolia</i>	Sh	.	.	III 2 ⁻	I 2 ⁻	I 2 ⁺
	H	.	.	III 1 ⁺ .2	III 1 ⁺ .2	III + .2	II + .2	II 1 ⁻ .2	.	.	II + .2	.
<i>Lyonia ligustrina</i>	Sh	.	.	II 1 ⁺
<i>Rhododendron nudiflorum</i>	Sh	III +
	H	.	.	II 1 ⁻ .2	II 1 ⁻ .2	II 1 ⁺ .2	.	I + .2	.	.	II + .1	II + .2
Δj <i>Quercus ilicifolia</i>	Sh	.	II 1 ⁻	II 2 ⁺
	H	.	I + .2	III + .2
Δi <i>Juniperus virginiana</i>	Sh	.	I 1 ⁺
Δh <i>Staphylea trifoliata</i>	Sh	II +	.	.	.
	H	III 1 ⁻ .2	II + .2	.	.	.
<i>Prunus virginiana</i>	Sh	II 1 ⁻	.	I 1 ⁻
	H	.	- + .2	.	I + .2	I + .1	.	II + .1
<i>Sambucus pubens</i>	Sh	II +	.	.	.
Herb layer	cover in %	85	75	80	75	65	80	90	35	65	95	90
	height in cm	70	25	75	60	60	90	30	40	50	100	50
Moss layer	cover in %	0	< 1	< 1	< 5	< 1	0	0	< 1	< 1	0	15
Differential species:												
a) <i>Vaccinium angustifolium</i>		I 2 ⁺ .2	IV 2 ⁺ .2	V 3.2	V 3.3	III 1 ⁺ .2
<i>Vaccinium vacillans</i>		I 1 ⁻ .2	.	V 2 ⁺ .2	V 2 ⁺ .2	II 1 ⁺ .2
<i>Gaylussacia baccata</i>		.	I + .2	V 4.4	IV 2 ⁺ .2	II + .2
<i>Apocynum androsaemifolium</i>		.	III + .1	II + .1	II + .1	I + .1
<i>Lysimachia quadrifolia</i>		.	I + .1	III 1 ⁻ .1	V 1 ⁻ .1	V 1 ⁻ .1
<i>Leucobryum glaucum</i>		.	III + .2	IV + .2	IV + .2	II + .2
<i>Pteridium aquilinum</i>		.	III + .1	III 1 ⁻ .1	I 1 ⁻ .1	II 1 ⁺ .1
<i>Goodyera pubescens</i>		.	.	I + .1	II + .1	III + .1
<i>Hieracium paniculatum</i>		.	.	II + .1	II + .1	III + .1
<i>Melampyrum lineare</i>		.	.	V 1 ⁻ .1	IV 1 ⁻ .1	I + .1
<i>Cypripedium acaule</i>		.	.	IV + .1	II + .1	- + .1
<i>Polytrichum commune</i>		.	.	III + .2	IV 1 ⁻ .2	I + .3
<i>Chimaphila maculata</i>		.	.	IV + .1	IV 1 ⁻ .1	IV + .1	I + .1	I + .1	1 ⁻ .1	.	.	.

TABLE I (CONTINUED)

Associations	Fraxinus-Carya forests		Acer rubrum-Quercus forests				Fraxinus-Acer saccharum forests				Symlocarpus-Acer rubrum swamp
	<i>Viburnum rafinesquianum</i>	<i>Carex pensylvanica</i>	<i>Gaylussacia</i>	<i>Vaccinium</i>	<i>Viburnum acerifolium</i>	<i>Osmunda cinnamomea</i>	<i>Dryopteris noveboracensis</i>	<i>Hepatica-Anemonella</i>	<i>Athyrium thelypteris-Dryopteris hexagonoptera</i>	<i>Osmunda claytoniana</i>	
b) <i>Trillium erectum</i>	- + .1	II + .1	IV 1 ⁺ .1	V 1 ⁻ .1	II + .1	I + .1
<i>Arisaema atrorubens</i>	- + .2	II + .1	V + .1	V 1 ⁻ .1	IV 1 ⁻ .1	V + .1
<i>Athyrium filix-femina</i>	II + .2	V 1 ⁺ .2	V 2 ⁻ .2	III + .2
<i>Dryopteris spinulosa</i>	II + .2	II + .2	IV + .2	II 1 ⁻ .2	V + .1
<i>Impatiens capensis</i>	II ⁺ .1	II + .1	III + .1	V 1 ⁻ .1
<i>Ranunculus abortivus</i>	- + .1	IV + .1	IV + .1	.	IV + .2
<i>Atrichum undulatum</i>	II + .2	I + .2	.	V + .2
c) <i>Osmunda claytoniana</i>	II + .2	II 1 ⁻ .2	I + .2	II + .2	V 4.4	.
<i>Dryopteris noveboracensis</i>	V 1 ⁺ .2	IV 4.4	III + .2	II + .2	V 2 ⁺ .2	.
<i>Anemone quinquefolia</i>	- + .3	III 1 ⁻ .1	II + .2	IV 1 ⁻ .1	.	.
<i>Carex laxiculmis</i>	III + .2	.	II + .2	III + .2	V + .2	.	.
<i>Uvularia sessilifolia</i>	II + .1	V + .1	I + .1	.	I + .1	V + .1	.
<i>Galium triflorum</i>	- + 2	I + .2	II 1 ⁻ .2	III + .1	IV + .2	II 1 ⁺ .2	.
d) <i>Circaea quadrisulcata</i>	- + .1	II + .1	V + .2	IV + .1	.
<i>Actaea pachypoda</i>	I + .1	V 1 ⁻ .2	V + .2	II + .1	.
<i>Actaea rubra</i>	I + .1	.	.	III + .1	.
<i>Erythronium americanum</i>	III 1 ⁻ .1	II 1 ⁻ .1	IV 2 ⁻ .1	.	.
<i>Carex blanda</i>	II + .2	II + .2	.	- + .2
<i>Collinsonia canadensis</i>	IV + .1	III + .1	II + .1	.
<i>Eupatorium rugosum</i>	III + .2	IV 1 ⁻ .2	III 1 ⁻ .1	.
<i>Carex debilis</i>	- + .2	.	.	.	II + .2	II + .2	.
<i>Senecio obovatus</i>	II + .1	II + .1	II 1 ⁺ .2	.
<i>Carex laxiflora</i>	II + .2	.	II + .2	II + .2	.
<i>Carex hirtifolia</i>	I + .2	II + .2	IV + .2	.	.
<i>Botrychium virginianum</i>	I + .1	III + .1	I + .1	.
<i>Carex gracillima</i>	II + .2	I + .2	IV + .2	II + .2	.

TABLE I (CONTINUED)

Associations	Fraxinus-Carya forests		Acer rubrum-Quercus forests				Fraxinus-Acer saccharum forests				Symlocarpus-Acer rubrum swamp
	<i>Viburnum rafinesquianum</i>	<i>Carex pensylvanica</i>	<i>Gaylussacia</i>	<i>Vaccinium</i>	<i>Viburnum acerifolium</i>	<i>Osmunda cinnamomea</i>	<i>Dryopteris noveboracensis</i>	<i>Hepatica-Anemonella</i>	<i>Athyrium thelypteris-Dryopteris hexagonoptera</i>	<i>Osmunda claytoniana</i>	
j) <i>Comandra umbellata</i> <i>Danthonia spicata</i>	.	II + .2 V 1+ .2	III + .2 II + .2	
k) <i>Adiantum pedatum</i> <i>Athyrium thelypterioides</i> <i>Festuca obtusa</i> <i>Galium circaeans</i> <i>Geum canadense</i> <i>Osmorhiza claytoni</i> <i>Viola sororia</i> <i>Sanguinaria canadensis</i> <i>Asarum canadense</i> <i>Aralia racemosa</i> <i>Caulophyllum thalictroides</i> <i>Dentaria diphylla</i>	IV + .2 I + .2 V + .2 II + .2 - + .2 IV 1 ⁻ .1 I + .2 IV + .1 III + .2 - + .2 II 1+ .2 II + .2	IV 1 ⁻ .2 V 2 ⁻ .2 IV + .2 II + .2 II + .2 II + .1 III + .1 III 1 ⁻ .1 III + .2 I + .2 II 1 ⁻ .2 III 1 ⁻ .2	.	.
l) <i>Hepatica americana</i> <i>Anemonella thalictroides</i> <i>Carex platyphylla</i> <i>Thalictrum dioicum</i> <i>Carex pedunculata</i>	- + .2	.	.	IV + .2 III + .2 III + .2 V + .2 III + .2	.	.	.

m)	<i>Dryopteris hexagonoptera</i>	- + .2	III 1 ⁺ .2	.	.
	<i>Orchis spectabilis</i>	IV + .1	.	.
	<i>Cryptotaenia canadensis</i>	V + .2	.	.
	<i>Sanicula canadensis</i>	I + .2	.	.
	<i>Viola pennsylvanica</i>	I + .2	.	.
	<i>Viola pubescens</i>	II 1 ⁻ .2	.	.
	<i>Osmorhiza longistylis</i>	II 1 ⁻ .2	.	.
	<i>Hackelia virginiana</i>	- + .2	.	.
	<i>Urtica gracilis</i>	- + .2	.	.
n)	<i>Senecio aureus</i>	II 1 ⁻ .1	.	.
	<i>Zizia aurea</i>	II + .1	.	.
	<i>Lilium canadense</i>	II 1 ⁻ .1	.	.
o)	<i>Thalictrum polygamum</i>	I + .2	.	IV + .2
	<i>Galium aparine</i>	II + .2	.	II 1 ⁻ .1
	<i>Galium asprellum</i>	IV + .2	.	II 1 ⁺ .1
	<i>Veratrum viride</i>	II + .1	.	III + .1
	<i>Ranunculus recurvatus</i>	- + .2	.	II + .2
	<i>Climacium dendroides</i>	II + .2	.	III + .2
	<i>Thuidium delicatulum</i>	II 1 ⁻ .2	.	IV 2 ⁻ .2
p)	<i>Onoclea sensibilis</i>	I 1 ⁻ .1	.	V + .2	IV 1 ⁺ .1	IV + .2
	<i>Chelone glabra</i>	- + .1	.	.	II + .1	V + .1
	<i>Sambucus canadensis</i>	- + .2	II + .1	III + .1
q)	<i>Symplocarpus foetidus</i>	- + .1 ^o	.	- + .1	II + .1	IV 4.4
	<i>Carex bromoides</i>	III 1 ⁻ .2
	<i>Viola cucullata</i>	IV 1 ⁺ .2
	<i>Viola pallens</i>	III 1 ⁻ .2
	<i>Cardamine pennsylvanica</i>	IV 1 ⁻ .1
	<i>Chrysosplenium americanum</i>	III 1 ⁺ .2
	<i>Scutellaria lateriflora</i>	III + .1
	<i>Dryopteris cristata</i>	III + .2
	<i>Dryopteris thelypteris</i>	IV + .2
	<i>Rubus pubescens</i>	III 1 ⁺ .2
	<i>Mnium punctatum</i>	IV + .2
r)	<i>Glyceria striata</i>	III 1 ⁻ .2
	<i>Hydrocotyle americana</i>	III + .2
	<i>Carex stipata</i>	III 1 ⁻ .2
	<i>Carex stricta</i>	III + .2
	<i>Carex crinita</i>	II + .2
	<i>Epilobium palustre</i>	II + .1
	<i>Lysimachia ciliata</i>	II + .1
	<i>Solanum dulcamara</i>	II + .1
	<i>Poa palustris</i>	III 1 ⁻ .2

TABLE I (CONTINUED)

Associations	Fraxinus-Carya forests		Acer rubrum-Quercus forests				Fraxinus-Acer saccharum forests				Symlocarpus-Acer rubrum swamp
	<i>Viburnum rafinesquianum</i>	<i>Carex pensylvanica</i>	<i>Gaylussacia</i>	<i>Vaccinium</i>	<i>Viburnum acerifolium</i>	<i>Osmunda cinnamomea</i>	<i>Dryopteris noveboracensis</i>	<i>Hepatica-Anemone</i>	<i>Athyrium thelypteris-Dryopteris hexagonoptera</i>	<i>Osmunda claytoniana</i>	
<i>Aulacomnium palustre</i>	V 1+ .2
<i>Calliergon cordifolium</i>	III + .2
<i>Calliergon stramineum</i>	II + .2
<i>Moerckia hibernica</i>	IV 1- .2
<i>Sphagnum palustre</i>	IV 1+ .2
<i>Sphagnum squarrosum</i>	III + .2
<i>Sphagnum teres</i>	II + .3
<i>Conocephalum conicum</i>	II + .2
s) <i>Osmunda cinnamomea</i>	V 4.4	.	.	.	III 2+ .2	V + .2
t) <i>Hystrix patula</i>	V + .2	III + .2	I + .2	II + .2	.	.
u) <i>Geranium maculatum</i>	IV + .1	.	.	.	II + .1	.	II + .1	IV + .1	IV + .1	IV + .1	.
<i>Solidago flexicaulis</i>	I + .1	II 1+ .2	II + .2	.	.
<i>Solidago caesia</i>	II + .1	.	.	- + .1	II 1- .1	.	.	IV 1- .1	IV + .1	.	.
Other species:											
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	IV 2+ .1	IV 1+ .1	II 1- .1	.	II 2- .1	II + .1	I 1- .1	IV + .1	II 1- .1	III + .1	III 1- .1
<i>Aralia nudicaulis</i>	I + .1	I + .1	II + .1	.	IV 2- .1	III 1- .1	IV + .1	I 1+ .2	I + .1	III 1- .1	.
<i>Maianthemum canadense</i>	.	.	I + .2	III 1+ .1	IV 1- .2	V 1- .1	I + .2	II + .1	IV + .1	III + .2	III 2- .1
<i>Aster divaricatus</i>	I + .2	.	- + .1	II + .2	IV 1+ .2	- + .1	II 1- .2	III 1- .2	IV 1- .2	III 1+ .2	.
<i>Carex pensylvanica</i>	V 1+ .2	V 4.3	V 1- .2	V 2+ .3	V + .2	.	III 2+ .2	I 1- .2	II + .2	- + .2	.
<i>Polygonatum pubescens</i>	V + .1	IV + .1	.	I 1- .1	IV + .1	.	I + .1	III 1- .1	IV 1- .1	II + .1	.
<i>Polystichum acrostichoides</i>	.	.	.	I 1- .2	II 1+ .2	II + .2	IV 1+ .2	V 2- .2	V 2- .2	III 1+ .2	.
<i>Dryopteris marginalis</i>	IV 1- .2	III + .2	II 1- .1	I + .2	II + .2	.	IV + .2	II + .2	.	.	.
<i>Dennstaedtia punctilobula</i>	.	.	.	II 2+ .3	- 1- .1	.	II + .2	I + .2	II 2- .1	IV 2+ .2	.
<i>Monotropa uniflora</i>	.	.	III + .2	III + .2	III + .2	.	I + .2	.	II + .2	II + .2	.
<i>Rhus radicans</i>	I 1+ .1	III 1- .1	.	II + .1	IV 1- .1	II 2- .1	III + .1

<i>Potentilla canadensis</i>	V + .1	II + .1	.	.	II + .1	.	I + .1	.	I + .1	.	.
<i>Mitchella repens</i>	.	.	.	II + .2	II + .2	V 1 ⁻ .2	II + .2	.	- + .2	.	.
<i>Trientalis borealis</i>	.	.	.	I + .2	I 1 ⁺ .1	V 1 ⁻ .1	.	.	.	I + .2	II + .1
<i>Uvularia perfoliata</i>	V + .1	I + .1	.	- 1 ⁻ .1	III + .1	.	.	IV + .1	- + .1	.	.
<i>Prenanthes</i> sp.	II + .1	.	.	III + .1	IV + .1	.
<i>Smilacina racemosa</i>	I + .1	.	.	III + .1	IV + .1	.	.
<i>Panicum dichotomum</i>	V + .2	V 1 ⁻ .2	.	II + .2	I + .2
<i>Panicum lanuginosum</i>	II + .2	III + .2	.	.	II + .2
<i>Medeola virginiana</i>	II + .1	V + .1	II + .1	.	.	IV + .1	.
<i>Pyrola elliptica</i>	II 1 ⁺ .2	.	II 1 ⁻ .2	III + .2	.	II 1 ⁺ .1	.
<i>Solidago rugosa</i>	I 1 ⁺ .1	.	.	.	I + .1	.	.	.	II + .1	.	.
<i>Polypodium virginianum</i>	.	I + .2	I + .1	.	I + .1	.	.	.	II + .1	II + .1	.
<i>Smilax herbacea</i>	I + .1	.	.	II + .1	II + .1	.
<i>Celastrus scandens</i>	I 1 ⁻ .1	.	.	.	- + .2
<i>Diervilla lonicera</i>	.	I 1 ⁺ .2	II + .1	- + .2	.
<i>Mnium affine</i>	IV + .2	.	IV + .2
<i>Carex swanii</i>	.	.	.	III + .2	II + .2
<i>Carex radiata</i>	II + .2	.	.	III + .2	.	.	.
<i>Berberis thunbergii</i>	II + .2	.	I + .1	III + .2	.	II + .2
<i>Brachyelytrum erectum</i>	III 2 ⁺ .2	.	III 1 ⁺ .2	.	.
<i>Desmodium perplexum</i>
<i>Carex virescens</i>	.	.	.	II + .2
<i>Carex rosea</i>	IV + .2	.	.
<i>Cornus alternifolia</i>	II + .1	.	.	.
<i>Rubus hispidus</i>	- 1 ⁺ .3	I 1 ⁻ .2
<i>Rubus idaeus</i>	I + .1	.	.
<i>Pyrus melanocarpa</i>	.	- + .2	II + .1
<i>Lycopodium lucidulum</i>	II + .2
<i>Tetraphis pellucida</i>	V 1 ⁻ .2
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	II + .2	IV + .2	.	.
<i>Mnium hornum</i>	III + .2
<i>Dicranum scoparium</i>	II + .2	- + .2	II + .2

¹ A combined estimate for *Quercus rubra* and *Q. velutina* is given because of the difficulties of reliably estimating the proportion of these two species.

Values are underlined if *Q. velutina* is most abundant.

² If stumps of *Castanea dentata* were present in the stands this is shown with a +.

³ Δ shows that species also belongs to the differential species group indicated after the symbol.

most easily by the abundance of *Viburnum rafinesquianum*. A number of more demanding species (Table I, group h) and several species optimally developed in the *Fraxinus-Acer saccharum* forests (Table I, group u), occur in this community.

2) *Carex pensylvanica-Fraxinus-Carya* community. *Carya* species and *Fraxinus americana* are the major tree species. It is a low, open forest distinguished primarily by the absence of a shrub layer, and by the well-developed grassy vegetation with *Carex pensylvanica*, *Poa compressa*, *Andropogon scoparius* and *Danthonia spicata* as the major species. Several species of the *Acer rubrum-Quercus* forests occur regularly in small quantities (Table I, group a), it also shares drought indicators as *Comandra umbellata*, and *Quercus ilicifolia* with the *Gaylussacia-Quercus* community, and it lacks a large number of species of richer sites still present in the *Viburnum rafinesquianum-Fraxinus-Carya* community.

ACER RUBRUM-QUERCUS FORESTS

This includes the acidophilous forests of nutrient-poor dry to moist soils. Oak species dominate most of these forests; *Acer rubrum* occurs as a common associate and sometimes as the major tree species. It is differentiated from the other forests by a large number of acidophilous species (Table I, group a) in the ground vegetation. Large stumps and snags of *Castanea dentata* were found only in these forests (Table I).

This unit is not uniform physiognomically. It includes dry forests with well-developed ericaceous dwarf shrub layers, forests with a dense shrub layer with few or no ericaceous species, and poorly drained forest with a ground cover dominated by *Osmunda cinnamomea*. The latter differs also floristic-

ally from the other three communities (Table I). It was included with the *Acer rubrum-Quercus* forests primarily because it shows even less floristic similarity with the other units. Its systematic position may have to be reconsidered when more data on the vegetation become available. Four communities are described below:

1) *Gaylussacia-Quercus prinus* community. Dry, poorly growing forests with *Quercus prinus* as the major tree species. The ericaceous dwarf shrub layer, dominated by *Gaylussacia baccata*, completely covers the forest floor. Drought indicators such as *Comandra umbellata*, *Danthonia spicata* and *Quercus ilicifolia* further differentiate it from the other *Acer rubrum-Quercus* forests (Table I). It occurs on shallow and other rocky soils.

2) *Vaccinium-Quercus prinus-velutina* community. Upper and middle slope forests with *Quercus velutina* and *Q. rubra* as the dominant trees; *Q. prinus* is often common. The shrub layer is poorly developed. The forest floor is covered with either an open dwarf shrub layer dominated by *Vaccinium* or a *Carex pensylvanica* mat with ericaceous species abundant throughout the stand. It develops on dry to well-drained soil, often less than 1 m deep.

Gaylussacia baccata, although occurring sporadically in this community, can become dominant locally at the edge of fields and other openings. Here the sun dries out the surface, thus creating conditions in the humus layer similar to those of the *Gaylussacia-Quercus* community.

3) *Viburnum acerifolium - Quercus rubra* community. These are predominantly *Quercus rubra* forests with an admixture of many other tree species. *Betula lenta* and *Acer rubrum* are often

very abundant in disturbed stands. They are distinguished from the other *Acer rubrum-Quercus* forests by the well-developed shrub layer in which *Viburnum acerifolium*, *Hamamelis virginiana*, *Corylus cornuta* and *Castanea dentata* are most abundant, the sparse occurrence of ericaceous species in the ground vegetation, and the presence of several more demanding species such as *Cornus florida*, *Acer saccharum*, *Galium triflorum* and *Geranium maculatum* (Table I, groups c and u) which find their optimal growing conditions in the *Fraxinus-Acer saccharum* forests.

It occupies deep moist to well-drained soils, and occurs on shallow soils only if they are influenced by seepage water.

4) *Osmunda cinnamomea-Betula lutea-Acer rubrum* community. *Acer rubrum* and *Betula lutea*, rather than oaks, make up the major part of the tree canopy but *Quercus rubra*, *Acer saccharum* and *Carya ovata* occur scattered throughout. This community is easily recognized by the dense ground cover of *Osmunda cinnamomea*, and a very open shrub layer which always contains some *Lindera benzoin*. *Dryopteris noveboracensis*, *Uvularia sessilifolia* and *Medeola virginiana* are hidden in small amounts under the luxuriant fern layer (Table I).

It occurs on poorly drained soils adjacent to *Symplocarpus-Acer rubrum* swamps and small brooks. Therefore, some wetness indicators such as *Onoclea sensibilis* or *Arisaema atrorubens* are occasionally present.

FRAXINUS AMERICANA-ACER SACCHARUM FORESTS

This includes the forests of fertile soils restricted in this area primarily to the moist to wet lower slopes and valleys. *Acer saccharum* and *Fraxinus americana* are always present, and usually dominate the tree canopy. *Lirio-*

dendron tulipifera and *Tilia americana* occur as trees only in these communities.

A large number of species of nutrient-rich and moist sites differentiate these forests from the *Fraxinus-Carya* and *Acer rubrum-Quercus* forests (Table I). It shares some wetness indicators with the *Symplocarpus-Acer rubrum* swamps, but otherwise these communities have little in common (Table I).

All of these forests have a well-developed shrub layer which always contains *Lindera benzoin*. The herb layer varies from a luxuriant herbaceous or fern vegetation to an open ground cover on moist talus slopes. Four communities were recognized.

1) *Dryopteris noveboracensis-Fraxinus-Acer rubrum* community. This is the driest and nutrient-poorest of the *Fraxinus-Acer saccharum* forests; floristically it forms the transition to the *Acer rubrum-Quercus* forests. Many of the differential species commonly occurring in the other three communities are rare or absent here, especially moisture indicators are poorly represented (Table I).

It is most easily recognized by the abundance of *Dryopteris noveboracensis* and the open shrub layer in which *Hamamelis virginiana* is usually most common.

2) *Hepatica americana-Anemonella thalictroides-Fraxinus-Acer saccharum* community. This community occurs on well-drained to moist, extremely rocky slopes. *Tilia americana*, *Carya cordiformis* and *Ulmus rubra* are often present as trees. It is differentiated from the other communities by the occurrence of *Carex platyphylla*, *Thalictrum dioicum*, *Hepatica americana*, *Anemonella thalictroides*, and perhaps *Carex pedunculata*. It shares a number of species of very rich soils with the *Athyrium the-*

lypteroïdes-Dryopteris hexagonoptera-Fraxinus-Acer community (Table I, group k) but lacks the wetness indicators common in this community.

3) *Athyrium thelypteroïdes-Dryopteris hexagonoptera-Fraxinus-Acer saccharum* community. Nutrient-rich, moist *Fraxinus-Acer saccharum* forest of the lower slopes. *Carya cordiformis* and *Ulmus rubra* occur often, but *Tilia americana* is much less frequent than in the previous community. It is differentiated from the other communities by the presence of species of wet soils which occur optimally in swamps or flood plains (Table I, groups n and o). *Orchis spectabilis* was only found in this community. *Dryopteris hexagonoptera*, *Cryptotaenia canadensis* and a few other species (Table I, group m) find their optimal growing conditions in the area in this community.

4) *Osmunda claytoniana-Fraxinus-Acer saccharum* community. This includes *Fraxinus-Acer saccharum* forests with an admixture of *Acer rubrum*, *Betula lenta* and *B. lutea*. It is most easily distinguished by the luxuriant fern vegetation on the forest floor. *Osmunda claytoniana* is the dominant species but other ferns such as *Dryopteris noveboracensis*, *Onoclea sensibilis*, *Osmunda cinnamomea*, *Athyrium filix-femina* and *Dennstaedtia punctilobula* are often abundant. It is differentiated from the *Dryopteris noveboracensis-Fraxinus-Acer saccharum* community by the presence of moisture indicators, and from the other two communities by the absence of many species of nutrient-rich soils (Table I, groups k, l, m and n).

SYMPLOCARPUS FOETIDUS-ACER RUBRUM SWAMPS

Acer rubrum swamps with *Betula lutea* as the only other regularly occurring tree species. These swamps are

characterized by *Symplocarpus foetidus* which completely dominates the herbaceous vegetation in spring and early summer. *Veratrum viride* occurs frequently, mostly along drainage channels in the swamps. *Lindera benzoin* is the most common shrub species.

This swamp type is clearly differentiated by a group of species occurring primarily in forested swamps (Table I, group q) as well as by species occurring on a variety of wet sites (Table I, group r). Only one community was described, this represents the common red maple swamps of the area. Additional communities may be recognized when data on a greater variety of red maple swamps become available. A richer community, with *Ranunculus septentrionalis* and *Saxifraga pennsylvanica* was found, but its floristic composition is inadequately known.

Topographic distribution of plant communities

Topography greatly affects soil drainage and microclimate. Therefore, within an area uniform with respect to climate, parent material and history of disturbance, topography often exerts a major control over the pattern of soil (Jenny, 1946) and vegetation (Major, 1951) even if altitudinal differences are small. One would expect a rather constant relationship between the distribution of plant communities and topography in this area because we are dealing with a terrain covered with a glacial till derived primarily from, and underlain by, gneiss. However, three clearly different toposequences of vegetation can be recognized even if areas with a different land use history are not considered.

The toposequence most commonly encountered in the area is illustrated in the left half of Figure 1. The *Gaylussacia-Quercus prinus* community covers

the dry, till-covered hill tops and upper slopes. Hill tops with very shallow till and much exposed bedrock are covered with a 1-2.5 m high scrub oak (*Quercus ilicifolia*) vegetation (Raup, 1938; Kershner, 1975) alternating with bedrock surfaces and patches of vegetation in which *Hypericum gentianoides*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Andropogon scoparius*, *Carex pensylvanica* and *Danthonia spicata* play a major role.

Downslope, with increasing moisture supply the *Gaylussacia-Quercus* community changes to the *Vaccinium-Quercus*, and finally the *Viburnum-Quercus* community on the well-drained to moist sites. Beyond the *Viburnum-Quercus* community both the width and sequence of vegetation types depends on the abundance of seepage water.

If there is little or no seepage along the slope only a narrow strip of the *Osmunda cinnamomea-Betula-Acer rubrum* community separates the *Viburnum-Quercus* community from the *Symplocarpus-Acer* swamps. With seepage becoming more abundant first a *Dryopteris noveboracensis-Fraxinus-Acer*, and

finally an *Osmunda claytoniana-Fraxinus-Acer* community develops.

Bedrock and fragipans are most commonly responsible for lateral movement of soil water near the surface. Slope position, length of slope and depth, nature and dip of bedrock, affect the abundance of seepage water; the fragipan, if present, occurs at a rather uniform depth of about 60 cm (Gonick and Shearin, 1970). Abundance of seepage is closely coupled to fertility since nutrients leached from the soil are transported with the laterally moving surplus water.

Without the presence of a fragipan the conditions are rarely suitable for the development of a toposequence beyond that shown in Figure 1. If seepage is more abundant and nutrient-rich, the *Dryopteris noveboracensis-Acer* community is followed by an *Athyrium thelypteroides-Dryopteris hexagonoptera-Acer* community, or a mosaic of this and the *Osmunda claytoniana-Acer* community. Red maple swamps occurring in the valley will also receive more nutrient-rich seepage, and they will belong to a

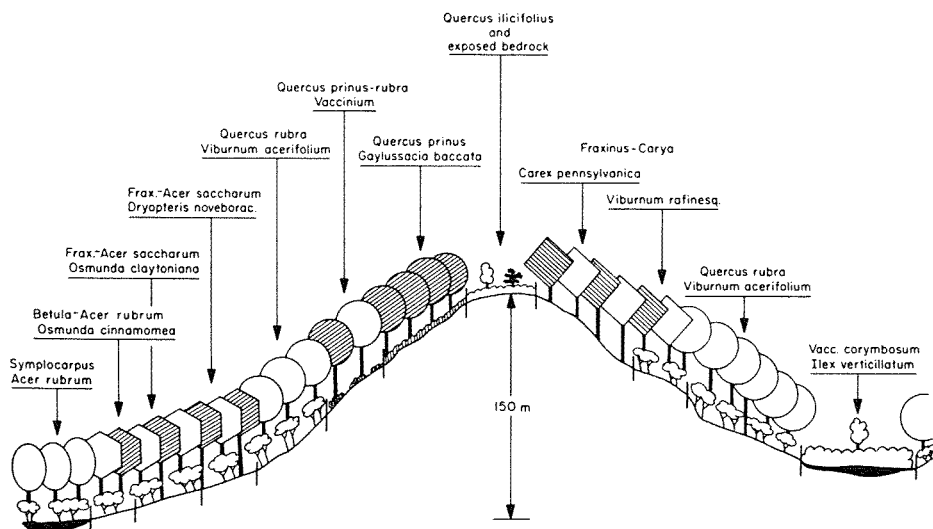


Figure 1. Toposequences of plant communities on a till-covered gneiss hill. Left side of diagram represents normal toposequence, right side is that of certain south slopes. Altitude of summit is between 350 and 400 m.

nutrient-rich subassociation of the *Symplocarpus-Acer* swamp. Inadequate data were available to include this maple swamp in Table I. It is clearly distinguished, however, by the presence of species such as *Saxifraga pensylvanica*, *Ranunculus septentrionalis*, *Cardamine bulbosa* and *Senecio aureus*.

The toposequence described above can be found on all slope aspects. In contrast, the second toposequence occurs only on south slopes. It includes forest types dominated by hickories and ash, the *Carex-Fraxinus-Carya* and the *Viburnum rafinesquianum-Fraxinus-Carya* communities (Fig. 1). The former occupying very rocky upper slopes; downslope with better moisture supply, and often somewhat deeper soils, it grades into the *Viburnum rafinesquianum-Fraxinus-Carya* community, or directly into the *Viburnum acerifolium-Quercus* community if soil depth increases abruptly. Further downslope, the toposequence parallels that discussed before. The sequence illustrated on the right side of Figure 1 can be encountered if the valley is a basin with stagnant water and with virtually no seepage along its slopes.

Such basins differ in two respects important for plant growth: 1) the water is nutrient-poor, and 2) the site is inundated in the spring and early summer but in dry years the water level may drop to below the soil surface in late summer or early fall. Thus, the site differs from that of the *Symplocarpus-Acer* community in the absence of telluric ground water, a lower fertility, and a strongly fluctuating water table. These sites are occupied by a *Vaccinium corymbosum-Ilex verticillata* community. It is a 2-3 m high thicket with scattered trees of *Acer rubrum* and some *Nyssa sylvatica*, *Fraxinus nigra* and *Ulmus rubra*. The shrub layer consists primarily of *Vaccinium corymbosum*, *Rhododendron*

viscosum and *Ilex verticillata* with some *Cephalanthus occidentalis* and *Pyrus arbutifolia*. The ground vegetation is poorly developed but usually contains *Osmunda cinnamomea*, *Ludwigia palustris*, *Dryopteris thelypteris*, *Onoclea sensibilis*, *Lobelia spicata*, *Glyceria striata*, *Poa palustris*, *Carex stricta* and *C. crinita*. Inadequate data were available for it to be included in Table I. This *Vaccinium-Ilex verticillata* community is not restricted to this toposequence but can be found wherever such basins occur.

Although, the toposequence with the *Carya* and *Fraxinus* dominated forests is restricted to south slopes, it occurs by no means on all of them. Kershner (1975) found that on his vegetation map of the Pond Mountain natural area 93% of the *Carya-Fraxinus* forests occurred on slope aspects between southeast and southwest, but only 16% of the south slopes were covered with this vegetation. For western Connecticut as a whole these communities cover certainly less than 5% of the south slopes.

A vegetation apparently similar to the *Carya-Fraxinus* communities has been described by Raup (1938) as characteristically restricted to northeast slopes, and it is reported from a southeast slope by Egler and Niering (1967). It also occurs on the upper west slope of traprock ridges in southern Connecticut. Slope position, soil conditions and bedrock topography appear to be similar in all these cases, but slope aspect varies from area to area. Therefore, this dependence on slope aspect reported by Raup (1938) and Kershner (1975) is probably related to bedrock configuration within an area rather than a result of microclimatic conditions. Although, undoubtedly, the higher temperatures on south slopes affect the occurrence of some thermophilous spe-

cies in this plant community in western Connecticut.

Within this part of Connecticut the *Carya-Fraxinus* communities are restricted to upper slopes with a steplike bedrock topography, and with strata dipping at an angle slightly smaller than that of the slope surface. The soils are very shallow, rocky, silty sands and silt loams, with deeper pockets of soil occurring in bedrock depressions and cracks.

Understandably, drought tolerating species are very strongly represented in the vegetation, but in addition nutrient-demanding species are much more common than in the *Gaylussacia-Quercus prinus* forests on rather similar sites. The occurrence of the nutrient-demanding species is not surprising on the nutrient-rich diabasic rocks of the traprock ridges but their presence on the gneiss outcrops suggest the possibility of an additional nutrient source, possibly as veins of richer minerals incorporated in the gneiss. However, no evidence of this was found in the exposed rock surfaces or in the soil; this warrants further study.

The occurrence of many thermophilous species in this vegetation suggests that microclimate does play a role. If southern exposure is not critical for these communities, possibly the presence of these species may be attributed to other factors associated with their position on the upper slopes: 1) good cold air drainage which lengthens the frost-free season and 2) the common occurrence of shallow, rocky habitats having a warm microclimate. However, both also apply to the sites of the *Gaylussacia-Quercus prinus* community which lacks many of the species. Therefore, it seems most likely that either soil fertility or conditions associated with bedrock stratigraphy determine the presence of this toposequence, and particularly that of the *Carya-Fraxinus* communities.

A third toposequence occurs on slopes with cliffs and talus. It was seen most commonly on slopes with southern to eastern aspects but it occurs also on some west slopes. In Figure 2 the area on the slope above the *Symplocarpus-Acer* swamp illustrates the toposequence below the cliffs. This sequence can be repeated if several talus

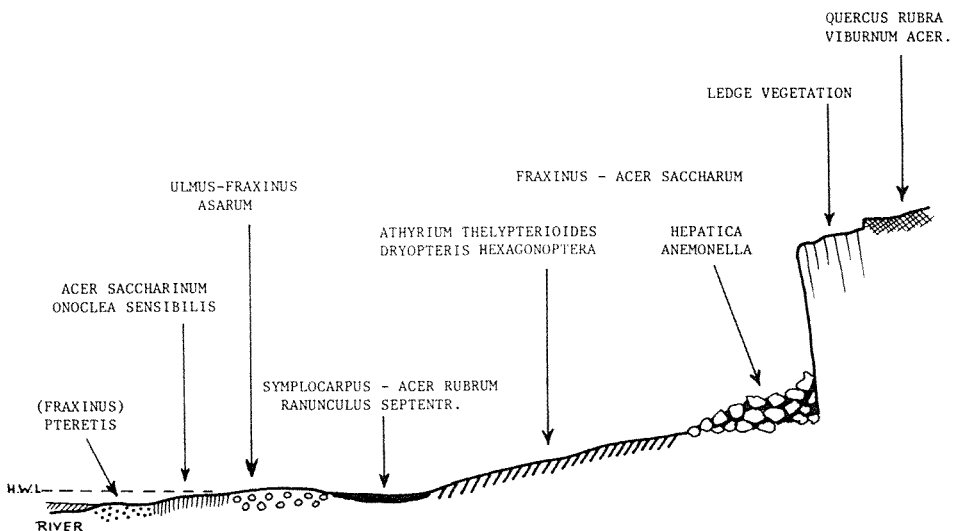


Figure 2. Toposequence of plant communities on slopes with cliffs and talus. Plant communities of alluvial sites, shown to left of *Symplocarpus-Acer* swamps, do not belong to this toposequence. H. W. L. is high water level.

slopes are present. Above the cliffs the toposequence is similar to those discussed earlier.

Seepage water is in evidence on all these slopes, and it is particularly abundant immediately below the talus. *Symplocarpus-Acer* swamps at the base of such slopes usually belong to the nutrient-rich variant with *Ranunculus septentrionalis*, *Saxifraga pennsylvanica* and *Cardamine bulbosa*.

The talus slopes are not active and covered with excellent *Acer saccharum-Fraxinus* forests of the *Hepatica-Anemone* community. The soil consists mainly of humus filling the spaces between the talus boulders. Because of their stoniness the soils are better drained than other seepage soils but nevertheless very fertile due to seepage and high organic matter content. They represent the driest *Acer saccharum* forests occurring in the gneiss areas.

The cliffs and ledges are shaded by the forest but do not support trees themselves. They are covered with a sparse vegetation with among others *Saxifraga virginiensis*, *Aquilegia canadensis* and *Antennaria plantaginifolia*, *Cystopteris fragilis*, *Asplenium platyneuron* and *A. trichomanes*.

Ecological relationships and stability of the plant communities

After history of disturbance, soil fertility and moisture regime are the main factors controlling the floristic composition of the forests of this area.

Figure 3 shows the position of the forest communities with respect to soil moisture and fertility. The moisture regime (Hills, 1954; Damman, 1964) was evaluated in the field on the basis of soil profile morphology, with extremely dry gravels and bedrock surfaces rated as

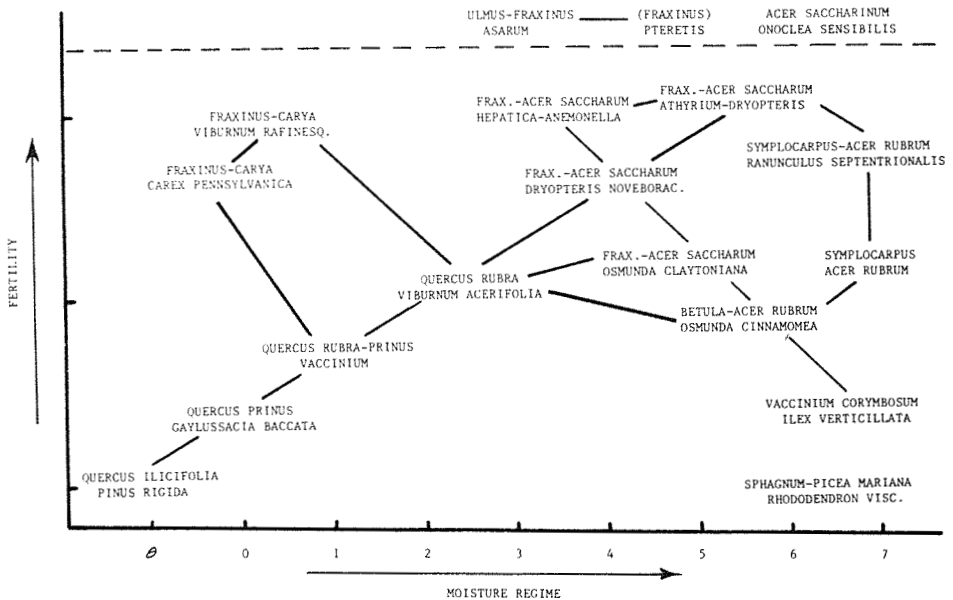


Figure 3. Ecological position of the plant communities with respect to moisture regime and fertility. Communities connected by lines occur frequently adjacent to each other in the field, and transition between such types can be found. Flood plain communities are indicated above the dotted line because other factors, such as periodicity and magnitude of river level fluctuations and sedimentation primarily control the development of these communities.

θ , well drained deep sandy loams and loams as 2, and soils inundated for most of the vegetative season as 7. The fertility regime is a subjective evaluation based on rate of organic matter decomposition, nature of soil water, soil profile morphology, soil depth and mineralogy of parent material. The diagram (Fig. 3) further illustrates the vegetation sequences which can be expected in the field, and explains the reason for the changes along a toposequence. For instance, with increasing soil depth in well-drained topographic positions both nutrients and moisture increase, this is represented by the series *Quercus ilicifolia*-*Pinus rigida* to *Viburnum acerifolium*-*Quercus rubra*. Beyond this soil depth alone does not affect moisture regime and fertility, and the nature of the soil water determines the further sequence. If the ground water is nutrient-poor and seepage is insignificant, the sequence will continue over an *Osunda cinnamomea*-*Betula*-*Acer* community to a *Symplocarpus*-*Acer* swamp, or occasionally to a *Vaccinium corymbosum*-*Ilex verticillata* swamp if the valley is not drained by a brook.

On slopes with seepage the sequence beyond the *Viburnum acerifolium*-*Quercus* community depends on the fertility of the seepage water which in turn is closely related to seepage supply, at least within an area covered with one parent material.

The *Fraxinus*-*Carya* communities and the *Hepatica*-*Anemone*-*Fraxinus*-*Acer* community are found on special habitats, and therefore they do not occupy a place in the dry-wet series commonly occurring in this landscape. The same is true for the communities of the flood plains and the *Rhododendron*-*Sphagnum*-*Picea* community of kettle holes. The last two have been included only to provide a better idea of the fertility range represented by Figure 3.

A discussion of secondary succession is beyond the scope of this paper. However, certain changes associated with previous disturbances should be pointed out for a proper understanding of the vegetation pattern. The types described here are plant communities in 50-100 year old stands which have developed after logging or on abandoned pastures and farmland. Early successional stages often differ in species composition of both forest floor and canopy; they will not be discussed. However, land use history has also affected the older stands.

Firstly, as discussed earlier, disturbance affects the composition of the canopy for long periods of time. For instance, *Acer rubrum* and *Betula lenta* often dominate forests on sites which normally support *Quercus* or *Fraxinus*-*Acer saccharum* forests. Such a canopy change has a minor effect on the composition of the ground vegetation. Presumably, the elimination of *Castanea dentata* as an important forest tree in Connecticut (Moss, 1973) also had little effect on the forest floor vegetation. More important is the effect of fire, pasturing and cultivation on the occurrence of *Tsuga canadensis*. This is now a minor component of the forest, and it is absent as a forest tree on large tracts of land. However, it can become, and used to be, a dominant species on a variety of sites (Merrill and Hawley, 1924; Moore *et al.*, 1924; Hough, 1960). *Tsuga* dominance will cause a drastic reduction in the cover and diversity of the forest floor vegetation. Thusfar, stands on too small a range of sites have been studied to indicate the actual change in species composition for each site type.

Secondly, cultivation affected the distribution of *Kalmia latifolia*. This wintergreen shrub species only very slowly reinvades formerly cultivated

land, and therefore it is absent in many places. It forms dense thickets on sites ranging from those of the *Gaylussacia-Quercus prinus* to the *Osmunda cinnamomea-Betula-Acer rubrum* communities with the densest thickets developing on the moist part of this range. Obviously, this also changes the composition of the ground vegetation. The floristic composition described here is that found in stands lacking a well-developed *Kalmia* shrub layer.

Apart from the long term changes which may result from an increased abundance of *Kalmia latifolia* and *Tsuga canadensis* in the forests, the ground vegetation of these types seems to be in equilibrium with the habitat, and they represent more or less stable communities. Plant communities and soils still visibly enriched by the agricultural period were seen only in the proximity of old farm houses.

Compared to gneiss landscapes in eastern Connecticut, this area shows a much greater variety of plant communities. Especially striking is the much greater abundance of fertile forests on the lower slopes. Presumably, calcareous material from the limestone areas to the northwest has been incorporated in the glacial till. Its presence is not evident in the till. However, if it concerns small quantities, leaching of calcium from the well-drained sites would result in the highest concentrations occurring in valleys and on lower slopes. Therefore, one would expect that traces of lime in the deposits would be most clearly expressed in the vegetation of these sites.

References

- BRUMBACH, J. J., 1965. The climate of Connecticut. — Conn. Geol. Nat. Hist. Surv. Bull. N° 99, 215 p.
- COLLINS, S., 1962. Three decades of change in an unmanaged Connecticut woodland. — Conn. Agr. Exp. Stn Bull. N° 653, 32 p.
- CRUM, H., W. C. STEERE and L. E. ANDERSON, 1965. A list of mosses of North America. — Bryologist, 68: 377-432.
- DAMMAN, A. W. H. 1964. Some forest types of Central Newfoundland and their relation to environmental factors. — Forest Sci. Monogr., 8: 1-62.
- EGLER, F. E. and W. A. NIERING, 1965. The vegetation of Connecticut natural areas, n° 1. Yale Natural Preserve, New Haven. — Conn. Geol. Nat. Hist. Surv., 22 p.
- EGLER, F. E. and W. A. NIERING, 1967. The vegetation of Connecticut natural areas, N° 3. The natural areas of the McLean game refuge. — Conn. Geol. Nat. Hist. Surv., 36 p.
- EGLER, F. E. and W. A. NIERING, 1971. Lucius Pond Ordway Preserve — Devil's Den, 1967-1968. III. Vegetation. — Contr. Nature Conservancy, 1(3): 1-19.
- FERNALD, M. L., 1950. Gray's manual of botany. 8th ed. — American Book Co., New York, 1632 p.
- GONICK, W. N. and A. E. SHEARIN, 1970. Soil survey of Litchfield County, Connecticut. — Soil Conserv. Serv., U.S. Dep. Agric., Washington, 105 p.
- HILLS, G. A., 1954. Field methods for investigating site. A. The detailed site description form. — Ont. Dep. Lands & Forests, Site Res. Manual N° 4, 120 p.
- HOUGH, A. F., 1960. Silvical characteristics of eastern hemlock. — U.S. Forest Serv., Northeast Forest Exp. Stn, Stn Paper N° 132, 23 p.
- JENNY, H., 1946. Arrangement of soil series and soil types according to functions of soil-forming factors. — Soil Sci., 61: 375-391.
- KERSHNER, B., 1975. The distribution of plant communities of Pond Mountain Natural Area, Kent, Connecticut, and their relation to environmental factors. — M.S. thesis, Univ. Conn., 94 p.
- LUTZ, H. J., 1928. Trends and silvicultural significance of upland forest successions in southern New England. — Yale Univ. Sch. For. Bull. N° 22, 68 p.
- MAJOR, J., 1951. A functional, factorial approach to plant ecology. — Ecology, 32: 392-412.
- MERRILL, P. H. and R. C. HAWLEY, 1924. Hemlock: its place in the silviculture of the southern New England forest. — Yale Univ. Sch. For. Bull. N° 12.

- MOORE, B., H. M. RICHARDS, H. A. GLEASON and A. B. STOUT, 1924. Hemlock and its environment. — *N. Y. Bot. Gdn Bull.* N° 12: 325-350.
- MOSS, A. W., 1973. Chestnut and its demise in Connecticut. — *Conn. Woodlds*, 38: 7-13.
- MUELLER-DOMBOIS, D. and H. ELLENBERG, 1974. Aims and methods of vegetation ecology. — John Wiley & Sons, New York, 547 p.
- NICHOLS, G. E., 1914. The vegetation of Connecticut. III. Plant societies on uplands. — *Torrey*, 14: 167-194.
- NICHOLS, G. E., 1915. The vegetation of Connecticut. V. Plant societies along rivers and streams. — *Bull. Torrey bot. Club*, 42: 235-264.
- NIERING, W. A. and F. E. EGLER, 1966. The vegetation of Connecticut natural areas, n° 2. The natural area of the Audubon Center of Greenwich. — *Conn. Geol. Nat. Hist. Surv.*, 20 p.
- NIERING, W. A. and GOODWIN, R. H., 1962. Ecological studies in the Connecticut Arboretum Natural Area. I. Introduction and survey of vegetation types. — *Ecology*, 43: 41-54.
- OLSON, A. R., 1965. Natural changes in some Connecticut woodlands during 30 years. — *Conn. Agr. Expt. Stn Bull.* N° 669, 52 p.
- RAUP, H. M., 1938. Botanical studies in the Black Rock forest. — *Black Rock Forest Bull.* N° 7, 158 p.
- RODGERS, J., R. M. GATES, and J. L. ROSENFELD, 1959. Explanatory text for preliminary geological map of Connecticut. — *Conn. Geol. Nat. Hist. Surv. Bull.* N° 84, 64 p.
- STEPHENS, G. R. and P. E. WAGGONER, 1970. The forests anticipated from 40 years of natural transitions in mixed hardwoods. — *Conn. Agr. Expt. Stn Bull.* N° 707, 58 p.
- THORNTHWAITE, C. W., 1958. An approach toward a rational classification of climates. — *Geogr. Rev.*, 38(1): 55-94.
- WINER, H., 1955. History of Great Mountain Forest, Litchfield, Connecticut. — Ph.D. thesis, Yale Univ., 278 p.

LES FORÊTS À GÉOPHYTES DES PLAINES ET COLLINES DU NORD-OUEST DE LA FRANCE

Jean-Marie et Jeannette GÉHU

Faculté de pharmacie de Lille, Lille et Station de phytosociologie de Bailleul, Bailleul, France

Résumé

Les auteurs étudient les géophytes dans les principales forêts du Nord-Ouest de la France: des chênaies-hêtraies acidiphiles (*Rusco-Fagetum* et *Ilici-Fagetum*), des hêtraies mésotrophes (*Endymio-Fagetum*) ou neutrophiles (*Daphno-Fagetum*), des chênaies-frênaies (*Quercu-Fraxinetum*). Si le spectre biologique de ces groupements est assez normal (9 à 16% de géophytes), la flore géophytique n'est pourtant que relativement peu diversifiée et caractérisée. Il s'agit principalement d'espèces d'humus doux, moins bien représentées dans les forêts les plus acides.

Abstract

The authors study the geophytes of the main forests of north-western France: acid oak-beech stands (*Rusco-Fagetum* and *Ilici-Fagetum*), mesotrophic (*Endymio-Fagetum*) or neutrophilic (*Daphno-Fagetum*) beech stands as well as oak-ash stands (*Quercu-Fraxinetum*). Although the biological spectrum of these stands is quite normal (9 to 16% geophytes), the geophytic flora remains poorly diversified and the species are not quite characteristic of the forests in which they occur. They consist mainly of neutral to slightly acid humus species which are less represented in the more acid forests.

Introduction

Le nord-ouest de la France, de la Flandre à la Bretagne, est soumis à un climat de type océanique, plus ou moins pur, tempéré, frais. Avec quelques nuances locales, dues au relief, les températures moyennes annuelles sont proches de 10°C et la pluviosité moyenne généralement égale ou supérieure à 750 mm par an. Les contrastes saisonniers ne sont pas très prononcés.

C'est une région de plaines, de collines et de plateaux ondulés dont le relief est rarement accusé. Les cotes altitudinales se situent fréquemment autour de 100 — 150 mètres, souvent moins, et n'atteignent 350 mètres qu'exceptionnellement dans le Massif armoricain.

Les assises géologiques variées qui y affluent (tertiaires dans le bassin de

Bruxelles et dans la cuvette parisienne (sables, grès et argiles), crétacées et secondaires, en périphérie, en Picardie et Normandie (craies, marnes, calcaires), anciennes et cristallines vers l'Armorique (grès, schistes, quartzites, granites...)) sont le plus souvent couvertes d'une épaisseur variable de limon, soit détritique autochtone, soit éolien allochtone.

Les formations climaciques naturelles de ces régions sont toujours des forêts tempérées fraîches à dominante caducifoliée.

Les géophytes sont présents dans la plupart de ces forêts, à l'exclusion des plus marécageuses (aulnaies) où ils sont remplacés par des héliophytes.

La présente étude est basée sur quelques 500 relevés forestiers, issus d'un travail effectué il y a une dizaine d'an-

TABLEAU I

Les géophytes des forêts du nord-ouest de la France

Géophytes bulbeux	Géophytes tuberculeux	Géophytes rhizomateux	Géophytes indéterminés
* <i>Endymion non scriptum</i> <i>Narcissus pseudonarcissus</i> <i>Allium ursinum</i>	<i>Arum maculatum</i> * <i>Arum neglectum</i> <i>Cephalanthera damasonium</i> <i>Cephalanthera longifolia</i> <i>Platanthera chlorantha</i> <i>Orchis mascula</i> * <i>Orchis purpurea</i> <i>Ficaria verna</i>	<i>Pteris aquilina</i> <i>Polygonatum multiflorum</i> <i>Paris quadrifolia</i> <i>Listera ovata</i> <i>Epipactis helleborine</i> <i>Anemone nemorosa</i> <i>Circaea lutetiana</i> <i>Adoxa moschatellina</i>	<i>Neottia nidus-avis</i> * <i>Tamus communis</i> <i>Ranunculus auricomus</i> <i>Dentaria bulbifera</i> * <i>Conopodium denudatum</i>

* Espèces plus particulièrement caractéristiques des forêts occidentales.

nées (Durin, Géhu, Sougnez et Noir-falise, 1967) ou provenant d'observations nouvelles. Nous avons également intégré à cette information, celle recueillie par Lericq (1965). Une comparaison de ces forêts atlantiques a pu être effectuée avec les forêts médioeuropéennes les plus proches, grâce au remarquable travail de Sougnez (1967) sur la Lorraine belge.

Principaux géophytes sylvatiques

L'énumération des principales espèces de géophytes présentes dans les forêts nord-occidentales françaises figure sur le tableau I. Elles seront successivement envisagées du point de vue de leur nombre, de leur spectre familial, de leurs formes géophytiques, de leurs exigences édaphiques, de leurs caractères phénologiques, de leur répartition géographique.

NOMBRE DES ESPÈCES

Il est de l'ordre de 25 espèces¹ différentes seulement pour l'ensemble des forêts occidentales. La diversité de la flore géophytique des forêts de l'ouest est nettement plus faible que celle des forêts moins atlantiques de la Lorraine belge (tableau II) où les quelques 200

relevés du travail de Sougnez montrent déjà une trentaine de géophytes différents¹.

Le nombre des géophytes croît encore vers les régions plus continentales, comme la Lorraine française et le Jura, où apparaissent couramment des végétaux comme *Leucoium vernum*, *Corydalis cava*, *Dentaria pinnata*... non cités ici. Ce phénomène est en fait lié à l'enrichissement général de la flore vers l'est et le sud-est et ne traduit pas forcément un changement du spectre biologique de la flore forestière comme nous le verrons.

SPECTRE FAMILIAL

Il est très nettement en faveur des Monocotylédones (16 espèces), suivies des Dicotylédones (7 espèces) et des Ptéridophytes (2 espèces). Parmi les Monocotylédones, dominant les Orchidées (8) et les Liliacées (4). Il y a deux Aracées, une Dioscoracée et une Amaryllidacée. Parmi les Dicotylédones, il est intéressant de noter que seule la famille des Renonculacées, proche phylogénétiquement des Monocotylédones est bien représentée (3 espèces). Sont aussi représentées, par une seule espèce, les Crucifères, les Onagracées, les Ombellifères et les Adoxacées.

¹ *Asperula odorata*, à la fois géophyte et hémicryptophyte ne figure pas dans ce décompte.

L'éventail spécifique entre Monocotylédones (19) et Dicotylédones (9) est tout à fait comparable en Lorraine belge. Par contre le spectre familial est modifié. Chez les Monocotylédones, les Liliacées (9 espèces) l'emportent sur les Orchidées (7 espèces) tandis que chez les Dicotylédones, si les Renonculacées dominant toujours nettement, Fumariacées et Rubiées se substituent aux Crucifères et aux Umbellifères.

DIVERSES FORMES GÉOPHYTIQUES

Dans un souci de simplification nous distinguerons seulement, selon le système de Raunkiaer adapté par les auteurs de la Flore des Iles Britanniques, les subdivisions suivantes :

- géophytes bulbeux (Gb)
- géophytes tuberculeux (provenant de racine, Grt, ou de tige, Gt),
- géophytes rhizomateux (Grh),
- géophytes indéterminés (Gi).

Ce sont les géophytes rhizomateux (8) et les géophytes tuberculeux (8) qui dominant, suivis des géophytes indéterminés (5) puis des géophytes bulbeux (3). Les géophytes bulbeux sont exclusivement des Monocotylédones des familles des Liliacées et des Amaryllida-

cées. De même, les géophytes tuberculeux sont principalement représentés par des Monocotylédones, 7 espèces dont surtout des Orchidées (5) et des Aracées (2), auxquelles s'ajoute une Renonculacée. En ce qui concerne les géophytes rhizomateux et les géophytes indéterminés, il y a équilibre entre les Monocotylédones d'une part, et les Dicotylédones et les Ptéridophytes d'autre part.

La ventilation systématique des formes géophytiques dans les forêts de la Lorraine belge montre une forte prépondérance du groupe des rhizomateux.

EXIGENCES ÉDAPHIQUES

L'immense majorité de nos géophytes est représentée par des espèces préférant l'humus doux ou mull forestier. La seule exception notable concerne la fougère aigle (*Pteris aquilina*) qui est liée au moder. Plusieurs Orchidées se rencontrent surtout sur mull calcique (notamment les *Cephalanthera*). D'autres géophytes, comme la circée (*Circaea lutetiana*) apparaissent principalement sur sols frais à humides, plus ou moins hydromorphes. Par contre les géophytes bulbeux recherchent les sols filtrants.

TABLEAU II

Les géophytes des forêts de Lorraine belge (selon Sougnez, 1967)

Géophytes bulbeux	Géophytes tuberculeux	Géophytes rhizomateux	Géophytes indéterminés
* <i>Scilla bifolia</i> * <i>Gagea lutea</i> <i>Ornithogalum pyrenaicum</i> <i>Narcissus pseudonarcissus</i> * <i>Allium ursinum</i>	<i>Arum maculatum</i> <i>Cephalanthera damasonium</i> <i>Cephalanthera chlorantha</i> <i>Orchis mascula</i> <i>Ficaria verna</i> <i>Corydalis claviculata</i>	* <i>Equisetum hyemale</i> <i>Pteris aquilina</i> * <i>Convallaria majalis</i> * <i>Polygonatum verticillatum</i> * <i>Polygonatum vulgare</i> <i>Polygonatum multiflorum</i> <i>Paris quadrifolia</i> <i>Epipactis helleborine</i> <i>Listera ovata</i> <i>Anemone nemorosa</i> * <i>Anemone ranunculoïdes</i> * <i>Actaea spicata</i> <i>Circaea lutetiana</i> <i>Adoxa moschatellina</i>	* <i>Maianthemum bifolium</i> <i>Neottia nidus-avis</i> <i>Ranunculus auricomus</i> * <i>Galium sylvaticum</i>

*Espèces absentes des forêts du Nord-Ouest étudiées dans ce travail.

La jacinthe (*Endymion non scriptum*) et la jonquille (*Narcissus pseudo-narcissus*) ont leur optimum de développement sur les mulls acides des sols lessivés. L'ail aux ours (*Allium ursinum*) forme de grandes colonies sur les colluvions fraîches et riches en bases.

CARACTÈRES PHÉNOLOGIQUES

Les trois quarts des géophytes des forêts occidentales possèdent une phénologie prévernale ou vernale, c'est-à-dire une floraison précédant ou suivant de peu la feuillaison des arbres. Les deux tiers des espèces sont complètement disparues en été, ne laissant pas, ou à peine, de traces au-dessus du sol.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

La comparaison de la flore géophytique des forêts du Nord-Ouest français et de la Lorraine belge montre une plus grande originalité à l'est qu'à l'ouest.

En effet, si moins d'un quart des espèces géophytiques des forêts occidentales est propre à l'ouest² (*Endymion non scriptum*, *Orchis purpurea*, *Arum neglectum*, *Conopodium majus*, *Tamus communis*, *Dentaria bulbifera*) plus d'un tiers des géophytes de Lorraine n'apparaît pas vers l'ouest (*Scilla bifolia*, *Gagea lutea*, *Ornithogalum pyrenaicum*, *Corydalis solida*, *Anemone ranunculoides*, *Convallaria maialis*, *Polygonatum verticillatum*, *P. vulgare*, *Maianthemum bifolium*, *Galium sylvaticum* et même *Equisetum hiemale* et *Actaea spicata*). Les premières sont surtout des espèces atlantiques ou thermo-atlantiques. Les secondes appartiennent aux cortèges médioeuropéen, thermo-continental ou montagnard.

COMPORTEMENT SOCIOLOGIQUE

Environ un quart de la flore géophytique est formé d'espèces sociales, c'est-

à-dire susceptibles de se grouper en population très dense, subexclusive, dans des conditions écologiques favorables. Ce sont, par exemple, *Endymion non scriptum*, *Narcissus pseudo-narcissus*, *Allium ursinum*, *Ficaria verna*, *Anemone nemorosa* et *Pteris aquilina*.

Un autre quart peut être abondamment présent dans les stations, mais la moitié des géophytes n'apparaît que de façon éparse. C'est le cas des Orchidées, le plus souvent.

Toutes proportions gardées, le rôle des géophytes dans la biomasse du tapis végétal herbacé des forêts de l'Est est assez comparable.

FIDÉLITÉ FORESTIÈRE

Elle n'est pas absolue pour beaucoup de géophytes qui sont en fait, et c'est vrai surtout pour les plus précoces, des héliophiles «adaptées» peu concurrentielles. Beaucoup de géophytes sont donc plus liés à l'ambiance forestière qu'à la forêt elle-même, dont ils peuvent d'ailleurs sortir plus ou moins facilement selon les variations du milieu.

On peut observer par exemple *Endymion* sur les pelouses littorales, à la limite de l'halophilie et *Narcissus pseudonarcissus* persiste abondamment dans les prairies de défrichement. Il est aussi souvent très abondant dans les taillis traités à courte révolution. De même *Pteris aquilina* est favorisé fortement par la dégradation clairière des boisements. La plupart des Orchidées ont une meilleure vitalité dans les pelouses ou dans les pré-bois de lisière.

La structure de la forêt doit aussi bien évidemment être prise en compte et des espèces comme les *Polygonatum*, les *Arum*, *Paris*... sont toujours plus à l'aise dans les chênaies-frênaies claires que dans les hêtraies, vite obscurcies.

² Sur la base de nos relevés, sinon dans l'absolu phytogéographique.

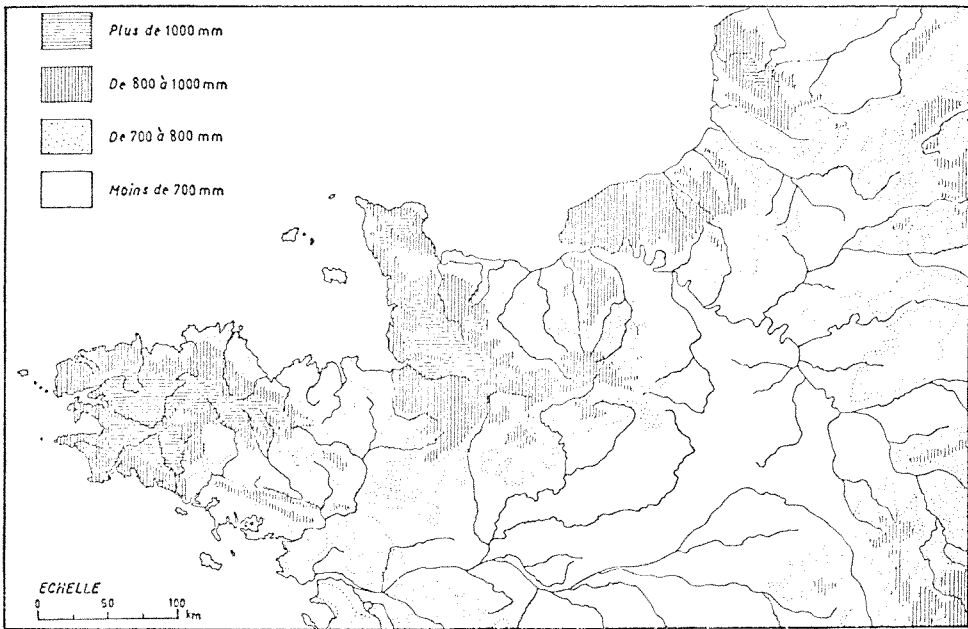


Figure 1. Carte des pluviosités du Nord-Ouest de la France, d'après l'Atlas de France (Anonyme, s.d.).

Principaux types de forêts à géophytes

GÉNÉRALITÉS

Dans les régions proches de la mer, comme celle qui borde les côtes de la Manche, les moindres variations d'altitude entraînent de sensibles variations climatiques, notamment une augmentation réelle des précipitations. La sériation des gradients climatiques, y est accentuée par la disposition du relief fait d'une suite de collines côtières (Bretagne, Normandie armoricaine, Haute Normandie, Artois), précédant vers l'intérieur une large zone de grandes dépressions sous le vent (plaines de la Loire, de la Seine, de la Somme, de Flandre).

La figure 1 distingue bien la zone des collines les plus arrosées (800 à 1200 mm) de celle plus sèche (précipitations inférieures à 700 mm/an), des dépressions internes. On peut donc attendre que la végétation forestière naturelle

soit très différente dans ces deux zones.

Nous avons effectivement montré (Durin *et al.*, 1967) que la zone des collines appartenait à l'étage des hêtraies atlantiques (*Fagion* ou *Ilici-Fagion*), tandis que les forêts des dépressions relevaient de celui des chênaies (du type *Fraxino-Carpinion* ou *Quercion*).

PRINCIPAUX TYPES FORESTIERS ATLANTIQUES

Nous n'envisagerons que les forêts les plus caractéristiques du nord-ouest, c'est-à-dire celles de la zone des hêtraies atlantiques. Il s'agit essentiellement des hêtraies de divers types, mais aussi de quelques forêts physiographiques ou édaphiques de l'aire des hêtraies atlantiques. Parmi les hêtraies climatiques on envisagera la hêtraie armoricaine et les trois hêtraies picardo-normandes³. Dans les forêts édaphiques, c'est parmi beaucoup d'autres types ponctuels, la chênaie-frênaie qui est la plus répandue.

³ Pour la définition floristique, écologique et phytosociologique de ces associations se reporter au travail de Durin *et al.* (1967).

Hêtraie armoricaine (Rusco-Fagetum)

C'est une remarquable forêt ombrophile tempérée, à grand épiphytisme et à structure semisempervirente. Les grands arbres (hêtre et chêne pédonculé) dominent une strate dense de petits arbres sempervirents, comme le houx (*Ilex aquifolium*), l'if (*Taxus baccata*), le buis (*Buxus sempervirens*) ou d'arbrisseaux comme *Ruscus aculeatus*. Elle est distribuée en Bretagne et dans le Nord Cotentin où elle subsiste par îlots dans le bocage.

Chênaie-hêtraie picardo-normande à houx (Ilici-Fagetum)

C'est la forêt naturelle des sols acides de l'Artois à la Normandie (sol brun acide ou podzolique à moder, sur argile à silex, phyllades ou quartzophyllades). Elle aussi combine chêne et hêtre dans les arbres mais ne possède plus que le houx dans le sous-étage arbustif sempervirent. L'épiphytisme y est réduit.

Hêtraie mésotrophe à jacinthe (Endymio-Fagetum)

C'est le vicariant atlantique du *Melico-Fagetum*. C'est une forêt nettement dominée par le hêtre, localisée sur les sols

bruns lessivés limoneux. Fréquente dans les régions crétaciques, elle est plus rare en Armorique pour des raisons édaphiques.

Hêtraie atlantique calcicole (Daphno-Fagetum)

C'est l'association forestière climacique des sols bruns calcaires et des rendzines sur craie. Elle existe sur le flanc des vallons et les coteaux dénudés de leur limon, du Boulonnais à la Normandie.

Chênaie-frênaie atlantique (Quercus-Fraxinetum)

Dominée par le chêne pédonculé (*Quercus robur*) et le frêne élevé (*Fraxinus excelsior*), c'est la forêt édaphique la plus répandue sur limons, plus ou moins épais recouvrant argiles ou marnes (sol lessivé à pseudogley). On peut en rencontrer sur marnes et sols plus superficiellement hydromorphes une variante riche en *Carex* (notamment *pendula* dans le Boulonnais).

RÔLE DES GÉOPHYTES DANS LES FORÊTS

De l'examen des spectres biologiques, établis en pourcentage, de ces diverses forêts (tableaux III et IV et fig.

TABLEAU III

Spectres biologiques (en %) des associations des forêts du nord-ouest et de la Lorraine

Associations	Forêts futaies					Forêts secondaires				
	P	C	H	G	T	P	C	H	G	T
1. Forêts du nord-ouest										
<i>Daphno-Fagetum</i>	37	3,4	44	16	0	39	3,5	40,23	17,24	0
<i>Rusco-Fagetum</i>	39,5	8,82	38,92	11,15	1,6	39	9	38	12	2
<i>Endymio-Fagetum</i>	29,13	6,92	46	15,50	2,41	26,23	6,55	48,36	18,85	0
<i>Ilici-Fagetum</i>	36,24	9,60	44,14	9,37	0,73	41,2	10,18	37,37	9,27	2,06
<i>Quercus-Fraxinetum</i>	34,76	7,66	38,62	16,31	2,81					
2. Forêts de Lorraine belge										
<i>Melico-Fagetum</i>	30,06	7,90	46,46	13,18	2,42					
<i>Carici-Fagetum</i>	44,50	6,50	37	12	0	45,8	7,3	37,5	9,4	0
<i>Fago-Quercetum submontanum</i>	33,4	6,06	39,4	12,12	3,03	37,2	7	41,86	11,62	2,32
<i>Pulmonario-Carpinetum</i>	30,48	5,24	48,09	15,23	0,95					

¹ Légende: P: Phanérophytes H: Hémicryptophytes T: Thérophytes
C: Chaméphytes G: Géophytes

2 et 3), il est possible de tirer un certain nombre d'enseignements.

Le pourcentage des géophytes dans les spectres biologiques varie de 10 à 16% pour la forêt du nord-ouest, tandis qu'il reste plus constant dans les forêts lorraines (12 à 15%).

Il n'y a pas de grands écarts de spectre entre les divers groupements, ni même entre les deux régions comparées. Pourtant, très remarquablement, à l'ouest, ce sont les forêts des sols les plus acides (*Ilici-Fagetum* et *Rusco-Fagetum*) qui sont les plus pauvres en géophytes (9 à 11%), tandis que les

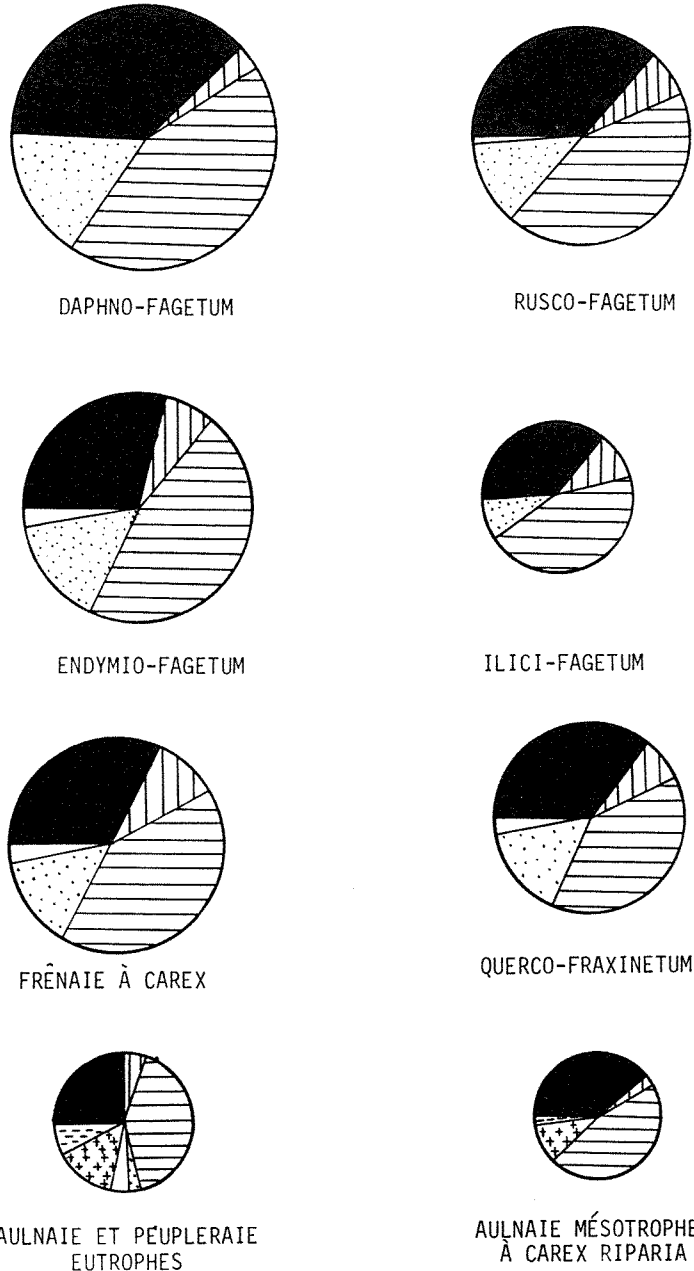


Figure 2. Spectres biologiques des forêts du nord-ouest de la France. Voir figure 3 pour l'explication des symboles.

forêts eutrophes ou neutrophiles sont plus riches. Il n'y a pratiquement pas de différences significatives entre les spectres biologiques des forêts vicariantes: *Endymio-Fagetum* et *Melico-Fagetum*, *Daphno-Fagetum* et *Carici-Fagetum*, *Quercu-Fraxinetum* et *Pulmonario-Carpinetum* par exemple. La dégradation des forêts occidentales par exploitation, notamment en taillis ou taillis sous réserve, paraît entraîner une légère amélioration de la diversité des géophytes (héliophilie?), phénomène non observé en Lorraine. Le tableau IV

montre la disparition des géophytes dans les forêts marécageuses du type aulnaie, sur sol à gley. Ce sont les héliophytes qui prennent leur place. Pourtant la frênaie à *Carex* sur pseudogley garde une diversité normale en géophytes.

L'examen du tableau V montre clairement, au niveau des sous-associations, la réduction de diversité des géophytes dans les formes les plus acides des groupements forestiers considérés; par exemple les *vaccinietosum* du *Rusco-*

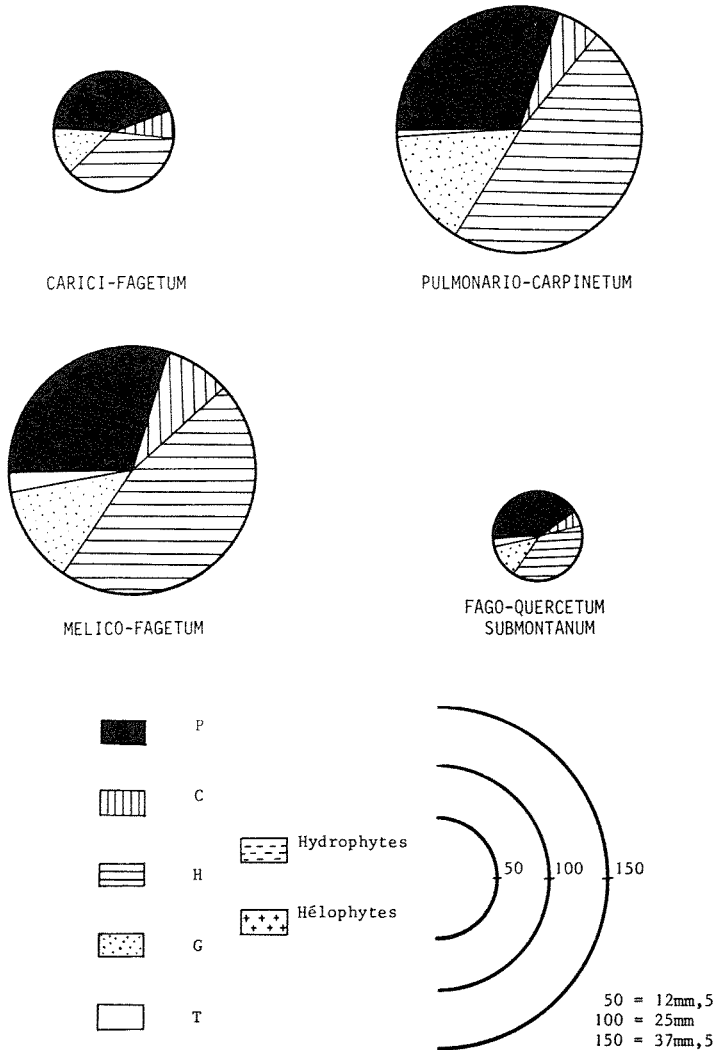


Figure 3. Spectres biologiques des forêts de la Lorraine belge.

Fagetum et de l'*Illici-Fagetum*. Le facteur humidité du sol agit légèrement dans le même sens s'il est seul (*circaetosum* du *Quercus-Fraxinetum*) mais plus nettement s'il est combiné à un appauvrissement nutritionnel (*dryopteridetosum* du *Rusco-Fagetum* et de l'*Endymio-Fagetum*, *luzuletosum* de l'*Illici-Fagetum*).

Le tableau VI, dit de « coefficient moyen de recouvrement », apporte des informations sur la ventilation des diver-

ses formes de géophytes dans les forêts considérées, ainsi qu'un élément d'appréciation sur leur masse. Les géophytes rhizomateux sont toujours proportionnellement les plus abondants, plus particulièrement dans les forêts acidiphiles où la fougère aigle peut former de vastes populations. Les géophytes bulbeux fuient les forêts les plus acides (*Illici-Fagetum* par ex.) et il en va de même des géophytes tuberculeux. Ils sont aussi peu représentés sur rendzine.

TABLEAU IV

Spectres biologiques (en %) des forêts édaphiques du nord-ouest

Formes biologiques ¹	P	C	H	G	T	HEL	HYD	Nombre d'espèces
Aulnaie mesotrophe à <i>Carex riparia</i>	39,2	1,2	47,6	0	0	10,7	2,4	42
Aulnaie et peupleraie eutrophes	25	5,7	40,9	2,3	4,54	14,8	6,83	44
Frênaie à <i>Carex</i>	32,4	10,3	39,7	14,7	2,9	0	0	68

¹ Légende: P: Phanérophytes H: Hémicryptophytes T: Thérophytes HYD: Hydrophytes
C: Chaméphytes G: Géophytes HEL: Hélophytes

TABLEAU V

Spectres biologiques (en %) par sous-association, des forêts du nord-ouest

Formes biologiques ¹	P	C	H	G	T	Nombre d'espèces
RUSCO-FAGETUM						
<i>melicetosum</i>	37,07	10,34	36,21	16,38	0	58
<i>vaccinietosum</i>	44,3	7,55	40,57	5,66	1,89	53
<i>dryopteridetosum</i>	37,14	8,57	40	11,42	2,86	35
ENDYMIO-FAGETUM						
<i>circaetosum</i>	27	7,43	45,3	17,6	2,7	74
<i>dryopteridetosum</i>	20	4	62	10	4	25
<i>typicum</i>	33,82	7,35	38,23	17,65	2,94	68
<i>mercurialetosum</i>	35,7	8,92	38,39	16,96	0	56
ILICI-FAGETUM						
<i>vaccinietosum</i>	35,4	9,8	43,5	8,7	2,2	46
<i>luzuletosum</i>	39,2	9,5	43,24	8,2	0	37
<i>melicetosum</i>	33,62	9,48	45,7	11,21	0	58
DAPHNO-FAGETUM	37	3,4	44	16	0	89
QUERCO-FRAXINETUM						
<i>circaetosum</i>	29,62	8,02	48,15	11,73	2,47	81
<i>allietosum</i>	30,5	7,62	44,91	13,60	3,40	59
<i>mercurialetosum</i>	35,3	7,84	37,25	17,64	1,96	51
<i>typicum</i>	33,9	7,25	39,5	16,13	3,22	62

¹ Légende P: Phanérophytes H: Hémicryptophytes T: Thérophytes
C: Chaméphytes G: Géophytes

TABLEAU VI

Coefficient moyen de recouvrement des géophytes des forêts de l'ouest

Formes biologiques ¹	Gb	Grh	Grh-HP	Grt	Gt	Gi	Géophytes totales
RUSCO-FAGETUM	40,32	156,45	24,2	—	—	12,9	233,91
" dégradé	16,7	144,4	—	—	—	5,5	166,65
ILICI-FAGETUM	4,1	100	2,05	—	—	6,84	106,15
" dégradé	1,8	239,3	1,8	—	—	1,8	242,9
DAPHNO-FAGETUM	27,5	155	122,5	27,5	57,5	75(82,5)	469,5
" dégradé	90,6	221,8	15,62	50	96,9	43,75	518,7
ENDYMIO-FAGETUM	102,2	251,7	84,9	9,3	18	43,6	503,5
" dégradé	102,2	306,52	41,3	47,82	54,34	39,13	591,31
QUERCO-FRAXINETUM	145,35	356	—	123	33,2	2,9	660,45

¹ Légende Gb: Géophytes bulbeux
 Grh: Géophytes rhizomateux
 Grt: Géophytes tuberculeux provenant de racines
 Gt: Géophytes tuberculeux provenant de tiges
 Gi: Géophytes indéterminés
 HP: Hémicryptophytes

Il y a un très net gradient d'augmentation de la masse (autant que de la diversité) des géophytes avec l'amélioration de la trophie, allant de l'*Illici-Fagetum* le plus pauvre, à l'*Endymio-Fagetum* et le *Quercus-Fraxinetum* les plus riches, en passant par le *Rusco-Fagetum* et le *Daphno-Fagetum*. La dégradation forestière tend à augmenter généralement l'abondance des géophytes, mais surtout en ce qui concerne les géophytes rhizomateux (*Pteris* en forêt acidiphile, Orchidées en forêt neutrophile, par exemple).

Conclusion

En somme, les forêts du nord-ouest de la France n'apparaissent pas spécialement riches en géophytes; elles sont de ce point de vue moins diversifiées que les forêts continentales. Peu d'espèces sont vraiment caractéristiques de ces forêts atlantiques, la plus notable étant la jacinthe des bois (*Endymion non scriptum*).

Les géophytes des forêts du nord-ouest français sont pour la plupart des espèces d'humus doux. C'est la raison pour laquelle leur diversité et leur abondance diminuent dans les forêts (association ou sous-association) sur substrat fortement acide.

Références

- ANONYME, S. D. Atlas de France (Métropole). — Com. nat. géogr., CNRS et Ed. géogr. France, Paris.
- DURIN, L., J.-M. GÉHU, A. NOIRFALISE et N. SOUGNEZ, 1967. Les hêtraies atlantiques et leur essaim climacique dans le nord et l'ouest de la France. — Bull. Soc. bot. Nord Fr., 20ème ann., 59-80.
- LERICQ, R., 1965. Contribution à l'étude des groupements végétaux du bassin français de l'Escaut. — Univ. de Lille, Lille. (Thèse non publiée).
- SOUGNEZ, N., 1967. Les forêts de la Lorraine belge. 2 vol. — Les Presses agronomiques de Gembloux, Gembloux.

PROBLÈMES DE CLASSIFICATION ET D'AMÉNAGEMENT DES FORÊTS DÉCIDUES DU QUÉBEC

Miroslav M. GRANDTNER

Département d'écologie et pédologie
Faculté de foresterie et géodésie
Université Laval, Québec, Canada

Résumé

Les forêts décidues du Québec appartiennent à la classe des *Aceri sacchari-Quercetea americana* subdivisée, principalement, en trois ordres (*Quercetalia americana*, *Aceretalia sacchari*, *Quercetalia borealia*) et autant d'alliances (*Acerion sacchari*, *Betulion luteae*, *Quercion boreale*). L'auteur examine le potentiel d'utilisation des principales associations climatiques de ce synsystème et les problèmes que pose leur aménagement.

Abstract

The deciduous forests of Québec belong to the *Aceri sacchari-Quercetea americana* class subdivided mainly into three orders (*Quercetalia americana*, *Aceretalia sacchari*, *Quercetalia borealia*) and as many alliances (*Acerion sacchari*, *Betulion luteae*, *Quercion boreale*). The author discusses the potential utilization of the main climax associations of this synsystem along with the management problems they raise.

Introduction

À l'échelle continentale et en s'en tenant à l'Amérique du nord-est, on peut reconnaître, du sud vers le nord, les grands ensembles physiologiques et synécologiques suivants: les forêts sclérophylles (feuillues ou parfois résineuses) de la ceinture tempérée chaude à subtropicale, les forêts décidues et mixtes de la zone tempérée froide et, plus au nord, les forêts conifériennes boréales. J'estime, que dans l'état présent des informations et investigations phytosociologiques, ces trois ensembles forestiers peuvent constituer autant de grandes unités syntaxonomiques au niveau de la classe. De nombreux arguments floristiques et mésologiques militent en faveur de cette conception provisoire sans doute mais qui fournit actuellement une base de classification commode et logique.

Problèmes de classification

La classe des forêts décidues et mixtes (*Aceri sacchari-Quercetea americana*) qui fait ici l'objet de nos préoccupations essentielles peut, à son tour, être subdivisée en trois ordres: 1) la chênaie américaine (*Quercetalia americana*) qui, avec quelques restrictions, ne paraît pas atteindre le sud de notre territoire; 2) l'érablière sucrière au sens large (*Aceretalia sacchari* Knapp) dont les arbres les plus importants sont des essences d'ombre; et 3) les forêts décidues ou mixtes propres aux sols superficiels ou à humus brut, dominées par des essences de lumière que je groupe sous le titre de *Quercetalia borealia*.

Je dois insister sur le caractère forcément préliminaire de cette classification générale. À défaut d'une connaissance

personnelle plus étendue de la vraie chênaie américaine, je n'ai que suggéré un thème quelque peu différent mais qui satisferait beaucoup s'il s'avérait valable et consisterait à considérer deux ordres seulement: 1) celui des essences d'ombre à caractère relativement nordique où dominant l'*Acer saccharum* et le *Betula lutea* et 2) celui des essences de lumière à caractère plus méridional ou, généralement, plus thermophile où les *Quercus* et les *Pinus* prennent la prépondérance. Ce système présenterait l'avantage d'un parallélisme syntaxonomique et mésologique frappant, puisque chacun de ces deux ordres comporterait une alliance forestière sur sols «riches» et une autre sur sols pauvres, dégradés ou squelettiques c'est-à-dire *Acerion sacchari* et *Betulion luteae* d'une part, *Quercion americanum* et *Quercion boreale* d'autre part.

À côté des trois ordres proposés, d'autres ensembles déjà reconnus ou restant à analyser mériteront vraisemblablement ce même niveau hiérarchique. Qu'il me suffise de mentionner ici les forêts ripariennes et les nombreuses formations pionnières ou de reconstitution dans lesquelles les genres *Prunus* et *Crataegus* jouent un rôle prédominant.

Il me faut maintenant justifier une question de nomenclature. Je n'ai pas pu retenir, en effet, pour désigner la classe des forêts décidues et mixtes nord-est-américaines, le nom de *Querceto-Fagetum grandifoliae* proposé par Knapp dès 1957, certainement influencé à cet égard par la nomenclature européenne. En fait, *Fagus grandifolia* ne mérite aucunement de figurer comme une des espèces représentatives essentielles de la forêt décidue américaine. Mais davantage encore, *Fagus grandifolia* est une essence limitée, au Québec, à certains types extrêmes de stations et le *Fagetum grandifoliae* »pur», à son

tour, ne semble, finalement, qu'un peulement de dégradation. Dans ces conditions, il m'a paru impossible de retenir, nonobstant sa priorité, la désignation proposée par Knapp et qui implique un concept erroné à mes yeux.

Finalement, la classification admise dans le cadre réduit aux seuls groupements reconnus au Québec se présente à mon avis (Grandtner, 1966) comme suit:

Classe *Aceri sacchari-Quercetea americana*

Ordre ACERETALIA SACCHARI
Knapp 1957

ALLIANCE ACERION SACCHARI

ALLIANCE BETULION LUTEAE

Ordre QUERCETALIA BOREALIA

ALLIANCE QUERCION BOREALE

Classe *Abieti balsameae — Piceetea marianae non albae*

Problèmes d'aménagement

Il ne serait ni matériellement possible, ni avantageux dans l'intérêt de cet exposé, de passer en revue, systématiquement, tous les groupements végétaux inférieurs à l'alliance appartenant à ce système. Au lieu de cela, je propose de retenir seulement ceux qui symbolisent les principaux domaines climatiques du Québec méridional et de voir brièvement quelles sont les possibilités d'aménagement et d'utilisation de ces derniers.

Dans la plaine du sud-ouest soumise à un climat relativement doux, où les argiles Champlain et les limons recouvrent les formations primaires et les moraines, nous nous trouvons dans le domaine du *Caryo cordiformis-Aceretum sacchari*. Grâce à une organisation rationnelle et à une planification agro-

nomique, même les sols sablonneux et organiques peuvent être utilisés pour la culture. Dans ce domaine à vocation agricole, la forêt qu'elle soit naturelle ou de reconstitution n'a, actuellement, que peu d'importance. Elle est cependant composée d'essences feuillues de grande valeur comme le caryer, le noyer, les chênes, l'érable sucrier, qui peuvent atteindre rapidement de très belles dimensions. Son aménagement devrait viser avant tout la production du bois d'œuvre et de sciage et ce ne sont que les sous-produits qui devraient être utilisés comme bois de pâte.

Sur les terrasses sablonneuses de la plate-forme de Québec et dans le piedmont des Appalaches et des Laurentides, nous sommes dans le domaine du *Tilio americanae-Aceretum sacchari*. La forêt naturelle de cette région à vocation agro-sylvicole est dominée par *Acer saccharum* et les géophytes printaniers comme *Trillium grandiflorum*, *Sanguinaria canadensis*, *Asarum canadense*. Elle pourrait être aménagée à la fois pour le sciage et la production du sucre. Quant aux sols intrazonaux, colonisés par les espèces plus xérophiles, ils se prêtent à la plantation de conifères.

Le domaine de *Betulo luteae-Aceretum sacchari* est à vocation sylvopastorale. Le climat plus rude, le relief accidenté et les sols rocheux et souvent pauvres, militent en faveur de l'extension de la forêt au détriment des terres de culture peu rentables. *Betula lutea* étant la principale essence de ce domaine, l'aménagement des peuplements naturels devrait viser la production du bois de sciage et de déroulage et, dans les stations moins productives, du bois de pâte.

Quant au domaine du *Betulo luteae-Abietetum balsameae*, il est soumis à un climat particulièrement froid et colonisant des sols morainiques rocheux et, souvent, mais pas exclusivement, acides. C'est déjà un domaine strictement forestier. Cependant, la forêt étant composée d'essences dont l'accroissement tant en hauteur qu'en diamètre est encore très bon, en particulier en ce qui concerne *Betula lutea* et *Picea rubens*, sa production ligneuse devrait être orientée vers la production de bois de sciage et de déroulage.

Plus au nord, la forêt décidue et mixte est remplacée par les domaines de la forêt coniférienne boréale. Celui du *Betulo papyriferae-Abietetum balsameae* d'abord, celui du *Piceetum marianae sensu lato* et du *Cladino stellaris-Piceetum marianae* ensuite.

Enfin, l'étage de la toundra alpine, complètement dépourvu d'arbres, devrait constituer une réserve naturelle aménagée pour la protection de la flore et de la faune, en particulier du caribou et, ce qui ne devrait pas être la moindre de nos préoccupations, pour la récréation de l'homme, afin de lui permettre d'atteindre un peu plus de calme et d'équilibre et, partant, qui sait, peut-être un peu plus de bonheur.

Références

- GRANDTNER, M. M., 1966. La végétation forestière du Québec méridional. — Presses Univ. Laval, Québec, 216 p.
- GRANDTNER, M. M., 1975. La végétation forestière du Québec. — Spectre, 4 (2): 10-15.
- KNAPP, R., 1957. Über die Gliederung der Vegetation von Nordamerika, Höhere Vegetationseinheiten. — Geobot. Mitteil., 4: 1-63.

LES FORÊTS HONGROISES DES QUERCO-FAGETEA

A. O. HORVÁT

Pécs, Hongrie

Résumé

Les montagnes et les collines de la Hongrie étaient originellement couvertes de forêts riches en éléments sub-méditerranéens, continentaux et centre-européens. Leurs associations climazonales sont: *Quercus petraeae-Carpinetum* et *Quercetum petraeae-cerris*. La plus grande partie des *Fagetum* sont extrazonaux aux expositions nord. En région sub-montagnarde existent des forêts de *Tilio-Acerion*, de l'ordre des *Fagetalia*. Les forêts de *Quercus pubescens* sont extrazonales aux expositions sud. La région de la Grande Plaine a été partiellement déboisée et cultivée. La steppe n'y est pas naturelle. La condensation atmosphérique est suffisante (350-650 mm) pour la formation de forêts de steppes. Les forêts sur sols calcaires et sodiques, avec *Quercus robur*, et les associations de *Quercus robur-Carpinetum* ont persistées jusqu'à nos jours. Il y a peu de forêts sur loess (*Aceri tatarico-Quercetum*); des cultures les remplacent depuis des millénaires. Les forêts hygrophiles appartiennent à l'*Alnetum* et au *Fraxino pannonicae-Ulmetum*, de la classe des *Quercus-Fagetea*.

Abstract

Originally the mountains and hilly areas of Hungary were covered by forests rich in central european, submediterranean and continental elements. Their climazonic associations are: *Quercus petraeae-Carpinetum* and *Quercetum petraeae-cerris*. The *Fagetum* is in the northern exposures mainly extrazonal. *Tilio-Acerion* associations are also *Fagetalia* forests. The *Quercus pubescens* forests are extrazonal in southern exposures. The region of the Great Hungarian Plain has been only secondarily deforested and converted to steppe. Sufficient rainfall (350-650 mm) is favorable for the development of forests and forest-steppes. The calcareous and alkali *Quercus robur* forests and part of *Quercus robur-Carpinetum* have remained; but there are only few loess-forests (*Aceri tatarico-Quercetum*). Their places are taken by agriculture for a thousand years. Hygrophilus forests are: *Alnetum*, and *Fraxino pannonicae-Ulmetum* from the *Quercus-Fagetea* class.

Introduction

Le but de ce travail est de présenter un aperçu syntaxonomique des groupements forestiers de Hongrie appartenant à la classe des *Quercus-Fagetea* Br.-Bl. et Vliieger. Pour ce faire, je me suis basé principalement sur les travaux de Soó (1964 à 1973) et sur mes propres observations dans les environs de Mecsek (Horvát, 1972).

La classe des *Quercus-Fagetea* Br.-Bl. et Vliieger est représentée en Hongrie par 3 ordres, 11 alliances et 53 asso-

ciations comme on peut le voir au tableau I. Je donnerai pour chacune des unités supérieures les espèces qui la caractérisent et, pour les associations, leur distribution, quelques caractères édaphiques et l'énumération des principales sous-associations et faciès qui les composent.

Classe des *Quercus-Fagetea* Br.-Bl. et Vliieger

Les espèces caractéristiques de cette classe sont: *Acer campestre*, *Ajuga rep-*

TABLEAU I

Les unités syntaxonomiques de la classe des *Quercio-Fagetea*
Br.-Bl. et Vlieger, représentées en Hongrie

I. Ordre *FAGETALIA* Pawl. 26A. Alliance *ULMION* Oberd. 53

1. *Fraxino pannonicae-Ulmetum* Soó 60
2. *Fraxino pannonicae-Ulmetum submecsekense* Horv. 72

B. Alliance *ALNION GLUTINOSAE-INCANAE* (Br.-Bl. 15) Oberd. 53

3. *Carici remotae-Fraxinetum* W. Koch 26
4. *Carici brizoidi-Alnetum* l. Horv. 38 (p.p.) emend. Oberd. 53
5. *Carici aucutiformi-Alnetum* (Dostál 33) Soó 63
6. *Aegopodio-Alnetum* l. Kárp. et Jurko 61
7. *Aegopodio-Alnetum mecsekense* Horv. 63

C. Alliance *ASPERULO-FAGION* Knapp 42

8. *Aconito-Fagetum* Soó (30) 60
9. *Melitto-Fagetum* Soó 62
10. *Laureolae-Fagetum* Soó 71
11. *Cyclamini-Fagetum* Soó 71
12. *Abieti-Fagetum orientali alpinum* Knapp 42

D. Alliance *CEPHALANTHERO-FAGION* Tx. 55

13. *Seslerio hungaricae-Fagetum* Zóly. 34
14. *Tillio-Sorbetum* Zóly. et Jak. 67

E. Alliance *FAGION CIRCUMPANNONICUM* Fuk. 77

15. *Vicio oroboidi-Fagetum* Pócs et Borh. 60
16. *Carici pilosae-Fagetum (mecsekense)* (non Oberd. 67) Horv. 75

F. Alliance *TILIO-ACERION* Klika 66

17. *Phyllitidi-Aceretum* Moor 62
18. *Phyllitidi-Aceretum polystichietosum* Horv. 75
19. *Parietario-Aceretum* Soó 57
20. *Mercuriali-Tilietum* Zóly. et Jak. 68
21. *Mercuriali-Tilietum ruscetosum aculeati* Horv. 64

G. Alliance *CARPINION BETULI* (Issler 31) Soó 62

22. *Quercu robori-Carpinetum* Soó et Pócs (31) 57
23. *Quercu petraeae-Carpinetum* Soó et Pócs (31) 57

H. Alliance *CARPINION ILLYRICUM* l. Horv. 58 avec transition vers G

24. *Quercu-Carpinetum ornetosum (mecsekense)* Horv. 75

II. Ordre *ORNO-COTINETALIA* Jak. 60 avec transition vers les *QUERCETALIA*I. Alliance *COTINION* Soó 60 avec transition vers *QUERCION*

25. *Cotino-Quercetum pubescentis* Soó 31
26. *Geranio-Quercetum pubescentis* Wagn. 41
27. *Simiae-Quercetum pubescentis* Horv. 75
28. *Orno-Quercetum pubescentis* Soó 60
29. *Asplenio-Orno-Quercetum pubescentis* Soó 31
30. *Tamo-Orno-Quercetum* Horv. 75
31. *Euphorbio-Quercetum* Knapp 42

III. Ordre QUERCETALIA PUBESCENTIS Br.-Bl. 31

J. Alliance QUERCION PUBESCENTI-PETRAEAE Br.-Bl. 31

J/1. Sous-alliance ACERI TATARICO-QUERCION Soó 63

32. *Ceraso mahaleb-Quercetum pubescentis* Soó 63
33. *Festuco pseudodalmaticae-Ceraso-Quercetum* Soó 63
34. *Waldsteinio-Spiraeetum mediae* Zóly. 36
35. *Tilio-Fraxinetum* Zóly. 34
36. *Aceri tatarico-Quercetum* Zóly. 57
37. *Dictamno-Tillietum cordatae* Fek. 61
38. *Corno-Quercetum* Jak.-Zóly. 56
39. *Poo pannonicae-Quercetum petraeae* Horán. 57
40. *Festuco rupicolae-Quercetum roboris* Soó 57
41. *Festuco-Populo-Quercetum* Soó 71
42. *Junipero-Populetum albae* Zóly. 50
43. *Convallario-Quercetum roboris* Soó 34
44. *Convallario-Ligustro-Quercetum* Soó 71
45. *Festuco pseudovinae-Quercetum roboris* Mathé 33

III/A. Sous-ordre POTENTILLO-QUERCETALIA Horv. 73

K. Alliance POTENTILLO-QUERCION Horv. 73

K/1. Sous-alliance POTENTILLO ALBAE-QUERCION Horv. 73

46. *Quercetum petraeae-cerris* Soó 57
47. *Potentillo albae-Quercetum praenoricum* Pécs 58
48. *Potentillo albae-Quercetum asphodeletosum* Tallós 59
49. *Quercetum robori-cerris* Csapody 69
50. *Genisto pilosae-Quercetum petraeae* Horán. 64
51. *Genisto pilosae-Quercetum mecsekense* Horv. 66

K/2. Sous-alliance POTENTILLO MICRANTHAE-QUERCION Horv. 73

52. *Potentillo micranthae-Quercetum petraeae-cerris* Horv. 57
53. *Paenio-Quercetum pubescentis* Horv. 76

tans, Arum alpinum, Brachypodium sylvaticum, Campanula persicifolia, C. rapunculoides, C. trachelium, Carex divulsa, Cephalanthera damasonium, C. longifolia, C. rubra, Clematis vitalba, Convalaria majalis, Cornus sanguinea, Corylus avellana, Crataegus laevigata, C. oxyacantha, Cruciata glabra, Dactylis polygama, Digitalis grandiflora, Epipactis helleborine, Euonymus europaeus, E. verrucosus, Galeopsis pubescens, Galium schultesii, G. sylvaticum, Geranium robertianum, Geum urbanum, Glechoma hirsuta, Heracleum sphondylium, Hypericum hirsutum, H. montanum, Lactuca quercina, Lapsana communis, Ligustrum vulgare, Lilium martagon, Loranthus europaeus, Melica nutans, M. uniflora, Melittis grandiflora, Mycelis

muralis, Neottia nidus-avis, Platanthera bifolia, P. chlorantha, Poa nemoralis, Polygonatum multiflorum, Populus tremula, Primula veris ssp. canescens, Symphytum tuberosum ssp. nodosum, Ulmus minor, U. procera, Veronica hederifolia, Viburnum lantana, Vicia dumetorum, V. sepium, Viola alba, V. cyanea, V. mirabilis, V. reichenbachiana.

I. Ordre des FAGETALIA Pawl. 26

Les espèces suivantes sont caractéristiques de l'ordre: *Aconitum vulparia, Actaea spicata, Adoxa moschatellina, Aegopodium podagraria, Allium ursinum, Anemone nemorosa, A. ranunculoides, Aruncus sylvester, Asarum euro-*

paëum, *Astrantia major*, *Cardamine impatiens*, *Carex sylvatica*, *Circae luteiana*, *Corydalis cava*, *C. pumila*, *C. solida*, *Daphne laureola*, *D. mezereum*, *Dentaria bulbifera*, *Equisetum hiemale*, *E. moorei*, *Euphorbia amygdaloides*, *E. dulcis*, *Fagus sylvatica*, *Gagea lutea*, *Galanthus nivalis*, *Galium odoratum*, *Geranium phaeum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Hedera helix*, *Hepatica nobilis*, *Hordelymus europaeus*, *Isopyrum thalictroides*, *Lamium maculatum*, *L. orvala*, *Lamiastrum montanum*, *Lathraea aquamaria*, *Lathyrus vernus*, *Malus sylvestris* ssp. *dasyphyllus*, *Mercurialis perennis*, *Milium effusum*, *Myosotis sylvatica*, *Omphalodes scorpioides*, *Paris quadrifolia*, *Phyteuma spicatum*, *Ranunculus lanuginosus*, *Ribes uva-crispi*, *Salvia glutinosa*, *Sanicula europaea*, *Scrophularia vernalis*, *Stachys sylvatica*, *Veronica montana*, *Vicia sylvatica*.

A. Alliances *ALNO-PADION* Knapp 42 emend. Medwecka-Kornaš et *ULMION* Oberd. 53

Les espèces caractéristiques de ces alliances sont: *Arctium nemorosum*, *Carex brizoides*, *C. pendula*, *C. remota*, *C. strigosa*, *C. vulpina* ssp. *nemorosa*, *Cerastium sylvaticum*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Crepis paludosa*, *Deschampsia caespitosa* ssp. *parviflora*, *Equisetum telmateija*, *Festuca gigantea*, *Filipendula ulmaria*, *Galeopsis speciosa*, *Impatiens noli-tangere*, *Inula helenium*, *Padus avium*, *Physalis alkekengi*, *Ulmus laevis*, *Viola elatior*.

1. *Fraxino pannonicae-Ulmetum* Soó 60

C'est le représentant pannonien du *Quercu-Ulmetum* Issler 24. Des associations similaires existent en Transsylvanie, en Slavonie, en Serbie et en Bul-

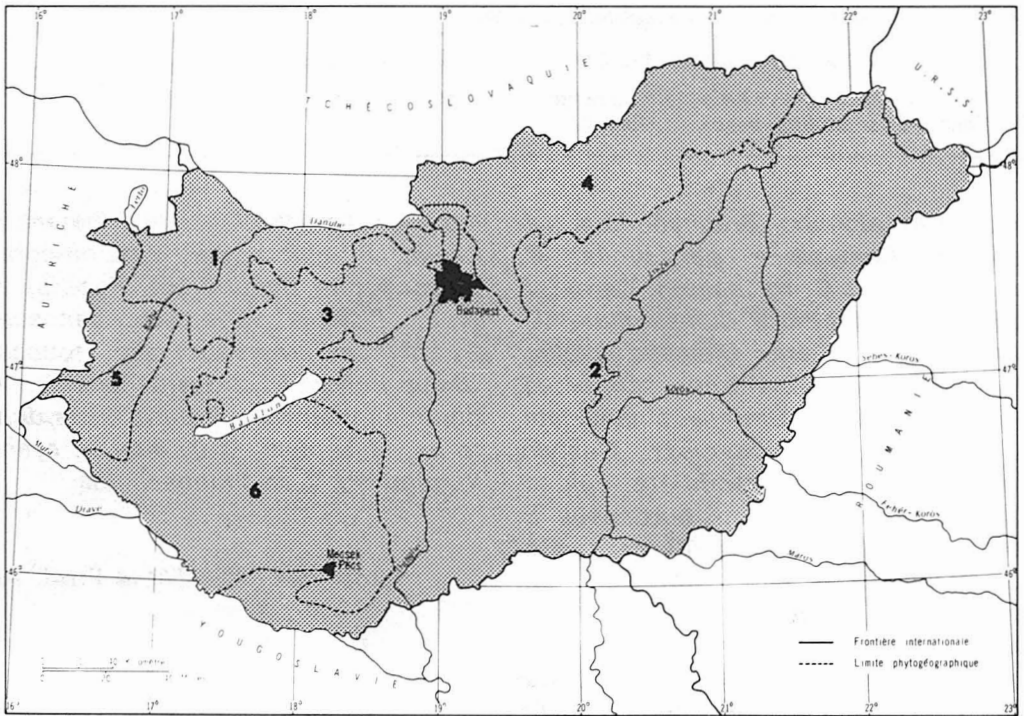


Figure 1. Carte phytogéographique de la Hongrie 1) Petite Plaine, 2) Grande Plaine, 3) Montagnes méridionales, 4) Montagnes septentrionales, 5) Transdanubie occidentale, 6) Transdanubie méridionale.

garie. Par contre, le *Querco-Ulmetum populetosum*, le *Populetum albae*, le *Populetum nigrae*, le *Fraxino-Populetum* et le *Querco-Populetum* se sont formés à la suite de la plantation des peupliers. Ces forêts renferment, en fonction de l'augmentation de l'humidité, les types suivants: *Lithospermum purpureo-coeruleum*, *Convallaria*, *Brachypodium sylvaticum*, *Dactylis glomerata*, *Galium odoratum*, *Aegopodium*, *Allium ursinum*, *Urtica dioica*, *Circaea lutetiana*, *Solidago gigantea*, *Rubus caesius*, *Impatiens noli-tangere*, *Deschampsia caespitosa*, *Carex brizoides*, *C. remota*, *C. acutiformis*, *Myosotis palustris*, *Polygonum hydropiper*, *Glyceria maxima* et les sous-associations: *caricetosum*, *circaetosum*, *brachypodietosum*, *asperuletosum*, *hederetosum*, *lithospermetosum*, *cornetosum sanguinei*, *alnetosum*, *carpinetosum*, *populetosum*. Les espèces des consociations sont: *Quercus robur*, *Fraxinus pannonica*, *Ulmus carpiniifolia*, *U. laevis*, *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Alnus glutinosa*. Enfin, les espèces suivantes forment des faciès en dehors des associations mentionnées: *Carex melanostachya*, *C. remota*, *C. brizoides*, *Poa palustris*, *Deschampsia caespitosa*, *Rubus caesius*, *Galium aparine*, *Cephalaria pilosa*, *Stachys sylvatica*, *Melica nutans*, *Poa nemoralis*, *Agropyron caninum*, *Asarum europaeum*, *Colchicum autumnale*, *Impatiens parviflora*, *Parietaria officinalis*, *Polygonum latifolium*, *Carex sylvatica*, *Alopecurus pratensis*, *Poa pratensis*, *Agrostis alba*, *Bromus sterilis*.

Après l'exploitation du *Fraxino pannonicae-Ulmetum* (*Querco-Ulmetum*), les forêts plantées de peupliers se transforment en forêts originelles, c'est-à-dire en forêts climaciques du *Fraxino pannonicae-Ulmetum*. Naturellement, il y a aussi des forêts originelles de peupliers mélangés de saules (*Populo-Salicetum: Salicetum albae-fragilis*), les-

quelles peuvent être en contact avec les forêts de *Fraxino pannonicae-Ulmetum*. Cette dernière association se trouve à la fois dans la Grande et dans la Petite Plaine.

2. *Fraxino pannonicae-Ulmetum sub-mecsekense* Horv. 72

Les espèces de *Querco-Fagetea* de cette association sont les suivantes: *Brachypodium sylvaticum*, *Geum urbanum*, *Impatiens noli-tangere*, *Poa nemoralis*, *Viola odorata*, *V. cyanea*, *Ajuga reptans*, *Chaerophyllum temulum* et *Platanthera bifolia*.

Les éléments des *Fagetalia* sont: *Carex sylvatica*, *Pulmonaria officinalis*, *Asarum europaeum*, *Galium odoratum*, *Geranium robertianum*, *Hedera helix*. Les taxa du *Carpinion* sont les suivants: *Carpinus betulus*, *Prunus avium*. Les espèces de l'*Alno-Padion* sont: *Fraxinus angustifolia* ssp. *pannonica*, *Paris quadrifolia*, *Listera ovata*, *Polygonatum latifolium*. Parmi les espèces compagnes intéressantes est *Acer tataricum*. L'association a des éléments qui s'étendent au *Querco robori-Carpinetum* et au *Salicetum albae-fragilis*. Les associations de la Drave présentent des traits similaires à ceux des associations de la Slovénie, lesquelles se trouvent dans la région de la Drave-Save. Les *Fraxino-Ulmetum* de la Drave passant au *Querco robori-Carpinetum* contiennent des éléments floristiques plus intéressants, qui sont les suivants: *Primula vulgaris*, *Knautia drymeia*, *Ruscus aculeatus*, *Lonicera caprifolium*.

B. Alliance ALNION GLUTINOSAE-INCANAE (Br.-Bl. 15) Oberd. 53

Les espèces caractéristiques de cette alliance sont: *Doronicum austriacum*, *Equisetum sylvaticum*, *Matteuccia struthiopteris*.

3. *Carici remotae-Fraxinetum* W. Koch
26 *orientali-alpinum* Knapp 42

La sous-association *alnetosum*, avec dendroflores d'*Alnus-Fraxinus*, est intermédiaire par rapport au *Carici brizoidi-Alnetum*. Les taxa formant des sous-associations ou faciès sont: *Carex brizoides* et *Petasites hybridus*. Cette association, qui se trouve dans l'ouest de la Hongrie, offre des traits similaires à ceux du *Pruno (Pado)-Fraxinetum* Oberd. 53

4. *Carici brizoidi-Alnetum* I. Horvat 38
(p.o.) emend. Oberd. 53

Elle constitue, en Hongrie, une variante régionale du sud-est. Les sous-associations observées chez nous sont: *typicum*, *impatiosum*, *matteucciotosum*, *petasitetosum hybridi*.

5. *Carici acutiformi-Alnetum* (Dostál 33) Soó 63 *pannonicum* Soó 63

Cette association se trouve dans le nord et l'ouest de la Hongrie et contient des faciès de *Carex pendula* et *C. elongata*.

6. *Aegopodio-Alnetum* I. Kárpáti et Jurko 61

Elle possède deux sous-associations: a. *carpathicum* considérée comme variante géographique qui s'est étendue chez nous à partir des Carpathes et b. *pannonicum* qui existe dans la moyenne montagne hongroise. D'autres associations, de transition vers le *Querco robori-Carpinetum* contiennent des espèces des *Fagetalia* suivantes: *Carex pilosa*, *Oxalis*, *Aegopodium* et *Dentaria glandulosa*.

7. *Aegopodio-Alnetum mecsekense*
Horv. 63

Cette association longe les rivières principalement dans les parties orientales de la montagne de Mecsek, en Hongrie méridionale. Ses espèces ca-

ractéristiques différentielles sont: *Helleborus odorus*, une espèce orientale-médioeuropéenne - subméditerranéenne et collinéenne-préalpine-montagnarde et *Knautia drymeia*, une espèce d'Europe centrale et de l'ouest des Balkans. La strate arbustive de l'association contient les espèces des *Querco-Fagetea* suivantes: *Cornus sanguinea*, *Euonymus europaeus*, *Acer campestre*, *Corylus avellana* et *Ligustrum vulgare*. D'autre part, les taxa de l'*Alno-Padion* présents sont: *Lamium purpureum*, *Equisetum telmateia*, *E. hyemale* et *Salvia glutinosa*. On compte également deux espèces des *Fagetalia*: *Asarum europaeum*, *Scrophularia vernalis* et un élément du *Querco-Carpinetum*: *Vinca minor*.

C. Alliance ASPERULO-FAGION Knapp 42

Ses espèces caractéristiques sont: *Aconitum moldavicum*, *Dentaria glandulosa*, *Epipogium aphyllum*, *Geum alep-picum*, *Knautia sylvatica*, *Polygonatum verticillatum*, *Primula elatior*, *Rosa pendulina*, *Scopolia carniolica*, *Trifolium medium* ssp. *sarosiense*, *Valeriana sambucifolia*.

8. *Aconito-Fagetum* Soó (30) 60

Elle se trouve dans la partie nord-est de la montagne moyenne, entre 750 et 1 000 m d'altitudes. Ses sous-associations ont reçu leurs noms de *Festuca altissima* et *Prenathes purpurea*. Les espèces formant des faciès sont les suivantes: *Dentaria glandulosa*, *Petasites albus*, *Lunaria rediviva*, *Senecio fuchsii*, *Galium odoratum*, *Mercurialis perennis*, *Carex pilosa*, *Hordelymus europaeus*.

9. *Melitto-Fagetum* Soó 62

Elle se trouve aussi dans la montagne moyenne du nord-est. Ses espèces caractéristiques sont: *Carex brevicollis*, *Dactylorhiza fuchsii* ssp. *soóiana*, *Helleborus purpurascens*, *Lathyrus transsylvanicus*, *Waldsteinia geoides*. Cette as-

sociation se trouve dans la région sub-montagnarde.

10. *Laureolae-Fagetum* Soó 71

C'est une hêtraie de la montagne moyenne du Sud-Ouest. Ses espèces différentielles sont: *Daphne laureola*, *Galium sylvaticum*, *Helleborus dumetorum*, *Scutellaria columnae*, *Quercus ceris*, *Fraxinus ornus*, *Allium ursinum*, *Lathyrus venetus*, *Tamus*. Cette association est similaire à l'association de Mecsek, où manque *Daphne laureola* de l'ouest, et où *Helleborus odoratus* remplace *H. dumetorum*, *Scutellaria altissima* S. *columnae* et *Galium schultesii* G. *sylvaticum*. Les autres espèces différentielles sont communes à ces deux forêts régionales de hêtre.

11. *Cyclamini-Fagetum* Soó 71

C'est le peuplement de hêtre de la Hongrie occidentale. Les sous-associations suivantes de cette association sont connues: *asperuletosum*, *altherbosum*, *ovalidetosum*, *caricetosum pilodae*, *melicetosum uniflorae*, *festucetosum altissimae*, *nudum*. D'autre part, les espèces suivantes y forment des faciès: *Mercurialis perennis*, *Aegopodium podagraria*, *Lamiastrum montanum*, *Allium ursinum*, *Aconitum vulparia*, *Dryopteris filix-mas*, *Athyrium filix-femina*, *Impatiens noli-tangere*, *Lunaria rediviva*. Les espèces différentielles de l'association, en dehors de l'éponyme sont encore: *Cardamine trifolia*, *Doronicum austriacum*, *Dryopteris borrieri*, *Euphorbia dulcis*, *Galium rotundifolium*, *Gentiana asclepiadea*, *Lastrea limbosperma*, *Stellaria nemorum*. Cette association régionale est déjà similaire aux peuplements de hêtre de Basse-Autriche et de Styrie.

12. *Abieti-Fagetum orientali-alpineum* Knapp 42

Elle se trouve surtout à l'Ouest; chez nous il n'a pas beaucoup d'espèces caractéristiques. Les taxa formant des

faciès sont: *Athyrium filix-femina* et *Oxalis acetosella*. On en connaît aussi le type *nudum*.

D. Alliance CEPHALANTHERO-FAGION Tx. 55

Les espèces caractéristiques sont: *Cephalanthera* et *Sesleria* sp.

13. *Seslerio hungaricae-Fagetum* Zólyomi 34

Ses sous-associations connues de la montagne moyenne sont: *quercetosum*, *seslerietosum sadlerianae*, *dentarietosum enneaphyllitidis*.

14. *Tilio-Sorbetum* Zólyomi et Jakucs (57) 67

Cette association contient des éléments arborés suivants: *Tilia platyphyllos*, *Sorbus aria*, *Fagus*, *Acer* et se trouve sur sol calcaire. Il s'agit d'une forêt hongroise de *Tilia*.

E. Alliance FAGION CIRCUMPANNONICUM Fuk. 77

Espèces caractéristiques de l'alliance: *Aremonia agrimonioides*, *Asperula taurina*, *Doronicum orientale*, *Lathyrus venetus*, *Ruscus hypoglossum*, *Scutellaria altissima*. Ces espèces sont aussi caractéristiques du *Quercus-Carpinetum* de Mecsek dans le sud de la Hongrie.

15. *Vicio oroboidi-Fagetum* Pócs et Borhidi 60

Les espèces caractéristiques de l'association sont: *Vicia oroboides*, *Erythronium denscanis*, *Helleborus dumetorum*. Elle se trouve en Transdanubie du sud et dans les hêtraies de Mecsek où sa composition floristique est similaire. Ses sous-associations sont les suivantes: *festucetosum drymeiae*, *aegopodiotosum*.

16. *Carici pilosae-Fagetum* (non Oberd. 67) Horv. 75

L'abondance du *Carex pilosa* indique

des associations modérément mésophiles. Ses sous-associations sont: *asperuletosum*, *caricetosum pilosae*, *alietosum ursini*, *melicetosum uniflorae*, *festucetosum drymeiae*, *nudum*, *aegopodietosum*, *hesperidetosum matronalis*, *altherbosum*, *mercurialietosum*, *hederetosum*, *tillietosum argenteae*.

F. Alliance *TILIO-ACERION* Klika 55

Les espèces caractéristiques de l'alliance sont: *Acer pseudoplatanus*, *Campanula latifolia*, *Hesperis matronalis*, *Lunaria rediviva*, *Phyllitis scolopendrium*.

17. *Phyllitidi-Aceretum* Moor 52 sub-*carpaticum*

Elle se trouve dans la partie est de la Hongrie et le *transdanubicum* dans la partie ouest. Les espèces formant des faciès sont: *Lunaria rediviva*, *Phyllitis scolopendrium*, *Polystichum aculeatum*, *Aconitum vulparia*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Anthriscus nitida*, *Arabis alpina*, *Aegopodium podagraria*, *Chaerophyllum temulum*, *Lamiaestrum montanum*, *Urtica dioica*.

18. *Phyllitidi-Aceretum polystichietosum* Horv. 75

Elle se trouve en fragments dans les vallées exposées au nord, sur les rendzines développées dans le calcaire des ravins de Mecsek. Les espèces *Arabis* et *Anthriscus* manquent dans l'association. Ses bonnes espèces différentielles sont les suivantes: *Polystichum setiferum*, *P. aculeatum*, *P. setiferum* × *aculeatum*.

19. *Parietario-Aceretum* Soó 57

C'est la forêt de ravins sur andésite sans *Phyllitis*. En dehors de la montagne moyenne hongroise elle se trouve aussi en Slovaquie méridionale. Ses faciès sont: *Parietaria* (dominant), *Mercurialis*, *Poa nemoralis*, *Lunaria rediviva*. Sur les basaltes, près du Balaton, il y a une as-

sociation similaire (*Aceri pseudoplatano-Tillietum platyphyllos* Jakucs 66).

20. *Mercuriali-Tillietum* Zólyomi-Jakucs 58

C'est une association submontagnarde. Ses faciès communes dans la montagne moyenne sont formés par: *Mercurialis perennis*, *Melica uniflora*, *Smyrniolum perfoliatum* et *Anthriscus sylvestris*. Ses sous-associations sont: *scutelarietosum columnae* et *bakonyonicum*.

21. *Mercuriali-Tillietum ruscetosum aculeati mecsekense* Horv. 64

Cette association se trouve sur les sols de rendzine et les sols bruns forestiers de Mecsek dérivés de calcaire jurassique et sur les trachydolérites. Le contenu en N de ces sols est élevé. La présence des espèces des *Fagetalia* est de 40%, celle des *Quercetalia* est de 4%. Les espèces différentielles de l'association sont: *Tilia argentea*, *Ruscus hypoglossum*, *Helleborus odorus*, *Asperula taurina*, *Tamus*, *Lathyrus venetus* et *Doronicum orientale*. D'autre part, ses éléments floristiques sont similaires en beaucoup de points avec les éléments des associations de la montagne moyenne.

G. Alliance *CARPINION BETULI* (Issler 31) Soó 62

Les espèces caractéristiques de cette alliance sont: *Carex digitata*, *Carpinus betulus*, *Prunus avium*, *Stellaria holostea*, *Tilia cordata* et *Vinca minor*.

22. *Querco robori-Carpinetum* Soó et Pócs (31) 57

C'était une association climacique répandue dans la plaine hongroise sur les lieux plus élevés. Maintenant elle se trouve seulement au nord et à l'ouest. Elle représente la transition vers *Fraxino pannonicae-Querco-Ulmetum*, mais les

12 espèces des *Fagetalia* la différencient de cette dernière association. Ses sous-associations sont: *stachyetosum sylvaticae*, *galietosum odoratae*, *caricetosum pilosae*, *brachypodietosum sylvaticae*. Ses espèces formant des faciès par ordre écologique depuis le type humide jusqu'au type semiaride sont: *Aegopodium*, *Circaea*, *Impatiens*, *Athyrium*, *Rubus caesius*, *Carex brizoides*, *Galium odoratum*, *Mercurialis*, *Corydalis*, *Allium ursinum*, *Viola reichenbachiana*, *Carex alba*, *Poa nemoralis*, *Festuca drymeia*, *Dactylis polygama*, *Melampyrum nemorosum*, *Urtica dioica*, *Solidago gigantea*. Ces deux dernières espèces indiquent une association secondaire. D'ailleurs l'association se trouve sur le pourtour plus humide de la plaine, où le microclimat est moins aride.

23. *Quercus petraeae-Carpinetum* Soó et Pócs (31) 57

C'est une association répandue dans la montagne moyenne et en Transdanubie occidentale. Elle possède une sous-association *nudum* et d'autres sous-associations formées par les espèces suivantes: *Galium odoratum*, *Carex pilosa*, *Melica uniflora*, *Festuca drymeia*. Les espèces formant des faciès sont de type semihumide à semiaride. Ce sont: *Mercurialis*, *Asarum*, *Viola reichenbachiana*, *Lamium montanum*, *Carex sylvatica*, *Glechoma hirsuta*, *Aegopodium*, *Corydalis*, *Carex pilosa*, *Vinca minor*, *Luzula albida*, *Melica uniflora*, *Poa nemoralis*, *Hedera helix*, *Fragaria vesca* et *Festuca heterophylla*.

H. Alliance *CARPINION ILLYRICUM* I. Horvat 58 avec transition vers *Carpinion* Soó 62

24. *Quercus-Carpinetum ornetosum (mecsekense)* Horv. 75

J'ai déjà énuméré les espèces caractéristiques de cette association et de

l'alliance dans l'analyse de l'alliance de *Fagion circumpannonicum*. Elle est similaire en beaucoup de points, aux *Fagetea* de Mecsek, mais avec moins d'espèces de *Fagetalia*. Par contre, il y a beaucoup de *Fraxinus ornus*. À la différence des *Fagetea*, où *Carex pilosa* domine les faciès à 90%, dans le *Quercus-Carpinetum ornetosum*, sur sol plus rocheux, *Melica uniflora* peut aussi former des faciès.

II. Ordre *ORNO-COTINETALIA* Jak. 60 en transition vers *QUERCETALIA* Br.-Bl. 31

I. Alliance *COTINION* Soó 60 en transition vers *QUERCION PUBESCENTI-PETRAEAE* Br.-Bl. 31

Les espèces caractéristiques de l'ordre et de l'alliance sont: *Amelanchier ovalis*, *Coronilla emerus*, *Cotinus coggygria*, *Festuca ametishyna?*, *Inula spiraeifolia?*, *Melittis melissophyllum* s. str.?, *Mercurialis longistipes*, *M. ovata*, *Physocaulis nodosa*, *Serratula lycopiifolia*, *Sorbus graeca*. Cette alliance et cet ordre ont peu d'espèces caractéristiques, mais on peut trouver dans leurs associations les éléments des *Quercetalia pubescentis* classiques (*Inula spiraeifolia*, *Melittis melissophyllum* s. str., *Orchis simia*, *Rhamnus saxatilis*).

25. *Cotino-Quercetum pubescentis* Soó 31

Elle se trouve dans la partie ouest de la montagne moyenne de façon extrazonale, sur les expositions sud. Les espèces formant des faciès sont: *Brachypodium pinnatum*, *Carex humilis*, *Festuca rupicola*, *F. pallens*, *Sesleria sadleriana*, *Geranium sanguineum*, *Oryzopsis*, *Polygonatum odoratum*, *Bromus erectus*.

26. *Geranio-Quercetum pubescentis*
Wagner 41

Elle ne se trouve que sur la bordure ouest de notre pays. Ses espèces différentielles sont: *Rhamnus saxatilis*, *Chamaebuxus*, *Bupthalmum*, *Sesleria varia*.

27. *Simiae-Quercetum pubescentis*
Horv. 75

C'est une association de la montagne Mecsek du sud de la Hongrie. Les espèces différentielles de cette association régionale sont: *Tilia argentea*, *Lonicera caprifolium*, *Inula spiraeifolia*, *Galium lucidum*, *Orchis simia*, *Artemisia alba*.

28. *Orno-Quercetum pubescentis* Soó
60

À la différence de la forêt broussailleuse des trois associations de *Quercus pubescens* qui précèdent les trois associations suivantes forment des futaies. Ces associations existent sur les sols formés dans le calcaire et les dolomites de la partie occidentale de la montagne moyenne. *Quercus petraea* s.l. et *Q. cerris* y forment des consociations.

29. *Asplenio-Orno-Quercetum* Soó 71

C'est une variante géographique sur andésite. Les espèces différentielles de cette association sont: *Asplenium adiantum-nigrum*, *Poa pannonica* ssp. *scabra*, *Festuca pseudodalmatica*, *Carex brevicollis*, *Bupleurum praealtum*.

30. *Tamo-Orno-Quercetum* Horv. 75

Cette forêt de *Quercus pubescens* de Mecsek se trouve sur les calcaires de façon extrazonale aux expositions sud, au-dessus de la ville de Pécs. Ses espèces différentielles sont les suivantes: *Tilia argentea*, *Ruscus aculeatus*, *Helleborus odoratus*, *Galium lucidum*. Elles donnent au groupement une nuance subméditerranéenne et un peu balkanique.

31. *Euphorbio-Quercetum* Knapp 42

C'est une association qui s'étend un peu au-delà de l'Autriche. Ses espèces différentielles sont: *Euphorbia verrucosa*, *E. angulata*, *Pulmonaria angustifolia*, *Centaurea fritschii*, *Genista germanica*.

III. Ordre QUERCETALIA
PUBESCENTIS Br.-Bl. 31

J. Alliance QUERCION *PUBESCENTI-PETRAEAE* Br.-Bl. 31

Les espèces caractéristiques de l'ordre et de l'alliance sont: *Anemone sylvestris*, *Berberis vulgaris*, *Bromus ramosus*, *Campanula cervicacaria*, *C. bononiensis*, *Carex michelii*, *Centaurea indurata*, *Cerasus mahaleb*, *Clematis vitalba*, *Colutea arborescens*, *Cornus mas*, *Corydalis pumila*, *Cotoneaster integerrima*, *C. matrensis*, *Crepis praemorsa*, *Cruciata ciliata*, *Dianthus collinus* ssp. *glabriusculus*, *Dictamnus albus*, *Euphorbia polychroma*, *Fragaria moschata*, *Galium abaujense*, *Himantoglossum hircinum*, *Inula conyza*, *Iris graminea*, *Laser trilobum*, *Laserpitium latifolium*, *Lathyrus latifolius*, *L. pannonicus* ssp. *collinus*, *L. pisiformis*, *Lithospermum officinale*, *L. purpureo-coeruleum*, *Melampyrum cristatum*, *Origanum vulgare*, *Peucedanum oroselinum*, *Pyrus nivalis*, *Quercus polycarpa*, *Q. pubescens*, *Silene viridiflora*, *Sorbus domestica*, *Spiraea media*, *Thalictrum aquilegifolium*, *T. minus*, *Trifolium ochroleucum*, *T. rubens*, *T. pannonicum*, *Turritis glabra*, *Verbascum nigrum*, *Vicia sparsiflora*.

J/1. Sous-alliance ACERI TATARICO-QUERCION Soó 63

Espèces caractéristiques de la sous-alliance: *Acer tataricum*, *Campanula rapunculoides*, *Carex brevicollis*, *Cotoneaster nigra*, *Doronicum hungaricum*, *Ferula sadleriana*, *Melica altissima*, *Nepeta pannonica*, *Phlomis tuberosa*, *Scutella-*

ria altissima, *Veronica paniculata*, *Viola suavis*, *Botrychium virginianum*, *Bulbocodium vernum*, *Crocus variegatus*.

32. *Ceraso maheleb-Quercetum pubescentis* Soó 63

C'est une forêt broussailleuse que l'on trouve sur les calcaires de la haute montagne hongroise. Ses espèces formant des faciès sont: *Sesleria hungaria*, *Diplachne serotina*, *Brachypodium pinnatum*, *Festuca rupicola*, *F. valesiaca*, *Carex humilis*, *Bromus erectus*, *Melica uniflora*.

33. *Festuco pseudodalmaticae-Ceraso-Quercetum* Soó 63

C'est aussi une forêt broussailleuse sur andésite, mais différente de la précédente, qui se trouvait sur du calcaire. Cette association se trouve principalement dans l'est de la haute montagne. Les espèces formant des faciès avec plusieurs éponymes sont les suivantes: *Festuca pseudo-dalmatica*, *Poa pannonica*, *P. angustifolia*, *Waldsteinia geoides*, *Agropyron intermedium*, *Anthriscus trichosperma*.

34. *Waldsteinio-Spiraeetum mediae* Zólyomi 36

La forêt broussailleuse de *Spiraea* se trouve sur les calcaires et les andésites, surtout dans la partie est de la montagne moyenne.

35. *Tilio-Fraxinetum* Zólyomi 34

C'est une forêt de steppe sur sol rocheux. Les espèces formant ses faciès sont: *Carex brevicollis*, *Melica uniflora*, *Waldsteinia geoides*, *Melica altissima*, *Poa nemoralis*, *Sesleria hungarica*, *Scutellaria altissima*, *Parietaria*. Elle se trouve seulement dans la partie orientale de la montagne moyenne.

35. *Tilio-Fraxinetum* Zólyomi 34

C'est une forêt de steppe sur sols rocheux. Les espèces formant ses faciès

sont: *Carex brevicollis*, *Melica uniflora*, *Waldsteinia geoides*, *Melica altissima*, *Poa nemoralis*, *Sesleria hungarica*, *Scutellaria altissima*, *Parietaria*. Elle se trouve seulement dans la partie orientale de la montagne moyenne.

36. *Aceri tatarico-Quercetum pubescenti-roboris* Zólyomi 57

La forêt sur loess d'*Acer tataricum*, occupait jadis une aire plus vaste; elle est restée dans les collines du pourtour de la montagne moyenne et principalement dans la Grande plaine. Les espèces formant des faciès sont les suivantes: *Galium schultessii*, *Lithospermum purpureo-coeruleum*, *Polygonatum latifolium*.

37. *Dictamno-Tillietum cordatae* Fekete 61

À côté de Budapest, il n'y a qu'une association décrite, près de Gödöllő, avec beaucoup d'espèces de la forêt de steppe. La dendroflore comprend les espèces suivantes: *Tilia cordata*, *Quercus robur* (dominant), *Q. petraea*, *Acer campestre*, *A. tataricum*.

38. *Corno-Quercetum* Jakucs-Zólyomi 56

Ce sont les forêts avec *Quercus pubescens* et *Q. petraea* de l'est de la montagne moyenne. Ses sous-associations sont: *festucetosum rupicolae*, *melicetosum uniflorae*, *petraeetosum*. Ses faciès sont, entre autres, avec *Vicia sparsiflora*, *Carex muricata*, *Iris graminea*.

39. *Poa pannonicae-Quercetum petraeae* Horánszky 57

Ce groupement s'est étendu sur les andésites de la région de Budapest seulement, à partir de la montagne Szentendre-Visegrád. Parmi d'autres espèces, *Festuca pseudodalmatica* en est une, formant un faciès.

40. *Festuco rupicolae-Quercetum roboris* Soó 57

Elle forme les forêts de chêne de la steppe sur sol sableux, sur la bordure orientale de la plaine. Ses espèces de consociation sont *Betula pendula* et *Pteridium*. Les espèces caractéristiques sont: *Pulsatilla hungarica*, *Cytisus rochelli*, *Melampyrum debreceniense*, *Centaurea indurata*, *Iris hungarica*, etc.

41. *Festuco-Populo-Quercetum* Soó 71

C'est la forêt de chêne sur sable de la région comprise entre Danube et Tisza. Ses espèces différentielles sont: *Juniperus communis*, *Populus alba*, *P. canescens*, *Carex liparicarpos*, *Stipa stabulosa* et les espèces du *Festucetum vaginatae*.

42. *Junipero-Populetum albae* Zólyomi 50

Elle constitue l'étape suivante de l'association du *Festucetum vaginatae* avec transition vers *Festuco-Populo-Quercetum*. Les espèces des sous-associations sont: *Ligustrum*, *Carex liparicarpos*.

43. *Convallario-Quercetum roboris* Soó 34

Elle forme les forêts climazonales sur sable acide de la plaine avec transition vers *Querco-Carpinetum* et *Fraxino panonicae-Ulmetum*. Ses espèces différentielles sont: *Polypodium vulgare*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Dryopteris carthusiana*, *Vicia dumetorum*, *Epilobium lanceolatum*, *Geranium phaeum*, *Vinca minor*, *Viola elatior*, *V. riviniana*, *Lamium galeobdolon*, *Veronica teucrium*, *Stellaria holostea*, *Arum alpinum*.

44. *Convallario-Ligustro-Quercetum* Soó 71

Elle représente la forêt de chêne climazonale sur sols sableux calciques de la région entre Danube et Tisza et de la Petite plaine. Ses espèces différentielles

sont: *Peucedanum arenarium*, *Galeopsis speciosa*, *Allium paniculatum*, *Paris*, *Iris sibirica*, *Oryzopsis*, *Berberis*.

45. *Festuco pseudovinae-Quercetum roboris* Mathé 33

C'est la forêt des sols sodiques de la Grande plaine. Ses espèces formant des sous-associations sont: *Carex acutiformis*, *Agrostis alba*, *Festuca rupicola*, *F. pseudovina*.

III/A. Sous-ordre POTENTILLO-
QUERCETALIA Horv. 73

K. Alliance POTENTILLO-QUERCION Horv. 73

Les espèces caractéristiques du sous-ordre et de l'alliance sont: *Potentilla alba*, *Vicia cassubica*, *Campanula rapunculoides*, *Viscaria vulgaris*, *Ranunculus polyanthemus*, *Silene viridiflora*, *Lembotropis nigricans*.

K/1. Sous-alliance POTENTILLO ALBAE-
QUERCION Horv. 73

Ses espèces caractéristiques sont: *Veratrum nigrum*, *Helleborus purpurascens*, *H. dumetorum*, *Achillea distans* +, *Lysimachia punctata* +, *Verbascum austriacum* +, *Viola montana*, *Potentilla rupestris* +, *Luzula multiflora*, *Hieracium maculatum*, *Chamaecytisus supinus* +, *Lychnis coronaria* +, *Limodorum abortivum*, *Quercus cerris* +, *Symphytum tuberosum* ssp. *nodosum* +.

46. *Quercetum petraeae-cerris* Soó 57

Cette association et les suivantes avec *Quercus petraea* et *Q. cerris* ont pris de l'extension dans la montagne moyenne. Elles contiennent des taxa des *Quercetalia* et *Fagetalia*. Elles se trouvent sur sols modérément acides. Au sud on a rapporté dans cette association *Fraxinus ornus*, *Daphne laureola* et *Smyrnum perfoliatum*.

47. *Potentillo albae-Quercetum prae-noricum* Pócs 58

Cette association est similaire au *Potentillo-Quercetum* classique de Libbert avec *Pinus silvestris* et *Betula pendula*. Souvent *Quercus petraea* est remplacé par *Q. robur*. C'est l'association de Transdanubie occidentale.

48. *Potentillo albae-Quercetum asphodeletosum* Tallós 59

C'est aussi une association de Transdanubie occidentale avec trois espèces de *Quercus* (*petraea*, *cerris*, *robur*). Cette association, et la précédente, sont des forêts de transition avec les forêts de chênes acidiphiles.

49. *Quercetum robori-cerris* Csapody 69

C'est la forêt de *Quercus cerris* de la plaine de l'ouest. Ses espèces différentielles sont: *Aira caryophyllea*, *Jasione montana*, *Rumex acetosella*, *Sieglingia* et les éléments de la prairie.

50. *Genisto pilosae-Quercetum petraeae* Horánszky 64

Cette association est aussi une forêt de transition avec la forêt acidiphile. Ses faciès sont formées par *Luzula albidula* et *Calamagrostis arundinacea*. Les forêts de *Quercus petraea* ont toujours un caractère acidiphile, mais cette association a seulement ce caractère sans espèces caractéristiques.

51. *Genisto pilosae-Quercetum mecsekense* Horv. 66

C'est une autre association acidiphile. Ses espèces différentielles sont: *Quercus polycarpa*, *Fagus sylvatica* ssp. *moesiaca*, *Fraxinus ornus*, *Genista ovata* ssp. *nervata*, *Polypodium interjectum*, *Luzula forsteri*.

K/2. Sous-alliance *POTENTILLO MICRANTHAE-QUERCION* Horv. 73

Les espèces caractéristiques de la sous-alliance sont: *Potentilla micrantha*, *Rosa arvensis*, *Lonicera caprifolium*, *Ruscus aculeatus*, *Helleborus odoratus*, *Paeonia officinalis* ssp. *banatica*, *Tilia argentea*, *Doronicum orientale*, *Genista ovata* ssp. *nervata* ainsi que des espèces caractéristiques indiquées par un + dans le *Potentillo albae-Quercion* Horv. 73.

52. *Potentillo micranthae-Quercetum petraea-cerris* Horv. 57

C'est la chênaie aride du sud de la Hongrie. Dans la montagne de Mecsek elle couvre 25% de la région. Les espèces caractéristiques sont les mêmes que celles de la sous-alliance.

53. *Paeonio-Quercetum pubescentis* Horv. 76

Elle constitue la chênaie pubescente aride dans la partie orientale de la montagne de Mecsek. Ses deux dernières associations possèdent des traits similaires à ceux des forêts de *Quercus farnetto* des Balkans.

Références

- FUKAREK, P., 1977. Die Verbreitung der Büchenwälder in dem Südwestlichen Raum Pannoniens. *Studia Phytologica in honorem jubilantis A. O. Horvat*. Édition de la Commission de l'Académie, Pécs. (En préparation).
- HORVÁT, A. O., 1972. Die Vegetation des Mecsekgebirges und seiner Umgebung. — Éditions de l'Académie, Budapest.
- SOÓ, R., 1964, 1966, 1968, 1970, 1973. *Synopsis systematicogeobotanica florum vegetationsque Hungariae*, I, II, III, IV, V. — Éditions de l'Académie, Budapest. (En hongrois).

QUELQUES PROBLÈMES DE PROTECTION DE LA FORÊT DÉCIDUE AU QUÉBEC

Gilles LEMIEUX

*Département d'écologie et pédologie
Faculté de foresterie et géodésie
Université Laval, Québec, Canada*

Résumé

Faisant allusion à notre système de valeurs, l'auteur souligne les méfaits de trois siècles de « mise en valeur » de la forêt décidue au Canada méridional, l'âge récent de nos forêts et la fragilité des écosystèmes forestiers les plus thermophiles. Suite à la surexploitation, il se demande quels arguments peuvent être invoqués pour protéger quelques parcelles de ce patrimoine. Il fait allusion au rôle prépondérant joué par les universitaires dans le Programme biologique international (PBI) au Canada surtout au niveau de la conservation des écosystèmes. Suit une revue des critères qui ont été utilisés pour mettre sur pied un réseau de réserves écologiques, en donnant un aperçu des réalisations canadiennes dans ce domaine, tout particulièrement au niveau législatif. Faisant le bilan de la situation québécoise, l'auteur analyse la loi des Réserves écologiques en donnant 7 exemples de réserves de la forêt décidue. Pour terminer, il traite de l'action à entreprendre tout en traçant la voie aux travaux de recherche qui devraient s'inscrire dans ce cadre, pour les décennies à venir.

Abstract

Talking about our system of values, the author stresses the results of three centuries of "development" of southern Canada deciduous forest, how recently deciduous forests appeared and how fragile are the most thermophile ecosystems. Talking of the over-exploitation, the author questions the type of arguments to be used in seeking the protection of samples of this heritage. Hence he puts forward the important role played by the university people in the International Biological Programme (IBP) in Canada, in the conservation of ecosystems and makes a review of the criteria used in the selection of candidate ecological reserves all over Canada with emphasis on Quebec. Some Canadian achievements are underlined, especially in the field of provincial legislation. With regard to Quebec's achievements, the author makes a short analysis of the Ecological Reserves Act with some examples taken in the deciduous forest. Finally he proposes action to be undertaken in blazing the trail for the coming decade with regard to scientific research.

Introduction

Trois siècles d'occupation du sol au Québec ont réduit en lambeaux la forêt décidue, tandis que l'Ontario n'a eu besoin que de cent ans pour réduire la sienne à d'infimes parcelles. Cette hécatombe anarchique est, sans contredit, le résultat de notre système de valeurs. À l'heure actuelle, l'*Homo faber* que nous sommes ne se préoccupe que très peu

de la chose et s'il le fait ce n'est que bien timidement.

En effet, nous sommes tous, jusqu'à un certain point, imbus du principe qui veut que l'homme s'adapte à toutes les conditions et que de tous les êtres vivants, ce soit lui qui ait la plus grande capacité d'adaptation. C'est probablement en vertu de ce principe que collectivement, nous ne nous soucions guère

de cette dégradation d'immenses écosystèmes de la forêt décidue devenue presque irréversible. Je ne crois pas me tromper en affirmant que ce qui a été détruit en un millénaire en Europe l'a été ici en moins d'un siècle. Il n'y a pas que le phénomène «destruction» qu'il faut envisager, mais surtout sa vitesse. D'après Richard (1973), l'érablière au Québec aurait moins de 10 000 ans, ce qui lui aurait sans doute permis de s'adapter génétiquement aux différents milieux qu'elle colonise, tout au moins dans certaines vallées isolées les unes des autres (Dansereau, 1944) comme c'est particulièrement le cas dans la péninsule gaspésienne. Que dire alors d'écosystèmes plus thermophiles encore, comme l'érablière argentée (*Aceretum saccharini*), la chênaie boréale (*Quercetum boreale*), la frênaie noire à orme américain (*Ulmo americanae-Fraxinetum nigrae*), l'ormiaie rousse à micocoulier occidental (*Celtido-Ulmetum rubrae*) qui, depuis la dernière glaciation, ont été les derniers à s'installer. Ces associations se trouvant sur des sols plus lourds, plus riches en matières nutritives, presque toujours d'origine sédimentaire sont, à l'heure actuelle presque disparues à jamais.

Il n'est pas de mon propos ici de dresser une liste exhaustive de toutes les associations de la forêt décidue québécoise. Ce travail a été fait en bonne partie par Grandtner (1966). Cet auteur n'a cependant pas inclus les associations suivantes: l'ormiaie rousse à micocoulier occidental (*Celtido-Ulmetum rubrae*), l'érablière argentée (*Aceretum saccharini*) ainsi qu'une sous-association éventuelle de l'érablière à caryer (*Caryo-Aceretum sacchari*) où l'on retrouve, en grande abondance, *Ulmus thomasii* et *Rhamnus catharticus*, sur brunisol calcimorphe dérivé des calcaires de Trenton ou de Grenville, de même que la chênaie à *Quercus alba* et *Quercus*

bicolor hygrophile, sur argile du haut Richelieu.

Notre système de valeurs et la problématique de la conservation

Depuis le début de la grande révolution industrielle, l'homme a agi comme si les ressources de ce monde étaient inépuisables, allant jusqu'à l'utilisation des armes pour mettre au pas ceux qui étaient réticents à participer à la «curée». Cette utopie véhiculée par une technocratie imbue d'elle-même vient, pour la première fois, de faire marche arrière. Les nombreuses démonstrations scientifiques et quelques démonstrations économiques dont la crise du pétrole et celle de l'énergie basée sur l'atome qui pointe à l'horizon sont particulièrement douloureuses à cet égard. Comme tous les mythes, ceux des ressources illimitées et de la technologie toute puissante sont à l'agonie, ou tout au moins en phase de transformation radicale.

Cette crise profonde des valeurs nous amène à faire le point sur ce que nous possédons. C'est ainsi que, lorsque nous nous penchons sur nos ressources renouvelables, force nous est de constater que la forêt décidue au Québec, au Canada ou en Europe, n'existe que sous forme ponctuelle, soumise à une pression anthropique qui, à vue d'œil, la dégrade dans sa diversité et dans sa superficie. Malgré l'importance des forêts au Québec, nous ne reconnaissons pour l'instant que deux sites de quelques dizaines d'hectares où aucune exploitation n'a été faite à ce jour; l'une se situe dans l'érablière à bouleau jaune et pin blanc, l'autre dans l'érablière et la sapinière à bouleau jaune, et elles sont distantes de 700 km. Pour ce qui est des autres associations, nous n'en connaissons aucune qui n'ait été soumise à une exploitation quelconque.

Dans un tel contexte de surexploitation, quels sont les moyens à prendre pour préserver, à l'état «vierge», quelques hectares voire même quelques ares de ces écosystèmes et quels sont les arguments que l'on peut invoquer? Y a-t-il des arguments autres que ceux de l'«*exploitation pour le bien-être de l'homme*» qui peuvent être invoqués?

Rôle joué par le Programme biologique international

En 1966, le Programme biologique international (PBI), sans doute familier à plusieurs d'entre nous, a pris forme au Canada. Bien qu'étant une initiative du Conseil international des unions scientifiques (CIUS), ce programme a rassemblé plus de 60 nations mais à un niveau non gouvernemental, c'est-à-dire à celui des académies nationales de sciences. Au Canada, ce programme a été sous la responsabilité du Conseil national de recherche du Canada et s'est terminé le 31 octobre 1974. Trois thèmes principaux ont été abordés soit: l'adaptabilité humaine; les processus de productivité et la conservation.

AU CANADA

C'est au niveau de la section «CT» (conservation des communautés terrestres) que toute la question de protection et de la conservation a été débattue. Je tiens à souligner que les travaux du PBI ont pu être menés à bonne fin grâce aux universitaires en particulier qui, dans notre société, sont les seuls à jouir encore d'une certaine indépendance et pour lesquels la société tolère un esprit critique; pour le reste, la majorité des scientifiques sont inféodés au système et sont extrêmement réticents à faire connaître leur point de vue publiquement.

C'est ainsi que la section «CT» du PBI a été structurée à partir de 10 régions qui correspondent, en gros, aux

provinces canadiennes, le tout sous la présidence du Dr W. A. Fuller du Département de zoologie de l'Université d'Alberta à Edmonton. Actuellement, il persiste encore un comité national au Conseil national de recherche qui a pris le nom de «Comité associé des réserves écologiques» également sous la présidence du Dr Fuller.

Le but de la section «CT» du PBI a été de créer sur l'ensemble du territoire canadien un réseau de réserves écologiques de dimensions variables selon les régions et d'obtenir de chaque province canadienne et du gouvernement central des lois spécifiques créant les réserves.

Les réserves écologiques ont pour but de conserver à l'état naturel des échantillons de la majorité des écosystèmes canadiens aux fins suivantes: conservation, recherche scientifique, éducation, protection des espèces animales ou végétales menacées ou en voie d'extinction, préservation à long terme du stock génétique de chacune des espèces tant animales que végétales.

Les critères de choix ont été les suivants:

- 1) Échantillons représentatifs des grands écosystèmes sous la forme d'association, sous-association, variante et faciès.
- 2) Écosystèmes rares ou menacés particulièrement à cause de l'influence anthropique.
- 3) Ensembles géologiques et géomorphologiques particulièrement représentatifs et menacés.
- 4) Espèces animales et tout particulièrement les aires minimum vitales pour les mammifères ainsi que pour les amphibiens et les reptiles qui ne sont protégés par aucune loi.
- 5) Espèces végétales uniques (endémiques) ou populations d'espèces rares ou menacées d'extinction.

Parmi tous les pays qui ont participé au PBI, le Canada s'est classé au premier rang pour ce qui est des réalisations tant au niveau de la sélection, du choix et de la description de sites qu'au niveau de la législation et de la création légale des réserves écologiques.

Plusieurs facteurs peuvent expliquer cet intérêt soutenu dans le domaine de la conservation, parmi lesquels on peut citer: une faible population au km², un immense territoire à faible productivité, une relativement grande richesse pétrolière, gazière et minière, une économie ouverte basée sur l'exportation des ressources naturelles, la vitesse avec laquelle les citoyens de ce pays constatent la dégradation de leur environnement, une industrie majoritairement contrôlée de l'étranger.

C'est ainsi que plus de mille réserves potentielles ont été décrites. Leur nombre est particulièrement élevé dans les zones à forte densité de population, comme la région montréalaise et toute la partie sud de l'Ontario.

Au point de vue législation, c'est la Colombie Britannique qui a innové et ceci grâce aux efforts considérables du Dr V. J. Krajina du Département de botanique de l'Université de Colombie Britannique à qui nous devons rendre un hommage tout particulier (Krajina, Larkin, Foster & Pearson, 1974). La loi adoptée par l'Assemblée législative de Colombie Britannique porte le nom de «Ecological reserves act».

En 1974, le 13 décembre plus précisément, l'Assemblée nationale du Québec promulguait la loi 57 dite «Loi des Réserves écologiques», après plus de six années d'efforts et de travail de la part du groupe québécois du PBI (Annexe I).

Finalement, l'Assemblée législative du Nouveau-Brunswick adoptait, en juin

1975, sa propre loi des Réserves écologiques.

Au point de vue législatif, le Canada a financé une étude des lois analogues existant dans le monde; les résultats de cette étude viennent d'être publiés par l'Union internationale pour la conservation de la nature (Franson, 1975).

Le jumelage de deux buts qui appartiennent au domaine social poursuivis avec autant de ténacité par des hommes de science, sans moyens et sans pouvoirs réels, n'est peut-être pas unique mais vraisemblablement peu fréquent dans les annales scientifiques de ce siècle. Le plus souvent, nous assistons à des campagnes d'opinions menées par des hommes de science, mais sans implication plus profonde. Il est bon de souligner ici que les buts proposés par le PBI pour la création de réserves écologiques ont mobilisé l'attention et l'énergie d'une vaste catégorie de scientifiques au Québec, allant des géologues aux biologistes, des forestiers aux géographes en passant par les agronomes, zoologistes, géomorphologues, pédologues, etc.

Je crois, sans exagérer la chose, que les objectifs poursuivis par le PBI ont été endossés presque inconditionnellement par la majorité des hommes de sciences, conscients de la vitesse avec laquelle notre environnement se dégrade.

AU QUÉBEC

C'est avec maladresse et inexpérience que nous nous sommes attaqués à l'obtention d'une loi spécifique des réserves écologiques. Un premier mémoire a été soumis au gouvernement en 1971 (Lemieux et Maldague, 1971). Plus tard, un second mémoire était présenté en Commission parlementaire (Lemieux et Maldague, 1972). Dans l'intervalle, nous publions un article concernant l'un des critères (Lemieux, 1972)

et sur les fonctions de telles réserves (Lemieux, 1973-74). Suite à la promulgation de la loi, nous publions un certain nombre d'articles sur la qualité de la loi (Lemieux, 1975 a, b, c) et sur l'éthique sociale (Lemieux, 1975-76).

Essentiellement, la loi québécoise autorise le ministre responsable, soit celui des terres et forêts, à constituer des réserves écologiques sur des terres publiques ou privées, pour conserver ce territoire à l'état naturel, pour la recherche scientifique et, s'il y a lieu, l'éducation. Ce territoire peut également être utilisé pour la sauvegarde d'espèces animales ou végétales en voie de disparition ou d'extinction.

Néanmoins, le ministre peut abolir ou modifier le périmètre d'une réserve, pourvu qu'il ait, au préalable, obtenu l'avis du Conseil consultatif, fait publier dans les journaux de la région son intention et accordé un délai de trente jours pour l'expression de toute opposition.

Toute introduction d'espèces animales ou végétales est interdite sur une réserve écologique de même que tous

travaux pouvant modifier l'aspect du terrain, y compris la chasse et la pêche.

En plus la loi, par son article 10, prévoit la création d'un Conseil consultatif des réserves écologiques composé de 15 membres, dont 6 de la fonction publique qui ont comme mandat de donner des avis au ministre sur l'application de la présente loi.

Depuis la mise en vigueur de cette loi, une seule réserve a été créée, celle de Rivière du Moulin, bien que le gouvernement ait accepté un programme de création de 83 réserves échelonné sur une période de cinq ans.

Voici donc quelques exemples de réserves à établir, afin de protéger certains écosystèmes de la forêt décidue (fig. 1).

Raisenne — 585 ha

Aceretum sacchari betuletosum luteae, faciès à *Pinus strobus*

Mont St-Hilaire — 300 ha

Aceretum sacchari tilietosum americanae et *Quercetum boreale*

Iles d'Alogny et de Beaujeu — 200 ha

Celtido-Ulmetum rubrae

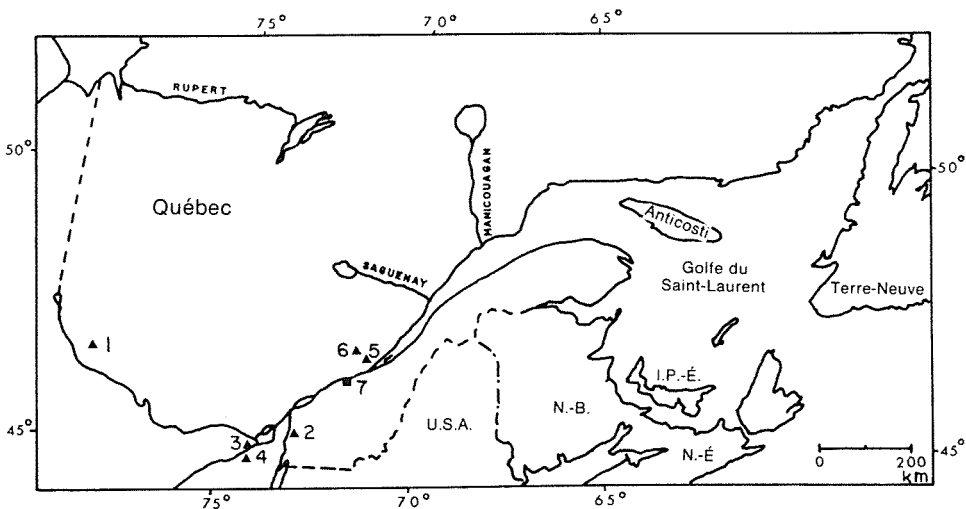


Figure 1. Localisation des réserves proposées (no 1 à 6) et de la réserve établie (no 7) dans la zone de la forêt décidue du Québec. 1 - Raisenne, 2 - Mont Saint-Hilaire, 3 - Îles d'Alogny et de Beaujeu, 4 - Mont Rigaud, 5 - Stoneham, 6 - Tantaré, 7 - Rivière du Moulin.

Mont Rigaud — 260 ha

Aceretum sacchari tilietosum americanae

Caryo cordiformis-Aceretum sacchari

Quercetum boreale

Montagne de Stoneham — 300 ha

Aceretum sacchari fagetosum americanae

Piceetum rubentis

Tantarie — 3120 ha

Abieti-Betuletum luteae.

Chacune de ces réserves représente un échantillon significatif avec sa flore caractéristique, son sol et sa faune. Dans les années qui viennent, nous serons appelés à rationaliser notre approche et à nous attarder davantage à choisir des sous-associations qui ne sont pas encore représentées, voire même certains faciès d'un intérêt particulier. Il nous faut également tenir compte d'écosystèmes plus petits, souvent très riches en espèces tant animales que végétales mais où le critère de choix sera davantage axé sur la présence de ces espèces que sur la qualité de l'individu d'association qui les contient.

Des espèces comme *Quercus bicolor* ou *Salix amygdaloides* sont déjà très rares tandis que le *Rhus vernix* n'est maintenant connu que dans une station. Il en va de même pour *Podophyllum peltatum*, *Saururus cernuus*, *Taenidia integerima*, *Bartonia virginica*, etc., le plus souvent restreintes à des superficies de moins d'un hectare. Voilà des espèces qui doivent faire l'objet d'une attention très particulière de notre part.

Malgré les progrès accomplis depuis 1966, alors que Gaston Moisan publiait son premier article sur le PBI, nous n'en sommes qu'à nos balbutiements. Il nous faudra intéresser étudiants et collègues à la recherche, à l'intérieur de ces réserves, en y apportant fonds et foi car, quoiqu'on en dise, nous ne savons pres-

que rien sur les phénomènes qui régissent nos individus d'association. Peu a été dit jusqu'à ce jour sur la structure mais rien encore sur les mécanismes qui lient ces êtres vivants entre eux.

Conclusion

Aussi onéreux et imparfait que soit le concept de réserve écologique, il semble inévitable dans son application pour un grand nombre de pays à moyen terme. Au moment même où nous arrivons à constater l'importance et la complexité des équilibres biologiques, il nous faut admettre qu'à la vitesse où nos sociétés «progressent» ces équilibres sont rompus et souvent de façon irréversible. Il est temps, voire même quelquefois trop tard, de protéger contre notre appétit insatiable quelques bribes de ces équilibres pour donner la possibilité aux générations qui nous suivent de restaurer, au moins partiellement, ce monde trop utopique pour être vrai, qui est celui que nous avons construit trop souvent au son du canon, justement à cause de l'ignorance collective des équilibres vrais et stables.

Références

- DANSEREAU, P., 1944. Les érablières de la Gaspésie et les fluctuations du climat. — Contr. Inst. bot. Univ. Montréal, N° 51, 18 p.
- FERNALD, M. L., 1950. The Gray's manual of botany. — American Book, New-York, 1632 p.
- FRANSON, R. T., 1975. The legal aspects of ecological reserves creation and management in Canada. — IUCN Environmental Policy and Law Paper N° 9, IUCN, Morges, 109 p.
- GRANDTNER, M. M., 1966. La végétation forestière du Québec méridional. — Presses Univ. Laval, Québec, 216 p.
- KRAJINA, V. J., P. A. LARKIN, J. B. FOSTER and D. F. PEARSON, 1974. Ecological reserves in British Columbia. — CCIBP — British Columbia, Vancouver, 185 p.

- LEMIEUX, G., 1971. Conservation of forest gene resources within IBP framework. — Canadian forest tree breeding conference, Prince George, B. C., 5 p. (Polycopié).
- LEMIEUX, G., 1972. Une prospective de la conservation des espèces végétales au Québec. — De Toute Urgence, 3: 17-30.
- LEMIEUX, G., 1973. Les réserves écologiques et leurs fonctions sociales, biologiques et scientifiques. — Congrès annuel de la Corporation des ingénieurs forestiers du Québec, 5 octobre 1973. Compte rendu publié par le PBI/ct-Québec: 7-15.
- LEMIEUX, G., 1974. Homogénéité et fragmentation des milieux biologiques liés à la conservation sélective. — Colloque sur le développement du Moyen Nord: politique et problèmes. Université du Québec, Chicoutimi, 17 p.
- LEMIEUX, G., 1975a. Analyse du débat à l'Assemblée nationale du Québec sur la loi 57: «Loi des réserves écologiques et de l'impact du PBI/ct-Québec sur cette dernière». — Programme biologique international, section «CT» Québec, Univ. Laval, Québec, 44 p.
- LEMIEUX, G., 1975b. Quebec Ecological reserves act: a four year successful lobbying. — Séminaire donné à l'Université du Nouveau-Brunswick, Fredericton, 17 p.
- LEMIEUX, G., 1975c. La reconnaissance du patrimoine biologique par la loi des réserves écologiques. — Forêt-Conserv., 41 (2): 17-21.
- LEMIEUX, G., 1975. Conservation of our biological heritage: where economical and cultural values meet. — Conférence donnée à l'Institut forestier du Canada, Montréal, octobre 1975, 9 p.
- LEMIEUX, G., 1976. L'environnement face à notre cupidité collective: Une négociation perpétuelle. — Forêt-Conserv., avril 76: 40-44.
- LEMIEUX, G. et M. MALDAGUE, 1971. Mémoire sur le projet d'établissement de réserves écologiques au Québec. — De Toute Urgence, 2: 1-38.
- LEMIEUX, G. et M. MALDAGUE, 1972. Mémoire présenté à la Commission parlementaire des terres et forêts — juin 1972. — Programme biologique international, Section «CT», Québec, Université Laval, Québec, 32 p.
- MOISAN, G., 1966. Le Programme biologique international et le Québec. — Le Jeune Scientifique, novembre 1966; 25-28.
- RICHARD, P., 1973. Histoire postglaciaire comparée de la végétation dans deux localités au sud de la ville de Québec. — Naturaliste can., 100: 591-603.
- VICTORIN, M., 1964. Flore laurentienne. — Presses Univ. Montréal, Montréal, 925 p.

Annexe I

Province de Québec.

Loi sur les réserves écologiques (Sanctionnée le 13 décembre 1974)

SA MAJESTÉ, de l'avis et du consentement de l'Assemblée nationale du Québec, décrète ce qui suit:

SECTION I

DÉFINITIONS

1. Dans la présente loi, à moins que le contexte n'indique un sens différent, on entend par:

a) «réserve écologique»: tout territoire réservé par le lieutenant-gouverneur en conseil en vertu de l'article 2;

b) «conseil consultatif»: le conseil consultatif des réserves écologiques constitué en vertu de l'article 10;

c) «ministre»: le ministre des terres et forêts.

SECTION II

CRÉATION ET ADMINISTRATION DE RÉSERVES ÉCOLOGIQUES

2. Le lieutenant-gouverneur en conseil peut, par règlement, constituer en réserve écologique tout territoire composé de terres publiques s'il est d'avis que cette mesure est nécessaire pour:

- a) conserver ce territoire à l'état naturel;
- b) réserver ce territoire à la recherche scientifique et, s'il y a lieu, à l'éducation; ou
- c) sauvegarder les espèces animales et végétales menacées de disparition ou d'extinction.

Tout règlement adopté en vertu du présent article entre en vigueur à la date de sa publication

dans la Gazette officielle du Québec ou à toute date ultérieure qui y est déterminée.

3. S'il juge qu'un terrain privé est nécessaire pour la constitution d'une réserve écologique, son agrandissement ou son maintien, le lieutenant-gouverneur en conseil peut, aux conditions qu'il détermine, autoriser le ministre à l'acquérir de gré à gré, par échange ou par expropriation.

Le terrain ainsi acquis peut alors être constitué en réserve écologique conformément à l'article 2.

Les articles 3 à 18 de la Loi concernant l'acquisition de certains territoires forestiers (1951/1952, chapitre 38) s'appliquent, *mutatis mutandis*, à la fixation de l'indemnité payable à la suite de l'expropriation d'un terrain en vertu du premier alinéa.

4. Le lieutenant-gouverneur en conseil peut aussi, aux conditions qu'il détermine, autoriser le ministre à acquérir des droits réels ou personnels sur des terrains privés afin de faciliter l'utilisation d'une réserve écologique.

5. Une réserve écologique peut être abolie par le lieutenant-gouverneur en conseil, qui peut aussi en modifier les limites, si le ministre a préalablement :

a) demandé l'avis du conseil consultatif ;

b) donné avis de l'intention d'abolir la réserve écologique ou d'en modifier les limites dans la Gazette officielle du Québec ainsi que dans un ou deux journaux publiés dans la région concernée ou à défaut de journaux publiés dans cette région dans un ou deux journaux publiés dans la région la plus voisine ; et

c) accordé un délai de trente jours à compter de la publication de cet avis pour permettre aux intéressés de lui transmettre leur opposition écrite.

6. Dans une réserve écologique, la chasse et la pêche, l'exploitation forestière, agricole ou minière, les fouilles ou les sondages, la prospection, les travaux de terrassement et de construction ainsi que, généralement, les travaux de nature à modifier l'aspect du terrain ou de la végétation et les actes de nature à perturber la faune ou la flore sont interdits.

De plus, nul ne peut introduire d'espèce animale ou végétale dans une réserve écologique.

Le ministre peut toutefois, aux conditions déterminées par règlement, permettre l'un ou l'autre des actes ou travaux visés aux alinéas précédents pour faciliter l'étude scientifique de l'évolution du milieu.

7. Il est interdit de pénétrer ou de circuler dans une réserve écologique sans une autorisation écrite du ministre. Celui-ci accorde cette auto-

risation seulement pour fin de recherche scientifique.

Toutefois, dans tout secteur d'une réserve écologique déterminé par le lieutenant-gouverneur en conseil, le ministre peut accorder l'autorisation visée à l'alinéa précédent non seulement pour fin de recherche scientifique mais, en plus, pour fin d'éducation.

8. Nonobstant toute loi générale ou spéciale, aucun pouvoir d'expropriation ne peut être exercé sur le terrain situé dans une réserve écologique sans l'autorisation expresse du lieutenant-gouverneur en conseil.

Le présent article ainsi que les articles 6 et 7 s'appliquent au gouvernement du Québec et à ses mandataires.

9. Le lieutenant-gouverneur en conseil peut, par règlement :

a) déterminer les conditions visées dans le troisième alinéa de l'article 6 ;

b) établir des normes concernant la mise en valeur, la protection, l'utilisation et la gestion des réserves écologiques.

Tout règlement adopté en vertu du présent article entre en vigueur à la date de sa publication dans la Gazette officielle du Québec ou à toute date ultérieure qui y est déterminée.

SECTION III

CONSEIL CONSULTATIF

10. Le lieutenant-gouverneur en conseil constitue, pour aviser le ministre sur l'application de la présente loi, un conseil consultatif des réserves écologiques composé d'au plus quinze personnes, dont au moins six sont choisies parmi les fonctionnaires du gouvernement ou de ses organismes nommés pour une période n'excédant pas cinq ans.

11. Les membres du conseil consultatif ne reçoivent aucun traitement à ce titre ; ils peuvent être indemnisés de ce qu'il leur en coûte pour assister aux assemblées et, s'il y a lieu, recevoir une allocation de présence fixée par le lieutenant-gouverneur en conseil.

SECTION IV

PÉNALITÉS ET DISPOSITIONS FINALES

12. Quiconque contrevient à la présente loi commet une infraction et est passible, en plus du paiement des frais, d'une amende de \$25 à \$300 dans le cas d'une première infraction et, pour

toute récidive dans les deux ans, d'une amende de \$300 à \$1 000.

13. Tout agent de la paix peut, sans mandat, arrêter toute personne qu'il trouve en train de commettre une infraction visée à l'article 10; il doit faire comparaître toute personne qu'il a ainsi arrêtée devant un juge de paix dans les quarante-huit heures de son arrestation.

14. Les poursuites en vertu de la présente loi sont intentées suivant la Loi des poursuites som-

maires (Statuts refondus, 1964, chapitre 35) par le procureur général ou une personne qu'il autorise généralement ou spécialement par écrit à cette fin.

La deuxième partie de la Loi des poursuites sommaires s'applique à ces poursuites.

15. Le ministre des terres et forêts est chargé de l'application de la présente loi.

16. La présente loi entre en vigueur le jour de sa sanction.

CONSERVANCY VALUES OF THE FOREST BIOTOPES OF THE VINDEL RIVER AREA, NORTHERN SWEDEN

Jim LUNDQVIST

*Plant Ecological Field Station at Vindeln
(Umeå & Uppsala Universities) Vindeln, Sweden*

Résumé

Un projet de recherche sur le milieu naturel dans la région de la rivière Vindel est en cours de réalisation en Suède. Les matériaux botaniques originaux concernant les plantes vasculaires sont : publications scientifiques et notes d'herbiers (environ 7 000 notes); l'inventaire de la rivière (documentation réunie par suite des menaces d'exploitation hydroélectrique (environ 17 000 notes); l'inventaire de VINA (documentation réunie par le Bureau national suédois de protection de la nature et par l'Université d'Umeå, environ 42 000 notes). Les places-échantillon et les transects d'inventaire de VINA étaient disposés à intervalles réguliers dans le réseau national suédois. Les notes d'inventaire de la rivière et de VINA ont été soumises à un traitement par ordinateur et quelques résultats, surtout au sujet des différences de qualité et de quantité des espèces forestières, sont présentés. Les espèces les plus rares ne sont incluses que dans l'inventaire de la rivière ou dans les notes des revues scientifiques et des herbiers. Le programme de routine fondamentale, avec son haut degré de standardisation et d'intégration, constitue un instrument de détection et de contrôle des types les plus exclusifs de milieux naturels, les milieux forestiers de la région inclus. Ceci pourrait se faire en termes du contenu relatif en espèces ou en communautés végétales rares et remarquables.

Abstract

A natural environment research project concerning the Vindel River area is being performed in Sweden. The original botanical (vascular plant) materials are: scientific literature and herbarium notes (ca 7 000 records); river inventory notes (documentation because of earlier threats of hydroelectric exploitation, ca 17 000 records); and VINA inventory notes (documentation by the National Swedish Environment Protection Board and Umeå University, ca 42 000 records). Sample squares and transects of the VINA inventory were placed out at equal intervals in the National Grid of Sweden. The river and VINA inventory notes have been submitted to computer analysis, and some of the results, especially concerning differences in qualitative and quantitative data on forest species, are presented. The most rare species are included only in the river inventory or literature and herbarium records. The base data routine program with the high degree of standardization and integration constitutes an instrument to detect and control the most exclusive types of biotopes including the forest biotopes of the area. This could be done in exact terms of relative content of rare or remarkable species or plant communities.

Introduction

In 1970 the National Swedish Environment Protection Board appointed a scientific team called the "VINA" group ("VI" stands for the Vindel River and "NA" for the National Parks of Sweden).

The objective was that the scientific team should organize integrated geomorphological and biological investigations, primarily in the Vindel River area. For several years the Vindel River had been an important subject of political

discussions about the importance of its being regulated for the benefit of the hydro-electric industry. In 1970, when the final governmental decision was that it should be spared, primarily because of its high value for research and recreational activities, it was highly desirable to confirm political statements by the organization of research activities. I was appointed scientific leader of the field groups, and moved from the Institute of Plant Ecology at Uppsala, where I had received my ecological training, to Vindeln, where I established a field base station for the future work (Fig. 1). Of course, this decision of mine was taken with some deep doubts as to whether it was wise to trust the authorities who had appointed me. To-day, five years after my final decision I am convinced that it was a rather unwise step. The Research Committee of the Environment Protection Board have decided to terminate the scientific project called "VINA". For 1976/77 the research funds allocated by the Commit-

tee have been severely reduced as a result of this and we will probably not be allowed to survive on our concluding investigations for more than a few additional months. However, I must state that private research funds such as the Kempe funds have been most generous and have dispelled a lot of our economic troubles. I will not plunge deeper into the hard economic reality of science in Sweden to-day, but instead will give you some details about our investigations.

Materials and methods

The main objectives of the VINA project were, firstly, to examine modern inventory techniques with emphasis on such field recording techniques that are suited to the automatic treatment of data and, secondly, to describe the state of nature as a base for nature conservancy and physical planning, for environmental monitoring, and for further research. Together with cooperators at Umeå University I worked out a program of field studies that closely suited these main two objectives. We started by laying out sample squares and transects which were placed out systematically all over the catchment area, i.e. which were placed out at equal intervals in the National Grid of Sweden (according to Fig. 2). The area description started in 1972 with 5×5 km test squares or survey areas and the geomorphological and vegetational mapping of these was based on aerial photos and checking on the ground. Within the 5×5 km test squares four 100×100 m squares were chosen for sampling (Fig. 3a). The sampling points within these smaller squares are distributed according to the picture, figure 3b. The vegetation is noted in nine 10×10 m squares within the diagonal of the 100×100 m squares and in some additional squares of the same dimension outside the diagonal representing the diverging vegetation

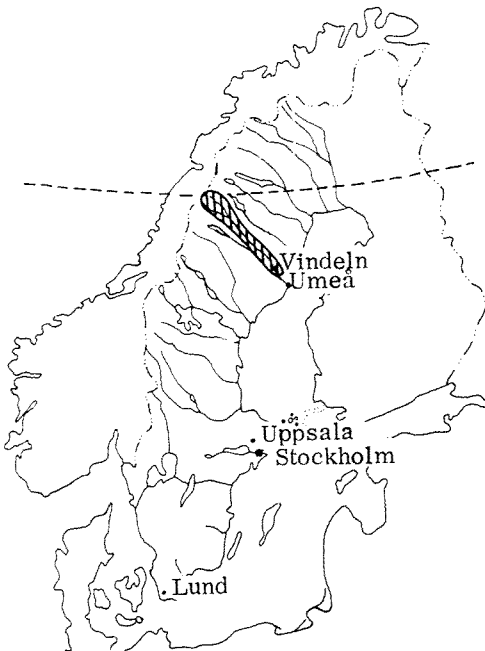


Figure 1. Scandinavia and Finland. The investigated area of the Vindel River. The Arctic Circle.

spots. There were also five 1×1 m analyses at 10 points within the diagonal (see the figure) where zoological samples were also taken. That is the routine program of the biological terrestrial sampling. So far 16 of the 19 test squares have been investigated.

The aquatic biota have been sampled in 15 transects along the main river according to figure 2. The five additional transects situated along the tributary (nr 16-20) have not been investigated. The riverside communities have been checked in 1×1 m squares along the

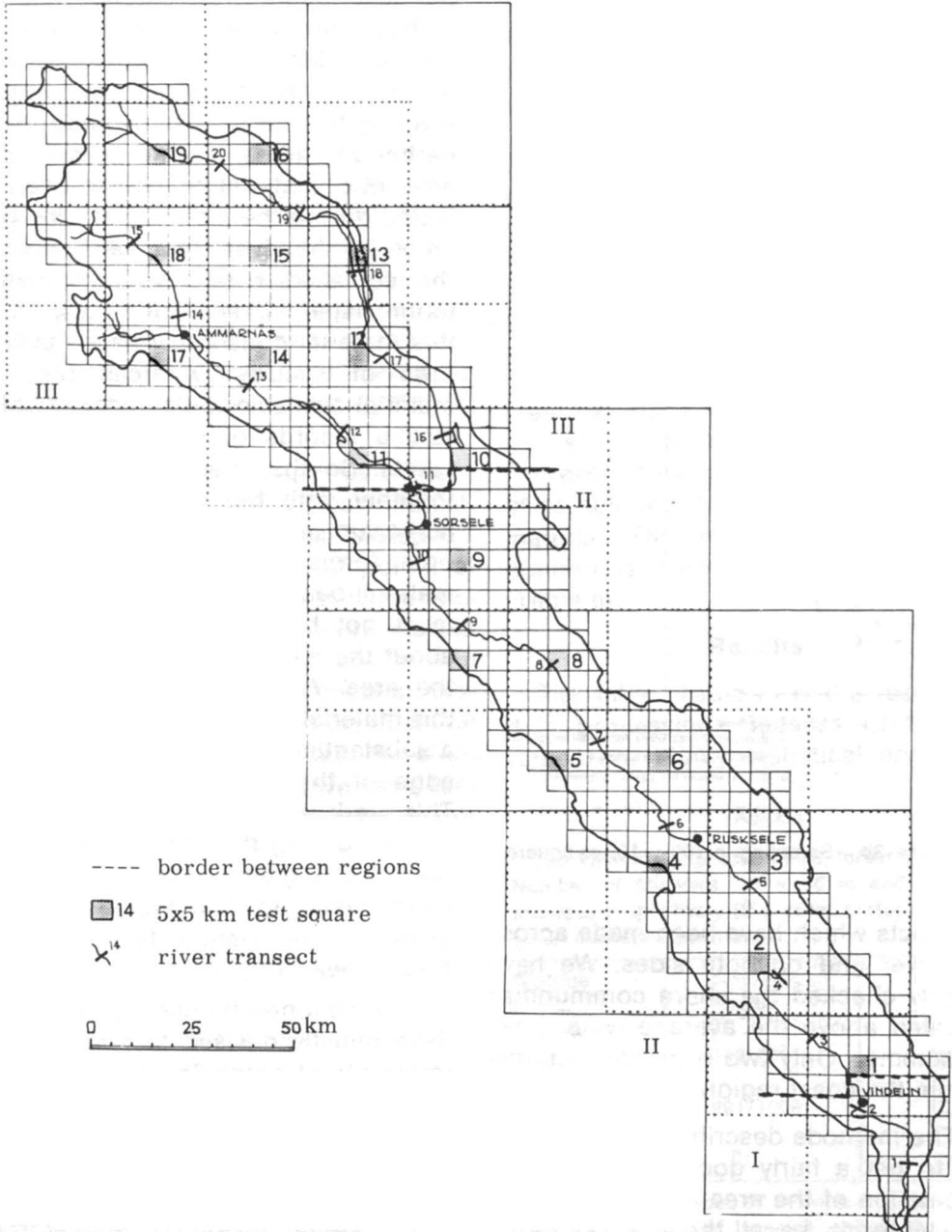


Figure 2. The Vindel River catchment area. Test squares 5×5 km and river transects. Borders between regions, I Coast land region, II Forest land region, III Mountainous region.

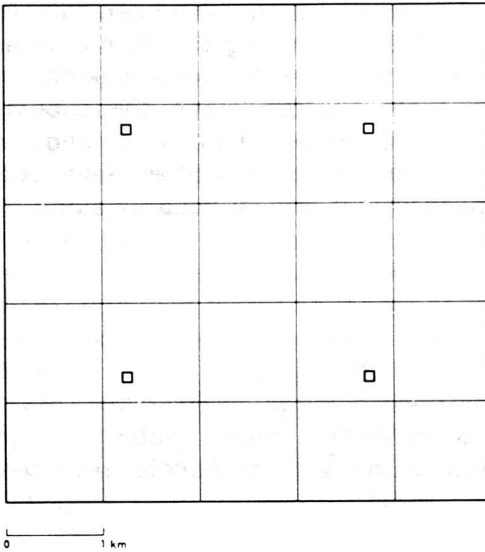


Figure 3a. Test square 5×5 km and the four 100×100 m squares.

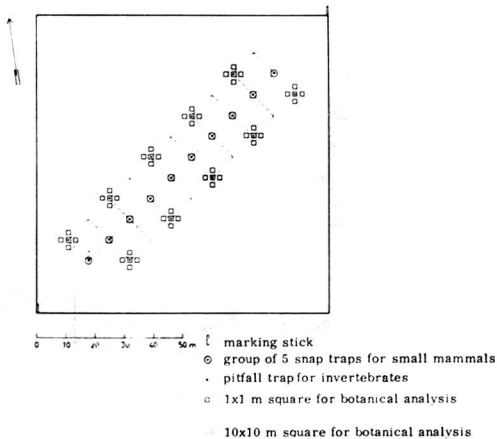


Figure 3b. Sampling in 100×100 m square.

transects which have been made across the river and on both sides. We have mainly checked the shore communities situated above the average water level of summer. Only two river transects fall within the coast region (nr 1-2).

The methods described have enabled us to get a fairly good picture of the vegetation of the area in respect of statistical terms, i.e. all the analyses represent the vegetation in relation to its relative distribution within the area. The

weakness of the methods is that we will need a very high number of analysis points to be sure of also covering the less widely distributed communities and plants. I was quite aware of this, especially with regard to the second of the main objectives of the VINA project, viz. the description of the state of nature as a base for nature conservancy and physical planning. So I decided to collect all possible data that dealt with the investigation area, even literature and herbarium notes. I also used a large amount of material which had been collected during the planning for the regulation of the river from 1961 onwards, the so-called river inventory material (abbreviated r.i., see the tables). In fact this material consists of ca. 17 000 records of species, whereas the VINA material available to-day consists of ca. 42 000 records of species of vascular plants. So the river inventory material together with the older literature and herbarium notes, in all ca. 25 000 records, forms a very important inventory material beside the VINA material which must not be neglected when we talk about the nature conservancy values of the area. Another point which makes this material so valuable is that it makes a substantial contribution to our knowledge of the rarer plants of the area. This work was mainly done by forestry officers during their official duties or in their spare time (in fact, in this case there were four outstanding Crown foresters who were active from about 1 900 onwards).

As mentioned before, our techniques were initially devised to suit computer treatment of data. So we have worked with forms allowing e.g. an easy transmission to punch cards, easy checking and correction, and, finally, data programs for the evaluation of the scientific material including mapping routines. One of the main points is that the material must be highly standardized.

Our standard records include notes on site (the National Grid System), biotope, collector, date and year, methods used, and (abbreviated) plant name and cover estimate. The river and VINA inventory notes have been submitted to computer analysis on this standard scheme, but this has not yet been done for the literature and herbarium notes. In these cases some checking in the field must be done to confirm site, biotope, and actual vigour before we can transmit them to automatic data processing routines. A total number of 80 species of vascular plants, obviously the rarest ones, are included only in literature and herbarium notes. This rather large number out of a total number of ca. 500 species native to the area shows the importance of the field work done by the forestry officers in the early years of the century.

The biotopes and the species content of the biotopes are of special interest. Before describing the forest biotopes I should mention the practical points of our biotope scheme. This scheme was prepared before the field work started in 1971, so the total amount of the recorded material includes notes on biotope. Since the river inventory material is rather exact as to notes on plant communities and biotopes we have succeeded in finding biotope codes for this material too. As to the literature and herbarium notes, we have, in the last two field periods, conducted field studies aimed at refining and detecting the most important forest biotope sites or localities. The biotope scheme from which we will draw our conclusions later is a very simple biotope scheme which fulfills these two practical requirements: it should be easy to use even by relatively untrained field biologists and also by punch card operators when transmitted to punch cards. So we prefer to work with only two code numbers, the first to define the main biotope

such as mire, coniferous forest, deciduous forest, etc, and the second code number to define the subtype. As a rule we have also used a third number to define the substrate, but this third number will not be discussed in the following treatment.

Before coming to any definite conclusion about the forest biotopes we must also have a look at the statistical side of the problem. As you might have concluded, the number of analyses in any defined region or biotope must, accordingly, be in relation with the relative space or cover of the biotope (Table I). We find that most of the analyses of the total VINA material of 1972-73 deal with the coniferous forest biotope. A smaller number, or 156 + 47 analyses, concern deciduous forest. The coast area material is incomplete and comes almost from shore localities exclusively. However, here we have the possibility of completing it with the river inventory material. This has been done for the coniferous forest in the final table (Table II).

Results

The table (Table II) is the result of a data processing. Because of this the values are highly statistical and when

TABLE I

The VINA material of 1972-73, forest biotopes. Number of analyses, 10 × 10 m and 1 × 1 m analyses respectively (the other biotopes are not taken into consideration).

Biotope	coniferous forest	deciduous forest
Mountainous region	149/461	19/99
Forest region	291/1008	18/20*
Coast land region	0/1	—

* To these analyses 47 biotope analyses including 688 records of species should be added (made in 1971). These 1971 analyses were included in the underlying base data material.

TABLE II

The regional groups of the flora of the Vindel River area.

All the species and records within the forest biotopes (coniferous forests, deciduous forests) of the mountainous (m), forest land (f), and coast land (c) regions. The coast land material is imperfect. The first number indicates the number of records per totals of 1 000 plant records within the category. The second number indicates characteristic cover (%), VINA material.

r.i. records are present in the river inventory material, see text.

+ only as literature or herbarium record

- record is missing

Trees and shrubs	Coniferous forests			Deciduous forests	
	m	f	c	m	f
<i>Betula pubescens</i>	40/28	38/17	100/25	30/48	56/30
<i>Pinus silvestris</i>	18/35	64/34	100/55	1/5	24/7
<i>Picea abies</i>	34/36	55/23	r.i.	8/16	28/7
<i>Sorbus aucuparia</i>	17/7	16/5	r.i.	4/12	18/6
<i>Alnus incana</i>	2/17	10/6	r.i.	5/17	26/11
<i>Salix caprea</i>	2/8	7/7	r.i.	1/5	23/5
<i>Betula verrucosa</i>	1/17	8/7	-	-	9/26
<i>Populus tremula</i>	-	11/6	r.i.	-	19/5
<i>Prunus padus</i>	r.i.	r.i.	r.i.	-	-
<i>Salix pentandra</i>	-	0/25	-	-	-
<i>Alnus glutinosa</i>	-	+	-	-	-
	114/148	209/130	200/80	49/103	203/97
<i>Juniperus communis</i>	25/22	7/8	r.i.	27/21	7/4
<i>Salix phylicifolia</i>	6/14	8/9	r.i.	5/13	35/10
<i>Betula nana</i>	3/13	8/21	-	2/35	5/6
<i>Salix lapponum</i>	2/16	2/10	-	2/15	3/4
<i>S. glauca</i>	3/13	-	-	11/12	2/5
<i>Daphne mezereum</i>	0/5	r.i.	-	1/-	-
<i>Ribes spicatum</i>	r.i.	r.i.	-	r.i.	-
<i>Salix myrsinifol. v. borealis</i>	0/15	-	-	14/15	-
<i>S. lanata</i>	r.i.	-	-	4/8	-
<i>S. myrsinifolia (nigricans)</i>	r.i.	-	-	0/-	-
<i>S. livida</i>	-	12/3	-	-	4/4
<i>S. aurita</i>	-	2/3	-	-	1/3
<i>Rubus idaeus</i>	r.i.	0/3	r.i.	+	-
<i>Salix herbacea</i>	0/5	-	-	-	-
<i>S. myrtilloides</i>	-	0/10	-	-	-
<i>S. cinerea</i>	-	0/5	-	-	-
<i>Rhamnus frangula</i>	-	0/3	-	-	-
<i>Rosa majalis</i>	-	r.i.	-	-	-
<i>Lonicera coerulea</i>	-	-	r.i.	-	-
Totals	39/102	39/73	-	66/119	57/38
Number of species	20	24	12	17	15
Dwarf shrubs	Coniferous forests			Deciduous forests	
	m	f	c	m	f
<i>Vaccinium myrtillus</i>	54/35	74/26	100/75	35/13	42/20
<i>V. vitis-idaea</i>	55/15	80/14	100/25	32/8	37/10
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	54/20	37/12	-	18/9	19/10

TABLE II (continued)

Dwarf shrubs	Coniferous forests			Deciduous forests	
	m	f	c	m	f
<i>Vaccinium uliginosum</i>	17/12	25/14	—	5/6	23/11
<i>Linnaea borealis</i>	40/6	21/7	—	8/5	12/5
<i>Lycopodium annotinum</i>	13/10	11/5	—	13/8	16/6
<i>Calluna vulgaris</i>	6/24	26/15	r.i.	r.i.	5/6
<i>Vaccinium microcarpum</i>	4/5	5/10	—	1/5	3/5
<i>Lycopodium complanatum</i>	3/6	6/6	—	—	2/3
<i>Andromeda polifolia</i>	2/5	6/7	—	—	1/5
<i>Vaccinium oxycoccus</i>	1/7	4/5	—	—	2/5
<i>Lycopodium clavatum</i>	1/8	0/8	—	—	2/5
<i>Ledum palustre</i>	—	23/9	—	—	23/10
<i>Lycopodium alpinum</i>	1/8	—	—	—	—
<i>L. Selago (Huperzia S.)</i>	r.i.	—	—	—	—
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	—	3/3	—	—	—
<i>A. alpina</i>	—	—	—	1/15	—
Totals	251/161	321/141	200/100	113/69	187/101
Number of species	14	14	3	9	13
Forbs	Coniferous forests			Deciduous forests	
	m	f	c	m	f
<i>Melampyrum silvaticum</i>	22/6	11/15	100/5	30/6	13/5
<i>Solidago virgaurea</i>	30/6	16/5	r.i.	33/12	20/4
<i>Trientalis europaea</i>	26/6	12/7	r.i.	23/5	19/8
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	18/17	12/11	r.i.	20/18	13/7
<i>Epilobium angustifolium</i>	12/7	17/6	r.i.	15/6	31/5
<i>Geranium silvaticum</i>	11/10	3/5	r.i.	33/18	2/7
<i>Maianthemum bifolium</i>	3/10	12/9	r.i.	2/5	12/8
<i>Rubus saxatilis</i>	6/9	2/4	r.i.	14/8	4/6
<i>R. arcticus</i>	2/5	2/4	r.i.	r.i.	8/7
<i>Ranunculus acris</i>	1/8	1/3	r.i.	7/8	2/6
<i>Pyrola minor</i>	0/5	1/3	r.i.	5/5	2/3
<i>Campanula rotundifolia</i>	0/5	0/3	r.i.	1/—	4/3
<i>Rubus chamaemorus</i>	13/19	14/14	—	7/5	17/11
<i>Melampyrum pratense</i>	16/5	10/5	—	13/9	16/5
<i>Cornus suecica</i>	10/9	1/8	—	21/7	5/4
<i>Filipendula ulmaria</i>	1/17	0/4	—	9/15	5/3
<i>Polygonum viviparum</i>	1/5	0/4	—	11/5	2/5
<i>Ramischia secunda</i>	3/6	4/4	—	1/0	3/5
<i>Rumex acetosa</i>	0/5	0/3	—	14/5	7/6
<i>Caltha palustris</i>	0/5	0/5	—	4/5	2/3
<i>Taraxacum spp.</i>	0/10	0/3	—	2/5	1/3
<i>Melandrium rubrum</i>	0/5	0/3	—	r.i.	2/3
<i>Thelypteris phegopteris</i>	1/7	0/8	—	1/—	1/3
<i>Valeriana sambucifolia</i>	r.i.	0/4	—	1/5	2/3
<i>Cirsium heterophyllum</i>	r.i.	r.i.	—	1/5	2/5
<i>Aconitum septentrionale</i>	1/15	r.i.	—	2/28	—
<i>Lactuca alpina</i>	2/6	0/10	—	4/10	—
<i>Trollius europaeus</i>	0/5	r.i.	—	12/6	—
<i>Pedicularis palustris</i>	1/20	0/3	—	3/5	—
<i>Potentilla erecta</i>	1/10	0/—	—	2/8	—
<i>Listera cordata</i>	3/5	2/5	—	2/5	—
<i>Pyrola rotundifolia</i>	1/5	1/3	—	1/5	—
<i>Moneses uniflora</i>	1/5	0/3	—	1/5	—

TABLE II (continued)

Forbs	Coniferous forests			Deciduous forests	
	m	f	c	m	f
<i>Angelica silvestris</i>	0/5	0/3	—	1/5	—
<i>Viola biflora</i>	1/5	—	—	23/12	—
<i>Saussurea alpina</i>	3/5	—	—	22/8	—
<i>Thalictrum alpinum</i>	0/5	—	—	13/7	—
<i>Alchemilla glomerulans</i>	0/5	—	—	10/7	—
<i>Angelica archangelica</i>	2/6	—	—	7/9	—
<i>Crepis paludosa</i>	0/5	—	—	5/9	—
<i>Geum rivale</i>	2/6	—	—	5/9	—
<i>Parnassia palustris</i>	0/5	—	—	6/5	—
<i>Pedicularis lapponicum</i>	3/5	—	—	2/5	—
<i>Bartsia alpina</i>	r.i.	—	—	8/6	—
<i>Euphrasia frigida</i>	r.i.	—	—	5/5	—
<i>Gnaphalium norvegicum</i>	r.i.	—	—	2/5	—
<i>Alchemilla murbeckiana</i>	r.i.	—	—	2/5	—
<i>Selaginella selaginoides</i>	0/5	—	—	2/5	—
<i>Pinguicula vulgaris</i>	0/5	—	—	2/5	—
<i>Coeloglossum viride</i>	0/5	—	—	2/5	—
<i>Galium palustre</i>	0/5	—	—	2/5	—
<i>Viola epipsila</i>	1/5	—	r.i.	8/9	—
<i>Hieracium spp.</i>	2/5	—	r.i.	5/6	—
<i>Anthriscus silvestris</i>	—	—	r.i.	1/5	—
<i>Paris quadrifolia</i>	r.i.	r.i.	—	1/5	—
<i>Potentilla palustris</i>	—	1/4	—	2/5	—
<i>Dactylorhiza maculata</i>	—	1/5	—	2/5	—
<i>Astragalus alpinus</i>	—	0/4	—	r.i.	—
<i>Viola montana</i>	—	0/3	—	1/5	2/3
<i>Antennaria dioeca</i>	—	1/4	—	r.i.	2/3
<i>Galium boreale</i>	—	0/4	—	r.i.	1/3
<i>Leontodon autumnalis</i>	—	0/3	—	r.i.	1/3
<i>Platanthera bifolia</i>	—	1/3	—	—	5/3
<i>Pyrola chlorantha</i>	—	0/—	—	—	1/3
<i>Hieracia Silvaticiformia</i>	0/5	2/3	—	—	2/3
<i>Viola palustris</i>	0/—	0/3	—	—	2/3
<i>Oxalis acetosella</i>	r.i.	1/8	r.i.	—	1/8
<i>Ranunculus repens</i>	0/5	1/4	r.i.	—	1/3
<i>Convallaria majalis</i>	—	0/3	r.i.	—	1/3
<i>Stellaria calycantha</i>	0/5	—	r.i.	—	—
<i>Petasites frigidus</i>	0/5	0/25	—	—	—
<i>Rumex acetosella</i>	0/10	0/4	—	—	—
<i>Epilobium palustre</i>	0/5	1/9	—	—	—
<i>Dryopteris assimilis</i>	r.i.	1/4	—	—	—
<i>Corallorhiza trifida</i>	r.i.	0/4	—	—	—
<i>Athyrium filix-femina</i>	r.i.	r.i.	—	—	—
<i>Calypto bulbosa</i>	+	+	—	—	—
<i>Epilobium Hornemanni</i>	0/15	—	—	—	—
<i>Hieracia Alpina</i>	1/5	—	—	—	—
<i>Drosera rotundifolia</i>	—	2/5	—	—	—
<i>Erigeron politum</i>	—	0/3	—	—	—
<i>Hypochoeris maculata</i>	—	0/3	—	—	—
<i>Prunella vulgaris</i>	—	0/3	—	—	—
<i>Actaea spicata</i>	—	r.i.	—	—	—
<i>Epipogium aphyllum</i>	—	r.i.	—	—	—
<i>Fragaria vesca</i>	—	r.i.	—	—	—
<i>Tofieldia pusilla</i>	—	r.i.	—	—	—

TABLE II (continued)

Forbs	Coniferous forests			Deciduous forests	
	m	f	c	m	f
<i>Viola Selkirkii</i>	–	r.i.	–	–	–
<i>Ranunculus lapponicus</i>	–	0/3	r.i.	–	–
<i>Pyrola media</i>	–	+	+	–	–
<i>Anemone hepatica</i>	–	–	+	–	–
<i>Rhinanthus minor</i>	–	–	–	1/5	1/3
<i>Gymnadenia conopsea</i>	–	–	–	4/5	–
<i>Cerastium fontanum</i>	–	–	–	3/5	–
<i>Myosotis silvatica</i>	–	–	–	1/10	–
<i>Pedicularis sceptrum-car.</i>	–	–	–	2/5	–
<i>Saxifraga aizoides</i>	–	–	–	2/5	–
<i>Sedum rosea</i>	–	–	–	2/5	–
<i>Alchemilla Wichurae</i>	–	–	–	1/5	–
<i>Botrychium lunaria</i>	–	–	–	1/5	–
<i>Epilobium anagallidifolium</i>	–	–	–	1/5	–
<i>Barbarea stricta</i>	–	–	–	r.i.	–
<i>Oxyria digyna</i>	–	–	–	r.i.	–
<i>Potentilla Crantzii</i>	–	–	–	r.i.	–
<i>Ranunculus auricomus</i>	–	–	–	r.i.	–
<i>Stellaria nemorum</i>	–	–	–	+	–
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	–	–	–	+	–
<i>Circaea alpina</i>	–	–	–	+	–
<i>Dryopteris spinulosa</i>	–	–	–	–	1/3
Totals	201/395	133/281	100/5	452/441	216/172
Number of species	68	67	22	79	38
Graminoids	Coniferous forests			Deciduous forests	
	m	f	c	m	f
<i>Deschampsia flexuosa</i>	38/9	41/10	100/15	30/31	36/10
<i>Equisetum silvaticum</i>	11/14	18/12	100/15	8/6	31/9
<i>Luzula pilosa</i>	15/5	11/6	r.i.	6/8	10/4
<i>Deschampsia caespitosa</i>	5/11	3/5	r.i.	19/12	16/28
<i>Festuca ovina</i>	10/6	1/12	r.i.	6/5	1/3
<i>Equisetum pratense</i>	6/6	2/6	r.i.	20/6	2/20
<i>Calamagrostis purpurea</i>	2/5	3/6	r.i.	4/8	7/6
<i>Carex vaginata</i>	6/7	1/20	–	12/12	2/3
<i>Juncus filiformis</i>	1/7	0/4	–	1/15	2/19
<i>Equisetum palustre</i>	3/18	1/6	–	7/5	9/11
<i>Eriophorum angustifolium</i>	0/5	1/10	–	1/5	2/7
<i>Luzula multiflora</i>	0/5	0/4	–	7/5	6/4
<i>Molinia coerulea</i>	0/5	0/6	–	1/5	2/3
<i>Melica nutans</i>	r.i.	0/3	–	r.i.	2/6
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	r.i.	–	–	20/7	1/3
<i>Milium effusum</i>	2/7	–	–	11/6	–
<i>Carex nigra</i>	1/5	0/–	–	4/5	–
<i>Agropyron caninum</i>	r.i.	r.i.	–	r.i.	–
<i>Carex dioica</i>	–	0/–	–	3/5	–
<i>Trichophorum caespitosum</i>	–	0/5	–	1/5	–
<i>Carex pauciflora</i>	–	1/7	–	1/5	–
<i>C. rostrata</i>	–	0/10	–	1/25	–
<i>Festuca rubra</i>	–	1/4	–	2/5	1/3
<i>Carex acuta</i>	–	0/6	–	–	1/9
<i>C. juncella</i>	–	0/5	–	–	2/10

TABLE II (continued)

Graminoids	Coniferous forests			Deciduous forests	
	m	f	c	m	f
<i>Calamagrostis lapponica</i>	–	3/3	–	–	7/4
<i>Carex vesicaria</i>	–	0/3	–	–	1/9
<i>C. echinata</i>	–	0/4	–	–	1/3
<i>Equisetum arvense</i>	r.i.	–	r.i.	r.i.	–
<i>Carex globularis</i>	0/5	22/12	r.i.	–	26/10
<i>C. canescens</i>	2/8	0/12	–	–	5/11
<i>C. magellanica</i>	2/5	0/4	–	–	2/15
<i>Eriophorum vaginatum</i>	2/7	4/10	–	–	2/8
<i>Agrostis tenuis</i>	r.i.	1/6	–	–	6/9
<i>Phragmites communis</i>	1/5	–	–	–	–
<i>Carex panicea</i>	0/5	–	–	–	–
<i>C. norvegica</i> ssp. <i>inferalp.</i>	r.i.	–	–	–	–
<i>Triglochin palustre</i>	r.i.	–	–	–	–
<i>Equisetum fluviatile</i>	–	1/7	–	–	–
<i>Calamagrostis neglecta</i>	–	0/6	–	–	–
<i>Carex loliacea</i>	–	r.i.	–	–	–
<i>Equisetum hiemale</i>	–	r.i.	–	–	–
<i>Trichophorum alpinum</i>	–	r.i.	–	–	–
<i>Calamagrostis canescens</i>	–	0/5	r.i.	–	–
<i>Luzula pallescens</i>	–	–	r.i.	–	–
<i>Carex rhynchophysa</i>	–	–	r.i.	–	–
<i>Phalaris arundinacea</i>	–	–	–	1/45	–
<i>Agrostis borealis</i>	–	–	–	1/5	–
<i>Carex brunnescens</i>	–	–	–	1/5	–
<i>C. lasiocarpa</i>	–	–	–	1/5	–
<i>C. norvegica</i> ssp. <i>norv.</i>	–	–	–	1/5	–
<i>Juncus trifidus</i>	–	–	–	1/5	–
<i>J. triglumis</i>	–	–	–	1/5	–
<i>Luzula sudetica</i>	–	–	–	1/5	–
<i>Nardus stricta</i>	–	–	–	1/5	–
<i>Phleum commutatum</i>	–	–	–	1/5	–
<i>Poa pratensis</i> ssp. <i>alpigena</i>	–	–	–	1/5	–
<i>Carex aquatilis</i>	–	–	–	r.i.	–
<i>C. capillaris</i>	–	–	–	r.i.	–
<i>C. ornithopoda</i>	–	–	–	r.i.	–
<i>Equisetum variegatum</i>	–	–	–	r.i.	–
<i>Poa alpina</i>	–	–	–	r.i.	–
Totals	107/150	115/219	200/30	176/281	183/227
Number of species	28	37	12	40	26
Total number of species	130	142	49	145	92

any category is underrepresented, then the values are highly uncertain. This is the reason why the coast area deciduous forests were left out. Also the number of species and the species content must be seen in relation to this. In due relation the values of the coniferous forests

should be rather satisfactory and complete, and this also applies to the deciduous forests of the mountainous region. The comparison shows that the material of the forest land deciduous forests must also be considered as satisfactory.

Discussion

As to the trees and shrubs, *Betula pubescens* is the leading tree of the mountainous region, 40 records out of a total of 1 000 plant records, and 28% as an average cover estimate (or characteristic cover; 10 cover classes have been used). When we rank them in order of parameters frequency and abundance we then get the coniferous trees *Pinus silvestris* and *Picea abies*... and finally *Alnus glutinosa* and *Lonicera coerulea*. The last two are only known from the literature and the river inventory material respectively. They are the rarest trees and shrubs in the area. The amounts or values of the rest of the constituent flora show in exact terms how rare they must be considered to be. Earlier we had no clear estimate of this, it was only stated in general terms that the plants were "rare" or could probably be worth protecting.

The table also shows another important thing, viz. the differential species between coniferous forest and deciduous forests. Among the trees and taller shrubs there are only *Prunus padus*, *Salix pentandra* and *Alnus glutinosa*, and among the smaller shrubs *Salix herbacea* etc. The highest number of species is present in the coniferous forest but this conclusion should be reached with some reservation because of the definitely lower number of analyses in the deciduous forests. A small number of the trees and shrubs could be called circumpolar, since they also occur in the U.S. and Canada, at least in closely related forms. This, for example, is the case for *Lonicera coerulea*, which is probably not native at the northernmost latitudes in Scandinavia, but spread from gardens and parks. As a curiosity it grows in a native coniferous forest close to my own garden at Vindeln but it has never been grown in the garden so far as I know.

Among the dwarf shrubs the *Vaccinium* species are the most abundant ones, but there are no very rare species. There are some species that might be called differential on the basis of the presented material. Most of the dwarf shrubs are circumpolar.

There is a rich constellation of species among the forbs in the northern forests. Quite a number of them are circumpolar. Of the 107 species listed here at least 61 are identical or nearly identical to species also occurring in North America (in all types of biotopes), i.e. 57%. The most widely spread and most abundant are at the top of the table. There are only insignificant differences among the most abundant species as to their presence in one type of forest or the other. Some, including *Geranium silvaticum*, *Rubus saxatilis*, in mountainous forests also *Cornus suecica*... *Trollius europaeus*... and *Viola biflora* are definitely more abundant in deciduous forests. The abundance of such species as *Rubus chamaemorus* shows that there are large areas of swampy forests in the zone, often constituting fringe communities towards the open mires.

As for the less abundant forbs we notice that some preferably occur in mountainous deciduous forests, some in the forest land.

The rare species, lastly, are at the same time differential between the two types of forests. The deciduous forests contain only one very rare species, *Circaea alpina*. The very rare species, symbol + in the table, are concentrated in the coniferous forests of the area. The conclusion is that these are the most remarkable forests because of the species content. This is especially true of those forests where there are two or more rare species present.

Before drawing our final conclusions we will also have a look at the graminoid

plants and at the subtypes of the forest biotopes. Among the graminoids too, some are extremely rare and only present in the coniferous forest types, e.g. *Carex rhynchophylla*. This species is extremely rare, being situated near its western distribution limit, and is, in fact, eurasiatic. The species occurs primarily on the banks of springs or brooks.

Some other graminoids are present only in deciduous forests, as a matter of fact only in mountainous deciduous forests. As a curiosity *Phalaris arundinacea* is quite abundant in some communities of luxuriant meadow birch forests in the mountains, probably spread by man. Among the other species there is no really rare one. At least 68% of the graminoids are circumpolar or referable to types also present in North America (in forests as well as in other biotopes). The highest number of species of graminoids is to be found in the deciduous forests of the mountains of the Vindel River area.

As for the total number of species in all types of forests (the total list including 216 species) the coniferous forests are the richest in species in the forest land region whereas the deciduous forests are the richest in the mountainous region. There is a conspicuous difference between the mountainous and forest land deciduous forests which could not be attributable only to the fewer analyses in the forest land deciduous forests.

When looking at the subtypes of the forest biotypes (only as unprepared data lists) we find that certain coniferous forest types with a great interspersion both of forbs and deciduous trees are the most luxuriant at these northern latitudes. As a matter of fact they are often *Picea abies*-*Betula pubescens*-

Populus tremula-*Alnus incana* forests situated on the shores of rivers or on steep riverbanks or hills. There is a rich supply of subsurface water in these forests. Unfortunately many of them have been destroyed as a consequence of man's activities, especially heavy hydroelectric exploitation or forest management. The same is true of many luxuriant deciduous forests, e.g. *Alnus incana*-*Betula pubescens* woods or riverbanks, fortunately not on the banks of the Vindel River.

Conclusion

The final conclusion is that we have got an instrument to detect and control the most exclusive types of biotopes and to do this in exact terms of content of rare or remarkable species or plant communities. The type of documentation that we are undertaking in the Vindel River area would make it possible to achieve a high degree of precision in the recording routines in time and space. We could easily, and on the basis of a consistent material, form an environmental monitoring group. Unfortunately, up to now the authorities have been most negative.

Acknowledgements

I thank the Research Committees of the Environment Protection Board and of the J.C. Kempe Stiftelse for allocating funds. I also thank the staff of the VINA Project for good advice and for good cooperation as well as the cooperators of the river inventory for their aid. I am much obliged to the staff of the Data Section at the Institute of Biology, Umeå University, and also to the Biodata Section at the Museum of Natural History of Stockholm for their work. The last-mentioned staff provided me with simplified distribution maps to illustrate the possibilities of using computerized field data for the mapping of plant species and communities. Two examples were shown at the Symposium.

HUMAN IMPACT UPON FOREST VEGETATION IN JAPAN

Akira MIYAWAKI, Kunio SUZUKI and Kazue FUJIWARA

*Institute of Environmental Science and Technology
Yokohama National University, Yokohama, Japan*

Résumé

L'archipel nippon s'étend le long de la côte orientale du continent eurasiatique, et sa flore comprend environ 7 000 espèces. On peut diviser la végétation japonaise en quatre régions forestières principales: 1) *Camellietea japonicae* (forêts feuillues sempervirentes). 2) *Fagetea crenatae* (forêts feuillues décidues). 3) *Vaccinio-Piceetea japonicae* (forêts conifériennes subalpines et subboréales). 4) Prairies alpines et forêt naine de *Pinus pumila* (zone alpine arctique). La plupart des types actuels de végétation sont des types de remplacement, résultats de l'impact humain. Il ne reste que peu de chose de la végétation naturelle potentielle du Japon. Par ce projet de recherche, nous aimerions promouvoir un plan fondamental concret d'utilisation et d'aménagement du territoire. Les ports, les usines et les autres zones industrielles y seraient séparées des zones résidentielles par des ceintures vertes de forêts naturelles destinées à protéger l'environnement. Seules des espèces indigènes appartenant aux types de végétation potentielle naturelle, seraient utilisées dans ces ceintures vertes.

Abstract

The Japanese islands extend along the eastern seaboard of the Eurasian continent. The flora of Japan consists of about 7 000 species. The vegetation of Japan can be classified into four major forest vegetation regions: 1) *Camellietea japonicae* (evergreen broad-leaved forests) region. 2) *Fagetea crenatae* (deciduous broad-leaved forests) region. 3) *Vaccinio-Piceetea japonicae* (subalpine and subboreal conifer forests) region. 4) Alpine meadows and the *Pinus pumila* dwarf forest community region (arctic alpine zone). Most of the actual vegetation types of Japan are substituted vegetation types caused by varying human impact. There are only a few remnants of the potential natural vegetation of Japan left. Through the research project, we would like to promote a concrete basic land-use management plan, in which seaports, factories and other industrial areas would be separated from residential areas by green belts of natural forests for environmental purposes. In the construction of these green belts, only native species of the potential natural vegetation types would be used.

Introduction

The Japanese islands, including the Ryukyus, form a long island arc extending along the eastern seaboard of the Eurasian continent. It stretches from Hokkaido to the Ryukyus for a distance of about 3 000 km. Distinctive features of the Japanese climate are high temperatures and heavy precipitation in summer, and cold temperatures with much snow in winter, specially on the

western side or the Japan Sea side. Such climatic distinctions with their geographical and topographical variations create a manifold complex diversity of environments on the Japanese islands. In addition to the above-mentioned differentiations in environments and climates, further diversity was created by glaciation. The composite pattern results from these environmental factors, that created a large diversity in the original flora and vege-

tation of Japan. The flora of Japan consists in about 7 000 species. The original potential natural vegetation of Japan is comprised of forest vegetation mostly.

From the phytosociological point of view, the vegetation of Japan can be classified into four major forest vegetation regions (Fig. 1).

1. *Camellieta japonicae* region in the lowlands or coastal regions except Hokkaido and North Honshu, i.e. evergreen broad-leaved forests.

2. *Fagetea crenatae* region in the hill-sides and mountain areas and in the coastal plains of north Honshu and Hokkaido. i.e. deciduous broad-leaved forests.

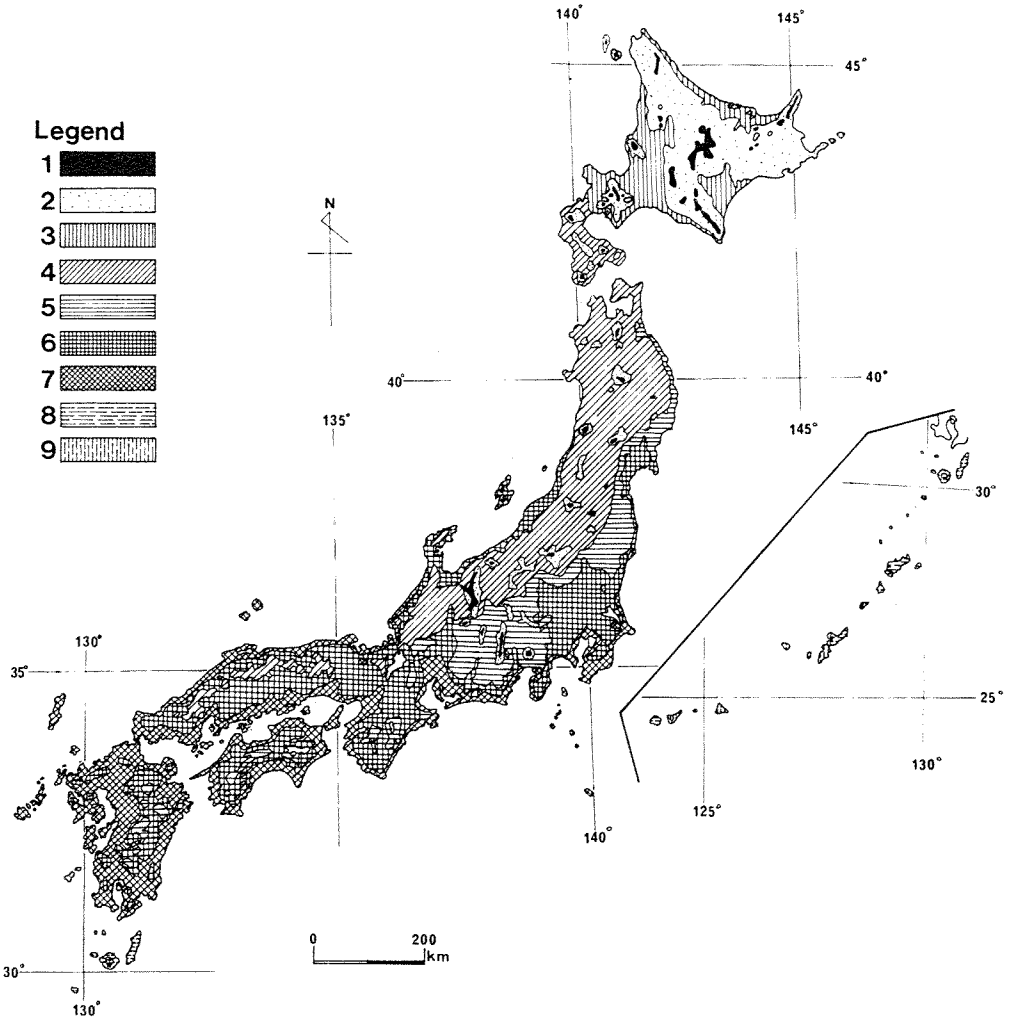


Figure 1. The potential natural vegetation map of Japan. — Alpine vegetation region: 1) *Vaccinio-Pinion pumilae*, dwarf-shrub heath, windward grassland etc. — *Vaccinio-Piceetea japonicae* region (Subalpine and subarctic conifer forest zone); 2) *Piceion jezoensis* (Hokkaido) and *Abietion mariesii* (Honshu, Shikoku). — *Fagetea crenatae* region (deciduous broad-leaved forest zone); 3) *Saso-Fagion crenatae* in Hokkaido (*Quercus mongolica* var. *grosseserrata*-*Tilia maximowicziana*-forest); 4) *Saso-Fagion crenatae* in Honshu, Shikoku, and Kyushu (*Fagus crenata*-*Fagus japonica*-forest); 5) *Sasamorpha-Fagion crenatae*. — *Camellieta japonicae* region (Evergreen-broad-leaved forest zone); 6) *Sakakio-Cyclobalanopsis*, 7) *Ardisio-Castanopsis sieboldii*; 8) *Psychotrio-Castanopsis sieboldii*; 9) *Psychotrio manillensis*-*Acerion oblongi*.

3. *Vaccinio-Piceetea japonicae* region on steep mountains reaching up into the subalpine zone, i.e. subalpine and sub-boreal conifer forests.

4. Alpine meadows and the *Pinus pumila* dwarf forest community region on the highest mountain peaks, i.e. arctic alpine zone.

More than 2 000 years ago, the Japanese people began to colonize the Japanese islands, settling initially in the evergreen broad-leaved forest region, that is *Camellietea japonicae* region (Miyawaki and Itow, 1966). Through their intensive agricultural and empirical land-use practices, the Japanese people have limited their agricultural impact by avoiding exploitation of areas of unstable topography, like steep slopes, land slide areas, ravines etc. These areas and the shore lines of water bodies are potentially subject to the greatest impact of human activity. Cultivation of the more stable and more productive land areas has been traditionally the custom, permitting the least human impact upon the land. 16% of the Japanese countryside is farm land and in addition about 16% or more are under other forms of extensive use.

Vegetation like secondary forests, grasslands, plantations, remnants of almost virgin natural vegetation or only slightly modified natural vegetation, are to be found in old villages or town sites in the so called "temple" forests or "Shinto shrine" forests, in estate forests, and in sanctuary forest preserves.

Within the last thirty years a new industrial era has brought the development or construction of new cities, of new major traffic facilities and of other large-scale industrial complexes. These recent developments have had a severe impact upon the land and have injured the natural vegetation of Japan. The native diversity of natural environments

has been lost in this industrialization process. The traditional landscape of farm lands has disappeared, and has been substituted by urbanized deserts and industrial complexes.

In the *Fagetea crenatae* region occupying the coastal plains of north Japan or the hilly, mountain areas of central Japan, many deciduous broad-leaved forests have been cut. The major tree species of this forest type were *Cryptomeria japonica*, *Chamaecyparis obtusa*, *Larix leptolepis*. Other conifer trees have been substituted for these native trees, and widely planted, and a new intensive forest management program has been promoted by the Japanese National Forest Service.

In *Vaccinio-Piceetea japonicae* region of the higher mountains, large-scale public accommodations have been arranged for recreation. These have had a severe impact upon the native forest types. A major mountain highway and associated tourist facilities have led to the degeneration and transformation of the vegetation patterns. On account of these historical gradual conversions and the recent large-scale exploitations, the potential site quality of this mountain region has decreased rapidly and the forest vegetation has been consequently degraded.

In our applied phytosociological research we have studied these interrelations between the human impact and the natural vegetation during about the past 10 years in the Japanese islands.

Out of our understanding of the ecology and environmental processes affecting Japanese vegetation we propose a more rigorous program of vegetation preservation and the restoration of natural processes to serve our country in the form of educational and scientific research or demonstration areas.

TABLE I

Summarized table of *Saso-Fagion*1-3: *Abies mariesii*-*Fagus crenata* community; 4-12: *Hamameli-Fagetum crenatae*; 13-25: *Aucubo-Fagetum crenatae*

Comm. No.:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25		
Total no. of releve:	3	9	6	3	14	8	5	12	6	28	17	8	20	3	5	4	12	11	119	48	5	6	4	10	12		
<u>Diff. spp. of comm.:</u>																											
<i>Clintonia udensis</i>	3	V	IV	.	IV	.	.	+	.	II	I	I	II	I		
<i>Abies mariesii</i>	3	IV	IV	1	I		
<i>Oplopanax japonicus</i>	.	III	V	.	.	I	I	.	.	.	I		
<i>Rubus ikenoensis</i>	.	IV	IV		
<u>Ch. and diff. spp. of ass.:</u>																											
<i>Hamamelis japonica</i> var. <i>obtusata</i>	.	.	.	3	IV	V	v	v	III	III	IV	IV	.	2	.	.	.	+	II	I	.	.	.	1	III	.	
<i>Tripetaleia paniculata</i>	.	.	.	2	+	II	III	III	V	.	V	V	V	I	I	
<i>Shortia uniflora</i>	II	V	.	II	II	.	
<i>Cryptomeria japonica</i>	V	IV	
<u>Ch. and diff. spp. of ass.:</u>																											
<i>Aucuba japonica</i> var. <i>borealis</i>	.	.	IV	.	I	II	II	I	.	IV	.	.	.	IV	1	V	4	V	I	II	II	.	IV	2	IV	IV	
<i>Cephalotaxus harringtonia</i> var. <i>nana</i>	I	IV	I	I	I	I	.	II	II	II	II	V	.	II	II	
<i>Sasa senanensis</i> (S. <i>palmata</i>)	.	.	I	.	.	.	I	1	.	4	III	.	II	I	II	II	.	1	1		
<i>Camellia rusticana</i>	1	V	V	
<u>Ch. and diff. spp. of alliance:</u>																											
<i>Sasa kurelensis</i>	3	V	V	3	V	V	V	V	V	V	V	IV	V	1	V	4	V	IV	IV	IV	IV	V	2	IV	IV		
<i>Lindera umbellata</i> var. <i>membranacea</i>	1	III	V	1	IV	V	V	V	V	IV	.	.	+	3	IV	4	V	IV	IV	IV	IV	V	3	V	V		
<i>Acer japonicum</i>	2	V	V	2	III	V	V	V	IV	I	I	.	V	3	IV	4	V	V	IV	IV	V	V	.	IV	III		
<i>Ilex leucoclada</i>	2	V	V	2	IV	III	.	II	V	V	.	III	III	.	V	4	III	I	III	II	.	IV	.	IV	III		
<i>Magnolia salicifolia</i>	3	V	V	3	V	I	V	.	IV	III	IV	I	.	IV	4	IV	+	II	I	.	II	1	III	III	III		
<i>Daphniphyllum macropodum</i> var. <i>humile</i>	3	III	IV	3	II	.	.	IV	III	II	I	.	III	.	IV	2	I	I	II	II	III	.	.	II	III		
<i>Ilex crenata</i> var. <i>paludosa</i>	.	III	V	.	IV	II	I	II	V	I	V	V	III	.	I	.	.	III	III	II	IV	.	.	II	II		
<u>Ch. and diff. spp. of order and class:</u>																											
<i>Fagus crenata</i>	3	V	V	3	V	V	V	V	V	II	V	V	3	V	4	V	V	V	V	V	V	V	4	V	V		
<i>Viburnum furcatum</i>	3	V	V	3	V	V	IV	V	V	I	V	V	3	V	4	V	V	V	V	V	V	4	V	V			
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	3	I	V	2	V	V	V	V	IV	I	.	III	.	V	4	V	III	III	III	III	III	1	V	III			
<i>Schizophragma hydrangeoides</i>	+	I	II	I	V	III	IV	IV	IV	2	II	2	.	II	II	III	II	1	2	+	I		
<i>Paris tetraphylla</i>	.	V	III	.	IV	II	III	III	.	III	.	III	3	I	4	III	I	II	I	II	II	1	1	1	II		
<i>Skimmia japonica</i> var. <i>intermedia</i> f. <i>repens</i>	1	III	IV	1	II	III	.	V	IV	III	.	IV	1	I	4	III	+	III	III	IV	.	1	1	1			
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	.	.	II	.	+	I	IV	III	V	III	.	II	III	3	.	4	+	IV	.	IV	II	3	IV	.			
<i>Acer mono</i> (A. <i>mono</i> var. <i>mayrii</i>)	.	.	IV	.	.	III	V	III	III	.	.	III	3	.	II	4	V	IV	II	III	II	V	3	I	↓		
<i>Plagiogyria matsumureana</i>	1	V	V	.	V	II	II	II	.	III	IV	.	.	V	1	III	II	III	III	III	III	4	IV	IV			
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	.	I	.	2	.	V	V	III	V	I	.	III	III	1	.	+	III	I	1	.	II	1	1	1			
<i>Hydrangea petiolaris</i>	.	V	V	.	II	IV	V	.	1	3	I	3	V	.	II	II	III	V	.	II	.		
<i>Dryopteris austriaca</i>	.	IV	IV	.	+	.	I	.	.	.	IV	.	III	.	II	1	II	.	I	V	II	II	.	+			
<i>Acer rufinerve</i>	.	.	.	1	II	.	.	II	V	.	1	.	II	V	I	I	II	.	.	IV	III		
<u>Companions:</u>																											
<i>Prunus grayana</i>	.	IV	V	1	III	III	III	IV	II	.	.	1	.	1	II	2	IV	.	II	II	IV	III	2	IV	IV		
<i>Rhus ambigua</i>	.	.	V	2	.	IV	V	II	.	.	III	III	.	3	V	3	V	III	IV	III	IV	V	3	II	III		
<i>Sorbus commixta</i>	3	IV	III	.	II	II	III	III	V	III	.	.	.	3	.	4	II	.	II	II	1	.	+	1			
<i>Polystichopsis mutica</i>	3	IV	V	.	.	V	I	III	.	IV	III	V	.	.	IV	4	II	.	III	II	IV	II	.	II			
<i>Clethra barbinervis</i>	.	.	.	3	IV	V	I	V	.	III	III	V	+	.	I	1	.	IV	I	III	.	.	.	II			
<i>Corylus sieboldiana</i>	.	.	IV	1	.	II	IV	.	.	I	III	II	+	II	1	II	IV	1	1			
<i>Sorbus alnifolia</i>	.	.	I	2	.	II	V	I	V	.	1	I	I			
<i>Rhus trichocarpa</i>	.	I	III	3	II	V	II	III	V	III	V	IV	.	.	II	4	II	.	II	I	I	1	.	IV	III		

Locations : No. 1, 4. Aizu-koma (A. Miyawaki, S. Okuda and S. Itow 1967), No. 2, 3, 6, 7, 16, 17. Hachimantai (A. Miyawaki et al.), No. 5, 23, 24. Echigozan-Okutadami (A. Miyawaki, S. Okuda et al. 1968), No. 8, 18. Mt. Hakusan (T. Suzuki 1970), No. 9. Mt. Iwate (A. Miyawaki, R. Mochizuki and F. Fujiwara), No. 10. Mt. Chokai (K. Ishizuka 1972), No. 11, 12. Mt. Hyonosen, Mt. Mimuro (H. Nakanishi and Takeda 1774), No. 13. Togakushi (Haneda et al. 1970), No. 14. Tsugaru (S. Okuda, K. Fujiwara and A. Miyawaki 1971), No. 15. Mt. Taihei (S. Okuda), No. 19, 20, 25. Hokkaido, north Japan and Hokuriku (Y. Sasaki 1971), No. 21. Mt. Hayachine (S. Okuda).

Research proposal

We have initiated the following long-range research projects which we would like to describe to you:

MAPPING OF POTENTIAL NATURAL AND ACTUAL VEGETATION

The purpose of this project is to compare the distribution of the actual vegetation in relation to the potential natural vegetation, and to provide vegetation maps for the whole of Japan. With this information, one can determine what the natural forests are and the current human impact and degradation of the Japanese native natural vegetation.

Starting from this evidence we can propose corrective mitigation measures for its protection, and prevent the degradation of other vegetation types by human impact. In the summary table of *Fagetea crenatae* forest (Table I), the *Fagus crenata*-forests are divided into two major alliances, that is *Saso-Fagion* and *Sasamorpha-Fagion*. The *Saso-*

Fagion alliance ranges from the western side or the Japan-Sea-side to the northern and eastern part of our islands, on to the Pacific Ocean side. This region is dominated by the winter monsoon climate from Siberia.

The *Sasamorpha-Fagion* forest communities region ranges from the Pacific Ocean side of the northern part of Honshu to the deciduous, broad-leaved forests of central Japan. This range constitutes the current man-modified vegetation types. In other words, the original natural vegetation in the *Fagetea crenatae* region of north Honshu and Hokkaido initially were these deciduous broad-leaved forest types. But at lower elevations, these *Fagetea crenatae* forests types have now almost totally been cut-over and secondary broad-leaved forests and grazing lands (Fig. 2) have been widely substituted.

The east-west cross section of central Japan from Tokyo and Yokohama on the east coast through Mt. Naeba (2 100 m)

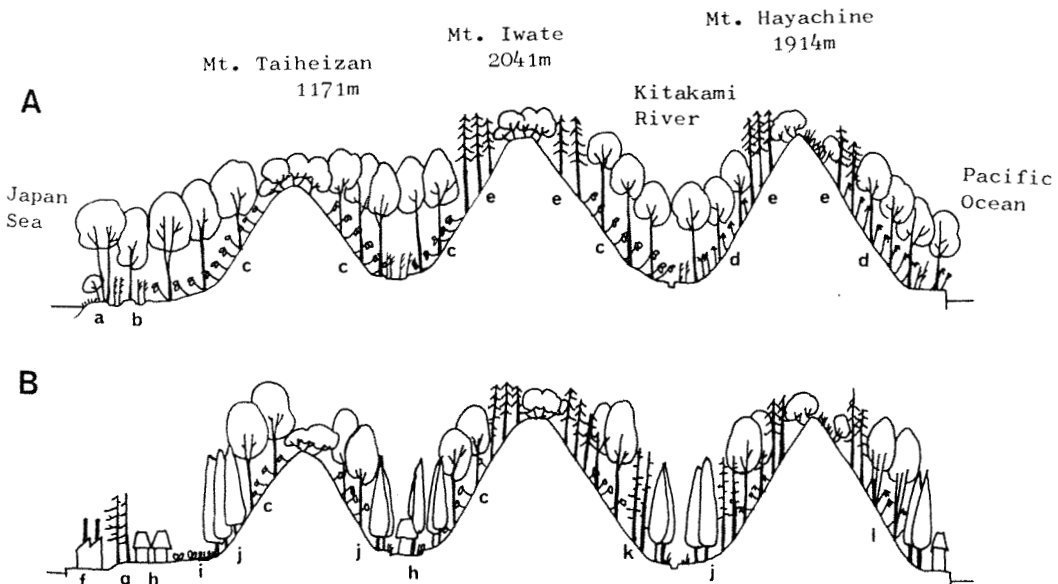


Figure 2. Schematic diagram of the vegetation of northern Japan. A: Potential natural vegetation, B: Actual vegetation. a) Dune vegetation, b) *Alnus japonica*-community, c) *Saso-Fagion*, d) *Sasamorpha-Fagion*, e) *Abieto-Piceion*, f) factories, g) *Pinus thunbergii*-afforestation, h) residential district, i) *Oryzeta sativae* (paddy-field community), j) *Cryptomeria japonica*-afforestation, k) *Larix leptolepis*-afforestation, l) *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*-community.

to the Japan Sea on the west coast is illustrated in the figure 3. The seaports, industrial sites and population centers are mostly located in the coastal plains originally occupied by the *Camellietea japonicae* vegetation types.

The secondary forests of the island type of *Quercetum acutissimo-serratae*, have been destroyed by the construction of new industrial sites, large traffic facilities like freeways, and other developments. Therefore, the *Fagus crenata* forests have widely disappeared. The *Abies* forests (*Abietum veitchii-mariesii*) and *Sphagnum* bogs have been destroyed by cutting and draining or by other human impacts. As a whole, the remnants of these natural original forests of *Camellietea japonicae* region are very limited and sparse. We can find these native forests in undisturbed form

only in such old cities as Kyoto, Nara and Kamakura, where they have been traditionally and historically protected and preserved as a sanctuary, for traditional, religious and emotional reasons (Fig. 4).

CHANGES OF PLANT COMMUNITIES THROUGH HUMAN IMPACT

Shutoken and Kinkiken, the coastal areas of the *Camellietea japonicae* region, were originally covered by the *Ardisio-Castanopsietum sieboldii* association. More inland, it was represented by the *Quercetum myrsinaefoliae* association of the *Camellietea japonicae* region. But today Shutoken and the southern part of Japan are widely covered with secondary deciduous broad-leaved forests which look like natural forests. But these deciduous broad-

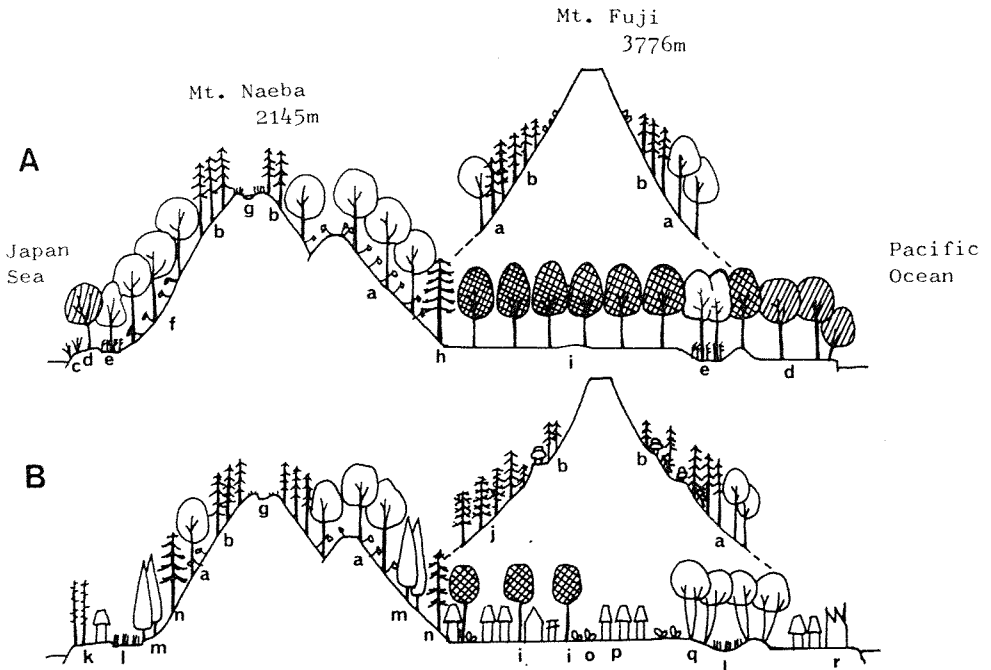


Figure 3. Schematic diagram of the vegetation of central Japan. A: Potential natural vegetation, B: Actual vegetation, a) *Sasamorpho-Fagion*, b) *Abietum veitchii-mariesii*, c) dune vegetation, d) *Polysticho-Machiletum thunbergii* and *Ardisio-Castanopsietum sieboldii*, e) *Alnus japonica*-community, f) *Saso-Fagion*, g) *Sphagnum* bog, h) *Illicio-Abietum firmae*, i) *Quercetum myrsinaefoliae*, j) *Rhododendro-Pinetum azumanum*, k) *Pinus thunbergii*-afforestation, l) *Oryzetea sativae* (paddyfield community), m) *Cryptomeria japonica*-afforestation, n) *Pinus densiflora*-afforestation, o) *Chenopodietae* (field-weed community), p) residential district, q) *Quercetum acutissimo-serratae*, r: urban district.

leaved forests, of the *Quercetum acutissimo-serratae* association and the *Daphno pseudo-mezerium-Quercetum serratae* association have been created and maintained by human activities like logging of forests in 15-20 year cutting cycles over the past years. From the point of species diversity, the *Quercetum acutissimo-serratae* association is indicative of the original *Quercetum myrsinaefoliae* association which is now replaced (Miyawaki and Okuda, 1976). These deciduous broad-leaved secondary forests have most species in common with the forest communities of the *Fagetea crenatae* region (Table II).

In the *Camellieta japonicae* region, many varying intensities of human impact have produced a decrease in vitality of this evergreen broad-leaved forest complex. These degradation phases are characterized by: *Machilus thunbergii*, *Ligustrum japonicum*, *Aucuba japonica*, *Thea sinensis*, etc.

Many of the more recent human impacts such as large-scale industrializa-

tion, urbanization, land reclamation and removal of productive lands have produced an actual vegetation, which is more diversified in species composition, compared to the potential natural vegetation which is the result of human disturbance.

Our research proposal will study and compare these actual vegetation types with the potential natural vegetation in the Kanagawa Prefecture, located in central Japan. Most of the actual vegetation types are impoverished vegetation types caused by varying intensities of human disturbance (Miyawaki *et al.*, 1972, 1976).

A composite map has been published for the Kanagawa Prefecture, superimposing the actual vegetation upon the potential and original natural vegetation types. The city of Kamakura is one of the typical "old cities" of Japan. On the slopes and hills near this old town site, the evergreen broad-leaved forest is an almost virgin forest.

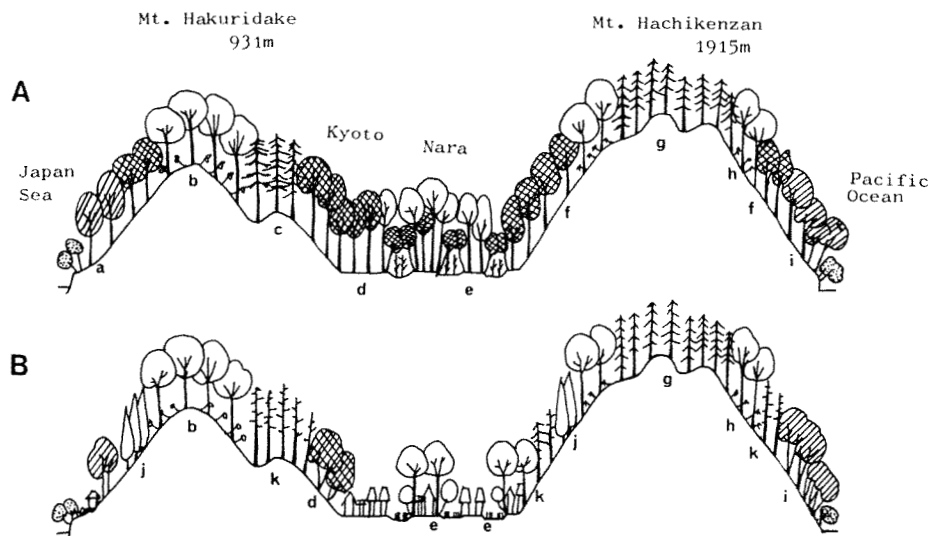


Figure 4. Schematic diagram of the vegetation of southern Japan. A: Potential natural vegetation, B: Actual vegetation, a) *Ardisio-Castanopsietum sieboldii*, b) *Saso-Fagion*, c) *Illicio-Abietum firmae*, d) *Quercus glauca*-community, e) *Aphananthe aspera-Zelkova serrata*-community, f) *Cleyero-Castanopsietum cuspidatae*, g) *Abietum veitchii*, h) *Sasamorpho-Fagion*, i) *Symploco glaucae-Castanopsietum sieboldii*, j) *Cryptomeria japonica*-afforestation, k) *Rhododendro-Pinetum kinkianum*.

TABLE II

Summarized table of *Quercetum myrsinaefoliae* and *Quercetum acutissimo-serratae*
 1-3: *Quercetum myrsinaefoliae* (evergreen broad-leaved forest, natural forest); 1-2: *Subass. of Zelkova serrata*; 3: *Typicum*; 4-8: *Quercetum acutissimo-serratae* (deciduous broad-leaved forest, secondary forest) 4-6: *Subass. of Potentilla freyniana*; 7-8: *Subass. of Pertya robusta*

Comm. No.:	1	2	3	4	5	6	7	8
Total no. of relève:	6	10	4	9	16	10	6	14
Number of species(average):	53	49	59	71	67	64	57	54
Ch. and diff. spp. of ass.:								
<i>Thea sinensis</i>	II(+)	II(+)	3(+)
<i>Ohiopogon planiscapus</i>	V(1-3)	II(+)	2(+)	.	I(+)	.	.	.
<i>Quercus myrsinaefolia</i>	V(2-3)	V(+3)	4(3)	IV(+2)	V(+2)	III(+1)	V(+)	IV(+3)
Diff. spp. of subass.:								
<i>Zelkova serrata</i>	V(1-3)	V(1-4)
<i>Dryopteris uniformis</i>	V(+1)	III(+1)
Diff. spp. of var.:								
<i>Magnolia kobus</i>	V(+1)
<i>Cimicifuga japonica</i>	III(+)
<i>Zanthoxylum schinifolium</i>	III(+)
Spp. of <i>Camellietea japonicae</i>:								
<i>Hedera rhombea</i>	V(+1)	V(+3)	4(+1)	I(+)	I(+)	.	III(+1)	.
<i>Dryopteris erythrosora</i>	V(+1)	V(+3)	4(+2)
<i>Aucuba japonica</i>	V(+2)	V(+2)	4(1-2)	.	.	I(+)	.	.
<i>Trachycarpus fortunei</i>	IV(+)	V(+2)	4(+)	.	I(+)	.	I(+)	I(+)
<i>Dryopteris bissetiana</i>	V(+2)	V(+2)	3(+2)
<i>Ligustrum japonicum</i>	V(+)	III(+2)	3(+1)
Ch. and diff. spp. of ass.:								
<i>Lindera glauca</i>	III(+)	.	2(+)	V(+1)	III(+)	IV(+)	III(+)	II(+)
<i>Carex nanella</i>	.	.	.	II(+)	II(+1)	I(+)	V(+)	IV(+)
<i>Cephalanthera farcata</i>	.	.	.	V(+1)	III(+)	IV(+)	.	I(+)
Diff. spp. of subass.:								
<i>Potentilla freyniana</i>	.	.	.	III(+)	IV(+)	IV(+1)	.	.
<i>Cirsium tanakae</i>	.	.	.	V(+1)	IV(+1)	IV(+)	.	.
<i>Rosa lusiae</i>	.	.	.	III(+1)	III(+)	IV(+)	.	.
Diff. spp. of subass.:								
<i>Pertya robusta</i>	I(+)	I(+)	V(+)	IV(+1)
<i>Cirsium microspicatum</i>	IV(+)	III(+)
<i>Asarum tamaense</i>	II(+)	III(+1)
Spp. of <i>Quercetalia serrato-grosseserratae</i>:								
<i>Quercus serrata</i>	I(+)	+(+)	2(+)	V(+4)	V(2-4)	V(3-5)	V(+5)	V(2-4)
<i>Castanea crenata</i>	I(+)	+	.	III(+1)	IV(+2)	IV(+1)	V(+1)	V(+1)
<i>Prunus jamasakura</i>	.	I(+)	1(+)	III(+1)	V(+2)	IV(+1)	V(+2)	III(+2)
<i>Deutzia cranata</i>	I(+)	.	.	III(+)	III(+1)	IV(+1)	IV(+)	IV(+)
<i>Ampelopsis brevipedunculata</i>	III(+)	.	1(+)	III(+)	III(+)	II(+)	V(+)	II(+)
<i>Stephanandra incisa</i>	.	.	.	II(+3)	III(+2)	IV(+3)	.	+(2)
Companions:								
<i>Arundinaria chino</i>	V(+)	III(+)	4(+1)	V(1-3)	V(1-4)	V(+4)	V(2-4)	V(+5)
<i>Dioscorea tokoro</i>	V(+)	III(+)	4(+)	IV(+)	III(+)	III(+)	V(+)	IV(+)
<i>Akebia trifoliata</i>	IV(+)	V(+)	2(+)	III(+1)	IV(+2)	IV(+)	V(+2)	V(+2)
<i>Poultiaea villosa var. laevis</i>	II(+)	III(+)	2(+)	V(+1)	V(+1)	V(+2)	V(+)	I(+)
<i>Euonymus alatus</i>	IV(+)	II(+)	2(+)	III(+)	II(+)	III(+)	III(+)	III(+)
<i>Desmodium oxyphyllum</i>	II(+)	II(+)	.	I(+)	II(+)	I(+)	IV(+)	I(+)

Locations : No. 1-6 . Prefecture Kanagawa.

From the phytosociological point of view this is invaluable for our understanding of Japan's virgin forest vegetation. In addition, we can determine the differences in a schematic diagram illustrating differences between the actual vegetation and the potential natural vegetation within this Kanagawa Prefecture (Fig. 5). These phytosociological studies will document human impact upon virgin vegetation.

For example, in central Japan in the *Camellietea japonicae* region from Tokyo to Toyama Bay, the evergreen and deciduous broad-leaved forests on their secondary forests covered the land until recently. But because of the recent environmental destruction and the so-called "Kogai" or pollution and "natural degradation or destruction", these forest types have now almost vanished or are on the brink of extinction. To-day, major harbors, factories, residential developments and man-made forest plantations or managed forests are now predominant in this region. There are only a few remnants of the potential natural vegetation of this area left.

CONSERVATION AND PRESERVATION OF THE NATURAL ENVIRONMENTS

About 99% of the Japanese islands were once covered with virgin forests.

In the higher *Fagetea crenatae* region of central Japan, between about 800 to 1 600 m elevation and in the *Vaccinio-Piceetea japonicae* region between 1 600 to 2 400 m elevation, the natural forests have been increasingly destroyed. Many new roadways have been constructed without proper planning.

Conclusion

Through this research project, we would like to promote a concrete basic land-use management plan, which would limit new developments and plan or design these new developments in harmony with the environment for the survival of man and nature. In such a land-use-management plan, seaports, factories and other industrial areas would be separated from residential areas by green belts of natural forests for environmental protection (Fig. 6). These green belts would act as a living filter against pollution and indicate the existing environmental quality.

We plan to utilize only native species of the potential natural vegetation types in the construction of these green belts. The potential natural vegetation maps would be invaluable for regional planners for these purposes.

Cities must be regionally planned and spaced in order to preserve invaluable green belts such as parks, city gardens, private yards, hedges, lawn trees etc. Such green belt protection can insulate cities and protect natural forests and wildlife communities. Phytosociological knowledge of these natural plant communities can foster and reinforce the land-use traditions of Japan.

Green belts and forests of surrounding hills and mountains must be managed for the purposes of the conservation of trees, water, recreation and open space. Simultaneously it must be managed for the production of forests and recreation areas, which would help to maintain a high and varied environment for survival in Japan. In this new era, we must recognize that we must protect our vege-

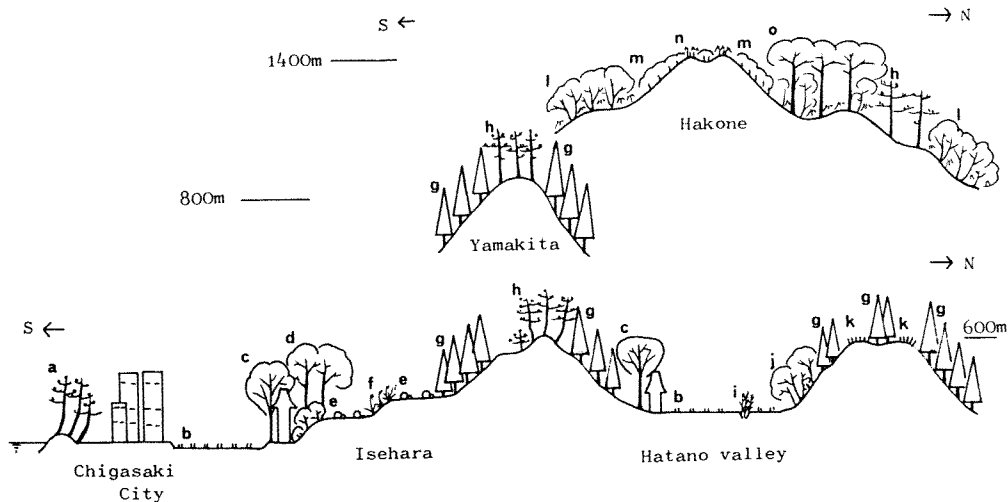


Figure 5. Schematic diagram of the actual vegetation of the Kanagawa Prefecture. a) *Pinus thunbergii*-forest, b) *Sagittario-Monochorietum*, c) *Zelkova serrata*-forest, d) *Ardisio-Castanopsietum sieboldii*, e) *Eragrostetum multico-ferrugineae*, f) *Arundinario-Miscantheum sinensis*, g) *Cryptomeria japonica-Chamaecyparis obtusa*-plantation, h) *Pinus densiflora*-plantation, i) *Phragmites japonica*-comm., j) *Quercetum acutissimo-serratae*, k) *Zoysia japonica* comm., l) *Castanea crenata-Quercus mongolica* var. *grosseserrata* comm., m) *Carici-Clethretum*, n) *Arundinaria vaginata* comm., o) *Corno-Fagetum crenatae*.

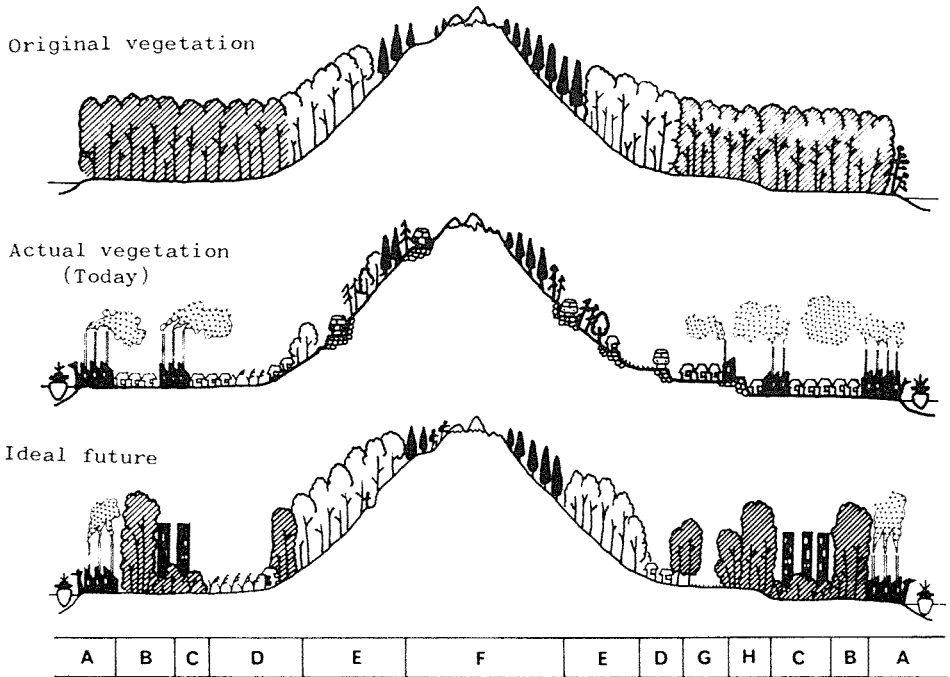


Figure 6. Modification in vegetation induced by human impact and ideal future. A: Industrial area, B: Environmental protection forest, C: Urban (living green), D: Farm land, E: Plantation and health resort, F: Nature (limited recreation area), G: Open green space, H: Native forest.

tation and lands better, for our own survival. Our limited resources must be guided by wise land-use planning based upon a fuller understanding of the complex interactions between all living things. We must do our best to improve the environmental quality of our actual environment in harmony with the potential natural vegetation all over our country. We must provide fundamental phytosociological inventories of Japan.

Through such phytosociological studies, we can appreciate the natural vegetation and the natural processes. Therefore, phytosociology is one of the best and most fundamental bases of the protection of the environment in Japan.

References

MIYAWAKI, A., 1966. Bibliographie der Vegetationskarten Japans. — *Excerpta Bot. S.B.*, 7: 54-59.
 MIYAWAKI, A., 1967. Vegetation of Japan, compared with other regions of the world. —

Encyclopedia of sci. and techn., Gakken, 3, 535 p.

MIYAWAKI, A. and K. FUJIWARA, 1975. Ein Versuch zur Kartierung des Natürlichkeits-grades der Vegetation und Anwendungsmöglichkeit dieser Karte für den Umwelt — und Naturschutz am Beispiel der Stadt Fujisawa. — *Phytocoenologia*, 2(3/4): 430-437.

MIYAWAKI, A. and S. ITOW, 1966. Phytosociological approach to the conservation of nature and natural resources in Japan, p. 1-5. *In*: Divisional meeting of conservation, the eleventh Pacific science congress, Tokyo.

MIYAWAKI, A. and S. OKUDA, 1976. Potentiell natürliche Vegetation des Umkreises der Hauptstadt "Shutoken". — *Bull. Inst. Envir. Sci. Techn. Yokohama Natn. Univ.*, 2: 95-114.

MIYAWAKI, A. and S. OKUDA, 1976. Phytosociological Diagnosis of the Tokyo Metropolitan Area and Proposal for its Environmental Protection. — *Proceedings Intern. Symp. and Ex. Vegetation Science '74 Japan* (in press).

MIYAWAKI, A. et al., 1972. Reale Vegetation der Präfektur Kanagawa. — *The Board of Education of the Kanagawa Prefecture*, 789 p.

MIYAWAKI, A. et al., 1976. Die potentiell natürliche

- Vegetation in der Präfektur Kanagawa. — The Board of Education of the Kanagawa Prefecture, 407 p.
- NUMATA, M., A. MIYAWAKI, and S. ITOW, 1966. Natural and semi-natural vegetation in Japan. — *Blumea*, 20: 435-496.
- OHWI, J., 1975. *Fora of Japan*. — Shibundo, Tokyo, 1582 p. (New edition, revised and enlarged).
- OKUDA, S., 1974. Bibliographie der Vegetationskarten der Japanischen Inseln. — *Bull. Inst. Envir. Sci. Techn. Yokohama Natn. Univ.*, 2: 123-136.
- SUZUKI, T., 1966. Preliminary system of the Japanese natural forest communities. — *Sinrinritti*, 8: 1-12.

COMPARATIVE ECOLOGICAL STUDY OF EUROPEAN OAK-HORNBEAM FORESTS

Robert NEUHÄUSL

Botanical Institute, Academy of Sciences
Průhonice near Prague, Czechoslovakia

Résumé

Après avoir énuméré et localisé les différents types européens de chênaies-charmaies, l'auteur étudie la manière dont ces diverses associations régionales se différencient par leur composition floristique. Il utilise pour cela des tableaux phytosociologiques qui mettent en évidence les espèces caractéristiques et différentielles. Il expose ensuite les conditions écologiques et chorologiques dans lesquelles ces chênaies-charmaies peuvent se développer.

Abstract

After listing and localizing the various European types of oak-hornbeam forests, the author discusses the differences in floristic composition between these various regional associations, using phytosociological tables which show the characteristic and the differential species. He then describes the ecological and chorological conditions in which these forests may grow.

Introduction

Oak-hornbeam forests are considered to be mixed deciduous forests generally composed of two well-developed layers: (1) the tree layer dominated by *Quercus petraea*, *Q. robur*, *Carpinus betulus* (in various combinations), regularly mixed with *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer pseudoplatanus* and other broad-leaved trees, irregularly with conifers (*Abies alba*, *Picea abies*); (2) the herb layer with a dominance of mesophilous herbs and with sciophilous grasses. A scrub layer is generally found in loose stands and at less advanced stages. The moss layer is either inextensive in cover or absent. Oak-hornbeam forests represent an important ecosystem in the European forest vegetation, remarkable for its optimal complex of abiotic components. The level of soil nutrients ranges from meso- to eutrophic, the regime of soil water (at least in the superficial

horizons) does not reach extreme values, that is neither a marked deficit nor a surplus of water; the climate corresponds to the average climate of the temperate zone, i.e., annual mean temperature is about 9° C, total annual precipitation ranges from 500 to 700 mm. Oak-hornbeam forests are confined to lower altitudes with a maximum incidence at altitudes from 200 to 500 m above sea level. They attain their maximum of distribution at 50° of northern latitude with an occasional incidence above 55° or below 45° of northern latitude. They avoid areas with a marked atlantic or a marked continental climate as well as those with a boreal or mediterranean climate. In the western atlantic part of their area of distribution they colonize relatively dry habitats, while in the eastern continental parts, they prefer moister sites (those under the influence of sea-air masses).

In view of the complicated relief and of geological conditions oak-hornbeam forests do not form a uniform zone in Europe, but a number of more or less isolated partial areas displaying certain differences in the structure of their phytocoenoses and in the basic conditions of their abiotic environment.

A survey of European oak-hornbeam forests

On the basis of the knowledge available, which is still rather incomplete, we distinguished the following regional communities of oak-hornbeam forests in Europe (Fig. 1)¹.

- 1) Atlantic oak-hornbeam forests (*Endymio-Carpinetum* sensu Noirfalise 1968)², confined to suitable sites in the climax zone of beech forests in the westernmost part of Europe (south-eastern England, southwestern France).
- 2) Submediterranean atlantic oak-hornbeam forests (*Rusco-Carpinetum* sensu Noirfalise 1968) in warmer, dryer areas of the westernmost part of Europe (southwestern and central France).
- 3) Boreo-atlantic oak-hornbeam forests (*Stellario-Carpinetum* sensu Oberdorfer 1957) confined to suitable localities in the area of beech, beech-oak and oak-birch forests of northwestern-central Europe (Netherlands, northwestern German Federal Republic).
- 4) Subatlantic central-European oak-hornbeam forests (*Galio-Carpinetum* sensu Oberdorfer 1957) representing

the climax vegetation of the lowest sites in the part of central Europe to the north of the Alps (Switzerland, eastern France, the southern part of German Federal Republic, Austria).

5) Subcontinental central-European oak-hornbeam forests (*Melampyro-Carpinetum* Passarge 1957 = *Galio-Carpinetum* sensu auct. bohém. et polon.), constituting the climax degree of the lowest altitudes above sea level in central and eastern Europe (Bohemia, western Moravia, eastern German Democratic Republic and western Poland).

6) Pannonian oak-hornbeam forests (*Primulo veris-Carpinetum* sensu Neuh. R. et Z. 1964) colonizing suitable sites solely in the sub-mediterranean, continental part of Europe, in the climax zone of communities of the order *Quercetalia pubescentis* (northeastern Austria, southeastern Czechoslovakia, western Hungary).

7) Pericarpathian oak-hornbeam forests (*Carici pilosae-Carpinetum* Neuh. R. et Z. 1964) representing the climax vegetation of the lower uplands along the southern margin of the western — and eastern — Carpathians (the Carpathian range in Czechoslovakia, the U.S.S.R., and Rumania, and the volcanic mountains of northern Hungary).

8) Continental oak-hornbeam forests (*Tillio-Carpinetum* sensu Traczyk 1962) forming the climax zone in the lowest altitudes of the western part of eastern Europe north of the Carpathian system (Silesian part of Czechoslovakia, Poland, western U.S.S.R.).

9) Apennine mesophilous oak forests with hornbeam (*Physospermo-Quercetum petraeae* Oberdorfer 1968) in suitable localities in the climax zone of the alliance *Orno-Ostryon* in the northern part of the Apennine peninsula.

¹ We did not include southern-Scandinavian communities of the alliance *Carpinion* of which Klötzli (1975) gave a detailed description.

² We have used the Latin names which are generally accepted to designate the community under consideration and also used in fundamental studies on these problems. The accuracy of these names will have to be confirmed.

10) Illyric oak-hornbeam forests (*Quercus petraeae-Carpinetum Illyricum* sensu Horvat *et al.* 1974) representing complex communities of a zonal character in the lower uplands of the northwestern parts of the Balkans.

Differentiation of European oak-hornbeam forests

The differentiation of these regional associations on the basis of the representation of species important as indica-

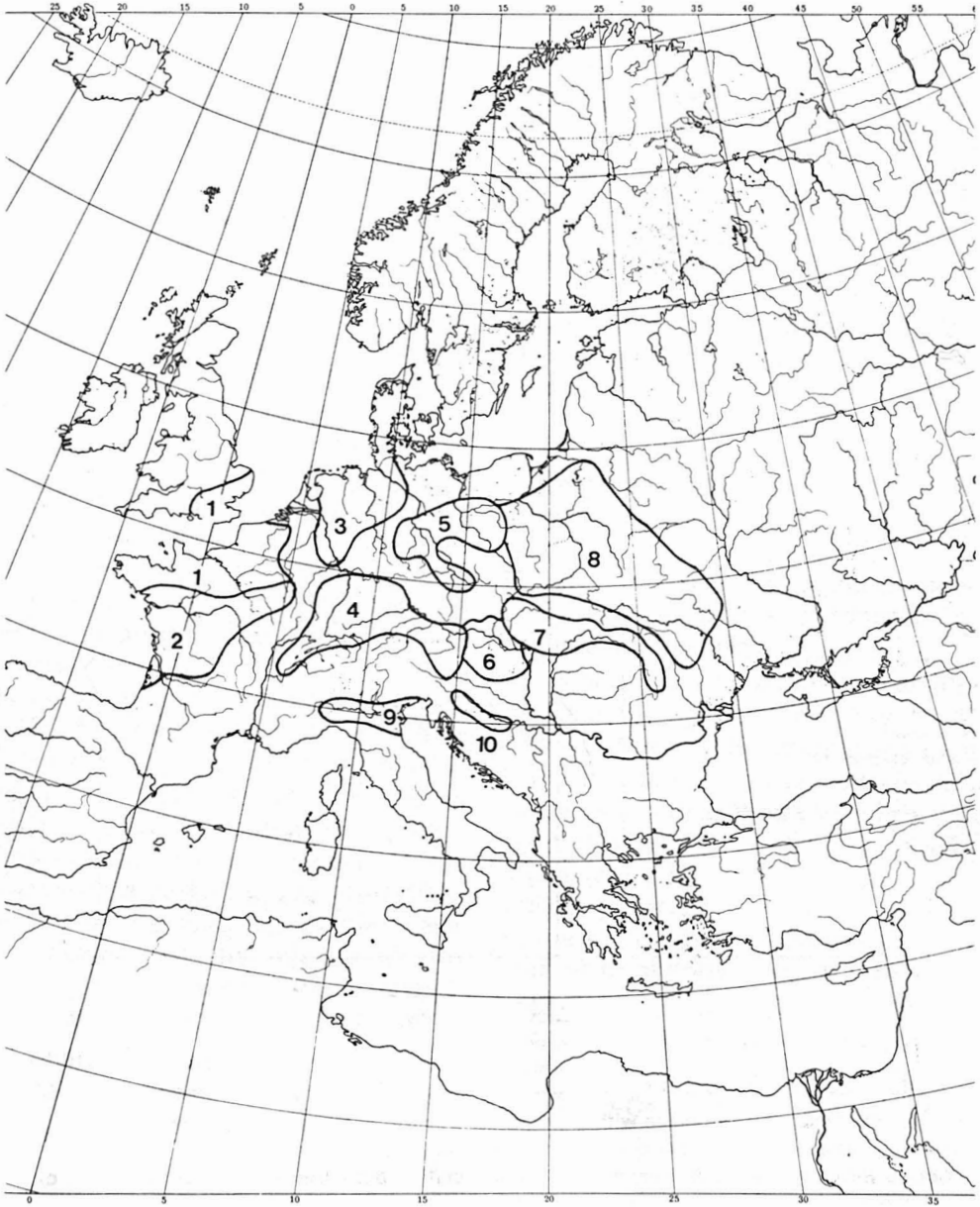


Figure 1. Distribution of European oak-hornbeam forests. 1 *Endymio-Carpinetum*, 2 *Rusco-Carpinetum*, 3 *Stellario-Carpinetum*, 4 *Galio-Carpinetum*, 5 *Melampyro-Carpinetum*, 6 *Primulo veris-Carpinetum*, 7 *Carici pilosae-Carpinetum*, 8 *Tilio-Carpinetum*, 9 *Physospermo-Quercetum*, 10 *Quercus petraeae-Carpinetum illyricum*.

tors is shown in table I. The table contains a list of species referred to in the literature as character — or differential species of the individual associations of the alliance *Carpinion betuli*, or

species showing a differential value in a comparative analysis of phytosociological tables. All these species display at least locally a marked affinity with communities of the alliance *Carpini-*

TABLE I
European oak-hornbeam associations

Associations Diff. species	ENDYMIO-CARPINETUM	RUSCO-CARPINETUM	STELLARIO-CARPINETUM	GALIO-CARPINETUM	MELAMPYRO-CARPINETUM	PRIMULO-CARPINETUM	CARICI-PIL.-CARPINETUM	TILIO-CARPINETUM	PHYSOSPERMO-QUERCETUM	QUERCO-CARPINETUM ILLYRICUM
<i>Narcissus pseudo-narcissus</i> L.	h
<i>Endymion non-scriptus</i> (L.) Garcke	h	h
<i>Luzula forsteri</i> (Sm.) DC.	.	h	l	.
<i>Ruscus aculeatus</i> L.	.	h	l
<i>Potentilla montana</i> Brot.	[h]	[h]
<i>Pulmonaria angustifolia</i> L.	[h]	[h]
<i>Lonicera periclymenum</i> L.	h	h	h
<i>Luzula sylvatica</i> (Huds.) Gaudin	[h]	[h]	[h]	[h]	.	.
<i>Potentilla sterilis</i> (L.) Garcke	[h]	[h]	l	[h]
<i>Carex umbrosa</i> Host	.	.	.	[h]
<i>Rosa arvensis</i> Huds.	l	l	l	[h]	.	.	.	[h]	[h]	.
<i>Galium silvaticum</i> L.	.	.	l	[h]	[h]	l	.	.	[h]	[h]
<i>Festuca heterophylla</i> Lamk.	.	[h]	.	l	[h]	[h]	l	[h]	[h]	l
<i>Hepatica nobilis</i> Miller	.	.	.	l	[h]	.	.	[h]	[h]	l
<i>Viola mirabilis</i> L.	l	[h]	l	l	.	.
<i>Melittis melissophyllum</i> L.	.	l	.	l	l	[h]	[h]	l	l	l
<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Crantz	.	[h]	.	l	l	[h]	l	.	l	l
<i>Carex pilosa</i> Scop.	.	.	.	l	.	l	[h]	l	l	l
<i>Symphytum tuberosum</i> L.	.	.	.	l	.	.	[h]	.	[h]	[h]
<i>Primula veris</i> L.	.	[l]	.	[l]	l	l	l	.	.	.
<i>Physospermum cornubiense</i> DC.	[h]	[h]	.
<i>Anemone trifolia</i> L.	[h]	[h]	.
<i>Primula vulgaris</i> Huds.	.	l	[h]	[h]	[h]
<i>Tamus communis</i> L.	.	l	[h]	[h]	[h]
<i>Epimedium alpinum</i> L.	[h]	[h]
<i>Lonicera caprifolium</i> L.	l	.	.	[h]	[h]
<i>Cruciata glabra</i> (L.) Ehrendf.	[h]	[h]
<i>Crocus albiflorus</i> Kit.	[h]	[h]
<i>Knautia drymeia</i> Heuffel	[h]	[h]
<i>Helleborus dumetorum</i> Waldst. et Kit.	[l]	[l]
<i>Stellaria holostea</i> L.	h	l	h	l	h	l	l	h	.	h

Legend:

Explanations: h — high degree of constancy (constancy class III-V), l — low degree of constancy (constancy class I-II), — absence or very low constancy (< 5%),

1 [] 1, [] 2, [] 3, [] 4

- 1 — Absolute linkage of the species with a single association of the alliance *Carpinion*, constancy high.
- 2 — Absolute linkage with a single association, constancy low.
- 3 — Species with a higher constancy in a single association but either with a low constancy or missing in the remaining associations, and species with a higher constancy in an association-group and missing in the remaining associations.
- 4 — Species with a lower constancy in an association-group but missing in the remaining associations and those with a high constancy in an association-group and either missing or of a lower constancy in the remaining associations.

nion and transgress mostly into mixed deciduous forests. The 4 degrees of linkage of the species with a certain association have been illustrated graphically in the table (table I). Data in this table have been derived from published relevés or from synthetic tables.

The ten preliminarily differentiated regional associations of European oak-hornbeam forests differ from one another in their total floristic composition, particularly because of a different representation of species with a wider coenological and ecological amplitude, and of those with a different distribution. An absolute linkage of several species with a certain association is most exceptional. A more frequent phenomenon is the linkage of a species with a certain association within a higher syntaxon (e.g. alliance) whereby the same species enters also other associations of other alliances or higher syntaxa (e.g. the differential value of the species *Cruciata glabra* for *Querco-Carpinetum illyricum* inside the alliance *Carpinion* and its differential role inside associations of the order *Origanetalia*). A more frequent differentiation is that given by a higher degree of constancy of the species in one association at a low constancy or absence of this species in other associations of the alliance. However, the most frequent situation is a group-differentiation, i.e., the linkage of the species with a certain group of associations inside the alliance. In that case, the constancy of the species in the remaining associations of the alliance is low or this species is completely absent. Brief characteristics of the mentioned associations, based on their floristic composition, follow:

1) *Endymio-Carpinetum* is characterized within the alliance *Carpinion* by the species *Narcissus pseudo-narcissus* and by the differential species of the group of atlantic-subatlantic associations (*Endymion non-scriptus*, *Lonicera pericly-*

menum, *Potentilla sterilis*, *Luzula sylvatica*). The participation of hygrophilous and also acidophilous species in the association is remarkable. Of a low constancy in the association is *Rosa arvensis*; *Stellaria holostea* (a character species of the alliance *Carpinion*) occurs frequently. Atlantic and subatlantic elements are more abundant in this association than in the remaining ones.

2) *Rusco-Carpinetum* differentiated by the high constancy of *Ruscus aculeatus* and *Luzula forsteri*, and, within the alliance, by an absolute linkage of the rarer species *Potentilla montana* and *Pulmonaria angustifolia*³. Of importance is the abundant group incidence of differential species of subatlantic-atlantic associations (*Endymion non-scriptus*, *Lonicera periclymenum*, *Potentilla sterilis*) in combination with a high representation of subxerophilous species (*Festuca heterophylla*, *Sorbus torminalis*). The association is entered by species with a submediterranean distribution. Thermophilous, but also acidophilous species participate to a greater degree in its floristic composition.

3) *Stellario-Carpinetum* differentiated negatively only by the absence of differential species of the atlantic and central-European oak-hornbeam forests. A high constancy is displayed by *Lonicera periclymenum* and the character species of the alliance *Stellaria holostea*. Hygrophilous species play an important role in the structure of *Stellario-Carpinetum*, and acidophilous species are of little importance. Subatlantic species are of importance from the chorological point of view.

4) *Galio-Carpinetum* within the alliance differentiated by *Carex umbrosa* (with a low constancy), and by differential species of an association-group: *Potentilla sterilis*, *Rosa arvensis*, *Galium silvaticum* (with a high constancy). Of

³ *Pulmonaria longifolia* hybr. inclusive.

importance is the transgression of subcontinental oak-hornbeam species, particularly feebly thermophilous elements. There is a marked dominance of mesophytes, but different environmental conditions are responsible for a considerable variability in the association (hygrophilous, xerophilous, acidophilous and calciphilous variants). Central-European species predominate in the floristic composition.

5) *Melampyro-Carpinetum* characterized solely by a high representation of differential species of an association-group (*Galium silvaticum*, *Festuca heterophylla*, *Hepatica nobilis*), and by the absence of subatlantic elements, with transgressing species from subcontinental associations. The community is mesophilous in nature, and as in the case of *Galio-Carpinetum*, variability is caused by different environmental conditions. The incidence of central-European elements is highest.

6) *Primulo veris-Carpinetum* characterized by a high constancy of *Viola mirabilis* and an abundant representation of species of an association-group (*Festuca heterophylla*, *Melittis melissophyllum*, *Sorbus torminalis*). The association has a more marked continental — submediterranean character; there is a complete reduction of hygro- or acidophytes, and a higher representation of xero- and thermophytes. Central-European species are joined by species with a south-eastern and southern distribution.

7) *Carici pilosae-Carpinetum* characterized by a high constancy of the species *Carex pilosa* (throughout the area of this association) and a high constancy of differential species of an association-group (*Melittis melissophyllum* and *Symphytum tuberosum*). The character of the community is mesophilous forming a zone at the transition between oak and beech forests. Hygrophilous, subxerophilous and acidophilous vari-

ants are caused by changes in environmental conditions. The central-European species are completed by those with a south-eastern distribution.

8) *Tilio-Carpinetum* is characterized negatively only, by the absence of both atlantic-subatlantic and submediterranean-continental species. The high constancy of *Hepatica nobilis*, is a feature common with *Melampyro-Carpinetum*. In addition to mesophytes, hygrophytes and acidophytes participate to a larger extent in the floristic composition. Central-European species are joined by boreal-continental elements.

9) *Physospermo-Quercetum* the differentiation of this association is more marked than that of the foregoing associations in view of its spatial and florogenetic isolation (a complete linkage of *Physospermum cornubiense* and *Anemone trifolia* with this association). The presence of a larger number of differential species of association-groups with a high constancy (*Rosa arvensis*, *Festuca heterophylla*, *Hepatica nobilis*, *Symphytum tuberosum*, *Primula vulgaris*, *Tamus communis*) indicate a rather close relationship with central European and Illyric associations. The representation of thermophilous or submediterranean elements is more marked in this association.

10) *Querco-Carpinetum illyricum*: this complexly conceived association is represented by oak-hornbeam forests which differ considerably from those of central Europe; therefore it was possible to classify the Illyric oak-hornbeam forest in the alliance *Carpinion betuli illyricum* (Horvat *et al.*, 1974). An absolute link with *Querco-Carpinetum illyricum* was found in the species *Epimedium alpinum*, *Cruciata glabra*, *Crocus albiflorus*, *Knautia drymeia* displaying a high constancy and in *Helleborus dumetorum* with a low constancy. Among

differential species of an association-group a high constancy is displayed by *Rosa arvensis*, *Tamus communis*, *Galium silvaticum*, *Symphytum tuberosum*, *Anemone trifolia*, *Primula vulgaris*; all these being species with a more or less submediterranean distribution (the first three species have only been found more frequently in central-European associations). Apart from the more marked subatlantic and atlantic species the majority of differential species of European oak-hornbeam forests transgress into *Quercus-Carpinetum illyricum* suggesting a syngenetic relationship of central and east-European oak-hornbeam forests with the older Illyric oak-hornbeam forests. Environmental conditions are responsible for variants with xerophilous or acidophilous species.

Ecological and chorological conditions

Oak-hornbeam forests are typical representatives of climatic zone displaying a relatively narrow range of ecological characters. They develop optimally and in their most typical form in areas with a total of annual rainfall from 500 to 600 mm and with higher summer temperatures (average temperature in July 17-19° C). For characteristics of this zone Ellenberg (1963) suggested the following climatic quotient:

$$Q = \frac{\text{July temperature (°C)}}{\text{Precipitation (mm) per year}} \cdot 1000$$

This quotient ranges from 30 to 35 in areas with a optimal incidence of oak-hornbeam forest. In this zone oak-hornbeam forests are bound to mesoeutrophic substrates (or they avoid distinctly oligotrophic substrates), to well-developed soils (of the brownsoil or parabrownsoil type, brown rendsina on carbonate substrates) with a "medium" moisture regime; they avoid both locally too desiccated sites as well as too wet or inundated ones. However, in their

European area oak-hornbeam forests transgress into both drier and wetter regions.

Primulo-Carpinetum and *Tilio-Carpinetum* are the two associations occurring in drier parts of area of oak-hornbeam forests. *Primulo-Carpinetum* is bound to the not only drier but also warmer areas. It represents an extrazonal association growing in inversely situated areas and shady slopes with mesoclimatic conditions different from the macroclimate. Unsatisfactory climatic conditions are further compensated by an increased soil moisture (pseudogleization of the soil is frequent). The area colonized by *Tilio-Carpinetum* is also drier than the average (400-500 mm), summer temperatures correspond to the average. Insufficient precipitation is compensated by an increased soil moisture. A marked pseudogleization of the soils is typical of this association.

The associations *Melampyro-Carpinetum*, *Galio-Carpinetum* and *Carici pilosae-Carpinetum* colonize areas with summer temperatures corresponding to the average and with average or slightly higher values for precipitation. A surplus of precipitation is responsible for the appearance of beech and the retreat of hornbeam to the lower tree layer; this is followed by an impoverishment of the phytocoenosis due to the higher degree of shading. The relationship of oak-hornbeam to beech forests of lower sites, including ecological relationships in these communities, have been analyzed in detail by Ellenberg (1963).

In areas with a higher rate of precipitation we recorded the presence of the subatlantic associations *Stellario-Carpinetum*, and that of the atlantic associations *Endymio-Carpinetum* and *Rusco-Carpinetum*. Temperature conditions in the summer months are within or close to the limits of temperatures reported for an optimal incidence of oak-hornbeam

forests. The higher the surplus of precipitation or simultaneously the lower the summer temperature, the more intensive the penetration of beech in oak-hornbeam forests. These occur exceptionally only in areas of western Europe with more than 800 mm of rainfall and July temperatures $< 17^{\circ}\text{C}$, and are confined to specific sites only. In areas with a moisture surplus (quotient < 30 after Ellenberg) beech is regularly present in oak-hornbeam forests. The more this quotient decreases, the more difficult the competition of oak-hornbeam trees with beech. Therefore, oak-hornbeam forests in subatlantic and atlantic areas retreat to soils which are not suitable for beech, i.e., gleyed soils or those influenced by groundwater to a certain extent only. The apparent analogy of soils and habitats colonized by the subatlantic *Stellario-Carpinetum* and the continental *Tilio-Carpinetum* (pseudogleyed to gleyed soils) which manifests itself through a number of analogous characters in the structure of these associations, has to be ascribed to different causes. *Stellario-Carpinetum* is driven from brownsoils to moist sites by the competitive power of beech on the first soil type, while *Tilio-Carpinetum* compensates insufficient rainfall during the growing season with groundwater (pine or pine-oak woods dominated on soils which are not influenced by groundwater). Also typically atlantic oak-hornbeam forests (*Endymio-Carpinetum*) are bound to soil conditions unfavourable for beech or to sites which are drier under the influence of local conditions. Atlantic oak-hornbeam forests in areas with a submediterranean climate (*Rusco-Carpinetum*) grow under the influence of an increased amount of precipitation, which however, is compensated by a higher temperature in the summer. The same applies to mesophilous oak-woods of the Apennine peninsula (*Physospermo-Quercetum*), and to oak-hornbeam forests in the north-

western part of the Balkans (*Quercus-Carpinetum illyricum*) where precipitation and summer temperatures are considerably above the European average (> 800 mm, July temperatures $18,7$ to $22,2^{\circ}\text{C}$, cf. Horvat *et al.*, 1974).

European oak-hornbeam associations have a relatively small ecological amplitude in spite of the considerable extent of the area occupied by them (between 45° and 55° of northern latitude and approximately 3° of western and 30° of eastern longitude). They dominate in a climatic zone with an annual precipitation between 500-600 mm, and July temperatures from 17 to 19°C , provided trophic conditions in the soil are satisfactory and soil moisture does not attain extreme values. But their area of distribution is wider. According to the law of environmental constancy, they are able to compensate a deficit of rainfall with a surplus of groundwater and, vice versa, a surplus of precipitation with a higher summer temperature, or with a surplus of groundwater which prevents the penetration of beech attaining its optimum in cooler areas richer in rainfall. This law determines also the European area of distribution of oak-hornbeam forests. Regional environmental and florogenetic conditions evidence themselves in differences in the structure and the floristic composition which enables the differentiation of regional associations.

References

- ELLENBERG, H., 1963. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. — Stuttgart.
- HORVAT, I., V. GLAVIČ and H. ELLENBERG, 1974. Vegetation Südost-Europas. — Geobotanica Selecta 4, Stuttgart.
- KLÖTZLI, F., 1975. Edellaubwälder im Bereich der südlichen Nadelwälder Schwedens. — Berichte Geobot. Institut, ETH. Rübel, Zürich, 43: 23-53.
- NEUHÄUSL, R. and Z. NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ, 1964. Vegetationsverhältnisse am Südrand des

- Schemnitzer Gebirges. — *Biol. Práce SAV, Bratislava*, 10(4): 1-77.
- NEUHÄUSL, R. and Z. NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ, 1968. Übersicht der Carpinion-Gesellschaften der Tschechoslowakei. — *Feddes Repert., Berlin*, 77(3): 225-273.
- NOIRFALISE, A., 1968. Le Carpinion dans l'Ouest de l'Europe. — *Feddes Repert., Berlin*, 79(1-2): 69-85.
- NOIRFALISE, A., 1969. La chênaie mélangée à Jacinte du domaine atlantique de l'Europe (Endymio-Carpinetum). — *Vegetatio, Acta Geobot., The Hague*, 17(1-6): 131-150.
- OBERDORFER, E., 1957. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. — *Pflanzensoziologie*, 10, Jena.
- OBERDORFER, E., 1968. Studien in den Wäldern des Carpinion-Verbandes in Apennin an der Südwestgrenze des Vorkommens von *Carpinus betulus*. — *Feddes Repert., Berlin*, 77(1): 65-74.
- PASSARGE, H., 1957. Waldgesellschaften des nördlichen Havellandes. — *Wiss. Abh., Berlin*, 26: 1-139.
- TRACZYK, T., 1962. Materiały do geograficznego zróznicowania gradów w Polsce. — *Acta Soc. Bot. Pol., Warszawa*, 31: 275-304.

RELATIONS ENTRE LA STRUCTURE ET LA COMPOSITION DE LA VÉGÉTATION LIGNEUSE ET LE CLIMAT

S. PIGNATTI et P. NIMIS

*Istituto Botanico dell'Università di Trieste
Trieste, Italie*

Résumé

C'est la structure de la végétation qui permet de décrire cette dernière comme un continuum, ou de la classer en types bien délimités (associations). Cet article expose quelques-uns des facteurs qui influencent la manière dont la végétation tend à se différencier. La comparaison entre le climat, la structure et la composition de la végétation ligneuse en Europe, dans le nord-est de l'Amérique et au Japon fait ressortir les faits suivants : l'Europe présente des conditions optimales pour une description de la végétation par des types bien définis, basés sur la composition floristique et nettement distincts les uns des autres ; dans le nord-est de l'Amérique, les facteurs qui permettent une différenciation en unités de végétation bien définies n'ont guère d'ampleur, de sorte que les espèces arborescentes tendent à se répartir d'une manière moins nettement tranchée, ce qui crée une situation plus semblable à un continuum, tandis que le Japon représente une position intermédiaire.

Abstract

The opportunity of describing vegetation in a given area in terms of well defined types (associations) or as a continuum, is related to its structure. This paper describes some factors which influence the ways in which vegetation tends to differentiate. A comparison between climate, structure and composition of woody vegetation in Europe, North-Eastern America and Japan shows how in Europe there is an optimal situation for the description of vegetation in terms of types well defined on the basis of their floristic composition and clearly separated from each other ; in North-Eastern America the factors influencing the differentiation of clearly defined vegetation units are scarcely developed and the tree species tend to distribute themselves in a more overlapping way, creating a situation in general nearer to a real continuum. Japan is in an intermediate position.

Introduction

Le but de ce travail est de tenter une première comparaison entre le caractère du couvert forestier de divers types de forêts de différentes zones de l'hémisphère boréal. Cette comparaison a été limitée aux caractères quantitatifs, qui sont directement comparables (surtout la diversité spécifique et la dominance) à l'exclusion des caractères qualitatifs (composition en espèces, genres) pour lesquels une comparaison est beaucoup plus difficile ou même complètement impossible. Seules les

forêts climatogènes sont considérées dans ce travail, les groupements étroitement dépendants des facteurs édaphiques semblant constituer des aspects différents. La première évidence qui frappe, lorsqu'on examine la composition de la strate arborescente, c'est que dans les forêts de l'Europe en général il y a une complète dominance d'une seule espèce (*Fagetum*, *Piceetum*, *Quercetum ilicis*) ou bien de deux (*Quercocarpinetum*, *Abieti-Fagetum*), tandis que, au Japon par exemple, la strate arborescente a tendance à être constituée de plusieurs espèces, jusqu'à une

dizaine ou plus. Les forêts nord-américaines que nous avons visitées pendant cette excursion semblent occuper une position à peu près intermédiaire entre ses deux extrêmes. Par ailleurs, dans les trois continents il semble aussi qu'on puisse faire ressortir une correspondance très évidente entre les composantes floristiques et structurelles de la végétation.

Méthode

Les données fournies par des tableaux phytosociologiques (ou bien obtenues par des relevés effectués selon des méthodes comparables) sont exprimées en nombre moyen d'espèces d'arbres par relevé. Seuls les arbres sont pris en considération, c'est-à-dire que, par exemple, la seule présence de jeunes tiges de *Fagus* dans la strate herbacée n'est pas considérée comme présence d'une espèce arborescente. Pour les températures, on a choisi les températures moyennes annuelles dans la mesure où elles étaient disponibles; autrement, pour les régions montagnardes, on a effectué une conversion à partir de la température au niveau de la mer. La précipitation a été exprimée sous forme de moyenne annuelle.

Valeurs observées

Les valeurs observées pour les différentes associations relevées par différents auteurs en Europe, au Japon et en Amérique du Nord ont été résumées dans le tableau I. La corrélation entre la composition de la forêt, la température et la précipitation annuelle est assez évidente; pour l'Europe on peut observer les valeurs orientatives suivantes:

Forêts	T moyenne	Précipitation
coniférienne	2°-6°	1 000-1 500 mm
décidue à hêtre	5°-10°	700-1 600 mm
décidue à chêne	8,5°-13,5°	700-1 500 mm
laurophille	12°-16°	400- 900 mm

Pour les autres régions de l'hémisphère boréal il n'a pas été possible de disposer de données détaillées de température et de précipitation, mais il semble s'agir de valeurs équivalentes. En ce qui concerne le nombre des espèces arborescentes, au contraire, on observe une différence nette entre l'Europe (pauvre en espèces) et le Japon (riche); ces différences existent surtout pour la forêt décidue:

Forêts décidues	Nombre d'espèces d'arbres		
	Min.	Moy.	Max.
En Europe	1,5	3,2	7,8
au Japon	7,3	8,8	13,5

Une autre différence est qu'en général, les forêts européennes n'ont qu'une seule espèce dominante (plus rarement 2 co-dominantes), tandis qu'au Japon on observe presque toujours un équilibre entre les espèces arborescentes. Le nord-est de l'Amérique présente des peuplements forestiers avec des caractères analogues à ceux du Japon, mais moins riches en espèces arborescentes.

Les rapports de dominance entre les espèces arborescentes dans les associations forestières ont été mises en évidence à l'aide de graphiques qui représentent en abscisse les classes de couverture moyenne et en ordonnée le nombre d'espèces pour chaque classe. De ces graphiques il ressort avec évidence que plus le nombre total des espèces arborescentes d'une association donnée est élevé, plus la tendance à la dominance d'une espèce sur les autres est faible. Si la végétation forestière renferme 2-4 espèces arborescentes, il est normal qu'une seule domine, tandis que si le nombre d'espèces arborescentes s'élève jusqu'à 8-10, il n'y a généralement pas de dominantes. La corrélation entre le nombre d'espèces présentes dans chaque association étudiée et la couverture moyenne de l'espèce dominante présente une régression linéaire très régulière.

TABLEAU I

Nombre moyen d'arbres et pluviosité et température moyennes de quelques associations végétales, selon différents auteurs

Association	Régions	Auteurs	Quantité moyenne d'espèces arborescentes par relevé				Pluviosité (hauteur)	Température moyenne
			sciérophylles	décidues	conifères	total		
EUROPE								
<i>Quercetum ilicis gallopr.</i>	Languedoc	Br. Bl. '36	—	0,7	2,0	2,7	700	15,0
<i>Quercus teucrietum siculi</i>	Sicilia	Gentile	—	1,8	2,4	4,2	900	12,0
<i>Quercetum cocciferae</i>	Catal.	Bolos	1,0	—	4,2	5,2	550	16,0
<i>Quercetum ilicis</i>	Menorca	Molinier	0,3	—	4,9	5,2	600	16,0
<i>Rhamneto-Cocciferetum</i>	Ebro	Br. Bl.	1,3	—	1,6	2,9	400	16,0
<i>Quercetum ilicis gallopr.</i>	Catal.	Bolos	0,4	0,3	3,3	4,0	550	16,0
<i>Quercus-Lentiscetum</i>	Catal.	Bolos	0,7	—	3,1	3,8	550	16,0
<i>Blechno-Quercetum robor.</i>	Irland	Br.-Bl., Tx.	—	2,4	0,8	3,2	950	9,0
<i>Blechno-Quercetum rob.</i>	NW. Spain	Tx.	—	3,0	0,1	3,1	1 500	13,5
<i>Quercus-Carpinetum typ.</i>	NW. Germ.	Tx.	—	7,8	—	7,8	1 000	8,5
<i>Endymio-Carpinetum</i>	Ardenne	Noirfalise	—	6,0	—	6,0	800	9,7
<i>Ulmo-Tilietum</i>	Pyren.	Negre	—	7,0	—	7,0	1 400	10,5
<i>Teucro-Quercetum petr.</i>	Pyren.	Negre	—	2,1	—	2,1	1 400	8,5
<i>Quercus-Carpinetum hung.</i>	Hungary	Simon	—	2,9	—	2,9	700	9,5
<i>Ostrya-Fraxinus Ges.</i>	Kärnten	Aichinger	0,8	5,6	—	6,4	1 200	9,5
<i>Quercetum cerris</i>	Sicilia	Gentile	—	3,0	—	3,0	1 000	10,5
<i>Fagetum</i>	Pyren.	Negre	0,2	1,2	0,1	1,5	1 400	7,5
<i>Blechno-Fagetum</i>	NW. Spain	Tx.	0,4	2,1	0,7	3,2	1 500	9,0
<i>Potentillo albae-Querc.</i>	Hungary	Pöcs	0,1	4,1	—	4,2	700	9,5
<i>Luzulo-Fagetum</i>	Hungary	Pöcs	0,4	3,0	—	3,4	700	8,0
<i>Fagetum silv. dentariet.</i>	Kärnten	Aichinger	0,2	1,5	—	1,7	1 200	5,0
<i>Aquifolio-Fagetum</i>	Sicilia	Gentile	—	2,2	0,9	3,1	1 000	10,0
<i>Asyneumati-Fagetum</i>	Sicilia	Gentile	0,5	1,3	—	1,8	1 600	7,0
<i>Fagetum elymetosum</i>	NW. Germ.	Tx.	3,8	—	—	3,8	1 000	7,0
<i>Fagetum silvatic.</i>	Sweden	Knoch	1,8	2,8	—	4,6	1 500	8,5
<i>Abietetum melampyret.</i>	Sweden	Knoch	3,4	0,3	—	3,7	1 500	6,0
<i>Polistico-Abietetum</i>	Pyren.	Negre	0,9	1,4	—	2,3	1 400	7,5
<i>Piceetum excelsae</i>	Kärnten	Aichinger	2,0	0,7	—	2,7	1 200	4,0
<i>Piceetum excelsae</i>	NW. Germ.	Tx. 1937	1,0	0,9	—	1,9	1 000	5,5
<i>Piceetum montanum</i>	Switzerl.	Br. Bl.	1,7	0,7	—	2,4	1 000	6,0
<i>Piceetum subalp. vaccin.</i>	Switzerl.	Br. Bl.	2,4	0,5	—	2,9	1 000	3,5
<i>Piceetum subalpinum v.</i>	Sweden	Knoch	1,3	0,9	—	2,2	1 500	5,0
<i>Rhodoro-Vaccinietum cembr.</i>	Switzerl.	Br. Bl.	3,6	—	—	3,6	1 000	2,0
JAPON								
<i>Saussureo-Betuletum Erm.</i>	Fuji	Myiaw.	0,4	1,0	—	1,4	2 500	
<i>Tsuga-Abies veitsch. Ges.</i>	Fuji	Myiaw.	2,4	2,2	—	4,6	2 200	
<i>Cacalio-Abietetum homolep.</i>	Fuji	Myiaw.	2,4	6,0	—	8,4	1 500	
<i>Abies homolepis-Betula Ges.</i>	Fuji	Myiaw.	0,7	6,4	0,2	7,3	1 400	
<i>Myricalio-Fagetum crenatae</i>	Fuji	Myiaw.	—	4,4	1,2	5,6	1 100	
<i>Corno-Fagetum crenatae</i>	Hakone	Myiaw.	—	9,4	4,1	13,5	800	
<i>Quercus glauca-Q. salic. Ges.</i>	Kanagawa	Myiaw.	1,8	2,5	9,2	12,5	200	
<i>Quercetum myrsinaef.</i>	Kanagawa	Myiaw.	1,3	2,2	4,8	8,3		
<i>Ardisio-Castanopsietum sieb.</i>	Kanagawa	Myiaw.	0,8	1,9	6,8	10,5		

Discussion

Le phénomène central est représenté par la végétation des forêts décidues, tandis que les données concernant les forêts sempervirentes du type laurophille d'un côté et du type boréal coniférien de l'autre, ne semblent avoir de valeur que pour une comparaison très générale. Nous nous limiterons donc à l'étude de la situation dans les forêts décidues des trois continents; la végétation sempervirente pourra être com-

prise par analogie. Il faut rappeler que dans l'histoire de la végétation du monde les forêts sempervirentes représentent les conditions originelles qui ont pu persister pendant toute l'ère mésozoïque. Ce n'est qu'au début du Tertiaire, sous un climat tempéré, que la forêt décidue a fait son apparition.

La végétation des forêts décidues est interprétée en Europe comme un complexe de groupements bien définis du point de vue floristique. Au Japon non

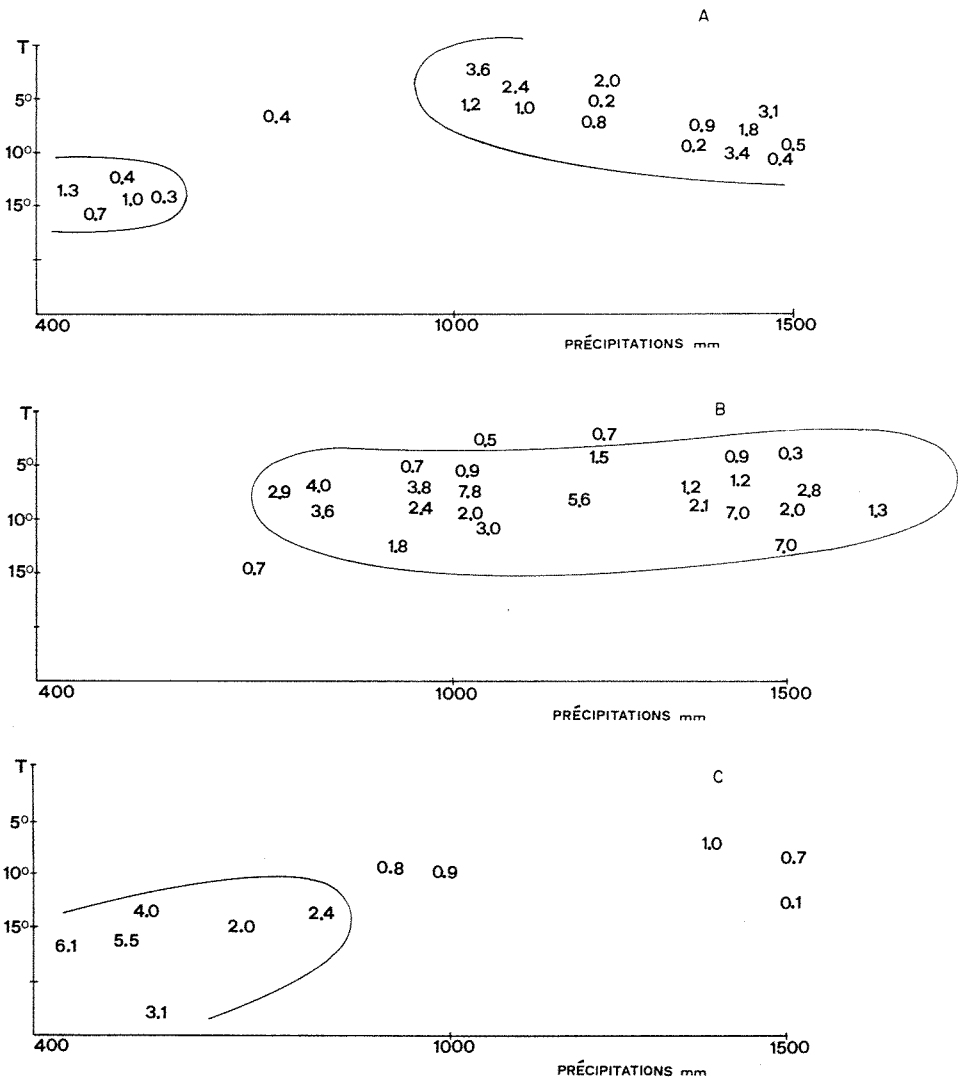


Figure 1. Nombre moyen d'espèces arborescentes par relevé en relation avec la température et les précipitations. A) Espèces de conifères; B) Espèces d'angiospermes décidues; C) Espèces d'angiospermes laurophilles.

plus il ne semble pas qu'il y ait de difficultés pour l'interprétation phytosociologique de la végétation. En Amérique du Nord-Est (au contraire) la végétation forestière est généralement conçue comme un continuum résultant de la superposition des espèces écologiques des différents arbres. Cette différence est probablement une question de méthode, et dépend du point de vue a priori que l'on adopte lorsqu'on regarde la végétation, mais il est possible que le choix de l'une ou de l'autre interprétation dépende aussi d'une réelle différence dans la structure de la végétation.

Les mécanismes qui portent à la diversification de la végétation forestière et à la possibilité de l'interpréter comme un ensemble d'associations peuvent être examinés maintenant :

a) La distribution des espèces sur un gradient discontinu est également discontinue : dans ce cas, l'association végétale est l'expression floristique des discontinuités du gradient. L'hypothèse selon laquelle la distribution des espèces sur un gradient continu serait elle-même continue, en plus de ne pas permettre la distinction de groupements végétaux, ne peut pas être vérifiée dans plusieurs cas ; par exemple, dans la zonation de la végétation du bord des marais les différentes unités de végétation sont bien évidentes, bien qu'elles soient étalées sur un gradient pédologique caractérisé par des variations continues d'humidité. La végétation tend, en effet, à constituer des groupements bien caractérisés du point de vue floristique même sur un gradient continu, si les facteurs écologiques varient d'une façon très rapide ; ce n'est que lorsque les facteurs présentent des variations continues et faibles que la distribution des espèces est plus semblable à un véritable continuum. En conséquence, la géomorphologie joue un rôle de

premier plan pour déterminer la diversification de la végétation, en particulier dans le cas des forêts naturelles. La végétation d'un pays montagnard comme le Japon tend à se grouper en unités bien délimitées, le contraire se passe dans la végétation d'une plaine.

b) L'occupation du domaine climatique tempéré par des espèces arborescentes décidues pendant le Tertiaire et surtout après les glaciations du Quaternaire a constitué un facteur important pour déterminer la structure de ces forêts. L'existence d'un espace écologique nouveau a donné aux espèces plus agressives l'occasion d'acquérir la dominance sur les autres espèces du complexe forestier, ce qui n'aurait été possible que d'une façon très lente dans un système bien protégé et, conséquemment, conservateur comme une forêt naturelle stable. Il faut pourtant conclure que les régions couvertes par les glaciations ont des chances élevées de posséder des forêts où domine une seule espèce.

c) La richesse de la flore phanérophytique semble être en relation inverse avec la latitude : les espèces arborescentes sont plus nombreuses dans les régions méridionales, tandis que dans le nord elles se raréfient. Lorsque le peuplement en plantes arborescentes est réduit à une seule espèce, celle-ci devient nécessairement espèce dominante ; même si les espèces arborescentes sont peu nombreuses, il y aura une probabilité très élevée que l'une d'elles devienne dominante ; le contraire se produit si la flore arborescente est riche.

d) Dans les pays densément peuplés, l'homme a modifié la végétation forestière pour obtenir des surfaces cultivées. Les morceaux de forêts survivantes sont bien séparés du point de vue géographique et écologique et peuvent donner l'impression de types tout à fait diffé-

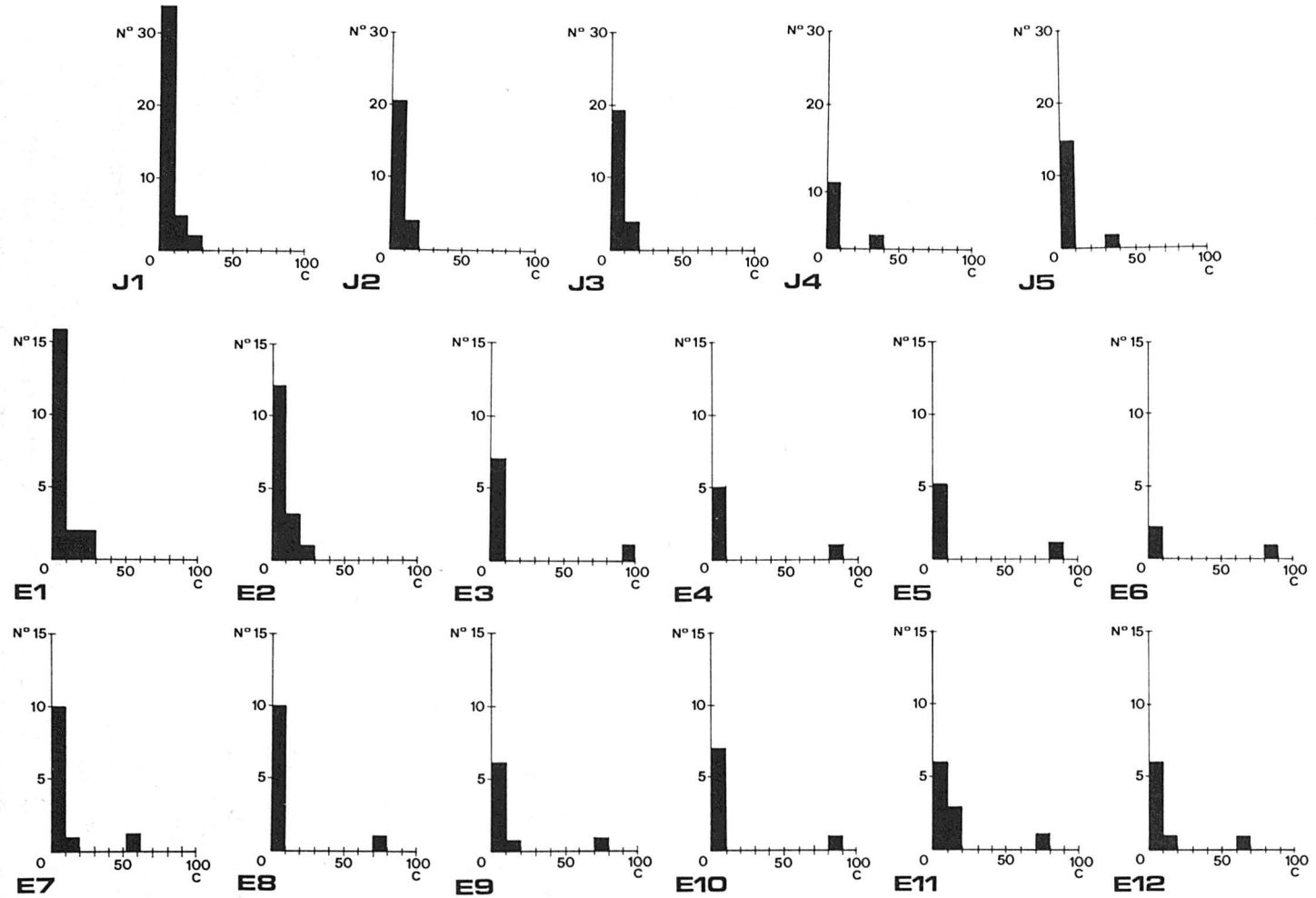


Figure 2. Classes de couverture des espèces arborescentes. Les valeurs de chaque association sont divisées en 10 classes de 10% d'amplitude; pour chaque classe on indique le nombre d'espèces présentes. J1) *Ardisio-Castanopsietum*, J2) *Quercus glauca* — *Q. salicina* Gesellschaft, J3) *Abies-Betula* Gesellschaft, J4) *Myricalio* — *Fagetum crenatae*, J5) *Cacalio* — *Abietetum*, E1) *Endymio* — *Carpinetum*, E2) *Dictamno* — *Tilietum cordatae*, E3) *Fagetum sylvaticae*, E4) *Fagetum boreoatlanticum elymetosum*, E5) *Piceetum subalpinum sphagnetosum*, E6) *Abietetum melampyreosum*, E7) *Quercetum teucr. siculi*, E8) *Quercetum ilicis*, E9) *Quercetum cocciferae*, E10) *Quercetum ilicis galloprovincialis*, E11) *Quercu-Lentiscetum*, E12) *Quercu-Cocciferetum*.

rents parce que les types intermédiaires ont disparu.

Conclusion

En conclusion, la discontinuité de la végétation est déterminée par: 1) *Discontinuités primaires*: provoquées par les facteurs du milieu. 2) *Discontinuités secondaires*. Une tendance à l'atténuation des discontinuités primaires est évidente dans le développement de la végétation et atteint son maximum dans les étages plus mûrs. D'une façon toute générale, la végétation forestière tend alors à éliminer les discontinuités primaires; autrement, par l'action de différents mécanismes, comme b), c), d) et autres; dans certaines situations elle peut coopérer à produire des discontinuités d'autre type, que nous appelons *secondaires*. L'ensemble des discontinuités primaires et secondaires détermine la différenciation de la végétation en unités floristiques interprétables comme associations végétales. Pour la végétation forestière en particulier, les différenciations résultantes deviennent évidentes par la dominance d'une es-

pèce arborescente (plus rarement d'un petit nombre d'espèces co-dominantes). Cette situation influence le microclimat de la station et les caractères du sol (discontinuités secondaires, créées par la végétation) et, par conséquent, la composition floristique de l'ensemble des espèces dépendantes. Au contraire, lorsqu'il n'y a pas de dominance évidente, les espèces tendent à se distribuer d'une façon homogène le long d'un gradient continu créé par elles-mêmes.

Ces considérations permettent d'interpréter les données exposées à la figure 2:

En Europe, il y a une superposition des facteurs de discontinuité primaire et secondaire, et cela détermine une situation optimale pour la différenciation de la végétation en groupements de composition floristique définie.

Au Japon, il y a de forts gradients géomorphologiques et la végétation se différencie en gradients floristiquement définis, mais généralement plus amples qu'en Europe. (Le grand nombre des es-

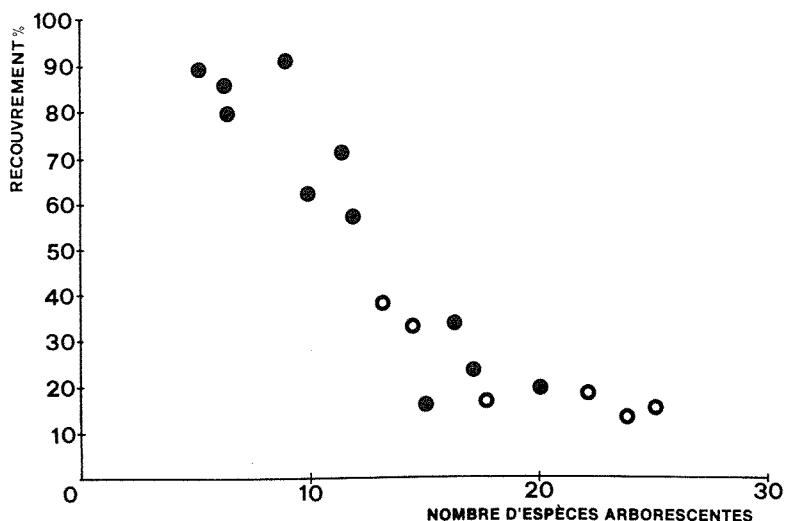


Figure 3. Corrélation entre le recouvrement moyen de l'espèce la plus fréquente et le nombre absolu des espèces arborescentes.

pèces arborescentes réduit les discontinuités secondaires).

En Amérique du Nord-Est, les fac-

teurs de discontinuités primaires et secondaires sont en général réduits au minimum et la végétation tend à se différencier d'une façon plus progressive.

ANALYSE PRÉLIMINAIRE DE QUELQUES FACTEURS ÉCOLOGIQUES INFLUENÇANT LA PRODUCTION DE LA SÈVE DE L'ACER SACCHARUM

André P. PLAMONDON

*Département d'aménagement et sylviculture
Faculté de foresterie et géodésie
Université Laval, Québec, Canada*

Résumé

L'auteur expose les résultats obtenus lors d'expériences réalisées à l'érablière expérimentale de la station forestière de Duchesnay, et les compare avec ceux que d'autres chercheurs avaient obtenus au Vermont. Il s'agit de déterminer les relations qui existent entre la production du sucre d'érable et certains facteurs hydrométéorologiques comme le rayonnement, la teneur en eau du sol et la température de l'air, de l'arbre et du sol.

Abstract

The author discusses the results of a research conducted at the experimental maple-forest of the Duchesnay forest, with those obtained by other authors in Vermont. The research was aimed at determining the relationships between maple sugar production and some hydrometeorological factors such as radiation, water contents of the soil and temperatures of the air, the tree and the soil.

Introduction

Au Québec, l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) est une essence climacique. Les conditions climatiques qui affectent une grande partie de son aire de distribution favorisent la production de la sève de l'érable.

Depuis plusieurs années, on cherche à comprendre les mécanismes de coulée de la sève de l'érable à sucre. Clark (1874) et Jones *et al.* (1903) ont été parmi les premiers à faire des études dans ce domaine. Cependant, ce n'est que vers les années 1950 que les recherches se sont vraiment développées. Aujourd'hui malgré plusieurs années de recherches, on ne comprend pas encore complètement le mécanisme de la coulée mais on connaît mieux les facteurs qui ont une influence sur celle-ci. On reconnaît les facteurs biologiques et génétiques, les facteurs relatifs aux trai-

tements sylvicoles et à la fertilisation, les facteurs technologiques comme la collecte par le système de tubulure et le pompage sous vide mais ce sont les facteurs hydrométéorologiques qui sont les véritables responsables des variations journalières et annuelles de la production de sève.

L'objectif de cette étude est de déterminer les relations qui existent entre la production du sucre d'érable et les facteurs hydrométéorologiques comme le rayonnement, la teneur en eau du sol et la température de l'air, de l'arbre et du sol.

Revue de littérature

Dès 1874, Clark a observé que les pressions positives et négatives dans les racines et dans la tige étaient reliées à l'écoulement de la sève. Il démontra

que la pression peut être induite dans la tige alors qu'il n'y a aucune pression dans les racines. Jones (1903) rassemble sur un même graphique la température de l'air et la pression de la tige. Il nota que la pression dans l'arbre ne dépassait la pression atmosphérique que lorsque la température s'élevait au-dessus de 0° C. La pression diminuait ensuite avec la température. À partir de mesures directionnelles de la pression dans l'arbre, il remarqua que la pression latérale est très faible alors que la plus forte pression est dirigée du haut vers le bas. Cependant, la pression du bas vers le haut devient la plus forte à la fin de la saison de coulée. En se basant sur les données de Jones (1903), Wiegand (1906) démontre que ni l'expansion des gaz, des liquides ou du bois, ni la transformation de la glace en eau ne peuvent expliquer l'amplitude des variations de pression observées dans l'érable à sucre.

Morrow (1950) a étudié la croissance des racines de l'érable à sucre en fonction de la température et de la teneur en eau du sol, enregistrées à toutes les périodes de l'année. Il rapporte que la croissance des racines est stimulée au printemps par l'élévation de la température du sol. Il semblerait aussi que la disponibilité en eau du sol soit un facteur déterminant dans la croissance des racines et qu'une carence en eau entraîne un arrêt de la croissance de celles-ci. La croissance des racines se fait principalement au printemps mais aussi, occasionnellement, durant l'hiver. Celles-ci peuvent croître même à des températures voisines du point de congélation.

Marvin et Greene (1951) ont trouvé que la réponse à la coulée était très variable lorsque des échantillons de bois d'érable à sucre étaient comparés (en laboratoire) dans les mêmes conditions expérimentales. Le volume et la

durée de la coulée varient selon que cette dernière est provoquée au printemps, en été, en automne ou en hiver. Les tiges, prises individuellement, commencent à couler à différentes températures et celles qui commencent à couler après une faible élévation de la température peuvent couler rapidement ou lentement. Deux sections d'une même tige, dans les mêmes conditions, ont aussi un régime de coulée différent. Même lorsque les tiges sont coupées en sections de plus en plus courtes, on remarque la même variabilité. Cela suggère que le mécanisme de la coulée est réglé au niveau cellulaire et que la cause de la variabilité pourrait être une différence dans le nombre de certains types de cellules ou dans l'activité biochimique de celles-ci.

Les expériences de Marvin et Greene (1951) ont également contribué à éclaircir certaines théories sur le mécanisme de la coulée. Une température inférieure au point de congélation et la formation de glace ne sont pas nécessaires avant la coulée. Cependant, la théorie des cellules vivantes (qui stipule que ce sont les cellules actives de l'arbre qui seraient responsables de la coulée) semblerait rendre compte d'une partie essentielle du mécanisme de la coulée.

On sait depuis longtemps qu'une variation de température est nécessaire à la coulée. En effet, une température nocturne inférieure à 0° C, suivie d'une montée de la température au-dessus de 0° C durant la journée, entraîne une augmentation de la pression dans les vaisseaux et éventuellement la coulée de la sève. En 1956, Marvin et Erickson ont fait mention d'une étude plus approfondie afin de déterminer les relations possibles entre la coulée de la sève et différentes variables dérivées de la température. Les données furent recueillies sur des érables rendus à maturité, aux mois de mars et avril des an-

nées 1950 à 1953, au Vermont. La température de l'air sous l'abri à 1,8 m du sol et à 9,1 m dans la cime, celle du xylème à 6 cm à l'intérieur de la tige, la température sous écorce de même que celle du sol et des petites branches (6 mm de diamètre) à 9,1 m du sol au centre de la cime ont été mesurées à l'aide de thermocouples et enregistrées sur un potentiomètre. Les thermocouples insérés dans les tissus étaient scellés avec du mastic thermal.

Ces données ont démontré que c'était la température des branches qui présentait la relation la plus nette avec la coulée de la sève. Fréquemment, un taux de coulée rapide survenait lorsqu'il n'y avait pas de changement dans la température du xylème et sous écorce, alors que la température des branches augmentait. Durant quelques jours ensoleillés avec vent froid, la température du xylème et sous écorce a augmenté de 10° C alors que la température des branches n'a pas dépassé 1° C et il n'y a pas eu de coulée. Il semblerait également que les arbres commencent à couler lorsque la température des branches dépasse le point de congélation et qu'une baisse de la température de celles-ci est suivie d'une baisse du taux de coulée. Cependant, le taux de coulée n'est pas proportionnel à l'ampleur de l'augmentation de température. Une période de gelée n'est pas absolument nécessaire pour qu'il se produise une coulée, mais une température inférieure à 0° C avant la coulée augmente grandement le taux de celle-ci. Durant les quatre années d'étude, les plus fortes coulées ont été observées après des tempêtes de neige fondante. Marvin et Erickson (1956) n'ont pas spécifié si ces tempêtes de neige étaient liées à une diminution de la pression atmosphérique et si celle-ci pouvait être responsable de ces coulées exceptionnelles. Un examen du modèle saisonnier de la température des rameaux et du débit de sève indi-

que que le mécanisme répondait plus fortement aux changements de température tard dans la saison que plus tôt. Il apparaît aussi que la variation dans la coulée s'associe plus facilement à la température des branches avant la coulée qu'à la température existante durant la coulée.

Marvin et Greene (1951) de même que Stevens et Eggert (1945) ont démontré que durant la période froide précédant la coulée, les tiges absorbent de l'eau ou une solution aqueuse provenant du sol. Si les tiges ne sont pas en état d'absorber, la coulée suivant la période froide est grandement réduite ou même annulée. Ces observations suggèrent qu'il doit exister une importante relation entre la température précédant la coulée et la coulée elle-même. Le cycle journalier n'est pas nécessairement le meilleur pour la coulée: un cycle de 36 ou 48 heures semble meilleur (Marvin, 1953). Marvin et Erickson (1956) ont observé les meilleures coulées après des tempêtes de neige fondante ou de pluie, c'est-à-dire après une période prolongée du cycle de l'absorption. L'importance de la période froide dans le cycle de la coulée est indéniable et une meilleure connaissance des conditions de température et de la disponibilité de l'eau du sol à cette époque de l'année pourrait apporter des renseignements intéressants.

Marvin (1958) suggère une explication partielle du mécanisme de la coulée. Le mécanisme produisant la pression de la sève et la coulée ne peut être basé sur un phénomène physique simple comme l'expansion due à la chaleur. Un point de vue plus acceptable serait que la coulée de la sève soit le résultat de l'interaction de deux ou plusieurs facteurs.

Durant la partie froide du cycle des températures, l'eau ou la solution contenue dans les vaisseaux est absorbée

par les cellules du xylème. Cette absorption est indépendante de la composition de la solution dans les vaisseaux et doit être en partie un phénomène physique. Elle ne semble pas causée entièrement par l'activité des cellules vivantes. La solution contenue dans les vaisseaux est alors remplacée par la solution absorbée par les racines. Cette phase d'absorption due au refroidissement est appelée période de conditionnement. Il semble exister une corrélation entre cette dernière et le volume de la coulée durant la période de réchauffement.

Après un conditionnement adéquat, la pression de la sève devient de plus en plus forte lors d'une augmentation de température et il y a coulée. Il est évident que les cellules vivantes sont nécessaires et que la composition de la solution vasculaire est importante. Le mécanisme doit être osmotique et la pression dépend comme la coulée d'une différence de concentration entre les cellules de rayon.

Site expérimental

Cette étude fait partie d'un projet d'ensemble visant à déterminer l'effet de l'éclaircie et de la fertilisation sur le rendement en sève de l'érable à sucre (Robitaille, 1975).

L'érablière expérimentale est située à la station forestière de Duchesnay dans la zone climacique de l'érablière à bouleau jaune. Cette association occupe 80% de la superficie du site expérimental, dont le reste est occupé par l'érablière à hêtre. L'érablière est en pente faible sur un flanc sud à l'abri des vents dominants et sa superficie est de 66,3 acres (26,8 ha). L'âge moyen des arbres est de 60 ans à la souche si l'on exclut les rémanents. Le peuplement se compose de 214 tiges marchandes à l'acre (534 tiges/ha) dont

76% sont des érables à sucre de diamètre moyen de 8 po (20,3 cm).

En ce qui concerne le sol, on trouve généralement des podzols humo-ferriques orthiques et, sporadiquement, des brunisols dystriques orthiques. C'est un sol relativement fertile où le drainage varie de rapide à bon.

Méthode et matériel

L'influence de la température et de la teneur en eau du sol sur la coulée a été déterminée en mesurant simultanément ces deux paramètres hydrométéorologiques ainsi que la production de sève et la teneur en sucre de trois érables rapprochés et identiques. Les lectures quotidiennes étaient prises durant la période de la coulée et trois fois par semaine durant le reste de la saison à l'aide d'hydro-thermomètres (Soil Test, MC-310A) installés à 10, 20, 30 et 50 cm de profondeur. En tout, douze blocs de résistance furent calibrés au laboratoire. La prise de ces données a débuté en mars 1975.

D'autres informations météorologiques comme la température sous abri (thermomètre min-max, thermographe), le rayonnement net (bilanmètre Swissteco; modèle S-1) et le rayonnement global (pyranomètre Bellani) ont été mesurés en sous-bois durant la période de coulée. Le signal du bilanmètre fut intégré continuellement (Black *et al.*, 1974) et imprimé toutes les 30 min. à l'aide d'un synchronisateur et d'un compteur d'impulsions imprimeur Sodeco (PL 103).

En plus, afin de comprendre l'effet de la température sur les mécanismes de coulée, un quatrième arbre fut équipé de 13 capteurs pour mesurer la température de la cime, du tronc et des racines dès mars 1976. Les signaux furent enregistrés à tour de rôle durant 1,5 min. à l'aide d'un synchronisateur multiple

(stepping switch Clare type 20), sur un potentiomètre enregistreur (Easterline Angus, Model T171B) à bande de papier.

Les cinq thermocouples furent utilisés pour mesurer la température dans les branches et les racines de diamètre inférieur à 1 cm. La tête de référence fut placée en contact avec une diode insérée dans le tronc de l'arbre. Les autres données de température furent mesurées à l'aide de huit diodes (FD 300) calibrées au laboratoire.

Résultats et discussion

VARIATIONS HORAIRES DES PARAMÈTRES MESURÉS

La figure 1 illustre les variations horaires de la coulée, de la teneur en sucre, du rayonnement net, du rayonnement global et de la température de l'air durant une journée nuageuse. Les variations des mêmes paramètres pour une journée ensoleillée sont illustrées sur la figure 2.

Les taux de coulée diffèrent d'un arbre à l'autre mais suivent à peu près la même tendance. Le taux de coulée est environ huit à neuf fois supérieur durant la journée ensoleillée. La teneur en sucre de la sève semble plus faible par temps nuageux mais il est difficile de conclure avec un échantillonnage aussi faible. Quant à la forte teneur en sucre mesurée au début de la période de coulée, on l'attribue en partie au fait que c'est l'eau dont la teneur en sucre est élevée qui dégèle la première le matin. La sève proviendrait du chalumeau, de l'entaille ou des cellules végétales bordant cette dernière.

Dans l'ensemble, le rayonnement global suit l'allure de la coulée plus fidèlement que le rayonnement net. Le rayonnement global est une mesure de la radiation incidente et réfléchiée de courte longueur d'onde, laquelle a une influence prépondérante sur la température des branches. Marvin et Erickson (1956) ont découvert une forte corréla-

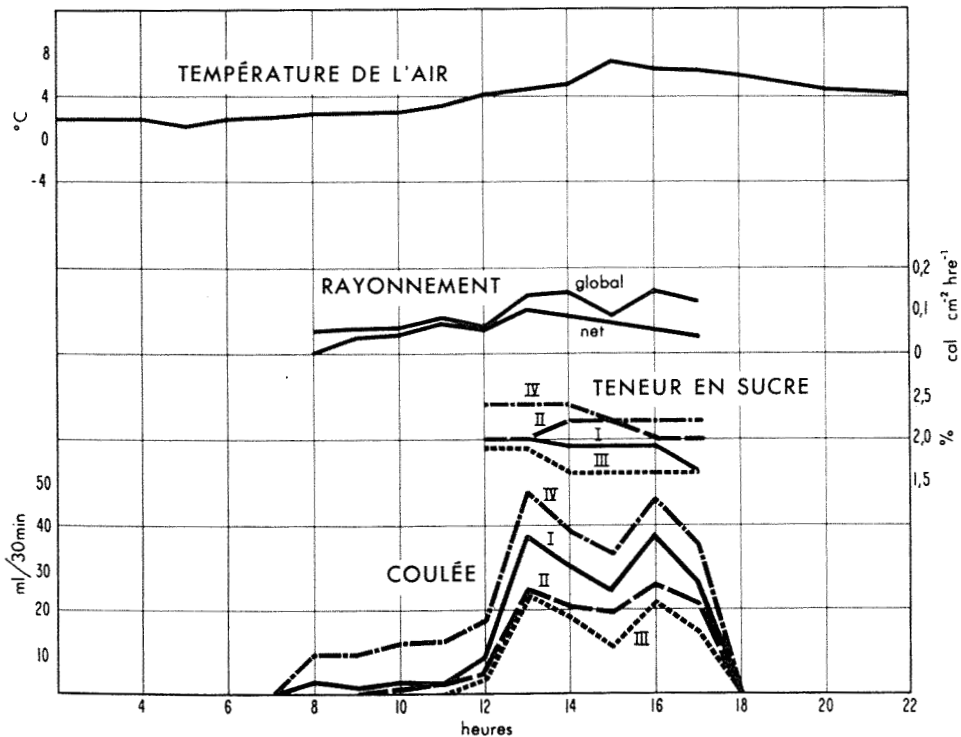


Figure 1. Variations horaires des paramètres mesurés par temps nuageux (31-03-76).

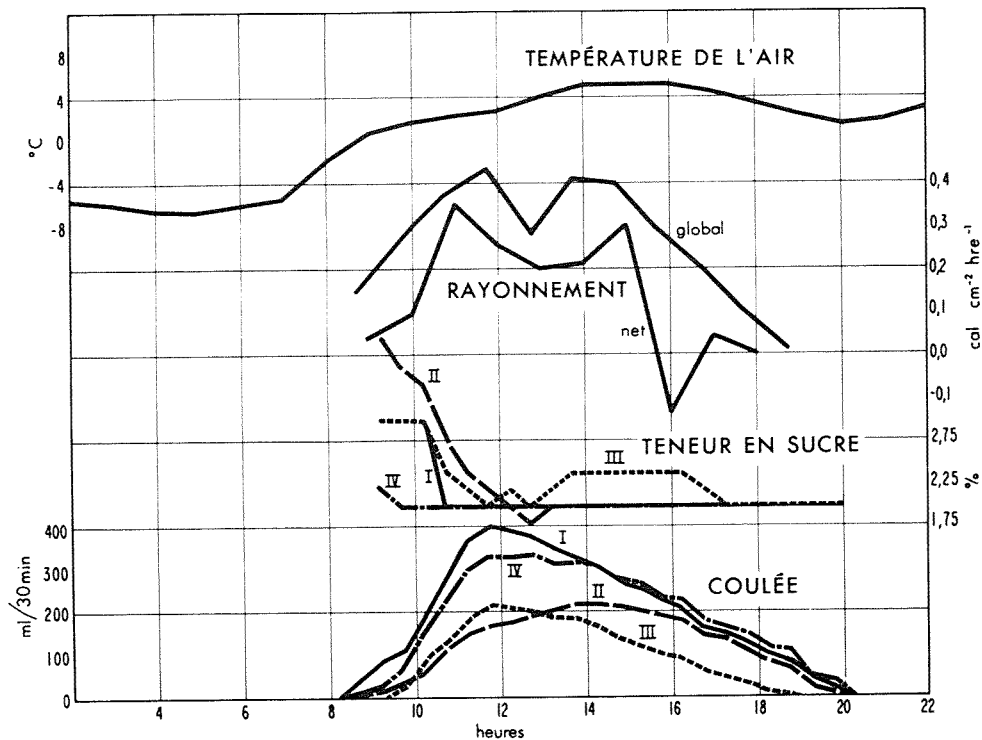


Figure 2. Variations horaires des paramètres mesurés par temps ensoleillé (10-04-76).

tion entre cette température et la coulée. Les données de température recueillies en différents points d'un arbre le 10 avril 1976 sont reproduites à la figure 3. Elles suivent l'allure de la coulée de cette journée-là.

TENEUR EN EAU DU SOL

La détermination des caractéristiques de rétention en eau du sol nous a permis de constater que la capacité de ré-

tention est similaire près de chacun des trois arbres choisis. De façon générale, celle-ci diminue avec la profondeur du sol.

La tension de l'eau du sol durant la période de coulée de 1975 est présentée à la figure 4. Comme il fallait s'y attendre, la tension durant cette période, qui correspond à la fonte de la neige, est faible et l'eau est disponible en quantité suffisante. Actuellement, nous n'avons

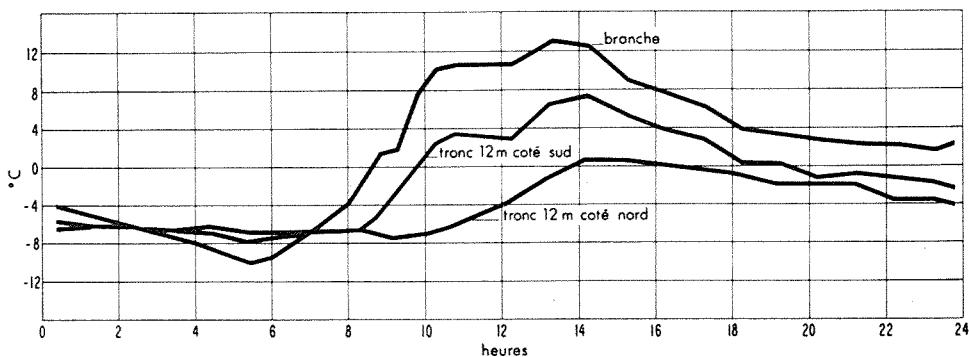


Figure 3. Variations horaires de la température mesurée à trois points dans un arbre (10-04-76).

pas assez de données pour pouvoir établir une relation entre la teneur en eau du sol durant l'été et la coulée du printemps suivant.

VARIATIONS SAISONNIÈRES DE LA COULÉE

Les variations de la coulée et de la température de l'air durant la période des sucres de 1975 sont illustrées à la figure 4. Si l'on observe la coulée individuelle de chacun des arbres on constate que l'arbre 2, qui est généralement le plus productif au début de la saison, devient à partir du 7 avril le moins productif. Par contre, l'arbre 1 passe du moins au plus productif le 7 avril.

On remarque une certaine relation entre la coulée et la température, mais cette relation n'est pas toujours évidente. En plusieurs occasions, une température maximum élevée entraîne une forte coulée. Du 12 au 17 avril, la température maximum augmente continuel-

lement. La coulée durant cette période a augmenté les 12, 13 et 14 pour ensuite diminuer du 15 au 17 avril. L'examen des températures minimales montre qu'il n'y a pas eu de gelée les 16 et 17 avril et ceci expliquerait la forte diminution de la coulée.

On a effectué une analyse des corrélations simples et multiples entre la coulée journalière du printemps 1975 et les paramètres climatiques correspondants. Les résultats figurent au tableau I.

La température minimum et le rayonnement global expliquent respectivement 51 et 44% des variations de la coulée. Ensemble, ils expliquent 60% de ces variations. Étant donné que la coulée est premièrement un processus biologique, il est normal que les variables climatiques ne présentent pas de très fortes corrélations avec la production de sève.

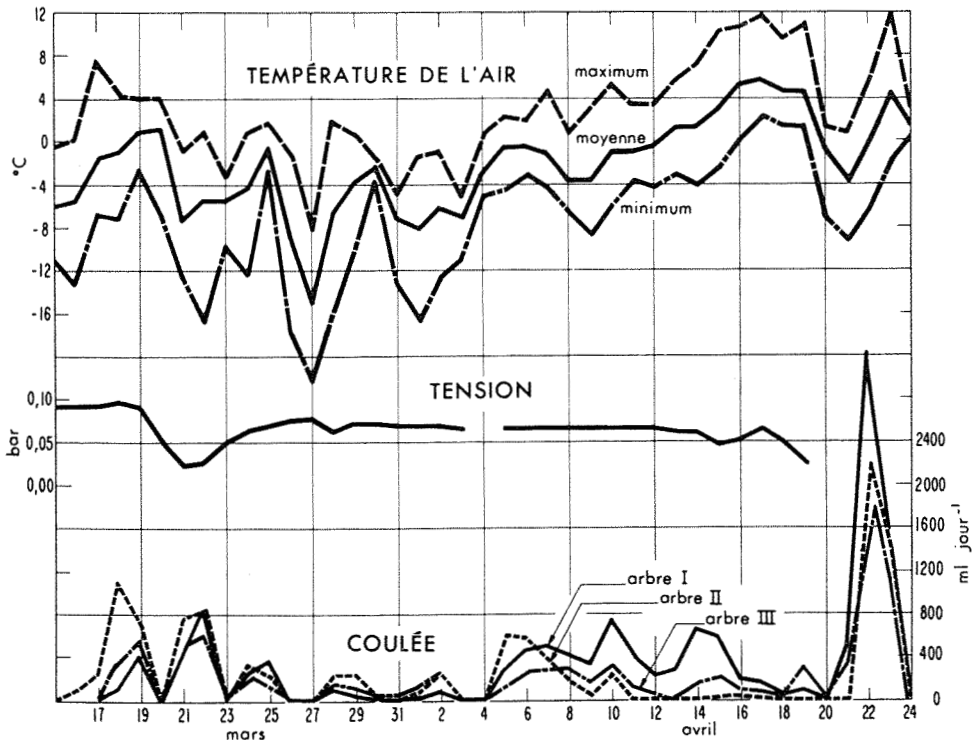


Figure 4. Variations journalières de la coulée, de la tension de l'eau du sol et de la température de l'air du 15 mars au 24 avril 1975.

TABLEAU I

Coefficients de corrélation simples ou multiples entre la coulée journalière et les paramètres climatiques (N = 11).

Variables indépendantes	r^2 ou R^2	F
Température minimum	0,51	9,4*
Rayonnement global	0,44	7,0*
$\Delta T = T_{\max} - T_{\min}$	0,39	5,7*
Rayonnement net	0,12	1,2
Température maximum	0,01	0,1
T_{\min} et rayonnement global	0,60	5,9*
T_{\min} et ΔT	0,53	4,6*

* significatif à 95%

Conclusion

L'analyse préliminaire des données recueillies au cours des printemps 1975 et 1976 semble corroborer les résultats obtenus au Vermont. Ces derniers résultats seraient donc applicables à l'érablière expérimentale de Duchesnay. Cependant, la mesure de certains paramètres sera poursuivie dans le but de déterminer l'importance relative des conditions climatiques du printemps par rapport à l'influence des conditions de croissance, durant l'été précédant la coulée.

De plus, un autre aspect du projet consistera à estimer l'influence de la teneur en eau du sol durant la période estivale, sur la coulée du printemps suivant. Ce facteur n'a pas été étudié au Vermont. Dans ce but, l'arbre no 3 sera irrigué afin de garder la tension de l'eau du sol inférieure à 0,5 bar, tandis que l'arbre no 2 sera privé d'eau par le creusage d'une tranchée et l'application d'une feuille en matière plastique. La tension sera maintenue entre 1 et 4 bars si possible. L'arbre no 1 servira de témoin, c'est-à-dire qu'il n'y aura aucune modification des conditions naturelles.

Ces informations nous permettront d'orienter nos efforts vers une amélioration de la productivité de nos érablières. Parmi les mesures possibles, mentionnons le drainage, l'irrigation, l'éclair-

cie et l'épandage d'un paillis afin de modifier les conditions du site. De plus, ces analyses nous permettront d'identifier les meilleurs sites pour l'établissement futur d'érablières de production.

Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre d'un projet dirigé par le Service de la recherche du Ministère des terres et forêts. Je remercie Made-moiselle Lise Robitaille, présidente du comité de l'érablière expérimentale ainsi que le personnel de la station forestière de Duchesnay pour leur collaboration. Cette étude a été rendue possible grâce à une subvention du Service canadien des forêts (CRFL, contrat OSU5-0156).

Références

- BLACK, T. A., P. A. TANG, C. S. TAN, J. R. CURTIS and K. G. McNAUGHTON, 1974. Measurement techniques used in forest hydrometeorology. — Dep. Soil Sc. Univ. Br. Columbia. Final Rep., 78 p. (Non publié).
- CLARK, W. S., 1874. The circulation of sap in plants. — Eleventh A. Rep., Mass. Agric. Coll., 7: 26-38.
- JONES, C. H. *et al.*, 1903. The maple sap flow. — Vt. Agr. Exp. Stn. Bull. N° 103.
- MARVIN, W. J., 1953. Recent research on sugar maples. — J. chem. Educ., 30: 262-264.
- MARVIN, W. J., 1958. The physiology of maple sap flow. — In: K. V. Thimann, (Ed.). The physiology of forest trees, 95-124. Ronald Press, New York.
- MARVIN, W. J. and R. O., 1956. A statistical evaluation of some of the factors responsible for the flow of sap from the sugar maple. — Pl. Physiol., 31: 57-61.
- MARVIN, J. W. and M. T. GREENE, 1951. Temperature-induced sap flow in excessed stems of *Acer*. — Pl. Physiol., 26: 565-580.
- MORROW, R. R., 1950. Periodicity and growth of sugar maple surface layer roots. — J. For., 48: 875-881.
- ROBITAILLE, L., 1975. L'érablière expérimentale de Duchesnay. — Min. Rich. Nat., Québec., Bull. Ressources, VI (6): 12-14.
- STEVENS, C. L. and R. L. EGGERT, 1945. Observations on the causes of sap flow in red maples. — Pl. Physiol., 20: 636-648.
- WIEGAND, K. M., 1906. Pressure and flow of sap in the maple. — Am. Nat., 40: 409-453.

HISTOIRE POSTGLACIAIRE DE LA FORÊT DÉCIDUE DU QUÉBEC

Pierre RICHARD

Département de géographie
Université de Montréal, Montréal, Canada

Résumé

Par la méthode de reconstitution de la végétation à partir des diagrammes polliniques, l'auteur retrace l'histoire de la végétation du Québec méridional depuis la fin de la dernière glaciation, en insistant plus particulièrement sur la forêt décidue. Les zones de végétation, comprimées et disloquées au sud de l'inlandsis pendant la durée de la glaciation, se sont, depuis, progressivement disposées le long d'un gradient latitudinal.

Abstract

Using a reconstruction of vegetation based on pollen analysis, the author gives his view of the history of Southern Quebec vegetation after the end of the last ice age, with a special emphasis placed on deciduous forests. The vegetation zones, which had been compressed and broken to the south of the ice sheet during the glaciation, seem to have then progressively occupied their present position on the latitudinal gradient.

Introduction

La forêt décidue du Québec (figure 1) appartient essentiellement aux domaines climatiques de l'érablière à caryer, de l'érablière laurentienne et de l'érablière à bouleau jaune (Grandtner, 1966). Bien que dans ces domaines, du moins dans les plus septentrionaux d'entre eux, les associations climatiques qui colonisent les stations mésiques admettent la présence de conifères comme la pruche (*Tsuga canadensis*) et le pin blanc (*Pinus strobus*), ce sont les essences caducifoliées qui occupent largement le paysage forestier. Sur les stations à drainage lent ou excessif, ou sur des types de sols particuliers, des peuplements de conifères peuvent en outre s'être développés. La forêt décidue du Québec apparaît ainsi comme une mosaïque de peuplements de feuillus et de peuplements de conifères, avec une très nette prépondérance des premiers.

Le but de cet exposé est de résumer les connaissances disponibles sur l'histoire postglaciaire de la forêt décidue du Québec, et de replacer ainsi cette formation végétale dans une perspective temporelle dépassant celle du dynamisme des séries évolutives. L'analyse pollinique est une méthode particulièrement bien adaptée à la reconstitution de l'histoire de la végétation régionale au niveau des domaines climatiques de végétation (*sensu* Grandtner, 1966), surtout lorsqu'il s'agit de sédiments tourbeux ou lacustres.

Quelques considérations sur la méthode d'analyse pollinique permettront de préciser certains problèmes, et de définir les résultats pouvant être atteints par son application.

Considérations méthodologiques

À l'exception du bouleau jaune (*Betu-*

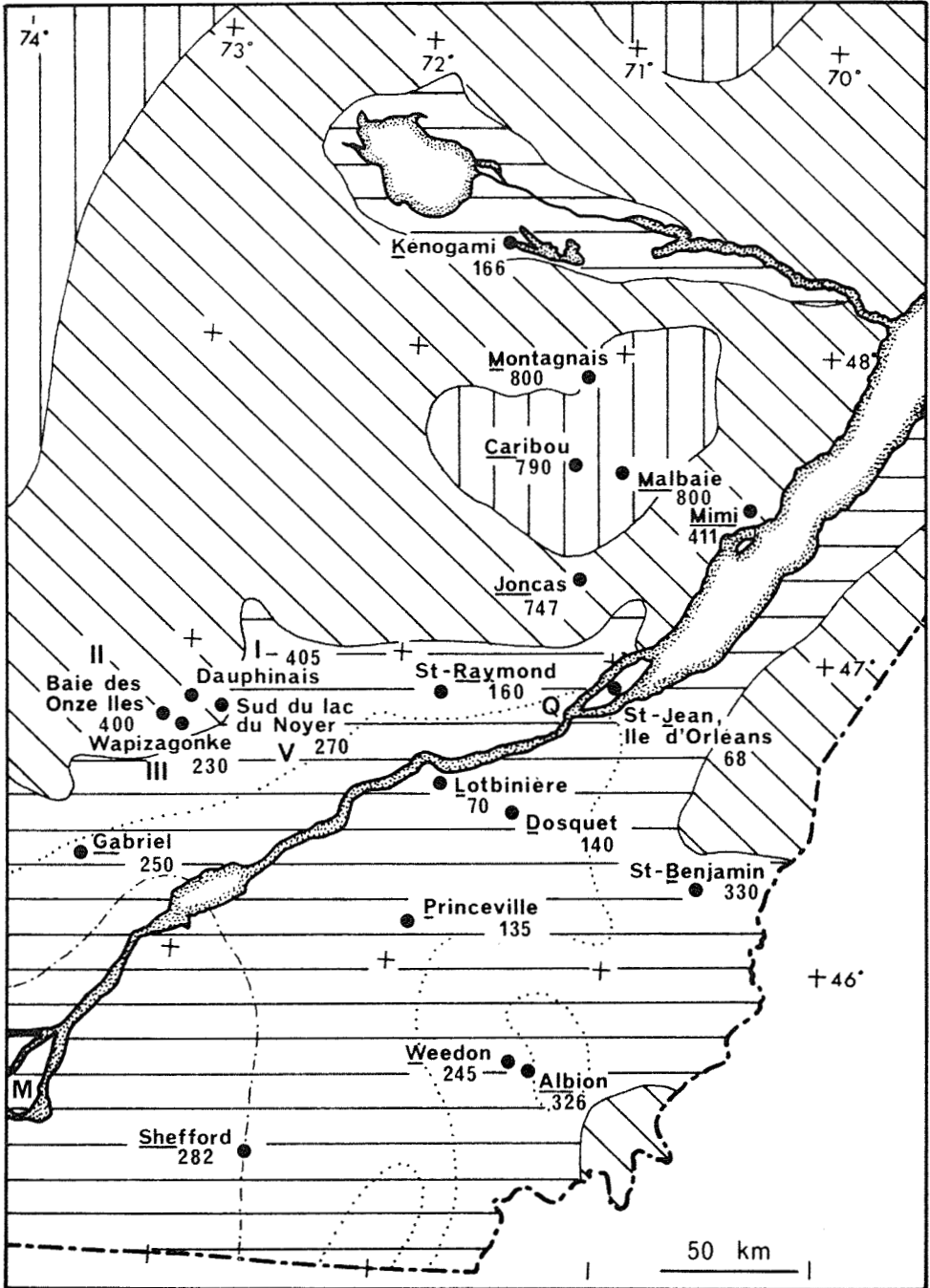


Figure 1. Domaines de végétation du Québec méridional central et localisation des stations étudiées par l'analyse pollinique. Les lettres soulignées réfèrent aux sigles de la figure 2. Hachures verticales: pessière; hachures inclinées: sapinière; hachures horizontales: érablière. Les domaines de l'érablière à bouleau jaune, de l'érablière laurentienne et de l'érablière à caryers sont délimités par des traits discontinus. M. et Q: villes de Montréal et de Québec. Altitude des stations exprimée en mètres.

la alleghaniensis) et des chênes (*Quercus* spp.), toutes les espèces arborescentes de la forêt décidue du Québec sont sous-représentées par leur pollen dans les tourbes et les sédiments lacustres. L'érable à sucre (*Acer saccharum*), essence majeure de la forêt décidue du Québec, est particulièrement affecté. Ce fait entraîne de grandes difficultés dans la reconstitution du paysage végétal par l'analyse pollinique. Les palynologues qui ont travaillé au Québec dans le passé ont le plus souvent, pour reconstituer la végétation, traduit directement les dominances polliniques constatées dans les diagrammes, par des proportions analogues des essences dans la végétation contemporaine des divers spectres polliniques. Une étude des relations entre le spectre pollinique actuel et la végétation contemporaine, au niveau des domaines climaciques, a permis de pallier ces difficultés, au moins en partie (Richard, 1976). Pour la forêt décidue du Québec, comprise dans les trois domaines de l'érablière, il a été établi que des pourcentages polliniques de l'ordre de 1 à 2 étaient suffisants pour en inférer l'existence de peuplements extensifs d'érable à sucre. Ces pourcentages peuvent être moindres, lorsque la proportion des stations susceptibles de porter l'érablière est faible dans le paysage, ou lorsque des domaines climaciques conifériens se situent à proximité (Richard, 1973). Les peuplements végétaux situés en bordure des lacs et des tourbières, ou sur les tourbières mêmes, sont le plus souvent très différents de ceux de la végétation régionale et masquent, par un apport pollinique local ou extra-local (Janssen, 1967) l'apport pollinique de cette végétation régionale.

De très nombreux facteurs affectent la représentation pollinique d'unités de végétation déterminées. Les passer en revue sortirait du cadre de cet exposé. L'interprétation des diagram-

mes polliniques en termes de végétation, telle que nous l'appliquons, consiste essentiellement à rechercher les spectres polliniques des diagrammes correspondant aux spectres actuels des domaines climaciques de végétation reconnus au Québec. Lorsque la correspondance est étroite, un domaine climacique analogue à l'actuel en est déduit pour la période considérée. Lorsqu'il y a des différences, elles sont interprétées soit comme l'expression d'une variabilité au sein d'un domaine climacique existant actuellement, soit comme le reflet d'un domaine climacique inédit. Le domaine climacique porte le nom de l'association végétale d'équilibre (climax), colonisant les stations mésiques, à sol zonal, sous un climat général donné.

Les domaines climaciques ainsi reconstitués admettent autant de variabilité que les domaines climaciques actuels et que les associations végétales qu'ils regroupent, dans un contexte écologique donné. Il ne s'agit donc pas d'une projection, dans le passé, de concepts rattachés à la théorie du monoclimate, mais d'une *adaptation* à la reconstitution de la végétation de la théorie du polyclimate, dans ce qu'elle a de plus souple (Whittaker, 1953). La reconnaissance d'unités hiérarchisées ne nie pas le « comportement individualiste » des éléments de la végétation, mais permet d'exprimer les regroupements les plus significatifs de ces derniers. La notion de domaine climacique, appliquée à la reconstitution de l'histoire de la végétation, recouvre une réalité dont la valeur heuristique apparaîtra par la suite.

L'histoire de la forêt décidue du Québec pourra être esquissée après un bref survol de l'ensemble de l'histoire de la végétation du Québec méridional, depuis le retrait de l'inlandsis wisconsinien.

Schéma général de l'histoire postglaciaire de la végétation du Québec méridional

Cette esquisse touche principalement la partie centrale du Québec méridional (figure 1). En raison de la taille de la région et de la diversité des provinces physiographiques, les conditions écologiques sont très variées, tant en ce qui concerne la géologie de la roche en place et celle des dépôts meubles quaternaires, qu'en ce qui a trait au climat, aux sols ou à la végétation. Cette variabilité ressort aussi dans l'histoire de la végétation, chaque type reconstitué étant affecté d'un assez grand méta-chronisme (figure 2).

Le schéma général de l'histoire postglaciaire de la végétation du Québec méridional, dans l'état actuel de nos connaissances, est le suivant.

La déglaciation fut suivie par une période de désert périglaciaire de durée variable suivant les endroits. Dans certaines régions occupées par des mers postglaciaires ou des lacs proglaciaires, le désert périglaciaire et la toundra qui lui a succédé sont généralement absents.

La toundra tardiglaciaire est particulièrement bien représentée dans les séquences polliniques du Québec. Méta-chronique, son âge varie de 11 400 ans au sud-est de Montréal, à 7 600 ans dans le Parc des Laurentides. Sa durée est également assez variable. La toundra peut représenter un simple stade de migration de la flore, à certains endroits, mais a certainement constitué une formation stable à d'autres. Enfin, il est possible de distinguer une toundra surtout herbacée, d'une toundra dominée par les arbustes comme *Salix*, *Betula glandulosa*, *Alnus crispa* et *Juniperus*.

La période de conquête du paysage par le couvert forestier, ou période d'afforestation, est variée et métachronique

à l'échelle du Québec méridional. Elle s'est effectuée soit par la constitution d'une forêt ouverte à *Picea mariana*, *Betula glandulosa* et *Alnus crispa*, soit par l'intermédiaire d'une forêt ouverte à *Populus tremuloides* et *Juniperus* (probablement l'espèce *communis*). Le paysage végétal de cette époque peut avoir été la taïga, lorsque l'épinette est présente.

Par la suite, le domaine climacique forestier de la pessière à *Picea mariana* s'est constitué. Il fut plus tard remplacé par celui de la sapinière à *Abies balsamea* et *Betula papyrifera*. Ces domaines climaciques ont représenté, avec des variations, les stades ultimes de l'histoire de la végétation dans le Parc des Laurentides. Dans les basses terres et sur leur pourtour, de même que dans les Appalaches, d'autres domaines climaciques plus thermophiles leur ont succédé.

Le domaine de la sapinière à bouleau jaune (*Betula alleghaniense-Abietetum balsameae*) peut être retracé à certains endroits, mais ce stade est souvent escamoté, lorsque l'évolution de la végétation se fait vers l'érablière.

Enfin, au sud du Québec les divers domaines de l'érablière (*Aceretum*) ont été atteints.

Histoire postglaciaire de la forêt décidue du Québec

Dans ce cadre général de l'histoire de la végétation du Québec, l'histoire postglaciaire de la forêt décidue semble avoir été celle d'une migration d'éléments comparables à ceux de l'actuelle zonation latitudinale de la végétation.

LA TREMBLAIE-PARC

L'analyse pollinique des sédiments de certains gisements localisés au nord de la limite de la mer Champlain ou au

Age en milliers d'années ¹⁴C

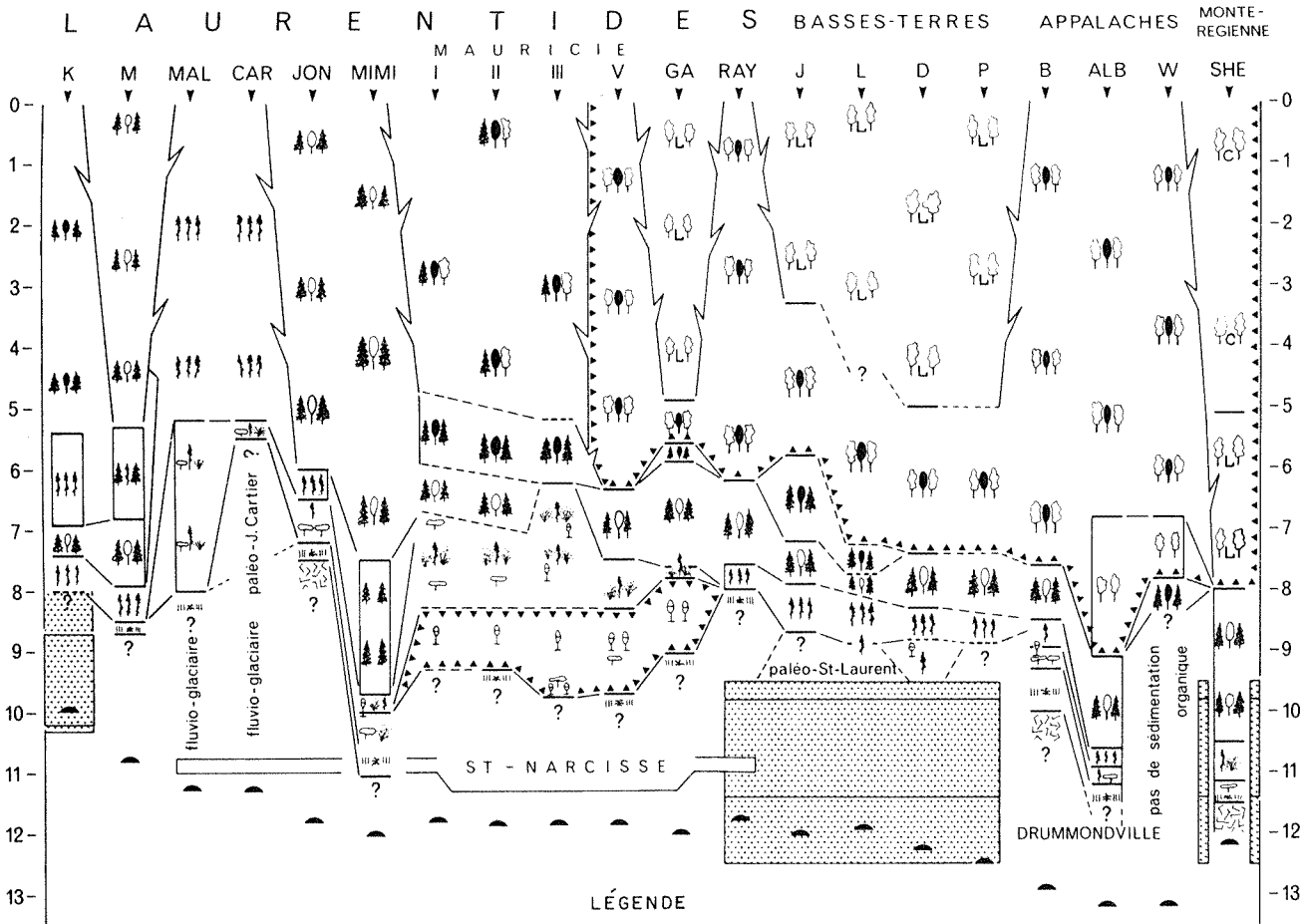


Figure 2. Reconstitution de l'histoire de la végétation du Québec méridional central. Les sigles réfèrent aux stations de la figure 1. Les forêts décidues sont entourées de triangles. Les mots St-Narcisse et Drummondville réfèrent à des complexes morainiques frontaux. Les pointillés représentent des mers postglaciaires. L'époque de déglaciation est donnée par les demi-cercles noirs.

- LÉGENDE
- | | | | |
|--------------------------------|-------------------------------|---------------------------------------|------------------------------------|
| Sapinière à bouleau jaune.... | Erablière à caryers..... | Pessière fermée..... | Tremblante..... |
| Sapinière à bouleau blanc.... | Erablière laurentienne..... | Pessière ouverte..... | Bétulaie à bouleau glanduleux..... |
| Sapinière à épinette noire.... | Erablière à bouleau jaune.... | Pessière ouverte à aulne crispé..... | Toundra..... |
| Sapinière "pure"..... | Erablière "pure"..... | Pessière ouverte à bouleau glanduleux | Désert périglaciaire..... |

nord de grands lacs proglaciaires a toutefois livré des spectres dont l'interprétation conduit à la reconstitution d'un paysage original, dominé par une tremblaie ouverte à *Juniperus*. Une telle formation végétale n'a pas d'équivalent actuel au Québec. Sa mise en place semble avoir été favorisée par l'existence d'une barrière géographique, qui empêchait la migration des essences forestières vers le nord. *Picea*, qui constitue dans nos régions le genre forestier pionnier après le retrait de l'inlandsis, n'aurait pas pu franchir l'obstacle constitué par la mer de Champlain ou les lacs proglaciaires, à cause de ses diaspores relativement lourdes. Le tremble (*Populus tremuloides*), dont les graines sont légères et plumuleuses, a pu franchir l'obstacle et grâce à l'absence de compétition, occuper la quasi-totalité du paysage végétal. La tremblaie-parc a donc été le premier type de forêt décidue à s'installer au postglaciaire. Elle a disparu lorsque, la barrière géographique ne jouant plus, *Picea*, *Abies* et *Betula* ont pu remonter vers le nord. Cette formation se situe il y a environ 9 à 10 000 ans, mais apparaît aussi légèrement métachrone, à l'échelle du territoire étudié (figure 2).

L'ÉRABLIÈRE

Pour ce qui est de l'érablière, elle s'est constituée il y a environ 8 000 ans au mont Shefford, au sud-ouest de la région, mais n'est apparue qu'il y a environ 5 500 ans en basse Mauricie en raison de la latitude, de l'altitude et de l'époque plus tardive de la déglaciation (figure 2). Le domaine climacique de l'érablière à bouleau jaune peut être retracé en Mauricie, dans les basses terres du Saint-Laurent et dans les Appalaches. Dans les basses terres, ce domaine, le plus septentrional et le plus rigophile de la zone de forêt décidue, fut remplacé il y a environ 5 000 ans par le domaine de l'érablière laurentienne.

Au mont Shefford, le domaine de l'érablière à bouleau jaune apparaît coïncé, au sens donné à ce terme par Danseureu (1956). En effet, l'interprétation des données disponibles indique le remplacement du domaine climacique de la sapinière à bouleau blanc directement par celui de l'érablière laurentienne.

L'ÉRABLIÈRE « INITIALE »

Au site de l'Albion, dans le cours supérieur de la rivière Saint-François dans les Appalaches, l'interprétation du diagramme pollinique conduit à la reconstitution d'un paysage dominé par l'érablière, où seul *Acer saccharum* est présent. Les essences accompagnant généralement l'éérable à sucre dans l'un ou l'autre des domaines climaciques actuels sont absentes, ou très dispersées. À titre d'hypothèse, on peut penser que le climat relativement chaud et sec de l'époque (maximum pollinique de *Quercus* et de *Pinus strobus*) a pu ralentir la migration du bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*).

Enfin, le domaine climacique de l'érablière à caryer n'a pu être retracé qu'au mont Shefford, depuis environ 5 000 ans (figure 2).

Conclusion

L'interprétation, en termes de domaines climaciques, des résultats de l'analyse pollinique n'a pas permis de reconnaître d'inversion dans le remplacement des types de végétation. Les changements sont unidirectionnels. On peut cependant reconnaître des variations dans la composition de la végétation, reflétées par des fluctuations dans les courbes polliniques de diverses essences. Ces fluctuations sont toutefois indépendantes de la nature du domaine climacique concerné. Elles représentent des adaptations climatiques ou édaphiques qui n'affectent guère la composition de la végétation des stations mésiques.

D'après les études effectuées sur les relations entre la végétation actuelle et le spectre pollinique qu'elle produit, on a vu qu'il était possible de reconstituer l'histoire postglaciaire de la végétation du Québec méridional en termes de remplacement des domaines climatiques. Certains domaines ont été coincés; l'effusion de certaines essences a conduit à la constitution de domaines de végétation inédits. Cette méthodologie de l'interprétation des diagrammes s'applique bien au Québec, et à ceux des états d'Amérique qui partagent leur frontière avec le Québec. Plus au sud, et particulièrement au sud de la limite méridionale d'extension de l'inlandsis wisconsinien, il devient impossible de reconnaître les domaines climatiques dans les diagrammes polliniques.

Les travaux américains indiquent un mélange assez intime des flores boréales et tempérées durant le pléniglaciaire. Il semble donc que la phytocinétique post-wisconsinienne ait tendu à reconstituer progressivement l'actuelle zonation latitudinale de la végétation, à partir d'un stock où les éléments floristiques des diverses zones voisinaient dans le paysage. Le «tamisage» croissant des espèces par les conditions de l'environnement explique la netteté avec laquelle les diverses zones de végétation peuvent être reconstituées au Québec, en comparaison des régions au sud de l'inlandsis. Le phénomène peut être comparé à un ressort sur lequel s'échelonnent les diverses zones de végétation. Au pléni-wisconsinien, le ressort est comprimé et les éléments floristiques sont mélangés au sud de l'inlandsis. Lors du retrait du glacier, le

ressort se décomprime vers le nord, et les zones de végétation reprennent progressivement leur position sur le gradient latitudinal. Le Québec étant relativement nordique, même les stations les plus méridionales se situent dans une zone relativement décomprimée du ressort, et ont pu ainsi enregistrer un remplacement assez net des zones de végétation. Cette comparaison, sans rendre compte de tous les cas, illustre néanmoins le mécanisme majeur de la recolonisation végétale postglaciaire, notamment pour la forêt décidue. Il n'est en aucun cas possible d'imaginer un simple mouvement vers le sud, puis vers le nord, de zones de végétation ayant conservé leur intégrité avant, durant et après la glaciation.

Références

- DANSEREAU, P., 1956. Le coincement, un processus écologique. — *Acta Biotheor.*, 11: 157-158.
- GRANDTNER, M. M., 1966. La végétation forestière du Québec méridional. — Presses Univ. Laval, Québec, 216 p.
- JANSSEN, C. R., 1967. A comparison between the recent regional pollen rain and the sub-recent vegetation in four major vegetation types in Minnesota (U.S.A.) — *Rev. Palaeobotan. Palynol.*, 2: 331-342.
- RICHARD, P., 1973. Histoire postglaciaire de la végétation dans la région de Saint-Raymond de Portneuf, telle que révélée par l'analyse pollinique d'une tourbière. — *Naturaliste can.*, 100: 561-575.
- RICHARD, P., 1976. Relations entre la végétation actuelle et le spectre pollinique au Québec. — *Naturaliste can.*, 103: 53-66.
- WHITTAKER, R. H., 1953. A consideration of the climax theory: the climax as a population and pattern. — *Ecol. Monogr.*, 23: 41-78.

SOIL MICROBIAL ACTIVITY UNDER BEECH AND SPRUCE STANDS

Lore STEUBING

*Institut für Pflanzenökologie
Justus Liebig-Universität, Giessen, Germany*

Résumé

L'auteur expose les résultats d'expériences sur l'activité microbienne dans les sols de peuplements de hêtre et d'épicéa. Ces expériences ont été réalisées à la fois en laboratoire et sur le terrain, sur le plateau de la Haute-Solling, près de Göttingen.

Abstract

The author discusses the results of experiments on soil microbial activity under beech and spruce stands. They were conducted both in laboratory and on sample plots in the High Solling, near Göttingen.

Introduction

With the beginning of the IBP Program a lot of integrated ecological research in the Federal German Republic was concentrated on sample plots on the plateau of the High Solling, a mountain range about 500 m high, and about 55 km from Göttingen. The Solling was selected because it represents one of the largest deciduous forest areas in Germany, dominated by natural acidophilous beech forest (*Luzulo-Fagetum*). There are areas of pure stand of beech but also some of planted spruce stands (*Picea abies*). The geological substrate is the same for the two types of forests and consists of triassic red sandstone covered with a thick layer of loess loam. It was thus possible to study and compare the primary and secondary production on sample areas of beech and spruce stands in close proximity to one another (Ellenberg, 1971). I will point out some relations between forest type, soil organisms and soil development.

Many different biochemical processes in the soil are caused by the microorganisms. They are mainly responsible for the biological activity of the soil. This complex can be measured with several methods. For the most part I used the soil respiration as criterion of the biological activity (Steubing, 1970; Kunze, 1969).

Methods

Measurements of soil respiration were taken partly in the field using the absorption method (Haber, 1959), partly in the laboratory using the Warburg apparatus (Domsch, 1961). Determinations of energy content followed the method of Lieth (1968).

Results

Figure 1 indicates that the tree species influences the qualities of the soil: under the spruce stands the C content is higher than under beech stands

especially in the organic top layer. The N content is higher only in the top horizon, and therefore the spruce soil has wider C/N ratios throughout the whole depth and there are lower pH values down to 20 cm (Ulrich *et al.*, 1971).

The result of the study of how the microflora responsible for the biological activity in these two soils is distributed was that algae and fungi had higher

values, and bacteria lower values, under spruce than under beech stands. This distribution has been influenced by the hydrogen ion concentration. Bacteria and Actinomycetes have optimal development in \pm neutral substrates, while fungi dominate more in acid soils. The algae distribution is also influenced by the acidity of the substrate. *Cyanophyceae* — we could isolate *Nostoc*, *Anabaena* and *Phormidium* — and diatoms are less abundant in acid soils than the

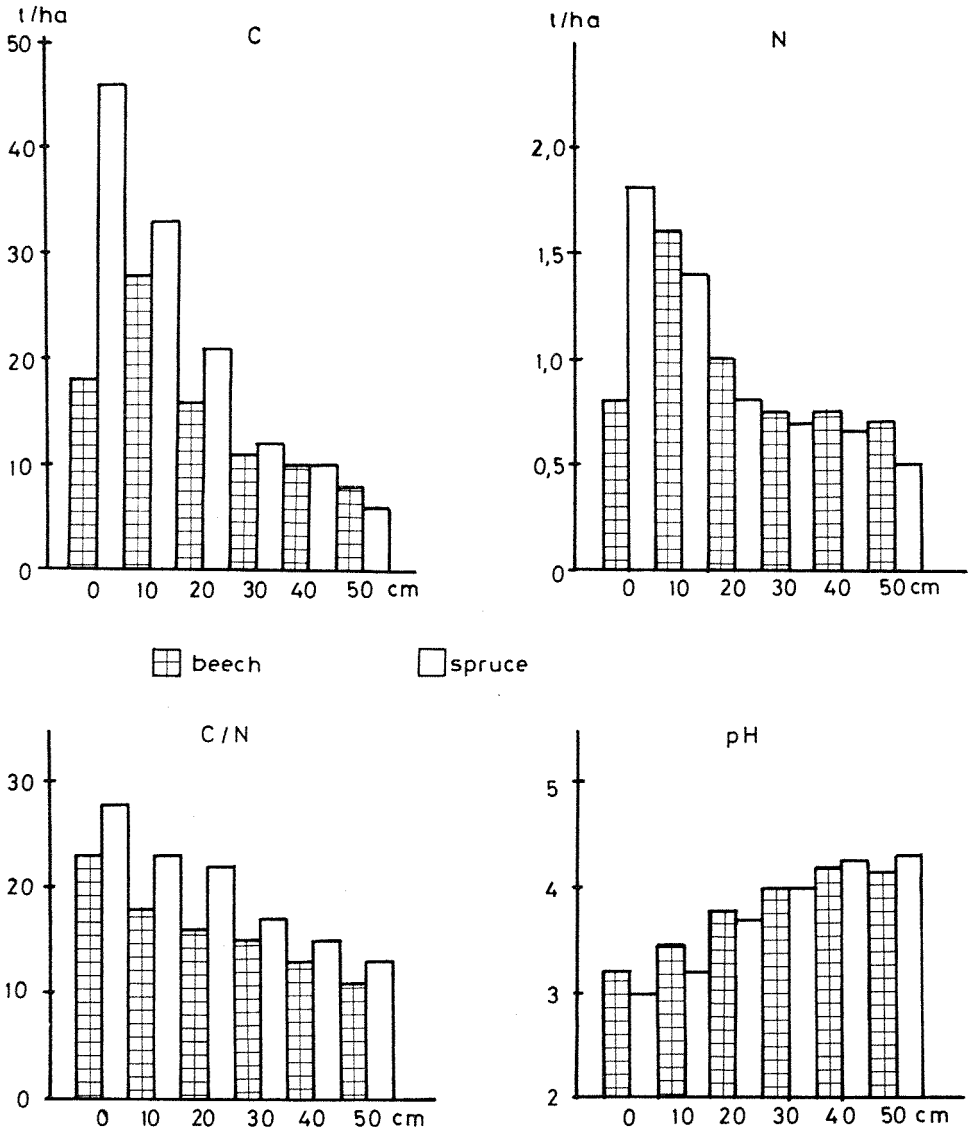


Figure 1. Content of carbon and nitrogen, C/N ratio and pH values of different horizons under beech and spruce stands (according to Ulrich *et al.*, 1971).

Chlorophyceae; the latter species, represented mainly by the *Chlorococcales*: *Chlorella vulgaris*, *Pseudochlorella subsphaerica*, *Polysphaera composita* and *Muriellopsis spec.* are not appreciably limited by the soil reaction.

The algae are less important for the turnover of the organic substances in the soil and their biomass is small compared with that of the heterotrophs. The microbes are commonly concentrated in the upper layers of the soil and therefore the highest biological activity is generally found in this zone. Using the Warburg technique we also registered, under optimal temperature and humidity conditions during the laboratory experiments, higher respiration activity in the litter and a lower one in the humus horizon (Fig. 2). In these labora-

tory experiments the activity of the spruce soil was greater than that of the beech, and these results were in agreement with those obtained in the field. Respiration measurements under environmental conditions during the vegetation period gave somewhat higher values under spruce than under beech stands (Fig. 3).

The microbial population is responsible for the decay of the litter. Every year a large amount of dead organic substances is added to the soil, about 3,6 t/ha under beech and about 2,5 t/ha under spruce stands (Heller, 1971). Consequently the microbial population has a lot of different organic compounds to use as source of food and energy. Cellulose and lignin are the most abundant constituents of the litter. Table I indicates the content of these compounds in three horizons of the Solling soil. The amount of both substances declines with the depth especially from the organic to the mineral horizon.

TABLE I

Average annual values of cellulose and lignin content in soil samples under beech and spruce stands of the Solling

Layer	beech soil		spruce soil	
	cellulose %	lignin %	cellulose %	lignin %
F	19	44	21	48
H	13	36	14	48
A ₁	2	4	2	3

Over the whole year more cellulose and lignin are yielded under spruce than under beech stands. The microbial destruction of the organic substances can lead to the total mineralisation, but with each step of the mineralisation other organic litter components are also delivered. With declining growth of molecules it becomes easier for the microorganisms to utilize them. The decay of special compounds serves at the same time for the synthesis of humus components.

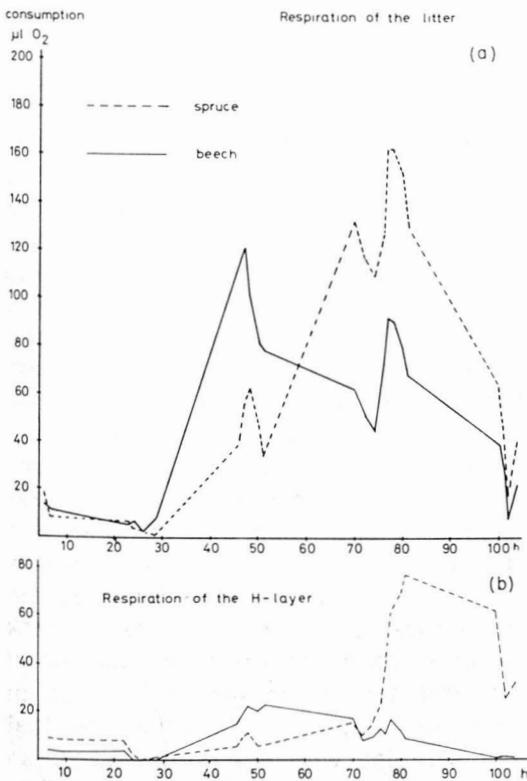


Figure 2. Potential respiration values of litter (a) and humus (b) samples under beech and spruce stands collected from the Solling (laboratory conditions).

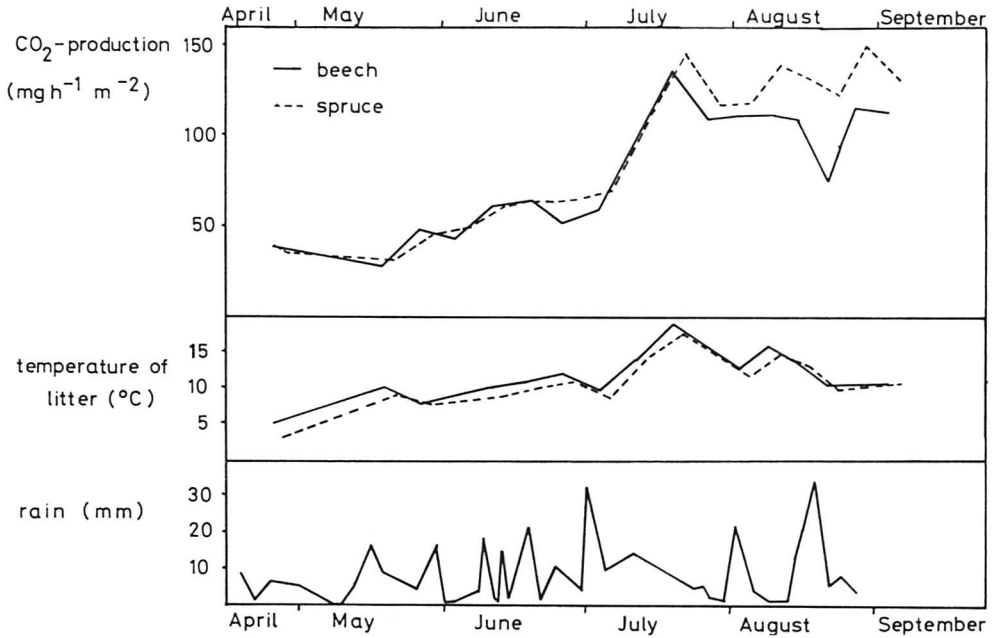


Figure 3. Actual respiration values under beech and spruce stands under environmental conditions.

Figure 4 demonstrates the destruction of leaf tannin and pure tannin in the beech soil under laboratory conditions. There can be seen not only the decomposition of tannin but also the synthesis of gallic acid as a new product of the microbial attack on tannin (Gnittke, 1973).

It was of interest to study the speed of microbial decomposition of different kinds of litter and to investigate if any special components exerted a retarding effect on the biological activity of the soil. To study the alteration of the cellulose and lignin content in the course of decay of beech litter, samples were collected from the Solling. Green beech leaves were picked up from the ground when they were being shed in fall. Other samples were discoloured leaves of the litter at various stages of decay. The content of cellulose in green leaves is much higher than that of lignin, but the relative amount of lignin increases with the age of the litter because the microorganisms can more easily attack cellulose than lignin (Fig. 5). The loss of fat and tannin is similar to that of cellulose. Figure 6 demonstrates that soil samples with 5% incubated green beech leaves presented a higher CO₂ exhalation — as end-product of litter mineralisation — than samples with more or less decomposed litter added.

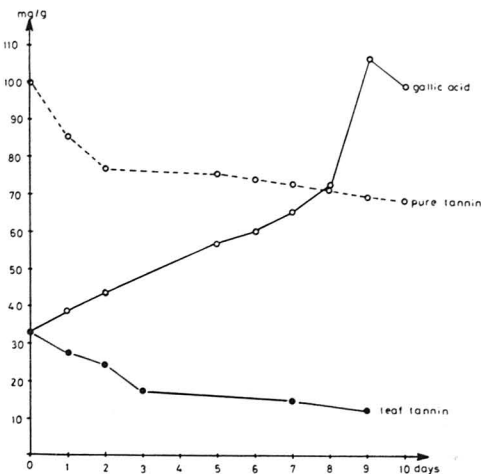


Figure 4. Decomposition of vegetal tannin and synthesis of gallic acid (Gnittke, 1973).

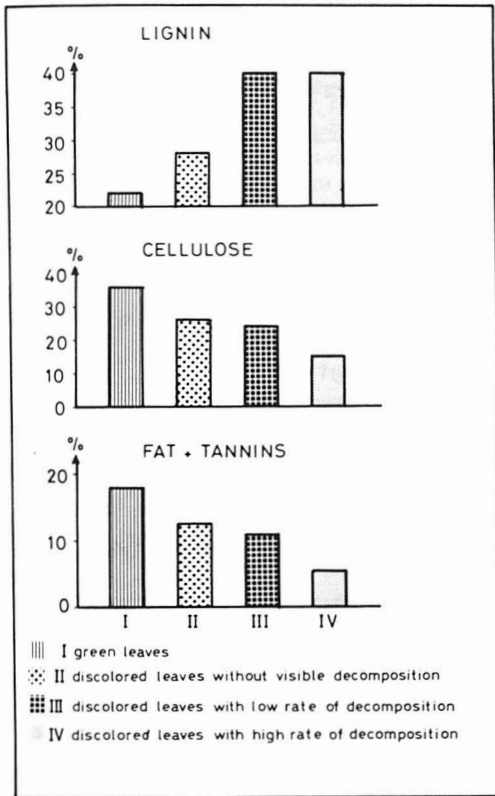


Figure 5. Content of lignin, cellulose, fat and tannin in beech leaves of different stages of decomposition.

The next step was to prove what are the relations between respiration intensity during the microbial attack on special components of the litter and the energy content of this material. We added 20% of litter, bark, wood or buds to the humus and observed the soil activity during 96 hours (Fig. 7). The lowest values come from the humus layer. By addition of the different organic materials the respiration curves of the H layer increases. There is a high and very pronounced maximum when beech wood is added to the humus, but this curve declines, after about 66 hours, below the respiration curve which results from the microbial destruction of buds. The curves for humus with added bark or litter remain below the discussed curves. The experiments with the

spruce soil gave similar results. The diagram 7b shows that the microbial respiration during the decomposition of needles of the litter and of wood causes a considerable increase of the curve. It is of interest that the maximum of the humus spruce wood sample is about 20 hours later than that of the beech wood humus mixture. The decay of needles from the litter stimulates the respiration of the microbes more and earlier than the decomposition of fresh green needles. Contrary to that of the beech bark, the respiration value of the spruce bark soil mixture remains scarcely above the curve of the humus without added material.

The Table II indicates the caloric values of beech and spruce humus, of litter, bark and wood, and also the average respiration values of humus with or without addition of the mentioned organic material. In agreement with Ovington and Heitkamp (1960), and Runge (1973) the energy content of the spruce material is higher than that of

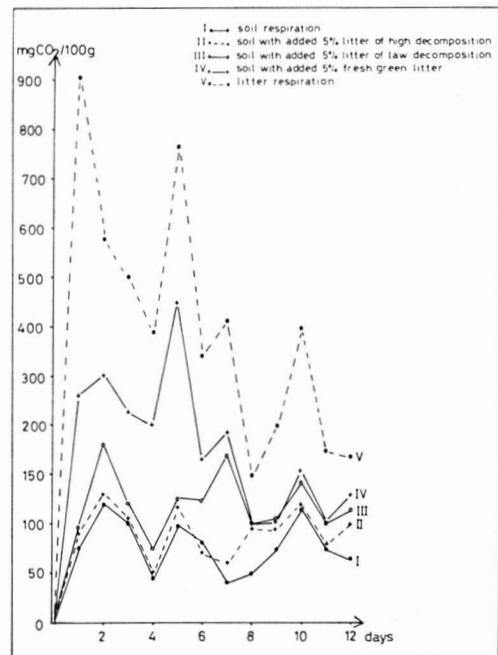


Figure 6. Potential respiration values of beech soil samples with added litter.

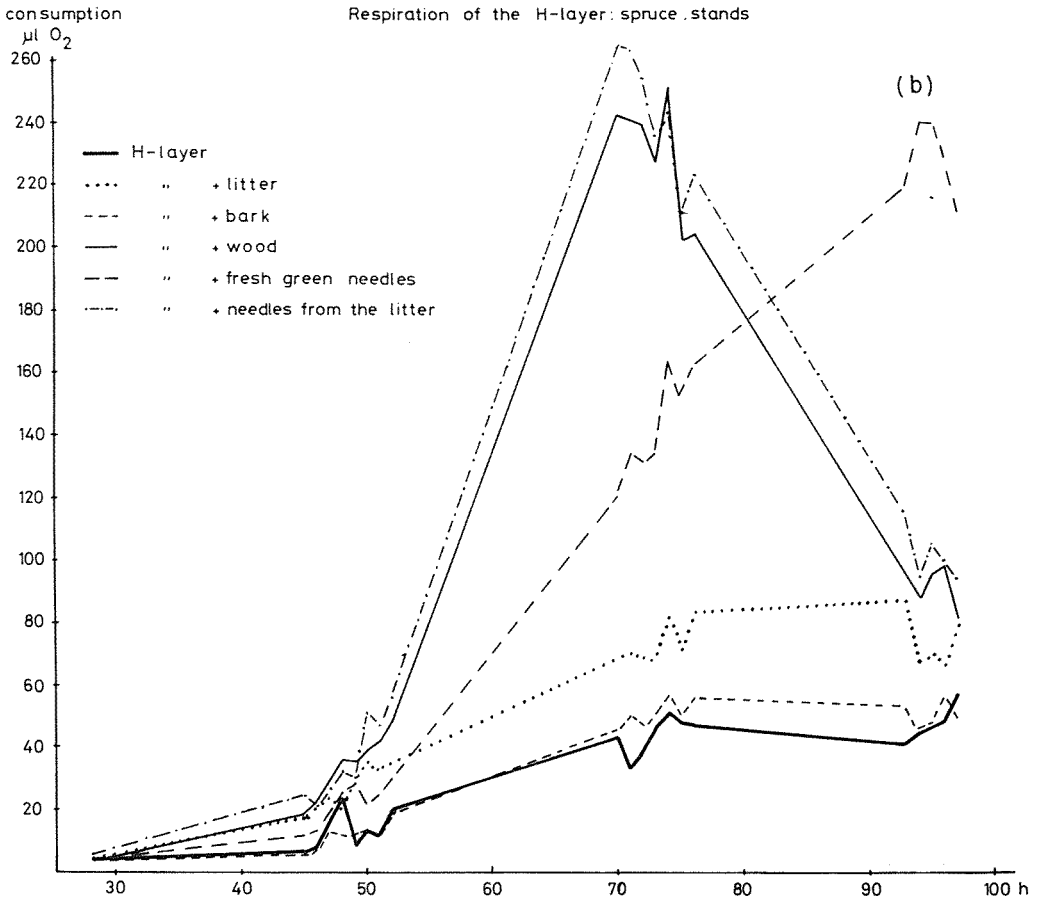
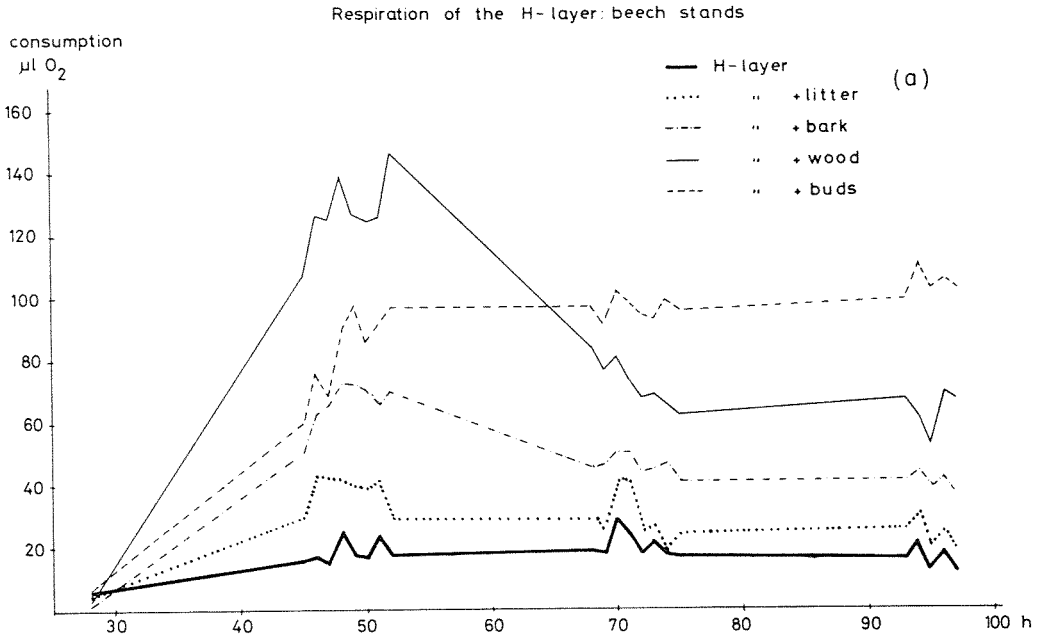


Figure 7. Potential respiration values of H layer with litter compartments of beech (a) and spruce (b).

TABLE II

Soil respiration and energy content of the humus layer with added organic material from beech and spruce

Object	Caloric value cal/g	Respiration	
		48 h $\mu\text{l O}_2$	76 h $\mu\text{l O}_2$
Beech soil:			
H-layer	2 815	29	21
litter	4 769		
H-layer + litter		44	28
bark	5 029		
H-layer + bark		76	43
wood	4 867		
H-layer + wood		145	69
Spruce soil:			
H-layer	3 705	28	51
litter	4 737		
H-layer + litter		20	83
bark	5 571		
H-layer + bark		10	57
wood	4 885		
H-layer + wood		38	209

the beech. Comparing the respiration values it is typical that the measurement after 48 hours gives lower values, and after 76 hours higher values for the spruce soil than for the beech soil samples. The highest caloric values come from bark, but the respiration values were significantly lower than those which are given for wood with considerably less energy content. The explanation of these results could be that there are \pm antibiotic substances in the bark. In this case it seems to be possible that the microbes need a certain time to adapt to the special components.

It is well known that there is a high content of tannin in most barks and in addition to this there is resin in the spruce bark. The energy value of these substances is very high compared to cellulose and therefore there is a big difference in heat of combustion values for the different plant material (Table III).

But just the high concentration of tannin and resin seems to be respon-

sible for the low respiration activity of the microbes in the spruce soil with added spruce bark. Lewis and Starkey (1968) pointed out that higher concentrations of vegetal tannins hinder the decomposition of organic compounds. Gnittke (1973) added pure tannin in different concentrations to soil samples and observed at the beginning of the tannin incubation a retarding effect on the soil respiration. To the same extent as the adaptation increases, the respiratory intensity of the decomposing fungi rose. It was remarkable in the figures 2 and 7 of this paper that the respiration maxima of the spruce soil always came later than those of the beech soil.

TABLE III

Energy content of litter components
(Runge, 1973)

Substance	Caloric value (kcal/g)
Cellulose	4,2
Lignin	6,3
Resin, fat	8,8

We must say as an explanation that the microbes have less difficulties to utilize beech material as energy source than spruce material. Therefore we can agree with the conclusion of Verduin (1972) that the caloric values of organic substances do not indicate the nutritional availability. But this seems to be correct only for a relatively short period of time: if we consider that finally all organic substances can be mineralized, the whole energy value will also be used by the microbes, but sometimes during a long period.

Conclusion

The microbial activity under spruce stands is higher than under beech stands. The differences are small under environmental conditions and higher

under the optimal temperature and humidity conditions, in laboratory experiments, which stimulate the microbial aggressivity. The energy value of special components of the spruce litter is higher than that of the beech litter, therefore there could result higher respiratory values. But there are — especially in the spruce litter — a lot of substances with retarding effect on the microbial attack. This may be the reason why substances of bigger molecular growth such as lignin are accumulated to a higher extent under spruce than under beech stands.

Acknowledgements

I am grateful to Miss Boekle for technical help.

References

- DOMSCH, K. H., 1961. Bodenatmung. — Zbl. Bakt. II, 116: 33-78.
- ELLENBERG, H., 1971. Integrated Experimental Ecology. Ecological Studies. Analysis and Synthesis, 2. — Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 214 p.
- GNITTKE, J., 1973. Gerbstoffabbau im Boden und der Einfluss von Tannin auf die biologische Aktivität unter Buchen- und Fichtenbeständen im Solling. — Diss. Giessen.
- HABER, W., 1959. Ökologische Untersuchungen der Bodenatmung. — Flora, 146: 109-157.
- HELLER, H., 1971. Estimation of biomass of forests. *In*: H. Ellenberg (ed.) p. 45-47.
- KUNZE, Ch., 1969. Die biologische Aktivität von Bodenproben, gemessen an der CO₂ — Abgabe und dem Vanillinabbau. — Angew. Bot., 43: 149-157.
- LEWIS, J. A. and R. L. STARKEY, 1968. Vegetable tannins, their decomposition and effects on decomposition of some organic compounds. — Soil Sci., 106: 241-247.
- LIETH, H., 1968. The measurement of caloric values of biological material and the determination of ecological efficiency. *In*: Eckard, F. E. (ed.) Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. — Proc. Copenhagen Symp., p. 233-242.
- OVINGTON, J. D. and D. HEITKAMP, 1960. The accumulation of energy in forest plantations in Britain. — J. Ecol., 48: 639-646.
- RUNGE, M., 1973. Energieumsätze in den Biozölenen terrestrischer Ökosysteme. Scripta Geobot., 4: 77. — Verlag E. Goltze KG, Göttingen.
- STEBING, L., 1970. Studies of the number and activity of micro-organisms in woodland soils. Soil Flora. *In*: D. E. Reichle (ed.), Analysis of temperate forest ecosystems. — Ecol. Stud., 1: 131-146.
- ULRICH, B., E. AHRENS and M. ULRICH, 1971. Soil chemical differences between beech and spruce sites — an Example of the methods used. *In*: H. Ellenberg (ed.), Integrated Experimental Ecology. — Ecol. Stud., 2: 171-190. — Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- VERDUIN, J., 1971. Caloric content and available energy in plant matter. — Ecology, 53.

SUBARCTIC BIRCH FORESTS IN NORWEGIAN LAPLAND

Dietbert THANNHEISER

*Institut für Geographie
Westfälische Wilhelms-Universität, Münster, Germany*

Résumé

L'auteur étudie les forêts subarctiques de bouleaux de la Laponie norvégienne et en décrit les différentes associations. Il termine en examinant l'impact des activités humaines, en particulier l'élevage du renne, sur ces forêts.

Abstract

The author studies the subarctic birch forests of Norwegian Lapland, and gives a description of their various associations. He then discusses the impact of human activities, especially reindeer husbandry, on these forests.

Introduction

In addition to northern Europe, physiognomically and genetically related birch forests in the northern hemisphere are to be found in polar-maritime Kamchatka only. In northern Canada birches appear at the timber line in very small continuous pure stands only, while otherwise they are mostly scattered in mixed forests.

In Fenno-Scandia, *regio betulina* (or *regio subalpina*) grows above the *regio coniferina* and here also forms the timber line. In southern Norway and Sweden the birch forest belt is limited in extent by the high relief while in Lapland — and especially on the high plain of the so-called Finnmarksvidda — it covers huge areas (Fig. 1).

The physio-geographic conditions

The pre-cambrian peneplain of Norwegian Lapland was sculpted by the glaciations, and the fluvioglacial deposits turned it into a typical moraine landscape with inselbergs. The main drain-

age is determined by preglacial depressions. The ground moraines including drumlins and eskers were modified by erosion; in some cases this led to the formation of huge sand dunes. In the former ice-dammed lakes and dead-ice holes, bogs could develop. As far as the climate is concerned the Finnmarksvidda lies on the border-line between the suboceanic and the more continental area, and its trends are more towards the continental climate with the great annual extremes of warm periods during the summer and cold cloud-free periods in winter. In the investigated area the mean daily temperature during 200 days of the year was below 0° C, so that winter may be called the dominant season of the year. The mean annual precipitation is 375 mm, with more than 50% of it falling as rain during the months of June, July and August.

Vegetation

The vegetation consists of the birch species *Betula tortuosa* Led., the mountain birch, which in its form differs

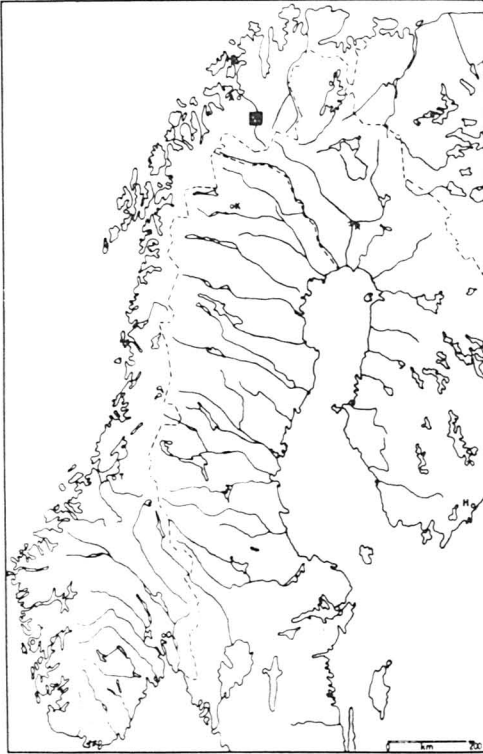


Figure 1. Area of investigation in Norwegian Lapland.

from the other birches, but which is nevertheless regarded by some botanists only as a subspecies of *Betula pubescens*. There are hybrids, in fact, but hardly ever at the periphery of its area. The best opportunity to see the difference in forms is when one happens to come across two "pure-bred" specimens close to each other. Its wide-

spreading growth and its tendency of not having branches hanging down is a sure sign that this is a mountain birch rather than another species. This birch is able to withstand wet and cool summers and therefore spreads more easily under this climate than pine or spruce.

The more or less open pure birch forest stands are the result of the changing ecological conditions leading to different plant-sociological compositions. Depending on the site, the physiognomic appearance of the birches differs greatly, and the floristic composition of the shrub and field layers ranges from poor wind-exposed heath forests (in the sense of Hämet-Ahti, 1963) to rich meadow forests with tall ferns (Fig. 2).

EMPETRUM HEATH FOREST

Due to the very nutrient-poor soils a rather impoverished birch forest is established on the fluvio-glacial deposits. This type is the widest-spread forest on the Finnmarksvidda and also forms the timber line there. By its very open form this birch forest reminds one of the bush steppe of the arid zones. The birches grow in bush "islands" of ten to twenty trees, with the trunks having an average diameter of 4 to 10 cm and a height of not more than 3 to 4 m. These "islands" stand far apart, but the dis-

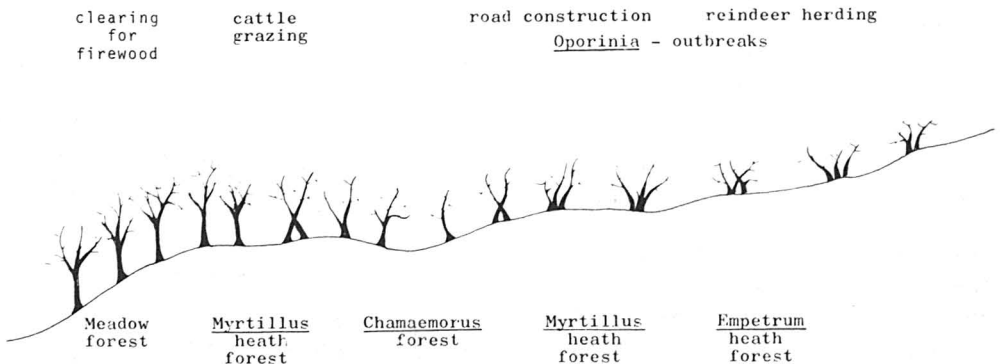


Figure 2. Generalized profile of the forest type distribution in the area of investigation.

tances between them are more or less regular. The trees grow mostly at low elevations and are often bent towards the outer margins of the islands. This bizarre appearance according to Tengwall (1925) is caused by accidental dry-up of the tiny branches. Since the vegetation cover consists mainly of dwarf shrubs, mosses and lichens and therefore is very low, and since hardly any dead or fallen birch trees can be seen, this heath forest has a park-like appearance.

A sure indicator of the maximum extension of the snow cover is the dark brown lichen *Parmelia olivacea* which grows only above the mean level of the snow cover; it can easily be discovered on the whitish birch stem. In the *Empetrum* heath forest the snow cover in winter is often very thin or even completely blown away.

The soil of the *Empetrum* heath forest is coarse ground moraine with sand or gravel. The soil profile shows a podsol with a 2 to 3 cm thick layer of organic debris. The transition to the light-coloured leached zone often is not very pronounced. In the xeric heath forest *Empetrum hermaphroditum* is dominant, and two different communities occur (*Betuletum empetro-cladinosum* and *Betuletum empetro-pleuroziosum*) which syntaxonomically belong to *Arctostaphyleto-Cetrarion nivalis* Dahl (1956).

The characteristic species in this alliance are *Arctostaphylos alpina* and *Diapensia lapponica*.

The differential species are *Diapensia lapponica*, *Juncus trifidus*, *Polytrichum pilosum*, *Alectoria nigricans*, *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria crispa*, *C. cucullata*, *C. nivalis* and *Sphaerophorus globosus*.

EMPETRUM-LICHENS TYPE

(*Betuletum empetro-cladinosum* Nordhagen 1943)

The driest and most infertile birch stands of Norwegian Lapland belong to this type. Although the *Empetrum* lichens type is definitely a distinct forest site type, it consists of two ecologically clearly different site types, which form a regular mosaic; while the birch bushes are surrounded by *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Loiseleuria procumbens*, *Arctostaphylos alpina*, *Dicranum fuscescens*, and *Ptilidium ciliare*, the open space is covered by a dense layer of light-grey lichens, with *Cladonia alpestris* as the dominant species.

EMPETRUM-LICHENS-PLEUROZIIUM TYPE

(*Betuletum empetro-pleuroziosum*)

This type is also a clear mosaic stand type, but less pronounced than the *Empetrum* lichen stand from which it differs physiognomically by its well-developed moss cover. Due to greater snow protection and better humidity conditions, in addition to *Pleurozium schreberi*, *Dicranum fuscescens*, *D. scoparium*, *Barbilophozia hatcheri* and *B. lycopodoides* can be found.

MYRTILLUS HEATH FOREST

Only at unfavourable sites do the birches grow in "bush islands"; otherwise they come up as individual trees. It is well-known that *Vaccinium myrtillus* requires thick snow as a shelter in winter. Due to the good humidity conditions a dense layer of vascular plants can develop. The ecological factors allow the formation of associations which border on the *Empetrum* heath forest and the meadow forest. Syntaxonomically these associations belong to *Phyllodoce-Vaccinio myrtilli* Dahl (1956). The great amount of dead birch leaves

creates a thicker layer of decomposed organic matter so that a podsol profile with a distinct leached horizon develops.

MYRTILLUS-LICHENS TYPE

(*Betuletum myrtillo-cladinosum*)

This is also a clear mosaic stand type, but less pronounced than the *Empetrum* heath forest from which it differs floristically by *Vaccinium myrtillus*. Between the far apart tree stands abundant lichens are found. The mean height of the birches is 4 to 6 m and the crown canopy 40%. The number of trunks (10 to 20 per 4 m²) and their size (3 to 12 cm) are variable.

MYRTILLUS-PLUEROZIUM TYPE

(*Betuletum myrtillo-pleuroziosum*)

This type exhibits a somewhat mesophilous appearance attributable to the presence of *Vaccinium myrtillus*, grasses and herbs. Grey reindeer lichens are sparse, and do not form large patches. The height of the birch trees is 5-6 m.

MYRTILLUS-HYLOCOMIUM TYPE

(*Betuletum myrtillo-hylocomiosum*
Nordhagen 1943)

Stands of this type occupy strips along lakeshores, brooksides, valley bottoms, and in periodically flooded depressions, but they are never of a great extent. The tree layer is composed mainly of monocormic and straight birches 8-15 cm in diameter.

MYRTILLUS-CORNUS TYPE

(*Betuletum cornoso-myrtillosum* Regel
1972)

This type has a wider distribution in the oceanic region where it probably forms its own alliance. In the bush layer the commonest species are *Juniperus communis* and *Betula nana*. In the field layer *Cornus suecica* is constant while

other characteristic herbaceous plants include *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Melampyrum pratense*, *Trientalis europaea*, *Equisetum silvaticum*.

MEADOW FOREST

(*Betuletum geraniosum subalpinum*
Nordhagen 1943)

On the Finnmarksvidda, meadow forest occurs only as gallery forests along larger rivers or on slopes with ample water supply. The birches are rather tall with single straight trunks. Thick stumps (20 to 30 cm in diameter) are found in every meadow forest. The bush and field layers are thick with *Salix phylicifolia*, *S. lanata*, *Trollius europaea*, *Geranium silvaticum*, *Saussurea alpina*, *Filipendula ulmaria*, *Solidago virgaurea*, *Bartsia alpina* and *Cirsium heterophyllum*. The ground layer is only poorly developed; species like *Brachythecium salebrosum*, *B. lycopodioides*, *Rhytidiadelphus triquetrus* are sparsely found. Most of these greatly resemble swampy forests, but true peat is absent. The main distribution of this association is in the oceanic area. Syntaxonomically this association belongs to *Lactucion alpinae* Nordhagen (1943).

CHAMAEMORUS FOREST

(*Betuletum chamaemorosum* Regel
1923)

Small stands of this forest occur only on the edge of bogs with palsen, on relatively thin peat layers and along boggy brooks. The birches grow individually as well as in groups and reach a height of 4 to 5 m and a diameter of 10 to 20 cm. In the field layer *Rubus chamaemorus*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum* and *Dicranum fuscescens* are dominant. This type of forest has been described for northern Sweden, northern Finland, and for the Kola Peninsula.

Syntaxonomically this association belongs to *Oxycocco-Empetro hermaphroditii* Nordhagen 1927.

a very differentiated distribution of the vegetation, depending on the local site factors. The vegetation unity that extend from north to south reflect the erosion and accumulation forms caused by the ice age.

THE DISTRIBUTION OF THE PLANT COMMUNITIES

With the aid of air photographs as well as field surveys a vegetation map could be drawn (Fig. 3). Despite the impression of monotony which the vegetation may first make on any visitor of the area, the map gives evidence of

Zoogenic and anthropogenic impacts on the birch forests

Now and then the butterfly *Oporinia autumnata* invades the birch forests,

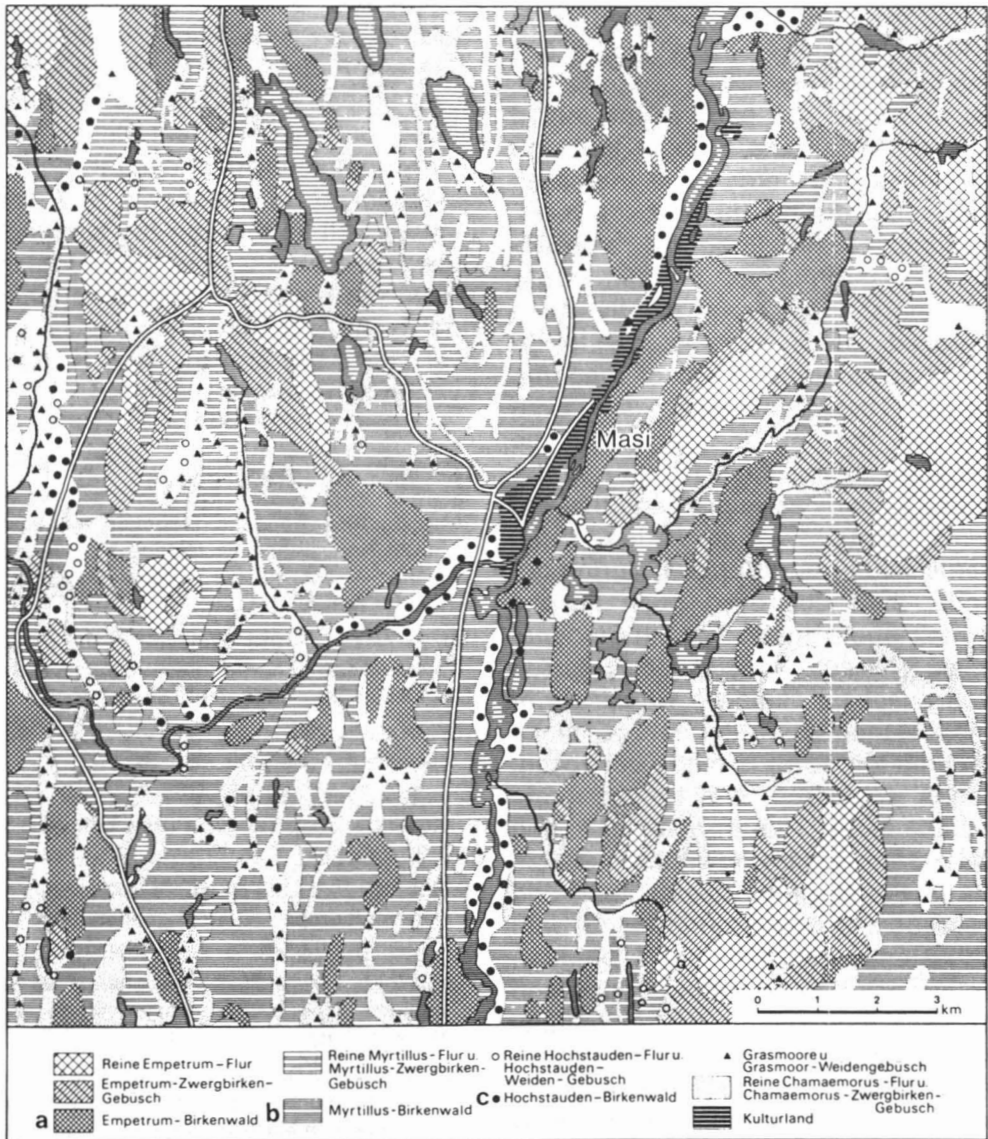


Figure 3. Vegetation distribution in the investigated area (Source: Thannheiser, 1975). a) *Empetrum* heath forest, b) *Myrtillus* heath forest, c) Meadow forest.

preferably of the *Empetrum* heath type, in huge numbers and eats up the leaves, thus causing the trees to die off. It takes years until the trees are able to regenerate through polycormic extensions. The greatest damage to the forest though is done by man, either directly or indirectly. In the *Empetrum* heath forest these damages reach disastrous dimensions by laying waste huge areas; even the timber line was in some parts lowered. The main factor behind these changes is the reindeer husbandry. On the Finnmarksvidda, there are 80 000 animals which regularly migrate to the coast in spring and back to the inland tablelands in autumn. Due to the high meat prices, the herds have increased considerably during the last 20 years. The lichen cover (*Cladonia alpestris* and *C. rangiferina*) of the *Empetrum* heath forest has consequently been overgrazed, since it takes 25 to 30 years to regenerate 10 cm of *Cladonia alpestris*. These damages were even intensified through the fact that the herds were driven back to their winter pastures as early as August and that the animals, restless after eating fungi (*Boletus scaber* and *B. rufus*) during dry periods, then destroyed bush lichens with their hoofs. Instead of big *Cladonia* species, *Cetraria* species and *Stereocaulon paschale* came up which are of no importance as winter forage. Once the vegetation cover is partly destroyed, deflation processes tend to accelerate the destruction. This may also happen when the animals lay down innumerable paths in the *Myrtillus* heath forest and thereby destroy the ground layer. Until quite recently, great numbers of birch trees were cut by migrating Lapps and used as fire wood. In the meantime, with the families no longer joining in the migration, the damages done by the small number of herders are relatively unimportant. Birch trees continue to be

used in enormous quantities for the construction of reindeer fences and corals. Increasingly large parts of the *Myrtillus* heath forests and the *Empetrum* heath forests get destroyed through road construction.

Close to the settlements the *Myrtillus* heath forest is influenced by grazing cattle. The field layer alters its composition, *Deschampsia caespitosa*, *Calamagrostis lapponica*, *Festuca ovina* and *Solidago virgaurea* are added to it, while *Melampyrum pratense*, *Trientalis europaea* and *Pedicularis lapponica* gradually disappear. Since the meadow forest occurs only in the great valleys it was nearly completely destroyed through the development of meadows and arable land as well as through the clearing for firewood. But it is this forest which in recent years got a chance to regenerate due to the fact that fire wood is hardly ever cut to-day and the area under cultivation is no longer extended.

References

- DAHL, E., 1956. Rondane. Mountain vegetation in South Norway and its relation to the environment. — Skr. norske Vidensk.-Akad. Oslo, I. Mat. — Naturv. K1, 1956, Nr. 3, 374 p.
- HÄMET-AHTI, L., 1963. Zonation of the mountain birch forests in northernmost Fennoscandia. — Ann. Bot. Soc. "Vanamo", 34 (4): 1-127.
- NORDHAGEN, R., 1943. Sikilsdalen og Norges fjellbeiter. — Bergens Mus. Skr., 22: 1-607.
- REGEL, K., 1923. Die Pflanzendecke der Halbinsel Kola I. — Mém. Fac. Sc. l'Univ. Lithuanie 1922, 1-24 u: 1-246.
- REGEL, K., 1927. Die *Cornus suecica*-Assoziation von Nordeuropa. — Veröff. geobot. Innst., Rübél Zürich, 4: 103-122.
- TENGWALL, T. A., 1925. Die Vegetation des Sarekgebietes II. — Naturw. Unters. Sarekgebirges Schwed. Lappl., 3: 703-774.
- THANNHEISER, D., 1975. Vegetationsgeographische Untersuchungen auf der Finnmarksvidda im Gebiet von Masi/Norwegen. — Westf. geogr. Stud., 31: 1-178.

MACROMORPHOLOGIE COMPARÉE DES SOLS FOSSILES¹

Reinhold TÜXEN

*Arbeitsstelle für Theoretische
und Angewandte Pflanzensoziologie
Todenmann über Rinteln, Allemagne*

Résumé

Cet article présente des observations sur la macromorphologie comparée des profils des sols qui se sont formés sous certaines forêts décidues et leurs groupements de substitution, dans les régions de moraines anciennes des Pays Bas et du Nord-Ouest de l'Allemagne. L'auteur met successivement en évidence divers phénomènes qui ont marqué l'évolution de ces sols, à partir des traces que ces phénomènes ont laissées dans les profils.

Abstract

This article consists of observations about the comparative macromorphology of soil profiles which were formed under some deciduous forests and the substituted vegetation in the areas of ancient moraines of North-West Germany and Netherlands. Starting from traces left in the profiles, the author shows and discusses various phenomena which took place during the evolution of these soils.

Introduction

Cet article contient quelques observations sur la macromorphologie comparée des profils du sol de quelques forêts décidues et de certains de leurs groupements de substitution. Rappelons que le sol est le produit des influences du climat sur la roche mère: mais un sol ne peut se former que par l'activité des biocénoses. C'est pourquoi la pédosphère appartient à la biosphère *sensu lato*. On peut distinguer dans le sol, du point de vue morphologique, des phénomènes climatogènes, géogènes et biogènes, ces derniers comprenant des phénomènes phytogènes, zoogènes ou anthropogènes. On a déjà parlé d'un livre des sols ou d'un langage des sols. Nous allons tenter d'apprendre à déchiffrer ce langage. Les exemples seront, pour la plupart, pris dans la région de moraines anciennes qui s'étend, au nord-ouest de l'Allemagne et des Pays

Bas, entre les limites extrêmes de la première et de la dernière glaciation. Nous y trouvons sur des sables meubles des sols anciens, très pauvres, et soumis à l'influence du climat atlantique: «*Alte, arme, atlantische Landschaften*».

Phénomènes climatogènes et géogènes

On découvre des traces très nettes, surtout dans les sédiments sablonneux très modifiés abandonnés par les premières glaciations. On voit la stratification, parfois dérangée par une perturbation, et les strates sombres, formées par des minéraux lourds, disposées en diagonales rompues à plusieurs reprises sous la pression de la glace, qui a envahi la surface des sables déposés à l'origine en couches horizontales. Dans un autre exemple de déformation d'une moraine sous la pression de la glace, les strates sont comprimées et défor-

¹ Conférence inaugurale.

mées. L'influence de l'eau se manifeste par une couleur rouge: le fer dissous s'est oxydé pour former du $\text{Fe}(\text{OH})_3$, très rouge et très facile à distinguer de la couleur normale de l'argile ou du sable.

On peut trouver aussi des phénomènes de cryoturbation, qui se sont produits à la faveur du climat très froid qui régnait à la périphérie de la glaciation. Des gouttes d'argile sont situées au-dessous de cônes créés par la cryoturbation.

Un autre effet du climat périglaciaire, ce sont les coins de glace. Le sol était gelé, il y avait de petites fissures et, pendant l'été, l'eau pénétrait dans ces fissures, et les élargissait. Ceci s'est répété pendant peut-être quelques centaines, voire même quelques milliers d'années, et un coin de glace s'est formé en travers des strates normales. Après la glaciation, lorsque le climat s'est réchauffé, la glace a disparu et du sable de la strate supérieure est tombé à sa place, de sorte que le coin de glace s'est métamorphosé en un coin de sable allochtone. On peut reconnaître aussi très bien les effets de la pression de la

glace du coin, qui a déformé les strates voisines.

On peut quelquefois admirer de magnifiques couleurs dans les sous-sols glaciaires des régions dont je suis en train de vous parler. Le vert vif de la glauconite, un silicate du tertiaire, est toujours combiné avec une couleur brun-violet dont je ne connais pas la genèse. On les trouve toujours ensemble.

La région des moraines anciennes du nord-ouest de l'Europe se compose d'une mosaïque de deux paysages distincts. L'un est presque complètement ouvert. Cela veut dire que les forêts naturelles ou semi-naturelles ne se trouvent qu'en quelques rares endroits. Elles ont été partiellement remplacées par des plantations de *Pinus silvestris* ou de *Picea excelsa* et, pour le reste, par des cultures. Ces terres ont une couleur remarquable, qui n'est ni du brun, ni du violet, mais quelque chose de sombre entre les deux. Là on cultive principalement du seigle, des pommes de terre et de l'avoine. Entre les collines de faible altitude formées par les anciennes moraines, s'étendent, par en-

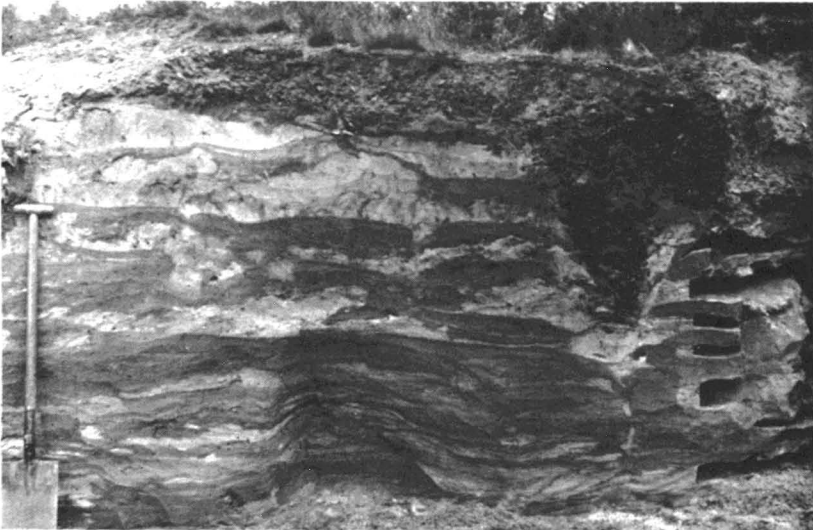


Figure 1. Stratification grossière de l'horizon B d'un *Violo-Quercetum*, sur un sable limoneux dans l'Osnabrücker Hügelland. Photo R. Tüxen et H. Diemont, 1932.

droits, des dépressions remplies de tourbe assez riche où la végétation potentielle serait le *Carici elongatae-Alnetum glutinosae*. La végétation potentielle naturelle des étendues cultivées et occupées par des forêts artificielles est le *Fago-Quercetum* avec *Fagus sylvatica*, ainsi que des chênes, le chêne sessile (*Quercus petraea*) et le chêne pédonculé (*Quercus robur*). Les strates arbustives et herbacées sont très maigres et, en hiver, on ne voit presque aucune végétation. Si l'on creuse un trou pour faire apparaître le profil de cette forêt sur ces sédiments argileux, plus riches qui renferment un certain contenu de silicates, où le sol est sec et ne subit pas l'influence d'une nappe phréatique peu profonde, on y trouve toujours un profil avec un horizon A, profond de 70 à 80 cm et avec un horizon B, formé de grandes bandes. Les bandes suivent toutes les voies de pénétration préférentielles de l'eau. Parfois elles traversent verticalement les strates géologiques. Ces bandes sont enrichies en hydroxyde d'aluminium $Al(OH)_3$ et comportent un peu de fer, ce qui donne la couleur brune. On peut distinguer très nettement l'horizon B de l'horizon G (gley). Il est rouge, tandis que les bandes sont brunes. On trouve très rarement aussi des bandes rouges, selon la nature de la roche mère.

Nous avons observé le même type de profil, avec de grosses bandes qui suivent la stratification primaire, dans le centre de la France, en Sologne, sous une association forestière très proche de notre *Fago-Quercetum*. Nous avons retrouvé aussi ces mêmes bandes près de Hiroshima, au Japon, sous des forêts de chênes.

On pourrait se demander quel est l'âge minimal de ces bandes. Or, nous les trouvons dans des tombes de l'âge de Bronze, qui étaient recouvertes par le *Fago-Quercetum*. Cela veut dire que le

temps nécessaire à la formation de ces bandes est inférieur à 3 000 ans; mais il est certainement beaucoup plus court. Nous pouvons ainsi déterminer l'âge de ces bandes, tandis que la macromorphologie comparée ne nous permettrait que la description de ces bandes et la mise en évidence de leur coïncidence avec la forêt potentielle naturelle, mais non leur datation. Pour évaluer leur âge, il est nécessaire de faire appel aux sciences historiques, comme l'étude de la préhistoire, à l'analyse pollinique, etc.

Phénomènes biogènes

PHÉNOMÈNES ZOOGÈNES

On trouve parfois un trou creusé par un animal: nous abordons maintenant les influences zoogènes. L'animal, une souris peut-être, a creusé un trou, du sable y est tombé, et les bandes se sont ensuite reformées. Nous ne pouvons pas dire quand ce processus a eu lieu.

PHÉNOMÈNES PHYTOGÈNES

Les racines des chênes peuvent aussi détruire les bandes. Dans ce cas elles se reforment sous l'influence de la forêt, mais d'une forme un peu différente.

Dans un autre paysage de la région des moraines anciennes, sur un terrain presque complètement plat, avec de petites collines morainiques ou des dunes, l'homme, au cours des deux derniers siècles, a planté des forêts artificielles de *Pinus silvestris*. Il y avait de vastes landes à *Calluna* et très peu de champs cultivés. Maintenant les landes sont cultivées et, pour la plus grande partie, reboisées. Les routes sont bordées de bouleaux (*Betula pendula*). On trouve beaucoup de fragments de forêts naturelles, formés par une phase initiale de *Betula*. Puis *Quercus robur* s'est installé ici. Nous appelons cette forêt naturelle *Betulo-Quercetum roboris* (syn.: *Querco-Betuletum*). Le sol de ce paysa-

ge est sablonneux avec des bandes très fines dans l'horizon B, plus dures que le matériel environnant. Dans une sablière on peut observer comment le vent a érodé le sable qui est tombé sur les petites terrasses. Ce sable est composé presque uniquement de quartz. Les silicates y sont très rares, leur pourcentage est très faible. Les bandes horizontales sont très nombreuses dans les anciennes strates et parfois elles se rejoignent. Ceci est caractéristique au sol du *Betulo-Quercetum* sec, non de la sous-association humide (*Betulo-Quercetum molinietosum*), qui a un horizon gleyifié. On voit souvent des traces d'anciennes racines, sous forme de taches blanches.

Avec notre collègue le Prof. Suzuki, pédologue de l'Université de Sapporo, nous avons trouvé à Hokkaido, sur une ancienne dune, des fragments d'une forêt à *Quercus mongolica*, sous laquelle nous avons découvert les mêmes bandes de l'horizon B. Cela signifie que les sous-sols à roche mère sablonneuse et quartzreuse donnent naissance, sous le climat atlantique ou sub-atlantique, à un horizon B à bandes très fines sous des forêts comparables. Nous avons également observé les mêmes bandes pendant notre excursion, dans les sédiments sablonneux à gauche de la route, au nord de Sherbrooke.

Dans un profil bien préparé, on peut voir clairement la mort d'une racine qui apparaît sous forme d'une couleur rose. Nous avons observé cette couleur produite par des racines de *Quercus*, de *Pinus* et de *Betula*. Cette couleur dure un certain temps, nous ne savons pas exactement combien, puis elle se transforme en brun. Enfin, le centre de l'endroit où se trouvait la racine morte devient blanc (couleur du quartz pur). Cela veut dire que la substance rose, soluble dans l'eau a été éliminée. On a trouvé ici des fragments de ces matériaux for-

més d'acides à poids moléculaire très bas, et de fer (Oehmichen, 1958). Toutes les taches blanches qui apparaissent dans le sous-sol d'un profil du *Betulo-Quercetum* sont des traces d'anciennes racines. On lit maintenant plus facilement le grand « livre des sols ».

Les bandes détruites par des racines ou par des animaux sont « réparées » par un nouveau transport d'hydroxyde d'aluminium et de fer, qui coagulent dans des bandes secondaires. On pourrait dire que toutes les bandes ont le même âge. La première est légèrement plus vieille que les autres, mais seulement de très peu. Quelques molécules ou quelques colloïdes d'aluminium et de fer ont été coagulés par les cations à l'emplacement de la première bande, les autres ont été transportés plus bas et coagulés successivement dans des bandes suivantes. Ceci ne prend que quelques heures, ou peut-être une journée, quelques jours au maximum. Par cette coagulation des colloïdes, les bandes se formaient aussi longtemps que la forêt était intacte et produisait l'humus acide qui a décomposé les silicates dans l'horizon A.

Le *Betulo-Quercetum* a souvent été remplacé, sur les sols sablonneux des Pays Bas, d'Allemagne du Nord-Ouest, du Schleswig-Holstein et d'une partie du Danemark, par la lande à *Calluna* et *Genista* (*Genisto-Callunetum*), souvent avec *Juniperus communis*. Cette forêt minime de *Calluna* a pour ainsi dire formé un profil spécial avec un A₁, un A₂ (nous appelons son sable pâle « *Bleichsand* ») et un ortstein. On y trouve les anciennes traces de *Quercus robur*. Dans une vue horizontale de l'horizon B, on voit toutes les racines qui ont pénétré autrefois dans le sous-sol, qui sont maintenant entourées par une croûte dure d'humus, et qui ont, au centre, le sable pâle de l'horizon A₂. Dans une coupe verticale on voit les bandes an-

ciennes, brunes du *Fago-Quercetum* ou du *Betulo-Quercetum*. Mais on voit aussi des bandes noires d'humus de la lande. Si on les observe avec plus de précision, on remarque sur les bandes brunes supérieures de l'horizon B des petites bandes d'humus noir qui sont situées à la surface supérieure des bandes anciennes, brunes, des forêts («*Doppel-Bänder*»). Cela veut dire que dans ce profil nous avons pour ainsi dire deux photographies sur la même pellicule: la formation de deux profils dans un même sous-sol. Avec notre éminent ami, Prof. Akira Miyawaki, nous avons observé des profils comparables à Hokkaido, où les bandes noires sont formées peut-être par un groupement substitué de *Sasa* sp.

Dans des profils d'anciennes dunes de l'intérieur des Pays Bas, ou de la plaine du nord-ouest de l'Allemagne, on peut trouver en profondeur une cryoturbation causée par le climat et plus haut une surface ancienne formée d'humus. On remarque dans cet horizon A fossile beaucoup de petits morceaux de charbon, ce qui signifie qu'il y a eu un feu. Nous savons par l'analyse pollinique qu'il s'agit de la période d'Alleröd, c'est-à-dire il y a environ 12 000 ans. Par l'examen du charbon au microscope, on sait qu'il y avait là une forêt de *Pinus silvestris* où l'homme n'était pas encore actif. Un orage a détruit la forêt de *Pinus* et le vent a apporté du sable sur la surface brûlée. En conséquence, nous trouvons une troisième surface qui portait originellement le *Betulo-Quercetum*. On trouve les tubes, les cônes des racines des anciens chênes, qui manquent toujours dans le profil de la forêt de pin. (Ce dernier ressemble peut-être plutôt au profil de la forêt de *Pinus banksiana* sur sable pauvre, que nous avons observé pendant notre excursion).

PHÉNOMÈNES ANTHROPOGÈNES

Après la destruction par l'homme du

Betulo-Quercetum, la lande à *Calluna* s'est installée et a formé un horizon humique A, un horizon pâle A₂ et un ortstein qui a «développé», pour utiliser une comparaison avec la photographie, les traces des racines des arbres. La lande a créé aussi des bandes noires d'humus. Puis, très récemment, cette surface a été ensevelie à nouveau par une dune, et un *Betulo-Quercetum* s'est reformé. On peut voir les cônes de ses racines. L'homme l'a de nouveau détruit, la lande est réapparue et a reconstitué son podzol encore une fois. Voici l'histoire de ce profil, une histoire très compliquée dans ces sables anciens riches en quartz, sous notre climat atlantique. Là où le sol quartzeux est humide, il y avait un *Betulo-Quercetum* de la sous-association à *Molinia*. Les cônes développés par son groupement reconstitué, sous la lande humide, sont blancs. Dans le *Betulo-Quercetum* typique qui est remplacé par une lande sèche les cônes sont presque noirs. Là où le sol est encore plus humide, on a une lande humide naturelle de l'*Ericetum tetralicis* qui forme un peu de tourbe (anmoor). Les habitants de la région la récoltaient pour la brûler dans leurs maisons ou l'utiliser comme couverture. Le profil de cette lande est très curieux: un peu de tourbe mince, 25 à 30 centimètres, un horizon A₂ complètement blanc et un horizon Bh très mou et gris qu'on peut détruire facilement à la bêche. Il s'agit aussi de podzolisation. Plus au fond, un horizon noir, plus profond, rougeâtre, suivi d'un horizon dur comme le roc. Il est formé par l'acide humique. Cet acide humique est venu d'en bas, à la faveur des fréquents changements de niveau de la nappe phréatique. Nous parlons dans ce cas d'un profil de podzol humique gleyifié.

Et curieusement, nous avons trouvé un profil semblable avec une couche de tourbe, un horizon très pâle A₂ un ort-

tein noir puis rougeâtre, aux îles Orkney, au nord de l'Écosse, sous une association très voisine de l'alliance *Ericion tetralicis*. Dans le cas d'un profil de ce genre avec son horizon A_2 pâle, il s'est souvent formé une tourbière sur cette surface imperméable. Pendant l'excursion, nous avons étudié une tourbière formée de la même manière, dans une dépression avec un ortstein imperméable (Richard, 1975).

La surface ancienne de cet *Ericetum tetralicis* a souvent été détruite par les moutons, élevés depuis longtemps aux Pays Bas et en Allemagne du Nord-Ouest. Le vent a emporté le sable, il a construit des dunes avec l'horizon A et avec le matériel des autres horizons, qui ont été aussi détruits. On trouve souvent d'anciens profils, enterrés, avec A_1 , A_2 , Bh et, plus au fond, l'horizon G de l'*Ericetum*. Sous la surface récente de la dune on a le profil secondaire d'une forêt plantée, déjà à sa troisième génération, avec un petit podzol. On peut donc y lire aussi l'histoire de ce paysage.

Au nord de l'Europe les profils des forêts naturelles de *Picea* et de *Pinus silvestris* sont très semblables aux profils que nous avons vus au Québec sous les forêts de *Picea* et d'*Abies*.

Revenons quelques instants à notre association endémique des Pays Bas et d'Allemagne du Nord-Ouest, la lande à *Calluna*: *Genisto-Callunetum*. Cette lande n'est pas une association naturelle. Elle a été créée et conservée par l'homme, par la coupe des forêts, les incendies et le pâturage par les moutons. On a coupé aussi la végétation pour servir de litière aux vaches. On trouve souvent dans un profil du sol les traces d'une ancienne route avec les traces des voitures et celles des chevaux. Le matériel organique, mêlé avec les excréments des vaches et des chevaux, a été transporté dans les champs de seigle

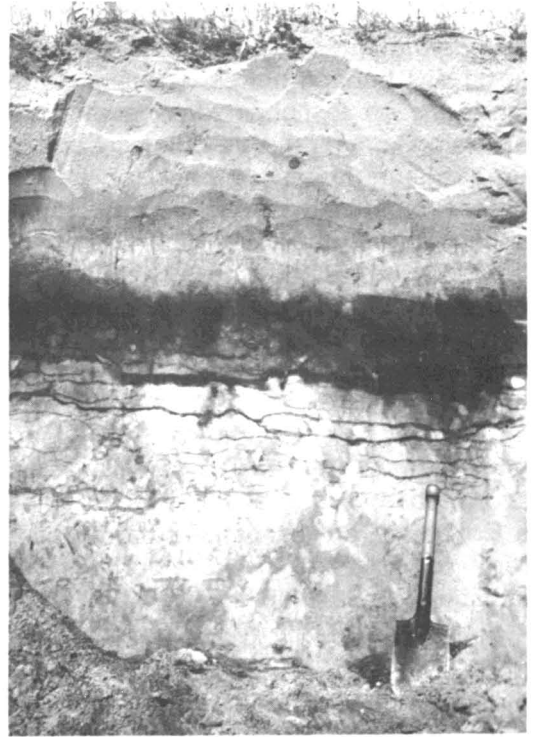


Figure 2. Sol à «Plaggen» au-dessus d'un profil de podzol d'une lande humide à bruyère (*Genisto-Callunetum cladonietosum* var. à *Molinia*), dans un sable siliceux sur la rive de l'Ems. Photo R. Bükler, 1939.

pour y servir de fumier. En peut-être 500 à 800 ans on a ajouté 1 à 2 m de matériel anorganique et organique sur le (sous)-sol du *Betulo-Quercetum* ancien.

Le paysage du *Betulo-Quercetum* recèle aussi des documents historiques. Sur une bande près d'Oldenburg il y a plus de 300 grandes tombes préhistoriques de la période du Bronze. Elles sont recouvertes par la lande à *Calluna*. La coupe de l'une de ces tombes montre le profil avec A_1 , A_2 , Bh, Bs de la lande et plus profondément encore dans la tombe on retrouve ce même profil de lande. Cela veut dire que sous ces tombes qui datent d'environ 3 000 ans, il y avait déjà une lande à *Calluna*. Les traces les plus anciennes de profils de lande à *Calluna* que nous ayons



3



4



5



6

Figure 3. Podzol jeune, formé dans une dune, sous la troisième génération d'une plantation de *Pinus silvestris*, au-dessus d'un profil d'*Ericetum tetralicis* en partie érodé par le vent. Près de Hanovre, le 27 septembre 1957.

Figure 4. Déformations de faible ampleur sous la pression des glaces dans des sables fluvio-glaciaires. Perpendiculairement aux lignes foncées, attribuables à des minéraux lourds, se trouvent les bandes brunes de l'horizon B du *Violo-Quercetum robori-petraeae*. À l'ouest de Hanovre, le 21 mai 1960.

Figure 5. Cryoturbation, horizon à charbon d'Alleröd et double profil à alios de *Genisto-Callunetum*, avec inclusions de *Betulo-Quercetum roboris*, dans une dune près de l'Aller. Hanovre, le 3 mars 1961.

Figure 6. Coupe dans un tumulus de l'âge du bronze (fouilles archéologiques) montrant un profil de podzol récent de *Genisto-Callunetum* (au-dessus de *Betulo-Quercetum*), avec fragments de charbon de bois au niveau ancien et, au-dessous, un profil de podzol sub-fossile de *Genisto-Callunetum* dont l'alios de l'horizon B a été désagrégé sous l'action de la cendre hydrolysée. Nord des landes de Lüneburg (nord-ouest de l'Allemagne), 1957.

Toutes les photos sont de l'auteur.

trouvées sont néolithiques et même mésolithiques pour quelques-unes d'entre elles. On voit dans les tombes de l'âge du Bronze aussi des morceaux de lande («*Plaggen*») qui ont été retournés pour construire ces tumuli.

Le morceau supérieur, plus récent, est fait de lande récente, il est normal avec des cônes causés par les racines des chênes du *Betulo-Quercetum* ancien et un horizon A un peu violet, tandis que plus bas l'ortstein est fortement corrodé. Cette corrosion correspond à une tache grise. Si l'on observe avec soin, on trouve beaucoup de charbon, ce qui veut dire qu'il y avait beaucoup de cendre. Le K_2CO_3 contenu dans cette cendre s'est transformé en $KHCO_3$ et enfin en KOH. C'est ce KOH qui a corrodé et dissous l'ortstein. Si l'on fait cette expérience en laboratoire avec un morceau d'ortstein, de la cendre de chêne et de l'eau distillée, cela ne prend que quelques heures (Klausing u. Tüxen, 1958).

Selon les archéologues, le feu avait été allumé, pour des raisons rituelles ou religieuses, pour purifier l'emplacement de la tombe. Ainsi, à partir de la morphologie du profil du sol, on peut se faire une idée des coutumes de la période du Bronze, ou même de la période néolithique. Car dans les tumuli néolithiques on peut quelquefois trouver les mêmes phénomènes.

Sur les dunes proches du fleuve Aller, nous avons observé un profil avec ortstein d'une lande humide plus ou moins naturelle à la lisière d'une forêt du *Betulo-Quercetum*, peut-être avec des pins naturels. Cet endroit présente une destruction, une déformation locale très nette de cet ortstein. Il est corrodé, déformé et cela correspond à un emplacement riche en charbon, qui, si l'on se fie aux objets qu'on y a découverts, doit être un site mésolithique. C'est le plus

ancien profil d'ortstein que je connaisse dans le Nord-Ouest de l'Allemagne.

On trouve quelquefois dans ce paysage endémique du *Betulo-Quercetum* des sables avec des bandes plus profondes dont la partie supérieure est transformée à la façon d'un tchernoziom («*Schwarzerde*»). Son horizon A est très riche en humus. Ce profil s'est formé sous une pelouse de *Festuca tenuifolia* ou de *Festuca ovina* qui était la végétation normale d'un cimetière préhistorique. On a creusé une tombe après l'autre, on a détruit la végétation précédente. Le *Corynephorum* s'est installé comme groupement pionnier bientôt suivi par une pelouse de *Festuco-Sedetalia*, avec *Festuca tenuifolia* ou *F. ovina*, qui a remplacé la végétation primitive. Il me semble que tous les cimetières que nous connaissons dans l'aire du *Betulo-Quercetum* ont eu comme végétation cette pelouse de *Festuca*, plus tard souvent transformée en *Betulo-Quercetum* ou remplacée par des plantations de pins sylvestres.

Un autre type de profil très voisin, un peu plus rougeâtre, a été créé par la végétation rudérale d'un village ancien d'il y a peut-être 2 000 ans, (*Artemisieta lia vulgaris*).

Tous ces profils que nous venons d'étudier étaient harmoniques, tant pour ce qui est des couleurs que des lignes. Mais on peut trouver aussi des cas de destruction très nette, par exemple dans ce profil d'une pelouse de *Festuca*. Il y a le trou riche en charbon d'une tombe vieille d'environ 2 000 ans. Dans un autre profil de lande à *Calluna* on voit aussi des tombes, l'une ici, l'autre là. L'ortstein est détruit et ses fragments se trouvent dans la tombe. On a enterré les morts dans la lande qui a succédé au *Betulo-Quercetum*.

Dans d'autres tombes on peut distinguer les limites du cercueil. L'une de

ces tombes a été creusée dans un cimetière ancien avec de petites tombes noires dans lesquelles on n'a enterré que les cendres des morts. Une autre tombe, plus ancienne que la première, a été à moitié détruite pour faire place à ce trou où l'on a placé le corps tout entier. Au début on brûlait les morts et on les enterrait dans une petite fosse. À une époque plus tardive on enterrait le corps entier dans une fosse plus vaste. On peut distinguer un homme qui a été enterré avec un couteau dans la main gauche ou une femme qu'on a enterrée avec ses bijoux.

AUTRES PHÉNOMÈNES

Vous voyez donc qu'en déchiffrant un grand nombre de ces signes, une grande partie de cette «écriture» du sol, on comprend le milieu de vie ancien.

Mais il en reste beaucoup qui sont encore tout à fait inconnus. Par exemple, on trouve quelquefois des sables extrêmement rouges et, si l'on y passe la main, celle-ci reste colorée longtemps à cause d'un composé d'oxyde de fer, dont la formation est tout à fait mystérieuse. Ce sable rouge forme des étenues rondes d'un diamètre de 50-100 m à une profondeur maximale d'un mètre. Ici les bandes d'horizon B du *Betulo-Quercetum* sont colorées en rouge. Nous ne savons rien du tout de la manière dont ces taches se sont formées.

Cet autre phénomène est très curieux aussi. Dans un profil de lande à *Calluna*, à côté des cônes et des bandes d'humus on aperçoit des lignes verticales blanches, complètement dépourvues de fer, et très pâles. Cela veut dire qu'une solution acide a dissous toutes les substances oxydées rouges qui donnent normalement la couleur rougeâtre. On trouve aussi des traces de ce genre, beaucoup plus larges, à côté d'une fissure par où l'eau acide a pénétré dans le sable. La stratification n'a pas été

touchée, seules les traces d'oxydes de fer ont disparu. Nous ne connaissons pas les causes de ce phénomène. Nous avons observé la même chose dans des sables tertiaires près de la vallée du Rhône en France.

«Art naturel» et peinture

Admirons enfin les beautés de nos sols. Regardons les couleurs, l'harmonie parfaite entre celles-ci, les lignes et les taches. On reste toujours aussi surpris devant la complexité et en même temps la beauté de ces phénomènes.

Nous avons fait une exposition à la fois de nos profils et de tableaux de peintres abstraits (Tüxen, 1964). Nous fûmes très surpris de retrouver les mêmes structures dans les sols et dans certains tableaux. À environ vingt mètres de distance, il était difficile de faire la différence entre les œuvres de la nature et celles des peintres. On avait fait une autre exposition du même genre à Bâle (Schmidt et Schenk, 1958) avec des photos prises au microscope à un grossissement parfois énorme dont les sujets étaient des cristaux, des structures métalliques, des organes animaux et humains, etc. On a comparé et on a retrouvé les mêmes éléments dans la peinture abstraite. Notre éminent collègue Adolf Portmann (s.d.) a écrit dans la préface d'un livre sur cette exposition que l'esprit humain fonctionne dans une double direction. D'un côté, il a conçu le microscope, il a élaboré la physique, et il est capable d'agrandir les choses naturelles grâce au microscope électronique, par exemple, de façon extraordinaire. D'un autre côté, il a découvert les mêmes motifs et structures grâce à son intuition. Ce sont deux aspects tous deux éloignés de la réalité concrète et qui représentent des directions différentes du travail de l'esprit. Mais il vous suffit de prendre une bêche, et sans les derniers développements de la

science vous trouverez les mêmes motifs, les mêmes couleurs, les mêmes lignes que dans la peinture. Regardez les glauconites et la couleur violet-brun qui s'y combine toujours avec le vert, et observez cette magnifique harmonie de lignes, exactement comme sur les tableaux ou peut-être plus belle ! Il suffit de faire une coupe, et on obtient un tableau extraordinaire.

Regardez ici les horizons B, l'horizon G (gley) oxydé, voilà les petits dérangements causés par la glace, par les phénomènes géologiques. Tous les autres sont hydrogéniques ou pédologiques. Si vous ajoutez un cadre vous serez en possession d'un « trésor de l'art naturel » quand vous l'aurez enduit de laque spéciale.

On m'a souvent demandé comment découvrir ces choses merveilleuses. Tout d'abord, je ne savais que répondre. Mais maintenant je vous répondrai en citant la Bible: « Cherchez, et vous trouverez ! »

Références

- KLAUSING, O. et R. TÜXEN, 1958. Die Zerstörung des Ortsteins durch Brand. — Die Kunde, N.F. 9 (1/2).
- OEHMICHEN, J., 1958. Untersuchungen zum Podsolierungsprozess, insbesondere des Polymerisations-Reduktions- und Komplex-bildungsvermögen wässriger Extrakte der Humusauflage. — Diss. Göttingen.
- PORTMANN, A., s.d. Einführung. In: Schmidt, G.u. Schenk, R. Kunst und Naturform. — Basel.
- RICHARD, P., 1975. Histoire postglaciaire de la végétation dans la partie centrale du Parc des Laurentides, Québec. — Naturaliste can., 102: 669-681.
- TÜXEN, R., 1954. Pflanzengesellschaften und Bodenprofil. — VIII Congr. Int. Bot. Paris 1954. Rapp. et Comm. parv. avant le Congr. Sect. 7/8, p. 41-42.
- TÜXEN, R., 1957. Die Schrift des Bodens. Kurzer Führer durch die Sammlung von Bodenprofilen nordwestdeutscher Wald und Heidegesellschaften aus der Bundesanstalt für Vegetationskartierung. — Angew. PflSoziol., 14.
- TÜXEN, R., 1957. Ein vereinfachtes Verfahren zur Herstellung von Lackabzügen von Bodenprofilen. — Mitt. flor.-soz. ArbGemein. N.F. 6/7.
- TÜXEN, R., 1960. Zur Geschichte der Sand-Trockenrasen (*Festuco-Sedetalia*) im nordwestdeutschen Alt-Diluvium. — Mitt. flor.-soz. ArbGemein. N.F. 8.
- TÜXEN, R., 1964. Die Schrift des Bodens. In: Schwind, M. Das Gespräch, 1: 11-29.
- TÜXEN, R., 1973. Bodenkunde. In: Ahrens, C. Geodocumenta, Osnabrück, p. 26-29.

ON TYPES OF TENSION ZONES
BETWEEN DECIDUOUS FOREST (*QUERCO-FAGETEA*)
AND GRASSLAND (*FESTUCO-BROMETEA*)

Hein van GILS¹

Division of Geobotany, University of Nijmegen
Nijmegen, The Netherlands

Résumé

Cet article traite des communautés végétales qu'on trouve dans les zones de tension entre les forêts et d'autres formations, aux basses altitudes et latitudes de la partie occidentale de la région euro-sibérienne. L'étude porte surtout sur les associations de l'alliance *Geranion* établies sur les franges forestières de l'Europe moyenne, mais l'auteur décrit aussi quelques communautés similaires d'Amérique du Nord.

Abstract

This article deals with plant communities to be found in tension zones between forests and other formations, at the lower altitudes and latitudes of the western part of the Euro-Siberian region. Most of the attention is given to the *Geranion* associations of forest fringes in Medio-European region, but the author also describes some North-American similar communities.

Introduction

The theme of this symposium is the forests of the northern hemisphere. Within this framework my contribution is only a "marginal" one. It will deal with zones where summergreen deciduous forests reach their limit. Neither the alpine nor the boreal timber line will be discussed here, but only forest borders at the lower altitudes and latitudes of the western part of the Euro-Siberian region. The indicated types of wood borders may be of climatological, topographical as well as anthropogenic origin. Tension zones of forests and other formations would not be so remarkable if their floristic composition were merely a mixture of the floristic stocks of the two bordering formations. It is rather the observation

that in several cases tension zones have their own floristic characteristics that stimulated our interest in this subject.

The starting point of this paper is a type of forest fringe known in synsystematic literature as *Geranion sanguinei* Tx. 60 apud Th. Müller (61) 62. First we will summarize the chorological, floristic and ecological characteristics of the *Geranion*. Next we will compare the *Geranion* both with the transition zone between the Medio-European forest and the Sarmatic² grass steppe belts and with several types of tension zones between forests and other formations within the Medio-European region. Finally we make a qualitative and quantitative analysis of the distribution areas of the leading species of the *Geranion*.

¹ Present address. I.T.C., 144 Boulevard 1945, Enschede, The Netherlands.

² Phytochorological designations are explained in Figure 1.

We will discuss whether communities similar to those of the Medio-European *Geranion* have been developed on the North-American continent.

Syntaxonomy, synchorology and synecology of the *Geranion*

The first association of what is known now as the *Geranion* alliances was described as forest steppe fringe, *Dictamnno-Geraniatum*, by Wendelberger (1954) from hillsides in the Pannonian part of the Danube valley near Vienna. From southwest Germany and some bordering territories several forest fringe associations were described and classified in a new alliance, order and class, resp. *Geranion*, *Origanetalia*, *Trifolio-Geranietea* by Müller (1962). Later on, the known distribution area of these community types was considerably enlarged towards the north by Kielland-Lund (1965) and Tüxen & Westhoff (*in* Tüxen 1967), towards the northeast by Faliński (1966) and Marstaller (1969, 1970) and towards the southwest and southeast by van Gils with different co-workers (van Gils & Gilissen, 1972, 1976; van Gils, Keysers & Launspach, 1975; van Gils & Keysers, unpubl.; van Gils & Kovacs, 1977). Broadly outlined, the already described *Geranion* localities (Dierschke, 1974 a, b; van Gils *et al.*, *l. c.*) cover the middle-European deciduous forest region (Fig. 1).

The diagnostic species group of the *Geranion* includes: *Geranium sanguineum*, *Dictamnus albus*, *Trifolium alpestre*, *T. rubens*, *T. medium*, *Coronilla coronata*, *Thalictrum minus*, *Inula hirta*, *Calamintha clinopodium*, *Veronica teucrium*, *Peucedanum cervaria*, *P. oreoselinum*, *Laserpitium latifolium*, *L. siler*, *Clematis recta*, *Buphthalmum salicifolium*.

The *Geranion* may be either a natural edaphic community or a natural or semi-

natural seral stage of definite wood and/or grassland communities. The *Geranion* is mainly found on dark or yellow (or xero-) rendzinas or on substrates that are scarcely worth the name of soil, such as boulder fields, or almost bare marl outcrops. The substrate of the *Geranion* is stony and mostly neutral to alkaline. In some cases however a slightly acid upper layer is indicated by the presence of *Genista sagittalis*, *Calluna vulgaris* and/or *Potentilla alba*.

The *Geranion* is not resistant against regular grazing, annual mowing or fertilizing. Beside this, the *Geranion* is especially found in stands with intermittent sunlight conditions, but some stands are fully exposed to sunlight. The consequence of the intermittent sunlight is a reduction of the vigour of heliophytic grassland species.

The *Geranion* and other types of forb fringes

Forests are able to occupy almost the whole Medio-European landscape, whereas in the semi-natural man-created landscapes, besides fields, it is especially grass that dominates pastures and meadows. Forb communities can develop only in marginal situations. Natural forb communities are found at sites where either regular disturbance of soil and vegetation or climate prohibited the development of a closed tree canopy. The following factors may be working alone or in combination with each other: sliding grounds (*Geo-Alliarion*, *Geranion*), inundation or fluctuating ground water (*Filipendulion*, *Geo-Alliarion*), deposition of organic material (*Filipendulion*, *Geo-Alliarion*), reduction of the vegetation period either by cold season alone (*Adenostylion*) or by its combination with semi-arid summerperiods (*Geranion*). However the majority of unwooded sites fitted for forb communities have been created by anthro-

pogenic factors. For all the reasons mentioned the *Geranion* and other forb communities have an extremely restricted time and/or habitat niche.

All conceivable transitions in space and time can be observed between forb communities on the one side and tree and grass dominated formations on the other. Therefore the classification of forb communities is troublesome. We see, therefore, a rather diverging classification of forb communities in higher syntaxonomical units. The *Filipendulion* is classified in a grassland class (*Moli-*

nio-Arrhenateratea), the *Adenostylion* in the structural heterogenous class *Betulo-Adenostyletea* and the *Trifolion*, the *Geranion*, the *Geo-Alliarion* and the *Epilobion* in forbland classes (resp. *Trifolio-Geranietea*, *Artemisieteae*, *Epilobietea*).

The *Geranion* related to other formations

The *Geranion* diagnostic species group tend to decrease in the *Ostryo-Carpinion* from the early descriptions (Beck von Mannagetta, 1901; Adamovič,

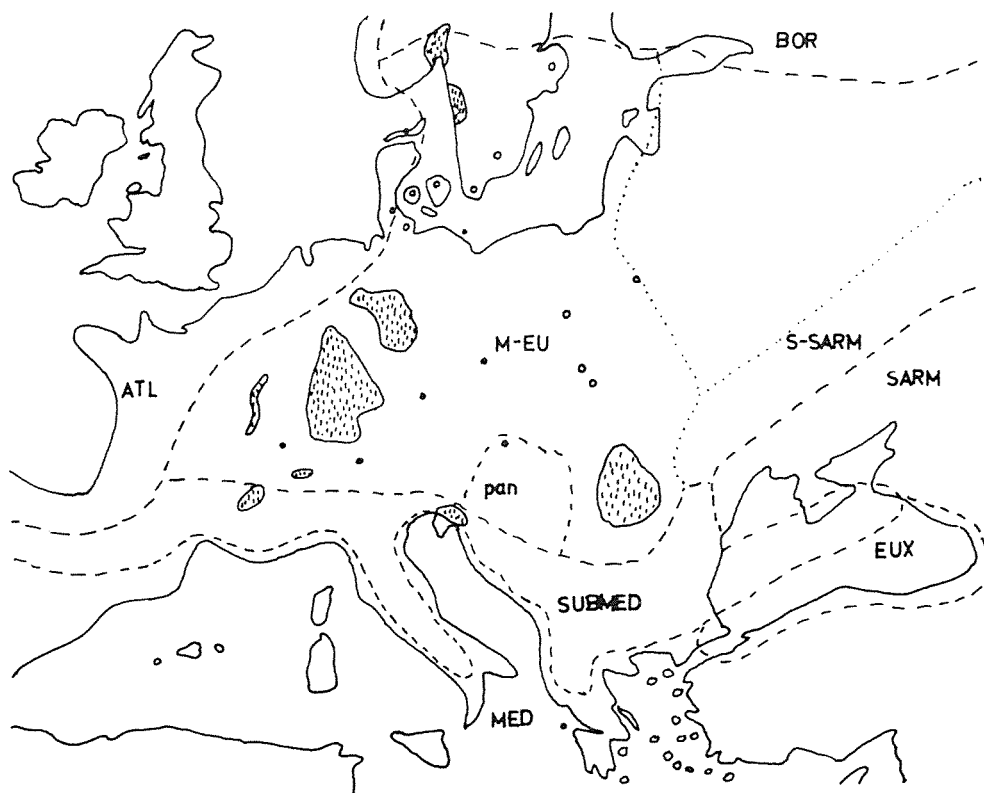


Figure 1. Phytochoria of Europe and *Geranion* localities.

Phytochoria:

- temperate zone (1): BOR = boreal chorium; ATL = atlantic chorium, M-EU: Medio-European chorium;
- submeridional zone (2): SUBMED = Submediterranean chorium, SARM = Sarmatic chorium, EUX = Euxinean chorium;
- transitory between (1) and (2): S-SARM = Subsarmatic, PAN = Pannonian chorium.

Geranion localities:

- shaded areas, several *Geranion* associations;
- dark dots, on *Geranion* association;
- open dots, incomplete data about *Geranion* communities.

1909; Horvatić, 1963) towards the newest descriptions (Horvat, Glavač and Ellenberg, 1974; van Gils *et al.*, *l. c.*) mainly because of refinement of the analytical technique.

The *Geranion* diagnostic species have been found also in the bordering zone of the macromosaic of the Sarmatic meadow steppe and forest (*Fruticeto-Quercetum caricosum montanae*), in the meadow steppe on sandy soils and in the Sarmatic Oak-Pine mixed forests on sand (Walter, 1974).

The Pannonian-Danubia scrub-grassland micromosaics of edaphoclimatological origin have been characterised (Jakucs, 1961) by almost all taxa of our *Geranion* species group. Finally it should be noticed that several taxa of the discussed species group have been observed in Pine forests in Valais (Switzerland), Domogled (Rumania), Karst (Yugoslavia) and *Seslerion variaae* grasslands in Valais (van Gils *div.*, *l. c.*).

Flora elements of the *Geranion* diagnostic species group

FLORA ELEMENTS OF FRINGE AND GRASSLAND IN WEST ILLYRICUM

For our quantitative analysis we accept the flora regions as delineated by Walter and Straka (1970), but nomenclature has been changed in some cases³. The distributional diagnoses of Walter and Straka (*l. c.*) were concentrated in seven broader categories:

- Category I = Mediterranean
 II = suboceanic (submed. + (o.) subm. + o. subm. + subm. - subatl.)

- III = Medio-European (eumi. + eumi-submed. + eumi. - (submed.) + alt-alp.)
 IV = sub-Medio-European (submi.)
 V = South-Siberian (subsi. - sib. + (eumi.) - sib. + ± sib. + sib. - (submed.) + subboreal.)
 VI = Subsarmatic (subpo. + submedit. - subpo. + (o.) submed. - subpo. + osubmedit. - subpo.)
 VII = Sarmatic (medi. - po. + omedit. - po. - (subpo.) + po. + submedit. - tu.)

are classified in one of the seven categories 48 diagnostic taxa of the westillyrian *Geranion* (derived from van Gils *et al.*, *l. c.*) and 57 diagnostic species of the grassland in the same region (after my own observations and Horvat, 1962; Horvat, *c.s. l. c.*; Horvatić, 1963).

Conclusions that may be derived are (Fig. 2): a) the suboceanic element is significantly represented (95% confidence) mostly in the diagnostic species of the grassland; b) the Eu-Medio-

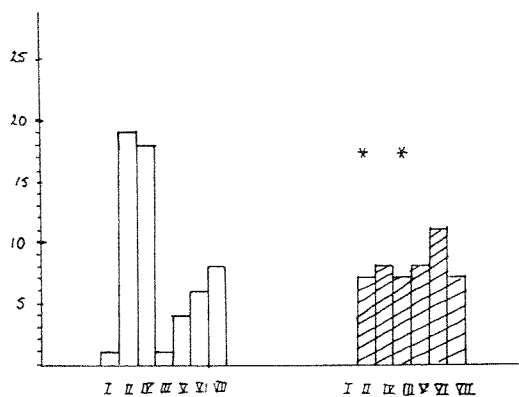


Figure 2. Phytochorological spectres of diagnostic species of Westillyrian dry grassland (left) and forb fringes (right). For explanation of Roman numerals (X-axis) see text. Arabic numerals (Y-axis) stand for the number of species.

³ Nomenclature of the South Russian grass or *Stipa* steppe belt (called Pontic region) however is not correct in our opinion. The name Pontus has been used from the time of Roman Empire till to-day for the southern coastal region of the Black Sea (Pontus Euxinus). The characteristic flora element of this Pontus region (f.e. *Rhododendron ponticum*, *Daphne pontica*, *Hedera colchica*, *Zelkova carpinifolia*, *Pterocarya pterocarpa*) is already called Pontic flora by Grisebach (1884: 346). We described the discussed flora element as Euxinean and the flora element of the steppe belt on the northern coast as Sarmatic in accordance with Braun-Blanquet (1951).

European element is significantly represented mostly in the diagnostic species group of the *Geranion* fringe; c) the South Siberian + Subsarmatic element together have a higher significant representation in the *Geranion* diagnostic species group.

The floristic composition of the bordering forests was so clearly of Submediterranean character (*Quercus pubescens*, *Fraxinus ornus*, *Ostrya carpinifolia*, *Helleborus multifidus*, *Sesleria autumnalis*, *Lathyrus venetus*, *Mercurialis ovata*, *Cotinus coggygia*, *Acer monspessulanum*) that it was not necessary to calculate this in detail.

FLORA ELEMENT OF THE GERANION
DIAGNOSTIC SPECIES GROUP
IN MEDIO-EUROPEAN REGION

Not all diagnostic species of the Westillyrian *Geranion* have the same diagnostic value throughout the distribution range of this alliance. Only the already defined species group is characteristic of *Geranion* communities in their whole distribution area.

An impression of the distributional range of this species group can be obtained by slightly modifying the distributional diagnoses given by Rothmaler, Meusel and Schubert (1972) in the three dimensional phytoclimological system of Meusel, Jäger and Weinert (1965).

The following elements may be distinguished: a) submeridional-temperate suboceanic: *Geranium sanguineum*, *Peucedanum cervaria*, *Coronilla coronata*, *Trifolium rubens*; b) submeridional-temperate subcontinental: *Dictamnus albus*, *Trifolium alpestre*, *Peucedanum oreoselinum*, *Clematis recta*, *Inula hirta*; c) submeridional-montane-temperate-sub-montane oceanic: *Laserpitium latifolium*, *L. siler*, *Buphthalmum salicifolium*; d) not restricted to meridional-temperate zones of the Eurasiatic continent and therefore beyond the scope

of our present study: *Clinopodium vulgare*, *Thalictrum minus*, *Trifolium medium*. If, instead of the oceanicity dimension, we take a phytohistorical dimension, we may divide the elements (a) + (b) as follows: i) submeridional-temperate-Subsarmatic element (*T. alpestre*, *P. cervaria*, *P. oreoselinum*, *Clematis recta*, *Inula hirta*) which goes over the northern Black Sea coast through the Subsarmatic forest steppe belt towards the east. Some species of this element reach the Altay mountains. ii) submeridional-temperate-Euxinian element (i.c. *Dictamnus albus*, *Coronilla coronata*, *Trifolium rubens*). This element is distributed only or mainly over the southern Pontus coast with its deciduous forests rich in pliocene flora elements. Species like *Quercus pubescens* and *Fraxinus ornus* show a similar distribution. *Geranium sanguineum* may be classified in both categories (i) or (ii).

It is now time to discuss in what type of communities the concerned species could have outlived the pleistocene glaciations of Europe. Open forests similar to those in the forest steppe belt of to-day may have occurred during glaciation on the slopes of the river valleys in the Sarmatic region (Kleopow after Walter, 1974; Walter and Straka, *l. c.*). These gallery forests may be viewed as the pleistocene refuge of the Subsarmatic (ii) element. It is difficult to get an impression of the community type in which the Euxinian (ii) element of the *Geranion* lives to-day in this region. The only information we could derive from the literature is a short description in Rikli (1946) of a stand with both *D. albus* and *Coronilla coronata*. The habitat seems very similar to the natural *Geranion* communities that I have observed.

From a phytohistorical point of view the *Geranion* species group may be classified as a Pontic flora element. The

corresponding regions (Euxinian + Sarmatic), to-day, very different in vegetation, may be called the Pontic province in accordance with Zohary (1974).

Forb fringes in northeastern North-America

The constructive species of the *Geranion* belong to Eurasian taxa, sections or genera (i.e. *Geranium* sect. *sanguinea*, *Dictamnus*, *Peucedanum* sect. *ceruaria*, *Coronilla* sect. *eucoronilla* (*C. varia* introduced in North-America) *Laserpitium*, *Inula* (also in Africa) and consequently no floristically vicariating communities of the *Geranion* may be expected in North-America.

In the North-American climate similar to the *Geranion* climate in Europe, we observed only a forb community with *Conium maculatum*, *Disacus sylvestris* and *Pastinaca sativa* (all introduced Eurasian species). In a more boreal climate I could observe a community of *Smilacina stellata* in anse du Portage as well as one on the lower slopes of the Mont Saint-Pierre (both Québec, Canada). Further on, there was the community of *Cornus canadensis* for example, alongside the *Abieto balsamae-Piceetum glaucae* in cap Gaspé, in the dunes of Parc national Forillon and in the dunes of the Magdalen Islands, Cap d'Est.

Conclusion

This was a description of the floristic, ecological and chorological characteristics of the *Geranion* alliance. The *Geranion* diagnostic species group forms part of the xerosere of alkaline substrates in the Medio-European forest region, but is strongly restricted in time or/and space in comparison with other parts of the same xerosere for the ecological reasons described.

Some forb communities vicariating from the *Geranion* for edaphical and/or

climatological reasons have been compared with the latter.

The distribution spectrum of the Westillyrian *Geranion* could be differentiated from the one of the Westillyrian dry grassland by its overrepresentation of both the eu-Medio-European and the Subsarmatic + South Siberian flora element and an underrepresentation of the suboceanic element.

Three flora elements *sensu* Meusel (c.s.) have been distinguished in the *Geranion* diagnostic species group: a submeridional-temperate suboceanic, a submeridional-temperate subcontinental and submeridional/montane-temperate sub-montane oceanic element. From a phytohistorical point of view the concerned species may be classified as Pontic flora element.

Acknowledgements

I would like to thank Dr. A.H.W. Damman, from Storrs, Conn., U.S.A., and Dr. R. Schumacker from Liège, Belgium, for correcting the English and French text respectively, as well as W. Launspach from Nijmegen, Netherlands, for preparing the two phytochorological spectra in this paper. It would never have been possible to participate in this symposium without the generous grant given by the Netherlands Organization for the Advancement of Pure Research (Z.W.O.).

References

- ADAMOVIĆ, L., 1909. Die Vegetationsverhältnisse der Balkanländer. *In*: Engler and Prantl (ed.), *Die Vegetation der Erde*, 11. — Leipzig, 567 p.
- BECK VON MANNAGETTA, G., 1901. Die Vegetationsverhältnisse der illyrischen Länder. *In*: Engler and Prantl (ed.), *Die Vegetation der Erde*, 4. — Leipzig, 549 p.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1951. *Pflanzensoziologie*. — Springer Verlag, Wien, 571 p.
- DIERSCHKE, H., 1974 a. Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortsgefälle an Wadrändern. — Göttingen, 246 p.
- DIERSCHKE, H., 1974 b. Zur Syntaxonomie der Klasse Trifolio-Geranietea. — *Mitt. flor.-soz. Arb. gemein.*, N.F., 17: 27-38.

- FALIŃSKI, J. B., 1966. Antropogeniczna roślinność puszczy Białowieskiej. — Warszawa.
- GILS, H. van and L. GILISSEN, 1972. Zoomgemeenschappen in het Oberinntal, Tirol. — KU, Nijmegen, 63 p.
- GILS, H. van and L. GILISSEN, 1976. Wärmeliebende Saumgesellschaften im Ober-Inntal, Tirol. — Linzer Biol. Beitr., 8 (1): 41-62.
- GILS, H. van E. KEYSERS and W. LAUNSPACH, 1975. Saumgesellschaften im klimazonalen Bereich des *Ostrya-Carpinus orientalis*. — Vegetatio, 31 (1): 47-64.
- GILS, H. van and A. J. KOVACS, 1977. Geranium communities in Transsylvania. — Vegetatio, 33: 175-186.
- GRISEBACH, A., 1884. Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung, 1. — Leipzig, 567 p.
- HORVAT, I., 1962. Vegetacija planina zapadne Hrvatske (La végétation des montagnes de la Croatie d'Ouest). — Zagreb, 179 p.
- HORVAT, I., V. GLAVAČ and H. ELLENBERG, 1974. Vegetation Südosteuropas. In: Geobotanica selecta, 4. — Stuttgart, 768 p.
- HORVATIĆ, S., 1963. Vegetacyska karta otoka Paga općim pregledom vegetacyskih jedinica Hrvatkog primorja. (Carte des groupements végétaux de l'île nord-adriatique de Pag avec un aperçu général des unités végétales du littoral croate). — Zagreb: 73-89.
- JAKUCS, P., 1961. Die phytozöologischen Verhältnisse der Flaumeichen-Buschwälder Südostmitteleuropas. — Budapest, 313 p.
- KIELLAND-LUND, J., 1965. Die Saumgesellschaften SO-Norwegens. In: Exkursionsführer für die Exkursion der Internationale Pflanzensoziologische Vereinigung durch SO-Norwegen. — Vollebek: 33-34.
- MARSTALLER, R., 1969. Die xerothermen Pflanzengesellschaften waldfreier Sonderstandorte im Buntsandsteingebiet des mittleren Saaletales (Thüringen). — Hercynia, 6 (3): 225-228.
- MARSTALLER, R., 1970. Die natürlichen Saumgesellschaften des Verbandes Geranium sanguinei Th. Müller 61 der Muschelkalkgebiete Mittelthüringens. — Feddes Repert., 81 (6-7): 437-455.
- MEUSEL, H., E. JÄGER and E. WEINERT, 1965. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora, 1. — Jena, 258 p.
- MÜLLER, Th., 1962. Die Saumgesellschaften der Klasse Trifolio-Geranietea sanguinei. — Mitt. flor.-soz. Arbgemein., N.F., 9: 95-141.
- RIKLI, M., 1946. Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer, 2. — Bern, 835 p.
- ROTHMALER, W., H. MEUSEL and R. SCHUBERT, 1972. Exkursionsflora für die Gebiete der D.D.R. und der B.D.R. — Berlin, 612 p.
- TÜXEN, R., 1967. Pflanzensoziologische Beobachtungen an südwestnorwegischen Küstendünengebieten. — Aquilo, Ser. Bot., 6, Painettu: 241-272.
- WALTER, H., 1974. Die Vegetation Osteuropas, Nord- und Zentralasiens. — Stuttgart, 452 p.
- WALTER, H. and STRAKA, 1970. Arealkunde. Floristisch-historische Geobotanik. — Stuttgart, 478 p.
- WENDELBERGER, G., 1954. Steppen, Trockenrasen und Wälder des pannonischen Raumes. — Angew PflSoziol., Festschrift Aichinger, 1: 573-634.
- ZOHARY, M., 1973. Geobotanical foundations of the Middle East. — Stuttgart, p. 77-83.

ON FOREST PRESERVES IN THE GERMAN FEDERAL REPUBLIC

Otti WILMANN

*Biolog. Institut II der Universität
Freiburg i. Br., Germany*

Résumé

Nous sommes en train, en Allemagne fédérale, de constituer un réseau de peuplements forestiers incluant si possible tous les types de forêts. Ces régions sont des réserves où toute activité humaine directe ou indirecte est prohibée, à l'exception de la chasse. Nous soulignons l'importance de ces réserves pour la science générale et appliquée, pour la conservation des espèces et pour l'enrichissement moral de l'homme. En Europe centrale, on fait face à des problèmes syndynamiques particuliers, à cause de l'utilisation des forêts comme pâtures au cours des siècles derniers. La première étape de la recherche est le rassemblement d'une documentation minutieuse, surtout par la cartographie phytosociologique. On donne des exemples des recherches actuellement en cours.

Abstract

In West Germany we are establishing a network of forest stands which includes if possible examples of all forest types. These areas are preserves where all direct and indirect human activities are prohibited except hunting. Their significance for general and applied science, for conservation of species and for men's moral enrichment is pointed out. Special syndynamical problems are met in central Europe because of woodland grazing in former centuries. The first step in the research is a thorough documentation, especially phytosociological mapping. Examples of current research are given.

Introduction

The European visitor to North America is deeply impressed by the vastness of the land and the extent of its physiological uniform regions: woodland, prairies, arable fields, deserts, but also cities of gigantic dimensions. One reason is the amount of areas with a flat or semi-flat relief, another is the smaller population density, the third is a historical factor: it was only in the east that the post-Columbian settlement took place in the European manner by groups of settlers who gradually pushed forward into the wilderness. However with the coming of technology, at the end of the eighteenth century, plantations developed fast in the south, large

farms in the north, forestry in Canada, and cattle ranches in the prairies; in these areas the pre-technical age has hardly left any traces. Central Europe on the contrary is much more varied, for physical and historical reasons, and consists of "smaller cells".

In your country and in ours we witness a threatening loss of diversity, of plants and animals, of vegetation and historically-formed land; in both countries nature conservationists are trying to save at least some selected areas as reservations for our descendants. The way you do it here by establishing national parks, is imposing for us: Yellowstone Park alone with 3 472 mi² has an area almost three times larger than

all the nature reserves (Naturschutzgebiete) of the G.F.R. taken together. But we could not do this in central Europe, for we must remember that the average density of population in Canada in 1972 was 2,1 inhabitants per sqkm, in the U.S.A. 22,3, but in the G.F.R. 248,6! The population is not only ten to a hundred times more numerous, but is also more uniformly dispersed. Even well-known woodland areas like the Black Forest are mixed with settlements and roads. Our environment with respect to conservation has developed another pattern because of the variation in the land's physical factors and its use: It is — except the Alps and the coast — a rural landscape, formed by a six thousand years' culture, which we try to conserve in its diversity, the monotonization of which we try to stop for the sake of future. It is not only impossible but often even undesirable to take the land out of cultivation for it is precisely this historically formed country which is our base of recreation (Frank, 1971) and conservation. I wanted to remind you of this contrast in order to explain our system of nature reserves: these areas are small, and the land-use is usually only liable to some restrictions and for the most part — though not always — this should be continued even in the same way.

In this paper, we will only talk about one special type of reserves which is rather new in most German states and which is being planned systematically: protected forests without management; we call them "Naturwaldreservate", natural forest preserves, or "Bannwälder", banned forests. I must add that in West Germany nature conservation comes under the jurisdiction of the states and not of the federal government; therefore there are differences in planning, nomenclature and research; I will not deal with these because they are not important for you.

What is important is that we intend to establish a network of forest stands all over the country, including examples of possibly all forest types. These areas are preserves where all direct and indirect human activities are prohibited except hunting, which is absolutely unavoidable. In these districts the natural development of the woodland communities can go on; the commercial forests of to-day may grow up into "virgin forests of to-morrow" (Dieterich, Müller and Schlenker, 1970).

The Germans in East Germany have the same intention and it has even been partially realized. In West Germany there are at the moment 325 areas covering about 9 000 ha (22 230 acres) (Trautmann, 1976), each averaging 25-30 ha (70 acres). Compared with American standards this enterprise may be unimpressive, and even more so since not all indirect human influences such as emissions, game stock, and the absence of predatory animals can be eliminated, even though there are sometimes protection strips. But we think that even these small areas have great value: I shall elaborate on this and give some examples later on.

Significance

THE GENERAL SCIENTIFIC ASPECT

The restricted forests are "field laboratories" and allow research even on long-lasting processes under different ecological conditions (Tüxen, 1957). There are many problems which can only be solved if one can rely on continuity e.g. natural reproduction of distinct timber species, influence of management on soil micromorphology, structure of distinct vegetation types independently of man's influence. Another very interesting question for Europe is: to what extent have the recently developed forest communities the same

timber species as our primary forests? Later on we will explain that human activities in the past have been the reasons for the difference between the so-called potential natural vegetation of today and the natural vegetation of the stone age.

THE APPLIED SCIENTIFIC ASPECT

Forestry which aims at a sustained yield must be based on natural models, which then must be modified according to the economy (Lamprecht *et al.*, 1974). E.g.: How can we keep a recreational forest with minimum maintenance? How does nature keep insects in check, and is this a model for biological pest control? Or another question: Which species are able to withstand extreme habitat conditions and can be used for corresponding afforestations, stabilization of banks and slopes? In the reserves too, we preserve autochthonous ecotypes which may be important for forest tree breeding.

THE ETHICAL ASPECT

In large areas all over the world commercial forests are mono-cultures and are cut before the natural death of the trees. Therefore many species no longer find an adequate habitat and are threatened. But in forest preserves these species may survive, e.g. birds as the black woodpecker (*Dryocopus martius*) and Tengmalm's owl (*Aegolius funereus*) which breed in the holes of decaying stems; or plants like hart's tongue (*Phyllitis scolopendrium*) and some hygrophytic lichens which in our climate do not survive clearing.

THE PSYCHOLOGICAL ASPECT

Everybody has a right to free nature and to the surroundings where he phylogenetically comes from. A forest where nature is not led by the nose gives an intense feeling of enrichment.

This does not mean that only a virgin forest gives optimal recreation, on the contrary: a carefully managed commercial forest may look more aesthetic; but it is the power and originality of nature which we will see later on in long banned areas. This aspect plays a dominant role in your national parks as far as I can see.

THE HISTORICAL ASPECT

At last we must not forget that our forests are documents of our history and represent different kinds of old silvicultural management. These forests cannot however be conserved in these preserves; on the contrary, we must use the old-fashioned cutting system in them.

It is the human influence itself that is the reason for the special interest in the long-lasting successions of our forests: vegetation and habitat have been influenced for about 6 000 years. This is of greater significance in the old and densely settled central Europe than in corresponding climates of the new world, though the Indian influence is as old and the cultivation by burning must not be neglected (Knapp, 1965). Therefore the potential natural vegetation will often be different from the original vegetation and from the real or actual vegetation of to-day. Forest preserves are important for the investigation of these connections; therefore let us point this out.

One may start from the view that the dense primary forest was an enemy for primitive man; it was to be destroyed to gain pasture and arable fields. On the other hand a loose stand of trees was not only essential as a wood supply but also as a place for woodland grazing, for hunting and even for collecting litter and dung. It was woodland grazing by cattle, horses, cows, swine, sheep and goats which had a key importance

in central Europe, while the needs of the Indians who didn't keep grazing livestock were quite different. Even the first selection of sites for settlement may have been determined by the susceptibility of the vegetation types to grazing and browsing (Ellenberg, 1954). If one observes how quickly woody species can be destroyed by goats, this connection is quite clear. A grazed forest should be rather light and therefore rich in herbs and grasses. Oak (*Quercus* spp.) and beech (*Fagus silvatica*) were appreciated as mast trees; it was oak which was most valued because it gave mast and timberwood along with being a light demander with rich understory. For fuelwood however it was convenient to have coppice wood; if one cut off the young wood again and again those woody species which easily made stump shoots were encouraged: hazel (*Corylus avellana*), hornbeam (*Carpinus betulus*), linden (*Tilia* spp.), oak (*Quercus* spp.), ash (*Fraxinus excelsior*); but beech (*Fagus silvatica*) and nearly all conifers were pushed back. The beech, though originally the dominating species in not-extreme habitat conditions, was eliminated in favour of oak and hornbeam. One of the most interesting problems in the development of these forest reserves is the behaviour of the beech. Besides woodland grazing there were special uses which resulted in a shifting in structure and species composition, e.g. cultivation by burning over or collection of tanbark. If a spontaneous reforestation happened the pioneers sustained themselves in the forest for many years; these trees, having grown up free standing, are often made conspicuous by their low branching. For the systematical afforestation however one preferred Norway spruce (*Picea abies*) or Scots pine (*Pinus silvestris*), in the understory of which those species which are in accordance with the local conditions gradually suc-

ceed. But we do not know yet in all cases the exact composition of the natural vegetation e.g. the role of birch in eastern European pine communities.

Besides these floristic changes there are a lot of habitat alterations which are never or only very slowly reversible and which result in another climax. It was e.g. quite usual for the farmers to have the right to take the litter: the forest soil thus lost inorganic nutrients and humus, while the arable fields received a remarkable input in the form of dung because the litter has been used as straw. Where the forest land had turned to poor sandy heath, podsolization took place (see lecture of Professor Tüxen in this symposium). This case has been thoroughly investigated and is clear; but we do not know to what extent the loss of ions resulted in permanent damage of better soils. Mitscherlich (1955) has given us instructive information: in some Scots pine stands in the upper Rhine valley where farmers used the litter till 1932, he measured the width of annual rings of trees in these raked stands and in not - raked ones in the same habitat type. The annual increment is much lower and the diminution can be recognized even 25 years after cessation of litter removal. Clearly irreversible changes are: heavy soil erosion in regions with a sharp relief, especially in mining areas with abusive exploitation; combined with this, we can demonstrate a sedimentation of soil in the down valley areas. We should point out, too, the drainings all over the civilized world which have resulted in drastic local alterations in soil and vegetation.

Planning

As to the selection of stands, the basic requirement is a sufficient size; one considers (according to Niemann, 1968) 5 ha (12,35 acres) to be a mini-

mum, when there is a quasi-homogenous site and plant community; areas with vegetation patterns must be correspondingly bigger. The stands should be surrounded by a shelter belt of at least 200 m. These demands are not always met.

It is essential to have a great ecological span or, speaking as a phytosociologist, to have all possible associations and many possible subassociations and vicariants represented, from very dry rocky forests to very wet bog woodland. There is a tendency to prefer forest types of extreme habitats partly because they look more interesting, partly because they are more natural to begin with, partly because the financial loss is less. And sometimes there are no forests in mesic sites because these have been used for agriculture for thousands of years. However, we have some top-quality stands represented, indeed, e.g. a banned *Abieti-Fagetum*, natural vegetation of nutrient rich slopes of the Black Forest; it formerly belonged to a monastery, now it is a "fiscal" forest. The trees are about 35 m high and the growing stock is estimated at 668 cubic metres.

In some countries the selection of stands is performed on a phytosociological base. This method is possible only if we know the actual and potential vegetation rather well. We may claim indeed, that our knowledge is sufficient to do so.

Research

The first step in the scientific treatment must be an exact stock-taking and documentation of the condition of biocoenosis and soil, because this will be the basis of all later statements on development and succession. This can only be handled in cooperation with several specialists. A minimal programme for all West German reserves is

not yet under consideration. In the forest stand description one has to fix the stem number, age, height, diameter, basal area etc. according to the IUFRO rules.

In the last few years a growing interest has developed in faunistic and floristic documentation, for we see with sorrow the often unnoticed disappearance of species. A complete inventory of higher plants, bryophytes and lichens, of tetrapods and birds can easily be made; for all other groups there is a lot of work to be done yet. This inventory shows e.g. the number of 318 species of macromycetes in a forest reserve of 8 ha (19,8 acres) (Haas, pers. comm.)!

It is our function as phytosociologists to map the vegetation as soon as possible, because this map is a document and an outstanding reference for further descriptive and experimental work. The map demonstrates the frequent change of plant communities in the field and shows the natural pattern. If one only defines formations as physiognomic types like broad-leaved or needle forests, vegetation seems to be rather homogenous; but, in reality every reserve — at least in a hilly region — comprises different floristic types, communities of lower rank. A very good example for this statement is a vegetation map of a steep rocky ravine made by air photographs. In this area of 105 ha (ca. 260 acres) in the southern Black Forest, the Wehratal, the vegetation was grouped in about 30 syntaxa (Schuhwerk, 1973). But even flat areas with riparian forests near the Rhine are not homogenous. An exact mapping and the arrangement of permanent plots, too, is necessary if one wants to get syndynamical information during the life span of the investigator.

The speed of succession will be quite different. If one deals with a forest

composed of exotic tree species — these may be intermingled occasionally in the reserve — the autochthonous species dominate soon; light-demanding species and pioneer species are primarily preferred. On the contrary in an extreme habitat it will take several human generations until the climax is reached (Wilmanns, 1973). We also need a vegetation map for experimental-ecological investigations. As an example we may take the oak-hornbeam forest "Bechtaler Wald" (Waldermann, 1971; Bücking and Dieterich, 1976). It is rather uniform and has only different facies of a *Stellario-Carpinetum*, with different dominating plants, e.g. *Allium ursinum* or *Carex brizoides*. Is it by chance or can we find a coincidence between floristic and soil conditions or light conditions? We discovered by studying soil profiles that the *Carex* grows only where the upper horizon is a sandy-silty loam and that *Allium* however needs more clay. The first pedological results confirm the differences in nutrients offered in the two facies.

So there is a challenge and a huge task for ecological research in these forest reserves. This will be particularly well demonstrated by the IBP Solling Project (Ellenberg, 1971). About 50 scientists investigated a phytosociologically simple beech forest stand, a *Luzulo-Fagetum*, which was later declared a banned reserve. The reports on the methods alone have filled a book! It remains to be seen whether we will be able to use this mass of data on a forest ecosystem to form a living picture of the biocoenosis.

In any case, the forest preserve program can show to the scientist as well as to the interested layman the richness and diversity of our forests, which we are going to lose. We can preserve them only if we are not only natural researchers but also natural conservationists.

Acknowledgements

I thank Mrs. Rhoda Payne for her help with the English.

References

- BÜCKING, W. and H. DIETERICH, 1976. Zur Bannwald-Forschung in Baden-Württemberg. — Allg. Forst-Ztschr., 31: 327-329.
- DIETERICH, H., S. MÜLLER and G. SCHLENKER, 1970. Urwald von morgen. — Stuttgart, 174 p.
- ELLENBERG, H., 1954. Steppenheide und Waldweide. — Erdk., 8: 188-194.
- ELLENBERG, H., 1963. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. — Stuttgart, 943 p.
- ELLENBERG, H. (ed.), 1971. Integrated Experimental Ecology. — Ecol. Stud., 2. Berlin, Heidelberg, New York, 214 p.
- FRANK, E., 1971. Beziehungen der Landschaft und ihrer Nutzung zur Erholung in Kalifornien. Ein Vergleich mit Deutschland. — Natur u. Landschaft., 46: 117-119.
- KNAPP, R., 1965. Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika und der Hawaii-Inseln. — Stuttgart, 373 p.
- LAMPRECHT, H., D. GÖTTSCHE, G. JAHN and K. PEIK, 1974. Naturwaldreservate in Niedersachsen. — Aus dem Walde, 23: 1 – 231 + Kartenband.
- MITSCHERLICH, G., 1955. Untersuchungen über das Wachstum der Kiefer in Baden. 2. Teil. — Allg. Forst- u. Jagdztg, 126: 193-204.
- NIEMANN, E., 1968. Gedanken zur Problematik von "Totalreservaten" in Wäldern. — Arch. f. Naturschutz u. Landsch. forsch., 8: 273-290.
- SCHUHWERK, F., 1973. Die Vegetation des Bannwaldes Wehratal. — Unpubl. Staatsex. arb. Biol. Inst. II d. Univ. Freiburg i. Br.
- TRAUTMANN, W., 1976. Stand der Auswahl und Einrichtung von Naturwaldreservaten in der Bundesrepublik Deutschland. — Natur u. Landschaft., 51: 67-72.
- TÜXEN, R., 1957. Die Bedeutung des Naturschutzes für die Naturforschung. — Mitt. flor.-soz. ArbGemein. N.F., 6/7: 329-334.
- WALDERMANN, H.-D., 1971. Pflanzensoziologische Untersuchung und Kartierung der Bannwälder "Bechtaler Wald" und "Hechtgraben" des Forstbezirkes Kenzingen. — Unpubl. Staatsexamensarbeit Biol. Inst. II d. Univ. Freiburg i. Br.
- WILMANNS, O., 1973. Ökologische Pflanzensoziologie. — Heidelberg, 288 p.

LES FORÊTS FEUILLUES DE POLOGNE ET LEUR PROTECTION

Teofil WOJTERSKI

Zakład Systematyki i Geografii Roślin
Uniwersytet im. Adama Mickiewicza, Poznań, Pologne

Résumé

La Pologne est un pays dont la végétation naturelle est formée presque exclusivement de forêts. Le climax climatique est constitué par des forêts mixtes (*Pino-Quercetum*). Parmi les forêts feuillues zonales c'est la chênaie-charmaie (*Quercu-Carpinetum*) qui joue le plus grand rôle. Cette association, qui est répartie dans tout le pays, présente une différenciation géographique: le *Galio-Carpinetum* a un caractère occidental et le *Tilio-Carpinetum*, oriental. Chacune de ces deux associations est variable au point de vue écologique. La hêtraie, elle, occupe des habitats semblables dans l'ouest et le sud de la Pologne. Bien visibles dans le paysage sont les forêts azonales: le *Salici-Populetum* dans les vallées des grands fleuves et les aulnaies (*Carici elongatae-Alnetum*) sur les tourbières basses des plaines. Les forêts thermophiles et héliophiles d'origine subméditerranéenne ou subcontinentale se trouvent en Pologne à leur limite de distribution. Ce sont surtout le *Potentillo albae-Quercetum*, et le *Lithospermo-Quercetum*. Ce dernier ne se trouve que dans la réserve de la vallée du fleuve Odra. Tous les types de forêts feuillues sont protégés dans 13 parcs nationaux et dans 200 réserves. On prévoit aussi d'en conserver dans les « zones de paysage protégé ».

Abstract

The natural vegetation of Poland is mostly formed by forests. The climatic climax is the pine-oak forest (*Pino-Quercetum*). The most important of the zonal deciduous forests is the oak-hornbeam forest (*Quercu-Carpinetum*). This community occurring in the whole Poland is differentiated geographically in two associations: *Galio-Carpinetum* in western Poland and *Tilio-Carpinetum* in the eastern part of the country. Each of those associations has also many ecological subunits. Very characteristic in the landscape are the azonal forests of willows and poplars (*Salici-Populetum*) occurring along the great river valleys and the alder forests on low bogs in the lowlands. Thermophilous and heliophilous forests of submediterranean or subcontinental character reach their distribution limit in Poland. The *Potentillo albae-Quercetum* is developed in the lowland, the *Lithospermo-Quercetum* on one station only, in the reserve on the slopes of the river Odra. All types of deciduous forests are protected in 13 national parks and in 200 nature reserves. The creation of zones of protected landscape will probably help in further conservation of these forests.

Introduction

La Pologne est située à la limite orientale de l'Europe centrale. Les régions du nord-est de notre pays font déjà partie de l'Europe orientale.

Ce sont presque exclusivement les forêts qui forment la végétation natu-

relle de la Pologne. Les arbres envahissent chaque fragment de champ qui n'est pas labouré, chaque prairie qui n'est pas fauchée ou enfin chaque pâturage sur lequel il n'y a pas de bétail pendant un certain temps.

Les forêts couvrent plus d'un quart de la surface totale du pays (27%). Les fo-

rêts feuillues occupent à peu près 30% de la surface de tous les terrains boisés et on voit que leur proportion devient malheureusement de plus en plus faible.

En Pologne à cause du caractère du climat qui fait transition entre le climat atlantique et le climat continental, on observe une pénétration des forêts feuillues de l'ouest et développées sur les sols bruns, dans la zone des forêts de conifères, originaires de l'est et liées aux sols podzoliques.

Le climax climatique est représenté par la forêt mixte, composée de chênes et de pins — le *Pino-Quercetum*, une association forestière très fréquente dans tout le pays.

Caractéristiques des associations forestières

La plus grande surface de forêts feuillues est occupée par la chênaie-charmaie, bien connue sous son ancien nom de *Quercu-Carpinetum*. La chênaie-charmaie est très variée au sens géographique et écologique. En Pologne occidentale on trouve des fragments du *Stellario-Carpinetum*, une association à caractère occidental, surtout dans les vallées et dans les régions plates.

Les moraines sont toujours occupées par le *Galio-Carpinetum*, une association qui s'étend vers l'est jusqu'à la Vistule. Au nord-est de la Pologne, elle est remplacée par le *Tilio-Carpinetum*, qui a déjà un caractère plus boréal.

Il y a une différenciation floristique entre ces associations. Il est intéressant de noter que même les unités écologiques, qui se répètent dans toutes ces associations, présentent des différences floristiques.

Les chênaies-charmaies sont bien étudiées en Pologne. Il y a des monographies régionales et une monographie territoriale de T. Traczyk pour la

Pologne tout entière. Cette monographie concerne tant la différenciation géographique que l'écologie de *Quercu-Carpinetum*. Il y a encore beaucoup d'autres travaux écologiques concernant la chênaie-charmaie, par exemple des travaux synphénologiques réalisés en Grande Pologne et dans la forêt vierge de Białowieża. Pendant les travaux réalisés par le Programme biologique international (PBI) on a aussi pris en considération ces associations forestières.

Les habitats de la chênaie-charmaie sont très dispersés. La plupart d'entre eux ont été transformés en champs et c'est seulement sur les limites entre les champs où l'on peut encore trouver dans quelques régions de la Pologne centrale une association vicariante de *Quercu-Carpinetum* — des taillis bas, nommés *Carpino-Prunetum*. Le *Carpino-Prunetum* constitue une phase de dégradation de caractère relique ou pionnier.

Une étude détaillée des forêts de hêtre qui se trouvent à leur limite nord-est en Pologne a déjà été présentée par mon collègue M. Florian Celiński; je voudrais seulement ajouter qu'il y a en Pologne d'intéressantes forêts de la suballiance *Acerion pseudoplatani*. Ce sont deux érablières: le *Phyllitido-Aceretum*, une forêt à *Acer pseudoplatanus* et *Phyllitis scolopendrium* sur les éboulis calcaires humides de la zone des collines jurassiques et dans la chaîne de Pieniny, et le *Sorbo-Aceretum*, une forêt à *Acer pseudoplatanus* et *Sorbus aucuparia* var. *glabrata* sur les éboulis de roches gréseuses ou même granitiques dans les montagnes.

Les chênaies acidiphiles (*Fago-Quercetum* et *Calamagrosti-Quercetum*), ont aussi un caractère de forêts zonales. Cependant, en Pologne il n'en existe que des fragments.

Des forêts azonales jouent aussi un rôle important dans le paysage de notre pays. Dans les vallées des grands fleuves on peut encore trouver des fragments du *Salici-Populetum*, une association forestière qui occupait autrefois des surfaces plus étendues. En arrêtant la glace flottante au printemps, ces forêts présentaient un danger pour les digues et c'est pourquoi on les a presque complètement coupées. Aujourd'hui on ne les trouve pratiquement que dans les réserves. En observant la dynamique des forêts riveraines, on doit mentionner aussi une association pionnière d'osiers — le *Salicetum triandro-viminalis*, qui forme la bordure de tous les grands fleuves. Cette association est encore très commune chez nous. Nous l'avons étudiée le long de la rivière Warta. Le long de la moyenne Vistule les taillis bas de saules ont une largeur de 400 mètres.

Des éléments du *Salici-Populetum* pénètrent dans les taillis. Ce sont surtout les saules: *Salix alba* et *Salix fragilis* et le peuplier noir *Populus nigra* qui envahissent bientôt le terrain en formant des forêts très denses avec des arbres souvent entourés de lianes.

Les dernières reliques des forêts riveraines de chênes se trouvent sous forme de vieux chênes solitaires résistants aux inondations du printemps.

Sur les tourbes basses dans les plaines, souvent autour des lacs, ainsi que dans les vallées où le mouvement de l'eau du sol est très faible ce sont les forêts d'aulnes qu'on trouve à divers stades d'évolution. L'aulnaie en Pologne, c'est-à-dire le *Carici elongatae-Alnetum*, est une des associations forestières les mieux définies du point de vue floristique. Elle possède un caractère complexe et elle est différenciée au sens trophique en sous-associations et au sens régional en variantes géographiques.

Les stades initiaux sur les habitats semblables sont formés par des fourrés. Près de la mer Baltique ils sont formés par *Salix aurita* et *Myrica gale* et ils possèdent un caractère subatlantique. Au centre de la Pologne une association vicariante est formée par *Salix pentandra* et *Salix cinerea*. Elle présente les mêmes liaisons dynamiques.

Le développement de la végétation sur la tourbe basse en relation avec l'abaissement du niveau des eaux souterraines conduit aux forêts hygrophiles et eutrophes qui ne sont soumises qu'à une inondation épisodique.

Il faut d'abord souligner la pénétration du frêne *Fraxinus excelsior* dans les aulnaies, ce qui conduit au *Circaeo-Alnetum*, une association forestière avec une dynamique très intéressante. Elle fait le lien entre les forêts sur tourbes basses et les habitats sur sols minéraux fortement humiques. On observe une différenciation des forêts de frêne, de caractère géographique.

Les plus riches stations des forêts feuillues de Pologne sont occupées par l'association *Fraxino-Ulmetum*, une forêt qui occupait autrefois largement les vallées des rivières. Aujourd'hui ses habitats sont presque complètement accaparés par l'agriculture. Une sous-association à caractère écologique apparaît sur les pentes abruptes des grandes vallées. Elle protège les pentes de l'érosion et c'est pourquoi on peut encore en trouver des fragments assez fréquemment.

Les forêts du type d'*Alnetum incanae* occupent des rives de torrents et de rivières de montagne aux altitudes inférieures.

Les forêts thermo- et héliophiles d'origine subméditerranéenne ou subcontinentale se trouvent en Pologne à leur limite de distribution. Elles se développent grâce à des conditions favo-

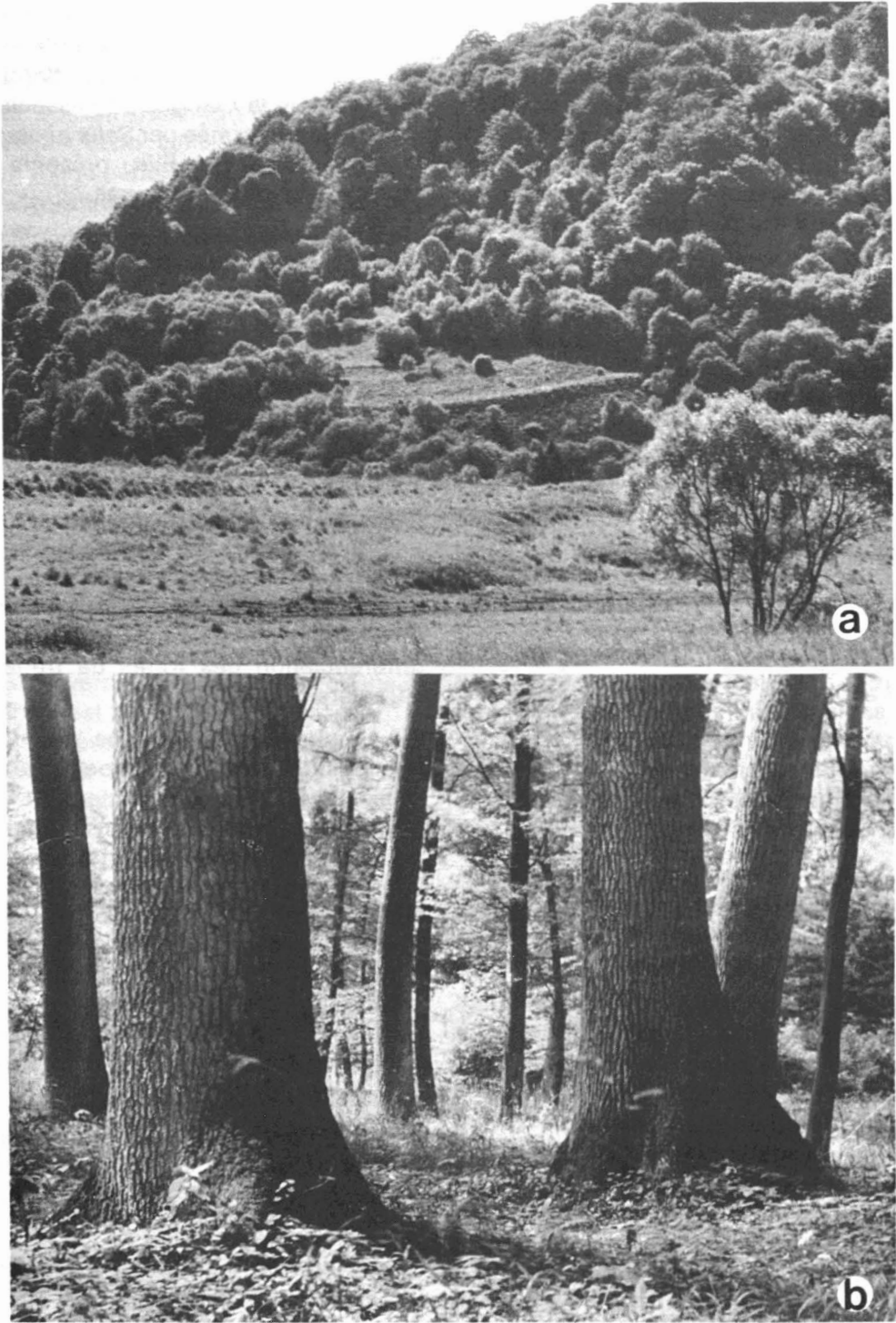


Figure 1.a — La forêt pionnière d'*Alnus incana* envahit les champs abandonnés; b — la chênaie-charmaie de Grande Pologne. (Photos de l'auteur).

rables de topographie ou d'écologie. Ces forêts sont toujours appauvries par rapport à celles qui se trouvent au centre de l'aire de répartition, mais en comparaison avec d'autres forêts décidues de notre pays les taches formées par ces associations sont parmi les plus riches du point de vue floristique. On trouve par exemple dans un relevé de *Potentillo albae-Quercetum*, en Grande Pologne, jusqu'à 80 espèces. Il y a d'intéressantes relations dynamiques entre cette association et le *Galio-Carpinetum* d'un côté, et le *Pino-Quercetum* de l'autre.

Une vicariante du *Potentillo albae-Quercetum* en Pologne méridionale est représentée par une association de taillis — le *Peucedano-Quercetum*, dans le Jura de Cracovie.

L'association du *Lithospermo-Quercetum* contenant beaucoup de formes subméditerranéennes, très rares en Pologne, se développe sur les pentes exposées au sud-ouest dans la réserve forestière-steppique des rives de l'Odra. C'est une station unique de cette association en Pologne.

Cette description sommaire des forêts décidues de Pologne est évidemment superficielle, mais elle permet de se faire une idée de la différence entre les forêts feuillues d'Europe centrale et celles que nous avons visitées aux États-Unis et au Canada.

La protection des forêts en Pologne

On peut trouver des taches de toutes les associations forestières citées dans cette communication, sous diverses formes de protection.

Il s'agit d'abord d'une protection dans les réserves strictes, dans lesquelles aucune intervention humaine n'est permise. Les vieux arbres tombent, foudroyés ou cassés par les vents. On n'y touche pas. Ils pourrissent en donnant un substrat organique qui sera bientôt envahi par leurs descendants. Une étude de la succession naturelle y est bien possible. C'est par exemple le Parc National de Bialowieża qui constitue dans sa totalité une réserve stricte.

Dans les réserves protégées partiellement, c'est le forestier qui favorise par les coupes d'éclaircie les espèces trop peu représentées dans la futaie et qui élimine celles qui sont trop fréquentes par rapport aux conditions naturelles.

En Pologne il y a plus de 200 réserves protégeant les forêts. Il s'agit surtout de représenter chaque type de forêt dans la région où son développement est optimal. Les vieilles futaies de *Galio-Carpinetum*, protégées en Grande Pologne, montrent que cette association peut produire dans ce cas spécial plus de 800 mètres cubes de bois par hectare. C'est une futaie de 250 ans.

On protège aussi les forêts avec des espèces rares qui se trouvent à la limite de leur distribution.

Les forêts sont protégées dans les parcs nationaux. On observe une prépondérance des forêts du type de *Querco-Carpinetum* dans les parcs situés dans la zone des plaines et une forte proportion des forêts de hêtres dans les parcs au sud du pays, dans les zones de collines et montagnes. On essaie enfin de protéger les forêts dans les zones de paysage protégé. Sous cette forme il existe de grandes possibilités de leur protection pour l'avenir.

LE NATURALISTE CANADIEN

Volume 104

January-February March-April 1977

Numbers 1 and 2

CONTENTS

BÉGUIN, Claude, Otto HEGG, Heinrich ZOLLER. Ecograms of Swiss forest associations	5-9
CELINSKY, Florian and Stanislaw WIKA. The beech forests of Poland and their protection . . .	11-22
DAMMAN, A.W.H. and B. KERSHNER. Floristic composition and topographical distribution of the forest communities of the gneiss areas of western Connecticut	23-45
GÉHU, Jean-Marie and Jeannette. The forests with geophytes of the plains and hills of north-western France	47-56
GRANDTNER, Miroslav M. Problems of classification and management of the deciduous forests of Quebec	57-59
HORVÁT, A. O. The <i>Quercus-Fagetea</i> forests of Hungary	61-73
LEMIEUX, Gilles. Some problems posed by the protection of deciduous forest in Quebec	75-83
LUNDQVIST, Jim. Conservancy values of the forest biotopes of the Vindel river area, northern Sweden	85-96
MIYAWAKI, Akira, Kunio SUZUKI and Kazue FUJIWARA. Human impact upon forest vegetation in Japan	97-107
NEUHÄUSL, Robert. Comparative ecological study of European oak-hornbeam forests	109-117
PIGNATTI, S. and P. NIMIS. Relations between the structure and the composition of woody vegetation and climate	119-126
PLAMONDON, André P. Preliminary analysis of some ecological factors influencing the production of sap by <i>Acer saccharum</i>	127-134
RICHARD, Pierre. Postglacial history of the deciduous forest of Quebec	135-141
STEUBING, Lore. Soil microbial activity under beech and spruce stands	143-150
THANNHEISER, Dietbert. Subarctic birch forests in Norwegian Lapland	151-156
TÜXEN, Reinhold. Compared macromorphology of fossil soils	157-165
van GILS, Hein. On types of tension zones between deciduous forest (<i>Quercus-Fagetea</i>) and grassland (<i>Festuco-Brometea</i>)	167-173
WILMANN, Otti. On forest preserves in the German Federal Republic	175-180
WOJTERSKI, Teofil. The deciduous forests of Poland and their protection	181-185

AICES écologie de l'orignal moose ecology

Symposium international sur l'écologie de l'orignal
tenu à Québec, Canada, du 25 au 28 mars 1973

International Symposium on moose ecology
held in Quebec City, Canada, 25-28 March 1973

ÉDITEUR EN CHEF/GENERAL EDITOR

J. BÉDARD

Département de biologie, Université Laval

ÉDITEURS ADJOINTS/CO-EDITORS

E. S. TELFER, M. L. WOLFE, J. PEEK, D. W. SIMKIN, P. C. LENT, R. W. RITCEY

Tous les aspects de l'écologie de l'orignal considérés par cinquante-cinq spécialistes de l'URSS, de la Finlande, de la Suède, de la Norvège, des États-Unis et du Canada. Beaucoup plus qu'une compilation d'articles, il s'agit d'une monographie intégrée qui fait le point des connaissances actuelles sur cet ongulé: l'habitat, la nutrition, le comportement, les rapports avec les autres animaux, la dynamique des populations et l'aménagement. Un ouvrage de référence qui restera pendant plusieurs années le plus important jamais réalisé sur l'orignal et sur son rôle dans la forêt boréale.

This is not just an assemblage of articles on moose: it is rather an integrated monograph covering our current knowledge of this most widely distributed ungulate and dealing with Habitat, Distribution, Nutrition, Behavior, Coactions with Other Animals, Population Dynamics and Management. Almost every aspect of the ecology of the animal is reviewed by fifty-five experts from the USSR, Finland, Sweden, Norway, the United States, and Canada. This work should remain for several years to come the most valuable single reference for all those concerned with, either the moose itself or, else, its rôle and importance in the boreal forest.

17 × 25 cm, xii-776 pages, tableaux et figures, \$27.50

En vente aux
PRESSES DE L'UNIVERSITÉ LAVAL
C.P. 2447, Québec G1K 7R4

LE NATURALISTE CANADIEN

Volume 104

Janvier-février mars-avril 1977

Numéros 1 et 2

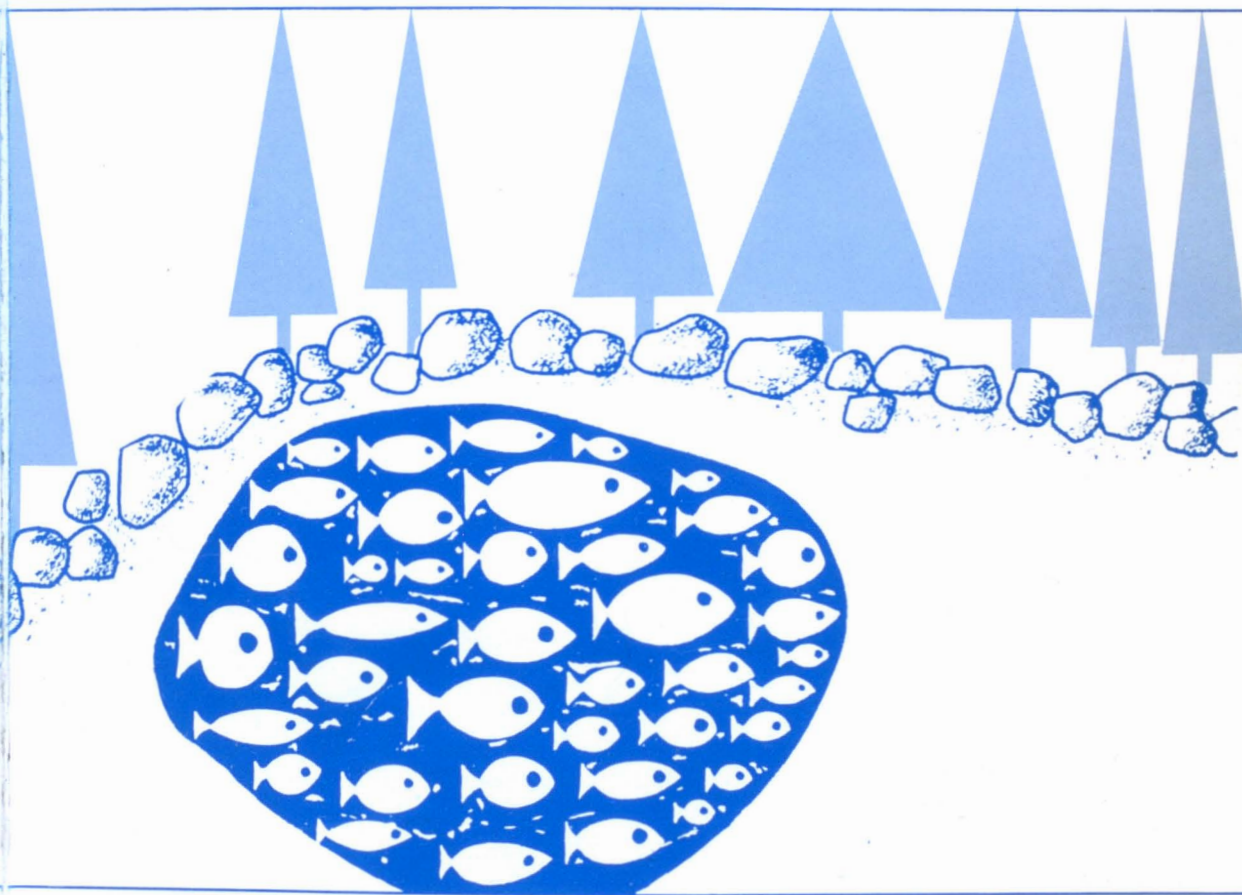
SOMMAIRE

BÉGUIN, Claude, Otto HEGG, Heinrich ZOLLER. Ecograms of Swiss forest associations	5-9
CELÍNSKY, Florian et Stanislaw WIKA. Les hêtraies de Pologne et leur protection	11-22
DAMMAN, A. W. H. and B. KERSHNER. Floristic composition and topographical distribution of the forest communities of the gneiss areas of western Connecticut	23-45
GÉHU, Jean-Marie et Jeannette. Les forêts à géophytes des plaines et collines du nord-ouest de la France	47-56
GRANDTNER, Miroslav M. Problèmes de classification et d'aménagement des forêts décidues du Québec	57-59
HORVÁT, A. O. Les forêts hongroises des <i>Querco-Fageta</i>	61-73
LEMIEUX, Gilles. Quelques problèmes de protection de la forêt décidue au Québec	75-83
LUNDQVIST, Jim. Conservancy values of the forest biotopes of the Vindel river area, northern Sweden	85-96
MIYAWAKI, Akira, Kunio SUZUKI and Kazue FUJIWARA. Human impact upon forest vegetation in Japan	97-107
NEUHÄUSL, Robert. Comparative ecological study of European oak-hornbeam forests	109-117
PIGNATTI, S. et P. NIMIS. Relations entre la structure et la composition de la végétation ligneuse et le climat	119-126
PLAMONDON, André P. Analyse préliminaire de quelques facteurs écologiques influençant la production de la sève de l' <i>Acer saccharum</i>	127-134
RICHARD, Pierre. Histoire postglaciaire de la forêt décidue du Québec	135-141
STEUBING, Lore. Soil microbial activity under beech and spruce stands	143-150
THANNHEISER, Dietbert. Subarctic birch forests in Norwegian Lapland	151-156
TÜXEN, Reinhold. Macromorphologie comparée des sols fossiles	157-165
van GILS, Hein. On types of tension zones between deciduous forest (<i>Querco-Fagetea</i>) and grassland (<i>Festuco-Brometea</i>)	167-173
WILMANN, Otti. On forest preserves in the German Federal Republic	175-180
WOJTERSKI, Teofil. Les forêts feuillues de Pologne et leur protection	181-185

Volume 104,
numéro 3,
mai-juin 1977

le naturaliste canadien

revue d'écologie et de systématique



Fondé en 1868
par l'abbé L. Provancher

Les Presses de l'Université Laval

LE NATURALISTE CANADIEN

CN ISSN 0028-0798

DIRECTEUR

G.-WILFRID CORRIVAUT

DIRECTEUR-ADJOINT

MIROSLAV GRANDTNER

SECRÉTAIRE

GUY LACROIX

SECRÉTAIRE-ADJOINT

PIERRE MORISSET

COMITÉ DE RÉDACTION

RENÉ BÉLAND, *Université Laval*

RENÉ BÉIQUE, *Direction générale de la conservation, Ministère des terres et forêts, Québec*

JULIEN BERGERON, *Ministère de l'industrie et du commerce, Québec*

BERNARD BERNIER, *Université Laval*

PAUL BERTHET, *Faculté des sciences de Lyon*

PIERRE COUILLARD, *Université de Montréal*

MICHEL DELSOL, *Faculté catholique de Lyon*

LLOYD M. DICKIE, *Institut d'océanographie, Université Dalhousie, Halifax*

ANDRÉ GAGNON, *Université Laval*

PAUL GERVAIS, *Université Laval*

ROGER HEIM, *Muséum national d'histoire naturelle de Paris*

WILLIAM S. HOAR, *Université de la Colombie-Britannique*

ROBERT LAGUEUX, *Université Laval*

VICTORIN LAVOIE, *Université Laval*

ERNEST LEPAGE, *Saint-Simon, Rimouski*

TREVOR PLATT, *Laboratoire d'écologie marine, Institut océanographique de Bedford, Dartmouth, N. E.*

GASTON MOISAN, *Service de la faune du Québec*

W.E. RICKER, *Office des recherches sur les pêcheries du Canada*

D. M. ROSS, *Université d'Alberta*

HENRI TINTANT, *Faculté des sciences de Dijon*

ADMINISTRATION (abonnements, changements d'adresse, droits de reproduction):

Les Presses de l'Université Laval, Case postale 2447, Québec G1K 7R4

Abonnement annuel

personnel: \$ 12.00 — collectif: \$24.00 — le numéro: \$4.00
(multi-user) — numéros spéciaux: \$10.00

Publication bimestrielle de l'Université Laval, LE NATURALISTE CANADIEN accepte des **articles inédits**, rédigés en français ou en anglais, découlant de travaux de recherche dans le domaine de l'écologie fondamentale et appliquée (agronomique, forestière), de la systématique, de la morphologie ou des sciences de la terre.

De brèves **communications scientifiques** seront acceptées pour publication rapide. Elles ne devront pas excéder 1,500 mots, titre et bibliographie compris.

Les **manuscrits** doivent être adressés au **Secrétariat de la rédaction**, LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Faculté des sciences et de génie, Université Laval, Québec G1K 7P4, Québec.

LE NATURALISTE CANADIEN est publié avec l'aide du Conseil national de recherches du Canada et du Ministère de l'éducation du Québec.

Répertorié dans Current Contents, Biological Abstracts et Périodex.

Courrier de la deuxième classe — Enregistrement no 1768

Dépôt légal — Deuxième trimestre 1977: Bibliothèque nationale du Québec — Bibliothèque nationale d'Ottawa.

CROISSANCE EN LONGUEUR DU MEUNIER NOIR CATOSTOMUS COMMERSONI COMMERSONI (LACÉPÈDE) DU LAC CROCHE DANS LES LAURENTIDES, QUÉBEC.

Richard VERDON et Étienne MAGNIN

Département des sciences biologiques, Université de Montréal, Montréal.

Résumé

La lecture de l'âge a été faite sur des coupes minces du premier rayon de la nageoire pectorale de 760 *Catostomus commersoni*. Plusieurs aspects de la croissance des meuniers noirs du lac Croche ont pu être précisés: différence de la croissance des mâles et des femelles, déroulement de la croissance de mai à novembre chez les meuniers de différents âges, facteurs agissant sur la croissance au cours de la première année de vie, effets du marquage sur la croissance.

Abstract

The age of 760 *Catostomus commersoni* was determined from sections of their pectoral fin rays. Several details of the growth of Lake Croche white suckers are described: differences in the growth of males and females, seasonal growth of different age groups from May to November, factors influencing young of the year growth, effects of tagging on growth.

Introduction

La plupart des études de croissance effectuées jusqu'à présent sur des populations de meuniers noirs avaient été réalisées à partir de lectures d'âge faites sur les écailles. Plusieurs auteurs ont cependant montré que les écailles ne donnent pas toujours une lecture valable de l'âge chez cette espèce (Scidmore et Glass, 1953; Ovchynnyk, 1965; Geen *et al.*, 1966; Coble, 1967; Beamish, 1973). C'est donc à l'aide de lectures d'âge effectuées sur les coupes de rayons de nageoires pectorales que nous avons étudié plusieurs aspects de la croissance en longueur du meunier noir du lac Croche: croissance des mâles et des femelles, croissance esti-

vale, phénomène de Lee, effet du baguage sur la croissance.

Matériel et méthodes

Le lac Croche est un lac de tête situé sur le territoire de la Station de Biologie de l'Université de Montréal, à Saint-Hippolyte (45°59'N, 74°00' O). Il a une superficie totale de 24 hectares. Ses eaux sont relativement peu minéralisées, la teneur en solides dissous atteignant 18 mg/l en juin.

La plupart des 760 meuniers étudiés ont été capturés à l'aide d'un grand verveux du 8 mai au 14 novembre 1974, quelques-uns seulement ayant été pris au filet maillant. La méthode utilisée

pour effectuer les coupes de rayons de nageoire pectorale est celle décrite par Beamish (1973): à l'aide d'une scie de joaillier munie de lames no 6/0 et 7/0, nous avons fait des coupes d'environ 0,5 mm d'épaisseur à la base des premiers rayons de la nageoire pectorale, préalablement nettoyés et enrobés d'époxy pour les rendre moins friables. Plusieurs coupes étaient effectuées sur chaque rayon et les rayons gauches et droits furent utilisés chez plus de 30% des spécimens afin de vérifier si la lecture d'âge était la même sur les deux rayons.

Nous avons d'abord comparé la croissance des mâles à celle des femelles; pour cela, l'hypothèse d'égalité des longueurs moyennes à chaque âge a été éprouvée par un test de t. Pour les individus dont la croissance estivale avait déjà débuté, nous avons effectué le rétrocalcul de la longueur au printemps précédent. Nous avons établi la relation qui existait entre la longueur totale du poisson L_t et le rayon R_t de la coupe du premier rayon de sa nageoire pectorale, ce dernier étant défini comme la distance entre le centre de la coupe et le bord externe le plus éloigné du centre (fig. 1). La relation ainsi établie était de type allométrique:

$$\log L_t = 2,40 + 0,7214 \log R_t \quad (r = 0,9874)$$

La comparaison des moyennes observées au début de la saison de croissance et des valeurs rétrocalculées a permis de vérifier la validité de la relation.

La croissance estivale a été étudiée à partir de 311 individus âgés de deux à sept ans, capturés au cours de l'été. L'accroissement en longueur d'un poisson à un moment donné de la saison peut être calculé en soustrayant de sa longueur totale la longueur rétrocalculée au début de la saison. Nous avons donc calculé l'accroissement en lon-

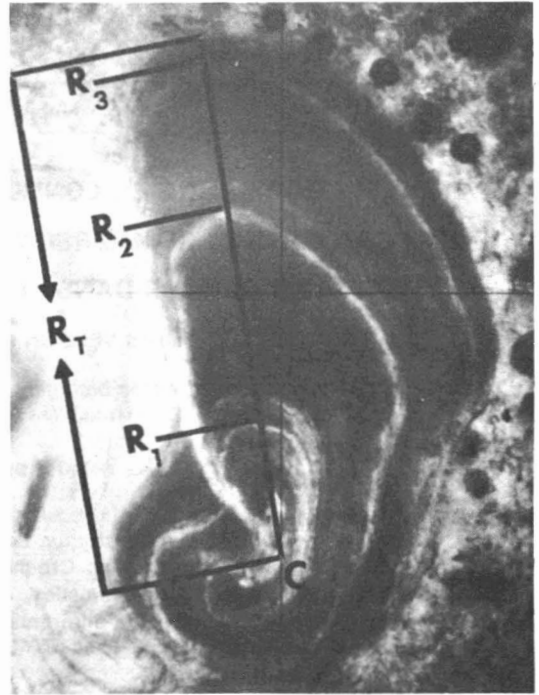


Figure 1. Coupe d'un rayon de nageoire pectorale de meunier. R_t , rayon de la coupe; $R_{1,2,3}$, rayons des annuli.

gueur effectué par chaque individu, puis les accroissements moyens mensuels des poissons appartenant au même groupe d'âge.

Le phénomène de Lee a été observé chez le meunier noir par Spoor (1938) et Bouchard (1955) et, d'après ces mêmes auteurs, il serait dû à la sélection des captures par les filets. Nous avons vérifié l'existence de ce phénomène au lac Croche sur 401 individus appartenant aux groupes d'âge II à VIII. Nous avons d'abord estimé par rétrocalcul la longueur des poissons au moment de la formation du premier anulus sur le rayon de la pectorale. Nous avons ensuite éprouvé l'hypothèse de l'égalité des valeurs rétrocalculées à l'âge I par une analyse de variance de type I à un critère de classification et l'hypothèse d'égalité des variances, par le critère de Bartlett.

La recapture au mois de mai 1974 de 53 individus bagués à l'opercule au mois de mai 1973 a permis d'étudier l'influence du marquage sur la croissance des individus. Nous avons calculé la droite de régression de la longueur totale (L_{t+1}) de ces poissons lors de leur recapture en fonction de leur longueur (L_t) lors du marquage. Nous avons ensuite vérifié, par une analyse de covariance, l'égalité de cette droite et de la droite de régression de la longueur des poissons non bagués capturés en mai 1974 en fonction de leur longueur rétrocalculée au printemps de 1973.

Résultats et discussion

PRÉSENCE DE FAUX ANNULI DE CROISSANCE

Sur la plupart des coupes de rayons de nageoires, on peut remarquer, en plus des annuli réels, des faux annuli (fig. 2). Ces faux annuli ont tendance à être éloignés des vrais annuli au cours des premières années, mais à s'en rapprocher et à fusionner avec eux au cours des années subséquentes. C'est pourquoi on ne distingue généralement plus de faux annuli après le cinquième ou sixième annulus. Nous n'avons pas

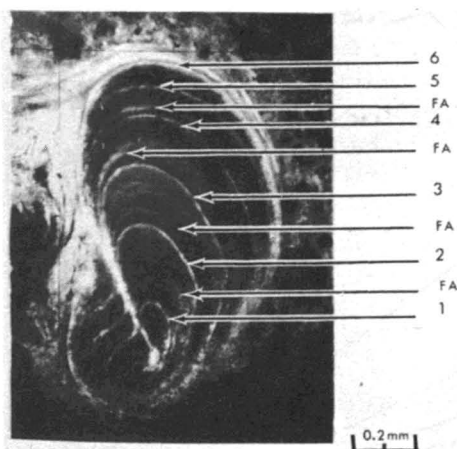


Figure 2. Coupe du rayon de nageoire pectorale d'un meunier noir âgé de six ans, capturé le 14 mai 1974, montrant les vrais et les faux annuli (FA).

déterminé la cause exacte de la formation de ces faux annuli, mais, en 1974, nous avons observé leur formation au cours de la première moitié du mois de juillet; c'est au cours de cette période que nous avons enregistré la température maximale de l'eau (25,5°C) et les pêches étaient alors peu fructueuses. Selon Horak et Tanner (1964), le meunier noir préfère l'isotherme 16-21°C; lorsque la température monte au-delà, il se retire en eau plus profonde. Il se pourrait donc que les températures chaudes de l'eau soient responsables de la formation de ces faux annuli.

CROISSANCE DES MÂLES ET DES FEMELLES

Le tableau I donne les longueurs totales moyennes calculées à chaque groupe d'âge et pour chaque sexe. Les femelles ont une longueur significativement plus grande que les mâles dès l'âge de trois ans, l'absence de différence à quatre ans s'expliquant par le faible effectif (23 mâles et 10 femelles). La différence de longueur entre mâles et femelles s'accroît avec l'âge: 8 mm à trois ans, 15 mm à cinq ans et 23 mm à huit ans. L'équation de von Bertalanffy exprimant la longueur totale L_t en fonction de l'âge t est, pour les mâles:

$$L_t = 332,8 [1 - e^{-0,33724 (t - 0,43203)}]$$

et pour les femelles:

$$L_t = 398,3 [1 - e^{-0,23779 (t - 0,13616)}]$$

Le fait que la croissance en longueur des meuniers noirs femelles soit plus rapide que celle des mâles semble un phénomène assez répandu (Spoor, 1938; Raney et Webster, 1942; Smith, 1952; Lalancette, 1973) et, dans la plupart des cas, la différence de longueur se fait sentir au moment où ils atteignent la maturité sexuelle. Au lac Croche, effectivement, la croissance diffère dès l'âge de 3 ans, âge où déjà près de 30% des mâles sont adultes, alors que les premières femelles à atteindre la ma-

TABLEAU I

Comparaison de la longueur totale des mâles et de la longueur totale des femelles à partir de l'âge de deux ans.

Âge	Mâles			Femelles			<i>t</i> calculé	<i>t</i> des tables (.05)
	<i>N</i>	<i>L_t</i>	<i>I.C.</i>	<i>N</i>	<i>L_t</i>	<i>I.C.</i>		
2	9	128,8	± 32,5	12	139,0	± 22,3	2,032	2,093
3	75	191,7	± 28,1	79	197,8	± 28,2	2,704	1,976
4	23	235,7	± 28,4	10	244,9	± 71,0	0,929	2,179
5	118	257,0	± 32,8	79	271,9	± 46,2	4,957	1,978
6	103	281,9	± 36,4	119	294,7	± 53,1	4,226	1,971
7	71	300,4	± 36,5	35	323,3	± 61,0	4,218	2,011
8	14	311,5	± 37,9	8	336,2	± 80,6	2,024	2,201
9	2	309,5		1	350			
11				1	443			
14				1	408			

N, le nombre d'individus observés; *L_t*, la longueur moyenne calculée (en mm); *I.C.*, l'intervalle de confiance (95%) pour une observation individuelle.

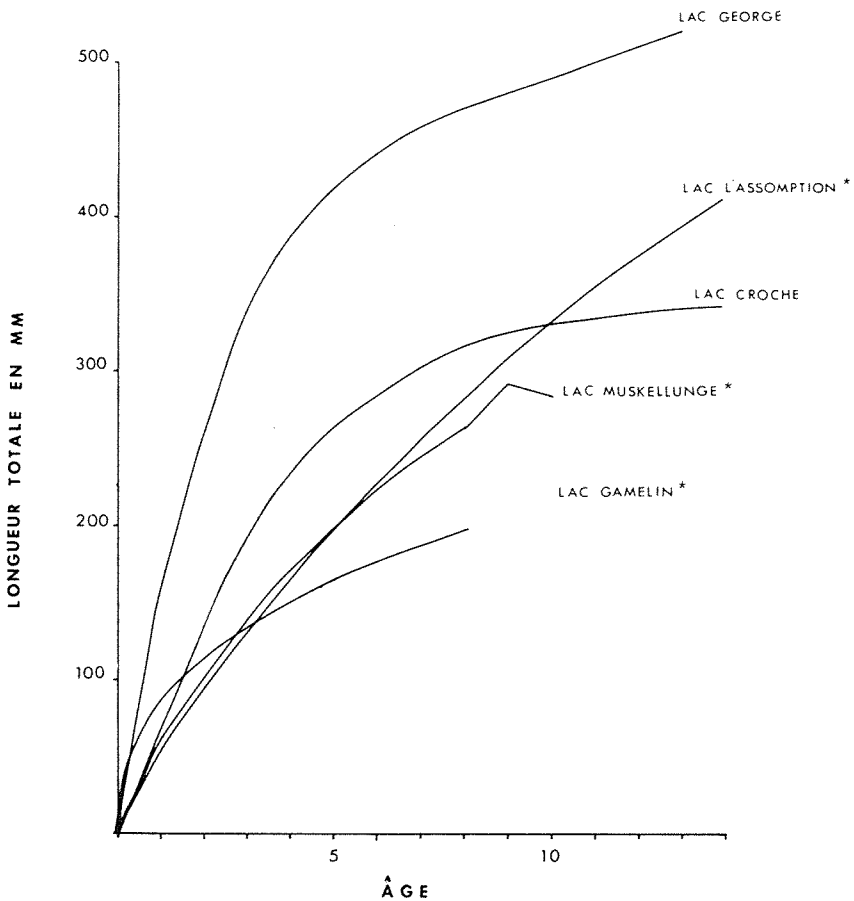


Figure 3. Croissance en longueur de diverses populations de meuniers noirs.

* Lectures d'âge effectuées sur les écailles.

turité sexuelle ne le feraient pas avant l'âge de cinq ans.

La figure 3 représente la courbe de croissance commune aux mâles et aux femelles du lac Croche, ainsi que celles des lacs Muskellunge (Spoor, 1938), L'Assomption (Fortin, 1967), George (Beamish, 1973) et Gamelin (Lalancette, 1973). Elle révèle que la croissance en longueur du meunier noir au lac Croche est moyenne, n'étant ni excessivement rapide, ni excessivement lente. L'accroissement annuel moyen est cependant beaucoup plus important chez les jeunes individus que chez les plus vieux.

LA CROISSANCE ESTIVALE

La première constatation que nous avons faite à ce sujet est que la croissance estivale débute plus tard chez les individus plus âgés (fig. 4); cette obser-

vation est corroborée par le fait que le faux annulus observé sur les coupes de rayons de nageoires pectorales, qui se forme à peu près au même moment en été chez tous les individus, a tendance à se rapprocher du vrai annulus à mesure que le poisson vieillit. La croissance débiterait dès le mois de mai chez les individus de deux ans, mais pas avant le mois de juin pour ceux de trois à cinq ans, le début de juillet pour ceux de six ans et la fin de juillet pour ceux de sept ans. De plus, la croissance semble se poursuivre jusqu'à la prise des glaces chez les individus de trois ans et moins, alors qu'il y aurait diminution de longueur chez les individus âgés de quatre ans et plus, au cours de la seconde moitié du mois d'octobre.

Si l'accroissement annuel moyen est relativement élevé chez les individus

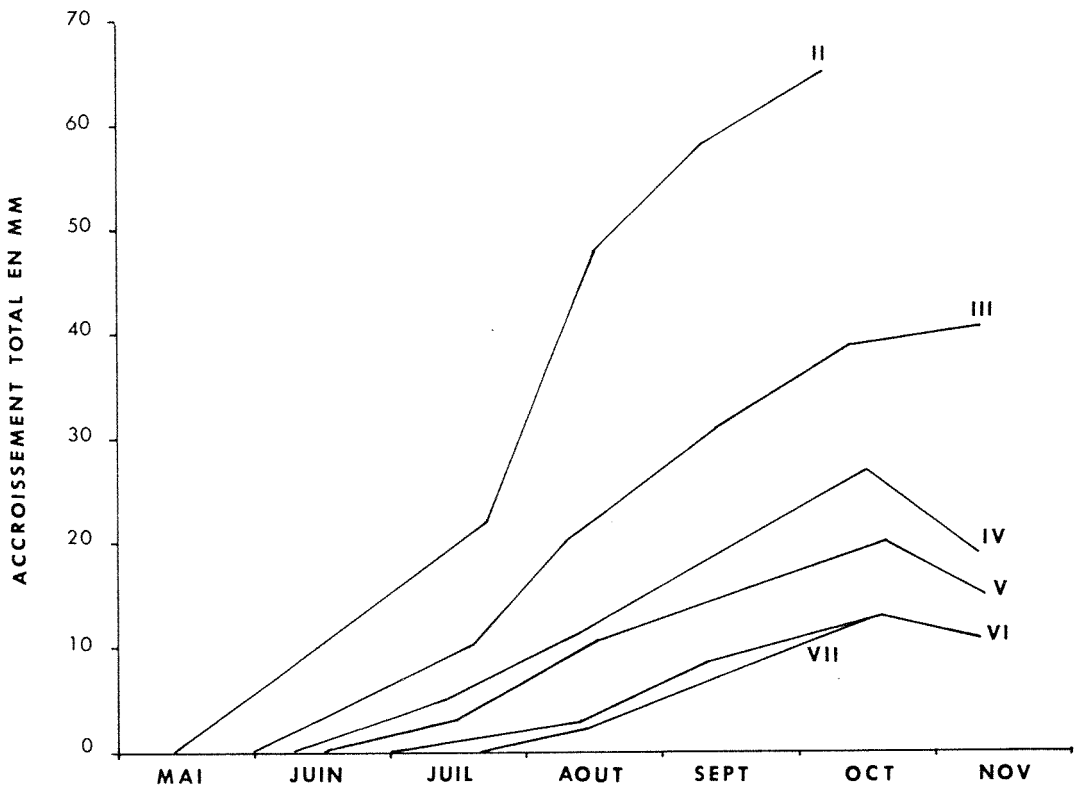


Figure 4. Accroissement en longueur des individus âgés de deux à sept ans au cours des mois de mai à novembre 1974.

âgés de deux et trois ans, il est plutôt faible à des âges plus avancés. Cela tient à trois raisons: d'abord, l'accroissement mensuel moyen diminue à mesure que le poisson prend de l'âge; en second lieu, la croissance estivale débute plus tôt chez les individus plus jeunes; enfin, on assiste à une régression de la longueur des individus de quatre ans et plus à la fin de la période de croissance estivale. La régression de la longueur chez le meunier, telle que nous l'avons observée, est un phénomène déjà connu. Lalancette (1973) a remarqué à peu près le même phénomène chez les meuniers noirs du lac Gamelin: les juvéniles poursuivent leur croissance jusqu'à la formation de la glace et les adultes semblent diminuer de longueur au cours du mois de novembre. Fortin (1967) également a observé une diminution de 10% de l'accroissement annuel chez les meuniers âgés de six à huit ans, d'octobre à novembre.

PHÉNOMÈNE DE LEE ET CROISSANCE AU COURS DE LA PREMIÈRE ANNÉE DE VIE

Les longueurs rétrocalculées à l'âge I varient de 57,3 à 63,7 mm (tableau II). L'analyse de variance effectuée pour tester l'égalité des moyennes à l'âge I a révélé une différence significative ($\alpha = 0,05$) des valeurs rétrocalculées à un an, chez les groupes d'âge II à VIII. Il n'y a cependant pas de corrélation significative entre cette longueur moyenne et l'âge du poisson ($r = 0,0756$). Le phénomène de Lee ne semble donc pas se manifester chez les meuniers du lac Croche.

Nous nous sommes quand même demandé ce qui pouvait causer les variations de la longueur moyenne à l'âge I d'une année à l'autre. Un des principaux facteurs susceptible d'influencer la croissance étant la température, il aurait été intéressant d'essayer d'établir une relation entre la température de l'eau et la croissance au cours des dernières an-

TABLEAU II

Rétrocalcul de la longueur à chaque âge pour les groupes d'âge II à VIII.

Groupe d'âge (N)	Longueur rétrocalculée et intervalle de confiance (95%) à l'âge							
	1	2	3	4	5	6	7	8
II (21)	58,6 ± 20,6	134,6 ± 26,2						
III (105)	63,7 ± 23,6	130,2 ± 40,2	192,9 ± 30,2					
IV (24)	63,5 ± 32,9	144,2 ± 50,7	203,5 ± 39,3	239,2 ± 46,4				
V (94)	59,1 ± 25,0	136,5 ± 39,7	205,4 ± 35,3	245,7 ± 41,3	265,3 ± 46,1			
VI (103)	63,0 ± 25,2	142,0 ± 40,9	206,3 ± 42,1	252,6 ± 44,9	276,1 ± 49,7	292,8 ± 56,6		
VII (44)	57,3 ± 18,9	139,4 ± 37,1	208,8 ± 50,9	259,8 ± 50,2	286,9 ± 53,0	303,5 ± 55,6	315,7 ± 61,9	
VIII (10)	60,6 ± 22,5	132,1 ± 46,1	206,1 ± 38,3	255,8 ± 45,0	279,6 ± 55,5	295,4 ± 53,2	309,7 ± 68,1	319,0 ± 80,0

nées, mais les relevés de température de l'eau n'ont pas été effectués avant 1972. Mais comme les jeunes meuniers demeurent près de la surface au cours de la première année de leur vie, leur croissance devrait être fortement influencée par les températures atmosphériques. Nous avons donc calculé, pour 1966 à 1972, les températures atmosphériques moyennes des mois de mai à octobre. Aucune corrélation cependant n'a pu être établie entre la longueur moyenne atteinte à l'âge I et la somme des températures moyennes mensuelles de mai à octobre de l'année précédente.

On sait cependant qu'au lac Croche, la fraye a lieu au mois de mai; on sait d'autre part qu'elle a lieu d'autant plus tôt que la température de l'eau se réchauffe rapidement au cours de ce mois (Raney et Webster, 1942, Tremblay, 1962, Geen *et al.*, 1966). Nous avons vu, d'autre part, que la croissance se poursuit assez tard en automne, probablement jusqu'en octobre, avant la prise des glaces au mois de novembre. Les années jouissant d'un mois de mai et d'un mois d'octobre chauds offriront donc aux alevins une saison de croissance plus longue que les années où ces mois sont froids. Le tableau III représente les températures moyennes mensuelles cumulées de mai et octobre de 1966 à 1972, ainsi que la longueur totale atteinte par les poissons l'année suivante à l'âge I. Les années 1968, 1970 et 1971 ont enregistré des moyennes bien supérieures (37,7°C) à celles des autres années qui ont toujours été inférieures à 33°C. À ces trois premières années correspondent des longueurs supérieures des jeunes de l'année. Le coefficient de corrélation calculé entre les deux variables est significativement différent de 0. Il apparaît donc que la longueur des poissons au groupe d'âge I ne dépend pas tellement des températures moyennes de la pé-

TABLEAU III

Longueur totale moyenne L_t en mm atteinte à l'âge I en fonction des températures moyennes mensuelles cumulées de mai et octobre de l'année précédente (T).

Année	T°C	L_t
1972	33,0	58,6
1971	38,6	63,7
1970	37,8	63,5
1969	32,9	59,1
1968	37,8	63,0
1967	31,7	57,3
1966	33,0	60,6

riode de croissance, mais plutôt de la durée de cette période.

EFFET DU BAGUAGE SUR LA CROISSANCE

Pour les poissons bagués, la longueur atteinte en mai 1974 (L_{t+1}) en fonction de leur longueur lors du baguage en mai 1973 (L_t) est donnée par l'équation

$$L_{t+1} = 27,060 + 0,915 L_t$$

L'équation analogue des individus non bagués est

$$L_{t+1} = 94,219 + 0,725 L_t$$

L'analyse de covariance effectuée pour éprouver l'hypothèse d'égalité des deux droites a révélé une différence très significative entre elles.

Le baguage operculaire, ainsi que les manipulations qu'il occasionne, a donc une influence négative sur la croissance en longueur du meunier noir et peut même provoquer chez le poisson bagué une régression de la longueur après un séjour dans l'eau d'un an. Ainsi, sur 53 spécimens, mesurant entre 225 et 339 mm, bagués et recapturés après une période d'environ un an, 39 avaient grandi de 1 à 16 mm, alors que 14 avaient régressé de 1 à 11 mm. Les régressions de longueur étaient généralement observées chez les individus les

plus grands. Chez les jeunes individus bagués, on observe une certaine croissance, moindre cependant que celle des individus non bagués. L'examen des coupes de rayons de nageoires pectorales révèle d'ailleurs la formation d'un faux annulus dû au baguage et le rétrocalcul de la longueur atteinte lors de la formation de ce faux annulus correspond à la longueur observée lors du baguage. Le marquage provoquerait donc chez les jeunes meuniers un arrêt momentané de la croissance.

Conclusion

Cette étude nous renseigne sur divers aspects de la croissance du meunier noir du lac Croche :

1. L'examen des coupes de rayons de nageoires pectorales révèle la présence de faux annuli, dont la formation aurait lieu au cours de la première moitié du mois de juillet.
2. La croissance des femelles serait plus rapide que celle des mâles dès l'âge de trois ans, âge où ces derniers commencent à devenir adultes.
3. La croissance estivale débute plus tôt chez les individus plus jeunes. On observe également une régression de la longueur des individus plus vieux en fin de saison.
4. Le phénomène de Lee ne se manifeste pas au lac Croche; les différences de longueur observées à l'âge I au cours d'années successives seraient dues à la durée de la période de croissance au cours de ces diverses années.
5. Le baguage operculaire retarde la croissance en longueur du meunier noir.

Remerciements

Nous tenons à remercier M. Paul Liboiron pour son aide sur le terrain au cours de l'été 1974. Le présent travail a pu être réalisé grâce à une

bourse du Conseil national de recherches du Canada et à une subvention du Ministère de l'éducation du Québec accordées à l'auteur senior.

Références

- BEAMISH, R. J., 1973. Determination of age and growth of populations of the white sucker (*Catostomus commersoni*) exhibiting a wide range in size at maturity. — J. Fish. Res. Bd Can., 30(5): 607-616.
- BOUCHARD, P., 1955. Biologie de la carpe noire (*Catostomus c. commersoni*, Lacépède), du lac Lauzon, canton Rolland, comté de Montcalm, Parc du Mont Tremblant, Qué. Canada. — Mémoire de maîtrise, Univ. Montréal, 187 p.
- COBLE, D. W., 1967. The white sucker population of South Bay, Lake Huron, and effects of the sea lamprey on it. — J. Fish. Res. Bd Can., 24(10): 2771-2136.
- FORTIN, R., 1967. Recherches sur la croissance en longueur, la croissance en poids, la reproduction, la mortalité et la dynamique de population de *Catostomus commersoni*, du lac L'Assomption. — Mémoire de maîtrise, Univ. Montréal, 83 p.
- GEEN, G. H., T. G. NORTHCOTE, G. F. HARTMAN and C. C. LINDSEY, 1966. Life histories of two species of Catostomid fishes in Sixteenmile Lake, British Columbia, with particular reference to inlet stream spawning. — J. Fish. Res. Bd Can., 23(11): 1761-1788.
- HORAK, D. L. and H. A. TANNER, 1964. The use of vertical gillnets in studying fish depth distribution, Horsetooth Reservoir, Colorado. — Trans. Am. Fish. Soc., 93(2): 137-145.
- LALANCETTE, L. M., 1973. Studies on the growth, reproduction and diet of the white sucker, *Catostomus commersoni commersoni* (Lacépède), of Gamelin Lake, Chicoutimi, Québec. — Thèse de doctorat, Univ. Waterloo, 262 p.
- OVCHYNNYK, M. M., 1965. On age determination with scales and bones of the white sucker, *Catostomus commersoni* (Lacépède). — Zool. Anz., 175: 325-345.
- RANEY, E. C. and D. A. WEBSTER, 1942. The spring migration of the common white sucker (*Catostomus c. commersoni* (Lacépède)), in Skaneateles Lake inlet, N.Y. — Copeia, 1942(3): 138-148.
- SCIDMORE, W. J. and A. W. GLASS, 1953. Use of pectoral fin rays to determine age of the white sucker. — Progr. Fish Cult., 15(3): 114-115.

- SMITH, M. W., 1952. Limnology and trout angling in Charlotte County lakes, New Brunswick. — J. Fish. Res. Bd Can., 9(6): 383-452.
- SPOOR, W. A., 1938. Age and growth of the sucker *Catostomus commersoni* (Lacépède) in Muskellunge Lake, Vilas County, Wisconsin. — Trans. Wis. Acad. Sci. Arts Lett., 31: 457-505.
- TREMBLAY, L., 1962. Température de l'eau d'un lac et la migration de fraie du catostome, *Catostomus c. commersoni*. — Naturaliste can., 89(4): 119-128.

DYNAMIQUE DE LA POPULATION DE MEUNIERS NOIRS *CATOSTOMUS COMMERSONI COMMERSONI* (LACÉPÈDE) DU LAC CROCHE DANS LES LAURENTIDES, QUÉBEC.

Richard VERDON et Étienne MAGNIN

Département des sciences biologiques, Université de Montréal, Montréal.

Résumé

Des marquages et recaptures effectués au cours des années 1974 et 1975 nous ont permis d'estimer à environ 4 300 le nombre de *Catostomus commersoni* de 3 ans et plus dans le lac Croche, soit une densité de 180/ha. Le taux annuel de mortalité augmente avec l'âge: 21% à 2 ans, 27% à 3 et 4 ans, 40% à 5 ans, 76% à 6 ans et 90% à 7 ans et plus. La biomasse des individus de 3 ans et plus a été estimée à 681 kg (29kg/ha) et leur production totale à 163,8 kg.

Abstract

Marking experiments carried out in 1974 and 1975 provided an estimate of 4 300 *Catostomus commersoni*, age 3 and older, in the population of Lake Croche; a density of 180/ha. The annual mortality rate increases with age: 21% at 2 years old, 27% at 3 and 4 years old, 40% at 5 years old, 76% at 6 years old and 90% for 7 years of age and older fishes. Biomass of individuals 3 years of age and older has been estimated at 681 kg (29 kg/ha) and their total production at 163,8 kg.

Introduction

À notre connaissance, assez peu d'études ont été faites sur la dynamique de population des meuniers noirs. Pourtant, à cause de sa grande aire de distribution dans toute l'Amérique du Nord, de sa relative abondance dans les milieux qu'il peuple, de sa résistance à la pollution et à l'eutrophisation du milieu (Kussat, 1969), cette espèce a un rôle écologique des plus importants. Nous décrivons ici quelques aspects de la biologie d'une population inexploitée d'un lac des Laurentides: densité de population, mortalité, biomasse et production. Nous avons déjà décrit la croissance de ce poisson dans un article précédent (Verdon et Magnin, 1977).

Matériel et méthodes

ÉVALUATION DE LA DENSITÉ DE POPULATION

Une rapide description du lac Croche et du comportement des meuniers noirs

nous aidera à mieux comprendre le matériel et les méthodes de pêche utilisés.

Le lac Croche a une superficie totale d'environ 24 hectares. Il est divisé en deux parties reliées entre elles par une zone étroite et peu profonde (fig. 1). Il

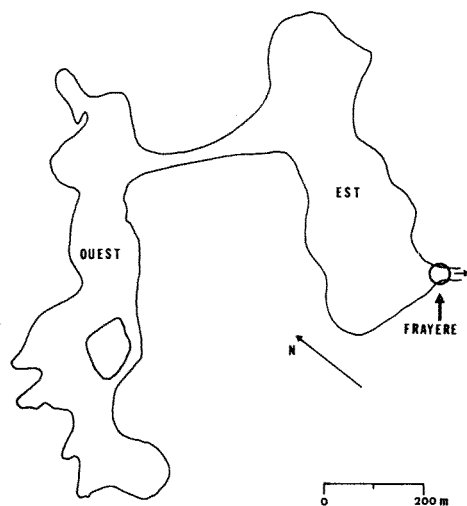


Figure 1. Le lac Croche.

ne possède qu'une seule frayère située dans la partie est, près de l'émissaire; par conséquent, les géniteurs de la partie ouest doivent migrer vers la partie est au moment de la fraye où ils séjournent durant tout l'été, ne revenant dans la partie ouest qu'en automne. Des pêches effectuées dans la zone étroite au moment de la fraye ont mis en évi-

dence une migration des géniteurs de la partie ouest vers la partie est. La figure 2 montre par ailleurs que durant l'été, les individus de la partie ouest sont plus petits que ceux de la partie est, ce qui voudrait dire que les géniteurs restent dans cette dernière partie du lac après la fraye. Il faut cependant noter que les nombres d'individus capturés dans les

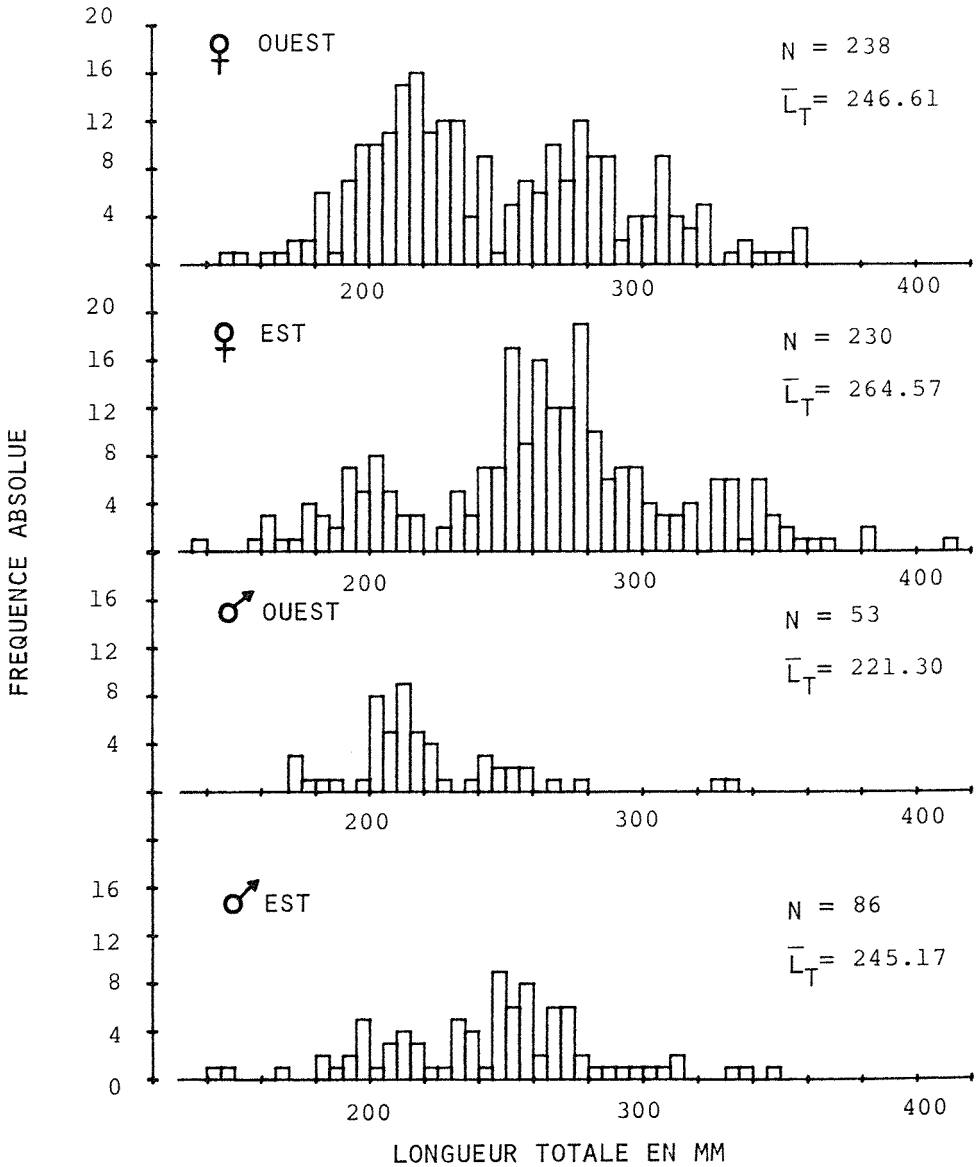


Figure 2. Histogrammes de fréquences des longueurs des individus capturés après la fraye au cours de l'été selon le sexe et l'endroit de capture. N, nombre total d'individus capturés; \bar{L}_T , longueur totale moyenne de ces individus.

deux parties du lac ne peuvent être comparés entre eux car l'effort de pêche a été moindre dans la partie est.

En 1974, plusieurs pêches successives ont été effectuées à l'aide de grands verveux dans la partie est du lac (12 juin au 5 août) et dans la partie ouest (10 juillet au 19 août), donc après la période de fraye mais avant la migration automnale. Au total, 1 343 individus, âgés de 3 ans et plus, furent marqués en sectionnant à leur base les premiers rayons de leur nageoire pectorale gauche. Lamotte et Bourlière (1971), ainsi que Ricker (1975) ont montré que la densité de population d'un stock divisé en deux parties, comme cela semble être le cas au lac Croche durant l'été, est mieux évaluée en considérant les deux parties du lac séparément plutôt qu'en regroupant les données de marquages et de recaptures. Aussi avons-nous estimé séparément la densité de population des deux parties du lac par la méthode de marquages et recaptures multiples de Schnabel, modifiée par Chapman (Ricker, 1975). Nous avons éliminé l'effet du recrutement en ne considérant que les individus âgés de trois ans et plus.

Nous avons fait en outre un estimé de la densité de population dans la partie est du lac en 1973 à partir des marquages effectués cette même année. Le taux de recapture était cependant trop faible en 1973 pour obtenir une estimation valable de la densité de peuplement par la méthode de Schnabel. Nous avons donc utilisé la méthode de Petersen, modifiée par Chapman (Ricker, 1975), en considérant l'été 1973 comme la première pêche et l'été 1974 comme la seconde pêche. En 1973, on a fixé une bague à l'opercule de 362 individus âgés de deux ans et plus, que nous avons relâchés dans la partie est. En 1974, 146 de ces poissons furent recapturés dans la partie est sur un total de

1 802 individus capturés (8,10%); un seul individu fut recapturé dans la partie ouest sur un total de 296 captures (0,34%). Il semble donc que les individus bagués en 1973 dans la partie est du lac y sont demeurés toute l'année, ou, s'ils ont migré dans la partie ouest, ils y sont revenus en 1974. On peut ainsi estimer la densité de population des individus de deux ans et plus dans la partie est en 1973 à partir du taux de recapture des individus de trois et plus pris dans cette même partie au cours de l'été 1974. On élimine ainsi les risques d'erreurs dues au recrutement des jeunes individus. D'autre part, la mortalité entre le marquage et la recapture ne fausse pas l'estimation de la population, si on suppose qu'elle est la même pour les individus bagués et les individus non bagués.

Nous avons enfin estimé la densité de peuplement des géniteurs de chaque sexe en multipliant le nombre d'individus estimé pour un sexe, à un âge donné, par le pourcentage d'adultes correspondant, tel qu'observé dans nos pêches au cours de l'été. Nous avons également estimé le nombre d'œufs produits, en multipliant le nombre de femelles adultes présentes à chaque groupe d'âge par le nombre d'œufs correspondant au poids moyen à cet âge.

MORTALITÉ

Une des méthodes les plus répandues pour estimer la mortalité est l'utilisation de la courbe de capture. Cette méthode n'est cependant valable que si le recrutement reste constant chaque année. Or, au lac Croche, il semble que cette condition ne soit pas respectée. En 1974, par exemple, l'effectif du groupe d'âge V était environ cinq fois celui du groupe d'âge IV.

Le taux annuel de mortalité (A) des individus âgés de deux ans et plus a été estimé en soustrayant du nombre d'indi-

vidus de deux ans et plus présents en 1973 (N_t) le nombre d'individus de trois ans et plus présents en 1974 (N_{t+1}) et en divisant cette différence par le nombre initial d'individus (N_t)

$$A = \frac{N_t - N_{t+1}}{N_t}$$

Le même calcul peut se faire pour estimer la mortalité à chaque âge.

Pour 1974, le nombre d'individus présents à chaque groupe d'âge a été calculé en multipliant le nombre total d'individus estimé dans la partie est du lac par le pourcentage d'individus de chaque groupe d'âge présents dans nos captures au cours de l'été. L'âge des individus était alors déterminé à partir des coupes de rayons de nageoires pectorales. En 1973, les rayons de nageoires pectorales n'ont pas été prélevés sur les poissons bagués et nous n'avons donc pas pu déterminer l'âge de chaque poisson individuellement. Nous avons alors décomposé la distribution polymodale de fréquences de longueurs observées au mois d'août en ses différentes composantes qui devraient correspondre aux différentes classes d'âge, à l'aide de la méthode de Cassie (1954).

BIOMASSE ET PRODUCTION

La biomasse totale de la population a été estimée pour les individus de trois ans et plus en 1974 en faisant la somme des biomasses des différents groupes d'âge. La biomasse de chaque groupe d'âge a été calculée en faisant le produit du nombre d'individus présents dans ce groupe d'âge par le poids moyen d'un individu de ce groupe d'âge.

Nous avons calculé la production totale de 1974 à 1975 en faisant pour chaque groupe d'âge le produit du taux instantané de croissance en poids et de la biomasse moyenne de ce groupe d'âge.

Résultats et discussion

DENSITÉ DE POPULATION EN 1974

La population de meuniers noirs de trois ans et plus de la partie est du lac durant l'été de 1974 a été estimée d'après les données de 15 pêches (tableau I). Elle a été évaluée à 3 602 individus, avec un intervalle de confiance (95%) allant de 2 978 à 4 555.

Dans la partie ouest du lac, dès la première pêche, sur les 34 individus capturés, trois étaient déjà marqués, provenant de la partie est du lac. Nous avons donc considéré qu'au moment de la première pêche, il y avait une proportion de 3/34 individus marqués dans la population totale de la partie ouest. Lors de cette pêche, 27 individus furent marqués et relâchés. Donc, au moment de la deuxième pêche, $27 + (3/34)N$ individus marqués étaient présents dans la partie ouest. Nous avons procédé de la même façon pour toutes les pêches (tableau II). On a ainsi estimé la population de la partie ouest à 676 individus avec un intervalle de confiance à 95% situé entre 546 et 888. La population totale des meuniers de trois ans et plus de l'ensemble du lac Croche s'élevait donc en 1974 à 4278 individus, soit 180 par hectare.

La faible densité de peuplement dans la partie ouest par rapport à celle dans la partie est au cours de l'été s'expliquerait en grande partie par le fait que la partie ouest abrite surtout des individus juvéniles, la majorité des adultes, c'est-à-dire des individus âgés de trois ans et plus, se trouvant dans la partie est. En outre, le meunier noir a tendance à se retirer en eau plus profonde à mesure que la température de l'eau se réchauffe (Horak et Tanner, 1964); il est donc probable qu'en été les meuniers du lac Croche se rassemblent dans la partie est, de profondeur moyenne plus grande.

TABLEAU I

Estimation de la densité de population des individus de trois ans et plus de la partie est du lac à partir des données de marquage et recapture.

No pêche	Date	C_t	R_t	M_t	$C_t M_t$	Nombre marqués relâchés	Nombre marqués prélevés
1	12-06	35	12	994	34 790	0	1
2	14-06	4	1	993	3 972	2	0
3	17-06	73	38	995	72 635	6	0
4	18-06	5	2	1 001	5 005	2	0
5	19-06	6	3	1 003	6 018	2	0
6	20-06	4	0	1 005	4 020	3	0
7	21-06	11	6	1 008	11 088	3	0
8	24-06	103	15	1 011	104 133	64	0
9	25-06	47	9	1 075	50 525	31	0
10	28-06	9	2	1 106	9 954	7	0
11	01-07	31	7	1 113	34 503	0	2
12	10-07	10	5	1 111	11 110	1	0
13	24-07	7	1	1 112	7 784	4	0
14	31-07	9	2	1 116	10 044	6	0
15	05-08	8	0	1 122	8 976	0	0
Total		362	103		374 557		

C_t , le nombre de poissons capturés; R_t , le nombre de recaptures; M_t , le nombre de poissons marqués antérieurement.

TABLEAU II

Estimation de la densité de population des individus de trois ans et plus de la partie ouest du lac à partir des données de marquage et recapture.

No pêche	Date	C_t	R_t	M_t	$C_t M_t$	Nombre marqués relâchés	Nombre marqués prélevés
1	10-07	34	3	(3/34)N	3N	27	0
2	12-07	18	2	27 + (3/34)N	486 + 1,588N	16	0
3	18-07	11	1	43 + (3/34)N	473 + 0,971N	0	1
4	26-07	19	2	42 + (3/34)N	798 + 1,676N	8	0
5	29-07	68	16	50 + (3/34)N	3400 + 6,000N	36	3
6	31-07	30	5	83 + (3/34)N	2490 + 2,647N	20	0
7	05-08	6	1	103 + (3/34)N	618 + 0,529N	0	0
8	07-08	47	12	103 + (3/34)N	4841 + 4,147N	27	0
9	12-08	61	18	130 + (3/34)N	7930 + 5,382N	25	1
10	14-08	29	6	154 + (3/34)N	4466 + 2,559N	21	0
11	19-08	57	19	175 + (3/34)N	9975 + 5,029N	22	0
Total		380	85		35 477 + 33,528N		

C_t , le nombre de poissons capturés; R_t , le nombre de recaptures; M_t , le nombre de poissons marqués antérieurement.

DENSITÉ DE POPULATION EN 1973

Au cours de l'été 1974, 578 individus âgés de trois ans et plus furent capturés dans la partie est du lac après la période de fraie et, sur ce nombre, 32 étaient bagués à l'opercule. L'estimation des individus âgés de deux ans et plus dans la partie est en 1973 est donc de 6 369 individus, avec un intervalle de confiance (95%) compris entre 4 290 et 8 448.

DENSITÉ DE POPULATION DES GÉNITEURS

Le tableau III donne le nombre d'adultes estimé dans chaque groupe d'âge et pour chaque sexe en 1974. Le nombre total de géniteurs calculé est de 1 312, soit 30,7% de la population totale de trois ans et plus du lac, et l'hypothèse d'égalité des sexes chez les géniteurs est acceptable (664 mâles; 648 femelles). Dans la colonne de droite du tableau, on remarquera que les groupes d'âge V et VI forment ensemble plus de 72% de la population totale des géniteurs. Le tableau III donne également le nombre théorique d'œufs produits en 1974 par 648 femelles adultes, soit

2 379 129. La majorité des œufs auraient été produits par les groupes d'âge VI et V.

La figure 3 montre la répartition théorique des géniteurs en 1974 (en %), telle que calculée précédemment, et la répartition observée des 242 individus capturés en migration de fraie, les 14 et 15 mai 1974; la répartition de ceux-ci a été établie à partir des lectures d'âge faites sur les coupes de rayons de nageoires pectorales.

MORTALITÉ

La mortalité globale de 1973 à 1974, pour les individus âgés de deux ans et plus, a pu être estimée à partir des densités de population calculées pour ces deux années. Nous avons estimé à 6 369 le nombre d'individus de deux ans et plus présents dans la partie est du lac en 1973 et à 3 602 le nombre d'individus de trois ans et plus présents dans la même partie du lac en 1974. Le taux de mortalité global pour les individus de deux ans et plus a donc été:

$$A = \frac{6\,369 - 3\,602}{6\,369} = 0,4344$$

TABLEAU III

Nombre d'adultes à chaque groupe d'âge et pour chaque sexe estimé en 1974. Pour les femelles, le nombre d'œufs total produits a été estimé pour chaque âge.

Âge	Mâles			Femelles			N.O.	% du nombre total de géniteurs
	E	% A	N.A.	E	% A	N.A.		
3	357	29,4	105	724	0	0	0	8,0
4	94	22,6	21	191	0	0	0	1,6
5	469	57,1	268	953	27,8	265	821 013	40,6
6	225	78,3	176	457	53,2	243	922 616	32,0
7	75	100,0	75	153	72,0	110	485 769	14,1
8	19	100,0	19	38	78,6	30	149 731	3,7
Population totale	1239	53,6	664	2516	25,7	648	2 379 129	

La colonne de droite donne le nombre de géniteurs à chaque âge en pourcentage du nombre total de géniteurs. E, l'effectif du groupe d'âge; % A, le pourcentage d'adultes; N.A., le nombre d'adultes; N.O. le nombre d'œufs produits.

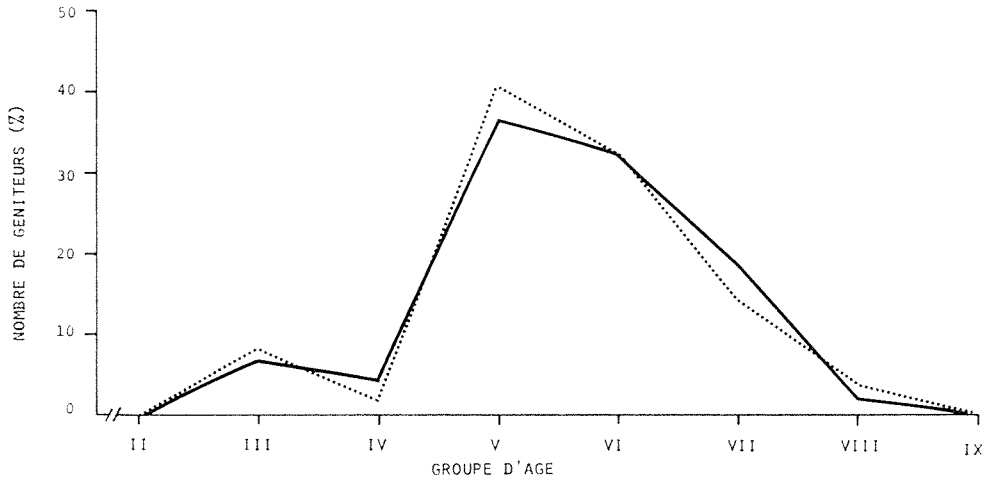


Figure 3. Nombre de géniteurs à chaque âge en pourcentage du nombre total de géniteurs. La courbe en traits interrompus représente la distribution théorique calculée pour 1974 ; la courbe en trait plein représente la distribution d'âges observés lors de la migration de fraie du 14 et 15 mai 1974.

Cependant, peu avant les pêches qui ont servi à déterminer la densité de population en 1974, 153 individus avaient été prélevés. Si nous tenons compte de cette mortalité due à la pêche, le taux annuel de mortalité naturelle est égal à

$$v = \frac{6\,369 - 3\,755}{6\,369} = 0,4104$$

Ceci correspond à un taux instantané de mortalité (M) égal à 0,5284.

Le taux de mortalité à chaque âge a été estimé de la même façon Cepen-

dant, nous n'avons pas pu isoler le groupe d'âge III en 1973 par la méthode de Cassie (1954), étant donné son faible effectif. Nous avons donc considéré les groupes d'âge III et IV globalement. Le tableau IV donne le pourcentage de la population totale appartenant à chaque classe d'âge ainsi que le nombre d'individus correspondant en 1973 et en 1974. Le taux annuel de mortalité calculé est de 21,0% à deux ans, 26,5% pour les âges trois et quatre combinés, 40,4% à cinq ans, 76,4% à six ans et 90,2% à sept ans et plus.

TABLEAU IV

Pourcentage de la population totale (% N tot) et nombre d'individus appartenant à chaque classe d'âge Ni en 1973 et en 1974, permettant de calculer le taux de mortalité annuel v et le taux instantané de mortalité M pour chaque groupe d'âge.

Classe d'âge	1973			1974			v	M
	Âge	% N tot	Ni	Âge	% N tot	Ni		
1971	2	21,5	1369	3	28,8	1082	21,0	0,236
1970	3	36,5	2325	4	7,6	285	26,5	0,308
1969	4	18	1147	5	18,2	684	40,4	0,518
1968	5	15	955	6	6,0	225	76,4	1,444
1967	6	9	573	7	1,5	56	90,2	2,323
1966	7 +			8 +				
Population totale		100	6369		100	3755	41,0	0,528

TABLEAU V

Biomasse et pourcentage de la biomasse totale estimés à différents groupes d'âge en 1973 et en 1974 dans la partie est du lac.

Âge	1973				1974			
	Effectif	Poids moyen (gr)	Biomasse (kg)	% Biomasse totale	Effectif	Poids moyen (gr)	Biomasse (kg)	% Biomasse totale
2	1369	22,4	30,7	3,2				
3	388	81,0	31,4	3,3	1082	70,8	76,6	12,8
4	1937	139,5	270,2	28,2	285	126,2	36,0	6,0
5	1147	195,3	224,0	23,4	1423	179,5	255,4	42,7
6	955	256,3	244,8	25,6	684	225,4	154,2	25,8
7	573	271,8	155,7	16,3	225	262,4	59,0	9,9
8					56	291,2	16,3	2,8
Total	6369		956,8		3755		597,5	

Les taux de mortalité que nous avons obtenus se rapprochent passablement de ceux donnés par d'autres auteurs. D'après Fortin (1967), le taux annuel moyen de mortalité est de 39,7% pour les poissons âgés de un à six ans; au lac Croche, nous trouvons 36,2% pour ceux âgés de deux à six ans. Lalancette (1973) a calculé un taux de mortalité annuel global de 50,7% pour les mâles et 46,8% pour les femelles, alors que nous avons obtenu 41,0% pour ces deux groupes. Scherer (1965) a estimé le taux annuel de mortalité à environ 10% pour le groupe d'âge IV en utilisant la courbe de capture et à 34% pour le même groupe d'âge, en comparant le nombre d'individus de quatre ans marqués une année et recapturés l'année suivante à cinq ans. Au lac Croche, la mortalité au groupe d'âge IV se situerait entre 26,6 et 40,5%.

BIOMASSE ET PRODUCTION

Le tableau V donne la biomasse, ainsi que son équivalent en pourcentage de la biomasse totale, pour les différents groupes d'âge en 1973 et en 1974, dans la partie est du lac. En 1973, la biomasse totale des individus de deux ans

et plus a été estimée à 957 kg et en 1974, à 598 kg pour les individus de trois ans et plus. Cette différence de biomasse entre les deux années est principalement attribuable à l'effectif très faible du groupe d'âge IV en 1974. Dans la partie ouest, la biomasse a été estimée en 1974 à 83 kg. La biomasse totale des individus de trois ans et plus en 1974 était donc de 681 kg, soit environ 29 kg par hectare.

Le tableau VI donne pour chaque groupe d'âge le taux instantané de croissance en poids, la biomasse moyenne, ainsi que la production totale.

TABLEAU VI

Biomasse moyenne B en 1974 et production P en kg de 1974 à 1975 pour chaque âge. G, taux instantané de croissance en poids

Âge	G	B	P
3	0,5840	119,182	69,60
4	0,3637	43,956	15,98
5	0,2403	244,125	58,66
6	0,1643	97,306	15,98
7	0,1148	25,973	2,98
8	0,0814	7,587	0,62
		Production totale	163,82

De 1974 à 1975, l'estimation de la production pour les individus de trois ans et plus est de 163,8 kg, soit environ 6,8 kg par hectare.

Par rapport à la surface totale du lac, la biomasse des meuniers noirs du lac Croche n'est pas très élevée (29 kg/ha). Scherer (1965) a calculé qu'en moyenne le poids de meuniers noirs par unité de surface était de 152 kg par hectare. Lalancette (1973) a estimé à 160 et à 122,7 kg par hectare le poids par unité de surface au cours de deux années consécutives, dans une baie riche en meuniers noirs du lac Gamelin; bien qu'ils incluent les meuniers de toutes les longueurs, ces résultats semblent supérieurs aux nôtres. Par contre, Coble (1967) donne une quantité inférieure à celle que nous avons trouvée; il a en effet estimé le poids de meuniers noirs adultes par unité de surface à 17,5 kg par hectare pour les parties de South Bay, au lac Huron, de moins de 36 mètres de profondeur; il semble cependant que ce chiffre ne s'applique qu'aux très gros individus qui avaient une taille moyenne de 38,6 cm d'après l'auteur.

Conclusion

Au lac Croche, le fait qu'on ne retrouve qu'une seule frayère, située à l'embouchure de l'émissaire, occasionne probablement des recrutements très variables au cours d'années successives, pouvant amener la présence de classes d'âge « creuses » ou « fortes »; en 1974, par exemple, l'effectif du groupe d'âge V était environ cinq fois celui du groupe d'âge VI. Comme le soulignent d'ailleurs Vibert et Lagler (1961), la forte natalité potentielle d'une espèce, comme celle du meunier noir, contribue à la non stabilité de l'importance relative des diverses classes d'âge.

À ce phénomène est associé au lac Croche un taux de croissance en poids

élevé en bas âge et un taux de mortalité relativement élevé à des âges plus avancés, ce qui provoque une instabilité assez grande de la population. Ainsi, un taux de croissance élevé associé à une classe d'âge « forte » occasionne une augmentation subite de la biomasse, alors qu'un taux de mortalité élevé associé à une telle classe d'âge entraîne une diminution importante de la biomasse. Il faut donc s'attendre à de grandes variations de la biomasse des meuniers noirs dans ce lac au cours d'années successives.

Remerciements

Nous désirons remercier pour leur participation aux pêches et aux marquages, Mlle Rose-Marie Burdin et M. Paul Liboiron. Le présent travail a pu être réalisé grâce à une bourse du Conseil national de recherches du Canada et à une subvention du Ministère de l'éducation du Québec accordées à l'auteur senior.

Références

- CASSIE, R. M., 1954. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. — *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, 5: 513-522.
- COBLE, D. W., 1967. The white sucker population of South Bay, Lake Huron, and effects of the sea lamprey on it. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 24(10): 2117-2136.
- FORTIN, R., 1967. Recherches sur la croissance en longueur, la croissance en poids, la reproduction, la mortalité et la dynamique de population de *Catostomus commersoni*, du lac L'Assomption. — Mémoire de maîtrise, Univ. Montréal, 83 p.
- HORAK, D. L. and H. A. TANNER, 1964. The use of vertical gillnets in studying fish depth distribution, Horsetooth Reservoir, Colorado. — *Trans. Am. Fish. Soc.*, 93(2): 137-145.
- KUSSAT, R. H., 1969. A comparison of aquatic communities in the Bow River above and below sources of domestic and industrial wastes from the city of Calgary. — *Can. Fish Cult.*, 40: 3-31.
- LALANCETTE, L. M., 1973. Studies on the growth, reproduction and diet of the white sucker, *Catostomus commersoni commersoni* (Lacé-

- pède), of Gamelin Lake, Chicoutimi, Quebec. — Thèse de doctorat, Univ. Waterloo, 262 p.
- LAMOTTE, M. et F. BOURLIÈRE, 1971. Problèmes d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques. — Masson, Paris, 294 p.
- RICKER, W. E., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. — Bull. Fish. Res. Bd Can., 191, 382 p.
- SCHERER, R., 1965. Dynamic of stream populations of the white sucker, *Catostomus commersoni* Lacépède. — Thèse de doctorat, Univ. Pennsylvania, 53 p.
- VERDON, R. et E. MAGNIN, 1977. Croissance en longueur du meunier noir *Catostomus commersoni commersoni* (Lacépède) du lac Croche dans les Laurentides. — Naturaliste can., 104: 187-195.
- VIBERT, R. et K. F. LAGLER, 1961. Pêches continentales, biologie et aménagement. — Dunod, Paris, 720 p.

CROISSANCE ET RÉGIME ALIMENTAIRE DE LA LOTTE *LOTA LOTA* (LINNAEUS 1758) DANS DIVERS LACS ET RIVIÈRES DU QUÉBEC

Étienne MAGNIN et Catherine FRADETTE

Département des sciences biologiques, Université de Montréal, Montréal.

Résumé

Les 262 lottes *Lota lota* utilisées dans cette étude provenaient de divers bassins hydrographiques du Québec situés entre les latitudes 45° et 53°N. Au groupe d'âge V, les lottes du lac des Deux-Montagnes (45°N), du lac Saint-Louis (45°N) et du bassin de La Grande Rivière (53°N) mesurent respectivement 38, 40 et 34 cm et pèsent 420, 460 et 200 g. Dans les deux premiers milieux, les spécimens de plus de 7 ans étaient peu nombreux alors que dans La Grande Rivière la plupart des spécimens avaient entre 8 et 12 ans. Dans les autres bassins hydrographiques, le taux de croissance semble très variable mais le nombre de spécimens récoltés est trop faible pour établir des comparaisons valables. Le régime alimentaire des lottes se compose de poissons et d'invertébrés benthiques. Des comparaisons ont été faites entre nos résultats et ceux obtenus par d'autres auteurs nord-américains et russes.

Abstract

The 262 burbot (*Lota lota*) specimens, on which this study was carried out, all originated from drainage basins located in the province of Québec, between the 45°N and 53°N. At the age-group V, the burbot of des Deux-Montagnes (45°N) and Saint-Louis (45°N) Lakes and of the La Grande Rivière River basin (53°N) respectively measure 38, 40 and 34 cm and weight 420, 460 and 200 g. In the first two habitats, specimens older than 7 years were limited in number while in the La Grande Rivière River basin most of them were between 8 and 12 years old. In the other drainage basins, the rate of growth seems to vary a lot, but due to the small amount of burbot caught, no significant comparisons were possible. Burbot feed on fishes and benthic invertebrates. The results of this study were compared to those of North Americans and Russians authors.

Introduction

La lotte *Lota lota* (Linnaeus) se trouve dans la plupart des eaux douces de l'Eurasie et de l'Amérique du Nord (Scott et Crossman, 1974). Elle se trouve en particulier dans presque tous les bassins hydrographiques du Québec. Malgré cette vaste distribution, très peu d'études ont été faites sur cette espèce; au Québec même, aucune n'a été publiée jusqu'à présent. Cette espèce joue néanmoins un rôle important dans les écosystèmes aquatiques: elle vit en eau profonde, souvent avec le touladi dont elle partage le régime alimentaire (Dryer,

1966; Dymond, 1928; Van Oosten et Deason, 1938; Bailey, 1972), on la trouve aussi bien dans les rivières que dans les lacs naturels ou artificiels (Ksenzov, 1966; Nelichik, 1973). La lotte est, d'autre part, un excellent poisson, très nutritif dont le foie est riche en vitamine D comme celui de la morue (Branion, 1930) et sa pêche pourrait être développée (Nikolski, 1954; Bjorn, 1940). C'est à cause du grand intérêt à la fois théorique et pratique de ce poisson que nous avons entrepris d'étudier sa croissance et son régime alimentaire dans plusieurs bassins hydrographiques

du Québec, s'étendant entre les latitudes 45° et 56° Nord.

Matériel et méthodes

MATÉRIEL

La figure 1 montre les localités où les lottes ont été pêchées. Sur les 262 spécimens recueillis, 125 provenaient du lac des Deux-Montagnes (1), 45 du lac

Saint-Louis (2), 51 de La Grande Rivière (3) et 41 des 9 autres bassins hydrographiques. Les lottes du lac des Deux-Montagnes et du lac Saint-Louis ont été prises l'hiver à la ligne et les autres l'été, au filet maillant surtout.

DÉTERMINATION DE L'ÂGE ET CROISSANCE

Les otolithes (sagittae) ont été recueillis sur tous les spécimens; ils ont

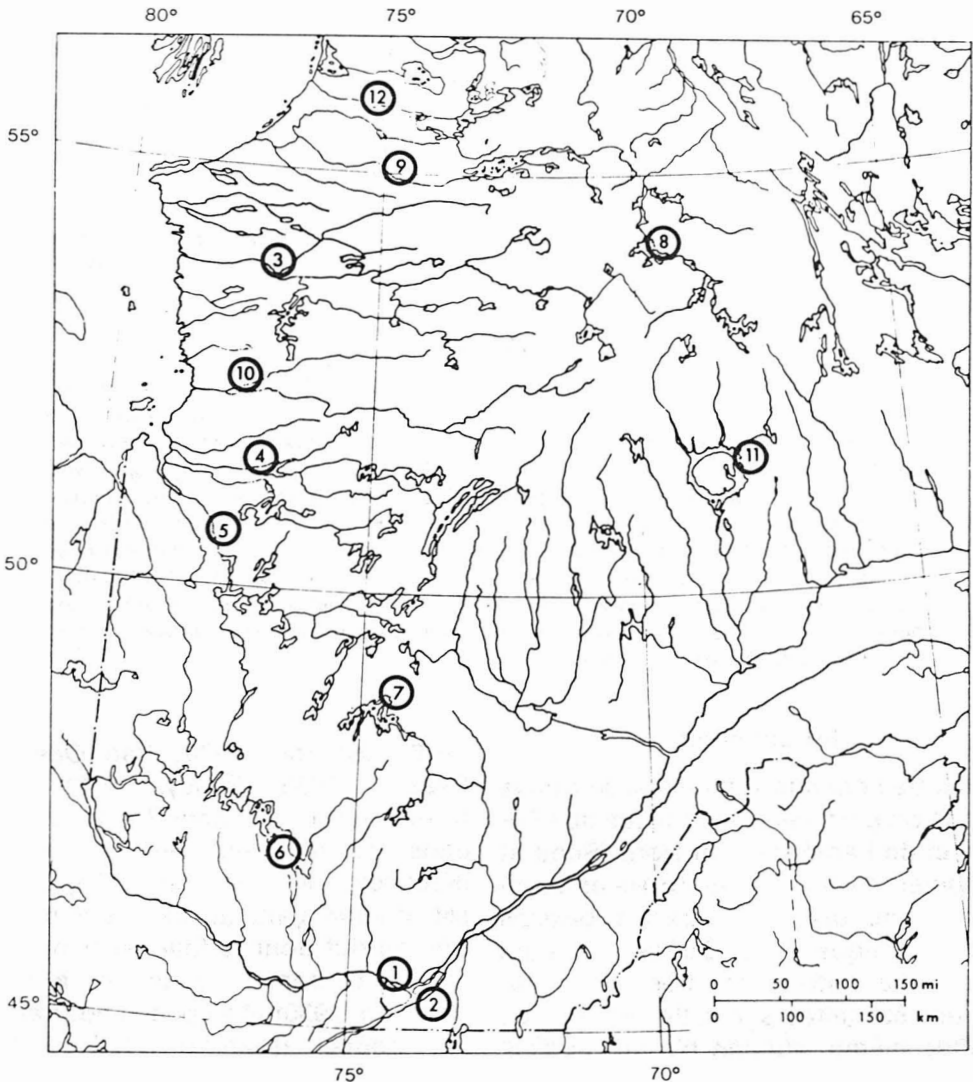


Figure 1. Diverses localités où les lottes ont été pêchées: 1) lac des Deux-Montagnes; 2) lac Saint-Louis; 3) bassin de La Grande Rivière; 4) bassin de la Rupert; 5) bassin de la Nottaway; 6) réservoir Baskatong; 7) réservoir Gouin; 8) bassin de la Caniapiscou; 9) bassin de la Grande Rivière de la Baleine; 10) bassin de l'Eastmain; 11) bassin de la Manicouagan; 12) bassin de la Petite Rivière de la Baleine.

été mis dans une solution de phosphate trisodique à 5% suivant les indications de Clemens (1951), soit immédiatement après leur prélèvement, soit après avoir été conservés à sec pendant un certain temps. Les otolithes provenant des plus gros spécimens (50 cm et plus) ont dû être polis au papier émeri fin et chauffés à 190°C dans un bain de glycérine suivant les recommandations de Lawler et McRae (1961). Malgré toutes ces précautions, la lecture de l'âge n'a pas pu être faite de façon certaine sur sept otolithes (quatre de la localité 1, un de la localité 2 et deux de la localité 3). La figure 2 montre comment nous avons mesuré le rayon R des otolithes et le rayon des annuli; ces derniers se présentent comme des zones opaques en éclairage diascopique.

La validité de la lecture de l'âge a été vérifiée de deux façons. Nous avons d'abord examiné les otolithes de très

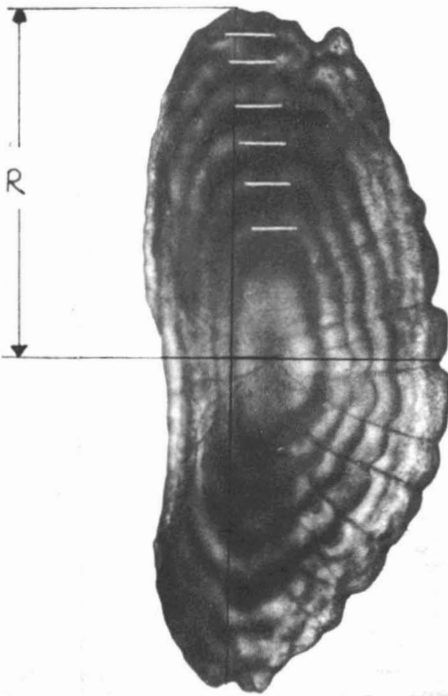


Figure 2. Sagitta d'une lotte du groupe d'âge VII (497 mm, 891 g) capturée en hiver. R = rayon de l'otolithe.

petites lottes. Les otolithes de huit petites lottes de 47 à 100 mm provenant des localités 4, 7, 8 et 9 ne montraient qu'une zone transparente entourant le centre opaque; ils appartenait donc à des poissons du groupe d'âge 0. Les otolithes de trois autres petites lottes de 127 à 188 mm provenant des mêmes milieux montraient une zone opaque autour de la zone transparente entourant le centre; ces lottes devaient donc appartenir au groupe d'âge I. Nous avons ensuite superposé sur un même graphique (fig. 3) la distribution des tailles moyennes à chacun des groupes d'âge aux histogrammes de fréquence des tailles à la capture; on s'aperçoit qu'il y a une bonne concordance entre ces deux représentations de la population des lottes tant au lac des Deux-Montagnes qu'au lac Saint-Louis et que dans le bassin de La Grande Rivière, les trois localités où nous avons un nombre assez grand de spécimens.

C'est aussi dans ces trois derniers milieux que nous avons rétrocalculé la longueur qu'avaient les poissons lors de la formation des divers annuli. Nous avons d'abord établi les relations qui existaient entre la longueur totale (L en mm) des spécimens à la capture et le rayon agrandi de l'otolithe (R en mm).

$$L = -7,20 + 6,17 R \quad (r = 0,894)$$

— lac des Deux-Montagnes —

$$L = 26,63 + 5,56 R \quad (r = 0,787)$$

— lac Saint-Louis —

$$L = 94,25 + 7,39 R \quad (r = 0,904)$$

— La Grande Rivière —

Pour rétrocalculer la longueur L_n qu'avait un individu lors de la formation du $n^{\text{ième}}$ annulus (R_n), nous avons employé la formule de Fraser (1916) et Lee (1920)

$$L_n = a + \frac{R_n(L - a)}{R}$$

Nous avons enfin calculé l'équation de von Bertalanffy pour les lottes des localités 1, 2 et 3. La croissance en longueur

des poissons provenant des localités 4 à 12 a été étudiée en calculant simplement la longueur moyenne des individus appartenant aux divers groupes d'âge et en comparant les résultats avec ceux obtenus chez les lottes des trois premiers milieux.

La croissance en masse des lottes provenant des localités 1, 2 et 3 a été

déduite de la croissance en longueur en utilisant les équations de régression donnant la masse M en g en fonction de la longueur L en mm :

$$\log M = -3,99 + 2,56 \log L \quad (r = 0,910)$$

— lac des Deux-Montagnes —

$$\log M = -3,67 + 2,45 \log L \quad (r = 0,915)$$

— lac Saint-Louis —

$$\log M = -5,06 + 2,94 \log L \quad (r = 0,982)$$

— La Grande Rivière —

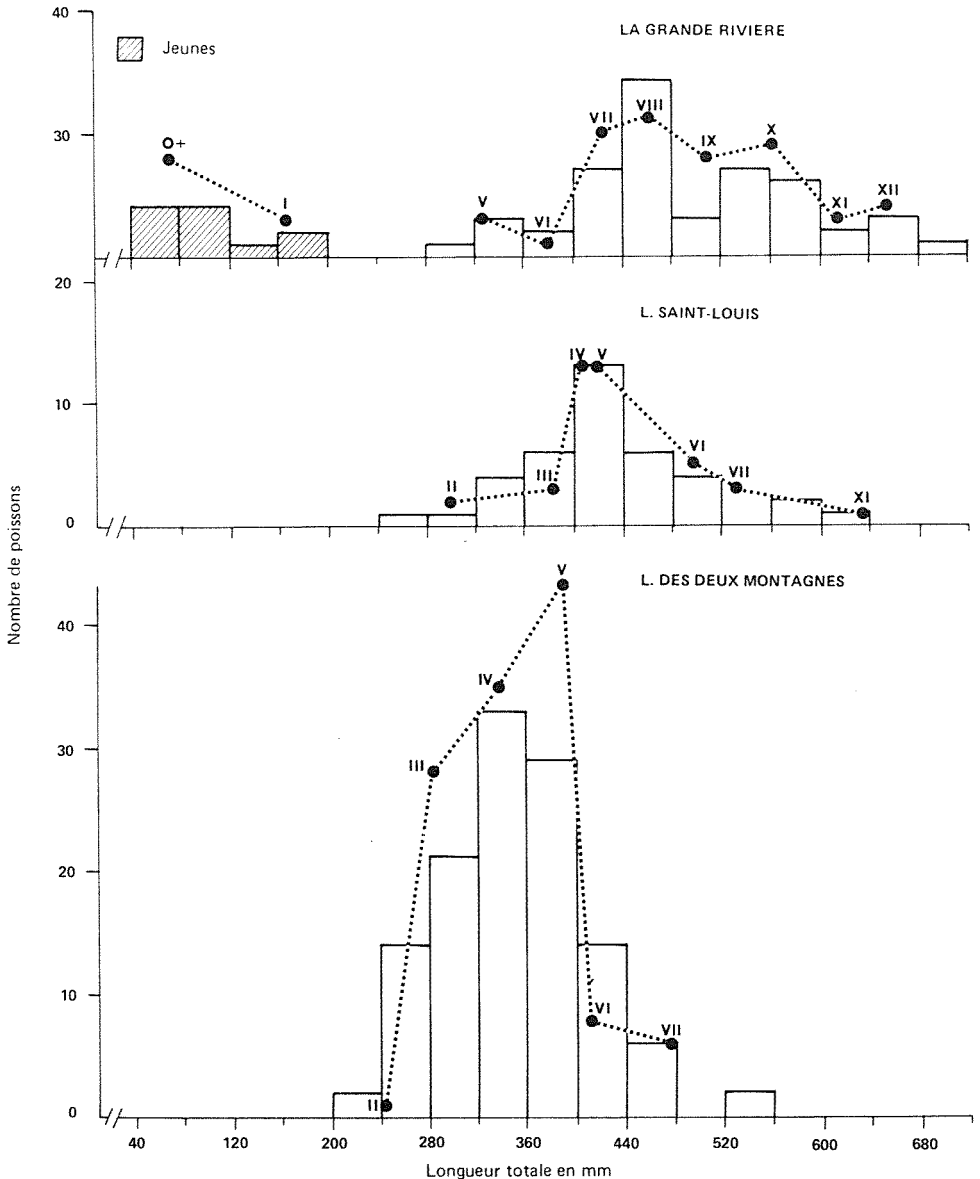


Figure 3. Validation de la lecture de l'âge sur les otolithes; la répartition des poissons suivant leur taille moyenne aux divers groupes d'âge (en pointillé) a été superposée à l'histogramme de fréquence des longueurs des poissons à la capture.

Nous avons aussi estimé l'équation de von Bertalanffy donnant la masse en fonction de l'âge pour les lottes de chacune de ces trois localités. Pour les lottes provenant des localités 4 à 12, nous avons simplement calculé la moyenne des masses des spécimens appartenant au même groupe d'âge.

RÉGIME ALIMENTAIRE

Nous avons utilisé deux méthodes pour l'analyse des contenus stomacaux: la méthode de dénombrement qui donne le pourcentage de proies appartenant à tel groupe taxonomique par rapport au total des proies mangées par les poissons et la méthode d'occurrence des fréquences qui donne le pourcentage de poissons qui ont mangé tel type de proies.

Nous avons 58 estomacs de lottes provenant des bassins hydrographiques tributaires de la baie James: La Grande Rivière, Maquatua, Nottaway, Rupert et la Grande rivière de la Baleine. Nous avons groupé ensemble les 27 échantillons provenant des rivières et les 31 provenant des lacs de cette région pour voir si l'alimentation des lottes était semblable ou différent dans ces deux types de milieux.

Résultats

CROISSANCE EN LONGUEUR ET EN MASSE

Les données sur la croissance des lottes du lac des Deux-Montagnes sont contenues dans le tableau I et dans la figure 4. On remarque d'abord que les plus vieilles lottes observées n'avaient

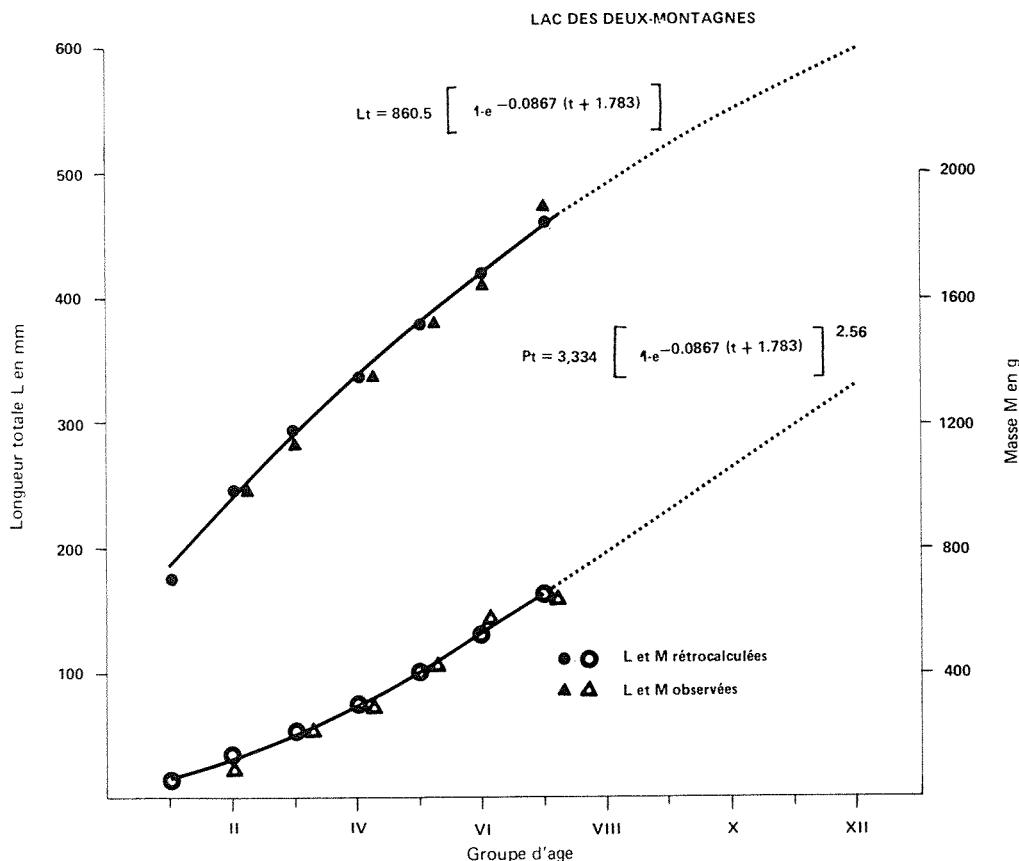


Figure 4. Croissance en longueur et en masse des lottes du lac des Deux-Montagnes.

que sept ans. Près de 88% des individus observés avaient entre trois et cinq ans. On remarque aussi qu'il y a une bonne correspondance entre les valeurs de la masse et de la longueur observées et ces mêmes valeurs rétrocalculées lors de la formation des annuli ou estimées à partir des équations de von Bertalanffy; on peut donc schématiser ainsi la croissance des lottes du lac des Deux-Montagnes: 180 mm et 60 g à un an, 295 mm et 215 g à trois ans, 380 mm et 420 g à cinq ans, 460 mm et 675 g à sept ans. Nous pouvons rappeler ici que la croissance en longueur et en masse n'est pas significativement diffé-

rente chez les mâles et chez les femelles du lac des Deux-Montagnes; il en est de même pour les lottes du lac Saint-Louis et de La Grande Rivière.

Les lottes du lac Saint-Louis (tableau II, fig. 5) semblent avoir une longévité plus longue que celles du lac des Deux-Montagnes puisqu'on a trouvé un individu de 11 ans; on n'a cependant pas pêché de lottes de neuf et dix ans; 68% des individus avaient cinq et six ans. On peut schématiser ainsi la croissance des lottes dans ce lac: 190 mm et 83 g à un an, 310 mm et 280 g à trois ans, 400 mm et 460 g à cinq ans, 495 mm et 860 g

TABLEAU I

Distribution de fréquence des longueurs totales à la capture pour les différents groupes d'âge (déterminé par la lecture des otolithes), croissance en longueur (L en mm) et en masse (M en g) des lottes capturées dans le lac des Deux-Montagnes pendant l'hiver 1975

Classes de L en mm	Groupes d'âge						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
201-240			2				
241-280		1	13				
281-320			8	13			
321-360			5	15	12	1	
361-400				7	20	2	
401-440					7	5	2
441-480					4		2
481-520							
521-560							2
<i>Valeurs à la capture</i>							
Effectif		1	28	35	43	8	6
L: moyenne		244	285	338	380	410	477
extrêmes			225-343	289-390	326-460	351-440	408-557
M: moyenne		108	196	297	423	551	653
extrêmes			101-373	158-477	238-771	305-741	457-932
<i>Rétrocalcul</i>							
Effectif	121	121	120	92	57	14	6
L: moyenne	180	246	295	340	380	420	461
I.C. P = 0.05	176-184	241-251	290-300	333-346	372-389	398-443	411-511
Acc. moyen	180	66	49	45	40	40	41
M: moyenne	60	135	215	308	413	533	675
Acc. moyen	60	75	80	93	105	120	142
L (v. Bertal.)	185	241	292	339	383	422	459
M (v. Bertal.)	65	128	210	308	419	539	666

TABLEAU II

Distribution de fréquence des longueurs totales à la capture pour les différents groupes d'âge (déterminé par la lecture des otolithes), croissance en longueur (L en mm) et en masse (M en g) des lottes capturées dans le lac Saint-Louis pendant les hivers 1972 et 1975.

Classes de L en mm	Groupes d'âge										
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
241-280			1								
281-320			1								
321-360				1	2	1					
361-400				1	4	3					
401-440				1	7	6	1				
441-480					2	5	1				
481-520							2	2			
521-560											
561-600							1	1			
601-640											1
Valeurs à la capture											
Effectif			2	3	15	15	5	3			1
L: moyenne			298	382	408	420	494	529			633
extrêmes			278-319	348-417	347-445	330-465	430-576	506-565			
M: moyenne			244	474	479	603	750	1028			1373
extrêmes			201-287	386-594	244-713	365-911	508-1545	824-1295			
Rétrocalcul											
Effectif	44	44	44	42	39	24	9	4	1	1	1
L: moyenne	191	258	313	361	401	433	496	536	589	608	633
I.C. P = 0.05	186-196	251-265	306-321	351-371	390-413	417-450	464-528	489-583	—	—	—
Acc. moyen	191	67	55	48	40	32	63	40	53	19	25
M: moyenne	83	174	279	394	510	616	859	1038	1308	1414	1561
Acc. moyen	83	91	105	115	116	106	243	179	270	106	147
L (v. Bertal.)	196	253	307	358	406	451	494	534	572	608	641
M (v. Bertal.)	77	144	232	339	463	602	754	895	1089	1268	1452

à sept ans, 640 mm et 1400 g à onze ans.

Les lottes de La Grande Rivière (tableau III, fig. 6) ont une grande longévité; quatre individus avaient 12 ans et 78% des individus appartenaient aux groupes d'âge VII à X. On peut résumer ainsi la croissance des lottes dans ce bassin hydrographique: 115 mm et 10 g à un an, 235 mm et 80 g à trois ans, 340 mm et 200 g à cinq ans, 420 mm et 430 g à sept ans, 620 mm et 1330 g à douze ans.

Pour les lottes trouvées dans les autres bassins hydrographiques du Qué-

bec, nous avons simplement placé les moyennes des masses et des longueurs aux différents groupes d'âge sur le graphique présentant la croissance des lottes des localités 1, 2, 3 (fig. 7). Il est difficile de tirer des conclusions certaines de ces données, soit à cause du faible échantillonnage, soit à cause des lacunes dans l'échantillonnage (pas de jeunes dans les localités 4, 5, 6, 10, 11, 12; pas de vieux dans les localités 7, 8, 9 et 11). En résumé, les lottes du lac Saint-Louis ont une meilleure croissance en longueur et en masse que celles du lac des Deux-Montagnes et ces dernières ont une meilleure crois-

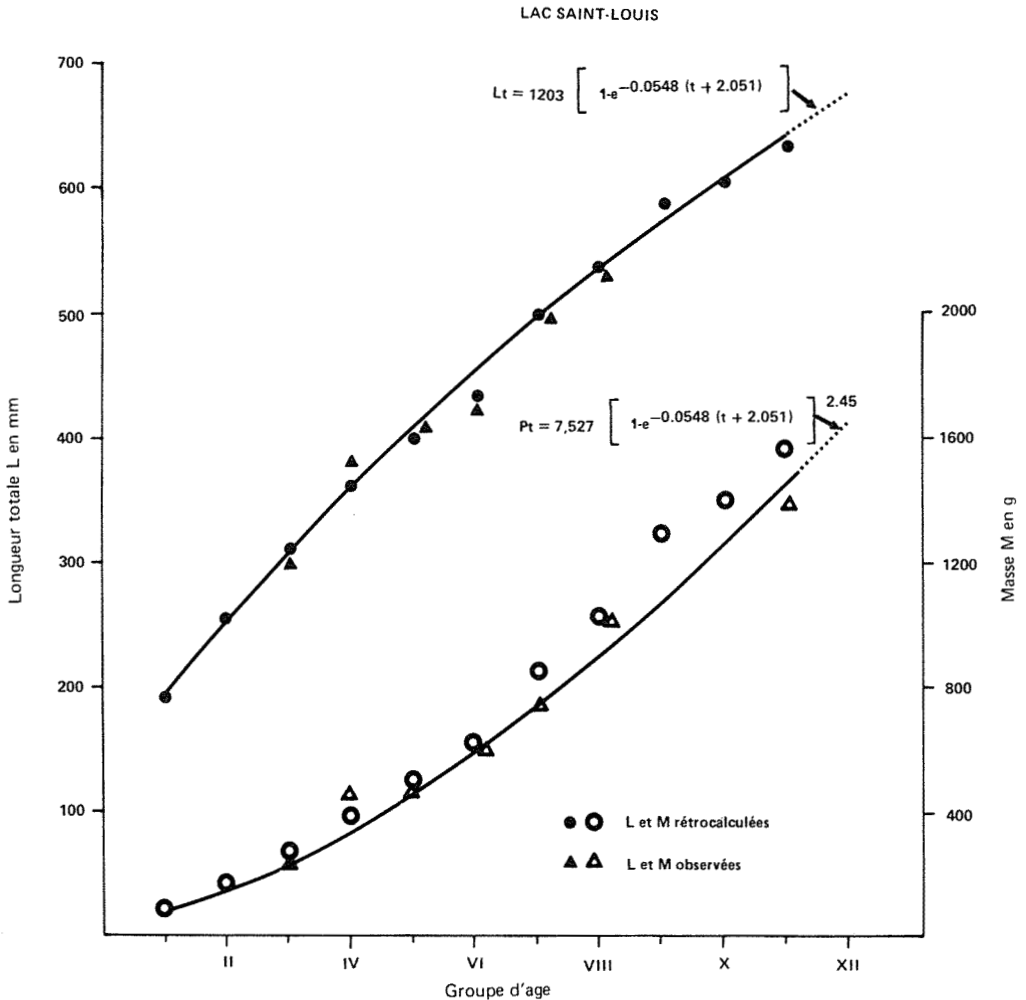


Figure 5. Croissance en longueur et en masse des lottes du lac Saint-Louis.

TABLEAU III

Distribution de fréquence des longueurs totales à la capture pour les différents groupes d'âge (déterminé par la lecture des otolithes), croissance en longueur (L_T en mm) en masse (M en g) des lottes capturées dans le bassin hydrographique de La Grande Rivière pendant l'été 1973.

Classes de L en mm	Groupes d'âge											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
281-320					1							
321-360					2		1					
361-400						1	1					
401-440							5	2				
441-480							3	8	3			
481-520								1	2			
521-560									1	5	1	
561-600									2	4		
601-640											1	1
641-680											1	2
681-720												1
<i>Valeurs à la capture</i>												
Effectif					3	1	10	11	8	9	3	4
L: moyenne					325	380	423	462	509	560	612	651
extrêmes					314-330	—	352-476	434-509	445-578	528-600	560-654	610-685
M: moyenne					400	310	465	585	789	1054	1117	1744
extrêmes					200-780	—	323-560	475-840	540-1225	900-1250	840-1460	1170-2001
<i>Rétrocalcul</i>												
Effectif	49	49	49	49	49	46	45	35	24	16	7	4
L: moyenne	115	179	236	291	339	385	422	463	506	548	589	621
I.C. $P = 0.05$	108-123	170-188	227-246	281-302	328-350	374-376	410-435	449-476	489-523	528-567	553-625	564-677
Acc. moyen	115	64	57	55	48	46	37	41	43	42	41	32
M: moyenne	10	35	78	144	226	328	429	563	730	922	1139	1330
Acc. moyen	10	25	43	66	82	102	101	134	163	192	217	191
L (v. Bertal)	121	179	233	285	335	382	426	469	510	548	585	620
M (v. Bertal)	10	30	67	122	197	292	408	543	696	867	1054	1255

sance en longueur et surtout en masse que celles du bassin de La Grande Rivière. Il semblerait que les lottes du réservoir Baskatong et du bassin de la Nottaway aient une croissance qui ressemblerait plus à celles des lottes du lac Saint-Louis qu'à celle des lottes de La Grande Rivière. C'est par contre de ces dernières que se rapprocheraient les lottes de la rivière Rupert et de la rivière Eastmain. On ne peut guère se prononcer, à partir de nos données, sur la croissance des lottes du lac Gouin, de la Caniapiscau, de la Grande rivière de la Baleine et de la Petite rivière de la Baleine et de la Manicouagan.

RÉGIME ALIMENTAIRE

Nous avons tout d'abord remarqué que les lottes des bassins hydrographiques de la baie James prises au mois de novembre avaient des estomacs beaucoup plus remplis que celles prises au cours de l'été. Les résultats des analyses des contenus stomacaux sont résumés dans les tableaux IV (lacs) et V (rivières). Dans ces deux milieux on retrouve les mêmes proies importantes: poissons (Gastérostéidés et Corégonidés surtout), larves de Diptères (95% de Chironomidae) et enfin larves d'Ephéméroptères et de Trichoptères. On trouve plus de mollusques Pélécy-podes

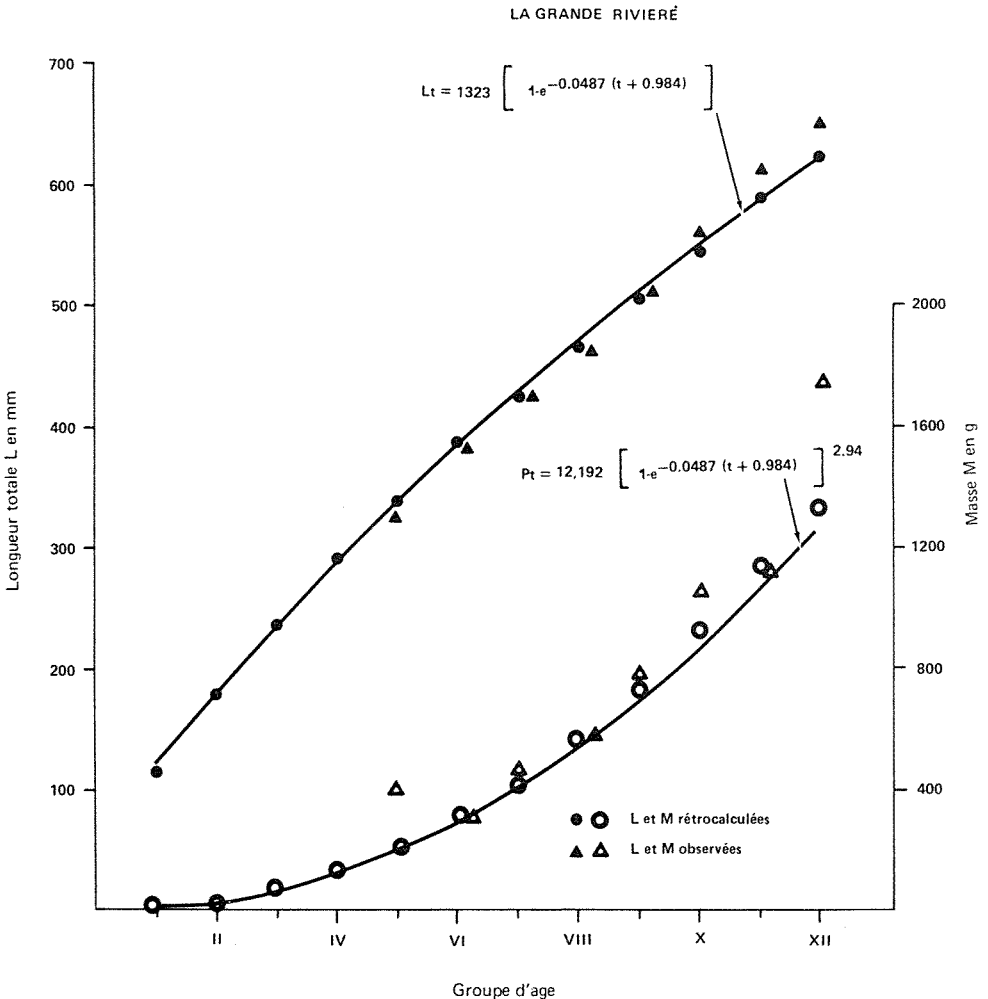


Figure 6. Croissance en longueur et en masse des lottes de La Grande Rivière.

et d'Hirudinées dans les lottes de lacs et plus de Plécoptères dans les lottes de rivières, mais ces proies ne jouent pas un rôle primordial sauf peut-être les larves de Plécoptères en rivière.

Discussion

CROISSANCE EN LONGUEUR ET EN POIDS

Les lottes de La Grande Rivière ont une croissance légèrement inférieure et une longévité légèrement plus grande que celles du lac Saint-Louis ou du lac des Deux-Montagnes. Par contre, l'examen des lottes provenant des autres bassins hydrographiques du Québec semble indiquer que la croissance et la longévité de ces poissons ne dépendent

pas seulement de la latitude mais d'autres facteurs que nous n'avons pas pu mettre en évidence. On pourrait faire la même remarque en comparant nos résultats avec ceux d'autres auteurs nord-américains ou russes. Le tableau VI montre en effet que les lottes de La Grande Rivière (53°N) semblent avoir une croissance plus faible que partout ailleurs durant leur première année de vie et qu'à partir de 6 ans, elles ont une croissance assez semblable à celles du lac Vigozero, en U.R.S.S., situé à la latitude 63°N. En Eurasie, d'autre part, Nikolski signale des lottes de 120 cm et pesant plus de 30 kg alors qu'au Canada, la plus grosse lotte mesurait 94 cm et pesait environ 13 kg (Scott et Crossman, 1974).

TABLEAU IV

Analyse des contenus stomacaux des lottes pêchées dans les lacs du territoire de la Baie James de juin à octobre 1973.

Proie	juin			juillet			août			septembre			octobre		
	x/y = 3/4			x/y = 10/13			x/y = 9/13			x/y = 1/1			x/y = 1/1		
	N	D%	O%	N	D%	O%	N	D%	O%	N	D%	O%	N	D%	O%
<i>Zooplankton</i>															
Cladocères	1	100	33	11	100	20	30	83	56	4	100	100			
Copepodes							5	14	22						
Rotifères							1	3	11						
Total (SN)	1			11			36			4					
<i>Benthos</i>															
Ephéméroptères (L)	211	85	67	11	39	40									
Trichoptères (L)	32	13	33										2	67	100
Diptères (L)	2	1	33	5	18	20	2	100	22				1	33	100
Gasteropodes	1	0	33	2	7	20									
Pélécy-podes	1	0	33												
Hydracariens				2	7	20									
Hirudinées				8	29	30									
Total (SN)	247			28			2						3		
<i>Necton</i>															
Non-identifiés						60	5	100	44	1	100	100			
Cottidae				8		30									
Corégonidés													2	50	100
Gasterosteidés													2	50	100
Total (SN)							5			1			4		

TABLEAU V

Analyse des contenus stomacaux des lottes pêchées dans les rivières du territoire de la Baie James de juin à décembre 1973.

Proies	Juin			juillet			août			septembre			octobre			novembre		
	x/y = 2/2			x/y = 4/5			x/y = 1/4			x/y = 9/9			x/y = 1/1			y/x = 4/4		
	N	D%	O%	N	D%	O%	N	D%	O%	N	D%	O%	N	D%	O%	N	D%	O%
Zooplankton																		
Cladocères				1	100	25				10	63	33						
Copepodes										6	37	11						
Total (SN)				1						16								
Benthos																		
Ephéméroptères (L)	8	89	50							7	32	22	2	100	100	2	4	50
Trichoptères (L)	1	11	50							3	13	33				34	68	75
Diptères (L)				1	33	25				5	23	56				4	8	50
Plécoptères (L)				1	33	25				7	32	33				10	20	25
Gastéropodes				1	33	25												
Total (SN)	9			3						22			2			50		
Necton																		
Poissons non-id.				4	100	25				3	50	33				3	11	75
Corégonidés	1	100	50				1	20	100	1	16.7	22				10	39	25
Catostomidés							2	40	100									
Cyprinidés							2	40	100									
Gastérosteidés										2	33.3	22	1	100	100	13	50	75
Total (SN)	1			4			5			6			1			26		

z/y: nombre de contenus stomacaux ayant pu être analysés par rapport au nombre total de contenus stomacaux prélevés; N: nombre total d'organismes par taxon; D%: nombre d'organismes des divers taxons en % du nombre total d'organismes du plancton, du benthos ou du necton (SN); O%: pourcentage de poissons ayant utilisé tel type de proies par rapport au nombre total de poissons; L: larves.

RÉGIME ALIMENTAIRE

Clemens (1951) et Nikolski (1954) ont aussi observé que les lottes se nourrissaient plus abondamment en hiver qu'en été. Dans les autres milieux où elles ont été étudiées, les lottes sont principalement piscivores mais, elles se nourrissent aussi d'invertébrés aquati-

ques: lac Ontario (Dymond, 1928), lac Érié (Clemens, 1951), lac Supérieur (Bailey, 1972), lacs du Michigan (van Oosten et Deason, 1938), lacs du Wyoming (Bjorn, 1940), lacs du Minnesota (Bonde et Maloney, 1960), lac Winnipeg (Hewson, 1955), lac Heming au Manitoba (Lawler, 1963), divers bassins

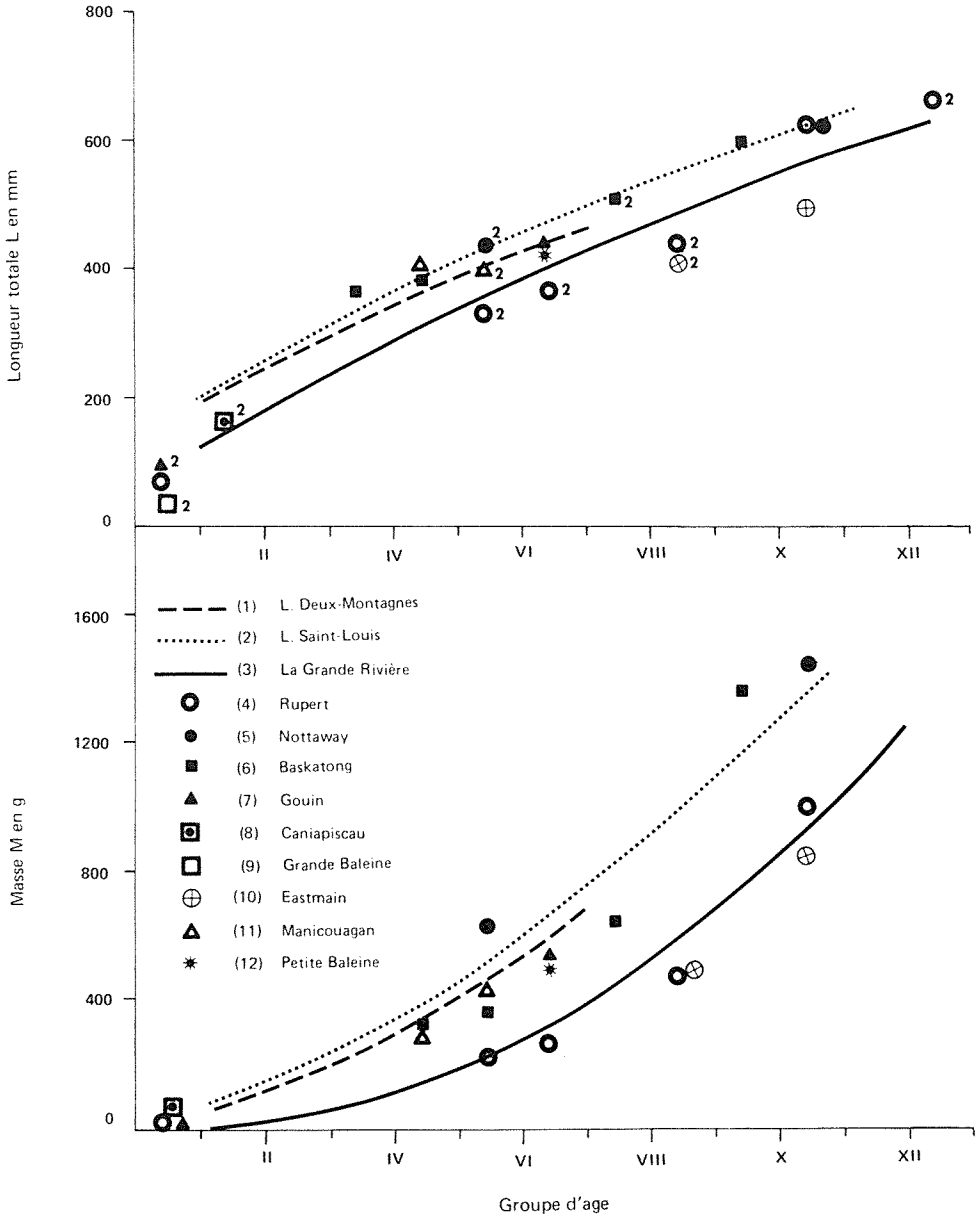


Figure 7. Croissance en longueur et en masse des lottes capturées dans les divers bassins hydrographiques ou réservoirs (4 à 12) comparée à celle des lottes des localités 1, 2 et 3. Les chiffres indiquent le nombre de spécimens observés.

TABLEAU VI

Croissance en longueur de la lotte *Lota lota* (L.) dans diverses localités du monde.
Les longueurs totales moyennes sont exprimées en mm

Age	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R
I		147		115	—	—	254	165	—	191	180	—	226	169	172	133	—	
II		246		179	—	—	289	305	254	258	246	208	345	239	214	231	286	130
III		279	351	236	392	340	340	432	—	313	295	251	404	342	256	318	304	
IV		323	427	291	475	383	376	483	—	361	340	279	455	419	312	380	355	250
V		366	503	339	519	459	409	546	381	401	380	320	528	448	412		370	
VI	427	399	523	385	549	575	439	572	384	433	420	328	579				385	350
VII		429		422	584	641	477	635		496	461	366	597				418	
VIII	508	465		463	631		513	673		536			620				456	550
IX	579			506	676		551	737		589			635				499	
X				548	693		594	762		608			660				536	650
XI	711			589	721		640	787		633							566	
XII				621	801		711	812									602	
XIII					795			837									612	
XIV					787			—									624	
XV					—			—									691	

A- Bond, 1974. Grand Lac des Esclaves, T.N.O.,

61°N

B- Lawler, 1963. Lac Heming, Manitoba

55°N

C- Carlander, 1969, Lac Vermillon, MN

55°N

D- Présent travail, La Grande Rivière, Québec

53°N

E- Hewson, 1955. Lac Winnipeg, Manitoba

52°N

F- Hydro-Québec, Outardes, Québec

50°N

G- Bailey, 1972. Lac Supérieur, Ontario

47°N

H- McCrimmon et Devitt, 1954. Lac Simcoe, Ontario

45°N

I- Martin, 1941. Lac Opéongo, Ontario

45°N

J- Présent travail. Lac Saint-Louis, Québec

45°N

K- Présent travail Lac des Deux-Montagnes, Québec

45°N

L- Carlander, 1969, N.Y.

43°N

M- Clemens, 1951. Lac Erié, Ontario

42°N

N- Nikolski, 1961 Pechora

65°N

O- Kama

57°N

P- Lac Ilmen

57°N

Q- Berg, 1965, Lac Vigozero

63°N

R- Nelichik, 1973, Réservoir Tuloma

69°N

d'U.R.S.S. (Nikolski, 1954). Parmi les poissons utilisés par les lottes, ces auteurs citent les Cottidés, les Corégonidés, les Gastérostéidés, les lottes plus petites mais rarement des Catostomidés ou des Cyprinidés. Parmi les invertébrés, ce sont les larves d'insectes, principalement de Chironomides, qui sont le plus souvent rencontrées dans les contenus stomacaux des lottes; la plupart des auteurs signalent aussi la présence de Crustacés (écrevisses, Amphipodes, Isopodes, Mysidacées) et de Mollusques Gastéropodes ou Pélécy-podes. D'après Nelichik (1973) les lottes sont des prédateurs typiques; ils se nourrissent cependant la nuit contrairement aux autres prédateurs et ce serait la raison pour laquelle ils s'attaquent plutôt aux Corégonidés qu'aux brochets et aux perches.

Conclusion

Cette étude montre que la lotte est bien implantée dans la plupart des bassins hydrographiques du Québec à toutes les latitudes. Partout, elle trouve une nourriture convenable faite surtout de poissons et d'invertébrés benthiques. La croissance est bonne même dans les régions nordiques. Il semble d'autre part que les lottes se sont aussi bien adaptées dans les anciens lacs de barrages du Québec (Baskatong, Gouin, Manicouagan); il est donc probable qu'elles pourront s'adapter dans les futurs réservoirs qui vont être érigés dans le bassin de La Grande Rivière. À cause du grand intérêt à la fois théorique et pratique que présente ce poisson il serait bon d'approfondir nos connaissances à son sujet; l'étude de la reproduction et de la dynamique de populations de cette espèce dans les régions situées au-dessus du 50ème parallèle devrait être entreprise.

Remerciements

Nous remercions M. Gaétan Guertin, du Service Environnement de l'Hydro-Québec, qui nous a fourni les otolithes de lottes provenant des lacs de barrage de Gouin, Baskatong et Manicouagan. Nous remercions aussi les biologistes du Service Environnement de la Société d'énergie de la Baie James qui ont fait les prélèvements sur le terrain. Cette étude a pu être complétée grâce à une subvention du Conseil national des recherches du Canada.

Références

- BAILEY, M., 1972. Age, growth, reproduction, and food of the burbot, *Lota lota* (Linnaeus) in Southwestern Lake Superior. — Trans. Am. Fish. Soc., 101 (4): 667-674.
- BERG, L. S., 1965. Freshwater fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries. — Akad. Nauk. SSRR. Zool. Inst., N° 30. Israel Program for Scientific translations, Jerusalem. Vol. III, 509 p.
- BJORN, E. E., 1940. Preliminary observations and experimental study of the ling *Lota maculosa*, in Wyoming. — Trans. Am. Fish. Soc., 69: 192-196.
- BOND, W. A., 1974. Data on ciscoes, burbot and longnose suckers from Great Slave Lake, Northwest Territories, 1973. — Environment Canada, Service des pêches. Data rep. ser. N° CEB/DO6403.
- BONDE, T. and J. E. MALONEY, 1960. Food habits of burbot. — Trans. Am. Fish. Soc., 89 (4): 374-376.
- BRANION, H., 1930. The marketing of ling (burbot). — Trans. Am. Fish. Soc., 60: 199-203.
- CARLANDER, K. D., 1969. Handbook of freshwater fishery biology. — Iowa State Univ. Press. Ames, Iowa, 752 p.
- CLEMENS, H. P., 1951. The growth of the burbot, *Lota lota maculosa* (Le Sueur) in lake Erie. — Trans. Am. Fish. Soc., 80: 163-173.
- CLEMENS, H. P., 1951. The food of the burbot *Lota lota maculosa* in Lake Erie. — Trans. Am. Fish. Soc., 80: 56-66.
- CLEMENS, H. P., J. R. DYMOND, N. K. BIGELOW, F. B. ADAMSTONE and W. J. K. HARKNESS, 1923. The food of Lake Nipigon fishes. — Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. N° 22, Publ. Ont. Fish. Res. Lab., 16: 173-188.
- DRYER, W. R., 1966. Bathymetric distribution of fish in the Apostle Islands region, Lake Su-

- perior. — Trans. Am. Fish. Soc., 95 (3): 248-259.
- DYMOND, J. R., 1928. Some factors affecting the production of lake trout (*Cristivomer nanaycush*) in Lake Ontario. — Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. N° 31, Publ. Ont. Fish. Res. Lab., 33: 27-41.
- FRASER, C. McL., 1916. Growth of the spring salmon. — Trans. Pacif. Fish. Soc. Seattle, for 1915: 29-39.
- HEWSON, L. C., 1955. Age, maturity, spawning and food of burbot, *Lota lota*, in Lake Winnipeg. — J. Fish. Res. Bd Can., 12(6): 930-940.
- KSENZOV, N. A., 1966. La faune piscicole du réservoir Tuloma. In: Ryby Murmanskoy oblastr. — Murmansk. (en russe).
- LAWLER, G. H., 1963. The biology and taxonomy of the burbot, *Lota lota*, in Heming Lake, Manitoba. — J. Fish. Res. Bd Can., 20 (2): 417-433.
- LAWLER, G. H. and G. P. McRAE, 1961. A method for preparing glycerin-stored otoliths for age determination. — J. Fish. Res. Bd Can., 18 (1): 47-50.
- LEE, R. M., 1920. A review of the methods of age and growth determination in fishes by means of scales. — Fishery Invest. Lond., Ser. N° 2, 4, Vol. 2, 32 p.
- MARTIN, N. R., 1941. Rate of growth of the ling, *Lota lota maculosa* (Le Sueur). — Trans. Am. Fish. Soc., 70: 77-79.
- MELVILL, C. D., 1915. Report on the east coast fisheries of James Bay. — Ann. Rep. Canada Dep. Naval Serv., 1913-14: 3-29 of appendix.
- NELICHIK, V. A., 1973. The burbot *Lota lota* (L) of the Upper Tuloma reservoir. — Vop. Ikhtiol., 13 (6): 1000-1007.
- NIKOLSKI, G. V., 1954. Special ichthyology. — Sovetsaya nauka Israel Program for Scientific translations 1961, 538 p.
- PEARSE, A. S., 1921. The distribution of food of the fishes of three Wisconsin lakes in summer. — Univ. Wis. Stud. Sci., 3: 1-61.
- SCOTT, W. B. et E. J. CROSSMAN, 1974. Poissons d'eau douce du Canada. — Office de recherches sur les pêcheries du Canada Bull. N° 184, 1026 p.
- VAN OOSTEN, J. and H. J. DEASON, 1938. The food of the lake trout (*Cristivomer namaycush namaycush*) and the lawer (*Lota maculosa*) of lake Michigan. — Trans. Am. Fish. Soc., 67: 155-177.

ÂGE ET CROISSANCE DES PERCHAUTES (*PERCA FLAVESCENS* MITCHILL) DU LAC BEAUCHAMP, SAINT-DONAT, QUÉBEC.

Réjean FORTIN

Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, Montréal

Pierre FOURNIER

Service de l'aménagement de la faune du Québec, Section Laurentides, St-Faustin, Québec

Résumé

Une étude d'âge et de croissance a démontré que la population de perchaudes du lac Beauchamp était composée principalement d'individus nains. Cependant, cette population comptait aussi un petit nombre de très grandes perchaudes à croissance rapide, qui étaient presque toutes des femelles. L'écart observé entre la croissance de ces deux groupes de poissons équivaut à celui qui sépare la croissance la plus rapide et la croissance la plus lente observées jusqu'à maintenant dans les différents plans d'eau du Québec.

Abstract

An age and growth study has shown that lake Beauchamp contained mostly stunted perch. However, a few very large, fast growing individuals were also found in this population, most of them female. These two groups of fishes differ as much as the fastest and slowest growing perch populations yet studied in Québec.

Introduction

En septembre 1972, nous avons empoisonné le petit lac Beauchamp, situé près de Saint-Donat, dans les Laurentides. La population de perchaudes de ce lac était composée d'un très grand nombre de petits individus (< 200 mm) et de quelques individus de très grande taille (jusqu'à 378 mm et 730 g). La présence de très grands spécimens dans ce plan d'eau nous a intrigués. En effet, les lacs de cette région ne produisent habituellement que de petites perchaudes à croissance lente. Pour mieux comprendre ce phénomène, nous avons étudié la croissance des perchaudes du lac Beauchamp et nous avons passé en revue certains travaux traitant de la croissance de *Perca flavescens* et de *Perca fluviatilis*.

Matériel et méthodes

Le lac Beauchamp (74°12'10"O. — 46°17'35"N.) a une superficie de 36,8 hectares et une profondeur moyenne de 4,9 mètres. À la fin de l'été, il présente une nette stratification physicochimique: de la surface au fond, la température passe de 18 à 11°C, l'oxygène dissous de 9 à 1 ppm, le gaz carbonique de 3 à 19 ppm et la conductivité de 60 à 117 μ mhos (pour plus de détails, voir Fournier *et al.*, 1975). Six espèces de poissons ont été récoltées dans le lac Beauchamp en septembre 1972: il s'agit de la Chatte de l'est (*Notemigonus crysoleucas*), de la Perchaude (*Perca flavescens*), du Meunier noir (*Catostomus commersoni*), de la Ouitouche (*Semotilus corporalis*), du Mulet du nord (*Semotilus atromaculatus*) et du Crapet-soleil (*Lepomis gibbosus*).

Les 186 perchaudes utilisées pour cette étude ont été récoltées les 19 et 20 septembre 1972, lors de l'empoisonnement du lac. Elles ont alors été fixées et conservées dans la formaline. Nous avons ensuite relevé la longueur totale, le poids, le sexe et l'état de maturité des poissons. La taille des individus variait de 98 à 378 mm. Notons ici que tous les individus de grande taille (> 200 mm) observés lors de l'empoisonnement ont été récoltés; des quelques milliers d'individus de petite taille (< 200 mm), seulement 172 ont été conservés pour cette étude.

Pour les déterminations d'âge, nous avons utilisé les écailles et l'os operculaire. Pour le rétrocalcul, nous avons mesuré les annuli de croissance sur l'os operculaire gauche, selon la méthode recommandée par Le Cren (1947). Ayant

vérifié graphiquement la linéarité de la relation existant entre la longueur totale (LT) et la longueur de l'os operculaire (Lop, X 12), nous avons calculé l'équation donnant LT en fonction de Lop par la méthode des moindres carrés.

$$LT = 26,205 + 1,325 \text{ Lop} \quad (r = 0,988)$$

La valeur 26,205 diffère statistiquement de 0 ($P < 0,01$) et elle a été utilisée comme facteur de correction dans les rétrocalculs.

Résultats

Le tableau I et la figure 1 présentent les résultats obtenus. La plupart des perchaudes mâles et femelles étudiées sont des individus « nains » (« stunted »: Eschmeyer, 1937, 1938). En effet, elles ont eu une bonne croissance en pre-

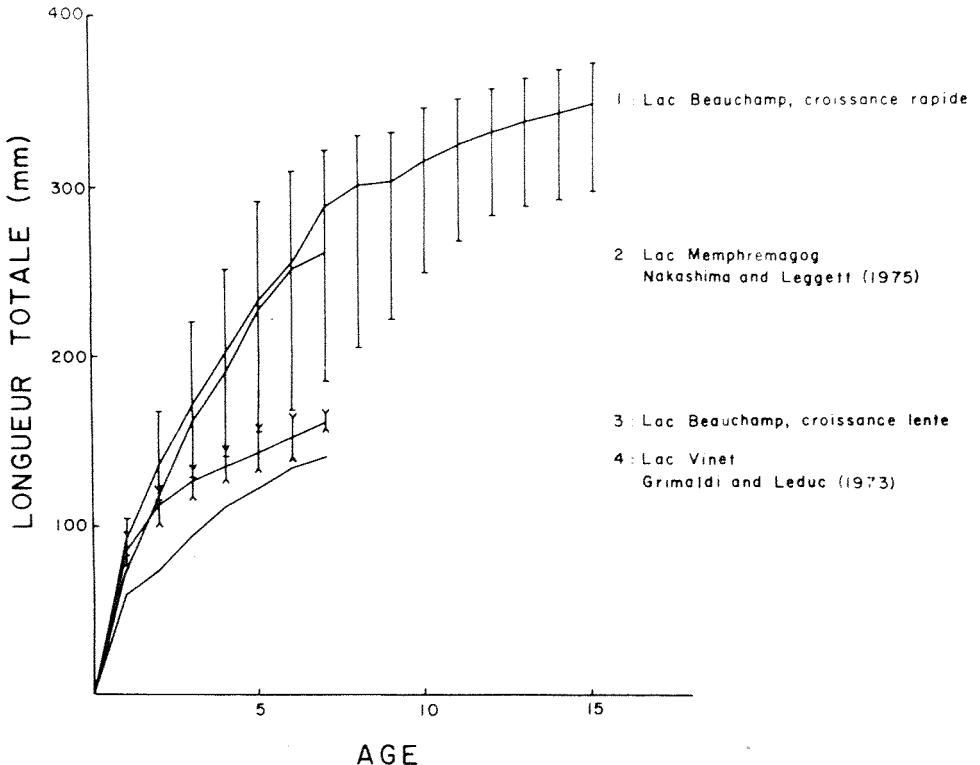


Figure 1. Croissance en longueur de 4 groupes de perchaudes du Québec. \bar{I} et \bar{Y} : valeurs individuelles extrêmes, aux différents âges, pour les perchaudes à croissance rapide et à croissance lente du lac Beauchamp.

mière année et une croissance très lente par la suite. La courbe 3 de la figure 1 illustre cette croissance; elle a été établie à partir des longueurs rétrocalculées des neuf plus vieux individus nains dans la population. La taille et l'âge des mâles et des femelles qui croissent de cette façon ne dépassent guère 180 mm et sept ans. Par contre, quelques-uns des individus récoltés, soit 1 mâle et 15 femelles, présentent des taux de croissance beaucoup plus variables et plus rapides que les précédents. Leur croissance moyenne est décrite par la courbe 1 de la figure 1. Ces perchaudes atteignent de très

grandes tailles et elles sont très longévives. Elles se distinguent des perchaudes naines à compter de deux et trois ans. Une seule des grandes femelles récoltées avait connu une croissance très lente pendant les six premières années de sa vie; par la suite, sa croissance s'était accélérée et elle mesurait 299 mm lors de la capture.

Le tableau I montre aussi que dans les cas où des différences significatives ont été observées, la taille moyenne des femelles est plus grande que celle des mâles à compter de trois (groupes d'âge trois et six) ou de quatre ans (groupe d'âge cinq).

TABLEAU I

Croissance en longueur des perchaudes du lac Beauchamp. N: nombre de spécimens. Valeurs soulignées: différences significatives ($P < 0.01$) entre la taille moyenne des mâles et des femelles.

Longueur rétrocalculée lors de la formation de l'annulus										Longueur rétrocalculée lors de la formation de l'annulus						
Groupe d'âge	N	1	2	3	4	5	6	7	8	Groupe d'âge	N	1	2	3	4	5
1	9	94								1	16	97				
2	7	86	127							2	4	90	129			
3	9	89	121	<u>135</u>						3	2	91	123	139		
4	12	84	117	131	142					4	4	85	115	129	135	
5	21	84	108	121	<u>131</u>	<u>139</u>				5	7	83	107	124	131	141
6	5	85	110	<u>122</u>	<u>134</u>	<u>144</u>	<u>150</u>									
8	1	83	103	123	132	144	161	179	195							

Longueur rétrocalculée lors de la formation de l'annulus																	
Groupe d'âge	N	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	23	95															
2	4	91	127														
3	5	87	129	<u>149</u>													
4	13	83	114	129	140												
5	23	83	109	127	<u>137</u>	<u>147</u>											
6	7	95	124	146	<u>166</u>	<u>176</u>	<u>214</u>										
7	3	85	128	157	176	192	204	215									
8	4	90	136	183	226	271	300	313	322								
11	2	93	135	165	193	222	238	252	279	303	319	326					
15	1	105	158	212	249	266	283	296	308	318	328	332	340	345	347	350	
16	2	92	122	148	174	200	219	242	262	277	297	310	316	323	328	333	336

Discussion

De telles variations de croissance à l'intérieur d'une population de perchaudes sont mentionnées pour la première fois au Québec. On voit même dans la figure 1 que l'écart observé entre la croissance des perchaudes naines (courbe 3) et celle des grandes perchaudes (courbe 1) du lac Beauchamp équivaut à celui qui sépare la croissance la plus rapide (lac Memphremagog: Nakashima and Leggett, 1975; courbe 2) et la croissance la plus lente (lac Vinet: Grimaldi and Leduc, 1973; courbe 4) observées jusqu'à maintenant au Québec. Le phénomène a cependant été observé par quelques chercheurs américains et européens, dont Eschmeyer (1937) et Alm (1946), et il semble restreint aux populations de perchaudes ou de perches naines. Selon ces chercheurs, pour croître normalement, ces poissons doivent pouvoir utiliser, à compter de 140-150 mm, de grosses proies benthiques et de petits poissons fourrage. La rareté de ces proies appropriées aux poissons de taille intermédiaire serait responsable du nanisme. Elle provoquerait d'autre part l'adoption par une petite fraction de la population d'un régime alimentaire ichtyophage et même cannibale, qui permet un taux de croissance beaucoup plus rapide. Cette interprétation d'Eschmeyer (1937) et Alm (1946) serait valable aussi dans le cas du lac Beauchamp. Fournier *et al.* (1975) ont montré en effet que le benthos de ce lac était relativement peu abondant et dominé par de petits organismes (*Hyalella azteca*, *Amnicola limosa*, larves de chironomides et de *Chaoborus*). Ils ont aussi montré que 109 perchaudes (LT: 130-200 mm) capturées dans le lac Beauchamp peu de temps avant l'empoisonnement s'étaient nourries de larves de chironomides et de *Chaoborus* (35% des proies) et de cladocères (28% des proies); un seul individu avait mangé un petit poisson. Ces proies

sont très petites et peu appropriées à la taille des perchaudes étudiées. Bien que nos données ne nous permettent pas de le démontrer, ce problème d'alimentation a probablement favorisé l'apparition de quelques individus à croissance rapide dans la population, suite à l'adoption d'un régime alimentaire ichtyophage. La prédominance des femelles chez ces individus à croissance rapide a aussi été remarquée par Eschmeyer (1937) et Alm (1946). Nous croyons qu'elle est due, en partie, au fait que ces dernières deviennent adultes un an plus tard que les mâles, soit à trois ans dans le lac Beauchamp. Elles grandissent alors un peu plus rapidement et leurs chances d'adopter le régime alimentaire ichtyophage sont augmentées. Mentionnons enfin que nos individus à croissance rapide ne sont pas les plus grandes perchaudes observées au Québec. En effet, Gravel (1972) a capturé dans l'émissaire du lac Lewis un spécimen mesurant 390 mm (LT) et le plus grand spécimen capturé par Nakashima (communication personnelle) dans le lac Memphremagog mesurait aussi 390 mm.

Références

- ALM, G., 1946. Reasons for the occurrence of stunted fish populations, with special regard to the perch. — Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm, 25: 1-146.
- ESCHMEYER, R. W., 1937. Some characteristics of a population of stunted perch. — Pap. Mich. Acad. Sci., 22: 613-628.
- ESCHMEYER, R. W., 1938. Further studies of perch populations. — Pap. Mich. Acad. Sci., 23: 611-631.
- FOURNIER, P., B. VINCENT et J. BERGERON, 1975. Étude écologique du lac Beauchamp. — Québec, Ministère du tourisme, de la chasse et de la pêche, Service de la faune, Rapp. Tech., 56 p.
- GRAVEL, Y., 1972. Inventaire ichtyologique et étude limnologique sommaire des conditions physicochimiques des petits lacs de plaine, dans le secteur sud des comtés de Berthier

- et de Maskinongé, été 1967. — Québec, Ministère du tourisme, de la chasse et de la pêche, Service de la faune, Rapp., 6: 9-15.
- GRIMALDI, J. and G. LEDUC, 1973. The growth of perch in various Québec waters. — *Naturaliste can.*, 100: 165-176.
- LE CREN, E. D., 1947. The determination of age and growth of the perch (*Perca fluviatilis*) from the opercular bone. — *J. Anim. Ecol.*, 16 (2): 188-204.
- NAKASHIMA, B. S. and W. C. LEGGETT, 1975. Yellow perch (*Perca flavescens*) biomass responses to different levels of phytoplankton and benthic biomass in lake Memphremagog, Québec-Vermont. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 32: 1785-1797.

ALIMENTATION AUTOMNALE DE LA GÉLINOTTE HUPPÉE (*BONASA UMBELLUS*) AU QUÉBEC¹

Bernard P. VÉZINA

Département de biologie, Université Laval, Québec²

Résumé

Durant les automnes de 1971 et 1972, 214 gélinottes huppées, *Bonasa umbellus*, ont été collectionnées dans cinq régions différentes du Québec. Le contenu du jabot a été séché, pesé et identifié selon les espèces végétales présentes. Pour l'ensemble du Québec, le trèfle *Trifolium sp.*, le cerisier de Pennsylvanie *Prunus pennsylvanica* et les bouleaux *Betula sp.* étaient les principales espèces utilisées. Les variations furent cependant très grandes d'une région à l'autre. En automne, le régime alimentaire était composé de 59,1 pour cent de feuilles, de 22,5 pour cent de bourgeons et ramilles, et de seulement 5,5 pour cent de graines et de fruits.

Abstract

In the fall of 1971 and 1972, 214 ruffed grouse *Bonasa umbellus* were collected in five different areas of Quebec Province. The crop content was dried, weighed, and sorted to species. For the whole province, clover *Trifolium sp.* pincherry *Prunus pennsylvanica* and birch *Betula sp.* were the principal food items. But importance varied greatly from one area to another. The diet was composed of 59,1 percent leaves, 22,5 percent buds and twigs, and 5,5 percent fruits and seeds.

Introduction

L'alimentation automnale de la gélinotte huppée *Bonasa umbellus* a déjà été étudiée sur la majorité de l'aire de distribution de cet oiseau en Amérique du Nord (Brown, 1946; Bump, 1947; Kittams, 1943; Korschgen, 1966; McGowan, 1973; Phillips, 1967; Schemnitz, 1970). Philippe (1945) a par ailleurs publié une étude de ce genre pour la période hivernale dans la région de Montréal. Le Québec étant situé presque à la limite nord-est de distribution de cette espèce, la connaissance de son alimentation dans ce milieu peut s'avérer des plus utiles pour y pratiquer un aménagement adéquat. La présente étude ré-

sume les résultats de l'analyse de 214 jabots de gélinottes huppées collectionnées à travers le Québec durant les automnes de 1971 et 1972.

Matériel et méthodes

Du 14 septembre au 30 novembre 1971 et 1972, 214 gélinottes huppées ont été collectionnées dans cinq régions différentes du Québec (fig. 1): le district du Nord-Ouest (A), la réserve de Chibougamau (B), le parc des Laurentides (C), la réserve de Matane (D), et les réserves de Labelle, Joliette, Mastigouche et Portneuf (E).

¹ Ce travail fait partie d'une thèse soumise comme exigence pour l'obtention du grade de maîtrise ès sciences à l'Université Laval.

² Adresse présente: Département de biologie, Université de Moncton, Moncton, N.B. E1A 3E9

En vue de l'analyse, le contenu des jabots frais était pesé et mis à sécher dans un sac en papier à la température de la pièce durant au moins un mois. Par la suite, il était pesé de nouveau, ce qui donnait un poids appelé dorénavant le poids sec, et la proportion du jabot occupé par chaque type d'aliment était évaluée visuellement. Les données furent ensuite compilées selon la méthode du volume agrégé (« aggregate volume ») de Martin *et al.* (1946), dans laquelle le volume de chaque aliment était remplacé par le pourcentage estimé (proportion \times poids sec).

Résultats

Pour l'ensemble du Québec, la nourriture principale de la gélinotte huppée

fut le trèfle (*Trifolium sp.*) présent dans 58,0 pour cent des jabots et fournissant 23,6 pour cent du poids sec total (tableau I). Les autres espèces importantes furent le cerisier de Pennsylvanie *Prunus pennsylvanica*, les bouleaux (*Betula sp.*) la dryoptéride spinuleuse (*Dryopteris spinulosa*) et le rumex petite-oseille (*Rumex acetosella*). En cette saison, le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), utilisé par 14,5 pour cent des oiseaux, ne formait que 2,3 pour cent du poids sec total.

L'étude de la région inventoriée et le nombre restreint d'échantillons ne permettent pas de tirer des conclusions définitives quant aux variations régionales du régime alimentaire. Cependant on peut mentionner les espèces alimen-

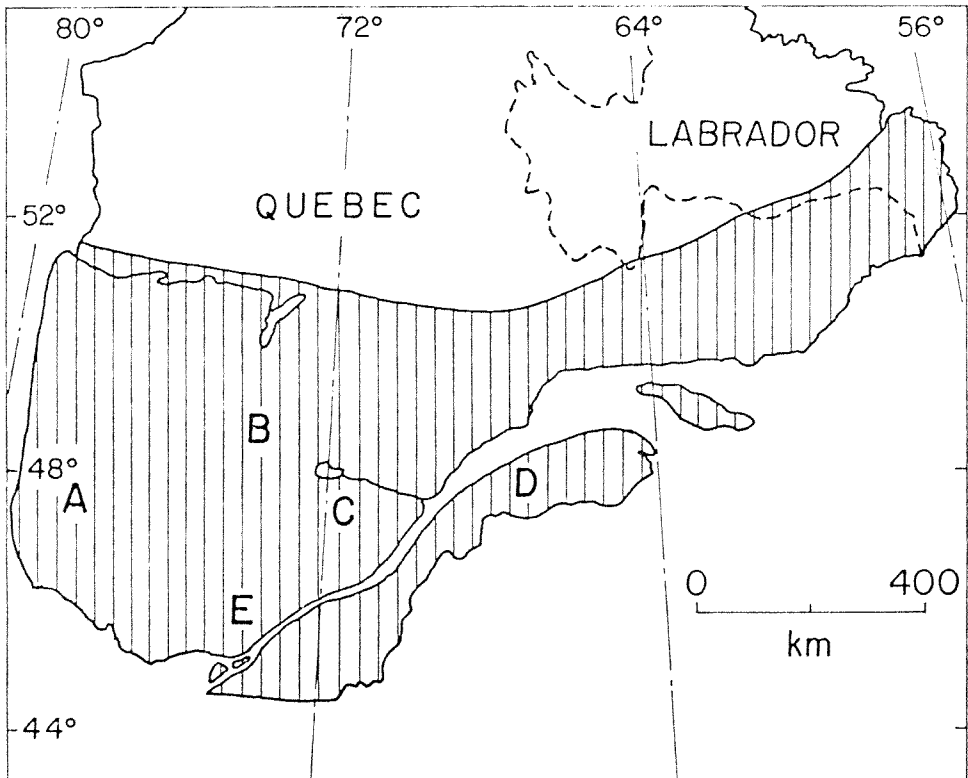


Figure 1. Régions de collection des gélinottes hypées en automne, 1971-1972. La partie hachurée représente l'aire de distribution de cette espèce au Québec selon Godfrey (1967).

Légende: A = district du Nord-Ouest; B = réserve de Chibougamau; C = parc des Laurentides; D = réserve de Matane; E = réserves de Labelle.

taires importantes dans chacune des régions. Dans le district du Nord-Ouest (région A), les bouleaux, les bleuets (*Vaccinium sp.*) et le cerisier de Pennsylvanie furent les espèces les plus utilisées; dans la réserve de Chibougamau (région B), les saules (*Salix sp.*), le cerisier de Pennsylvanie et le peuplier bauxier (*Populus balsamifera*); dans le parc des Laurentides (région C), le cerisier de Pennsylvanie, le rumex petite-oseille et le trèfle; dans la réserve de Matane (région D), le trèfle, les bouleaux et le cerisier de Pennsylvanie; finalement la dryopéride spinuleuse, les bouleaux et le trèfle dans les réserves de

Labelle, Joliette, Mastigouche et Port-neuf (région E).

En ce qui a trait aux parties de plantes utilisées comme nourriture (tableau II), les feuilles dominaient dans toutes les régions inventoriées, sauf dans le district du Nord-Ouest (région A) où les bourgeons et ramilles constituaient 68,1 pour cent du poids sec total et les feuilles, 24,9 pour cent. Dans l'ensemble, 59,1 pour cent du régime alimentaire (de 52,8 à 69,0 pour cent selon les régions) provenait du matériel foliaire. Les bourgeons et ramilles venaient au second rang avec 22,5 pour cent (de 11,7

TABLEAU I

Contenu du jabot de la gélinotte huppée dans cinq régions du Québec, 1971-1972.

Espèce ¹	Régions											
	Total		A		B		C		D		E	
	Fréq.	%Pds	Fréq.	%Pds	Fréq.	%Pds	Fréq.	%Pds	Fréq.	%Pds	Fréq.	%Pds
<i>Trifolium sp.</i>	58,0	23,6	5,3	0,6	11,8	2,6	50,0	8,8	84,8	50,0	25,7	9,0
<i>Prunus pensylvanica</i>	37,4	10,5	68,4	12,1	64,8	20,3	39,3	22,0	25,3	3,5	25,7	4,5
<i>Rumex acetosella</i>	30,4	7,0	—	—	11,8	0,4	55,4	18,1	30,3	3,1	5,7	1,9
<i>Betula sp.</i>	29,5	9,9	52,7	29,5	—	—	21,4	3,5	28,3	7,7	37,2	12,5
<i>Dryopteris spinulosa</i>	25,7	7,0	42,1	11,6	—	—	26,8	3,6	24,2	3,0	22,9	20,2
<i>Oxalis montana</i>	21,0	3,6	26,3	4,9	—	—	30,4	7,3	13,1	1,1	28,6	3,9
<i>Amelanchier sp.</i>	18,7	1,7	21,2	2,9	5,9	1,1	26,8	2,9	18,2	1,1	5,7	0,1
<i>Populus tremuloides</i>	14,5	2,3	42,1	4,2	29,4	8,3	10,7	1,7	3,0	0,1	25,7	5,6
<i>Vicia Cracca</i>	13,5	1,1	—	—	5,9	0,4	26,8	2,5	13,1	1,0	—	—
<i>Ranunculus acris</i>	13,5	1,3	—	—	—	—	17,9	2,9	15,2	1,2	11,4	0,4
<i>Acer spicatum</i>	11,7	0,9	21,2	1,0	—	—	17,9	1,0	4,0	0,1	20,0	2,7
<i>Corylus cornuta</i>	10,3	0,8	21,2	1,1	5,9	1,5	—	—	12,1	1,3	14,3	0,6
Agaricacae	8,9	0,4	10,5	0,1	35,3	2,6	—	—	4,0	0,2	20,0	1,1
<i>Vaccinium sp.</i>	9,3	3,6	57,9	20,8	29,4	8,4	5,4	0,3	—	—	5,7	2,2
<i>Salix sp.</i>	8,4	2,0	—	—	52,9	29,8	10,7	1,2	3,0	0,7	—	—
<i>Cornus canadensis</i>	7,5	1,8	10,5	0,9	—	—	16,1	4,9	5,1	0,2	2,9	2,0
<i>Populus balsamifera</i>	5,6	1,0	10,5	0,6	23,5	12,6	5,4	0,8	0,1	0,1	2,9	0,7
<i>Acer pennsylvanicum</i>	3,7	1,2	—	—	—	—	—	—	—	—	22,9	7,2
<i>Fagus grandifolia</i>	1,4	1,0	—	—	—	—	—	—	—	—	8,6	5,9
Autres espèces ²		15,9		9,0		6,9		16,2		19,4		15,5
Insectes	24,3	0,9	10,5	0,1	47,1	3,3	30,4	1,2	14,1	0,5	31,5	1,0
Gravier	25,7	1,0	26,3	0,6	11,8	1,8	35,7	1,1	19,2	1,1	25,7	0,8
Nombre de jabots	214		19		17		56		99		33	
Poids sec total (g)		625,1		82,6		29,1		167,3		244,3		101,8

¹ La nomenclature adoptée est celle de Fernald (1970).

² Incluant le matériel non-identifiable.

à 68,1 pour cent) et ensuite, les fruits et graines avec 5,5 pour cent du total (de 0,4 à 17,8 pour cent).

Discussion

La comparaison des résultats de cette étude avec ceux des régions avoisinantes montre des différences importantes dans le régime alimentaire des gélinottes huppées en automne. Comme les relevés de végétation des régions de collection ne sont pas disponibles, l'interprétation des résultats sera basée sur les indications générales contenues dans Marie-Victorin (1964), Sargent (1965), Hosie (1969) et Fernald (1970).

ESPÈCES VÉGÉTALES

Les trèfles constituent, pour les gélinottes huppées, un genre de première importance tant au Québec qu'au Maine (Brown, 1946; Schemnitz, 1970) alors que Bump *et al.*, (1947) n'en fait mention pour aucune partie de l'état de New York. Cette plante est souvent associée aux bordures de routes, habitat exploité préférentiellement par les chasseurs, ce qui peut avoir influencé l'échantillonnage. Dans l'état de New York, le trèfle était plutôt rare dans cet habitat et la gélinotte huppée devait se nourrir d'autres plantes (Bump *et al.*, 1947).

Le cerisier de Pennsylvanie, espèce de second rang au Québec, est également, avec d'autres *Prunus*, une plante très recherchée dans l'état de New York où elle apparaît dans le régime alimentaire en toutes saisons (Bump *et al.*, 1947). Par contre, au Maine, les fruits de *Prunus* constituaient moins de 1 pour cent du volume total des jabots (Brown, 1946). Le cerisier de Pennsylvanie est associé surtout aux brûlés et coupes récentes (Marie-Victorin, 1964), habitats très fréquentés par les gélinottes huppées au Québec et aux États-Unis.

La rumex petite-oseille occupe le troisième rang dans le régime alimentaire automnal, surtout à cause de son importance dans la région du parc des Laurentides. Ailleurs, sa présence dans les jabots est négligeable (Bump *et al.*, 1947; Brown, 1946) et peut n'être qu'accessoire à celle du trèfle, son concurrent partout en Amérique du Nord (Marie-Victorin, 1964)

Les bouleaux sont abondants dans toutes les régions mentionnées et leurs présences reflètent surtout l'arrivée de la saison hivernale puisque la gélinotte en consomme surtout les bourgeons (Bump *et al.*, 1947; Schemnitz, 1970).

Finalement, la dryoptéride spinuleuse très répandue au Québec et en Nouvelle-Angleterre, constitue la cinquième espèce en importance au Québec. Très fréquente mais en petite quantité, cette espèce est recherchée en toute saison, sauf lorsque recouverte par la neige (Kittams, 1943; Bump *et al.*, 1947).

Par ailleurs, certaines plantes sont absentes ou peu présentes dans les jabots provenant du Québec. Les aubépines (*Crataegus sp.*) et le hêtre (*Fagus sp.*), les deux principales espèces du régime alimentaire automnal pour l'état de New-York (Bump *et al.*, 1947) sont à leurs limites de distribution dans le sud du Québec. Seul quelques jabots provenant des réserves de Labelle, Joliette, Mastigouche et Portneuf contenaient des faines de hêtre. Les pommiers, (*Malus sp.*) surtout associés aux fermes abandonnées, étaient également importants dans les états du Maine et de New-York (Kittams, 1943; Brown, 1946; Bump *et al.*, 1947; Schemnitz, 1970). Cependant les régions inventoriées au Québec sont principalement des réserves forestières et les pommiers y sont absents.

PARTIES DE PLANTES

En théorie, ce n'est pas le type de végétation, mais la phénologie de croissance des plantes qui devrait influencer le plus les parties de plantes consommées par la gélinotte huppée. Celle-ci est par ailleurs sous le contrôle des variations climatiques saisonnières.

Au Québec (tableau II), on observe peu de différence entre les régions inventoriées, sauf pour le district du Nord-Ouest où les bourgeons et ramilles forment la majeure partie du contenu des jabots. La présence de ces parties de plantes est caractéristique du régime alimentaire hivernal (Bump *et al.*, 1947)

TABLEAU II

Proportion (% poids sec) du régime alimentaire automnal occupée par les différents types d'aliments dans cinq régions du Québec, 1971-1972.

Partie	Régions					Total
	A	B	C	D	E	
Feuilles	24,9	65,1	64,3	69,0	52,8	59,1
Bourgeons et ramilles	68,1	12,9	22,1	11,7	14,8	22,5
Fruits et graines	0,4	9,9	1,0	5,1	17,8	5,5
Chatons	1,9	1,3	—	0,9	7,2	1,9
Champignons	t ¹	2,6	—	t	1,1	0,4
Insectes et limaces	t	3,3	1,2	0,6	1,0	1,0
Gravier	0,6	1,8	1,1	1,1	0,8	1,0
Matériel non-identifiable	4,0	3,6	13,0	9,4	4,0	8,5
Total	100,1	100,5	102,8	98,0	99,5	99,9
Poids sec total (g)	82,6	29,1	167,3	244,3	101,8	625,1

¹ t = trace.

TABLEAU III

Proportion du régime alimentaire occupée par les différentes parties de plantes en automne dans cinq régions de l'aire de distribution de la gélinotte huppée.

Régions	Partie de plante			Références
	Feuilles	Bourgeons et Ramilles	Fruits et Graines	
Québec	59,1	22,5	5,5	Cette étude ¹
Maine	32,7	14,4	39,7	Kittams 1943 ²
Maine	45,5	14,7	34,3	Schemnitz 1970 ²
New-York	16,0	30,0	53,0	Bump <i>et al.</i> 1947 ²
Utah	42,0	—	58,0	Phillips 1967 ²
Alaska	4,0	14,0	78,0	McGowan 1973 ¹

¹ Pourcentage du poids sec

² Pourcentage du volume

et reflète possiblement une arrivée hâtive de l'hiver dans cette région.

Par ailleurs, on remarque une absence presque complète de fruits et graines au Québec (tableau III) comparativement aux autres régions étudiées. De mauvaises saisons de production de graines et de fruits durant les étés 1971 et 1972 serait une explication plausible à cette observation. Cette production peut être aisément affectées par les variations climatiques pour les plantes qui sont à leurs limites de distribution. Ce phénomène aurait obligé les gélinottes huppées à conserver en automne une alimentation à base de matériel foliaire.

Conclusion

Puisque aucune information n'est disponible sur les types de végétation, la phénologie de croissance des plantes et les facteurs ayant pu influencer l'échantillonnage, il devient inutile de pousser plus loin les comparaisons entre les différentes études. L'analyse du régime alimentaire de la gélinotte huppée sert principalement à un aménagement local visant à favoriser la croissance des espèces végétales utilisées pour l'alimentation. Cependant l'évaluation de la valeur nutritive des différentes parties de plantes contenues dans le régime alimentaire permettrait mieux de comprendre la capacité de cet oiseau d'occuper une aussi vaste aire de distribution sous différentes conditions de végétations et de climats.

Remerciements

Je remercie sincèrement messieurs Daryl K. Sherman et Laurence N. Ellison pour avoir accepté de diriger cette recherche. Ce travail a également été rendu possible grâce aux oiseaux

collectionnés par les biologistes et les techniciens du Service de la faune du Québec, en particulier Yvon Roussel et Réginald Ouellet. Ce projet de recherche fut également subventionné en partie par le Service de la faune du Québec.

Références

- BROWN, C. P., 1946. Food of Maine ruffed grouse by seasons and cover types. — *J. Wildl. Mgmt*, 10: 17-28.
- BUMP, G., R. W. DARROW, F. C. EDMINSTER and W. E. CRISSEY, 1947. The ruffed grouse. — N.Y. St. Conserv. Dep. Albany, 915 p.
- FERNALD, M. L., 1970. Gray's manual of botany. 8th ed. — Van Nostrand Co. New-York. 1632.
- GODFREY, W. E., 1967. Les oiseaux du Canada. — *Mus. nat. Can., Bull. N° 203*, Ottawa, 506 p.
- HOSIE, R. C., 1969. Native trees of Canada. 7th ed. — Canadian Forestry Service. — Dep. Fish. For., Ottawa, 380 p.
- KITTAMS, W. H., 1943. October food of ruffed grouse in Maine. — *J. Wildl. Mgmt*, 7: 231-233.
- KORSCHGEN, L. J., 1966. Foods and nutrition of ruffed grouse in Missouri. — *J. Wildl. Mgmt*, 30: 86-100.
- MARIE-VICTORIN, Fr., 1969. Flore laurentienne. 2^e éd. — Presses de l'Université de Montréal. Montréal, 925 p.
- MARTIN, A. C., R. H. GENSCH and C. P. BROWN, 1946. Alternative methods in upland gamebird food analysis. — *J. Wildl. Mgmt*, 10: 8-12.
- MCGOWAN, J. D., 1973. Fall and winter foods of ruffed grouse in interior Alaska. — *Auk*, 90: 636-640.
- PHILIPPE, L., 1945. L'alimentation hivernale de la gélinotte à fraise, *Bonasa umbellus togata* L., dans la région de Montréal. — *Naturaliste can.*, 62: 235-240.
- SARGENT, C. S., 1965. Manual of the trees of North America. Vol. I and II. — Dover Publication. New York, 934 p.
- SCHEMNITZ, S. D., 1970. Fall and winter feeding activities and behavior of ruffed grouse in Maine. — *Trans. N.E. Wildl. Conf.*, 27: 127-140.

STADES IMMATURES DE STAPHYLINS, I. LA LARVE ET LA NYMPHE DE *STAPHYLINUS CINNAMOPTERUS* GRAVENHORST (COLEOPTERA: STAPHYLINIDAE)

Laurent LESAGE

Department of Biology, University of Waterloo,
Waterloo, Ontario

Résumé

On décrit la larve et la nymphe de *Staphylinus cinnamopterus* Gravenhorst. Les deux stades immatures se rencontrent dans les amas de feuilles mortes et sous l'écorce des arbres morts. La larve, ayant atteint son plein développement, se construit une chambre nymphale ovoïde à l'aide de ses mandibules et de ses pattes antérieures. En laboratoire, la nymphose a duré 7-9 jours.

Abstract

The larva and pupa of *Staphylinus cinnamopterus* Gravenhorst are described. The immature stages are found in dead leaf masses and under bark of dead trees. The full-grown larva makes a pupal chamber with its mandibles and front legs. In laboratory, the pupal stage last 7-9 days.

Introduction

Des 33 espèces de *Staphylinus* récemment catalogués (Moore and Legner, 1975), 7 seulement sont connues à l'état larvaire (Moore and Legner, 1974) et les nymphes n'ont été décrites que chez 4 espèces (Voris, 1939).

Paulian (1941) a déjà donné une description des caractères larvaires du genre *Staphylinus*. Toutefois, il faut reconnaître avec cet auteur que ce genre regroupe encore une multitude de types qui n'ont rien en commun.

Le présent article donne la description de la larve et de la nymphe de *Staphylinus cinnamopterus* Gravenhorst ainsi que quelques notes écologiques sur ces stades immatures.

LARVE

Longueur, 17-24 mm, de l'extrémité distale de la tête à l'extrémité des uro-

gomphes; largeur, 1,8-2,8 mm. Corps allongé, convexe, régulièrement rétréci vers l'arrière, généralement blanc jaunâtre sur les membranes et brun sur les sclérites.

Tête (fig. 1) large à côtés parallèles et à bords postérieurs arrondis; chétotaxie caractérisée principalement par les

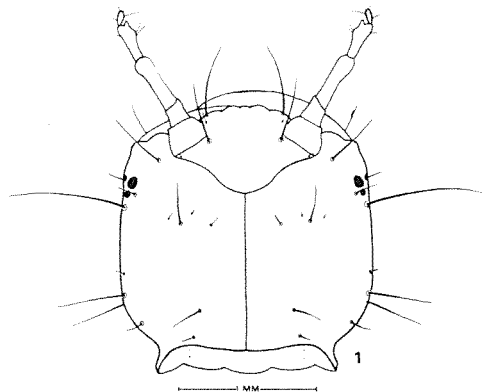


Figure 1. *Staphylinus cinnamopterus* Gravenhorst. Tête, vue dorsale.

deux grandes soies ocellaires postérieures. Suture clypéo-labrale à dents courtes et aplaties; dents paramédianes un peu plus longues que la dent médiane et que les dents latérales munies d'une longue soie. Second segment de l'antenne 2,5 fois plus long que le premier; troisième segment, 0,75 fois la longueur du deuxième; dernier segment antennaire égal au premier. Palpes maxillaires (fig. 2) formés de trois articles subégaux. Palpes labiaux (fig. 3) de deux articles; le premier article est un peu moins de deux fois plus grand que le

second; palpigère petit, un peu plus large que long.

Métathorax (fig. 4) orné généralement de 11 paires de grandes soies et de 8-10 autres paires de soies très courtes. Pattes (fig. 6) robustes armées de 8 épines sur la marge ventrale postérieure des fémurs; tibias portant 5 paires d'épines sur leur face dorsale.

Troisième segment abdominal (fig. 5) portant 16-20 paires de soies sur la face dorsale; la paire située à l'angle latéro-postérieur est particulièrement bien développée.

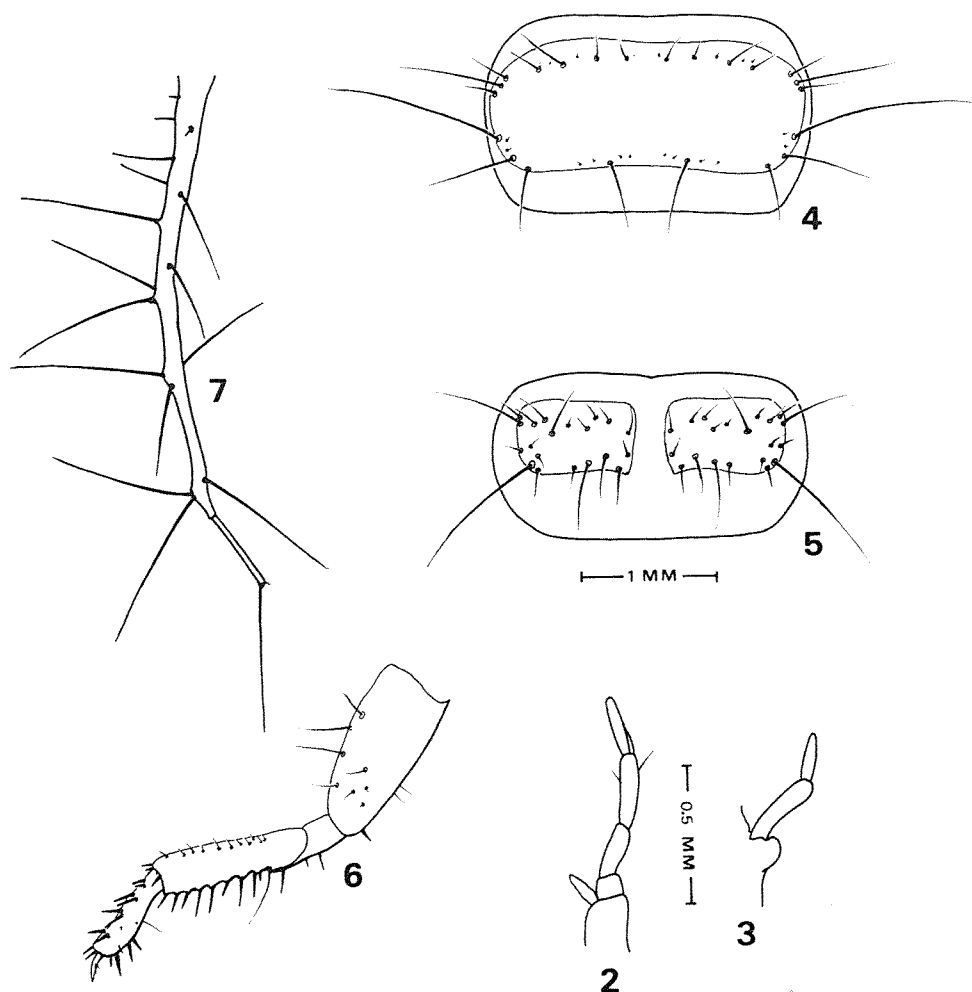


Figure 2-7. *S. cinnaopterus*. Fig. 2, palpe maxillaire. Fig. 3, palpe labiale. Fig. 4, métathorax, vue dorsale. Fig. 5, troisième segment abdominal, vue dorsale. Fig. 6, patte métathoracique, vue postérieure. Fig. 7, urogomphus, vue dorsale.

Urogomphes (fig. 7) très grands, 3-4 mm, constitués de deux articles munis de 16-18 soies pour la plupart très longues; premier article 5 fois plus long que le deuxième.

Matériel:

Drummondville, QUÉBEC, 3-VIII-1976 (1 larve), 30-VIII-1976 (1 larve); larves capturées dans un amas de feuilles mortes. Waterloo, ONTARIO, 15-VIII-1976 (5 larves) sous l'écorce de billes d'Orme; cette collection comprenait également 4 exuvies larvaires.

NYMPHE

Longueur, 8,4-10,7 mm. Nympe obtectée (fig. 8) d'un beau jaune uniforme; la face tergale de l'abdomen est plane. Thorax portant 7-11 paires de soies près de l'extrémité antérieure; le nombre des soies est souvent asymétrique et les combinaisons suivantes ont été observées: 7-8, 8-9, 8-10, 9-9, 9-11, 10-9, 10-10.

Stigmates abdominaux visibles sur les segments I-VIII mais beaucoup plus développés sur le premier; ils sont brun foncé sur les segments abdominaux I-IV alors qu'ils se confondent avec la couleur de l'abdomen sur les suivants. Aucune soie tergale sur les segments abdominaux; seuls les segments VII et VIII portent une grosse soie pleurale arquée vers l'arrière. Pas de cerques.

NOTES ÉCOLOGIQUES

Les larves et adultes de *S. cinnamopterus* vivent surtout dans les amas de feuilles mortes et sous les écorces des arbres morts.

Le début de la nymphose se situe vraisemblablement vers la mi-août puisque des larves et des nymphes ont été capturées ensemble. En laboratoire, des larves de dernier âge (capturées en nature) se sont développées en nymphes après 10-24 jours (tableau I) tandis que la nymphose a duré 7-9 jours. Deux spécimens élevés à partir de la larve de dernier âge ont éclos respectivement 10 et 18 jours plus tard. Il est probable qu'en milieu naturel, les métamorphoses soient beaucoup plus lentes.

En autant que les observations effectuées en laboratoire correspondent au comportement naturel, la larve construit une chambre nymphale en détachant, avec ses mandibules, de petits morceaux de débris qu'elle presse ensuite à l'aide de ses pattes antérieures. Ce tasage des matériaux finit par dégager un espace ovoïde apparemment non recouvert de soie. Juste avant la nymphose, la larve s'immobilise et adopte une position en forme de virgule.

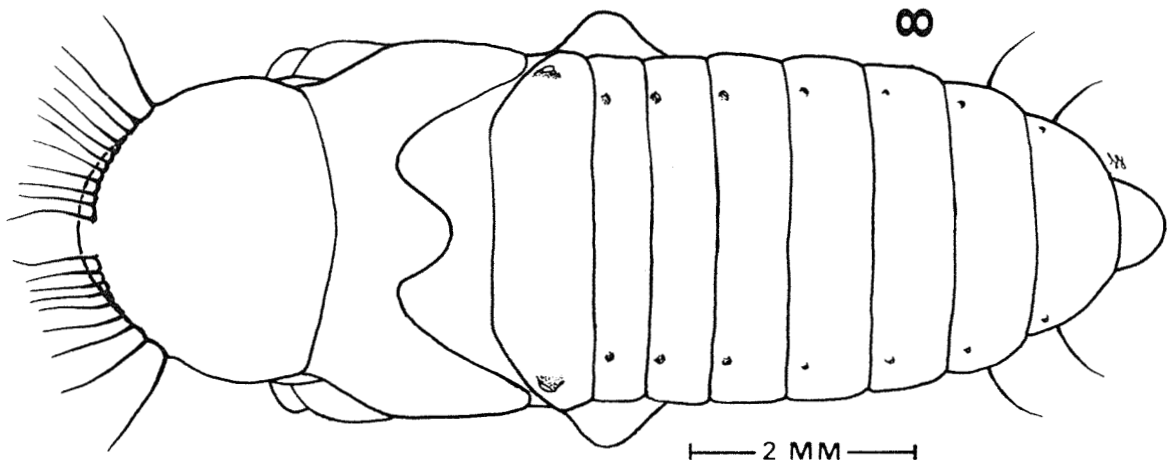


Figure 8. *S. cinnamopterus*. Nympe, vue dorsale.

TABLEAU I

Élevage de 6 larves de *Staphylinus cinnamopterus* Gravenhorst.

Spécimen No.	Date de capture	État à la capture	Nymphe	Adulte
1	15-VIII-76	larve	8-IX-76*	—
2	15-VIII-76	larve	date ? (ex)	25-VIII-76
3	15-VIII-76	larve	26-VIII-76*	—
4	15-VIII-76	larve	25-VIII-76	3-IX-76
5	15-VIII-76	larve	26-VIII-76*	—
6	15-VIII-76	nymphe	—	22-VIII-76

Les cas où l'exuvie (ex) larvaire ou nymphale a pu être conservée sont indiqués. L'astérisque signifie que la nymphe a été conservée en alcool.

La nymphe repose à l'intérieur de la chambre nymphale sur le ventre, sur le dos ou sur le côté selon les conditions ambiantes et est incapable de tout mouvement. Peu avant l'éclosion de l'imago, les segments abdominaux deviennent foncés et l'adulte quitte l'exuvie nymphale en l'ouvrant à la hauteur du thorax.

Remerciements

Je remercie le Dr. J. M. Campbell qui a bien voulu confirmer l'identification de l'adulte de *S. cinnamopterus*.

Références

- MOORE I. and E. F. LEGNER, 1974. A catalogue of the taxonomy, biology and ecology of the developmental stages of the Staphilinidae (Coleoptera) of America North of Mexico. — J. Kans. ent. Soc., 47: 469-478.
- MOORE I. and E. F. LEGNER, 1975. A catalogue of the Staphylinidae of America North of Mexico (Coleoptera). — Div. Agric. Sci. Univ. Cal., *Spe. publ.* N° 3015, 514 pp.
- PAULIAN, R., 1941. Les premiers états des *Staphylinidae*. Étude de morphologie comparée. — *Mém. Mus. Hist. nat. Paris (N.S.)*, 15: 1-361.
- VORIS, R., 1939. The immature stages of the genera *Ontholestes*, *Creophilus* and *Staphylinus*, Staphylinidae (Coleoptera). — *Ann. ent. Soc. Am.*, 32: 288-303.

AN ISOLATED COLONY OF *OREOPTERIS LIMBOSPERMA* (ALL.) HOLUB IN GROS MORNE NATIONAL PARK, NEWFOUNDLAND, CANADA

André BOUCHARD, Denis BARABÉ and Stuart HAY

Département de Sciences biologiques, Université de Montréal,
Jardin botanique 4101, rue Sherbrooke est, Montréal

Résumé

L'unique colonie de l'espèce circumpolaire *Oreopteris limbosperma* (All.) Holub, mentionnée jusqu'à maintenant pour l'Est de l'Amérique du Nord, est située sur le plateau précambrien Long Range dans le Parc national Gros Morne à une altitude d'environ 500 m. Elle est dispersée sur une surface d'environ 2,2 ha, occupée par une forêt ouverte d'*Abies balsamea* où il y a peu d'espèces de succession. Ces fougères sont regroupées sur les bords abrupts des ruisseaux; de plus, il semble que l'habitat ouvert et stable soit une autre des principales variables de l'environnement responsable du maintien de la colonie. Et, étant donné l'absence de compétiteur et la présence de plusieurs jeunes frondes, à la fin de l'été 1976, tout nous porte à croire qu'elle est en expansion.

Abstract

The unique eastern North America colony of the circumpolar species *Oreopteris limbosperma* (All.) Holub is situated on the precambrian Long Range Plateau in Gros Morne National Park, at an altitude of about 500 m. These ferns occupy a total area of 2,2 ha colonized by an open forest of *Abies balsamea* where few successional species are found. Although they are restricted to the creek's edges, the open and stable habitat appears to be another important environmental factor for the presence of this rare species. The absence of competitors and the presence of young fronds at the end of the 1976 summer could indicate that the colony is expanding.

Introduction

The fern, *Oreopteris limbosperma* (All.) Holub was collected for the first time in eastern North America, on the west coast of Newfoundland, in July 1973. The general distribution was discussed in an earlier paper (Bouchard and Hay, 1976) and is presented on Figure 1. Although this circumpolar species is widely distributed in the northern hemisphere, it has been notable in its absence from eastern North America. Therefore this isolated colony is an interesting population for taxonomical, biogeographical and ecological studies. In this paper, we are following the classification of Holttum (1971)

because this author has provided a very good description of the 23 genera of the Family *Thelypteridaceae* and has also considered the latest taxonomical changes for *Thelypteris limbosperma* (All.) Fuchs, made by Holub (1969).

The Heather Pond population

Oreopteris limbosperma (or Mountain Fern) was found in Newfoundland at Heather Pond (Fig. 2a) at an altitude of about 500 m., on the Precambrian Long Range plateau. This geological formation consists principally of metamorphic and igneous granite or granite gneiss (Cumming, 1973). An analysis of the flo-

ra of this sector is provided in "The vascular flora of St. Barbe South District, Newfoundland" (Bouchard *et al.*, in press).

The Newfoundland habitat of *Oreopteris limbosperma* is a very open *Abies balsamea* forest on a wet slope, dissected by several small streams (Fig. 2b). Although the habitat, in other regions, is described differently by several authors, similarities can be found within these descriptions: 1) talus slopes, cliff-crevices, stream-banks, and thickets, well up in the mountains (Hitchcock *et al.*, 1969); 2) this plant is not rare in the alpine zone close to melting snow (Hultén, 1960); 3) open, rocky slopes, reaching subalpine region; not common (Hultén, 1968); 4) woods, especially by streams, and in relatively open situations as on screes (Tutin *et al.*, 1964).

Therefore the general habitat could be summarized as "open situations on alpine slopes that are adjacent to small streams".

The environmental factors responsible for the presence of a rare species are difficult to identify because of the impossibility of sampling several populations and hence of understanding from their variability the ecological relationships. Nevertheless, because of the importance of this isolated colony within Gros Morne National Park, an effort was made to understand the major ecological relationships of this population with careful field observations.

The Heather Pond colony is restricted to a general area of about 2,2 ha, stretching along the lake shore for about 165 m and inland for about 160 m

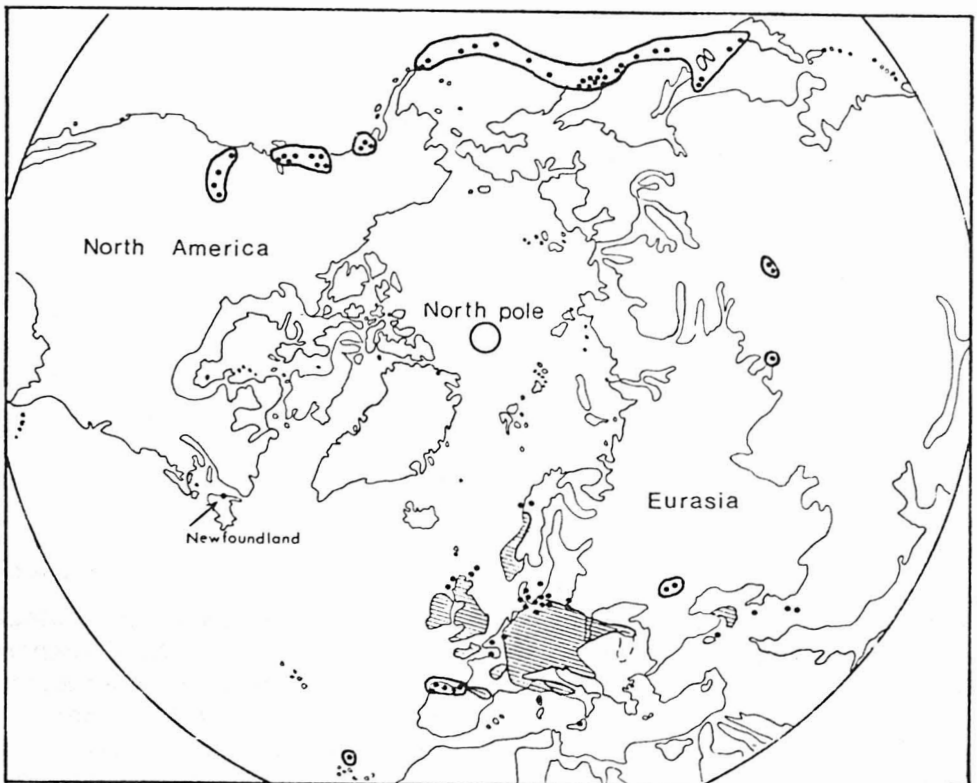


Figure 1. Circumpolar distribution of *Oreopteris limbosperma* based on a map prepared by Hultén (1962), including the Newfoundland addition.

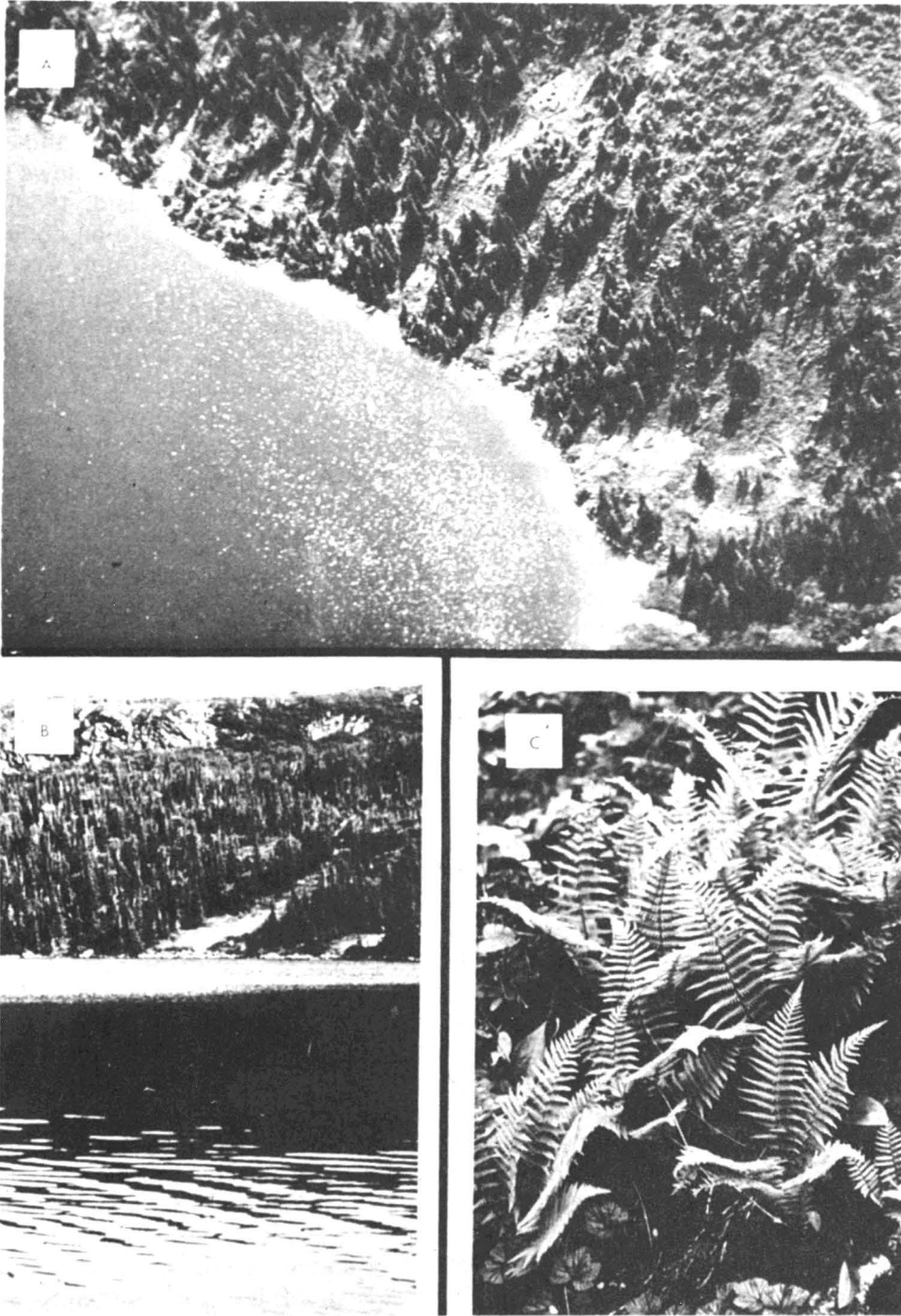


Figure 2. The Heather Pond colony of *Oreopteris limbosperma* a) Aerial view of the open forest of *Abies balsamea* and of the shore of Heather Pond. b) View of the open forest of *Abies balsamea* and of the shore of Heather Pond. c) Dense group of *Oreopteris limbosperma* along a small creek.

(Fig. 2a and 2b) with a poorly drained, Rego Gleysol, of a 20° slope, developed on a colluvial landform (soil information from Airphoto Analysis Associates, 1975). Although the general area encompasses about 2,2 hectares, the actual surface occupied by *Oreopteris limbosperma* is limited. The plants are almost restricted to the eroded edges of four creeks of a width usually less than 50 cm and situated at right angles to the lake (exact location on an aerial photograph at a scale of 1/14,900, Bouchard, 1976). Two other small colonies were observed. One of these is situated on the lake shore but rooted in the peatmoss mat and the other is in a similar situation on the side of a very small pool (locally called "flashet"). The easterly and the westerly creeks harbour only a few individuals while the two central ones are densely populated by the Mountain Fern. The central eastern creek is characterized by a nearly continuous narrow fringe of *Oreopteris limbosperma*. The first 70 m from the lake of the central western creek are colonized by 11 small groups of the Mountain Fern. Although individuals are difficult to count because of the rhizomatous propagation, the groups vary from 2 to 17 individuals with an average of 8 individuals per group (August, 1976). The distance between the groups varies from 1,5 m to 10 m (average of 5,5 m). A dense and continuous strip of *Oreopteris limbosperma* follows these 11 separated groups along a distance of 23 m of this central western creek as its edges become steeper and more eroded. However a similar steepness is not found along the previous central eastern creek which is also densely populated by the same species. Finally a few small groups are found uphill along the creek, on a stretch of about 65 m, between this continuous 23 meters long group and the upper open community.

These creeks are situated in an open forest of *Abies balsamea* with a crown cover of about 20%, ranging from 6,5 to 9 m in height (Fig. 2a). *Abies balsamea* is clearly the dominant; the other associated trees are *Betula papyrifera*, *Picea glauca*, *P. mariana* and *Pyrus decora* (the nomenclature follows Gray's Manual of Botany [Fernald, 1950]). The other vascular plants are all concentrated to a lower stratum rarely exceeding 50 cm in height. The frequent species are *Rhododendron canadense*, *Rubus chamaemorus* and *Scirpus cespitosus*. The plant cover of this latter stratum is about 50% and comprises also the following species: *Amelanchier bartramiana*, *Alnus crispa*, *Aster radula*, *Athyrium filix-femina*, *Calamagrostis canadensis*, *Carex canescens*, *C. muricata*, *C. oligosperma*, *C. paupercula*, *C. stylosa*, *C. trisperma*, *Clintonia borealis*, *Coptis groenlandica*, *Cornus canadensis*, *Dryopteris spinulosa*, *Equisetum sylvaticum*, *Hebenaria dilatata*, *Juncus filiformis*, *Kalmia polifolia*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum canadense*, *Myrica gale*, *Oreopteris limbosperma*, *Osmunda cinnamomea*, *O. claytoniana*, *Sanguisorba canadensis*, *Smilacina trifolia*, *Solidago macrophylla*, *Streptopus amplexifolius*, *S. roseus*, *Trientalis borealis*, *Vaccinium ovalifolium* and *Viola pallens*. If we exclude the small ponds (flashets), the ground is covered with a *Sphagnum* mat. Other species of mosses, such as *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., occupy restricted areas. Although natural disturbance, caused by wind throw or ice and snow accumulation, must occur regularly on the Long Range plateau, the absence of successional species would indicate that this stand has reached a stable composition and structure. Because of the short growing season and the low nutrient conditions, the successional changes, if any, are expected to be extremely slow. The present structure and composition should be main-

tained within the present climatic period. Since the "open situation" could be one of the environmental variables responsible for the presence of *Oreopteris limbosperma*, any threat of the closing of the forest canopy would have been serious for its survival.

Even if we agree with the relative stability of the *Oreopteris limbosperma* habitat, the question of its population status can still be raised. Is the population stable, increasing or decreasing? The question is a difficult one and leaves the plant ecologist with a speculative answer in the absence of good data spread over a relatively long period of time. He is also limited in his field work by the precautions he must take to preserve these very rare plants. However, since the groups of ferns are restricted to the creek edge where other vascular plants do not seem to be serious competitors and because of the presence of numerous young fronds, it would seem appropriate to consider this colony as an increasing one. Perhaps Mountain Ferns will eventually colonize the easterly and the westerly creeks where they are now barely present.

Although the complex microenvironmental conditions found along these small creeks appear to be of overwhelming importance for the establishment and the maintenance of this disjunct species, it is impossible, within this study, to specify which of the microecological factors (small scale erosion, nutrient flow, etc.) are determinant. Since this fern species has not yet been found elsewhere in eastern North America where similar habitats are quite common and therefore has not been found in comparable habitats throughout our botanical studies in western Newfoundland, long range dispersal and chance introduction are probably two useful concepts to explain its presence on the shore of Heather Pond.

Conclusion

This rare fern probably owes its origin to long distance dispersal and chance introduction from either a Eurasian, a western North American, or a now extinct eastern North American population. Because of the relative stability of the *Oreopteris limbosperma* habitat at Heather Pond and since this exceptional colony occurs well inland in a wilderness area within Gros Morne National Park, its preservation should be easily assured by forbidding access to Heather Pond, especially all along the western side.

Further studies are now necessary to understand biogeographical and evolutionary relationships between this colony and the other colonies around the world. In order to discover if differences exist between the Newfoundland population and those from other localities, studies at four levels, morphological features, spore structures, chromosome numbers and biochemical characteristics (enzymes, etc.) would be very useful.

Acknowledgements

Dr. J. P. Simon of the Département de sciences biologiques de l'Université de Montréal kindly revised the text of this paper. Mlle F. Guimond of le Centre de recherches écologiques de Montréal drafted the map of Figure 1 and M. R. Meloche of the Montréal Botanical Garden prepared Figure 2. Mme E. Lemaire skilfully typed the manuscript. Financial assistance came from a research contract with the Department of Indian Affairs and Northern Development, Government of Canada and from a research grant from the National Research Council of Canada.

References

- Airphoto Analysis Associates, 1975. Biophysical resource inventory. Gros Morne National Park. — Newfoundland. Parks Canada, Atlantic Region. Vol. 1, 83 p.; vol. 2, 126 p.; vol. 3, 114 p.
- BOUCHARD, A., 1976. An isolated colony of *Oreopteris limbosperma* (All.) Holub in Gros

- Morne National Park, Newfoundland, Canada. — Contract 75-169 with Indian and Northern Affairs, Government of Canada, Ottawa, Ontario, Canada, 10 p.
- BOUCHARD, A. and S. HAY, 1976. *Thelypteris limbosperma* in eastern North America. — *Rhodora*, 78 (815): 552-553.
- BOUCHARD, A., S. HAY and E. ROULEAU (in press). The flora of St. Barbe South District, Newfoundland. — *Rhodora*.
- CUMMING, L. M., 1973. Geology of Gros Morne National Park. — Western Newfoundland. Parks Canada. Vol. 1, 88 p.; vol. 2, 223 p.
- FERNALD, M. L., 1950. Gray's Manual of Botany. — American Book Co., New York, 8th ed., 1632 p.
- HITCHCOCK, C. L., A. CRONQUIST, M. OWNBEY and J. W. THOMPSON, 1969. Vascular Plants of the Pacific Northwest: Part I. — Univ. Wash. Press, 914 p.
- HOLTUM, R. E., 1971. Studies in the family *Thelypteridaceae*. III — A new system of genera in the Old World. — *Blumea*, 19: 17-52.
- HOLUB, J., 1969. *Oreopteris*, a new genus of the family *Thelypteridaceae*. — *Folia geobot. phytotax. bohemoslovaca*, 4: 33-53.
- HULTÉN, E., 1960. Flora of the Aleutian Islands. — J. Cramer., 376 p.
- HULTÉN, E., 1962. The circumpolar plants. — I Kongl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. Iv, 8(5): 1-275.
- HULTÉN, E., 1968. Flora of Alaska and Neighboring Territories. — Stanford University Press, California, 1008 p.
- TUTIN, T. G., J. H. HEYWOOD, N. A. BURGESS, D. H. VALENTINE, S. M. WALTERS, and D. A. WEBB, 1964. *Flora Europaea I*. — Cambridge University Press, 464 p.

STUDIES ON *GRACILARIA*. EXPERIMENTAL OBSERVATIONS ON GROWTH AND REPRODUCTION IN POMQUET HARBOUR, NOVA SCOTIA^{1,2}

C. J. BIRD, T. EDELSTEIN and J. MCLACHLAN

Atlantic Regional Laboratory, National Research Council of Canada, Halifax, Nova Scotia.

Résumé

En incubant expérimentalement l'algue *Gracilaria* à 0,4 m de profondeur, entre juin et octobre, on a constaté un gain rapide de poids au début, puis des gains (ou des pertes) de plus en plus faibles. La plus forte augmentation s'est produite en juillet et août; elle a dépassé 100% pendant les deux premières semaines. Ces algues ont présenté au cours de l'expérience une prolifération plus grande et une fertilité plus hâtive que les algues observées en milieu naturel. On obtint des résultats analogues avec des frondes individuelles retenues à une profondeur de 0,5-1,0 m. À cette profondeur, les spores croissaient bien et sont devenues fertiles au cours de l'été, mais leur croissance diminuait entre 1,0 et 3,0 m, pour devenir nulle à 3,0 m. En-dessous de 2,0 m, il n'y eut aucune reproduction. Les frondes cystocarpiques du début de l'été furent éphémères, mais celles produites après août ont persisté jusqu'à octobre. Les individus qui ont passé l'hiver étaient en bon état au printemps; ils ont crû ou se sont régénérés avec l'arrivée de l'été. Le poids sec, les teneurs en protéines et en carbohydrates furent proportionnellement faibles durant la croissance active. Au cours de l'expérience, la salinité était comprise entre 23 et 28‰, sauf en avril et mai (minimum de 10-18‰). Les concentrations de nitrates et de phosphates ont présenté des maximums à la fin du printemps et du mois d'août.

Abstract

Gracilaria sp. incubated during June-October at 0,4 m depth in open mesh baskets in an estuarine embayment underwent an initial rapid gain in weight, followed by diminishing gains or losses. The largest increases occurred in July and August, when gains usually exceeded 100% during the first two weeks. Experimental material was generally more prolific than contemporary field plants, and became fertile earlier. Similar results were noted in individual fronds tethered at 0,5-1,0 m depth. Sporelings grew well at 0,5-1,0 m depth, and usually became fertile during the summer, but growth declined below 1,0 m to virtually nil at 3,0 m, and outplants below 2,0 m did not attain reproductive maturity in that season. Cystocarpic fronds were ephemeral during early summer, but cystocarps produced after August persisted through October. All outplants left to overwinter, including cystocarpic fronds, were in good condition in spring, and grew or regenerated readily with the onset of summer. Percentage dry weight, protein and carbohydrate were minimal during the period of active growth. Salinity during the experimental period was 23-28‰ with minimum values of 10-18‰ noted in April and May, while levels of nitrate and phosphorus peaked in late spring and late August.

Introduction

In previous reports on the agarophyte *Gracilaria* sp. we discussed distribution,

habitat and periodicity in Atlantic Canada (Bird *et al.*, 1977), experimental cultivation in Malpeque Bay, Prince Edward Island (Edelstein *et al.*, 1974), and

¹ Part of this material was presented at the Third Agarophyte Workshop, January 3, 1975, Halifax, N.S., and is abstracted in the Summary Report of that meeting.

² Issued as NRCC 16054.

growth under greenhouse (Edelstein *et al.*, 1976) and laboratory (Bird, 1975) conditions.

Relatively large populations of *Gracilaria* sp. occur in Pomquet Harbour, Nova Scotia (Edelstein *et al.*, 1967; Bird *et al.*, 1976). In 1974 and 1975 we extended our previous experimental approach in Malpeque Bay to Pomquet Harbour to gain further insight into the biology of this population, and the present report summarizes these observations.

POMQUET HARBOUR

Pomquet Harbour is one of several shallow embayments of the southern Gulf of St. Lawrence (Bird *et al.*, 1976). The present study was conducted in the innermost of three basins and its entrance channel (Fig. 1). This basin is about 1 km² area with a maximum depth of 4,3 m. Tides are semi-diurnal, but amplitude is strongly influenced by meteorological conditions, and varies irregularly from 0,1-0,4 m. Input of fresh water other than precipitation is meagre, supplied by two small, sporadic streams

and by run-off from the land. Both warming and cooling are rapid (Bird *et al.*, 1976), and ice to 0,5 m thick covers the basin except for the entrance channel from late December until April or May.

Methods

Preliminary studies on growth of *Gracilaria* sp. were conducted from September 1970 to July 1971, in 0.125-m³ cages with sides of 0,5-cm nylon mesh and top of clear plexiglas. Apical fragments and intact thalli from the local population, including cystocarpic fronds, were used as inocula, and were incubated at 1,2 m depth at site 3 (fig. 1). Growth was monitored by monthly weighing during the ice-free period.

Investigations were continued in 1974 and 1975, from May to mid-October each year. Inocula consisting of 100 g of cleaned fronds, obtained from the local population or from greenhouse stock cultures (Edelstein *et al.*, 1976), were contained in open floating baskets constructed of polyvinyl chloride pipe and 1,0-cm "Vexar" XL-36 mesh (Dupont of Canada; cf. Edelstein *et al.*, 1974), at 0,4 m depth at sites 1, 5, 6, 7, and 8 (Fig. 1). Growth was assessed fortnightly by weighing after cleaning and blotting with paper towels. If gains were registered, weight of plants was readjusted to 100 g by removal of older, basal portions of fronds. In several trials in 1974, supplementary nutrients were administered fortnightly by suspending a 50-g cube of plaster-of-Paris containing 20-27 g NH₄NO₃ (Neish and Fox, 1971) above the plants.

Twenty numbered fronds of *Gracilaria* sp. were tethered with nylon cord at 0,5-1,0 m depth at sites 2 and 4 (Fig. 1) from June to August 1974. From August to mid-October, a second set of five fronds was set out at site 2. Growth was monitored fortnightly by weighing.

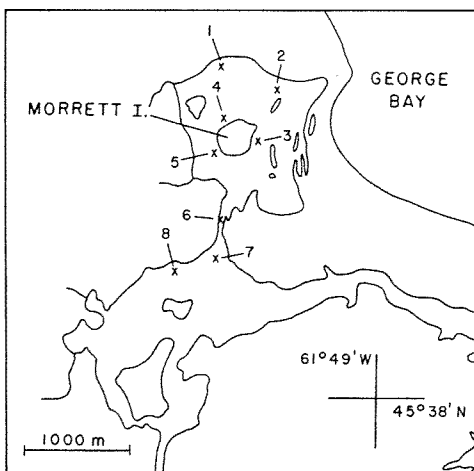


Figure 1. Inner portion of Pomquet Harbour, Antigonish County, Nova Scotia, showing the study sites. Adapted from Canada Dept. of Mines and Technical Surveys, National Topographic series map 11F/12W, Edition 1 MCE, Series A 791.

Sporelings originated from tetrasporic and cystocarpic plants in laboratory culture (Bird, 1975) were established on drilled shells of oyster [*Crassostrea virginica* (Gmel.)], scallop [*Placopecten magellanicus* (Gmel.)] and quahog [*Mercenaria mercenaria* (L.)]. Sporelings about 1,0 cm long were outplanted from early June to mid-July 1974 at sites 1, 5, 6 and 7, suspended at 0,5-m intervals from 1,0-3,0 m depth on buoyed, vertical cables. Other shells were tied to strips of "Vexar" mesh and pinned to the bottom at sites 3 and 4. Plants were brushed clean and maximum lengths recorded fortnightly. Presence of reproductive structures was noted, with fronds being sampled as necessary for laboratory examination. In October 1974, cables with suspended shells were shortened to a minimum depth of 1,5 m and left to overwinter, as were shells pinned to the bottom. To eliminate possible variation owing to differences in source and generation of inocula, sporelings derived from a single tetrasporic clone were established on earthenware and shell substrata; these were outplanted monthly from June to September 1975, at 0,75 m depth at sites 2 and 8. Growth and reproduction were monitored fortnightly.

Water temperature was taken several times daily at 0,5 m depth at sites 1 and 6. Salinity was determined with a hydrometer, and penetration of light estimated by use of a 30-cm-diameter Secchi disc. Approximately fortnightly samples of water from 0,5 m depth at site 6 were analyzed for reactive phosphorus and nitrate (Strickland and Parsons, 1968).

Samples of surplus *Gracilaria* sp. from floating baskets, and monthly collections from site 2 were cleaned and blotted with paper towels. Three to six-g triplicate samples were weighed and dried at 105°C to constant weight. Por-

tions of the dried material were ashed at 550°C for 18 h. Triplicate samples of approximately 100 mg were used for determination of Kjeldahl nitrogen by the method of Yuen and Pollard (1965), with ammonia content assessed spectrophotometrically (Moore and Stein 1954). Residual dry weight other than ash and protein (Kjeldahl-N \times 6,25) was considered carbohydrate.

Results

Preliminary studies (1970-71) of growth of *Gracilaria* sp. were generally uninformative, probably owing to fouling of cages and heavy shading of plants. All inocula remained in good condition below ice from December to March. Trends indicated little growth occurred until May, with the largest increases in weight occurring during the warmest months, and in detached fronds rather than intact clumps.

In floating baskets, *Gracilaria* sp. generally underwent an initial rapid gain in weight followed by diminishing gains or losses (Fig. 2). The largest increases occurred during July and August, usually exceeding 100% during the first two weeks of incubation. Considerable increments of growth were sustained during the second or third fortnightly interval before declining, these observations being applicable to both years. Losses were occasioned by breakage of fronds following local decay, and escape of small fragments through the basket mesh. Site 7 supported generally greater gains and lesser losses than other sites in 1974 (Fig. 2), but such differences were not apparent in 1975. Plants incubated in baskets were usually more proliferous than contemporary specimens from the field, and formed abundant tetrasporangia several weeks before peak tetrasporogenesis in nature (Bird *et al.*, 1977). Occasionally, atheridial and cystocarpic fronds issued

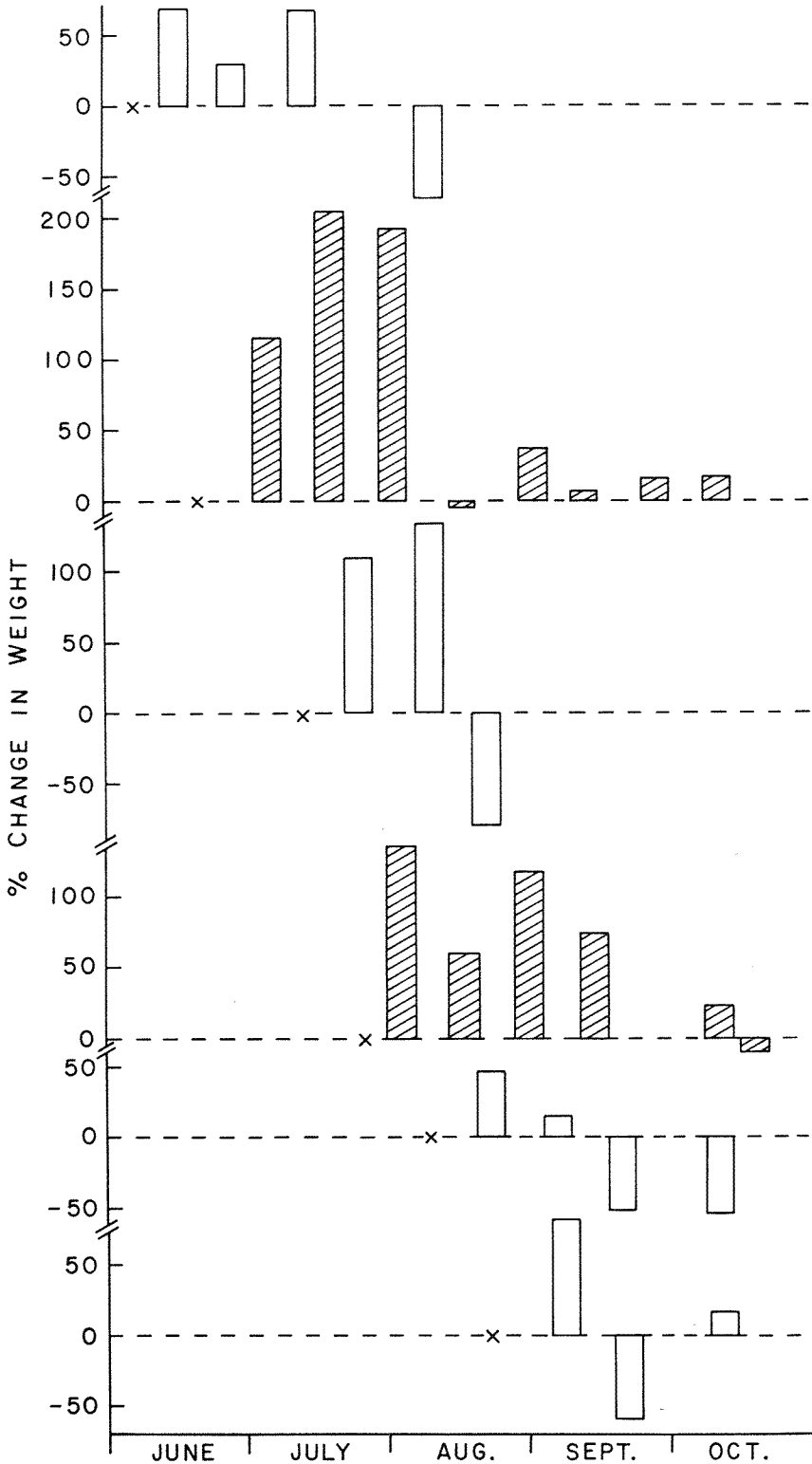


Figure 2. Growth of *Gracilaria* sp. in floating baskets, 0,4 m depth, Pomquet Harbour, 1974. Stock: local population. Unshaded bars — site 1; shaded bars — site 7; x — start of experiment.

from experimental plants as a result of *in situ* germination of tetraspores.

Addition of nutrients gave variable results. In a basket with inoculum that had been rendered nutrient-deficient by maintenance in a closed-tank system (Edelstein *et al.*, 1976), little growth occurred until nutrients were administered, in the fifth week of incubation (July 4, 1974); an increase in weight of 225% ensued in the following two weeks. Supplementary nutrients, however, did not augment growth of non-deficient plants set out in late August. In all cases, addition of nutrients resulted in increased brittleness, darkening of plants, especially at apices, and accelerated reproductive maturation.

Similar trends of growth occurred in uncropped single fronds. Individual responses, however, varied widely due to breakage and losses (SD, % change in weight = $\pm 20,8 - \pm 64,2$), and so these results are considered collectively (Fig. 3). In the first set, large initial increases in weight were followed by diminishing gains until late July, after which severe losses occurred. Growth was slightly superior at site 2, where there was a

considerable natural population of *Gracilaria* sp. as opposed to the sparse population at site 4. In the second set, outplanted in August, comparatively little growth occurred prior to losses in late September.

Outplanted sporelings grew well at 0,5 and 1,0 m depth (Fig. 4), becoming large and bushy with much proliferation of fronds from holdfasts. Growth declined below 1,0 m depth and was usually virtually nil at 3,0 m (Fig. 4). Colour of plants was darker with increasing depth, ranging from reddish brown or straw-colour at 1,0 m to reddish black at 3,0 m. Sporelings outplanted in June became fertile after 10-16 weeks of incubation, at lengths of (8-) 10- 16 cm, and underwent extensive breakage and loss by late August, although this is not evident in measurements of maximum length (Fig. 4). Apart from a single instance of several cystocarps at 2,5 m depth at site 1, sporelings outplanted below 2,0 m did not become fertile during the growing season. Colour, growth rate and reproductive maturation also varied somewhat according to source of inoculum and site of the experiment.

Outplanting of a single gametophytic stock of sporelings in 1975 confirmed that July and August are the most favourable months for initiation of growth (Fig. 5). Because of severe losses in early outplants, results were variable; however, the majority of plants formed antheridia or cystocarps after 4-8 weeks of incubation, at lengths of 3-10 cm. Earlier outplants sustained moderate losses after maturation of cystocarps, while fronds which formed cystocarps during or after September persisted until termination of observations in October.

Plants on shells left to overwinter were essentially unchanged the following spring, except for minor erosion of

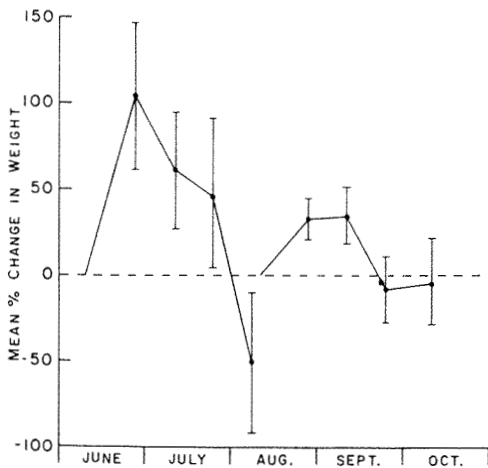


Figure 3. Growth of tethered individual fronds of *Gracilaria* sp., site 2, 1974. Vertical bars represent standard deviation.

fronds and holdfasts at 0,5 m depth. While mature fronds often grew 0,5-2,5 cm in length in June, juveniles and eroded stubs remained small throughout June, growing rapidly (12 cm) in July and becoming fertile by mid-August.

Percentage dry weight of *Gracilaria* sp. declined with the onset of summer, and was minimal during July and August, when growth was maximal (Fig. 6). Ash as a percentage of fresh weight showed little seasonal variation (Fig. 6), but on a dry-weight basis, it rose from 35-40% in June to a maximum of 55% in August, declining again in October. Protein and carbohydrate followed variations in dry weight, being minimal during the period of active growth (Fig. 6). Values for dry weight, protein and carbohydrate were

slightly higher in older tissue than in apical portions of the fronds.

Water temperature during 1974 and 1975 reflected general trends reported previously, with fluctuations up to 5°C in 24 h noted. Salinity (Fig. 7a) was stable at 25-28‰ except during April and early May when spring rain and meltwater reduced it to 10-18‰. Extinction of the Secchi disc ranged from 1,5 to 3,0 m depending on immediate past meteorological conditions. Levels of nitrate and phosphorus showed peaks in late spring and late August (Fig. 7b), being comparable with surface values of the southern Gulf of St. Lawrence (Coote and Hiltz, 1975) although somewhat lower than those recorded in Malpeque Bay by Uyeno (1966).

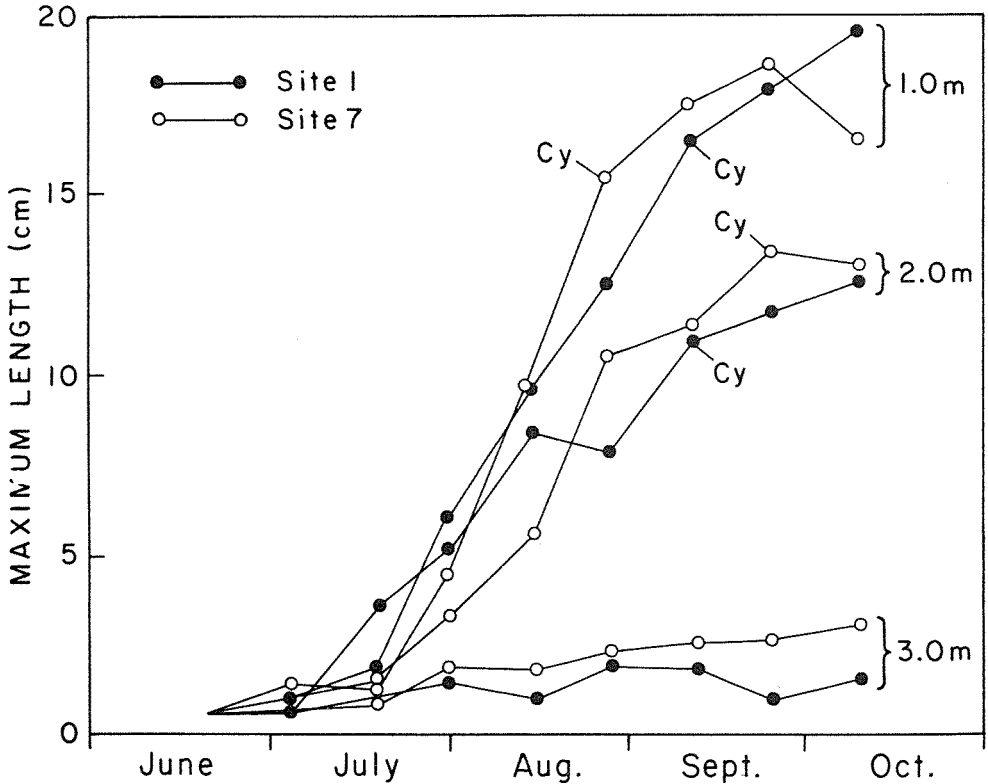


Figure 4. Growth of *Gracilaria* sp. sporelings on shells suspended at various depths, 1974. Stock: gametophytes from Barrachois Harbour, Colchester County, N.S., outplanted June 20. Cy — first observation of cystocarps in the outplant.

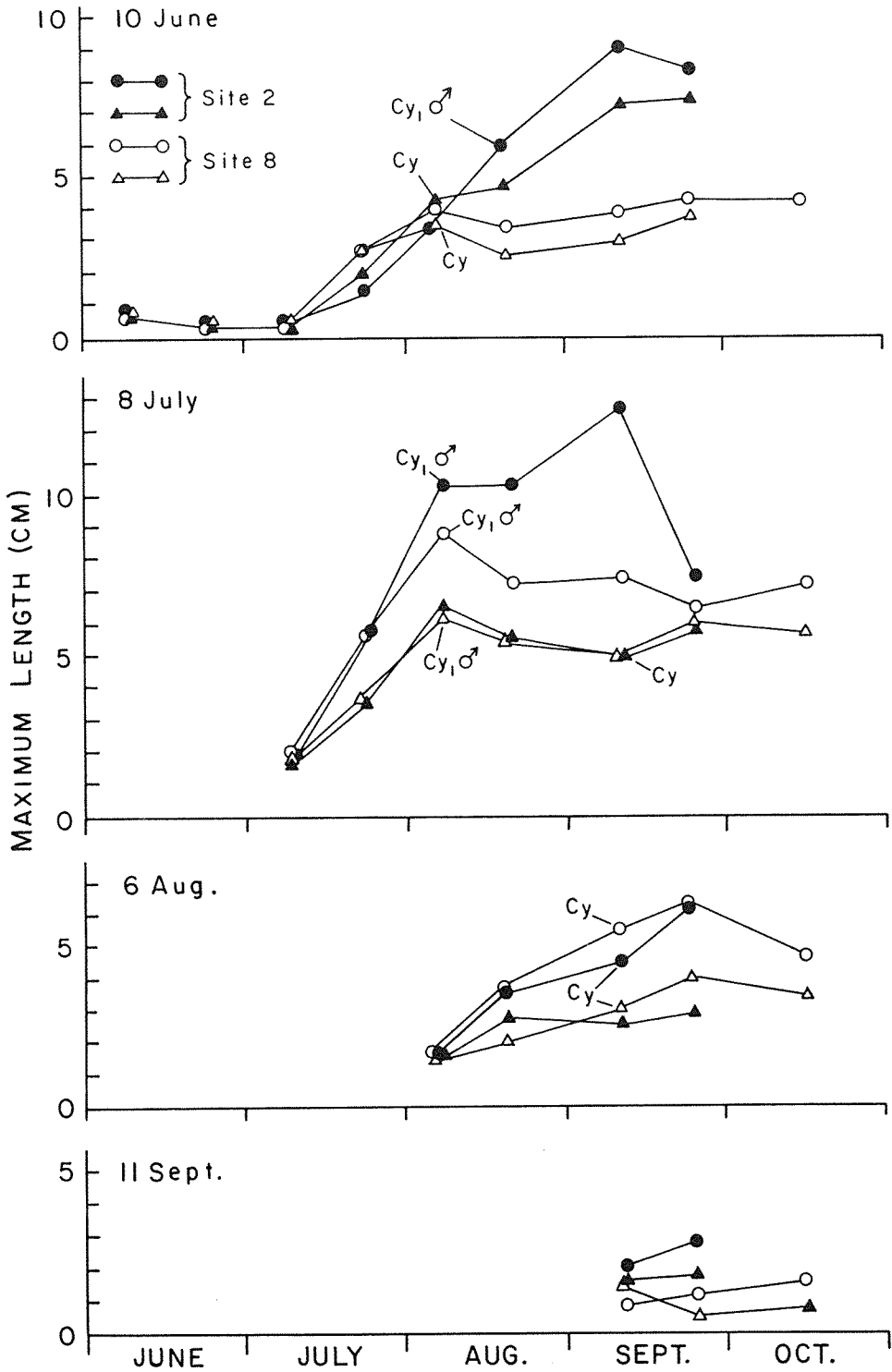


Figure 5. Growth of *Gracilaria* sp. sporelings on earthenware discs and shells, outplanted monthly at 0.75 m depth. Stock: Pomquet gametophytes, from a single tetrasporic clone. Cy_1 — first observation of cystocarps and antheridia, respectively. Variation between replicate outplants at a site is evident. Premature termination of observations in site 2 was due to loss of the apparatus.

Discussion

The present studies confirm previous laboratory observations (Bird, 1975; Edelstein *et al.*, 1976) on effects of temperature on growth of *Gracilaria* sp.

Maximum growth in nature occurred at water temperatures of 18-24°C (July-August; Bird *et al.*, 1976), with slower growth at 15°C, which Bird (1975) established as the lower limit for appreciable growth of mature plants in cul-

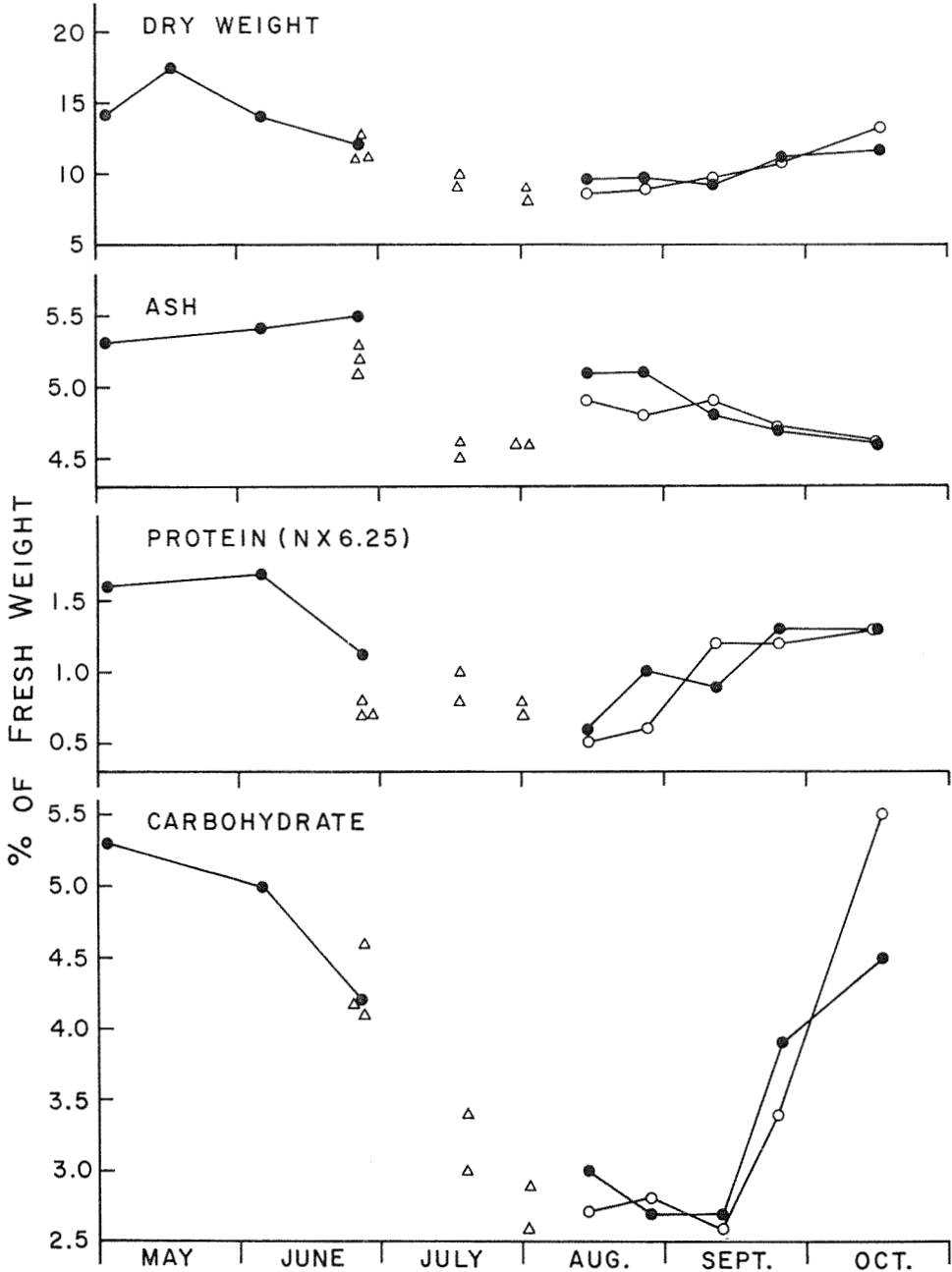


Figure 6. Analyses of *Gracilaria* sp., Pomquet Harbour, 1974. — "Wild" material from the natural population, site 2. — Pomquet plants incubated at 0,4 m depth in a floating basket, site 7. △ — miscellaneous experimental Pomquet plants from floating baskets.

ture. This latter minimum is also comparable with that reported by Stokke (1957) and Simonetti *et al.* (1970) for *G. verrucosa* (Huds.) Papenf. (= *G. confervoides* (L.) Grev.).

Effects of light on growth and reproductive maturation of *Gracilaria* sp. are less clear. In late spring, at suboptimal temperatures for growth, mature fronds incubated in floating baskets were more proliferous than contemporary field material, and became fertile several weeks earlier. This may be due to the clumped habit and consequent self-shading of plants in nature, plus their location at greater depth (Bird *et al.*, 1977) than the experimental plants. Also, in nearly all outplanted sporelings, growth below 1,0 m was poor regardless of temperature, while plants below 2,0 m remained infertile, possibly because of

insufficient illumination. Thus, optimum conditions of light for growth and reproduction maturation in Pomquet Harbour were adjudged to occur between 0,5 and 1,0 m depth. However excessive illumination has been reported as detrimental to growth of *Gracilaria*, especially young stages (Jones, 1959b; Bird, 1975), and the effects are accentuated at lower temperatures (Bird, 1975). Heavy losses of outplanted sporelings in early 1975 were possibly the result of unusually prolonged high levels of illumination coupled with suboptimal temperatures for growth. Conversely, these conditions of light may have stimulated reproductive maturation in younger plants than in 1974.

Perennation of *Gracilaria* sp. can occur via both mature fronds and basal holdfasts, with regeneration from the

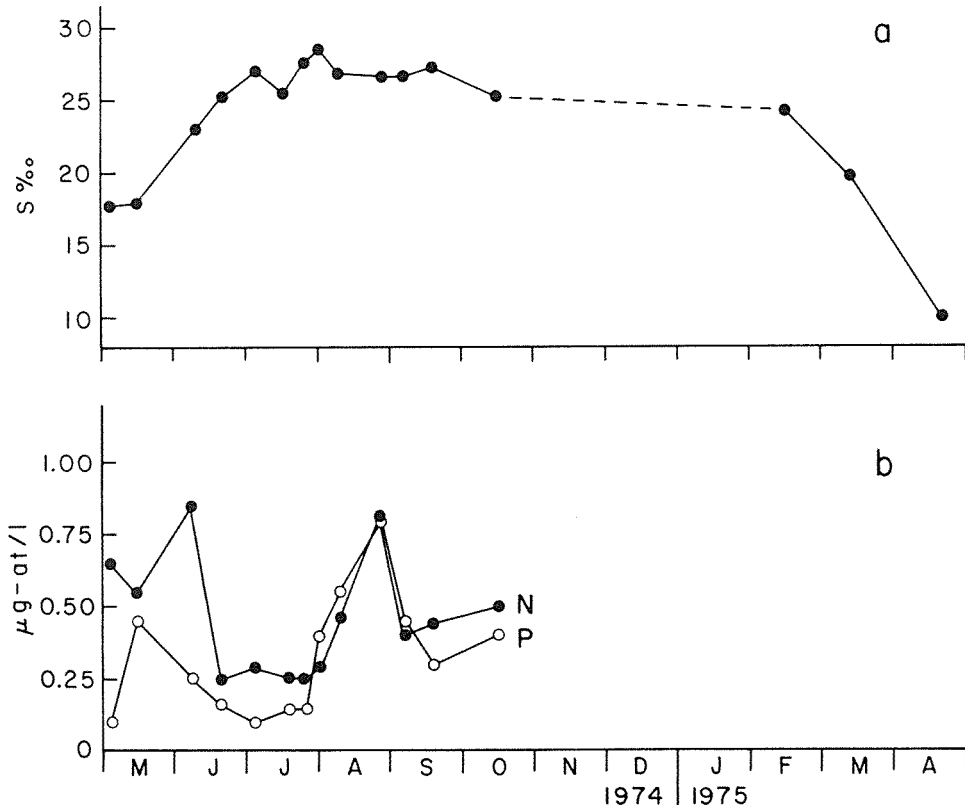


Figure 7. (a) Salinity and (b) nitrate (N) and phosphorus (P) content of Pomquet Harbour, May 1974 — April 1975. All data refer to samples from 0,5 m depth, site 6.

latter occurring readily by early summer. Further, new fronds from old holdfasts again became fertile. Even though plants in Pomquet Harbour become reproductively mature, the most important mode of propagation is evidently through vegetative growth (Bird *et al.*, 1977).

Fronds themselves appear to be relatively ephemeral, as evidenced by localized necrosis and breakage that often occurred in experimental plants after several weeks of incubation. In some cases, deterioration followed fruiting, suggesting pathogenic invasion of depleted sporangia (Jones, 1959a). However, fronds which formed cystocarps in late summer, under declining temperature, did not decay and at times were seen to persist through winter. Moreover, some plants deteriorated prior to reproductive maturation, and aging (Doty, 1971) may then have been a factor. This necrosis seems to be related only to growing plants, and it is impossible even to speculate at this time on the physiological basis of the phenomenon, although Doty (1971) suggested the C/N ratio may be important. Or, a local environmental stimulus may precipitate decay, as suggested by temporal differences in reproduction and longevity of identical inocula at different sites. Reduced salinity, which we speculated was a cause of necrosis of experimental plants in Malpeque Bay (Edelstein *et al.*, 1974), does not appear to be a factor in this case, as salinity remained relatively constant during the experimental period.

Nutrient levels in Pomquet Harbour are generally sufficient for growth of *Gracilaria* sp. Supplementary nutrients improved growth only in plants that had been starved, and only during the period of maximum growth (July), when natural levels of nutrients were depressed. However, nutrient level may influence sporulation, a possibility which will require

investigation in culture. Similarity of levels of nutrients in Pomquet Harbour with those in the Gulf of St. Lawrence (Coote and Hiltz, 1975) suggests that concentrations are regulated outside the harbour. Also, there is no evidence of high input of nitrate or phosphorus into Pomquet Harbour from the surrounding terrain.

As has been reported in other marine algae (e.g., Boney, 1966; Baardseth, 1968), percentages of protein and carbohydrate decreased during the period of active growth. However, Young (1974) found little seasonal variation in content of agar in *Gracilaria* sp. from Pomquet Harbour, although this cannot be compared with our carbohydrate fraction which included water-soluble components, fats and lipids. In general, our proximate analyses over six months indicated seasonal fluctuation of the various components.

Acknowledgments

Expert technical assistance was provided by M. Greenwell. Assistance in the field was rendered at various times by N. L. Bird, C. R. McClung and R. L. Phillips, and we are grateful to Ms. Bird for providing laboratory cultures.

References

- BAARDSETH, E., 1968. Synopsis of biological data on *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis. — FAO Fish. Synops. 38, FAO, United Nations, Rome. (mimeogr.).
- BIRD, C. J., T. EDELSTEIN and J. MCLACHLAN, 1976. Investigations of the marine algae of Nova Scotia. XII. The flora of Pomquet Harbour. — Can. J. Bot. 54: 2726-2737.
- BIRD, C. J., T. EDELSTEIN and J. MCLACHLAN, 1977. Studies on *Gracilaria*. Occurrence in Atlantic Canada, with particular reference to Pomquet Harbour, Nova Scotia. — Naturaliste can., 104 (3):
- BIRD, N. L., 1975. Culture and field studies on the growth and reproduction of *Gracilaria* species in the Maritime Provinces of Canada. — M.Sc. Thesis, Acadia Univ., Wolfville, N.S., 114 p.

- BONEY, A. D., 1966. A biology of marine algae. — Hutchinson Educational Ltd., London, U.K., 216 p.
- COOTE, A. R. and R. S. HILTZ, 1975. Distribution of silicate, nitrate and phosphate in the Gulf of St. Lawrence. — Bedford Inst. Oceanogr. Rep. Ser. BI-R-75-14, Dartmouth, N.S., 65 p.
- DOTY, M. S., 1971. Physical factors in the production of tropical benthic marine algae. In: J. D. Costlow (ed.), Fertility of the sea. Vol. 1. — Gordon and Breach Science Publishers, New York, N.Y. pp. 99-121.
- EDELSTEIN, T., C. BIRD and J. MCLACHLAN, 1974. Preliminary field and laboratory studies on the agarophyte *Gracilaria* sp. — Proc. 8th int. Seaweed Symp., Bangor, Aug. 17-24, 1974, Sci. Prog. and Abstr. Pap.: A-62.
- EDELSTEIN, T., C. BIRD and J. MCLACHLAN, 1976. Studies on *Gracilaria*. 2. Growth under greenhouse conditions. — Can. J. Bot., 54: 2275-2290.
- EDELSTEIN, T., J. MCLACHLAN and J. S. CRAIGIE, 1967. Investigations of the marine algae of Nova Scotia. II. Species of Rhodophyceae new or rare to Nova Scotia. — Can. J. Bot., 45: 193-202.
- JONES, W. E., 1959a. The growth and fruiting of *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss. — J. mar. biol. Ass. U.K., 38: 47-56.
- JONES, W. E., 1959b. Experiments on some effects of certain environmental factors on *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss. — J. mar. biol. Ass. U.K., 38: 153-167.
- MOORE, S. and W. H. STEIN, 1954. A modified ninhydrin reagent for the photometric determination of amino acids and related compounds. — J. biol. Chem., 211: 907-913.
- NEISH, A. C. and C. H. FOX, 1971. Greenhouse experiments on the vegetative propagation of *Chondrus crispus* (Irish moss). — ARL Tech. Rep. Ser. 12, NRCC 12034, 35 p.
- SIMONETTI, G., G. GIACCONE and S. PIGNATTI, 1970. The seaweed *Gracilaria confervoides*, an important object for autecologic and cultivation research in the northern Adriatic Sea. — Helgoländer wiss. Meeresunters., 20: 89-96.
- STOKKE, K., 1957. The red alga *Gracilaria verrucosa* in Norway. — Nytt. Mag. Bot., 5: 101-111.
- STRICKLAND, J. D. H. and T. R. PARSONS, 1968. A practical handbook of seawater analysis. — Bull. Fish. Res. Bd Can., N° 167, 311 p.
- UYENO, F., 1966. Nutrient and energy cycles in an estuarine oyster area. — J. Fish. Res. Bd Can., 23: 1635-1652.
- YOUNG, K. S., 1974. An investigation of agar from *Gracilaria* sp. — Fish. Res. Bd Can. Tech. Rep. 454, 11 p.
- YUEN, S. H. and A. G. POLLARD, 1954. Determination of nitrogen in agricultural materials by the Nessler reagent. — J. Sci. Fd Agric., 5: 364-369.

STUDIES ON *GRACILARIA*. OCCURRENCE IN ATLANTIC CANADA, WITH PARTICULAR REFERENCE TO POMQUET HARBOUR, NOVA SCOTIA^{1,2}

C. J. BIRD, T. EDELSTEIN and J. MCLACHLAN

Atlantic Regional Laboratory, National Research Council of
Canada, Halifax, Nova Scotia.

Résumé

Gracilaria sp. se retrouve presque exclusivement dans le sud du golfe du Saint-Laurent, les grandes concentrations se situant au sud-est du Nouveau-Brunswick, aux Iles-de-la-Madeleine et en divers points au nord de la Nouvelle-Écosse et de l'Île-du-Prince-Édouard. La présence de ce taxon est limitée aux sites protégés, à faibles courants et substrats sableux-vaseux, dont la température estivale excède 20°C et la salinité, 20‰. Il s'agit essentiellement de populations libres, les algues fixées étant restreintes aux fonds fermes et nus. À Pomquet Harbour, on a pu suivre les déplacements saisonniers d'une population libre dans une période où la densité moyenne passait de 0,5 à 1,8 kg m⁻². La tétrasporogénèse atteignait son maximum principalement en juillet ou août, et l'on retrouve tout l'été une petite proportion de gamétophytes fertiles. L'importance relativement grande des tétrasporophytes s'explique par une grande longévité, et l'on suggère que la reproduction est surtout la résultante de la croissance végétative.

Abstract

Gracilaria sp. in Atlantic Canada occurs almost exclusively in the southern Gulf of St. Lawrence, with major populations in southeastern New Brunswick, the Magdalen Islands, and various points on the northern shores of Nova Scotia and Prince Edward Island. Occurrence is restricted to sheltered embayments having summer temperatures > 20°C, salinity > 20‰, moderate circulation and firm sand-mud substratum. Populations are mostly free-living, with plants attached by hold-fasts being restricted to areas of firm, unsilted bottom; predominance of unattached plants is attributed to the nature of typical substratum in the habitat. In Pomquet Harbour, seasonal movement of an unattached population was mapped from May to October, while average density increased from 0,5 to 1,8 kg m⁻² during that period. Tetrasporogenesis in most populations was maximal in July or August, and a small percentage of fertile, usually attached gametophytes occurred throughout summer. It is suggested that prevalence of tetrasporophytes is due chiefly to superior longevity, and that reproduction of such populations is largely by vegetative growth.

Introduction

In Atlantic Canada, the rhodophycean alga *Gracilaria* sp. (Bird *et al.*, 1976) has been reported from several estuaries and shallow embayments in the southern Gulf of St. Lawrence (MacFarlane

and Milligan, 1966; Edelstein *et al.*, 1967; MacFarlane *et al.*, 1974) and from Bras d'Or Lake, Nova Scotia (McLachlan and Edelstein, 1970-71). Occurrence of this alga in this region is largely limited to these habitats, where it is a prominent constituent of algal floras. *Gracila-*

¹ Part of this material was presented at the Third Agarophyte Workshop, January 3, 1975, Halifax, N.S., and is abstracted in the Summary Report of that meeting.

² Issued as NRCC 16053.

ria sp. has not been recorded from the northern half of the Gulf of St. Lawrence, including the Bay of Chaleur, and a single report from Newfoundland (South, 1970) is questionable.

Species of the genus *Gracilaria* Gréville have long been known as a source of the phycocolloid agar (Levring *et al.*, 1969). Accordingly, there has been some interest in the biology of this genus (Causey *et al.*, 1946; Stokke, 1957; Jones, 1959a, b; Kim, 1970; Simonetti *et al.*, 1970; Ogata *et al.*, 1972; Edelstein *et al.*, 1974; Edelstein *et al.*, 1976). Thus, as part of a concerted study on agarophytes in the Maritime Provinces, a qualitative survey of local distribution of *Gracilaria* sp. was carried out. A relatively large, accessible population in Pomquet Harbour was selected for in-

tensive study and quantitative assessment. We now report on the general occurrence and habitat of *Gracilaria* sp. in eastern Canada, and aspects of its biology in Pomquet Harbour.

Methods

GENERAL SURVEY

The major portion of the general survey was conducted in May-June 1971 along the northern shore of mainland Nova Scotia from Havre Boucher to Tatamagouche, and round the shores of Prince Edward Island. Additionally, Bras d'Or Lake was surveyed in July-August 1970 (McLachlan and Edelstein, 1970-71), and the northern shore of Prince Edward Island from Kildare River to New London Bay was re-examined in May-

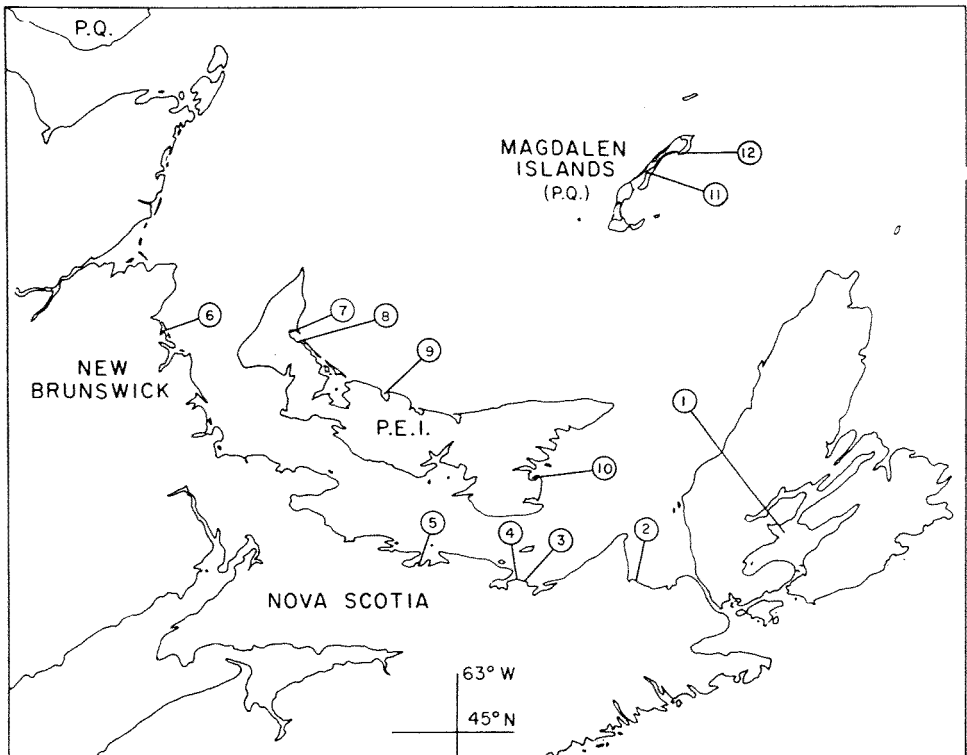


Figure 1. Area covered in the general survey of distribution of *Gracilaria* sp. in the southern Gulf of St. Lawrence and vicinity. Numbered sites are locations of common to abundant *Gracilaria*: 1) Bras d'Or Lake, 2) Pomquet Harbour, 3) Chance Harbour, 4) Boat Harbour, 5) Barrachois Harbour, 6) Kouchibouguacis Lagoon, 7) Hill River, 8) Foxley Bay, 9) New London Bay, 10) St. Mary Bay, 11) Pont du Detroit (Havre de la Grande Entrée), 12) Bassin aux Huîtres.

September 1973. Brief inspection was made of the Magdalen Islands, Québec in September 1971, and of Kouchibouguac National Park, New Brunswick in August 1975. From 1962-1975, various incidental observations were made at points within this range, and some sites with large populations of *Gracilaria* sp. were visited frequently.

At each site, temperature and salinity were determined. Presence of *Gracilaria* sp. was ascertained by examination of driftweed when present, and by inspection of the immediate sublittoral zone, including snorkeling to depths not visible from the surface. In later surveys, extensive areas were covered by SCUBA divers towed by a small powerboat. Visual density or abundance of *Gracilaria* sp. was estimated and general condition of plants noted. Specimens taken for laboratory examination were deposited in the marine algal herbarium of the Atlantic Regional Laboratory.

QUANTITATIVE SURVEY OF *GRACILARIA* SP. POMQUET HARBOUR

The quantitative survey was conducted in the innermost of three basins, wherein the largest concentration of *Gracilaria* sp. occurred (Fig. 2). A description of this basin including several physical and chemical parameters is given in the companion paper (Bird *et al.*, 1977), while a general description of Pomquet Harbour is available in Bird *et al.*, (1976).

Semi-permanent markers, as reference points for mapping beds of *Gracilaria* sp. were established around the basin at or slightly above mean high water. From May to October 1974, at intervals of approximately six weeks, the entire basin was surveyed by snorkel and SCUBA diving to locate major beds of *Gracilaria* sp. Beds to be sampled were mapped with a surveyor's transit and a graduated line. A transect line

was laid through each bed, and 1-m² quadrats were established at intervals of 10-25 m, so as to obtain about five quadrats spaced evenly within the limits of the bed. *Gracilaria* sp. was removed from these plots, cleaned of gross contaminants, blotted with paper towels, and weighed. General condition of sampled plants was noted and subsamples were inspected for reproductive structures.

During May-August 1975, 1-kg samples of *Gracilaria* sp. were obtained monthly at random from a stony shore on the east side of Morrett Island (Fig. 2) and from a sand-shingle bar in the northeast corner of the basin, and were examined for presence and relative abundance of reproductive structures.

Results

OCCURRENCE

Gracilaria sp. was widespread in the southern Gulf of St. Lawrence (Fig. 1), although evidently absent from many of the available estuarine and lagoonal habitats.

Nova Scotia

Gracilaria sp. was observed in only four locations on the northern shore of Nova Scotia (Fig. 1, sites 2-5), and in Bras d'Or Lake (site 1; McLachlan and Edelstein, 1970-71). Apart from the previously reported occurrence in Pomquet Harbour (site 2; Edelstein *et al.*, 1967; Bird *et al.*, 1976), the free-living (i.e. not anchored by holdfasts or other specific attachment structures) ecad was observed at Chance Harbour and Boat Harbour (sites 3, 4). However, the Boat Harbour station, first noted in 1965, is now defunct owing to gross pollution by effluent from a nearby paper mill. In Barrachois Harbour (site 5), a wholly attached population was observed, and subsequently was studied in detail by

Bird (1975). A disjunct occurrence of a few detached thalli in Petpeswick Inlet, a narrow, marshy bay on the Atlantic coast of Nova Scotia, was noted in February 1975 (J. S. Craigie, personal communication).

New Brunswick

A substantial quantity of *Gracilaria* sp. was observed in Kouchibouguacis

Lagoon (site 6). Although our observations on this coast were limited, the topographical similarity to the northern shore of Prince Edward Island suggests that *Gracilaria* sp. may be more widely distributed in this area.

Prince Edward Island

Gracilaria sp. was present in varying degrees of abundance at numerous

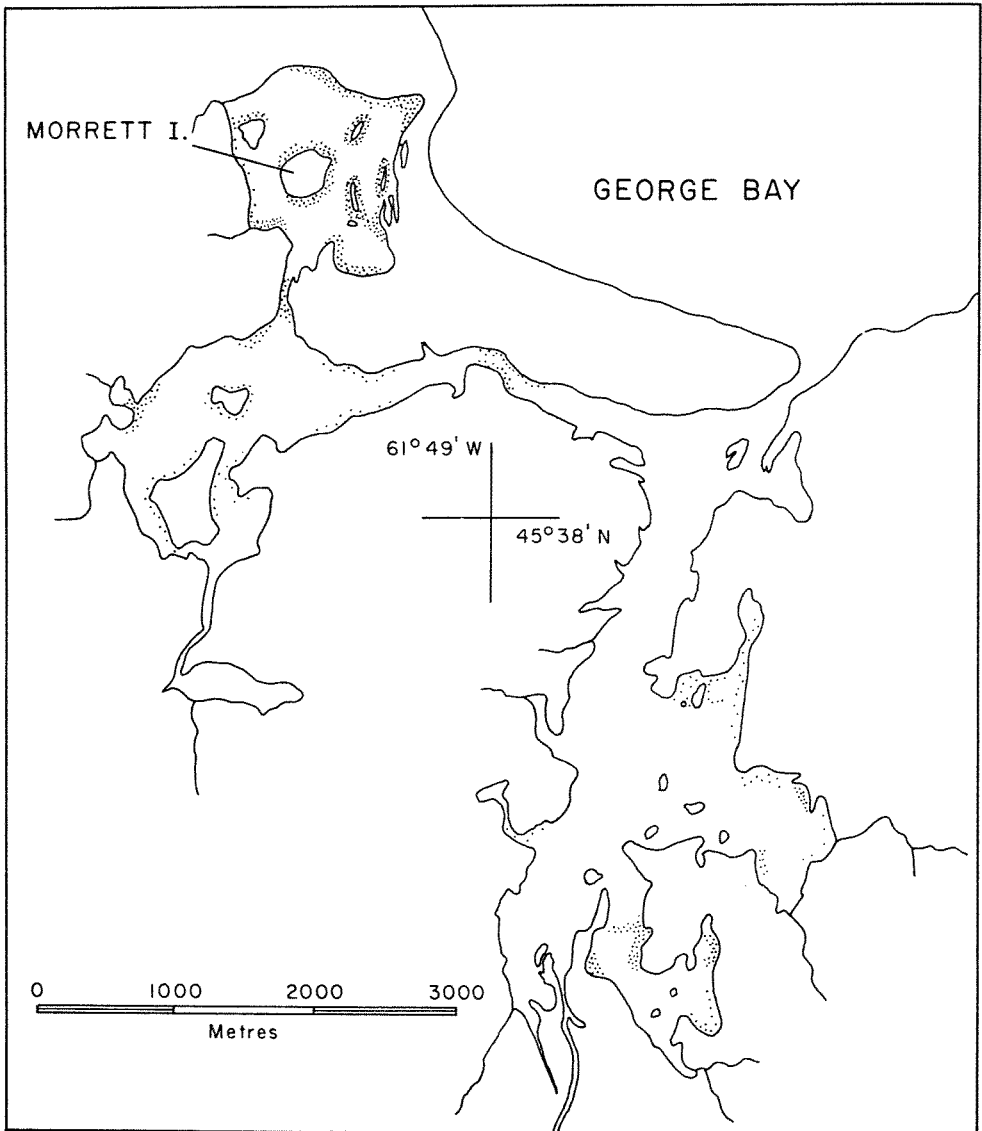


Figure 2. General distribution of *Gracilaria* sp. in Pomquet Harbour, Nova Scotia. Relative abundance is indicated by varying density of stippling. Distances of algal populations from shorelines are exaggerated for the sake of clarity. Map adapted from Canada Dept. Mines and Tech. Surveys, National Topographic Map 11F/12W, Edition 1 MCE, Series A 791.

sites, particularly on the northern shore. Considerable quantities were noted at Hill River (cf. Hanic and Herring, 1975, in adjoining Mill River; Taylor, 1975), Foxley Bay, New London Bay and St. Mary Bay (sites 7-10). Lesser amounts occurred sporadically in estuaries and barachois of Malpeque Bay. We confirm the report of MacFarlane *et al.* (1974) that increasing pollution of Kildare River has caused a decline in *Gracilaria* sp. populations in this estuary since 1971. No *Gracilaria* sp. was observed on our few visits to the southern shore of this province, although the alga has been recorded from this area (Hughes and Thomas, 1971).

Magdalen Islands, Québec

Gracilaria sp. occurred at several locations in the inner lagoonal system, and was adjudged abundant at Pont du Detroit (site 11) and Bassin aux Huîtres (site 12). Limited time and equipment precluded detailed study of this extensive area, and further observation could reveal additional large communities.

HABIT AND HABITAT IN THE SURVEY AREA

Populations of *Gracilaria* sp. consisted primarily of free-living thalli, usually anchored by byssi of the mussels *Mytilus edulis* L. and *Volsella demissa* Dillw., or nestled in open patches in beds of eelgrass, *Zostera marina* L. var. *stenophylla* Aschers. & Graebn. In addition, individuals attached by basal holdfasts to shells and, less commonly, small stones were occasionally noted; except at Barrachois Harbour, such plants were less numerous than free-living thalli. In Hill River, where attached plants were relatively common, basal holdfasts were observed on only 7-20% of sampled plants (N. L. Bird, personal communication).

Gracilaria sp. was encountered mostly in areas having firm bottom and moderate visibility to about 2.0 m below mean tide level. Abundance of actively growing plants was usually maximal at about 0.5 m depth, although in Hill River (cf. Taylor, 1975) and several estuaries in Malpeque Bay, P.E.I., *Gracilaria* sp. was also common to abundant at 2.0 m depth. Apart from a few occurrences of large, healthy thalli at 2.5 m, the alga was usually not observed below 2.0 m. Periodic observation of populations usually revealed some seasonal movement, and *Gracilaria* sp. in any one locale was often most abundant along windward shores.

Tetrasporangia were observed in varying degrees of abundance during July and August, usually on the free-living ecad. Gametophytes were not universally recorded, but deliberate search of larger populations usually revealed cystocarpic individuals. Male plants were ostensibly rare owing to the inconspicuous nature of their antheridia, but were presumably present wherever cystocarpic plants occurred. Generally less common than tetrasporophytes, gametophytes were usually attached by a holdfast; however, free-living gametophytes were also occasionally noted, and a large aggregation of unattached cystocarpic plants was observed in Kouchibouguacis Lagoon.

Presence of *Gracilaria* sp. in lagoonal and estuarine habitats of the Gulf of St. Lawrence corresponded with a number of physical features. Generally, the alga was present where (1) water temperature was at least 20°C from late June to late August; (2) salinity during summer was approximately 25‰; (3) circulation of water was sufficient to prevent siltation but not to sweep plants away; (4) substratum was firm, preferably a sand-mud mixture with organic content and exposed shells and stones to

provide attachment for spores; and (5) benthos such as mussels or open *Zostera* beds was present to stabilize free-living plants. Salinity of 20‰ and soft, anaerobic bottom sometimes supported *Gracilaria* sp. but plants were then poorly developed and populations small. Swift current tended to support only less brittle competitors (except at Barrachois Harbour), while barren sand and dense *Zostera* beds (cf. Taylor, 1975) afforded neither anchorage nor protection to *Gracilaria* sp.

DISTRIBUTION, DENSITY AND PERIODICITY IN POMQUET HARBOUR

General reconnaissance in June 1971 revealed that most of the *Gracilaria* sp. population occurs in the innermost basin (Fig. 2), with predictable periodicity as indicated by subsequent, incidental observations.

Gracilaria sp. is mostly free-living in Pomquet Harbour, and the location of major beds changed as the growing

season progressed. In May, the alga occurred mostly in discrete beds at about 1.0-1.5 m depth in the northern and eastern sections of the basin (Fig. 3a). Inshore beds were sparse and diffuse, and in deeper water *Gracilaria* sp. existed only as drifting strays. During summer, these beds gradually thinned, and *Gracilaria* sp. became more common along shorelines. By August, the beds noted in May were almost completely gone, while new, dense beds appeared close inshore at 0.3-0.7 m depth. Late-summer beds usually consisted of continuous strips of varying density, most commonly along west-facing shores and often associated with north- and south-directed points of land. This distribution persisted through October (Fig. 3b), when plants were crowded so far inshore as to be tangled with *Spartina alterniflora* Loisel., with apices often protruding at low tide. However, *Gracilaria* sp. then gradually reappeared (Fig. 3b) in the same areas it had oc-

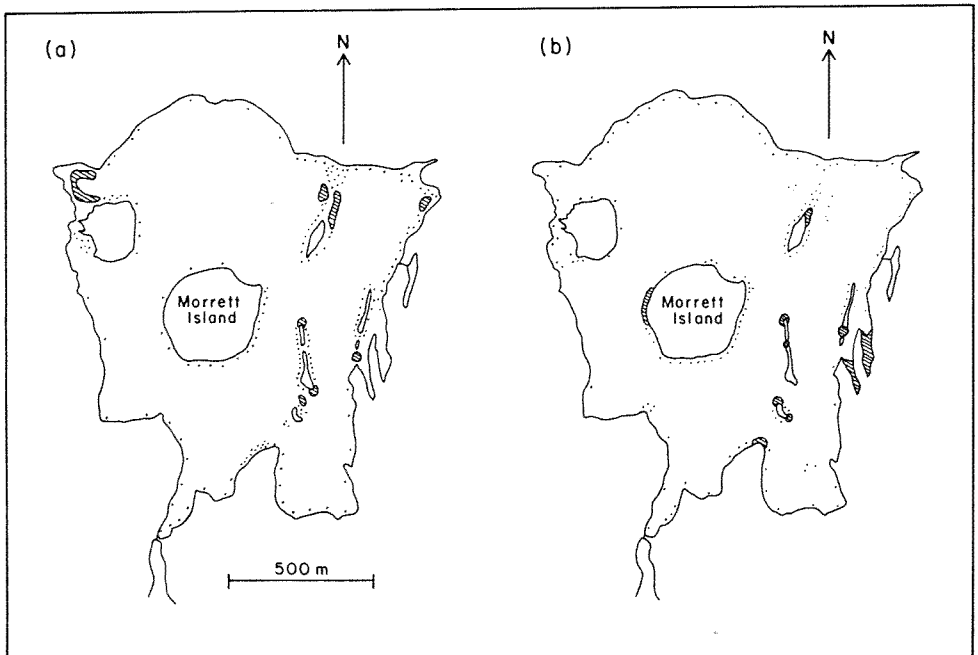


Figure 3. Seasonal change in location and density of major beds of *Gracilaria* sp. in the innermost basin of Pomquet Harbour from (a) May to (b) October 1974. Cross-hatched areas represent discrete beds of abundant *Gracilaria*; stripling indicates areas of common *Gracilaria*.

cupied in May. After October, most inshore beds were either blown ashore or transported elsewhere; by early December, only the most recently established beds persisted, along north-facing or well-protected leeward shores.

Results of the quantitative assessment of *Gracilaria* sp. are summarized in Table I. Sampling and cleaning procedures limited the number of quadrats which could be examined in a survey period, and estimates of density are thus only approximate. However, *Gracilaria* sp. in a bed was usually not of uniform visual density, and this feature was reflected in varying biomass of quadrat samples. Higher densities late in the season were due to accumulation of large thalli in deposits up to 0,5 m thick.

Thalli collected in May were small, with narrow, brittle, nearly black branches, and were usually heavily fouled with mussels, plant debris, and small algal epiphytes. Later plants from inshore populations were larger (to 30 cm long) and bushy, with greater flexibility and dark red to straw colour, and were relatively clean. However, in dense communities of the latter type, plants resembling those found in May occurred in the heavily shaded understory. In August, many otherwise healthy plants had necrotic bands across

branches, and eroding stumps where fragmentation had occurred. Large, healthy clumps of *Gracilaria* sp. as well as single fronds and fragments were recovered from under 0,3-0,5 m ice, in February.

Tetraspores were noted occasionally during the summer, but became abundant only in July. Production of tetraspores declined rapidly thereafter, and while sporangia could be found on about 70% of fronds sampled in August, they were very sparse. By September, about 50% of sampled fronds were spent or infertile, and tetrasporophytes were identifiable only by the presence of a few, unhealthy-looking sporangia. Densely tetrasporic thalli occasionally were noticeably more yellowish and more abundantly branched than the rest of the sampled plants. Tetrasporophytes constituted most if not all of the free-living population; fronds of infertile, free-living plants placed into tank culture usually developed tetrasporangia (unpublished). Attached tetrasporophytes were observed very rarely.

Gametophytes occurred within 0,5 m depth along shorelines with firm substratum and moderate circulation. In contrast to tetrasporophytes, gametophytes were almost invariably attached by a basal disc, to shells of mussels

TABLE I
Density of *Gracilaria* sp. in major beds, Pomquet Harbour, 1974

Date	Total area of sampled beds (m ²)	Number of quadrats	Overall mean density of <i>Gracilaria</i> (kg · m ⁻²) ^a	Minimum-maximum yield (kg · m ⁻²)
27-31 May	8520	15	0,54	0,02 – 1,87
8-12 July	3065	15	1,32	0,17 – 3,49
19-23 Aug.	5308	20	0,78 ^b	0,07 – 3,69
7-11 Oct.	3877	15	1,81	0,10 – 4,63

^a Mean of yields from all quadrats in the sample period.

^b Lowered by sampling (1) a newly appeared, relatively sparse inshore community, and (2) a diminishing older bed.

(*Mytilus*) or oysters [*Crassostrea virginica* (Gmel.)], and less frequently to small stones. Once, a cystocarpic frond was found issued from a tetrasporophyte, a fairly common phenomenon in cultures of this species and possibly a result of *in situ* germination. When gametophytes were present in samples, the proportion of fertile, i.e., identifiable, fronds was fairly consistent during July-September, at 5-10% of sample volume. Antheridial plants were slightly less frequent than cystocarpic plants, and occasionally appeared to issue from the same basal disc as the latter. Gametophytes were morphologically similar to tetrasporophytes.

Discussion

Gracilaria sp. is a warm-water alga which, in the northwest Atlantic, has a disjunct distribution (Taylor, 1957; Bird *et al.*, 1976). In Atlantic Canada, it therefore occurs almost exclusively in sheltered embayments of the southern Gulf of St. Lawrence, with populations reaching maximum size in late summer and early autumn. Our quantitative appraisal of *Gracilaria* sp. in Pomquet Harbour compares favorably with estimates of maximum density in other large populations in this region (MacFarlane *et al.*, 1974; Hanic and Herring, 1975; Taylor, 1975), and seasonal changes in density are similar to those noted in Hill River by Taylor (1975).

Salinity is an apparent limiting factor in the distribution of *Gracilaria* sp. in the Gulf. Sustained salinity of 20‰ or less does not appear to support *Gracilaria* sp. in this area, as has been demonstrated experimentally (Bird, 1975; Edelstein *et al.*, 1976). Temporary freshening of surface water during spring thaw, such as has been observed in Pomquet Harbour (Bird *et al.*, 1977), is not appreciably detrimental to populations if plants are sufficiently deep (Gold-

stein, 1974). However, exposure to short-term dilution may be sufficient to kill plants (Edelstein *et al.*, 1974) and thus eliminate *Gracilaria* sp. from shallow situations. *Gracilaria* sp. in Atlantic Canada does not display the tolerance of low salinity reported for *G. verrucosa* (Huds.) Papenf. [= *G. confervoides* (L.) Grev.] in other areas (Causey *et al.*, 1946; Stokke, 1957; Simonetti *et al.*, 1970).

Wind, as an agent of water movement, variously influences the specific location of *Gracilaria* sp. In a broad lagoon relatively isolated from tide, such as the inner basin of Pomquet Harbour, gradually changing positions of major beds may be attributed to seasonal shifts in the prevailing wind (in this area, north-east in winter and southwest in summer; cf. Causey *et al.*, 1946). Seasonal mass transport of *Gracilaria* sp. was not universally observed (Taylor, 1975); however, concentration of plants in most locations was greatest on windward shores. Additionally, while many inshore beds in Pomquet Harbour and elsewhere developed from fragments perennating *in situ*, others undoubtedly arose from wind-driven inoculum. Indirectly, wind may dictate absence of *Gracilaria* sp. by disturbance of the substratum. Healthy plants were not found in areas subject to high turbidity or heavy siltation and burial. Massive, sudden disruption of the bottom by storms, as was noted in the shifting channels and shoals of Malpeque Bay and the Magdalen Islands, could also eliminate *Gracilaria* sp. from otherwise suitable habitats.

Abundance of *Gracilaria* sp. in shallow areas varies temporally with factors other than the growing season. In spring, residual beds inshore may be removed by drifting ice, or the plants reduced to stubs and holdfasts (Bird *et al.*, 1977). In Pomquet Harbour, severe reduction in

spring of several beds which existed inshore just prior to freezing was probably occasioned by breakage of shore ice. It is our impression, however, that ice scour is more prevalent in estuaries such as Mill River than in lagoons. Recovery of decimated inshore beds in spring is further retarded by the undeveloped or juvenile state of *Zostera* foliage, which might otherwise intercept and stabilize detached fragments. Hence, timely and careful inspection of inshore benthos is necessary for determining presence of *Gracilaria* sp.

The predominance of free-living plants in most populations in the survey area can be attributed mostly to the type of substratum. Typical bottom in *Gracilaria* sp. habitats is silty sand with occasional stones and shells, which offers little anchorage for large algae. Attached *Gracilaria* sp. has been found only where firm, relatively unsilted substratum is available, and such areas are scarce in the estuarine or lagoonal habitat. Secondly, free-living plants tend to proliferate in all directions in response to changing orientation (Kim and Humm, 1965), and this contributes to large size of plants and high density of such populations.

Further, free-living populations are almost exclusively tetrasporophytic. Culture studies on material from Pomquet Harbour and other free-living populations (N. L. Bird, personal communication) indicate that spores of these stocks are viable and alternation of generations is normal. Thus, disproportion of the phases in nature is presumably due to a competitive advantage of tetrasporophytes over gametophytes. A major factor is the tendency, in summer, of gametophytic fronds to decay after fruiting [Causey *et al.*, 1946; Jones, 1959a (both with *G. verrucosa*); Bird, 1975; Bird *et al.*, 1977], although with potential for regeneration from the hold-

fast (Bird *et al.*, 1977). This is reflected in the relatively constant proportion of fertile gametophytes during summer. Formation of gametophytic fronds thus depends on presence of holdfasts, which is restricted by scarcity of suitable substratum. On the other hand, tetrasporophytes persist after fruiting, with capacity for continuing growth, and so are able to exist independently of spores, holdfasts, or sensitive young stages. On these grounds, we surmise that reproduction of such populations of *Gracilaria* sp. in this area is chiefly by vegetative growth.

Acknowledgments

We thank Ms. T. Tuominen and Messrs. M. Greenwell, R. L. Phillips, and C. R. McClung for their dedicated assistance in the field and laboratory. Ms. N. L. Bird assisted with the survey, and made her unpublished results available to us. Parks Canada kindly granted us permission to collect samples in Kouchibouguac National Park.

References

- BIRD, C. J., T. EDELSTEIN and J. MCLACHLAN, 1976. Investigations of the marine algae of Nova Scotia. XII. The flora of Pomquet Harbour. — *Can. J. Bot.*, 54: 2726-2737.
- BIRD, C. J., T. EDELSTEIN and J. MCLACHLAN, 1977. Studies on *Gracilaria*. Experimental observations on growth and reproduction in Pomquet Harbour, Nova Scotia. — *Naturaliste can.*, 104(3): 245-255.
- BIRD, N. L., 1975. Culture and field studies on the growth and reproduction of *Gracilaria* species in the Maritime Provinces of Canada. — M.Sc. thesis, Acadia Univ., Wolfville, N.S., 114 p.
- CAUSEY, N. B., J. P. PRYTHERCH, J. MCCASKILL, H. J. HUMM and F. A. WOLF, 1946. Influence of environmental factors upon the growth of *Gracilaria confervoides*. — *Bull. Duke Univ. mar. Stn.*, 3: 19-24.
- EDELSTEIN, T., C. BIRD and J. MCLACHLAN, 1974. Preliminary field and laboratory studies on the agarophyte *Gracilaria* sp. — *Proc. 8th int. Seaweed Symp.*, Bangor, Aug. 17-24, 1974, *Sci. Prog. and Abstr. Pap.*: A-62.
- EDELSTEIN, T., C. BIRD and J. MCLACHLAN,

1976. Studies on *Gracilaria*. 2. Growth under greenhouse conditions. — *Can. J. Bot.*, 54: 2275-2290.
- EDELSTEIN, T., J. MCLACHLAN and J. S. CRAIGIE, 1967. Investigations of the marine algae of Nova Scotia. II. Species of Rhodophyceae new or rare to Nova Scotia. — *Can. J. Bot.*, 45: 193-202.
- GOLDSTEIN, M. E., 1974. Mariculture and mass cultivation potential of the associated marine resources *Gracilaria foliifera* and *Mytilus edulis*. — Summary record of the second agar and agarophytes workshop, Res. and Dev. Directorate, Fish. and Mar. Serv., Environment Canada, Halifax, N.S., Jan. 4-5, 1974, pp. 23-27 (mimeogr.)
- HANIC, L. A. and F. HERRING, 1975. Summary report of the third agarophyte workshop, Res. and Dev. Directorate, Fish. and Mar. Serv., Environment Canada, Halifax, N.S., Jan. 3, 1975. p. 1. (mimeogr.)
- HUGHES, R. N. and M. L. H. THOMAS, 1971. Classification and ordination of benthic samples from Bedeque Bay, an estuary in Prince Edward Island, Canada. — *Mar. Biol. (Berl.)*, 10: 227-235.
- JONES, W. E., 1959a. The growth and fruiting of *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss. — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 38: 47-56.
- JONES, W. E., 1959b. Experiments on some effects of certain environmental factors on *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss. — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 38: 153-157.
- KIM, C. S. and H. J. HUMM, 1965. The red alga, *Gracilaria foliifera*, with special reference to the cell wall polysaccharides. — *Bull. mar. Sci.*, 15: 1036-1050.
- KIM, D. H., 1970. Economically important seaweeds in Chile. I. *Gracilaria*. — *Bot. Mar.*, 13: 140-162.
- LEVRING, T., H. A. HOPPE and O. J. SCHMID, 1969. Marine algae. A survey of research and utilization. — Cram, de Gruyter and Co., Hamburg. 421 p.
- MACFARLANE, C. I. and G. M. MILLIGAN, 1966. Marine algae of the Maritime Provinces of Canada. A preliminary check list. — *N.S. Res. Found., Seaweeds Div.*, Dartmouth, N.S. 32 p. (mimeogr.)
- MACFARLANE, C., C. WALLACE, H. FOUGERE and W. D. MACDOUGALL, 1974. Investigation of *Gracilaria* by the Marine Plants Experimental Station, Miminegash, P.E.I., 1973. — Summary record of the second agar and agarophytes workshop, Res. and Dev. Directorate, Fish. and Mar. Serv., Environment Canada, Halifax, N.S., Jan. 4-5, 1974, pp. 12-16. (mimeogr.)
- MCLACHLAN, J. and T. EDELSTEIN, 1970-71. Investigations of the marine algae of Nova Scotia. IX. A preliminary survey of the flora of Bras d'Or Lake, Cape Breton Island. — *Proc. Nova Scotian Inst. Sci.*, 27: 11-22.
- OGATA, E., T. MATSUI and H. NAKAMURA, 1972. The life cycle of *Gracilaria verrucosa* (Rhodophyceae, Gigartinales) *in vitro*. — *Phycologia*, 11: 75-80.
- SIMONETTI, G., G. GIACCONE and S. PIGNATTI, 1970. The seaweed *Gracilaria confervoides*, an important object of autecologic and cultivation research in the northern Adriatic Sea. — *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 20: 89-96.
- SOUTH, G. R., 1970. Checklist of marine algae from Newfoundland, Labrador and the French islands of St. Pierre and Miquelon. — *MSRL Tech. Rep. 2*, Memorial Univ. Nfld., St. John's, Nfld. 20 p.
- STOKKE, K., 1957. The red alga *Gracilaria verrucosa* in Norway. — *Nytt. Mag. Bot.*, 5: 101-111.
- TAYLOR, A. R. A., 1975. Studies of the *Gracilaria* community in Hill River, Prince Edward Island. — *Ind. Dev. Branch Tech. Rep. 86*, Ottawa, Ont., 38 p.
- TAYLOR, W. R., 1957. Marine algae of the north-eastern coast of North America. 2nd ed. — *Univ. Michigan Press*, Ann Arbor, Mich., 509 p.

COMMUNICATIONS BRÈVES

UN FULIGULE MORILLON (*AYTHYA FULIGULA*) AU QUÉBEC

Serge LEMIEUX

Service canadien de la faune, Environnement Canada, C.P. 10 100 Ste-Foy, Québec

Au cours d'un inventaire de la sauvagine à Saint-Pierre d'Orléans (46°53'N, 71°04'O), comté de Montmorency, Québec, nous avons positivement identifié un Fuligule morillon (*Aythya fuligula*) sur le fleuve Saint-Laurent, le 3 mai 1976. L'oiseau était accompagné d'un Grand Morillon (*Aythya marila*) et d'un couple de Garrot commun (*Bucephala clangula*) à quelque 400 mètres de la rive. Nous avons effectué cette observation à 8 h 15, heure avancée de l'est, par un temps ensoleillé, au moyen d'un télescope (25X). La lumière incidente était perpendiculaire à notre ligne de visée.

Il s'agissait d'un mâle en plumage nuptial, pourvu d'une fine huppe retombante. Nous avons noté que les flancs de l'oiseau étaient aussi blancs que ceux du Grand Morillon, alors que chez le Morillon à collier (*Aythya collaris*) ils sont finement rayés de noir. Peterson *et al.*, (1972: 70) et d'autres auteurs s'accordent pour le décrire ainsi et ajoutent la présence d'une bande alaire blanche visible en plein vol, comme critère d'identification.

D'après Delacour (1975: 78), il niche en Eurasie, de l'Islande à la péninsule de Kamchatka. Il hiverne plus au sud sur les côtes de la Méditerranée, en Afrique et en Asie.

Palmer (1976: 2; 0), Bellrose (1976: 335) et Johnsgard (1975: 338) font une rétrospective des apparitions du Fuligule morillon sur le continent nord-

américain jusqu'à 1972. La présence d'un couple le 9 mai 1911, à l'île Saint-Paul, en Alaska, constitue l'une des premières mentions. Selon ces auteurs, il est maintenant régulier mais peu nombreux dans la région du détroit de Béring, sur la côte du Pacifique, de la Colombie-Britannique à la Californie, ainsi qu'en Nouvelle-Angleterre sur la côte atlantique. Un jeune mâle, observé le 4 novembre 1961 à Vancouver, serait probablement l'une des premières mentions pour le Canada. Godfrey (1967: 83) considère cependant cette mention comme hypothétique. Toutefois, la présence du Fuligule morillon dans les régions citées plus haut est confirmée par des observations de plus en plus nombreuses depuis 1973 (*American Birds*, 1972 à 1976). North (1956) fait état d'une mention visuelle près de Hamilton en Ontario, en mars 1956. C'est là la seule observation que nous ayons dans l'est du pays.

Le problème des transfuges¹ s'applique sérieusement à cette espèce (Gochfeld, 1968). Notre recherche auprès des aviculteurs étant négative, vu l'état remarquable du plumage de l'oiseau ainsi que l'observation de sa très forte capacité de vol, nous sommes d'avis qu'il s'agit, dans le cas actuel, d'un oiseau sauvage. Cette mention constitue, à notre connaissance, la première pour le Québec.

¹ Oiseaux échappés de captivité.

Références

- AMERICAN BIRDS, 1973 à 1976. The Changing Seasons. — Ntl Audubon Soc., New York, Vol. 27 à 30.
- AMERICAN ORNITHOLOGISTS' UNION, 1957. Check-list of North American Birds, 5^e éd. — The Lord Baltimore Press, Baltimore, 691 p.
- BELLROSE, F. C., 1976. Ducks, geese and swans of North America, 2^e éd., Stackpole Books, Harrisburg, 542 p.
- DELACOUR, JEAN, 1975. The Waterfowl of the World, Vol. 3, 6^e éd. — Arco Publishing Company, New York, 270 p.
- GOCHFELD, M., 1968. Notes on the status of the Tuffed Duck (*Aythya fuligula*) in North America with a report of a new observation from Wyoming. — Condor, 70: 186-187.
- GODFREY, W. EARL., 1967. Les Oiseaux du Canada. — Mus. nat. Canada, Bull. n° 203, Ottawa, 506 p.
- JOHNSGARD, PAUL A., 1975. Waterfowl of North America. — Indiana University Press, Bloomington, 575 p.
- NORTH, G., 1956. Noteworthy bird records. — Wood Duck, 9(8): p. 7.
- PALMER, RALPH S., 1926. Handbook of North American Birds, 3. — Yale University Press, New Haven, 560 p.
- PETERSON, R., G. MOUNTFORT, P. A. D. HOLLUM, J. HUXLEY et P. GÉROUDET, 1972. Guide des Oiseaux d'Europe, 6^e éd. — Delachaux et Niestlé, Neufchatel, Suisse, 447 p.

ADDITION À LA FAUNE DES HIRUDINÉES (ANNELIDA: HIRUDINOIDEA) DU QUÉBEC

Bruno VINCENT et Guy VAILLANCOURT

Département Chimie-Biologie, Groupe de recherche Thermopol, Université du Québec à Trois-Rivières

Depuis la publication de l'ouvrage de Davies (1973) sur la distribution des Hirudinées d'eau douce du Canada, aucune addition majeure n'a enrichi ce groupe au Québec.

Lors d'études entreprises à l'automne 1975 sur le peuplement des Invertébrés du fleuve Saint-Laurent dans la région des installations nucléaires de Gentilly (Québec) nous avons récolté trois espèces nouvelles pour le Québec sur un total de 15 espèces recensées. Des recherches se sont poursuivies de mai 1976 à novembre 1976. Elles nous ont permis de confirmer les découvertes effectuées en novembre 1975 et d'ajouter deux autres espèces à la liste des Hirudinées du Québec. L'étude des sangsues est délaissée, même dans des écosystèmes riches, tel que le Saint-Laurent. C'est pourquoi il est utile de faire une mise au point sur ces espèces dont certaines sont abondantes dans notre secteur d'échantillonnage. Ces nouvelles mentions portent à 23 le nombre d'espèces de sangsues récoltées dans le Québec.

Liste des espèces

GLOSSIPHONIIDAE

Helobdella elongata (Castle, 1900)

Douze spécimens ont été recueillis au mois d'octobre 1975 à une profondeur de 1,5 mètre sur un substrat limoneux; en 1976, nous avons récolté un total de 138 spécimens, à des profondeurs de 1 à 10 mètres sur des substrats argileux ou limoneux. Cette espèce a été signa-

lée dans les provinces d'Alberta et d'Ontario (Ryerson, 1915; Moore, 1924, 1936). Étant donné son abondance dans notre secteur d'échantillonnage, on présume qu'elle se retrouve sur tout le parcours du fleuve Saint-Laurent. Référence de collection: H-G-01.

Marvinmeyeria lucida (Moore, 1954)

Cinq spécimens ont été répertoriés en été 1976 à une profondeur de 1 à 8 mètres sur un substrat argile-limon-sable. Cette espèce a déjà été capturée dans les provinces suivantes: Colombie Britannique (Scudder et Mann, 1968), Alberta (Moore, 1964, 1966; Kussat, 1969), Saskatchewan (Moore, 1966), Manitoba (Meyer et Moore, 1954). Contrairement à ce que les résultats de Davies (1973) indiquaient, cette espèce aurait une distribution dans tout le Canada. Les cinq spécimens recueillis ont huit à dix bandes grises longitudinales qui n'avaient jamais été observées chez cette espèce (Davies, communication personnelle).

Référence de collection: H-G-02

Placobdella montifera (Moore, 1906)

Nous avons capturé 4 spécimens à l'été 1976. Les prélèvements ont été effectués dans les herbiers ripariens à deux mètres de profondeur sur un substrat de nature argileuse. Cette espèce, facilement identifiable, est signalée par Clément *et al.* (1969) en Colombie Britannique; par Oliver (1958) dans les provinces d'Alberta et de Saskatchewan. Moore (1906, 1924, 1936), Ryerson (1915), Bangham (1933), Bangham et

Hunter (1939) ainsi que Thomas (1966) la signalent dans l'Ontario.

Référence de collection : H-G-03

Theromyzon sp. (O. F. Müller, 1774)

Le 15 octobre, nous avons échantillonné un spécimen à une profondeur de 2 mètres sur un substrat limoneux-argileux. Un second exemplaire, parfaitement conservé, provient du contenu stomacal d'une sarcelle à aile bleue (*Anas discors*), tuée à Gentilly le 18 octobre 1976. Selon Davies (1973) les espèces *Theromyzon rude* et *Theromyzon maculosum* auraient une distribution limitée à l'ouest du Canada. Dans les provinces de l'est le genre *Theromyzon* a été signalé uniquement dans les provinces de la Nouvelle-Écosse (Pawlowski, 1948) et de l'île du Prince Edouard (Moore, 1922) où il serait représenté par la seule espèce *Theromyzon tessulatum*, d'origine européenne.

Référence de collection : H-G-11

ERPOBDELLIDAE

Dina dubia (Moore et Meyer, 1951)

Vingt-six spécimens furent prélevés le 3 novembre 1975 à une profondeur de 1,5 mètre sur un substrat limoneux. En 1976, 306 spécimens ont été récoltés à Gentilly; elle est surtout abondante en automne. Dans l'est du Canada elle a été mentionnée pour la première fois par Davies (1973) en Ontario. Mais il est probable que cette espèce est largement répandue dans le fleuve Saint-Laurent car elle est très fréquente dans notre secteur d'échantillonnage.

Référence de collection : H-E-02

Remerciements

Les auteurs remercient le Dr. R. W. Davies et Mme J. Madill pour leur contribution à l'identification de certaines espèces ainsi que le Conseil national de recherches pour la subvention accordée.

Références

- BANGHAM, R. V., 1933. Parasites of the spotted bass, *Micropterus pseudooplites* Hubbs, and summary of parasites of smallmouth and largemouth black bass from Ohio streams. — Trans. Fish. Soc., 63: 220-227.
- BANGHAM, R. V. and G. W. HUNTER, 1939. Studies on fish parasites on Lake Erie. Distribution studies. — Zoologica (New York), 24: 385-448.
- CLEMENS, W. A., D. S. RAWSON and J. L. MCHUGH, 1969. A biological survey of Okanagan Lake. British Columbia. — Fish. Res. Bd Can. Bull., 56: 1-70.
- DAVIES, R. W., 1973. The geographic distribution of freshwater hirudinoidea in Canada. — Can. J. Zool., 51: 531-545.
- KUSSAT, R. H. 1969. A comparison of aquatic communities in the Bow River above and below sources of domestic and industrial waste from the city of Calgary. — Can. Fish Cult., 40: 3-31.
- MEYER, M. C. and J. P. MOORE, 1954. Notes on Canadian leeches (Hirudinea), with the description of a new species. — Wasmann J. Biol., 12: 63-96.
- MOORE, J. E., 1964. Notes on the Leeches (Hirudinea) of Alberta. — Natn. Mus. Can. Nat. Hist. Pap. N° 27, 15 p.
- MOORE, J. E., 1966. New records of leeches (Hirudinea) for Saskatchewan. — Can. Fld Nat., 80: 59.
- MOORE, J. P., 1906. Hirudinea and Oligochaeta collected in the Great Lakes region. — U.S. Bull. Bur. Fish., 25: 153-171.
- MOORE, J. P., 1922. The freshwater leeches (Hirudinea) of southern Canada. — Can. Fld Nat., 36: 6-11.
- MOORE, J. P., 1924. The leeches (Hirudinea) of Lake Nipigon. — Toronto Univ. Stud., Biol. Ser., 23: 17-30.
- MOORE, J. P., 1936. The leeches of Lake Nipissing. — Can. Fld Nat., 50: 112-114.
- OLIVER, D. R., 1958. The leeches (Hirudinea) of Saskatchewan. — Can. Fld Nat., 72: 161-165.
- PAWLOWSKI, L. K., 1948. Contribution à la connaissance des sangsues (Hirudinea) de la Nouvelle-Écosse, de Terre-Neuve et des îles françaises Saint-Pierre et Miquelon. — Warsaw. Mus. Zool. Pol. Fragm. faun. 5(20): 317-353.
- RYERSON, C. G. S., 1915. Notes on the Hirudinea of Georgian Bay. — Contr. Can. Biol., 2: 165-175.

SCUDDER, G. G. E. and K. H. MANN, 1968. The leeches of some lakes in the Southern Interior Plateau region of British Columbia. — *Syesis*, 1: 203-209.

THOMAS, M. L., 1966. Benthos of four Lake Superior bays. — *Can. Fid Nat.*, 80: 200-212.

AN OCCURRENCE OF *FUNDULUS DIAPHANUS* (LESUEUR) ON THE NORTH SHORE OF THE GULF OF ST. LAWRENCE¹

R. John GIBSON and R. SEARS

Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, Massachusetts 02543, U.S.A.

Abstract

Fundulus diaphanus was found in a shallow lake on the coast close to the Matamek River (50°18'N and 65°57'W) during August 1976. This is the first time the species has been reported from the North Shore of the Gulf of St. Lawrence, and makes a slight northern extension of its known range.

Résumé

Fundulus diaphanus a été trouvé dans un lac peu profond sur la côte près de la Rivière Matamek (50°18'N et 65°57'W) pendant le mois d'août 1976. Ceci est la première fois que cette espèce a été signalée sur la Côte Nord du Golfe du St. Laurent, et nous donne une légère extension de sa portée.

Scott and Crossman (1973) describe the distribution of the banded killifish (*Fundulus diaphanus*) as occurring from South Carolina north to the Maritime Provinces and Newfoundland; west through New York, Pennsylvania, and southern Canada in the Great Lakes basin, to the Yellowstone River in eastern Montana. They say that it is rather widely distributed in the Maritime Provinces, but is known from only a few localities in southwestern Newfoundland. They do not indicate any collections from the North Shore of the Gulf of St. Lawrence.

On August 9, 1976, *Fundulus diaphanus* were noticed to be abundant in the shallows of a small freshwater lake 600 m. to the east of the mouth of the Matamek River, at approximately 50°18'N and 65°57'W. This lake is shallow with a mud bottom, has brown water, and drains directly into the sea by a small short stream of low gradient. A sample of the fish was taken by a number of sweeps with a dip net having

a 6 mm square mesh. The fish were preserved immediately in 10% formalin.

Fifty-six killifish were caught in all, of three size groups. Thirty small ones had a mean total length of 28 mm. with a range of 23-34 mm. These were probably young of the year. The intermediate group, of 16 fish, had a mean T.L. of 52 mm. (range 47-56), and the ten larger fish had a mean T.L. of 67 mm. (range 61-77). The latter two groups were probably one and two year olds. Characteristics were those described by Scott and Crossman (1973). In a sample of 26 (mean T.L. 57 mm., range 48-77) the scale row count, counting from the upper end of the gill opening, was 44 (range 41-47). The gill raker count was 5 (range 4-6).

This occurrence might be expected from the proximity of other collections of the species. However, this is at the most northern part of the species distribution, and it is possible it was a temporary extension of the range during an

¹ Contribution No. 29 from the Matamek Research Station, Québec.

unusually hot summer. In previous years sticklebacks, Gasterosteidae, were collected in this region (Coad, 1972), but this is the first time *F. diaphanus* has been found. The three-spine stickleback (*Gasterostens aculeatus*) is abundant in this region. One nine-spine stickleback (*Pungitus pungitius*) was caught with the sample of *F. diaphanus*, but no three-spine stickleback, although the latter have been noticed in this small lake in previous years. No *F. heteroclitus* have so far been caught in areas

adjacent to the Matamek River, although the area is within its northern range (Scott and Crossman, 1973).

References

- COAD, B. W., 1972. On the ecology and meristic variation of the Gasterosteidae of the Matamek River System, Quebec. — M. Sc. thesis, Univ. Waterloo, Ont., 117 p.
- SCOTT, W. B. and E. J. CROSSMAN, 1973. Freshwater fishes of Canada. — Bull. N° 184, Fish. Res. Bd Can. 966 p.

REVUE DES LIVRES

LEFEBVRE, J., 1976. **Introduction aux analyses statistiques multidimensionnelles**. Masson, Paris. XVI + 219 p., 52 fig. 16 × 24 cm. Broché snolin, prix non indiqué.

L'originalité du livre de Lefebvre tient à trois facteurs: l'élégance et la clarté de la notation matricielle, le parallèle constant que l'auteur fait entre les concepts algébriques et géométriques et, enfin, la progression depuis les analyses uni- et bidimensionnelles jusqu'aux analyses multidimensionnelles, ainsi que les comparaisons entre ces dernières.

Dans une première partie, l'auteur traite rapidement des éléments de calcul matriciel et des opérations matricielles. Que cette partie constitue un rappel pour le lecteur ou un cours d'introduction, cela importe peu; les trois chapitres sont clairs et concis et leur lecture est indispensable à la compréhension des deux parties suivantes. L'auteur prend soin de toujours donner les équivalences géométriques aux notations vectorielles, ce qui les clarifie grandement. De plus, il accompagne son texte de nombreux exemples numériques que le lecteur peut s'amuser à reprendre.

La deuxième partie présente les statistiques élémentaires en écriture matricielle. Cette façon de faire sera sans doute nouvelle pour plusieurs biologistes. C'est là, à notre avis, la meilleure approche des statistiques, puisqu'elle permet de passer des statistiques classiques aux statistiques multidimensionnelles d'une façon cohérente. Traditionnellement, les statistiques classiques sont présentées en notation algébrique et le calcul matriciel est réservé à l'algèbre linéaire. Lefebvre a remis les choses en ordre. Une lecture attentive de la première partie ouvre la porte sur la seconde et, tout d'un coup, les statistiques deviennent simples. L'auteur procède à partir des relations entre deux variables, puis trois, puis n variables; il démontre ainsi que les analyses multidimensionnelles ne sont qu'une extension pondérée des analyses bidimensionnelles. Cette partie de l'ouvrage contient toutes les bases requises pour aborder l'analyse multidimensionnelle.

Lefebvre arrive au vif du sujet en troisième partie de son livre. Il parle des variances et corrélations conditionnelles, des corrélations canoniques, de l'analyse en composantes principales, de l'analyse factorielle des correspondances, des coordonnées principales, de l'analyse des données centrées, de la fonction et de l'analyse discriminante et enfin de la distance généralisée de

Mahalanobis. Ce choix des analyses peut paraître arbitraire, mais Lefebvre le justifie de deux façons: d'abord, toutes ces analyses sont basées, du point de vue géométrique, sur le concept de la distance entre les points ou groupes de points d'un hypervolume et, ensuite, elles sont toutes utilisées dans les sciences biologiques. Lefebvre tire d'ailleurs tous ses exemples d'expériences qu'il a réalisées dans le domaine des sciences agronomiques et leurs applications en biologie au sens large sont évidentes.

Il y a deux faiblesses majeures, à notre avis, dans cet ouvrage. La facture même du livre le rend difficile d'usage comme ouvrage de référence. Le lecteur peut difficilement consulter une analyse quelconque de la troisième partie sans d'abord avoir lu les deux premières. Ensuite, l'auteur accorde beaucoup d'attention aux détails de calcul et pas suffisamment, il nous semble, à la pertinence de l'utilisation d'une analyse choisie pour un problème particulier ni à l'interprétation biologique des analyses. Pour le biologiste, il importe davantage d'utiliser l'analyse appropriée et d'en bien interpréter les résultats, que de vérifier lui-même la justesse des calculs de l'ordinateur. Sur ce point, Lefebvre suggère le compilateur APB pour la programmation; notons, pour les lecteurs nord-américains, que le langage APL se prête avantageusement aux opérations matricielles. Les logiciels de statistiques classiques et d'analyses multidimensionnelles écrits en APL emploient toujours la notation matricielle.

Le livre de Lefebvre constitue un excellent ouvrage soit pour celui qui veut réviser les statistiques classiques de façon cohérente, soit pour celui qui veut utiliser les analyses multidimensionnelles de façon avertie.

Pierre BELLEFLEUR

*Département d'écologie et pédologie
Faculté de foresterie et géodésie
Université Laval, Québec*

CAILLEUX, A., 1976. **Géologie générale: Terre-Lune-Planètes**. Masson, Paris et Fides, Montréal. xii + 346 p., 84 tabl., 200 fig., index. 19 × 20 cm. Relié, prix non indiqué.

La rédaction d'un manuel de géologie générale exige de vastes connaissances et une longue expérience de terrain que seuls les aînés peuvent posséder. Avec quarante ans de profession, le pro-

fesseur Cailleux maîtrise bien le sujet et sait nous faire profiter de ses vastes connaissances; ses nombreux séjours dans diverses parties du monde dont le Québec confèrent de l'autorité à ses écrits.

Voici un ouvrage de base qui s'adresse aux étudiants du CEGEP et du premier cycle universitaire. À la différence de la majorité des autres manuels de géologie en langue française, il a été conçu pour une double clientèle. D'aucuns auraient souhaité un ouvrage typiquement québécois. Malheureusement, le temps ne semble pas encore venu d'offrir à ces derniers un produit authentiquement national même si la géologie est plus que centenaire chez-nous, que le Québec compte plusieurs centaines de géologues et cinq départements de géologie, qu'on y trouve des formations géologiques variées dont certaines comptent parmi les plus anciennes de la planète et que la plupart des processus géologiques sont encore actifs sur un territoire trois fois plus étendu que celui de la France. Il faut souhaiter que l'exemple du professeur Cailleux incite quelques-uns des nôtres à affronter la lourde tâche de la rédaction de manuels de géologie à l'intention des étudiants des niveaux secondaire, CEGEP et universitaire.

S'il n'existe aucun manuel récent de géologie en langue française publié au Québec, on en compte trois anciens qu'il convient de signaler: *Initiation à la géologie* (159 p.), des abbés Laverdière et Morin, paru en 1941; *Précis de géologie et de minéralogie* (329 p.), de F. Corminbœuf, paru en 1935; *Éléments de minéralogie et de géologie* (275 p.), de Mgr. J. C. Laflamme, paru en 1881, et qui est probablement le plus ancien ouvrage de géologie en langue française publié au pays.

À l'instar de celui de la plupart des sciences naturelles, l'enseignement de la géologie a été fort négligé chez-nous. On commence à en prendre conscience. Cette branche du savoir contient pourtant des notions fondamentales pour asseoir une philosophie rationnelle de la vie; elle nous concerne beaucoup plus qu'on semble le croire dans certains milieux et ne devrait pas être l'apanage exclusif de l'industrie minière.

L'ouvrage du professeur Cailleux est divisé en seize chapitres qui constituent autant d'étapes progressives permettant une meilleure compréhension du sujet. Après un bref rappel des méthodes de la géologie et de notions fondamentales relatives au globe terrestre, on y traite successivement des minéraux, des roches endogènes, sédimentaires et métamorphiques; puis l'auteur aborde le sujet des richesses minières, soulignant avec raison qu'elles ne sont pas renouvelables et que les générations futures auront à souffrir du gaspillage actuel des nations riches. Il est en

suite question des fossiles et de l'évolution, un sujet fondamental pour comprendre le développement de la vie et l'origine des êtres. Les processus dynamiques sont étudiés dans deux chapitres, l'un consacré aux actions externes, l'autre aux actions internes. Suit un chapitre consacré à la Lune et aux planètes, sujet négligé dans la plupart des manuels antérieurs. L'ouvrage se termine par deux chapitres consacrés respectivement à l'origine et à l'histoire de la Terre, et à l'arrivée de l'homme.

Ce livre plaira aux uns et en décevra d'autres. Sa forme plutôt originale contraste avec celle des manuels classiques; les exemples fournis sont nombreux, variés et pris dans plusieurs coins de la planète. Malgré leur quantité, les illustrations paraissent souvent insuffisantes. Par contre, les nombreux tableaux qui rappellent le style des encyclopédies seront sans doute appréciés des enseignants. Il s'avère difficile de porter un jugement de valeur sur l'ensemble de l'ouvrage qui paraîtra à plusieurs comme assez spécial. Il faudra attendre pour savoir quel usage les étudiants en feront et de quelle utilité il sera pour l'enseignement.

Plusieurs généralités devront être expliquées aux étudiants et certaines imprécisions dissipées. Les herbiers à zostères et la mangrove, par exemple, sont-ils bien à leur place parmi les «formations géologiques marines littorales», à côté des formations à galets, sable et vase? Les paises ne sont pas faites exclusivement de tourbe; loin de là! Les lentilles de glace qui sont à l'origine des buttes se forment plutôt dans le minéral que dans l'organique. Il faudrait faire la preuve que les lacs en oursins et à cernes témoignent de l'existence d'un ancien pergélisol avant d'enseigner aux jeunes des notions fort discutables. Sur quoi est basée l'affirmation qu'il y a autant de roc à nu au kilomètre carré dans le Bouclier canadien que dans l'Arctique? Au chapitre de l'énergie, l'auteur favorise beaucoup l'utilisation du charbon; malheureusement, c'est un polluant de première classe et les mines de charbon ont jusqu'à maintenant tué plus d'ouvriers que toutes les usines thermo-nucléaires réunies. Par ailleurs, on note avec satisfaction l'emploi d'une terminologie progressiste: roches endogènes au lieu de roches éruptives; mer d'Hudson au lieu de baie; plagioclase pour anorthosite; vulcanites pour roches effusives; hémiarctique, etc.

Nombre de figures tirées de publications et d'ouvrages antérieurs ne sont pas créditées à qui de droit, ce qui portera l'étudiant à penser qu'elles ont été conçues par l'auteur. De plus, il n'est fait référence à personne en particulier dans le texte et seule une courte liste d'ouvrages généraux est

offerte à la fin, ce qui limite l'utilité de l'ouvrage pour les études plus avancées.

Quoi qu'il en soit, on peut dire que dans l'ensemble et compte tenu de la clientèle à laquelle il s'adresse, ce manuel de géologie est intéressant, original sous plusieurs aspects, abondamment nourri de chiffres et contribue à une meilleure connaissance du milieu. Il mérite une large diffusion au Québec en attendant la publication d'un ouvrage de valeur authentiquement québécois.

Jean-Claude DIONNE

Environnement Canada, Québec

DESAUTELS, P. E., 1976. **Le royaume des minéraux**. Éditions Arthaud, Paris. 252 p., 146 photos en couleurs, dont 8 en double page, 126 photos en noir, 27 fig. 21 × 29 cm. Relié toile, 150 FF.

Le royaume des minéraux est une vivante exploration conduite par un guide très hautement qualifié, Paul E. Desautels, conservateur en chef du Département de minéralogie à la Smithsonian Institution. Avec clarté et précision, il dit comment se forment les minéraux, comment on les trouve et comment on les utilise. Plus de 140 photographies en couleurs viennent enrichir un texte qui fait autorité. Son étude du règne minéral s'étend des petites légendes de l'antiquité aux merveilles de la science contemporaine de la terre, passant en revue les prodiges du monde minéral, la cristallographie, les pierres précieuses, les spécimens classiques, les gisements célèbres, l'amateur et son hobby, le collectionneur.

Un splendide livre de bibliothèque, livre cadeau par excellence.

René BUREAU

*Département de géologie
Université Laval, Québec*

ALI, M. A. and M. ANCTIL, 1976. **Retinas of fishes — an atlas**. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York. 284 p., 364 fig. in 125 photographic plates. 20 × 26 cm. Bound, price not indicated.

The authors aim in preparing this atlas was to make information on fish retinal structure readily available to visual physiologists, biochemists and others who might have more than a passing interest in the variety of structural arrangements found in fish eyes. The atlas includes descriptions of typical retinal structures found in all classes of

living fish-like vertebrates, namely: the Agnatha, the Chondrichthyes, and the Osteichthyes. The latter class occupies most of the book, which was to be expected considering the number of species and diversity of form within this group.

The atlas begins with a description of the eye and retina and defines the terminology used to identify the various layers and cell types. Following this there is a brief outline of histological techniques used by the authors and others in studying the eye. The bulk of the atlas consists of descriptions and photo-micrographs arranged systematically according to current fish classification. For each family the authors provide a two or three sentence description of the group giving its diagnostic features, its habitat and any special behaviour traits which might be related to its visual capabilities. A good marginal line drawing of each family is provided. The features of the retina are then described including information on the visual pigments when available. Pertinent references to published works on the family are listed. Photographs illustrating the retinal structure are provided for about two-thirds of the 150 or so fish families included. The photographs generally show transverse and often tangential sections of the retina. The atlas ends with a fifteen page bibliography which provides easy access to the literature on fish retinal structure and function; a synopsis of fish families; and an effective index.

This book is definitely a specialist book which is unlikely to have wide appeal. It is handsomely put together, printed on good paper and the photographic reproductions are generally very good. This is important for a book of this nature, the plates being the most valuable part of the book. A few of the plates are less sharp and clear than desirable but this relates, I think, to the quality and method of preparation. The authors are to be congratulated, for having succeeded so well in assembling so many photographs of such generally high quality. These cover many types of fish displaying a wide variety of interesting retinal structure. The book is generally well written with few errors, but the preface should have been more carefully edited before printing. The book will be the standard reference on the subject for many years and as such should find its way into most institutional libraries

G. POWER

*Centre d'études nordiques
Université Laval, Québec*

DUBOIS, A., 1976. **Les grenouilles du sous-genre Paa du Nepal, famille Ranidae, genre Rana**. *Cahiers nepalais*, document no 6. Centre natio-

nal de la recherche scientifique, Paris. 275 p., 95 tabl., 92 fig. 20,5 × 29 cm. Paper-bound, 25 FF.

This work is broken down into a number of sections: Introduction, 4 p.; general discussion on the amphibians of Nepal, 16 p.; characteristics of the sub-genus *Paa*, 8 p.; the sub-genus *Paa* in Nepal, 12 p.; morphological and biological characteristics of the subgenus *Paa* in Nepal, 168 p.; conclusions, 24 p. It is difficult, in a short review, to do justice to such a large and comprehensive paper.

Dr. Dubois is very well qualified. He has collected extensively in Nepal, and is one of the foremost authorities on the amphibians of that country. He has examined important and pertinent material (including types) housed in the larger world museums. The sub-genus has been reinstated in the classification of amphibia by Dubois. (Dr. G. A. Boulenger, 1920, was one of the last to make use of this category but he did so with great effect. The sub-genus is used extensively in the classification of other vertebrate classes). Although he may not, at first, receive general acceptance on the sub-genus category, Dubois would appear to be standing on quite firm ground as the reinstatement of the sub-genus would seem to be long over due.

Dr. Dubois has published a number of other papers on the amphibians of Nepal. The one under review, although not as appealing to the layman as some of his previous works, is most important. Anyone interested in the amphibians of Nepal, must of necessity, consult the new work.

Stanley W. GORHAM

*The New Brunswick Museum
Saint John, New Brunswick*

MANI, J. S. et A. CARLISLE, 1974. **La conservation au Canada.** Aperçu général. Ministère de l'environnement, Service canadien des forêts, Publ. no 1340 F, Ottawa, Canada. x + 488 p., 53 fig., 18 tab., 18 illustrations noir et blanc. 16,5 × 24,5 cm. Cartonné \$9.50; relié toile \$12.50.

Publié sous la direction de J. S. Maini et A. Carlisle, ce livre a été préparé à l'occasion de la conférence des Nations Unies sur l'environnement humain, tenue à Stockholm en 1972. Ce volume constitue un véritable bilan de la conservation au Canada. Le texte réunit 18 contributions majeures, pour la plupart rédigées par des

spécialistes qui, à l'époque, étaient à l'emploi du gouvernement canadien.

Le premier exposé est une présentation globale du milieu canadien, de ses richesses naturelles, de sa structure politique et législative et de son développement économique. Les auteurs présentent ainsi le cadre à l'intérieur duquel ont évolué jusqu'à présent les différentes politiques suivies en matière de conservation au Canada.

Une fois ce contexte général défini, on présente au lecteur une série d'exposés sur la conservation des principales ressources naturelles renouvelables et non renouvelables du Canada et des aspects climatiques et hydrauliques qui s'y rattachent. On examine ainsi de façon critique la conservation de la toundra, des forêts, des prairies, des tourbières, de la faune terrestre et aquatique, des minéraux, des sites géologiques et des ressources historiques. On aborde également le problème que pose la conservation des réserves écologiques et des espaces verts urbains. On y souligne de façon particulière la contribution des parcs nationaux à la conservation des milieux naturels. Finalement, on traite des problèmes juridiques liés à la conservation et on rapporte une liste de 321 organismes de niveau international, fédéral, provincial et autres qui s'intéressent à la conservation au Canada. Bien que les exposés varient par leur contenu et par leur style, ils présentent néanmoins une certaine unité de forme. De façon générale, les auteurs se sont efforcés de décrire la ressource en question, de préciser sa valeur économique et sociale, de dégager l'influence de l'homme sur cette dernière, d'examiner les mesures de conservation qui ont été prises jusqu'à présent et de proposer des recommandations pour l'avenir. Cette unité de forme ajoute d'ailleurs à la clarté du texte et contribue à la présentation agréable du volume.

Il en résulte un ouvrage qui traduit un intérêt marqué pour la conservation de nos ressources naturelles. En général, les auteurs ont traité de façon satisfaisante leur sujet respectif. Malgré une traduction parfois lourde, les exposés sont clairs. La compréhension en est facilitée par la présence d'un résumé, dans les 2 langues, à la fin de chaque exposé. Le seul point regrettable à mon avis est la parution tardive de la version française. Il n'en demeure pas moins que pour tous ceux qui se soucient de l'avenir de nos ressources naturelles, c'est un livre à lire.

Richard LALUMIÈRE

*Département d'écologie et pédologie
Université Laval, Québec*

LIVRES REÇUS

- ANONYME, 1976. **Energy for rural development.** Renewable resources and alternative technologies for developing countries. National academy of sciences, Washington. xii + 306 p., ill. 15 × 22,5 cm. Broché, gratuit. Version française disponible en 1977 à l'Agency for international development, Technical assistance bureau, Office of science and technology, Washington, D. C. 20523.
- COLINVAUX, P., 1973. **Introduction to ecology.** John Wiley, New-York, Toronto. ix + 621 p., ill. 18 × 25,5 cm. Relié, prix non indiqué.
- DAGET, J., 1976. **Les modèles mathématiques en écologie.** *Collection d'écologie*, 8. Masson, Paris, New-York. VIII + 172 p. 16 × 23,5 cm. Broché, prix non indiqué.
- DASMANN, R. F., 1976. **Environmental conservation.** 4ième édition. John Wiley, New-York, Toronto. xi + 435 p. 19 × 23 cm. Broché, prix non indiqué.
- LANGE, O. L., L. KAPPEN, E.-D. SCHULZE, 1976. **Water and plant life.** Problems and modern approaches. *Ecological studies*, vol. 19. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York. xx + 536 p., 178 fig. 17 × 24,5 cm. Relié, \$52,80.
- SZABO, I. M., 1974. **Microbial communities in a forest-rendzina ecosystem.** The pattern of microbial communities. Akadémiai Kiadó, Budapest. 415 p., ill. 17 × 24,5 cm. Relié, prix non indiqué.

LE NATURALISTE CANADIEN

Volume 104

May-June 1977

Number 3

CONTENTS

VERDON, R. and E. MAGNIN. Growth in length of the white sucker <i>Catostomus commersoni commersoni</i> (Lacépède) of lake Croche in the Laurentians, Québec	187-195
VERDON, R. and E. MAGNIN. Population dynamics of the white sucker <i>Catostomus commersoni commersoni</i> (Lacépède) of lake Croche in the Laurentians, Québec	197-206
MAGNIN, E. and C. FRADETTE. Growth and diet of the burbot <i>Lota lota</i> (Linnaeus 1758) in several Québec lakes and rivers	207-222
FORTIN, R. and P. FOURNIER. Age and growth of the yellow perch (<i>Perca flavescens</i> Mitchill) of lake Beauchamp, Saint-Donat, Québec	223-227
VEZINA, B. P. Autumnal feeding of the Ruffed Grouse (<i>Bonasa umbellus</i>) in Québec	229-234
LESAGE, L. Immature stages of Staphylinids. I. The larva and the pupa of <i>Staphylinus cinnamopterus</i> Gravenhorst (Coleoptera: staphylinidae)	235-238
BOUCHARD, A., D. BARABE and S. HAY. An isolated colony of <i>Oreopteris limbosperma</i> (All.) Holub in Gros Morne National Park, Newfoundland, Canada	239-244
BIRD, C. J., T. EDELSTEIN and J. MCLACHLAN. Studies on <i>Gracilaria</i> . Experimental observations on growth and reproduction in Pomquet Harbour, Nova Scotia	245-255
BIRD, C. J., T. EDELSTEIN and J. MCLACHLAN. Studies on <i>Gracilaria</i> . Occurrence in Atlantic Canada, with particular reference to Pomquet Harbour, Nova Scotia	257-266
SHORT COMMUNICATIONS	
LEMIEUX, S. A Tufted Duck (<i>Aythya fuligula</i>) in Québec	267-268
VINCENT, B. and G. VAILLANCOURT. New records of leeches (<i>Annelida: Hirudinoidea</i>) for Québec	269-271
GIBSON, R. J. and R. SEARS. An occurrence of <i>Fundulus diaphanus</i> (LeSueur) on the North Shore of the Gulf of St. Lawrence	273-274
BOOK REVIEWS	275-279

AICES écologie de l'orignal moose ecology

Symposium international sur l'écologie de l'orignal
tenu à Québec, Canada, du 25 au 28 mars 1973

International Symposium on moose ecology
held in Quebec City, Canada, 25-28 March 1973

ÉDITEUR EN CHEF/GENERAL EDITOR

J. BÉDARD

Département de biologie, Université Laval

ÉDITEURS ADJOINTS/CO-EDITORS

E. S. TELFER, M. L. WOLFE, J. PEEK, D. W. SIMKIN, P. C. LENT, R. W. RITCEY

Tous les aspects de l'écologie de l'orignal considérés par cinquante-cinq spécialistes de l'URSS, de la Finlande, de la Suède, de la Norvège, des États-Unis et du Canada. Beaucoup plus qu'une compilation d'articles, il s'agit d'une monographie intégrée qui fait le point des connaissances actuelles sur cet ongulé: l'habitat, la nutrition, le comportement, les rapports avec les autres animaux, la dynamique des populations et l'aménagement. Un ouvrage de référence qui restera pendant plusieurs années le plus important jamais réalisé sur l'orignal et sur son rôle dans la forêt boréale.

This is not just an assemblage of articles on moose: it is rather an integrated monograph covering our current knowledge of this most widely distributed ungulate and dealing with Habitat, Distribution, Nutrition, Behavior, Coactions with Other Animals, Population Dynamics and Management. Almost every aspect of the ecology of the animal is reviewed by fifty-five experts from the USSR, Finland, Sweden, Norway, the United States, and Canada. This work should remain for several years to come the most valuable single reference for all those concerned with, either the moose itself or, else, its rôle and importance in the boreal forest.

17 × 25 cm, xii-776 pages, tableaux et figures, \$27.50

**En vente aux
PRESSES DE L'UNIVERSITÉ LAVAL
C.P. 2447, Québec G1K 7R4**

LE NATURALISTE CANADIEN

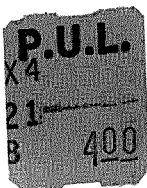
Volume 104

Mai-juin 1977

Numéro 3

SOMMAIRE

VERDON, R. et E. MAGNIN. Croissance en longueur du meunier noir <i>Catostomus commersoni commersoni</i> (Lacépède) du lac Croche dans les Laurentides, Québec	187-195
VERDON, R. et E. MAGNIN. Dynamique de la population de meuniers noirs <i>Catostomus commersoni commersoni</i> (Lacépède) du lac Croche dans les Laurentides, Québec	197-206
MAGNIN, E. et C. FRADETTE. Croissance et régime alimentaire de la lotte <i>Lota lota</i> (Linnaeus 1758) dans divers lacs et rivières du Québec	207-222
FORTIN, R. et P. FOURNIER. Âge et croissance des perchaudes (<i>Perca flavescens</i> Mitchell) du lac Beauchamp, Saint-Donat, Québec	223-227
VÉZINA, B. P. Alimentation automnale de la gélinotte huppée (<i>Bonasa umbellus</i>) au Québec	229-234
LESAGE, L. Stades immatures de Staphylins, I. La larve et la nymphe de <i>Staphylinus cinnamopterus</i> Gravenhorst (Coleoptera: staphylinidae)	235-238
BOUCHARD, A., D. BARABÉ and S. HAY. An isolated colony of <i>Oreopteris limbosperma</i> (All.) Holub in Gros Morne National Park, Newfoundland, Canada	239-244
BIRD, C. J., T. EDELSTEIN and J. MCLACHLAN. Studies on <i>Gracilaria</i> . Experimental observations on growth and reproduction in Pomquet Harbour, Nova Scotia	245-255
BIRD, C. J., T. EDELSTEIN and J. MCLACHLAN. Studies on <i>Gracilaria</i> . Occurrence in Atlantic Canada, with particular reference to Pomquet Harbour, Nova Scotia ..	257-266
COMMUNICATIONS BRÈVES	
LEMIEUX, S. Un Fuligule morillon (<i>Aythya fuligula</i>) au Québec	267-268
VINCENT, B. et G. VAILLANCOURT. Addition à la faune des hirudinées (<i>Annelida: hirudinoidea</i>) du Québec	269-271
GIBSON, R. J. and R. SEARS. An occurrence of <i>Fundulus diaphanus</i> (LeSueur) on the North Shore of the Gulf of St. Lawrence	273-274
REVUE DES LIVRES	275-279



LE NATURALISTE CANADIEN

CN ISSN 0028-0798

DIRECTEUR

G.-WILFRID CORRIVAUT

DIRECTEUR-ADJOINT

MIROSLAV GRANDTNER

SECRÉTAIRE

GUY LACROIX

SECRÉTAIRE-ADJOINT

PIERRE MORISSET

COMITÉ DE RÉDACTION

RENÉ BÉLAND, *Université Laval*

RENÉ BÉIQUE, *Direction générale de la conservation, Ministère des terres et forêts, Québec*

JULIEN BERGERON, *Ministère de l'industrie et du commerce, Québec*

BERNARD BERNIER, *Université Laval*

PAUL BERTHET, *Faculté des sciences de Lyon*

PIERRE COUILLARD, *Université de Montréal*

MICHEL DELSOL, *Faculté catholique de Lyon*

LLOYD M. DICKIE, *Institut d'océanographie, Université Dalhousie, Halifax*

ANDRÉ GAGNON, *Université Laval*

PAUL GERVAIS, *Université Laval*

ROGER HEIM, *Muséum national d'histoire naturelle de Paris*

WILLIAM S. HOAR, *Université de la Colombie-Britannique*

ROBERT LAGUEUX, *Université Laval*

VICTORIN LAVOIE, *Université Laval*

ERNEST LEPAGE, *Saint-Simon, Rimouski*

TREVOR PLATT, *Laboratoire d'écologie marine, Institut océanographique de Bedford, Dartmouth, N. E.*

GASTON MOISAN, *Service de la faune du Québec*

W.E. RICKER, *Office des recherches sur les pêcheries du Canada*

D. M. ROSS, *Université d'Alberta*

HENRI TINTANT, *Faculté des sciences de Dijon*

ADMINISTRATION (abonnements, changements d'adresse, droits de reproduction):

Les Presses de l'Université Laval, Case postale 2447, Québec G1K 7R4

Abonnement annuel

personnel: \$ 12.00 — collectif: \$24.00 — le numéro: \$4.00
(multi-user) — numéros spéciaux: \$10.00

Publication bimestrielle de l'Université Laval. LE NATURALISTE CANADIEN accepte des articles inédits, rédigés en français ou en anglais, découlant de travaux de recherche dans le domaine de l'écologie fondamentale et appliquée (agronomique, forestière), de la systématique, de la morphologie ou des sciences de la terre.

De brèves communications scientifiques seront acceptées pour publication rapide. Elles ne devront pas excéder 1,500 mots, titre et bibliographie compris.

Les manuscrits doivent être adressés au Secrétariat de la rédaction, LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Faculté des sciences et de génie, Université Laval, Québec G1K 7P4, Québec.

LE NATURALISTE CANADIEN est publié avec l'aide du Conseil national de recherches du Canada et du Ministère de l'éducation du Québec.

Répertorié dans Current Contents, Biological Abstracts et Périodex.

Courrier de la deuxième classe — Enregistrement no 1768

Dépôt légal — Deuxième trimestre 1977: Bibliothèque nationale du Québec — Bibliothèque nationale d'Ottawa.

SHELL STRUCTURE IN SESSILE BARNACLES

Edwin BOURGET

Département de biologie (GIROQ), Faculté des sciences et de génie, Université Laval, Québec

Résumé

La microstructure du test calcaire de 28 espèces de Cirripèdes appartenant aux Tetracitidae, Balanidae et Chthamalidae (Balanomorpha) et à *Verruca stroemia* (Verrucamorpha) a été étudiée en microscopie optique et en microscopie électronique à balayage. Les régions de déposition telles que mises en évidence par la distribution des bandes de croissance observées sur des sections du test, montrent que la croissance peut être continue sur la surface interne des plaques ou limitée à des régions bien spécifiques. Une déposition continue sur toute la face interne des plaques de la muraille entraîne la formation de plaques simples formées d'une seule couche, alors qu'une déposition dans deux régions séparées, l'une à la base des plaques pariétales et l'autre à la partie interne supérieure des plaques, a pour conséquence la formation de plaques constituées de deux couches séparées par une discontinuité. Une forme intermédiaire sans discontinuité se rencontre aussi chez certaines espèces. L'analyse par diffraction aux rayons-X des plaques de la muraille de 15 espèces de Balanes ne révèle que de la calcite. La microstructure et l'organisation cristalline du test calcaire des espèces étudiées sont données en détail. Les caractères internes du test apparaissent utiles en taxonomie. Par exemple, la microstructure du test de *Verruca stroemia* est unique: elle possède une seule couche de microcristaux bien orientés. Tous les Chthamalidae étudiés ont un test simple formé d'une couche unique constituée de strates de matières organiques et de prismes irréguliers. Toutefois *Chthamalus rhizophorae*, le seul représentant du groupe *C. hembeli* étudié, possède des structures cristallines additionnelles. Tous les Balanidae ont les plaques de la muraille composées de deux couches, la structure de leur couche externe reflétant bien la complexité de cette muraille. Le genre *Elminius* est exceptionnel. Les plaques de la muraille d'*Elminius modestus* sont constituées de deux couches semblables à celles de *Balanus sp.*, mais les trois autres espèces, *E. simplex* et *E. plicatus* appartenant au groupe *Epopella*, et *E. kingii*, ont une muraille simple contenant une quantité appréciable de matière organique. La structure interne du test du groupe *Epopella* est modelée par les crêtes longitudinales. Les plaques de la muraille de tous les Tetracitinae sont constituées de deux couches, mais ces plaques possèdent une structure lamellaire unique. Les caractères structuraux internes du test sont très utiles lorsque les caractères visibles externes sont insuffisants comme sur des spécimens érodés ou sur du matériel fossile fragmentaire.

Abstract

The shell microstructure of 28 species belonging to 7 genera of the Tetracitidae, Balanidae and Chthamalidae (Balanomorpha) and of *Verruca stroemia* (Verrucomorpha) has been examined by light and scanning electron microscopy. The areas of shell deposition as indicated by the distribution of the growth bands

observed in sections of shell showed that shell growth may be either continuous along the inner surface of the shell plate or confined to specific regions. A continuous deposition along the inner surface of the shell plate is responsible for the formation of a one-layered shell while separate regions of deposition, one towards the basal end of the parietes and the other on the sheath, leads to the formation of a two-layered shell with a discontinuity between the lower parietal series and sheath series of growth bands. An intermediate condition where the emphasis of deposition varies between the regions, can form an inflated upper parietal region, or pseudo-sheath, but with no discontinuity in the shell plate. X-ray diffraction analyses on the wall plates of 15 species of barnacles showed that calcite was the only mineral phase detectable. For each species the layering and the crystalline microstructure is reported in detail. The microstructure of the shell could provide useful criteria for taxonomic classification though more species need to be examined to render the generalisations valid. For example, the microstructure of the shell of *V. stroemia* was unique in having a single layer with orientated microcrystals. All Chthamalid species had single-layered shells stratified by alternate regions of thick organic sheets and irregular prisms, though *C. rhizophorae*, the only representative of the *C. hembeli* group studied shows additional crystalline structure. All Balanid species were two-layered, the microstructure of the outer layer reflecting the known complexity of these shells. *Eliminius* was exceptional, *E. modestus* clearly possessed a two-layered shell, essentially like that of *Balanus*, but the other three species *E. simplex* and *E. plicatus* of the *Epopella* group, and *E. kingii* possessed pseudo-sheaths with considerable amounts of organic matter incorporated. The internal structure of the *Epopella* reflected the peculiar depending ridges. All Tetracitinae were two-layered, but possessed a unique lamellar structure. All these characters become very useful when the readily visible external characters are insufficient, such as in badly eroded specimens or fragmentary fossil material.

Introduction

Previous studies on barnacle shells consist mainly of descriptions of the shell plates and variation of shell shape in relation to ecological conditions (Broch, 1924; Runnström, 1925; Moore, 1935; Casper, 1949; Schäfer, 1948; Gutmann, 1960). Shell growth in relation to ecological conditions is also well documented (Hatton and Fischer-Piette, 1932; Hatton, 1938; Moore, 1934, 1935; Crisp, 1960; Barnes, 1952). There have been several studies on shell formation and general structure (Darwin, 1854; Gruvel, 1893; Bahls, 1903; Krüger, 1940; Costlow, 1956; Klepal and Barnes, 1975a) but only a small number have been concerned with the microstructure of the shell. Prenant (1929) described the structure of some calcified parts in *Pollicipes cornucopiae* Leach with particular attention to the peduncular scales; Gutmann (1960) found a transparent inner layer and a more opaque

outer one in the shell of *Balanus balanoides* (L.), however he did not consider the microstructure in detail; Bocquet-Védrine (1963, 1964, 1965, 1966) deduced that organic layers were intermittently laid down in the shell plates of some operculates and she correlated shell growth with the moulting cycle. Cornwall (1956, 1958, 1959, 1960 and 1962) and Davadie (1963) observed specific patterns, the interlaminar figures, in thick sections of shells. Davadie also studied the shell macrostructure and internal shell patterns of balanids both from Europe and Africa in an attempt to distinguish between species. She also discussed possible evolutionary lines based on these internal shell patterns and advanced the view that the interlaminar figures result from an invagination of the external epicuticle as in the arthropod apodeme; this section of her work was reviewed critically by Newman, Zullo and Wainright (1967) who suggest that the figures

result from the intersection of different planes of shell deposition. Davadie (1963) also gave a description of the orientation of the crystals as seen in transverse section in and around the shell interlaminar figures of *Balanus concavus*.

Newman and Ross (1971) used thin sections of shell in a taxonomical study. However, the crystalline microstructure was not examined but some features seen in section, for instance presence or absence of organic material in the shell were used to distinguish between species and genera of Balanomorpha. More recently Klepal and Barnes (1975b) studied the structure of the shell plates of *Chthamalus depressus* (Poli). Their study showed that the wall plates are laminated with epicuticular sheets separating stacks of prisms. They also showed that the prisms were separated by organic matter.

The present study was undertaken to elucidate the crystalline microstructure of sessile barnacles and to examine the relationship between shell microstructure and classification in Cirripedes.

Materials and methods

Observations on the microstructure of barnacle shells were carried out using both the light microscope and scanning electron microscope (S.E.M.). The specimens used were either killed just prior to examination or preserved in aqueous ethanol.

SPECIES STUDIED

The basic balanomorph systematics as outlined by Darwin (1854) have been subsequently modified mainly by Gruvel (1905), Pilsbry (1916) Nillson-Cantell (1921) and Krüger (1940). More recently the classification of the Cirripedia has

been reviewed by Newman, Zullo and Withers (1969). This general classification has been adopted in this study.¹ The list of the species studied, their systematic position, locality and country of origin are outlined in table I.

LIGHT MICROSCOPY

Transverse, longitudinal and tangential sections were made as shown in figure 1a, e. Thin sections were prepared from shell plates held in plasticine girdles and ground progressively by hand with carborundum powder (4-8 μm) until a satisfactory surface was obtained. After washing with distilled water and drying, the polished surface of shell was mounted on a glass slide with Araldite or Lexite which was allowed to harden. The projecting side of the shell plate was then ground down until a section of suitable thickness was obtained. Shells embedded in Araldite and cut with a diamond saw tended to fracture and this procedure was discarded. Some sections were etched with diaphanol (supplied by G.O. Gurr) in order to highlight growth bands. All sections were studied with a Leitz petrological microscope (Ortholux-Pol, Orthomat photographic accessories) using standard petrological techniques. The molecular orientation of crystals was determined by using a quartz wedge between crossed-polars.

SCANNING ELECTRON MICROSCOPY

Whole, fractured and sectioned shells were examined at higher magnification using the scanning electron microscope. Some shells were freed of tissue by lightly scraping then cleaning by rubbing with alcohol before being fractured. Others, were immersed in sodium hypochlorite after cleaning to remove adhering organic matter, fractured then

¹ Very recent taxonomic changes are mentioned and discussed in Appendix 1.

TABLE I.

Systematic position of the species studied and origin of the specimens examined.

Taxa (after Newman, Zallo & Withers, 1969)	(After Newman & Ross, 1976) ¹	Locality	Country
Class: Cirripedia Burmeister, 1834	unchanged (—)		
Order: Thoracica Darwin, 1854	—		
Suborder: Verrucomorpha Pilsbry, 1916	—		
Family: Verrucidae Darwin, 1854	—		
Genus: <i>Verruca</i> Schumacher, 1817	—		
<i>Verruca stroemia</i> (Müller), 1776 ^{2,3}	—	Plymouth	Great Britain
Suborder: Balanomorpha Pilsbry, 1916	Balanomorpha		
	Superfam: Chthamaloidea Darwin, 1854, N. Status		
Family: Chthamalidae Darwin, 1854	Chthamalidae		
Subfamily: Chtamalinae Darwin, 1854	Chtamalinae		
<i>Chthamalus</i> Ranzani, 1817	<i>Chthamalus</i>		
(<i>Chthamalus stellatus</i> group)			
<i>Chthamalus stellatus</i> (Poli), 1791 ^{2,3}	—	Aberffraw, Anglesey	Great Britain
<i>Chthamalus fragilis</i> Darwin, 1854	—	Virginia Key, Miami	United States
<i>Chthamalus cirratus</i> Darwin, 1854	—	Castro, Chiloé	Chile
<i>Chthamalus angustitergum</i> Pilsbry, 1916	—	Virginia Key, Miami	United States
<i>Chthamalus stellatus bisinuatus</i> Pilsbry, 1916	—	Fortaleza, Ceará	Brazil
(<i>Chthamalus hembeli</i> group)	Subfam: Euraphiinae Newman & Ross, 1976		
(<i>Chthamalus rhizophorae</i> de Oliveira, 1940)	Gen: <i>Euraphia</i> Conrad, 1837		
	<i>Euraphia rhizophorae</i> (de Oliveira), 1940	Ceará River, Ceará	Brazil
Family: Balanidae Leach, 1817	Superfam: Balanoidea Leach, 1817 N. Status		
Genus: <i>Balanus</i> Da Costa, 1778	Balanidae		
	Gen: <i>Balanus</i>		
	(<i>Balanus balanus</i> group)		
<i>Balanus crenatus</i> Brugière, 1789 ²	<i>Balanus crenatus</i>	Menai Bridge, Anglesey	Great Britain
<i>Balanus glandula</i> Darwin, 1854 ^{2,3}	<i>Balanus glandula</i>	Friday Harbour, Washington	United States
	(<i>Balanus amphitrite</i> group)		
<i>Balanus amphitrite amphitrite</i> Darwin, 1854 ²	<i>Balanus amphitrite</i>	Virginia Key, Miami, Fla.	United States
<i>Balanus eburneus</i> Gould, 1841 ^{2,3}	<i>Balanus eburneus</i>	Everglades, Fla.	United States
	(<i>Balanus perforatus</i> group)		
<i>Balanus perforatus</i> Brugière, 1789 ^{2,3}	<i>Balanus perforatus</i>	Plymouth	Great Britain
	Gen: <i>Megabalanus</i> Hoek, 1913		
<i>Balanus psittacus</i> (Molina), 1782 ^{1,2}	<i>Megabalanus psittacus</i>	Chiloé	Chile
	Fam: Archaeobalanidae Newman & Ross, 1976		
	Subfam: Semibalaninae Newman & Ross, 1976		
	Gen: <i>Semibalanus</i> Pilsbry, 1916		
<i>Balanus balanoides</i> (Linnaeus), 1767 ³	<i>Semibalanus balanoides</i>	Menai Bridge, Anglesey	Great Britain
	Subfam: Archaeobalaninae Newman & Ross, 1972		
	Gen: <i>Chirona</i> Gray, 1835		
<i>Balanus amaryllis</i> (Darwin), 1854 ²	<i>Chirona amaryllis</i>	On Ships, Kuwait Harbour	Kuwait
<i>Balanus hameri</i> (Ascanius), 1767	<i>Chirona hameri</i>	Off Isle of Man (Irish Sea)	Great Britain

Taxa (after Newman, Zallo & Withers, 1969)	(After Newman & Ross, 1976) ¹	Locality	Country
Genus: <i>Acasta</i> Leach, 1817 <i>Acasta spongites</i> Poli, 1791	Gen: <i>Acasta</i> <i>Acasta spongites</i>	Martin's Haven, Pembrokshire	Great Britain
Genus: <i>Elminius</i> Leach, 1825 <i>Elminius modestus</i> Darwin, 1854 <i>Elminius kingii</i> Gray, 1831 <i>Elminius plicatus</i> Gray, 1843 <i>Elminius simplex</i> Darwin, 1854	Gen: <i>Elminius</i> <i>Elminius modestus</i> <i>Elminius kingii</i> (see gen. <i>Epopella</i>)	Menai Bridge, Anglesey Maullin Karekare, Auckland Long reef, New South Wales	Great Britain Chile New Zealand Australia
Genus: <i>Pyrgoma</i> Leach, 1817 <i>Pyrgoma milleporae</i> Darwin, 1854 <i>Pyrgoma anglica</i> (Sowerby), 1823	Family: Pyrgomatidae Gray, 1825 Subfam: Pyrgomatinae Gray, 1825 Genus: <i>Savignium</i> Leach, 1825 <i>Savignium milleporum</i> (Darwin), 1854 Genus: <i>Boscia</i> Ferrussac, 1822 <i>Boscia anglica</i> (Sowerby), 1823 Superfamily: Balanomorphoidea Newman & Ross, 1976 Fam: Chelonibiinae Pilsbry, 1916	Jeddah, Red Sea Martin's Haven, Pembrokshire	Saudi Arabia Great Britain
Subfamily: Chelonibiinae Pilsbry, 1916 Genus: <i>Chelonibia</i> Leach, 1817 <i>Chelonibia testudinaria</i> (L.), 1757 <i>Chelonibia patula</i> (Ranzani), 1818	Gen: <i>Chelonibia</i> Leach, 1817	Beaufort, N. C. Beaufort, N. C.	United States United States
Subfam: Tetracitinae Gruvel, 1903 Genus: <i>Tetracitla</i> Schumacher, 1817 <i>Tetracitla coerulea</i> (Spengler), 1790 <i>Tetracitla stalactifera</i> (Lamarck), 1818 ^{2,3} <i>Tetracitla squamosa rufotincta</i> , Pilsbry, 1916 ² <i>Tetracitla squamosa rubescens</i> Darwin, 1854 <i>Tetracitla serrata</i> Darwin, 1854 <i>Tetracitla vitiata</i> Darwin, 1854 ² <i>Tetracitla squamosa japonica</i> , Pilsbry, 1916 ² <i>Tetracitla wireni africana</i> (Nilsson-Cantell), 1932 <i>Tetracitla rosea</i> (Krauss), 1848	Fam: Tetracitidae Gruvel, 1903 Subfam: Australobalaninae Newman & Ross, 1976 Gen: <i>Epopella</i> Ross, 1970 <i>Epopella plicatus</i> (Gray), 1843 <i>Epopella simplex</i> (Darwin), 1854 Subfam: Tetracitinae Gen: <i>Tetracitla</i> <i>Tetracitla coerulea</i> — — — — — — Genus: <i>Tesseropora</i> Pilsbry, 1916 <i>Tesseropora wireni africana</i> <i>Tesseropora rosea</i>	Marquesas, Fla. Jeddah Monte Bello I., Great Barrier reef Misaki Diego Garcia I. Shoal Haven, New South Wales	Philippines United States Saudi Arabia South Africa Australia Japan Chagos Archipelago Australia

¹ Newman & Ross's (1976) revision appeared in the final stages of preparation of this paper. For a discussion of their work the reader is referred to the APPENDIX.

² Species used for the study of organic matrices

³ Species used for X-ray diffraction analyses.

etched with HCl (0,5N) for one minute. The best results were obtained by treating shell sections with sodium hypochlorite for one hour to digest some of the organic matrix which obscured the fine crystalline structure and then etching the shell with dilute HCl (0,5N) for one minute. All shells were mounted on aluminium stubs with Eastman Kodak 910 adhesive, coated with evaporated carbon and gold palladium in an AEI Metrovac coating unit and then examined in a Cambridge Mark IIa Stereoscan at operating voltages of 10 and 30 kV.

In order to study the organic matrix of the shell, the exterior of shells was first cleaned by immersing in sodium hypochlorite for several hours. This bath in hypochlorite appeared to have no harmful effects on the internal matrix. The shell plates were then decalcified slowly over a period of a few days in several changes of a small volume, approximately 5 ml, of 5% EDTA. Other shells were decalcified using 0,1N to 0,5N solutions of HCl. Once decalcified the matrices were washed carefully in deionized water. Special care was taken to ensure the matrices were kept in a relatively high volume of liquid to prevent collapse. The immersed matrices were quenched in liquid nitrogen then freeze-dried. Depending on the species, some matrices were better prepared in HCl, others in EDTA. An alternative preparative technique, that of critical point drying was used without much success. All matrices were mounted and coated as described earlier.

X-RAY DIFFRACTION ANALYSIS

For mineral identification, whole barnacle shells were reduced to a fine powder by brief mechanical grinding and mounted in a Philips diffractometer (CuK^a, Ni filtered radiation, 40 kV, 20 mA; slit systems 1°/0,1 mm/1°; scanning speed 1/8° 20/min; damping 8 sec.).

Barnacle shell structure

SHELL MACROSTRUCTURE

The shell of a sessile barnacle is shown diagrammatically in figure 1a. It consists of a ring of overlapping calcareous plates in the form of a truncated cone. The wall plates vary in number in different species and their arrangement is of great importance in classification (see Darwin, 1854). The shell plates are in close contact with an underlying hypodermis which is concerned directly with their formation and structure. Each wall plate is composed of a central part, the paries (plur. parietes). Overlapped portions are called alae. If the overlapping portion differs from the paries in its manner of growth (Pilsbry, 1916) it is called a radius (fig. 1b). A membrane supporting the operculum, closes the orifice leading to the mantle space in which the soft parts are contained (fig. 1a, e).

A thin cuticular membrane (epicuticle), covers the whole external surface of the shell; it is modified into thick leathery membranes at the junction of the shell plates and opercular plates and at the inner edges of the opercular plates. The epicuticle covering the wall plates is continuous with the membrane forming the base of some species (fig. 1e). In other species, however, the membranous base is replaced by a calcareous base which embeds the cuticle of the basal area. Both membranous and calcareous bases are cemented to the substratum by the secretion of the adult cement glands (Darwin, 1854; Walker, 1970).

The shell wall plates are usually reinforced in their upper part surrounding the operculum by a calcareous thickening, the sheath (Darwin, 1854), to which the opercular membrane is attached. The sheath may be apposed to the parietes and separated from it by a

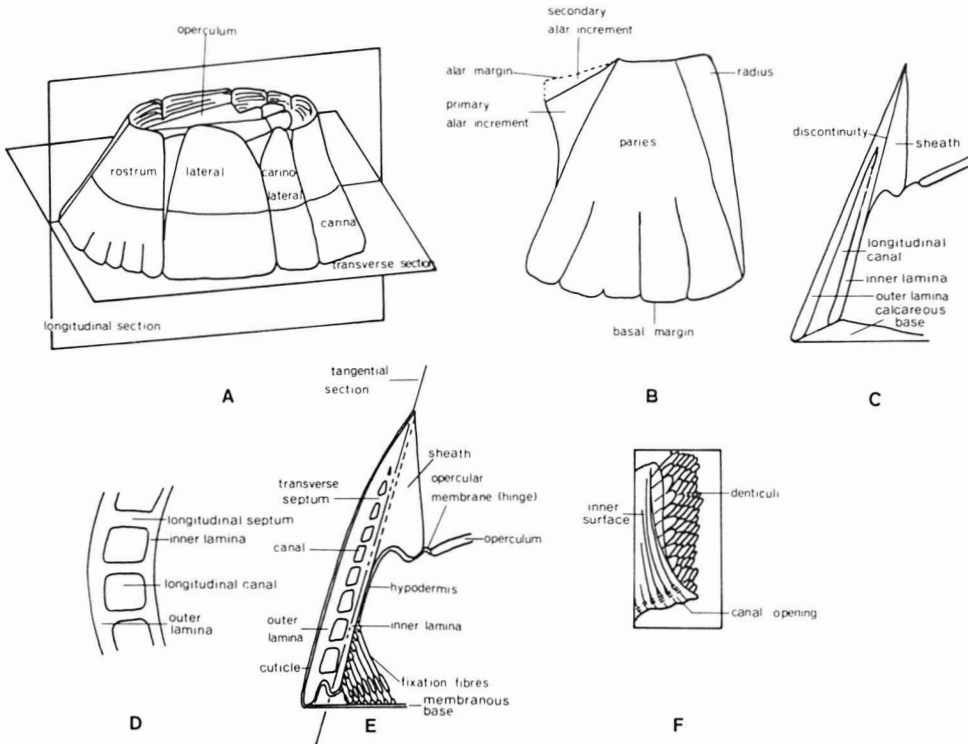


Figure 1. Diagram of the shell and shell plates of a balanomorph. (A) Sideview of a barnacle showing longitudinal and transverse planes of section. (B) A typical lateral plate showing the paries, the ala and radius. (C) Radial section of a shell plate showing the position of the sheath and longitudinal canals. (D) Transverse section showing inner and outer laminae and longitudinal septa. (E) Transverse section showing soft parts associated with the shell. (F) Sideview of radius showing denticuli.

discontinuity (fig. 1c, 1e) but in some species the thickened part is not distinct from the parietes and may aptly be called a pseudosheath (fig. 29a).

The shell walls differ greatly between taxa. In some, the parietes are solid while in others they are porose and enclose spaces from the apex to the base, the longitudinal tubes or canals (fig. 1c, 1d, 1e). These canals separate the parietes in two portions located between the canals and the outer surface, the outer lamina, and that between the canals and the inner surface, the inner lamina (fig. 1c, 1d, 1e). Calcareous partitions separating the longitudinal canals from each other are called longitudinal septa (fig. 1d). In some species longi-

tudinal canals also possess partitions, the transverse septa, which delimit small chamber-like spaces (fig. 1e). In others the canals may become secondarily filled with calcareous material forming solid columns of shell material. The calcareous base may also be solid or show canals radiating from the initial point of attachment.

The ala is solid, as is the radius in most species. The edge of the radius can be smooth, or crenulated with septa or denticuli arranged parallel to the base (fig. 1f). In some taxa, the radii have canals running parallel to the base. The ala located mostly in the upper part of the shell plate is solid and generally thin. In most species the ala consists of

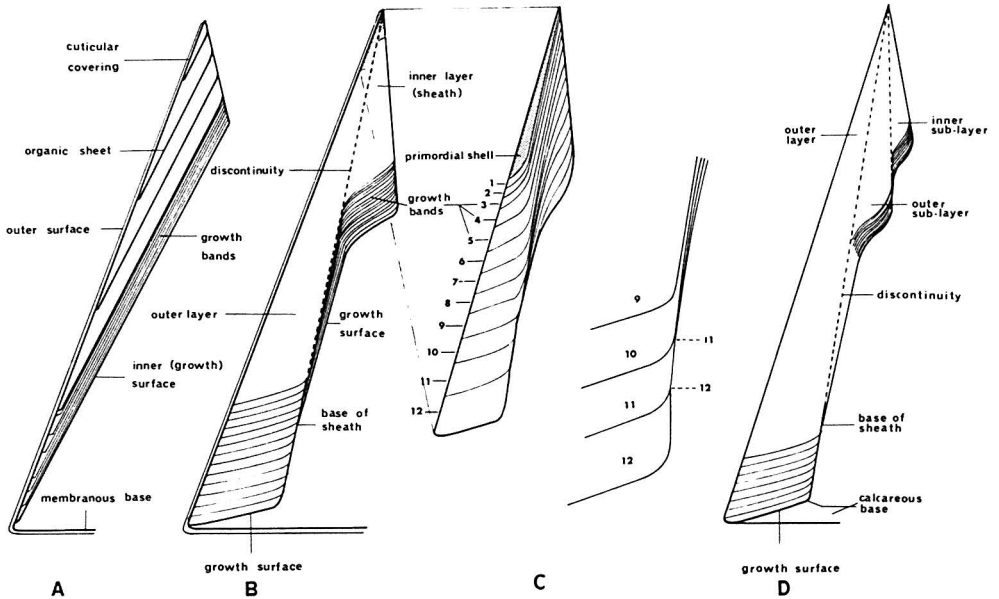


Figure 2. Diagram of longitudinal sections of shell plates from different species illustrating the banding and layering of the shell: (A) in a one-layered type of shell, *Chthamalus stellatus*; (B) in a two-layered type of shell, *Balanus balanoides*; (C) change in the shell banding of a very young barnacle showing the break of continuity of the bands and enlargement of basal part. (D) A section of *Tetracita squamosa stalactifera*, showing the sublayered inner layer.

two distinct regions; there is the region adjacent to the paries, the primary alar increment, and the region surmounting the primary alar increment, the secondary alar increment or welting (Newman and Ross, 1971) (fig. 1b).

SHELL BANDING AND LAYERING

In longitudinal sections of the parietes of most species, it is possible to recognise under the light microscope the presence of numerous parallel light and dark bands within the calcified structure of the shell, with every appearance of being successively deposited upon each other and hence called "growth bands" (figs 2 and 6). The evidence that they are in fact growth bands has been given by Bourget and Crisp (1975b). In addition it was also shown that successive bands were formed at periods of immersion and separated by periods of exposure, and that the faster the growth

rate the wider the bands. Hence, the pattern of banding can be used to indicate how and where growth has taken place, and to understand the mode of growth of individual shell plates.

In some species growth took place continuously along the entire internal surface of the shell plate so that the bands seen in longitudinal section extend the whole length of the shell plate as a single series (fig. 2a). Such shell plates are said to be one-layered. In other species shell material is not deposited throughout the entire inner surface but deposition after a certain stage in development occurs only in specific regions. At the basal margin of the paries where there is an increase in the height and width of the shell plate, and along the upper half of the shell plate where there is a lengthening and thickening of the sheath (fig. 2b). Consequently, at the intervening region

where no further deposition is taking place, approximately where the fixation fibres are inserted (fig. 1e), the growth bands are infinitely thinner and the two series of growth bands forming the lower paries and sheath respectively are separated by a discontinuity. In figure 2b the discontinuity between the lower parietal series and sheath series of growth bands is shown as a broken line. Such shells are said to be two-layered. The shell layers may therefore be defined as those parts of the shell formed by regular series of growth bands. In some shells the rate of deposition of the sheath is not uniform throughout, though at no point does it cease altogether. This leads to a sigmoid series of growth bands (fig. 2d) which give the appearance of being almost discontinuous and therefore of dividing the sheath into two sublayers. These will be called the "outer sublayer" (abutting to outer layer of the shell) and the "inner sublayer" (towards the inner rim of the shell). The distinction between shell layers, as defined above depends on the extent to which the growing regions of the shell are separated by non-growing regions. Thus the part of the shell plate at the extreme upper end of the paries, which represents the condition when the primitive one-layered shell of the just metamorphosed barnacle was laid down, shows no discontinuity (fig. 2c, bands 1-7). Sigmoid bands follow a little lower down (fig. 2c, bands 8-10), but later as growth proceeds a discontinuity develops as the growth region of the sheath and that of the lower and of the paries separate (fig. 2c, band 11 and later).

The above description has avoided the complication related to the formation of the canals in the shell plates. In most species (e.g. *Balanus* sp.) denticles develop on the outer lamina at the basal margin of the plate and the inner lamina is secondarily added to form the

canals (Costlow, 1956; Newman, Zullo and Wainright, 1967). In others, particularly those with supplementary canals (e.g. *Tetraclita* sp., *Balanus pallidus*) shell deposition along a short stretch of the hypodermis at the lower border of the paries slows down or ceases relative to the rest so that this becomes enclosed by the adjacent growing borders, forming a tube open to the mantle cavity. The tube or canal system is said to separate the two shell laminae, inner and outer. It should be made quite clear that in the two-layered shell the inner and outer laminae are both formed from the outer shell layer, and that the sheath which is formed from the inner shell layer, is a separate structure and should not be included in the definition of the inner lamina.

Sections cut at the lower inflated end of the sheath, where the paries is thickest and just above insertion of the opercular membrane, clearly show the contribution of the inner and outer layers of the shell to the overlapping radii and alae. The basic one-layered shell (fig. 3a) can be compared with the two-layered non-porose shell (fig. 3b), the two layered porose shell (fig. 3c) and the two-layered shell in which the inner layer is subdivided (fig. 3d). It will be seen that in general both inner and outer shell layers participate in the overlap of the plates (fig. 3, b, c). However, in *Tetraclita*, where the inner layer is divided, the innermost sublayer does not always form part of the overlap but may contribute to locking the shell plates into position (fig. 3d).

Newman and Ross (1971) stressed the confusion existing over Darwin's (1854) definition of the sheath. Darwin (1854) considered the sheath as the "thickened, upper internal portion of the walls or shell, together with the alae themselves". The confusion arises from neglecting to define all boundaries. Newman and Ross (1971, p. 146), basing

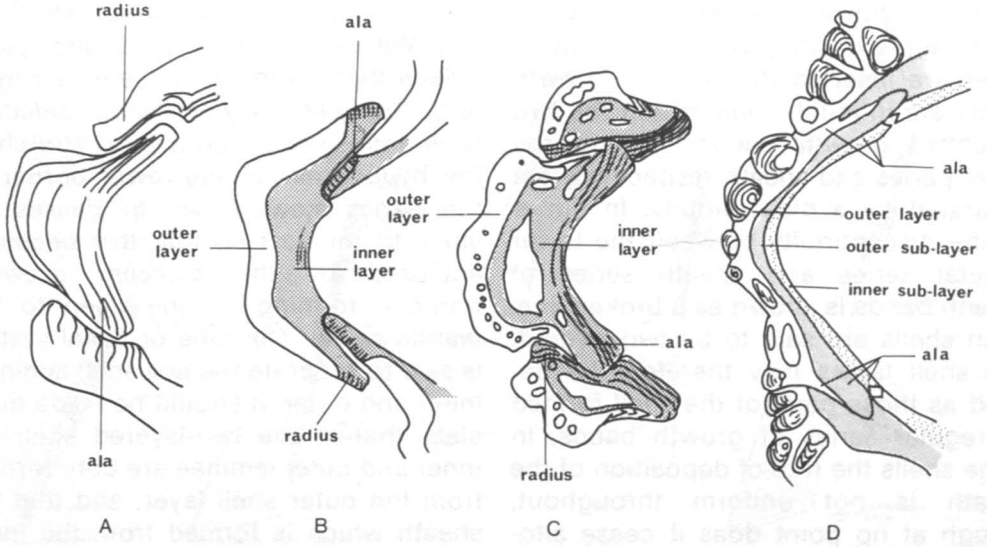


Figure 3. Transverse sections in the inflated part of the sheath at the junction between the carina and lateral plates showing the distribution of the different shell layers in the alae and radii: A) in the one-layered *Chthamalus stellatus*; B) in the solid two-layered *Elminius modestus*; C) in the porose two-layered *Balanus balanoides*; D) in the porose two-layered *Tetracilita squamosa stalactifera*. (*Tetracilita* usually lacks a true radius).

their observations on the internal surface features, considered the opercular membrane to be the lower limit of the sheath, and that laterally, the "line or lines formed by the alae along the articular surfaces and/or by the superior alar margin or margins". Vertical sections showed that structurally the opercular membrane was not the lower limit of the sheath (fig. 2b). As seen above, (fig. 3a, b, c) the longitudinal discontinuity between the laminae (outer and inner lamina) and the sheath was the only structural boundary separating the sheath from the rest of the shell paries. Therefore, the sheath is defined herein as the reinforced innermost layer, which is secondarily deposited, and although mostly developed above the opercular membrane may extend as a very thin layer below the operculum. Laterally, the boundary is the junction line with the adjacent ala and/or alar margins where there is an abrupt change in direction of the surface growth marks.

However, it will be seen from figure 3b, c, that in some forms the sheath can be continuous in material with the radii.

INTER-AND INTRALAMINATE FIGURES

In most barnacles with calcareous bases there exist a complex interlocking between the cemented base and the shell wall plates. As in barnacles with a simple membranous base however, the hypodermis must be inserted between the parietes and the base in order to allow accretion of shell. The hypodermis must therefore conform, in a complex manner, to differential secretory activity (see Newman *et al.*, 1967). Whenever the hypodermis conforms sharply, it will lay down two series of shell layers which abut at the points successively occupied by the crest in the hypodermis (fig. 4c, d). The boundaries so formed can be seen as dark lines within the structure of the shell. Adjacent opaque areas have a high organic matrix content (Newman *et al.*, 1967).

Most barnacles with canals in the base and parietes display at the basal termination of the wall plates a series of pinnate ridges projecting downwards and fitting exactly into corresponding depressions in the base. The main axis of the ridge is a longitudinal septum before the inner lamina has been formed. It may bear relatively short lateral extensions or teeth (fig. 4a). All these processes are thin wedges, their lower ends terminated in knife wedges corresponding to positive crest of the hypodermis and fitting into slots in the base. Because of the acute angle of deposition of the hypodermis lining the crest there arises within the ridges and projected exactly above each knife edge, a fine discontinuity or boundary between the layers of accretion. In longitudinal section these lines will appear just like the tips of the wedges themselves. The wedge-like prolongations are formed by parts of the hypodermis which lay down calcite in advance of the rest of the lower border of the shell plate (Costlow, 1956); however, the remaining hypodermis which forms the bulk of the inner and outer laminae continues to secrete behind the teeth, and eventually covers them with calcite laid down along the normal plane of deposition of the base of the parietes. Consequently there is a discontinuity between the calcite of the teeth and the enclosing calcite of the inner lamina. When the parietes are sectioned above the base, the boundary between the column of calcite corresponding to the base of the tooth and the general matrix of the shell shows as a linear pattern (fig. 4b) with a line along its major axis corresponding to the junction of the convergent layers of calcite originally meeting at the tip of the wedge. In tangential section these layers appear as a tier of Vs, the discontinuity being at the base of the V (fig. 4d). Thus the interlaminar figures as they are called,

first discovered by De Alessandri (1895) studied later by Cornwall (1956, 1958, 1959, 1960, 1962) and Davadie (1963), exactly pattern the form of the septa and its teeth, as Newman *et al.*, (1967) first demonstrated. Similar wedge-shaped or pillar-like projections may be formed radially on the outer lamina projecting into the longitudinal canals and also produce lines of discontinuity in the outer region of shell sections. However, the intralaminar ridges are generally fine and details of the crystallites associated with them cannot always be seen.

SHELL TUBULES AND SETAE

In many species a series of setae form at the basal margin at each moult (Bourget and Crisp, 1975a, b). Since each seta is formed by a trichogene, a specialised hypodermal cell, and remains connected with it by a strand of tissue, the setae are necessarily associated with pores running in the shell from its inner to its outer surface (Bocquet-Védrine, 1966). If the shell is decalcified the organic tubule lining and contents can be clearly seen; they can also be seen in shell sections (fig. 7). I shall refer to the small perforations as "tubuli" or "tubules" after Darwin (1854), to distinguish them from the "longitudinal canals" which are major features of porose shell plates. In solid shells (fig. 5a) the tubules run directly between the outside and inside of the shell, they do not usually run parallel to the growth lines, and may exhibit sharp changes in direction.

In species with longitudinal canals in the parietes, the trichogene may be or come to lie in a longitudinal canal (fig. 5b) so that the tubule penetrates the outer lamina and possibly part of the secondarily deposited material filling the canal above the hypodermis.

The setae of the hirsute ridge of some species are multiple and the tubules in

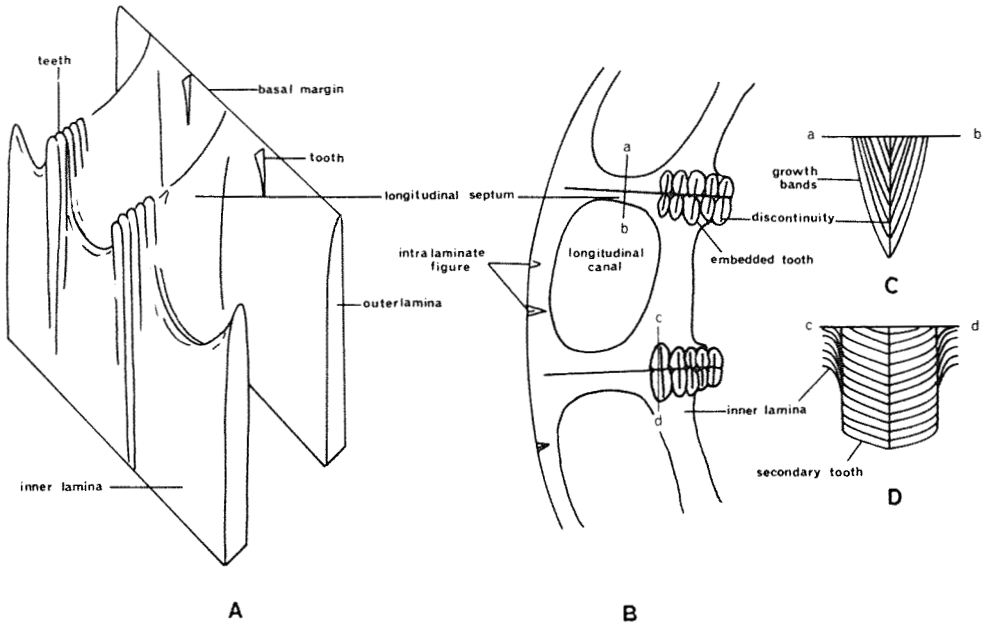


Figure 4. Interlaminare figures in shell wall of a young *Balanus perforatus*. A) View of basal margin of shell plate showing septa and secondary teeth. B) Transverse section in the lower part of the shell plate showing intra- and interlaminare figures. C) Tangential section in the lower part of longitudinal septa showing V-shaped growth bands and discontinuity. D) Tangential section of a secondary tooth showing orientation of bands and deposition of adjoining inner lamina.

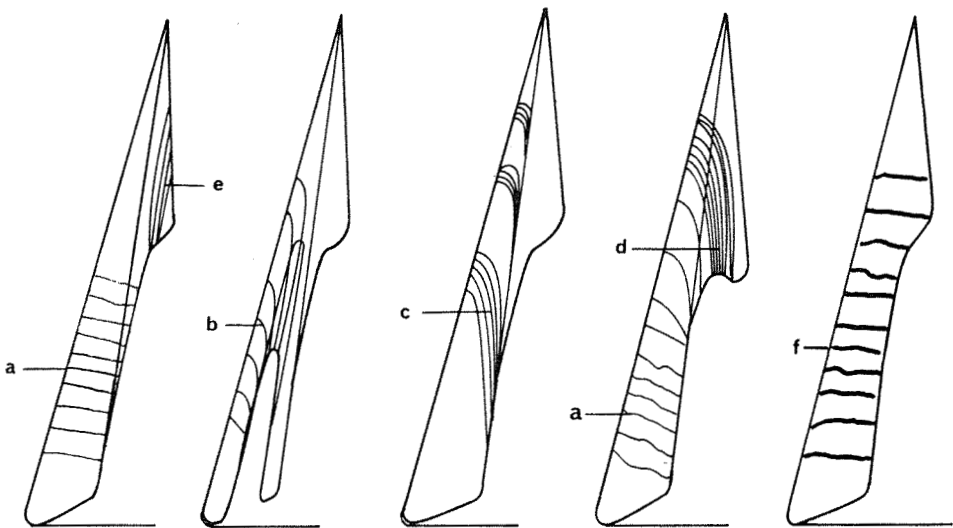


Figure 5. Longitudinal sections of shell plates showing the position occupied by the tubules in different species, (a-f, for details see text).

the shell are correspondingly grouped in bundles (fig. 5c). In *Acasta spongites* the tubules terminate on the surface of calcareous projections, but are similarly grouped in sections of the shell. It should be noted that the calcareous projections are distributed in rows like the setae of other species.

Setae of essentially similar form are found on the opercular valves and on the sheath. Tubules presumably associated with the latter pass from the inner surface of the crown, above the opercular membrane, to the active hypodermal layers forming the internal part of the sheath below the opercular membrane (fig. 5e). A remarkable set of tubules were seen in *Balanus amphitrite*, *B. eburneus*, *B. amaryllis* and *B. hameri*. They ran from the upper external surface of the shell across the discontinuity between the two shell layers, terminating in the internal region of the sheath (fig. 5d).

In *Verruca stroemia* there were two types of tubules, the smaller, 2 or 3 μm in cross-section and some much larger up to 35 μm across (fig. 5f). These large tubules are lined with organic material (fig. 8) and open as funnel-shaped depressions on the inner face of the shells (fig. 9).

SURFACE OF THE PARIETES

The outer surface of the parietes has numerous ridges parallel to the plane of the base and these are formed continuously as the animal grows (Bourget and Crisp, 1975b). Some ridges associated with moulting may be thicker and bear setae. As the animal grows these setae come to lie on the outside of the parietes, forming the hirsute ridge (Bourget and Crisp, 1975b) each ridge corresponding to a moult. Darwin (1854, p. 59-60) described clearly the appearance and origin of these setae. The setae usually stand each on a small

raised dome on an annular ridge (figs. 10 and 11). The system of ridges and hairs have been called "hirsute ridges" to distinguish them from intervening ridges (figure 10) which are not formed in relation to a moult (Bourget and Crisp, 1975b).

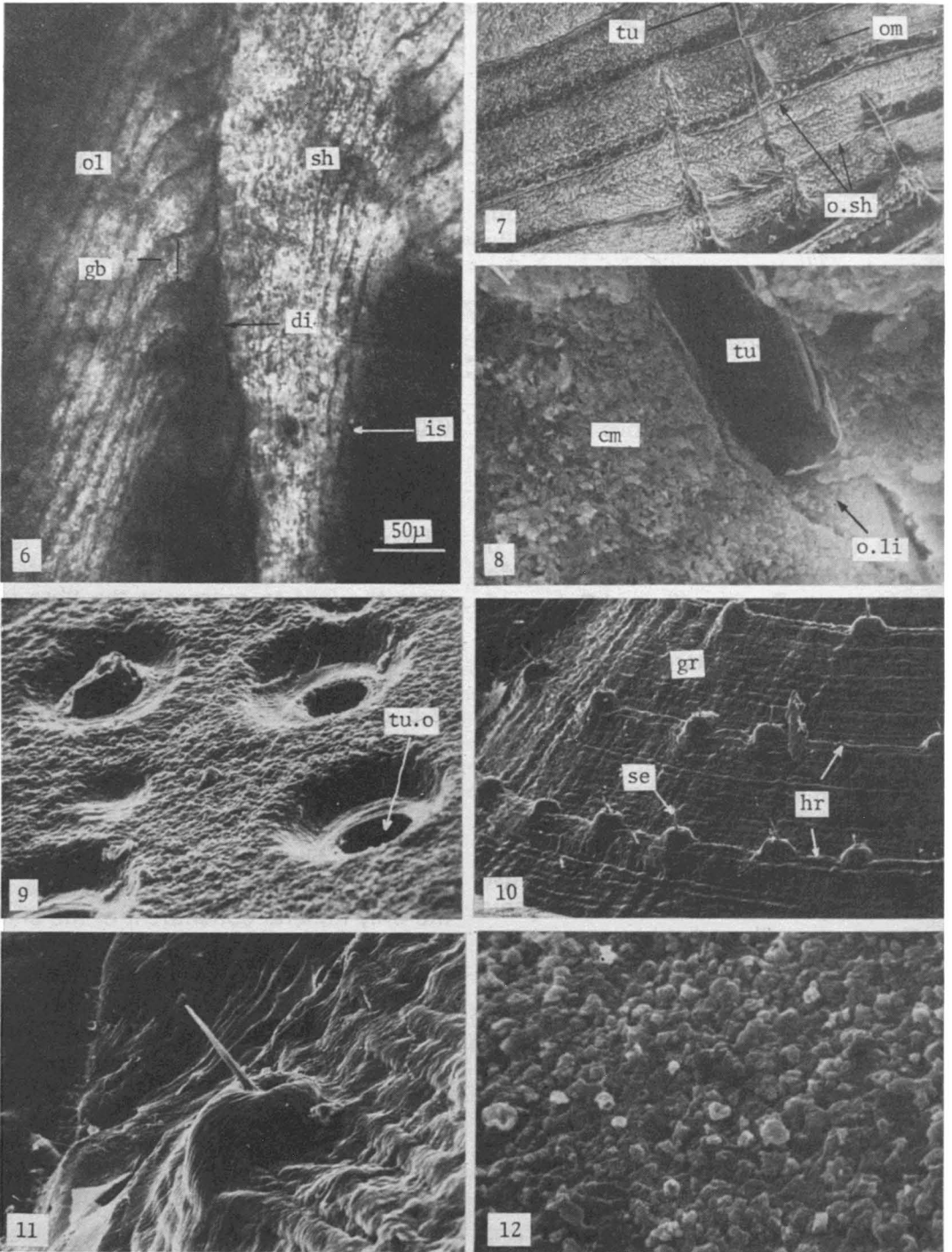
The inner surface of the parietes is usually smooth with only very fine crystals in evidence (fig. 12), but when etched the compartmented structure of the organic matrix becomes evident (fig. 13). The lower part of the inner parietal surface is known to carry the insertions of the long tendons of the fixation fibres (fig. 1e). When this region is examined with the stereoscan, isolated groups of pits were seen which were thought to represent the fibre insertions (fig. 14), since their diameter (8-10 μm) roughly corresponded with the diameter of the tendon insertion (7-8 μm) measured in the tissue sections.

MINERAL CONSTITUENTS

The mineralogical composition of the barnacle skeleton was studied by Meigen (1903) who identified calcite as the only mineral constituent of the shell plates. However, more recently, Lowenstam (1964) showed that the calcareous bases of *Tetraclita squamosa stalactifera*, *Tetraclita porosa viridis* and *Catophragmus imbricatus* were composed of aragonite. X-ray diffraction analysis of the shell of 15 species of the barnacles studied (see Table I) showed that calcite was the only mineral phase of calcium carbonate detectable in the shell wall plates. Amounts of aragonite below about 3% of the total weight would not be detectable with the method used. Bases were not however analysed.

Shell crystalline structure

By examining sections of the shell under crossed polars the extinction



Figures 6-12. 6) Etched longitudinal section of a shell plate of *Balanus balanoides* showing the distribution of the growth bands at the junction of the outer layer and sheath. Differential rate of deposition in the outer layer shows the first steps in the formation of a canal. In polarized light with crossed polars; 7) Longitudinal section of a shell plate of *Chthamalus stellatus* showing tubules traversing the shell. (S.E.M. $\times 197$); 8) Longitudinal section of a shell plate of *Verruca stroemia* showing a larger tubule and organic lining. (S.E.M. $\times 1900$); 9) Inner surface of a shell plate of *Verruca stroemia* showing the funnel-shaped openings of large tubules. (S.E.M. $\times 1500$); 10) External surface of the shell of a juvenile specimen of *Balanus balanoides* showing hirsute and intervening ridges. (S.E.M. $\times 160$); 11) *Balanus balanoides*. Detail of a single seta and supporting dome; (S.E.M. $\times 800$). 12) Inner surface of a shell plate of *Balanus balanoides* showing the granular appearance of the shell material. (S.E.M. $\times 3200$). For meaning of symbols, see at the end of article.

direction can be established, and when sections are sufficiently thin and crystals well formed, the fast and slow axes can be distinguished. In most shells where an extinction direction corresponding to the fast axis (optic or c-axis) of the calcite crystals can be established its direction is usually orthogonal to the growth bands, or where the bands are not obvious, to the plane of the secreting hypodermal sheet. Not every crystal becomes extinguished at the same angle, but the angular variation between the optic axes of the different crystals in the same region of the shell is usually small. Some areas of shells, however, contain small crystals which are wholly disorientated relative to each other so that there is no resultant pattern of extinction (fig. 15). In molluscan shells this condition is called "granular" because the disorientated crystallites are small and irregular, and cannot therefore be seen individually under the polarizing microscope.

However, very occasionally shells were found which contained large crystals or aggregations of crystals with had no resultant orientation but which were visible individually under the polarizing microscope (e.g. *Pyrgoma anglica*, outer layer). They resembled the "granular" regions in being disorientated, but did not consist of small irregular crystals. I shall refer to these as regions of disorientated prisms and retain the term "granular" to describe regions of very fine grains or crystallites, essentially disorientated. The uniformly orientated microcrystals of the structures referred by malacologists as "homogeneous" will be called "orientated microcrystalline" structure. An example of an orientated microcrystalline structure can be found in the shell of *Verruca stroemia*; the crystallites have their extinction positions orientated at right angle and parallel to the plane of the secreting

hypodermis lining the interior of the shell.

VERRUCIDAE

Genus *Verruca*

Verruca stroemia

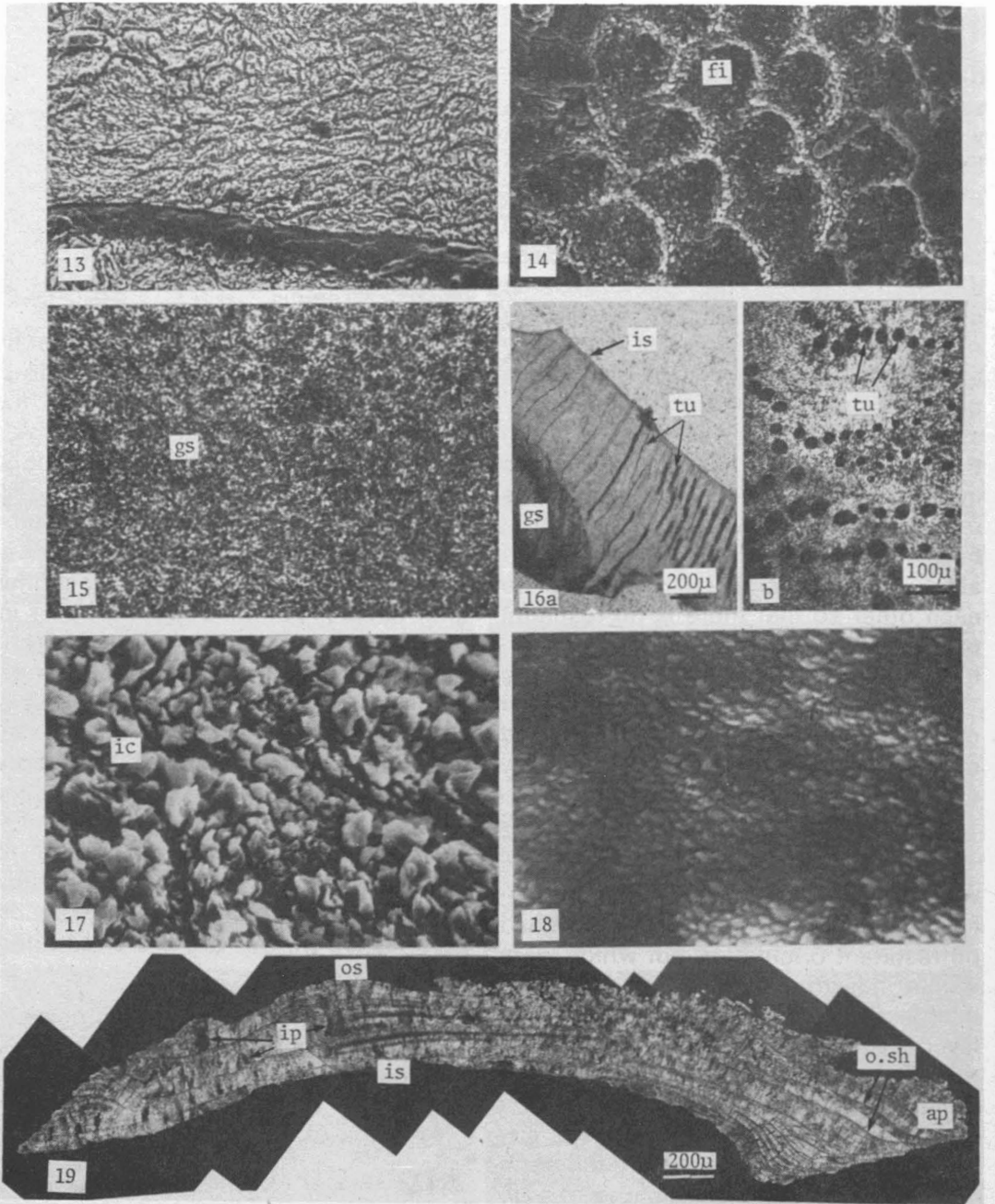
The parietes of *Verruca* show no growth bands, but there is an abrupt demarcation between an inner and outer region (fig. 16). The outer region consists of irregular crystals (granular structure) of approximately 1 μm (fig. 17). Contrary to Darwin's (1854) statement, the crystallites are invested by organic sheets which can be identified after decalcification. The inner layer including most of the radii and alae, and the whole of the opercular plates appear much more transparent and consist of very small roughly rhomboidal crystals (fig. 18) whose extinction directions under crossed polars are orientated along and at right angle to the inner surface. The tips of the radius and ala however contain some larger crystals visible under the polarising microscope, but they are without any preferred orientation.

The unique system of pores containing organic substance described above penetrate both regions of the shell (figs. 16a, b).

CHTHAMALIDAE

Genus *Chthamalus*

The shells of all *Chthamalus* species examined consist of a single layer, that is a single series of growth bands running parallel to the inner surface of the shell. Superficially the inner surface appears to have a sheath, being thickened in the region of the insertion of the opercular membrane and above. But a careful examination of the growth



Figures 13-19. 13) Strongly etched inner surface of a shell plate of *Chthamalus stellatus* showing organic boundaries separating aggregated prisms. (S.E.M. $\times 850$); 14) Inner surface of a shell plate of *Balanus balanoides* showing the pits made by the insertion of the fixation fibres. (S.E.M. $\times 1\,400$); 15) Section of a shell plate of *Tetraclita squamosa rufotincta* showing small crystals wholly disorientated relative to each other found in granular structure. In polarized light with crossed polars; 16) (a) Longitudinal section of a shell plate showing large and small tubules which traverse the shell of *Verruca stroemia*. With light microscope. (b) Longitudinal section of a shell plate of *Verruca stroemia* showing the regular distribution of the large tubules. In polarized light with crossed polars; 17) Transverse section of a shell plate of *Verruca stroemia* showing the irregular crystals of the granular region. (S.E.M. $\times 4\,600$); 18) Longitudinal section of a shell plate of *Verruca stroemia* showing small regular crystals of the orientated microcrystalline structure. (S.E.M. $\times 4\,200$); 19) Longitudinal section of a shell plate of *Chthamalus stellatus* showing stratified and orderly tiered arrangement of the prisms. In polarized light with crossed polars.

bands (fig. 19) shows them to be continuous with no sharp division between a sheath and an outer parietal layer. The thickened structure may aptly be called a pseudosheath.

The crystallites forming the shell of *C. stellatus*, *C. fragilis* and *C. cirratus* are aggregated into irregular prisms which behave as single crystals. The prisms, up to 200 μm in length, have their long axis parallel with their optic and run out radially from the hypodermis to varying distances from the outer surface (fig. 19). In *C. fragilis* some extend the whole thickness of the paries (fig. 20). In tangential section viewed under crossed polars (fig. 21) the individual prisms can be seen interlocking with various degrees of brilliance. Evidently the crystallites in each prisms are similarly orientated, but there are variations in orientation between the individual prisms. In the shell of *C. stellatus angustitergum* and *C. stellatus bisinuatus* the prisms are small and often interspaced by granular structure.

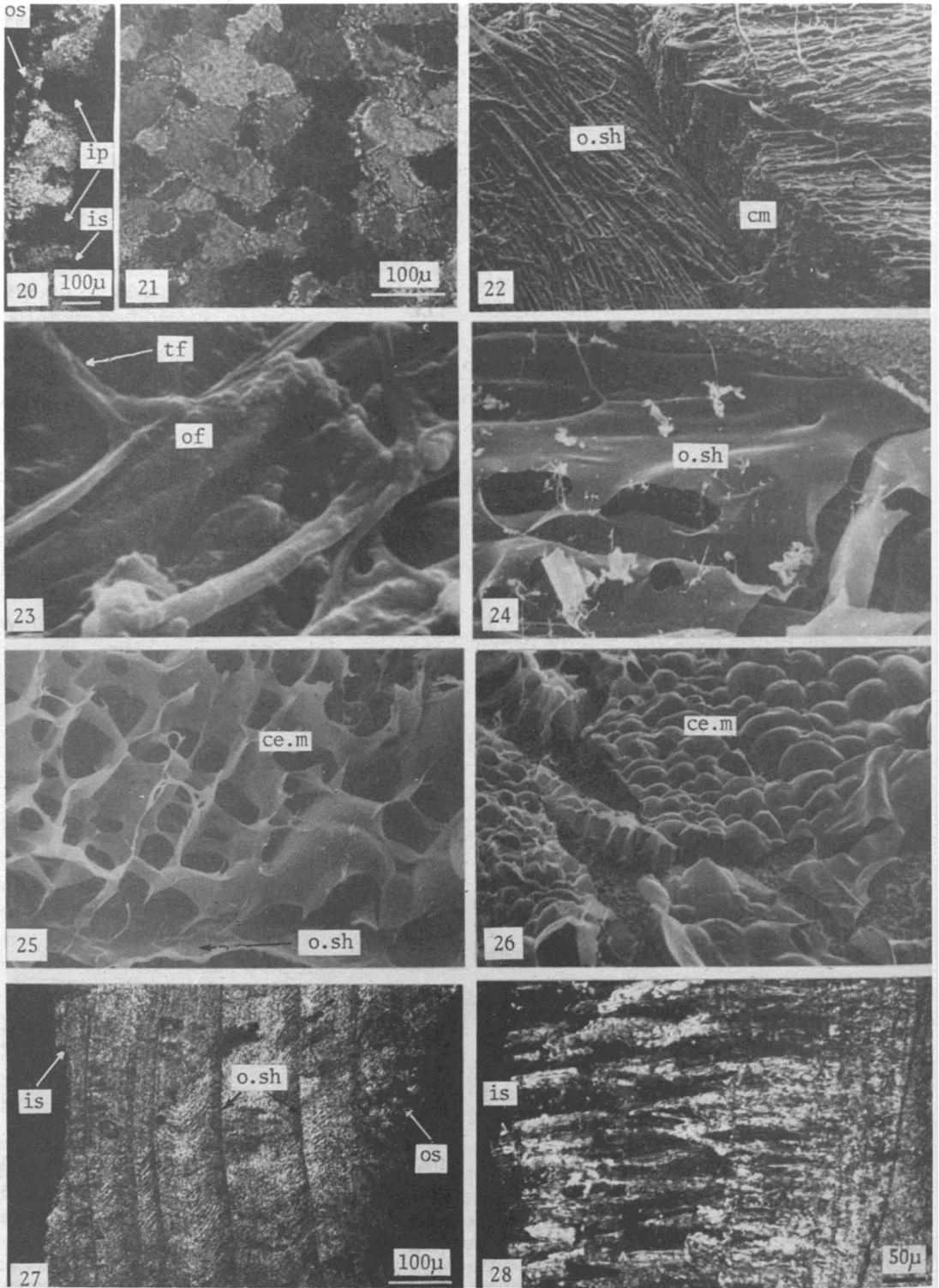
The crystallites in *Chthamalus* shells are embedded in extensive sheets of organic material which can be seen after shattering, sectioning or decalcifying the shells. There are clearly visible major sheets of organic matrix (fig. 19, and fig. 22), each separating a number of growth bands or strata. The number of such sheets appear insufficient for each to represent an ecdysis as Bocquet-Védrine (1963) suggests. Moreover they appear to be complex assemblages of sheets and fibres, quite different from a simple layer of integument. Fractured shells (fig. 22) reveal the fibrous elements forming some sheets. At higher magnification the fibres are clearly united by traverse bridges of finer organic fibrils (fig. 23). Decalcified material includes smooth sheets (fig. 24) which also probably formed part of the

organic sheets separating the strata of shell.

If the etched sections are examined closely (fig. 7) a fine network of organic material can be seen extending throughout the shell strata between the main organic layers. The matrix is thought to be compartmented and possibly to enclose crystallites. In decalcified material a compartmented matrix can be identified (figs. 25, 26) which could correspond with the fine network seen in figure 7. Sections of *Chthamalus bisinuatus* (fig. 27) *C. rhizophorae* and *C. cirratus* have a similar pattern of major organic layers and intervening zig-zag network, hence the description is probably true of the genus as a whole. It is important to note that the integrity of crystal orientation appears to show some independence of the organic framework and will pass through the major sheets separating the calcareous strata.

Chthamalus rhizophorae was unique in possessing an additional thin stratum, 50 μm in thickness, outside the normal calcite-organic layers. Growth bands could not be made out in this region, but the crystallites, 5 μm in length were fibrillar and convergent, their optic axes running in a fan-shaped array outwards and towards the basal end of the parietes (fig. 29a). If we assume that the hypodermis forming the convergent structure was at right angles to the crystal axes, their arrangement suggests that the hypodermis forming the outermost part of the shell might have been separately active from that forming the inner sheets and recurved upwards (fig. 29c).

Another unique feature of *Chthamalus rhizophorae* is a well defined wedge-shaped transparent zone separating the pseudosheath from the rest of the shell (fig. 28, 29). In this zone the crystals are very strongly orientated, not exactly



Figures 20-28. 20) Longitudinal section of a shell plate showing the large irregular prisms running across the shell of *Chthamalus fragilis*. In polarized light with crossed polars; 21) Tangential section of a shell plate of *Chthamalus stellatus* showing the interlocking arrangement of the large irregular prisms. In polarized light with crossed polars; 22) Fractured shell plate showing the rope-like organic fibres forming the tangential organic sheets of *Chthamalus stellatus*. (S.E.M. $\times 500$); 23) Transverse bridges of organic material joining the rope-like fibres of the tangential organic sheets of *Chthamalus*

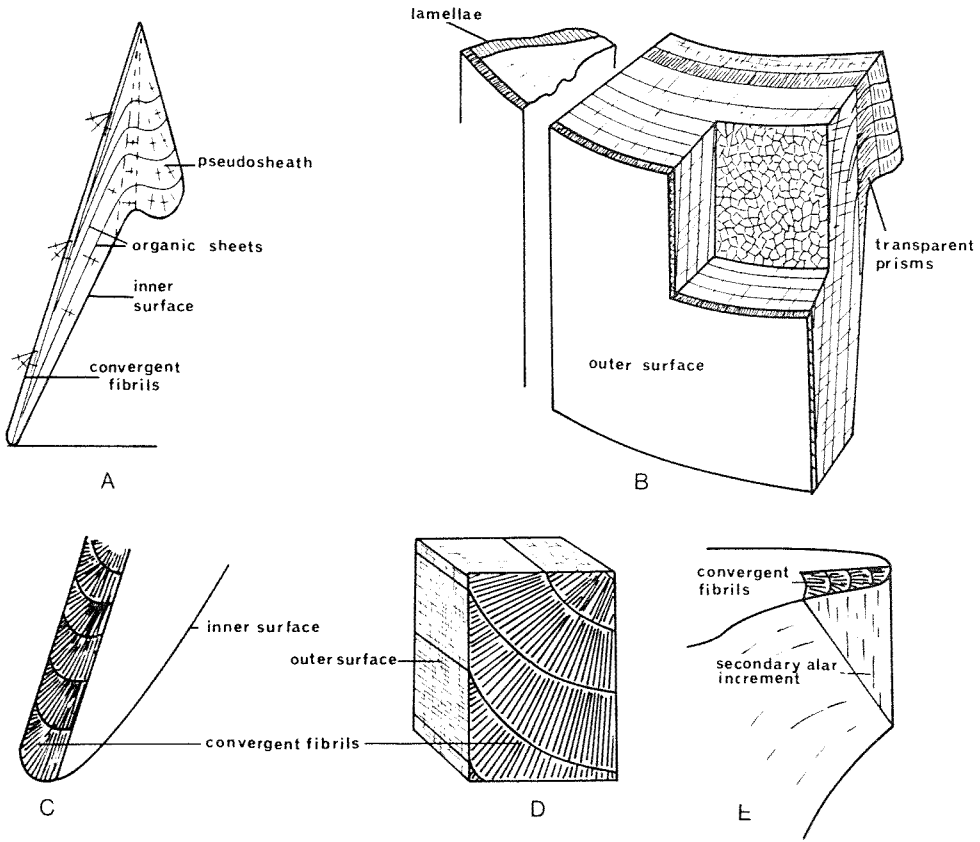


Figure 29. Diagram to illustrate the shell microstructure in some *Chthamalus* species. (A) Longitudinal section of shell plate of *C. rhizophorae* showing the orientation of the crystals. (+) Optic axis represented by the longer of the two axes shown. (B) Composite diagram of *C. rhizophorae* showing typical distribution of shell fabric. (C) Basal margin of shell plate of *C. rhizophorae* showing outer fibrillar region. (D) Enlarged portion of the outer fibrillar region of *C. rhizophorae*. (E) Diagram of ala of *C. stellatus* showing the convergent fibrils in the secondary alar increment.

orthogonal to the growth hands, but at right angles to the strata on which crystallisation began. Beyond this zone in the pseudosheath itself, crystallites and elongated prisms are orientated orthogonal to the growth bands (fig. 29b).

Most of the alae and radii in all species studied consisted, like the parietes, of orientated crystallites aggregated into prisms. However, in

Chthamalus fragilis and *C. stellatus* the secondary alar increment and margin of the radii consisted of an array of orientated fibrillar crystallites. Seen in horizontal section the fibrillar crystals form a convergent structure, orthogonal to the curvature of the growth bands and concave hypodermis (fig. 29e). In *C. rhizophorae* and *C. cirratus* the crystals of the margin of the radii and secondary

stellatus. (S.E.M. $\times 8\ 000$); 24) Smooth organic sheet obtained after decalcification of the shell of *Chthamalus stellatus*. (S.E.M. $\times 800$); 25) Cellular matrix obtained after decalcification of the shell of *Chthamalus stellatus*. (S.E.M. $\times 1\ 600$); 26) Cellular matrix obtained after decalcification of the shell of *Chthamalus stellatus*. (S.E.M. $\times 400$); 27) Longitudinal section of a shell plate of *Chthamalus stellatus bisinuatus* showing the stratified structure and zig-zag patterns of organic matrix. In polarized light with crossed polars; 28) Longitudinal section of a shell plate showing the stratum of regular prisms separating the pseudosheath from the rest of the shell in *Chthamalus rhizophorae*. In polarized light with crossed polars.

alar increment are small lamellae, 80 μm in length, arranged in parallel again at right angles to the growth lines and hypodermis which is more or less straight (fig. 29b, fig. 31).

BALANIDAE

Genus *Balanus*

Darwin (1854) classified the genus *Balanus* into six groups according to the structure of the basis, radii and parietes. One comprises an aberrant group of epizoid forms, and it will not be considered here. Examples of at least one of each of the other groups was examined.

All *Balanus* species examined had a sheath distinct from the outer shell layers. The main part of the outer layer of all the species (except *B. hameri*, *B. crenatus*, *B. eburneus*, *B. glandula*, posed of small disorientated crystallites (granular structure) forming a matrix within which were embedded secondary structures of orientated calcite produced by specialised parts of the hypodermis. In addition to the orientated structures in the interlaminar figures, the solid shells of *B. amaryllis* and *B. hameri*, the shell of *B. eburneus* and inner lamina of *B. psittacus* showed optical orientation of the crystalline matrix around the interlaminar figures (fig. 30a, c, e).

In addition six of the nine species possessed an outermost very thin stratum (15-100 μm thick) which differed from the rest of the shell and resembled that described for *Chthamalus rhizophorae*. It consisted of orientated fibrillar crystallites about 1 μm in diameter and varying from 5 to 20 μm in length, the outermost pointing at a small angle below the horizontal, the angle increasing slightly in the deeper layers so that in radial section

(fig. 30b, f) the assemblage of crystallites appeared like a fan. In transverse section the fibrils were in a plane normal to the outer surface. This type of outer layer was seen in *B. amaryllis*, *B. crenatus*, *B. eburneus*, *B. glandula*, *B. hameri* and *B. psittacus* but not in *B. amphitrite*, *B. balanoides* and *B. perforatus*.

The sheath of all species except *Balanus psittacus* and *B. eburneus* had an inner wedge-shaped transparent layer of horizontal orientated prisms (figs. 32, 39). In *B. balanoides*, the S.E.M. showed the prisms to consist of small crystals, approximately 1-2 μm in length and roughly rhomboidal in section (fig. 33). The region outside the wedge of prisms and towards the opercular surface of the sheath showed considerable variation. In most species this part of the sheath shows optical orientation perpendicular to the growth lines. In *B. hameri* and *B. amaryllis* the crystals are not aggregated into prisms. But in other species, depending on the direction of the growth bands, the prisms (up to 250 μm in length) will show different arrangements. In *B. amphitrite* and *B. balanoides* one single row of prisms is usually found (fig. 39a), but in *B. crenatus*, *B. perforatus* and *B. glandula*, two rows of crystals usually meet in the middle part of the sheath. The junction line of the two rows of irregular prisms is usually quite distinct (figs. 34, 39b). In *B. psittacus* the sheath has domed organic layers (fig. 39d) extending over the whole width of the sheath with large irregular prisms orientated orthogonal to the organic sheath. The junction line of the two rows of prisms in the middle region of the sheath is also very distinct. In *B. eburneus* the sheath consists entirely of microcrystals organised into prisms with their extinction position along and at right angle to the direction of the growth bands. But unlike all other

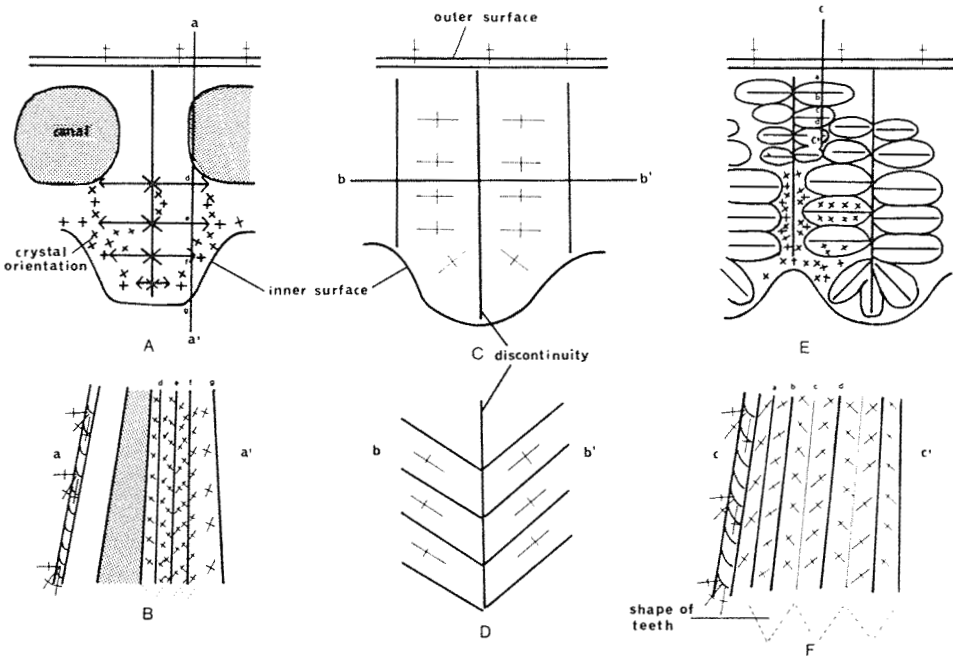


Figure 30. Diagram showing the crystalline orientation in the region of the interlaminar figures in three species of *Balanus*. (A) Transverse and (B) longitudinal sections of a shell plate of *B. psittacus*. (C) Transverse and (D) tangential sections of a shell plate of *B. hameri*. (E) Transverse and (F) longitudinal sections of a shell plate of *C. amaryllis*.

species some specimens had their prisms running parallel and not elongated to the growth bands. Their optic axis however remained orthogonal to the growth bands. The S.E.M. showed the prisms to be made up of a tightly packed arrangement of small irregular crystals (fig. 35).

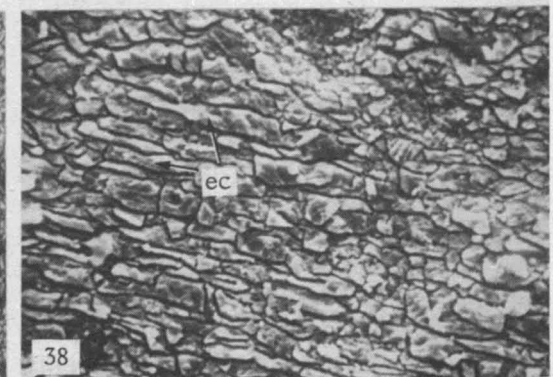
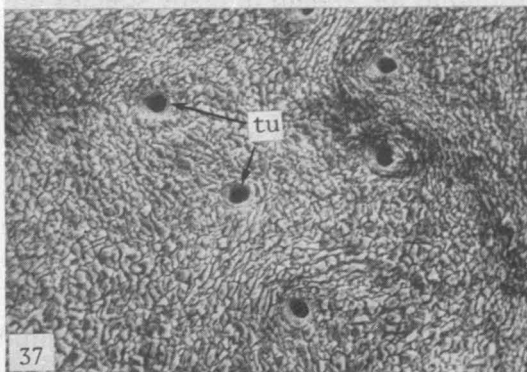
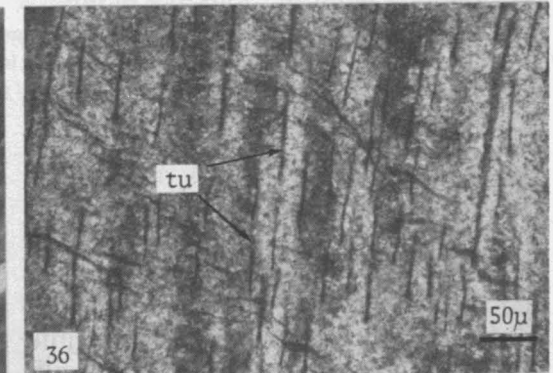
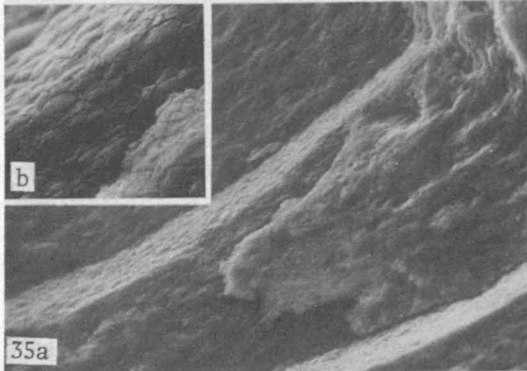
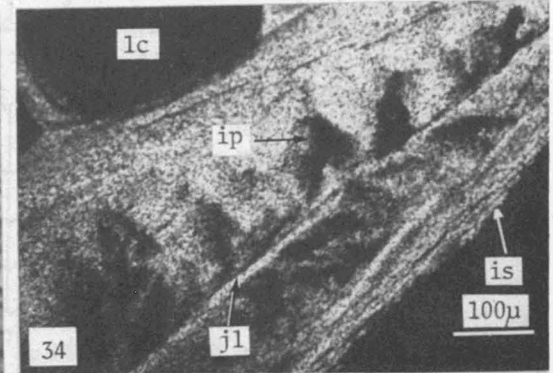
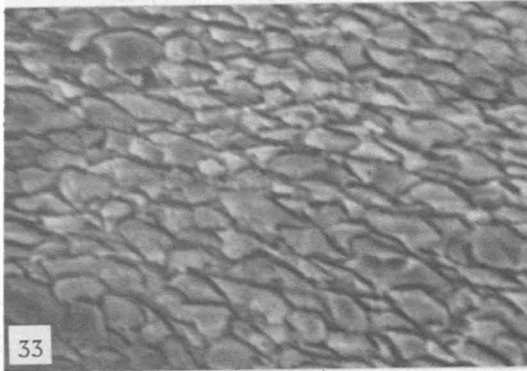
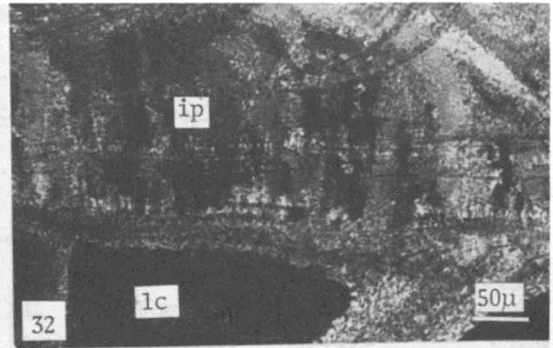
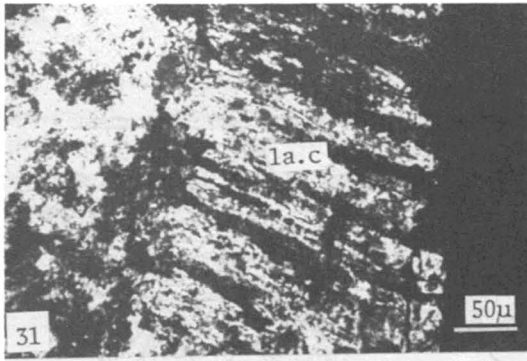
The sheath of *Balanus amaryllis* shows unusual features. The region adjacent to the "prismatic wedge" shows no general orientation and is traversed by tubules (see p. 291) which can be seen as lines in longitudinal section (fig. 36) and as holes in transverse section (fig. 37). The microcrystals are elongated (fig. 38) with their longer axes arranged tangentially around the tubules. At high magnification with the S.E.M. the crystals were seen to be linked by threads of organic material (fig. 41). The region between the tubules and the immediate area underlying the

sheath (fig. 39c) consists of microcrystals orientated normal to the growth bands. In all species, the opercular surface of the sheath is covered by a thin layer of granular calcite.

The two inclined rows of prisms found in the sheath of many species are formed when crystal growth occurs normal to a curved surface or to bands showing abrupt changes of angle. Because the directions of growth of the prisms converge, ultimately their growth surfaces meet inducing the formation of a common boundary (fig. 39e).

It now remains to describe the longitudinal structures embedded in the outer shell layer, namely the longitudinal canals and the pillars which form the so-called interlaminar figures.

In *Balanus balanoides*, *B. crenatus* and *B. glandula* the longitudinal canals with their horizontal septa are the only



Figures 31-38. 31) Longitudinal section of a shell plate of *Chthamalus rhizophorae* in the region of the ala showing parallel lamellae. In polarized light with crossed polars; 32) Longitudinal section of a shell plate of *Balanus balanoides* showing irregular prisms. In polarized light with crossed polars; 33) Detail of prismatic region of *Balanus balanoides* showing small rhomboidal crystals found in prisms. (S.E.M. $\times 4\ 400$); 34) Longitudinal section of a shell plate of *Balanus crenatus* showing the prisms and junction

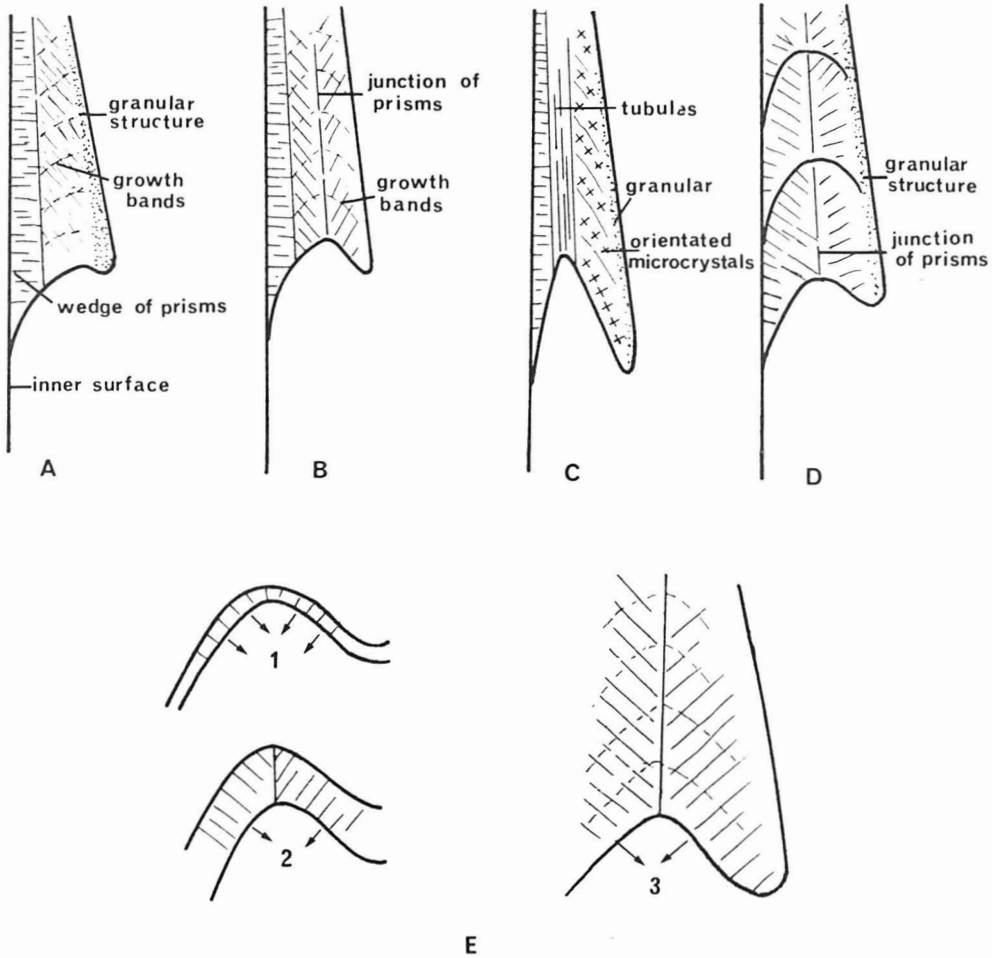


Figure 39. Diagram showing the structure of the sheath in several species of *Balanus*: (A) In *B. balanoides* and *B. amphitrite*. (B) In *B. crenatus*, *B. perforatus* and *B. glandula*. (C) In *B. amaryllis*. (D) In *B. psittacus*. (E) The formation of the junction line by convergent prisms.

features complicating the shell structure. They are never filled with calcite in these species and have no associated orientated structures abutting them. A possible reason for the absence of developed interlaminar figures is that these species lack denticles at the base of the parietes.

All the other species possess well developed interlaminar figures, and have projecting septa with or without teeth. In *B. hameri* there are no canals and therefore no septa. However, there are radiating teeth at the basal margin which form a series of edges slotting into the thickened edge of the base.

line in the region of the sheath. In polarized light with crossed polars; 35) Fractured shell plate of *Balanus eburneus* showing (a) prisms of the sheath, (b) detail of prisms showing small aggregated crystals. (S.E.M. $\times 1800$); 36) Longitudinal section through the sheath of *Balanus amaryllis* showing the longitudinal tubules. In polarized light with crossed polars; 37) Transverse section through the sheath of *Balanus amaryllis* showing tubules and tangential orientation of the crystals around them. (S.E.M. $\times 920$); 38) Longitudinal section through the sheath of *Balanus amaryllis* showing elongated crystals found in the region of the tubules. (S.E.M. $\times 4400$).

The corresponding interlaminar figure (figs. 30c, 42) shows in transverse section a set of radially arranged linear discontinuities against which abut large prisms. In tangential section the V-shaped overlapping layer of prisms can be seen (figs. 30d, 43).

In *Balanus eburneus*, *B. amphitrite* and *B. psittacus* the septa have wing-like extensions at right angles, which like the septa themselves terminate in knife wedges. The investing hypodermis forms sheets of orientated crystals which abut at a discontinuity. In *B. Amphitrite* and *B. eburneus* the crystals are aggregated into small prisms. In transverse section, the lines of discontinuity model the underlying knife edges (fig. 44) while in radial section they appear as vertical lines.

Balanus amaryllis, like *B. hameri*, has teeth projecting at the basal margin despite its lack of canals and true septa. Nevertheless the arrangement of the radial teeth and secondary teeth resembles those of species with canals and produce similar interlaminar figures.

In *B. amaryllis* and *B. perforatus* the interlaminar figures (figs. 30, 45) not only show linear discontinuities but also surrounding ellipsoidal rings. It is thought that these rings represent the projection of the base of each individual tooth, which is presumably oval in form rather than angular.

However, it is interesting that shell plates of *B. perforatus* sectioned near the apex showed interlaminar figures with definite oval patterns (figs. 40a, 45) while those sectioned near the base displayed numerous rectilinear patterns (figs. 40d, 46). Furthermore, near the apex the interlaminar figures were found only in the inner lamina, but nearer to the base of the shell they

also occurred in the outer lamina (fig. 40d). Hence in *B. perforatus*, and to a lesser extent in other species, the form, number and distribution of the secondary teeth at the basal margin of the shell plates vary with age.

The species *B. amphitrite* and *B. perforatus* are unusual in having partially filled canals. When the canals are filled by the deposition of a radially contracting hypodermis the calcite filling is strongly orientated radially (fig. 40d, e). The crystallites in *B. perforatus* (fig. 45) are small, and the annular growth patterns are very clearly seen. In *B. amphitrite* (fig. 47) large radially arranged prisms can be seen under crossed polars. In longitudinal sections (fig. 40e) the crystal optic axes are predominantly vertical to the inner surface of the canal on which crystallisation began. These strongly orientated structures are extremely prominent features within the ground material of the outer layer of the parietes.

The main part of the ala and radius of all species, except those of the two largest species *B. psittacus* and *B. amaryllis*, consisted of granular crystals. In *B. psittacus* the ala and radii consisted essentially of crystallites orientated orthogonal to the growth bands. The crystals were aggregated into prisms in *B. amaryllis*. In all species examined, the regions forming the margins of the shell plate, e.i. the secondary alar increment and the septae or denticuli of the radii consisted of an array of orientated fibrillar or lamellar crystals (figs. 48, 49). In horizontal section the fibrillar crystals form a convergent structure orthogonal to the growth bands and to the margin of the shell plate (fig. 40a). When seen in tangential section their orientation is horizontal in the ala (fig. 40b) but convergent in the teeth and septa of the radii (fig. 40c).

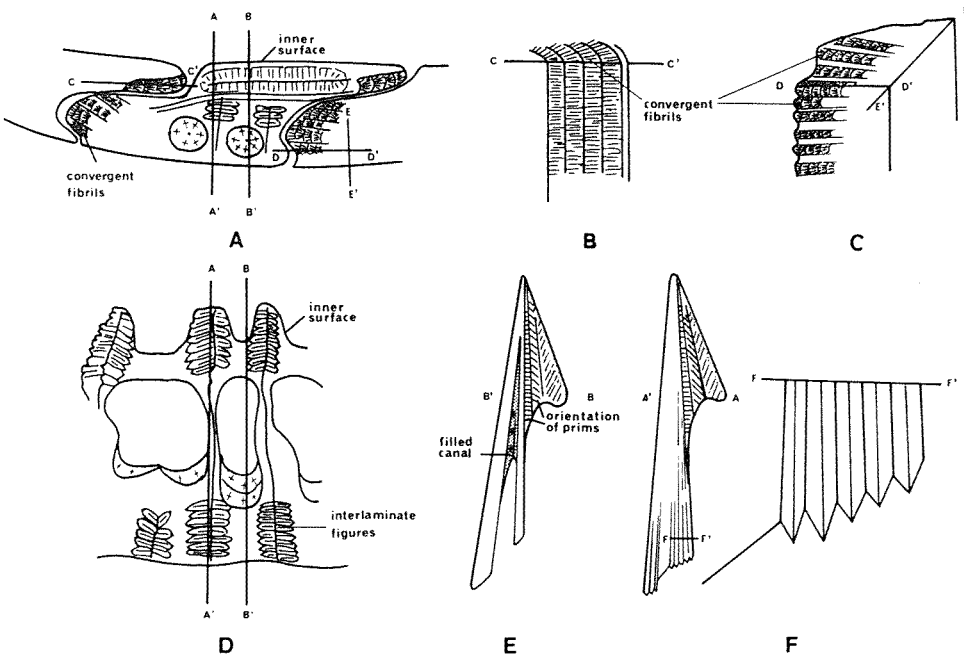


Figure 40. Diagram illustrating some features of the shell of *Balanus perforatus*. (A) Transverse section near the apex of a lateral shell plate. (B) Tangential section along plane c-c' shown in figure (A). (C) Longitudinal and tangential section through the radius as shown in figure (A). (D) Transverse section near the base of lateral shell plate. (E) Longitudinal section through a filled canal as shown in (A) and (D). (F) Longitudinal section through longitudinal septum and interlamine figures as shown in (A) and (D), the diagram also shows enlarged region of secondary teeth.

Genus *Acasta*

Acasta spongites

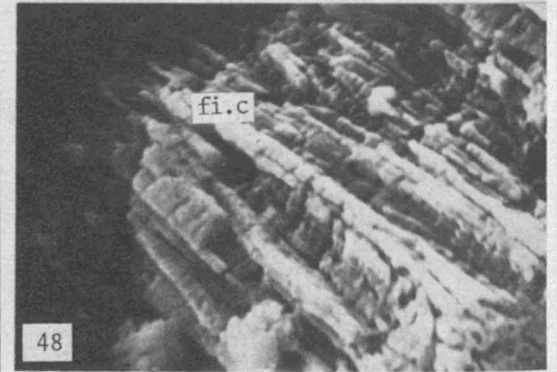
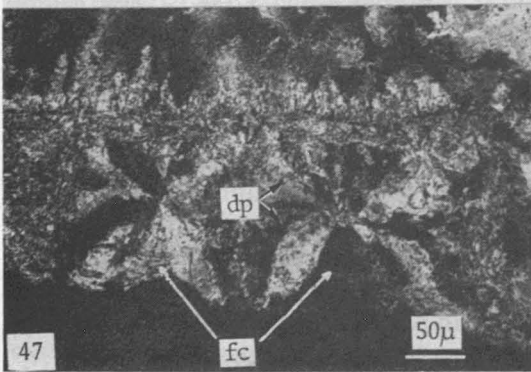
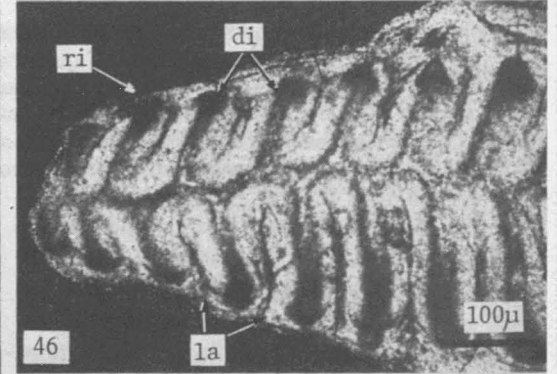
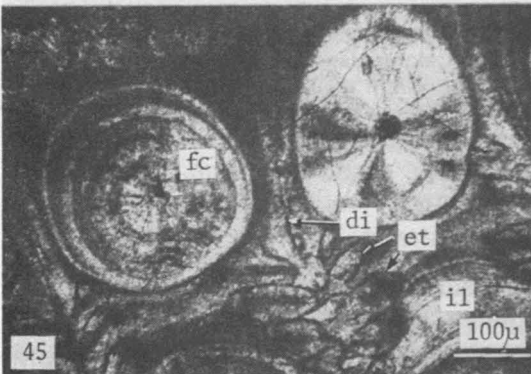
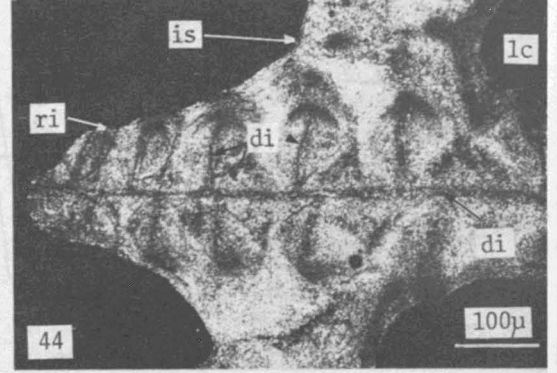
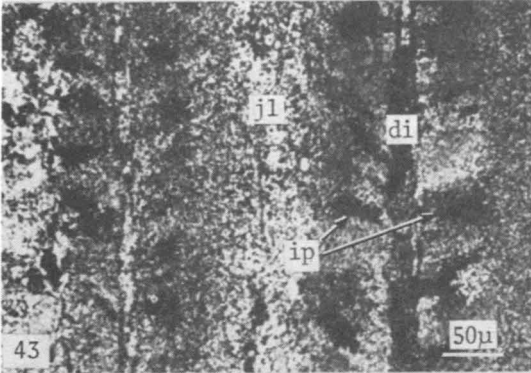
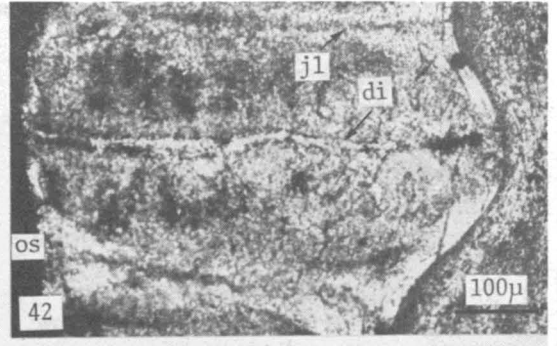
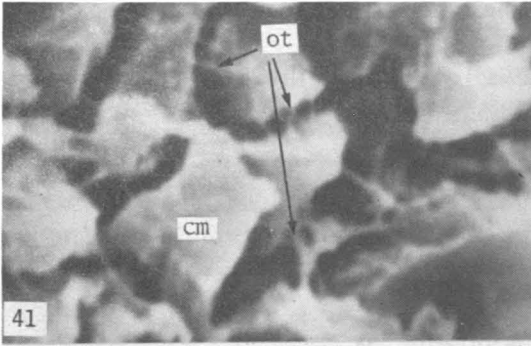
Two layers are present in the parietes of *A. spongites*. The outer layer consist of granular structure and its outer stratum is more opaque than the inner. The inner layer of sheath is made up of a wedge shaped area of small orientated crystals aggregated into irregular prisms. These prisms reaching up to 80 μm in length, have their optic axes orientated normal to the adjoining outer layer. A larger area of granular crystals is also present towards the surface of the sheath.

The alae and radii, both consist of granular structure and disorientated prisms.

Sections through the opercular plates reveal two regions. The lower stratum consists of crystals aggregated into irregular prisms up to 150 μm in length, with their optic axes orientated normal to the inner surface. The upper stratum is made up of granular structure like the outer surface of the parietes. The structure of the base is granular, but in vertical section circular areas filled with more opaque material can be seen. Their arrangement suggests that they are a series of filled concentric pores.

Genus *Elminius*

This austral genus differs from *Tetraclita* in having solid parietes, but



Figures 41-48. 41) Detail of the region of the sheath of *Balanus amaryllis* around the tubules showing organic threads joining the crystals. (S.E.M. $\times 18\,400$); 42) Transverse section of a shell plate of *Balanus hameri* showing the linear interlaminar figures. In polarized light with crossed polars; 43) Tangential section through an interlaminar figure showing prisms adjacent to line of discontinuity in *Balanus hameri*. In polarized light with crossed polars; 44) Transverse section of a shell plate of *Balanus psittacus*.

can be divided into two distinct groups of species, according to the presence or absence of depending ridges on the inner side of the parietes. Ross (1970) separated the pair of species with ridges, viz. *Elminius simplex* and *Elminius plicatus* under the new genus *Epopella*.

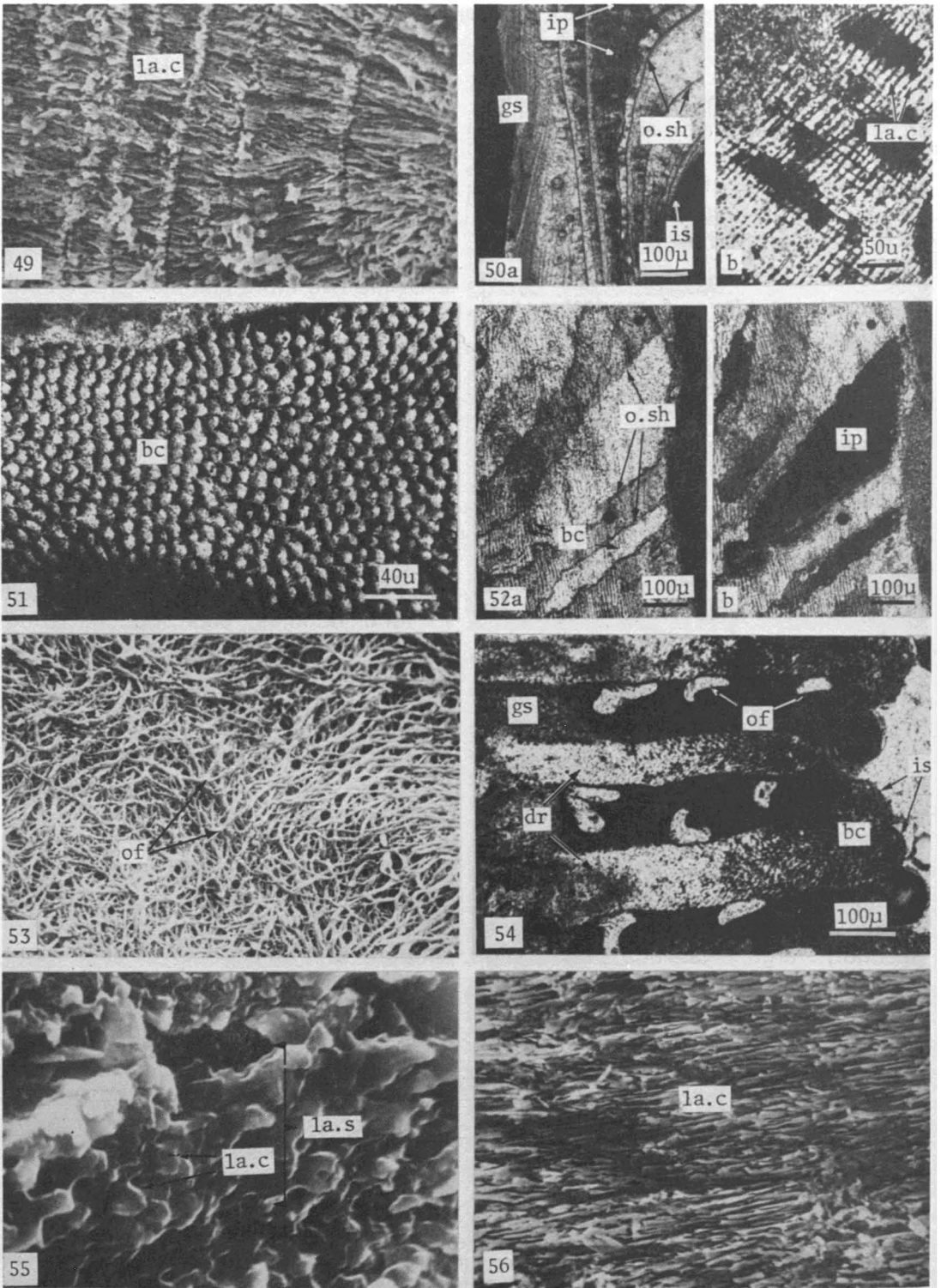
The simpler *Elminius* shells will be described for *Elminius modestus* and *E. kingii*. *Elminius modestus* has a two-layered shell, the outer layer being composed of granular structure. The sheath (fig. 57a) has a similar structure on its opercular surface, but adjacent to the outer shell layers a thin wedge-shaped transparent region can be seen in which prisms with their long axes (corresponding with the optic axis) run normal to the surface of the discontinuity of the sheath with the outer shell layer. In decalcified shells, thin organic layers are to be seen but they are too few to account for one at each ecdysis. They are not visible in sections.

In *E. kingii* the sheath is not distinct, but is strictly a pseudosheath. The outer part of the shell is more opaque, but the structure changes gradually on passing towards the inner part. First a few distinct organic sheets appear, running parallel to the inner surface. Secondly, large crystalline prisms (fig. 50a) can be identified with their optic axis perpendicular to the plane of the organic sheets. The prisms are embedded in granular crystallites similar to those of the outside of the shell, but the proportion of optically orientated calcite increases towards the inner shell surface. In both species, the main part of the ala and radius resembles

the outer area of the shell in having disorientated crystals, but the margins show in transverse section the convergent structure. The orientated crystallites in *E. modestus* were fibrillar, but those of *E. kingii* seen in tangential section were lamellar (fig. 50b).

Of the two more complex shells both are single-layered, having a pseudo-sheath. A transverse section of the shell of both species reveals a basically granular structure within which are embedded either a single ring of pillars each associated with a ridge at the inner surface (*E. simplex*) or many irregularly arranged pillars (*E. plicatus*). The pillars are therefore separated by granular crystalline material. Each pillar consist of crystallites arranged in long bundles, each bundle being encased in an organic sheath (figs. 51, 57b). The bundles are secondarily associated in prisms; each prism having a distinct extinction position. These prisms are also invested in organic sheets whose borders run oblique to the direction of the bundles of crystals (fig. 52a, b). The optic axes of the crystallites forming the pillars are strongly directed along its length (fig. 57c). The single ring of pillars in *E. simplex* are embedded in shell right to the base and are visible only as blade-like ridges on the inside of the shell. But in *E. plicatus*, they hang down from the inner shell surface, especially in individuals whose shell plates are inclined at a low angle to the substratum. These pillars must clearly be secreted by a specialised part of the hypodermis at the base of the

tatus showing interlaminar figures. In polarized light with crossed polars; 45) Transverse section near the apex of a shell plate of *Balanus perforatus* showing filled canals and ovoid interlaminar figures. In polarized light with crossed polars; 46) Transverse section near the base of a shell plate of *Balanus perforatus* showing the interlaminar figures. The figure should be compared with figure 49 to observe the change of shape of the interlaminar figures from the apex to the base. In polarized light with crossed polars; 47) Transverse section of a shell plate showing radial arrangement of the large prisms in the filled canals of *Balanus amphitrite*. In polarized light with crossed polars; 48) Fibrillar crystals forming the margin of the radius of *Balanus amphitrite*. (S.E.M. $\times 4000$).



Figures 49-56. 49) Transverse section of a shell plate of *Balanus amphitrite* showing arrays of divergent lamellar crystals in the region of the radius. (S.E.M. $\times 1700$); 50) *Elminius kingii* (a) Longitudinal section of a shell plate showing the distribution of the granular structure, irregular prisms and organic sheets (b) tangential section through the ala showing lamellar crystals. In polarized light with crossed polars; 51) Transverse section through a depending ridge of *Epopella plicatus* showing the arrangement of the bundles of crystals. In polarized light with crossed polars; 52) *Epopella plicatus*. (a) Longitudinal

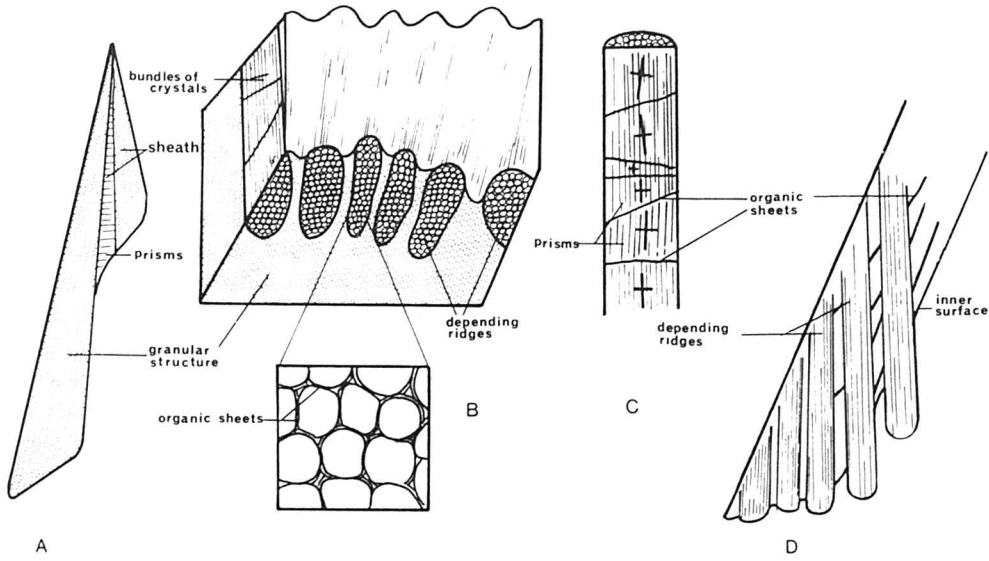


Figure 57. Diagram illustrating microstructure in *Elminius*. (A) Longitudinal section of a shell plate of *E. modestus* showing the position of the prismatic and granular regions. (B) Part of the shell of a young *E. plicatus* showing the structure and arrangement of the depending ridges. (C) Crystallographic orientation in a depending ridge. (+) Optic axis represented by the longer of the two axes shown. (D) Longitudinal section of a shell plate from an adult *E. plicatus* showing the position of depending ridges.

parietes. In *E. plicatus* the upper end of the pillars always originate near the outside of the shell, hence the hypodermal cells must have started their specialised secretion when near the periphery of the basal margin. As the base expands these special areas of hypodermis must be assumed to come at an increasing distance from the shell margin. Eventually they will come to lie at the inside of the paries, and increasingly higher up the inner wall as the shell expands (fig. 57d). Since these special areas of hypodermis lay down calcite faster than the surround-

ing hypodermis they will form the "depending pillars" as seen in larger specimens. Both species have considerable amounts of amber yellow organic material embedded in the shell. In *E. plicatus* the organic layers, probably fewer than one per moult, extend along the planes of the growth bands parallel to the inner shell surface, but only within the granular calcite matrix, presumably corresponding to the regions laid down by normal hypodermis. No organic matrix is formed where the pillars extend into the shell plate. Viewed with the S.E.M., these organic sheets,

section through a depending ridge showing the fine bundles of crystals orientated vertically and the secondary organic sheets delimiting large prisms. With light microscope. (b) In polarized light with crossed polars to show extinction of single prisms; 53) Longitudinal section of an organic sheet of the depending ridges of *Epopella plicatus* showing the network of fibres. (S.E.M. $\times 1800$); 54) Transverse section of a shell plate of *Epopella simplex* showing the position of the depending ridges and large organic fibres. In polarized light with crossed polars; 55) Section of a shell plate in *Tetraclita squamosa rufotincta* showing the small lamellar crystals forming larger secondary lamellar sheets. (S.E.M. $\times 5800$); 56) Fractured shell plate of *Tetraclita squamosa rufotincta* showing in sideview the small lamellar crystals shown in figure 55 (S.E.M. $\times 2000$).

when sectioned tangentially, show a lace-like matrix of organic fibres (fig. 53).

In *E. simplex* these organic layers were not seen. Instead a remarkable series of amber yellow fibres were laid around the pillars. The fibres have no relation to the growth bands in the general matrix of the shell, but ran vertically alongside the pillars as can be seen in figure 54. Presumably they must be secreted by special regions of the hypodermis close to the pillar-secreting areas.

Genus *Pyrgoma*

In this genus the parietes are fused into a single cone, sometimes exceedingly flat; radii and alae are therefore non-existent. Darwin (1854) considered that the shell was produced by the fusion of four original shell plates.

In both species examined the shell consisted of two layers essentially like the outer layer and inner sheath of *Balanus*, and with a discontinuity in the growth bands between the layers (figs. 58a, b). In *Pyrgoma anglicum*, which has non-porose parietes, the outer layer consists of two distinct regions. The main substance of the outer layer is composed of irregular disorientated crystals; there is a visible difference however between a thin opaque outer stratum and a more transparent inner stratum. Within the inner stratum lie a ring of pillars each of which arises from a tooth at the basal margin of the shell plate, the ring of teeth interlocking with a ring of notches in the calcareous base. The pillars differ from the rest of the substance of the parietes in being composed of orientated crystals whose axes are arranged radially to the conical shell (fig. 58a). The greater part of the

sheath is composed of orientated crystallites aggregated into prisms up to 150 μm in length, but there is a thin region at the surface of the sheath which consists of granular crystallites. Within the prismatic material, the orientation of the crystals varies as shown in figure 58a, from which it will be seen that extinction positions are generally perpendicular and parallel to the direction of the growth bands. The base is cup-shaped and contains rather small pores each associated with a ridge below the base (fig. 58a). The ribs can be seen running on the lower surface of the base in concentric circles. There are also very fine tubules, possibly containing organic material permeating the shell material of the base (fig. 58a).

Pyrgoma milleporae is an example of the very flattened shell type, with a deep cup-shaped base penetrating the coral. Its appearance in vertical section is shown in figure 58b. The parietes have longitudinal canals. The major part of the shell matrix of the outer layer and the sheath is made of granular material. However, around the longitudinal canals orientated prisms can be seen with their long axes and orientation of the optic axes convergent, as shown in figure 58c. The crystal orientation is exactly as would be expected from the shape of the formative hypodermis and the constituent growth bands. In cross-section of the shell plate (transverse section in a normally shaped barnacle) the orientated prisms can be seen in the longitudinal septa and in the regions immediately surrounding the canals, while the rest of the inner and outer laminae consist of granular crystals. The base is solid, with concentric ribs. The greater part of the crystalline structure is granular, but orientated irregular prisms can be made out in the ribs (fig. 58b), their optic axes being normal to the surface of the base.

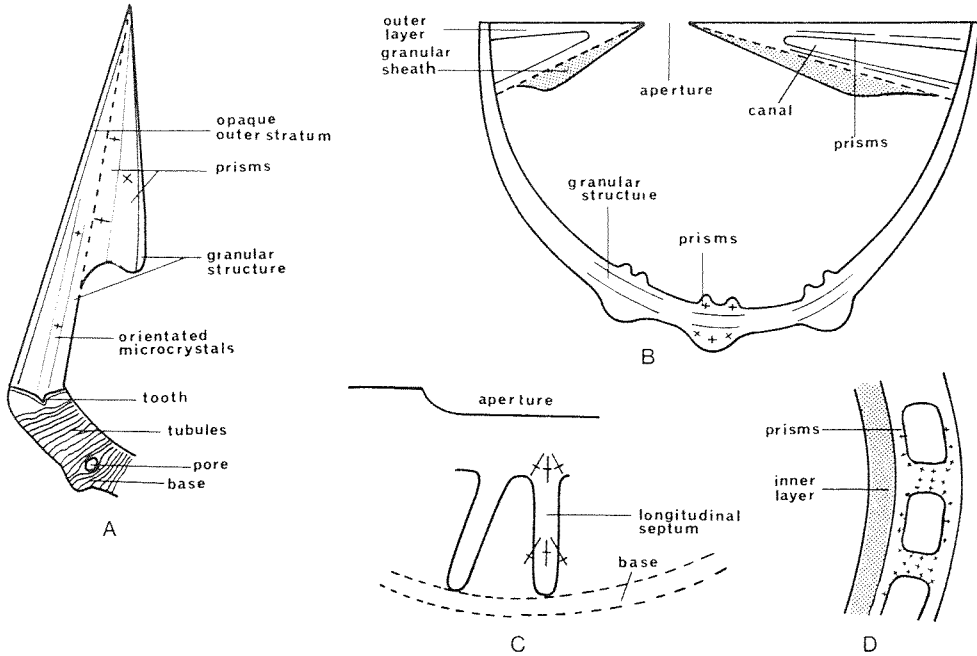
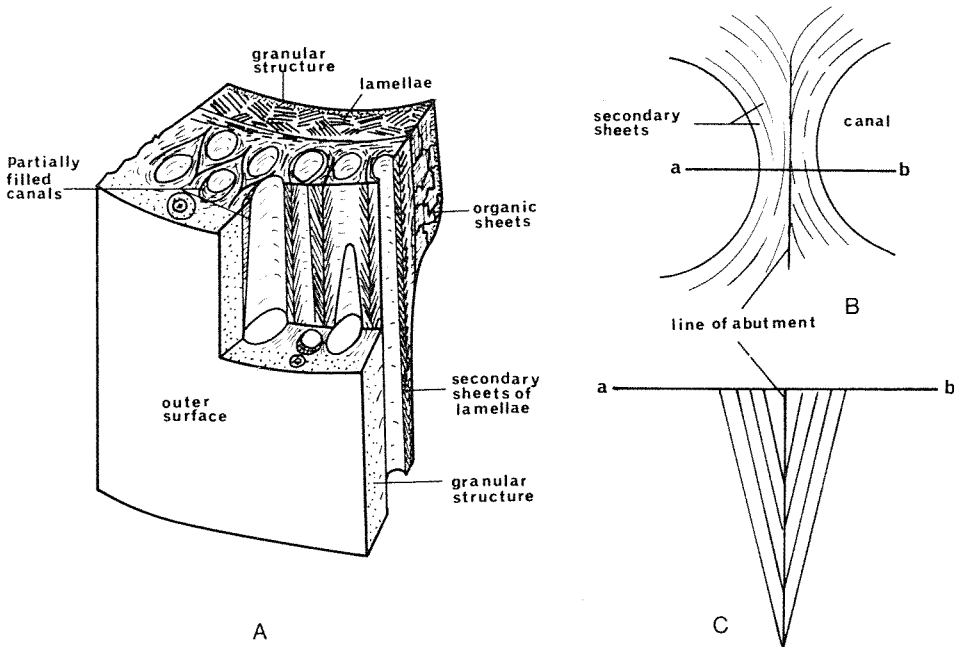


Figure 58. Diagram illustrating shell microstructure in *Pyrgoma*. (A) Longitudinal section showing typical distribution and crystalline orientation of shell fabric in *P. anglica*. (B) Longitudinal section showing typical distribution of shell fabric in *P. milleporae*. (C) Longitudinal section showing crystallographic orientation in longitudinal septa in *P. milleporae*. (D) Transverse section showing position of prisms around longitudinal canals in *P. milleporae*. (+) Optic axis indicated by the longer of the two axes.



Figures 59. Diagram illustrating the shell structure of *Tetracita squamosa rufotincta*. (A) Composite diagram showing typical distribution of shell fabric. (B) Transverse section showing the secondary sheets of lamellae in the region of the longitudinal septum. (C) Tangential section near the basal margin of a longitudinal septum showing the line of abutment of the convergent sheets of lamellae.

Genus *Tetraclita*

Two subspecies of *Tetraclita squamosa* were examined, *T. s. rufotincta* and *T. s. stalactifera*. The four parietes of this genus are very thick and contain numerous longitudinal canals. The outer layer is separated by a discontinuity from the sheath and the latter is of the normal one-layered type in *T. s. rufotincta* but has two sublayers in *T. s. stalactifera*.

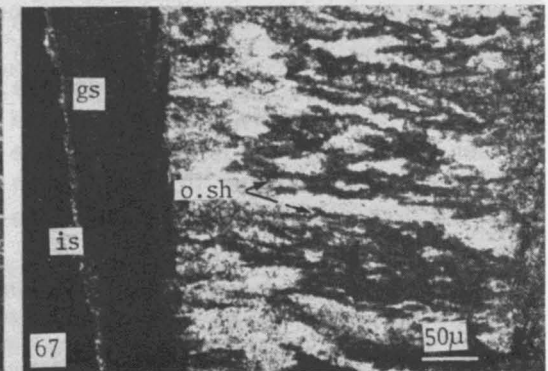
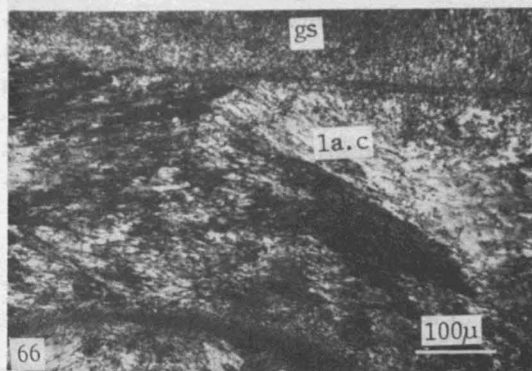
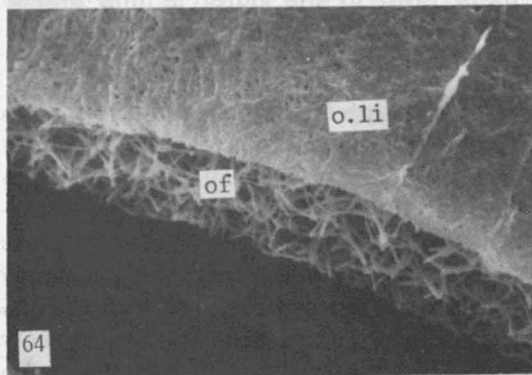
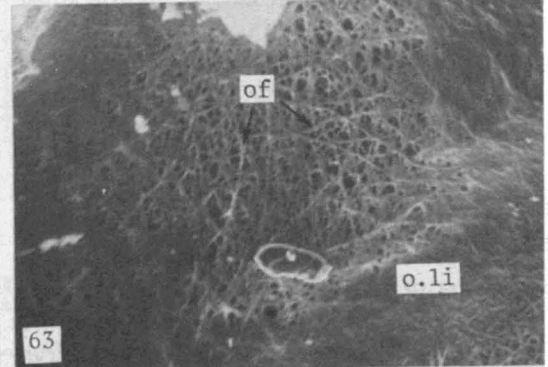
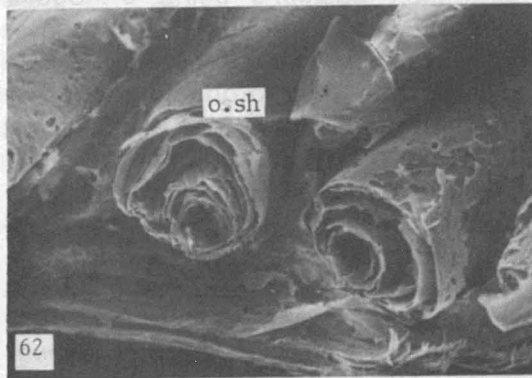
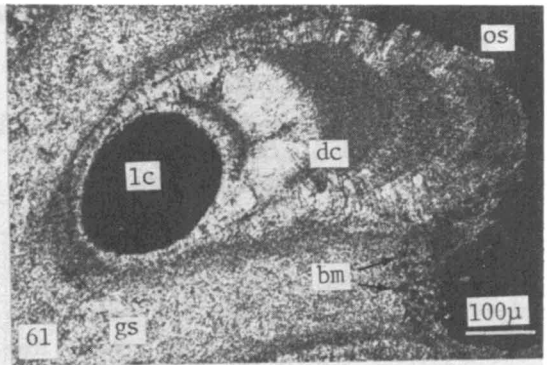
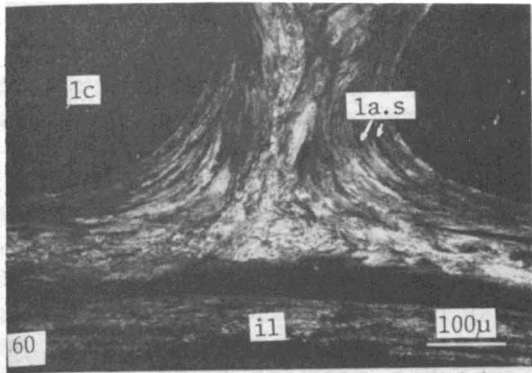
In both species the outer lamina consist of small irregular disorientated crystals (granular structure), but the longitudinal septa and inner lamina consist of orientated crystals. The crystallites in the form of lamellae (figs. 55, 56) are packed into secondary lamellar sheets. The planes of the secondary lamellar sheets run almost parallel to the length of the parietal plates and tangential to the circular cross section of the canals (figs. 59, 60). The extinction position of the crystals in horizontal section can be seen to be tangential and radial to the surface of the canals, the optic axis usually lying in a plane normal to the canal. Where the overlapping sheets surrounding each canal abut in the middle of the longitudinal septum a line of separation can be seen in transverse section (fig. 60). This same line of separation is evident in a tangential section of the parietes through the longitudinal septa as the line of convergence of the lamellae (fig. 59c) laid down by the V-shaped hypodermis at the base of each septum. Towards the apex of the paries the canals tend to be secondarily filled, either by granular crystals or by fibrillar crystals arranged radially (fig. 61). The filled canals contain a large number of concentric organic sheets (fig. 63) which were formed by a tight web of fibrils covered with material lining the reticulated fabric (fig. 63). In cross section, the

same thin coating is evident over the fabric of organic fibres (fig. 64).

The inner layer or sheath of *T. s. rufotincta* is bounded on its surface by a thin granular strata, while the greater part consists of lamellar crystals (fig. 65) secondarily grouped (figs. 59, 66). The investing organic sheets separating each group of lamellae is clearly seen in radial section (fig. 67). The orientation of crystallites in each group is uniform, their optic axis being normal to their elongation, but there is no resultant orientation of the lamellae as a whole in relation to the axes of shell plate. It is therefore essentially a disorientated structure. In *T. s. stalactifera* the inner sublayer of the sheath has prisms up to 250 μm in length whose optic axes are not orientated with respect to one another. The outer sublayer of this species is granular. It contains strata of reddish pigmented organic material.

The alae and radii in *Tetraclita* are poorly developed; their margins show in horizontal section a convergent set of fibrillar crystals exactly as described in *Chthamalus rhyzophorae* and the genus *Balanus*.

A limited number of shell plates of other species were available for sectioning and although the crystalline structure could not be studied, sections were made to determine the number of layers in the shell plates. Of the seven species or subspecies studied (Table I) no other species than *T. s. stalactifera* possessed a sublayered sheath. Furthermore, *T. Wiréni africana* appeared to possess only a pseudosheath. A noteworthy observation was that the outer layer of the shell plates of *Tetraclita squamosa rubescens* and *T. s. japonica* contained thick but transparent organic sheets similar to those found in the shell plates of *Epopella simplex* and *Epopella plicatus*.



Figures 60-67. 60) Transverse section of shell plate of *Tetraclita squamosa rufotincta* showing the secondary lamellar sheets orientated tangentially to the canals. In polarized light with crossed polars; 61) Transverse section of a shell plate of *Tetraclita squamosa stalactifera* showing the divergent crystals in the filled canal. In polarized light with crossed polars; 62) Decalcified shell plate of *Tetraclita squamosa stalactifera* showing the concentric organic sheets present in the longitudinal canals. (S.E.M. $\times 50$);

Genus *Chelonibia*

Darwin (1854) described the very complex and peculiar structure of the shell plates of *Chelonibia*. The outer lamina extends as radiating septa to the inner lamina. In *Chelonibia testudinaria* the spaces between the septa are filled by material confluent with the inner lamina, but in *C. patula* the interspaces are not solidly filled up. The shell can be divided into the usual two layers, but it has a most peculiar feature in the greater downward growth of the inner layer of sheath until it meets the base. Although there is no calcareous base, the basal border of the outer lamina bears fine projections and the radiating septa and the sheath bear teeth. The fine projections of the outer lamina give rise to pillars of convergent crystallites (figs. 68a, b) in the form of lamellae and fibrils. Between these pillars the crystallites are small and disorientated in *C. testudinaria* but they form convergent patterns of extinction in *C. patula* (fig. 68d).

Whenever teeth occur at the base, the hypodermis has a concave secreting surface, and forms pillars of crystallites laid down in the form of overlapping conical sheets arranged around the axis of the pillar which corresponds to the point of the tooth. Such pillars rise from the rows of teeth on each radiating septum, the crystallites are too small to be resolved under the polariser, but their extinction is of the typical convergent type (fig. 68c). Seen in cross section, lines corresponding to

the base of the projecting tooth delimit the figures as in the other embedded tooth (fig. 68c). In *Chelonibia testudinaria* the spaces lying between the radiating septa contain small non-aggregated crystals as well as large prisms up to 300 μm in length. Both in longitudinal and tangential section, orientation is of the divergent type (fig. 68b) the extinction positions being orthogonal and parallel to the superposed convex growth layers. The latter were not seen directly, but their probable shape can be surmised from the existence at intervals, of domed organic sheets (fig. 68a, b) and the shape of the hypodermis covering the upward arched region of the base between the radiating septa. In *C. patula* the extinction position of the crystallites in radial section is convergent as in *C. testudinaria* both in the outer lamina and in between teeth of the radiating septa. (fig. 68).

The sheath in both species has teeth where it reaches to the base, i.e. near the junction of the shell plates, with corresponding columns of convergent crystallites and figures in cross section very similar to those produced by the upward projections of the septal teeth. Elsewhere the sheath is very similar to the region between the radiating septa, having a divergent orientation, formed by prisms in *C. testudinaria* and microcrystals in *C. patula*. The hypodermis beneath the sheath is similarly domed and convex organic sheets occur one above the other at intervals.

63) Detail of a concentric organic sheet shown in figure 62, showing the membranous covering over the organic fibres. (S.E.M. $\times 2\ 000$); 64) Cross section of an organic sheet of *Tetraclita squamosa stalactifera* showing the organic fibres and the thin organic lining. (S.E.M. $\times 4\ 500$); 65) Tangential section of a shell plate of *Tetraclita squamosa rufotincta* in the region of sheath showing the lamellar crystalline structure. (S.E.M. $\times 1\ 800$); 66) Transverse section of a shell plate of *Tetraclita squamosa rufotincta* in the region of the sheath showing the irregular orientation of different groups of lamellae. In polarized light with crossed polars; 67) Longitudinal section of a shell plate of *Tetraclita squamosa rufotincta* in the region of the sheath showing the organic matrix between groups of lamellae. In polarized light with crossed polars.

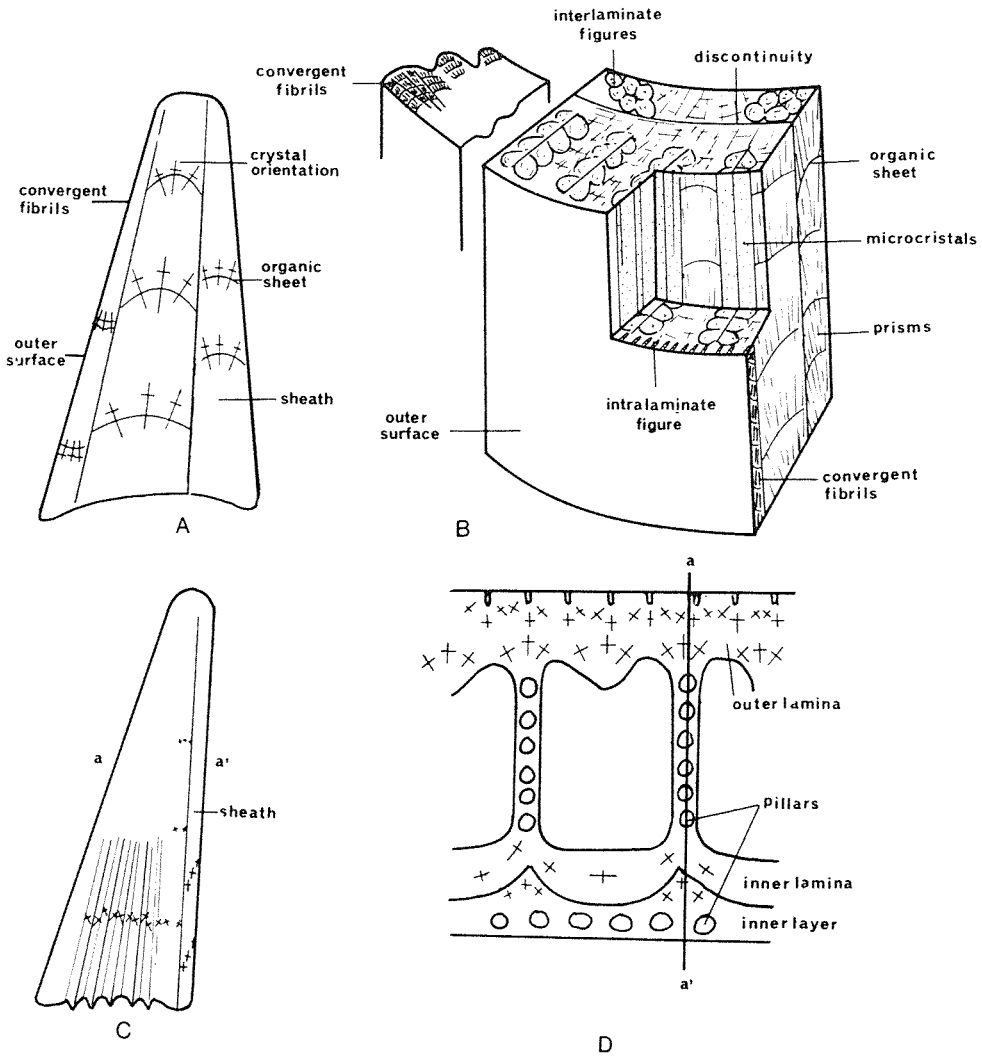


Figure 68. Diagram illustrating shell macrostructure in *Chelonibia*. (A) Longitudinal section showing crystallographic orientation of prisms in *C. testudinaria*. (B) Composite diagram showing crystallographic orientation of prisms of *C. testudinaria*. (C) Longitudinal section showing crystallographic orientation of microcrystals in *C. patula*. (D) Transverse section showing crystallographic orientation of microcrystals in *C. patula*. (+) Optic axis represented by the longer of the two axes.

The peculiar radii of *C. testudinaria* (see Darwin, 1854, p. 392) are toothed in transverse section, each tooth is seen to be composed of convergent fibrillar crystals (fig. 68b) each presumably having been laid down by a concave investing hypodermis. Similarly the septa of the simpler radii of *Chelonibia patula* also consisted of convergent fibrillar crystals.

Shell microstructure and taxonomy²

The shell microstructure of representatives of seven genera belonging to three families of the Balanomorpha sub-family as well as one representative of the Verrucamorpha has been examined.

² See also APPENDIX.

The shell microstructure is a well defined specific character, for in every species examined, all specimens displayed the same arrangement of the crystalline structural types.

A distinction not hitherto recognised has been made between one-and two-layered shells. The difference is related to the mode of deposition. Davadie (1963) and Bassindale (1964) followed Darwin's (1854) pronouncement on the mechanism of deposition: "A layer of shell, often very thin, seems to be generally deposited over the whole internal surface of the several valves...". Darwin was here discussing growth and ecdysis in general, and presumably to include all the shell components in the term "the several valves". He mentions the "excessively fine laminae" which represent zones of accretion and which no doubt correspond with the "growth bands" referred to in this paper.

My observations however indicate that the shell is not necessarily deposited all over the internal surface, but may be restricted to two zones resulting in a division between the sheath and the rest of the shell. Sometimes as in the *Chthamalus* species and three *Elminius*, the deposition though continuous, is much thicker in the upper and lower parts of the inner parietal surface, leading to a pseudosheath.

The crystalline types are found in many different species. As a whole the shells of the species of the same genus have a tendency to possess the same structural types but it would be difficult to distinguish between genera only on the basis of the types of crystals present. However, when layering and stratification of the shell by organic material is used in conjunction with the crystalline types generic distinction is easier. For example the shell microstructure of *V. stroemia* is unique in

having a single layer with orientated microcrystals. All the species of *Chthamalus* have single-layered shells with parietes stratified by alternate regions of thick organic sheets and irregular prisms, but *C. rhizophorae*, the only representative of the *C. hembeli* group studied, shows additional crystalline structures. All the *Balanus* are two-layered, their shell consisting mainly of granular and/or orientated microcrystals and prisms arranged in and around interlaminar figures and the sheath. Thus the microstructure of the outer layer reflects the known complexity of these shells. *Acasta* and *Pyrgoma* are also two-layered, their shell consist mainly of granular structure. The shell microstructure of these two groups is not easily distinguished from some species of *Balanus*. The *Tetraclita* are two-layered but they are easily distinguished from other genera by their unique lamellar structure. The two-layered *Chelonibia* are also unique in possessing convergent patterns of crystal orientation throughout the shell. The genus *Elminius* was exceptional, the shell of *E. modestus* is a two-layered shell, essentially like that of the *Balanus*, but the three other species *E. simplex*, *E. plicatus* of the *Epopella* group and *E. kingii* possess pseudosheaths and their shell contains a considerable amount of organic material. Furthermore the depending ridges of the *Epopella* group had a unique crystalline structure.

As mentioned above, some species showed structural characters which did not fit the existing classification, examples may be found in the genus *Chthamalus* and *Elminius*.

The genus *Chthamalus* has been the subject of taxonomic studies especially by Pilsbry (1916) and Nillson-Cantell (1921). Pilsbry (1916) divided the genus in two groups according to the form of

the mandibles and Nillson-Cantell (1921) showed that the *Chthamalus* species fell into two natural divisions, the *C. stellatus* and the *C. hembeli* groups. These two natural divisions are based primarily on the form of the mandibles and opercular parts and the presence or absence of pectinated setae on cirrus II. Examination of the shell microstructure of some representatives of the two groups has shown that a species of the *C. hembeli* group, *C. rhizophorae*, differed from those of the *C. stellatus* group in having a thin stratum of convergent fibrils on the outer surface of the shell, and a wedge-shaped region of elongated transparent prisms delimiting the pseudosheath from the outer region of the shell plate. So far, in the species studied, the shell microstructural features appear to separate the two groups *C. hembeli* and *C. stellatus*. More species of the *C. hembeli* group need to be examined but if the shell differences were maintained, these would separate the two groups at the generic level.

Recently *E. plicatus* and *E. simplex* have been placed in the new genus *Epopella* (Ross, 1970) leaving only two species, *E. modestus* and *E. kingii* in the genus *Elminius* (*E. rugosus* Hutton being the old eroded form of *E. plicatus* (Moore, 1944). The third species of the genus *Epopella*, *Tetraclita purpurescens* is believed to be a form of *E. plicatus* (Foster, pers. comm.). The two species *E. plicatus* and *E. simplex* were separated from *E. modestus* and *E. kingii* and placed in the amended *Tetraclitidae* (see Ross, 1970) mainly on the basis of the "cuticular chitinous" sheets found in the shell plates. However, thinner organic sheets are also laid down periodically in the shell of *E. kingii* (fig. 50a) and extremely thin sheets in the shell of *Elminius modestus* suggesting a lack of discreteness of the character. It must be pointed out that the "chitinous"

nature of the organic material of the above mentioned species has not yet been demonstrated. Hence, although there are obvious differences in the thickness of the organic sheets between species the true difference, if any, may only be found by biochemical analysis. Biochemical characters have already been used in shell matrix of brachiopods (Jope, 1967a, b) and mollusks (Ghiselin *et al.*, 1967). The shell crystalline microstructure of *E. plicatus* and *E. simplex* differed from that of *E. modestus* and *E. kingii* in possessing depending ridges made up of elongated bundles of crystals aggregated into prisms, no other species showed a similar crystalline structure.

Other features which are in disagreement with the shell structure of other species of the genus include the pseudo-sheath of *Elminius kingii*, *E. simplex* and *E. plicatus* and *Tetraclita wiréni africana*, the sublayering of the sheath of *T.s. stalactifera*, the filled canals of *Balanus amphitrite* and *B. perforatus* and the lamellar crystals found in the alae and radii of *C. cirratus*.

The extent to which the species can be distinguished on the basis of their microstructure varies greatly from one genus to another. For instance all species of the genus *Elminius* as well as those of *Tetraclita* and *Chelonibia* are easily distinguished. In *Balanus* the internal arrangement of the shell characters of many species is closely associated with interlaminar figures which have been shown to be of some use in species identification (Cornwall, 1962 and earlier; Davadie, 1963). However species with simple shell (eg. *Balanus glandula* and *Balanus crenatus*) could not readily be distinguished on microstructural characters alone. A similar situation is found in *Chthamalus* in which differences observed were those occurring in the thickness of organic sheets and an addition of granular material in the shell plates of two species.

The survey presented here indicates that shell microstructure should play a part in Cirripede classification. Although no classification can be built upon shell microstructure alone, the additional characters provided by the shell microstructure for distinguishing between species and genera are a supplement to the morphological characters.

Functional aspects

The shells of barnacles living in the intertidal zone must resist damage due to impact by floating objects and abrasion due to suspended solids. Those in sheltered waters may still become abraded by suspended solids if there are strong enough tidal currents, but deep water species should escape these problems. However, biological damage by boring organisms could affect species living in all habitats as also could damage by competition with adjacent individuals (Connell, 1961). Many fish, asteroids and echinoids will attack barnacles, as well as molluscan predators, while large herbivorous browsers are likely to cause much accidental damage to barnacles with weak shells. Generally boring algae and lichens would be restricted to the intertidal and shallow sublittoral, while attack by animal borers and predators will be more serious at lower levels. At the very highest levels above the limit of predators the surface may be so strongly dessicated as to also limit attack by boring algae (Parke and Moore, 1935) so that only physical factors are likely to destroy the shells.

If the species are arranged according to their environment in order of likely physical damage, there seems to be no evident correlation with shell thickness. Indeed species with very thick shells (eg. *B. psittacus*, *B. perforatus*, *B. amaryllis*) are not associated with high wave-beaten habitats. Of those that are, notably *Chthamalus* and *Tetraclita*, the latter

only have very thick shell. It seems possible therefore that if thick shells are of adaptive significance their evolution may have been due at least as much to biological as to physical factors.

The shell of barnacles like that of many other invertebrates with calcareous skeleton consists of a hard calcium carbonate conglomerate permeated by a softer organic matrix. Currey (1964), and Taylor and Layman (1972) have discussed the advantages of such a system in vertebrate and invertebrate skeletons pointing out that small cracks developing in the crystallites would be stopped when reaching the organic component at the crystal boundary.

Many species have canals in the shell which, whether hollow or subsequently filled with calcite, could interrupt the spread of cracks. Such a function has been suggested for the holes found in bone structures (Currey, 1964) and indeed Barnes, Read and Topinka (1970) showed that the strength per unit weight of shell is relatively greater in the porous species of barnacles. Since a hollow cylinder is almost as strong as a solid cylinder of the same material, it is likely that the zone of tangential orientation of the crystallites around each canal more than compensate for the loss of solid material inside it. When the canals become filled with radially orientated crystals, within a tangentially orientated cylinder, the whole structure would be expected highly resistant to forces in all directions. The columns of radially orientated prisms found in the canals of *B. perforatus* and *Tetraclita* species are clearly visible as ridges on heavily eroded shells, and therefore must be the last structures of disintegrate. Similarly borers can sometimes be observed in the matrix of disorientated crystals separating the columns (fig. 61) and seldom occur in the orientated structures of the columns themselves.

An alternative device to increase the resistance of the shell and reduce likelihood of cracks extending through its structure is to interleave the calcareous component with a high proportion of organic material. Such a laminated structure is found in many of the species which do not have thick shells but live in wave-exposed situations. Notable examples are the alternate layers of organic material and of aggregated prisms in the *Chthamalus* species and in at least two species of *Elminius*, *E. plicatus* and *E. kingii*. The *Chthamalus* species also have organic fibrils embedded in the shell while *E. simplex* has organic ribbons extending through the shell. In the *Chthamalus* the shell layers are of the order of 50 μm thick; it is unlikely that they would be very flexible but the organic laminae would hold the shell intact after minor breakage and perhaps allow relative movement of the layers. A similar situation was found in the shell of the molluscs *Anomia* and *Placuna*. According to Wainright (1969) in these species the thin layers of shelly material slide past one another when the shell is bent. The shell of some *Tetraclita* and *Balanus* species presumably are reinforced by columns of shell material invested with organic sheets in the longitudinal canal. Thick organic sheets similar to those found in *Elminius kingii* and *E. plicatus* were also found in *Aaptolasma* sp. Newman and Ross (1971, p. 159) suggested that the organic sheets of these moderately deep water species probably offer protection against chemical erosion and borers. Indeed in *Elminius plicatus*, specimens with exposed organic layers on the outer surface are common and suggest a more rapid disintegration of the calcareous component and a possible barrier effect of the organic layers.

Another region of the shell where reinforcement might be particularly

advantageous is the outer surface which is exposed to immediate attack by borers and abrasive materials. A number of species possess a very thin orientated layer which may have this function. Species without such a layer, eg. *Chthamalus stellatus* and *Balanus balanoides* are very susceptible to algal and lichen borers when grown in the lower part of the intertidal zone (Parke and Moore, 1935; Bonar, 1936).

Acknowledgements

I wish to thank Professor D.J. Crisp, Drs. G. Walker from the NERC unit, Marine science Laboratories, Menai Bridge, U.K., D.A. Jenkins of the Department of Biochemistry and Soil Science, University College of North Wales, Bangor, U.K. and W.A. Newman of Scripps Institution of Oceanography for help and encouragement during this study and for criticism of the manuscript. Special thanks are due to Professor D.J. Crisp; Dr. B. Foster, University of Auckland, New Zealand; Dr. D.J. Griffin, the Australian Museum; Dr. A.L. Rice, British Museum (Natural History) for donation of specimens and to Messrs W. Rwantree and D. Williams for photography. The author is also indebted to Professor G.E. Fogg of the Marine science Laboratories, and Professor W.C. Evans of the Department of Biochemistry and Soil Science, University College of North Wales for providing laboratory facilities.

References

- BAHLS, H., 1903. Über Struktur und Wachstum der Schale von *Balanus improvisus*. — Diss. Griefswald, 45 p.
- BARNES, H., 1962. So-called anecdyosis in *Balanus balanoides* and the effect of breeding upon the growth of the calcareous shell of some common barnacles. — Limnol. Oceanogr., 7: 462-473.
- BARNES, H., R. READ and J.A. TOPINKA, 1970. The behaviour on impaction by solids of some cirripedes and relation of their normal habitat. — J. exp. mar. Biol. Ecol., 5: 70-87.
- BASSINDALE, R., 1964. British barnacles. — The Linnean Society of London. Synopses Br. Fauna, N° 14, 68 p.
- BOCQUET-VÉDRINE, J., 1963. Structure du test calcaire chez *Chthamalus stellatus* (Poli). — C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, 257: 1350-1352.

- BOCQUET-VÉDRINE, J., 1964. Relation entre la croissance basilaire du test du Cirripède Operculé *Elminius modestus* Darwin et le cycle d'intermue de la masse viscérale. — C.r. hebdom. Séanc. Acad. Sci. Paris, 258: 5060-5062.
- BOCQUET-VÉDRINE, J., 1965. Étude du tégument et de la mue chez le Cirripède Operculé *Elminius modestus* Darwin. — Archs Zool. exp. gén., n° 105: 31-76.
- BOCQUET-VÉDRINE, J., 1966. Relation entre la croissance du test calcaire et le cycle d'intermue de la masse viscérale chez le Cirripède Operculé *Acasta spongites* (Poli). — C.r. hebdom. Séanc. Acad. Sci. Paris, 262: 2733-2735.
- BONAR, L., 1936. An unusual Ascomycete in the shell of marine animals. — Univ. Calif. Pubs Bot., 5: 187-194.
- BOURGET, E. and D. J. Crisp, 1975a. Factors affecting deposition of the shell in *Balanus balanoides* (L.). — J. mar. biol. Ass. U.K., 55: 231-249.
- BOURGET, E. and D. J. CRISP, 1975b. An analysis of the growth bands and ridges of barnacle shell plates. — J. mar. biol. Ass. U.K., 55: 439-461.
- BROCH, H., 1924. Cirripedia thoracica von Norwegen und dem Norwegischen Nordmeere. Eine systematische und biologisch-terreographische Studie. — Vidensk. Skrifter I. Math.-Naturv. K1., 17: 1-121.
- CASPERS, H., 1949. Die Bewuchsgemeinschaften an der Landungsbrüche der Nordseeinsel Spiekeroog und das Formproblem von *Balanus*. — Zool. Jb. (Syst.), 78: 237-250.
- CONNELL, J.H., 1961. Effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. — Ecol. Monogr., 31: 61-104.
- CORNWALL, I. E., 1956. Identifying fossil and recent barnacles by the figures in the shell. — J. Paleont., 30: 646-651.
- CORNWALL, I.E., 1958. Identifying recent fossil barnacles. — Can. J. Zool., 36: 79-84.
- CORNWALL, I. E., 1959. More shell figures and notes on barnacles. — Can. J. Zool., 37: 401-406.
- CORNWALL, I. E., 1960. Barnacle shell figures and repairs. — Can. J. Zool., 38: 827-833.
- CORNWALL, I. E., 1962. The identification of barnacles with further figures and notes. — Can. J. Zool., 40: 621-629.
- COSTLOW, J.D., 1956. Shell development in *Balanus improvisus* Darwin. — J. Morph., 99: 359-400.
- CRISP, D. J., 1960. Factors influencing growth-rate in *Balanus balanoides*. — J. Anim. Ecol., 29: 95-116.
- CURREY, J. D., 1964. Three analogies to explain the mechanical properties of bone. — Biomechanics 1: 1-10.
- DARWIN, C., 1854. A monograph of the sub-class Cirripedia. London: Ray Society, 684 p.
- DAVADIE, C., 1963. Étude (systématique et structure) des balanes (fossiles) d'Europe et d'Afrique. Paris: Éditions du Centre National de la recherche scientifique, 146 p.
- DE ALESSANDRI, G., 1895. Contribuzione allo studio dei cirripedi fossili d'Italia. — Coll. Soc. géol. ital. Roma, 13: 234-314.
- GHISELIN, M. T., E. T. DEGENS, D. W. SPENCER and R. H. PARKER, 1967. A phylogenetic survey of molluscan shell matrix proteins. — Breviora, 262: 1-35.
- GRUVEL, A., 1893. De la structure et de l'accroissement du test calcaire de la Balane (*B. tinnabulum* L.). — C.r. hebdom. Séanc. Acad. Sci. Paris, 116: 405-408.
- GRUVEL, A., 1905. Monographie des Cirripèdes ou Thécostracés, Paris: Masson & Cie, 472 p.
- GUTMANN, W. F., 1960. Funktionelle Morphologie von *Balanus balanoides*. — Abh. senckenb. naturforsch. Ges., 500: 1-43.
- HATTON, H., 1938. Essais de bionomie explicative sur quelques espèces intercotidales. — Anns Inst. océanogr. Monaco, 17: 241-348.
- HATTON, H. et E. FISCHER-PIETTE, 1932. Observations et expériences sur le peuplement des côtes rocheuses par les Cirripèdes. — Bull. Inst. océanogr. Monaco, n° 592, 13 p.
- JOPE, M., 1967a. The protein of brachiopod shell — I. amino acid composition and implied protein taxonomy. — Comp. Biochem. Physiol., 20: 593-600.
- JOPE, M., 1967b. The protein of brachiopod shell — II. Shell protein from fossil articulates: amino acid composition. — Comp. Biochem. Physiol., 30: 601-605.
- KLEPAL, W. and H. BARNES, 1975a. A histological and scanning electron microscope study of the formation of the wall plates in *Chthamalus depressus* (Poli). — J. exp. mar. Biol. Ecol., 20: 183-198.
- KLEPAL, W. and H. BARNES, 1975b. The structure of the wall plate in *Chthamalus depressus* (Poli). — J. exp. mar. Biol. Ecol., 20: 265-285.
- KRÜGER, P., 1940. Cirripedia, p. 1-560. In: H. G. Bronns (ed.), Klassen und Ordnungen des Tierreichs Buch. 3, Teil III. Akademische Verlagsgesellschaft m.b.h., 560 p.

- LOWENSTAM, H. A., 1964. Coexisting calcites and aragonites from skeletal carbonates of marine organisms and their strontium and magnesium contents. p. 373-404. In: Y. Miyake and T. Koyama (Eds.), Recent researches in the fields of hydrosphere, atmosphere and nuclear geochemistry. Maruzen Co. Ltd.
- MEIGEN, W., 1903. Beiträge zur Kenntnis des Kohlensäurenkalks. — Ber. naturf. Ges. Freiburg i.B., 13, 1-55.
- MOORE, H.B., 1934. The biology of *Balanus balanoides* I. Growth rate and its relation to size, season and tidal level. — J. mar. biol. Ass. U.K., 19: 851-868.
- MOORE, H. B., 1935. The biology of *Balanus balanoides* IV. Relation to environmental factors. — J. mar. biol. Ass. U.K., 20: 279-307.
- MOORE, L.B., 1944. Some intertidal sessile barnacles of New Zealand. — Trans. R. Soc. N.Z., 73: 315-334.
- NEU, W., 1935. Mitteilung einiger Beobachtungen zur Formbildung von *Balanus balanoides* L. und dessen Ansiedlung. — Zool. Anz., 110: 169-179.
- NEWMAN, W.A. and A. ROSS, 1971. *Antartic Cirripedia* — Am. Geophys. Union, Antarctic Res. Ser., N° 14, 257 p.
- NEWMAN, W. A., V. A. ZULLO and S. A. WAINRIGHT, 1967. A critique on recent concepts of growth in Balanomorpha (Cirripedia, Thoracica). — Crustaceana, 12: 167-179.
- NEWMAN, W. A., V. A. ZULLO and T. H. WITHERS, 1969. Cirripedia, p. R206-R295. In: R. C. Moore (ed.), Treatise on invertebrate paleontology, Part R. Arthropoda. University of Kansas.
- NILSSON-CANTELL, C. A., 1921 Cirripeden-studien. Zur Kenntnis der Biologie, Anatomie und Systematik dieser Gruppe. — Zool. Bidr. Upps., 7: 75-394.
- PARKE, M.W. and H.B. MOORE, 1935. The biology of *Balanus balanoides* II. Agal infection of the shell. — J. mar. biol. Ass. U. K., 20: 49-56.
- PILSBRY, H. A., 1916. The sessile barnacles (Cirripedia) contained in the collections of the U.S. National Museum: including a monograph of the American species. — U.S. Natn. Mus. Bull. n° 93, 366 p.
- PRENANT, M., 1929. Notes sur les parties calcifiées des téguments chez *Pollicipes cornucopiae* Leach. — Bull. Soc. Zool. Fr., 49: 611-621.
- ROSS, A., 1970. Studies on the Tetraclitidae (Cirripedia: Thoracica). A proposed new genus for the austral species *Tetraclita purpurascens breviscutum*. — Trans. S Diego Soc. nat. Hist., n° 16, 12 p.
- RUNNSTRÖM, S., 1925. Zur Biologie und Entwicklung von *Balanus balanoides* (Linné) — Bergens Mus. Rab., (1924-1925, *Naturvidenske Raekke*) n° 5, 40 p.
- SCHAFER, W., 1948. Wuchsformen von See-pocken (*Balanus balanoides*). — Natur Volk, 78: 74-78.
- TAYLOR, J. D. and M. LAYMAN, 1972. The mechanical properties of bivalves (Mollusca) shell structures. — Palaeontology, 15: 73-87.
- WAINRIGHT, S. A., 1969. Stress and design in bivalved mollusc shell. — Nature, Lond., 224: 777-779.
- WALKER, G., 1970. The histology, histochemistry and ultrastructure of the cement apparatus of three adult sessile barnacles, *Elminius modestus*, *Balanus balanoides* and *Balanus hameri*. — Mar. Biol., 7: 239-248.

Appendix

In the final stages of preparation of this paper a major revision of the lower and higher taxa of the Balanomorpha was published (Newman and Ross, 1976). This appendix examines to what extent the shell structure data acquire in the present study support the new classification proposed for the groups studied herein.

The major changes proposed by Newman and Ross (1976) have been included in table I. All Chthamaloid species studied belong to the Euraphiinae (group of *C. hembeli*) and Chthamalinae (group of *C. stellatus*) as understood by Newman and Ross (1976). A major feature, the stratified shell structure, is persistent throughout all the Chthamaloid species. However, on the structural evidence available (only one species of the *C. hembeli* group was available for study) the segregation of the Euraphiinae and Chthamalinae is confirmed: The Euraphiinae (*C. hembeli* group) possess a wedge-shaped region of elongated transparent prisms delimiting the pseudosheath from the outer region of the shell plate and a thin stratum of convergent fibrils on the outer surface of the shell, two structures not observed in the Chthamalinae.

Another major change in Newman and Ross's revision of the Balanomorphs is the fragmentation of the Balanidae into two groups and their elevation to the rank of superfamilies: the BALANOMORPHOIDEA comprising the Coronulidae, Bathylasmatidae and Tetracitidae, and the BALANOIDEA including the Archaeobalanidae (Archaeobalaninae and Semibalaninae), the Balanidae (*Balanus*, *Megabalanus*, *Tetrabalanus*), the Pyrgomatidae (Pyrgomatinae, *Pyrgoma*) and the Ceratochonchinae not studied herein, and the Bosciinae (*Boscia*: *Pyrgoma anglica*) families.

For the species examined major changes proposed within the Tetracitidae concern the inclusion of the genus *Epopella* (Ross, 1970) within the Australobalaninae, all the other Tetracitidae being grouped in the genus *Tetracitella* within the Tetracitinae subfamily. As mentioned earlier (p. 317), the species of the two subfamilies are well separated on the basis of the shell structure, *Elminius plicatus* and *E. simplex* (grouped within the *Epopella*) possess depending ridges made-up of elongated bundles of crystals aggregated into prisms which separate them from the remaining *Elminius* species; *E. modestus* and *E. kingii*. Other species of Tetracitidae are included in the *Tetracitella* (Tetracitinae). All the *Tetracitella* species studied show a typical lamellar crystalline structure not present in the Australobalaninae studied.

Within the Archaeobalaninae the inclusion of *Balanus amaryllis* and *B. hameri* into the genus *Chirora* is well supported by structural evidence. These two species possess orientated microcrystals near the outer surface of the solid shell, interlaminar figures with optical orientation of the crystalline ma-

trix around them and sheaths with crystals optically orientated perpendicular to the growth lines but not aggregated into prisms as in other species of Archaeobalaninae.

"Six more or less natural groups" were proposed by Newman and Ross (1976) for the *Balanus* (Balanidae). Six species belonging to four of these groups were examined structurally: *B. crenatus* and *B. glandula* (*B. balanus* group), *B. amphitrite* and *B. eburneus* (*B. amphitrite* group), *B. perforatus* (*B. perforatus* group) and *B. psittacus* (*B. psittacus* group). The two species of the *B. balanus* group, *B. crenatus* and *B. glandula* show striking structural similarities: canals not secondarily filled but with transverse septa, a sheath formed of two rows of prisms, a thin stratum of fibrils on the outer surface of the shell and poorly developed interlaminar figures. However, the inclusion of *B. eburneus* in the *B. amphitrite* group is disputable. Admittedly, both species bear longitudinal septa with wing-like extensions and calcareous bases, but the canals of *B. eburneus* are not secondarily filled as those of *B. amphitrite*, instead they are segmented by very thin transverse septa. Furthermore, *B. eburneus* shows a thin layer of fibrils on the outer part of the shell which is not observed in *B. amphitrite*. The shell structure of *B. perforatus* bears some similarity with that of *B. amphitrite*, both species lack the thin strata of fibrils on the outer region of the shell and have canals secondarily filled.

NEWMAN, W. A. A. ROSS, 1976. Revision of the balanomorph barnacles; including a catalog of the species. San Diego, Society of Natural History Memoir n° 9, 108 p.

ABBREVIATIONS USED IN ILLUSTRATIONS

ap.	apex
bc.	bundles of crystals
bm.	bored crystalline matrix
ce.m.	cellular matrix
cm.	crystalline matrix
di.	divergent crystals
di.	discontinuity
dp.	divergent prisms
dr.	depending ridges
ec.	elongated crystals
et.	embedded teeth
fc.	filled canal
fi.	fibre insertion pit
fi.c.	fibrillar crystals
gb.	growth band
gr.	growth ridges
gs.	granular structure
hr.	hirsute ridges
ic.	irregular crystals
il.	inner layer
ip.	irregular prisms
is.	inner surface
jl.	junction line
la.	lines of abutment of teeth
la.c.	lamellar crystals
la.s.	lamellar sheet
lc.	longitudinal canal
of.	organic fibre
ol.	outer layer
o.li.	organic lining
om.	organic matrix
os.	outer surface
o.sh.	organic sheet
ot.	organic threads
ri.	rib
se.	seta
sh.	sheath
tf.	transverse fibril
tu.	tubule
tu.o.	tubule opening

LES PINÈDES À PIN BLANC DE LA VALLÉE DE LA RIVIÈRE DE L'AIGLE, PONTIAC, QUÉBEC¹

Jean-Pierre DUCRUC² et André LAFOND

Département d'écologie et pédologie, Faculté de foresterie et géodésie, Université Laval, Québec

Résumé

La vallée de la rivière de l'Aigle a été retenue comme endroit typique du développement des pinèdes à pin blanc dans la province de Québec. Une association, six sous-associations, neuf variantes et un faciès sont reconnus et décrits suivant la méthode phytosociologique de Braun-Blanquet. Ils se répartissent selon trois séries évolutives différentes que nous avons brièvement esquissées ainsi que les conditions écologiques présidant à leur établissement.

Abstract

In the province of Quebec, the Aigle River valley is well known for its white pine stands. Using the Braun-Blanquet phytosociological classification, 1 association, 6 sub-associations, 9 variants and 1 faciès have been identified in the area. We have briefly described 3 different vegetation chronosequences and the ecological conditions necessary for their establishment.

Introduction

Le pin blanc (*Pinus strobus*) est sans doute l'arbre le plus lié à l'histoire du Québec, sinon un peu à sa légende, que l'actuel engouement pour un retour aux sources de la colonisation du pays remet en valeur (restauration des maisons ancestrales et recherches de vieux meubles dans la confection desquels le pin a joué un rôle essentiel). Malgré cela, il est surprenant de noter, en parcourant la littérature forestière pertinente, l'unanimité des auteurs à regretter le manque de connaissances des groupements de pin blanc (Candy, 1939; Caldwell, 1954; Lafond et Ladouceur, 1966). Il ressort, par contre, que la plus grande concentration de pinèdes³ à pin

blanc du Québec se rencontre dans le bassin de la rivière des Outaouais (Ilvesalo, 1929; Nichols, 1935; Halliday, 1937; Braun, 1950; Caldwell, 1954; Vézina, 1956; Rowe, 1959; Lafond et Ladouceur, 1966, 1967). Lafond et Ladouceur (1966) précisent même (p. 208) qu'«un des endroits typiques du développement des pinèdes à pin blanc est le long de la rivière de l'Aigle au sud-ouest de Maniwaki». De plus, la vallée de la rivière de l'Aigle est très accessible grâce à sa proximité de Maniwaki d'où rayonne un réseau assez dense de routes forestières. Aussi avons-nous fixé à notre aire d'étude dans laquelle nous essayerons de définir la phytosociologie des groupements de pin blanc, de mieux cerner leur écologie et de propo-

¹ Extrait d'une thèse de maîtrise présentée par J. P. Ducruc à l'École des gradués, Université Laval, Québec.

² Adresse actuelle: Service des études écologiques régionales, Pêches et Environnement Canada, B. P. 10100, Sainte-Foy, Québec, G1V 4H5.

³ Loin de nous l'idée de vouloir régler ou raviver la polémique entre les tenants du terme pinède et ceux du terme pineraie; nous adoptons la ligne de conduite du petit Robert, édition 1973, selon lequel pinède est plus couramment employé que pineraie.

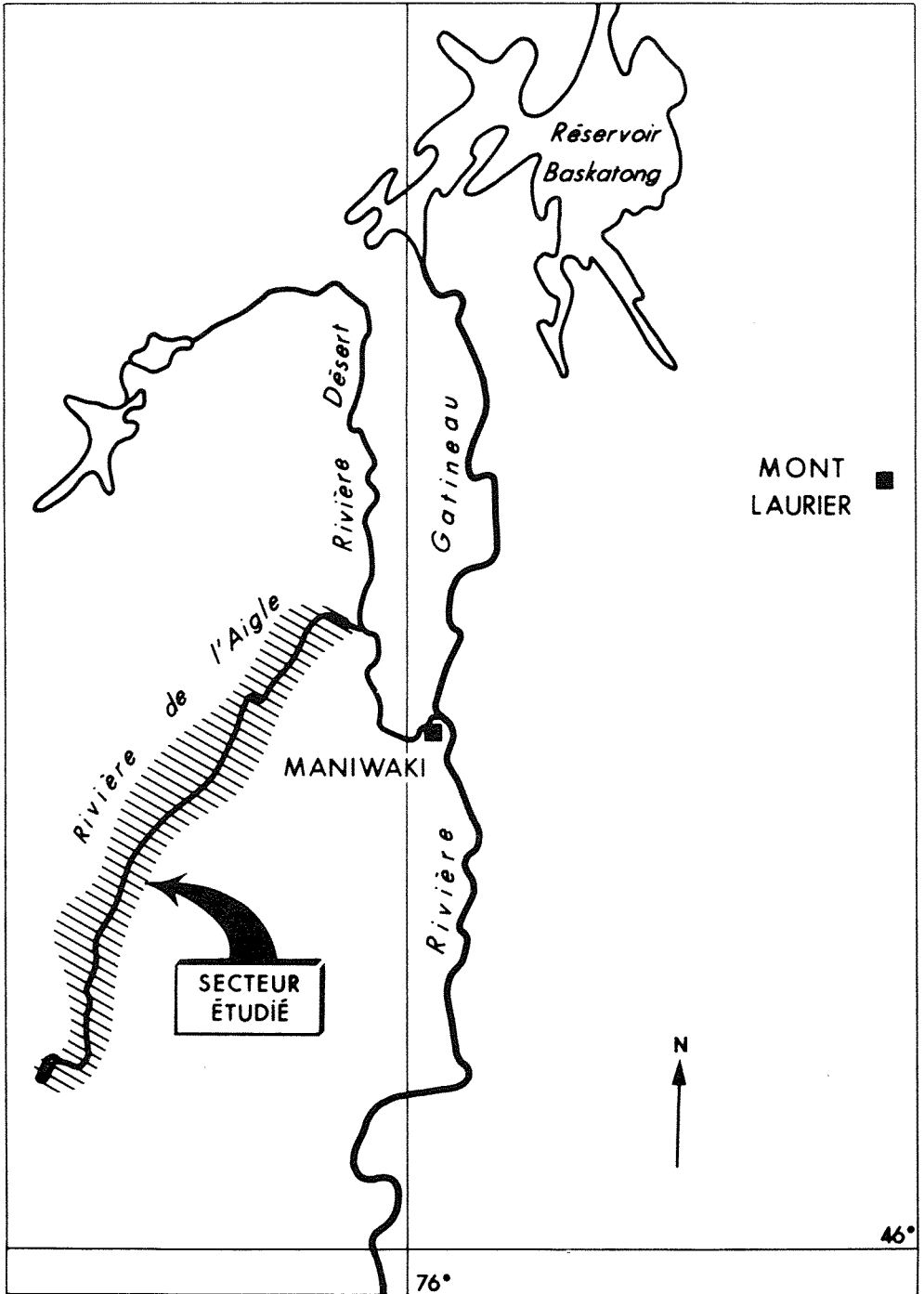


Figure 1. Localisation de la région étudiée.

ser quelques hypothèses sur leur dynamisme.

Cadre écologique

SITUATION GÉOGRAPHIQUE

À proximité du 46^{ème} degré de latitude nord et du 76^{ème} degré de longitude ouest, à l'ouest de la ville de Maniwaki, le secteur étudié suit le cours de la rivière de l'Aigle, affluent de la rivière Désert qui se jette dans la rivière Gatineau à Maniwaki (fig. 1).

PHYSIOGRAPHIE ET DÉPÔTS DE SURFACE

La vallée de la rivière de l'Aigle « étroite, peu profonde et rapide » (Ord, 1899) s'étend totalement à l'intérieur du plateau laurentien. Le principal schéma de la topographie y est préglaciaire et on ne peut attribuer qu'un faible rôle à l'action des glaciers (Keele, 1916).

Les collines sont recouvertes d'une couche de till d'épaisseur variable, allant en s'amincissant vers les sommets dont beaucoup présentent des affleurements de la roche en place. Les dépôts sablonneux, rarement graveleux, d'origine fluvio-glaciaire tapissent une grande partie du fond de la vallée, formant un plateau parfaitement uni ou localement à peine ondulé.

CONDITIONS ÉDAPHIQUES

Les deux catégories de dépôts de surface rencontrés permettent le développement de deux séries de sol qui recouvrent la quasi-totalité du territoire étudié. La série Sainte-Agathe se développe sur till alors que la série Morin se développe sur les sables fluvio-glaciaires (Lajoie, 1962); la première appartient au sous-groupe des podzols humo-ferriques lithiques, la deuxième au sous-groupe des podzols humo-ferriques orthiques.

CONDITIONS CLIMATIQUES

Le climat de la vallée de la rivière de l'Aigle nous est connu par les données recueillies à la station météorologique de Maniwaki (Anonyme, 1967). La saison de végétation est de 115 jours. Les précipitations totales atteignent 828,5 mm dont 25% tombent en neige. La température moyenne annuelle est de 3,9°C. Comme dans tout le Québec les hivers sont froids; la température moyenne du mois le plus froid descend à -12,9°C. Les étés sont par contre assez chauds alors que la température moyenne du mois le plus chaud atteint 19°C mais ils sont aussi relativement secs. La région de Maniwaki est une des rares zones du Québec qui présente un déficit en eau (fig. 2). En effet, la réserve utile en eau serait épuisée vers le 20 août (Ferland, 1969).

Malgré cet examen très sommaire des conditions climatiques, il semble que l'on puisse entrevoir ici une tendance à la continentalisation caractérisée par un réchauffement et une sécheresse estivale, une augmentation de la fréquence des orages et un refroidissement hivernal.

APERÇU PHYTOGÉOGRAPHIQUE

La vallée de la rivière de l'Aigle appartient au domaine climacique de l'érablière à bouleau jaune (Grandtner, 1966; Lafond et Ladouceur, 1966). Il est à noter cependant que la formation climacique demeure très rare. Ainsi, tout au long de notre travail, nous n'avons rencontré qu'une seule érablière à bouleau jaune digne de mention. Sans doute, l'exploitation forestière en cours depuis 1865 a très sérieusement contribué à sa dégradation, laissant plutôt place à une végétation pionnière et/ou de transition dans laquelle le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), le peuplier à grandes dents (*Populus grandidentata*), le bouleau à papier (*Betula*

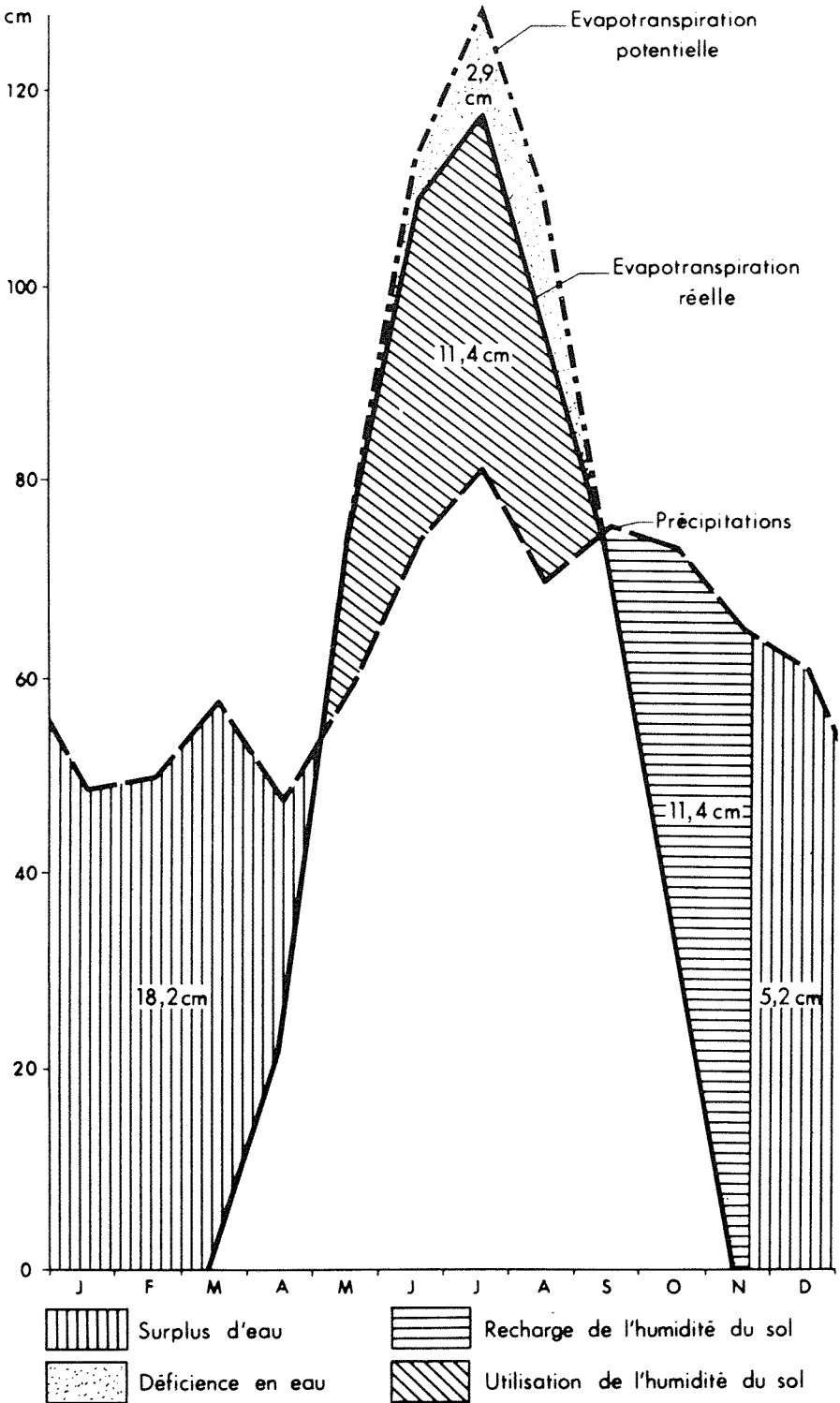


Figure 2. Précipitations et évapotranspiration potentielle à Maniwaki.

papyrifera) et l'érable rouge (*Acer rubrum*) prennent une grande importance.

Rowe (1959) classe cette région dans la section L4c (section de l'Outaouais moyen) qui fait le lien entre le milieu boréal immédiatement au nord traduit par une dominance de sapin baumier (*Abies balsamea*) et d'épinette blanche (*Picea glauca*) et un milieu ayant des affinités très marquées avec la forêt décidue, plus au sud.

Méthodes

Sur le terrain, nous avons limité l'échantillonnage aux stations pour lesquelles la dominance du pin blanc était évidente. Lors de la réalisation de notre travail nous avons aussi des préoccupations forestières que nous ne traiterons pas ici; ce sont elles qui ont guidé le choix de la superficie des places échantillons inventoriées: des quadrats de 1/10 acre (0,022 ha) à l'intérieur desquels nous avons effectué des relevés de végétation selon la méthode Braun-Blanquet (1932) dont les coefficients ont été modifiés par Lafond (1964). Ultérieurement, la confection manuelle du tableau de végétation nous a permis de définir et de hiérarchiser les unités phytosociologiques mises en évidence.

La nomenclature des phanérogames est celle de la 8ème édition du *Gray's Manual of Botany* de Fernald (1950); celle des bryophytes suit la liste proposée par Crum *et al.* (1965); les noms des lichens suivent la liste de Hale et Culberson (1966) et, finalement, les hépatiques sont nommées d'après Schuster (1953).

Pendant le relevé de végétation nous avons creusé, en position centrale dans la place-échantillon, décrit et échantillonné un profil de sol. Nous ne nous attarderons pas sur les analyses physi-

co-chimiques de routine de la partie minérale du profil car les résultats servaient, avant tout, à identifier la série de sol à laquelle appartenait le profil et à l'intégrer aux séries déjà décrites par Lajoie (1962).

Nous nous sommes, par contre, attardés un peu plus longuement sur l'échantillonnage des horizons organiques et en particulier de l'horizon H de chaque place-échantillon pour lequel nous avons procédé aux analyses de laboratoire suivantes:

- pH au potentiomètre Beckman à électrode de verre avec un rapport matière organique/eau de 1/2,5;
- carbone organique par perte au feu après séchage préalable à l'étuve (105°C pendant 24 heures) pour éliminer l'eau hygroscopique selon la méthode exposée par Amiot et Bernier (1961);
- dosage de l'azote par la méthode au macro-Kjeldahl, *in* Amiot et Bernier (1961);
- cations échangeables selon la méthode de Schollenberger et Simon (1945) et concentrations en Ca, K, Mg définies au spectrophotomètre d'absorption atomique Perkin-Elmer, modèle 303.

Résultats et discussion

L'étude des tableaux de végétation (tableau I et tableau II) nous révèle une très grande homogénéité floristique pour l'ensemble des groupements étudiés. Il existe, en effet, un très fort contingent d'espèces communes à l'ensemble de ces groupements. Par ce fait même, les espèces différentielles des diverses unités phytosociologiques proposées seront davantage basées sur des valeurs d'abondance-dominance que sur des critères de présence-absence. De façon générale, nous ne rencontrons

pas d'espèces exclusives mais plutôt des espèces compagnes différentielles que nous avons subdivisées en cinq grandes catégories d'après leur autécologie (tableau I et tableau II) comme l'ont déjà fait Grandtner (1966), Jurdant (1964) et Payette et Lavoie (1971). Nous obtenons ainsi cinq groupes: un groupe de compagnes oligotrophes, un groupe de compagnes mésotrophes, un groupe de compagnes xéro-héliophiles, un groupe de compagnes acidophiles et un groupe de compagnes indéterminées.

Nous avons déjà souligné la faible variation de la nature des dépôts de surface; nous rencontrons seulement des dépôts fluvio-glaciaires et du till mince sur roc sur lesquels se développent respectivement les séries de sol Morin et Sainte-Agathe, toutes deux bien à excessivement drainées. Nous avons alors voulu analyser plus en détail les horizons organiques de chaque place-échantillon, pensant trouver là l'explication écologique déterminante pour les différentes unités phytosociologiques décrites. Hormis pour la pinède à pin blanc à aster à grandes feuilles (tableau I, relevés 50 à 54) où certaines différences se dessinent assez nettement pour le pH, la teneur en Ca et Mg et le % de saturation en bases, les propriétés chimiques des humus analysés sont aussi caractérisés par une homogénéité remarquable (tableau IV).

Cependant, en nous basant surtout sur le fait que localement, soit dans la strate arbustive soit, à un moindre degré, dans la strate herbacée, une espèce s'impose au détriment de toutes les autres, nous arrivons à définir des unités phytosociologiques dont le statut sera alors nécessairement de rang inférieur à l'association. De façon générale, l'ensemble des relevés des tableaux de végétation (tableau I et tableau II) s'intègre bien dans la description très générale que Dansereau (1959) propose pour

le *Pinetum strobi*. Malheureusement, par le type même de notre étude (uniquement concentrée sur les groupements à pin blanc et non sur l'ensemble des groupements végétaux régionaux), il nous est impossible de mettre en évidence les espèces caractéristiques de cette association qui sont pourtant la garantie essentielle à la définition de toute association végétale (Guinochet, 1973). En l'absence de facteurs physiques discriminants, il nous faut chercher ailleurs les causes de ces variations.

Dans un climat non strictement boréal, comme celui de la vallée de la rivière de l'Aigle, l'apparition, au sein d'une synusie quelconque, d'un très grand nombre d'individus de la même espèce est un signe d'intervention extérieure (Dansereau, 1946). Cette intervention permet à une espèce particulièrement agressive de s'emparer de l'espace écologique libéré: le sapin baumier et le noisetier à long bec (*Corylus cornuta*), par exemple, dans la strate arbustive supérieure (tableau I, relevés 12 à 21).

Le secteur étudié est exploité de façon continue depuis 1865, aussi nous faut-il penser que les interventions humaines ont pu créer des conditions tout à fait nouvelles. Les plantes y ont répondu en formant des groupements particuliers et la répétition périodique de ces interventions (coupes) leur aura conféré une permanence dans le temps. Les combinaisons floristiques que nous avons décrites seraient le résultat d'un tri sélectif exercé sur la flore par l'action conjuguée de facteurs physiques et de facteurs biologiques parfaitement déterminés et parmi lesquels le rôle de l'homme a été prépondérant. Par ses moyens d'exploitation (coupes et débardage mécanisés), il aura probablement contribué à l'homogénéisation des horizons organiques superficiels, alors

Association																											
Sous-association																											
Variante	à PTERIDIUM AQUILINUM						à CORYLUS CORNUTA						à ABIES BALSAMEA														
Facies	PLEUROZIOSUM																										
N° de relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
Nature du dépôt de surface	FG	FG	FG	FG	FG	FG	FG	FG	FG	FG	FG	FG	FG	FG	FG	FG	FG	FG	FG	FG	FG	FG	FG	FG	FG	FG	FG
Série de sol	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo
Sous-groupe pédologique	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo	Phfo
Age moyen du peuplement	50	50	50	50	30	30	50	30	50	-	-	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	30	50	50
Recouvrement de la strate (X)																											
Arborée supérieure As	60	70	60	60	60	60	60	15	75	35	40	40	70	60	60	70	60	60	75	60	60	70	60	60	75	60	40
Arborée inférieure Ai	25	20	30	60	40	60	40	60	10	40	40	50	35	10	10	20	50	40	10	40	25	40	40	30	60	30	60
Arbustive supérieure as	20	15	5	5	5	20	2	20	5	40	10	80	85	80	95	85	70	75	80	95	95	35	30	30	20	20	20
Arbustive inférieure ai	15	5	10	5	2	10	10	30	40	70	25	2	10	10	2	-	-	5	5	2	-	2	2	5	10	5	2
Herbacée h	80	75	90	70	50	60	60	70	50	85	50	10	25	50	5	2	2	25	5	2	-	5	50	25	30	20	2
Muscinale m	-	-	2	5	10	15	25	45	25	50	70	5	10	-	-	-	-	2	2	-	-	2	-	1	5	10	1
<i>Pinus strobus</i> As	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	++	4.3	++	1.3	2.3	4.3	3.3	3.3	4.3	3.3	3.3	4.3	3.3	3.3	3.3	2.3	3.3	3.3	3.3	2.3
<i>Pinus resinosa</i> As	1.3	1.1	1.3	3.3	2.3	3.3	2.3	3.3	++	2.3	2.3	3.3	1.3	1.3	1.1	2.3	2.3	2.3	1.1	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	3.3	1.3	3.3
<i>Abies balsamea</i> As	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Picea glauca</i> As	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Picea mariana</i> As	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Pinus banksiana</i> As	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Populus tremuloides</i> As	1.2	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Betula papyrifera</i> As	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Acer rubrum</i> As	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Quercus borealis</i> As	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Acer saccharum</i> As	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Fagus grandifolia</i> As	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Ostrya virginiana</i> As	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
compagnes oligotrophes:																											
<i>Vaccinium myrtilloides</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Vaccinium angustifolium</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Gaultheria procumbens</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Kalmia angustifolia</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Comptonia peregrina</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Erigeron repens</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Solidago puberula</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Salix humilis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Nemophila macronata</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
compagnes mésotrophes:																											
<i>Dierilla lonicera</i>	1.3	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Aralia nudicaulis</i>	1.4	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Clintonia borealis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Viola renifolia</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Diuronum</i> spp.	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Corylus cornuta</i>	1.3	1.2	++	1.2	1.3	++	++	++	++	1.2	++	3.3	3.3	4.4	5.5	5.4	1.3	1.3	1.1	++	++	2.3	3.3	1.3	1.2	2.3	2.3
<i>Pteridium aquilinum</i> var. <i>latiusculum</i>	3.5	4.4	4.5	3.3	2.3	2.3	3.3	3.3	3.4	3.3	2.3	1.3	++	1.2	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Aster macrophyllus</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Streptopus roseus</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Apocynum androsaemifolium</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Trientalis borealis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Viburnum cassinoides</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Lyopodium obscurum</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Dryopteris spinulosa</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Amelanchier sanguinea</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
compagnes xéro-héliophiles:																											
<i>Carex lasiocarpa</i>	1.3	++	++	++	++	1.3	++	1.3	++	++	2.3	++	++	1.3	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Oryzopsis asperifolia</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Melampyrum lineare</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Cypripedium acaule</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Polytrichum</i> spp.	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
compagnes acidophiles:																											
<i>Mniamthemum canadense</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Linnaea borealis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Platanus sibirica</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Cornus canadensis</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Gaultheria hispida</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
compagnes indéterminées:																											
<i>Brachythecium</i> spp.	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Prunus pennsylvanica</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Amelanchier arborea</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Acer spicatum</i>	++	++	++																								

TABLEAU II

Structure floristique des groupements à pin blanc de la vallée de la rivière de l'Aigle (classe de présence et coefficients d'abondance-dominance et de sociabilité moyens)

Association	PINETUM STROBI													
	Sous-association	PINETOSUM RESINOSAE					ABIETETOSUM	ASTERETOSUM	QUERCETOSUM	POPULETOSUM	PINETOSUM BANKSIANA			
		à PTERIDIUM		à CORYLUS CORNUTA	à ABIES BALSAMEA	à PTERIDIUM						à PICEA MARIANA		
Variante		PLEUROZIOSUM												
Facès														
Nombre de relevés	12	6	5	5	5	4	5	3	2	5	2	5	2	
<i>Pinus strobus</i>	As v ^{3.3} AI v ^{3.3} Ao IV ⁺⁺	v ^{3.3} v ^{1.3} IV ⁺⁺	v ^{3.3} v ^{2.3} IV ⁺⁺	v ^{3.3} v ^{1.3} II ⁺⁺	v ^{3.3} v ^{2.3} II ⁺⁺	v ^{2.3} v ^{2.3} I ⁺⁺	v ^{2.3} v ^{2.3} v ^{1.3} III ⁺⁺	v ^{3.3} v ^{2.3} III ⁺⁺	v ^{3.4} v ^{1.3} III ⁺⁺	v ^{3.3} v ^{1.3} II ⁺⁺	v ^{3.3} III ^{2.3} -	- v ^{2.3} IV ^{1.1}	v ⁺⁺ v ^{3.3} v ^{1.1}	
<i>Pinus resinosa</i>	As IV ⁺⁺ AI IV ⁺⁺ Ao -	v ⁺⁺ II ⁺⁺ IV ⁺⁺ -	II ⁺⁺ II ⁺⁺ IV ⁺⁺ -	IV ⁺⁺ IV ⁺⁺ I ⁺⁺ -	III ⁺⁺ I ⁺⁺ -	v ^{2.3} III ⁺⁺ -	v ^{1.1} v ^{3.3} III ^{2.3}	v ^{3.3} v ⁺⁺ -	III ⁺⁺ II ⁺⁺ -	II ⁺⁺ II ⁺⁺ -	- -	- II ⁺⁺ -	v ⁺⁺ v ⁺⁺ v ⁺⁺	
<i>Abies balsamea</i>	As I ^{1.1} AI v ⁺⁺ Ao v ^{2.3}	I ⁺⁺ v ⁺⁺ v ⁺⁺ -	III ^{1.1} IV ⁺⁺ v ⁺⁺ -	I ⁺⁺ IV ⁺⁺ v ⁺⁺ -	- III ⁺⁺ v ^{4.4} -	- v ⁺⁺ v ^{2.3} -	- III ⁺⁺ v ⁺⁺ -	- I ⁺⁺ v ^{1.3} -	- v ^{3.3} v ^{1.3} -	- -	v ⁺⁺ III ^{1.3} -	v ⁺⁺ III ⁺⁺ -	III ⁺⁺ v ⁺⁺ -	III ⁺⁺ v ⁺⁺ -
<i>Picea glauca</i>	As II ⁺⁺ AI v ⁺⁺ Ao III ⁺⁺	v ⁺⁺ I ⁺⁺ IV ⁺⁺ -	IV ⁺⁺ III ⁺⁺ IV ⁺⁺ -	III ⁺⁺ III ⁺⁺ III ⁺⁺ -	I ⁺⁺ v ⁺⁺ II ⁺⁺ -	III ⁺⁺ v ⁺⁺ IV ⁺⁺ -	III ⁺⁺ I ⁺⁺ -	III ⁺⁺ -	III ⁺⁺ III ⁺⁺ I ⁺⁺	III ⁺⁺ v ⁺⁺ -	v ⁺⁺ III ⁺⁺ -	III ⁺⁺ -	III ⁺⁺ -	III ⁺⁺ III ⁺⁺ III ⁺⁺
<i>Picea mariana</i>	As - AI I ^{1.1} Ao III ⁺⁺	- I ⁺⁺ -	III ⁺⁺ II ⁺⁺ -	- II ⁺⁺ I ⁺⁺	- -	- I ⁺⁺ -	I ⁺⁺ -	III ⁺⁺ v ^{2.3} v ^{1.2}	- -	- -	- -	- -	- -	III ⁺⁺ v ⁺⁺ v ^{3.3} v ^{2.3}
<i>Pinus banksiana</i>	As - AI - Ao -	- I ⁺⁺ -	III ⁺⁺ II ⁺⁺ -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -
<i>Populus tremuloides</i>	As IV ⁺⁺ AI II ⁺⁺ Ao v ⁺⁺	IV ⁺⁺ IV ⁺⁺ II ⁺⁺ -	III ⁺⁺ IV ⁺⁺ I ⁺⁺ -	IV ⁺⁺ II ⁺⁺ III ⁺⁺ -	III ⁺⁺ III ⁺⁺ III ⁺⁺ -	v ⁺⁺ III ⁺⁺ I ⁺⁺ -	III ^{1.1} II ⁺⁺ III ⁺⁺ -	I ⁺⁺ v ^{1.1} III ⁺⁺ -	III ^{1.3} III ⁺⁺ III ⁺⁺ -	III ⁺⁺ -	- -	v ^{2.3} v ^{2.3} v ^{1.3}	- v ⁺⁺ v ⁺⁺	
<i>Betula papyrifera</i>	As III ⁺⁺ AI II ⁺⁺ Ao III ⁺⁺	II ⁺⁺ II ⁺⁺ III ⁺⁺ -	I ⁺⁺ I ⁺⁺ II ⁺⁺ -	I ⁺⁺ I ⁺⁺ IV ⁺⁺ -	II ⁺⁺ II ^{1.1} II ⁺⁺ -	III ⁺⁺ III ⁺⁺ III ⁺⁺ -	III ⁺⁺ I ⁺⁺ III ⁺⁺ -	- I ⁺⁺ III ⁺⁺ -	v ⁺⁺ v ⁺⁺ -	III ⁺⁺ III ⁺⁺ II ⁺⁺ -	III ⁺⁺ III ⁺⁺ III ⁺⁺ -	- -	- -	- -
<i>Acer rubrum</i>	As III ⁺⁺ AI I ⁺⁺ Ao III ⁺⁺	III ⁺⁺ III ⁺⁺ II ⁺⁺ -	II ⁺⁺ II ⁺⁺ -	IV ⁺⁺ I ⁺⁺ II ⁺⁺ -	III ⁺⁺ III ⁺⁺ III ⁺⁺ -	III ⁺⁺ IV ⁺⁺ III ⁺⁺ -	III ⁺⁺ II ⁺⁺ III ⁺⁺ -	III ⁺⁺ -	v ⁺⁺ -	III ⁺⁺ II ⁺⁺ IV ⁺⁺ -	III ⁺⁺ III ⁺⁺ III ⁺⁺ -	III ⁺⁺ III ⁺⁺ III ⁺⁺ -	I ⁺⁺ II ⁺⁺ -	- -
<i>Quercus borealis</i>	As - AI I ⁺⁺ Ao -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -
<i>Acer saccharum</i>	As - AI - Ao I ⁺⁺	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -
<i>Fagus grandifolia</i>	As - AI - Ao -	- I ⁺⁺ -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -
<i>Ostrya virginiana</i>	As - AI - Ao -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -
compagnes oligotrophes:														
<i>Vaccinium myrtilloides</i>	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ^{2.2}	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ⁺⁺	IV ⁺⁺	v ^{2.2}	v ⁺⁺	III ⁺⁺	v ⁺⁺	IV ^{2.2}	v ⁺⁺	
<i>Vaccinium angustifolium</i>	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ^{1.2}	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ^{2.3}	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ^{2.2}	v ^{1.3}	III ⁺⁺	
<i>Gaultheria procumbens</i>	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ⁺⁺	IV ⁺⁺	-	IV ^{4.4}	IV ⁺⁺	v ⁺⁺	-	IV ^{3.3}	v ^{3.3}	v ⁺⁺	v ⁺⁺	
<i>Kalmia angustifolia</i>	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ⁺⁺	III ⁺⁺	-	v ⁺⁺	IV ⁺⁺	v ^{3.3}	v ⁺⁺	-	v ⁺⁺	v ^{2.3}	v ⁺⁺	
<i>Comptonia peregrina</i>	-	III ⁺⁺	v ^{1.3}	II ⁺⁺	-	-	III ⁺⁺	-	-	-	-	-	v ⁺⁺	
<i>Epigaea repens</i>	IV ⁺⁺	II ⁺⁺	IV ⁺⁺	II ⁺⁺	-	II ⁺⁺	III ⁺⁺	III ⁺⁺	-	-	-	IV ^{2.2}	v ^{1.2}	
<i>Solidago puberula</i>	III ⁺⁺	II ⁺⁺	v ⁺⁺	II ⁺⁺	-	-	II ⁺⁺	-	-	-	-	II ⁺⁺	v ⁺⁺	
<i>Salix humilis</i>	III ⁺⁺	-	v ⁺⁺	II ⁺⁺	-	II ⁺⁺	IV ⁺⁺	v ^{2.2}	-	-	-	v ^{1.2}	v ^{2.2}	
<i>Hemoptanthus mucronata</i>	II ⁺⁺	III ⁺⁺	I ⁺⁺	III ⁺⁺	-	III ⁺⁺	II ⁺⁺	-	-	-	-	II ⁺⁺	-	
<i>Cladonia rangiferina</i>	I ⁺⁺	I ^{2.2}	IV ^{2.2}	-	-	-	-	v ^{2.2}	-	-	-	-	v ^{1.2} v ^{2.2}	
compagnes mésotrophes:														
<i>Dicentra leucocera</i>	v ⁺⁺	v ⁺⁺	II ⁺⁺	IV ⁺⁺	v ⁺⁺	III ⁺⁺	IV ⁺⁺	v ^{3.3}	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ⁺⁺	IV ^{3.3}	v ⁺⁺	
<i>Aralia nudicaulis</i>	v ⁺⁺	v ⁺⁺	II ⁺⁺	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ^{1.4}	III ⁺⁺	v ^{3.3}	v ^{3.3}	v ^{2.4}	IV ⁺⁺	-	
<i>Clintonia borealis</i>	v ⁺⁺	III ⁺⁺	III ⁺⁺	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ⁺⁺	III ^{1.3}	v ^{3.3}	v ⁺⁺	IV ^{3.3}	v ^{3.3}	IV ⁺⁺	-	
<i>Viola renifolia</i>	II ⁺⁺	I ⁺⁺	I ⁺⁺	II ⁺⁺	III ⁺⁺	-	I ⁺⁺	-	III ⁺⁺	IV ^{3.3}	III ⁺⁺	-	-	
<i>Dicranum spp.</i>	v ⁺⁺	v ^{2.2}	II ⁺⁺	III ⁺⁺	v ⁺⁺	v ⁺⁺	II ^{2.2}	III ⁺⁺	III ⁺⁺	v ^{3.3}	v ⁺⁺	III ^{2.2}	-	
<i>Corylus cornuta</i>	v ^{2.3}	v ^{1.2}	v ^{2.2}	v ^{4.4}	v ^{1.1}	v ^{1.3}	v ^{1.3}	-	III ⁺⁺	v ^{1.3}	v ^{2.2}	III ^{3.3}	III ⁺⁺	
<i>Pteridium aquilinum var. latiusculum</i>	v ^{1.3}	v ^{3.3}	v ^{3.3}	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ^{1.3}	v ^{4.4}	v ^{1.3}	v ⁺⁺	IV ^{3.3}	v ^{3.3}	III ^{5.5}	v ^{3.3}	
<i>Aster macrophyllus</i>	v ⁺⁺	-	-	IV ⁺⁺	IV ⁺⁺	-	IV ^{3.3}	-	III ⁺⁺	v ^{3.3}	-	III ⁺⁺	-	
<i>Streptopus roseus</i>	I ⁺⁺	-	-	III ⁺⁺	II ⁺⁺	I ⁺⁺	I ⁺⁺	-	v ⁺⁺	III ⁺⁺	v ⁺⁺	-	-	
<i>Apocynum androsaemifolium</i>	III ⁺⁺	IV ⁺⁺	IV ⁺⁺	III ⁺⁺	-	I ⁺⁺	-	III ⁺⁺	v ⁺⁺	II ⁺⁺	-	-	III ⁺⁺	
<i>Trientalis borealis</i>	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ⁺⁺	III ⁺⁺	v ⁺⁺	-	-	v ⁺⁺	v ⁺⁺	
<i>Viburnum cassinoides</i>	III ⁺⁺	v ⁺⁺	v ⁺⁺	IV ⁺⁺	III ⁺⁺	-	-	-	v ⁺⁺	-	-	II ⁺⁺	III ⁺⁺	
<i>Lycopodium obscurum</i>	II ⁺⁺	II ⁺⁺	II ⁺⁺	II ⁺⁺	II ⁺⁺	IV ⁺⁺	I ⁺⁺	I ⁺⁺	v ⁺⁺	-	-	IV ⁺⁺	v ^{2.2}	
<i>Dryopteris spinulosa</i>	II ⁺⁺	I ⁺⁺	III ⁺⁺	III ⁺⁺	I ⁺⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Amelanchier sanguinea</i>	IV ⁺⁺	IV ⁺⁺	II ⁺⁺	III ⁺⁺	III ⁺⁺	IV ⁺⁺	I ⁺⁺	-	-	IV ^{2.2}	v ⁺⁺	-	-	
compagnes xéro-héliophiles:														
<i>Carex lasiocarpa</i>	v ⁺⁺	v ⁺⁺	IV ^{3.3}	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ^{1.3}	v ^{2.2}	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ^{2.2}	v ^{2.2}	v ^{2.3}	
<i>Oryzopsis asperifolia</i>	v ⁺⁺	v ⁺⁺	III ^{1.2}	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ^{2.2}	IV ^{2.2}	v ⁺⁺	v ^{2.2}	v ^{2.2}	v ^{2.2}	v ⁺⁺	
<i>Malampyrum lineare</i>	II ⁺⁺	III ⁺⁺	III ⁺⁺	-	-	-	-	IV ⁺⁺	-	III ⁺⁺	-	v ⁺⁺	v ⁺⁺	
<i>Cypripedium acaule</i>	II ⁺⁺	I ⁺⁺	I ⁺⁺	-	-	-	-	-	III ⁺⁺	-	v ⁺⁺	-	III ⁺⁺	
<i>Polytrichum spp.</i>	I ⁺⁺	I ⁺⁺	II ^{2.2}	II ⁺⁺	I ⁺⁺	I ⁺⁺	II ⁺⁺	-	-	IV ^{3.3}	v ⁺⁺	-	v ⁺⁺	
compagnes acidophiles:														
<i>Maianthemum canadense</i>	v ⁺⁺	v ^{1.4}	v ⁺⁺	v ⁺⁺	IV ⁺⁺	v ⁺⁺	v ^{2.4}	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ^{3.3}	v ^{2.4}	v ⁺⁺	v ^{1.3}	
<i>Limnosa borealis</i>	III ⁺⁺	III ⁺⁺	IV ^{2.2}	III ⁺⁺	v ⁺⁺	-	IV ^{2.2}	v ⁺⁺	III ⁺⁺	v ⁺⁺	v ^{2.2}	-	v ^{2.2}	
<i>Pleuronotus schreberi</i>	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ^{3.3}	III ^{2.2}	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ^{3.3}	v ^{3.3}	III ⁺⁺	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ^{2.2}	v ^{3.3}	
<i>Cornus canadensis</i>	v ⁺⁺	v ^{2.4}	IV ^{3.3}	IV ⁺⁺	v ⁺⁺	v ⁺⁺	v ^{1.4}	v ⁺⁺	v ⁺⁺	-	-	IV ^{3.3}	v ^{3.3}	
<i>Gaultheria hispida</i>	II ⁺⁺	II ⁺⁺	-	I ^{2.2}	III ⁺⁺	IV ⁺⁺	II ^{2.2}	IV ⁺⁺	v ⁺⁺	-	-	-	-	
compagnes indéterminées:														
<i>Amelanchier arborea</i>	-	I ⁺⁺	II ⁺⁺	I ⁺⁺	II ⁺⁺	-	II ⁺⁺	IV ⁺⁺	III ^{2.2}	II ⁺⁺	III ⁺⁺	II ^{2.2}	-	
<i>Brachythecium spp.</i>	I ^{3.3}	I ^{3.3}	I ^{3.3}	II ^{3.3}	I ⁺⁺	-	-	-	III ^{3.3}	III ⁺⁺	v ⁺⁺	IV ^{3.3}	-	
<i>Prunus pennsylvanica</i>	II ⁺⁺	IV ⁺⁺	I ^{2.2}	I ⁺⁺	I ⁺⁺	I ⁺⁺	II ⁺⁺	-	-	-	-	v ⁺⁺	-	
<i>Basilaria trilobata</i>	I ⁺⁺	II ⁺⁺	-	I ^{2.2}	I ⁺⁺	-	I ^{2.2}	-	v ^{3.3}	I ⁺⁺	-	-	-	
<i>Coptis groenlandica</i>	I ⁺⁺	-	-	III ⁺⁺	II ⁺⁺	-	II ^{3.3}	-	v ⁺⁺	III ⁺⁺	v ⁺⁺	-	-	
<i>Monotropa uniflora</i>	I ⁺⁺	III ⁺⁺	I ⁺⁺	I ⁺⁺	-	-	II ⁺⁺	II ⁺⁺	-	-	-	II ⁺⁺	-	
<i>Lonicera canadensis</i>	I ⁺⁺	-	-	I ⁺⁺	-	-	I ⁺⁺	-	III ⁺⁺	I ^{2.2}	III ⁺⁺	-	-	
<i>Solidago squarrosa</i>	I ⁺⁺	-	-	-	III ⁺⁺	I ⁺⁺	v ^{2.2}	-	-	-	-	I ⁺⁺	I ⁺⁺	
<i>Acer spicatum</i>	III ⁺⁺	-	-	II ⁺⁺	III ⁺⁺	III ⁺⁺	II ⁺⁺	-	-	-	-	-	-	
<i>Amelanchier spicata</i>	-	II ⁺⁺	III ^{2.2}	-	-	-	III							

que par ses méthodes de récoltes (coupes totales, coupes partielles, coupes sélectives, coupes en hiver, coupes en été, etc...), il aura pu favoriser une ou plusieurs espèces au détriment d'autres.

Pour la clarté de l'exposé nous présenterons les résultats des tableaux de végétation (tableau I et tableau II) en trois sous-ensembles basés sur des considérations strictement physiologiques (tableau III).

PINÈDE À PIN BLANC PURE (*Pinetum strobi*, Dansereau 1959)

C'est la pinède à pin blanc pure (tableau I, relevés 1 à 33) qui se présente toujours en futaie relativement dense et assez haute (20 mètres). Dans le secteur

étudié, elle croît uniquement sur dépôts fluvioglaciers et, plus particulièrement, sur le type sablonneux (Mo) de la série de sol Morin (Lajoie, 1962) lequel permet le développement d'un podzol humo-ferrique orthique.

L'abondance locale prise dans le sous-bois, tantôt par le sapin baumier (tableau I, relevés 17 à 21), tantôt par le noisetier à long bec (tableau I, relevés 12 à 16) et tantôt par la fougère aigle (*Pteridium aquilinum* var. *latiusculum*) (tableau I, relevés 1 à 11) permet de distinguer trois variantes. La variante à fougère aigle se subdivise à son tour, en une variante typique à fougère aigle (tableau I, relevés 1 à 6) et un faciès à *Pleurozium schreberi* (tableau I, relevés 7 à 11).

TABLEAU III

Liste des unités phytosociologiques décrites

(1) Les groupements dans lesquels le pin blanc est l'espèce arborée dominante

- Pinède à pin blanc pure (*Pinetum strobi*, Dansereau 1959)
 - variante à *Pteridium aquilinum* var. *latiusculum* var. *n.*
 - faciès à *Pleurozium schreberi*
 - variante à *Corylus cornuta* var. *n.*
 - variante à *Abies balsamea* var. *n.*
- Pinède à pin blanc à aster à grandes feuilles (*Pinetum strobi asteretosum macrophylli* s. ass. *n.*)

(2) Les groupements dans lesquels le pin blanc est codominant dans la strate arborée

- Pinède à pin blanc et pin rouge (*Pinetum strobi pinetosum resinosa* s. ass. *n.*)
 - variante à *Pteridium aquilinum* var. *latiusculum* var. *n.*
 - variante à *Corylus cornuta* var. *n.*
 - variante à *Abies balsamea* var. *n.*
 - variante à *Picea mariana* var. *n.*
- Pinède à pin blanc et sapin baumier (*Pinetum strobi abietetosum* s. ass. *n.*)
- Pinède à pin blanc et chêne rouge (*Pinetum strobi quercetosum borealis* s. ass. *n.*)

(3) Les groupements dans lesquels le pin blanc pousse dans le sous-étage arboré

- Pinède à pin blanc et peuplier faux-tremble (*Pinetum strobi populetosum tremuloidis* s. ass. *n.* Syn. partiel *Pino strobi-Populetum tremuloidis* Gagnon 1971).
 - variante à *Pteridium aquilinum* var. *latiusculum* var. *n.*
- Pinède à pin blanc et pin gris (*Pinetum strobi pinetosum banksianae* s. ass. *n.*)

TABLEAU IV

Caractéristiques chimiques des humus des unités
phytosociologiques décrites

Unité phytosociologique	pH (H ₂ O)	C/N	me/100 g			Saturation en bases %
			Ca	Mg	K	
Pinède à pin blanc	12* 3,2 à 4,2	10 32,87 s**=6,02	10 6,75 s=1,35	12 3,00 s=0,66	13 1,47 s=0,44	10 14,50 s=2,55
Var. à fougère	5 3,3 à 4,1	5 35,30 s=1,26	4 8,00 s=2,80	5 3,20 s=0,79	5 1,15 s=0,29	4 14,90 s=4,63
Var. à fougère faciès à <i>Pleurozium</i>	4 3,4 à 4,1	3 31,00	3 6,80	3 2,32	3 1,02	3 12,75
Var. à noisetier	5 3,6 à 4,3	5 29,98 s=2,48	5 8,00 s=2,85	4 3,60 s=1,18	5 1,24 s=0,30	4 15,50 s=1,74
Var. à sapin	5 3,9 à 4,0	5 32,95 s=5,03	5 7,42 s=1,47	5 2,91 s=0,53	5 1,09 s=0,28	5 13,87 s=0,94
Pinède à pin blanc et pin rouge	4 3,2 à 4,4	3 41,62	4 6,38 s=1,53	4 2,56 s=0,39	4 1,12 s=0,38	4 11,80 s=1,51
Var. à fougère	5 3,5 à 4,0	4 29,90 s=4,87	5 8,40 s=2,36	5 2,86 s=0,97	5 1,25 s=0,34	5 17,32 s=1,37
Var. à épinette noire	3 3,4 à 3,7	3 40,65	3 6,50	3 2,87	3 1,23	3 15,40
Pinède à pin blanc et sapin baumier	2 3,5 à 4,1	2 30,40	2 10,38	2 3,70	2 1,84	2 17,48
Tremblaie à pin blanc	5 3,5 à 4,0	5 30,46 s=5,37	4 6,97 s=1,12	5 3,27 s=0,85	5 1,42 s=0,50	5 16,82 s=4,02
Pinède à pin gris à pin blanc	2 3,6	2 35,00	2 4,81	2 1,85	2 1,04	2 13,30
Pinède à pin blanc à aster à grandes feuilles	5 4,6 à 5,4	3 32,80	4 18,84 s=7,47	5 6,29 s=1,86	5 1,66 s=0,66	4 30,89 s=8,22
Pinède à pin blanc et chêne rouge	2 3,8 à 4,3	2 32,73	2 12,06	2 4,73	2 1,49	2 17,35

12*: Nombre d'échantillons analysés

**s= Écart-type

PINÈDE À PIN BLANC À ASTER À GRANDES FEUILLES (*Pinetum strobi asteretosum macrophylli s. ass. n.* Syn. partiel *Aster-Gaultheria* Heimburger, 1934)

Par l'abondance de l'aster à grandes feuilles (*Aster macrophyllus*) et la présence d'espèces comme le chêne rouge (*Quercus borealis*), l'ostryer de Virginie (*Ostrya virginiana*), *Rubus odoratus* et *Cornus stolonifera*, ce groupement s'individualise bien par rapport aux précédents (tableau I, relevés 50 à 54).

De plus, il colonise des stations écologiquement très différentes; on le rencontre sur le haut des fortes pentes sur till mince de la série Sainte-Agathe qui permet le développement d'un podzol humo-ferrique lithique (Lajoie, 1962).

Il se présente sous la forme d'une futaie haute (18 à 20 m) de 50 à 60 ans.

PINÈDE À PIN BLANC ET PIN ROUGE (*Pinetum strobi pinetosum resinosa s. ass. n.*)

C'est encore une futaie avec des caractéristiques semblables à la pinède à pin blanc pure mais dans laquelle le pin rouge (*Pinus resinosa*) devient localement abondant. Les relevés 34 à 37 du tableau I illustrent la sous-association typique à laquelle s'ajoutent une variante à fougère aigle (tableau I, relevés 38 à 42), une variante à noisetier (tableau I, relevé 43), une variante à sapin baumier (tableau I, relevé 44) et une variante à épinette noire (*Picea mariana*) (tableau I, relevés 45 à 47). Dans cette dernière variante, l'épinette noire est surtout installée dans l'étage arboré inférieur et l'étage arbustif supérieur.

PINÈDE À PIN BLANC ET SAPIN BAUMIER (*Pinetum strobi abietetosum s. ass. n.*)

Malgré le faible nombre de relevés de végétation pour caractériser cette unité phytosociologique (tableau I, relevés 48 et 49), nous n'hésitons pas à l'élever au rang de sous-association car le sapin baumier prend ici une impor-

tance aussi significative que le pin blanc. Les deux espèces se retrouvent en égale abondance dans la strate arborée et sont équiennes (entre 40 et 50 ans): elles ont donc poussé ensemble après la perturbation qui a affecté la station. Cette sous-association se distingue aussi très bien de la variante à sapin baumier (tableau I, relevés 17 à 21) car elle est structurellement très différente. Dans la variante à sapin baumier, cette dernière espèce est cantonnée dans la strate arbustive supérieure dont elle est l'unique constituant; sa taille n'excède pas 3 mètres sous des pins blancs de 20 à 22 mètres; son âge se situe entre 15 et 20 ans contre 50 à 70 pour les pins.

La pinède à pin blanc sous-association à sapin se distingue aussi très bien de la pinède à pin blanc variante à sapin par ses caractéristiques pédologiques. En effet, la sous-association pousse sur le type sable loameux (Mol) de la série de sol Morin (Lajoie, 1962). Si la texture plus fine du sol permet encore le développement d'un podzol humo-ferrique orthique, le drainage se trouve légèrement ralenti (au moins une classe) par rapport au type Mo de la série Morin et ceci confère un caractère plus mésique à ce type d'habitat, impression sans doute confirmée par la constance de l'épinette blanche (tableau I, relevés 48 et 49).

PINÈDE À PIN BLANC ET CHÊNE ROUGE (*Pinetum strobi quercetosum borealis s. ass. n.*)

Ne possédant que deux relevés (tableau I, relevés 55 et 56) pour caractériser cette unité, nous lui conférons temporairement le rang de sous-association. Il nous semble que ces deux relevés se trouvent vraiment à la charnière du *Pinetum strobi* tel que nous essayons de le définir et du *Quercetum boreale* de Grandtner (1966) dont ils diffèrent cependant par l'absence de

l'hammamélide de Virginie (*Hammamelis virginiana*), du tilleul d'Amérique (*Tilia americana*), du frêne d'Amérique (*Fraxinus americana*) et du sceau de Salomon (*Polygonatum pubescens*). Grandtner (1966) situe le *Quercetum boreale* dans des stations thermophiles sèches du domaine de l'érablière à caryer et du domaine de l'érablière laurentienne.

Les deux relevés ont aussi été effectués dans des stations thermophiles sèches mais du domaine plus nordique de l'érablière à bouleau jaune. Peut-être traduisent-ils une phase appauvrie en éléments floristiques méridionaux dans laquelle le pin blanc devient plus abondant? Il ne fait aucun doute qu'ils appartiennent à l'alliance du chêne boréal (*Quercion boreale*, Grandtner, 1966), mais sommes-nous encore dans le *Quercetum boreale* (Grandtner, 1966) ou plutôt en présence d'un terme intermédiaire entre le *Quercetum boreale* et le *Pinetum strobi*? Seules des études ultérieures permettraient de trancher le statut syntaxonomique de ce groupement.

La pinède à pin blanc et chêne rouge colonise les sommets de collines sur lesquels il n'est pas rare que la mince couche de till laisse apparaître le substratum rocheux; de telles conditions pédologiques permettent le développement de podzols humo-ferriques lithiques de la série Sainte-Agathe (Lajoie, 1962).

PINÈDE À PIN BLANC ET PEUPLIER FAUX-TREMBLE (*Pinetum strobi populetosum tremuloidis* s. ass. n. Syn. partiel *Pino strobi-Populetum tremuloidis* Gagnon, 1971).

Cette sous-association (tableau I, relevés 57 à 61) et la suivante représentent des stations dans lesquelles le pin blanc s'est installé sous une végétation pionnière après perturbation. Ici le pin

blanc croît sous un couvert de jeunes peupliers faux-trembles de 15 à 20 ans plus vieux: en effet, dans les peuplements actuels ces derniers sont âgés de 40 à 50 ans contre 25 à 30 pour les pins blancs. Tous les relevés se rattachent à la variante à fougère aigle (*Pinetum strobi populetosum tremuloidis* variante à *Pteridium aquilinum* var. *latiusculum* var. n.) qui colonise les dépôts fluvio-glaciaires sablonneux permettant le développement d'un podzol humo-ferrique orthique de la série Morin (Lajoie, 1962).

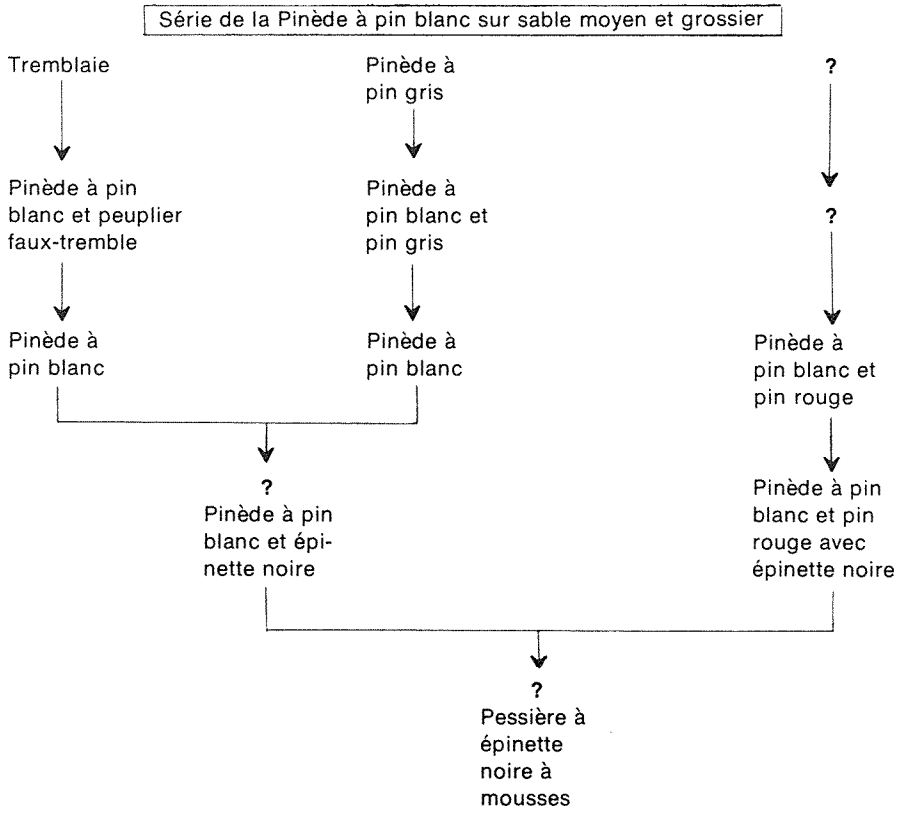
PINÈDE À PIN BLANC ET PIN GRIS (*Pinetum strobi pinetosum banksianae* s. ass. n.)

Dans des conditions écologiques apparemment identiques à celles du groupement précédent, il est possible de rencontrer parfois (tableau I, relevés 62 et 63) le pin blanc en installation sous le pin gris (*Pinus banksiana*). Cependant, l'abondance de *Kalmia angustifolia*, *Carex lucorum* et *Pleurozium schreberi* nous suggère une plus forte oligotrophie de ces stations que rien cependant dans les caractéristiques stationnelles retenues ne permet de confirmer.

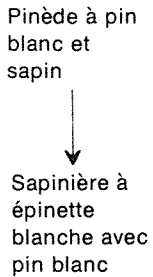
Dynamisme végétal

De façon indéniable, il ressort de nos investigations que tous les groupements décrits dérivent d'une façon plus ou moins lointaine de perturbations dont la nature et l'intensité restent cependant très difficiles à appréhender. Nous proposons quand même, basées sur les critères écologiques stationnels, trois séries évolutives différentes: la série de la pinède à pin blanc sur sable moyen et grossier, la série de la pinède à pin blanc sur sable fin et sable loameux et la série de la pinède à pin blanc sur till (tableau V).

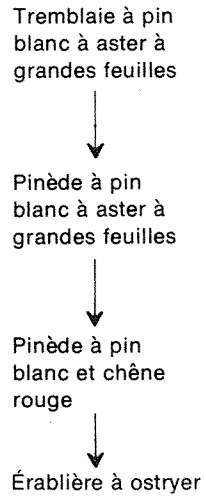
TABLEAU V
Esquisse dynamique des groupements à pin blanc



Série de la Pinède à pin blanc sur sable fin et sable loameux



Série de la Pinède à pin blanc sur till



SÉRIE DE LA PINÈDE À PIN BLANC SUR SABLE MOYEN ET GROSSIER

Après une intense perturbation (feux ou coupe totale), sur les sables fluvioglaciacaires de la série Morin (Lajoie, 1962), le peuplier faux-tremble ou le pin gris constituent le groupement végétal pionnier sous lequel le pin blanc s'installera ultérieurement (15 à 20 ans). Il est par contre impossible de préciser les causes du développement local d'une pinède à pin blanc et pin gris (*Pinetum strobi pinetosum banksianae*) plutôt que d'une pinède à pin blanc et peuplier faux-tremble (*Pinetum strobi populetosum tremuloidis*) et inversement, même si floritiquement apparaissent des indices d'oligotrophie plus marquée dans la pinède à pin blanc et pin gris.

Ces deux groupements évoluent vraisemblablement, du moins dans le cas de la pinède à pin blanc et peuplier faux-tremble, vers une des variantes de la pinède à pin blanc. Peut-être, dans le cas de la pinède à pin blanc et pin gris devrions-nous envisager une évolution très lente vers une pessière à épinette noire à mousses hypnacées par une longue transition avec une pinède à pin blanc et épinette noire? Nous avons rencontré un tel type de peuplement dans le cas de la pinède à pin blanc et pin rouge, par la variante à épinette noire. Peut-être existe-t-il le même chaînon pour la pinède à pin blanc, qu'un échantillonnage plus extensif mettrait à jour?

Ne possédant actuellement aucune information ou indice vraiment discriminant pour distinguer le statut dynamique de la pinède à pin blanc pure (*Pinetum strobi*) de celui de la pinède à pin blanc et pin rouge (*Pinetum strobi pinetosum resinosa*) nous les traitons ensemble.

D'ailleurs, Gagnon (1971), Guimond et al. (1971) et Majcen (1971) proposent

aussi une évolution identique de ces peuplements vers une bétulaie à bouleau à papier et sapin baumier dans laquelle subsisteraient de vieux rémanents de pin blanc. Il est cependant très difficile d'accepter une telle hypothèse pour les peuplements de la vallée de la rivière de l'Aigle pour les trois raisons suivantes: 1) le bouleau à papier est, dans l'ensemble, une espèce compagne des plus discrètes avec une très faible régénération (tableau I); 2) même si localement, le sapin baumier s'empare du sous bois (pinède à pin blanc var. à sapin baumier; tableau I, relevés 17 à 21), l'avenir de cette espèce, dans de telles conditions, nous semble des plus incertains. Les sapins arbustifs deviennent une proie toute désignée pour la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumifera*). Dans la majorité des stations que nous avons revisitées lors d'excursions ultérieures (étés 1972 et 1973), la strate arbustive de sapin baumier tuée par une attaque de tordeuses des bourgeons de l'épinette était entièrement desséchée sur pied, augmentant d'autant les risques d'incendie déjà relativement élevés sur ces stations. De toutes façons, sous conditions naturelles et sans tordeuse des bourgeons de l'épinette, quel est l'avenir de ces sapins baumiers dont la longévité n'excède que très rarement 75 à 100 ans, alors que les pins blancs jouissent non seulement d'une plus grande longévité mais forment un couvert arboré supérieur dense et présentent des tailles très supérieures? Parviendraient-ils à transformer le peuplement avant qu'un nouveau feu (ou tout autre perturbation) n'intervienne? Il semble plus raisonnable d'accepter un cycle de formation-destruction de la strate arbustive de sapin baumier concordant avec les cycles expansion-régression de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (H. Leblanc, *verbatim*); 3) la bétulaie à bouleau à papier et à

sapin baumier est un groupement végétal plus boréal qui reçoit donc, dans son aire de répartition normale, des précipitations plus élevées et une température plus basse que dans un secteur plus méridional. Pour compenser, nous devrions alors nous attendre à le rencontrer dans la vallée de la rivière de l'Aigle dans des stations plus fraîches et plus humides et non dans des stations sur sable filtrant accentuant encore la sécheresse du milieu.

Même si, dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne possédons pas d'informations tangibles pour le soutenir, nous préférons proposer l'hypothèse selon laquelle nous sommes en présence de groupements végétaux de transition très longue. Leur longévité est certainement accrue par une action répétitive des feux qui tend à leur conférer une certaine permanence après des stades pionniers à pin gris ou à peuplier faux-tremble.

SÉRIE DE LA PINÈDE À PIN BLANC SUR SABLE FIN ET SABLE LOAMEUX

Il peut sembler prétentieux de vouloir définir une série évolutive complète à partir de seulement deux relevés de végétation qui se rapportent de plus au même stade. Cependant, les conditions stationnelles nous paraissent suffisamment différentes pour induire une série nouvelle. Nous sommes en présence du type Mol (sable loameux) de la série Morin (Lajoie, 1962); la texture est nettement plus fine et le drainage moins rapide. Dans de telles conditions, le sapin baumier et, à un degré moindre, l'épinette blanche sont favorisés et sont équivalentes avec le pin blanc; ainsi, apparaît une grande différence avec les variantes à sapin de la pinède à pin blanc pure et de la pinède à pin blanc et pin rouge.

Ce groupement devrait ultérieurement évoluer vers une sapinière à sapin

baumier et épinette blanche avec de grands pins blancs.

SÉRIE DE LA PINÈDE À PIN BLANC SUR TILL

La pinède à pin blanc à aster à grandes feuilles (*Pinetum strobi asteretosum macrophylli*) présente des affinités écologiques et floristiques avec la pinède à pin blanc et chêne rouge (*Pinetum strobi quercetosum borealis*). Tout d'abord, les deux poussent sur les sommets ou hauts de pente, sur till mince bien drainé de la série Sainte-Agathe (Lajoie, 1962). En plus du cortège habituel d'espèces compagnes communes à l'ensemble des pinèdes, ces deux groupements ont en commun au moins quatre espèces différentielles (le chêne rouge, l'ostryer de Virginie, *Rubus odoratus* et *Cornus stolonifera*).

Il semble que la pinède à pin blanc à aster à grandes feuilles s'installe sous une tremblaie ou tout au moins un mélange peuplier faux-tremble-pin blanc et qu'elle évolue ensuite vers la pinède à pin blanc et chêne rouge.

Cette dernière occupe dans le territoire étudié, les mêmes stations, colonisées ailleurs dans la région, par l'érablière à érable à sucre et ostryer considérée comme un groupement édaphique stable dans des conditions xériques du domaine climacique de l'érablière à bouleau jaune (Lafond et Ladouceur, 1968). La présence de l'érable à sucre (*Acer saccharum*) (tableau I, relevés 55 et 56) est un élément de plus pour confirmer l'évolution de ce peuplement vers l'érablière à ostryer dans laquelle le pin blanc et le chêne rouge conserveraient une certaine importance dans la strate arborée.

Conclusion

Les pinèdes à pin blanc de la vallée de la rivière de l'Aigle forment un ensemble foristique très homogène. La

majorité des variations observées ne sont pas directement imputables à des variations stationnelles, mais beaucoup plus à des perturbations naturelles (feux) et/ou anthropiques (coupes). Il ressort aussi que les pinèdes à pin blanc sont des groupements de transition de longue durée dans des milieux xériques: plaine d'épandage fluvio-glaciaire avec un drainage de bon à excessif, exceptionnellement modéré (pinède à pin blanc et sapin baumier) ou till mince sur roc avec également un bon drainage. Il est traditionnel d'associer pins et feux. Sans doute cela est-il vrai mais dans des conditions écologiques particulières dont la vallée de la rivière de l'Aigle est un excellent exemple.

Tout d'abord, climatiquement, ce secteur indique une forte tendance à la continentalisation se traduisant entre autres par un réchauffement et une sécheresse estivale. Lafond et Ladouceur (1968) font d'ailleurs remarquer que les plus grandes concentrations de pinèdes à pin blanc dans l'ouest du Québec coïncident très bien avec les zones présentant des précipitations annuelles totales inférieures à 813 mm (32 po.). De telles conditions alliées à une augmentation de la fréquence des orages, les risques de feux deviennent très élevés. Ces risques de feux sont encore augmentés par la végétation elle-même (le pin blanc est un excellent combustible) qui de plus colonise les stations les plus sèches du territoire.

En définitive, il apparaît que les feux ont dû jouer un grand rôle dans l'établissement des pinèdes à pin blanc mais ce dans un cadre climatique et physiographique bien défini. Plus près de nous, l'homme par l'exploitation est venu perturber le cycle naturel et ainsi former l'actuel visage des peuplements que nous venons de décrire.

Remerciements

Sans le dévouement de Monsieur J. L. Breault pour les analyses pédologiques de routine et la patience de Madame Th. Labrecque pour la mise en page des tableaux de végétation ce travail n'aurait pu être mené à terme.

Références

- ANONYME, 1967. Tables des températures et précipitation pour Québec. — Direction de la météorologie. Min. des transports, Toronto, 36 p.
- AMIOT, L. P. et B. BERNIER, 1961. Méthodes d'analyses chimiques usuelles des sols et tissus végétaux. — Presses Univ. Laval, Québec, 117 p.
- BRAUN, E. L., 1950. Deciduous forests of Eastern North America. — The Blakiston Company, Toronto, 596 p.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1932. Plant sociology (Eng. transl. by G. D. Fuller and H. S. Conard). — McGraw-Hill, New York, 439 p.
- CALDWELL, E. R., 1954. Management of white and red pine of the Coulonge watershed. — Thèse de maîtrise, Université Laval, 145 p. (non publiée).
- CANDY, R. H., 1939. Discussion of the reproduction and development of white pine. — The Forestry Chronicle, 15(2): 88-92.
- CRUM, H. W., W. C. STEERE and L. E. ANDERSON, 1965. A list of the mosses of North America. — The Bryologist, 68: 377-432.
- DANSEREAU, P., 1946. L'Érablière laurentienne. II: Les successions et leurs indicateurs. — Contr. Inst. Bot., Univ. Montréal, 60: 235-291.
- DANSEREAU, P., 1959. Phytogeographia laurentiana. II: The principal plant associations of the St. Lawrence Valley. — Contr. Inst. Bot., Univ. Montréal, 75: 147.
- FERLAND, M., 1969. Evapotranspiration potentielle au Québec. — Naturaliste can., 96: 601-619.
- FERNALD, M. L., 1950. Gray's manual of botany. 8th ed. — American Book, New York, 1632 p.
- GAGNON, G., 1971. Les tremblaies de la section laurentienne. — Thèse de maîtrise, Université Laval, 131 p. (non publiée).
- GRANDTNER, M. M., 1966. La végétation forestière du Québec méridional. — Presses Univ. Laval, Québec, 216 p.
- GUIMOND, A., Z. MAJCEN et C. DESLOGES, 1971. Notes sur les groupements forestiers et les sères physiographiques du Parc de la Véren-

- drye (Partie Sud). — Rapport technique 423, Gauthier, Poulin, Thériault et ass., Québec, 271 p. (non publié).
- GUINOCHE, M., 1973. Phytosociologie. — Masson et Cie, Paris, 227 p.
- HALE, M. E. and W. L. CULBERSON, 1966. A third checklist of the lichens of the continental United States and Canada. — *Bryologist*, 69: 141-182.
- HALLIDAY, W. E. D., 1937. A forest classification for Canada. — *Bull.* N° 89. Minist. des mines et des ress. nat., Canada, 67 p.
- HEIMBURGER, C. G., 1934. Forest type studies in the Adirondack Region. — *Mem.* 165, Cornell Univ. Exp. St., 122 p.
- ILVESSALO, Y., 1929. Notes on some forest types in North America. — *Acta for. fenn.*, 34: 19-47.
- JURDANT, M., 1964. Carte phytosociologique et forestière de la forêt expérimentale de Montmorency. — *Publ.*, N° 1046, Min. Forêts Canada, 73 p.
- KEELE, J., 1916. Northern portions of Pontiac and Ottawa counties, Québec. — *Com. geol. Can. Rap. som.*, 219-227 p.
- LAFOND, A., 1964. La classification écologique des forêts par la végétation. Application à la Province de Québec. — Univ. Laval, Québec, 106 p. (non publié).
- LAFOND, A. et G. LADOUCEUR, 1966. Les forêts et les sères physiographiques de l'Outaouais méridional, Province de Québec. — *Minist. des terres et forêts, Québec*, 871 p. (non publié).
- LAFOND, A. et G. LADOUCEUR, 1967. Les forêts et sères physiographiques de l'Outaouais supérieur et du Témiscamingue, Province de Québec. — *Minist. des terres et forêts, Québec*, 368 p. (non publié).
- LAFOND, A. et G. LADOUCEUR, 1968. Les forêts, les climax et les régions biogéographiques du bassin de la rivière Outaouais, Québec. — *Naturaliste can.*, 95: 317-366.
- LAIJOIE, P. G., 1962. Étude pédologique des comtés de Gatineau et de Pontiac. — *Serv. Rech. Minist. Agric. Canada, Ottawa*, 103 p.
- MAJCEN, Z., 1971. Sères physiographiques et description de quelques groupements forestiers de la section Timagami (Rowe, 1959). Gauthier, Poulin, Thériault et ass., Québec, 184 p. (non publié).
- NICHOLS, G. E., 1935. The hemlock-white pine and northern hardwood region of Eastern North America. — *Ecology*, 16: 403-422.
- ORD, L. R., 1899. Le haut de la Gatineau. — *Com. géol. Can. Rapport annuel*, vol. 12: 745-785.
- PAYETTE, S. et V. LAVOIE, 1971. Relations sol-végétation en Basse Péribonka. I. Les groupements végétaux. — *Naturaliste can.*, 98: 495-514.
- ROWE, J. S., 1959. Forest regions of Canada. *Bull.* N° 123. — *Dep. Nth. Aff. Natn. Resour., Canada. Forestry branch*, 171 p.
- SCHOLLENBERGER, A. and R. H. SIMON, 1945. Determination of exchange capacity and exchangeable bases in soil. — *Soil Sci.*, 59: 13-24.
- SCHUSTER, R. M., 1953. Boreal hepaticae. A manual of liverworts of Minnesota and adjacent regions. — *Am. Midl. Nat.*, 49: 258-684.
- VÉZINA, P. E., 1956. Recherches sur les forêts de pin de Weymouth au Canada. — *J. for. suisse*, 12: 1-8.

DETERMINATION OF ACTIVITY PATTERNS OF *CLETHRIONOMYS GAPPERI* IN AN ARTIFICIAL TUNNEL SYSTEM

Georg BARON and Jessica POTTIER¹,

Département de Sciences biologiques, Université de Montréal, Montréal

Résumé

Des galeries artificielles composées de briques en argile ont été construites pour permettre une observation continue de l'activité de *Clethrionomys gapperi*.

Ce rapport présente les résultats de trois séries d'observations.

I. Deux individus en cohabitation ont été observés pendant un mois couvrant l'équivalent de cinq périodes de vingt-quatre heures. La durée ainsi que le site de l'activité ont été enregistrés en vue d'une analyse spatio-temporelle des cycles d'activité.

Les animaux étaient les plus actifs pendant l'intervalle d'une heure à huit heures après le coucher du soleil et l'activité de surface n'a présenté qu'une partie de l'activité totale. Le type d'activité semble également être différent, une plus grande agressivité était manifestée en surface comparativement aux galeries et au nid.

II. Pour déterminer l'influence de la photopériode, l'activité d'hiver a été comparée à l'activité du printemps. *Clethrionomys* semble être plus actif dans les galeries en hiver qu'au printemps.

III. L'activité dans des galeries éclairées par la lumière du jour a été comparée à l'activité dans des galeries recouvertes par un filtre rouge. Les activités en surface dans ces conditions différentes n'ont présenté aucune différence. L'activité au nid cependant était relativement plus importante dans des conditions d'obscurité et le phénomène s'est présenté inversement dans les galeries où l'activité était relativement plus importante dans des conditions de lumière.

Ces résultats soulèvent des questions concernant l'influence de facteurs éco-éthologiques sur la distribution spatio-temporelle de l'activité.

Abstract

An artificial tunnel system composed of clay bricks was devised which permitted constant observation of *Clethrionomys gapperi*. Three series of observations of activity made in the system are reported.

In the first series, five samples of each of the twenty-four hours were taken for two cohabitating males. Records were made of the time each animal was active and the site of the activity, thus permitting a spatio-temporal analysis of their activity cycles. The animals were most active between 1 and 8 hrs after sunset. Surface activity was found to be a poor indicator of total activity with respect to both amount (particularly during daylight hours) and kind: less tolerance of the conspecific was shown on the surface than in the nest.

¹ This research was supported by grant A6674 from the National Research Council of Canada and by grant FCAC given to Dr. Paul Pirlot and the senior author for 1973-74 and 1974-75 by the Québec Ministry of Education.

Series II examined the effect of seasonal photoperiodicity on the spatio-temporal pattern of activity. Five 24-hour samples were made in Spring and Winter. The only significant difference was in a somewhat greater amount of tunnel activity in the Winter than in the Spring.

The final series was concerned with a comparison between activity when the tunnels were illuminated during the day and when they were covered with a red filter. Three 24-hour samples were taken before the filter was positioned. Following three 24-hour samples in the dark condition, the filter was removed and the control light condition was recorded for a further three days. While there was no significant difference in mean hourly total and surface activity in the two conditions, nest activity was greater in the dark condition than in the light while tunnel activity was greater in the light condition than in the dark.

The series raised questions concerning the influence of exogenous factors on the spatio-temporal distribution of activity patterns.

Introduction

Research into the ethology of small burrowing mammals has been hindered by the problem of observation of their habits below the surface. Thus, many authors who have studied the activity patterns of such animals in the wild have concentrated on surface activity alone by employing either periodic trapping (e.g. Brown, 1956) or the sand transect technique (e.g. Bider, 1968, Thibault, 1969). Other researchers have measured motor activity in captivity by means of automatic recording devices. The techniques used and the type of data collected varied according to the aims and facilities of the investigators. Some examples of the different types of data collected are overall activity in an enclosure (Aschoff and Meyer-Lohmann, 1954), activity occurring only outside of the nest (Miller, 1955, Ostermann, 1956), and separate measures of nest and outside activity (Durup and Saint-Girons, 1958). This latter study did not present a separate analysis of each of these measures. Some examples of the various techniques used are recording one type of activity such as noise produced by eating or gnawing (e.g. Bovet and Oertli, 1974), amount of running in an activity wheel (e.g. Wang, 1924), lever pressing rate for food reinforcement, or a combination of several

such activities (e.g. Kavanau, 1966) as an indicator of total activity. While these studies have provided much important information, particularly concerning activity cycles in general and the influence of ecological factors on activity, the validity of these methods in determining general activity levels has not been determined. Thus, it seemed appropriate at this time to develop a method which would permit constant observation of animals in a semi-natural habitat in order to evaluate the spatio-temporal distribution of activity patterns and the importance of the exogenous and endogenous factors determining such a distribution.

One method already employed in some laboratories involves separating two parallel sheets of transparent plastic by the width of the animals and filling the "cage" with soil to provide a natural medium through which the animals can burrow. Preliminary observations made in our laboratory of *Clethrionomys gapperi* in a glass terrarium which was half-filled with soil indicated a major weakness in the use of soil as a medium: the animals constructed burrows against the glass walls thus permitting observation of their movements through the burrows; however, individual identification was impossible. Furthermore, the soil often stuck to the walls and

visibility was too poor to permit determination of what the animals were doing.

The solution we chose was the construction of artificial burrows. A number of considerations led to the selection of clay as a good construction material. First, it was thought that the texture of dried clay would not be too foreign to the animals and it would permit them to grip the surface on which they were running. Secondly, it is relatively inexpensive and unlike plaster (another material under consideration), there is no waste since left-over clay can be moistened and re-used. Finally, a light grey clay was chosen which did not need baking to dry sufficiently for use and which provided good contrast between the animal and the background. This is particularly advantageous for filming.

In this report, we present results of three series of observations of activity in the red-backed vole, *Clethrionomys gapperi*, made in the artificial tunnel system. Further, these observations were intended to provide a method for validation of some of the procedures discussed above. The results presented here are primarily quantitative since we are deferring qualitative description until we have established a complete ethogram for this species.

The first series of observations was conducted to determine the activity

cycle of a pair of red-backed voles. Further, it was intended to provide a comparison between activity on the surface with that occurring underground.

Observations series II was intended to provide a continuous five-day record of the activity of a male in winter and spring to ascertain the effect of seasonal photoperiodicity on the spatio-temporal pattern of activity.

A question arose as to the possible effect of maintaining the animals in tunnels which were illuminated during the day. While statistical tests had revealed that in all observations undertaken in our laboratory there was never any difference between day and night activity underground, a more rigorous test of this possibility was carried out in series III.

Material and methods

APPARATUS

A flexible tunnel system was constructed using $12,75 \times 12,75 \times 7,5$ cm deep clay bricks. In addition to chambers, three other designs were used: a straight tunnel, an ascending (or, when inverted, descending) tunnel, and one which permitted junction of two tunnels. Illustration of the forms appears in figure 1. In order to house *Clethrionomys gapperi* in the bricks, the tunnels

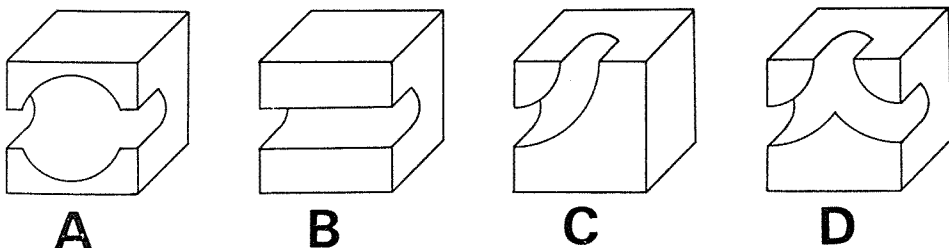


Figure 1. Design of clay bricks. A) chamber; B) straight tunnel; C) ascending (or descending) tunnel; D) junction of two tunnels.

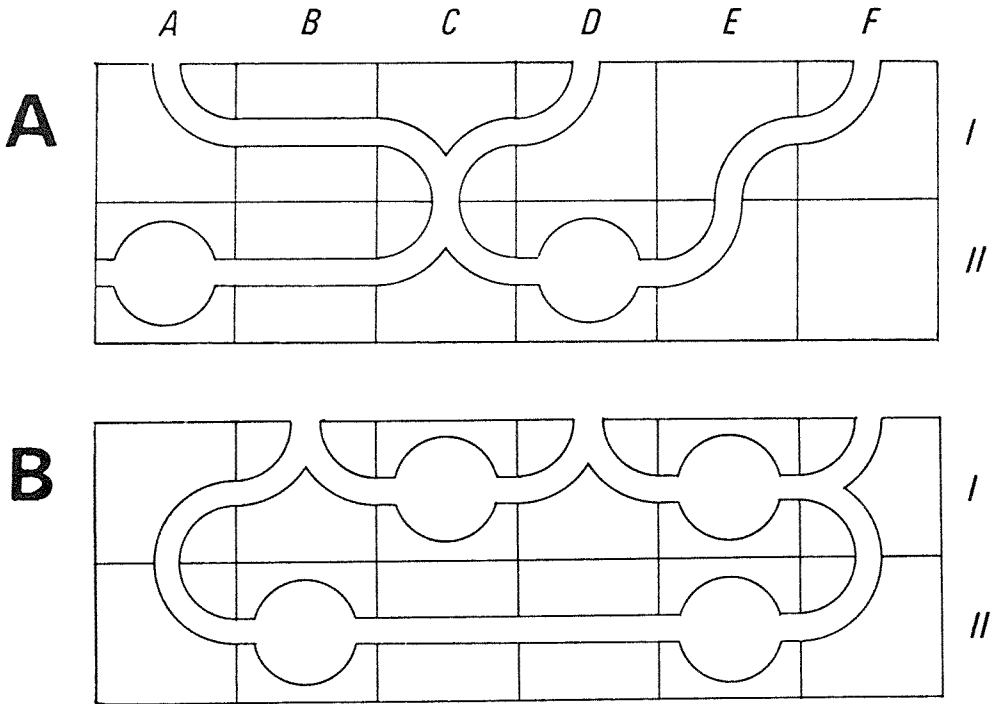


Figure 2. Schema of the artificial tunnel system used in these studies.

were 4 cm in diameter. The chambers were hollowed out as much as possible.

For the initial trials of the system, a large transparent Plexiglas enclosure was built. Two rows of 6 bricks each were placed flush against one wall. A wooden board was put across the top edge of the bricks leaving the three exits open, and was secured in place on the rear wall to provide a "surface". The total surface area accessible to the animals was 4 500 cm². The total length of the underground area was about 190 cm, which includes the tunnels on the two underground levels. Examples of ways in which the underground tunnel system was organized are given in figure 2.

Since the animals were restricted in terms of potential running area and could not burrow, a common metal exercise wheel was put on the surface. Water, lettuce, apples, peanuts and sunflower seeds were also provided on the

surface. No litter material was provided since it would interfere with visibility. However, the animals often brought debris, such as apple skins, to the nest.

METHODS

Series I

Two male *Clethrionomys gapperi* which had been captured using Sherman Live Traps in a wooded area at the Station biologique de l'Université de Montréal in St. Hippolyte, Québec, were placed in the artificial tunnel system five days before observations were begun. A total of five samples of each of the 24 hours was taken between 12 June and 4 July 1973. In combining the five samples, no correction was made for times of sunrise and sunset since these were quite constant over this period. The minimum period of observation was 1 hour but, generally, an observation session lasted three consecutive hours. Observations were made using natural day-

light and after sunset, a 60-watt bulb with a red filter was used. Windows were left open in the unairconditioned laboratory so that temperature and humidity varied pretty well with outdoor conditions.

Each hour was divided into 5-min periods to allow for estimates of how much time the animals were active. Furthermore, whenever possible, the exact amount of time each animal spent in any particular activity was recorded. Records of the activity and its location were made separately for each subject. Individual recognition was facilitated by the presence of holes in the ears of one of the voles at the time of capture.

Behaviours were recorded in functional terms. A full description of these behaviours will be presented when the ethogram for this species is completed. Examples of the types of behaviours recorded are eating, drinking, grooming, urinating, exploration, wheel running, fighting, chasing the conspecific, grooming of the conspecific, and lying still (which included both sleep and rest). Very brief movements (such as a period of scratching lasting less than 10 secs, or change of position during sleep or rest) were excluded.

Series II

Two samples of activity were taken of a male which was a permanent inhabitant of the artificial tunnel system. Recording was by means of a Panasonic WV-341P camera with silicon diode vidicon over 120 consecutive hours. While tapes were being changed on the Sanyo VTR 1200 tape recorder, behaviour was recorded as in the other series. The winter sample was taken from 19 Dec. to 24 Dec. 1974. The spring sample covered 14 April to 20 April 1975.

The Plexiglas enclosure was as described for Series I. Amount of time the

animal was active was determined with the aid of stopwatches as the videotapes were played back. Temperature was constant during recording periods ($20^{\circ} \pm 2^{\circ}\text{C}$).

Series III

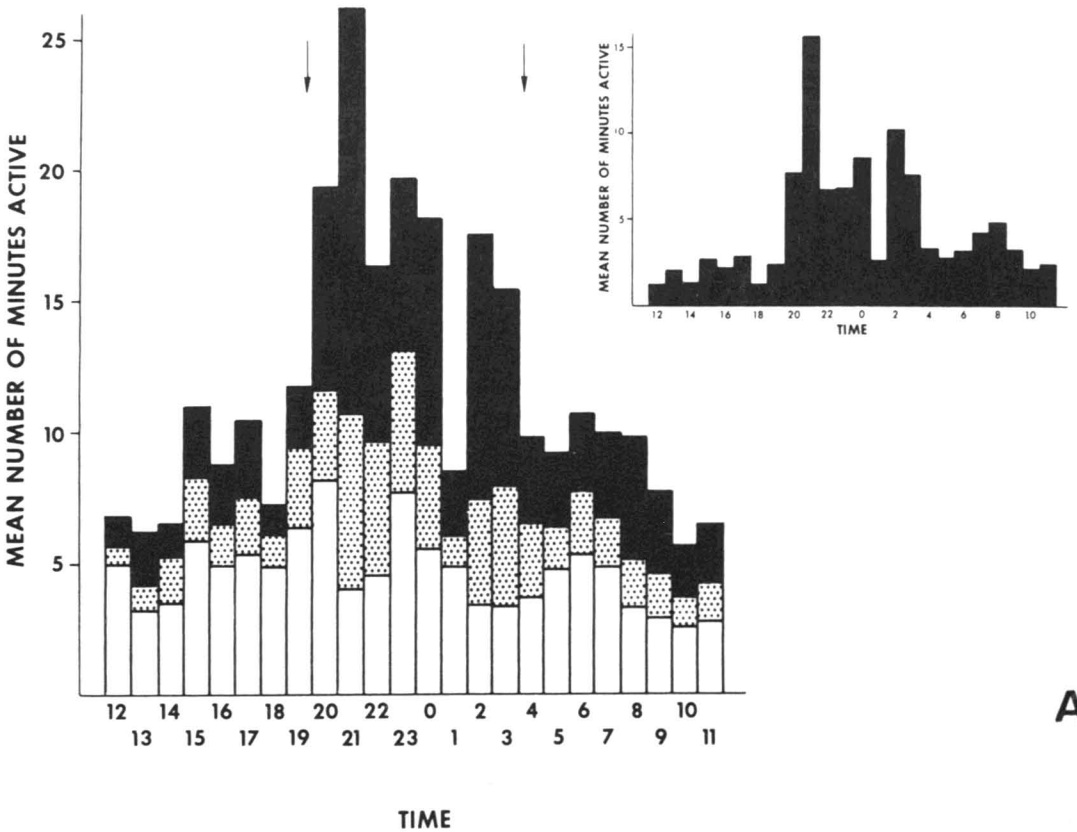
A male was placed in the artificial tunnel system a few days before a red plastic sheet was fixed in front of the underground area. Three days later, videotape recording was begun and continued for three successive days (Dark I Condition). For the Light condition, the red filter was removed and the animal was allowed four days to habituate to the new condition before a further three days of recording was begun. Finally, the filter was replaced and four days later, the Dark II condition was recorded during three days.

Results

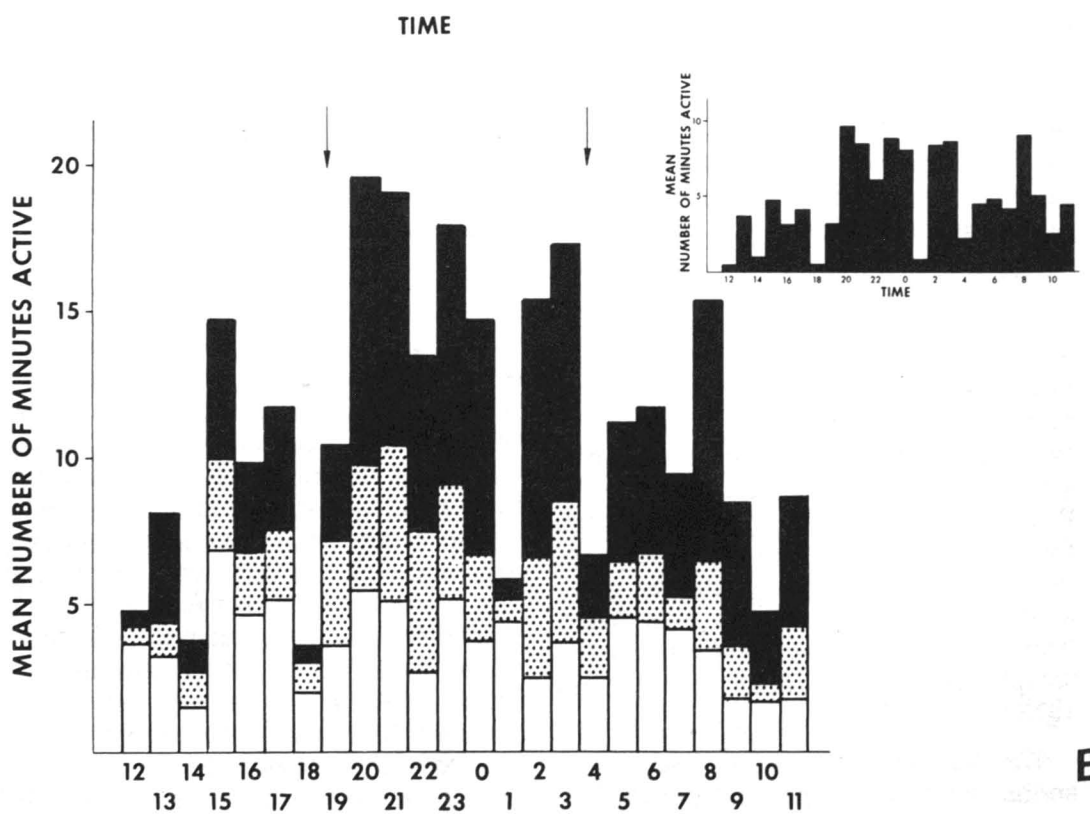
SERIES I

For the sake of analysis of the activity cycle, all time spent active per hour, regardless of the specific nature of the activity, was combined. Figure 3a presents the combined mean activity per hour and the site of the activity for the two animals.

The greatest amount of activity was recorded between 1 and 8 hrs after sunset, except for six hrs after sunset when activity was extremely low. While the shape of the graph of surface activity is similar to that of total activity, it represents a considerable underestimation of the total amount of time the animals were active, particularly during the hours of daylight. Furthermore, the kinds of activity the animals engaged in on the surface were very different from those occurring underground. For example, while fighting occurred on all levels, actual chasing of



A



B

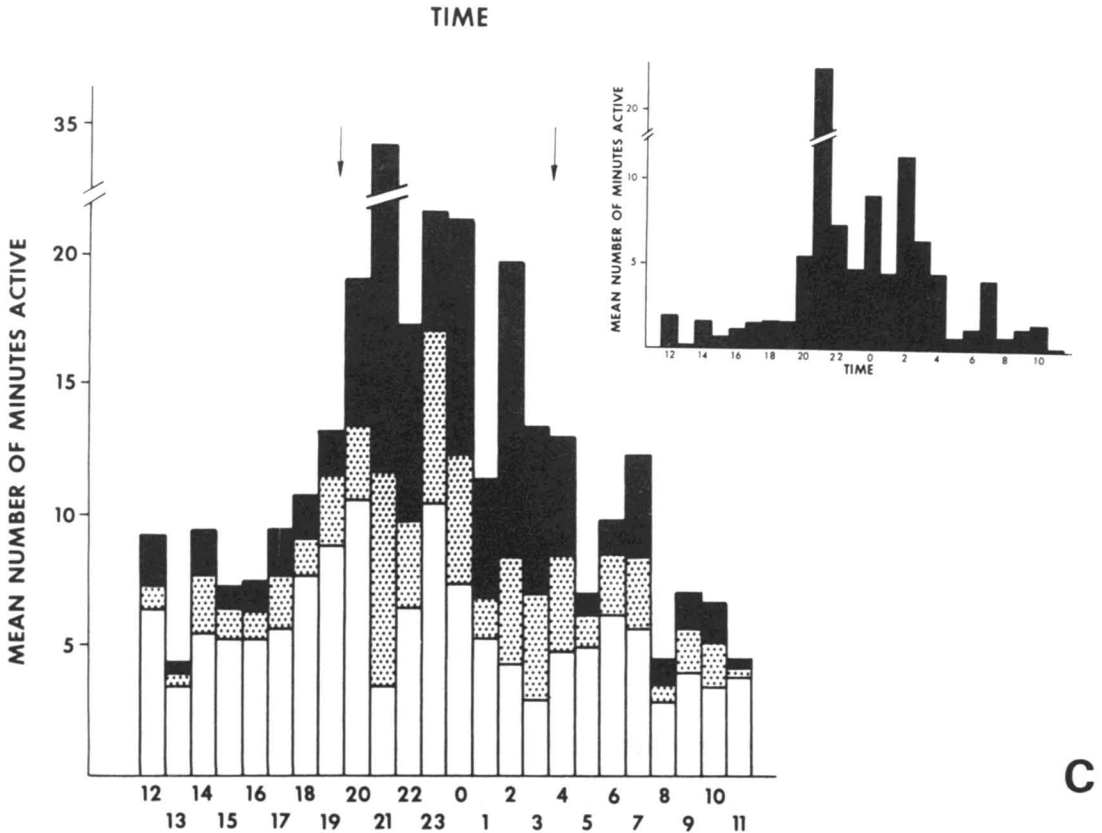


Figure 3. Mean total daily activity. White bars indicate activity in the nest; spotted bars indicate underground activity excluding nest; black bars indicate surface activity. Arrows indicate mean time of sunrise and sunset. Inserts represent surface activity alone. A. Psi and Delta combined. B. Activity of Delta. C. Activity of Psi.

one vole by the other only occurred on the surface. Social grooming, on the other hand, was only observed in the nest.

The distribution of activity is given for each individual in figures 3b and 3c. The patterns were considerably different. Psi's activity was more concentrated than was Delta's. Thus, Psi's rest periods were very clearly marked while Delta did not show a well-defined activity cycle.

The amount of time each animal spent eating per hour did not show any important relation to the amount of time the animal was engaged in other activities.

(Delta: $r_s = -0,99$ Psi: $r_s = -0,10$; $P > 0,10$).

Some data on dominance were also collected. The criterion used was the number of times one animal succeeded in chasing the other off the surface. This was further analyzed to determine whether the chaser was on the surface first or not. Of the 32 times that Psi chased Delta, Delta was clearly on the surface first on 12 occasions. Delta chased Psi only 4 times: in one case, Psi was already on the surface when Delta arrived; in two cases Delta was there first, and in one case, the animals arrived simultaneously. Social grooming data indicate that Psi also tended to groom Delta more often than he was groomed by Delta (Psi groomed Delta

106 times while Delta groomed Psi only 19 times).

The pair nested together in brick # IIA (fig. 2a). While defecation occurred everywhere, urination occurred in one chamber only, # IID (fig. 2a) and was always accompanied by a distinctive posture. The animal stood with legs astride and remained rigid in this position while urinating. Defecation in the nest was always followed by removal of the faeces.

Discussion

Our data on surface activity accord well with those reported for *Clethrionomys glareolus* by Ostermann (1956). He reported that during the summer months in Germany surface activity was greatest between 1 and 7 hrs after sunset.

The difference between surface activity and underground activity found during daylight hours indicates that this species is not strictly nocturnal as has already been suggested by Thibault (1969). Similarly, the voles chased each

other from the surface and never groomed each other there. These data alone would seem to indicate they are not very tolerant of conspecifics, at least in this season. However, the data collected when the pair were in the nest indicate that under some conditions, they are extremely tolerant of each other.

The poor correlation between time spent eating and time spent in other activities suggests that for this species, a method using leverpress rate for food reinforcement as a measure of overall activity may be inappropriate.

SERIES II

The day-to-day peaks in activity varied in both winter and spring. These phase drifts are presently being analysed. A comparison between total surface and nest activity indicated no change with seasonal photoperiod while tunnel activity was somewhat higher in the winter ($\bar{X} = 2,51$ mins) than in the spring ($\bar{X} = 1,52$ mins) ($U = 193,5$; $Z = 1,95$; $P = 0,05$, two-tailed).

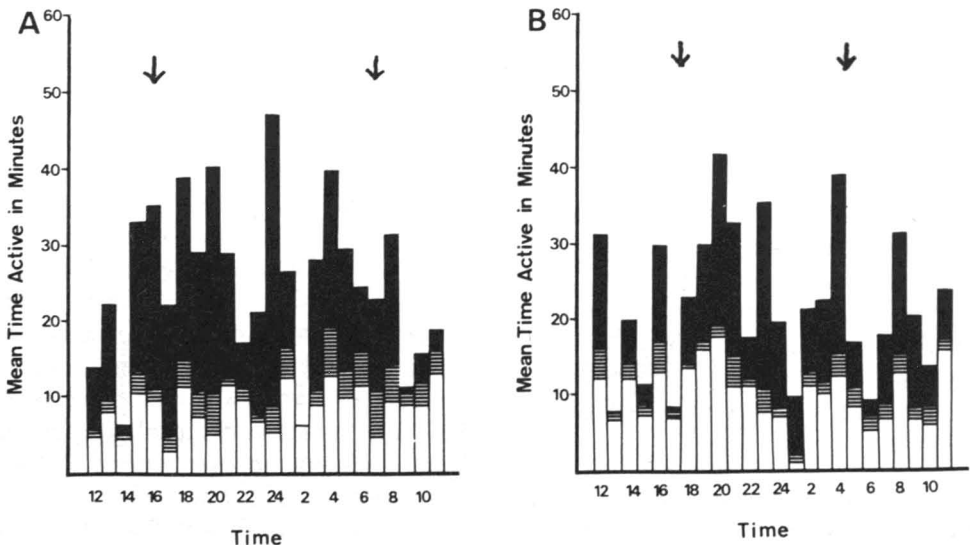


Figure 4. Mean total daily activity. White bars indicate activity in the nest; black bars indicate surface activity; stippled bars indicate underground activity excluding nest. Arrows indicate mean time of sunrise and sunset. A. Dec. activity. B. April activity.

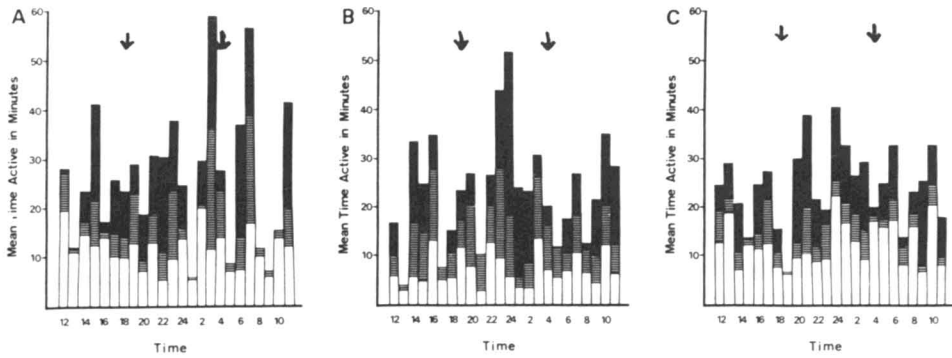


Figure 5. Mean total daily activity. Legend as for 4. A. Dark I Cond. B. Light Cond. C. Dark II Cond.

For greater clarity, a histogram showing the mean amount of activity per hour and its site is given in figure 4. Mean hourly total activity in Dec. (fig. 4a) was somewhat greater during the night than during daylight hours ($U = 29$; $P < 0,10 > 0,05$, two-tailed). This difference was due to an increase in surface activity ($U = 29$; $P < 0,10 > 0,05$, two-tailed). At night nest and tunnel activity did not change. A comparison of day and night activity in April revealed the same tendencies (fig. 4b): total activity was somewhat greater at night than during the day ($U = 31$; $P < 0,10 > 0,05$, two-tailed) due to an increase in surface activity ($U = 27$; $P < 0,05$, two-tailed).

These data are in partial contradiction to those of Stebbins (1972) for *Clethrionomys gapperi*. He reports that this species is diurnal in all seasons at 53°N but nocturnal in winter, and partially nocturnal, crepuscular and diurnal in summer at 60°N.

We are presently unable to account for the discrepancies. However, Stebbins (1974, p. 113) concludes that the "...importance of photoperiod, twilight, or other environmental factors to phase of circadian rhythms..." is unknown. Since our animals were not subject to the same environmental factors as his (including, indeed, the fact that we are

located at roughly 45°50'N), it is not surprising that our results differ.

Discussion

Given the information obtained from a continuous record, it is clear that the histogram gives only a crude representation of the activity pattern of the animal since there is variability in the day-to-day activity peaks. Day-to-day comparisons by hour of activity are inappropriate when temporal cyclicity is under consideration. Once again we see that environmental variation can affect the spatio-temporal distribution of activity while leaving total activity unchanged.

SERIES III

Since no differences were found in nest, tunnel, surface, or total activity between the Dark I and Dark II conditions, the mean of the two was used for comparison with the Light Condition. As is shown in figure 5, mean surface and mean total activity were similar in the two conditions. Nest activity was greater in darkness ($U = 101$; $Z = 3,86$; $P < 0,001$, two-tailed) while tunnel activity (excluding nest) was less in the dark condition than in the light ($U = 165$; $Z = 2,54$; $P = 0,01$, two-tailed). These differences largely cancelled out when total underground activity was

compared ($U = 229$; $Z = 1,22$; $P = 0,22$, two-tailed).

Discussion

These data indicate that illumination in the tunnel system is not an important factor in determining total amount of underground activity. Further, it confirms our other day-night comparisons which revealed that light conditions in the tunnels had no influence on surface or total activity. If, however, the investigator is interested in making nest vs. tunnel activity comparisons, it may be advisable to use a filter. Unfortunately, visibility is too poor for the naked eye and this method is not practicable without special recording equipment. However, we noted that temperatures were elevated for the season (about 30°C) throughout this series and particularly during the Light Condition (about 35°C). Until more is known about the spatio-temporal distribution as a function of ambient temperature, we must accept these data as an indicator of the possible effect of light in the underground area. This in no way affects the arguments presented elsewhere in this report.

General discussion

The agreement our data show with that of field researchers concerned with activity rhythms of the genus *Clethrionomys* indicates that the apparatus gives a valid measure of at least surface activity. The validity of our underground activity measures, however, cannot be established. No field data are available and any departure our results show from those obtained using other semi-natural apparatus can only indicate that one or the other (or both) are not valid.

While our technique shares weaknesses with other semi-natural environ-

ments, our animals were also not able to burrow. The absence of a possibility for burrowing might have had an effect on the spatio-temporal distribution and amount of activity. In preliminary observations mentioned in the Introduction, it appeared that most burrowing occurred during the early stages of establishment of a nest site and tunnel system. However, in the absence of specific data on this subject, we cannot speculate as to the effects of precluding burrowing on general activity levels.

We think that this device can provide valuable information concerning the influence of exogenous (both ecological and ethological) factors on the spatio-temporal distribution of activity patterns. We have noted that social relations and season may influence these patterns without altering the total amount of activity. There is the further possibility that some exogenous factors may have a stronger effect on surface activity than on underground activity. That is, some factors may only change the spatial but not temporal distribution of activity, at least in animals which are free to control their own stimulation by avoiding certain external conditions, as is the case in burrowing mammals using the artificial tunnel system.

An inspection of the data in this report reveals that there is an overall tendency for activity to be greater at night than during the day. Most of this increase can be attributed to an increase in surface activity at night. Our impression is that there are also wide individual differences as has already been noted by Miller (1955). One consequence of this is that when large numbers of animals cannot be observed simultaneously, an individual must be used as his own control when environmental conditions are manipulated.

References

- ASCHOFF, J. and J. MEYER-LOHMANN, 1954. Die 24-Stunden-Periodik von Nagern im natürlichen und künstlichen Belichtungswechsel. — *Z. Tierpsychol.*; 11: 476-484.
- BIDER, J., 1968. Animal activity in uncontrolled terrestrial communities as determined by a sand transect technique. — *Ecol. Monogr.*, 38: 269-308.
- BOVET, J. and E. F. OERTLI, 1974. Free-running circadian activity rhythms in free-living beaver (*Castor canadensis*). — *J. comp. Physiol.*, 29: 1-10.
- BROWN, L. E., 1956. Field experiments on the activity of the small mammals, *Apodemus*, *Clethrionomys* and *Microtus*. — *Proc. zool. Soc. Lond.*, 126: 549-564.
- DURUP, H. and M. C. SAINT-GIRONS, 1958. Quelques aspects du rythme nyctéméral d'activité du Campagnol roux, *Clethrionomys glareolus* (Schreber) 1780. — *Mammalia*, 22: 505-526.
- KAVANAU, J. L., 1966. Automatic monitoring of the activities of small mammals. *In*: K. E. F. Watt (ed.), *System Analysis in Ecology*. New York, Academic Press, pp. 99-146.
- MILLER, R. J., 1955. Activity rhythms in the wood mouse *Apodemus sylvaticus* and the bank vole, *Clethrionomys glareolus*. — *Proc. zool. Soc. Lond.*, 125: 505-519.
- OSTERMANN, K., 1956. Zur Aktivität heimischer Muriden und Gliriden. — *Zool. Jb.*, 66: 355-358.
- SAINT-GIRONS, M., 1960. Le rythme nyctéméral d'activité du campagnol roux *Clethrionomys glareolus* (Schreber) 1780, I. Les mâles. — *Mammalia*, 24: 516-532.
- STEBBINS, L. L., 1972. Seasonal and latitudinal variations in circadian rhythms of Red-Backed vole. — *Arctic*, 25: 216-224.
- STEBBINS, L. L., 1974. Response of circadian rhythms in *Clethrionomys* mice to a transfer from 60°N to 53°N. — *Oikos*, 25: 108-113.
- THIBAUT, P., 1969. Activité estivale de petits mammifères du Québec. — *Can. J. Zool.*, 47: 817-828.
- WANG, G. H., 1924. A sexual activity rhythm in the female rat. — *Am. Nat.*, 58: 36-42.

SOME OBSERVATIONS, AGE, GROWTH, FOOD HABITS AND VULNERABILITY OF LARGE BROOK TROUT (*SALVELINUS FONTINALIS*) FROM FOUR CANADIAN LAKES

William A. FLICK

Department of Natural Resources, Cornell University, Ithaca, New York

Résumé

La plupart des ombles de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) capturés de quatre lacs étaient d'une taille supérieure à 40 cm. Les individus de classes d'âge V et VI étaient abondants, et un spécimen atteignait la classe d'âge IX. Des analyses de contenus stomacaux révèlent qu'aucune nourriture spéciale ne fut capturée par ces individus de grande taille, dans les eaux du nord. Les grands brochets (*Esox lucius*) sont présents dans tous les lacs, tandis que le doré (*Stizostedion vitreum*) se rencontre dans les bassins d'eau du Québec. L'omble de fontaine est exposé à une capture facile dans les lacs où ont été faits les étiquetages; ce fait, en plus de la taille des populations, doit être sérieusement considéré dans l'établissement d'un programme d'aménagement.

Abstract

Most specimens of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) collected from the four lakes were over 40 cm in length. Brook trout of age V and VI were common with one fish reaching age IX. Stomach analysis did not disclose any particular food item that might account for the large size reached by brook trout in some northern waters. Northern pike (*Esox lucius*) were present in all lakes and walleye pike (*Stizostedion vitreum*) were present in the Québec waters. Large brook trout were vulnerable to angling in the lake where trout were tagged and this, plus population size, should be given careful consideration when setting management regulations.

Introduction

Few lakes consistently produce brook trout over five pounds. Sportsmen (Wulff, 1969) and biologists (LeJeune, 1964; Power, 1966) have pointed out the vulnerability to angling of populations of large brook trout but data are scanty on this point, as are explanations on why certain waters produce unusually large fish.

In 1959 Cornell University and the Department of Tourism, Province of Québec became interested in obtaining brook trout eggs from populations where specimens reached unusually large size. In connection with these operations data on species composition,

growth and stomach contents were collected from three lakes in Québec and similar data, plus information on recapture of tagged trout from one lake in Labrador. Time and funds were insufficient to conduct detailed studies but the results obtained contribute to our meager knowledge of these unique populations about which almost nothing has been published.

Materials and methods

ASSINICA LAKE

Assinica Lake is located approximately 241 km east of the southern tip of James Bay (longitude 75°15'W, lati-

tude 50°30'N) in the Province of Québec. The lake is approximately 10 000 ha in area but is very shallow, running mostly under 7 m in depth (LeJeune, 1962). Rocky islands and shoals are common. Brook trout commonly reach weights of 3 kg with some specimens running to nearly 5 kg. In the 1960 Field and Stream contest 14 of the 20 awards for brook trout came from Assinica Lake and its outlet, the Broadback River.

Trout from the lake are believed to move into the river in late summer. The river is precipitous with a rocky bottom. Impassable falls prevent fish from James Bay entering the upper portion of the Broadback River or Assinica Lake.

LAKE ALBANEL

Lake Albanel is approximately 96 km northeast of Assinica Lake (longitude 73°10'W, latitude 51°10'N) and drains into Lake Mistassini and then via the Rupert River into James Bay. A falls below Lake Albanel prevents fish from Lake Mistassini from reaching this water. The lake is approximately 26 000 ha in area and differs from Assinica Lake in that it has a much greater average depth. Depths of 12 m were common a short distance from shore.

The main inlet to Lake Albanel is the Temiscamie River. A brook trout spawning area is located approximately 128 km above the lake and it is presumed a portion of the trout from the lake spawn here. The brook trout from Lake Albanel and the Temiscamie River commonly reach 2 kg with some fish reaching 3,5 kg. The maximum size is believed less than Assinica Lake.

Large mayfly hatches (presumably *Hexagenia*) reportedly occur during mid-July but were not observed during the survey of July 17-22, 1965.

LAKE MISTASSINI

This is one of the largest lakes in Québec and part of the Lake Albanel system. It is located approximately four km west of Lake Albanel (longitude 73°40'W, latitude 51°10'N). Brook trout for stomach analysis were obtained from the Indians at Mistassini Post. The lake contains brook trout of 3-4 kg, although those collected ran only 0,6-2 kg.

LAKE ANNE MARIE

Lake Anne Marie (longitude 60°40'W, latitude 52°25'W) is part of the Minipi Lake system and is located approximately 95 km southwest of Goose Bay, Labrador. The lake is approximately 2 300 ha in area and is mostly shallow with rocky islands and shoals, similar to Assinica Lake. Brook trout of 2 kg are common with some occasionally reaching 3-4 kg; during late summer trout reportedly move into the outlet and inlet from the lake.

Fishing camp rules are designed to preserve fishing quality and each angler is allowed to kill one trophy brook trout. Angling is by flies only.

During July large hatches of mayflies (*Hexagenia*) occur and at this time large brook trout feed readily on the surface throughout the lake. Later in the season few trout are taken in the lake and fishing is carried on in the outlet or inlet.

DATA COLLECTION

Scales were used for age determination from all waters except Assinica Lake where otoliths were used. Annuli on scales were normally distinct through age 4 but beyond this point the possibility of error increases with age. It is doubtful, however, if misinterpretation was greater than plus or minus 1 year.

Assinica Lake and Lake Albanel were gill netted to obtain information on

species composition, and gather data on brook trout populations. Lake Anne Marie was gill netted with small mesh nets to sample fish species that might be of a size suitable for brook trout forage. Seining was unsuccessful for collecting fish samples due to the rocky bottoms of all the lakes. Angling was a major method of collecting brook trout samples in Lake Anne Marie and Assinica Lake.

Trout were tagged in Lake Anne Marie. A minimum tagging size of approximately 1 kg was established to reduce possible predation by northern pike, because of the shiny hog ring jaw tag used. The tagging period extended through the angling season of June 21 to the middle of August.

Stomach samples were collected from trout taken by angling in Lake Anne Marie and from specimens col-

lected by gill netting in Lake Mistassini and Lake Albanel.

Results

SPECIES ASSOCIATION

Northern pike are present in all four lakes and walleye pike in the three Québec waters. In Assinica Lake and Lake Albanel walleyes made up nearly 50 percent of the total catch (Table I). Brook trout made up less than 4 percent of the fish handled. Netting and angling indicated brook trout under 35 cm were scarce in all lakes and most specimens were over 40 cm. Nearly all of the small trout taken were captured in the outlets or inlets of the lakes.

Walleyes were not present in Lake Anne Marie and white suckers made up the major part of the catch in this water. Larger mesh size would undoubtedly

TABLE I
Species composition in gillnet samples from three Canadian lakes.

Species	Québec						Labrador		
	Lake Albanel ¹			Assinica Lake ²			Lake Anne Marie ³		
	Total no. caught	Percent total	Size range (cm)	Total no. caught	Percent total	Size range (cm)	Total no. caught	Percent total	Size range (cm)
<i>Stizostedion vitreum</i>	376	44	20-64	247	50	Not available	0	—	—
<i>Catostomus commersoni</i>	191	22	48-55	56	11		23	74	16-27
<i>Catostomus catostomus</i>	113	13	20-58	6	1		2	7	16-17
<i>Coregonus clupeaformis</i>	91	11	20-60	103	21	0	—	—	
<i>Salvelinus fontinalis</i>	31	3	19-23	11	2	1	3	29	
<i>Prosopium cylindraceum</i>	21	2	19-41	0	—	0	—	—	
<i>Salvelinus namaycush</i>	14	2	45-69	0	—	0	—	—	
<i>Coregonus artedi</i>	8	1	19-29	1	—	0	—	—	
<i>Esox lucius</i>	8	1	55-77	73	15	2	7	16-42	
<i>Lota lota</i>	7	1	20-80	0	—	1	3	10	
<i>Salvelinus alpinus</i>	0	—	—	0	—	2	7	22-29	

¹ 86 gillnet units,* 16-178 (mm) stretched mesh — July 1967.

² 153 gillnet units,* 51-102 (mm) stretched mesh — September-October 1962 (Le Jeune, 1962).

³ 8 gillnet units,* 25-36 (mm) stretched mesh — August 1973.

* 1 gillnet unit represents 100 feet net set 24 hours.

TABLE II
Brook trout growth in four Canadian waters. Length in cm, weight in kg.

Water	Item	Age in years								
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Assinica Lake, PQ (Aug-Sept 1962)	Number fish	7 ¹	4 ¹	2	3	2	4	4		
	Length	19,8	31,0	30,7	42,7	62,7	61,2	66,0		
	Weight	,08	,26	—	—	—	—	3,80		
Lake Albanel, PQ (Jul 1967)	Number fish	2	2	6	4	12	8	2		
	Length	20,1	20,1	39,1	46,5	55,1	58,7	61,2		
	Weight	,08	,06	,65	1,02	1,55	1,80	2,08		
Lake Mistassini, PQ (Jul 1967)	Number fish	0	2	14	17	16	4			
	Length	—	36,6	44,5	49,5	53,3	57,9			
	Weight	—	,48	,91	1,24	1,45	1,74			
Lake Anne Marie, Lab. (Jul-Aug 1973-74)	Number fish	4	17	38	43	30	33	18	2	1
	Length	17,0	23,1	33,0	44,2	51,8	54,9	55,6	57,9	64,8
	Weight	—	—	,63 ²	1,27	1,78	2,10	2,46	2,50	2,61

¹ Stream habitat.

² Only 30 fish weighed.

have taken a larger number of fish in Lake Anne Marie and the catch is not considered representative of abundance of various species, except possibly for suckers.

Forage Species

The fine mesh gill net used in Lake Anne Marie and Lake Albanel failed to reveal any fish species in sufficient abundance to be considered important as brook trout forage. Suckers were common in both lakes but most specimens in the samples were of a size too large to be utilized by brook trout.

BROOK TROUT GROWTH

Growth rates were similar in all waters. The large size obtained by some individuals was the result of good growth at ages III to VI, rather than unusually fast growth during the early years (Table II). Trout of age VI were taken in all lakes and except for Lake Mistassini age VII was well represented. Assinica Lake produced the largest

specimen with one fish at age VII reaching 71 cm in length. During two summers of observation in Lake Anne Marie no trout under age III were taken in the lake proper and it may be assumed that trout from the tributaries and outlet move into the lake as they reach a large size. Scale examination showed a wide range in size at age III and IV which would support this hypothesis.

TAG RECOVERIES

Fifty-seven trout were tagged in 1973 and the same number in 1974, in Lake Anne Marie. Fishing pressure in 1974 was light, less than 0,1 rod day per ha, yet 16 percent of the trout tagged the previous season were recaptured. In 1974 nearly all (93 percent) tagging took place during the last three weeks of the season. Although these tagged fish were available for only a short period, 14 percent were recaptured within the season.

Approximately one half of the twenty five recoveries made during the 1973-

74 season were taken in the same general area as tagged. There were 4 recoveries of fish that had traveled either to or from the inlet to outlet, a distance of approximately 10 km.

FOOD HABITS

Sixty percent of the brook trout stomachs containing food from Lake Albanel held fish remains, as did forty five percent of those from Lake Mistassini (Table III). Small ciscoes were the dominant species in the stomachs of specimens from both lakes. Insects were present in over one half of the stomachs containing food from the two Québec Lakes. Ephemeroptera was the major insect order utilized from Lake Albanel,

with terrestrial Coleoptera dominant from Lake Mistassini (Table III).

None of the stomachs examined from Lake Anne Marie specimens contained fish. A variety of insects were eaten and Odonata, Diptera and Coleoptera (mainly terrestrial) dominated (Table III).

No benthic organism was abundant in the Ekman dredge (15 × 15 cm) samples taken from 18 locations in Lake Anne Marie in mid-August. Chironomid larvae were most common and were found in eleven of the samples with an average number of 6 per sample. Oligochaeta were found in 7 samples (average 4 per sample and second in occurrence). Mayflies, which hatched in large numbers in July, were taken in only 4 samples (average 1 per sample).

TABLE III

Frequency of occurrence of fish and invertebrate food in brook trout from three Canadian Lakes.

Water	Lake Albanel		Lake Mistassini		Lake Anne Marie	
Number fish examined	20		35		35	
Size range trout (cm)	25-63		33-60		33-61	
Food items	Number	Percent	Number	Percent	Number	Percent
FISH						
<i>Coregonus artedi</i>	6	30	9	26	0	—
<i>Percina caprodes</i>	3	15	0	—	0	—
<i>Stizostedion vitreum</i>	1	5	0	—	0	—
Unidentified	4	20	7	20	0	—
Total containing fish	12	60	13	37	0	—
INVERTEBRATES						
Annelida	1	5	0	—	0	—
Coleoptera	2	10	23	66	20	57
Copepoda	0	—	0	—	1	3
Diptera	1	5	6	17	22	63
Ephemeroptera	10	50	2	6	16	46
Hemiptera	0	—	5	14	1	3
Hymenoptera	0	—	15	43	1	3
Neuroptera	0	—	0	—	14	40
Odonata	0	—	1	3	23	66
Trichoptera	3	15	2	6	2	6
Unidentified	2	10	27	77	8	23
Total containing invertebrates	12	60	26	74	35	100

Discussion

The coexistence of northern pike and brook trout is often encountered in northern waters and a departure from the species association encountered in the southern part of the brook trout range. Walleyes and brook trout are an even rarer species association in more southerly waters. The factors permitting this association of predator species and brook trout may require recruitment of trout of 12 to 14 inches from a relatively mitigated stream environment.

The trout in all waters investigated had greater longevity than is usual in the southern part of their range (Cooper, 1953; Hoover, 1939; Green, 1951). Although age determination was uncertain in some older individuals in natural populations it can be substantiated up to 9 years from known age Assinica strain brook trout naturalized in the Adirondack Mountains of northern New York State (Flick and Webster, 1971).

The food supply that produces rapid growth and large size in these northerly trout populations remains obscure. Movement from a stream to a lake environment is often reflected in improved growth but it would seem that a large forage organism (e.g. fish) would be necessary to produce the size fish involved. Obviously, data from more than 2 months of the year are required to satisfactorily investigate this aspect of life history. This information is of great importance if we are to successfully manage waters for large sized brook trout.

The tagging data from Lake Anne Marie indicates the vulnerability, of brook trout to angling and the possibility of over exploitation even with light fishing. Data on Assinica Lake strain brook trout in a New York lake also indicate high vulnerability with approximately 50 percent of the population re-

covered by flyfishing in 4 hours of angling on a ten ha pond (unpublished data of author). The vulnerability of brook trout to angling was also noted by Power (1966) in the Ungava area and LeJeune (1964) in Assinica Lake. The large trout in these areas apparently move out of the lake and concentrate in the fast water during the summer where they are readily taken by angling. The combination of high vulnerability and apparent low population densities of large brook trout in some northern waters are critical factors to be considered in setting angling regulations.

Acknowledgements

The Fisheries Service of the Department of Tourism, Fish and Game for the Province of Québec was extremely cooperative in working with Cornell University in arranging trips, collecting data and donating brook trout eggs for research programs. In particular, the efforts of Dr. H. E. Corbeil, Dr. Vianney Legendre and Mr. Magella Dufour are greatly appreciated. Mr. Russell Robertson of the Parks Service arranged for boats and guide on Lake Albanel and Mr. Gerard Emond of the Indian Affairs Department arranged for the collection of brook trout stomachs and scales from Mistassini Lake. Mr. Ray Cooper, manager of Norther Labrador Camps, was most helpful in allowing summer students to work out of his camp and aid in collecting of data. Cornell University students Brendon Hutchinson, Gary Martel, Dennis Pickard and Michael Carnevele assisted in collecting data as did University of Michigan student, Scott Quinn. The portion of the work carried out by Cornell University was made possible through the support of the late Mr. Donald P. Ross and Mrs. Ross of Montchanin, Delaware. Dr. Dwight A. Webster, Professor of Fishery Science at Cornell University and Dr. Geoff Power of Laval University, reviewed and made critical suggestions on the manuscript.

References

- COOPER, Edward L., 1953. Growth of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*) in the Pigeon River, Otsego County, Michigan. — Pap. Mich. Acad. Sci., 38: 151-162.
- FLICK, W. A. and D. A. WEBSTER, 1971. Brandon Park Fish Management Report. — Dep. Nat. Resour., Cornell Univ., 40 p.

- GREEN, W. Willard, 1952. Results from stocking brook trout of wild and hatchery strains at Stillwater Pond. — Trans. Am. Fish. Soc., 81(1951):43-52.
- HOOVER, Earl E., 1939. Age and growth of brook trout in northern breeder streams. — J. Wildl. Mgmt, 3(3): 81-91.
- LEJEUNE, Roger, 1964. Inventaire de la faune ichtyologique du lac Assinica. — Service de la faune, Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche, Province de Québec, Rapp. N° 3, (1963): 257-267.
- POWER, Geoffrey, 1966. Observations on the speckled trout (*Salvelinus fontinalis*) in Ungava. — Naturaliste can., 93: 187-198.
- WULFF, Lee, 1969. The wonderful brookies of Minipi. — Sports Afield (July), 4 p.

**VALIDITÉ DE LA LECTURE DES OTOLITHES
COMPARÉE À CELLE DE LA LECTURE DES ÉCAILLES
POUR LA DÉTERMINATION DE L'ÂGE DE L'OMBLE DE FONTAINE
(*SALVELINUS FONTINALIS*).**

J.-D. DUTIL

Environnement-Canada, Institut de l'eau douce, 531 University Crescent, Winnipeg, Man.

et

G. POWER

Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, G1K 7P4.

Résumé

Dans le cadre d'une étude de la biologie de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*), du golfe Guillaume-Delisle (56°15'N, 76°18'O), nous démontrons la validité de la lecture de l'âge sur les otolithes en établissant la relation qui existe entre le dépôt de calcium à la périphérie de l'otolithe et la saison de croissance. Sur 1 247 paires d'otolithes, 90 pourcent étaient lisibles. L'étude parallèle des écailles et des otolithes de 140 ombles montre que l'âge scalaire est généralement inférieur à l'âge otolithique. Cette sous-estimation relative de l'âge par les écailles varie d'un an, pour les jeunes ombles, à un maximum de quatre ans pour les plus vieux. L'âge scalaire maximal (8+) est également moins élevé que l'âge otolithique maximal (10+). Toutefois, cette situation ne semble valoir que pour les populations nordiques. Nous émettons l'hypothèse que la longévité accrue de ces populations, comparativement à celle des populations méridionales pour lesquelles la méthode scalaire est validée, rendrait celle-ci inutilisable dans la partie septentrionale de l'aire de distribution de l'espèce en cause.

Abstract

During a study of the biology of Brook trout (*Salvelinus fontinalis*), the validity of age determination by means of otoliths was demonstrated by showing the relationship between calcium deposits at the periphery of the otolith and the growing season. In a sample of otoliths from 1 247 fish, 90 percent were readable. In a comparative study of scales and otoliths from 140 trout, scale age was generally less than that obtained from otoliths, differences varied from one year for young fish up to a maximum of four years for some older fish. The maximum scale age (8+) was less than the maximum otolith age (10+). This situation appears to be true for nordic populations because of increased longevity. The scale method of age determination, valid for the south, appears unsuitable for aging Brook trout from northern areas of distribution.

Introduction

La méthode otolithique est employée pour la détermination de l'âge de trois des quatre espèces du genre *Salvelinus*: *S. alpinus*, *S. malma* et *S. namaycush*,

grâce notamment aux travaux de Nordeng (1961), Heiser (1966) Dubois et Lagueux (1968), mais traditionnellement, la détermination de l'âge de l'omble de fontaine s'est faite essentiellement par la méthode scalaire, validée par Cooper

(1951) sur des peuplements nord-américains méridionaux. D'après Hazel et Legendre (comm. pers.) la lecture de l'âge sur les écailles donnait les mêmes résultats que la lecture de l'âge sur les otolithes dans un échantillon d'ombles de fontaine du bassin supérieur de la Caniapiscou. Toutefois, Grande (1964), s'inspirant des travaux de Norden (1961) sur l'omble chevalier, a démontré que seule la méthode otolithique était valable pour déterminer l'âge, chez une population d'ombles de fontaine, en Norvège. Cette étude apporte une preuve additionnelle de l'utilité de l'otolithe pour déterminer l'âge de l'omble de fontaine.

Matériel et méthodes

Nos échantillons proviennent de la région du golfe Guillaume-Delisle (anc. Richmond Gulf) ($56^{\circ}15'N$, $76^{\circ}18'O$). Au cours des étés 1974 et 1975, nous avons capturé 3 450 ombles de fontaine, surtout des alevins, dans les tributaires au moyen de roténone et 1 247 ombles additionnels dans les lacs et les estuaires au moyen de filets maillants et de cannes à leurres (lancer léger).

Deux structures ont été préservées, soit les écailles et les otolithes. Les écailles ont été prélevées au-dessus de la ligne latérale, derrière la nageoire dorsale et les seuls otolithes prélevés sont les sagittae droite et gauche. Les écailles étaient nettoyées à l'hydroxyde de potassium (KOH, 1%) avant d'être placées entre deux lames; les otolithes étaient abrasés puis immergés dans l'huile de clou de girofle, avant d'être examinés au microscope stéréoscopique sous lumière réfléchie.

La distribution des fréquences de longueurs des poissons pris à la roténone est à la base de l'interprétation du modèle de dépôt du carbonate de calcium à la périphérie de l'otolithe.

Les otolithes ont été lus à deux reprises par l'auteur. Au cours de la première lecture, un âge était assigné ou les otolithes étaient classés illisibles lorsqu'ils étaient ambigus ou malformés. Les otolithes auxquels un âge peut être assigné à la première lecture, ont été lus une seconde fois et les résultats des deux lectures confrontés. Nous n'avons pas retenu les spécimens dont les otolithes ont donné des résultats différents aux deux lectures.

Nous avons soumis les otolithes de 176 poissons à un lecteur inexpérimenté afin de mesurer l'ampleur des variations dans les résultats, entre les lecteurs. Nous avons de même soumis des écailles de 140 poissons à deux lecteurs d'écailles expérimentés, afin de mesurer l'ampleur des variations dans les résultats, entre les lecteurs. Ces deux lecteurs disposaient également d'écailles d'âges connus (0-2 ans), tirées de notre échantillon, afin de faciliter l'interprétation du noyau des écailles. Enfin, nous avons comparé les âges scalaire et otolithique de ces 140 poissons.

Résultats

La figure 1 présente un exemple de distribution des fréquences de longueurs de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*), pour une station échantillonnée à la roténone. Seuls les trois premiers groupes de longueurs

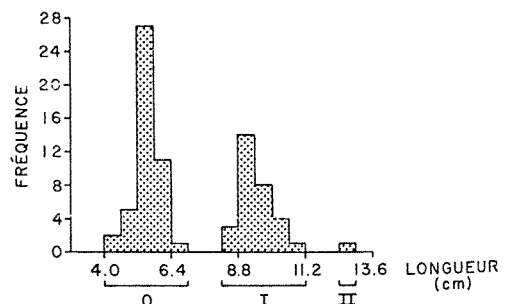
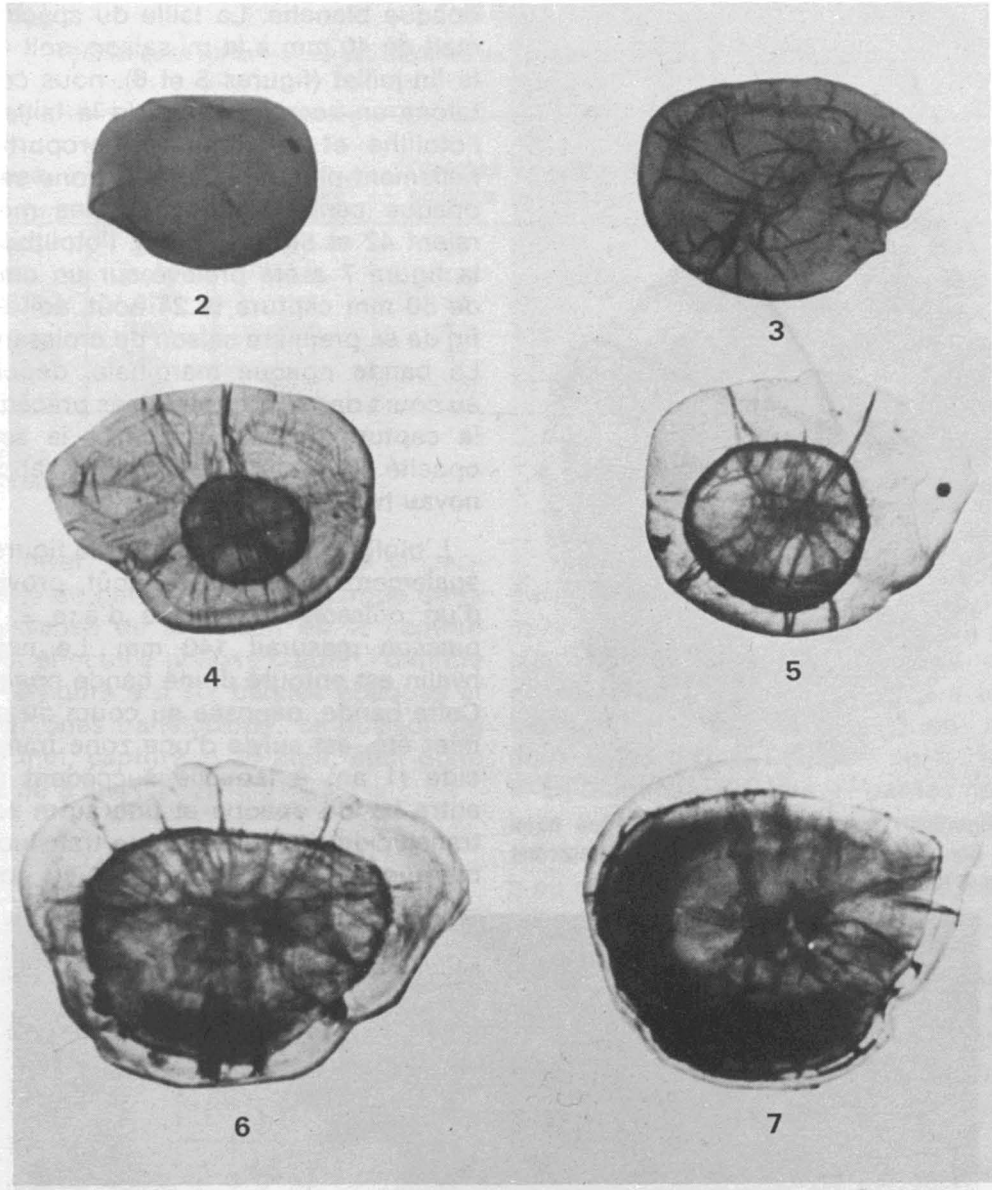


Figure 1. Séparation des classes d'âge par l'histogramme des fréquences de longueurs.



Figures 2 à 7. Développement de l'otolithe au cours de la première saison de croissance (de gauche à droite et de haut en bas). L'éclairage est diascopique.

sont inclus dans cette illustration. La croissance étant très régulière, les groupes de longueurs isolés par ce procédé correspondent exactement aux classes d'âges inférieures (0+, 1+, 2+).

Les otolithes apparaissant sur les figures 2 à 7 ont été prélevés sur des poissons du groupe d'âge 0 soit à leur première saison de croissance. Les oto-

lithes des figures 2 et 3 ont été recueillis au début de juin et au début de juillet respectivement, sur des spécimens de 36 et 41 mm. L'otolithe de la figure 4 a également été prélevé au début de juillet, mais son développement est légèrement plus avancé; le carbonate de calcium a fait son apparition au centre de l'otolithe, sous forme d'une zone semi-

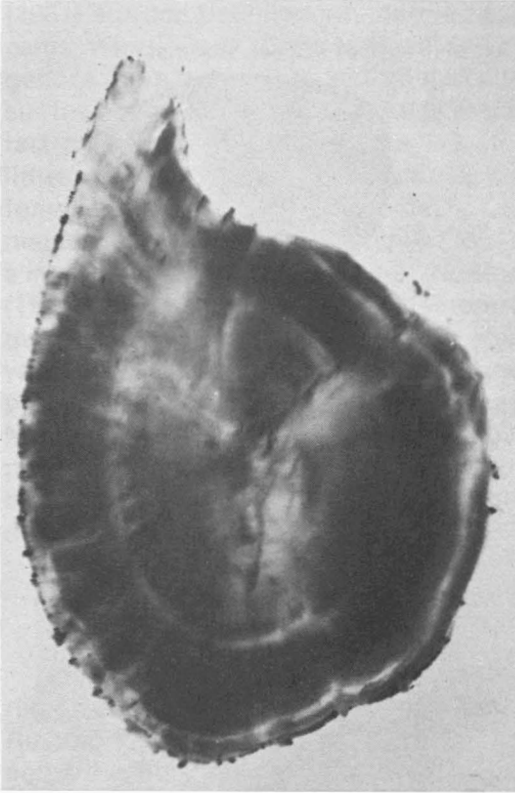


Figure 8. Otolithe d'un omble âgé de deux ans (2+) et capturé le 24 août. L'éclairage est diascopique.

opaque blanche. La taille du spécimen était de 40 mm à la mi-saison, soit vers la fin-juillet (figures 5 et 6), nous constatons un accroissement de la taille de l'otolithe et une extensio proportionnellement plus grande de la zone semi-opaque centrale. Ces poissons mesureraient 42 et 56 mm. Enfin, l'otolithe de la figure 7 a été prélevé sur un omble de 50 mm capturé le 24 août, soit à la fin de sa première saison de croissance. La bande opaque marginale, déposée au cours des quatre semaines précédant la capture, met en évidence la semi-opacité du centre de l'otolithe, appelé noyau hyalin.

L'otolithe apparaissant sur la figure 8, également prélevé le 24 août, provient d'un poisson du groupe d'âge 2. Ce poisson mesurait 140 mm. Le noyau hyalin est entouré d'une bande opaque. Cette bande, déposée au cours du premier été, est suivie d'une zone translucide (1 an) à laquelle succèdent une autre bande opaque et une autre zone translucide (2 ans). La zone translucide marque l'arrêt de croissance au cours

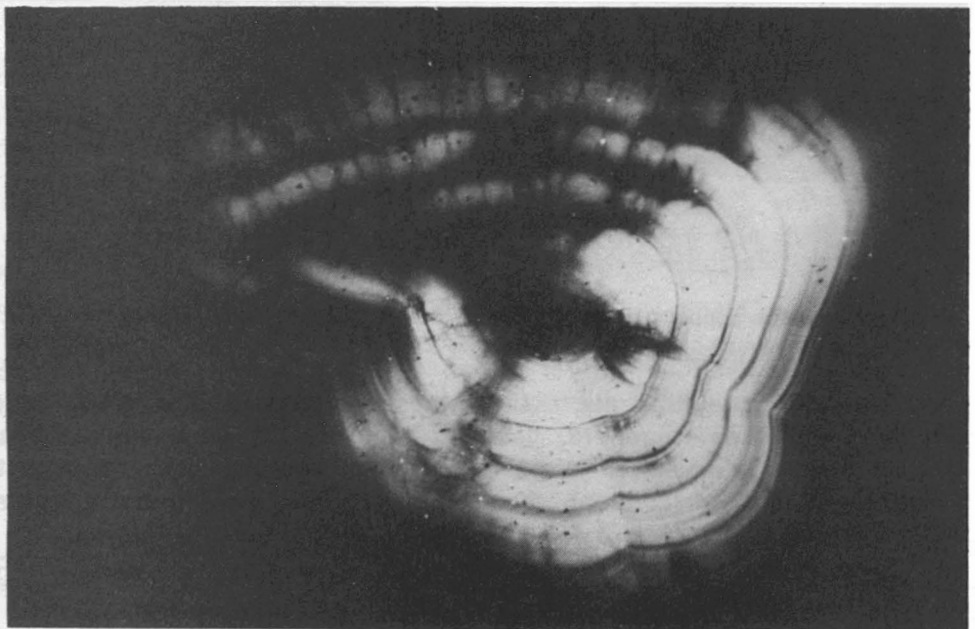


Figure 9. Otolithe d'un omble âgé de cinq ans (5+) et capturé le 26 août. La dernière zone hyaline est à peine visible sur cette photographie. L'éclairage est épiscopique.

TABLEAU I

Statistiques sur la lecture des otolithes de 1247 ombles âgés de deux ans et plus.

Année	Total	Âge déterminé	Otolithes ambigus	Otolithes malformés	Cas de désaccord	Otolithes non prélevés
1974	670 ^a (100) ^b	601 (89,8)	31 (4,6)	22 (3,2)	7 (1)	9 (1,3)
1975	577 (100)	516 (89,4)	38 (6,6)	6 (1,0)	13 (2,3)	4 (0,7)
74 et 75	1247 (100)	1117 (89,6)	69 (5,6)	28 (2,1)	20 (1,7)	13 (1,0)

^a Nombre de paires d'otolithes.^b Pourcentage du total.

de l'hiver. L'anneau opaque, à la périphérie de l'otolithe, est la marque de la croissance de la saison où la capture a été effectuée (2 ans+). Enfin l'otolithe de la figure 9 a six bandes opaques et cinq zones translucides; ce poisson de 450 mm, capturé le 26 août, était donc âgé de 5 ans+.

Le tableau I indique que nous avons pu assigner un âge à 89,6% des spécimens capturés. Pour nous assurer qu'ils les résultats n'étaient pas biaisés, nous avons remis 176 otolithes à un lecteur inexpérimenté. La confrontation des deux listes d'âges est faite au tableau II. La diagonale est formée par les nombres d'otolithes auxquels un même âge a été attribué par les deux lecteurs; il y a eu concordance dans 97,2% des cas.

LECTEUR - A

N		6	112	47	5	5	1	
	Age	0	1	2	3	4	5	
LECTEUR - B	6	0	6					
	112	1		111	1			
	47	2		1	46			
	5	3				4	1	
	4	4				1	3	
	2	5					1	1

TABLEAU II

Confrontation des résultats obtenus par deux lecteurs d'otolithes. La diagonale est formée des nombres de cas où l'âge assigné était le même. Les nombres à gauche et à droite sont respectivement des sous-estimations et des surestimations par un des lecteurs.

Après s'être familiarisés avec les écailles d'âges connu dont ils disposaient, deux lecteurs d'expérience ont déterminé l'âge scalaire de 140 ombles. L'âge assigné n'a été le même que dans 55% des cas. Nous n'avons donc retenu que les poissons pour lesquels un même âge avait été assigné. Au tableau III, nous comparons les âges scalaire et otolithique de ces poissons. Les valeurs de la diagonale représentent les nombres de cas où ces âges sont identiques. Les nombres inscrits à gauche de la diagonale se rapportent aux cas où l'âge scalaire est inférieur à l'âge otolithique, alors que ceux de droite indiquent le nombre de poissons pour lesquels l'âge scalaire est supérieur à l'âge otolithique.

Nous constatons que les âges scalaire et otolithique maximaux sont res-

		ÉCAILLES							
N		18	12	22	9	9	2	2	
	Age	2	3	4	5	6	7	8	
OTOLITHES	8	2	8						
	19	3	9	8	2				
	15	4	1	2	11	1			
	12	5		1	7	3	1		
	11	6		1	2	4	3	1	
	4	7				1	1	1	1
	2	8					1		1
	1	9						1	
	2	10							2

TABLEAU III

Confrontation des résultats obtenus par deux méthodes. La diagonale est formée des nombres de cas où l'âge assigné était le même. Les nombres à gauche et à droite sont respectivement des sous-estimations et des surestimations par une des méthodes.

pectivement de 10 et de 8 ans et qu'une proportion très significative (85%) du désaccord entre les méthodes peut s'expliquer par une sous-estimation par les écailles du nombre de saisons de croissance obtenu par les otolithes. Cette sous-estimation de l'âge scalaire par rapport à l'âge otolithique n'est que d'une période de croissance pour les ombles juvéniles, mais elle a tendance à augmenter jusqu'à quatre périodes pour les ombles de 10 ans. Par contre, la sur-estimation n'est jamais plus élevée qu'une période.

Discussion

Les otolithes prélevés sur des alevins récemment éclos sont transparents (fig. 2 et 3). La formation des otolithes débute peu avant l'éclosion et la semi-perméabilité du chorion de même que l'imperméabilité de la membrane vitel-

line aux électrolytes, expliquent la faible concentration de carbonate de calcium dans les otolithes à ce stade (McKern, 1971). Après l'éclosion, la peau, les branchies et la muqueuse de l'intestin deviennent progressivement perméables aux électrolytes et le carbonate de calcium fait son apparition au centre de l'otolithe sous forme d'une zone semi-opaque, qui s'accroît proportionnellement à la quantité de nourriture ingérée (Irie, 1960). Nous ignorons le mécanisme de la formation d'un dépôt plus intense dans les dernières semaines de la première saison de croissance (fig. 7). Nous retenons toutefois l'hypothèse suivante: l'absorption d'ions calcium ne serait optimale qu'après quelques semaines de développement du jeune poisson.

Comme la croissance du poisson est presque nulle au cours de l'hiver, il y a une diminution du dépôt de carbonate de calcium au niveau de l'otolithe, ce qui se manifeste par la formation d'une mince zone translucide (fig. 8). C'est cette alternance de zones opaques et de zones translucides qui indique l'âge du poisson; la fin d'une zone translucide coïncide avec la période où les fretins émergent du gravier.

Le tableau I permet de constater que le désaccord entre deux lectures d'otolithes par un même lecteur est faible (2%). Ce faible écart ne peut pas s'expliquer par une erreur constante du lecteur, puisque la lecture d'un échantillon d'otolithes par deux lecteurs a donné des résultats identiques dans 97,2% des cas (tableau II). Il faut toutefois mentionner que l'âge moyen des spécimens du tableau II est moins élevé que l'âge moyen des spécimens du tableau I; il est probable que la fréquence des désaccords entre les lecteurs d'otolithe serait un peu plus élevée si l'âge moyen augmentait, mais elle ne serait en rien

comparable à celle (45%) qui se manifeste entre les lecteurs d'écaillés.

À la lumière de ces résultats, il est évident que nous avons affaire à une population dont les écaillés se prêtaient mal à la détermination de l'âge. Les otolithes ont donné des résultats beaucoup plus constants. Un fait, cependant, retient notre attention: la méthode scalaire a fait ses preuves au sud de l'aire de distribution, mais pour les trois populations nordiques pour lesquelles des comparaisons ont été effectuées entre la méthode otolithique et la méthode scalaire (Hazel et Legendre, Grande, Dutil et Power), cette dernière a fourni un nombre de périodes de croissance égal ou inférieur, l'amplitude de cette sous-estimation augmentant avec l'âge. Il est possible que cela soit dû au fait que la longévité de *S. fontinalis* est plus grande au nord de l'aire de distribution. Quoiqu'il en soit, comme il n'est pas possible de tirer une ligne départageant sur ce plan le nord et le sud, d'autant plus que d'autres facteurs interviennent localement et que cela ne s'applique pas dans tous les cas, il serait sage d'effectuer une comparaison avant d'adopter l'une ou l'autre des méthodes pour l'étude des populations d'ombles de fontaine.

Remerciements

Nous exprimons notre reconnaissance à M. Richard Boisvert, grandement responsable du succès de la récolte des échantillons, à MM. Y.

Blackburn et J. Talbot pour le montage et la lecture des écaillés, de même qu'à MM. A. Dubois et R. LeJeune pour leurs remarques pertinentes sur le manuscrit. Le projet-cadre dont est issue cette étude, a été financé grâce aux subventions du Centre d'études nordiques de l'université Laval, du Conseil national de recherches du Canada et du Ministère de l'éducation du Québec. M. Dutil bénéficiait d'une bourse de la Société zoologique de Québec.

Références

- COOPER, E. L., 1951. Validation of the use of scales of Brook Trout (*Salvelinus fontinalis*) for age determination. — *Copeia*, 1951: 141-148.
- DUBOIS, A. et R. LAGUEUX, 1968. Étude comparée de l'âge scalaire et de l'âge otolithique de la touladi (*Salvelinus namaycush*), Lac Mistassini, Québec. — *Naturaliste can.*, 95: 907-928.
- GRANDE, M., 1964. Age determinations from scales and otoliths in the Brook Trout (*Salvelinus fontinalis*). — *Nytt Mag. Zool.*, 12: 35-37.
- HEISER, D. W., 1966. Age and growth of anadromous Dolly Varden Char (*Salvelinus malma*) in Eva Creek, Baranof Island, Southeastern Alaska. — *Alaska Dep. Fish and Game, Res. rep.* N° 5.
- IRIE, R., 1960. The growth of the fish otolith. — *J. Fac. Fish. Anim. Husb.*, 1960: 203-221.
- McKERN, J. O., 1971. Steelhead Trout otoliths for age, race and stock analysis. — *M. Sc. Thesis, Ore. St. Univ., Corvallis, Oregon*, 55 p.
- NORDENG, H., 1961. On the biology of Char (*Salmo alpinus*) in Salangen, North Norway. 1- Age and spawning frequency determined from scales and otoliths. — *Nytt Mag. Zool.*, 10: 67-123.

FEEDING IN WHITE SUCKERS (*CATOSTOMUS COMMERSONI*) FROM GAMELIN LAKE, QUÉBEC, OVER A TWELVE MONTH PERIOD

Louis-Marie LALANCETTE

Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, Québec.

Résumé

L'auteur a analysé 711 contenus stomacaux de meunier noir (*Catostomus commersoni*) du lac Gamelin, au Québec, qui ont été capturés en 1969-70 sur une période de douze mois. Cette étude a montré que les meuniers noirs sont actifs et se nourrissent toute l'année. De plus, bien qu'ayant une bonne capacité d'adaptation à une diète variée, il a été démontré qu'ils établissent une sélection parmi les différents organismes à leur disposition. La diète de ce poisson change non seulement au cours de l'année, mais aussi avec la taille du spécimen. Chez les jeunes de l'année, on a trouvé surtout du zooplancton comme les Cladocères et les Copépodes. Les spécimens d'un an et plus se nourrissaient surtout de crustacés, d'insectes, de végétation et de différents débris.

Abstract

Data from 711 stomach contents of white suckers (*Catostomus commersoni*) from Gamelin Lake, Québec, captured over a period of twelve months in 1969-70, showed that these fish are active and eat during the entire year. Furthermore, although white suckers have a good ability to adapt to whatever food is available, it was demonstrated that they establish preferences amongst the food organisms, and do not simply eat at random whatever they find. This fish diet varies with time and with the size of the specimen. Young-of-the-year white suckers ate mainly zooplankton such as Cladocera and Copepoda; suckers one year and older consumed mainly of crustaceans, insects, vegetation and miscellaneous.

Introduction

The diet of the white sucker, *Catostomus commersoni* (Lacépède), has been investigated by several workers (Bigelow, 1924; Stewart, 1926; Rawson, 1930; Bassett, 1957; Siefert, 1972), but all factors affecting the determination of their food habits were not taken into account. Often, the number of fish stomachs examined was too low to determine the feeding habits of a species with such a varied diet. In addition, in most cases, the sample of fish did not cover an adequate size range, in any locality, to give a true picture of the biological relationships between the suckers and the organisms they consumed during different periods of their life. The

time of the year is not always indicated, yet age, season, and available food all influence the selection of items in the fishes diet.

This study is the first attempt to quantify numerically the organisms eaten by white suckers during an entire year. It is very important to know the food of white sucker because, being principally an insectivore, it is a competitor of the trout (Stewart, 1926).

Material and methods

Gamelin Lake (48°40'N, 71°09'W), a small oligotrophic lake located 40 km north of Chicoutimi, Québec was described by Lalancette (1973). It has an

area of 12,3 hectares, maximum depth of 13 m, mean depth of 5,1 m and it lies at an elevation of 215 m. The water has a total hardness of 44 ppm and a pH of 6,5. The lake is ice-covered from late November to early May. During 1970, surface temperatures reached a mean of 20,7°C in July and 23,5°C in August, with a maximum recorded surface temperature of 27°C in August. A thermocline occurred between 3 and 5 m in June, descending to 6 m in August. Temperatures in the hypolimnion ranged from 10°C to 12°C in July and August. Oxygen concentrations in the surface waters averaged 7,5 ppm (over 16 months) but remained at 6,5 ppm in the hypolimnion throughout the summer. In addition to white suckers the lake contained brook trout, *Salvelinus fontinalis* and northern pearl dace, *Semotilus margarita*. Further limnological details are given in Lalancette (1973).

White suckers were collected between October 1969 and September 1970 using traps for older specimens and a fine seine for underyearlings. Wire mesh traps baited with bread were most effective for the collection of suckers older than 0⁺. Fishing was arranged to provide specimens on a weekly basis throughout the year, but because catches were often large, subsamples were taken for study. Out of approximately 6 300 fish captured, 711 were selected for study including 46 from age group 0, collected in July and August and 665 older fish. Stomachs were preserved in 8% formalin immediately after capture and examined later in the laboratory.

Plankton samples were obtained using a no 12 plankton net; 125 meshes per 25 mm, 875 mm long, with an aperture of 273 mm. Vertical hauls, from surface to bottom and from bottom to surface, in 10 m of water were taken

to coincide with fish samples. Plankton was preserved in 5% formalin.

Two methods were used to analyze the stomach contents: frequency of occurrence and numerical abundance (Hynes, 1950).

Traps were normally emptied three times a week except during winter when they were emptied only once a week. Often several days elapsed between the time the fish entered the trap and the time the trap was emptied. This might explain why, throughout the year, only 33% of the stomachs contained food.

Enumerating the stomach contents was difficult. Organisms were often very small so numerous as to be impossible to count. In some cases, the number of organisms was simply estimated. It was also often impossible to identify some of the partially digested organisms.

Although frequency of occurrence and number of organisms in the stomachs provide a good indication of the diet of the white sucker, they do not take into account the size or volume of individual organisms involved. For example, insects are relatively rare in the stomachs of Gamelin Lake suckers but their size is such that, for example, many hundreds of cladocerans are required to provide the same volume as one dragonfly. The methods used demonstrate seasonal changes in the diet and selection of food items.

Selection was measured by use of the quantitative index of electivity *E*, described by Ivlev (1961). The electivity index is calculated by the formula:

$$E = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i}$$

where r_i is the relative quantity of any ingredient in the digestive tract expressed as a percentage of the total digestive tract contents, and p_i is the relative quantity of the same ingredient in the

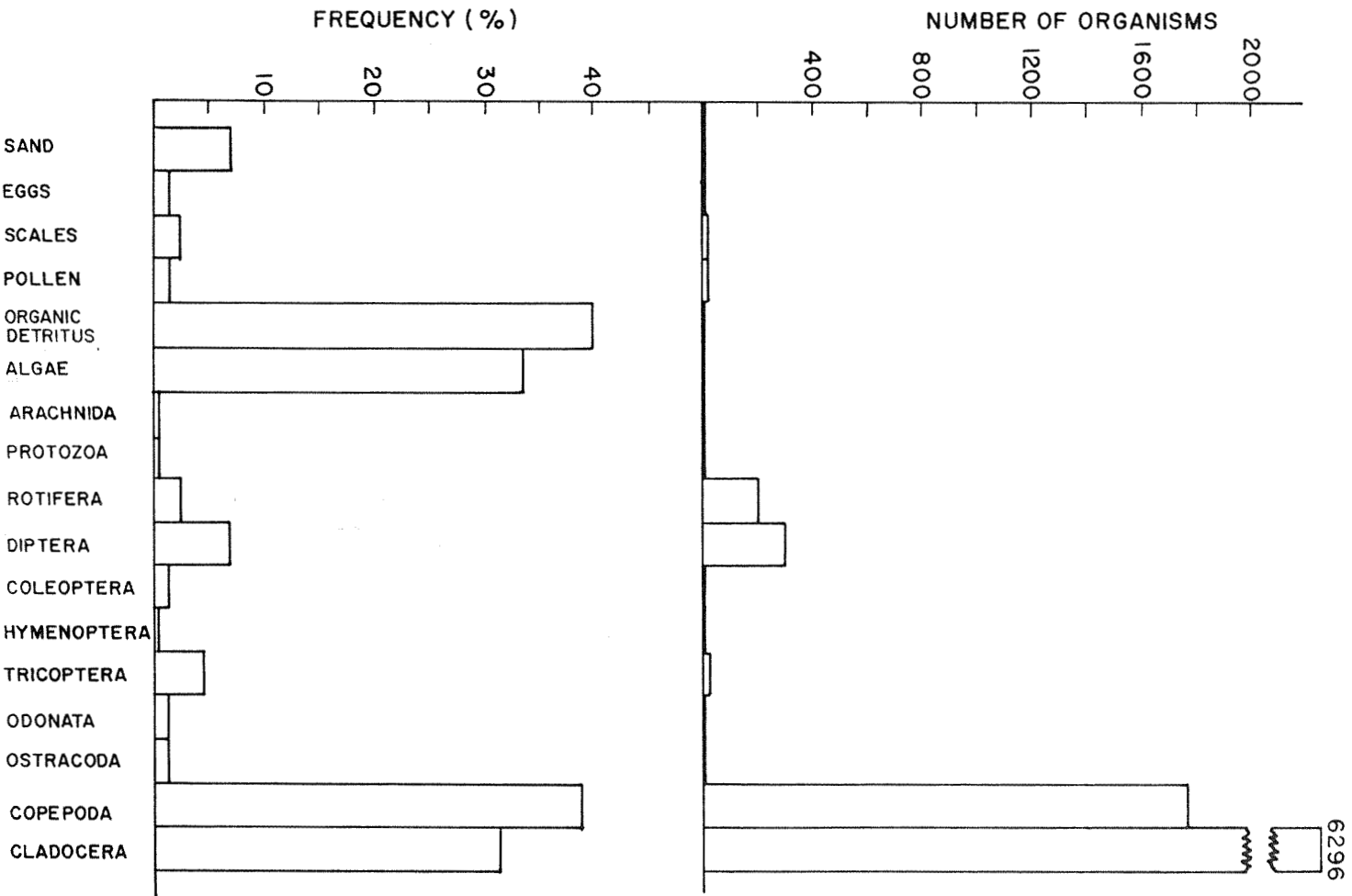


Figure 1. Frequency of occurrence and numbers of different organisms found in the stomachs of *Catostomus commersoni* of one year and older.

plankton of the environment expressed as a percentage. E values for each major food group occur within the limits of + 1 and - 1, the former value indicating complete positive selection and the later, complete rejection of a food item. The electivity index is strictly for a planktivorous fish, since comparisons are made only with the available plankton. It is not entirely appropriate for older suckers which use a much broader spectrum of food.

Results

FREQUENCY OF OCCURENCE OF ORGANISMS IN STOMACH CONTENTS

Because organisms eaten do not all have the same importance in size and to better describe the diet, the number of specimens of each genus was counted and the total recorded for each. The ratio of the number of stomachs containing a particular organisms to the total stomachs examined and containing food, was used to express the relative importance of the different organisms.

For young-of-the-year white suckers, the major organisms consumed were Cladocera (87,8%), Copepoda (80,5%) and nauplii (68,3%). Organic detritus

TABLE I

Frequency of occurrence (%) and percentage composition of 2130 organisms in the stomach of 46 young-of-the-year *Catostomus commersoni* from Gamelin Lake (43 stomachs containing food)

Food item	Occurrence	% composition
Cladocera	87,8	45,8
Copepoda	80,5	32,5
Nauplii	68,3	18,4
Organic detritus	29,3	1,4
Eggs	17,1	0,5
Algae	15,2	0,6
Scales	14,6	0,8

(29,3%) and algae (15,2%) are less important (Table I).

The diet was a little more varied for older white suckers (Fig. 1). Most frequently encountered in the stomach contents were organic detritus (40,3%), copepods (39,4%), algae (33,9%), and cladocerans (31,7%). Insects, predominantly Diptera (7,2%), Trichoptera (5,0%), and Rotifera (2,7%) occupied a secondary place. Sand (7,2%) and fish scales (2,7%) were found fairly frequently in stomach contents.

NUMBERS OF ORGANISMS IN THE STOMACH

The number of organisms has been determined for each major group and expressed as the percentage of the total number consumed by both young-of-the-year and the older suckers.

For young-of-the-year (Table 1), Cladocera (45,8%) were the number one ranking food, followed by Copepoda (32,5%) and nauplii (18,4%). Organic detritus (1,4%), algae (0,6%), fish scales (0,8%) and eggs (0,5%) were of minor importance.

For older white suckers, Cladocera (72,7%) were the most important food with Copepoda (20,6%) ranking second. Although the latter occurred more frequently (Fig. 2), they were 3,5 times less numerous. Crustacea comprised 93% of the food of the white sucker. Insects (3,8%) and rotifera (2,5%) played a very minor role.

VARIATION OF FOOD WITH SIZE OF FISH

Diet changed with increased size of white suckers. This is particularly evident when the food of two major groups (young-of-the-year and older suckers) is compared (Table I and Fig. 1). Fish were divided following Stewart (1926); he mentions that white suckers become adult with respect to feeding when 75 mm long. When of this size, they

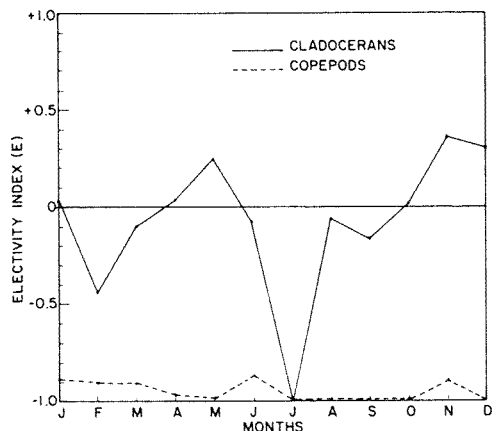


Figure 2. Electivity indices, (E), for cladocerans and copepods by white suckers, one year and older, Gamelin Lake, Quebec.

begin to feed on the bottom. Microorganisms are almost entirely replaced by insect larvae, molluscs, etc..., as a food source. The size of young-of-the-year was under 50 mm and older suckers varied from 85 to 230 mm.

MONTHLY VARIATION IN DIET

Table II indicates the percentages of stomachs which contained food and the number of organisms present in each stomach containing food during each collection month. White sucker feed all year round except during the spawning period. Stomachs of the suckers collected during the spawning season were mostly empty; of fifteen specimens of both sexes examined, twelve had completely empty stomachs and three contained only a small quantity of organic detritus.

To show the dietary variations of the white sucker during the year, only the older fish were used. The major kinds of organisms found in the stomach were grouped into five categories and their relative importance was expressed as a percentage of the total contents (Table III). Crustaceans were consumed the whole year, but maximum consumption was in the fall. Organic detritus was

most important during the winter whereas algae dominated in summer when water temperature was the warmest.

AVAILABLE FOOD AND SELECTION

Lake benthos was sparse but zooplankton populations were well developed. There were more species of Cladocera than Copepoda, a characteristic shared with subalpine and alpine lakes in western Canada (Anderson, 1971).

Young-of-the-year white suckers exhibited a preference for cladocerans. Electivity index for cladocerans was 0,67 and for copepods -0,39. For older specimens, electivity index was calculated for each month of the year and it is clear (Fig. 2) that cladocerans are preferred to copepods.

Discussion

Young-of-the-year suckers ate mainly plankton (Table I). In general, my results confirm the observations of other workers. The four principal groups of organisms ingested by young suckers in lakes studied by other investigators were: crustacea, small insects, rotifera

TABLE II

Numbers of stomachs collected each month (N), the percentage of stomachs containing food (S) and mean number of organisms consumed (\bar{X}) by *Catostomus commersoni* from Gamelin Lake.

Month	N	S (%)	\bar{X}
J	98	20	77
F	55	25	26
M	30	57	44
A	34	29	63
M	90	53	7
J	42	90	19
J	18	89	12
A	20	25	2
S	79	20	4
O	59	14	103
N	59	37	96
D	81	20	76

TABLE III

Monthly changes in the relative percentage composition of the diet of *Catostomus commersoni* of Gamelin Lake.

Months	Crustacea	Insects	Organic detritus	Algae	Miscellaneous
J	41	0	30	20	9
F	31	8	33	21	8
M	18	6	39	20	16
A	32	0	32	18	18
M	25	43	4	14	14
J	23	16	47	5	9
J	0	33	22	33	0
A	27	18	18	27	9
S	14	2	31	33	19
O	48	9	4	26	13
N	68	2	4	21	4
D	67	5	14	10	5

and algae (Hankinson, 1916; Clemens *et al.*; 1924; Bigelow, 1924; Greeley, 1927; Nurnberger, 1930; Dobie, 1966, Olson, 1963, Flemer and Woolcott, 1966; Siefert, 1972).

The diet of older white suckers was compared with the diet from other lakes (Table IV). In Waskesiu Lake, Campbell (1935) found chironomids to be the first ranking food followed by molluscs and amphipods. That author added that chironomids constitute 85% of the benthic fauna, followed by molluscs and amphipods. The high percentage (44%) of amphipods found in the stomachs of white suckers in Lake Nipigon (Clemens *et al.*, 1924) reflects their abundance in the lake fauna. Stewart's data (1926) for Cayuga Lake and Bouchard's (1955) for Lauzon Lake, also show that chironomids are major food items.

The small proportion of benthic insects in the diet of older white suckers may reflect the low productivity of Gamelin Lake. Low productivity of benthic insects would explain why crustaceans were the major food item consumed.

There have been few attempts to establish a correlation between food of white suckers and the available

planktonic and benthic food. Rawson (1930), in comparing the food of white suckers of several lakes, showed that the dietary habits of these fish changed with the nature of the benthic community. Other attempts to establish a correlation between stomach contents and potential food organisms were made by Clemens *et al.* (1924) and Campbell (1935) but results were not conclusive. A considerable variation in stomach contents of individual fish was noted in Gamelin Lake. This conformed with observations on white suckers living in other areas (Rawson, 1930).

Food selection for cladocerans was clearly present in the planktonic component of the diet in Gamelin Lake. Zooplankton was quantitatively sampled during the year (Lalancette, 1973). There were nine times more copepods than cladocerans in the lake, but cladocera occurred in the stomachs of both the young and older suckers in greater number than copepods. The choice is probably a question of selection for size as the cladocerans found in the lake are slightly larger than the copepods. The role of prey size in the selection of zooplankters by lake planktivores was observed for *Salmo gairdneri* and *Perca*

flavescens by Galbraith (1967) and for *Alosa pseudoharengus* by Brooks and Dodson (1965) and Brooks (1968). It seems then that the nature of the fauna of the lake does influence the dietary habits of the white suckers and that suckers establish preferences amongst the food organisms available, not simply eating at random whatever they find. The electivity index, Fig. 2, clearly shows the selection of cladocerans over copepods.

During the summer, the majority of stomachs contained food but in smaller quantities than during other seasons. This may be due to higher water temperatures which increase the rate of digestion (Ball, 1948). In the winter and fall, a lower proportion of suckers contain food but the ones which do eat contain more food organisms in their stomachs than they did during the other seasons of the year. But this does not necessarily prove that white suckers eat more during the cold seasons. It is

possible that the fall increase can be attributed to a slower digestion rate due to the decrease in water temperature or due to less active gastric enzymes. In any case, the food eaten does not greatly influence the growth nor is there any marked accumulation of fat before the beginning of the winter period (Lalancette, 1973).

Because of the paucity of insects, change in diet with size was less obvious than was observed by Campbell (1935) in Waskesiu Lake, Saskatchewan. There white suckers of 118 to 245 mm length consumed 34% chironomids whereas 61% of the diet of larger specimens, 250 to 445 mm long was chironomids. That author, using the data given by Clemens *et al.* (1924), showed that the white suckers in Lake Nipigon also changed their diet as they grew. Amphipods comprised only 1% of the food of fish which were 50 to 240 mm long whereas those measuring 250 to 450 mm fed heavily on them (28.5%).

TABLE IV

Comparison of the percentage of occurrence of foods in stomachs of *Catostomus commersoni* from different lakes. The authors of these observations are cited in the text. N indicates the number of specimens.

Organisms	Waskesiu Lake	Nipigon Lake	Cayuga Lake	Lauzon Lake	Gamelin ¹ Lake
N	29	16	52	100	665
Diptera	—	—	—	60	7
Ephemeroptera	1	—	9	—	—
Trichoptera	4	15	13	—	5
Odonata	—	—	9	6	1
Chironomidae	61	30	30	45	—
Mollusca	12	6	0.2	—	—
Amphipoda	12	44	5.4	3	—
Entomostraceae	4	—	5	—	—
Cladocera	—	—	—	30	32
Copepoda	—	—	—	14	39
Algae	—	—	2.4	18	34
Miscellaneous	1	3	26	9	11

¹ Percentage of occurrence in stomachs of suckers of age group I and older.

Bigelow (1924) who worked with young-of-the-year fish in Lake Nipigon observed the same thing.

Acknowledgments

I wish to thank Dr G. Power who guided this research and the analysis of results. I would also like to express my gratitude to Dr E. Magnin for help received during the field work and also Mr M. Caron who worked as technician. Financial support from the Minister of Education of Québec and the National Research Council of Canada is gratefully acknowledged.

References

- ANDERSON, R. S., 1971. Crustacean plankton of 146 alpine and subalpine lakes and ponds in western Canada. — J. Fish. Res. Bd Can., 28: 311-321.
- BALL, R. C., 1948. Relation between available fish food, feeding habits of fish and total fish production in a Michigan Lake. — Mich. St. Coll. Agri. Exp. Stn Tech. Bull., N° 206, 59 p.
- BASSETT, H. M., 1957. Further life history studies of two species of suckers in Shadow Mountain Reservoir, Grand Country, Colorado. — M. Sc. Thesis, Colo. St. Univ., 112 p.
- BIGELOW, N. K., 1924. The food of young suckers (*Catostomus commersonii*) in Lake Nipigon. — Ont. Fish. Res. Lab. 21: 81-115.
- BOUCHARD, P., 1955. Biologie de la carpe noire (*Catostomus c. commersoni*, Lacépède), du lac Lauzon, canton Rolland, comté de Montcalm, Parc du Mont Tremblant, Qué. Canada. — Mém. de maîtrise, Univ. Montréal, 187 p.
- BROOKS, J. L., 1968. The effects of prey size selection by lake planktivores. — Syst. Zool., 17: 273-291.
- BROOKS, J. L. and S. I. DODSON, 1965. Predation, body size, and composition of plankton. — Science, 150: 28-35.
- CAMPBELL, R. S., 1935. A Study of common sucker, *Catostomus commersoni* (Lacépède), of Waskesiu Lake. — M. A. Thesis, Dep. Biol., Univ. Saskatchewan, 48 p.
- CLEMENS, W. A., J. R. DYMOND and N. K. BIGELOW, 1924. Food studies of Lake Nipigon fishes. — Univ. Toronto Stud. biol. Ser. N° 25, p. 103-165.
- DOBIE, J., 1966. Food and feeding of *vitreum* and associate game and forage fishes in Lake Vermilion, Minnesota with special reference to the tulliber *Coregonus artedü*. — Minn. Fish. Invest., 4: 39-71.
- FLEMER, D. H. and W. S. WOOLCOTT, 1966. Food habits and distribution of fishes of Tackahoe Creek, Virginia with special emphasis on bluegill, *Lepomis m. macrochirus* Rafinesques. — Chesapeake Sci., 7(2): 75-89.
- GALBRAITH, M. G., Jr., 1967. Size-selection predation on *Daphnia* by rainbow trout and yellow perch. — Trans. Am. Fish. Soc., 96: 1-10.
- GREELEY, J. R., 1927. Fishes of Genesee Region with annotated list. — N. Y. State Conserv. Dep. Suppl. to 16th Ann. Rep., 1926: 47-66.
- HANKINSON, T. L., 1916. Results of the Shiras expeditions to Whitefish Point, Michigan: Fishes. — Publs Mich. geol. and biol. Surv., N° 20, Biol. Ser. N° 4, p. 111-170.
- HYNES, H. B. N., 1950. The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*) with a review of the methods used in the study of the food fishes. — J. Anim. Ecol., 19: 36-58.
- IVLEV, V. S., 1961. Experimental ecology of feeding of fishes. — Yale Univ. Press, New Haven, 302 p. (Translated by Douglas Scott).
- LALANCETTE, L. M., 1973. Studies on the growth, reproduction and diet of the White Sucker, *Catostomus commersoni* (Lacépède), of Gamelin Lake, Chicoutimi, Québec. — Univ. Waterloo, Thesis of Ph. D., 262 p.
- NURNBERGER, P. K., 1930. The plant and animal food of the fishes of Big Sandy Lake. — Trans. Am. Fish. Soc., 60: 253-259.
- OLSON, D. E., 1963. Role of the white sucker in Minnesota water. — Proc. Minn. Acad. Sci., 31 (1): 68-73.
- RAWSON, D. S., 1930. The bottom fauna of Lake Simcoe and its role in the ecology of the lake. — Univ. Toronto, Stud. biol. Ser. N° 34, 183 p.
- SIEFERT, R. E., 1972. First food of larval yellow perch, white sucker, bluegill, emerald shiner, and rainbow smelt, — Trans. Am. Fish. Soc., 101(2): 219-225.
- STEWART, N. H., 1926. Development, growth and food habits of the white sucker, *Catostomus commersoni*. — Bull. U.S. Bur. Fish., 42: 147-184.

DÉGRADATION DU POLLEN DE *TAXUS BACCATA* L. PAR LES MICROORGANISMES DU SOL

René ROHR

Université de Nancy I, laboratoire de Cytologie végétale, case officielle 140 — 54037 Nancy cedex, France.

et

Gérard KILBERTUS

Université de Nancy I, laboratoire de Microbiologie, case officielle 140 — 54037 Nancy cedex, France.

Résumé

Les auteurs ont étudié, à l'aide des microscopes électroniques à transmission et à balayage la biodégradation des grains de pollen de *Taxus baccata* L.. Après six semaines d'incubation dans la nature, il ne subsiste plus que l'exine, elle même déjà altérée. Une analyse microbiologique a été également réalisée.

Abstract

Biodegradation of *Taxus baccata* L. pollen was studied by transmission and scanning electron microscopy. After six weeks incubation in nature, only the partly degraded exine remained. A microbiological analysis was also performed.

Introduction

Les grains de pollen, en particulier l'exine qui est constituée d'un polymère de caroténoïdes (la sporopollénine) ont la réputation de résister fortement aux attaques microbiennes, comme d'autres végétaux tels que les Bryophytes (Kilbertus, 1968, 1972; Kilbertus *et al.*, 1970), les Champignons à parois dématées (Reisinger et Kilbertus, 1974; Kilbertus et Reisinger, 1975) et les tissus lignifiés (Kilbertus, Rohr et Mangenot, 1976).

C'est pourquoi nous avons utilisé des grains de pollen de *Taxus baccata* afin de mettre en évidence les différentes étapes de la biodégradation de leurs éléments constitutifs ainsi que les associations microbiennes participant à ces altérations. Le pollen de *Taxus* a été retenu car son hydratation s'accompagne le plus souvent de l'expulsion de

son exine, ce qui permet de l'étudier plus facilement.

Grâce à une connaissance approfondie des microorganismes entrant en jeu, on pourrait éventuellement envisager leur utilisation au cours de dissections enzymatiques de la paroi de ce pollen.

Matériel et méthodes

PIÈGES

Des quantités de 1 g de pollen de *Taxus* ont été disposées dans des pièges (fig. 1). Ceux-ci ont été enterrés entre 5 et 10 cm durant six semaines sous des *Taxus* mâles dans le parc de Rémicourt à Nancy. Étant donné son emplacement, ce biotope est susceptible de contenir les microorganismes capables de dégrader ce pollen.

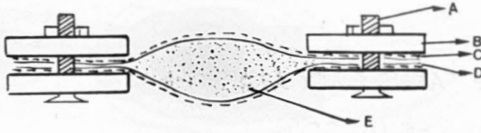


Figure 1. Dispositif expérimental utilisé au cours de l'incubation du pollen de *T. baccata* dans la nature. A) vis de serrage; B) disque de plastique de 8 cm de diamètre externe pourvu d'un orifice central de 4 cm de diamètre; C) tissu de verre; D) tissu de polyamide (Nytrel TI, UGB France) avec mailles de 75 μm ; E) pollen de *T. baccata*

OBSERVATIONS AUX MICROSCOPES ÉLECTRONIQUES

Après deshydratation, le matériel a été ombré à l'or-palladium puis observé au microscope électronique à balayage.

Pour la microscopie à transmission, après fixation par le tetroxyde d'osmium à 2% pendant 1h30, le pollen a été inclus dans l'épon. Les coupes fines réalisées au couteau de diamant ont été contrastées par le citrate de plomb (Reynolds 1963) ou traitées selon la technique de Thiéry (1967).

ANALYSES MICROBIOLOGIQUES

Elles ont été faites par les méthodes décrites dans les Documents de travaux dirigés de microbiologie (Reisinger et Kilbertus, 1976). Les déterminations des germes isolés sur bouillon nutritif gélosé ont été confirmées à l'aide des ouvrages de Skerman (1967) et de Bergey (1974).

Résultats et conclusions

Au microscope électronique à balayage la surface du grain de pollen apparaît constituée de sphérules disposées irrégulièrement sur la nexine (fig. 2). Le microscope électronique à transmission permet de préciser l'organisation de ces éléments qui constituent l'exine et dont l'ontogénie a été décrite précédemment (Rohr, 1977): l'exine est formée de deux couches (fig. 5), la sexine

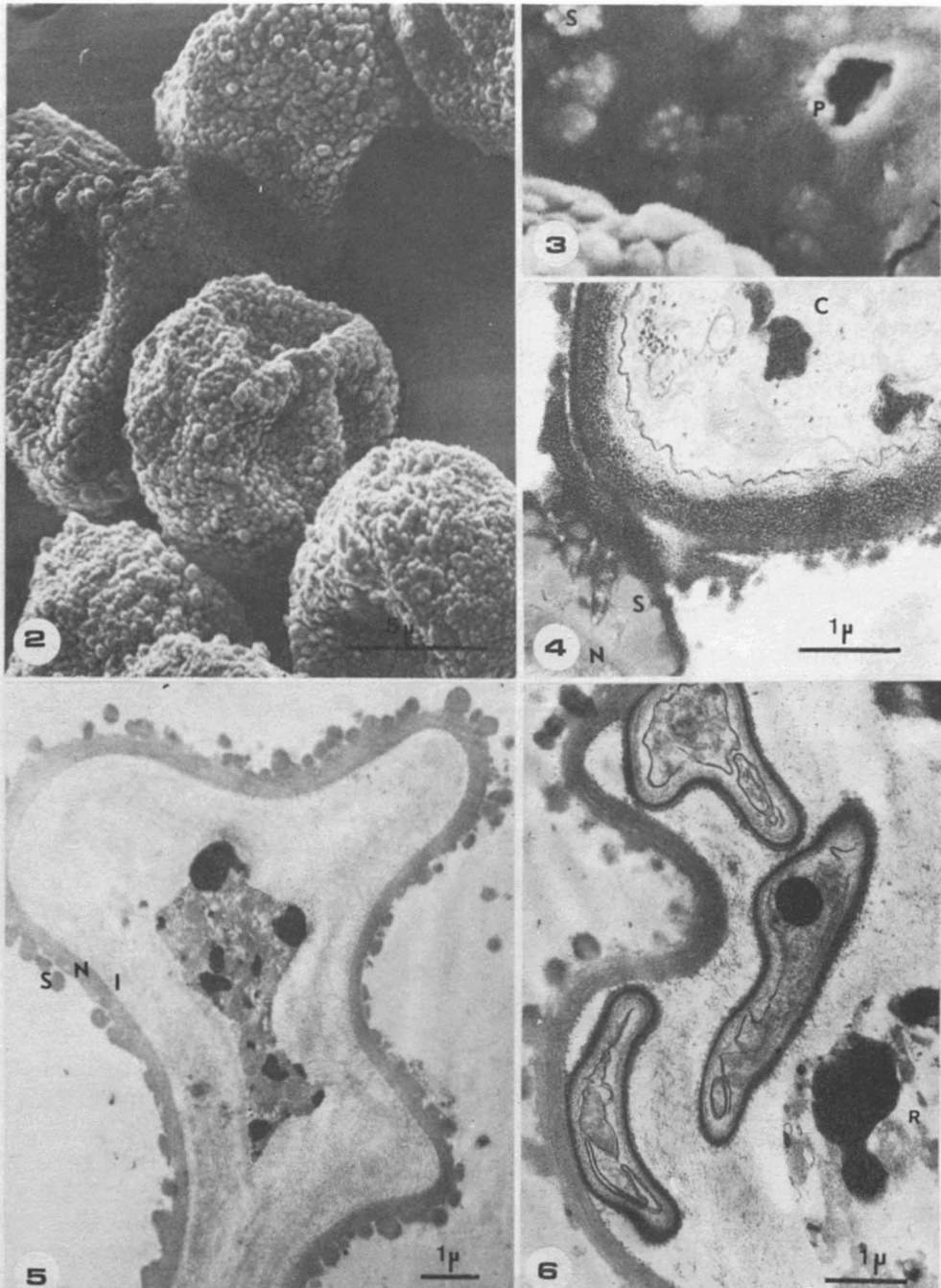
constituée par les sphérules de sporopollénine et la nexine, de structure lamellaire. À l'intérieur de ces couches opaques aux électrons, on observe l'intine à aspect de mucilage et composée en grande partie de matières pectiques, comme nous avons pu le constater en la soumettant à l'action de plusieurs enzymes. L'intine entoure les restes du cytoplasme dans les grains de pollen non éclatés (fig. 5). Enfin, nous n'avons pas observé d'ouverture dans le sporoderme de *Taxus*; l'absence de pore, liée peut-être au mode particulier de germination de ce type de pollen élimine certaines zones particulièrement sensibles aux attaques microbiennes.

Après six semaines d'incubation, les masses constituées par les gamétophytes mâles sont recouvertes par les hyphes éparses d'un *Mucor*. Ces amas de pollen sont également parsemés de petites taches noires dues à la présence du mycélium d'un champignon dématié.

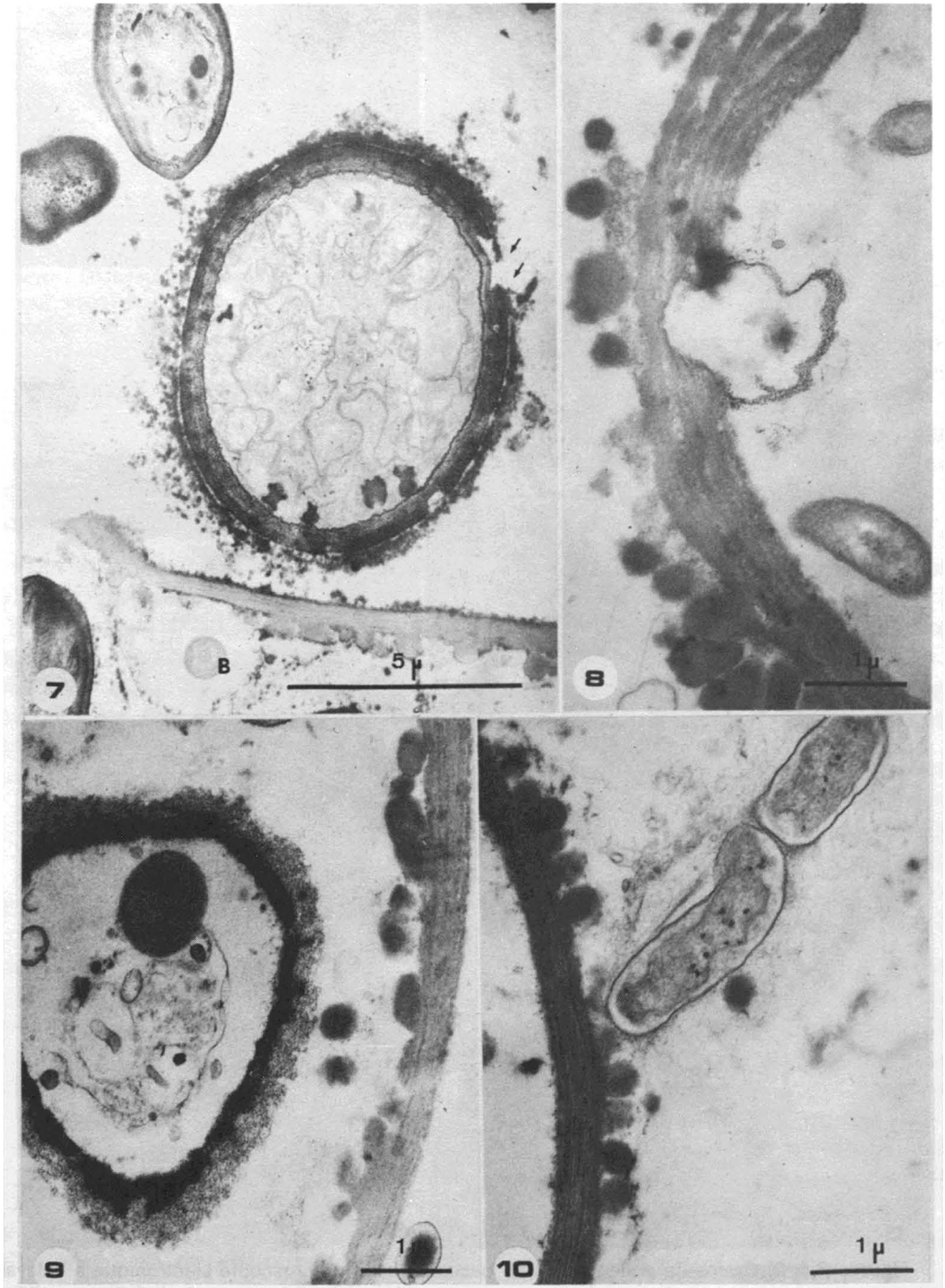
Les sphérules de la sexine apparaissent alors plus nettement et présentent de petites ornementsations (fig. 3). Enfin à ce stade, on peut fréquemment apercevoir des perforations probablement dues à l'action de la microflore (fig. 3).

En microscopie électronique à transmission, il ne nous a pas été possible de retrouver le mycélium du zygomycète, ce qui laisse supposer que ce champignon se développe surtout en surface du matériel végétal. Par contre, les hyphes rencontrées dans les amas possédaient un septum avec pore central et corps de Woronine. La présence de telles structures permet d'affirmer qu'il s'agit là d'un ascomycète.

Les premières étapes de la décomposition sont caractérisées par un accollement des hyphes contre le grain de pollen et l'émission de substances polysaccharidiques entre les sphérules de la sexine (fig. 4). Souvent, dans cette se-



Figures 2-6. 2) Grains de pollen de *Taxus baccata* vus en microscopie électronique à balayage. La nexine est recouverte par les sphérules de sporopollénine. 3) Aspect de la surface du grain de pollen avec ses sphérules (S) et parfois des perforations (P) dont le contour irrégulier diffère de celui des pores chez les pollens aperturés. 4) Champignon (C) au contact du grain de pollen dont on remarque la nexine (N) et la sexine (S). Le champignon émet des substances polysaccharidiques entre les sphérules de la sexine. 5) Coupe transversale de grain de pollen témoin permettant d'observer la sexine (S), la nexine (N), l'intine (I) et les résidus cytoplasmiques au centre. 6) Champignon à l'intérieur du grain de pollen en train de métaboliser l'intine. Résidus cytoplasmiques (R) encore présents.



Figures 7-10. 7) Début d'altération de la paroi fongique (flèche). Bactérie (B) en train de lyser la sexine. 8) Figure de perforation de la nexine par un microorganisme. Séparation des lamelles de la nexine et destruction partielle (flèche). 9) Dégradation du cytoplasme des hyphes fongiques et altération des parois. 10) Bactéries lysant la sexine. La structure lamellaire de la nexine devient bien visible.

création fongique entre l'hyphe et le grain de pollen, on voit apparaître de nombreuses bactéries.

Jusqu'à ce stade, les bactéries ne sont que peu fréquentes et certains éléments cytoplasmiques tels que les lipides persistent. Par contre, la structure lamellaire de la nexine devient plus nette, surtout au contact des hyphes (fig. 6); à ce stade, les sphérules de la sexine apparaissent toujours intactes.

Au cours d'une étape suivante, on peut constater les premières altérations de l'enveloppe fongique (fig. 7, flèche) tandis que les régions de la sexine en contact direct avec les bactéries disparaissent (fig. 7 et 10).

Le cytoplasme contenu dans les hyphes est progressivement décomposé (fig. 9) et parallèlement le nombre des bactéries s'accroît. Ces altérations se traduisent par une dégradation des organites cytoplasmiques ou par une libération de ceux-ci après rupture de l'enveloppe fongique.

Les populations bactériennes isolées sur milieux de culture comprennent essentiellement un germe gram positif asporulé et mobile par flagelles péritriches. Ce microorganisme est accompagné par *Pseudomonas fluorescens*, *Flavobacterium* sp., *Chromobacterium lividum*. La composition de cette population bactérienne est déjà très différente de celle que l'on retrouve normalement dans le sol. Dans ce biotope, ce sont les *Arthrobacter* et les *Bacillus* qui sont prédominants. Dans le cas présent, la microflore semble s'être déjà spécialisée dans la décomposition du sporoderme.

Enfin, les figures de pénétration dans la nexine du côté interne telles que celle représentée sur la figure 8 ne sont que peu fréquentes. À ce stade, on observe une délamination progressive des différentes strates de la nexine (fig. 8,

flèches) ainsi qu'un début d'altération des lamelles.

L'attaque des grains de pollen de *Taxus* constitue donc un exemple de chaîne trophique telle que celles que nous avons décrites précédemment (Kilbertus et Reisinger, 1975).

Les champignons, après pénétration dans les gamétophytes mâles métabolisent rapidement les différents éléments cytoplasmiques et l'intine. Après utilisation de ces substances facilement assimilables leur activité diminue et les restes des enveloppes hyphales sont détruites par les bactéries.

Le nombre de celles-ci augmente alors rapidement et l'on assiste dans un premier temps à une altération des sphérules constituant la sexine, à l'extérieur de l'enveloppe pollinique. Par la suite, on constate une individualisation suivie d'une séparation progressive des différentes structures lamellaires de la nexine à la suite de la dissolution probable du ciment intermédiaire. Enfin, on peut observer la destruction partielle de ces structures persistantes.

Dès que les substances facilement assimilables sont dégradées, on note une concentration croissante de microorganismes apparemment spécialisés dans la biodégradation de l'exine. Il est probable que ces associations de germes aboutissent à une dissociation des différents éléments constitutifs de la paroi du végétal.

Dans nos conditions expérimentales, il nous semble que la résistance des grains de pollen à la biodégradation soit limitée et que seules des conditions ambiantes spéciales permettent une conservation de très longue durée.

Références

- BERGEY'S manual of determinative bacteriology, 1974. The Williams and Wilkins Co., Ltd, Baltimore.

- KILBERTUS, G., 1968. Décomposition d'une mousse: *Pseudoscleropodium purum* (Hedw.) Fleisch, dans la nature. — Bull. Ec. natn. sup. Agron. Nancy, 10: 20-32.
- KILBERTUS G., 1972. Étude écologique de la strate muscinale dans une pinède sur calcaire lisutarien en Lorraine. — PBI, RCP 40, Écologie du sol, 3: 37-147.
- KILBERTUS G., F. MANGENOT, O. REISINGER, 1970. Décomposition des végétaux. II. Étude aux microscopes électroniques de *Pseudoscleropodium purum* (Hedw.) Fleisch. — Bull. Ec. natn. sup. Agron. Nancy, 12: 62-67.
- KILBERTUS G., O. REISINGER, 1975. Dégradation du matériel végétal. Activité *in vitro* et *in situ* de quelques microorganismes. — Rev. Ecol. Biol. Sol, 12: 347-358.
- KILBERTUS G., R. ROHR, et F. MANGENOT, 1976. Étude ultrastructurale de quelques étapes de la biodégradation des tissus lignifiés de *Pinus nigra*. — Holzf., 30: 156-164.
- REISINGER O. et G. KILBERTUS, 1974. Biodégradation et humification. Microorganismes intervenant dans la décomposition des cellules d'*Aureobasidium pullulans* (De Bary) Arnaud. — Can. J. Microbiol., 20: 299-306.
- REISINGER, O. et G. KILBERTUS, 1976. Documents de Travaux Dirigés de Microbiologie. Université de Nancy, France.
- REYNOLDS E. S., 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in the electron microscopy — J. cell. Biol., 17: 208-212.
- ROHR R., 1977. Étude comparée de la formation de l'exine au cours de la microsporogénèse chez une gymnosperme (*Taxus baccata* L.) et une préphanérogame (*Ginkgo biloba* L.) — Cytologia, 42: 157-167.
- SKERMAN V. B. D., 1967. A guide to the identification of the genera of bacteria. Williams et Wilkins, Baltimore, 303 p.
- THIERY J. P., 1967. Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. — J. Microsc., 6: 987-1017.

ADDITIONS TO THE BENTHIC MARINE ALGAL FLORA OF NEWFOUNDLAND III, WITH OBSERVATIONS ON SPECIES NEW TO EASTERN CANADA AND NORTH AMERICA

Robert HOOPER and G. Robin SOUTH

*Department of Biology, Memorial University of Newfoundland,
St. John's, Newfoundland, Canada.*

Résumé

Vingt-deux espèces d'algues marines benthiques dont sept sont nouvelles pour l'est du Canada et deux sont nouvelles pour l'Amérique du Nord, sont ajoutées à la flore de l'île de Terre-Neuve. Des données sur la distribution et la phénologie de ces espèces y sont incluses.

Abstract

Twenty two species of benthic marine algae new to insular Newfoundland are listed. Of these seven are also new to eastern Canada and two to North America. Distribution and phenology of the species are given.

Introduction

Since South (1970) first listed the benthic marine algae of Newfoundland, many additional species have been reported (South, 1971; South and Hooper, 1972; Adey and Sperapani, 1971; South, 1974; South and Hooper, 1976; Hooper and South, 1977). Subsequent benthic algal surveys, particularly during the Memorial University studies in Placentia Bay project, have resulted in additional new records. While most of these are formally listed in revised checklists for eastern Canada (South, 1976a) and Newfoundland, Labrador and the French islands of St. Pierre and Miquelon (South, 1976b), the records are given in appropriate detail here. Twenty two species are listed; the occurrences significantly extend the known distribution ranges of many and fill major gaps in others.

Materials and methods

All subtidal collections were obtained by diving techniques (R. H.). Voucher

specimens of all collections are housed in the Phycological Herbarium, Memorial University of Newfoundland (NFLD). Names and authorities for taxa follow South (1976a). The stations discussed are shown in Figure 1 and the Newfoundland distribution for each species is given by station number.

Species names preceded by an asterisk represent new records for north-eastern North America, those preceded by a cross are new to eastern Canada.

List of Species

CHRYSTOPHYTA

Phaeosaccion collinsii Farlow

For systematic position see Parke and Dixon (1968), Craigie *et al.* (1971) and McLachlan *et al.* (1971). Locally common throughout, from late February to late May, a more extended period than reported from Nova Scotia (McLachlan *et al.*, 1971). Usually attached to rocks

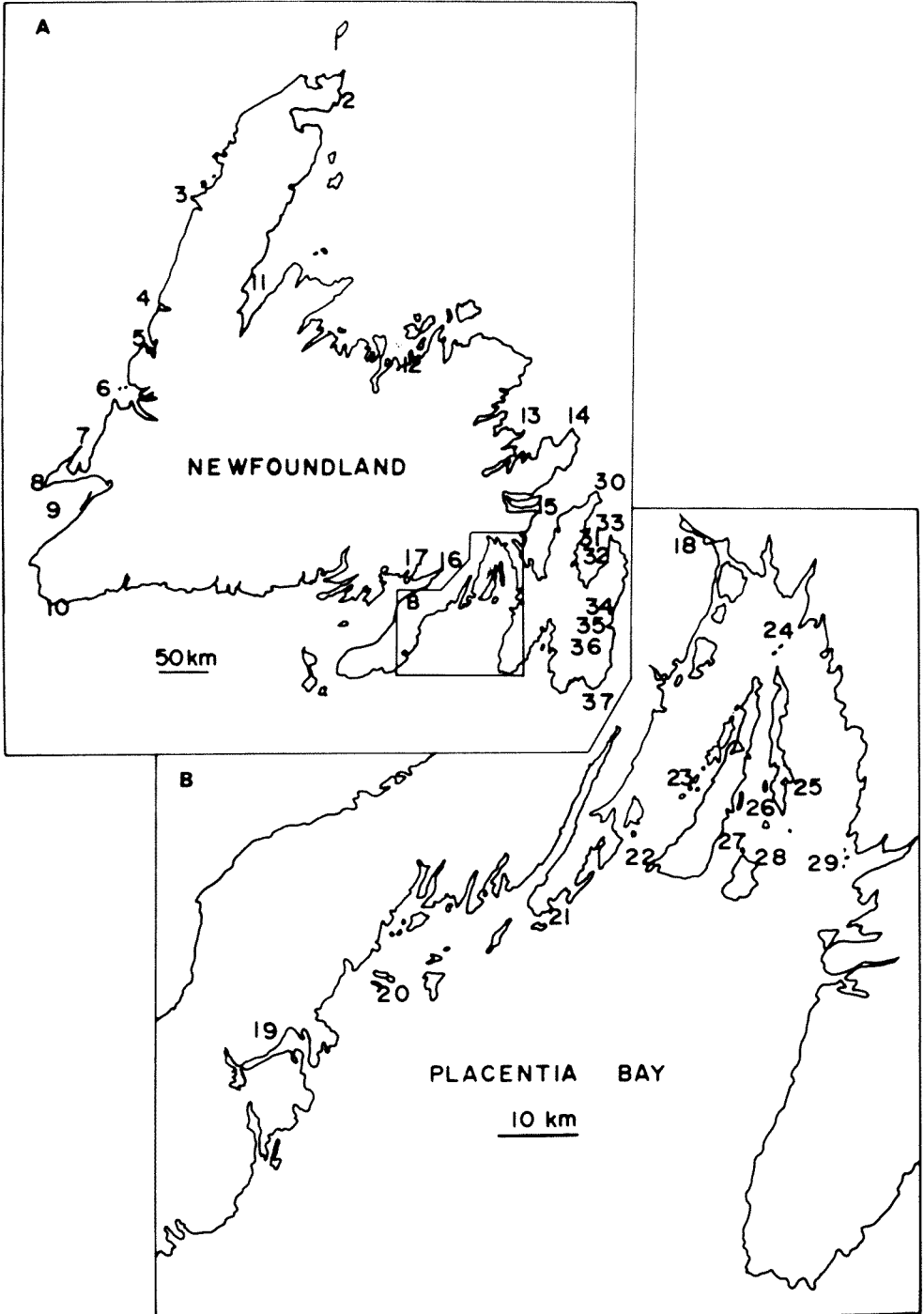


Figure 1. Map of Newfoundland and (inset B) Placentia Bay showing localities referred to by number in the text. 1. Cape Onion; 2. Fox Cape, St. Anthony; 3. Port aux Choix, Pt. Riche; 4. St. Paul's inlet; 5. Bonne Bay; 6. Bottle Cove, Bay of Islands; 7. Port au Port Bay; 8. Cape St. George; 9. Flat Bay; 10. Port aux Basques; 11. Jackson Arm, White Bay; 12. Embree, Notre Dame Bay; 13. Alexander Bay; 14. Salvage; 15. Hodge's Cove, Trinity Bay; 16. Grand le Pierre, Fortune Bay; 17. St. Bernard's, Fortune Bay; 18. Swift Current, Placentia Bay; 19. Marystown; 20. Flat Is.; 21. Paradise; 22. Fish Is.; 23. Jarvis Is.; 24. Cheese Is.; 25. Buffett Is.; 26. Barren Is.; 27. Slaty Pt.; 28. Red Is.; 29. Iona Is.; 30. Baccalieu Is.; 31. Bauline, Conception Bay; 32. Portugal Cove; 33. Logy Bay; 34. Cape Spear; 35. Bay Bulls; 36. Aquaforte; 37. Cape Race.

or coralline algae from the low intertidal to depths of 20 m, often in exposed situations; Taylor (1957) and Edelstein and McLachlan (1967) described the habitat as relatively sheltered *Zostera* beds, although only one such locality occurs for the species in Newfoundland (Fig. 1, station 16). *Zostera* beds in Newfoundland may be ice covered from November or December until May or June. No macroscopic *Phaeosaccion* has been found under ice, but uniseriate filaments epiphytic on *Zostera* at Station 16 (Fig. 1) developed in culture into typical macroscopic plants (Hooper, unpublished).

McLachlan *et al.* (1971) reported growth and spore release in Nova Scotia when temperatures reach 5°C. Spore release *in situ* in Newfoundland (as indicated by empty sporangia) occurred only towards the end of the period of presence, regardless of temperature. In most locations water temperature was still near 0°C when the last plants had converted all vegetative cells into sporangia.

NEWFOUNDLAND DISTRIBUTION — Stations 5, 9, 14, 16, 18, 23, 24, 25, 29, 30, 31, 33, 34, 35, 36.

GENERAL DISTRIBUTION — Northern North Atlantic Ocean to the Arctic. British Isles (Parke and Dixon, 1968, 1976); Iceland (Caram and Jonsson, 1972). Northeast coast of North America: Northern Massachusetts (Taylor, 1957) to Greenland (Pedersen, 1973), Nova Scotia (Edelstein and McLachlan, 1967).

CHLOROPHYTA

Codiolum petrocelidis Kuckuck

On life history grounds *Codiolum* was omitted from the first revision of the eastern Canadian checklist (South, 1976a). *Codiolum petrocelidis* has usually been distinguished by its presence between the assimilatory fila-

ments of *Petrocelis* spp. (Rhodophyta, Gigartinales). Specimens agreeing in cell dimensions with literature records are found in *Petrocelis middondorfii* (Ruprecht) Rosenvinge in Newfoundland.

* *Rosenvingiella polyrhiza* (Rosenvinge) Silva (Figs. 6-8)

Widely distributed and typically associated with organically enriched habitats such as sea bird colonies, feeding areas inhabited by mink, *Mustela vison* Schreber and other mammals, and sites affected by fish processing or domestic effluent. In areas of heavy surf or seepage plants may occur up to 50 m above high tide level, although they are typically found immediately above high tide.

Plants may occur in dense mats on soil and are present throughout the year. Lush development occurs in late spring and peak abundance is in June. *Rosenvingiella polyrhiza* occurs in association with *Prasiola* spp., but isolates of the various components have remained distinct under a variety of culture conditions (South, unpublished). This evidence is contrary to that of Edwards (1975), who suggested a possible synonymy between *R. polyrhiza*, *Prasiola calophylla* (Carmichael) Meneghini and *P. stipitata* Suhr in Jessen (see also Christensen and Thomsen, 1974). The work of Kornmann and Sahling (1974) rather suggested the different entities are distinct and further investigation is required. Sexual reproduction has been observed in cultures derived from Newfoundland material (South, unpublished).

NEWFOUNDLAND DISTRIBUTION — Stations 5, 10, 11, 12, 14, 19, 22, 25, 30, 31, 32, 33, 35.

GENERAL DISTRIBUTION — North Atlantic (and Pacific?) Oceans. Britain (Parke and Dixon, 1968, 1976), Heligoland (Kornmann, and Sahling, 1974), Den-

mark (Christensen and Thomsen, 1974), Iceland (Caram and Jónsson, 1972), Pacific Coast of North America (?) (Scagel, 1966), Eastern Canada (Rivière Verte, Rivière du Loup, Québec, *in herb.* B. Gauthier; Kaipokok Bay, Labrador, *in herb.* NFLD), Southern Greenland (Pedersen, 1976).

+ *Cladophora pygmaea* Reinke

Cladophora pygmaea may be found throughout the year, with maximum abundance from September to December. Fertile plants are most frequent in July and August. Morphologically, eastern Canadian material agrees exactly with the descriptions of Massachusetts plants (Wilce, 1970). Microscopic examination of fine gravel obtained subtidally from 5 to 32 m depth is necessary to locate this minute species.

NEWFOUNDLAND DISTRIBUTION — Stations 5, 15, 16, 24, 36.

GENERAL DISTRIBUTION — Baltic Sea (Van den Hoek, 1963). Massachusetts (Wilce, 1970), Northern Washington (Norris and Hollenberg, 1969), Nova Scotia (Great Bras d'Or, Hooper unpubl. *in herb.* NFLD).

+ *Derbesia marina* (Lyngb.) Solier (Figs. 2-5)

This siphonous species forms silky green tufts on bivalve shells, coralline algae and rocks, subtidally from 4 to 25 m. Most abundant in exposed locations. Peak abundance occurs from August to December and a rhizoidal and at other times a perennating basal system occurs within the calcareous substrata. Fertile plants have been observed rarely in October and most reproduction in nature appears to occur vegetatively through fragmentation. The *Halicystis* phase has so far not been detected in nature in Newfoundland, but may develop directly in culture

(Sears and Wilce, 1970; South, unpublished observations).

NEWFOUNDLAND DISTRIBUTION — Stations 5, 18, 22, 24, 25, 26, 27, 28, 31, 35, 37.

GENERAL DISTRIBUTION — Eastern North Atlantic: Northern Scandinavia, southwards, including Iceland (Caram and Jónsson, 1972), Northeastern United States, New Hampshire, Maine (Mathieson and Burns, 1970), Nova Scotia (Big Bras d'Or and Isle Madame, Hooper *in herb.* NFLD).

+ *Pilinia* sp., aff. *P. rimosa* Kütz.

Found only once in Newfoundland, this more southern species forms a pale brownish felt on the high intertidal pilings of an old wharf. Cells are 5 μ m in diameter, up to 2 diameters long. Hairs are uncommon on Newfoundland specimens and the sporangia have not been observed; vegetatively, however, they most closely resemble *P. rimosa* Kütz.

NEWFOUNDLAND DISTRIBUTION — Station 30.

GENERAL DISTRIBUTION — British Isles (Parke and Dixon, 1976), Southern Massachusetts (Taylor, 1957).

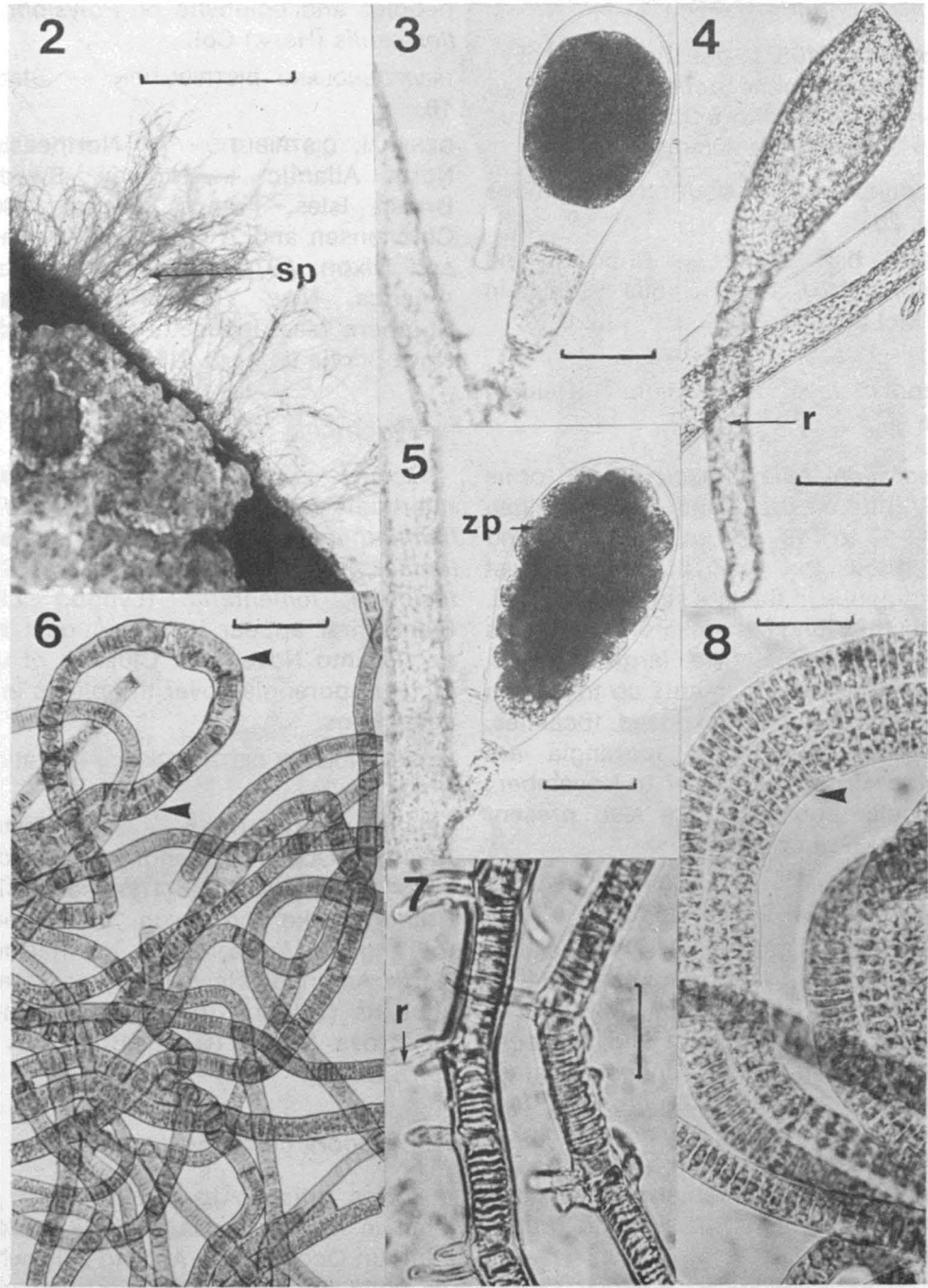
PHAEOPHYTA

Herponema desmarestiae (Gran) Card.

Herponema desmarestiae occurs subtidally at 4 to 20 m depth and forms tufts on old *Desmarestia viridis* (O. F. Müll.) Lamour. from late August to October. Sterile plants may be recognized by their characteristic rhizoidal filaments penetrating the host tissues.

NEWFOUNDLAND DISTRIBUTION — Stations 1, 3, 5, 11, 16, 19, 22, 24, 25, 27, 35, 37.

GENERAL DISTRIBUTION — Northern Atlantic, Norway, Sweden, France (Cardinal, 1964); eastern Canada, Québec (Cardinal, 1967), Nova Scotia (Edelstein and McLachlan, 1968).



Figures 2-8. *Derbesia marina* and *Rosenvingiella polyrhiza* from Newfoundland.
 2. *Derbesia marina* attached to the margin of a bivalve from Buffett Island, 10 October 1975 (NFLD # 15557). Zoosporangia (sp) are visible. Scale = 1.0 cm. 3 - 5. Stages in direct development of the zoosporangium of *Derbesia marina*, beginning with well defined zoospores (zp, Fig. 5), followed by a rounding off of cell contents (Fig. 3) and finally germination (Fig. 4), with formation of a rhizoid (r). 6 - 8. Vegetative structure of *Rosenvingiella polyrhiza* from Portugal Cove, Newfoundland showing uniseriate and polyseriate (arrows, Figs. 6 & 8) filaments, and characteristic rhizoids (r, Fig. 7), these most commonly in pairs. Scales of Figs. 3 - 8 = 50 μ m.

Elachista chondrii Aresch.

Taylor's (1957) description applies well to specimens occasionally found epiphytic on lowshore *Chondrus crispus* Stackh. during the summer.

NEWFOUNDLAND DISTRIBUTION — Stations 5, 16, 20.

GENERAL DISTRIBUTION — Rhode Island (Taylor, 1957), Nova Scotia (Edelstein and McLachlan, 1966).

Leptonematella fasciculata (Reinke) Silva

Leptonematella fasciculata forms small tufts on rocks and coralline algae from 2 to 18 m subtidally. Found throughout the year, plants are most conspicuous in the late summer and fall, when the long assimilatory filaments are conspicuous. The largest plants, with assimilatory filaments up to 25 mm high, are found in exposed localities. Uniseriate plurilocular sporangia are common from September to November; unilocular sporangia are also present then, but less common.

NEWFOUNDLAND DISTRIBUTION — Stations 5, 14, 16, 19, 20, 25, 31, 35, 37.

GENERAL DISTRIBUTION — Northeastern North Atlantic, Northern Scandinavia, Britain, Iceland (Jaasund, 1965; Parke and Dixon, 1976; Caram and Jónsson, 1972), Northeastern United States; Maine [Taylor, 1957 as *Leptonema fasciculatum* Reinke v. *majus* (Reinke) Gran], Eastern Canada; Nova Scotia (Edelstein and McLachlan, 1966), Québec (Cardinal, 1967), Greenland (Lund, 1959).

+ *Striaria attenuata* (Grev.) Grev. (Figs. 9-11, 13)

Rare, at a single site at a depth of 8 to 13 m, not found every year, but known in 1973 and 1976 with unilocular sporangia on June 6, 1976. Attached to

pebbles and epiphytic on *Polysiphonia flexicaulis* (Harv.) Coll.

NEWFOUNDLAND DISTRIBUTION — Station 16.

GENERAL DISTRIBUTION — Northeastern North Atlantic — Norway, Sweden, British Isles, France (Caram, 1965; Christensen and Thomsen, 1974; Parke and Dixon, 1976), Northeastern North America, New York, Rhode Island, Southern Massachusetts (Taylor, 1957), Nova Scotia (*in herb.* NFLD).

+ *Myriotrichia clavaeformis* Harv.

Occurs as an epiphyte in the mid intertidal zone, mainly on *Nemalion helminthoides* (Vell. in With.) Batt. *Petalonia fascia* (Reinke) Kuntze and *Scytosiphon lomentaria* (Lyngb.) Link. Plants first appear in late August and persist into November. Clusters of unilocular sporangia cover the plants in all collections.

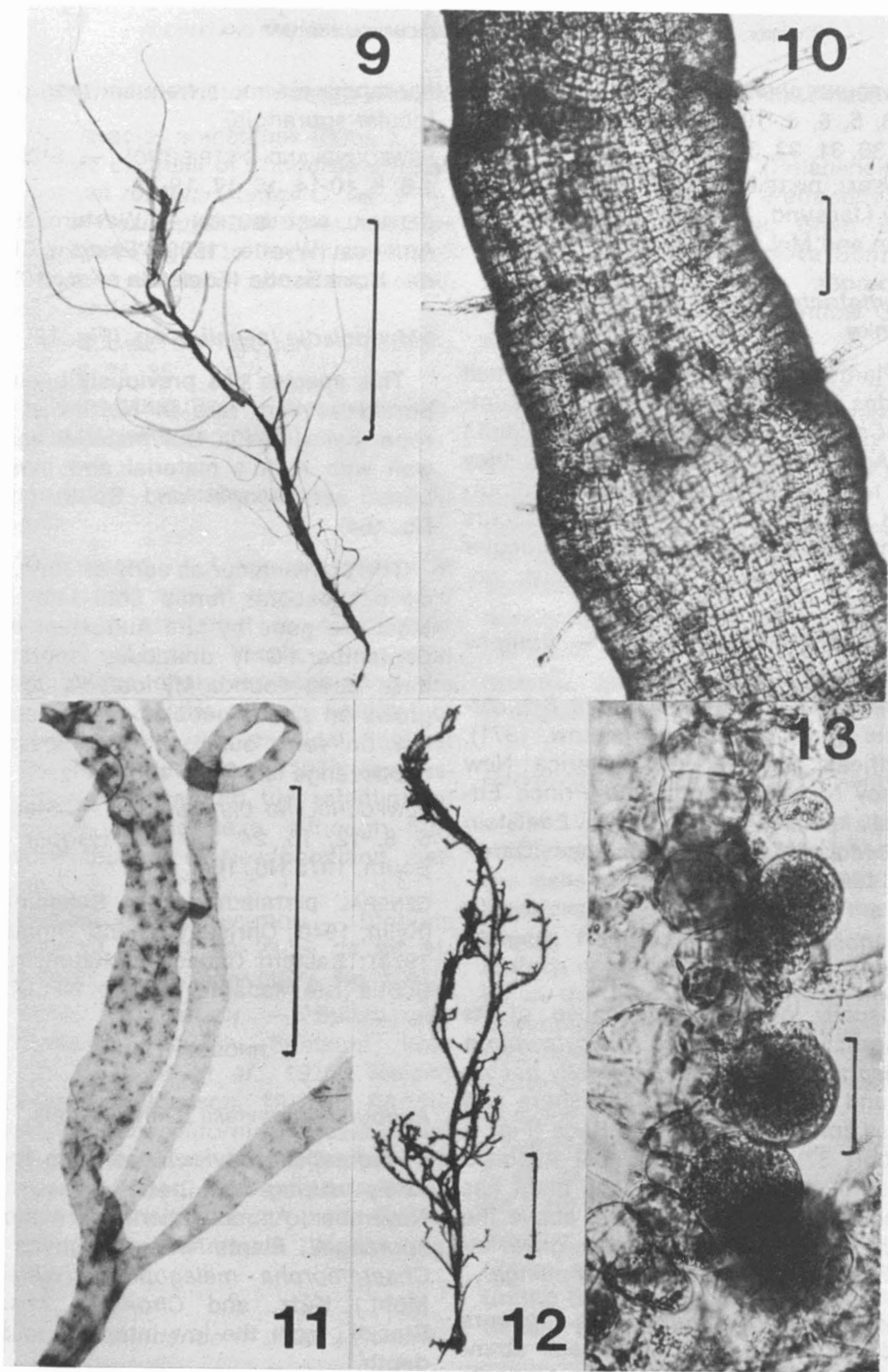
NEWFOUNDLAND DISTRIBUTION — Stations 5, 13, 21, 24.

GENERAL DISTRIBUTION — Northeastern Atlantic Ocean: Scandinavia (Ardré, 1970; Christensen and Thomsen, 1974), Britain (Parke and Dixon, 1976), south to Tangiers (Ardré, 1970); Northeastern North America; New Jersey to Massachusetts (Taylor, 1957), Eastern Canada; Nova Scotia (Great Bras d'Or *in herb.* NFLD).

Phloeospora curta (Fosl.) Jaasund

Forms tufts up to 150 mm high on laminae of *Laminaria digitata* (Huds.) Lamour. Occurs from April to July, when all collections include plants bearing plurilocular sporangia.

This species has previously been regarded as of questionable occurrence in eastern Canada (South and Cardinal, 1970) although recorded for Nova Scotia by Edelstein and McLachlan (1967).



Figures 9-13. *Striaria attenuata* and *Myriocladia lovenii* from Newfoundland.

9. Whole herbarium mount of *Striaria attenuata* from Fortune Bay (NFLD # 20379), June 6, 1976. 10, 11 and 13, progressively enlarged views of fertile sorus, with unilocular progressively enlarged views of fertile sorus, with unilocular sporangia (Fig. 13). Scales, Fig. 9 = 5 cm, Fig. 10 = 0,1 mm, Fig. 11 — 1,0 cm, Fig. 13 = 50 μ m. 12. Whole herbarium mount of *Myriocladia lovenii* from Bonne Bay, Newfoundland, July 9, 1973 (NFLD # 17805). Scale = 1,0 cm.

NEWFOUNDLAND DISTRIBUTION — Stations 2, 3, 5, 6, 8, 10, 14, 16, 17, 22, 24, 25, 28, 30, 31, 33, 34, 35.

GENERAL DISTRIBUTION — Northern Norway (Jaasund, 1965), Nova Scotia (Edelstein and McLachlan, 1967).

Desmotrichum undulatum (J. Ag.) Reinke

Plants occur epiphytically as small blades on *Palmaria palmata* (L.) O. Kuntze, *Chordaria flagelliformis* (O. F. Müll.) C. Ag. and other lowshore algae; they are readily recognizable by their colourless marginal hairs. The species occurs from July to October, with plurilocular sporangia present from August onwards.

NEWFOUNDLAND DISTRIBUTION — Stations 5, 7, 13, 16, 17, 23, 24, 25.

GENERAL DISTRIBUTION — Baltic Sea, Atlantic Coast of Europe (Pankow, 1971), Northeast coast of North America; New Jersey to Nova Scotia and Prince Edward Island (Taylor, 1957; Edelstein and McLachlan, 1967); Québec (Cardinal, 1967).

Melanosiphon intestinalis (Saund.) Wynne

Usually overlooked because of its superficial resemblance to *Scytosiphon lomentaria*, this species typically occurs around the margins of high shore and spray zone pools. At Cape Race (Fig. 1, station 37) one of the most exposed areas in eastern Canada, the plant has been found as high as 14 m above the high tide mark. Plants also grow attaches to high intertidal wharf pilings.

Melanosiphon intestinalis occurs throughout the year, with peak abundance from April to early July. As pools become subject to temperature extremes and evaporation the plants die back. Fertile plants have been found at all times of the year, and unilocular

sporangia are more frequent than plurilocular sporangia.

NEWFOUNDLAND DISTRIBUTION — Stations 1-6, 8, 10-14, 16, 17, 19-37.

GENERAL DISTRIBUTION — Western North America (Wynne, 1969), Eastern Canada; Nova Scotia (Edelstein et al., 1970).

* *Myriocladia lovenii* J. Ag. (Fig. 12)

This species has previously been reported as very rare in Northwest Europe (Kylin, 1940). Our material agrees well with Kylin's material and illustrations; see Hooper and South (1975, No. 164).

The plants occur as early as June, but do not become fertile until late July. Most are gone by late August or early September. Only unilocular sporangia have been found. *Myriocladia lovenii* grows on shells, pebbles and occasionally on rock outcrops; the observed depth range is 6-21 m subtidally.

NEWFOUNDLAND DISTRIBUTION — Stations 5, 8, 12, 16, 24, 29, (see Hooper and South, 1975 No. 164).

GENERAL DISTRIBUTION — Scandinavia (Kylin, 1940; Christensen and Thomsen, 1974); Eastern Canada including Nova Scotia (Isle Madame; *in herb.* NFLD).

RHODOPHYTA

Audouinella daviesii (Dillw.) Woelk.

Audouinella daviesii has been found rarely during the period August to November. All collections bore monosporangia. Plants were epiphytic on *Chaetomorpha melagonium* (Web. et Mohr.) Kütz, and *Chondrus crispus* Stackh., from the low intertidal to 8 m depth.

NEWFOUNDLAND DISTRIBUTION — Stations 5, 16, 22, 23.

GENERAL DISTRIBUTION — Nearly cosmopolitan (Woelkerling, 1973).

+ *Audouinella saviana* (Menegh.) Woelk.

This species sometimes forms a pale pink fuzz on thalli of *Chondrus crispus*, *Ceramium rubrum* (Huds.) C. Ag., *Poly-siphonia flexicaulis* and other lowshore algae, from August to December. Plants are largest and most abundant in sheltered habitats.

NEWFOUNDLAND DISTRIBUTION — Stations 5, 13, 16, 24, 35.

GENERAL DISTRIBUTION — Nearly cosmopolitan (Woelkerling, 1973).

Audouinella spetsbergensis (Kjellm.) Woelk.

The record of *A. spetsbergensis* in South (1971) was in error and should have been attributed to *Audouinella purpurea* (Lightf.) Woelk. The most conspicuous character separating the two species is the discoid holdfast of the former and the rhizoidal holdfast of the latter. Woelkerling (1973) expressed doubt concerning the retention of these as distinct taxa, although they appear distinct in Newfoundland material.

NEWFOUNDLAND DISTRIBUTION — Stations 2, 5, 8, 14, 16, 17, 20, 23-25, 28, 30, 31, 33, 35, 36. See Hooper (1974, No. 123).

GENERAL DISTRIBUTION — Spitzbergen (Woelkerling, 1973), Shetland Isles (Guiry in Irvine *et al.*, 1975), Iceland [Caram and Jónsson, 1972 as *Rhodochorton penecilliforme* (Kjellm.) Rosenv.] Northeastern United States from Rhode Island northwards and from Washington State northwards on the Pacific Coast of North America (Woelkerling, 1973).

Petrocelis middendorfii (Rupr.) Rosenv.

Petrocelis middendorfii is very rare in Newfoundland and forms velvety purple-black patches on rocks under midshore *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. and *Fucus* spp. in relatively sheltered loca-

tions. Tetrasporangial plants have been found in the fall.

Life history studies (Polanshek and West, 1975) implicate *Petrocelis* with *Gigartina* in California. Chen *et al.* (1974) showed that in Nova Scotia *G. stellata* (Stackh.) Batt. reproduces apomeiotically to form identical *Gigartina* plants.

In Newfoundland *G. stellata* is very common at sites where *P. middendorfii* occurs. *G. stellata*, however, is also common at many sites along the south coast of Newfoundland where *P. middendorfii* is absent. This suggests that an apomeiotic life history may also prevail in Newfoundland.

NEWFOUNDLAND DISTRIBUTION — Stations 16, 23.

GENERAL DISTRIBUTION — Circumboreal (Polanshek and West, 1975).

Harveyella mirabilis (Reinsch) Reinke

The vegetative portion consists of rhizoidal filaments penetrating between the cells of the host *Rhodomela confervoides* (Huds.) Silva. Only the pale cream reproductive pustules on the surface of the host may be distinguished in the field, and the plant may be commoner than records suggest. Occurs throughout the year in moderately exposed locations from the lowshore to upper subtidal.

NEWFOUNDLAND DISTRIBUTION — Stations 5, 16, 23. See Hooper and South (1973, No. 119).

GENERAL DISTRIBUTION — British Isles (Parke and Dixon, 1976), Northeastern United States, Rhode Island to Atlantic Canada (Taylor, 1957; South, 1976a).

Halosacciocolax kjellmanii Lund.

This species occurs parasitically on *Halosaccion ramentaceum* (L.) J. Ag. and *Palmaria palmata*. We are unable to

distinguish *H. lundii* Edelstein. Guiry (1976) suggests the two species may not be sufficiently distinct to warrant separate retention.

NEWFOUNDLAND DISTRIBUTION — Stations 5, 8, 25, 27, 35.

GENERAL DISTRIBUTION — Europe (Guiry, 1974), Iceland (Caram and Jónsson, 1972); Greenland (Lund, 1959); Nova Scotia (Edelstein, 1972); British Columbia (Guiry, 1976).

Polysiphonia brodiaei (Dillw.) Grev.

Probably common in eastern Canada although only one previous record (Lauret, 1971); it may have been overlooked because of its resemblance to *P. flexicaulis*. Newfoundland populations occur on rock in the mid-lower intertidal at moderately exposed sites and are present in mid-summer.

NEWFOUNDLAND DISTRIBUTION — Stations 4, 5.

GENERAL DISTRIBUTION — Europe, Japan, Western North America and Nova Scotia (Lauret, 1971); Prince Edward Island (coll. Dr. E. M. Burrows, *in herb.* LIV).

Acknowledgements

This work was financed by the Memorial University of Newfoundland Placentia Bay Environmental Studies Project, NRCC Grant A-4648 (G.R.S.), Parks Canada (R.H.), and Gary Hunter. Diving assistance was provided by M. Roberge, D. Reddin, S. Gibbons and G. Fenwick. We are grateful to the curators of the following herbaria for the loan of or permission to examine material: The Botanical Museum and Herbarium, Copenhagen (C); The British Museum (Natural History) (BM); The Atlantic Regional Laboratory, Halifax (NRCC); The School of Botany, Trinity College, Dublin (TCD); and Merseyside County Museum (LIV). Valuable taxonomic advice was provided by Dr. T. Edelstein, Dr. M. Guiry, Mrs. L. M. Irvine, Mr. P. M. Pedersen and Drs. G. Russell and A. Whittick. We are grateful to Roy Ficken for valuable photographic assistance.

References

- ADEY, W. H. and C. P. SPERAPANI, 1971. The biology of *Kvaleya epilaeve*, a new parasitic genus and species of Corallinaceae. — *Phycologia*, 10: 29-42.
- ARDRÉ, F., 1970. Contribution à l'étude des algues marines du Portugal I. La flore. — *Port. Acta. biol.*, (B), 10 (1-4): 1-423, 56 pls.
- CARAM, B., 1965. Recherches sur la reproduction et le cycle sexué de quelques phéophycées. — *Vie Milieu Ser. A*, 16: 21-221.
- CARAM, B. et S. JONSSON, 1972. Nouvel inventaire des algues marines de l'Islande. — *Acta bot. islandica*, 1: 5-31.
- CARAM, B. et S. JONSSON, 1973. Sur la présence du *Derbesia marina* (L.) Kjellm. en Islande. — *Acta. bot. islandica*, 2: 25-28.
- CARDINAL, A., 1964. Étude sur les Ectocarpacées de la Manche. — *Beih. Nova Hedwigia*, 15: 1-86.
- CARDINAL, A., 1967. Inventaire des algues marines benthiques de la Baie des Chaleurs et de la Baie de Gaspé (Québec). I. Phéophycées. — *Naturaliste can.*, 94: 233-271.
- CHEN, L. C.-M., T. EDELSTEIN and J. McLACHLAN, 1974. The life history of *Gigartina stellata* (Stackh.) Batt. (Rhodophyceae). — *Phycologia*, 13: 287-294.
- CHRISTENSEN, T. and H. A. THOMSEN, 1974. Oversigt over udbredelsen af danske salt-og brakvandsarter fraset ikke-planktiske kiselalger — Universitetsbogladen, København, 35 p.
- CRAIGIE, J. S., C. LEIGH, L.C.-M. CHEN and J. McLACHLAN, 1971. Pigments, polysaccharides, and photosynthetic products of *Phaeosaccion collinsii*. — *Can. J. Bot.*, 49: 1067-1074.
- EDELSTEIN, T., 1972. *Halosacciocolax lundii* sp. nov., a new red alga parasitic on *Rhodymenia palmata* (L.) Grev. — *Br. phycol. J.*, 7: 249-253.
- EDELSTEIN, T. and J. McLACHLAN, 1966. Investigations of the marine algae of Nova Scotia 1. Winter flora of the Atlantic coast. — *Can. J. Bot.*, 44: 1035-1055.
- EDELSTEIN, T. and J. McLACHLAN, 1967. Investigations of the marine algae of Nova Scotia III. Species of Phaeophyceae new or rare to Nova Scotia. — *Can. J. Bot.*, 45: 203-210.
- EDELSTEIN, T. and J. McLACHLAN, 1968. Investigations of the marine algae of Nova Scotia. V. Additional species new or rare to Nova Scotia. — *Can. J. Bot.*, 46: 993-1003.
- EDELSTEIN, T., L.C.-M. CHEN and J. McLACHLAN, 1970. Investigations of the marine algae of Nova Scotia. VIII. The flora of Digby Neck Peninsula, Bay of Fundy. — *Can. J. Bot.*, 40: 121-129.

- EDWARDS, P., 1975. Evidence for a relationship between the genera *Rosenvingiella* and *Prasiola* (Chlorophyta) — Br. phycol. J., 10: 291-297.
- GUIRY, M. D., 1974. The occurrence of the red algal parasite *Halosaccocolax lundii* Edelstein in Britain. — Br. phycol. J., 9: 31-35.
- GUIRY, M. D., 1976. *Halosaccocolax kjellmanii* Lund parasitic on *Palmaria palmata* forma *mollis* (S. et G.) Guiry in the eastern north Pacific. — Syesis, 8: 113-117.
- HOEK, C. van den, 1963. Revision of the European species of *Cladophora*. — E. J. Brill, Leiden. vii + 248 p, 55 pls.
- HOOPER, R. G. and G. R. SOUTH, 1973. Algae Terrae Novae, Set VI. Nos. 103-122. (Exsiccata). Phycological Herbarium, Memorial University of Newfoundland, St. John's.
- HOOPER, R. G. and G. R. SOUTH, 1975. Algae Terrae Novae, Set VIII. Nos. 151-170. (Exsiccata). — Phycol. Herbarium, Memor. Univ. Newfoundland, St. John's.
- HOOPER, R. G. and G. R. SOUTH, 1977. Distribution and ecology of *Papenfussiella callitricha* (Rosenv.) Kylin (Phaeophyceae, Chordariaceae). — Phycologia, 16: 153-157.
- IRVINE, D. E. G., M. D. GUIRY, I. TITTLE and G. RUSSELL, 1975. New and interesting marine algae from the British Isles. — Br. phycol. J., 10: 57-71.
- JAASUND, E., 1965. Aspects of the marine algal vegetation of north Norway. — Bot. Gothoburgensia, 4: 1-174.
- KORNMANN, P. and P.-H. SAHLING, 1974. Prasiolates (Chlorophyta) von Helgoland. — Helgoländer wiss. Meeresunters., 26: 99-133.
- KYLIN, H., 1940. Die Phaeophyceenordnung Chordariales. — Acta Univ. lund, N. F. Avd., N° 2, 36 (9): 1-67, 22 pl.
- LAURET, M., 1971. Présence de *Polysiphonia brodiaei* sur la côte Atlantique du Canada. — Can. J. Bot., 49: 645-646.
- LUND, S., 1959. The marine algae of east Greenland. 1. Taxonomical part. — Meddr Gronland, 156: 1-247.
- MATHIESON, A. C. and R. L. BURNS, 1970. The discovery of *Halicystis ovalis* (Lyngbye) Areschoug in New England. — J. Phycol., 6: 404-405.
- McLACHLAN, J., L. C.-M. CHEN, T. EDELSTEIN and J. S. CRAIGIE, 1971. Observations on *Phaeosaccion collinsii* in culture. — Can. J. Bot., 49: 563-566.
- NORRIS, R. E. and G. J. HOLLENBERG, 1969. Notes on marine algae of Washington and southern British Columbia, IV. — Syesis, 2: 115-119.
- PANKOW, H., 1971. Algenflora der Ostsee 1. Benthos. Gustav Fischer, Jena. 419 p.
- PARKE, M. and P. S. DIXON, 1968. Check-list of British marine algae — second revision. — J. mar. biol. Ass. U.K., 48: 783-832.
- PARKE, M. and P. S. DIXON, 1976. Check-list of British marine algae — third revision. — J. mar. biol. Ass. U. K., 56: 527-594.
- PEDERSEN, P. M., 1973. Preliminary note on some marine algae from south Greenland. — Bot. Tidsskr., 68: 145-149.
- PEDERSEN, P. M., 1976. Marine benthic algae from southernmost Greenland. — Medd. Gronland, 199(3): 1-79 + Pls. 1-7.
- POLANSHEK, A. R. and J. A. WEST, 1976. Culture and hybridization studies on *Petrocelis* (Rhodophyta) from Alaska and California. — J. Phycol., 11: 434-439.
- SCAGEL, R. F., 1966. Marine algae of British Columbia and northern Washington, Part I: Chlorophyceae (green algae). — Nat. Mus. Can. Bull., N° 207, Biol. Ser., N° 74, viii + 257 p.
- SEARS, J. and R. T. WILCE, 1970. Reproduction and systematics of the marine alga *Derbesia* (Chlorophyceae) in New England. — J. Phycol., 6: 381-393.
- SOUTH, G. R., 1970. Checklist of marine algae from Newfoundland, Labrador, and the French islands of St. Pierre and Miquelon. M.S.R.L. Tech. Rep., 2: iv + 19 p.
- SOUTH, G. R., 1971. Additions to the benthic marine algal flora of insular Newfoundland. — Naturaliste can., 98: 1027-1031.
- SOUTH, G. R., 1974. Contributions to the flora of marine algae of eastern Canada, II. Family Chaetophoraceae. — Naturaliste can., 101: 905-923.
- SOUTH, G. R., 1976a. A checklist of marine algae of eastern Canada — first revision. — J. mar. biol. Ass. U. K., 56: 817-843.
- SOUTH, G. R., 1976b. Checklist of marine algae from Newfoundland, Labrador, and the French islands of St. Pierre and Miquelon. M.S.R.L. Tech. Rep. 19: 1-34.
- SOUTH, G. R. and A. CARDINAL, 1970. A checklist of marine algae of eastern Canada. — Can. J. Bot., 48: 2077-2095.
- SOUTH, G. R. and R. G. HOOPER, 1976. *Stictyosiphon soriferus* (Phaeophyta, Dictyosiphon

- nales) from eastern North America. — J. Phycol., 12: 24-29.
- TAYLOR, W. R., 1957. Marine algae of the north-eastern coast of North America. — Univ. Mich. Stud. scient. Ser. N° 13, Ann Arbor, Michigan, 2nd Ed., viii + 509 p.
- WILCE, R. T., 1970. *Cladophora pygmaea* Reinke in North America. — J. Phycol., 6: 260-263.
- WOELKERLING, W. J. 1973. The morphology and systematics of the *Audouinella* complex (Acrochaetiaceae, Rhodophyta) in northeastern United States. — Rhodora, 75: 529-561.
- WYNNE, M. J., 1969. Life history and systematic studies on some Pacific North American Phaeophyceae (brown algae). — Univ. Calif. Publs Bot., 50: 1-88.

ÉVOLUTION DE LA DIVERSITÉ (CALCULÉE PAR CLASSES DE TAILLES) DANS UNE SUCCESSION VÉGÉTALE

Jean-Charles DUMAS

Département d'Écologie Générale Appliquée, Université de Paris VII, 2, Place Jussieu, 75005 Paris.

Résumé

La diversité calculée par classes de tailles (hauteur et circonférence) dans une succession forestière du Bassin Parisien montre un déclin vers les classes de plus grandes circonférences. Ceci analysé en fonction de la structure globale de la communauté (nombre d'individus par classes de tailles) a permis d'émettre une hypothèse sur l'évolution de la communauté dans un processus de remplacement des arbres individu par individu.

Abstract

In a plant succession of the Bassin Parisien the calculation of the species-diversity through size categories (height and circumference) shows a drop in the largest circumference. This point which is analysed in fonction of the community's structure (individuals number by size categories) provided us with an hypothesis about the evolution of the community as a plant by plant replacement process.

Introduction

La diversité d'espèces qui a été très largement étudiée depuis bientôt une vingtaine d'années, est une fonction du nombre d'espèces présentes dans la communauté et de la répartition des individus parmi les espèces. De nombreux indices ont été proposés pour quantifier la diversité. Idéalement, ces indices varient depuis un maximum quand tous les individus sont également répartis parmi les espèces, jusqu'à un minimum quand tous les individus sont de la même espèce.

Depuis les travaux de MacArthur (1955), il est généralement admis que la stabilité d'un écosystème s'accroît avec la complexité des formes et des fonctions, donc avec la diversité, et que cette stabilité augmente avec le temps. Mais il semble que pour certaines successions végétales la diversité diminue dans les stades climaciques, (Loucks,

1970; Reiners *et al.* 1970; Auclair et Goff, 1971; Shafi et Yarranton, 1973.)

Dans cette communication nous tenterons d'expliquer cette diminution, grâce à un calcul de diversité par classes de tailles et donc par classes d'âges en supposant qu'il existe une relation entre la circonférence à 1,30 m du sol et l'âge de l'arbre dans une même communauté.

Matériel et méthodes

Les données ont été récoltées pendant l'année 1974 dans le parc de la station de biologie végétale de Fontainebleau — Avon, de l'Université de PARIS VII. Ce parc de 2 ha environ est situé sur la bordure est du massif forestier de Fontainebleau (49°28'N — 2°50'E) selon l'Atlas de l'Institut de Géographie (1931, 1959), la moyenne annuelle des précipitations dans la région varie de 500 à 600 mm. L'écart thermique annuel

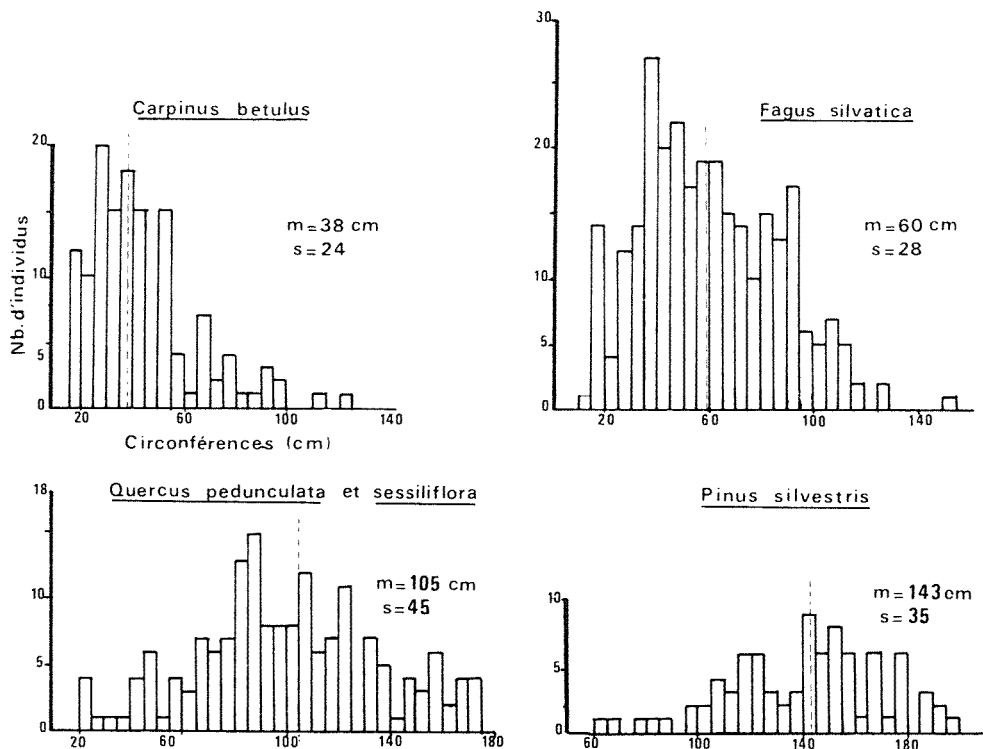


Figure 1. Histogrammes des distributions des circonférences à 1,30 m du sol pour les 4 espèces dominantes. (m est la moyenne et s l'écart-type).

est de 16°C, pour une température moyenne de 11°C. La station se trouve sur un sol brun lessivé; le drainage est bon. La situation du parc en lisière de la forêt explique le caractère dégradé de la végétation et la difficulté de la classer dans une association végétale typique. Car nous trouvons côte à côte sur ce petit territoire des espèces arborescentes telles que: *Pinus silvestris* L., *Fagus sylvatica* L., *Quercus sessiliflora* Sm., *Quercus pedunculata* Ehrh., *Carpinus betulus* L., *Tilia platyphyllos* Scop., *Acer platanoïdes* L., *Acer pseudo-platanus* L., et *Robinia pseudoacacia* L., avec une très forte dominance dans les quatre premières espèces.

Les histogrammes des circonférences par espèce (fig. 1) montrent que nous sommes dans une des phases terminales de la succession pin, chêne et hêtre, car nous n'avons pas trouvé de

régénérations de pins ni de chênes, alors que les moyennes de circonférences sont respectivement de 143 cm pour le pin, de 105 cm pour le chêne et de 60 cm pour le hêtre. Cette succession a été très souvent décrite pour ce type de forêt. Le rôle du charme reste encore méconnu, car du fait de sa faible longévité par rapport aux autres espèces, il reste difficile à situer dans cette succession.

Tous les individus des espèces arborescentes ont été recensés et classés arbitrairement dans la strate arborescente si leur circonférence à 1,30 m du sol est supérieure à 5 cm et dans la strate arbustive si elle est inférieure. Les individus de la strate arborescente sont rangés ensuite par classes de circonférences et ceux de la strate arbustive par classes de hauteurs.

Pour le calcul de la diversité il nous a paru important d'utiliser des indices de diversité qui soient indépendants, de toutes distributions spécifiques, de la taille de l'échantillon, et qui tiennent compte de l'abondance des individus dans chaque espèce. Pour cela, nous avons utilisé l'indice de Shannon et Weaver (1949),

$$H' = -\sum P_i \log_2 P_i,$$

(P_i étant la proportion des individus par espèces et s le nombre d'espèces). Cet indice dérivé de la théorie de l'information est l'un des plus utilisés. Nous avons aussi employé l'indice mis au point par Simpson (1949),

$$\lambda = \sum P_i^2$$

qui mesure la concentration de la dominance ou l'uniformité, relation inverse de la diversité.

C'est pour cette raison que nous avons calculé le complément à 1 de cette formule soit :

$$D = 1 - \sum P_i^2$$

comme indice de diversité de façon que cette variation soit la même que celle des autres indices.

Résultats

Nous devons remarquer que les deux indices utilisés montrent des variations très similaires (fig. 2) bien que leurs formulations mathématiques soient très différentes. Ce qui nous amène à penser que le choix d'un indice d'une forme particulière est un problème mineur comparé à celui de son interprétation. Dans tous les cas, nous observons un déclin très net de la diversité vers les classes de plus grandes circonférences.

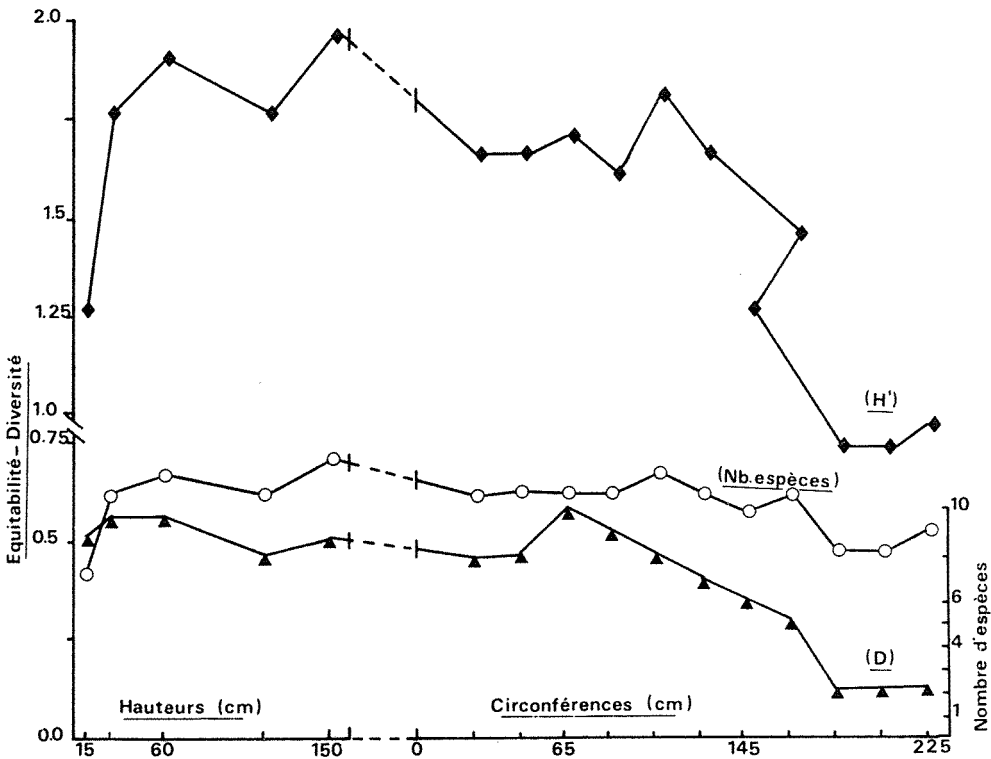


Figure 2. Diversité ($D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$ et $H' = -\sum P_i \log_2 P_i$) et nombre d'espèces, par classes de hauteurs (strate arbustive) et par classes de circonférences (strate arborescente).

Le nombre d'espèces, c'est-à-dire la richesse de la communauté suit les mêmes variations. La courbe de la figure 3 peut être considérée comme une expression de la manière dont la population se maintient. Nous pouvons prévoir que le déficit actuel en individus de faibles tailles (1ère partie de la courbe fig. 3) se répercutera vers des classes de circonférences de plus en plus grandes au fur et à mesure du vieillissement de la communauté.

Discussion

La similarité des courbes de la figure 2 avec celles où la diversité est exprimée en fonction du temps ou de l'âge de la succession (Loucks, 1970; Reiners *et al.*, 1970 Auclair et Goff, 1971; Shafi et Yarraton, 1973), nous a amené à formuler l'hypothèse suivante.

Si nous supposons une communauté avec une diversité maximum, pour que

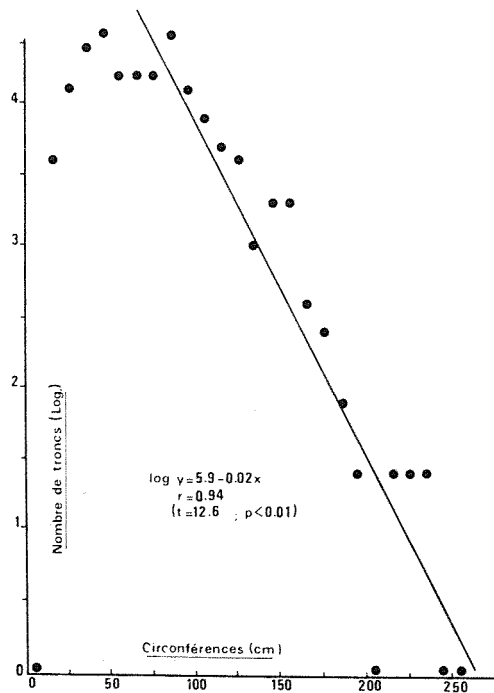


Figure 3. Logarithme du nombre de troncs en fonction de la circonférence à 1,30 m du sol pour toutes les espèces.

celle-ci puisse se perpétuer, il faut que les espèces aient un taux de remplacement constant. Si un individu meurt un autre individu de la même espèce et d'une classe d'âge immédiatement inférieure doit le remplacer, et ainsi de suite. Ce qui explique un taux de croissance et de survie constant avec l'âge. Whittaker (1955) après Meyer et Stevenson (1943) a montré que cela se traduit par une droite sur un graphique semblable à celui de la figure 3. Au cours de l'évolution d'une communauté la compétition interspécifique favorise les espèces les mieux adaptées, les autres, généralement les pionnières disparaissant en raison du principe d'exclusion compétitive de Volterra-Gause. Ce qui ne permettra ni au taux de remplacement ni à la diversité de se maintenir constants.

Reportons-nous à notre communauté où la compétition principale est pour la lumière (le taux de recouvrement de la strate arborescente est de 100%). Si un pin qui est une espèce de lumière et pionnière dans notre succession meurt, (la mort de cet individu sera d'autant plus probable qu'il sera plus âgé), on peut raisonnablement prédire que les jeunes individus qui se développeront dans la clairière ainsi ouverte appartiendront à des espèces mieux adaptées aux nouvelles conditions. À partir de ce moment, deux hypothèses sont à envisager. Soit le couvert se referme et ces jeunes individus sont éliminés; ce qui se traduit par une baisse de diversité vers les circonférences importantes, (disparition de l'individu le plus âgé), comme sur la fig. 2 et par un creusement de la courbe (fig. 3) vers les petites circonférences. La deuxième possibilité serait qu'un ou plusieurs de ces individus puissent atteindre le couvert. Dans ce cas il y a encore baisse de la diversité due à la disparition d'une espèce pionnière, en l'occurrence le pin dans notre exemple. Mais la courbe de la fi-

gure 3 s'ajusterait d'un bout à l'autre à une droite. Le premier cas est celui de notre communauté, il sera le plus souvent observé si le couvert est très fermé et la lumière une ressource limitante. Nous pouvons penser que ce raisonnement serait le même avec n'importe quelle autre ressource limitante. Toutefois la généralisation ne peut se faire qu'avec précaution car il faut s'assurer que des facteurs pouvant influencer la diversité, tels que l'hétérogénéité du substrat et des microclimats, la prédation, ainsi que d'autres perturbations n'interviennent pas ou peuvent être contrôlés. C'est le cas de la station étudiée car du fait de sa faible taille celle-ci est homogène pour le sol et le climat, de plus étant entourée de grillage la prédation par les gros mammifères est éliminée.

Conclusion

Au cours de cette étude, nous avons essayé de mettre en évidence un mécanisme expliquant la baisse de la diversité d'espèces vers les stades climaciques dans certaines successions végétales, grâce à une étude de la répartition de la diversité et du nombre d'individus par classes de tailles. Ces éléments simples à obtenir permettent d'affiner les mesures de diversité globale toujours difficile à interpréter. Cette difficulté vient du fait que, par hypothèse, tous les individus d'une même espèce sont assumés égaux dans le calcul des indices, et que toutes les espèces sont également différentes par rapport à la position de leurs niches écologiques. Nous avons levé en partie la première hypothèse en assumant simplement que tous les individus à l'intérieur d'une même espèce et d'une même classe de taille et grossièrement d'âge sont égaux. Il apparaît intéressant de considérer qu'un individu peut occuper au cours de son développement plusieurs niches

écologiques. Un indice de diversité « idéal » devrait être capable de traduire cette réalité et aussi de faire une différence entre les espèces car toutes les espèces d'une même communauté ne sont pas égales d'un point de vue fonctionnel et structurel. Ou bien doit-on conclure avec Hurlbert (1971) que la diversité est un « non-concept ».

Remerciements

Je remercie le Dr M. M. Grandtner de l'Université Laval de m'avoir aidé à présenter cette communication au Congrès de l'A.C.F.A.S. en mai 1975, ainsi que le Conseil des Arts du Canada pour son soutien financier.

Références

- ANONYME, 1931-1959. Atlas de France. — Com. natn. Géogr. et Soc. Fr. de Cartographie, Paris.
- AUCLAIR, A. N. and F. G. GOFF, 1971. Diversity relation of upland and forests in western great lakes area. — *Am. Nat.*, 105: 499-528.
- HARGER, J. R. E. and K. TUSTIN, 1973. Succession and stability in biological communities. — *Int. J. Envir. Stud.*, 5: 117-130.
- HURLBERT, S. H., 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. — *Ecology*, 52: 577-586.
- LOUCKS, O. L., 1970. Evolution of diversity, efficiency and community stability. — *Am. Zoologist*, 10: 17-25.
- MACARTHUR, R. H., 1955. Fluctuations of animal populations and mesure of community stability. — *Ecology*, 36: 533-536.
- MEYER, H. A. and D. D. STEVENSON, 1943. The structure and growth of virgin beech-birch-maple-hemlock forests in northern Pennsylvania. — *J. Agric. Res.*, 67: 465-484.
- REINERS, W. A., I. A. WORLEY and D. B. LAWRENCE, 1970. Plant diversity in a chronosequence at Glacier Bay, Alaska. — *Ecology*, 52: 55-69.
- SHAFI, M. T. and G. A. YARRANTON, 1973. Diversity floristic richness, and species evenness during a secondary (post fire) succession. — *Ecology*, 54: 897-902.
- SHANNON, C. and W. WEAVER, 1949. The mathematical theory of communication. — Univ. Ill. Press, Urbana.

- SIMPSON, E. H., 1949. Measurement of diversity. — *Nature*, 163: 688.
- WHITTAKER, R. H., 1956. Vegetation of the great Smoky Mountains. — *Ecol. Monogr.*, 26: 1-80.

COMMUNICATION BRÈVE

DEUX CYANOPHYTES NOUVELLES POUR LA FLORE DE L'AMÉRIQUE DU NORD

Marcin PLINSKI

Institut océanographique, Gdynia, Pologne

et

Jules BRUNEL

Département des Sciences biologiques, Université de Montréal, Québec.

Au cours d'observations sur les migrations journalières du phytoplancton du lac Geai (Plinski et Magnin, 1974), nous avons trouvé deux espèces de Cyanophytes intéressantes: *Gloeocapsa minima* (Keissler) Hollerbach et *Pseudanabaena schmidlei* Jaag.

Le lac Geai est un lac dystrophe, situé dans les Laurentides au Nord de Montréal (46° de latitude nord et 74° de longitude ouest); c'est un lac de tourbière à pH d'environ 5,7; sa superficie totale est de 9 235 m², sa profondeur maximale de 8 m et sa profondeur moyenne de 3,08 m. Ce lac est situé près de la Station de biologie de l'Université de Mont-

réal, à Saint-Hippolyte, comté de Terrebonne, Québec, Canada.

Nous avons trouvé ces deux espèces en assez grande abondance pendant les deux périodes d'observation (années 1972 et 1973). Les deux espèces étaient plus abondantes au printemps et au début de l'été qu'à l'automne. *Gloeocapsa minima* était plus abondant à la surface du lac qu'au fond, mais *Pseudanabaena schmidlei* au contraire se rencontrait plutôt au fond du lac. Dans l'habitat étudié, *Gloeocapsa minima*, présentant quelques centaines de cellules par litre, dominait quantitativement *Pseudanabaena schmidlei*.

Parmi les synonymes de *Gloeocapsa minima* (Keissler) Hollerbach se rencontrent les désignations de *Chroococcus minimus* (Keissler) Lemmermann 1904 et *Chroococcus minutus* (Kützing) Nägeli 1849 var. *minimus* Keissler 1901. Le plus souvent les colonies observées comptaient de 4 à 20 cellules, rarement 35 et plus. Toutes les cellules d'une colonie étaient réunies dans une gangue muqueuse incolore. Le diamètre des cellules est de 2,5-3,5 μm . Chaque cellule comporte une enveloppe externe distincte, visible seulement à fort grossissement, soit 800x; l'épaisseur de cette enveloppe est de 1 μm .

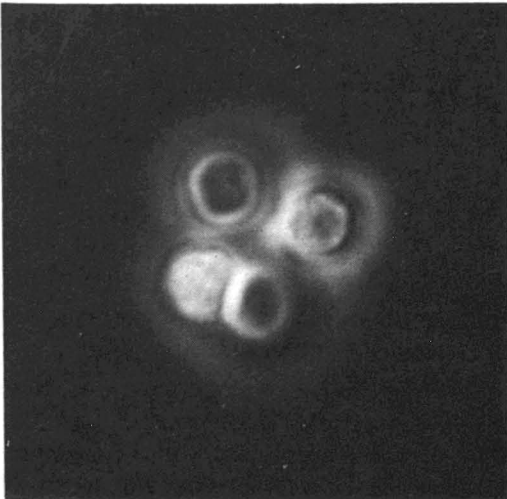


Figure 1. *Gloeocapsa minima* (Keis.) Holl. (Photo J. Brunel, 2 500x).

Pseudanabaena schmidlei Jaag présentait des trichomes droits ou courbés,

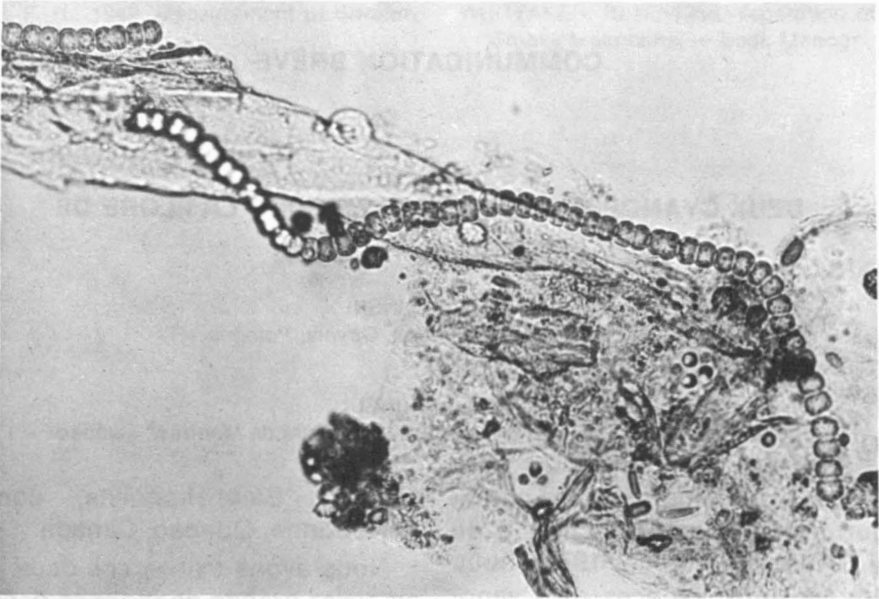


Figure 2. *Pseudanabaena schmidlei* Jaag. (Photo J. Brunel, 500x).

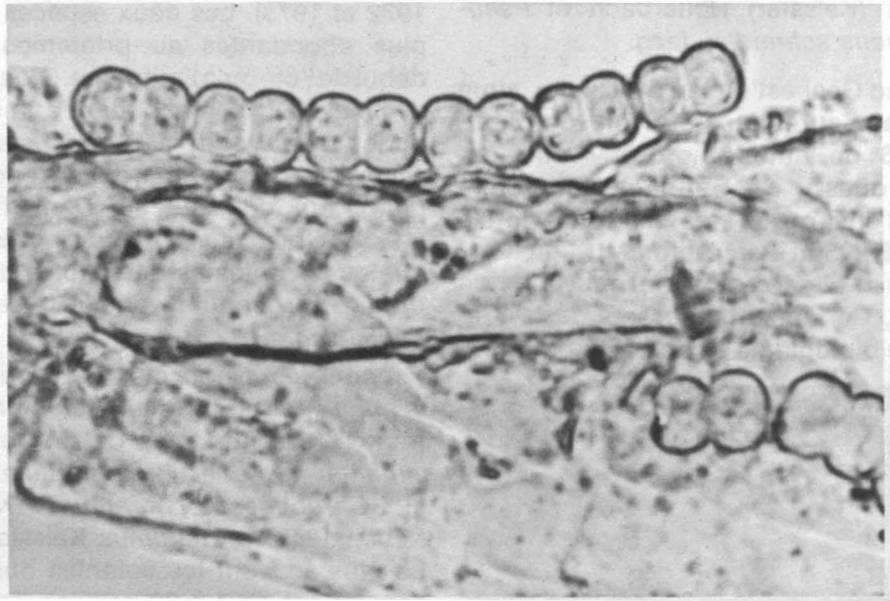


Figure 3. *Pseudanabaena schmidlei* Jaag. (Photo J. Brunel, 1 500x).

comptant de 4 à 35 cellules par trichome. Les cellules mesurent 9 à 11 μm de longueur sur 7 μm de largeur. Les trichomes sont étranglés au niveau des cloisons transversales, et des coussinets intercellulaires sont présents. Le sommet des cellules terminales est légèrement conique, la pigmentation est vert

pâle, et des granulations nombreuses (5-7) se voient dans chaque cellule.

En nous basant sur les données de la littérature, nous constatons que ces deux espèces n'ont pas encore été mentionnées pour l'Amérique du Nord et constituent deux additions qui méritaient d'être signalées.

Il faut ajouter cependant que Drouet et Daily (1956) considèrent *Gloeocapsa minima* Hollerbach in Elenkin 1938 comme synonyme de *Gomphosphaeria lacustris* Chodat 1898, et mentionnent plusieurs spécimens nord-américains. Mais, comme chacun le sait, tous les phycologues ne sont pas d'accord avec les multiples chambardements taxonomiques drouetiens. En attendant que l'unanimité se fasse peut-être, éventuellement, pour ou contre ces opérations, nous préférons conserver la nomenclature conventionnelle, selon laquelle *Gloeocapsa minima* de la présente note est bien mentionné pour la première fois en Amérique du Nord, d'après les travaux généraux dont nous disposons à l'heure actuelle.

Quant au *Pseudanabaena schmidlei* Jaag (1938), Drouet (1968) écrit: «In the absence of the original material, the original description is here designated the temporary Type: NOSTOCACEA.» Dans la révision à venir des Nostocacées par Drouet, il est possible que le *P. schmidlei* soit traité comme simple écophène d'une des rares espèces que Drouet admettra dans l'un des deux ou trois genres qui survivront à la grande opération de «lumping» qu'il pratique

avec une fougue et une constance admirables s'il a raison, désastreuses s'il a tort. En attendant cette publication, nous sommes justifiés de considérer le *P. schmidlei* comme une addition à la flore des Cyanophytes nord-américaines.

Références

- DROUET, F. and W. A. DAILY, 1956. Revision of the coccoïd Myxophyceae. — Butler Univ. Bot. Stud., 12: 96-98, Indianapolis.
- DROUET, F., 1968. Revision of the classification of the Oscillatoriaceae. p. 325, Philadelphia.
- GEITLER, L., 1932. Cyanophyceae. In Rabenhorsts Kryptogamenflora. 14: 1-1196, Leipzig.
- HUBER-PESTALOZZI, G., 1938. Das Phytoplankton des Süßwassers. 1. Blaualgen, Bakterien, Pilze. 1-342. In Die Binnengewässer. 16. Stuttgart.
- JAAG, O., 1938. Die Kryptogamenflora des Rheinfalls, etc. — Mitt. naturf. Ges. Schaffhausen, 14(1): 117.
- KOMAREK, J., 1958. Die taxonomische Revision der planktischen Blaualgen der Tschechoslowakei. Algologische Studien, 10-206. Praha.
- PLINSKI, M. et E. MAGNIN, 1974. Migrations journalières du phytoplancton dans un lac dystrophe des Laurentides. — Verh. Internat. Verein. Limnol., 19: 755-759, 1975.
- STARMACH, K., 1966. Cyanophyta-Sinice, Glaucophyta-Glaukofity, PWN, Warszawa. 1-807.

REVUE DES LIVRES

HELLER, R., 1977. **Abrégé de physiologie végétale**. Tome 1. Nutrition. Masson, Paris. 244 p., 128 fig., 7 tab. 13,5 × 21. Broché, 59 FF.

Le premier tome de l'ouvrage du Professeur Heller, qui en comportera finalement deux, traite des aspects de la nutrition des plantes prise dans le sens le plus large du terme. On trouve, dans ce premier volet, non seulement la nutrition minérale mais aussi une revue sommaire de la cytologie végétale, suivie de chapitres sur l'absorption de l'eau, sa circulation dans la plante et sa transpiration; les équilibres hydriques y sont exposés de façon moderne. Quatre chapitres traitent ensuite des minéraux phytogéniques soit l'absorption des éléments, les régimes nutritionnels, l'azote qui mérite bien le traitement particulier que l'auteur lui accorde, et enfin l'assimilation de l'azote et du soufre au cours de la synthèse des acides aminés et des protéines. La photosynthèse est présentée en trois étapes, en commençant par un exposé général puis en traitant successivement de la phase lumineuse et de la phase obscure sans négliger la photorespiration. Enfin, l'auteur couvre le catabolisme et la synthèse des produits secondaires avant de terminer par un chapitre sur le rôle des végétaux dans les cycles de la matière et de l'énergie.

Il existe déjà de nombreux ouvrages en physiologie végétale, mais rares sont ceux qui présentent

le sujet avec autant de concision que celui du Professeur Heller. Ce précis rend accessible l'apprentissage de la physiologie végétale aux étudiants de niveau pré-universitaire et peut fort bien servir aux étudiants universitaires pour qui cette matière n'est pas de toute première importance. Celle-ci est exposée de façon synthétique et extensive, ce qui présente l'avantage de ne pas laisser le lecteur sous l'impression que la physiologie végétale commence et finit avec la seule photosynthèse. On remarque donc l'équilibre entre les différents chapitres, le choix judicieux des nombreuses figures et le format commode.

L'auteur aurait pu ajouter, à peu de frais, une nouvelle dimension à son ouvrage en suggérant quelques références destinées aux lecteurs chez qui se développera un intérêt pour une analyse plus poussée d'un des sujets traités.

Le tome 2 sera consacré au développement de la plante (croissance, développement, reproduction). Il faut espérer que le Professeur Heller saura présenter ces aspects plus complexes de la physiologie végétale avec autant de concision et en continuant d'éviter la vulgarisation pure et simple.

J.-André FORTIN

*Département d'écologie et pédologie
Université Laval, Québec*

LIVRES REÇUS

DEMARLY, Y., 1977. **Génétique et amélioration des plantes**. Collection *Sciences agronomiques*. Masson, Paris, New York, Barcelone, Milan. VIII + 304 p., 175 fig., 16 × 24 cm, cartonné toile, 160 FF.

GUIGNARD, J.-L., 1977. **Abrégé de botanique à l'usage des étudiants en pharmacie**. 3^e édition révisée et augmentée. Masson, Paris, New York, Barcelone, Milan. XII + 272 p., 149 fig., 13,5 × 21 cm. Broché snolin, 49 FF.

KRAUSE, W. (éditeur), 1977. **Application of vegetation science to grassland husbandry**. *Collection Handbook of vegetation science*, XIII. Dr W. Junk, The Hague. XX + 537 p., 87 fig., 30 tabl., 16 × 25 cm. Relié toile, 150 guilders hollandais.

GAUTHERET, R.-J. (éditeur), 1977. **La culture des tissus et des cellules des végétaux**. Résultats généraux et réalisations pratiques. Masson, Paris, New York, Barcelone, Milan. 272 p., 121 fig., 16 × 24 cm. Cartonné, 180 FF.

Alces

écologie de l'orignal
moose ecology

Symposium international sur l'écologie de l'orignal
tenu à Québec, Canada, du 25 au 28 mars 1973

International Symposium on moose ecology
held in Quebec City, Canada, 25-28 March 1973

ÉDITEUR EN CHEF/GENERAL EDITOR
J. BÉDARD

Département de biologie, Université Laval

ÉDITEURS ADJOINTS/CO-EDITORS
E. S. TELFER, M. L. WOLFE, J. PEEK, D. W. SIMKIN, P. C. LENT, R. W. RITCEY

Tous les aspects de l'écologie de l'orignal considérés par cinquante-cinq spécialistes de l'URSS, de la Finlande, de la Suède, de la Norvège, des États-Unis et du Canada. Beaucoup plus qu'une compilation d'articles, il s'agit d'une monographie intégrée qui fait le point des connaissances actuelles sur cet ongulé: l'habitat, la nutrition, le comportement, les rapports avec les autres animaux, la dynamique des populations et l'aménagement. Un ouvrage de référence qui restera pendant plusieurs années le plus important jamais réalisé sur l'orignal et sur son rôle dans la forêt boréale.

This is not just an assemblage of articles on moose: it is rather an integrated monograph covering our current knowledge of this most widely distributed ungulate and dealing with Habitat, Distribution, Nutrition, Behavior, Coactions with Other Animals, Population Dynamics and Management. Almost every aspect of the ecology of the animal is reviewed by fifty-five experts from the USSR, Finland, Sweden, Norway, the United States, and Canada. This work should remain for several years to come the most valuable single reference for all those concerned with, either the moose itself or, else, its rôle and importance in the boreal forest.

17 × 25 cm, xii-776 pages, tableaux et figures, \$27.50

En vente aux
PRESSES DE L'UNIVERSITÉ LAVAL
C.P. 2447, Québec G1K 7R4

REÇU

DEC 19 1977

TERRES ET FORÊTS
BIBLIOTHÈQUE

LE NATURALISTE CANADIEN

Volume 104

Juillet-août 1977

Numéro 4

SOMMAIRE

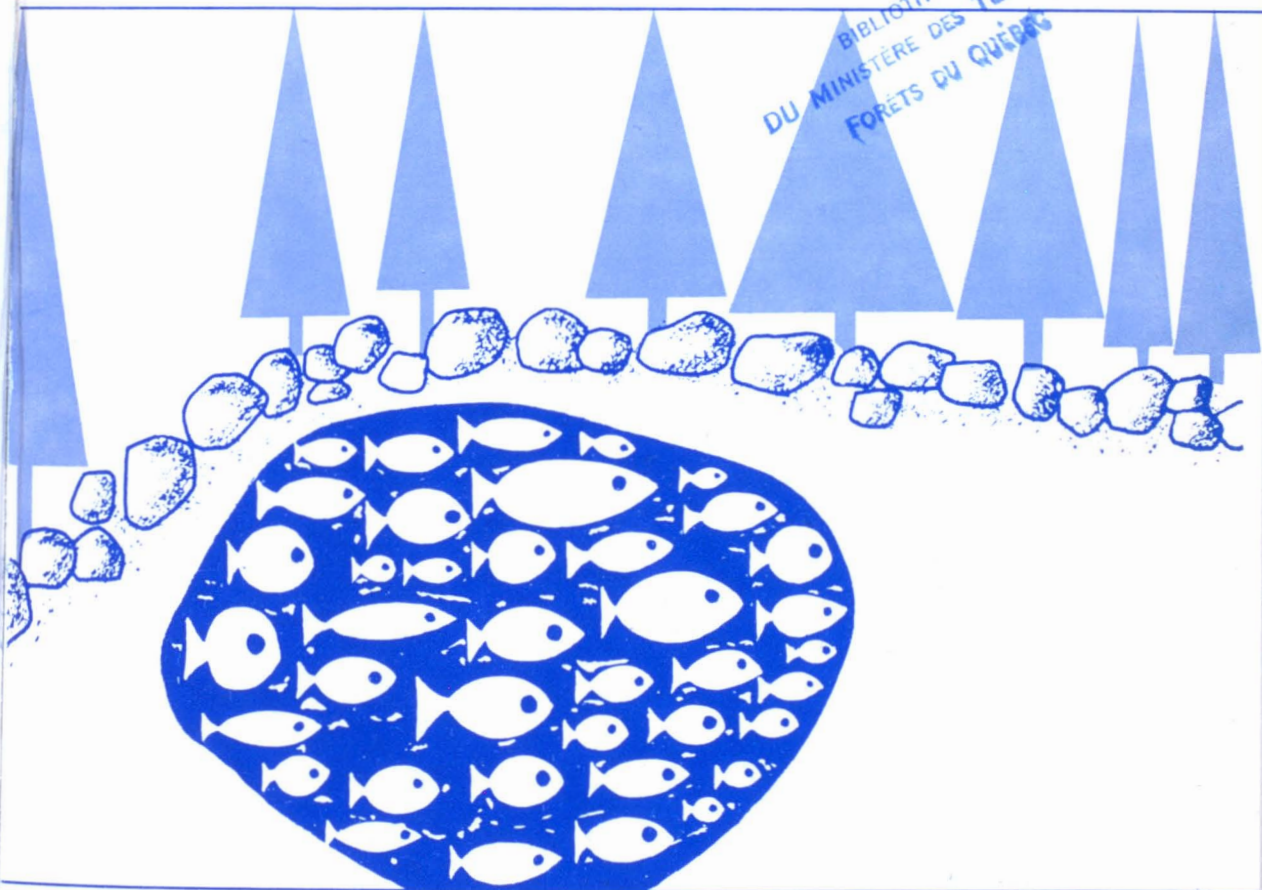
BOURGET, E. Shell structure in sessile barnacles	281-323
DUCRUC, J.-P. et A. LAFOND. Les pinèdes à pin blanc de la vallée de la rivière de l'Aigle, Pontiac, Québec	325-339
BARON, G. and J. POTTIER. Determination of activity patterns of <i>Clethrionomys gapperi</i> in an artificial tunnel system	341-351
FLICK, W. A. Some observations, age, growth, food habits and vulnerability of large brook trout (<i>Salvelinus fontinalis</i>) from four Canadian lakes	353-359
DUTIL, J.-D. et G. POWER. Validité de la lecture des otolithes comparée à celle de la lecture des écailles pour la détermination de l'âge de l'omble de fontaine (<i>Salvelinus fontinalis</i>)	361-367
LALANCETTE, L.-M. Feeding in white suckers (<i>Catostomus commersoni</i>) from Gamelin Lake, Québec, over a twelve month period	369-376
ROHR, R. et G. KILBERTUS. Dégradation du pollen de <i>Taxus baccata</i> L. par les microorganismes du sol	377-382
HÓOPER, R. and G. R. SOUTH. Additions to the benthic marine algal flora of Newfoundland III, with observations on species new to eastern Canada and North America	383-394
DUMAS, J.-C. Évolution de la diversité (calculée par classes de tailles) dans une succession végétale	395-400
COMMUNICATION BRÈVE	
PLINSKI, M. et J. BRUNEL. Deux Cyanophytes nouvelles pour la flore de l'Amérique du Nord	401-403
REVUE DES LIVRES	405

Volume 104,
numéro 5,
septembre-octobre 1977

le naturaliste canadien

revue d'écologie et de systématique

BIBLIOTHÈQUE
DU MINISTÈRE DES TERRES ET
FORÊTS DU QUÉBEC



Fondé en 1868
par l'abbé L. Provancher

Les Presses de l'Université Laval

LE NATURALISTE CANADIEN

CN ISSN 0028-0798

DIRECTEUR

G.-WILFRID CORRIVAUT

DIRECTEUR-ADJOINT

MIROSLAV GRANDTNER

SECRÉTAIRE

GUY LACROIX

SECRÉTAIRE-ADJOINT

PIERRE MORISSET

COMITÉ DE RÉDACTION

RENÉ BÉLAND, *Université Laval*

RENÉ BÉIQUE, *Direction générale de la conservation, Ministère des terres et forêts, Québec*

JULIEN BERGERON, *Ministère de l'industrie et du commerce, Québec*

BERNARD BERNIER, *Université Laval*

PAUL BERTHET, *Faculté des sciences de Lyon*

PIERRE COUILLARD, *Université de Montréal*

MICHEL DELSOL, *Faculté catholique de Lyon*

LLOYD M. DICKIE, *Institut d'océanographie, Université Dalhousie, Halifax*

ANDRÉ GAGNON, *Université Laval*

PAUL GERVAIS, *Université Laval*

ROGER HEIM, *Muséum national d'histoire naturelle de Paris*

WILLIAM S. HOAR, *Université de la Colombie-Britannique*

ROBERT LAGUEUX, *Université Laval*

VICTORIN LAVOIE, *Université Laval*

ERNEST LEPAGE, *Saint-Simon, Rimouski*

TREVOR PLATT, *Laboratoire d'écologie marine, Institut océanographique de Bedford, Dartmouth, N. E.*

GASTON MOISAN, *Service de la faune du Québec*

W.E. RICKER, *Office des recherches sur les pêcheries du Canada*

D. M. ROSS, *Université d'Alberta*

HENRI TINTANT, *Faculté des sciences de Dijon*

ADMINISTRATION (abonnements, changements d'adresse, droits de reproduction):

Les Presses de l'Université Laval, Case postale 2447, Québec G1K 7R4

Abonnement annuel

personnel: \$ 12.00 — collectif: \$24.00 — le numéro: \$4.00
(multi-user) — numéros spéciaux: \$10.00

Publication bimestrielle de l'Université Laval, LE NATURALISTE CANADIEN accepte des **articles inédits**, rédigés en français ou en anglais, découlant de travaux de recherche dans le domaine de l'écologie fondamentale et appliquée (agronomique, forestière), de la systématique, de la morphologie ou des sciences de la terre.

De brèves **communications scientifiques** seront acceptées pour publication rapide. Elles ne devront pas excéder 1,500 mots, titre et bibliographie compris.

Les **manuscrits** doivent être adressés au **Secrétariat de la rédaction**, LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Faculté des sciences et de génie, Université Laval, Québec G1K 7P4, Québec.

LE NATURALISTE CANADIEN est publié avec l'aide du Conseil national de recherches du Canada et du Ministère de l'éducation du Québec.

Répertorié dans Current Contents, Biological Abstracts et Périodex.

Courrier de la deuxième classe — Enregistrement no 1768

Dépôt légal — Troisième trimestre 1977. Bibliothèque nationale du Québec — Bibliothèque nationale d'Ottawa.

LE COMPORTEMENT DE MARQUAGE CHEZ LE SPERMOPHILE À MANTE DORÉE (*SPERMOPHILUS LATERALIS*)

Jean FERRON

*Département des sciences pures (Biologie),
Université du Québec, Rimouski, Québec*

Résumé

Les différents modes de déposition des odeurs par frottage de certaines parties du corps contre des objets ou le sol chez le Spermophile à mante dorée (*Spermophilus lateralis*) sont décrits en détails. On distingue trois grandes catégories de frottage: 1) le frottage du menton, 2) le frottage de la région bucco-jugale et 3) le frottage du dos. Les circonstances entourant la manifestation de ces trois types de frottage corporel sont ensuite analysées. Dans la discussion, la comparaison des résultats de cette étude aux données qu'on possède actuellement sur les autres Sciuridés, permet la formulation d'une hypothèse sur l'évolution du marquage dans ce groupe. Les mouvements de marquage par frottages corporels et les glandes impliquées auraient évolué séparément pour aboutir à un marquage passif, puis actif par la suite, des lieux occupés par un animal. Puis avec le développement des systèmes sociaux chez certaines espèces de Sciuridés, le frottage de la région bucco-jugale a évolué graduellement vers une utilisation accrue au cours des relations sociales. Parallèlement ou subséquentement le message chimique n'est plus déposé sur des objets, mais transmis directement au vis-à-vis par reniflement inter-individuel.

Abstract

A detailed description of scent marking patterns by body rubbing against objects or on the ground in the golden-mantled ground squirrel (*Spermophilus lateralis*) is presented. Three types of body rubbing are used: 1) chin rubbing, 2) mouth-cheek rubbing and 3) back rubbing. The circumstances surrounding the execution of those three types of body rubbing are then analysed. In the discussion, by comparison of those observations with that on other Sciurids, an hypothesis on the evolution of scent marking in this group is put forward. The movements involved in scent marking by body rubbing and the corresponding scent glands seem to have evolved independently towards passive marking, later modified in active marking, of the area occupied by each animal. Then, with the complexification of the social system in some Sciurid species, mouth-cheek rubbing occurred more and more frequently during social encounters. Concurrently or subsequently, the chemical message is no more deposited on objects but directly transmitted through smelling of conspecifics.

Introduction

Le Spermophile à mante dorée (*Spermophilus lateralis*) est un rongeur appartenant à la famille des Sciuridés

et plus particulièrement au groupe des écureuils terrestres. Cette espèce diurne vit en montagne dans l'ouest de l'Amérique du Nord. On retrouve ce Spermophile aussi bien au-dessus de

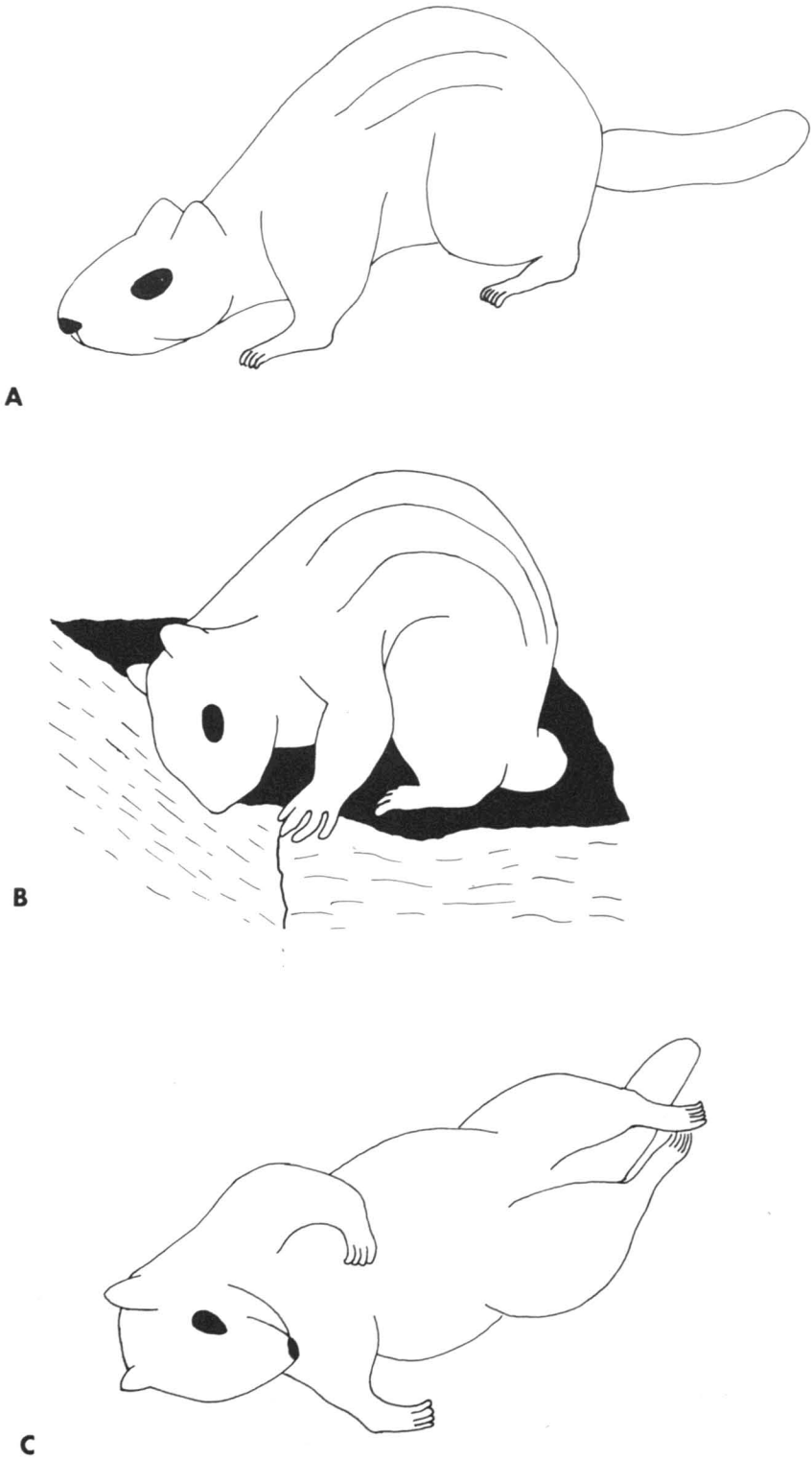


Figure 1. Frottage de différentes parties du corps contre le sol ou un objet: a) le menton, b) la région bucco-jugale et c) le dos.

la limite des arbres dans la toundra alpine que dans les vallées où il fréquente de préférence les éboulis rocheux. Son organisation sociale, en nature, n'a été que très peu étudiée (Wirtz, 1967; Ferron, observations personnelles). Comparativement aux autres Spermophiles, il est moins social que le Spermophile de Colombie, le Spermophile arctique et le Spermophile de Richardson, tandis qu'il le serait davantage que le Spermophile de Franklin (Kivett, Murie et Steiner, 1976). Les relations sociales, chez le Spermophile à mante dorée sont relativement peu fréquentes en nature et peuvent être aussi bien de nature agonistique que cohésive ou neutre. Il est intéressant de noter que plusieurs individus peuvent fréquenter les mêmes lieux mais, en règle générale, à des moments différents de la journée (Ferron, observations personnelles). Les caractéristiques de l'organisation sociale chez cette espèce nous apparaissent donc pour l'instant encore assez confuses.

Le présent travail porte sur un point bien particulier du comportement social de cette espèce: le frottage de certaines parties du corps contre des objets ou le sol avec déposition possible de marques odoriférantes. Ces régions corporelles sont le menton, les côtés du museau et le dos. (fig. 1).

Méthode

Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un programme de recherche sur l'éthologie de *Spermophilus lateralis* dans les montagnes Rocheuses du sud-ouest de l'Alberta (Bow-Crow Forest Reserve). Un groupe (19 individus) localisé à Lineham Creek à environ 1700 m d'altitude a reçu une attention particulière.

Tous les individus de ce groupe furent capturés, recensés et marqués

pour identification rapide sur le terrain. Chaque animal a reçu une bague de marquage numérotée à chaque oreille; un disque de couleur inséré dans une de ces bagues permettait l'observation à distance, tandis que l'autre permettait de reconnaître l'individu marqué dans les cas où la bague portant le disque était perdue.

La période d'observation en nature s'est étendue de mai à août en 1975 et de mai à juillet en 1976.

La description du comportement de marquage a été faite grâce à des observations directes à l'aide de jumelles 7×35 ou d'un télescope équipé d'un zoom de 20× à 45× et par analyse de documents photographiques et cinématographiques. Des données quantitatives sur la durée des mouvements à l'intérieur des divers types de frottage ont été tirées des séquences filmées.

Parallèlement, une étude des circonstances entourant la manifestation des différents types de marquage a été réalisée en dictant sur magnétophone le déroulement de toutes les activités des animaux sous observations. Toutes les séquences comportant le frottage de certaines parties du corps contre des objets ou le sol ont été transcrites sur fiche et finalement compilées sous forme de tableau (tableau I).

Résultats

DESCRIPTION DES DIFFÉRENTS TYPES DE FROTTEGE CORPOREL

Frottage du menton

Le frottage du menton contre un objet se produit assez rarement de façon indépendante des autres formes de marquage. Il est la plupart du temps assez difficile de déterminer si le menton est effectivement frotté contre un objet ou non.

Parfois le frottage du menton n'apparaît que comme mouvement de transition dans le frottage alternatif des côtés de la face.

Des études récentes (Kivett, 1975; Kivett, Murie et Steiner, 1976), sur les glandes à odeur des Spermophiles, n'ont signalé aucune glande d'intérêt sur la région mentonnière.

Le frottage du menton ne jouerait donc aucun rôle dans la production

d'odeur. L'origine possible de ce mouvement sera traitée plus loin.

Frottage de la région bucco-jugale

Gestes préparatoires. Très souvent, le reniflement de la surface sur laquelle l'animal va se frotter précède le comportement de frottage de la région bucco-jugale. Comme il est régulier d'observer l'utilisation de lieux communs de marquage par plusieurs mem-

TABLEAU I

Circonstances entourant la manifestation des différents types de frottage chez *Spermophilus lateralis*.

Circonstances	Frottage du museau				Frottage du dos				Frottage du menton				Grand total
	♂	♀	I	Total	♂	♀	I	Total	♂	♀	I	Total	
Alimentation													
— avant	2		2	4									
— après					1	1		2					
— durant						1		1					
Confort													
— Toilettage													
• avant	1	1		2	1	1		2					
• après	2	4		6		2	1	3					
• durant		9		9		13	1	14					
— Avant repos			1	1									
— Étirement													
• avant		5		5		2	1	3					
• après		1		1		2		2					
Sous-Total	5	19	4	28 39,4%	1	22	3	27 49,1%					55 43,0%
Social													
— Agression													
• avant	1			1									
• après	1	4		5	1	1		2					
— Cohésion ou tolérance													
• avant	2			2									
• après	3			3									
— À l'endroit où se trouvait un congénère quelques instants auparavant	3			3									
Sous-total	10	4		14 19,7%	1	1		2 3,6%					16 12,5%
Durant des activités d'exploration et/ou de déplacement	18	10	1	29 40,8%	2	20	4	26 47,3%	1		1	2 100%	57 44,5%
Grand total	33	33	5	71 55,5%	5	43	7	55 43,0%	1		1	2 1,5%	128 100%

I: sexe inconnu

bres d'une population locale de Spermophiles à mante dorée, et cela à l'intérieur d'une même journée, il y a tout lieu de croire que l'odeur de la marque précédente a une influence sur le comportement de l'individu qui sent.

Lorsque l'endroit senti a une texture meuble, l'animal gratte parfois le sol avant de marquer. Ce geste sert peut-être à éliminer la marque chimique précédente.

Glandes impliquées. Quay (1965), Kivett (1975) et Kivett, Murie et Steiner (1976) ont étudié les glandes buccales situées aux commissures des lèvres, chez plusieurs espèces de Sciuridés. Chez le Spermophile à mante dorée, ces glandes sont unilobées. Ce sont les sécrétions en provenance de ces glandes qui seraient déposées lors du frottage de la région bucco-jugale sur des objets.

Mouvements en rapport avec la déposition des odeurs. Le frottage du museau le plus simple consiste dans le passage d'un seul côté de la face contre un objet (fig. 2). Les produits de sécrétion d'une seule glande sont alors déposés. Le temps d'exécution de ce frottage est très court: $\bar{X}=0,39$ sec., $N = 8$.

Parfois les deux côtés de la face sont frottés en succession. Plus rarement, le Spermophile à mante dorée frotte une deuxième fois un côté de la face lors d'une même séquence. Ces frottages plus élaborés demeurent quand même assez brefs: $\bar{X}=2,00$ sec., $N = 3$.

Souvent le frottage d'un côté de la face est inséré dans une séquence plus complète de marquage impliquant le dos et qui se traduit par un mouvement hélicoïdal de l'animal (= «body twist») (fig. 3). Nous reviendrons sur l'analyse

de ce mouvement lors de la description du frottage du dos.

Lieux d'exécution. Le frottage de la région bucco-jugale peut se faire dans des endroits poussiéreux; c'est habituellement dans de telles circonstances que ce geste est intégré dans un mouvement hélicoïdal plus complexe. Mais le frottage de la région bucco-jugale dans le sol meuble n'est pas toujours lié à ce mouvement plus élaboré; il peut être accompli indépendamment du frottage du dos.

Lorsque l'animal se trouve dans un lieu rocailleux, c'est le plus souvent le frottage de la région bucco-jugale qui est utilisé pour déposer des odeurs. L'animal se place sur la surface à marquer et à partir d'une posture à quatre pattes, frotte le museau sur l'objet devant lui. S'il ne peut se placer dans une telle posture, ce qui est relativement peu fréquent, il utilisera le dos comme on le verra plus loin.

Frottage du dos.

Gestes préparatoires. Le frottage du dos contre un objet ou une surface est fréquemment précédé du reniflement de l'endroit qui sera marqué et parfois aussi du grattage du sol si la texture le permet. Les gestes préparatoires sont donc les mêmes que pour le frottage de la région bucco-jugale.

Glandes impliquées. Hatt (1926), Kivett (1975) et Kivett, Murie et Steiner (1976) ont mis en évidence l'existence d'une région glandulaire dorsale chez le Spermophile à mante dorée. Cette région en forme de spatule est située entre les épaules. Ce sont les sécrétions produites par les glandes apocrines de cette région qui sont déposées par frottage du dos.

Mouvements en rapport avec la déposition des odeurs - lieux d'exé-

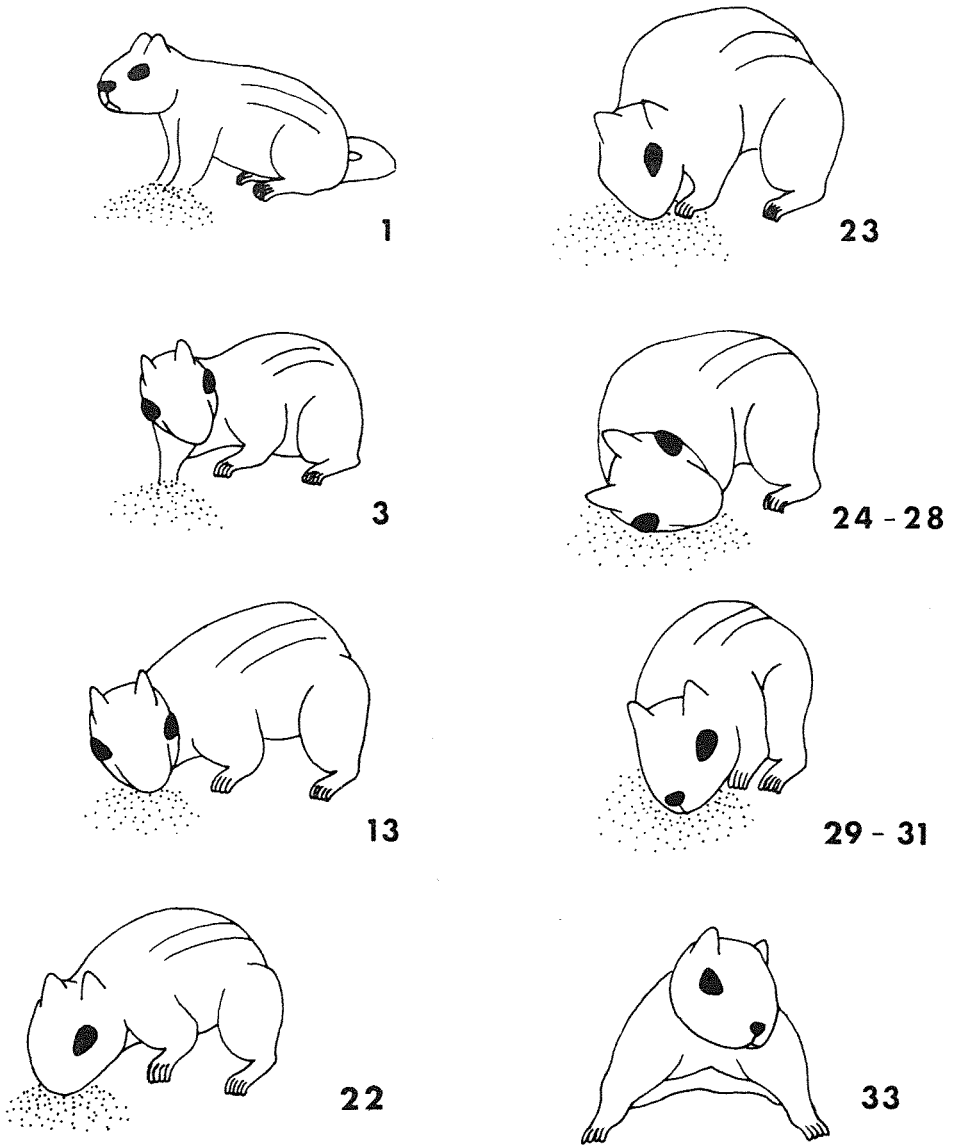


Figure 2. Frottage de la région bucco-jugale contre le sol: 1-13: approche; 22-23: reniflement; 24-31: frottage; 33: fin du mouvement. (Les chiffres indiquent l'ordre des images dans la séquence filmée à 18 ips).

cution. Deux types de mouvements sont utilisés pour exécuter un frottage du dos selon la nature de la surface à marquer.

Si la surface est meuble, le Spermophile à mante dorée commence presque invariablement par frotter un côté de la face contre le sol puis tourne graduellement sur le dos par un mouve-

ment hélicoïdal tout en avançant légèrement. Assez souvent l'animal effectue simultanément une rotation par rapport à la position de départ (fig. 3). Ceci a peut-être pour effet d'assurer un transfert plus efficace des substances chimiques sur la surface à marquer. Le mouvement hélicoïdal complet est rapide: $\bar{X} = 1,28$ sec., $N = 9$.

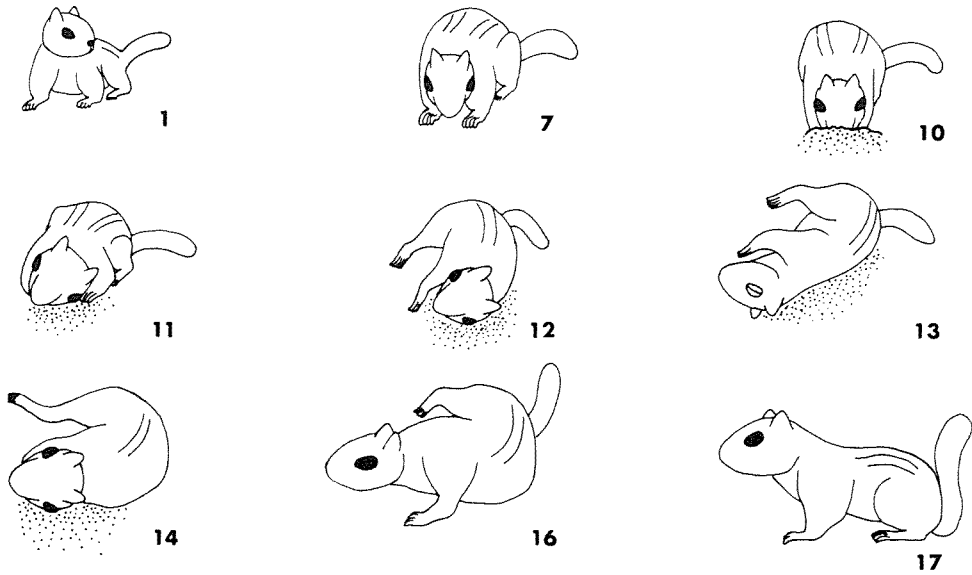


Figure 3. Frottage par mouvement hélicoïdal (= "body-twist"). 1-7: approche et reniflement; 10: frottage du menton; 11: frottage de la région bucco-jugale; 12: frottage de l'épaule; 13-14: frottage du dos; 16-17: fin du mouvement. (Les chiffres indiquent l'ordre des images dans la séquence filmée à 18 ips).

En quelques occasions, l'animal exécutant ce comportement sur un plan incliné a profité de la pente pour glisser brièvement sur le dos tout en faisant son mouvement hélicoïdal.

L'autre type de mouvement utilisé pour déposer des odeurs venant des glandes dorsales est utilisé pour marquer des endroits surélevés, hors de portée du frottage par le museau. L'animal s'arc-boute plus ou moins tout en orientant le dos vers la surface à marquer; durant tout ce temps l'animal avance, produisant ainsi le frottement du dos contre la surface; ce qui favorise le transfert des produits de sécrétion (fig. 4). Le mouvement est plus court que pour l'autre type de frottage du dos: $\bar{X} = 0,58$ sec., $N = 4$.

CIRCONSTANCES ENTOURANT LA MANIFESTATION DES DIFFÉRENTS TYPES DE FROTTAGE

Une analyse détaillée des circonstances entourant la manifestation des différents types de marquage a été

réalisée (tableau I). Les cas où le frottage du museau faisait partie intégrante d'une séquence de mouvement hélicoïdal avec frottage du dos, n'ont été enregistrés qu'une seule fois sous la rubrique «*Frottage du dos*». Les deux types de frottage du dos ont été groupés dans la même catégorie dans ce tableau; à noter toutefois que seulement 2 des 55 cas analysés ont été du frottage du dos contre des objets surélevés. De cette étude, il ressort que: 1) une bonne partie des comportements de frottage du museau et/ou du dos a lieu en rapport avec des activités de confort; 2) une autre partie des frottements corporels, beaucoup moins importante, a lieu en rapport avec des activités d'alimentation et pourrait conséquemment servir d'activité de toilette et/ou de marquage des lieux d'alimentation; 3) le frottage du museau est aussi utilisé au cours de certaines rencontres sociales tandis que le frottage du dos ne l'est que rarement; 4) les trois types de frottage (museau, dos et

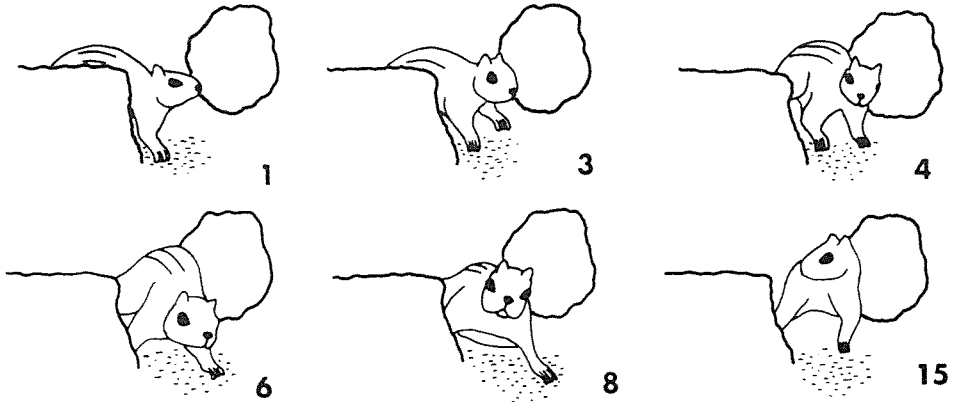


Figure 4. Frottage du dos contre un objet surélevé. 1: reniflement; 3: approche; 4-8: frottage du dos; 15: fin du mouvement. (Les chiffres indiquent l'ordre des images dans la séquence filmée à 18 ips).

menton) sont aussi utilisés durant les activités d'exploration et/ou de déplacement; 5) le frottage du menton n'est pratiquement jamais utilisé comme activité indépendante des autres types de frottage; 6) le frottage du museau est le type de mouvement le plus utilisé soit 71 fois de façon isolée et 53 fois dans des séquences de mouvements hélicoïdaux, puisque seulement 2 des 55 frottages du dos enregistrés n'ont impliqué que des mouvements du dos vers des objets surélevés.

Discussion

COMPARAISON AVEC L'ÉCUREUIL ROUX (*TAMIASCIURUS HUDSONICUS*)

Une étude similaire a été réalisée sur les circonstances entourant le frottage du museau chez l'Écureuil roux, dans un groupe de 6 individus (Ferron, 1976). Le frottage du dos n'a pas été considéré pour cette espèce à cause de sa rareté et de son lien obligatoire avec le toilettage.

Les résultats sont présentés dans le tableau II. La répartition des circons-

TABLEAU II

Comparaison de l'utilisation du frottage corporel par *Spermophilus lateralis* et *Tamiasciurus hudsonicus*.

Circonstances	<i>Spermophilus lateralis</i>			<i>Tamiasciurus hudsonicus</i>
	Frottage du museau	Frottage du dos	Grand total	Frottage du museau
En rapport avec des activités de confort et d'alimentation	28 39,4%	27 49,1%	55 43,7%	513 62,5%
En rapport avec des activités sociales	14 19,7%	2 3,6%	16 12,7%	13 1,6%
Durant des activités d'exploration et/ou de déplacement	29 40,8%	26 47,3%	55 43,7%	293 35,7%
Durant des activités ludiques	—	—	—	2 0,2%
GRAND TOTAL	71	55	126	821

tances entourant l'exécution du frotage du museau chez le Spermophile à mante dorée diffère sensiblement des données obtenues pour le même comportement chez l'Écureuil roux. Cependant la distribution des cas de frotage du dos chez le Spermophile à mante dorée se rapproche relativement plus des observations faites sur le frotage du museau chez l'Écureuil roux.

Ceci suggère que le frotage du dos chez le Spermophile à mante dorée remplirait des fonctions similaires au frotage du museau chez l'Écureuil roux. Quant au frotage du museau chez le Spermophile à mante dorée, la principale différence dans la manifestation de cette forme de comportement vient du fait qu'il est davantage utilisé dans des situations sociales que ne l'est le frotage du dos.

HYPOTHÈSE SUR L'ÉVOLUTION DU MARQUAGE CHEZ LES SCIURIDÉS

Le tableau III résume l'hypothèse avancée dans ce paragraphe.

Le frotage de certaines parties du corps contre le sol a été noté comme activité de toilettage chez plusieurs espèces d'écureuils aussi bien terrestres qu'arboricoles (*Spermophilus armatus*, Balph et Stokes, 1963; *Spermophilus columbianus* et *Spermophilus undulatus*, Steiner, 1974; *Sciurus carolinensis*, Horwich, 1972; *Tamiasciurus hudsonicus*, Ferron, 1976; et *Spermophilus lateralis*). Souvent ces activités de frotage se succèdent en séquence comme les autres activités de toilettage auxquelles elles sont d'ailleurs souvent rattachées. Ces considérations, ainsi que le fait que ces activités de frotage sont encore très souvent exécutées dans un contexte de confort chez des espèces plus proches du type primitif arboricole, portent à croire que les mouvements de frotage du museau en général et de frotage du dos

par mouvement hélicoïdal du corps au sol étaient, à l'origine, des activités de confort uniquement. Le frotage du menton est demeuré à ce stade d'activité de confort et n'est utilisé dans les séances de marquage que comme partie d'une séquence de mouvements empruntés globalement au comportement de toilettage pour des fins de transfert d'odeurs.

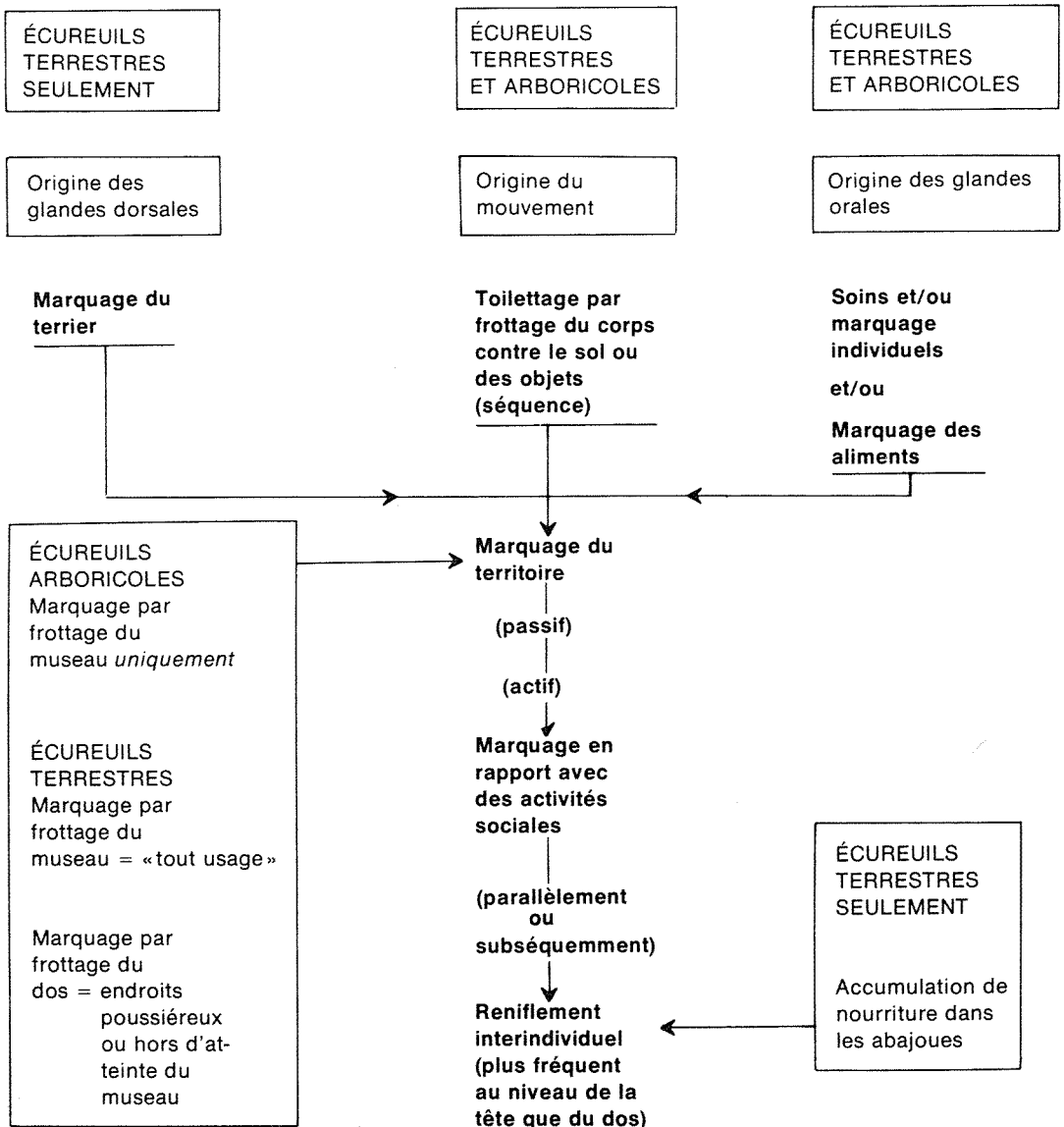
Les glandes apparues aux endroits stratégiques qu'on a mentionnés plus haut auraient évolué indépendamment pour d'autres raisons. Chez les Sciuridés terrestres, les glandes dorsales seraient apparues comme moyen de marquer passivement les terriers chez ces animaux au mode de vie fouisseur (Kivett, Murie et Steiner, 1976). C'est pour cette même raison que ces glandes n'ont pas évolué chez les Sciuridés arboricoles.

L'origine des glandes orales est moins claire. La première hypothèse et, à mon avis, la plus plausible, est que des pressions sélectives agissant en vue d'une meilleure identification des aliments transportés dans la bouche et amassés dans des caches auraient favorisé l'apparition des glandes buccales (Steiner, 1975; Kivett, Murie et Steiner, 1976). Mais il est aussi possible que l'évolution de ces glandes buccales soit le résultat de pressions sélectives en vue d'une meilleure identification chimique individuelle (e.g. entre voisins territoriaux). Les espèces qui possèdent ces glandes utilisent aussi leurs pattes antérieures pour répandre les produits de sécrétion de ces glandes buccales sur la majeure partie de la tête (Steiner, 1973; Ferron, 1976). Dans un cas comme dans l'autre, c'est le besoin d'une substance chimique d'identification qui est invoqué comme pression sélective et c'est pourquoi il est probable que l'apparition des glandes buccales est la résultante de plusieurs forces sélectives agissant simultanément.

Une fois ces glandes en place, des substances chimiques ont commencé à être transmises passivement lors des activités de toilette et à identifier les lieux utilisés par chaque animal. Puis le marquage est devenu «actif», au sens où il n'était plus en relation obligatoire avec des activités de confort. Le passage à une phase active de marquage comme étape évolutive subséquente à

l'utilisation en rapport avec la fonction d'origine a aussi été signalée par Kivett, Murie et Steiner (1976). C'est probablement à ce moment que les écureuils terrestres ont commencé à utiliser le frottement du dos pour marquer des endroits hors d'atteinte du museau. Chez les écureuils arboricoles, l'absence de glandes dorsales implique que tout le marquage se fait par frot-

TABLEAU III
Hypothèse sur l'évolution du marquage chez les Sciuridés.



tage du museau. Non seulement l'absence d'un mode de vie fouisseur mais aussi l'incapacité physique à réaliser du frottement du dos dans les arbres n'ont pas favorisé l'évolution de glandes dorsales et conséquemment du marquage par frottement du dos chez les espèces arboricoles.

Certaines espèces de Sciuridés ont développé des systèmes sociaux augmentant le nombre de contacts sociaux entre individus. Chez ces espèces, le marquage du dos a conservé sa fonction de marquage des lieux occupés tandis que le frottement du museau a commencé à être utilisé durant les rencontres sociales (cette tendance a non seulement été notée dans le présent travail, mais aussi par comparaison de plusieurs espèces de Spermophiles ayant des degrés différents de tendance sociale: Kivett, Murie et Steiner, 1976).

Parallèlement ou subséquemment à l'utilisation du marquage chimique dans un contexte social, le flairage des substances chimiques a commencé à se faire directement sur le partenaire sans passer par l'intermédiaire d'un substrat de transfert. Déjà amorcée à l'étape précédente, la tendance à utiliser surtout la région bucco-jugale dans un contexte social se poursuit. C'est en effet au niveau de la tête que sont concentrées les activités de reconnaissance (olfaction et «baisers»), de toilette sociale et d'échanges de nourriture (entre la mère et les jeunes): voir les revues faites par Ferron (1974) et Steiner (1975). Chez les Sciuridés terrestres, la possession d'abajoues pour le transport de la nourriture et l'inspection du contenu buccal par d'autres membres du groupe a probablement renforcé davantage l'intérêt porté à la bouche (Steiner, 1975; Kivett, Murie et Steiner, 1976).

Les mouvements de marquage par frottements corporels et les glandes impliquées auraient donc évolué séparément pour aboutir à un marquage passif, puis actif par la suite, des lieux occupés par un animal. Puis le frottement de la région bucco-jugale a évolué graduellement vers une utilisation accrue au cours des relations sociales. Parallèlement ou subséquemment, le message chimique à transmettre n'est plus déposé sur des objets, mais transmis directement au vis-à-vis par olfaction sociale.

Remerciements

Cette étude a été rendue possible grâce à une bourse post-doctorale du Conseil national de recherches du Canada accordée à l'auteur en 1975 et à une subvention de recherche (A-0093) du même organisme pour 1976. L'Université d'Alberta a fourni des véhicules et du matériel. De vifs remerciements sont adressés au professeur A.L. Steiner qui a non seulement apporté une aide matérielle appréciable mais a contribué par ses judicieux conseils et commentaires à la réalisation de ce travail. J'offre aussi mes remerciements à J. Prescott et Y. Jean, pour leur assistance sur le terrain, et à Jeannine Ferron pour sa contribution à la préparation du manuscrit.

Références

- BALPH, D.F. and A.W. STOKES, 1963. On the ethology of a population of Uinta ground squirrels. — *Am. Midl. Nat.*, 69: 106-126.
- FERRON, J., 1974. Étude éthologique de l'Écureuil roux d'Amérique, *Tamiasciurus hudsonicus*. — Thèse de doctorat, Université de Montréal, Montréal, Québec, 311 p.
- FERRON, J., 1976. Comfort behavior of the red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*). — *Z. Tierpsychol.*, 42: 66-85.
- HATT, R.T., 1926. A new dorsal gland in the ground squirrel, *Callospermophilus*, with a note on its anal gland. — *J. Morph. Physiol.*, 42: 441-451.
- HORWICH, R.H., 1972. The ontogeny of social behavior in the gray squirrel (*Sciurus carolinensis*). — *Advances in Ethology* (Beihefte zur *Z. Tierpsychol.*), 8: 1-103.

- KIVETT, V.K., 1975. Variations in integumentary gland activity and scent marking in Columbian ground squirrels (*Spermophilus c. columbianus*). — Thèse de Ph.D., non publiée, Université d'Alberta, Edmonton, Alberta, 133 p.
- KIVETT, V.K., J.O. MURIE and A.L. STEINER, 1976. A comparative study of scent-gland location and related behavior in some north-western nearctic ground squirrel species (Sciuridae): an evolutionary approach. — *Can. J. Zool.*, 54: 1294-1306.
- QUAY, W.B., 1965. Comparative survey of the sebaceous and sudoriferous glands of the oral lips and angle in rodents. — *J. Mammal.*, 46: 441-451.
- STEINER, A.L., 1973. Self - and allo-grooming behavior in some ground squirrels (Sciuridae), a descriptive study. — *Can. J. Zool.*, 51: 151-161.
- STEINER, A.L., 1974. Body-rubbing, marking, and other scent-related behavior in some ground squirrels (Sciuridae), a descriptive study. — *Can. J. Zool.*, 52: 889-906.
- STEINER, A.L., 1975. "Greeting" behavior in some Sciuridae, from an ontogenic, evolutionary and socio-behavioral perspective. — *Naturaliste can.*, 102: 737-751.
- WIRTZ, J.H., 1967. Social dominance in the golden-mantled ground squirrel, *Citellus lateralis chrysodeirus* (Merriam). — *Z. Tierpsychol.*, 24: 342-350.

CROISSANCE, RÉGIME ALIMENTAIRE ET FÉCONDITÉ DES ESTURGEONS *ACIPENSER FULVESCENS* RAFINESQUE DU BASSIN HYDROGRAPHIQUE DE LA GRANDE RIVIÈRE (QUÉBEC)

Étienne MAGNIN

*Laboratoire d'écologie de la S.E.B.J.,
Université de Montréal C.P. 6128, Montréal.*

Résumé

Cette étude est basée sur l'examen de 66 spécimens d'esturgeon de lacs pêchés durant l'été 1973 dans le bassin hydrographique de La Grande Rivière. L'âge des individus a été déterminé sur les coupes transversales du premier rayon de la nageoire pectorale. La croissance des esturgeons de La Grande Rivière est très lente. Nous donnons quelques résultats sur le régime alimentaire et la fécondité de ces poissons.

Abstract

This study is based on the examination of 127 specimens of the lake sturgeon collected during the summer 1973 in the La Grande Rivière Basin. Age determination were made on transverse sections of the first ray of pectoral fin. Growth of sturgeon in the La Grande Rivière is very slow. Some results on the diet and fecundity are given.

Introduction

Au cours de l'été 1973, les biologistes du service Environnement de la Société d'énergie de la baie James¹ ont pêché des esturgeons de lac *Acipenser fulvescens* Raf. dans le bassin hydrographique de La Grande Rivière. L'étude de ces spécimens nous a permis de compléter les connaissances que nous avons acquises précédemment sur les esturgeons de la rivière Nottaway qui se jette aussi dans la baie de James, et en particulier sur la croissance (Magnin, 1964, 1965), la nourriture (Magnin et Harper, 1970) et la reproduction (Magnin, 1966a et b). Les esturgeons de La Grande Rivière se trouvent en effet à la limite nord de leur répartition géographique (Saint-Charles et Roy, 1974; Hazel et Mauffette, 1974).

Matériel et méthodes

Les 66 individus qui composaient l'échantillon ont été pêchés aux filets maillants dans La Grande Rivière ou dans son affluent la Kanaaupscow (54°N, 76°W). Ils mesuraient de 57 à 103 cm et pesaient de 0,6 à 5 kg. L'âge de chaque spécimen a été déterminé sur une coupe mince (1/2 mm) effectuée sur le premier rayon de la nageoire pectorale, le plus près possible de sa base (Magnin, 1962). Examinée en diascopie au microscope stéréoscopique (X25), cette coupe montre des alternances de zones opaques larges, correspondant à la croissance estivale rapide, et de zones transparentes étroites, correspondant à la croissance hivernale lente ou nulle. Le nombre de ces dernières zones ou annuli nous donne le groupe d'âge (I,

¹ Graphie officielle des textes de loi.

TABLEAU I

Croissance en longueur des *Acipenser fulvescens* de moins de 20 ans du bassin de La Grande Rivière.

N	Groupe d'âge	\bar{L} capt. (extr.)	\bar{L} rétrocalculée à la formation des annuli																		
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
3	XIII	592 (568-626)	278	353	424	469	489	513	525	544	555	567	571	583	588						
1	XIV	652	271	405	448	465	481	559	577	595	607	617	624	629	638	652					
3	XV	667 (642-701)	241	322	424	479	514	543	557	585	599	615	629	644	650	657	663				
2	XVII	663 (652-674)	200	372	435	475	508	528	546	567	586	610	623	634	641	648	653	661	663		
6	XVIII	705 (622-755)	223	362	435	503	540	564	586	603	617	630	644	655	663	672	679	685	691	701	
2	XIX	655 (646-663)	227	287	353	421	472	504	518	540	560	585	604	611	621	629	636	641	648	650	653
Moyenne générale des L I.C. 95%			237 ±24	348 ±28	422 ±29	478 ±25	510 ±29	540 ±25	557 ±26	578 ±22	592 ±24	608 ±23	620 ±22	631 ±23	638 ±23	658 ±23	665 ±24	671 ±32	676 ±31		

N, nombre de spécimens utilisés pour le rétrocalcul.

 \bar{L} , longueur totale moyenne à la capture (capt.) ou rétrocalculée en mm.

I.C., intervalle de confiance.

II, etc.) auquel appartient le poisson. Nous avons ensuite calculé, par la méthode des moindres carrés, la relation qui existait entre la longueur totale L (en mm) des esturgeons et le rayon r (en mm) de la coupe agrandie :

$$L = 357,5 + 3,27 r \quad (r = 0,60)$$

Cette équation nous a permis de rétrocalculer la longueur qu'avaient les esturgeons lors de la formation des divers annuli. Ces rétrocalculs n'ont cependant été faits qu'avec les esturgeons de 13 à 19 ans (17 spécimens) et non les plus âgés : en effet la lecture de l'âge devient de plus en plus difficile et de moins en moins certaine à mesure que le nombre d'annuli augmente ; d'autre part, ces annuli sont alors de plus en plus rapprochés et il est difficile d'estimer la distance qui sépare deux annuli successifs sur les coupes de rayons de nageoire. Pour les poissons plus âgés nous avons simplement calculé la moyenne des longueurs des spécimens aux différents groupes d'âge.

Pour estimer la croissance en masse des esturgeons de moins de 20 ans, nous avons d'abord calculé l'équation donnant la masse en fonction de la longueur totale et, grâce à cette équation, nous avons calculé la masse d'après la longueur estimée aux différents groupes d'âge. Pour les esturgeons de plus de 20 ans, nous avons simplement calculé la masse moyenne des individus appartenant aux différents groupes d'âge.

La nourriture des esturgeons de La Grande Rivière a été étudiée par la méthode du dénombrement (nombre d'organismes de divers types en pourcentage du nombre total d'organismes trouvés dans l'ensemble des contenus stomacaux) et par la méthode d'occurrence des fréquences (nombre de poissons contenant tel type de proie en pourcentage du nombre total de poissons examinés). Ces études ont été faites au la-

boratoire d'écologie de la S.E.B.J. par F. Dufort et G. Méthot (1975). Nous y avons ajouté les résultats de l'analyse des contenus stomacaux de 15 esturgeons pris dans la rivière Opinaca, située un peu au sud de La Grande Rivière.

La fécondité a été calculée par la méthode pondérale chez le seul spécimen dont les ovaires étaient proches de la maturité.

Résultats

CROISSANCE EN LONGUEUR

Le tableau I donne les longueurs moyennes qu'auraient eues les esturgeons de moins de 20 ans lors de la formation des divers annuli de croissance sur le premier rayon de la nageoire pectorale. Le tableau II donne les longueurs moyennes des esturgeons des divers groupes d'âge au moment de leur capture. Ces deux tableaux sont illustrés à la figure 1 qui donne aussi les longueurs

TABLEAU II

Croissance en longueur des *A. fulvescens* de plus de 20 ans du bassin de La Grande Rivière.

Groupe d'âge	N	L (extrêmes) en mm
XX	8	721 (634-809)
XXI	3	755 (730-774)
XXII	3	765 (740-785)
XXIII	2	742 (728-755)
XXIV	4	775 (730-805)
XXV	1	775
XXVI	3	814 (770-850)
XXVII	1	740
XXX	1	840
XXXI	2	780 (740-820)
XXXII	2	790 (770-810)
XXXIII	1	875
XXXIV	1	940
XXXV	4	956 (880-1 025)
XXXVI	1	1 330
XXXVII	1	860
XXXVIII	1	1 080

N, nombre de spécimens; \bar{L} , longueur totale moyenne

extrêmes calculées ou observées. De ces tableaux et de cette figure ressortent les observations suivantes: 1) Il y a de grandes variations individuelles dans la croissance en longueur des esturgeons de La Grande Rivière. 2) Le plus vieux spécimen pêché avait 38 ans. 3) La croissance en longueur des esturgeons de cette région peut être schématisée ainsi : 35 cm à 2 ans, 50 cm à 5 ans,

60 cm à 10 ans, 72 cm à 20 ans, 80 cm à 30 ans et environ 85 cm à 40 ans.

CROISSANCE EN MASSE

À partir de 55 esturgeons de La Grande Rivière dont nous connaissons la masse et la longueur, nous avons calculé l'équation de régression donnant le logarithme de la masse M exprimée en

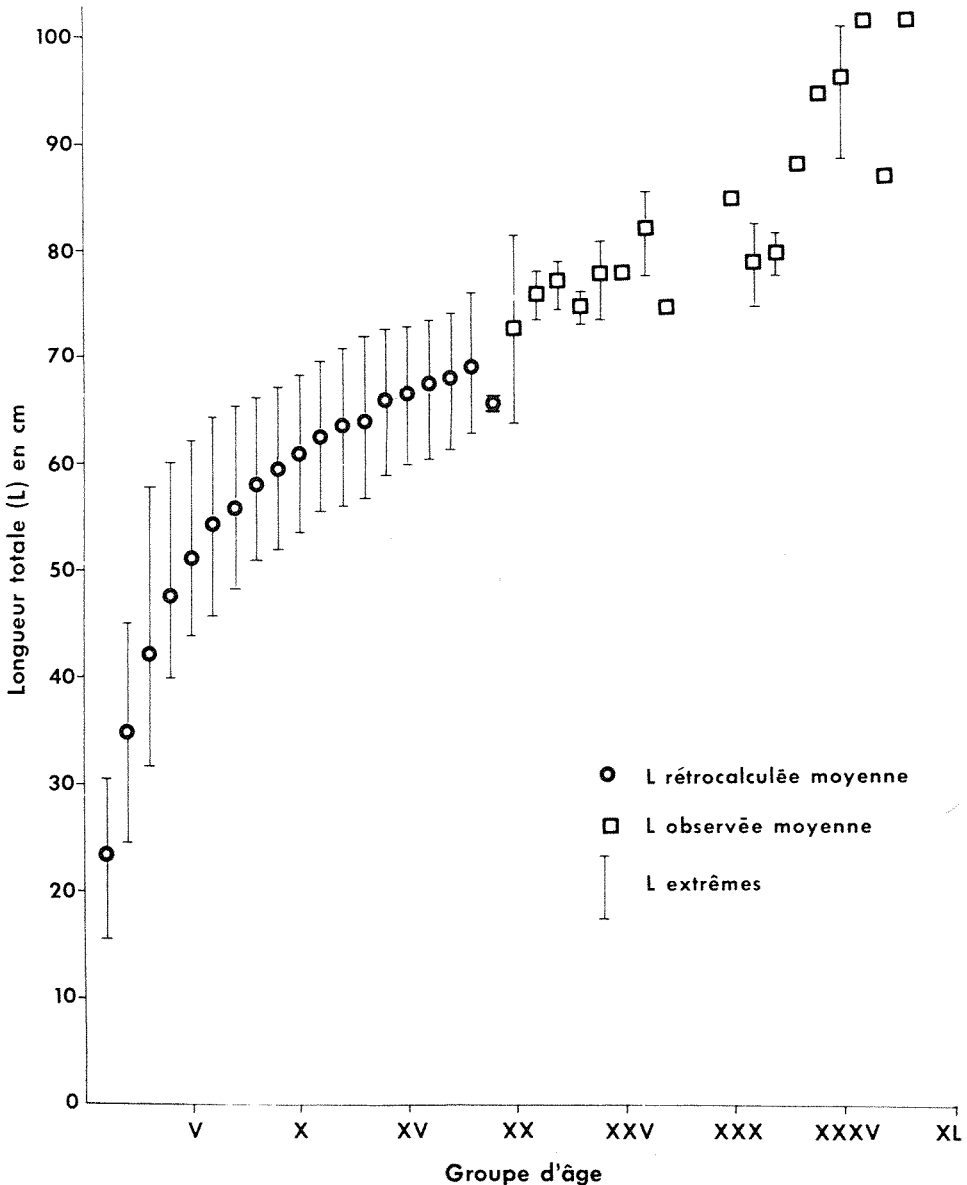


Figure 1. Croissance en longueur des esturgeons de La Grande Rivière.

g en fonction du logarithme de la longueur totale L exprimée en mm; nous avons obtenu l'équation :

$$\log N = - 6,790 + 3,488 \log L$$

La croissance en masse des esturgeons de La Grande Rivière peut être étudiée à partir des observations et des calculs consignés dans le tableau III et

TABLEAU III

Croissance en masse des *A. fulvescens* de La Grande Rivière. N, nombre de spécimens, M, masse moyenne; M calc., masse moyenne calculée à partir des longueurs moyennes obtenues par rétrocalcul pour les poissons de moins de 20 ans.

Groupe d'âge	N	Masse à la capture M (extrêmes) en g	M. calc.
I			29
II			113
III			221
IV			342
V			429
VI			523
VII			583
VIII			663
IX			721
X			791
XI			846
XII			900
XIII	3	814 (621-970)	935
XIV	1	900	1 036
XV	3	1243 (1 150-1 360)	1 074
XVI	0		1 114
XVII	3	1 150 (1 000-1 250)	1 143
XVIII	7	1 389 (600-1 960)	1 215
XIX	2	1 080 (960-1 200)	1 014
XX	8	1 540 (600-2 100)	
XXI	2	1 567 (750-2 000)	
XXII	3	1 678 (800-2 210)	
XXIII	2	1 675 (1 450-1 900)	
XXIV	4	1 978 (1 900-2 010)	
XXV	1	2 400	
XXVI	3	2 473 (1 800-3 100)	
XXVII	1	2 433	
XXX	1	2 650	
XXXI	2	2 400 (1 800-3 000)	
XXXII	2	2 203 (2 105-2 300)	
XXXIII	1	2 500	
XXXIV	1	4 100	
XXXV	4	3 975 (2 900-5 000)	
XXXVII	1	3 900	
XXXVIII	1	7 220	

illustrés par la figure 2. On peut la schématiser ainsi: les esturgeons de La Grande pèsent 100 g à 2 ans, 700 g à 10 ans, 1,500 g à 20 ans, 3,000 g à 30 ans et 6,000 g à 40 ans. Il faut noter cependant que les variations individuelles sont encore plus prononcées pour la masse que pour la longueur.

NOURRITURE

Le tableau IV montre qu'au mois de juillet, dans La Grande Rivière, les esturgeons utilisent surtout les mollusques Pélécytopodes (29% du nombre total des proies), les larves d'Ephéméroptères (23%), les mollusques Gastéropodes (15%), les larves de Trichoptères (12%) et les larves de Diptères (11%). Dans les contenus stomacaux des esturgeons de la rivière Opinaca pris en juin on trouve, par ordre d'importance décroissante, les larves d'Ephéméroptères (68%), les larves de Diptères (14%) et les larves de Trichoptères (8.4%).

FÉCONDITÉ

La seule femelle qui avait des œufs proches de la maturité avait 38 ans; sa longueur totale était 108 cm et son poids 7,2 kg. Les deux ovaires, qui pesaient 325 et 375 g, contenaient respectivement 30 460 et 34 120 œufs, ce qui donne un total de 64 580 œufs.

Discussion

CROISSANCE EN LONGUEUR ET EN POIDS

La figure 3 compare schématiquement la croissance en longueur et en poids des esturgeons du bassin de La Grande, du lac Waswanipi qui fait partie du bassin de la Nottaway (Magnin, 1965) et du fleuve Saint-Laurent près de Québec (Magnin, 1962). Prises dans cet ordre, les longueurs sont respectivement 60, 62 et 73 cm à 10 ans, 70, 90 et 110 cm à 20 ans, 80, 110 et 135 cm à 30 ans et 85, 125 et 155 cm à 40 ans; les

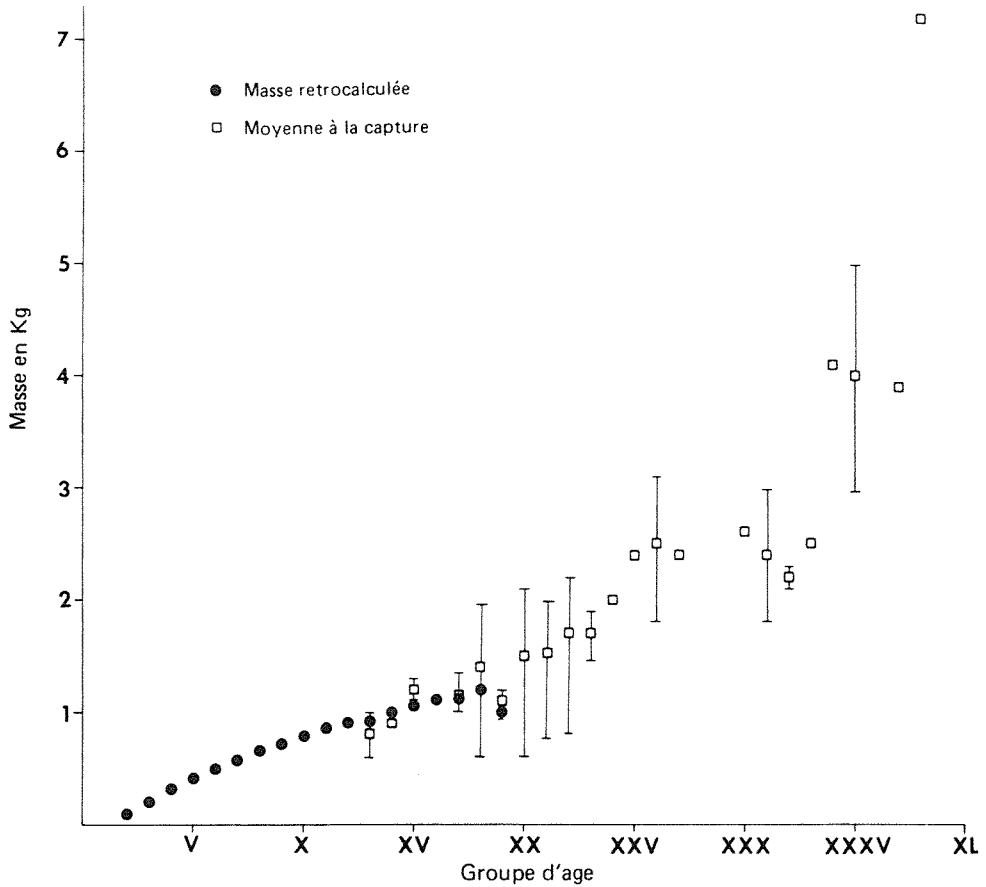


Figure 2. Croissance en masse des esturgeons de La Grande Rivière.

TABLEAU IV

Nourriture des esturgeons de La Grande Rivière (juillet), de la rivière Opinaca (juin) et du bassin de la Waswanipi (juin). N et % = nombre et pourcentage des diverses sortes de proies dans l'ensemble des contenus stomacaux

Proies	La Grande		Opinaca		Waswanipi	
	N	%	N	%	N	%
Mollusques						
Pélicypodes	1 034	29	75	1,3	358	9,5
Gastéropodes	525	15	45	0,8	954	25,3
Larves d'insectes						
Éphéméroptères	812	23	3 860	67,6	1 035	27,4
Pléocoptères	43	1	29	0,5	49	1,3
Diptères	379	11	807	14,1	406	10,8
Trichoptères	430	12	475	8,3	378	10,0
Coléoptères	191	5	38	0,6	277	7,3
Odonates			36	0,6	76	2,0
Amphipodes			124	2,2		
Divers	130	4	227	4,0	241	6,4
TOTAL	3 546	100	5 716	100,0	3 774	100,0

poids sont 0,8, 1.1 et 2 kg à 10 ans, 1,5, 3,5 et 8 kg à 20 ans, 3, 6 et 16 kg à 30 ans, 6, 9,5 et 26 kg à 40 ans.

Le plus grand écart dans les poids, qui va en s'accroissant avec l'âge, est en relation avec le coefficient de condition (ou indice d'embonpoint) des esturgeons des trois milieux. En effet, l'équation donnant le logarithme P en fonction du logarithme de la longueur L est :

$$\log P = - 2,863 + 3,327 \log L \text{ (L en cm)}$$

pour les esturgeons du Saint-Laurent (Magnin, 1963),

$$\log P = - 2,309 + 2,993 \log L \text{ (L en cm)}$$

pour les esturgeons du lac Waswanipi (Magnin, 1964),

$$\log P = - 6,790 + 3,488 \log L \text{ (L en mm)}$$

pour les esturgeons de La Grande. D'a-

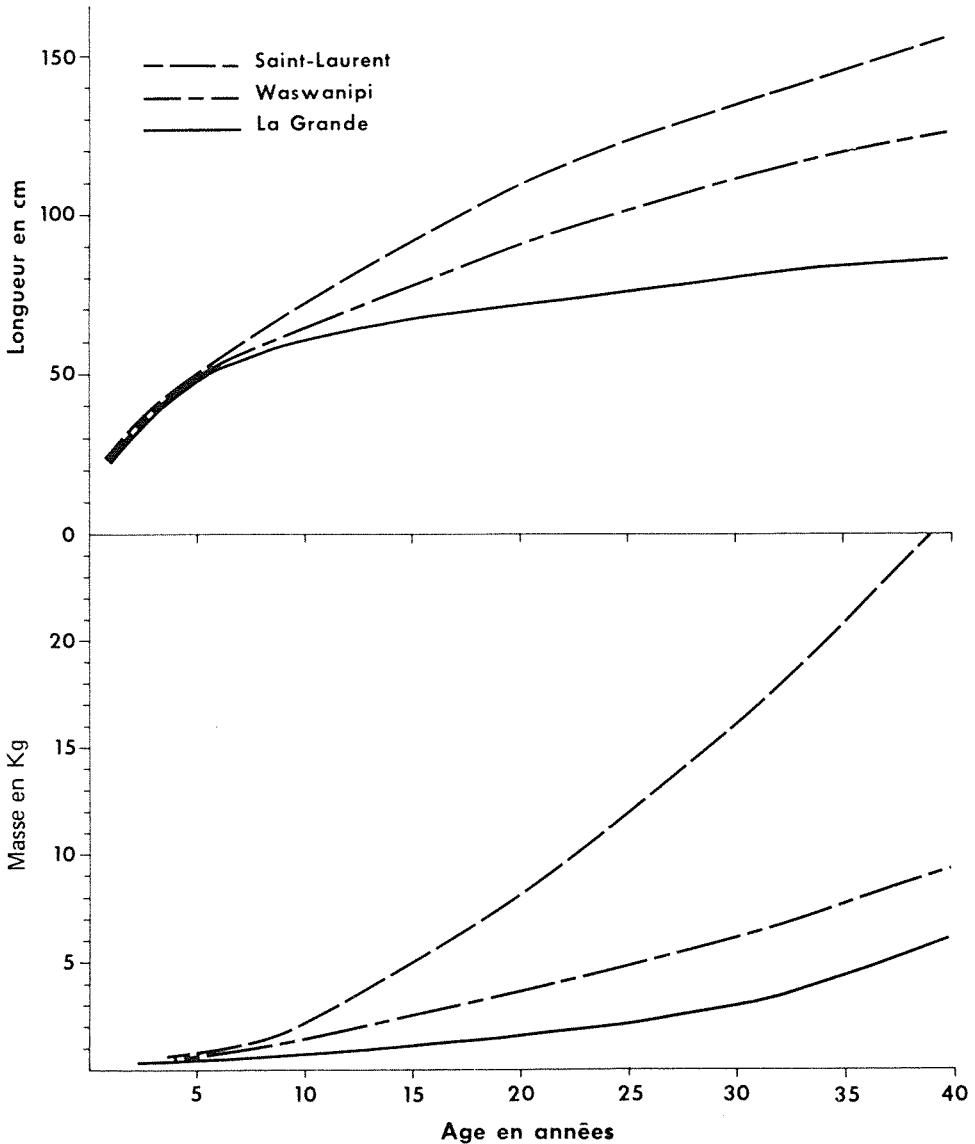


Figure 3. Croissance comparée des esturgeons de La Grande Rivière, du lac Waswanipi et du fleuve Saint-Laurent.

près ces équations, à 50 cm, un esturgeon de La Grande pèserait 430 g, un esturgeon de Waswanipi 600 g et un esturgeon du Saint-Laurent 615 g; à 80 cm, les poids seraient respectivement de 2 170, 2 440 et 2 940 g.

On remarque enfin que dans le bassin de La Grande Rivière, les spécimens capturés ne dépassent pas 38 ans. Il est probable, cependant, qu'ils peuvent atteindre des âges plus avancés. En effet, dans le bassin de la Nottaway, nous avons trouvé 8 spécimens de plus de 45 ans (dont un de 83 ans) sur un total de 316 (Magnin, 1965). Dans la région de Québec nous n'avons que deux spécimens de plus de 45 ans, dont un de 55 ans (Magnin, 1963); Cuerrier (1966) a obtenu sensiblement les mêmes résultats chez les esturgeons du lac Saint-François.

NOURRITURE

Le tableau IV permet de comparer les grands groupes de proies utilisées par les esturgeons provenant des trois grands bassins hydrographiques de la baie de James: La Grande Rivière, Opinaca et Waswanipi (Magnin et Harper, 1970). On remarque d'abord que ces proies sont toutes des organismes benthiques, ce qui s'explique par la façon dont l'esturgeon se nourrit. On remarque ensuite que 5 grands groupes d'organismes sont principalement mangés par les esturgeons: les mollusques Pélécy-podes et Gastéropodes et les larves d'insectes Ephéméroptères, Diptères et Trichoptères.

Les proportions différentes de ces grands groupes dans les trois milieux proviennent probablement de leur importance relative dans le benthos, car les esturgeons semblent changer facilement de régime alimentaire suivant le milieu dans lequel ils vivent (Harkness et Dymond, 1961; Cuerrier, 1966; Magnin et Harper, 1970). En particulier,

la faune benthique des rivières est différente de celle des lacs et la nourriture des esturgeons sera différente dans ces deux milieux.

Une étude plus poussée de la taxonomie des organismes qui servent de nourriture aux esturgeons et principalement des mollusques et des larves d'insectes nous permettrait de préciser l'habitat préféré des esturgeons, comme nous avons pu le faire pour le lac Waswanipi (Magnin et Harper, 1970).

FÉCONDITÉ

Cuerrier (1966) a remarqué que la fécondité des esturgeons de la région du lac Saint-Pierre variait avec le poids du poisson passant d'environ 50 000 œufs, chez une femelle de 5 kg, à 665 000 chez une femelle de 50 kg. Nous voyons que, pour son poids de 7,2 kg, la femelle de La Grande Rivière avait un nombre d'œufs sensiblement égal à celui d'une femelle de même poids du lac Saint-Pierre; il ne faut cependant pas oublier que la femelle de La Grande Rivière avait 38 ans, alors qu'au lac Saint-Pierre, les femelles atteignent le même poids entre 15 et 20 ans.

Conclusion

Les esturgeons de La Grande Rivière ont un taux de croissance très lent et une fécondité très faible par rapport à ceux qui vivent dans le Saint-Laurent entre Montréal et Québec. Ils devraient faire l'objet d'une protection toute spéciale; en particulier, aucune pêche commerciale ne devra être envisagée pour cette espèce. Cependant, étant donné la capacité de ces poissons de vivre aussi bien en lac qu'en rivière, leur fécondité relativement forte et leur grande plasticité au point de vue régime alimentaire, il est probable que les esturgeons de lac s'adapteront aux nouvelles conditions qui seront créées dans ces

régions par les aménagements hydro-électriques.

Remerciements

Je tiens à remercier Mlle Louise Achard, M. Gilles Lefebvre et M. René Tridemy qui ont réalisé les coupes de rayons des nageoires et ont participé à la lecture de l'âge.

Références

- CUERRIER, J. P., 1966. L'esturgeon de lac *Acipenser fulvescens* de la région du lac Saint-Pierre au cours de la période de fraye. — *Naturaliste can.*, 94: 279-334.
- DUFORT, F. et G. METHOT, 1975. Le régime alimentaire des poissons des rivières et des lacs de la région de LG2. — Rapport de recherches, Labo. d'écologie, S.E.B.J., N° 25.
- HARKNESS, W. J. K. and J. R. DYMOND, 1961. The lake sturgeon. — *Ont. Dep. Lds Forests*, 121 p.
- HAZEL, P. P. et R. MAUFFETTE, 1974. Vue d'ensemble sur les poissons recueillis au cours de l'été 1973 par le Service Environnement de la S.E.B.J. — Rapport de recherches, Labo. d'écologie, S.E.B.J. N° 18.
- MAGNIN, E., 1963. Recherches sur la systématique et la biologie des Acipenséridés *Acipenser sturio* L., *A. oxyrinchus* Mitchill et *A. fulvescens* Raf. — *Ann. Stat. Centr. Hydrobiol. appliquée*, Paris, 9: 8-242.
- MAGNIN, E., 1964. Premier inventaire de la faune ichtyologique du lac et de la rivière Waswanipi dans le centre-ouest de la province de Québec. — *Naturaliste can.*, 91: 273-308.
- MAGNIN, E., 1965. Croissance de l'esturgeon *Acipenser fulvescens* vivant dans le bassin hydrographique de la rivière Nottaway, tributaire de la Baie James. — *Naturaliste can.*, 92: 193-204.
- MAGNIN, E., 1966a. Quelques données biologiques sur la reproduction des esturgeons *Acipenser fulvescens* de la rivière Nottaway. — *Can. J. Zool.*, 44: 257-263.
- MAGNIN, E., 1966b. Recherches sur les cycles de reproduction des esturgeons *Acipenser fulvescens* de la rivière Nottaway, tributaire de la Baie James. — *Verh. int. Verein. Limnol.*, 16: 1018-1024.
- MAGNIN, E. et P. P. HARPER, 1970. La nourriture des esturgeons *Acipenser fulvescens* de la rivière Nottaway, tributaire de la Baie James. — *Naturaliste can.*, 97: 73-85.
- SAINT-CHARLES, C. et D. ROY, 1974. Description écologique de la faune ichtyenne des bassins des grandes rivières de la Radissonie orientale et de la Baie d'Ungava. Préliminaire. — *Service Environnement, S.E.B.J., Montréal*, 77 p.

IDENTIFICATION DES BIOTOPES À LARVES DE MOUSTIQUES DES TOURBIÈRES DE LA BASSE-MAURICIE (QUÉBEC MÉRIDIONAL)

Alain MAIRE

Département de Chimie-Biologie, Université du Québec à Trois-Rivières, C.P. 500, Trois-Rivières.

Résumé

Les populations larvaires des vingt-deux espèces de moustiques inventoriées depuis 1973 dans les tourbières de la Basse-Mauricie sont réparties dans huit niveaux écologiques. Chacun des niveaux distingués est défini à la fois par la végétation qui le compose et par les espèces culicidiennes associées. Neuf espèces de moustiques sont communes à ces niveaux, dont les plus typiques sont *Aedes canadensis* et *Ae. abserratus*. *Aedes decticus* caractérise davantage les milieux ouverts, *Culiseta melanura* plutôt les milieux fermés.

Abstract

The density of twenty-two species of mosquitoes has been evaluated since 1973 in the bogs of Basse-Mauricie. Nine are characteristics of the eight larval breeding sites distinguished. Each ecological unit is defined both by its vegetation and its larval culicidian association. *Aedes canadensis* and *Ae. abserratus* characterize all these units; *Aedes decticus* is more specific to the open sites, *Culiseta melanura* to the forested ones.

Introduction

Dans le cadre général d'une étude biogéographique sur les zones humides temporaires favorables au développement des *Culicidae*, de la zone tempérée au subarctique, on peut distinguer dès le départ deux grands types de milieux: 1) les milieux hygrophiles forestiers qui se rattachent à chacune des grandes zones bioclimatiques de végétation (Hare, 1950, Rousseau, 1952; Grandtner, 1966; Zarnovican *et al.*, 1976); 2) les milieux tourbeux de chacune de ces zones (Auer, 1930; Dansereau et Segadas-Vianna, 1952; Sjörs, 1959, 1963; Pötzger et Courtemanche, 1956; Gauthier et Grandtner, 1975).

Bien que les tourbières du Québec méridional aient une origine différente de celle des tourbières boréales et subarctiques, elles constituent une zone refuge pour nombre d'espèces boréo-

arctiques (*Aedes decticus*, *Ae. abserratus*, *Ae. diantaeus*) et sont caractérisées par des espèces qui leur sont étroitement inféodées (*Wyeomyia smithii*, *Aedes decticus*, *Culiseta melanura*).

Notée pour la première fois au sud de l'Ontario par Downes en 1970, *in* Chant *et al.*, 1973, puis en Gatineau, à la limite entre le Québec et l'Ontario, par Ellis et Wood en 1974, en Mauricie enfin par Bourassa *et al.*, 1976, *Culiseta melanura*, espèce potentiellement vectrice de l'encéphalomyélite équine de l'est (EEE), semble en voie d'extension géographique. C'est en cherchant d'ailleurs à repérer les milieux favorables au développement des populations larvaires de cette espèce que nous avons été amenés, dans le cadre des études écologiques réalisées par le groupe de recherche sur les insectes piqueurs de l'Université du Québec à Trois-Rivières

depuis 1973 (Maire, Bourassa et Aubin, 1976), à étudier quelles sont les espèces culicidiennes inféodées aux tourbières de la Basse-Mauricie.

Ces tourbières sont postérieures au retrait de la mer Champlain et au recul simultané du delta de la rivière Saint-

Maurice. Bien que la plupart de ces tourbières aient été prospectées (fig. 1), l'essentiel de notre analyse écologique porte cependant sur la tourbière des grandes prairies, située à l'est du Cap-de-la-Madeleine. Autrefois plan d'eau tributaire du fleuve St-Laurent, dont elle

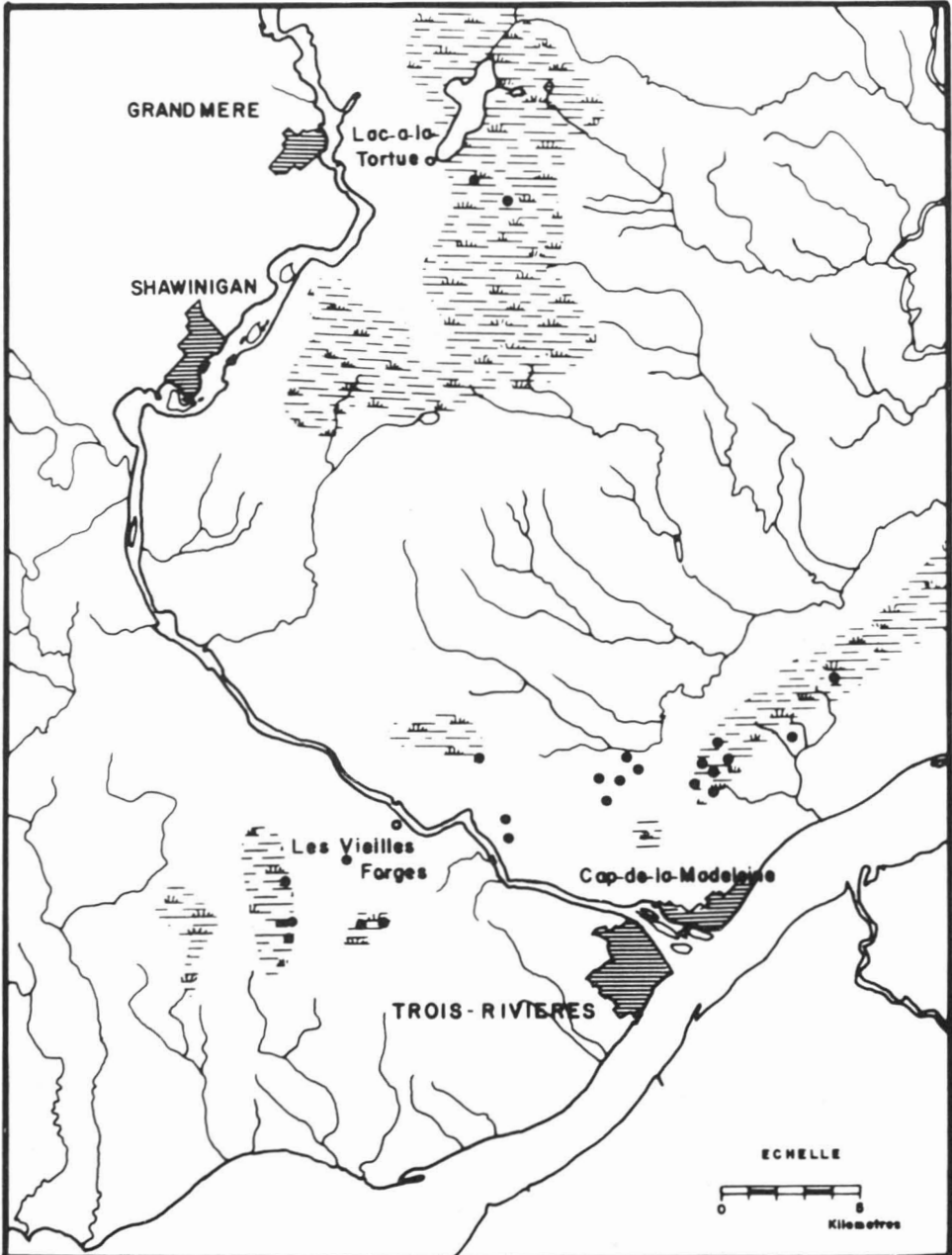


Figure 1. Carte de situation des tourbières de la Basse-Mauricie, Québec. Sont indiquées les stations de prélèvement des espèces culicidiennes.

constituait un ancien bras, cette tourbière s'étend selon un grand axe parallèle au lit actuel du fleuve Saint-Laurent, sur une longueur maximale de 27 km, dont 17 d'un seul tenant; sa largeur moyenne est de 3 km.

Matériel et méthodes

Le principe de la méthode que nous avons appliquée consiste à établir une carte mettant en évidence les relations écologiques existant entre la présence de groupements végétaux, et, dans le cas présent, les populations larvaires de moustiques. Nous ne reprendrons pas ici l'exposé détaillé de la méthode, que nous avons précédemment présenté (Maire et Aubin, 1976). Rappelons seulement que l'on distingue au départ des unités écologiques dénommées niveaux (Pautou *et al.*, 1973), définies comme étant des unités élémentaires de cartographie, au sein desquelles les conditions écologiques sont homogènes, ce qui se traduit par une composition floristique homogène. Dans le cas où les unités à définir sont celles renfermant les œufs et les larves de culicides, elles sont caractérisées essentiellement par les époques et par les durées de mises en eau permettant le développement complet en milieu aquatique des espèces culicidiennes, de l'œuf à la nymphe. Dans ce cas, la végétation demeure l'élément de la biocénose le plus aisé à analyser et qui fournit le maximum de renseignements sur l'interaction des facteurs agissant au sein d'un niveau.

Les prospections entomologiques que nous avons pratiquées sont de trois types. L'essentiel des données, les plus précises, a été acquis par prospection des gîtes larvaires. Les prélèvements sont effectués dans ce cas à l'aide d'un filet à zooplancton du type filet Langeron, d'une section connue, avec lequel on parcourt dans l'eau une distance déterminée. On obtient ainsi des don-

nées semi-quantitatives (Maire, 1971) permettant de comparer les densités de larves d'un biotope à l'autre. Les larves ainsi prélevées sont déterminées au 4^e stade, que l'on obtient si nécessaire après élevage temporaire en laboratoire.

Cette prospection intensive est complétée au cours de la période estivale par deux autres types de captures d'adultes. Afin de connaître l'intensité de la nuisance et quelles sont les espèces qui y participent, nous avons tout d'abord employé la méthode du «piège humain», qui consiste à se faire piquer pendant un temps donné et à récupérer au moyen d'un tube-aspirateur les individus ainsi attirés. Ces données sont complétées enfin par des captures au piège lumineux. Pour ce, nous avons utilisé un piège CDC mixte, composé d'une lampe alimentée par batterie et d'un bloc de glace sèche dégageant un flux régulier de CO₂. Les résultats obtenus nous ont permis de compléter nos données, bien que les spécimens ainsi prélevés en très grand nombre soient le plus souvent abimés par les palettes du ventilateur couplé à la lampe.

Les larves et les adultes femelles ont été identifiés à l'aide de deux clés: celle de Carpenter et Lacasse (2^e édition 1974) et la clé en cours de réalisation mise au point par D. M. Wood, sur les *Aedes* du Canada. Nous avons pratiqué l'analyse phytosociologique des groupements végétaux selon la méthode classique de Braun-Blanquet. Les noms scientifiques des plantes citées dans le texte sont ceux préconisés dans la seconde édition de la flore laurentienne de Marie Victorin (1935, mise à jour par E. Rouleau en 1964).

LES CULICIDES

Vingt-trois espèces ont été inventoriées depuis 1973 dans les tourbières de la Basse-Mauricie. Sur le tableau I, nous indiquons le stade qui nous a per-

TABLEAU I

Espèces inventoriées dans les tourbières de la
Basse-Mauricie de 1973 à 1976

Aedes (Ochlerotatus) abserratus (Felt et Young): (L) (I)
Ae. * (*O.*) *canadensis* (Théobald): (L) (I)
Ae. (O.) communis (De Geer): (L) (I)
Ae. (O.) decticus Howard, Dyar et Knab: (L)
Ae. (O.) diantaeus Howard, Dyar et Knab: (L)
Ae. (O.) excrucians (Walker): (L) (I)
Ae. (O.) fitchii (Felt et Young): (L) (I)
Ae. (O.) hexodontus Dyar: (L)
Ae. (O.) punctor (Kirby): (L) (I)
Ae. (O.) riparius Dyar et Knab: (L)
Ae. (O.) stimulans (Walker): (L)
Ae. (O.) trichurus (Dyar): (L)
Ae. (Aedes) cinereus Meigen: (L) (I)
Ae. (Aedimorphus) vexans (Meigen): (L) (I)
Anopheles (Anopheles) earlei Vargas: (L)
Culex (Culex) pipiens Linnaeus: (L) (I)
Cx. (Cx.) restuans Théobald: (L) (I)
Cx. (Neoculex) territans Walker: (L)
Culiseta (Climacura) melanura (Coquillett): (L)
Cs. (Culicella) minnesotae Barr, 1957** : (L)
Cs. (Culicella) morsitans (Théobald): (L) (I)
Mansonina (Coquillettidia) perturbans (Walker): (L)
(I)
Wyeomyia (Wyeomyia) smithii (Coquillett): (L) (I)

* Les abréviations des noms de genre et de sous-genre employés dans ce tableau sont celles préconisées par Mosquito News dans son éditorial 1976, 36(3) p. 376.

** Première mention pour le Québec.

mis de les identifier: (L): 4^e stade larvaire; (I): stade imago.

Les espèces qui présentent les plus fortes densités moyennes de populations larvaires sont *Aedes canadensis* (6 000 L/m³), *Aedes abserratus* (600 L/m³) et *Aedes punctor* (4 000 L/m³); celles qui sont les plus fréquentes sont, outre les précédentes, *Aedes cinereus*, *Culiseta melanura* et *Culiseta morsitans*.

Nous n'avons rencontré qu'exceptionnellement: *Aedes diantaeus* et *Aedes hexodontus*, espèces boréo-arctiques de même que *Aedes riparius*, *Aedes trichurus*, *Aedes vexans*, *Anopheles earlei*, pour lesquelles la tourbière ne constitue pas le milieu préféren-

tiel. Certaines espèces enfin ne sont réparties que dans des types de gîtes précis, où elles peuvent être présentes de façon monospécifique (*Wyeomyia smithii*, associé exclusivement aux urnes foliaires de *Sarracenia purpurea*), ou avec un nombre limité de populations compagnes (*Aedes decticus*).

PAYSAGE VÉGÉTAL

La région fait partie du domaine du *Tilio americanae-Aceretum sacchari* tel que défini par Grandtner (1966). Selon cet auteur, ce domaine est caractérisé par l'abondance de jeunes forêts de transition, principalement rattachables à la tremblaie (*Populetum tremuloidis*, Dansereau, 1959), à la bétulaie grise (*Betuletum populifoliae*, Dansereau, 1946), à l'érablière rouge (*Aceretum rubri*, Cain et Penfound, 1938) et par de grandes tourbières oligotrophes (Ladouceur et Grandtner, 1961). Il faut ajouter à cette énumération la pinède grise (*Pinetum banksianae*, Lavoie, 1962), la pinède blanche (*Pinetum strobi*, Dansereau, 1946) et la pinède rouge (*Pinetum resinosa*, Dansereau, 1959), groupements qui se développent sur les hautes terrasses sableuses du delta du Saint-Maurice et des niveaux supérieurs du fleuve Saint-Laurent. Nous avons illustré la position de ces principaux groupements selon un transect physiographique sur la figure 2.

Les niveaux à larves de moustiques

Chacun des niveaux distingués est défini et présenté d'après la végétation caractéristique qui le compose et les espèces culicidiennes qui lui sont inféodées. Les niveaux sont classés selon un taux décroissant d'hygrophilie; cette classification correspond à celle du dynamisme normal des groupements végétaux des tourbières oligotrophes laurentiennes. Ceci permet lors d'une cartographie des biotopes à larves de

moustiques d'en estimer l'évolution et donc la potentialité en larves au fur et à mesure du dynamisme normal de ces tourbières. Nous ne citerons pas dans cette partie le niveau particulier constitué par l'association étroite *Sarracenia purpurea* — *Wyeomyia smithii*, qu'il ne faut cependant pas oublier lorsqu'on recense les niveaux situés en milieu tourbeux. Nous signalerons néanmoins les groupements au sein desquels on peut l'observer.

NIVEAU À *NUPHAR VARIEGATUM*

Ce niveau, qui correspond à l'association végétale du *Nupharetum variegati* décrite par Dansereau et Segadas-Vianna en 1952, est le plus aquatique des niveaux étudiés. Rencontré sporadiquement dans la tourbière du Lac-à-la-Tortue, nous n'y avons pas observé d'espèces culicidiennes; on devrait y trouver néanmoins *Anopheles earlei*, *Culex territans* et *Culiseta morsitans*, que nous avons recensé dans un plan d'eau artificiellement creusé il y a plusieurs années, et en train d'évoluer en un *Nupharetum variegati* au fur et à

mesure de sa colonisation par les plantes aquatiques.

NIVEAU À *CAREX STRICTIOR* ET À *CALAMAGROSTIS CANADENSIS*

Ce niveau correspondrait à la tourbière à *Carex* décrite par Grandtner en 1960. Ce niveau, fréquent dans les tourbières de la Basse-Mauricie, s'observe dans les zones où existe un certain pendage favorisant l'écoulement des eaux lorsqu'il y a une charge importante de la nappe phréatique superficielle. On le rencontre entre les îlots sableux témoins de l'origine fluviale ou deltaïque des tourbières, anciens bras de fleuve progressivement isolés. Cette cariçaie occupe ainsi la multitude de chenaux séparant ces îlots, où la tourbe, de mince épaisseur (15 à 50 cm) recouvre une couche argileuse d'origine alluviale. Au printemps, par suite de l'important apport d'eau dû à la fonte des neiges, l'eau de surface s'écoule tout d'abord à travers ces chenaux, d'autant plus nettement que le sol est encore gelé. Lorsque la végétation héliophyte se développe, elle pompe une

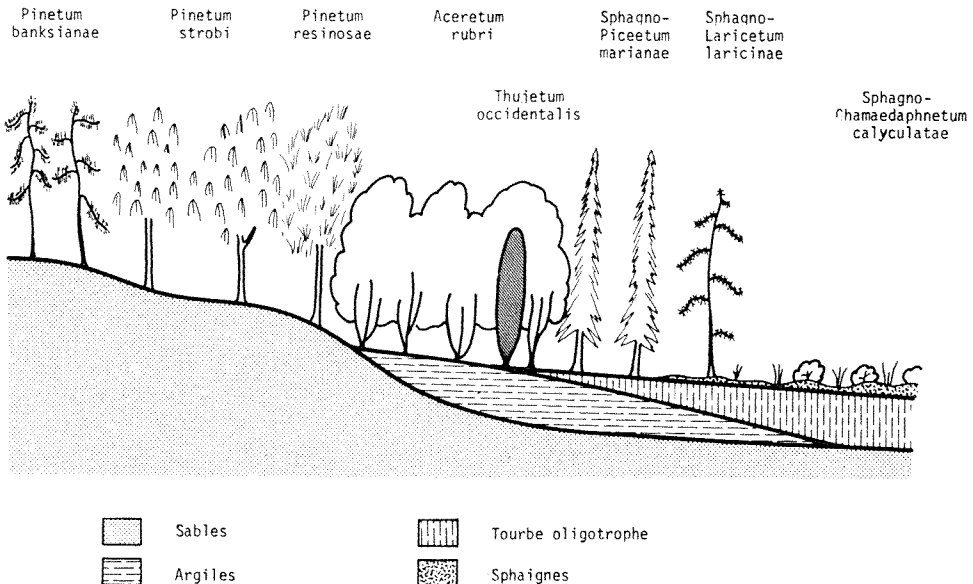


Figure 2. Transect physiographique représentant les principaux groupements végétaux de la Basse-Mauricie.

grande quantité d'eau pour assurer son évapo-transpiration. L'eau devient stagnante; c'est alors que le niveau devient favorable au développement des populations de moustiques. La hauteur de l'eau libre varie au cours de la saison végétative de 50 cm d'eau au printemps à quelques centimètres en été; le milieu est mis en eau temporairement aussitôt après une forte pluie.

Comme le décrit Grandtner (1960), cette cariçaie «est caractérisée par la dominance des plantes herbacées (65 à 100% de recouvrement) et par une strate éricoïde extrêmement discontinue (5 à 45%)». Le centre des chenaux est occupé par une cariçaie à *Carex strictior*, accompagné de *C. lasiocarpa*, *C. canescens*, *C. oligosperma* et *Eriophorum angustifolium*, ces derniers étant d'ailleurs plutôt localisés sur les buttes tourbeuses à sphaignes préfigurant le niveau suivant caractérisé par *Cassandra calyculata*, qui colonise très progressivement la cariçaie.

La bordure des chenaux, plus argileuse, est constituée d'une prairie haute à *Calamagrostis canadensis* que nous n'avons pas distinguée de la cariçaie elle-même. Les espèces culicidiennes que nous y avons observé sont *Aedes abserratus* et *Ae. canadensis*, qui dominent nettement (64% et 20% respectivement), accompagnées régulièrement d'*Aedes decticus*, *Ae. punctor*, *Ae. cinereus*, *Culiseta melanura* et *Cs. morsitans*. On peut en outre y observer occasionnellement *Aedes diantaeus* au printemps, *Aedes riparius*, *Ae. vexans* et *Culex pipiens* au cours de l'été.

NIVEAU À CASSANDRA CALYCVLATA ET CAREX OLIGOSPERMA

Ce niveau correspond assez bien aux deux sous-associations distinguées par Gauthier et Grandtner en 1975 dans l'association du *Sphagno-Chamaedaphnetum calyculatae* prise dans son sens

large, décrite par Grandtner en 1966: la sous-association à *Eriophorum spp.* et celle à *Chamaedaphne calyculata*. Le fond de la lande est composé d'un tapis dense de sphaignes se développant sur une tourbe à sphaignes dont l'épaisseur varie de un à plusieurs mètres. Le tapis continu de sphaignes forme des coussinets, voire même des buttes de 50 cm à 1 m de hauteur, séparées par des dépressions en eau. Les buttes sont occupées par *Cassandra calyculata*, éricacée dominante qu'accompagnent *Kalmia angustifolia*, *K. polifolia* et *Vaccinium oxycoccos*, lequel s'étend sur le tapis de sphaignes en un réseau ras et dense. Sur ces buttes se développent quelques arbustes de *Betula populifolia*, *B. pumila* et de leur hybride, *Betula X raymondii*. Les dépressions, temporairement immergées au printemps notamment (3 à 10 cm d'eau libre), et en été à la suite de pluies abondantes, sont caractérisées par *Carex oligosperma*, qu'accompagnent *Eriophorum angustifolium* et *E. spissum*.

Les espèces culicidiennes que l'on observe dans ce niveau sont nombreuses; on observe des densités variant de 490 L/m³ à 54 000 L/m³ (densité moyenne: 7 700 L/m³); dominant *Aedes abserratus* (31%) et *Aedes canadensis* (67%). Ces deux espèces sont accompagnées régulièrement par *Aedes decticus* que l'on n'observe ainsi que dans ces deux niveaux, qu'elle caractérise, et par *Aedes punctor*, *Ae. cinereus*, *Ae. excrucians*, *Ae. communis*, *Ae. fitchii*, *Culiseta melanura*, *Cs. morsitans* et *Culex territans*. Nous y avons observé en outre, sporadiquement, *Aedes stimulans*.

NIVEAU À ÉRICACÉES

Plus sec que le précédent car occupant la partie la plus bombée de la tourbière oligotrophe, ce niveau correspond à la sous-association du *Sphagno-*

Chamaedaphnetum calyculatae à *Ledum groenlandicum* décrite par Grandtner, 1960. Dans ce niveau, la lande à Cassandre s'enrichit en autres éricacées, qui prennent d'ailleurs le pas sur cette dernière: *Ledum groenlandicum*, *Kalmia angustifolia*, *K. polifolia*, *Andromeda glaucophylla*, et *Rhododendron canadense*, qu'accompagnent *Carex exilis*, *C. pauciflora* et *Sarracenia purpurea*.

En principe, ce niveau n'est pas assez longtemps immergé pour constituer un gîte à larves de moustiques. Néanmoins, l'homme peut intervenir incidemment en créant des ornières, ces prairies étant des lieux privilégiés de pistes à motoneiges l'hiver. Ces engins provoquent alors de véritables fossés où l'eau libre peut avoir une hauteur de 20 cm. Ces fossés constituent des gîtes densément occupés par les espèces culicidiennes observées dans le niveau précédent, auquel nous les rattachons.

NIVEAU À *LARIX LARICINA* ET *NEMOPANTHUS MUCRONATUS*

Ce niveau correspond au *Sphagno-Laricetum laricinae* (Gauthier, 1967). Le mélezin est une forêt très ouverte, dont la physionomie est typique. On distingue — une strate arborescente à faible recouvrement (20%) dominée par *Larix laricina*, qu'accompagnent *Picea mariana* et *Pinus resinosa*, là où des buttes de sables sont sous-jacentes; — une strate arbustive haute constituant des bosquets denses et dont le recouvrement est d'environ 50 à 60%. Domine *Nemopanthus mucronatus*, sous les arbustes duquel on observe des dépressions aphytiques recevant peu de lumière, et qui constituent l'un des gîtes les plus typiques à *Culiseta melanura*. Autour de ces bosquets de Némopanthe on rencontre une ceinture dense à *Rhododendron canadense* et à *Aronia melanocarpa*, précédée elle-même par

une ceinture plus ou moins bien développée à *Woodwardia virginica*; — une strate herbacée occupe le reste de l'espace disponible et se développe dans les zones plus hygrophiles, sur un tapis dense de sphaignes, recouvert au printemps par une mince couche d'eau libre, constituant alors un gîte à moustiques. Cette strate est caractérisée par *Carex tenuis*, *C. pauciflora*, *Eriophorum virginicum*, *Smilacina trifolia*. Dans cette strate, on observe également *Sarracenia purpurea*.

On observe dans ce niveau les mêmes espèces culicidiennes que dans la lande à Cassandre, *Aedes decticus* excepté. Dominant cependant, cette fois: *Aedes canadensis* (34 L/m³) et *Culiseta melanura* (46 L/m³), *Aedes abserratus* ne devenant plus qu'une espèce compagne. On y observe aussi *Aedes abserratus*, *Ae. cinereus*, *Ae. communis*, *Ae. fitchii*, plus rarement, *Aedes punctator*, *Ae. excrucians* et *Culiseta morsitans*.

NIVEAU À *PICEA MARIANA*

On passe très brusquement du mélezin à la pessière à sphaignes et à *Picea mariana* (*Sphagno-Piceetum marianae* Grandtner, 1960). Plus précisément d'ailleurs, ce niveau correspond à la variante à Némopanthe de cette association dans les tourbières que nous avons étudié. Cette formation à dominante d'Épinette noire constitue à la limite de la lande tourbeuse une barrière nette, dense, très peu large: 100 à 200 mètres au maximum. La tourbe, encore très acide (pH: 4,3) est fibreuse, plus dense que la tourbe à sphaignes des niveaux précédents. Comme dans les bosquets à Némopanthe du mélezin, la pessière constitue une strate très dense à sous-bois peu éclairé. Le sol est recouvert d'un tapis de sphaignes discontinu. Les strates arbustives et herbacées sont très peu développées. La faible lumière qui arrive au sol rend ce

milieu plus froid que les précédents : la neige par exemple y demeure plus longtemps. La nappe phréatique y est superficielle et cette forêt est parsemée pour moitié de dépressions qui sont en eau au printemps et dès qu'une pluie estivale alimente la nappe. C'est le second type de gîte par excellence de *Culiseta melanura*. Caractérisent ce groupement végétal, outre *Picea mariana*, *Abies balsamea*, *Nemopanthus mucronatus*, *Vaccinium corymbosum*, *V. angustifolium*; dans les zones plus éclairées apparaissent *Carex trisperma*, alors dominant au niveau de la strate herbacée, et *Drosera rotundifolia*.

Outre *Culiseta melanura* (75%), les espèces culicidiennes dominantes sont : *Aedes canadensis* (17%) et *Ae. punctor* (20%), qu'accompagnent *Aedes abseratus*, *Ae. cinereus*, *Ae. excrucians*, *Ae. communis*, *Culiseta morsitans* et *Culex territans*.

NIVEAU À *THUJA OCCIDENTALIS*

La cédrière tourbeuse (*Thujetum occidentalis*, *largo sensu*) constitue un milieu écotone entre les forêts hygrophiles sur tourbe dont elle possède certains traits, et les forêts hygrophiles sur till argileux caractérisées par l'érablière rouge à *Acer rubrum*. Selon d'ailleurs l'importance de l'érable rouge dans la composition du groupement, les phytosociologues distinguent une cédrière tourbeuse au sens strict (*Thujetum occidentalis*, Dansereau, 1959), que nous n'avons pour notre part pas vraiment observée dans les tourbières étudiées, et une cédrière à érable rouge et sphagnes (*Aceri-Thujetum occidentalis sphagnetosum*, Grandtner, 1960).

Le sol de la cédrière tourbeuse est composé d'une tourbe mésotrophe (pH : 5,5) sur horizons gleyifiés. La nappe phréatique est superficielle; on note au sein de ce niveau de nombreuses résurgences qui sourdent au printemps

lors de la fonte des neiges. La strate arborescente de ce groupement mixte est dense et composée d'*Abies balsamea*, *Acer rubrum*, espèces dominantes, et de *Picea mariana*, *Betula papyrifera*; une strate sous-arborescente est caractérisée par *Thuja occidentalis*, à recouvrement de 30 à 60%. La strate arbustive est assez développée; la composition : *Ilex verticillata*, *Nemopanthus mucronatus* et *Viburnum cassinoides*. La strate herbacée a une composition rappelant celle de l'érablière rouge à *Acer rubrum*: *Osmunda cinnamomea*, *Aralia nudicaulis*, *Coptis groenlandicum*, *Trientalis borealis*, *Maianthemum canadense*. Son taux de recouvrement est d'environ 40%.

Les espèces culicidiennes sont nombreuses dans ce niveau; la densité moyenne de larves est de 17 500 L/m³. Domine, au printemps, *Aedes punctor* (24%). On observe également: *Aedes abseratus* (3%), *Ae. canadensis* (12%), *Ae. cinereus* (1,5%), *Ae. communis* (14%), *Ae. excrucians* (7,5%), *Ae. fitchii* (5,5%), *Culiseta melanura* (13%) et *Culex territans* (9,5%). Nous y avons sporadiquement observé *Aedes hexodontus* et *Ae. diantaeus*.

NIVEAU À *ALNUS RUGOSA* ET *CAREX SP.*

Bien que ce dernier niveau n'appartienne pas strictement aux milieux tourbeux, nous l'y avons rattaché, car on l'observe en périphérie des tourbières. La composition végétale de ce niveau correspond assez bien à celle du *Carici-Alnetum rugosae* décrit pour la première fois par Grandtner en 1960, puis par Gauthier et Grandtner en 1975. Comme le disent ces derniers auteurs: «l'aulnaie à *Carex* se rencontre à la périphérie des tourbières mais la tourbe qui la supporte est particulièrement mince. La tourbe repose sur l'argile gris-bleu qui montre, en coupe, de petites taches rouilles d'oxyde de fer». (Gauthier

et Grandtner, 1975.) C'est un niveau que nous avons peu prospecté; nos données sur les espèces culicidiennes qui s'y développent à l'état larvaire sont donc incomplètes. Trois espèces ont été dans ces conditions observées: *Aedes canadensis*, accompagné d'*Aedes punctator* et *Ae. cinereus*.

Les associations de larves de moustiques

À la figure 3, nous avons illustré le long d'un transect physiographique la position relative des niveaux distingués dans les tourbières oligotrophes de la Basse-Mauricie. Nous avons de plus figuré la répartition des principales espèces culicidiennes inféodées à chacun de ces niveaux, en tentant de mettre en évidence les associations culicidiennes caractéristiques de chacun d'eux. Chaque espèce est représentée sur la figure 3 par un trait épais lorsqu'elle

est abondante, par un trait mince lorsqu'elle est compagne.

Sur les onze espèces que nous avons retenu parce que les plus souvent présentes dans les milieux tourbeux, six ont une répartition assez vaste sur tous les niveaux. Celle qui présente l'abondance la plus nette est *Aedes canadensis*, qui n'est cependant pas toujours associée avec les mêmes espèces abondantes selon les niveaux. Ainsi, dans les niveaux ouverts, elle a comme associée *Aedes abserratus*, et dans les niveaux fermés *Culiseta melanura*. *Aedes punctator* semble davantage abondante dans les niveaux forestiers périphériques de la tourbière, de même que *Culiseta morsitans*. Bien qu'*Aedes cinereus* soit également largement répandue à travers tous les niveaux de la tourbière, elle n'est pas abondante. Nous la considérons pour notre part d'ailleurs plutôt caractéristique des milieux ripariens (Maire *et al.*, article en cours).

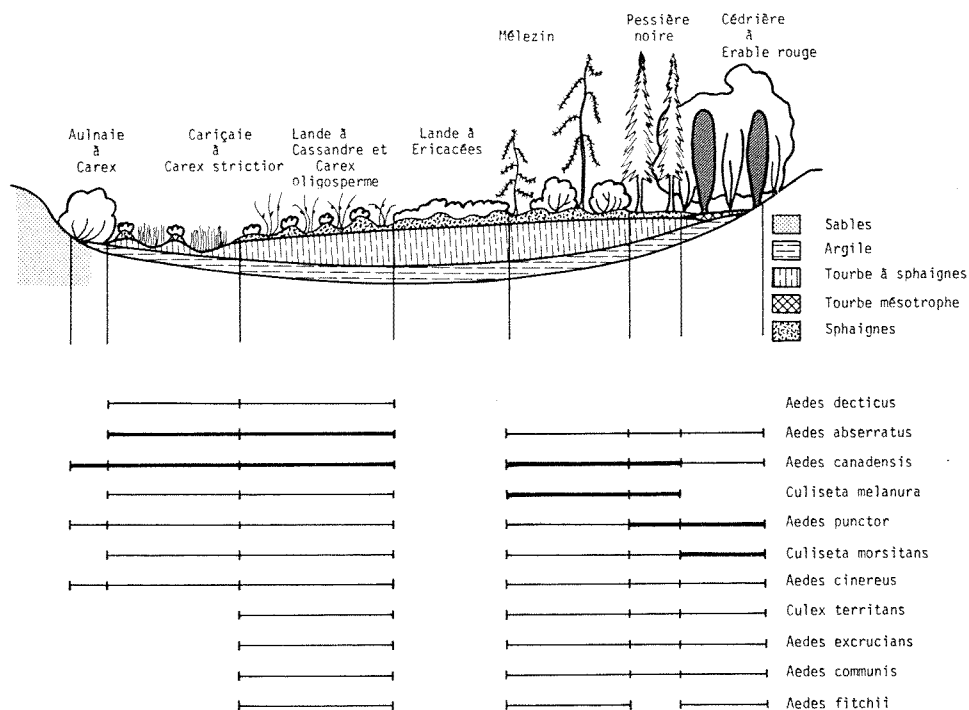


Figure 3. Répartition des espèces culicidiennes dans les niveaux sur tourbe en Basse-Mauricie. En trait épais: espèce abondante; en trait mince: espèce présente.

Sur le tableau II, nous avons présenté les associations culicidiennes que l'on peut à notre avis mettre en évidence pour les niveaux sur tourbe.

TABLEAU II

Associations culicidiennes mises en évidence pour les niveaux sur tourbe

Espèces	1	2	3	5	6	7
<i>Anopheles earlei</i>	x					
<i>Culex territans</i>	x	(x)	(x)	(x)	(x)	x
<i>Aedes diaetaeus</i>		x				x
<i>Aedes vexans</i>		x				
<i>Aedes riparius</i>		x				
<i>Aedes decticus</i>		(x)	(x)			
<i>Aedes abserratus</i>		X	(x)	x	x	x
<i>Aedes canadensis</i>	x	(x)	X	(x)	(x)	x
<i>Culiseta melanura</i>		x	x	(x)	X	x
<i>Aedes punctor</i>		x	x	x	(x)	X
<i>Culiseta morsitans</i>	x	x	x	x	x	(x)
<i>Aedes cinereus</i>		x	x	x	x	x
<i>Aedes excrucians</i>		x	x	x	x	x
<i>Aedes communis</i>		x	x	x	x	x
<i>Aedes fitchii</i>			x	x		x
<i>Aedes stimulans</i>			x			

1: Plan d'eau. 2: Cariçaie. 3: Lande à Cassandre. 5: Mélezin. 6: Pessière noire. 7: Cédrière.

x espèce juste présente. (x) espèce abondante. X espèce la plus abondante

Quatre associations se dégagent nettement. La première est caractérisée par *Aedes canadensis*, associée avec *Aedes abserratus* et *Aedes decticus*, cette dernière étant exclusive aux deux niveaux ouverts: la cariçaie et la lande à Cas-

sandre. De par sa nature un peu particulière, la cariçaie, bien qu'elle présente beaucoup d'affinités avec la lande à Cassandre qui, comme nous l'avons vu, l'envahit progressivement, pourrait être distinguée comme une sous-association. On y rencontre en effet des espèces prairiales comme *Aedes riparius* et *Aedes vexans*, tandis que nombre d'espèces présentes dans les niveaux strictement tourbeux n'y sont pas observées (*Aedes excrucians*, *Ae. communis*, *Ae. fitchii* et *Ae. stimulans*). À cette nuance près, ces deux niveaux sont étroitement associés malgré tout. La deuxième association à *Aedes canadensis* et *Culiseta melanura* caractérise les niveaux boisés sur tourbe mésotrophe: le mélezin et dans une certaine mesure la pessière noire, qui se distingue cependant par l'adjonction d'une troisième espèce, *Aedes punctor*. La cédrière enfin, niveau de transition, est plutôt caractérisée par une association culicidienne à *Aedes punctor* et *Culiseta morsitans*.

En résumé, neuf espèces de moustiques sont communes à presque tous les biotopes à eaux temporaires des milieux tourbeux: *Aedes canadensis* et *Ae. abserratus* les plus typiques, ainsi que *Aedes punctor*, *Ae. cinereus*, *Ae. excrucians*, *Ae. communis*, *Culiseta melanura*, *Cs. morsitans* et *Culex territans*. Par

TABLEAU III

Densités moyennes des populations larvaires de culicides exprimées en larves par mètre cube (L/m^3), en rapport avec le taux de recouvrement en eau de chacun des niveaux et avec la hauteur d'eau moyenne des zones immergées, au printemps.

Niveaux	Densités en L/m^3			Taux (%) de recouvrement en eau	Hauteur d'eau moyenne
	a	b	c		
Cariçaie	80	840	1 800	95%	30 cm
Lande à Cassandre	490	7 700	54 000	5%	10 cm
Mélezin	100	6 850	34 200	20%	5 cm
Pessière	500	13 800	950 000	< 10%	5 à 10 cm
Cédrière	1 200	17 800	100 000	40%	5 cm

a: densité minimale observée. b: densité moyenne mesurée. c: densité maximale observée.

ailleurs, *Aedes decticus* caractérise davantage les milieux ouverts, et *Culiseta melanura* plutôt les milieux fermés. N'ont été enfin observées que dans ces milieux: *Wyeomyia smithii* et *Culiseta minnesotae*.

Afin de résumer également les densités moyennes observées dans les niveaux au cours des années 1975 et 1976, nous les avons présentées dans le tableau III, en indiquant de plus pour chacun des niveaux, la densité minimum observée et la densité maximum. De plus, nous avons indiqué quels sont les taux de recouvrement en eau, au printemps, de chacun des milieux, et la hauteur moyenne de cette eau, ce qui constitue des données importantes à considérer pour des calculs de productivité.

Ainsi, bien que la Pessière à *Picea mariana* renferme de très fortes densités de larves par mètre cube (14 000 L/m³), en fait, ceci est à ramener au très faible pourcentage de mise en eau de ce milieu. Les cariçaies par contre, présentent une densité relativement faible (840 L/m³ en moyenne), mais un recouvrement en eau de 95%.

Remerciements

Ce travail n'a pu se réaliser que grâce aux efforts conjoints des membres du groupes de recherche sur les insectes piqueurs de l'Université du Québec à Trois-Rivières, que nous remercions. Les données sur la végétation ont été recueillies sur le terrain en collaboration avec Yves Mailhot. Les larves et adultes d'*Aedes* ont été déterminées grâce aux clés d'identification fournies par D. M. Wood, de l'Institut de biosystématique d'Agriculture Canada, qui a de plus bien voulu vérifier l'identification des spécimens litigieux ou posant des problèmes. Nous l'en remercions vivement.

Références

- AUER, V., 1930. Peat bogs in southeastern Canada. — Mem. geol. Surv. Canada, 162: 32.
- BOURASSA, J.-P., A. MAIRE et A. AUBIN, 1976. Nouvelles données sur la chorologie et l'écologie de quelques espèces de Culicides (Diptères) dans le Québec méridional. — Can. Ent., 108: 731-735.
- CARPENTER, S. J. and W. J. LACASSE, 1974. Mosquitoes of North America. — Univ. Calif. Press, 360 p. (2^e édition).
- CHANT, G. D., W. F. BALDWIN and L. FORSTER, 1973. Occurrence of *Culiseta melanura* (Diptera: Culicidae) in Canada. — Can. Ent., 105: 1359.
- DANSEREAU, P. and F. SEGADAS-VIANNA, 1952. Ecological study of the peat bogs of eastern North America. I. Structure and evolution of vegetation. — Can. J. Bot., 30: 490-520.
- GAUTHIER, R. et M. M. GRANDTNER, 1975. Étude phytosociologique des tourbières du bas Saint-Laurent, Québec. — Naturaliste can., 102: 109-153.
- GRANDTNER, M. M., 1960. La forêt de Beauséjour, Comté de Lévis, Québec. Étude phytosociologique. — Fonds Rech. Forest. Univ. Laval, contr. n° 7, 62 p.
- GRANDTNER, M. M., 1966. La végétation forestière du Québec méridional. — Les Presses Univ. Laval, Québec, 216 p.
- GRANDTNER, M. M., éditeur, 1976. Guide de l'excursion internationale nord-américaine. 2. Québec méridional, Canada. Du 9 juin au 19 juin 1976. — Ass. Intern. Phytosociol, rapport photocopié, 179 p.
- HARE, F. K., 1950. Climate and zonal divisions of the boreal forest formation in eastern Canada. — Geogr. Rev., 40: 615-635.
- MAIRE, A., 1971. Une nouvelle technique pour prélever quantitativement des populations d'arthropodes en eau stagnante. — Trav. Lab. Hydrobiol., 62: 7-15. Grenoble, France.
- MAIRE, A. et A. AUBIN, 1976. Inventaire et classification écologiques des biotopes à larves de moustiques (Culicidae) de la région de Radisson (territoire de la Baie de James, Québec). — J. Can. Zool., 54 (11): 1979-1991.
- MAIRE, A., J.-P. BOURASSA et A. AUBIN, 1976. Cartographie écologique des milieux à larves de moustiques de la région de Trois-Rivières, Québec. — Doc. Cartogr. Écologique, XVII, 49-71, Grenoble, France.
- MARIE-VICTORIN (Fr.), 1935. Flore laurentienne. — Presses Univ. Montréal, Québec, 925 p.
- PAUTOU, G., G. AIN, B. GILOT, J. COUSSERANS, A. GABINAUD et P. SIMONNEAU, 1973. Cartographie écologique appliquée à la démoustication. — Doc. Cartogr. Écologique, XI, 2-16.

- POTZGER, J. E. and A. COURTEMANCHE, 1956. A series of bogs across Quebec from the St. Lawrence valley to James-bay. — *Can. J. Bot.*, 34: 473-500.
- ROUSSEAU, J. 1952. Les zones biologiques de la péninsule Québec-Labrador et l'hémiarctique. — *Can. J. Bot.*, 30: 436-474.
- SJORS, H., 1959. Bogs and fens in the Hudson bay lowlands. — *Arctic*, 12(1): 2-19.
- SJORS, H., 1963. Bogs and fens on Attawapiskat river, northern Ontario. — *Bull. natn. Mus. Can.* V, 186: 45-133.
- ZARNOVICAN, R., V. GERARDIN, J. P. DUCRUC, M. JURDANT et G. AUDET, 1976. Les régions écologiques du territoire de la Baie-James (2^e approximation). — Rapport ETBJ N° 28, SDBJ et Environnement Canada (SEER) 12 p.

DISTRIBUTION, SEASONALITY, AND BIOMASS OF AQUATIC MACROPHYTES IN LAKE OPINICON (EASTERN ONTARIO)

A.A. CROWDER, J.M. BRISTOW, M.R. KING

Biology Department, Queen's University, Kingston, Ontario.

and

S. VANDERKLOET

Biology Department, Acadia University, Wolfville, Nova Scotia.

Résumé

Les macrophytes immergés du lac Opinicon (comté Leeds et Frontenac, Ontario) ont été étudiés en 1972 et 1973 par la méthode des quadrats et des transects. La valeur moyenne de la biomasse organique était de 248 g m^{-2} et l'étendue de 1 à 1154 g m^{-2} ; cette biomasse décroissait significativement selon la profondeur. Les plantes les plus fréquentes étaient *Chara globularis*, *Lemna trisulca*, *Vallisneria americana*, *Potamogeton robbinsii*, *P. friesii*, *Myriophyllum* spp., *Najas flexilis*, *N. guadalupensis* et *Ceratophyllum demersum*, qui étaient toutes positivement associées. *N. guadalupensis* et *C. demersum* se retrouvaient dans les échantillons de profondeur. La date de la première floraison des différentes espèces présentait une grande variation. Ces résultats, comparés à ceux de Curran compilés en 1947, ne présentent pas de différences majeures. Toutefois, depuis 1974 on constate une augmentation des populations de *Myriophyllum spicatum*. La liste floristique annexée présente les plantes récoltées dans les zones superficielle et profonde.

Abstract

The submerged macrophyte community of Lake Opinicon (Leeds Co. and Frontenac Co., Ontario) was sampled by a combination of quadrats and line transects in 1972 and 1973. Mean organic biomass was 248 g m^{-2} with a range of 1 to 1154 g m^{-2} ; biomass decreased significantly with depth. The most frequent plants were *Chara globularis*, *Lemna trisulca*, *Vallisneria americana*, *Potamogeton robbinsii*, *P. friesii*, *Myriophyllum* spp., *Najas flexilis*, *N. guadalupensis*, and *Ceratophyllum demersum*, which were all positively associated. *N. guadalupensis* and *C. demersum* occurred in deeper water. Time of flowering varied considerably from species to species. A comparison with the 1947 survey of Curran showed no major changes (*Myriophyllum spicatum* has however increased since 1974). A checklist of the macrophytes of both the deep and shallow water is appended.

Introduction

The submerged macrophytes of Lake Opinicon were studied for two reasons. Firstly because their importance in the ecology of the lake has been neglected, although the ecology of the plankton, the bottom fauna, and the fish have been studied (Keast, 1970; Gibson, 1974; Turnbull, 1975; Harker, 1975; Soudek, 1975). Secondly, it was neces-

sary to understand the structure and stability of the macrophytic community in a mesotrophic lake in eastern Ontario, in order to use this as a basis of comparison for the community in the bay of Quinte, where an experiment is under way in reducing the nutrient input to a highly eutrophic system. The available physiochemical information has therefore been summarized in detail.

The biomass, frequency, abundance, distribution, and phenology of the submerged macrophytes were investigated during 1972 and 1973, using Scuba equipment. The shallow-water communities in which plants with aerial and floating leaves predominate were omitted, except in a check-list (Appendix 1) because they were studied by Craig (1976).

Description of lake Opinicon

PHYSICAL LIMNOLOGY: MORPHOMETRY

Lake Opinicon is situated in Leeds and Frontenac Counties, Ontario, and is part of the Rideau Canal System. A small lake existed prior to the building of the canal system, and was enlarged by flooding in 1832. The depth of the flooding was approximately three metres, since tree stumps can be found down to this level (Brown, 1952). The present water level is 118 m (389 feet) and is artificially maintained, with inlet and outlet locks and weirs at Chaffey's

and Davis' Locks (Fig. 1). Curran (1947) stated that it was usual for the water level to be lowered as much as one metre in the autumn, but the present drop is not more than 0,6 m.

The area of the lake has been estimated as 780-909 ha, the shoreline as 52 km, and the total volume as $3,8 \times 10^7 \text{ m}^3$ (O.W.R.C., 1971). Seventy per cent of the lake is less than 3m in depth (Turnbull, 1975).

In addition to the main inflow seasonal streams drain from Rock and Hart Lakes into Opinicon; at midsummer 1973 divers could detect a flow only in the main channel from Chaffey's to Davis' Locks. The turn-over time for the basin cannot be estimated since input is unknown.

The topography of the lake continues the parallel rock ridges and valleys of the surrounding shield landscape. The north shore is mostly crystalline limestone, the south gneiss, granite and

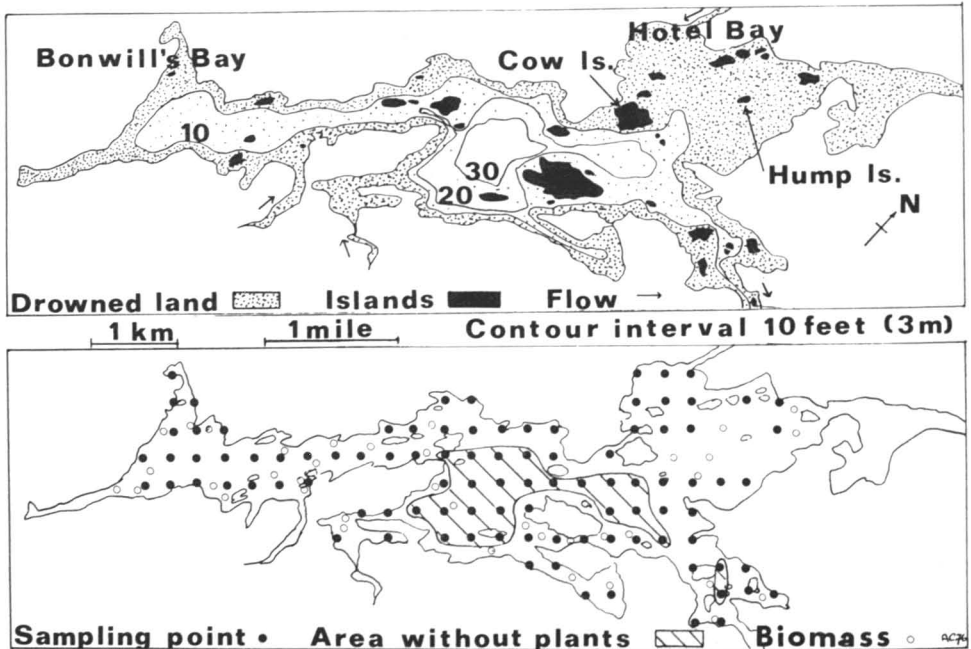


Figure 1. Lake Opinicon, showing depth, drowned land, grid sampling points, biomass sampling points and transects.

diorite, and there are some sandstone outcrops (Wynne Edwards, 1959).

SEDIMENT

The sediment collected at 98 sampling points (Fig. 1) was predominantly mud, which varied in organic content (up to 85% organic carbon, Turnbull, 1975) and in consolidation. Much of the mud had no clear interface with the water, but in places its surface was firm and pock-marked with bubbles. Marl underlies the mud in the pre-1832 basin, suggesting that the original lake may have resembled marl lakes such as Odessa and Camden Lakes which are adjacent to the Rideau system. Curran (1947) found that the calcium content of bottom samples had a high variance, presumably because of the underlying marl in parts of the lake. In the grid survey sand was found only above a depth of two metres, but, surprisingly, gravel and boulders occurred at the three metre level, — as this is also the lowest point at which tree stumps occur it is presumably a legacy of the earlier shore-line.

The sediments have been studied by Curran (1947) for their chemical composition; by Brown (1952) for total and soluble phosphorus, ammonium nitrogen, and loss on ignition throughout the growing season; by Webb (1964) in an analysis of molluscan distribution; and by Harker (1975) in a study of prey selection by fish. All these studies have been biased in favour of shallow habitats and have therefore overemphasized sandy sites.

Detritus in the lake mud has been attributed both to seasonal planktonic mortality (Brown, 1952) and the decay of aquatic macrophytes (Turnbull, 1975; Harker, 1975). The deciduous trees of the watershed presumably contribute to it, and its distribution may still echo that of the woodlots and meadows of the

flooded land surface, as lenses of organic material were found in Hotel Bay, and wood chips still lying beside submerged tree stumps.

TEMPERATURE

Typical temperature profiles are shown by Soudek (1975) and the seasonal régime by Turnbull (1975). Surface maxima vary from 27-30° C; the lake is usually polymictic but a thermocline has developed in June in some years.

LIGHT

Secchi disc measurements throughout the summers of 1972 and 1973 ranged from 2,7 to 3,1 metres. The euphotic zone is shallower than that in the neighbouring Sand Lake, where the Secchi disc readings attained four metres, — as its name suggests it has a sandy bottom which may reflect light. The opacity of the Opinicon water is caused partly by sediment in the spring, but mainly by phytoplankton during the summer; the water clears by the end of September.

CHEMICAL LIMNOLOGY

Information on the chemistry of the water is summarized in Table I. The lake is mesotrophic, and is rich in calcium carbonate. As the growing season progresses plants become covered with calcareous deposits and oxygen becomes deficient in the deepest parts when a thermocline develops. Water quality is partly dependent on the flow from the Rideau system, which has a dense cottage population in some upstream areas.

Methods of vegetation sampling

Fifteen samples were collected for estimation of biomass in 1972, and 22 in 1973; the sampling positions are shown in Figure 1. Scuba divers collect-

ed the plants from a 25 × 25 cm quadrat in a plastic bag, the plants were then oven-dried and their organic weight determined, according to the method of Craig (1976).

TABLE I

Chemical properties of Lake Opinicon.
All values in mg l⁻¹, except for conductivity (μmhos cm⁻²) and pH. (Compiled from O.W.R.C. 1971, and Sparling and Nalewajko 1970).

	Depth		
	1m	4m	8m
Conductivity	182-202	185	189
pH	7,7-8,5	—	6,6-8,1
Dissolved O ₂	10,7-15,2	—	0,5-15,3
Free CO ₂	0-2,4	—	0,8-11,9
Alkalinity	79,5-92,5	—	81,0-100,5
Total kjeldahl nitrogen	0,39-0,43	0,38	0,37-0,48
Total phosphorus	0,014-0,026	0,020-0,022	0,016
Potassium	11,7	—	—
Sodium	2,5	—	—
Calcium	192	—	—
Magnesium	24,3	—	—
Chloride	4-8,2	4	8

Two sampling methods were used in studying frequency, abundance, and distribution. The first was the collection of samples of vegetation from points arranged in a grid pattern throughout the lake (Fig. 1). All plants inside a 25 × 25 cm quadrat were collected in a plastic bag by a diver, brought to the surface, identified, counted and measured. At the same sites sediment samples were collected, and depth, temperature and Secchi disc levels were measured. These sampling points under-represented the shallow-water area of the lake, — only 10% of the samples were in 0-1,5 m depth whereas 45% of the lake bottom is at that depth.

The second method used in analysing the community was a form of point transect. This was adopted because it provided a basis for the comparison of sites at different times and because it gave a

high return of information for diving time, and could be used in opaque conditions when the divers depended on the transect line to locate themselves. A rope 29 metres long with knots at each metre was pegged to the bottom, its orientation along a compass bearing being directed from a boat. The divers then swam along the line, collecting each plant touching a knot, putting the plants in plastic bags, and bringing the bags to the boat. The line was then lifted at one end, swung around in the direction of the compass bearing and re-staked. The sequential sampling of the transects was sometimes sufficiently accurate for the second line to be pegged down beside the bare patches where plants had touched knots on the first line. Usually however, because of the soft mud, the opacity of the water, and the tangle of plants it was impossible to know how closely the transects were aligned. For a discussion of aquatic sampling methods see Woods (1975) and Schmid (1965).

Three transects called Hotel Bay, Bonwill's and Hump Island were studied. These sites are shown in Figure 1 and the depth of the transects in Figure 2. Lengths and numbers of sampling points were as follows:

Hump Island	June 1972	28 × 35 m.	980 points.
Hump Island	July 1972	28 × 38 m.	1 064 points.
Hump Island	June 1973	28 × 34 m.	952 points.
Hotel Bay	June 1972	28 × 7 m.	196 points.
Hotel Bay	July 1972	28 × 6 m.	168 points.
Bonwill's	June 1972	28 × 17 m.	476 points.
Bonwill's	July 1972	28 × 17 m.	476 points.

The number of empty points was never greater than 3% in any of the transects, and was often zero.

The identification of the Potamogetonaceae was very kindly checked by E. Ogden, that of the Characeae by R.D. Wood, and that of the mosses by R.R. Ireland. The nomenclature of the flowering plants follows Gleason (1968),

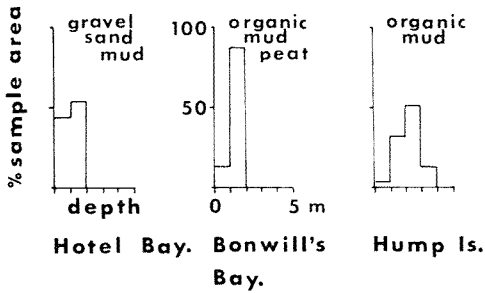


Figure 2. Depth and substrates of three sampling transects.

except for *Elodea*, *Megalodonta* and *Heteranthera*.

The major problem encountered was that of the taxonomy of *Myriophyllum*. In 1975, specimens of *Myriophyllum* were collected from the lake and sent to three separate authorities (C.D. McNabb, S. Nichols, and S. Aiken). All three identified one morphological type as *M. spicatum*, fitting the description of this species in Nichols (1975). The other specimens were variously identified as *M. exalbescens*, *M. alterniflorum* var. *americanum* and as aberrant *M. spicatum* or *spicatum* x *exalbescens* hybrids. In view of the obvious difficulties in identification, the specimens found in the lake have been lumped together as *Myriophyllum* spp., except for *M. verticillatum*, which was found at one site in 1972.

Two specimens of *Potamogeton* were identified by E. Ogden as possible hybrids, *P. illinoensis* x *richardsonii* and *P. illinoensis* x *amplifolius*. (In September 1977 small patches of flowering *M. alterniflorum* var. *americanum* were also found in Lake Opinicon).

Results and discussion

BIOMASS

Because of variation in marl deposition from species to species, and throughout the growing season, organic weight per square metre was found to

be the most useful parameter (Wetzel 1960). Mean value for the lake was 248 g m^{-2} with a range of 1 to $1\,154 \text{ g m}^{-2}$ while the median was 127 g m^{-2} , ash weight averaged 26% biomass, with a range of 10-49% biomass. Organic weight decreased significantly with depth (Fig. 3).

FREQUENCY, ABUNDANCE, AND DISTRIBUTION

Percentage frequency and abundance of the aquatic macrophytes are shown in Table II. The abundant plants are also the most frequent. Density reflects the morphology of the plants, that for a small plant such as *Chara*, which forms

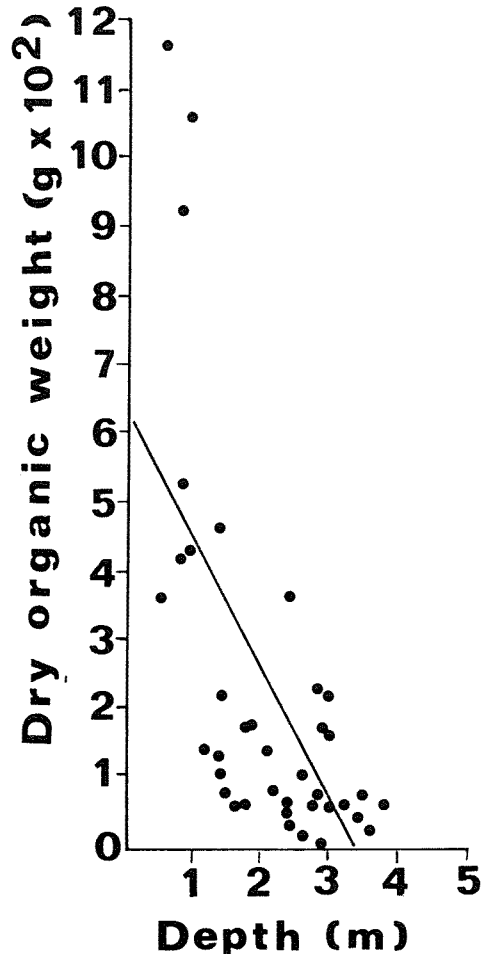


Figure 3. Plant biomass and depth, Lake Opinicon 1972 and 1973. Slope = -1.85 $y = 625 + 1.85x$. Correlation coefficient = -0.59 .

TABLE II

Percentage frequency (1), total abundance (2), in 98 quadrats, and mean density per quadrat of macrophytes (3). Sampling sites are shown in Figure 1.

Species	(1)	(2)	(3)
<i>Vallisneria americana</i>	48	512	10,6
<i>Chara globularis</i>	45	1 818	49,1
<i>Najas guadalupensis</i>	37	476	12,8
<i>Potamogeton robbinsii</i>	33	205	6,2
<i>Najas flexilis</i>	30	319	10,6
<i>Myriophyllum</i> spp.	29	87	3,0
<i>Ceratophyllum demersum</i>	29	152	5,2
<i>Potamogeton friesii</i>	19	92	4,8
<i>Lemna trisulca</i>	16	+	+
<i>Drepanocladus</i> spp.	14	+	+
<i>Heteranthera dubia</i>	12	88	7,3
<i>Potamogeton pusillus</i>	11	73	6,3
<i>Nitella flexilis</i>	11	96	—
<i>Potamogeton zosteriformis</i>	9	27	3,0
<i>Elodea canadensis</i>	7	36	5,1
<i>Potamogeton richardsonii</i>	3	12	4,0
<i>Magalodonta beckii</i>	2	9	4,5
<i>Ranunculus aquatilis</i>	2	3	1,5
<i>Potamogeton crispus</i>	2	2	1,0
<i>Potamogeton amplifolius</i>	2	1	1,0
<i>Potamogeton pectinatus</i>	1	3	3,0
<i>Chara vulgaris</i>	1	21	21,0
<i>Nymphaea odorata</i>	1	1	1,0
<i>Utricularia vulgaris</i>	1	1	1,0
<i>Potamogeton natans</i>	1	1	1,0
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	1	4	4,0
<i>Potamogeton gramineus</i>	1	1	1,0
<i>Tolypella intricata</i>	1	6	6,0

a sward, being high, while that for a large plant such as *Nuphar* is low. Mean density per quadrat obscures age differences between clumps of plants and abundance values are affected by fragmentation, the presence of rootless plants such as *Ceratophyllum* and *Utricularia*, as well as the drifting mosses and duckweeds. Percentage frequency in the grid samples reflects the composition of the macrophytic community of the whole lake, but over-represents the deeper water vegetation.

The transect values show changes from month to month and from year to year (Table III). In the grid sampling all sites with a depth of less than three metres had rooted plants. Frequency

declined from three metres down to nine metres (Fig. 4). Richness also declined with depth; the mean value for the grid sites was 5.5 species per sample. A drop in species richness at approximately four metres depth is shown in Figure 5. Obviously there is a zonation of different life-forms of plants into depth zones. These life-forms are listed in Appendix I; those perennials with rosettes or with floating leaves are necessarily found in shallow water.

This survey has not dealt with the shallow-water association studied by Craig (1976) and has been biased towards the plants growing in deeper water.

Frequency of different species in the three transects can be related to their depth, which is shown in Figure 2. The Hump Island transect (when the mean values for three samplings are considered) had as its eight most frequent plants the same eight which were most frequent in the lake as a whole, i.e. *Vallisneria americana*, *Chara globularis*, *Najas guadalupensis*, *Potamogeton robbinsii*, *Najas flexilis*, *Myriophyllum* spp., *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton friesii* and *Lemna trisulca*. Two plants found rarely in this transect but not at all in the grid dives were *Potamogeton illinoensis* and *P. praelongus*.

In Bonwill's Transect the most frequent plants were *P. robbinsii*, *Chara globularis*, *Vallisneria americana* and *Myriophyllum* spp., — again these are among the dominant plants in the lake as a whole. *Elodea canadensis*, *Najas flexilis*, *Potamogeton pusillus* and *P. zosteriformis* were also common. This transect was sufficiently shallow to include *Sagittaria*, *Nymphaea*, *Nuphar* and *Utricularia*.

Hotel Transect, in which the water was less than 2 metres deep, had as its

most frequent plants *Myriophyllum* spp. *Potamogeton robbinsii*, *Vallisneria* and *Ceratophyllum*. The next three most frequent species, *P. zosteriformis*, *P. gramineus* and *Sagittaria* were not dominants of the lake as a whole. *Isoetes* and *Brasenia* also occurred along this shallow transect.

Mean species richness varied somewhat from transect to transect, and was 8,0, 6,0 and 6,9 for Hotel, Bonwill's, and Hump Island (July 1972 and July 1973) respectively. In calculating these values 28 knots were taken as one 'site', but these cannot be directly compared to the 625 cm² quadrats, and can only be

used for between-transect comparisons. Richness tended to increase throughout the summer as seeds germinated.

The most frequent species show a niche differentiation in their depth distribution. This is shown in Figure 6 for the seven most frequent species found in the grid samples. Depth was divided into metres, and the number of sampling points on the grid at which the species was found, within each metre of depth, was expressed as a percentage of all occurrences of the species. The favoured depth for *Chara globularis*, *Vallisneria americana*, *Najas flexilis*, *Potamogeton robbinsii* and

TABLE III

Percentage frequency of macrophytes in 3 transects sampled in 1972 and 1973 respectively. (1), (2), and (3): Hump Island in June 1972, July 1972, and June 1973; (4) and (5): Hotel Bay, June and July 1972; (6) and (7): Bonwills Bay, June and July 1972.

Species	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
<i>Vallisneria americana</i>	8,5	21,4	9,0	1,5	20,8	13,6	13,2
<i>Chara globularis</i>	19,9	12,5	10,6	5,6	1,2	15,8	21,2
<i>Najas guadalupensis</i>	22,6	15,2	15,7	—	0,6	0,8	1,9
<i>Potamogeton robbinsii</i>	11,6	8,6	10,6	15,3	10,7	25,6	15,1
<i>Najas flexilis</i>	2,6	9,8	1,1	—	1,8	7,8	11,6
<i>Myriophyllum</i> spp.	10,5	11,6	14,6	36,8	11,3	9,0	6,7
<i>Ceratophyllum demersum</i>	6,9	9,9	3,3	6,1	4,2	1,5	3,1
<i>Potamogeton friesii</i>	—	3,1	4,3	—	—	—	—
<i>Lemna trisulca</i>	+	+	+	+	—	—	—
<i>Drepanocladus</i> spp.	+	+	+	—	—	—	—
<i>Heteranthera dubia</i>	1,9	1,9	1,1	0,5	1,2	0,6	1,0
<i>Potamogeton pusillus</i>	9,1	1,8	4,1	13,8	7,1	3,8	5,0
<i>Nitella flexilis</i>	3,0	6,0	14,4	—	—	—	—
<i>Potamogeton zosteriformis</i>	1,6	1,2	1,2	8,1	2,9	6,3	2,9
<i>Elodea canadensis</i>	0,2	0,8	0,1	1,0	2,4	6,5	5,9
<i>Potamogeton richardsonii</i>	3,8	4,7	2,1	1,5	5,6	1,0	2,5
<i>Megalodonta beckii</i>	—	0,3	—	—	—	—	—
<i>Ranunculus aquatilis</i>	—	—	0,1	—	0,6	0,4	0,6
<i>Potamogeton crispus</i>	0,2	—	0,6	2,0	—	0,6	—
<i>Potamogeton amplifolius</i>	0,1	1,0	3,2	6,5	1,8	1,0	1,3
<i>Potamogeton pectinatus</i>	0,9	0,3	1,5	0,5	0,6	1,7	2,1
<i>Nymphaea odorata</i>	—	—	—	—	1,2	0,4	0,6
<i>Nuphar advena</i>	—	—	—	—	—	0,2	—
<i>Utricularia vulgaris</i>	—	—	—	—	0,6	0,2	—
<i>Potamogeton natans</i>	—	—	—	—	3,6	—	—
<i>Potamogeton gramineus</i>	—	—	—	0,5	8,9	—	—
<i>Potamogeton illinoensis</i>	0,1	1,1	0,1	—	—	—	—
<i>Potamogeton praelongus</i>	0,2	0,6	0,2	—	—	0,2	—
<i>Sagittaria</i> sp.	—	—	—	—	7,7	—	—
<i>Brasenia schreberi</i>	—	—	—	—	0,6	—	—
<i>Isoetes echinospora</i>	—	—	—	—	0,6	—	—

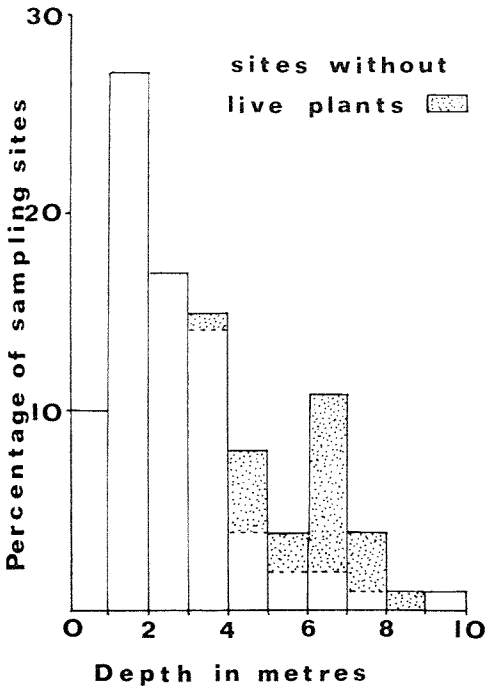


Figure 4. Percentage occurrence of sampling sites, from the grid shown on Figure 1, at different depths. Each sample = 25 x 25 cm in area.

Myriophyllum spp. was two to three metres. *Najas guadalupensis* and *Ceratophyllum demersum* occurred most often at three to four metres. Presumably the ability to live in deeper water reflects a lower compensation point (Meyer *et al.*, 1943), with specific differences similar to those found in shade-tolerant plants on a forest floor. Schmid (1965) found significant differences between underwater slopes with different aspects and the depth to which each species grew, but the fairly level bottom of Lake Opinicon does not show such differences.

Mapping the occurrence of individual species did not reveal any marked distribution patterns within the lake, — the area covered by the community as a whole is shown on Figure 1. The inflow can be regarded as a source of seeds and vegetative propagules, which accounts for the relatively high species richness of the Hotel transect.

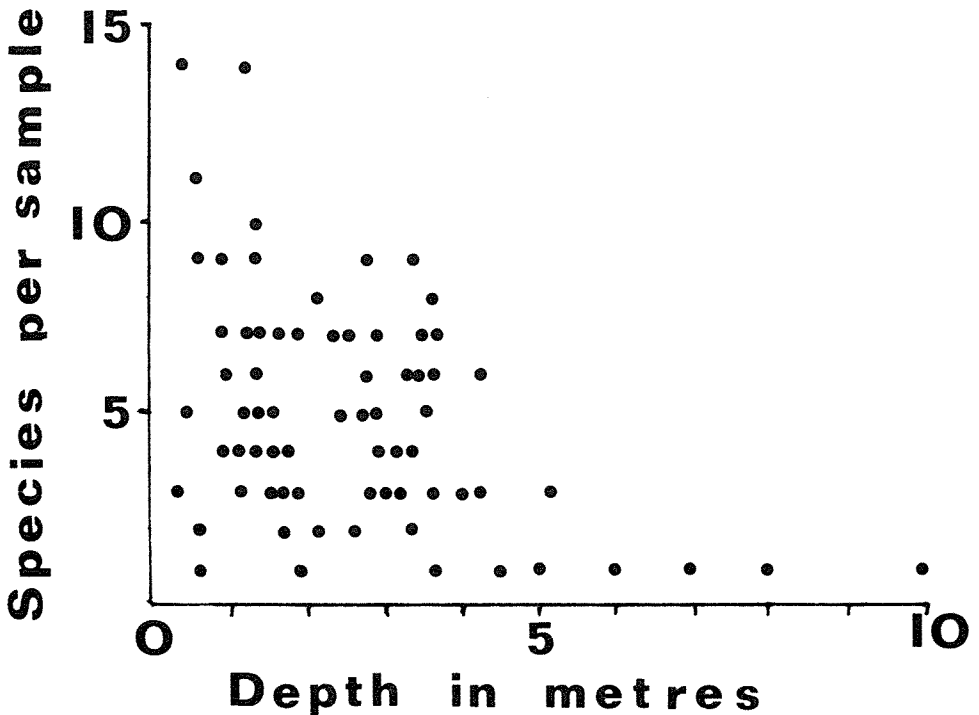


Figure 5. Species richness and depth. The grid of sampling sites is shown in Figure 1.

PATTERN AND ASSOCIATION

The ratio of the variance to the mean indicates the extent of clumping in each population, but pattern cannot properly be discussed when only one size of quadrat was used (Kershaw, 1973). Within the sampled block size (625 cm²) the index of clumping was highest for *Chara vulgaris*, followed by *Najas guadalupensis*, *Najas flexilis*, *Nitella flexilis*, *Heteranthera dubia*, *Potamo-*

geton robbinsii, *Vallisneria americana* and *Potamogeton friesii*. This substantiates the obvious subjective observation that the Characeae tend to grow in dense swards of small plants whereas *Vallisneria* for example, is more scattered and is individually larger.

Positive association between pairs of species was examined using 2 × 2 contingency tables, for those species occurring with more than 20 percent

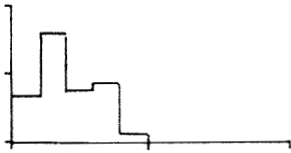
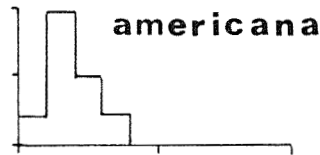
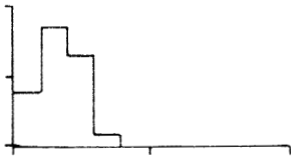
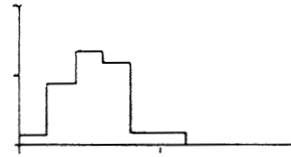
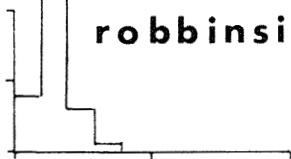
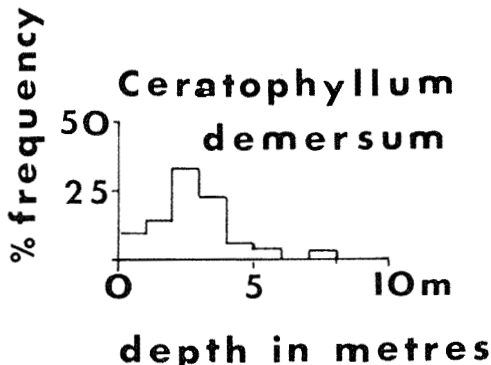
Chara globularis**Vallisneria****Najas flexilis****N. guadalupensis****Potamogeton robbinsii****Myriophyllum spp.**

Figure 6. Proportion of plants of the most common species occurring at different depths, showing the deeper niches of *Ceratophyllum* and *Najas guadalupensis*.

frequency (Kershaw, 1973, Krebs, 1972). The species were found to form one "nodum", shown graphically in Figure 7. It is therefore reasonable to refer to the submerged plants as constituting one community throughout the lake. *Chara globularis* was noticeable in having fewer positive associations than the other frequent species.

Schmid (1965) found that the association dominating water at a depth of 1-5 metres in Long Lake, Minnesota, consisted of nine species, with significant positive correlation. The nine species included *Potamogeton pectinatus*, *Najas flexilis*, *Heteranthera dubia*, *Potamogeton amplifolius*, *Potamogeton praelongus*, *Potamogeton zosteriformis*, *Elodea canadensis* and *Myriophyllum exalbescens*, which are all found at Lake Opinicon. The lower positive correlation of *Chara globularis*, found at Opinicon was paralleled in Minnesota by several negative correlations with *Nitella opaca*.

One aspect of the pattern of the community which was not analysed by

the sampling techniques was that of layering. The layering gradually builds up from the bottom of the lake in spring, and becomes complex. Some plants such as the mosses or the Characeae do not alter their size much, so remain as the bottom layer, while rapidly growing species fill in a 'vertical mosaic' above them. The composition of the upper layers alters as seasonal succession proceeds, but the pattern is not clear-cut. *Vallisneria americana*, for example, may float up after it has flowered, but not all clumps flower.

PHENOLOGY AND STABILITY

Re-surveying of transect lines was used to provide information on phenology and stability, together with observations throughout the lake during three growing seasons. The Hump Island transect showed little change in the years 1972 and 1973. The eight most frequent plants remained the same both years (Table II). The only important differences were that *Pota-*

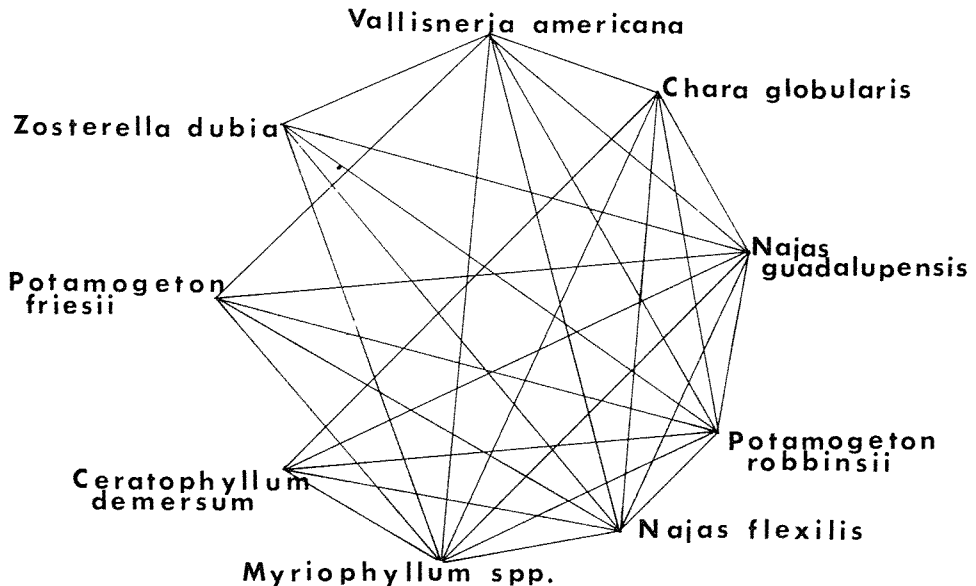


Figure 7. Positive associations between common species in Lake Opinicon which form a nodum.

potamogeton pusillus was more frequent early in 1972, and that *Nitella flexilis* increased in frequency in 1973. This suggests a fairly stable community with minor differences in the relative sizes of populations from year to year, and without marked dominance.

Plants can reduce competition and co-exist spatially by differences in their niches in relation to such requirements as nutrients and pollinators. In Lake Opinicon they are partitioned vertically in relation to light requirements, but with a great deal of overlap (Fig. 6). Another strategy in sharing a habitat, when niches are tightly packed, is that of differential timing of the life cycle (Harker, 1975; Hardin, 1960; Harper and Clatworthy, 1963; Sparling, 1964; Duffey, 1974). This also occurs in the lake. Flowering occurs in a prolonged sequence (Table IV), and Craig (1976) has shown that biomass peaks sequentially throughout the community, as the growth maxima of different species succeed one another through the summer. In some plants, such as *Potamogeton crispus*, the flowering

period is short, in others such as *P. richardsonii* it is extended, and in a third group including *Myriophyllum* spp. the timing is bi-modal (Nichols, 1975).

Most of the species are perennial, and they overwinter as complete plants, as winter buds, as turions, as tubers or as rhizomes. Generally over-wintering organs are formed at the end of summer, but some species are already in the form of winter buds as early as July — e.g. *Potamogeton pusillus*, and *Potamogeton crispus*. In frequency counts at the transects then, these species peaked early and disappeared by August. *Najas flexilis* is an annual, so its frequency count rises suddenly as it seeds germinate.

Some of the perennials flowered in patches; after flowering the plants fragmented, causing a rise in their frequency ratings. *Vallisneria americana*, for example, formed large floating mats after it flowered, which then broke up. *Potamogeton zosteriformis*, *Potamogeton robbinsii* and *Myriophyllum*

TABLE IV

Time of first observed flowering at L. Opinicon, 1973-1975.

Late May	Early June	Late June	Early July	Late July
<i>Potamogeton crispus</i>	<i>Ceratophyllum demersum</i> <i>Myriophyllum</i> spp. (probably <i>M. spicatum</i>) <i>P. amplifolius</i> <i>P. pectinatus</i> <i>P. pusillus</i> <i>P. richardsonii</i> <i>P. robbinsii</i> <i>Ranunculus aquatilis</i>	<i>Elodea canadensis</i> <i>P. gramineus</i> <i>P. illinoensis</i> <i>P. zosteriformis</i> <i>Utricularia vulgaris</i> <i>Zannichellia palustris</i>	<i>Callitriche hermaphroditica</i> <i>Najas flexilis</i> <i>Najas guadalupensis</i> <i>Nuphar advena</i> <i>Nymphaea odorata</i> <i>P. epihydrus</i> <i>P. friesii</i> <i>P. natans</i> <i>P. perfoliatus</i> <i>Utricularia minor</i> <i>Polygonum natans</i>	<i>Megalodonta beckii</i> <i>Myriophyllum verticillatum</i> <i>Pontederia cordata</i> <i>P. foliosus</i> <i>Sagittaria latifolia</i> <i>S. cuneata</i> <i>S. rigida</i> <i>Vallisneria americana</i>

spp. showed this patchy flowering: — a possible explanation is that these plants require several years of growth before flowering, and that they may be monocarpic. The simultaneous flowering and then death of a clump could perpetuate the pattern, the gap being filled with even-aged seedlings or propagules. Such a mosaic of differently aged clumps is also indicated by high variance in density values of species from the grid samples.

Some species such as *Heteranthera dubia* were found to flower very rarely in deep water whereas in local sites in shallows (e.g. Salmon River) flowering is profuse; this again suggests longevity of individuals in the lake, increasing the stability of the community.

Evidence of the stability of the submerged vegetation can also be deduced from the description of aquatic vegetation by Curran (1947). The Hotel and Bonwill transects were not directly matched in Curran's survey, but the Hump Island transect was. In 1947 *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Vallisneria americana*, *Potamogeton zosteriformis*, *P. amplifolius*, *Najas flexilis* and *Chara* sp. were all present on this line. Curran described the vegetation as follows (1947, p. 15)

"The most abundant submerged plants are *Potamogeton robbinsii*, *Anacharis* (*Elodea canadensis*, and *Vallisneria spiralis*¹ which are characteristic of the whole lake. *Myriophyllum exalbescens*, *Potamogeton pectinatus*, *Potamogeton zosteriformis*, *Potamogeton amplifolius*, *Najas flexilis* are common. There is a dense growth of *Ranunculus aquatilis* west of the channel leading into Chaffey's Lock. Bladderwort (*Utricularia*) was observed only

in the northeast sanctuary and in a very similar location between the island and the mainland".

Until 1973 this was still a valid description of the lake, although *Elodea* either had declined in importance or was over-estimated in Curran's survey. (*Wolffia* spp., *Utricularia*, some species of Characeae and *Potamogeton epiphydrus* also were not listed in 1947). One would still underestimate such plants as *Najas guadalupensis*, *Ceratophyllum demersum* and *Heteranthera dubia* if one had not the benefit of the three-dimensional view of the Scuba divers. It is similar to the observation of an old field community, where plants such as *Veronica serpyllifolia* and mosses on the ground are hidden by goldenrod or asters.

The parallel with the mosaic of an old meadow is close, since the pattern is layered, clumped, and predominantly perennial. This is a contrast to the vegetation described by Butcher (1933), Westlake (1973), and by Gessner (1955) as characteristic of rivers, where the assemblage changes from year to year.

Since 1974, visual observation would suggest that *Myriophyllum spicatum* (as described by Nichols, 1975) has gradually increased in frequency, and at the time of writing (July 1976) appears to be forming monospecific stands in many areas of the lake. Further transects to be carried out in 1978 should establish the extent to which *M. spicatum* is displacing the other macrophytes in Lake Opinicon. It is probable that like invading aquatic species elsewhere, such as *Elodea canadensis* in Britain (Sculthorpe, 1967) and *Myriophyllum spicatum* in Chesapeake Bay (Bayley *et al.*, 1968), the *M. spicatum* in this region will reach a peak of abundance and then decline, due to gradual build-up of pests and diseases.

¹ This was a misidentification of *V. americana*.

Acknowledgements

We would gratefully like to acknowledge the help of the following students who were involved in various aspects of this study: Jackie Booth, Nigel Lester, Alan Neff, John Sevigny, Jane Watson and Richard West. Our sincere thanks go also to Ted Brown, Hugh Dale and Graham Daborn for their critical reading of the manuscript. The work was supported by grants from Environment Canada, Fisheries and Marine Service, and Queen's University.

References

- BAYLEY, S., H. ROBIN and C.H. SOUTHWICK, 1968. Recent decline in the distribution and abundance of Eurasian milfoil in Chesapeake Bay. — *Chesapeake Sci.*, 9: 173-181.
- BROWN, S.R., 1952. Some aspects of lake soils in relation to the productivity of a lake. — M. Sc. Thesis, Queen's Univ., Kingston, 61 p.
- BUTCHER, R.W., 1933. Studies on the ecology of rivers. I. — *J. Ecol.*, 21: 58-81.
- CRAIG, S., 1976. Seasonal development of structure in two macrophytic communities in Lake Opinicon, Ontario. — M. Sc. Thesis, Queen's Univ., Kingston, 104 p.
- CURRAN, H.W., 1947. A biological survey of Lake Opinicon: Progress Report. — Queen's Univ. Biol. Stn, Chaffey's Locks, Ont., 20 p.
- CURTIS, C., 1946. The soils of the Queen's University Biology Station. — M.A. Thesis, Queen's Univ., Kingston, 71 p.
- DUFFEY, E., 1974. Grassland ecology and wildlife management. Chapman and Hall, London, 281 p.
- GESSNER, F., 1955. Hydrobotanik. VEB Deutsch. Verlag & Wiss., Berlin.
- GIBSON, C.G.M., 1974. Seasonal abundance of Cladocera and Copepoda in Lake Opinicon. — B.Sc. Thesis, Queen's Univ., Kingston, 34 p.
- GILLESPIE, J.E., R.E. WICLUND and M.H. MILLER, 1968. The Soils of Leeds County. — Ont. Soils Surv. Rep. N° 41, Ont. Dep. Agric., Toronto.
- GLEASON, H.A., 1968. The new Britton and Brown illustrated flora. 3 vols, New York Botanic Garden, N.Y.
- HARDIN, G., 1960. The competitive exclusion principle. — *Science*, 131: 1292-1298.
- HARKER, J.M., 1975. Prey selection relative to availability and size: A comparison of the feeding of four inshore fish assemblages in Lake Opinicon, Ontario. — M. Sc. Thesis, Queen's Univ., Kingston, 252 p.
- HARPER, J.L. and J.N. CLATWORTHY, 1963. The comparative biology of closely related species, VI.-J. exp. Bot., 14: 172-190.
- KEAST, A., 1970. Food specializations and bioenergetic interrelationships in the fish faunas of some small Ontario waterways. pp. 377-411 *In*: Marine Food Chains, J.H. Steele, (ed.), Oliver and Boyd, Edinburgh.
- KERSHAW, K.A., 1973. Quantitative and dynamic plant ecology. E. Arnold, London, 184 p.
- KREBS, C.J., 1972. Ecology. Harper and Row, London.
- MEYER, B.S., F.H. BELL, L.C. THOMPSON and E.I. CLAY, 1943. Effect of depth of immersion on apparent photosynthesis in submerged vascular aquatics. — *Écology*, 24: 393-399.
- NICHOLS, S.A., 1975. Identification and management of Eurasian water milfoil in Wisconsin. — *Wis. Acad. Sci. Arts Lett.*, 63: 116-128.
- ONTARIO WATER RESOURCES COMMISSION, 1971. Report on water quality in Opinicon Lake, Sand Lake, and Whitefish Lake. — Ont. Water Resour. Commn, Toronto, 40 p.
- SCHMID, N.D., 1965. Distribution of aquatic vegetation as measured by line intercept with scuba. — *Ecology*, 46(6): 816-823.
- SCULTHORPE, C.D., 1967. The Biology of Aquatic Vascular Plants. — New York, St. Martin's Press, 610 p.
- SOUDEK, D., 1975. Seasonal changes in the phytoplankton of Lake Opinicon. — B.Sc. Thesis, Queen's Univ., Kingston, 80 p.
- SPARLING, J.H., 1964. Ontario's Woodland Flora. — *Ont. Nat.*, 2(1): 18-26.
- SPARLING, J.H. and C. NALEWAJKO, 1970. Chemical composition and phytoplankton of lakes in southern Ontario. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 27: 1405-1428.
- TURNBULL, D.A., 1975. The molluscan fauna of Lake Opinicon. — B.Sc. Thesis, Queen's Univ., Kingston, 93 p.
- WEBB, D.E., 1964. The structural and functional features related to the food and feeding habits of the fishes of Lake Opinicon. — B.Sc. Thesis, Queen's Univ., Kingston, 101 p.
- WESTLAKE, D.F., 1973. Aquatic macrophytes in rivers: A review. — *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 20: 31-40.
- WETZEL, R.G., 1960. Marl incrustation on hydrophytes in several Michigan Lakes. — *Oikos*, 11: 223-236.

WOOD, R.D., 1975. Hydrobotanical methods.
University Park Press, Baltimore, 173 p.
WYNNE EDWARDS, H.R., 1959. Map 28 — 1959.

Preliminary Series, Geology, Westport. Sheet
31 C/9 1: 63,360. — Geol. Surv. Can., Ottawa,
71 p.

APPENDIX I

CHECK-LIST OF MACROPHYTES OCCURRING IN LAKE OPINICON

Species marked with an asterisk were *not* observed in the present survey. Information given refers only to plant in Lake Opinicon.

Life form: S = submerged; F = with floating leaves; E = emergent. Overwintering form: U = unchanged perennial; R = persistent rhizome; Ro = rosette; S = seeds only; WB = winter buds; T = tubers; Tur = turions; St = stem.

Family and species	Life form	Observed method of over-wintering	Sexual reproduction observed
<i>Characeae</i>			
<i>Chara braunii</i> Gm.	S	U	+
<i>C. globularis</i> Thuii.	S	U	+
<i>C. vulgaris</i> L.	S	U	+
<i>C. zeylandica</i> Kl. ex Willd.	S	U	+
<i>Nitella flexilis</i> (L.) Ag.	S	U	+
<i>N. tenuissima</i> (Desv.) Kütz	S	U	+
<i>Tolypella intricata</i> (Trent ex Roth) Leonh.	S	U	+
<i>Ricciaceae</i>			
* <i>Ricciocarpus natans</i> (L.) Corda	F	U	-
* <i>Riccia fluitans</i> L.	F	U	-
<i>Amblystegiaceae</i>			
<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.	S	U	-
<i>D. exannulatus</i> (B.S.G.) Warnst.	S	U	-
<i>Isoetaceae</i>			
<i>Isoetes echinospora</i> Durieu	S	Ro	+
<i>Equisetaceae</i>			
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	E	R	+
<i>Typhaceae</i>			
<i>Typha angustifolia</i> L.	E	R	+
<i>T. latifolia</i> L.	E	R	+
<i>Sparganiaceae</i>			
<i>Sparganium eurycarpum</i> Engelm.	S,E	St	+
* <i>S. americanum</i> Nutt.	E	?St	+
* <i>S. minimum</i> Nutt.	E	?St	+
<i>Najadaceae</i>			
<i>Najas flexilis</i> (Willd.) Rostk. & Schmidt	S	S	+
<i>N. guadalupensis</i> (Spreng.) Magnus	S	S(?U)	+
<i>Potamogeton amplifolius</i> Tuck.	S,F	R	+
<i>P. crispus</i> L.	?S	WB,R	+
<i>P. epihydrus</i> Raf.	S,F	R	+
<i>P. friesii</i> Rupr.	S	WB,R	+
<i>P. gramineus</i> L.	S,F	R	+
<i>P. illinoensis</i> Morong	S	R	+
<i>P. natans</i> L.	S,F	R	+

Family and Species	Life form	Observed method of over-wintering	Sexual reproduction observed
<i>P. pectinatus</i> L.	S	T	+
<i>P. perfoliatus</i> L.	S	R	+
<i>P. praelongus</i> Wolf.	S	R	+
<i>P. pusillus</i> L.	S	WB,R	+
<i>P. richardsonii</i> (Benn.) Rydb.	S	R	+
<i>P. robbinsii</i> Oakes	S	R,WB	+
<i>P. zosteriformis</i> Fern.	S	WB,R	+
<i>Zannichellia palustris</i> L.	S	R	+
<i>Alismataceae</i>			
* <i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	SE	Ro	+
<i>Sagittaria latifolia</i> Willd.	S,E	T,Ro	+
<i>S. rigida</i> Pursh.	S,E	T,Ro	+
<i>S. cuneata</i> Sheldon	S,E	T,Ro	+
<i>Hydrocharitaceae</i>			
<i>Elodea canadensis</i> Mich.	S	U,WB	-
<i>Vallisneria americana</i> Michx.	S	T,R	+
<i>Gramineae</i>			
<i>Zizania aquatica</i> L.	S,E,F	S	+
<i>Cyperaceae</i>			
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) R. and S.	S,E	U	+
* <i>Scirpus validus</i> Vahl.	E	R	+
<i>Araceae</i>			
* <i>Calla palustris</i> L.	E	R	+
<i>Lemnaceae</i>			
<i>Lemna minor</i> L.	F	Tur,U	-
<i>L. trisulca</i> L.	S	U	-
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Scheiden	F	Tur,U	-
<i>Wolffia punctata</i> Griseb.	F	U	-
<i>W. columbiana</i> Karst.	F	U	-
<i>Pontederiaceae</i>			
<i>Pontederia cordata</i> L.	E	R	+
<i>Heteranthera dubia</i> (Jacq.) MacM.	S	R	+
<i>Polygonaceae</i>			
* <i>Polygonum natans</i> Eat.	F	R	+
<i>Ceratophyllaceae</i>			
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	S	Tur	+
<i>Nymphaeaceae</i>			
<i>Brasenia schreberi</i> Gmel.	F	R	+
<i>Nuphar variegatum</i> Engelm.	F	R	+
<i>Nymphaea odorata</i> Ait.	F	R	+
<i>Ranunculaceae</i>			
<i>Ranunculus aquatilis</i> L.	S	U	+
<i>Callitrichaceae</i>			
<i>Callitriche hermaphroditica</i> L.	S	U	+
<i>Haloragaceae</i>			
<i>Myriophyllum</i> spp. (see text)	S	Tur	+
<i>M. verticillatum</i> L.	S	?Tur	+

<i>Family and species</i>	<i>Life form</i>	<i>Observed method of over-wintering</i>	<i>Sexual reproduction observed</i>
<i>Lentibulariaceae</i>			
<i>Utricularia minor</i> L.	S	?Tur	+
<i>U. intermedia</i> Hayne	S	?Tur	+
<i>U. vulgaris</i> L.	S	Tur	+
<i>Compositae</i>			
<i>Megalodonta beckii</i> (Torr.) Greene	S,E	U	+

THE AQUATIC MACROPHYTES OF SOME LAKES IN SOUTHEASTERN ONTARIO

A.A. CROWDER, J.M. BRISTOW, M.R. KING

Biology Department, Queen's University, Kingston, Ontario.

and

S. VANDERKLOET

Biology Department, Acadia University, Wolfville, Nova Scotia.

Résumé

Nous avons entrepris un inventaire des macrophytes immergés de 16 sites dans le sud-est de l'Ontario; les sites présentent de grandes différences sous l'aspect géologique et dans la concentration des sels minéraux. Les espèces sont distribuées selon les mêmes écarts de conductivité spécifique que dans les études antérieures comparables.

Abstract

Results of a survey of the submerged aquatic macrophytes in 16 sites in southeastern Ontario varying widely in geology and nutrient status are presented. Where comparisons could be made, species were generally found within the same range of specific conductivities as reported in other studies.

Introduction

Between 1972 and 1974 an intensive study of the aquatic macrophytes of Lake Opinicon and the Bay of Quinte was carried out (Crowder *et al.*, 1977; Bristow *et al.*, 1977). Since there was very little information available on the species distribution in the locality, a survey of 16 other lakes or sites was undertaken. The results of this study, and of a 1976 survey of the Napanee River near Colebrook, are reported here.

Influences on the chemistry of the water at the sample sites cannot be neatly summed up in geological terms; in addition to the solid geology they depend on surficial geology, the position of the site within a drainage system, the degree of silting which occurs, and nutrient inputs from agricultural soils or from sewage.

The solid geology is dominated by the rocks of the pre-Cambrian shield which outcrop in the Frontenac Axis, and by the Palaeozoic sediments to the southwest of it, which also overlie it in places. Water draining off the shield can be either base-rich or base-poor as the rocks include gneisses, intrusives, metamorphics and granites. The Palaeozoic sediments also are not all similar sources of bases, as the predominant limestone grades into sandstones. Quaternary deposits vary from till to sand, clay, marl, and organic muds and peats. For example, East and West Lakes are enclosed by sands, the Napanee River flows through a clay basin, and the water quality of Carson Lake is determined by the peats which drain into it.

The sampling sites on the shield include lakes Mazinaw, Carson, Two

Rivers, Charleston, Sand, and Opinicon, and also Kingston Mills, Landon Bay and Deadman's Bay. The positions of these sites within drainage systems varies: — upstream sites which receive mostly local drainage include Mazinaw Lake (Mississippi River system), Lake of Two Rivers and Carson Lake (Mada-waska system); median positions are exemplified by Charleston Lake (Gana-noque River), and Opinicon and Sand Lakes (Rideau system) in which af-fluents largely control the water chem-istry; downstream sites include King-ston Mills (Rideau-Cataraqui system), Landon Bay and Deadman's Bay. The large systems tend to be more eu-trophic downstream, Kingston Mills, for example, being more enriched than the median Rideau sites. Landon Bay and Deadman's Bay not only receive local drainage but are part of the St. Lawrence — Lake Ontario system, so that the fact that they are on shield rock is relatively unimportant. Landon Bay is almost an impoundment, as it is partially cut off from the St. Law-rence by a causeway. The large systems such as the Rideau are not confined to one type of rock but generally flow through shield rock in the upper cour-se, and limestone in the lower, together with various surficials. The Rideau at L. Opinicon for example traverses granite, gneiss, sandstone, sand and organic muds, whilst above Kingston Mills it is flowing through limestone and sandstone covered by agricultural soils.

The Palaeozoic sites include Varty, Lime, Mud, East and West Lakes, the Napanee River, the Bay of Quinte loca-tions (Trenton, Picton, Hay Bay and Adolphus Reach) and Simcoe Island which is in Lake Ontario. Loughbor-ough Lake lies along the junction of limestone to the south and shield rocks to the north. This boundary is often the site of a lake, for example Big Rideau

Lake, and the lake water receives af-fluents from both rock types. As in the shield the sites include various posi-tions within river systems. Lime Lake, Varty Lake and Mud Lake are predom-inantly local in their drainage basins, and are shallow limestone lakes in which marl forms readily. East Lake and West Lake are not part of a major system, and are cut off from Lake On-tario by deep sand deposits. The Quinte sites are in a limestone bay, but receive inputs from an enormous drainage area, from the Rivers Trent, Moira, Sal-mon, Napanee and several smaller streams. These watersheds include shield areas, and a variety of surficial deposits such as sands near the Trent, clay in the Napanee valley, and fen peats in the Moira catchment area. In addition the limestone area is farmed and fertilized, and in the past the rivers have received the drainage of several towns. Picton Harbour is an example of enrichment by local drainage. Lake Ontario water can be distinguished by its chloride content, and can be as-sumed to influence the chemistry of the Adolphus Reach site. At the Simcoe Island site the underlying rock is lime-stone, but the water chemistry is that of Lake Ontario as a whole rather than being determined by local influences.

Methods

The name and location of each site is given in Table I, along with pH and specific conductivity. These were mea-sured only when previous records were not available. Most sites were sampled once by scuba divers in either June, July, or August. Sites are listed in order of increasing conductivity. Since con-ductivities vary considerably in the Bay of Quinte with time of year, figures given for the Bay are means of mea-surements made between May and October. Small differences in conduc-

tivity between sites are therefore of doubtful significance. Only submerged and floating-leaved species are included, in order to simplify the comparison between sites.

Results

The distribution of species is shown in Table II. It is evident from the table that the three lakes with conductivities below 60 μmhos (Lake of Two Rivers, Carson L., and Mazinaw L.) contained certain species not found in the other lakes, *Eriocaulon septangulare*, *Lobelia dortmanna*, and *Myriophyllum tenellum* being the most common.

Lake Opinicon, with a conductivity of about 200 μmhos contained the

greatest number of species, though this may be partly a reflection of the intensity of sampling in that lake. Any species occurring in sites with higher conductivities (250-316 μmhos) were also found in Lake Opinicon, but *Nitella tenuissima*, *Isoetes echinospora*, *Potamogeton perfoliatus*, and *Brasenia schreberi* appeared to be restricted to waters with conductivities of 200 μmhos or less.

Due to the taxonomic confusion existing at the time, no attempt was made in the earlier work to distinguish between *Myriophyllum spicatum* (so-called Eurasian water milfoil) and the native American *M. exalbescens*. These two species (or perhaps sub-species)

TABLE I
Chemical characteristics of sites

Name	Map reference	pH	Specific conductivity at 25° (μmhos)
Lake of Two Rivers	31E/ 9E	6,3 ¹	33 ²
Carson Lake	31F/12E	6,5 ¹	56
Mazinaw Lake	31C/ 4E	6,9 ²	57 ²
Napanee R. (Colebrook)	31C/ 7W	7,1	124
Sand Lake	31C/ 9W	8,3 ³	165 ⁶
Varty Lake	31C/ 7W	7,5	169
Opinicon Lake	31C/ 9W	7,7-8,5 ^{2,3}	182-200 ^{2,3}
Nigger Head — Kingston Mills	31C/ 8W	8,2	216
Charleston Lake	31C/ 8W	8,7 ⁴	220 ⁴
East Lake	30N/14W	8,5 ⁴	226
Quinte — Trenton	31C/ 4E	8,2	230 ⁵
West Lake	30N/14W	8,5 ⁴	240
Loughborough Lake	31C/ 7E	8,5	240
Quinte — Hay Bay Mouth	31C/ 2E	8,2	246 ⁵
Mud Lake	31C/ 7E	8,4	260 ²
Landon Bay	31B/ 5	8,5	265
Quinte — Picton Harbour	31C/ 3E	8,2	271 ⁵
Quinte — Adolphus Reach	31C/ 2E	8,2	294 ⁵
Lime Lake	31C/ 6E	7,5	312
Simcoe Is. channel	31C/ 2E	8,5	312
Deadman's Bay	31C/ 1E	8,5	316

1. Ontario Ministry of the Environment (Algonquin Park superintendent) 1974.
2. Sparling and Nalewajko, 1970.
3. Ontario Water Resources Commission report, 1971.
4. Ontario Ministry of the Environment, lakes survey 1971.
5. Ontario Ministry of the Environment. Unpublished 1975 water quality data for project Quinte. Figures are means for May — October.
6. G. Miller (personal communication).

TABLE II (continued)

Species \ Site	Lake of Two Rivers	Carson L.	Mazinaw L.	Napanee R.	Sand L.	Varty L.	L. Opinicon	Nigger Head-Kingston Mills	Charleston L.	East L.	Quinte-Trenton	West L.	Loughborough L.	Quinte-Hay Bay	Mud Lake	Landon Bay	Quinte-Picton	Quinte-Adolphus Reach	Lime Lake	Simcoe Is. channel	Deadman's Bay
Specific conductivity (μmhos)	33	56	57	124	165	169	182	216	220	226	230	240	240	246	260	265	271	294	312	312	316
<i>Fontinalis antipyretica</i>				+									+								
<i>Potamogeton praelongus</i>				+	+		+					+									
<i>Potamogeton perfoliatus</i>				+	+		+														
<i>Megalodonta beckii</i>				+	+		+					+									
<i>Potamogeton robbinsii</i>				+	+		+		+			+									
<i>Potamogeton illinoensis</i>				+	+	+	+		+				+		+						
<i>Ceratophyllum demersum</i>				+	+		+	+	+		+	+				+	+	+		+	+
<i>Potamogeton friesii</i>				+	+	+	+			+			+		+				+		+
<i>Potamogeton crispus</i>				+	+		+	+					+		+		+	+		+	+
<i>Potamogeton pectinatus</i>				+	+	+	+	+			+	+	+	+	+		+	+	+	+	+
<i>Vallisneria americana</i>				+	+		+	+	+		+	+		+	+	+	+	+		+	+
<i>Potamogeton zosteriformis</i>				+	+		+	+	+		+	+	+		+			+			+
<i>Myriophyllum spicatum</i> + <i>exalbescens</i>				+	+		+	+	+		+	+	+	+	+		+	+		+	+
<i>Ranunculus aquatilis</i>				+	+		+	+	+		+	+	+	+	+		+	+		+	+
<i>Heteranthera dubia</i>				+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+		+	+
<i>Chara vulgaris</i>					+	+	+	+	+	+	+	+			+				+		
<i>Callitriche hermaphroditica</i>					+		+														
<i>Tolypella intricata</i>							+		+	+		+									
<i>Myriophyllum verticillatum</i>							+						+		+						
<i>Zannichellia palustris</i>							+			+		+	+	+							+
<i>Najas guadalupensis</i>					+		+	+	+		+	+		+		+				+	+
<i>Potamogeton pusillus</i>							+	+	+		+	+		+		+	+			+	+
<i>Drepanocladus</i> spp.											+	+									
<i>Potamogeton nodosus</i>										+	+	+									
<i>Polygonum natans</i>								+	+		+	+									

1) Potter's Point

2) Belleville transect (south side)

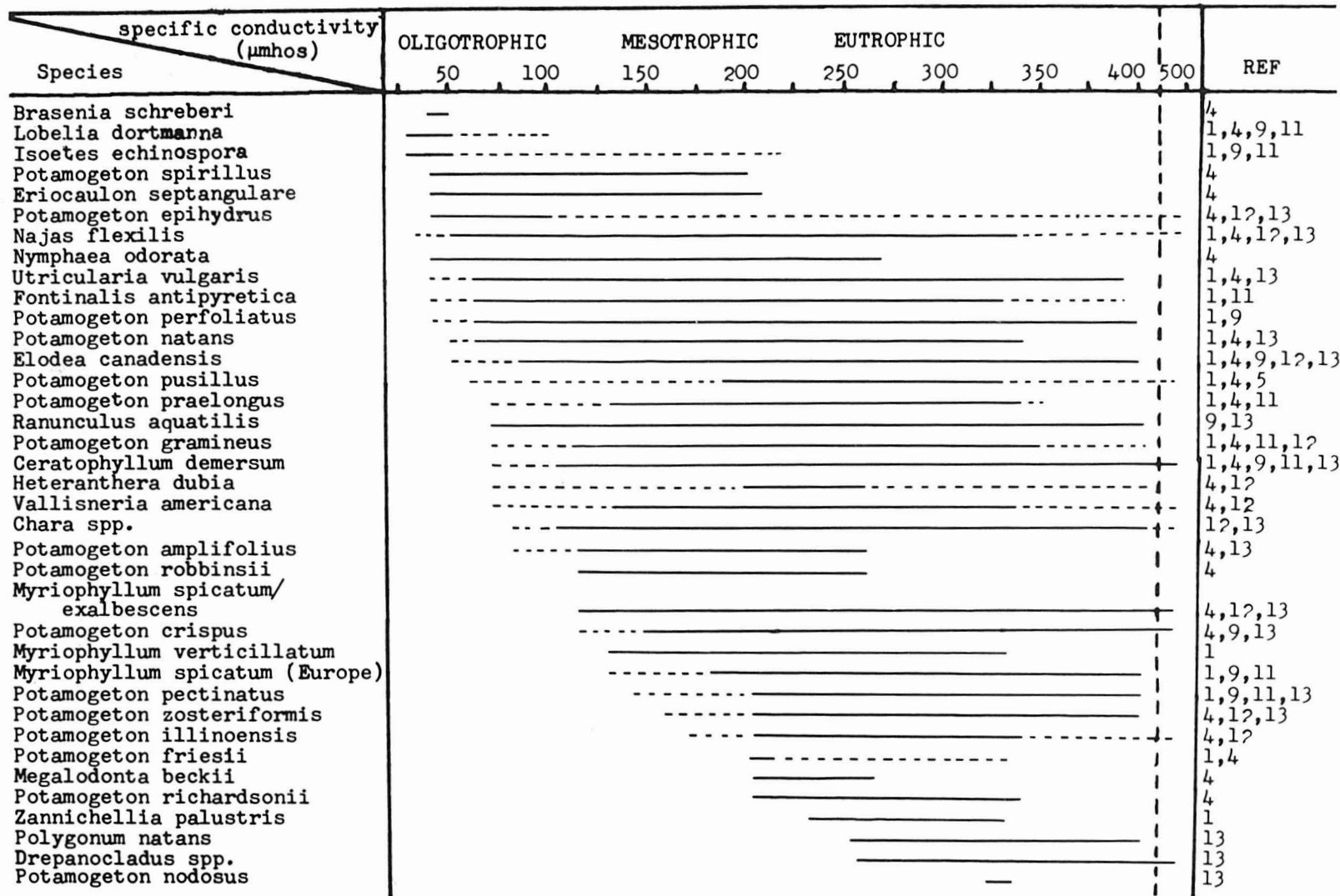


Figure 1. Species or genus distribution in relation to specific conductivity.

(Dotted portions of lines indicate either (1) low frequency of occurrence or (2) non-overlapping distribution ranges).

can now be clearly distinguished (Nichols, 1975). Recent study has revealed that *M. spicatum* is now the prevalent form in the Bay of Quinte, Lake Ontario and the St. Lawrence River near Kingston, and Lake Opinicon, and in the last-mentioned lake has exhibited a dramatic increase in frequency in the last few years. *M. exalbescens* is also found in the Bay of Quinte and Lake Opinicon, and is the only form present in the Napanee River.

Discussion

A relationship between trophic status and/or conductivity, and distribution of macrophyte species has been demonstrated both in European and North American lakes (Almestrand and Lundh, 1951; Livingston and Bentley, 1970; Seddon, 1972; Spence, 1967; Swindale and Curtis, 1957; McCombie and Wile, 1971). Conductivity is a satisfactory measure of solute concentration (except perhaps at a pH below 7 — Seddon, 1972), and up to about 400 μ mhos is generally correlated with nutrient status. The results of these studies are summarized in Figure 1, only those species or other taxa being included which have been recorded also in the present study.

When the data in Table II and Figure 1 are compared, there is a remarkably similar distribution pattern for 18 of the 36 species, namely *Lobelia dortmanna*, *Isoetes echinospora*, *Potamogeton gramineus*, *P. amplifolius*, *P. robbinsii*, *P. crispus*, *P. friesii*, *P. illinoensis*, *P. zosteriformis*, *Najas flexilis*, *Utricularia vulgaris*, *Nymphaea odorata*, *Vallisneria americana*, *Heteranthera dubia*, *Myriophyllum spicatum* (including *exalbescens*), *Elodea canadensis*, *Zannichellia palustris* and *Chara* spp. Of the remainder, 12 species occurred over a somewhat narrower range of conductivity (*Eriocaulon septangulare*, *Potamogeton natans*, *P. pusillus*,

P. spirillus, *P. epihydrus*, *P. perfoliatus*, *P. praelongus*, *Ranunculus aquatilis*, *Fontinalis antipyretica*, *Myriophyllum verticillatum*, *Polygonum natans* and *Ceratophyllum demersum*), and 4 species over a wider range than previously reported (*Brasenia schreberi*, *Potamogeton pectinatus*, *P. richardsonii*, and *Megalodonta beckii*). *P. nodosus* and *Drepanocladus* spp. were found at conductivities lower than recorded for the same plants elsewhere. However, they were only reported in a few lakes.

Twelve other genera or species were also collected for which no comparable data exists in these published reports (*Nitella tenuissima*, *Nitella flexilis*, *Tolypella intricata*, *Nuphar variegatum*, *Myriophyllum farwellii*, *M. tenellum*, *M. heterophyllum*, *Callitriche hermaphroditica*, *Najas guadalupensis*, *Utricularia purpurea*, *U. minor* and *U. intermedia*). However, the wide distribution range of *Nuphar variegatum* is also characteristic of other *Nuphar* species (Almestrand and Lundh, 1951; Livingston and Bentley, 1970; Seddon, 1972). *Najas guadalupensis* occurs in lakes with relatively high calcium levels (Moyle, 1945).

In conclusion, this survey has demonstrated that, when comparisons can be made, the majority of the submerged and floating-leaved aquatic macrophytes found in 21 sites in S.E. Ontario show similar distribution patterns in relation to water conductivity as these same species growing in other parts of North America or in Europe.

Acknowledgements

We wish to gratefully acknowledge the help of the following students who took part in this survey: Jackie Booth, Alan Neff, John Sevigny, Jane Watson, and Richard West. Our thanks also to G. Owen (Ontario Ministry of the Environment) for making a boat available for part of

this work, and to H.M. Dale for critical reviewing of the manuscript. The research was supported by a grant from Environment Canada, Fisheries and Marine Service.

References

- ¹ ALMESTRAND, A. and A. LUNDH, 1951. Studies on the vegetation and hydrochemistry of Scanian Lakes. I-II — Bot. Notiser Suppl. 2, N° 3, 174 p.
- ² BRISTOW, J.M., A.A. CROWDER, M.R. KING and S. VANDERKLOET, 1977. The growth of aquatic macrophytes in the Bay of Quinte prior to phosphate removal by tertiary sewage treatment (1975-1976). — *Naturaliste can.*, 104: 465-473.
- ³ CROWDER, A.A., J.M. BRISTOW, M.R. KING and S. VANDERKLOET, 1977. Distribution, seasonality, and biomass of aquatic macrophytes in Lake Opinicon (Eastern Ontario). — *Naturaliste can.*, 104: 441-456.
- ⁴ LIVINGSTON, R.B. and P.A. BENTLEY, 1970. The role of aquatic vascular plants in the eutrophication of selected lakes in western Massachusetts. — *Wat. Resour. Res. Center, Univ. Mass., Rep. N° 11*, 80 p.
- ⁵ McCOMBIE, A.M. and I. WILE, 1971. Ecology of aquatic vascular plants in southern Ontario impoundments. — *Weed Sci*, 19: 225-228.
- ⁶ MOYLE, J.B., 1945. Some chemical factors influencing the distribution of aquatic plants in Minnesota. — *Am. Midl. Nat.*, 34: 402-420.
- ⁷ NICHOLS, S.A., 1975. Identification and management of Eurasian water milfoil in Wisconsin. — *Wis. Acad. Sci. Arts Lett.*, 63: 116-128.
- ⁸ ONTARIO WATER RESOURCES COMMISSION, 1971. Report on water quality in Opinicon Lake, Sand Lake, and Whitefish Lake. — *Ont. Wat. Resour. Commn, Toronto*, 40 p.
- ⁹ SEDDON, B. 1972. Aquatic macrophytes as limnological indicators. — *Freshwat. Biol.*, 2: 107-130.
- ¹⁰ SPARLING, J.H. and C. NALEWAJKO, 1970. Chemical composition and phytoplankton of lakes in southern Ontario. — *J. Fish. Res. Bd*, 27: 1405-1428.
- ¹¹ SPENCE, D.H.N., 1967. Factors controlling the distribution of freshwater macrophytes with particular reference to the lochs of Scotland. — *J. Ecol.*, 55: 147-170.
- ¹² SWINDALE, D.H. and J.T. CURTIS, 1957. Phytosociology of the larger submerged aquatic plants in Wisconsin. — *Ecology*, 38: 397-407.
- ¹³ WILE, I. and A.M. McCOMBIE, 1972. Growth of aquatic plants in southern Ontario impoundments in relation to phosphorus, nitrogen, and other factors. — *Ont. Minist. Envir.*, 102 p.

THE GROWTH OF AQUATIC MACROPHYTES IN THE BAY OF QUINTE PRIOR TO PHOSPHATE REMOVAL BY TERTIARY SEWAGE TREATMENT (1975-1976)

J.M. BRISTOW, A.A. CROWDER, M.R. KING

Biology Department, Queen's University, Kingston, Ontario.

and

S. VANDERKLOET

Biology Department, Acadia University, Wolfville, Nova Scotia.

Résumé

La distribution des macrophytes aquatiques de la baie de Quinte (sud-est de l'Ontario) a été étudiée le long de lignes de transect de 1972 à 1974. Dans la partie supérieure de la baie il y avait moins d'espèces et le couvert était moins dense. La biomasse était généralement faible. La faiblesse de la croissance dans la partie supérieure de la baie, peu profonde et riche en sels minéraux, est probablement causée par des algues ainsi que par une turbidité élevée. Toutefois l'absence d'un substrat approprié est peut-être un autre facteur contribuant à cette situation. La partie inférieure de la baie ressemble aux régions voisines du lac Ontario en ce qui concerne les types d'espèces et de couvert.

Abstract

In a study of the distribution of aquatic macrophytes in the Bay of Quinte (southeastern Ontario) in 1972-1974 using the line transect method of sampling, fewer species and a lower density of cover were recorded in the upper portion of the Bay. Biomass was generally low. The poorer macrophyte growth in the shallow nutrient-rich upper Bay was probably a result of algal blooms and high turbidity of the water, but the absence of suitable substrate might also be a contributing factor. The lower Bay was similar to adjacent areas of Lake Ontario in species composition and density of plant cover.

Introduction

Between 1972 and 1975 an intensive limnological study, the "Quinte Project", has been carried out in the Bay of Quinte, Lake Ontario (Anon, 1973 1976). The purpose of the study has been to provide detailed information about the bay before implementation of phosphate removal from treated sewage in 1975 and 1976. One aspect has been a survey of the aquatic macrophytes, carried out in 1972, 1973 and 1974, the results of which are reported

here. Comparable data on the macrophytes of other water bodies in south-eastern Ontario is presented elsewhere (Crowder *et al.*, 1977a and 1977b). Some of this data has also been included here for comparative purposes.

No previous systematic study of the macrophytes in Quinte has been carried out. Macoun (1883 — 1890) noted the presence of some aquatic species, which are still common to-day, but it is impossible from his account to gain

any impression of abundance, distribution, or any changes which may have occurred since that time. Subjective impressions of people familiar with the area suggest that the macrophytes were more abundant thirty or forty years ago (though fluctuating lake levels would make such impressions relatively unreliable). In more recent years, parts of the bay have supported standing crops up to $90 \text{ cm}^3 \text{ m}^{-3}$ phytoplankton, which represents a eutrophic to hypertrophic situation (Anon, 1973; Christie, 1973). High turbidity, partly due to the phytoplankton, no doubt adversely affected macrophyte growth, as has been reported elsewhere (Robel, 1961; Spence, 1976; Stuckey, 1971).

Total phosphate concentrations in the upper bay were high, and showed only minor seasonal fluctuations between 1972 and 1975 (Jackson, 1976). Average levels for the four years were $0,082 \text{ mg/l}$ at Belleville, and decreased towards the lower end of the bay, being $0,022 \text{ mg/l}$ at Conway (Adolphus Reach).

Methods

The six study areas for the frequency analysis were located at Trenton, Belle-

ville (2), Big Bay, Hay Bay and Adolphus Reach in the same locations where physical and chemical data for Project Quinte were collected. Figure 1 depicts the location of these transect lines which were aligned with fixed points on the shoreline. The sampling method was a modified form of the point transect: 28 knots $1,5 \text{ cm}$ across were placed a metre apart along a line 29 m long; when this line had been staked at both ends by scuba divers, they collected any plant touching a knot. Plants not touching a knot were passed over. The collected plants were placed in a plastic bag and brought to the surface vessel where they were sorted into species. Meanwhile the line was swung around and pegged down and the collecting procedure repeated until the entire transect was completed or no plants had been collected in three consecutive 29 m portions of the transect. The total numbers of points sampled in the bay was about 2 500 in 1972. Some of the transects were repeated in 1973 and 1974. Secchi disc and oxygen measurements were also recorded. Twenty-nine $0,25 \text{ m}^2$ biomass samples were taken in 1972-1973 in various parts of the bay at water depths less than 300 cm (maximum depth of macrophyte growth in the upper bay).

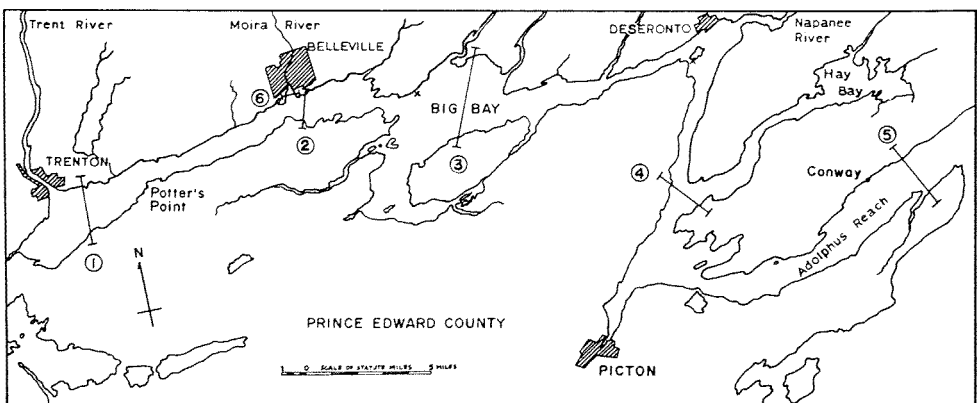


Figure 1. Location of transects in the Bay of Quinte. 1 - Trenton; 2 - Belleville; 3 - Big Bay; 4 - Hay Bay mouth; 5 - Adolphus Reach; 6 - Moira River mouth. x - location of plantings in tiles (1973).

In 1972 samples of substrate from the biomass quadrats were sent away to the Ontario Ministry of Environment for analysis.

Results

FREQUENCY AND DISTRIBUTION

A comparison of the frequency with which individual species occurred in the various transects along the bay, as well as in several locations in Lake Ontario east of Quinte is given in Table I. The transects at Belleville and Big Bay were depauperate in macrophyte species compared to any of the other sites. Thus Big Bay contained only two species in both the 1972 and 1973 transects, Belleville 4-6 species. Not only were there fewer species but the vegetation cover was sparse, as can be seen by noting the percentage of points sampled that may have contained plants (i.e. total points ÷ by total plants collected). In 1972, the transects at Trenton contained only 6 species, but in 1973 11 species were found. Judging by the depth gradients along the transects, these were not located at exactly the same spot in 1972 and 1973. In both 1972 and 1973, the Trenton transects contained a higher percentage of points with plants than those at Belleville and Big Bay. The differences in distribution and frequency for 1972 transects are shown graphically in Figure 2. *Myriophyllum spicatum* was the predominant species in the upper bay, but *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Heteranthera dubia*, and *Potamogeton friesii* were also found.

The maximum depth at which plants were found growing was generally correlated with light penetration, being 2,1 to 3,3 times the Secchi disc readings. (Lower figures for Deadman's Bay transect #1 and #2 and the June 1972 Trenton transect were due to the fact

that the transects were in fairly shallow water. Deadman's Bay transects #3 and #4 in deeper water gave ratios of 2,8 and 3,1 respectively). Only in the 1973 Belleville transect (Table I) and the 1972 north shore Trenton transect (Fig. 2) was this ratio higher than 3,3. Since the macrophyte cover at these points was sparse, and diver visibility very poor, it is quite possible that the plants sampled were not in fact growing there but had been carried thither by water currents.

BIOMASS

Location of quadrats in 1972 and 1973, and biomass figures are given in Table II. Twenty of the 29 sites contained plants. The samples had an average organic dry weight of 12,1 g m⁻² and a range of 0,02 to 101 g m⁻² with a median of 5,1 g m⁻². The biomass in 1972 did not appear to be higher on the more organic substrates than on the rocky-pebbly ones. The percentage ash in the plant samples was often high, and very variable, presumably depending on the species included and their degree of marl and detrital encrustation.

Discussion

It is clear from the results presented in this paper that aquatic macrophytes were generally sparse and of low diversity in the upper bay of Quinte. In contrast, the middle and lower bays contained a greater number of plant species similar in number and type to those found at two locations outside the bay itself. The biomass samples collected at all locations were relatively low except for one taken in the shallows of Perch Cove (between Hay Bay and Glenora). In Lake Opinicon, in which macrophyte growth is vigorous, average biomass was twenty times as great (Crowder *et al.*, 1977a).

TABLE I

Frequency of occurrence of species along transects, and summary of other information relating to the transects.

Key to sampling sites: 1 = Trenton; 2 = Belleville; 3 = Moira river mouth; 4 = Big Bay; 5 = Hay Bay; 6 = Adolphus Reach; 7 = Lucas Point, Simcoe Island; 8 = Bateau Channel, Simcoe Island; 9 = Deadman's Bay, Transect # 1; 10 = Deadman's Bay, transect # 2.

Sampling site	1			2			3	4		5		6		7	8	9	10
Date	29/6/72	22/7/72	25/7/73	22/6/72	21/7/72	31/7/73	27/6/72	20/7/72	1/8/73	18/7/72	30/7/74	17/7/72	30/7/74	20/8/72	20/8/72	1/8/72	1/8/72
Species.																	
<i>Vallisneria americana</i>			3	1	1	1				8	21	17	38	61	14	4	7
<i>Myriophyllum spicatum</i>	20	9	29	13	11	3	16	5	4	39	24	23	21	111	119	20	28
<i>Ceratophyllum demersum</i>	18	16	34		1		26					13		44	71	25	22
<i>Elodea canadensis</i>	20	25	45	1	3	1	22			31	13	8	3	56	45	13	23
<i>Heteranthera dubia</i>	1	1	5	5	1		9		5	21	20	36	49	4	35	38	
<i>Potamogeton pusillus</i>	6		4				5			20	1	28		43	57	4	63
<i>Potamogeton friesii</i>											1		2			1	17
<i>Potamogeton zosteriformis</i>												1	4				9
<i>Potamogeton pectinatus</i>			1					1		4				13			
<i>Potamogeton richardsonii</i>												7	2	4	8		5
<i>Potamogeton crispus</i>	4						3					5	8			1	2
<i>Chara globularis</i>			1							2				1	5	2	
<i>Najas flexilis</i>			12							3	1						
<i>Najas guadalupensis</i>	12	11	24											22	11	2	
<i>Ranunculus aquatilis</i>										1				1	10	8	
<i>Zannichellia palustris</i>										2							
<i>Drepanocladus</i> sp.		3	1														
1. No. spp. along trans.	6	6	11	4	5	3	6	2	2	10	7	9	9	11	10	10	10
2. % of points with plants (max. est.)	34	29	71	6	5	3	36	2	3	36	46	41	53	79	100	100	100
3. Max. depth growth (cm)	225	250	235	375	310	235	410	250	300	270	280	565		940	840	210	410
4. Max. Secchi disc. (cm)	120	110	90	120	120		140	100	90	100	120	270	275	340	360	180	220
5. Ratio of 3 to 4	1,8	2,3	2,6	3,1	2,6	2,3	2,9	2,5	3,3	2,7	2,3	2,1		2,8	2,3	1,2	1,9

bay during July 1973 (M. Johnson, personal communication).

Of the species found in the upper bay, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus*, and *P. pectinatus* are known to grow well under eutrophic conditions (Almestrand and Lundh, 1951; Christensen and Andersen, 1958; Lind and Cottam, 1969; McCombie and Wile, 1971; Nichols, 1975; Seddon, 1972; Westlake, 1973; Wile and McCombie, 1972). *M. spicatum* and *P. crispus* have a growth form that permits

them to survive under highly turbid conditions in that they have long stems attached to the substrate but reaching to the surface and trailing along it. It has been demonstrated that in *M. spicatum* most photosynthesis takes place in the terminal floating portion of the leafy stem (Adams *et al.*, 1974). *P. pectinatus* is not thought to be tolerant to high turbidity or low light intensity (Bourne, 1932; Chamberlain, 1948; Hunt, 1963; Robel, 1961), but was found occasionally in shallow water.

TABLE II

Biomass of macrophytes in 1972 and 1973.

Samples were taken in mid-August of each year.

(a) Sites with plants

(b) Sites without plants (zero biomass)

Year	Map ref. and location	Depth of sample (cm)	Sediment % loss on ignition	Biomass $g\ m^{-2}$	% ash	Organic wt (gm^{-2})
a. 1972	31C/2w 46/85 Conway	270	6,5	111,0	48,5	57,2
1972	31C/2w 40/80 Adolphus	100	1,0	10,9	49,2	5,5
1973	31C/3E 36/80 Bass Cove	152		72,2	66,6	22,7
1973	31C/3E 37/81 Bass Cove	210		1,5	57,9	0,6
1973	31C/3E 36/82 Perch Cove	100		144,9	29,1	101,4
1973	31C/3E 34/82 Thomson Point	110		0,08	73,7	0,02
1973	31C/3E 35/84 Hay Bay	90	1,0	12,9	60,9	5,0
1972	31C/3E 40/95 Napanee River	105	53,0	12,3	12,1	10,8
1972	31C/3E 34/93 Telegraph Narrows	130	56,5	0,24	73,1	0,07
1973	31C/3E 31/93 Telegraph Narrows	80		2,0	74,0	0,5
1973	31C/3E 25/90 Big Bay	110		15,9	64,4	5,7
1973	31C/3E 24/90 Big Bay	210		9,4	44,6	5,2
1973	31C/3E 21/89 Big Bay	140		1,3	57,6	0,6
1972	31C/3w 13/84 Muscote Bay	120	73,5	82,8	19,7	66,5
1973	31C/3w 16/85 Muscote Bay	85		11,6	63,8	4,2
1973	31C/3w 15/87 Big Bay	65		4,8	64,7	1,7
1972	31C/3w 10/90 Belleville	180	30,0	0,07	33,7	0,5
1973	31C/3w 11/92 Belleville	180		2,2	38,9	1,3
1972	31C/4E 95/82 Trenton	110	1,0	37,2	51,2	18,2
1972	31C/4E 94/81 Trenton	72	0,4	27,1	44,9	14,9
			Ave.	28,3	51,9	12,1
b. 1973	31C/3E 38/82 Bass Cove	170				
1973	31C/3E 35/95 Foresters Is.	130				
1973	31C/3E 37/95 Deseronto	120				
1973	31C/3E 25/91 Big Bay	220				
1973	31C/3E 24/91 Big Bay	90				
1973	31C/3w 19/84 Muscote Bay	200				
1973	31C/3w 18/84 Muscote Bay	150				
1973	31C/3w 16/89 Big Bay	175				
1973	31C/3w 16/90 Big Bay	75				

Heteranthera dubia was also found as one of the two remaining species on one of the Big Bay transects. It was previously noted by Stuckey (1971) that this species survived the eutrophication process in Put-in-Harbour, Lake Erie. *P. crispus* was relatively common in the upper bay, but being an early species, most of the plants had matured and disintegrated by the end of June, and were therefore not found on the transects.

It is also possible that the substrate in parts of the Bay is unsuitable for the establishment of macrophytes. Many of the transects and biomass sampling spots were on limestone slab or pebbles, with very little accumulation of silt or organic matter. This suggests that there is enough fetch in these areas to prevent accretion of substrate. Increased flow rates in spring, resulting from the snow melt, may further contribute to removal of sediment. It seems unlikely, therefore, that such areas ever supported much growth of macrophytes. One experiment was designed to test this hypothesis. In June 1973, thirty 9" deep clay flue tiles, which individually weighed about 15 lbs. were each filled with a plastic lining containing substrate and plants of 4 spp. (*Myriophyllum exalbescens*, *Elodea canadensis*, *Potamogeton friesii* and *Potamogeton richardsonii*), and then placed at various depths in exposed situations near Forester's Island (Dessertonto), and near the cement plant (Thurlow) in Big Bay, mostly on limestone slab in locations exposed to the prevailing SW winds. Locations are shown in Figure 1. When the tiles were examined at the end of August 1973, none were found to contain plants, and several of the tiles had been turned on their side. This indicates that even in summer wave action in these exposed locations is probably too strong for

the establishment or continued survival of most macrophytes.

Another factor which has probably had an adverse effect on macrophyte establishment is the considerable fluctuation in water levels in the lake. High and low mean monthly levels have varied by as much as two metres (242,55' in December 1934 and 249,12' in June 1952). The range in monthly means within a calendar year has averaged 0,45 m but can be more than a metre (as in 1972-1973). The highest levels are usually in June, and the lowest in January. Such annual fluctuations are unfavourable to macrophyte growth (Stuckey, 1976), and controlled changes in water depth are sometimes used as a method of aquatic plant management (Beard, 1973). Where the offshore gradient consists of ungraded rocky shelves and troughs, as it often does in the bay, changes in water depth would drastically alter the zone suitable for macrophyte growth.

The dearth of macrophytes in the upper bay might suggest that the water was somehow toxic due either to sewage effluents or algal blooms. However, no evidence for this was found. In sheltered inlets close to the main channel such as at Potter's Point (between Trenton and Belleville), many more macrophyte species were found, suggesting that degree of exposure to prevailing winds is a more important determining factor. Also, an experiment set up in 1976 with axenic cultures of *Myriophyllum spicatum*, to which was added filter-sterilized water from the north side of the Belleville transect, gave no evidence of any inhibitory effect of the lake water on growth (Booth, 1976). Since measurements made in 1972 indicated 5-8 mg/1 oxygen near the substrate at various points along the transects, it is clear that anaerobic conditions did not develop

in shallow water even with dense algal blooms.

The same transects will be studied in 1978, three years after the implementation of phosphate removal. It will no doubt be clearer at that time to what extent the dearth of macrophytes in the upper bay is due to light attenuation by algal growth, or to unsuitable substrate resulting from the physical conditions in the bay.

Acknowledgements

We wish to gratefully acknowledge the help of the following students who took part in this study: Jackie Booth, Alan Neff, John Sevigny, Jane Watson, and Richard West. Thanks are due to the Ministry of Natural Resources and Dr. D. Hurley, for making a boat available during the various phases of the work, and to the Ontario Ministry of the Environment and T. Brydges for the sediment analysis. Dr. H.M. Dale kindly offered his critical comments on the manuscript. The work was supported by grants from the Department of the Environment, Fisheries and Marine Service.

References

- ADAMS, M.S., J. TITUS and M. MCCracken, 1974. Depth distribution of photosynthetic activity in a *Myriophyllum spicatum* community in Lake Wingra. — *Limnol. Oceanogr.*, 19: 377-389.
- ALMESTRAND, A. and A. LUNDH, 1951. Studies on the vegetation and hydrochemistry of Scanian lakes. I-II — *Bot. Notiser Suppl.* 2, N° 3, 174 p.
- ANON, 1973. "Project Quinte", 1st Ann. Rep. 1972. — *Minist. Nat. Resour., Glenora Fish. Stn, Glenora, Ontario*, 18 p.
- ANON, 1976. "Project Quinte". 4th Ann. Rep. 1975. — *Minist. Nat. Resour., Glenora Fish. Stn, Glenora, Ontario*, 29 p.
- BEARD, T.D., 1973. Overwinter drawdown. — *Tech. Bull. N° 61, Dep. Nat. Resour., Madison, Wisconsin*, 13 p.
- BOOTH, J.A., 1976. The effect of filter-sterilized water from the Bay of Quinte on the growth of freshwater macrophytes. — *B.Sc. Thesis, Queen's Univ., Kingston*, 44 p.
- BOURNE, W.S., 1932. Ecological and physiological studies on certain aquatic angiosperms. — *Contr. Boyce Thompson Inst.*, 4: 425-496.
- CHAMBERLAIN, E.B., 1948. Ecological factors influencing the growth and management of certain waterfowl food plants on Back Bay National Wildlife Refuge. — *Trans. N. Am. Wildl. Conf.*, 13: 347-355.
- CHRISTENSEN, T. and F. ANDERSON, 1958. De Større vandplanter i Furesø. Furesøundersøgelser, 1950-54. — *Folia limnol. scan.*, 10: 114-128.
- CHRISTIE, A.E., 1973. Phytoplankton studies in the Bay of Quinte. I — Physical, chemical, and phytoplankton characteristics. — *Res. Rep. W44, Ont. Minist. Envir., Toronto*, 55 p.
- CROWDER, A.A., J.M. BRISTOW, M.R. KING and S. VANDERKLOET, 1977a. Distribution, seasonality, and biomass of aquatic macrophytes in Lake Opinicon (Eastern Ontario). — *Naturaliste can.*, 104: 441-456.
- CROWDER, A.A., J.M. BRISTOW, M.R. KING and S. VANDERKLOET, 1977b. The aquatic macrophytes of some lakes in southeastern Ontario. — *Naturaliste can.*, 104: 457-465.
- HUNT, G.S., 1963. Wild celery in the lower Detroit river. — *Ecology*, 44: 360-369.
- JACKSON, M.B., 1976. Water quality in the Bay of Quinte prior to phosphate removal at sewage treatment plants. — *Ont. Minist. Envir.*, 62 p.
- LIND, C.T. and G. COTTAM, 1969. The submerged aquatics of University Bay: a study in eutrophication. — *Am. Midl. Nat.*, 81: 353-369.
- MACOUN, J., 1883-1890. Catalogue of Canadian Plants. — *Geol. Nat. Hist. Soc. Can.*, Parts 1-3, 623 p.; parts 4-5, 428 p.
- MCCOMBIE, A.M. and I. WILE, 1971. Ecology of aquatic vascular plants in southern Ontario impoundments. — *Weed Sci.*, 19: 225-228.
- NICHOLS, S.A., 1975. Identification and management of Eurasian water milfoil in Wisconsin. — *Wis. Acad. Sci. Arts Lett.*, 63: 116-128.
- ROBEL, R.J., 1961. Water depth and turbidity in relation to growth of Sago Pondweed. — *J. Wildl. Mgmt.*, 25: 436-438.
- SEDDON, B., 1972. Aquatic macrophytes as limnological indicators. — *Freshwat. Biol.*, 2: 107-130.
- SPENCE, D.H.N., 1976. Light and plant response in freshwater. *In*. 'Light as an ecological factor II'. — *Symp. Brit. Ecol. Soc.*, 16: 93-133.
- STUCKEY, R.L., 1971. Changes in vascular aquatic flowering plants during 70 years in Put-in-Harbour, Lake Erie, Ohio. — *Ohio J. Sci.*, 71: 321-342.

- STUCKEY, R.L., 1976. Effect of Lake Erie's recent high waters on some aquatic vascular plants. — *Am. J. Bot.* N° 68, Suppl. p. 62.
- WESTLAKE, D.F., 1973. Aquatic macrophytes in rivers: A review. — *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 20: 31-40.
- WILE, I. and A.M. MCCOMBIE, 1972. Growth of aquatic plants in southern Ontario impoundments in relation to phosphorus, nitrogen, and other factors. — *Ont. Minist. Envir.*, Toronto, 102 p.

HAUTEUR DOMINANTE ET INDICES DE QUALITÉ DES STATIONS DANS LES PLANTATIONS D'ÉPINETTES BLANCHE ET DE NORVÈGE

Hassanali BOLGHARI

Service de la recherche, Ministère des terres et forêts, Québec.

Résumé

Les données de 357 parcelles-échantillons temporaires sont analysées dans le but d'évaluer la variation en hauteur et de construire des courbes d'indice de qualité des stations pour les plantations d'épinette blanche et de Norvège. Les plantations d'épinette de Norvège ont une croissance en hauteur plus grande que celles de l'épinette blanche. Dans le cas de cette dernière essence, on distingue 3 classes de site où la hauteur dominante à 25 ans varie entre 6 et 12 mètres. En ce qui concerne l'épinette de Norvège, on distingue 4 classes de site caractérisées par la hauteur dominante à 25 ans variant entre 6 et 14 mètres. Les courbes construites et les formules présentées, servent à déterminer l'évolution de la hauteur d'une plantation croissant sur une station de qualité donnée.

Abstract

Data on 357 temporary sample plots are analysed in order to evaluate dominant height and to construct site index curves for white spruce and Norway spruce plantations. Dominant height is greater in Norway spruce plantations than in those of white spruce. With respect to the latter species, one can define three site classes where top height, at the age of 25, ranges between 6 and 12 metres. In the case of Norway spruce, site classes can be identified, the top height of which varies between 6 and 14 metres at the age of 25. Both curves and the formula presented allow determination of height growth of a plantation growing in a given site class.

Introduction

L'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) et l'épinette de Norvège (*Picea abies* (L.) Karst.) sont plantées depuis plusieurs années au sud de Québec sur des terrains privés représentant des stations de diverses qualités.

La production et le rendement de quelques-unes de ces plantations ont été étudiées par plusieurs auteurs, notamment Cunningham (1953), MacArthur (1964), Gagnon et MacArthur (1959), Gagnon (1970) et Popovich (1974).

L'étude de la production de l'épinette blanche et de l'épinette de Norvège doit permettre la planification de la gestion et l'aménagement adéquat de ces plantations. Les résultats sont également une aide précieuse dans le choix des essences de reboisement. Dans ce but, les données de 357 places échantillons temporaires, relevées dans des plantations âgées de moins de 60 ans, sont analysées. Les résultats d'une partie de cette étude font l'objet du présent travail. Ils portent sur la variation de la hauteur dominante et l'indice de qualité des stations dans les plantations d'épinettes blanche et de Norvège.

DESCRIPTION DU MILIEU ET DES PLANTATIONS

Les plantations étudiées sont situées sur des terrains privés dans la région forestière des Grands-Lacs et du Saint-Laurent (Rowe, 1959) (figure 1).

Le tableau I résume les caractéristiques des plantations échantillonnées.

Selon MacArthur (1964), les renseignements concernant les provenances des épinettes de Norvège plantées au Québec sont très fragmentaires. Des études taxonomiques sérieuses sont nécessaires pour pouvoir distinguer les différentes provenances. D'une façon générale, on croit qu'il s'agit de provenances suédoises, tchécoslovaques ou du nord de l'Europe. Les épinettes blanches plantées sont de provenance locale; cette essence croît dans toutes les sections forestières des Grands-Lacs et du Saint-Laurent mais son statut écologique n'est pas le même partout (Lin-teau, 1958). À l'état naturel, sur certains sols, notamment d'anciens sols agricoles et des pâturages abandonnés, l'épinette blanche forme des peup-

lements purs de faible étendue. Elle peut aussi croître comme essence compagne, à l'intérieur de formations végétales stables ou non, se trouvant sur des sols de différentes qualités (Lin-teau, 1958).

Les plantations étudiées ont été faites au printemps, par la méthode manuelle, sur des terrains abandonnés (anciennes terres agricoles). Ces plantations sont réalisées par des semis de 2-2 produits en pépinière et plantés avec un espacement moyen de 2×2 mètres. À part l'élagage artificiel, aucun autre traitement sylvicole — coupe de dégagement, éclaircie ou fertilisation — n'a été pratiqué dans ces plantations.

Méthodes

Le choix des plantations à étudier a été fait à la suite d'une stratification préliminaire, en tenant compte des caractéristiques physiques du milieu tels que la classe de drainage et le type de sol. L'échantillonnage a porté sur les plantations de 500 arbres et plus. Dans

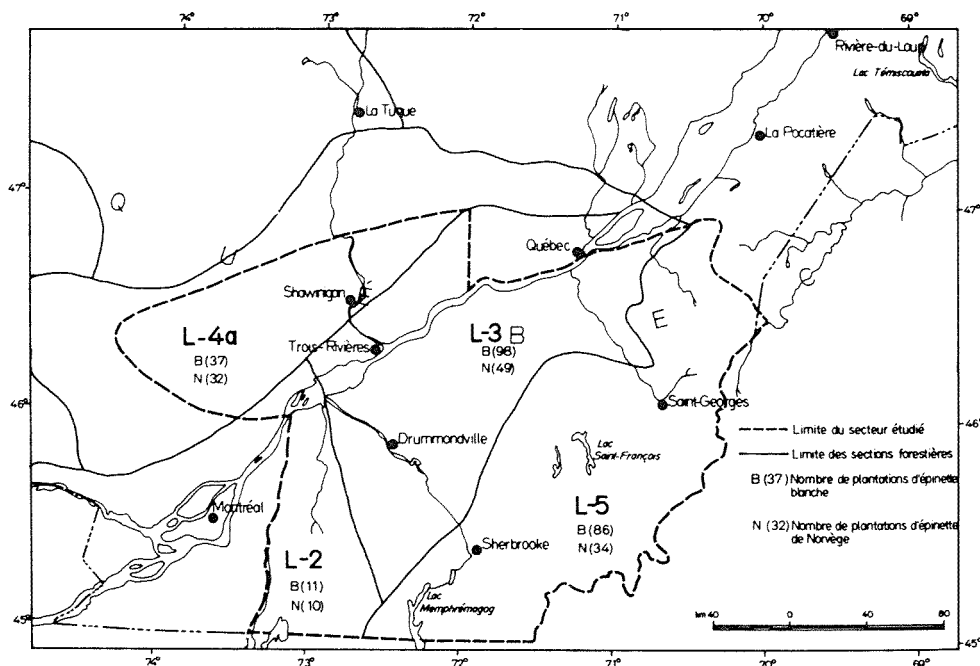


Figure 1. Répartition géographique des plantations étudiées.

chaque plantation, selon la topographie, le drainage, la variation de la croissance en hauteur et la grandeur du peuplement, une ou deux places d'une superficie de 0,04 ou de 0,08 ha ont été établies pour fin d'échantillonnage.

Après la délimitation de chaque parcelle, 12 à 14 arbres dominants, sains et sans défauts extérieurs apparents, ont été étudiés. Les mesures prises sur chaque arbre sont : la classe de cime, la hauteur totale, l'âge à hauteur de souche (15 cm) et à hauteur de poitrine (1,37 m). La hauteur a été déterminée au moyen d'un altimètre Haga et l'âge a été évalué sur barette prélevée au moyen de la sonde de Pressler. Il est reconnu que dans le cas des épinettes blanche et de Norvège, la période nécessaire pour qu'un semis atteigne une hauteur de 15 cm est généralement de 2 ans. Par conséquent, l'âge à la souche est augmenté de 2 ans pour obtenir l'âge total. Ces données ont permis de calculer l'âge moyen de la plantation et la hauteur moyenne des arbres dominants de chaque parcelle.

ANALYSES STATISTIQUES

Pour chaque parcelle, les données sur l'âge moyen et la hauteur moyenne des arbres dominants ont fait l'objet d'analyses statistiques pour trouver la relation générale âge-hauteur dominante. Les modèles expérimentés sont des polynômes du premier et du deuxième degré ainsi que les modèles du programme** *Curve* (Anon., 1972).

Les courbes d'indice de qualité de station ont été construites suivant la méthode suggérée par Chapman et Meyer (1949) (pages 376-378). Dans ce but, les analyses préliminaires suivantes ont été effectuées :

a) Pour chaque essence, l'équation générale âge-hauteur dominante a été solutionnée pour estimer la hauteur dominante dans les parcelles observées. b) Les parcelles ont ensuite été regroupées par classes d'âge et pour chaque groupe, le coefficient de variation de la hauteur dominante a été calculé. c) Par la méthode graphique, le coefficient de variation de la hauteur dominante a été examiné en fonction de l'âge.

Ce coefficient variant en fonction de l'âge, il faut en tenir compte lors de la construction des courbes d'indice de qualité de station (Husch, 1963). En utilisant le programme** *Curve* (Anon., 1972), des équations de régression ont été trouvées afin de pouvoir estimer le coefficient de variation de la hauteur dominante en fonction de l'âge. Ces équations seront utilisées lors du calcul de l'indice de qualité de station des parcelles ainsi qu'au moment de la construction des courbes de l'indice de qualité de station.

L'âge moyen et la hauteur dominante moyenne des parcelles observées, les équations générales de la relation âge-hauteur dominante, les équations pour estimer le coefficient de variation de la hauteur dominante ainsi que la formule

TABLEAU I

Caractéristiques des plantations étudiées

Caractéristiques	Épinette blanche ¹			Épinette de Norvège ²		
	Minimum	Moyenne	Maximum	Minimum	Moyenne	Maximum
Âge total (années)	6	20	47	5	24	54
Hauteur dominante (m)	0,61	6,93	20,73	0,61	9,25	22,55
Espacement (m ²)	0,90 × 0,90	1,90 × 1,90	3,05 × 3,05	1,22 × 1,22	1,88 × 1,88	3,33 × 3,33
Pourcentage de survie	29	80	100	40	79	99

¹ Nombre d'observations : 232 ² Nombre d'observations : 125

suivante ont été utilisées pour déterminer l'indice de qualité de station dans les parcelles échantillons :

$$I = H_r \left[\frac{H_{ob} + \left(\frac{CV_e}{CV_r} \right) He - He}{\left(\frac{CV_e}{CV_r} \right) He} \right] \quad (1)$$

Les différents éléments de la formule 1 sont définis comme suit :

- I = Indice de qualité de station ou hauteur dominante à un âge de référence. L'âge de référence dans la présente étude a été fixé à 25 ans.
- H_r = Hauteur dominante à l'âge de référence. Elle est estimée à partir de la relation générale âge-hauteur dominante développée pour chaque essence.
- H_{ob} = Hauteur dominante observée.
- CV_e = Coefficient de variation de la hauteur dominante, estimé en fonction de l'âge et calculé à partir des équations développées pour cette fin.
- He = Hauteur dominante à un âge donné. Elle est estimée à l'aide de l'équation générale âge-hauteur.
- CV_r = Coefficient de variation de la hauteur dominante à l'âge de référence, estimé à partir de même équation utilisée pour calculer CV_e .

Les classes de site ont été définies à la suite de l'examen de la variation de l'indice de qualité de station des parcelles observées. Pour chaque classe de site, l'évolution de la hauteur dominante en fonction de l'âge a été déterminée à l'aide de la formule 2. Les données ainsi obtenues ont servi à la construction des courbes de l'indice de qualité de station.

$$H = \left(\frac{I - H_r}{H_r} \right) \left(\frac{CV_e \times He}{CV_r} \right) + He \quad (2)$$

Les différents éléments de la formule 2 sont définis comme suit :

- H = Hauteur dominante à un âge quelconque d'une plantation se trouvant sur une station dont la qualité est connue.
- I = Indice de qualité de station.
- H_r = Hauteur dominante à l'âge de référence. Elle est estimée à partir de l'équation générale de la relation âge-hauteur dominante.
- CV_e = Coefficient de variation de la hauteur do-

minante à un âge donné. Il est estimé en fonction de l'âge.

CV_r = Coefficient de variation de la hauteur dominante à l'âge de référence. Ce coefficient est estimé à partir de la même équation qui a été utilisée pour obtenir le CV_e .

He = Hauteur dominante à un âge donné. Elle est estimée à partir de l'équation générale âge-hauteur.

Résultats

RELATION ÂGE-HAUTEUR DOMINANTE

La figure 2 a été préparée à partir des résultats trouvés par l'analyse des données sur l'âge total et la hauteur dominante des arbres des parcelles observées. D'après les statistiques présentées dans cette figure, il ressort que l'âge influe dans une proportion importante sur la hauteur dominante. Les variations non expliquées sont plus importantes dans les plantations d'épinette blanche que dans celles d'épinette de Norvège. Ces statistiques indiquent également que l'équation pour l'épinette de Norvège est plus précise que celle pour l'épinette blanche. Pour ces équations, l'écart-type de l'estimé est de l'ordre de 21,8 et de 18,5 pour 100 de la moyenne de la hauteur dominante dans les plantations d'épinette blanche et d'épinette de Norvège respectivement. L'erreur expérimentale ainsi que les variations génétiques et structurales des plantations étudiées constituent vraisemblablement quelques-unes des sources les plus importantes des variations non expliquées.

Tout confirme que l'épinette de Norvège a une croissance en hauteur plus forte que l'épinette blanche. Jusqu'à 45 ans, la différence de la croissance en hauteur augmente avec l'âge (figure 2). À cet âge, la hauteur dominante des plantations d'épinette de Norvège est de 8,3 pour 100 supérieure à celle de l'épinette blanche.

INDICE DE QUALITÉ DES STATIONS

Les courbes des figures 3 et 4 ont été préparées pour permettre d'évaluer l'indice de qualité des stations des plantations d'épinettes blanche et de Norvège. Tel que mentionné précédemment, ces courbes ont été construites à partir de la formule 2 et des équations des figures 2 et 5. La moyenne de l'indice de qualité des stations est de l'ordre de 8,95 et de 9,85 dans les plantations d'épinettes blanche et de Norvège respectivement.

Dans les plantations d'épinette blanche, on distingue 3 classes de site dont l'indice varie entre 6 et 12 mètres à 25 ans (figure 3). Dans les plantations d'épinette de Norvège, les 4 classes de site sont caractérisées par des hauteurs dominantes variant entre 6 et 14 mètres à 25 ans. Pour chaque essence, lorsque l'indice de qualité de station est connu, ces courbes servent à déterminer l'évolution de la hauteur de la plantation en fonction de l'âge.

Parmi les parcelles observées dans les plantations d'épinette de Norvège, environ 16 pour cent ont un indice de qualité de station supérieur à 12 mètres. En ce qui concerne l'épinette blanche, 77 pour cent des parcelles étudiées ont un indice de qualité de station inférieur à 10 mètres.

Discussion

Dans l'aménagement des plantations, la connaissance de l'indice de site permet d'établir des relations entre les caractéristiques du milieu et la qualité des stations dans le but d'élaborer des normes sur le choix des essences de reboisement. La qualité des stations et les caractéristiques du milieu servent également à la cartographie des terres à reboiser et à l'établissement de politiques de reboisement. Dans le cadre de l'étude de la production ligneuse de peuplements et en l'absence de données suffisantes pour établir des relations permettant de prédire l'accroissement

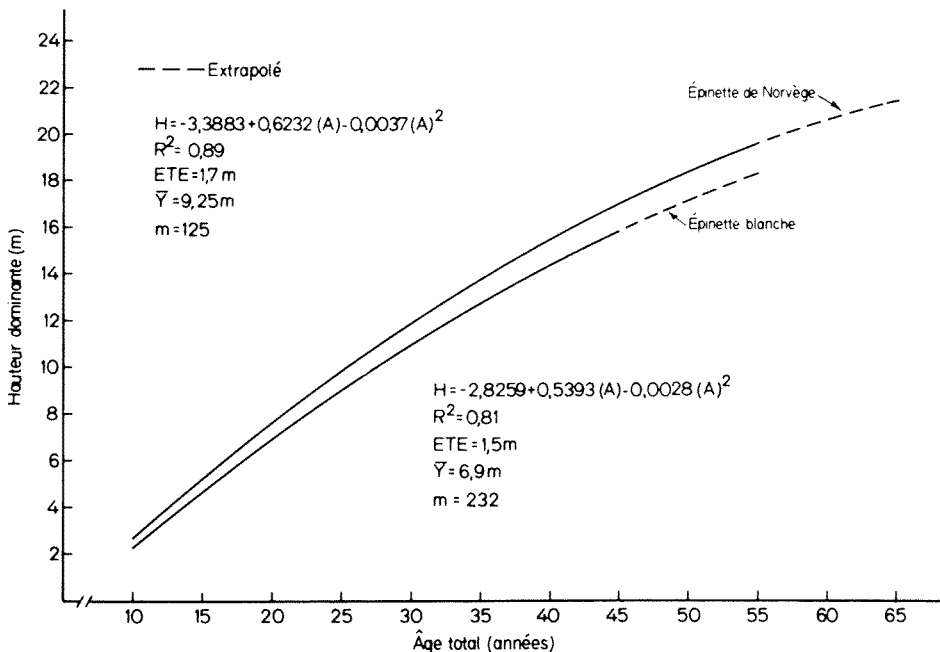


Figure 2. Relation âge-hauteur.

en hauteur, les courbes d'indice de qualité de station servent à déterminer, pour un site donné, l'évolution de la hauteur en fonction de l'âge (Husch *et al.*, 1972).

L'indice de qualité de station peut aussi être déterminé par le volume total produit par unité de surface terrière. Popovich (1974) a analysé les avantages et les inconvénients de cette méthode. Dans l'ensemble, cette méthode semble plus longue et peut occasionner plusieurs erreurs lors de la détermination du volume et de la surface terrière. La méthode employée dans la présente étude semble plus simple et plus rapide. De plus, la détermination de l'âge total et de la hauteur dominante se fait avec plus de précision dans les plantations que dans les peuplements naturels.

L'équation trouvée pour estimer la hauteur dominante dans les plantations d'épinette blanche a été appliquée à quelques observations faites par Po-

popovich (1974). Il s'agit des plantations ayant un âge inférieur à 32 ans. Les résultats de l'estimation sont comparés avec les hauteurs observées par Popovich (1974). Cette comparaison permet de croire que, compte tenu de l'écart-type de l'estimé, l'équation de la figure 2 pour l'épinette blanche peut, du moins temporairement, servir à estimer aussi la hauteur de cette essence dans les plantations situées en dehors de la région étudiée.

La solution des équations de la figure 2 indique que dans les plantations d'épinette de Norvège et d'épinette blanche, la hauteur dominante atteint son maximum vers l'âge de 90 et 100 ans respectivement. Étant donné l'âge maximum des plantations étudiées et le nombre limité de plantations échantillonnées dont l'âge total dépasse 50 ans, ce résultat doit être traité avec précaution.

La comparaison des courbes de la figure 2 avec celles du pin rouge et du

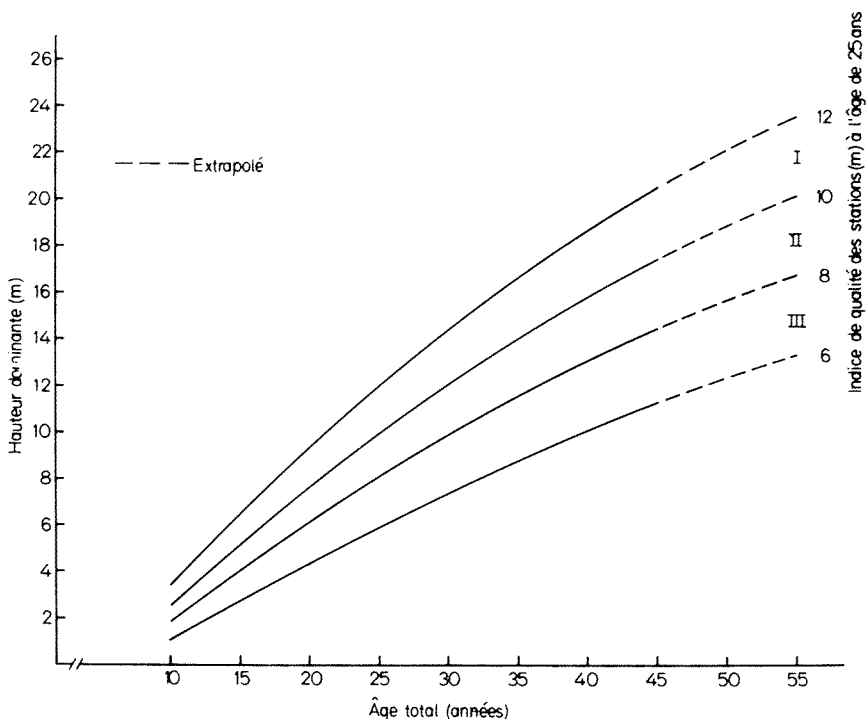


Figure 3. Courbes d'indice de qualité des stations dans les plantations d'épinette blanche.

pin gris (Bolghari, 1976) indique clairement que dans la région étudiée, ces deux dernières essences croissent en hauteur, du moins dans les jeunes âges (jusqu'à 30 ans), plus rapidement que l'épinette blanche et l'épinette de Norvège. À l'âge de 25 ans, le pin rouge a une hauteur dominante de 12,1 et de 23,9 pour cent supérieure à celles de l'épinette de Norvège et de l'épinette blanche respectivement (Bolghari, 1976 et figure 2). Même si les terres sablonneuses de la plaine du Saint-Laurent conviennent parfaitement à la culture des pins (Bolghari, 1976), on doit quand même continuer la plantation des épinettes blanche et de Norvège sur les stations les plus favorables, surtout à cause de la qualité technologique et de la forte demande du marché pour le bois d'épinette.

Les modèles choisis pour la prédiction du coefficient de la variation en fonction de l'âge (fig. 5) sont ceux qui

ont l'écart-type de l'estimé le plus faible. Cette figure indique que dans les plantations âgées de moins de 30 ans, la hauteur dominante de l'épinette de Norvège est caractérisée par une plus grande variation que celle de l'épinette blanche. Cette figure montre de plus que chez les deux essences, le coefficient de variation de la hauteur dominante varie en fonction de l'âge. Tel que mentionné précédemment, les courbes d'indice de qualité de station (figs 3 et 4) ont été ajustées pour tenir compte de ce phénomène. Ainsi, ces figures sont des courbes polymorphes définies par Husch (1963).

Dans la construction des courbes d'indice de qualité de station, on peut utiliser l'âge total, l'âge à la souche ou l'âge à hauteur de poitrine (Husch, 1963). Dans les peuplements naturels, la détermination de l'âge total étant quelquefois difficile, c'est l'âge à la souche (15 cm du sol) ou à hauteur de poitrine

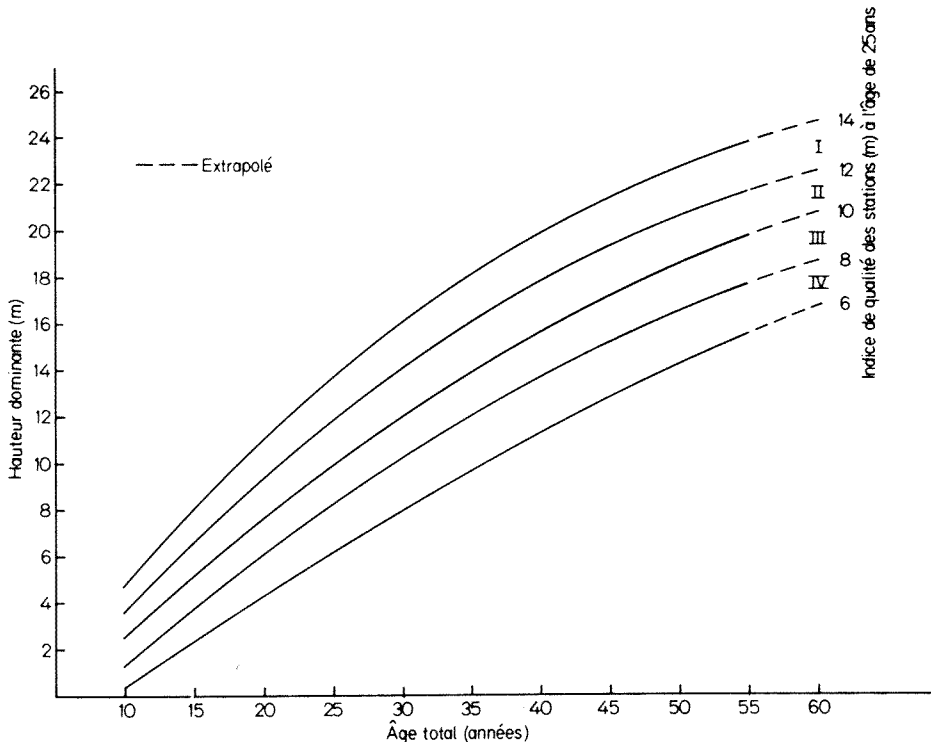


Figure 4. Courbes d'indice de qualité des stations dans les plantations d'épinette de Norvège.

(1,3 mètre) qui est souvent employé. Dans le cas des plantations, la plupart des auteurs emploient l'âge total et c'est également la méthode adoptée dans la présente étude.

L'évolution de la hauteur dominante dans les plantations d'épinette blanche croissant sur des stations de différentes qualités (fig. 3) a été comparée avec le développement en hauteur de cette essence en peuplement naturel. Cette comparaison a été faite à l'aide des courbes préparées par Linteau (1958). Dans ces peuplements, Linteau (1958) distingue trois qualités de station où la hauteur dominante à 50 ans varie entre 12,2 et 18,3 mètres. L'évolution de la hauteur dominante dans les plantations d'épinette blanche croissant sur les stations caractérisées par des indices de 6,8 et 10 mètres à 25 ans correspond approximativement au développement de la hauteur en peuplement naturel sur des stations de qualité I à III telles que définies par Linteau (1958). L'évolution de la hauteur dominante de l'épinette blanche en plantation (fig. 3) a aussi été comparée avec la croissance en hauteur de cette essence en Ontario (Love et Williams, 1968 Stiehl et Berry,

1973). Love et Williams (1968) ont distingué trois classes de productivité dans les plantations d'épinette blanche. L'évolution de la hauteur dominante dans ces trois classes de productivité est similaire à celle trouvée dans la présente étude (fig. 3). L'étude de Stiehl et Berry (1973) est basée sur 46 parcelles échantillons représentant une plantation de 32 ha située à la station forestière de Petawawa. Dans ces plantations, Stiehl et Berry (1973) ont distingué 4 classes de site où la hauteur dominante à 50 ans varie entre 15 et 24 mètres. La station caractérisée par une hauteur dominante de 24 mètres à 50 ans est plutôt rare au Québec. Par contre, il existe une très grande similitude entre l'évolution de la hauteur dominante dans les plantations d'épinette blanche au Québec croissant sur les stations de fertilité I, II et III (fig. 3) et celle des stations de Petawawa caractérisées par des hauteurs dominantes variant entre 15 et 21 mètres à 50 ans.

En ce qui concerne l'épinette de Norvège, au Québec, l'évolution de sa hauteur dominante sur les stations caractérisées par un indice variant entre 7 et 14 mètres (fig. 4) correspond à la crois-

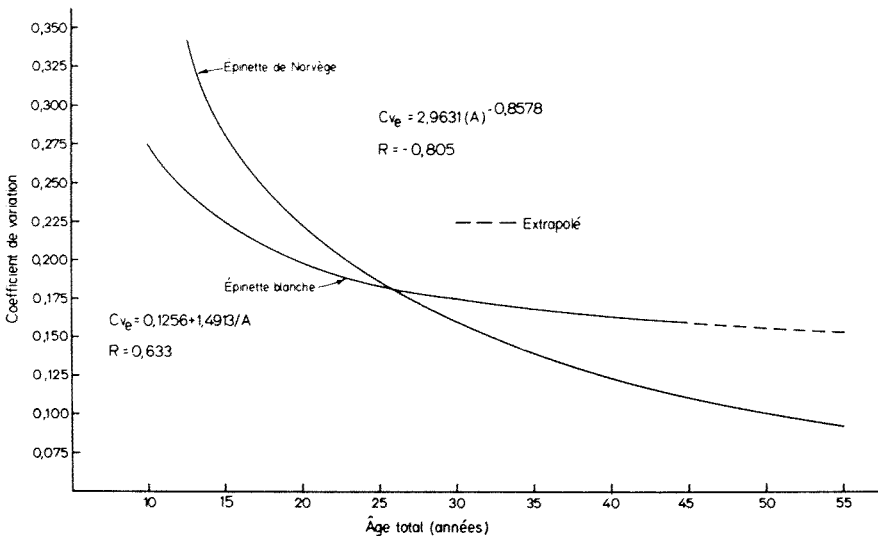


Figure 5. Coefficient de variation de la hauteur en fonction de l'âge.

sance en hauteur de cette essence en Grande-Bretagne (Hamilton et Christie, 1971) sur stations ayant un accroissement annuel moyen maximum variant entre 8 et 16 m³/ha. Selon Decourt (1972), la même espèce croît au nord-est de la France sur des stations caractérisées par une hauteur dominante variant entre 15 et 30 mètres à 50 ans. Au Québec, la croissance en hauteur de l'épinette de Norvège sur les stations ayant un indice de 7 à 13 mètres (fig. 4) est similaire à celle de l'épicéa commun du nord-est de la France croissant sur des stations où la hauteur dominante à 50 ans varie entre 15 et 24 mètres.

Pour pouvoir aménager de façon adéquate les plantations d'épinette de Norvège et d'épinette blanche et dans le but de compléter les renseignements de base relatifs au choix des essences de reboisement, il faut étendre cet échantillonnage à d'autres régions du Québec. On devra voir s'il y a lieu alors de procéder à l'ajustement des courbes de l'indice de qualité de station.

Conclusion

Des courbes polymorphes d'indice de qualité de station sont construites pour les plantations d'épinettes blanche et de Norvège. Les données analysées sont celles de 357 places-échantillons temporaires prélevées dans les plantations âgées de moins de 60 ans.

L'accroissement en hauteur des plantations d'épinette de Norvège est supérieur à celui des plantations d'épinette blanche. Jusqu'à 45 ans, la différence d'accroissement en hauteur entre les deux essences augmente avec l'âge des plantations.

En ce qui concerne l'épinette de Norvège, on distingue 4 classes de site où la hauteur dominante à 25 ans varie entre 6 et 14 mètres.

Les plantations d'épinette blanche croissent sur des stations caractérisées par la hauteur dominante variant entre 6 et 12 mètres à 25 ans.

Pour les deux essences, les courbes d'indice de qualité de station tout comme les formules trouvées peuvent servir à déterminer l'évolution de la hauteur dominante d'une plantation sur une station de qualité donnée.

Références

- ANONYMOUS, 1972. Call/360, **Curve fitting program. — IBM Data Centre Services, 3 p.
- BOLGHARI, H.A., 1976. Estimation de la production de jeunes plantations de pin rouge et de pin gris du sud du Québec. — J. can. rech. for., (6) 4: 478-486.
- CHAMPMAN, H.H. and W.H. MEYER, 1949. Forest mensuration. McGraw-Hill Book Co. Inc. New-York, 522 p.
- CUNNINGHAM, G.C., 1953. Growth and development of coniferous plantations at Grand'Mère, P.Q. — Can. Dep. Resour. Dev. For. Brch, For. Res. Div., Silv. Res. Note 103, 28 p.
- DECOURT, D., 1972. Tables de production provisoires pour l'épicéa commun dans le nord-est de la France. — Ann. Sci. Forest, 29 (1), 49-65.
- GAGNON, J.D. and J.D. MacARTHUR, 1959. A report on thirty years of growth in white spruce plantations at Grand'Mère, P.Q. — Canada Dep. of N.A. and Nat. Resour., For. Fran., Project Q-11, 16 p.
- GAGNON, J.D., 1970. Productivité de plantations d'épinette blanche sur le sol sablonneux à Grand'Mère, P.Q. — For. chron., 26, (3): 206-209.
- HAMILTON, G.J. and J.M. CHRISTIE, 1971. Forest management tables (metric). — For. Comm. Lond. (HMSO) Bookl. 34, 201 p.
- HUSCH, B., 1963. Forest mensuration and statistics. The Ronald Press Company, N.Y., 474 p.
- HUSCH, B., C.I. MILLER and T.W. BEERS, 1972. Forest mensuration. Sec. Ed. The Ronald Press Company, New-York, 410 p.
- LINTEAU, A., 1958. Ecological status of white spruce in Quebec. — Can. Dep. N. Aff. and Nat. Resour. For. Brch, Q-55, 21 p.
- LOVE, D.V. and J.R.M. WILLIAMS, 1968. The economics of plantation forestry in Southern

- Ontario. Can. Dep. Reg. Econ., Expansion. —
Can. Land Inventory, Rep. N° 5, 115 p.
- MacARTHUR, J.D., 1964. Norway spruce plantation in Quebec. Canada Dep. For. — For. Res. Br. Publ. N° 1059, 44 p.
- POPOVICH, S., 1974. Volume par unité de surface terrière, comme moyen d'évaluer la productivité de stations et la production des plantations d'épinette blanche au Québec. — Can. J. For. Res., 4: 127-137.
- ROWE, J.S., 1959. Forest regions of Canada. — Canada Dep. of N. Aff. and Nat. Resour., For. Brch, Bull., N° 123, 71 p.
- STIELL, W.M. and A.B. BERRY ,1973. Development of unthinned white spruce plantations to age 50 at Petawawa Forest Experiment Station. — Can. Dep. Environ. Can. For. Serv., Publ. N° 1317, 18 p.

COMMUNICATIONS BRÈVES

PREMIÈRE MENTION DE *NEMASTOMA BIMACULATUM* (FABRICIUS) POUR L'AMÉRIQUE DU NORD (OPILIONES: NEMASTOMATIDAE)

Laurent LESAGE

Department of Biology, University of Waterloo, Waterloo, Ontario.

Au cours d'une excursion entomologique, le 30 avril 1975, dans les petits boisés sauvages sur le sommet du Mont-Royal, à Montréal (QUÉBEC), j'ai eu l'occasion de récolter une espèce de Faucheux nouvelle pour l'Amérique du Nord. Il s'agit de *Nemastoma bimaculatum* (Fabricius) (2 mâles et 1 femelle) espèce européenne répandue au nord de l'Espagne, dans la majeure partie de la France ainsi que dans quelques régions de la Belgique et de l'Allemagne de l'Ouest et même dans le sud de l'Islande (J. Gruber, communication personnelle). Des informations supplémentaires à ce sujet se trouvent dans le travail de Gruber et Martens (1968).

La présence de cette espèce à Montréal s'explique probablement par une introduction d'origine humaine lors de la colonisation du pays par les Français ou par l'importation plus récente de plantes de l'Europe. Lindroth (1957) ne mentionne qu'une seule espèce de Faucheux introduite en Amérique du Nord, *Phalangium opilio* L. alors que le même phénomène a été observé pour des dizaines d'espèces dans d'autres groupes comme les Coléoptères et les Araignées. Cette rareté apparente d'espèces européennes en Amérique du Nord s'explique plutôt par notre ignorance de la distribution des Faucheux sur ce territoire et

plus particulièrement au Québec dont la faune opilienne est encore presque totalement inconnue. Le manque d'information rend donc difficile l'interprétation exacte de la capture de *N. bimaculatum* sur le Mont-Royal et il est à souhaiter que la présente note suscite des recherches ultérieures.

N. bimaculatum vit sous les pierres et la litière dans les bois humides. Malheureusement, les boisés sauvages du Mont-Royal sont systématiquement détruits pour faire place à des dépotoirs à ciel ouvert. Il serait dommage que cette espèce de Faucheux — et ceci est vrai pour plusieurs espèces végétales et animales menacées — soit éliminée avant même que l'on ait eu le temps de l'étudier quelque peu.

Je voudrais remercier, en terminant, le Dr C.J. Goodnight de Western Michigan University et le Dr J. Gruber de Vienne pour l'identification de *N. bimaculatum*.

Références

- GRUBER, J. et J. MARTENS, 1968. Morphologie, Systematik und Ökologie der Gattung *Nemastoma* C.L.K. in: Senckenberg. biol., 49(2): 137-172, Frankfurt a, M.
- LINDROTH C.H., 1957. The faunal connections between Europe and North America. John Wiley & Sons, Inc., New York, 344 p.

EXTENSIONS D'AIRE DE PLANTES MÉRIDIONALES DANS LA RÉGION DU LAC SAINT-PAUL (NICOLET)

Gilles HOULE¹ et Estelle LACOURSIÈRE

Département de chimie-biologie, Université du Québec à
Trois-Rivières, C.P. 500, Trois-Rivières.

Le lac Saint-Paul est situé sur la rive sud du fleuve Saint-Laurent, juste en face de Trois-Rivières. Le secteur étudié comprend la rive nord-ouest du lac Saint-Paul, le lac aux Outardes et la partie amont de la rivière Godefroy (fig. 1). Selon Gadd (1971), la rivière Godefroy et le lac Saint-Paul auraient été jadis un bras du fleuve Saint-Laurent. Cette hypothèse est appuyée par le fait que, lors des fortes crues printanières, les eaux gonflées du Saint-Laurent remontent la rivière Godefroy, se déversent dans le lac Saint-Paul et, finalement, regagnent le fleuve au niveau de Bécancour. Le reste de l'année, la rivière Godefroy sert de décharge au lac Saint-Paul.

Le climat de cette région subit l'effet tampon des eaux du fleuve Saint-Laurent et du lac Saint-Paul. Les stations météorologiques les plus rapprochées sont celles de Trois-Rivières et de Nicolet. Selon les statistiques établies à partir des données enregistrées de 1941 à 1970 à la station de Trois-Rivières (Anonyme, sans date), la température moyenne annuelle est de 4,9°C et la précipitation moyenne annuelle atteint 99,7 cm.

Cette région se situe à l'intérieur du domaine de l'érablière laurentienne tel que délimité par Grandtner (1966), mais la présence de l'érablière à caryer (*Caryo-Aceretum sacchari*, Grandtner,

op. cit.) dans le secteur étudié nous amène à penser que nous sommes en présence d'une enclave à caractère méridional.

La découverte, en 1972, d'un peuplement de *Celtis occidentalis* L. nous a incités à inventorier plus à fond la flore de cette région. Depuis nous avons trouvé une dizaine d'espèces dont l'aire de distribution connue jusqu'à maintenant se limitait beaucoup plus au sud. Déjà certaines de ces extensions d'aire étaient signalées brièvement au 43^e congrès annuel de l'ACFAS tenu à Moncton, N.B. (Lacoursière *et al.*, 1975); d'autres se sont ajoutées depuis, nous incitant à traiter plus à fond la distribution de ces espèces.

Celtis occidentalis L.

Rive nord du lac Saint-Paul, 46°18'50" × 72°27'15"W, 21 juillet 1972, E. Lacoursière et G. Lemieux, 485, H T-R².

Rousseau (1974) établit la limite nord-est québécoise de cette espèce au lac Saint-Pierre, à Berthierville. Nous déplaçons quelque peu cette limite et la fixons dans la région du lac Saint-Paul, comté de Nicolet.

Il y a au moins deux stations de Micocouliers dans cette région: l'une sur la rive nord de la rivière Godefroy, dans sa partie amont; l'autre sur le bras de terre séparant le lac Saint-Paul du lac aux Outardes. Les individus de *Celtis occidentalis* sont nombreux et bien développés, certains atteignant jusqu'à 25 m de hauteur.

¹ Adresse actuelle: Université de Montréal, Botanique, 4101 est, rue Sherbrooke, Montréal.

² H T-R: Herbarium de l'Université du Québec à Trois-Rivières.

Decodon verticillatus (L.) Ell.

Rive nord du lac aux Outardes, 46°18'50"N × 72°27'30"W, 15 août 1974, G. Houle et C. Luneau, 74-3291, H T-R.

C'est au 46° lat. N que Rousseau (1974) situe la limite septentrionale de cette espèce sur le continent américain. Au Québec, elle atteint ce parallèle seulement à Sainte-Anne-de-Sorel, comté de Richelieu. Rousseau (*op. cit.*) rapporte également une autre station canadienne sise au 46° lat. N: il s'agit d'une mention pour le lac Corry, en Ontario, dans la réserve forestière de Petawawa.

Nous étendons quelque peu cette limite sur le continent vers le nord (environ 18') en la fixant au lac aux Outardes, comté de Nicolet. Nous n'avons trouvé qu'une seule station de *Decodon verticillatus* dans la région étudiée: rive ouest du lac aux Outardes. Cette *Lythraceae* forme une colonie qui semble en pleine expansion si on en juge par ses nombreux rejets végétatifs; elle fleurit et fructifie aussi abondamment dans ce milieu.

Justicia americana (L.) Vahl

Rive nord de la rivière Godefroy, 46°17'15"N × 72°31'10"W, 6 juillet 1973, E. Lacoursière, Y. Mailhot et N. Lamarche, 541, H T-R.

Rousseau (1974, p. 403) écrit: «Cette plante... semble croître exclusivement dans des eaux agitées; ces conditions écologiques bien spéciales constitueraient peut-être l'un des facteurs susceptibles d'expliquer cette distribution très locale». Rousseau (*op. cit.*) situe la limite septentrionale de *Justicia americana* au Québec à Repentigny, comté de l'Assomption.

Dans la région étudiée, cette plante se trouve en abondance sur les bords de la rivière Godefroy. Cette nouvelle station de *Justicia americana* constitue une extension de son aire de distribution au Québec. Cependant, lors de nos recherches dans les herbiers, nous avons noté un spécimen récolté à Grosse-Île, comté de Montmagny, par R.P. Hanson (1945, 28514, DAO) qui indique comme habitat: «in drift on upper beach apparently washed there by a storm». Si cette

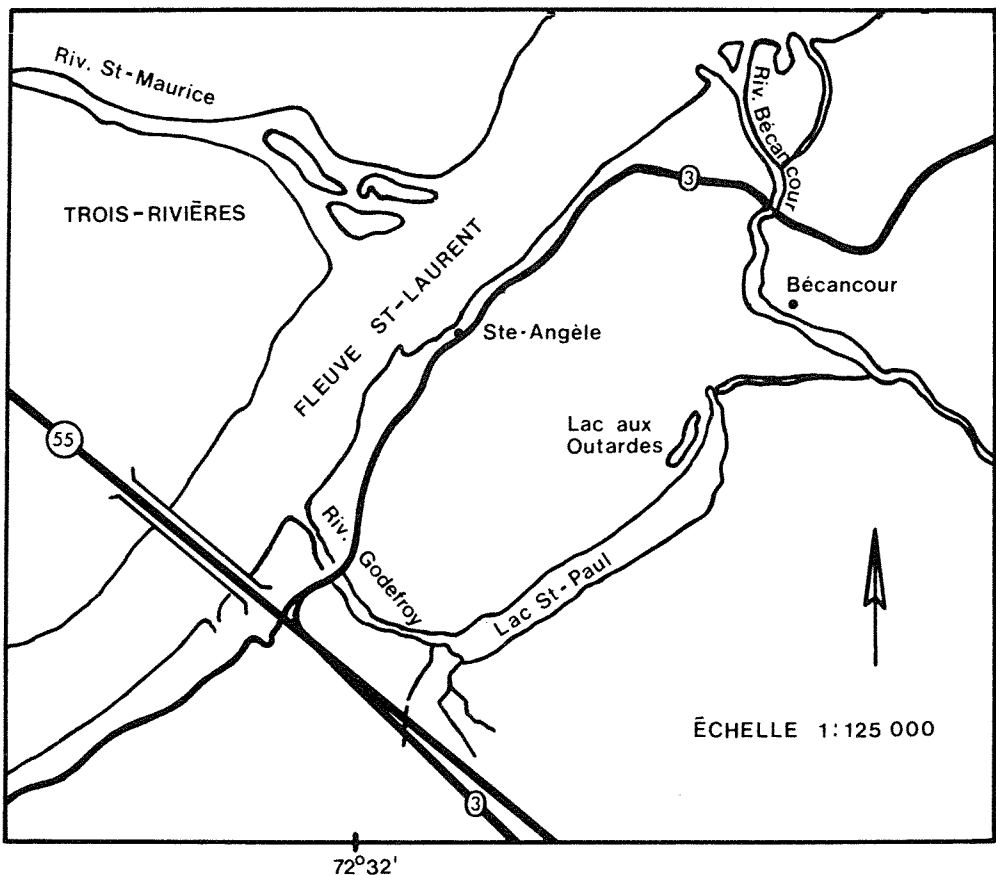


Figure 1. Localisation de la région étudiée.

station s'est maintenue, elle serait la plus septentrionale au Québec.

Polygonum hydropiperoides Michx.

Nord-est du lac aux Outardes, 46°19'20"N × 72°27'15"W, 17 septembre 1974, G. Houle et C. Luneau, 368, H T-R.

Bernierville (Saint-Ferdinand-d'Halifax) comté de Mégantic, telle est la limite nord-est québécoise fixée pour cette espèce par Rousseau (1974). Nous déplaçons quelque peu cette limite nord et la fixons dans la région du lac Saint-Paul, comté de Nicolet. Cependant, la station de Bernierville demeure la plus à l'est au Québec.

Dans la région étudiée, nous trouvons quelques stations de *Polygonum hydropiperoides* au nord-est du lac aux Outardes. Il croît tantôt dans les champs inondés au printemps où domine *Bidens vulgata* Greene, tantôt dans les mares asséchées en compagnie de *Sparganium eurycarpum* Engelm.

Proserpinaca palustris L.

À la limite entre la tourbière et la rive nord du lac Saint-Paul, 46°18'15"N × 72°28'20"W, 9 juillet 1974, E. Lacoursière et C. Luneau, 36 H T-R; 46°18'30"N × 72°28'20", 1er août 1974, C. Luneau et G. Houle, 217, H T-R.

Cette espèce semble plutôt rare puisque Rousseau (1974) rapporte seulement sept localités où croît cette plante au Québec. Il situe sa limite septentrionale probable sur le continent à Neuville, comté de Portneuf (Gagnon, 1529, (QFS) *in*: Rousseau *op. cit.*). Cependant, nous n'avons pas retrouvé ce spécimen dans l'herbier Louis-Marie (QFA) où il aurait dû normalement être intégré.

Dans la région du lac Saint-Paul, cette espèce se développe entre le lac et la tourbière, dans des mares en compagnie d'*Onoclea sensibilis* L., dans des forêts dominées par *Acer rubrum* L. et *Fraxinus nigra* Marsh. ou dans l'aulnaie rugueuse où elle atteint son abondance maximale.

Cette nouvelle station de *Proserpinaca palustris* ne constitue pas une extension de son aire de distribution telle que connue actuellement; ce n'est cependant que le huitième endroit où la plante a été récoltée au Québec et, pour cette raison, nous avons cru bon de signaler sa présence à cet endroit.

Saururus cernuus L.

Rive nord de la rivière Godefroy, 46°17'20"N × 72°30'50"W, 27 juillet 1973, E. Lacoursière et P.

Pontbriand, 569 H T-R; 9 juillet 1975, E. Lacoursière et G. Houle, 1339, H T-R.

Marie-Victorin (1935) et Raymond (1950) sont d'avis que cette espèce est limitée au Québec à l'archipel d'Hochelaga. Rousseau (1974) précise qu'elle y atteint sa limite septentrionale sur le continent. La nouvelle station de *Saururus cernuus* dans la région du lac Saint-Paul constitue donc une extension importante de l'aire de distribution de cette espèce.

Cette station est située près de la rivière Godefroy, plus précisément dans le lit vaseux d'un ruisseau qui se déverse dans la rivière mais qui s'assèche presque complètement au cours de l'été. *Saururus cernuus* forme une colonie tellement dense que pratiquement aucune autre plante ne réussit à croître à ses côtés.

Scirpus torreyi Olney

Rive sud du lac aux Outardes, 46°19'00"N × 72°27'15"W, 23 août 1974, G. Houle et C. Luneau, 74-3724, H T-R.

La distribution géographique de cette espèce au Québec a été établie par Rousseau (1974) qui situe sa limite septentrionale sur le continent à Nominique, comté de Labelle. Selon le même auteur, elle ne semble pas excéder l'archipel d'Hochelaga vers le nord-est au Québec.

Nous avons retrouvé *Scirpus torreyi* dans la région étudiée au lac Saint-Paul et au lac aux Outardes. De plus, nos recherches dans les herbiers nous ont permis de voir d'autres récoltes non mentionnées par Rousseau (*op. cit.*), les spécimens n'étant probablement pas dans les collections au moment où il a fait son recensement. D'abord, une récolte faite à Neuville, comté de Portneuf, sur les rives du fleuve Saint-Laurent (Fr. Marie-Anselme, 1938, DAO), endroit déjà signalé, en 1935, par Marie-Victorin (*in* Rousseau, 1974); une autre récolte, celle-ci faite par Lamoureux et Durand (1971, 347843, CAN) au lac Antikagamac, comté de Saint-Maurice. Voilà donc, avec la station que nous signalons, trois stations totalement en dehors de l'aire de distribution connue de cette espèce. La limite septentrionale pour *Scirpus torreyi* se situe donc au lac Antikagamac, comté de Saint-Maurice.

Staphylea trifolia L.

Rive nord de la rivière Godefroy, 46°17'30" N 72°31'20"W, 9 juillet 1975, E. Lacoursière, G. Houle et M. Rivard, 1341, H T-R.

C'est à Lanoraie, comté de Berthier, que Rousseau (1974) situe la limite septentrionale de cette

espèce sur le continent. Il ajoute de plus qu'au Québec «...cette plante (n') a été trouvée (que) dans une quinzaine de localités...» (p. 293).

Nous ajoutons donc à ces stations celle du lac Saint-Paul et, par le fait même, nous déplaçons quelque peu vers le nord la limite de distribution de cette espèce.

Dans la région étudiée, *Staphylea trifolia* se retrouve sur les bords de la rivière Godefroy, dans le groupement à *Acer saccharum* Michx. et à *Carya cordiformis* (Wang.) K. Koch.

Remerciements

Nous tenons à remercier tout spécialement le Dr Ernest Rouleau (Université de Montréal) qui nous a judicieusement conseillés dans nos recherches et qui a révisé l'identification de certains de nos spécimens, le Dr Bernard Boivin (Agriculture Canada, Ottawa), le Dr J.M. Gillett (Musée national d'Ottawa) et M. Robert Gauthier (Université Laval) qui nous ont aimablement accueillis quand nous avons visité les herbiers de ces institutions. Nous tenons à souligner également la collaboration de Mlle Marie-Andrée Doran, de MM. Claude Luneau et Maurice Rivard qui nous ont aidés dans la cueillette des données. Signalons, enfin, que cette étude a été subventionnée par le Programme biologique international et par le Fonds de recherche de l'Université du Québec à Trois-Rivières.

Références

- ANONYME, 1969. Répertoire géographique du Québec. Comm. de Géographie, Min. Terres et Forêts, Québec, 701 p.
- ANONYME, 1974. Répertoire des municipalités. Bureau de la Statistique du Québec, Min. de l'Industrie et du Commerce, Québec, 465 p.
- ANONYME, sans date. Température et précipitation 1941-1970. Moyennes pour la période de 1941 à 1970 et les extrêmes à 1970. Env. atmosphérique, Environnement Canada, Québec, 65 p.
- BEAUREGARD, L., 1968. Toponymie de la région métropolitaine de Montréal. Comm. de Géographie, Min. Terres et Forêts, Québec, 225 p.
- GADD, N.R., 1971. Pleistocene geology of the central St. Lawrence lowland. — Geol. Surv. Can., Dep. Energy, Mines, Resour., Ottawa, Mem. 359, 153 p.
- GRANDTNER, M.M., 1966. La végétation forestière du Québec méridional. Les Presses de l'Univ. Laval, Québec, 216 p.
- LACOURSIÈRE, E., M.-A. DORAN, G. HOULE et C. LUNEAU, 1975. Résultats préliminaires de l'étude de la végétation du lac aux Outardes, de la rivière Godefroy et de la rive nord du lac Saint-Paul (Nicolet). — Ann. ACFAS, 42 (1): 18.
- MARIE-VICTORIN, Frère, 1935. Flore laurentienne. Les Frères des Écoles chrétiennes, Montréal, 924 p.
- RAYMOND, M., 1950. Esquisse phytogéographique du Québec. — Mém. Jard. bot. Montréal, 5: 1-147.
- ROUSSEAU, C., 1974. Géographie floristique du Québec/Labrador. Les Presses de l'Univ. Laval, Québec, 798 p.

REVUE DES LIVRES

PERLÈS, C., 1977. **Préhistoire du feu**. Masson, Paris, New York, Barcelone, Milan. 180 p., 47 fig., 5 cartes. 24 × 16 cm. Broché, prix non indiqué.

Il suffit d'avoir compris l'importance culturelle et technique des relations établies entre l'homme et le feu pour accueillir le petit livre de Catherine Perlès avec un préjugé favorable. Des premières flammes obtenues péniblement par friction ou par percussion ou peut-être aussi par collecte dans la nature, jusqu'à l'incandescence atomique, le feu semble le compagnon habituel de l'homme, tantôt réconfortant tantôt menaçant. *La Préhistoire du feu*, qui contraste avec les nombreux ouvrages mêlant la spéculation scientifique ou philosophique et le lyrisme, est une étude froidement objective mais non dénuée d'humour et dont la lecture est facile et agréable presque jusqu'au bout. Il s'agit essentiellement d'une compilation critique des documents et des témoignages concernant les rapports entre le feu et l'homme au Paléolithique. Cette compilation et les commentaires qui l'accompagnent constituent également l'une des rares synthèses qui existent en français sur ce sujet.

Dans le premier chapitre l'auteur expose clairement ses objectifs, sa démarche et aussi les limites imposées par la nature même des documents disponibles. Pourtant elle ne se contente pas de textes publiés. Elle a interrogé personnellement, oralement ou par écrit, de nombreux spécialistes, les confrontant entre eux ou avec leurs propres contradictions. On partage aisément le malin plaisir qu'elle semble éprouver à mentionner aussi scrupuleusement ses lettres restées sans réponse que les autres. L'enquête en effet ne semble pas avoir été facile. Peu d'archéologues ont orienté leurs fouilles vers la recherche de l'origine du feu. Cela oblige Catherine Perlès à concevoir une méthode d'enquête systématique et originale mais qui, à la fin, devient un peu lassante non par sa faute mais parce qu'il lui est souvent impossible de reconstituer des observations négligées sur le terrain par les archéologues. Le plus grand intérêt du livre est donc de faire la part de ce que l'on sait avec certitude, de ce que l'on peut supposer et de tout ce qu'on ignore, cette ignorance étant évidemment considérable. Ces distinctions reposent toujours sur un travail critique très objectif et cartésien dans la forme duquel l'auteur n'est pas sans mettre une certaine

coquetterie. Le lecteur profane prendra conscience de toutes les difficultés souvent insoupçonnées qu'il y a à déceler et à interpréter des traces de combustion. Bien des préhistoriens liront avec intérêt la discussion serrée sur les plus anciennes traces de feu. Ce serait seulement aux Archanthropiens que reviendrait le mérite des découvertes essentielles concernant le feu. Plutôt qu'à une infériorité technique, Catherine Perlès attribue l'absence de feu au fait que certaines cultures n'en ressentaient pas le besoin.

La quête du feu nous conduit vers des considérations techniques, culinaires, biologiques, psychologiques, symboliques et religieuses où, chaque fois, les idées reçues sont remises en question, les faits soigneusement décrits et les hypothèses bien pesées et souvent appuyés sur une archéologie « expérimentale » qui gagnerait à se généraliser.

L'approche très « cartésienne » de Catherine Perlès, que nous signalions plus haut, l'amène à éviter et à débusquer férocement toute spéculation. Elle se situe à l'opposé de la tendance spéculative nord-américaine, du moins en préhistoire. On y trouve une solidité reposante mais, vers la fin de l'ouvrage, on éprouve une légère déception ou lassitude due à la prise de conscience de la pauvreté des documents disponibles, des limites étroites de notre savoir et de l'étendue de l'incertitude. Parfois ce n'est pas sans une certaine complaisance que l'auteur rappelle les incertitudes inhérentes à la nature même de l'archéologie.

La Préhistoire du feu repose évidemment en grande partie sur le travail des archéologues. Les faits étudiés dans ce livre montrent souvent implicitement combien il est important qu'une fouille soit menée méticuleusement. Il nous permet aussi de mesurer la perte considérable d'informations qui découle d'une fouille orientée vers la solution d'un problème spécifique en négligeant des données qui ne paraissent pas reliées à ce problème.

L'ensemble de l'ouvrage reflète une personnalité scientifique encore jeune mais solide et originale. On regrettera, dans la présentation matérielle, que l'impression des figures soit d'une mauvaise qualité et qu'il subsiste quelques coquilles.

La préhistoire du feu est susceptible d'intéresser un vaste public aussi bien profane que

spécialisé en sciences humaines ou en histoire des techniques.

Patrick PLUMET

*Laboratoire d'archéologie
Université du Québec, Montréal*

POGGI, A., 1977. **Introduction à la micrométéorologie**. Masson, Paris. 148 p., ill. 16 × 24 cm. Relié, prix non indiqué.

Le principal thème étudié dans ce livre est la turbulence atmosphérique dans la couche limite planétaire. Après un premier chapitre traitant des notions de base de la structure de l'atmosphère, l'auteur fait une étude générale de la turbulence pour passer ensuite à ses conditions d'apparition au voisinage d'une paroi, à ses transferts et à ses caractéristiques statistiques. Le chapitre suivant traite de la couche limite dans le contexte naturel. Le livre se termine par deux courts chapitres sur les phénomènes radiatifs et le bilan thermique à la surface du sol.

L'auteur poursuit un but bien précis, soit celui de donner au lecteur une connaissance théorique des lois fondamentales du milieu sans se perdre dans la complexité de tous les éléments de la mécanique des fluides et de la thermodynamique. Cette optique demande cependant au lecteur une connaissance assez poussée des mathématiques et de la physique car les concepts présentés sont développés très succinctement. Les discussions sur les théories de modélisation de la basse atmosphère sont bien présentées et certains résultats expérimentaux apportés permettent l'évaluation de la valeur de certaines hypothèses, par exemple, la valeur de la constante de Karman.

C'est certainement un ouvrage de référence qui devrait être consulté par tous les scientifiques intéressés par les phénomènes de la couche limite planétaire mais réservé à ceux qui possèdent déjà une connaissance avancée des modèles physiques et mathématiques du milieu atmosphérique.

Rénauld C. NAUD

*Département d'aménagement et sylviculture
Université Laval, Québec*

DIRECTIVES AUX AUTEURS

ORIENTATION DE LA REVUE

On peut soumettre au Naturaliste canadien des *articles inédits*, rédigés en français ou en anglais, découlant de travaux de recherche dans le domaine de l'écologie fondamentale et appliquée, de la taxonomie, de la morphologie ou des sciences de la terre. Tout manuscrit sera jugé en fonction de l'originalité des résultats et de l'interprétation. Les revues thématiques ne seront acceptées que si elles donnent lieu à d'importantes généralisations scientifiques. Des *articles courts* (maximum de quatre pages dans la revue) peuvent être acceptés comme "Communications brèves" s'ils découlent d'une recherche de qualité.

PRÉSENTATION GÉNÉRALE

Les manuscrits, dactylographiés à double interligne sur le recto de feuilles de 21.5 X 28 cm, seront expédiés en trois exemplaires au Secrétaire de la rédaction.

Les éléments du manuscrit sont les suivants : (1) le titre ; (2) le nom de l'auteur ; (3) le nom et l'adresse de l'institution à laquelle appartient l'auteur ; (4) un titre courant d'un maximum de 60 lettres et espaces (sur une page séparée) ; (5) les résumés français et anglais (maximum de 300 mots) ; (6) le texte ; (7) sur des feuilles séparées, les tableaux (numérotés en chiffres romains), les légendes des figures (numérotées en chiffres arabes) et les références bibliographiques.

TEXTE

La Direction de la revue recommande le plan suivant : 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 italiques ; (2) les notes infra-marginales devront être réduites à un strict minimum et numérotées consécutivement ; (3) pour les unités de mesure, on utilisera de préférence le système métrique, (4) on évitera les appendices, et d'ailleurs la Direction de la revue ne s'engage pas à en publier plus d'une page.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Elles seront indiquées dans le texte par le nom de l'auteur et l'année de publication. Dans la liste, à la fin du manuscrit, elles seront citées

par ordre alphabétique des noms d'auteurs, en s'inspirant des exemples suivants :

LEGENDRE, L., 1971. Production primaire dans la Baie-des-Chaleurs (Golfe Saint-Laurent). *Naturaliste can.*, 98 (5) : 743-773.

MACARTHUR, R. H. and J. H. CONNELL, 1966. The biology of populations. John Wiley & Sons, New York, 200 p.

PARKER, P. L. and J. A. CALDER, 1970. Stable carbon isotope ratio variations in biological systems, p. 107-127. In : D. H. Hood (ed.), Symposium on organic matter in natural waters. University of Alaska, 625 p.

Les titres des périodiques devront être abrégés suivant la "World List of Scientific Periodicals" (édition de 1963).

ILLUSTRATIONS

La Direction de la revue limite ses frais de clichage à deux clichés par manuscrit ; tous les clichés additionnels seront à la charge de l'auteur.

Les photographies devront être tirées sur papier glacé et fortement contrastées. On regroupera, 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. Trois séries de photographies sont requises.

Les dessins doivent être faits à l'encre de Chine sur papier à dessin blanc. Le lettrage devra être fait à l'aide d'un appareil à dessin. Il doit être suffisamment grand pour avoir, après la réduction finale, au moins 1.5 mm de hauteur. En plus de l'original, on est prié de fournir deux 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 x 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.

ÉPREUVES ET TIRAGES-À-PART

Les auteurs recevront une série d'épreuves, en même temps qu'un bon de commande pour les tirages-à-part. L'un et l'autre devront être retournés dans les plus brefs délais.

INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

EDITORIAL POLICY

Original papers in French or in English based on research in basic and applied ecology, taxonomy, morphology and earth sciences will be considered for publication in this journal. The papers will be judged on the basis of their contribution of original data and ideas or interpretation. *Review articles* will not be accepted unless they lead to new and important generalizations. *Short articles* (no more than four pages in the journal) may be accepted as "Communications brèves". They should be distinguished from papers on the basis of scope rather than quality of the research.

GENERAL PRACTICES

Manuscripts should be typewritten in double spacing throughout on one side of bond paper 21.5 x 28 cm, and submitted in triplicate to the Secretary of the Editorial Board.

The sequence of material in the manuscript as submitted should be: (1) title; (2) author's name; (3) author's affiliation and address; (4) a condensed running head of no more than 60 letters and spaces (on a separate page); (5) French and English abstracts limited to 300 words; (6) the manuscript proper; (7) on separate pages references, tables (numbered consecutively in Roman numerals) and figure legends (numbered consecutively in Arabic numerals).

MANUSCRIPT DETAILS

The arrangement of the contents should generally be as follows: Introduction, Materials and methods, Results, Discussion, Conclusion, Acknowledgements, and References.

In preparing copy please take account of the following remarks: (1) underscore only where italics are intended; (2) footnotes are to be avoided and wherever impossible they should be consecutively numbered; (3) either metric or English units may be used; however use of the former is recommended; (4) appendixes should be avoided and will not be usually accepted if exceeding one page.

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:

LEGENDTRE, L., 1971. Production primaire dans la Baie-des-Chaleurs (Golfe Saint-Laurent). *Naturaliste can.*, 98 (5): 743-773.

MACARTHUR, R. H. and J. H. CONNELL, 1966. The biology of populations. John Wiley & Sons, New York, 200 p.

PARKER, P. L. and J. A. CALDER, 1970. Stable carbon isotope ratio variations in biological systems, p. 107-127. In: D. H. Hood (ed.), Symposium on organic matter in natural waters. University of Alaska, 625 p.

Abbreviations for periodicals should follow the "World List of Scientific Periodicals" (1963 edition).

ILLUSTRATIONS

The first two figures of a manuscript will be free of charge. Additional figures will be charged to the author.

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 card-board, and clearly numbered at the right corner of each photograph. Three complete sets of photographs must be included.

Drawings are made with black india ink on white drawing paper and all lettering should be made with a lettering system. All lettering must be sufficiently large to be at least 1.5 mm on final reproduction. One original and two 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 x 20 cm, inclusive of captions.

Captions for illustrations should be typed in paragraph form on a separate page. Moreover each illustration should be clearly labelled on back, giving the name of the author and the figure number.

PROOFS AND REPRINTS

Galley proofs will be sent to the author together with an order blank for reprints. The corrected proof with the order for reprints should be returned immediately.

Alces

écologie de l'orignal
moose ecology

Symposium international sur l'écologie de l'orignal
tenu à Québec, Canada, du 25 au 28 mars 1973

International Symposium on moose ecology
held in Quebec City, Canada, 25-28 March 1973

ÉDITEUR EN CHEF/GENERAL EDITOR

J. BÉDARD

Département de biologie, Université Laval

ÉDITEURS ADJOINTS/CO-EDITORS

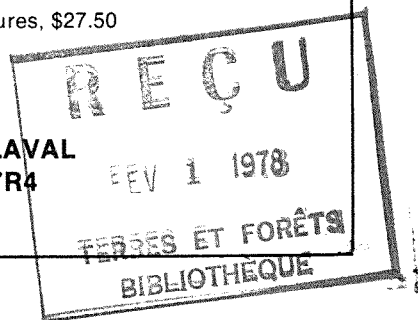
E. S. TELFER, M. L. WOLFE, J. PEEK, D. W. SIMKIN, P. C. LENT, R. W. RITCEY

Tous les aspects de l'écologie de l'orignal considérés par cinquante-cinq spécialistes de l'URSS, de la Finlande, de la Suède, de la Norvège, des États-Unis et du Canada. Beaucoup plus qu'une compilation d'articles, il s'agit d'une monographie intégrée qui fait le point des connaissances actuelles sur cet ongulé: l'habitat, la nutrition, le comportement, les rapports avec les autres animaux, la dynamique des populations et l'aménagement. Un ouvrage de référence qui restera pendant plusieurs années le plus important jamais réalisé sur l'orignal et sur son rôle dans la forêt boréale.

This is not just an assemblage of articles on moose: it is rather an integrated monograph covering our current knowledge of this most widely distributed ungulate and dealing with Habitat, Distribution, Nutrition, Behavior, Coactions with Other Animals, Population Dynamics and Management. Almost every aspect of the ecology of the animal is reviewed by fifty-five experts from the USSR, Finland, Sweden, Norway, the United States, and Canada. This work should remain for several years to come the most valuable single reference for all those concerned with, either the moose itself or, else, its rôle and importance in the boreal forest.

17 × 25 cm, xii-776 pages, tableaux et figures, \$27.50

En vente aux
PRESSES DE L'UNIVERSITÉ LAVAL
C.P. 2447, Québec G1K 7R4



LE NATURALISTE CANADIEN

Volume 104

Septembre-octobre 1977

Numéro 5

SOMMAIRE

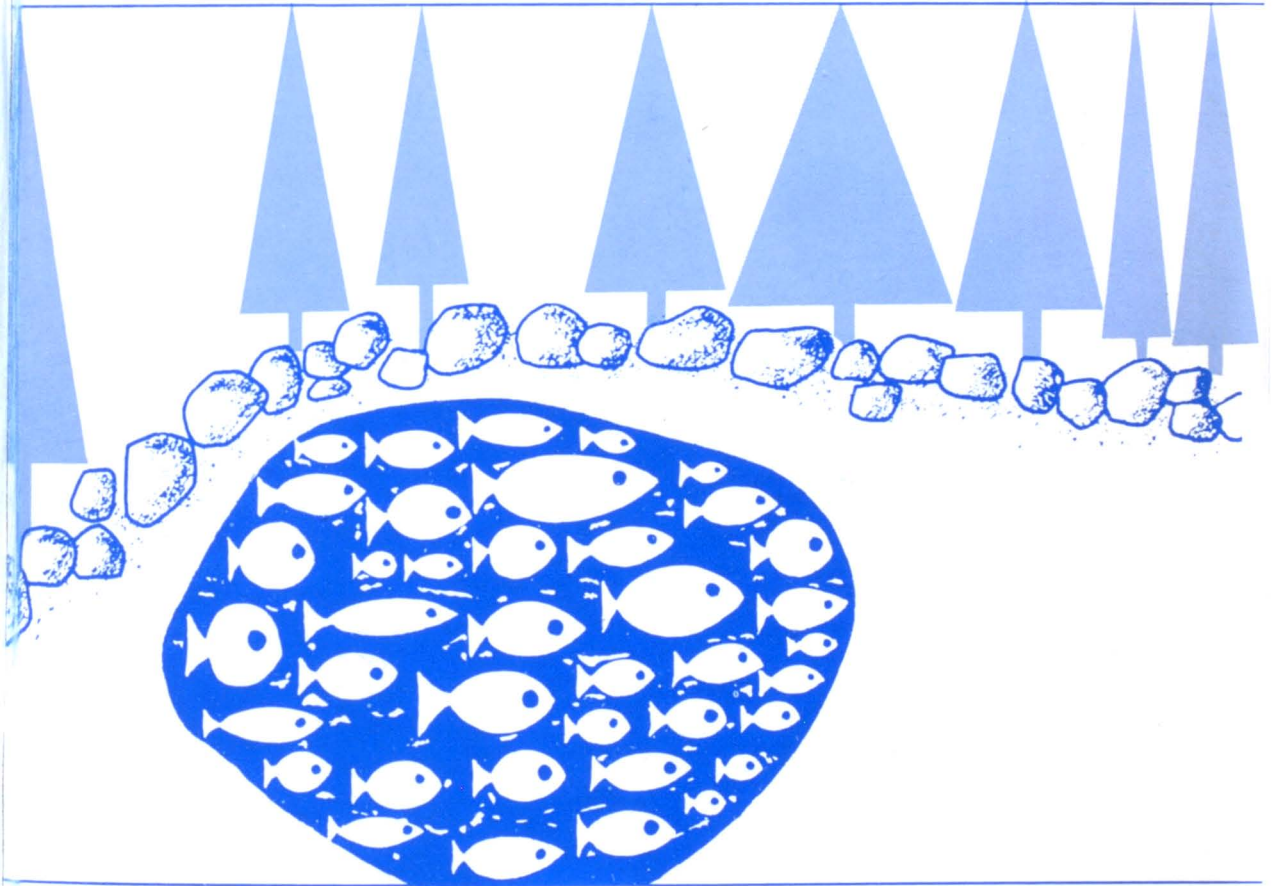
FERRON, Jean. Le comportement de marquage chez le Spermophile à mante dorée (<i>Spermophilus lateralis</i>)	407-418
MAGNIN, Étienne. Croissance, régime alimentaire et fécondité des esturgeons <i>Acipenser fulvescens</i> Rafinesque du bassin hydrographique de La Grande Rivière (Québec)	419-427
MAIRE, Alain. Identification des biotopes à larves de moustiques des tourbières de la Basse-Mauricie (Québec méridional)	429-440
CROWDER, A. A., J. M. BRISTOW, M. R. KING and S. VANDERKLOET. Distribution, seasonality, and biomass of aquatic macrophytes in Lake Opinicon (eastern Ontario)	441-456
CROWDER, A. A., J. M. BRISTOW, M. R. KING and S. VANDERKLOET. The aquatic macrophytes of some lakes in southeastern Ontario	457-464
BRISTOW, J. M., A. A. CROWDER, M. R. KING and S. VANDERKLOET. The growth of aquatic macrophytes in the Bay of Quinte prior to phosphate removal by tertiary sewage treatment (1975-1976)	465-473
BOLGHARI, Hassanalî. Hauteur dominante et indices de qualité des stations dans les plantations d'épinettes blanche et de Norvège	475-484
COMMUNICATIONS BRÈVES	
LESAGE, Laurent. Première mention de <i>Nemastoma bimaculatum</i> (Fabricius) pour l'Amérique du Nord (Opiliones: Nemastomatidae)	485
HOULE, Gilles et Estelle LACOURSIÈRE. Extensions d'aire de plantes méridionales dans la région du lac Saint-Paul (Nicolet)	487-490
REVUE DES LIVRES	491-492

Volume 104,
numéro 6,
novembre-décembre 1977

BIBLIOTHÈQUE
DU MINISTÈRE DES TERRES ET
FORÊTS DU QUÉBEC

le naturaliste canadien

revue d'écologie et de systématique



Fondé en 1868
par l'abbé L. Provancher

Les Presses de l'Université Laval

LE NATURALISTE CANADIEN

CN ISSN 0028-0798

DIRECTEUR

G.-WILFRID CORRIVAULT

DIRECTEUR-ADJOINT

MIROSLAV GRANDTNER

SECRÉTAIRE

GUY LACROIX

SECRÉTAIRE-ADJOINT

PIERRE MORISSET

COMITÉ DE RÉDACTION

RENÉ BÉLAND, *Université Laval*

RENÉ BÉIQUE, *Direction générale de la conservation, Ministère des terres et forêts, Québec*

JULIEN BERGERON, *Ministère de l'industrie et du commerce, Québec*

BERNARD BERNIER, *Université Laval*

PAUL BERTHET, *Faculté des sciences de Lyon*

PIERRE COUILLARD, *Université de Montréal*

MICHEL DELSOL, *Faculté catholique de Lyon*

LLOYD M. DICKIE, *Institut d'océanographie, Université Dalhousie, Halifax*

ANDRÉ GAGNON, *Université Laval*

PAUL GERVAIS, *Université Laval*

ROGER HEIM, *Muséum national d'histoire naturelle de Paris*

WILLIAM S. HOAR, *Université de la Colombie-Britannique*

ROBERT LAGUEUX, *Université Laval*

VICTORIN LAVOIE, *Université Laval*

ERNEST LEPAGE, *Saint-Simon, Rimouski*

TREVOR PLATT, *Laboratoire d'écologie marine, Institut océanographique de Bedford, Dartmouth, N. E.*

GASTON MOISAN, *Service de la faune du Québec*

W.E. RICKER, *Office des recherches sur les pêcheries du Canada*

D. M. ROSS, *Université d'Alberta*

HENRI TINTANT, *Faculté des sciences de Dijon*

ADMINISTRATION (abonnements, changements d'adresse, droits de reproduction):

Les Presses de l'Université Laval, Case postale 2447, Québec G1K 7R4

Abonnement annuel

personnel: \$ 12.00

— collectif: \$24.00

— le numéro: \$4.00

(multi-user) — numéros spéciaux: \$10.00

Publication bimestrielle de l'Université Laval. LE NATURALISTE CANADIEN accepte des **articles inédits**, rédigés en français ou en anglais, découlant de travaux de recherche dans le domaine de l'écologie fondamentale et appliquée (agronomique, forestière), de la systématique, de la morphologie ou des sciences de la terre.

De brèves **communications scientifiques** seront acceptées pour publication rapide. Elles ne devront pas excéder 1,500 mots, titre et bibliographie compris.

Les **manuscripts** doivent être adressés au **Secrétariat de la rédaction**, LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Faculté des sciences et de génie, Université Laval, Québec G1K 7P4, Québec.

LE NATURALISTE CANADIEN est publié avec l'aide du Conseil national de recherches du Canada et du Ministère de l'éducation du Québec.

Répertorié dans Current Contents, Biological Abstracts et Périodex.

Courrier de la deuxième classe — Enregistrement no 1768

Dépôt légal — Quatrième trimestre 1977. Bibliothèque nationale du Québec — Bibliothèque nationale d'Ottawa.

CROISSANCE, REPRODUCTION ET RÉGIME ALIMENTAIRE DU MULET PERLÉ, *SEMOTILUS MARGARITA*, DU LAC GAMELIN, QUÉBEC

Louis-Marie LALANCETTE

Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi.

Résumé

De mai à novembre 1975, 970 mullets perlés, *Semotilus margarita* (Cope) étaient capturés au lac Gamelin, Québec. Les femelles adultes avaient des tailles et des poids légèrement supérieurs aux mâles; ces poissons atteignaient le même âge. Toutefois les mâles avaient un taux de mortalité supérieur à celui des femelles. Il n'y avait pas de différence de croissance chez les immatures. La maturité sexuelle avait lieu à deux ans et la période de fraie dans la première moitié du mois de mai. Le nombre d'œufs moyen par femelle était de 980. Enfin, le régime alimentaire de ces poissons se composait surtout d'insectes, de zooplancton, de végétaux et de débris organiques.

Abstract

From May to November 1975, 970 *Semotilus margarita* were collected from Lake Gamelin, Québec. The female adults increased in size faster than the male adults and lived to the same age; however, males had a mortality rate superior to females. No difference in growth were observed among immatures. Sexual maturity was reached at two years and the spawning period was during the first half of May. The number of eggs was on the average 980 for a female. Finally, the diet of these fish was composed of insects, zooplankton, plants and organic detritus.

Introduction

Les travaux concernant la biologie du mullet perlé, *Semotilus margarita* (Cope), sont pratiquement inexistantes. Pourtant la répartition géographique de ce poisson s'étend à presque tout le Canada (Scott et Crossman, 1974). Ces auteurs mentionnent en outre que le mullet perlé joue un rôle important dans l'équilibre des écosystèmes des lacs par suite de son abondance. Il nous a donc paru intéressant de faire une étude plus approfondie de ce poisson qui n'a jamais été étudié au Québec, et d'en connaître quelques aspects de sa biologie: crois-

sance, reproduction et régime alimentaire.

DESCRIPTION DU LAC ET AUTRES ESPÈCES DE POISSONS

Le lac Gamelin (48°40'N; 71°10'O) est un petit lac oligotrophe situé à 40 km au nord de Chicoutimi, au Québec. Il a une superficie de 12,3 hectares, une profondeur moyenne de 5,1 m et il est situé à 215 m d'altitude. Le lac est couvert de glace de la fin de novembre au début de mai. La température moyenne de l'eau prise chaque semaine était de 11°C en mai, 17°C en juin, 21°C en juillet,

22°C en août, 16,5°C en septembre, 11°C en octobre et 5°C en novembre. Pour la même période, la dureté totale moyenne de l'eau était de 44 ppm, le pH de 6,5 et la teneur en oxygène de 9,1 ppm. Plus de détails concernant ce plan d'eau sont donnés dans Lalancette, 1973. En plus du mulot perlé, il y avait deux autres espèces de poissons: *Catostomus commersoni* et *Salvelinus fontinalis*.

Matériel et méthodes

La capture des mulots perlés a été faite au moyen de verveux et a été échelonnée sur sept mois de l'année, soit de mai à novembre 1975. Nous avons établi deux stations dans la partie sud du lac, de sorte que les verveux demeurèrent au même endroit et à la même profondeur (2 m) pendant toute la durée de l'échantillonnage. Les verveux étaient levés trois fois par semaine. Un total de 970 spécimens furent capturés et fixés immédiatement au formol à 8% pour étude au laboratoire.

Nous avons utilisé les écailles pour la lecture de l'âge et l'étude de la croissance en longueur a été effectuée à partir de la relation longueur totale (LT) — rayon de l'écaille (RE). La droite de régression obtenue pour 111 spécimens choisis au hasard est:

$$LT = 24,6 + 2,77 RE \quad (r = 0,79)$$

Un test de F sur l'homogénéité des variances a révélé que la valeur 24,6 était différente de 0 ($F = 28,2$); elle fut utilisée dans nos rétrocalculs.

Nous devons souligner que la validité de la lecture de l'âge a été vérifiée de deux façons. D'abord, nous avons observé qu'il y avait concordance entre l'âge operculaire et celui des écailles. De plus, par superposition sur un même graphique, les modes de l'histogramme de fréquence des longueurs totales cor-

respondaient assez bien avec l'âge moyen des spécimens.

La croissance en poids a été évaluée à partir des spécimens capturés en mai et au début du mois de juin, période à laquelle la croissance des *Semotilus margarita* recommence, afin que les poids moyens ne soient pas influencés par la croissance de la saison estivale.

Les sexes furent déterminés par l'examen des gonades sous la loupe bino-culaire ou par des coupes histologiques. Les œufs de 25 femelles furent comptés un à un et le rapport gonosomatique a été étudié en vue de préciser la période de reproduction.

L'étude des contenus stomacaux a porté sur 92 spécimens et, selon Hynes (1950), on a utilisé la méthode de dénombrement et d'occurrence. La méthode de dénombrement donne le pourcentage de proies appartenant à tel groupe taxonomique par rapport au total des proies mangées par les poissons et la méthode d'occurrence des fréquences donne le pourcentage de poissons qui ont mangé tel type de proies.

Résultats

CROISSANCE EN LONGUEUR

La figure 1 représente la croissance en longueur pour l'ensemble des spécimens. Chez les adultes, les femelles ont une taille légèrement supérieure à celle des mâles; cela a été confirmé par un test de «t» ($P < 0,05$). Cette différence s'accroît avec l'âge. Par contre, la croissance en longueur des immatures est identique chez les deux sexes et elle est particulièrement rapide la première année (fig. 1).

Des spécimens de l'année capturés en août et octobre mesuraient 44 et 53 mm respectivement; cela laisse sup-

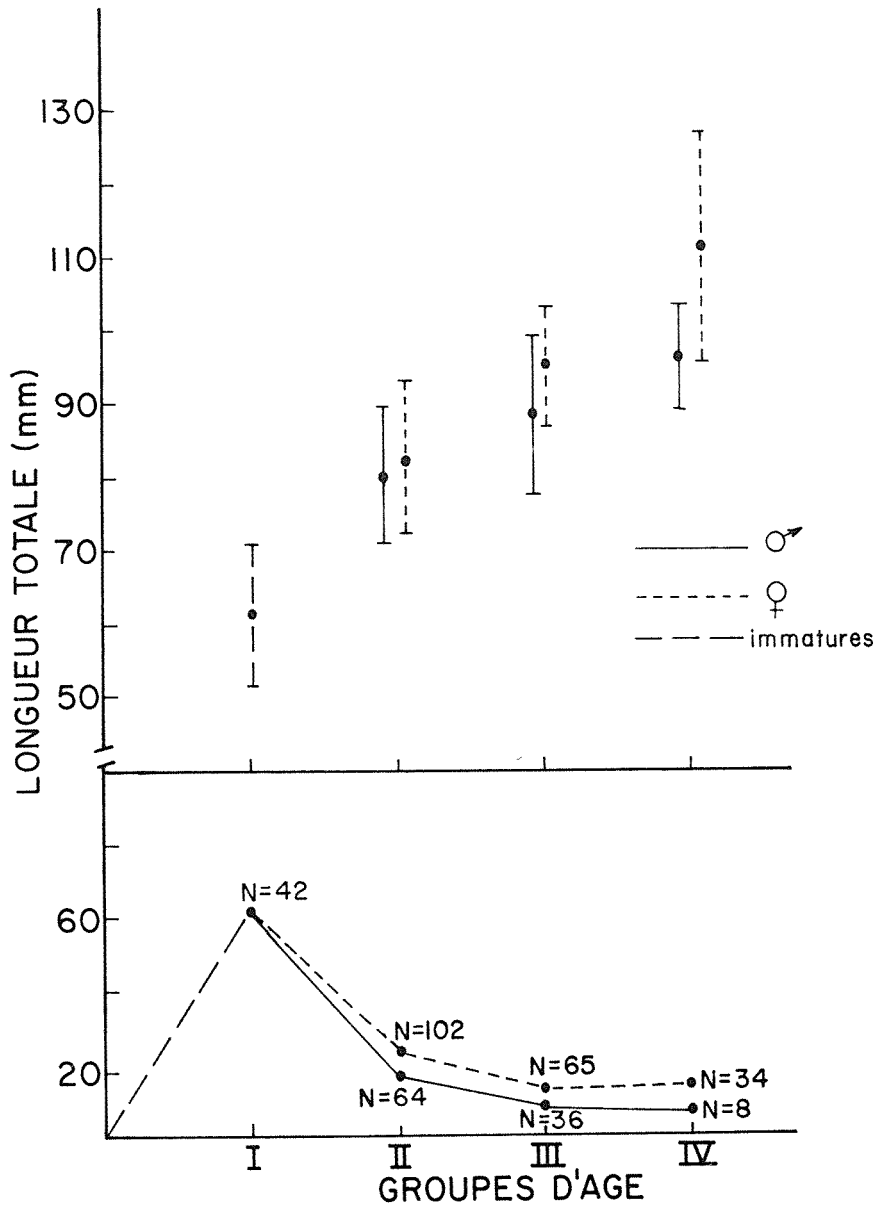


Figure 1. Croissance en longueur (en haut) et accroissement moyen annuel (en bas) des *Semotilus margarita* du lac Gamelin. Pour chaque groupe d'âge, les lignes verticales indiquent les intervalles de confiance des valeurs individuelles à un niveau de probabilité d'erreur de 5%.

poser que leur croissance se continue jusqu'en hiver puisque les spécimens d'un an mesuraient 62 mm. Les calculs effectués pour déterminer la croissance mensuelle montrent que la croissance est la plus rapide en juillet et août lorsque la température de l'eau est la plus

chaude. En septembre, 78% de la croissance en longueur est accomplie.

CROISSANCE EN POIDS

La croissance en poids (tableau I) des mulets perlés montre une grande variabilité à l'intérieur d'un même groupe

TABLEAU I

Croissance en poids des *Semotilus margarita* du lac Gamelin.

Age	Mâles				Femelles			
	N	$\bar{P}\bar{T}$	\bar{P}	Extrêmes	N	$\bar{P}\bar{T}$	\bar{P}	Extrêmes
I	20	2,5	2,6	1,6-3,4	14	2,5	2,6	1,8- 3,1
II	33	5,2	4,3	3,1-6,2	47	5,7	5,2	3,6- 6,3
III	15	6,7	6,4	5,1-8,5	31	8,5	8,0	6,1-11,6
IV	9	8,5	8,7	6,7-9,1	23	11,7	11,5	9,4-14,1

N = nombre de spécimens; \bar{P} = poids moyens observés en g; $\bar{P}\bar{T}$ = poids moyen d'après l'équation $\log P = -4,5 + 2,74 \log LT$

d'âge. Les extrêmes se recoupent très largement d'un groupe d'âge à l'autre. On remarque aussi que l'accroissement moyen annuel est à peu près constant.

La relation longueur-poids chez les adultes est de la forme :

$$\log P = -4,50 + 2,74 \log LT \quad (r = 0,97)$$

et il n'y a pas de différence entre les sexes ($P < 0,05$). Par contre, cette relation diffère de celle obtenue avec les immatures :

$$\log P = -3,80 + 2,35 \log LT \quad (r = 0,95)$$

Des tests effectués sur les pentes de ces droites ont indiqué qu'elles différaient de 3 ($P < 0,05$); ces poissons ne suivent pas la loi des cubes et auraient tendance à avoir une taille plutôt élançée à mesure qu'ils grandissent. Enfin les poids calculés d'après ces courbes théoriques correspondent assez bien aux valeurs observées, ce qui s'explique par l'homogénéité de l'échantillonnage.

REPRODUCTION

Les mulets perlés ont atteint la maturité sexuelle à deux ans et la répartition des sexes (tableau II) variait dans la population suivant les différents groupes d'âge; les mâles étaient beaucoup plus nombreux que les femelles à un an mais diminuaient constamment avec l'âge. Au cours de la saison, nous avons cap-

turé une moyenne de 0,39 mâle: 1 femelle pour les mois les plus froids, soit mai, juin, octobre et novembre et une moyenne de 1,36 mâle: 1 femelle pour la période où la température de l'eau est la plus chaude. Toutefois, la répartition des mâles et des femelles n'est pas différente au point de vue statistique (0,940 mâle: 1 femelle) pour l'ensemble de la population ($P < 0,05$).

Bien qu'il y ait de grandes variations individuelles, le nombre d'œufs augmente avec la taille et le poids du poisson (tableau III). La relation entre le nombre d'œufs (Y) et le poids (X) du mulet perlé est :

$$Y = 336,36 + 67,06X \quad (r = 0,76)$$

TABLEAU II

Rapport des sexes des *Semotilus margarita* du lac Gamelin selon les groupes d'âge.

Age	Mâles	Femelles	Proportion	χ^2
I	243	148	1,64:1	23,08*
II	134	176	0,76:1	5,69*
III	74	123	0,60:1	12,09*
IV	13	40	0,32:1	13,75*
Total	464	487	0,95:1	0,56

* Ces valeurs sont statistiquement significatives à un niveau de probabilité d'erreur de 5%.

TABLEAU III

Fécondité des *Semotilus margarita*
du lac Gamelin.

LT	P	Pg	NO
79	5,6	1,066	660
81	6,5	0,7114	789
83	6,2	0,7891	808
83	6,3	0,6333	786
85	6,4	0,7111	850
87	8,9	1,1445	1162
90	9,4	0,3131	653
90	7,9	0,9558	896
92	8,4	0,4691	621
94	9,8	1,056	1086
94	9,9	1,1251	973
95	10,0	0,9597	994
95	8,8	0,9611	920
96	9,5	0,9716	954
97	10,7	1,217	1112
97	10,0	1,1322	1159
98	10,3	1,1516	1032
99	10,5	1,0102	1048
100	11,6	1,4817	1126
102	12,6	1,5845	1322
102	11,9	1,0313	953
103	10,6	0,8482	1076
103	12,1	1,5865	990
105	12,7	1,1756	1262
107	13,1	1,4719	1260

LT = longueur totale en mm; P = poids du poisson en g; Pg = poids des ovaires en g; NO = nombre d'œufs.

La période de fraie a lieu immédiatement après la fonte des glaces soit du 5 au 20 mai. Le rapport gonosomatique le confirme; il variait entre 9,3 (novembre) et 1,2 (juin) pour les femelles et entre 0,3 (juin) et 2,5 (novembre) chez les mâles. Chez les immatures, il est à peu près constant et égal à 0,61.

RÉGIME ALIMENTAIRE

Le tableau IV donne les résultats des deux méthodes utilisées pour l'étude des contenus stomacaux. On constate que le mullet perlé a une nourriture variée: insectes, zooplancton, poissons, détritiques organiques et végétaux. Les in-

TABLEAU IV

Régime alimentaire des *Semotilus margarita*
du lac Gamelin.

Items	Occurrence		Dénombrement	
	N	%	N*	%
Insectes	39	42,4	84	35,0
Poissons	23	25,0	23	9,6
Détritiques				
organiques	37	40,2	—	—
Zooplancton	21	15,2	117	48,7
Végétaux	18	19,6	—	—
Parasites	7	7,6	16	6,6
Estomacs vides	2	2,2	—	—

N = nombre d'estomacs; N* = nombre total d'organismes.

sectes se composaient de trichoptères, de coléoptères, de diptères et d'odonates; le zooplancton comprenait des copépodes et des cladocères; les poissons étaient des *Catostomus commersoni* de l'année; les végétaux comprenaient des algues, des grains de pollen, des macrophytes et des protozoaires.

La figure 2 représente l'importance relative des organismes ingérés par le mullet de mai à octobre. Les insectes occupent une place prédominante (30%) suivis des détritiques organiques (23%), du zooplancton (17%), des poissons (16%) et des végétaux (13%). La proportion des insectes, des poissons et des détritiques organiques est assez constante au cours de la saison; cependant, les végétaux, principalement les algues, augmentent en automne alors que le zooplancton diminue.

Nous avons calculé aussi le pourcentage de remplissage des estomacs des mullets au cours de la saison. En mai, après la fraie, les organismes représentent 52% du volume des estomacs, 46% en juin, 48% en juillet, 35% en août, 22% en septembre et en octobre. Il y a donc diminution constante du volume

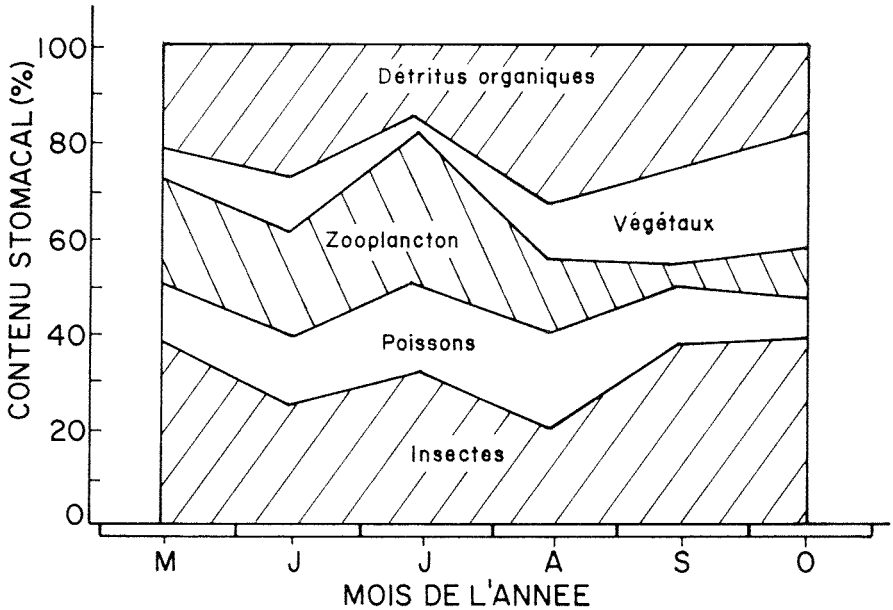


Figure 2. Importance relative (%) des différents groupes d'organismes présents dans les estomacs des *Semotilus margarita* de mai à octobre 1975 au lac Gamelin.

des organismes ingérés au cours de la saison.

Enfin, 8% des estomacs étaient parasités par des nématodes et 2% étaient complètement vides.

Discussion

CROISSANCE

Nos résultats se rapprochent beaucoup de ceux obtenus par Lock (1969) qui a effectué des recherches sur quelques populations venant des lacs Pine et Saroloy d'Ontario: âge I, 55-65 mm; âge II, 75-90 mm et âge III, 90-100 mm pour les mâles et 95-120 pour les femelles. Cet auteur mentionne que les femelles croissent plus rapidement et vivent plus longtemps que les mâles. Ces observations coïncident avec les nôtres bien que la longévité des femelles ne soit pas aussi évidente au lac Gamelin.

Il nous faut signaler quelques autres observations. Bajkov (1927) donne les

tailles de quatre spécimens de trois ans venant de la rivière Athabaska: 98, 100, 101 et 102 mm. McPhail et C. C. Lindsey (1970) mentionnent que la longueur habituelle de ce poisson varie entre 76-102 mm mais qu'un spécimen du lac Charlie mesurait 158 mm. Enfin, Carlander (1970) rapporte que Dobie *et al.* (1956) ont observé une longueur totale de 89 mm à un an (le nombre de spécimens n'est pas précisé).

REPRODUCTION

Bien que la répartition des sexes soit identique dans l'ensemble de la population, le rapport des sexes diffère pour chaque âge. Cela s'explique par un taux de mortalité plus grand des mâles. Le taux de mortalité calculé d'après Jackson (1939) était de 51% à partir de 1 an chez les mâles et de 45% chez les femelles de deux ans et plus. Il est ainsi parce qu'il y a trois fois moins de mâles que de femelles qui atteignent l'âge de quatre ans. Ce phénomène est aussi lié à la maturité sexuelle; à partir de

deux ans, les mâles ont toujours une croissance en longueur et en poids inférieure à celle des femelles.

Par la variation dans la capture du nombre de mâles et de femelles au cours de la saison, il semble aussi évident que ces poissons ont une répartition spatiale différente dans le lac suivant le sexe. Ce serait la température qui influencerait cette répartition, les mâles ayant tendance à préférer les eaux les plus chaudes et les femelles les eaux un peu plus froides.

La taille des femelles utilisée pour calculer le nombre d'œufs variait de 81-102 mm et le nombre d'œufs s'étalait de 621 à 1322. La seule mention à ce sujet est celle de Langlois (1929) qui rapporte qu'une femelle de 117 mm avait 1686 œufs. Selon la relation longueur-poids et d'après l'équation établie précédemment, une femelle de la même taille au lac Gamelin pèserait 14,7 g et aurait 1322 œufs.

RÉGIME ALIMENTAIRE

Nall (1930) mentionne que le mullet perlé se nourrit de cladocères, de copépodes et de chironomides. McPhail et Lindsey (1970) rapportent la présence de coléoptères, d'algues filamenteuses et de Chara dans leur estomac. Nos résultats présentent une diversité un peu plus grande (tableau IV). Cette grande variété du régime alimentaire de ce poisson lui permet de coloniser un grand nombre d'habitats différents et c'est ce qui explique sa grande répartition. La présence d'insectes est assez constante au cours de la période d'échantillonnage. C'est probablement la nourriture que ce poisson préfère, mais comme on l'a déjà noté (Lalancette, 1977), le lac Gamelin est pauvre en insectes. Ces poissons doivent donc se nourrir de plancton et d'autres poissons ou de végétaux.

La composition du régime alimentaire du mullet perlé nous permet de conclure que ce poisson entre en compétition avec la truite, *Salvelinus fontinalis* et aussi avec le meunier noir, *Catostomus commersoni*.

Remerciements

Nous tenons à remercier monsieur Jean Fortin qui a participé à la capture des spécimens. Cette étude a pu être réalisée grâce à une subvention du Conseil national de recherche du Canada et du Ministère de l'éducation du Québec.

Références

- BAJKOV, A., 1927. Reports of the Jasper Park Lakes Investigations, 1925-26. I. The fishes, — Contr. Can. Biol. Fish. NS, 3(16): 379-404.
- CARLANDER, K. D., 1969. Handbook of freshwater fishery biology Vol. 1. — Iowa St. Univ. Press. Ames, Iowa, 751 p.
- DOBIE, J., O. L. MEEHEAN, S. F. SNIESZKO and G. N. WASHBURN, 1956. Raising bait fishes. — U.S. Fish Wildl. Serv. Circ., 35: 1-124.
- HYNES, H. B. N., 1950. The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungilius*) with a review of the methods used in the study of the food of fishes. — J. Anim. Ecol., 19: 36-58.
- JACKSON, C. H. N., 1939. The analysis of an animal population. — J. Anim. Ecol., 8: 238-246.
- LALANCETTE, L. M., 1973. Studies on the growth, reproduction and diet of the White Sucker, *Catostomus commersoni* (Lacépède), of Gamelin Lake, Chicoutimi, Québec. — Univ. Waterloo, Ph.D. Thesis, 262 p.
- LALANCETTE, L. M., 1977. Feeding in White Suckers (*Catostomus commersoni*) from Gamelin Lake, Quebec, over a twelve month period. — Naturaliste can., 104: 369-376.
- LANGLOIS, T. H., 1929. Breeding habits of the northern dace. — Ecology, 10(1): 161-163.
- LOCK, J. S., 1969. A description and general biology of the northern pearl dace, *Semotilus margarita nachtriebi*, with an introductory discussion of taxonomic principles. — MS.,

- Dep. Zool. Univ. Toronto, 34 p., 7 figs (mimeogr).
- McPHAIL, J. D. and C. C. LINDSEY, 1970. Northern pearl dace, p. 228-231 *in*: Freshwater Fishes of northern Canada and Alaska. — Bull. Fish. Res. Bd Can., N° 173, (10+) 381 p.
- NALL, G. H., 1930. The life of sea trout. — Seeley Serv. and Co., Lond., 335 p.
- SCOTT, W. B. et E. J. CROSSMAN, 1974. Poissons d'eau douce du Canada. Bull. Off. Rech. Pêcher.

THREE NEW RHYACOPHILA FROM SIBERIA AND THE FAR-EASTERN USSR (TRICHOPTERA, RHYACOPHILIDAE)

I. M. LEVANIDOVA

*Institute of Biology and Pedology, Far-Eastern Scientific Center,
USSR Academy of Science, Vladivostok*

F. SCHMID

Biosystematics Research Institute, Agriculture Canada, Ottawa, Ontario

Résumé

Trois nouvelles espèces de *Rhyacophila*, *mirabilis*, *monstrosa* et *kaltatica* sont décrites de l'Extrême-Orient soviétique.

Abstract

Three *Rhyacophila* species, *mirabilis*, *monstrosa* and *kaltatica* are here described as new from the Far-Eastern USSR.

Introduction

In a revision of the genus *Rhyacophila* (1970, p. 96), the junior author stated that as far as this genus was concerned: "L'Asie paléarctique n'est nullement un centre de spéciation, mais a joué le rôle de champ de dispersion". This opinion was then logical, since it was founded on previous studies. But a little more intuition would have hinted that since the N.-E. rim of the Pacific is very rich in *Rhyacophila* species, the N.-W. rim could symmetrically be equally well provided with representatives of this genus.

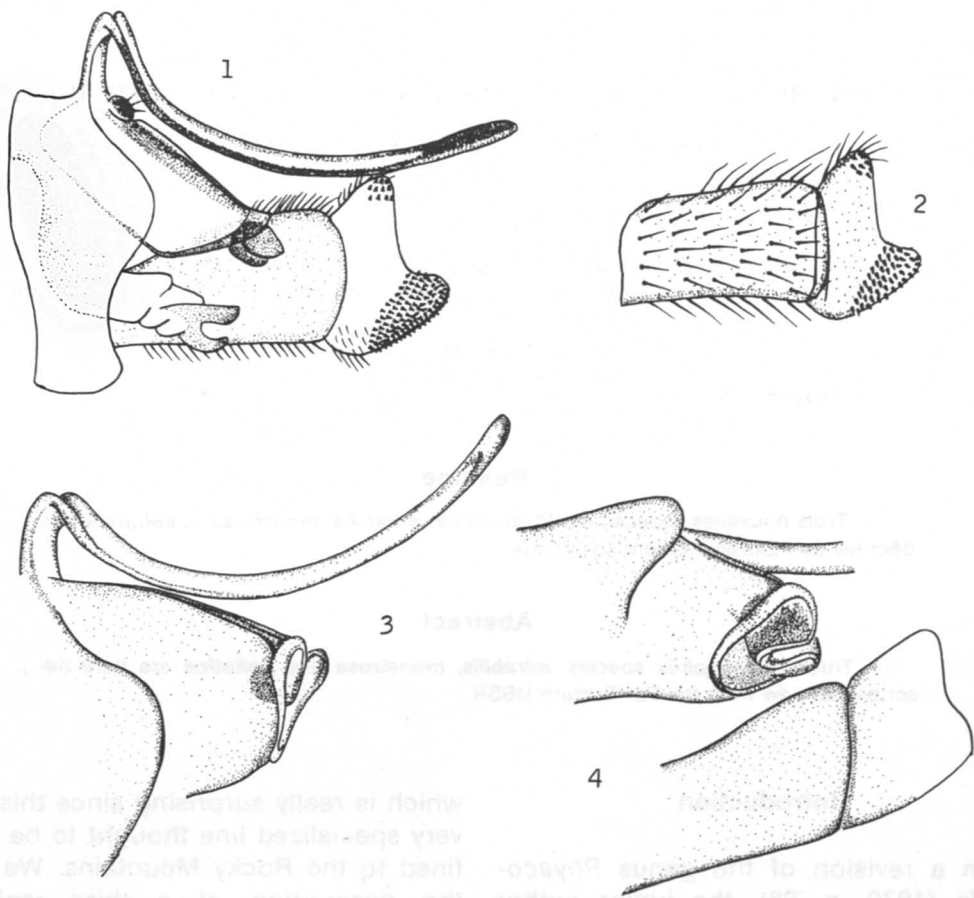
Indeed, a recent study (Botosaneanu 1970) has shown that not only lines that are broadly distributed in Asia, such as the *sibirica*, *angulata* and *nigrocephala* groups, are well represented in Korea, but that other quite unexpected lines, such as the *verrula* group also occur there. Today, we are describing two new species belonging to the *vagrita* group,

which is really surprising since this is a very specialized line thought to be confined to the Rocky Mountains. We add the description of a third isolated species.

Rhyacophila mirabilis n. sp.

Length of the body up to the tips of the wings: 10.5 mm. Wingspread 19.5 mm. Wings light brown. Venation and pterostigma not strongly marked. Pronotum yellow; meso- and metanotum chocolate brown. Femora and tibiae yellow; tarsi and spurs darker.

Male Genitalia (Figs. 1-4): IXth segment well developed, with its posterior margin sinuous. Dorsal lobe of the IXth segment strongly and curiously developed and divided into two parts articulated to one another; basal part short, broad, concave posteriorly and directed almost vertically; apical part rod-like, horizontal, longer than the inferior appendages and graciously

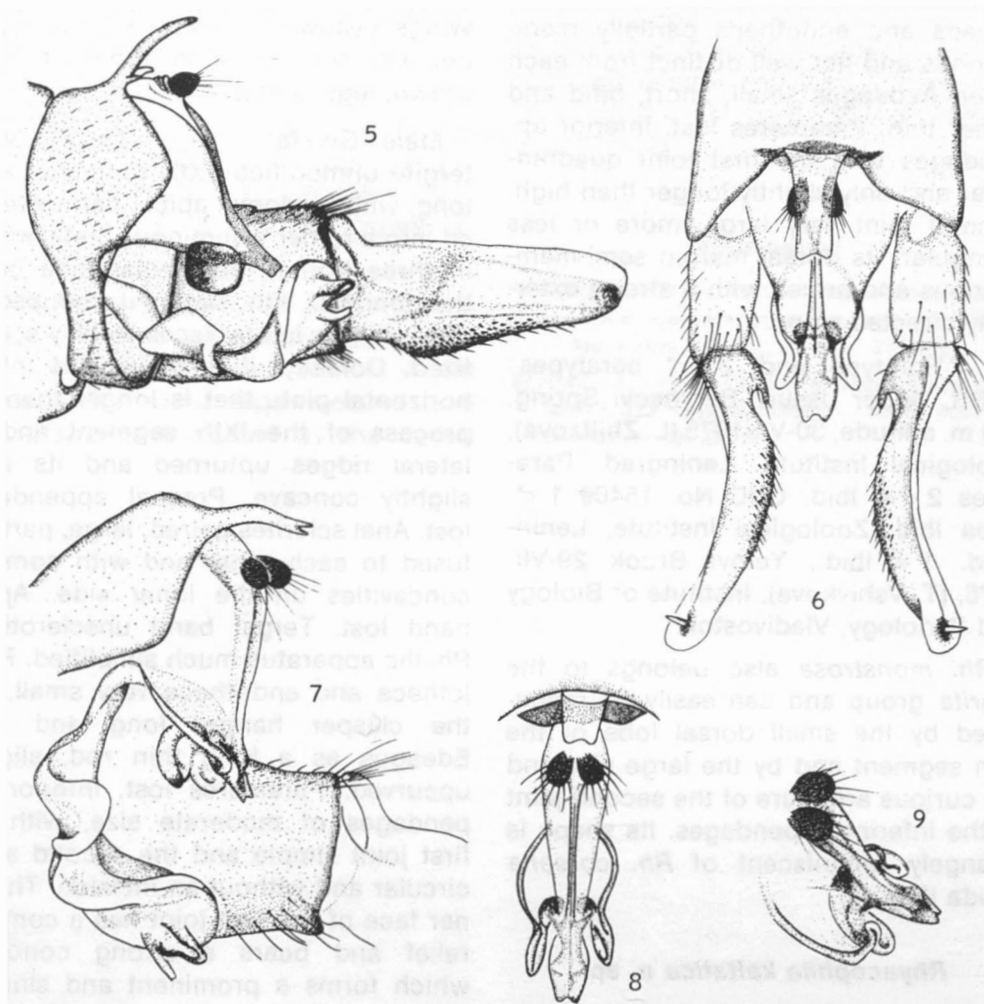


Figures 1-4, male genitalia of *Rh. mirabilis* — Fig. 1, from side — Fig. 2, appendices inferiores, inner side — Fig. 3-4, Xth segment, seen obliquely.

sinuous; its ventral face is concave and its apex bifid. Xth segment appearing triangular as seen from the side and its lateral faces unsclerotized. Praeanal appendages present, small and knoblike. Body of Xth segment plate-like. Anal sclerites small and partially unsclerotized. Apical band appearing as a narrow semi-circular strip when seen ventrally. Tergal band rather strong and not very long. Phallosome and endotheca small, partially sclerotized and not well distinct from each other. Aedeagus small, thick and bifid. Parameres lost. Inferior appendages short and high, with the second joint ending in two triangular lobes, each furnished with minute tubercles on its inner surface.

♂ Holotype and 3 ♂♂ paratypes: USSR, Kunashir Island, Alyechino Settlement 28-VII-1973 (L. Zhiltzova), Zoological Institute, Leningrad. Other paratypes: 1 ♂ Ibid. Cape Nasarov 28-VIII-1974 (Yu. Bodrova). 1 ♂, Ibid., River Vinaj 25-VII-1974 (U. Bodrova). 1 ♂, Ibid., Dubovoje Settlement 18-VII-1973 (L. Zhiltzova). 1 ♂ Iturup Island, River Reydovaja 28-VII-1974 (L. Zhuykova), Institute of Biology and Pedology, Vladivostok.

Rh. mirabilis belongs to the *vagrita* group, previously known only from two species localized in the Rocky Mountains. It is readily distinguished by the strong development and the elegant



Figures 5-9, male genitalia of *Rh. monstrosa* — Fig. 5, from side — Fig. 6, from above — Fig. 7, Xth segment and phallic apparatus — Fig. 8, Xth segment from above — Fig. 9, id., seen obliquely.

shape of the dorsal lobe of the IXth segment (Figs. 1, 3).

Rhyacophila monstrosa n. sp.

Length of the body up to the tips of the wings: 9.5 mm. Wingspread 19.5 mm. Wings yellow, without spots, but the dark hairs on their surface are located in separate groups. Pterostigma not strongly marked. Head, meso- and metanotum and abdomen light brown; pronotum and legs yellow.

Male Genitalia ♂ (Figs. 5-9): IXth segment well developed latero-dorsally

but strongly narrowed latero-ventrally. Dorsal lobe of the IXth segment developed into a short and slightly bifid plate. Praeanal appendages present as small but well prominent knobs. Xth segment appearing as a long and narrow triangle in lateral view and its lateral faces unsclerotized. Body of Xth segment plate-like and rather broad. Anal sclerites partially unsclerotized and divided into two parts; a dorsal one, stout and obtuse and a ventral one, very broad and concave. Apical band thin and semi-circular. Tergal band short, high and rather complex. Phal-

lotheca and endotheca partially membranous and not well distinct from each other. Aedeagus small, short, bifid and rather thin. Parameres lost. Inferior appendages with the first joint quadrangular and only slightly longer than high. Second joint very large, more or less triangular, its dorsal margin semi-membranous and armed with a strong externally directed spine.

♂ Holotype and 2 ♂♂ paratypes: USSR, Upper Ussuri, Beryosovi Spring, 500 m. altitude, 30-VII-1975 (L. Zhiltzova), Zoological Institute, Leningrad. Paratypes 2 ♂♂ Ibid. CNC No. 15409 1 ♂ pupa Ibid. Zoological Institute, Leningrad. 1 ♂ Ibid., Yelovi Brook 29-VII-1976, (T. Vshivkova), Institute of Biology and Pedology, Vladivostok.

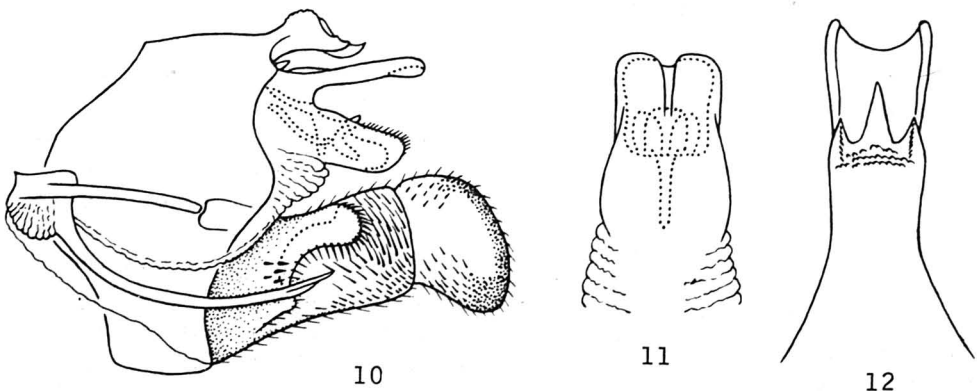
Rh. monstrosa also belongs to the *vagrita* group and can easily be recognized by the small dorsal lobe of the IXth segment and by the large size and the curious armature of the second joint of the inferior appendages. Its shape is strangely reminiscent of *Rh. coreana* Tsuda (Fig. 5).

***Rhyacophila kaltatica* n. sp.**

Length of body up to tips of the wings: 9 mm. Wingspread: 19 mm.

Wings yellowish brown, without spots, but with the nervation apparent. Body brown, legs lighter.

Male Genitalia (Figs. 10-12): VIIIth tergite unmodified. IXth segment rather long, with its dorsal apical part developed into a rather voluminous plate ending in three horns, the median one being the longest. Xth segment reduced in size, with its lateral faces weakly sclerotized. Dorsally, it is developed into a horizontal plate that is longer than the process of the IXth segment and its lateral ridges upturned and its apex slightly concave. Praenal appendages lost. Anal sclerites paired, large, partially fused to each other and with complex concavities on the inner side. Apical band lost. Tergal band unsclerotized. Phallic apparatus much simplified. Phalotheca and endotheca very small, but the clasper hanger long and thin. Edeagus as a long thin rod, slightly upcurved. Parameres lost. Inferior appendages of moderate size, with the first joint simple and the second semi-circular and without an incision. The inner face of the first joint has a complex relief and bears a strong concavity which forms a prominent and sinuous ridge armed with a row of thick spines. Posteriorly to this ridge, the inner face is



Figures 10-12, male genitalia of *Rh. kaltatica* — Fig. 10, from side — Fig. 11, anal sclerites, seen from above — Fig. 12, IXth and Xth segments, seen from above.

armed with numerous and upward-directed setae.

♂ Holotype: USSR, Siberia, Eastern Sajon Mts, Kaltat River, 400 m. altitude, 19-VII-1956, Institute of Biology and Pedology, Vladivostok. 1 ♂ paratype: Ibid., Sinzhula River 4-VII-1957 (Yu. Zapekina), CNC 15415.

This species is difficult to place. It is probably related to the *acropedes* group as the shape of the anal sclerites would suggest. But it is very isolated and specialized as indicated by the dorsal

apical process of the IXth segment, the reduction of the Xth segment, the loss of the parameres and the complex inner relief of the 1st joint of the claspers (Figs. 10-12).

References

- BOTOSANEANU, L., 1970. Trichoptères de la République Démocratique-Populaire de Corée — *Annls zool., Warsz.*, 27 (15): 275-359.
- SCHMID, F., 1970. Le genre *Rhyacophila* et la famille des Rhyacophilides — *Mém. Soc. ent. Canada*, n° 66, 230 p.

FRAIE EN GROUPE DE QUATRE SAUMONS ATLANTIQUES SUR L'ÎLE D'ANTICOSTI

Grégoire OUELLET

*Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche,
9530, rue de la Faune, Orsainville, Québec*

Résumé

Nous avons observé la fraie d'un groupe de quatre saumons atlantiques du 25 au 28 octobre 1975 sur la rivière aux Becs-Scie, île d'Anticosti. La particularité de l'observation réside dans la présence simultanée de castillons, tacons et d'ombles de fontaine, avec le couple de géniteurs et surtout dans le fait que la fraie ait eu lieu en plein soleil, au milieu de la journée.

Abstract

A group of four Atlantic salmon was observed spawning on October 25 to 28, 1975 in the Becs-Scie River, Anticosti Island. The particularity of the observation resides in the simultaneous presence of grilse, parr and brook trout with the two spawners and especially in the fact that the spawning took place in full sunlight, at midday.

Introduction

Des observations, de nature qualitative, faites dans la rivière aux Becs-Scie (Anticosti) en octobre 1975, ont permis de préciser le comportement de trois saumons mâles et d'une femelle au moment de la fraie.

Matériel et méthodes

Cette rivière, longue d'une vingtaine de km, coule dans la partie sud-ouest de l'île d'Anticosti et se caractérise par un assez faible débit estival d'environ 3 mc/s et une montée annuelle de géniteurs se situant autour de 300 individus.

Les observations ont débuté le 23 octobre pour se poursuivre, par intermittence, jusqu'au 28 octobre; la température de l'eau atteignait alors 5,5°C.

La frayère qui a fait l'objet de nos observations est localisée juste en aval de

la meilleure fosse à saumon, à près de quatre km de l'embouchure de la rivière. Longue d'une dizaine de mètres et large de quatre mètres, cette frayère était constituée de gravier de six à huit cm de diamètre. L'eau coulait à 20 cm/s à la tête du rapide et à plus de 1 m/s un peu plus bas.

Une quinzaine de salmonidés (ombles de fontaine, saumons, castillons, tacons) occupaient le territoire de reproduction que nous avons observé pendant une trentaine d'heures.

Nous avons détecté un nid à la tête du rapide au tout début de nos observations, il était alors presque complètement creusé. Un saumon femelle de deux kg et un mâle de plus de quatre kg l'occupaient; ce dernier était facilement reconnaissable à sa livrée rougeâtre et à sa mandibule inférieure crochue; quant à la femelle, elle était de teinte plutôt sombre (fig. 1).

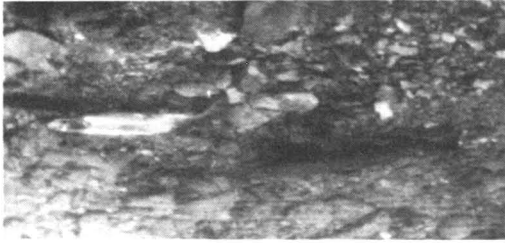


Figure 1. Creusage du nid. A: mâle, B: femelle.

Résultats

Le mâle occupait toujours la même position i.e. à une trentaine de cm en aval et à une cinquantaine de cm sur la gauche de sa compagne. Deux castillons, vraisemblablement des mâles, postés respectivement en avant et en arrière du nid étaient constamment pourchassés par le mâle de taille supérieure quand ils s'approchaient trop de la femelle. Celle-ci ne s'affairait qu'à creuser son nid à l'aide de vigoureux battements de sa nageoire caudale, ne prenant du repos qu'occasionnellement et ne faisant aucun cas des autres individus. Trois ou quatre tacons longs de 10 à 15 cm nageaient librement autour et dans le nid. Il s'agissait très probablement de tacons mâles précoces, ce que nos observations ne nous permettent pas d'affirmer catégoriquement.

Les premiers mouvements de creusage de la femelle avaient déplacé le gravier tandis que les suivants avaient servis à éviter les interstices des cailloux, si bien que le fond du nid était constitué de roches d'une dizaine de cm de diamètre espacées de 1 à 3 cm.

Vers 10h30, le 28 octobre, nous avons pu observer ce que Jones (1959, p. 113) appelle un « faux orgasme » (false orgasm): c'est-à-dire que le mâle s'est

approché de la femelle, a été agité de frémissements spasmodiques et il y a eu légère émission de sperme sans que la femelle n'ait laissé filer d'œufs.

Un peu plus tard, à 11h15, en plein soleil, le saumon mâle s'est approché lentement de sa compagne, qui était demeurée inactive depuis une vingtaine de minutes et se plaça à gauche de celle-ci. Quelques secondes plus tard, il fut agité de frémissements; il nous a alors semblé que les deux partenaires se sont rapprochés au point que leurs flancs se touchaient. Tout s'est alors précipité: les deux castillons sont venus rapidement se placer de part et d'autre des deux grands saumons, sans provoquer cette fois de réaction agressive de la part du mâle dominant. Vu notre position, nous ne pouvions apercevoir que trois des quatre saumons (fig. 2), un des deux castillons étant dissimulé derrière le mâle dominant.

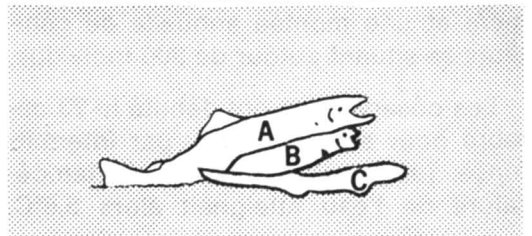


Figure 2. La fraie. A: mâle, B: femelle, C: castillon.

Les trois poissons ont été pris de frémissements et leur gueule s'est progressivement ouverte jusqu'à être largement distendue; le nuage de laitance émis à ce moment fut assez dense pour nous empêcher de voir le comportement des tacons et la ponte des œufs. Le tout n'avait duré qu'une vingtaine de secondes.

Le brouillard laiteux de la semence s'estompa peu à peu et le mâle dominant, les castillons de même que les tacons se retirèrent du nid. C'est alors que cinq ombles de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) s'approchèrent du nid et se mirent à gober des œufs; ils ne purent cependant en saisir beaucoup car, d'une part, les œufs s'étaient logés dans les interstices des roches et d'autre part, la femelle avait presque immédiatement commencé à les recouvrir de gravier. Elle effectuait pour cela des mouvements de creusage en soulevant du gravier que le courant faisait retomber dans le nid.

Discussion

Jones (1959) a très bien décrit les différentes étapes de la fraie du saumon. Ses observations avaient porté sur des couples isolés de géniteurs, qu'accompagnaient des tacons mâles dit précoces, placés dans un canal de fraie artificiel. Au cours de quelques 3 000 heures de patientes observations il a pu voir 90 fraies de saumon.

Bien que ces observations concordent avec les nôtres et soient par surcroît plus complètes, Jones n'a pas fait de description de fraie en groupe i.e. présence de castillons ni de fraie en milieu naturel. Il n'a pas non plus associé la fraie à un temps précis de la journée, se bornant à mentionner que les sources de lumière qu'il utilisait

pour éclairer ses sujets ne semblaient pas affecter les poissons.

Belding (1934) a, quant à lui, donné une description plus sommaire d'une fraie de saumons adultes à laquelle avaient participé trois mâles et une femelle; par contre il n'a pas précisé si les deux autres mâles étaient des castillons. Ses observations s'accordent en général avec les nôtres; toutefois, contrairement à lui, nous n'avons jamais vu la femelle pourchasser un autre poisson; de plus dans notre cas c'était toujours le même individu qui occupait la position du mâle dominant. Belding prétend que la fraie a surtout lieu la nuit, alors que d'une part la fraie à Anticosti s'est déroulée au milieu de la journée, sous un soleil éclatant et qu'en plus, nos observations ne nous ont pas permis de relier le degré d'activité des géniteurs à un moment particulier de la journée.

Conclusion

Cette description d'une fraie en groupe, tout en étant récente, possède l'avantage d'avoir été réalisée à partir d'observations in situ, sans qu'aucune intervention extérieure ne soit venue modifier le comportement des géniteurs. En plus de confirmer les rares observations précédentes, ce texte ajoute certaines particularités, comme la présence simultanée de castillons, d'ombles de fontaine et de tacons, de toute évidence sexuellement précoces. De plus, cette fraie a eu lieu en plein jour.

Enfin, la fraie en groupe pourrait constituer une sorte d'assurance biologique puisque la grande quantité de sperme a très probablement assuré la fécondation de la majorité des œufs; de plus cette fécondation vraisemblablement réalisée par plusieurs mâles, a certainement contribué à une diversification génétique de la progéniture.

Remerciements

L'auteur tient à remercier très sincèrement MM. Yvon Côté et Vianney Legendre du Service de la Recherche biologique, Ministère du tourisme, de la chasse et de la pêche, pour leur encouragement et pour la révision du texte. M. Gilles Shooner a également participé à la correction du manuscrit et nous lui en savons gré.

Références

- BELDING, D., 1934. The spawning habits of the Atlantic Salmon. — *Am. Fish. Soc. Trans.*, 34: 211-216.
- JONES, J. W., 1959. *The Salmon*. — Collins London, 192 p.

DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE ET ASPECTS CHIMIQUES DE LA TOURBIÈRE À LAÎCHES DE FARNHAM, QUÉBEC^{1 2}

M. LÉVESQUE

Institut de recherches pédologiques, Ottawa.

et

J. A. MILLETTE

Station de recherches, St-Jean, Québec.

Résumé

La présente étude a pour but de révéler certains aspects importants de nature morphologique, stratigraphique et chimique de la tourbière à laïches de Farnham, Québec. Une série de 15 profils ont été échantillonnés dans deux secteurs importants de la tourbière. Le dépôt peut être classifié comme étant une tourbière topogène formée en milieu minérotrophique. Le schéma général de distribution des éléments (P, K, Ca et Mg) a montré des teneurs assez élevées en surface; celles-ci diminuaient progressivement pour atteindre un point minimum à la base de la zone d'enracinement des plantes actuelles. À partir de ce point, il y a eu augmentation progressive avec la profondeur indiquant une relation plus ou moins directe avec la couche minérale sous-jacente. Des analyses statistiques ont montré la faible corrélation existant entre les trois principaux critères de caractérisation (fibres, indice-pyro et cendres). La limite arbitraire de 0,15 mm définissant la plus petite particule fibreuse, et l'apport minéral venant soit de la couche minérale sous-jacente, soit des retombées atmosphériques sont invoqués comme facteurs intervenant pour fausser la relation entre ces trois critères.

Abstract

The present study was aimed at showing some important aspects related to the morphological stratigraphical, and chemical nature of a sedge-peat fen, at Farnham, Québec. A series of 15 profiles were sampled from a selected area. The peat deposit could be classified as a basin bog developed under minerotrophic conditions. The general distribution of elements in the profile revealed a high mineral content at the surface; there was a progressive decrease with depth up to a point where the roots were not active anymore. Beyond that point, there was a marked increase evidently caused by the proximity of the mineral contact. Statistical analyses showed the lack of correlation between the 3 main characterization criteria (fibers, pyro-phosphate index and ashes). The arbitrary limit set at 0,15 mm for defining the minimum size fiber, and the mineral contribution from eolian and atmospheric sources or from the mineral material underneath were considered as possible factors responsible for this lack of correlation.

¹ N° de contribution, Institut de recherches pédologiques: SRI-638

² N° de contribution, Station de recherches, St-Jean: J. 662

Introduction

Le type de description, de caractérisation ou d'inventaire d'une tourbière peut varier avec l'objectif poursuivi et dans certains cas avec le choix de la méthode. Le pédologue, pour sa part, étudie et caractérise un sol organique selon des critères établis à l'échelle nationale et qui sont davantage reliés aux propriétés physiques, chimiques et biologiques du sol. Le but visé coïncide généralement avec l'aménagement éventuel du sol organique (tourbière) à des fins agricoles ou horticoles, tout en essayant d'en prédire le comportement sous différents systèmes d'aménagement, à moyen et à long terme, compte tenu, d'après les observations, que les sols organiques s'usent probablement plus vite que les sols minéraux à cause des problèmes d'affaissement et d'érosion qui leur sont particuliers.

Tout en admettant que les critères pédologiques peuvent s'appliquer à la caractérisation des sols organiques (Sillanpaa, 1972), il reste néanmoins que la croissance et le développement des plantes à la surface des dépôts organiques constituent un facteur important dans la distribution des éléments minéraux dans le profil, car les plantes agissent en réalité à la manière d'une pompe aspirante dans le sol. La distribution des éléments minéraux et des diverses substances organiques dans le profil est étroitement liée à la nature du dépôt, à sa position, à la végétation, à la profondeur, la hauteur et la fluctuation de la nappe phréatique, à la nature du matériel minéral sous-jacent ainsi qu'au type d'exploitation introduit par l'homme.

C'est dans cette optique que la présente étude tente de révéler certains aspects importants de nature morphologique, stratigraphique, et chimique de la tourbière à laiches de Farnham, Québec.

Matériel et méthodes

La tourbière de Farnham est située à l'ouest de la ville de Farnham dans le comté d'Iberville. Elle est formée de trois secteurs, usuellement appelés secteurs nord, sud-ouest et est. Le secteur nord constitue l'objet de la présente étude et est traversé en son centre par la voie ferrée du CPR alors que la route régionale No 104 passe en diagonale à son extrémité nord. Cette tourbière est connue depuis longtemps dans l'est du pays puisqu'on en faisait déjà mention en 1864 (Risi *et al.*, 1953). Compte tenu de sa superficie (410 hectares), de la nature de la tourbe et de l'infrastructure déjà en place dans le milieu, elle fut le centre de nombreux essais d'exploitation à partir du tout début du siècle jusqu'en 1929 (Risi *et al.*, 1953). Ces essais demeurèrent toutefois au stade de l'expérimentation et n'aboutirent pas à une mise en production sur une base industrielle et continue. De plus, durant plusieurs années et pour des raisons mal connues, le secteur nord fut considéré comme peu propice à l'exploitation agricole, alors que le secteur sud-ouest, représentant environ 200 hectares, a été pour sa part livré à des pratiques horticoles intéressantes. Depuis quelques années, cependant, une certaine activité voit le jour dans le secteur à l'étude où des centaines d'hectares sont actuellement débroussaillés et drainés.

Une parcelle de 700 × 60 mètres a été choisie pour l'étude dans le secteur nord (fig. 1, A). Cette parcelle est délimitée par deux tranchées de drainage et une aire boisée identifiée au secteur B.

Dans le secteur A de la figure 1, sur une ligne longitudinale (AA₁) passant au centre de la parcelle, un échantillonnage a été effectué à tous les 100 m de long et les 15 cm de profondeur. La

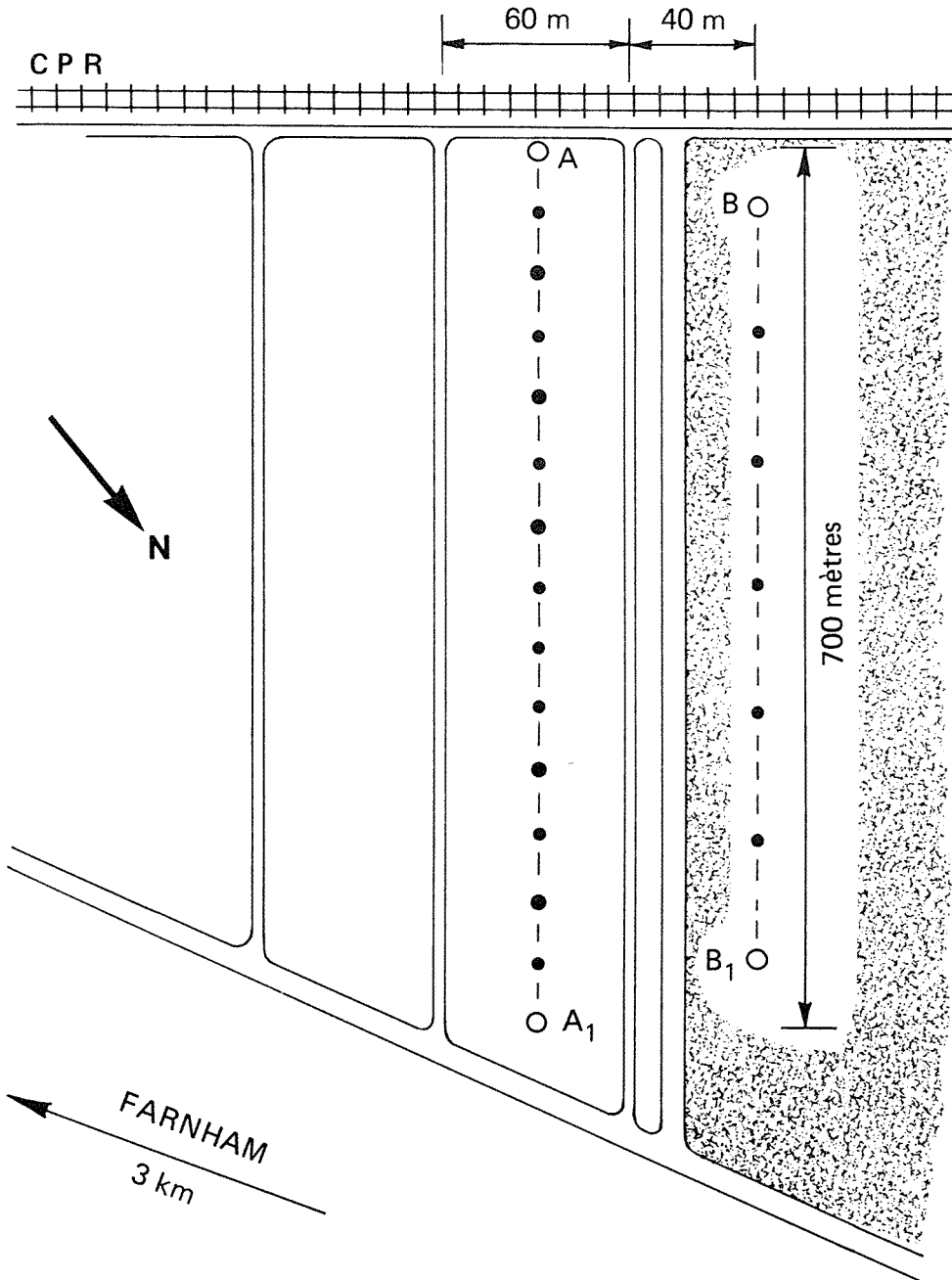


Figure 1. Disposition des secteurs A et B dans le segment nord de la tourbière de Farnham.

profondeur du dépôt variait entre 3,75 et 4,50 m. Le prélèvement des échantillons dans le profil a été fait à tous les 15 cm dans l'axe de la profondeur au moyen d'un échantillonneur de type Macaulay (Jowsey, 1966). De plus, une

lecture de l'altitude à tous les 50 m fut prise, de façon à permettre une représentation topographique de la tourbière. Un autre échantillonnage, exécuté de la même manière, fut effectué sur une ligne BB₁, située à 100 m à droite

(ouest) de la ligne AA₁, et donnant dans le secteur boisé.

Une détermination du contenu en fibres selon une méthode gravimétrique après dispersion et tamisage en milieu aqueux (Dinel et Lévesque, 1976) a été effectuée sur les échantillons fraîchement rapportés de la tourbière, et par la suite le contenu en eau (70°C) et la teneur en cendre (600°C-3 heures) furent déterminés. Les autres déterminations furent exécutées à partir de matériel organique séché au lyophilisateur et passé au broyeur mécanique et tamis de 40 mailles au pouce. Sur ces échantillons, les déterminations suivantes furent effectuées: la densité optique (460 m μ) d'un extrait au pyrophosphate de Na (0,025 M et 16 heures d'extraction) pour obtenir l'indice-pyro, les phénols totaux à partir du même extrait au pyrophosphate (Singleton et Rossi, 1965) et la capacité d'échange cationique (C.E.C.) (Thorpe, 1973), la teneur

des éléments Ca, Mg, K et Fe par spectrophotométrie atomique, et P selon la méthode utilisée par Murphy et Riley, (1962).

À partir d'un échantillon d'environ 5 g (à l'état mouillé) brassé dans une solution de pyrophosphate (0,025 M) pendant quatre heures pour effectuer la dispersion, passé au tamis de 40 mailles, un sous-échantillon a été prélevé, étendu en une couche uniforme et très mince sur une plaque de porcelaine et examiné au moyen d'un stéréomicroscope avec un grossissement de 10 fois. De ce procédé, il a été possible d'évaluer les composantes botaniques de la tourbe qui se répartissent en trois groupes principaux: 1) *bois* (plantes ligneuses) — bouleau, aulne, saule, pin, cèdre, éricacées; 2) *carex et herbes* — *Carex* spp, linaigrette, joncs, roseaux, quenouille, scirpe, dryoptéride. 3) *mousses* — sphaignes, hypnacées, polytriches.

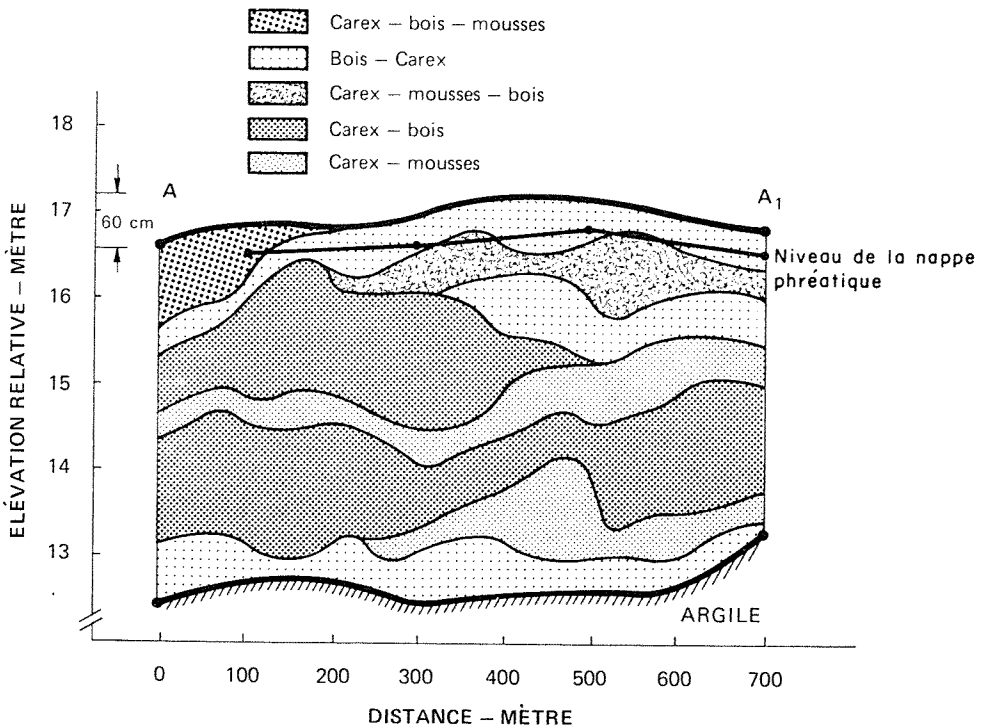


Figure 2. Ligne topographique, niveau de la nappe phréatique et stratigraphie du secteur AA₁.

TABLEAU I

Liste des espèces du secteur B groupées selon l'ordre d'importance dans la couverture

Type de végétation	Abondante	Fréquente	Présente
Arborescente	<i>Betula populifolia</i>	<i>Larix laricina</i> <i>Acer rubrum</i> <i>Pinus strobus</i>	<i>Picea glauca</i>
Arbustive		<i>Viburnum cassinoides</i> <i>Nemopanthus mucronata</i> <i>Prunus pennsylvanica</i> <i>Salix rigida</i> <i>Salix lucida</i>	
Ericoïde	<i>Chamaedaphne calyculata</i>	<i>Vaccinium myrtilloides</i> <i>Vaccinium angustifolium</i> <i>Ledum groenlandicum</i> <i>Kalmia angustifolia</i> <i>Andromeda glaucophylla</i>	<i>Rhodora canadensis</i>
Herbacée		<i>Rubus hispidus</i> <i>Maianthemum canadense</i> <i>Lycopodium annotinum</i> <i>Lycopodium obscurum</i>	<i>Cypripedium acaule</i> <i>Carex trisperma</i> <i>Eriophorum vaginatum</i> <i>Scirpus</i> (sp.)
Muscinale		<i>Sphagnum magellanicum</i> <i>Polytrichum juniperinum</i>	<i>Dryopteris thelypteris</i> <i>Sphagnum recurvum</i> <i>Aulacomnium palustre</i> <i>Dicranum undulatum</i>

Ces examens ont permis de préparer les coupes stratigraphiques présentées à la figure 2.

Des analyses de corrélation, de variabilité et de régression multiple ont été effectuées pour certaines données, provenant notamment des fibres, phénols, cendres, indice-pyro et C.E.C.

Résultats

RELEVÉ DE LA VÉGÉTATION

Un relevé qualitatif de la végétation a été effectué dans le secteur B et les espèces figurant au tableau I sont énumérées selon leur importance dans leur groupe respectif. Au centre du secteur B, une couverture végétale très dense d'éricacées croît sporadiquement et demeure largement dominée par *Chamaedaphne calyculata*. Dans la partie du secteur qui semble avoir subi une acti-

tivité extractionnelle plus importante, c'est-à-dire près de la voie ferrée du CPR, la végétation arborescente domine sur la végétation arbustive; cette tendance s'accompagne d'une diminution de la végétation muscinale et d'un accroissement des lycopodes. Le bouleau et l'érable se partagent la végétation arborescente bien que le mélèze et le pin blanc puissent constituer en certains points des espèces importantes. Cependant, en s'éloignant de ce secteur, le bouleau prend progressivement plus d'importance et peut constituer jusqu'à 80-90% de la végétation arborescente.

STRATIGRAPHIE DE LA TOURBIÈRE

La tourbière possède une stratigraphie assez difficile à établir dans le premier 1,5 m étant donné l'état de décomposition souvent avancé du matériau tourbeux (fig. 2). Il demeure cependant

que les différentes herbes (linaigrettes, en particulier) sont les composantes dominantes dans tout les profils. Les plantes ligneuses (éricacées, aulne, bouleau, pin) accusent aussi une place importante alors que les mousses (sphaignes et grandes hypnacées) sont des composantes importantes dans quelques couches, surtout dans les profondeurs moyennes. Le dépôt organique repose sur des sédiments argileux d'une quinzaine de cm d'épaisseur recouvrant un matériel de fond sablo-graveleux. Une différence de 60 cm mesurée entre le point le plus élevé et le point le plus bas de ce secteur de la tourbière, pourrait être assez significatif d'une tourbière à dôme, où les mousses sont une composante importante dans les premiers 50-100 cm. Cependant, les travaux d'excavation et de drainage pratiqués aux deux extrémités du secteur pourraient être une cause non négligeable de l'affaissement de la tourbière en ces

deux endroits et de l'apparition de la courbure topographique convexe. En conséquence, on pourrait aussi parler d'une tourbière à «fen» de transition, c'est-à-dire, une tourbière topogène formée en milieu minérotrophique. Du point de vue pédologique, le dépôt organique serait classifié comme étant un mésisol humique.

COMPOSITION CHIMIQUE DE LA TOURBE

Une analyse assez complète du matériau tourbeux a été effectuée sur un échantillon de 1 m réparti en sections de 15 cm. Les données analytiques obtenues pourront éventuellement servir de comparaison avec celles d'autres tourbières (tableau II) puisqu'elles semblent correspondre assez bien à ce genre de matériau. On remarque en fait que les teneurs en cendres sont basses et que celles du carbone et de l'azote se situent dans la moyenne et donnent,

TABLEAU II

Différentes données analytiques pour un profil d'un mètre de profondeur sur un site typique de la tourbière de Farnham

Profondeur (cm)	0-15	15-30	30-45	45-60	60-75	75-90	90-105
Fibres - %	37,5	20,9	20,1	18,3	14,6	14,1	14,1
Cendres - %	3,18	1,01	0,43	1,52	1,20	1,19	1,05
pH - (CaCl ₂)	3,5	3,5	3,6	3,7	3,7	3,9	3,9
C - %	50,5	52,6	52,0	51,6	53,6	53,0	53,8
N - %	1,82	1,55	1,60	1,74	1,46	1,65	1,48
C/N	27,7	34,0	32,5	29,6	36,7	32,1	36,4
H - %	5,82	5,60	6,32	6,15	6,03	5,86	5,94
S - %	0,40	0,39	0,37	0,37	0,36	0,32	0,32
Ca - ppm	2 000	2 125	1 750	2 000	2 875	3 375	4 625
Mg - ppm	250	175	150	150	175	200	250
Fe - ppm	975	512	300	300	437	512	650
P - ppm	469	294	269	281	281	244	290
Se - ppm	0,59	0,58	0,53	0,50	0,49	—	—

à l'exception de la surface, un rapport C/N dépassant 30.

DISTRIBUTION DES ÉLÉMENTS ET PROPRIÉTÉS CHIMIQUES

La distribution d'un certain nombre d'éléments importants (Ca, Mg, K, P), des cendres et des fibres dans le profil (fig. 3, 4 et 5) fait ressortir des comportements particuliers; il est à noter que chaque point apparaissant sur les courbes de distribution représente une moyenne de tous les sites à la profondeur donnée.

Les teneurs en Ca et Mg augmentent avec la profondeur, d'une façon plus marquée à partir du deuxième m de profondeur (fig. 3), alors que le P décroît avec la profondeur (fig. 4). Quant au K, il diminue légèrement avec la profondeur. Les teneurs en cendres (fig. 5) diminuent jusqu'à environ 60 cm puis augmentent progressivement avec la profondeur; une augmentation plus marquée apparaît après le troisième m, possiblement liée à l'influence de la couche minérale toute proche, influence qui se refléterait dans la distribution des

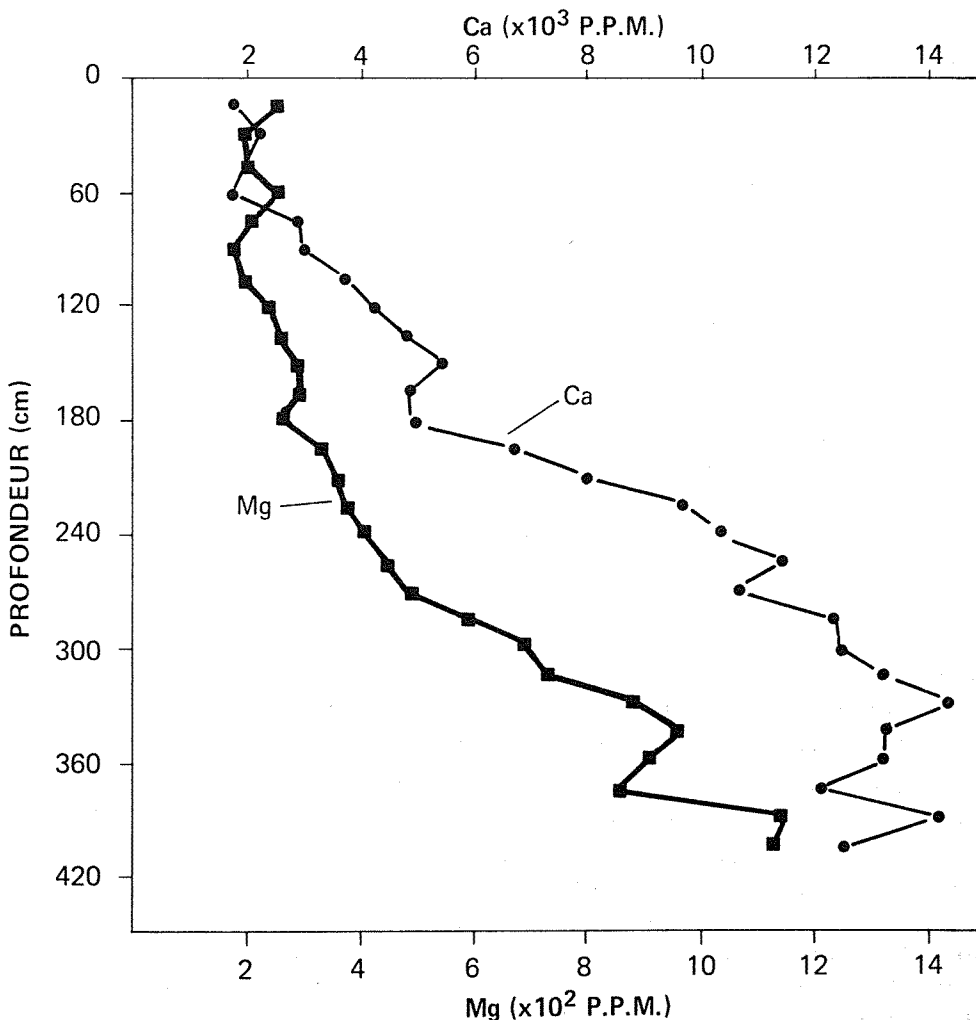


Figure 3. Distribution du Ca et Mg dans le profil.

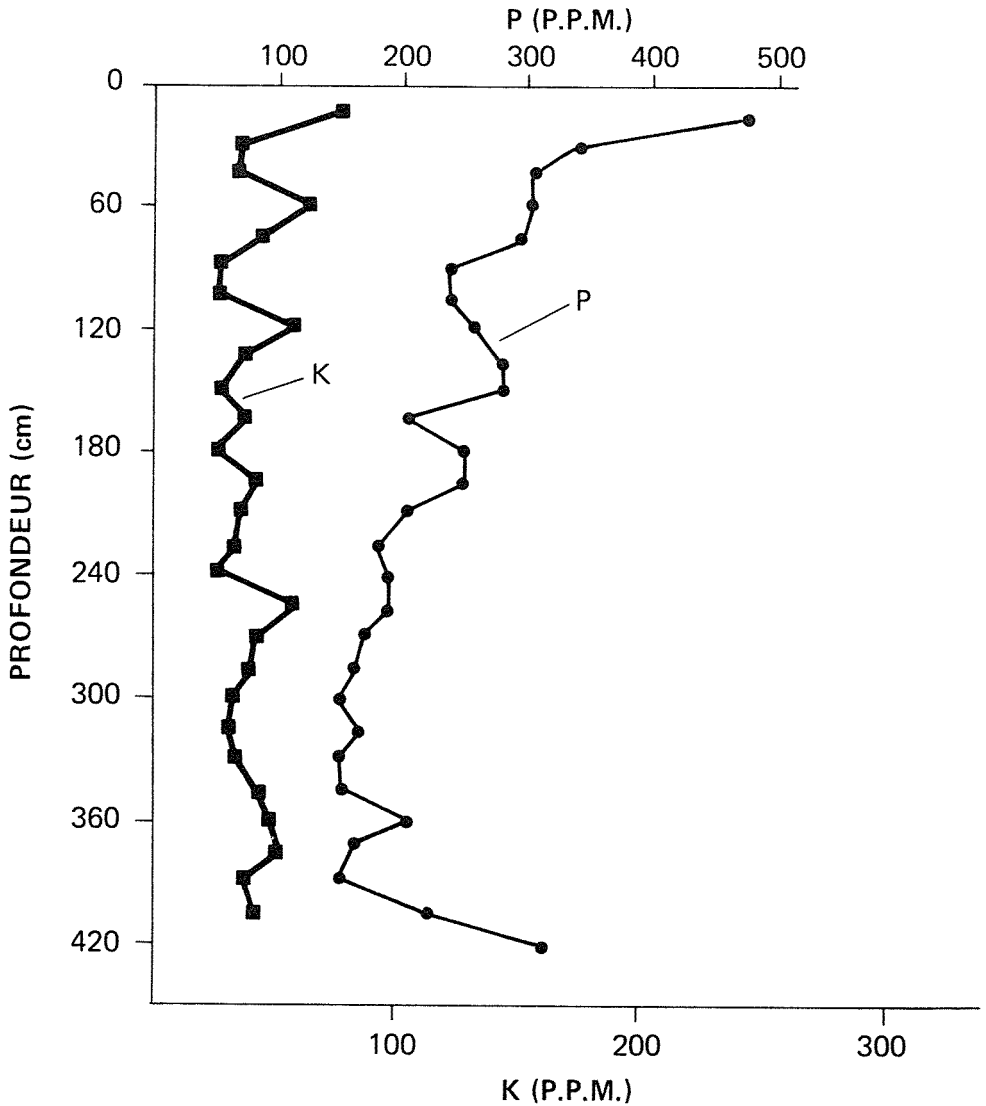


Figure 4. Distribution du P et K dans le profil.

éléments mentionnés précédemment. La distribution du Fe (non rapportée) est identique à celle des cendres.

Le schéma de distribution (fig. 5) des fibres est fortement conditionné par la nature de la tourbe en présence ainsi que par son degré de décomposition. En premier lieu, on observe une diminution assez marquée du contenu en fibre dans la partie supérieure du profil suivie d'une augmentation coïncidant avec une présence plus importante de

sphaignes dont le pourcentage oscille fréquemment entre 25 et 35. En profondeur, le pourcentage de fibres est plutôt stable et montrerait une légère diminution à l'approche de la couche minérale.

Les valeurs pour l'indice-pyro et les concentrations en phénols des mêmes extraits (pyro-phosphate) se comportent de façon similaire (fig. 6); on observe une diminution pour le premier 50 cm, puis une légère augmentation suivie d'une nouvelle phase de diminution. À

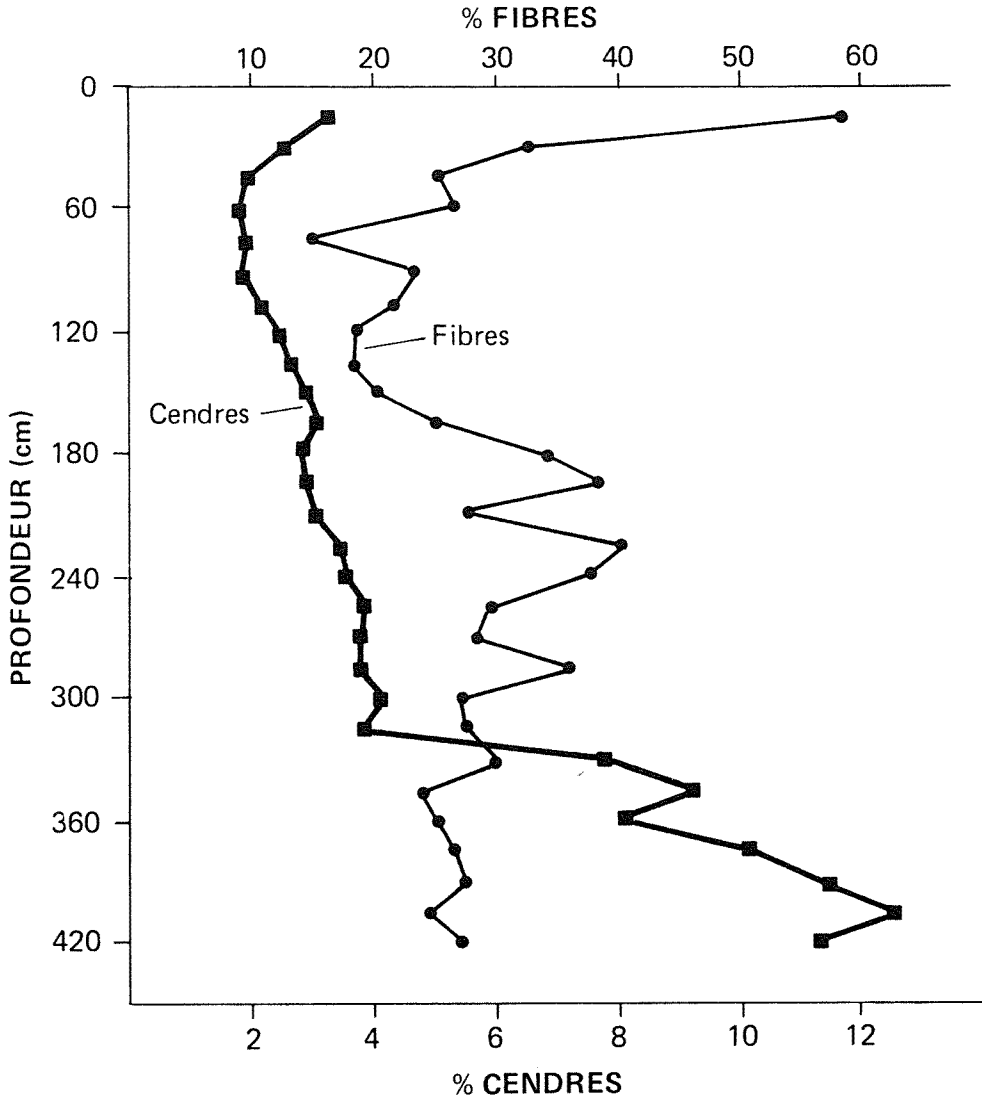


Figure 5. Distribution des fibres et des cendres dans le profil.

partir de 200 cm, il y a augmentation jusqu'à une profondeur de 340 cm alors qu'on note une autre phase de diminution. Ces différentes phases dans le schéma de distribution correspondraient à des changements dans le degré de décomposition de la tourbe. Quant aux valeurs de C.E.C. (fig. 6) elles suivent de façon générale les variations rapportées pour l'indice-pyro ou les phénols. La C.E.C. de la tourbe de Farnham varie donc en relation directe avec

le degré de décomposition de la tourbe, d'où une C.E.C. d'autant plus grande que la tourbe est davantage décomposée.

En examinant le contenu en fibres et les valeurs de l'indice-pyro, deux mesures indirectes du degré de décomposition de la tourbe, on s'attendrait à voir des données variant en sens contraire alors que les variations coïncident, du moins dans les premières

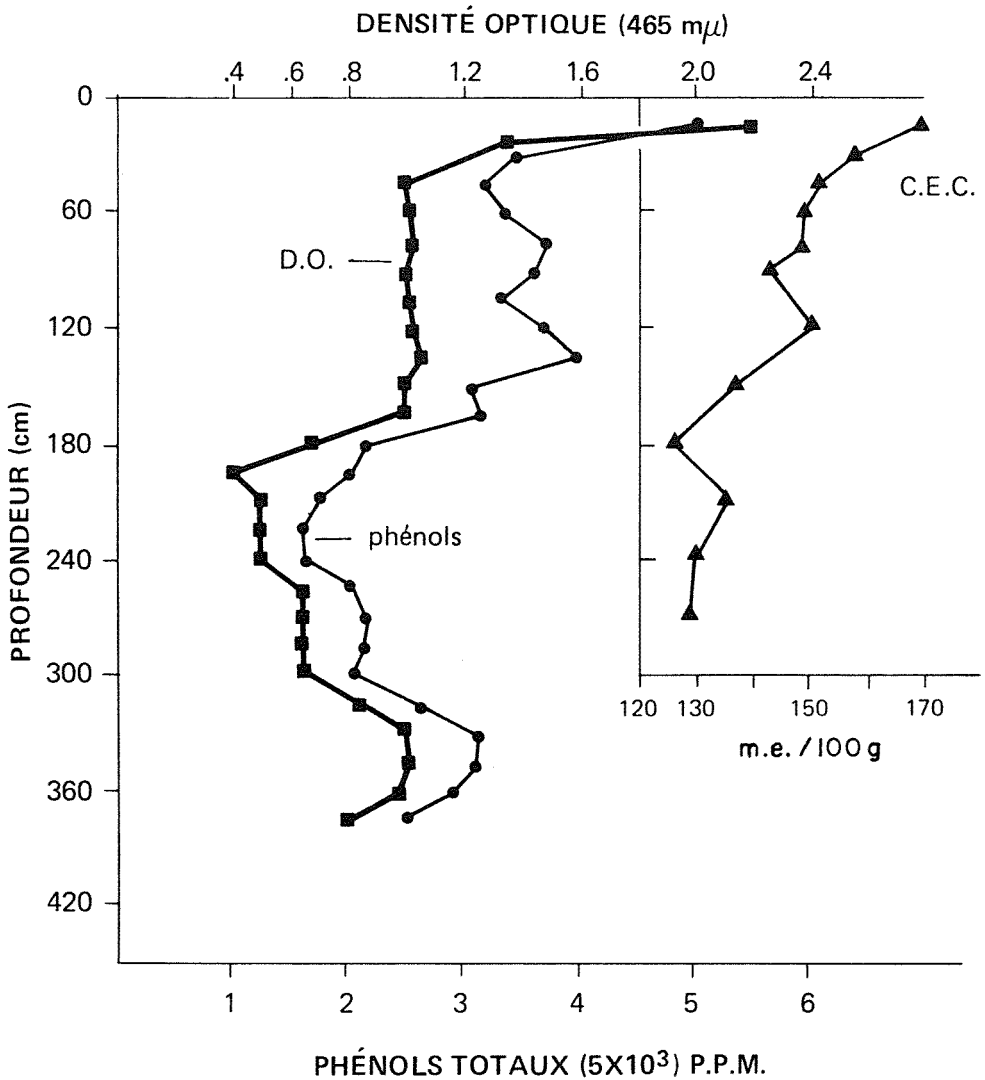


Figure 6. Variation avec la profondeur de l'indice-pyro (densité optique), des phénols totaux et de la capacité d'échange.

couches. Cependant, cette relation est plus normale dans les couches moyennes. On note donc une différence de comportement selon qu'il s'agit de couches de surface ou de couches de profondeur. Les teneurs plus élevées en cendres des couches de surface seraient responsables de la dispersion difficile de la tourbe et, par la suite, des contenus en fibres apparemment plus grands.

RAPPORT Ca/Mg

Le rapport Ca/Mg d'une tourbe peut être utilisé pour donner une idée des conditions existantes lors de la formation d'une tourbière (Chapman, 1964): conditions ombrotrophiques (pauvres en bases) ou conditions minérotrophiques (riches en bases). Comme les rapports calculés à partir des quantités obtenues avec une extraction à l'acide

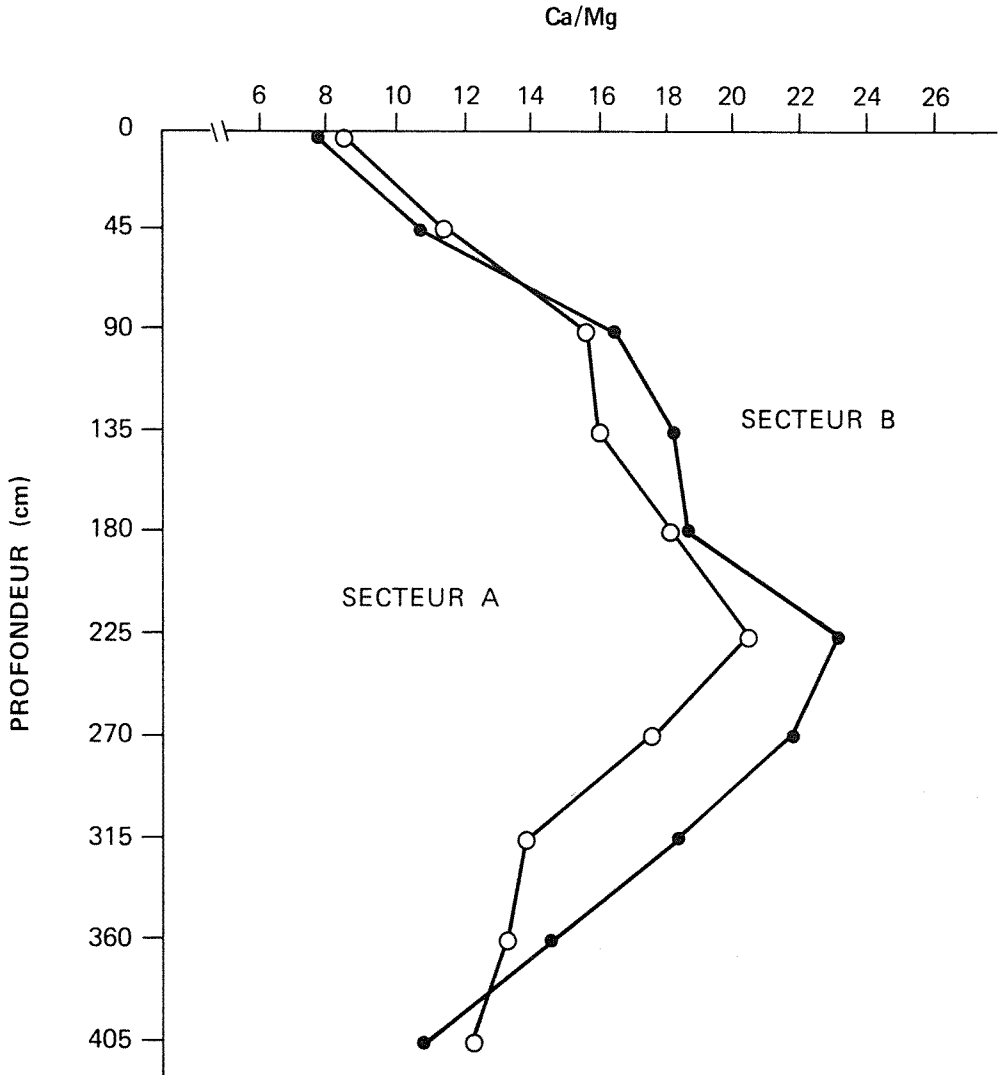


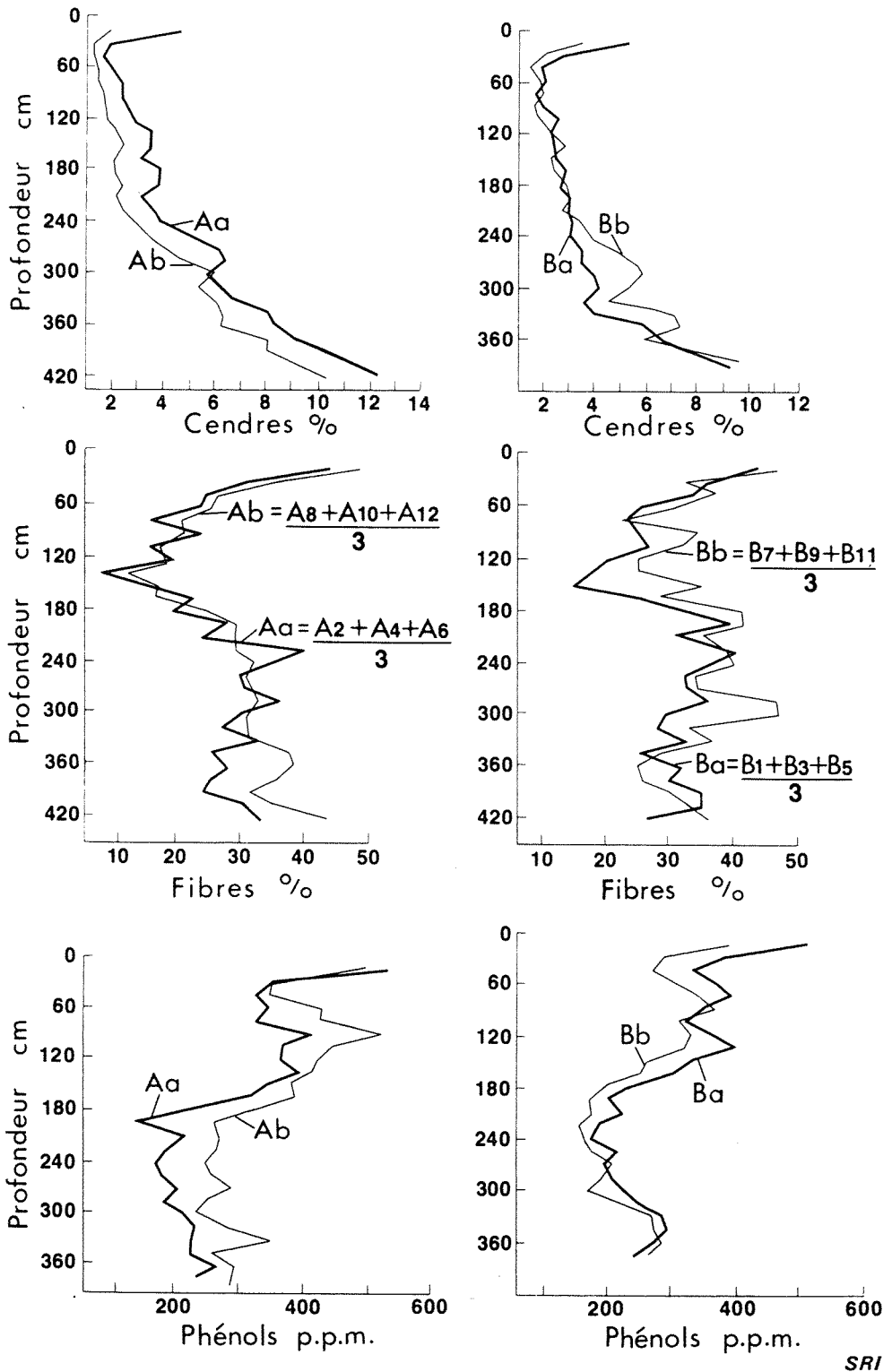
Figure 7. Variation avec la profondeur du rapport Ca/Mg (secteurs A et B).

acétique (Ca et Mg échangeables selon Chapman) coïncidaient avec les rapports calculés à partir des quantités totales et donnaient des valeurs du même ordre de grandeur, ce sont ces derniers qui apparaissent à la figure 7. C'est ainsi que les valeurs sont à leur plus bas niveau en surface, qu'elles atteignent leur maximum en un point légèrement plus bas que le centre du profil, et qu'elles décroissent progressivement avec la profondeur. Les rapports très élevés indiqueraient que le

développement de cette tourbière s'est effectué sous des conditions minéro-trophiques avancées. On note que les rapports Ca/Mg augmentent à partir du point A vers le point A₁, c'est-à-dire, vers la route et la limite du dépôt où la couche minérale est plus rapprochée de la surface.

CORRÉLATION, RÉGRESSION ET VARIATION

Pour les représentations graphiques de la figure 8, les données ont été groupées par moyenne de trois; ainsi



SRI

Figure 8. Aperçu comparatif de la variation des données s'appliquant aux cendres, fibres et phénols dans les secteurs A et B.

deux groupes de moyennes apparaissent dans le graphique pour chaque critère de caractérisation. Ce faisant, on peut juger s'il y a coïncidence ou s'il existe une relation plus ou moins étroite entre les deux courbes de distribution. À l'examen, on se rend compte qu'il y a une relation très étroite entre les deux courbes. On peut donc conclure que le même genre de renseignement peut être obtenu en utilisant l'un ou l'autre groupe de données, c'est-à-dire, le groupe Aa ou le groupe Ab (Ba ou Bb). Ce test simple nous indiquerait qu'il y a une assez bonne homogénéité dans la nature de la tourbe.

Si la méthode présentée à la figure 8 nous donne une idée de la variabilité dans un secteur donné de la tourbière, les analyses de corrélation, de régression et de variance nous permettent de mieux évaluer la qualité de nos données; elles nous permettent surtout de voir quelle relation peut exister entre des critères de caractérisation devant se compléter. Le grand nombre de données fournies par la présente étude favorise l'utilisation de ces mesures statistiques.

Les coefficients de corrélation simple (intégrant la profondeur et les sites, c'est-à-dire, ne tenant pas compte de la différenciation des couches dans les

TABLEAU III

Coefficients¹ de corrélation simple lorsque le site et la profondeur sont intégrés

	CEC	Indice-pyro	Cendres	Phénols
Fibres	0,284**	0,135	0,111	-0,151
Phénols	0,318**	0,808**	-0,190*	
Cendres	0,266**	-0,058		
Indice-pyro	0,526**			

¹ 144 paires; 5% = 0,162; 1% = 0,212.

profils, ni des différences pouvant être apportées par les sites) indiquent qu'il existe une très bonne corrélation entre la C.E.C. et les autres critères (tableau III). Par contre, la corrélation est faible pour les fibres. Quant à l'indice-pyro, la corrélation est bonne avec les phénols, ce qui va de soi, mais elle n'existe plus avec les fibres et les cendres. Donc, le constat qui apparaît à l'examen des coefficients de corrélation serait le manque de corrélation entre les fibres, l'indice-pyro et les cendres, trois critères de caractérisation importants parce qu'utilisés comme données de support dans la classification des sols organiques (Lynn *et al.*, 1972).

Quant aux coefficients de régression multiple (R^2) présentés au tableau IV, nous les rapportons pour les deux critères suivants: phénols et C.E.C. On peut constater que dans les deux cas, c'est la relation avec l'indice-pyro qui tire la plus grande variation; l'addition des autres critères n'améliore pas tellement la valeur de R^2 .

TABLEAU IV

Coefficients de régression multiple pour les phénols et la C.E.C.

Relation	R^2
Phénols vs Fibres	0,02
" Cendres	0,03
" Indice-pyro	0,65
" CEC	0,10
" Fibres + Cendres	0,05
" Fibres + Cendres + Ind.-Pyro	0,73
" Fibres + Cendres + Ind.-Pyro + CEC	0,74
CEC vs Fibres	0,08
" Phénols	0,10
" Cendres	0,09
" Indice-pyro	0,27
" Fibres + Phénols	0,21
" Fibres + Phénols + Cendres	0,30
" Fibres + Phénols + Cendres + Ind.-Pyro	0,40

Discussion

La distribution des éléments dans le profil de la tourbière de Farnham offre, en général, peu de différence avec ce qui est rapporté dans la littérature (Sillanpaa, 1972; Chapman, 1964; Gorham, 1949); cependant, cet énoncé s'applique davantage aux éléments qui contribuent plus au contenu en cendres de la tourbe, notamment Ca, Mg, Fe, Si. Le schéma général de distribution montre des teneurs assez élevées en surface; celles-ci diminuent progressivement pour atteindre un point minimum dans une zone qui coïnciderait avec la diminution de l'activité des racines. À partir de ce point, il y a augmentation progressive avec la profondeur, ce qui marque le début d'un rapport plus ou moins direct avec la couche minérale sous-jacente.

Certains auteurs, Gorham (1949) entre autres, établissent un rapprochement entre la composition botanique de la tourbe et les variations dans la distribution des éléments. Cependant, nous n'avons pas trouvé que la distribution était influencée d'une façon significative par des changements dans la composition botanique de la tourbe. On serait plutôt de l'avis de Sillanpaa (1972) qui fait intervenir le concept pédologique face à ce phénomène. Ainsi, la concentration relativement plus élevée des éléments en surface serait le résultat de l'activité des plantes qui agissent comme pompe aspirante dans la remontée des éléments, provoquant ainsi un appauvrissement des couches inférieures; la fluctuation de la nappe phréatique serait un facteur également. De plus, avec l'accumulation de la végétation et l'épaisseur de la couche fossilisée, il y a éloignement progressif de la source d'éléments minéraux.

Le potassium et le phosphore, deux éléments bien différents, présentent pourtant un profil de distribution très

semblable mais; ils sont aussi très différents des autres en ce que leurs concentrations demeurent basses même à proximité de la couche minérale.

Comment expliquer la particularité de ce comportement? On peut mentionner que pour le P, du moins, un élément très peu mobile dans le sol, le transport de cet élément demeure presque exclusivement lié à l'activité des racines des plantes.

Le profil de distribution d'un certain nombre d'éléments (Ca, Fe, K) et les cendres de la tourbière de Farnham présentent des caractères communs avec ceux rapportés par Chapman (1964); cependant, nos rapports Ca/Mg sont beaucoup plus élevés, se situant entre 8 et 25 (en comparaison avec 0,5 et 3,0).

Comment expliquer cette grande différence? Les milieux évidemment ne sont pas les mêmes. Dans la tourbe de Farnham, il y a un apport de bois important. On a montré que les tourbes provenant de mélèzins à thuya ou de cèdrières contenaient des quantités plus grandes de matières minérales (Ca surtout) que celles provenant d'autres types de tourbières (Gauthier et Grandtner, 1975). Les rapports Ca/Mg calculés à partir des données de ces derniers auteurs, et pour les types de tourbes ci-haut mentionnées, se situaient entre 14 et 21. Il faut noter que ces tourbières se développent en milieu minérotrophique et que des rapports supérieurs à 1,0 sont dans l'ordre des choses, quoique des rapports de 14 et 21 nous situent bien au-delà de ce seuil. Le moins qu'on puisse dire c'est que ce seuil de 1,0 ne tiendrait pas pour un grand nombre de tourbières de l'est du Canada. Quant à la tourbière de Farnham, il est évident que des conditions minérotrophiques ont toujours prévalu durant sa formation; les rapports Ca/Mg de même que les hautes

teneurs de ces éléments à eux seuls nous l'indiqueraient. On note cependant que les rapports Ca/Mg sont sensiblement plus bas dans les couches supérieures, indiquant que le développement de la tourbière se faisait en milieu de moins en moins minérotrophique.

Un des buts poursuivis dans cette étude était d'évaluer la nature et le degré de variation existant à l'intérieur du secteur de la tourbière devant servir à une expérience sur la dynamique du milieu. On a pu établir la stratigraphie de la tourbière, des profils de distribution des éléments de même qu'une vue d'ensemble des propriétés chimiques du milieu. L'allure des couches stratigraphiques a pu montrer que la présence de la voie ferrée à une des extrémités de même que certains travaux d'extraction et de drainage semblaient avoir perturbé le milieu dans ce secteur. À part ce changement apporté par l'homme, le milieu tourbeux semblait assez homogène pour permettre l'établissement à long terme de l'expérience projetée.

Cependant, en ce qui a trait aux études de corrélation entre les différents critères de caractérisation, les résultats sont moins positifs. Avant d'en discuter, il faudrait d'abord définir certains des critères et montrer de quelle façon ils peuvent être reliés entre eux. Les fibres (définies comme toute particule ayant un diamètre plus grand que 0,15 mm) donnent une mesure quantitative des éléments de la tourbe qui ont encore une certaine structure anatomique. Indirectement, cette mesure nous permet d'évaluer le degré de décomposition de la tourbe. L'indice-pyro se rapporte à la densité optique de l'extrait au pyrophosphate de Na, et mesure l'intensité de la couleur de l'extrait provenant des substances humiques, produits de la décomposition de la tourbe. Cet indice fournit un autre

moyen d'évaluer le degré de décomposition de la tourbe. Les phénols sont déterminés à partir de l'extrait au pyrophosphate, et ils reflètent les quantités de substances humiques contenues dans l'extrait. Ils peuvent être considérés comme un autre moyen d'évaluer le degré de décomposition de la tourbe, tout en étant plus spécifique que l'indice-pyro. Comme on peut le voir, ces critères, incluant les teneurs en cendres et la capacité d'échange cationique, ont tous une relation commune avec le degré de décomposition de la tourbe. Voilà pourquoi, sous des conditions normales, on s'attendrait à voir une corrélation bien marquée entre eux. À l'encontre de cette attente, les analyses statistiques nous ont indiqué qu'il existait peu de corrélation entre ces critères à l'exception de la capacité d'échange.

Le peu de corrélation entre les trois principaux critères de caractérisation (fibres, indice-pyro et cendres) indiquerait, par exemple que la proportion de fibre dans une tourbe influencerait très peu les quantités de substances humiques qu'on pourrait y trouver; cela semble assez peu plausible. Se pourrait-il que la méthode utilisée pour déterminer les fibres ne mesurerait pas vraiment ces matières? Peut-être bien que la limite arbitraire de 0,15 mm pour définir la plus petite particule fibreuse ne serait pas valable. Des études récentes nous ont montré qu'il y avait encore un grand nombre de structures identifiables dans la fraction entre 0,15 mm et 0,07 mm. Une explication nous semble offerte par la vérification de ce point, à savoir que la fraction 0,07-0,15 mm contient des quantités importantes de fibres dont on ne tient pas compte avec la présente méthode.

Il n'est évidemment pas surprenant de voir le peu de corrélation existant entre les fibres et les cendres; les pro-

files de distribution nous l'ont montré. La relation est faussée par l'apport minéral venant soit de la couche minérale sous-jacente soit des retombées atmosphériques ou du transport éolien. Une relation directe n'existerait que dans le cas bien précis où l'augmentation de la concentration en minéraux serait le résultat de la décomposition de la tourbe.

Remerciements

Les auteurs adressent des remerciements cordiaux à Messieurs H. Dinel et St-Georges Morin pour leur précieux support technique.

Références

- CHAPMAN, S. B., 1964. The ecology of Coom Rigg Moss, Northumberland. II. The chemistry of peat profiles and the development of the bog system. — *J. Ecol.*, 52: 315-321.
- DINEL, H. et M. LÉVESQUE, 1976. Une technique simple pour l'analyse granulométrique de la tourbe en milieu aqueux. — *Can. J. Soil Sci.*, 56: 119-120.
- GAUTHIER, R. et M. M. GRANDTNER, 1975. Étude phytosociologique des tourbières du Bas Saint-Laurent, Québec. — *Naturaliste can.*, 102: 109-153.
- GORHAM, E., 1949. Some chemical aspects of a peat profile. — *J. Ecol.*, 37: 24-27.
- JOWSEY, P. C., 1966. An improved peat sampler. — *New Phytol.*, 65: 245.
- LYNN, W. E., W. E. MCKINZIE and R. B. GROSSMAN, 1972. Field laboratory tests for characterization of histosols. p. 11-20. *In*: A. R. Aandahl (ed.) *Histosols: their characteristics, classification, and use.* — *Soil Sci. Soc. Am.*, Madison, Wisconsin.
- MURPHY, J. and J. P. RILEY, 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. — *Anal. Chim. Acta*, 27: 31-36.
- RISI, J. C. E. D. BRUNETTE, SPENCER and H. GIRARD, 1953. A chemical study of the peats of Québec. — P. R. No 282, Dep. Mines, Québec.
- SILLANPAA, M., 1972. Distribution of trace elements in peat profiles. — *Proc. 4th int. Peat Congr. (Helsinki)*, 5: 185-191.
- SINGLETON, V. L. and J. A. ROSSI Jr., 1965. Colorimetry of total phenolics with phosphomolybdic — phosphotungstic acid reagents. — *Am. J. Enol. Vitic.*, 16: 144-158.
- THORPE, V. A., 1973. Collaborative study of the cation exchange capacity of peat materials. — *J. Ass. off. agric. Chem.*, 56: 154-157.

EFFETS DE LA CHAUX ET DE DIVERS ENGRAIS ET AMENDEMENTS MAGNÉSIENS SUR QUELQUES PLANTES AGRICOLES¹

M. TABI

*Ministère de l'agriculture du Québec, Service des sols,
2700 rue Einstein, Sainte-Foy, Québec.*

C. R. DE KIMPE, J. ZIZKA et L.-M. BORDELEAU

*Ministère de l'agriculture du Canada, Station de recherche,
2560 chemin Gomin, Sainte-Foy, Québec.*

Résumé

Divers engrais et amendements magnésiens ont été appliqués à un sol acide et pauvre en magnésium. Le sol a aussi reçu de la chaux et une application de NPK avant la mise en culture (avoine et luzerne) mais seulement le traitement au NPK pour la culture de la pomme de terre. L'évolution du pH a été suivie dans des pots témoins et à diverses périodes de la croissance des plantes. Dans le cas de l'avoine et de la luzerne, la chaux a été le facteur de contrôle du pH, alors que pour la pomme de terre, des applications massives de poudre d'amiantite ont aussi induit une augmentation du pH. Les résultats des analyses de variance ont indiqué que, même à dose élevée, le magnésium n'avait aucun effet significatif.

Abstract

Various fertilizers containing magnesium or magnesium products were applied to an acid soil, low in magnesium. Liming and NPK fertilization were also applied for oats and alfalfa cultivation, but NPK treatment only for potato cultivation. Reference pots with the same treatments but without plants were also maintained. pH evolution was studied in the reference pots and at different stages of the plant growth. For oat and alfalfa, lime was the factor controlling pH whereas, with potatoes, large amounts of chrysotile contributed to a pH increase. Variance analysis indicated that even large amounts of magnesium had no significant effect on plant growth and yield.

Introduction

Le magnésium exerce divers rôles dans la nutrition des végétaux mais, dans le domaine de la fertilité des sols, il est considéré comme un élément secondaire parce que les besoins des plantes en magnésium sont généralement plus faibles qu'en azote, en phosphore ou en potassium.

Pendant longtemps, dans le contexte canadien, un apport systématique de magnésium dans la fumure ne semblait justifié que dans les régions où les sols étaient considérés déficitaires en cet élément, tels les sols acides, sableux et tourbeux (Hubert et Ouellette, 1967). Mais au cours des deux dernières décennies, la recherche continue pour des rendements plus élevés et les change-

¹ Contribution n° 228, MAQ et n° 114, MAC.

ments de structure des exploitations ont accéléré le prélèvement du magnésium des sols. Des carences magnésiennes pourraient se manifester dans plusieurs régions du Québec (MACQ, 1963; Bitton et Ouellette, 1968).

Nous ne disposons cependant que de peu de renseignements relatifs à la fertilisation magnésienne. Hubert et Ouellette (1967) ont réalisé une étude comparative sur l'efficacité des diverses formes d'engrais magnésiens et ils ont observé que les engrais les plus solubles sont les plus efficaces. Chancrin et Guérillot (1967) rapportent que d'après Demolon (1956) il est inutile d'apporter le magnésium sous forme soluble et qu'il pourrait même être dangereux d'en accroître la concentration dans certains milieux. C'est pourquoi ils insistent sur la nécessité de faire des essais constitués de parcelles témoins, de parcelles recevant des amendements calco-magnésiens et de parcelles recevant une quantité de chaux équivalente à celle contenue dans les amendements calco-magnésiens pour vérifier si les effets bénéfiques des amendements calco-magnésiens ne sont pas dus à la chaux seulement. Ceci est d'autant plus justifié que, par suite des interactions Ca/Mg et K/Mg, les effets de la fumure magnésienne peuvent être imprévisibles (Baeyens, 1967). Cette note pessimiste est cependant contredite par les résultats de Stenuit et Piot (1957), qui ont obtenu des augmentations significatives

dans le rendement de l'avoine par l'application de magnésium.

Depuis quelques années, une forme peu soluble de magnésium, la poudre d'amianté, est utilisée en champs d'essais par de nombreux chercheurs (Chitenden *et al.*, 1964, Glebowski, 1967, Hogg et Karlovsky, 1968, Vymétal *et al.*, 1969). Les résultats paraissent indiquer que les résidus dérivés de la serpentine peuvent avantageusement remplacer les amendements et engrais magnésiens lorsqu'ils sont utilisés en doses massives et à l'état pulvérulent.

Compte tenu des divergences de vue des auteurs cités, il a paru utile d'entreprendre cette étude en vue de déterminer la meilleure forme et la dose optimale d'engrais magnésien à utiliser pour quelques cultures. Le Québec est en effet producteur d'amianté et la disponibilité en résidus miniers est considérable. Il nous paraissait dès lors souhaitable de contribuer aux essais visant à l'utilisation de ces sous-produits comme amendements magnésiens pour l'agriculture. Le prix d'achat (tableau I) des résidus miniers, pour une application équivalente en magnésium, serait d'ailleurs inférieur à celui de plusieurs produits commerciaux (Tabi, 1973). Il est certain que l'utilisation de résidus miniers impliquerait des coûts plus élevés pour le transport et l'épandage puisque des quantités plus élevées sont nécessaires. Le coût global d'utilisation

TABLEAU I

Caractéristiques chimiques, quantités requises et coût d'utilisation des engrais et amendements magnésiens (repris de Tabi, 1973).

Nom du produit	Teneur en Mg échangeable (%)	Taux d'application kg/ha	Quantité requise kg/ha	Prix \$/t	Prix d'achat \$/ha
Sel d'Epsom	9,5	25	263	240	63
Sul-po-mag	7,7	25	325	110	36
Baker-Mag	3,0	25	833	55	46
Poudre d'amianté	0,6	25	4165	2	8

resterait cependant moindre que pour les autres formes de magnésium.

Matériel et méthodes

Les expériences ont été faites en serre avec l'avoine (*Avena sativa* L.) cultivar Dorval, la luzerne (*Medicago sativa* L.) cultivar Vernal, et la pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.) cultivar Kennebec. Les plantes ont été cultivées dans des pots de grès contenant 4 kg du sol podzolique de la série Leeds. Nous avons utilisé la couche 0-40 cm impliquant les horizons Ae, Bhf et Bf en mélange. La texture du sol était limoneuse, la teneur en matière organique était de 4% et le pH mesuré dans l'eau (sol : eau = 1:2) était de 4,7. La teneur très faible de ce sol en Mg, 24 ppm, est typique de nombreux sols de la région.

Au moment du semis de l'avoine (semée à raison de 12 graines par pot, et éclaircie pour ne garder que 7 plantules par pot une semaine après la levée des graines) nous avons apporté une fertilisation de base équivalant à 1000 kg/ha d'engrais 5-20-20, répétée ensuite pour la culture de la luzerne. Cette expérience a été réalisée selon un plan factoriel du type 3^2 correspondant à trois doses de chaux (0, 4,5 et 6,7 t/ha) et à trois doses de MgO (0, 50 et 100 kg/ha) appliqué sous forme de sel d'Epsom, ou à trois doses de MgO (0, 100 et 200 kg/ha) appliqué sous forme de Baker-Mag, Sul-po-mag ou de poudre d'amiante. Ces traitements ne furent appliqués qu'une fois pour les deux cultures.

Nous avons également suivi l'évolution du pH dans 27 pots témoins ayant reçu les mêmes traitements que les pots en culture mais en absence de plantes. Cette mesure de pH a été faite pendant sept semaines durant lesquelles les pots ont été régulièrement arrosés pour les maintenir à un taux d'humidité représentant 25% du poids du sol séché à l'air.

Le sel d'Epsom contient 9,5% de Mg. Les engrais Baker-Mag et Sul-po-mag sont des produits commerciaux contenant respectivement 18 et 11% de Mg et, pour le Baker-Mag en particulier, la source de magnésium est la serpentine. La poudre d'amiante contenant 22% de Mg, correspondait à la finesse de mouture de la chaux moulue¹. Cent pour cent passait au travers du tamis de 1,91 mm et 30 pour cent au travers du tamis de 0,28 mm. Le sel d'Epsom est une forme soluble de magnésium et par conséquent, la totalité du Mg qu'il contient sera disponible pour les plantes. Il n'en va pas de même pour les engrais et les amendements. Des mesures de solubilisation dans l'acétate d'ammonium N à pH 7 ont été effectuées en agitant 5 g de solide dans 250 ml de solution pendant 12 heures. Après filtration on a mesuré la quantité de Mg dans la solution.

La pomme de terre a été cultivée selon un plan 4×3 correspondant à quatre doses de MgO (0, 100, 200 et 400 kg/ha) et à trois formes d'engrais magnésiens (sel d'Epsom, Baker-Mag et poudre d'amiante). Les pommes de terre furent mises à germer dans la vermiculite et transplantées dans le sol lorsque les germes atteignaient 5 cm. Pour chacun des essais, les traitements étaient répétés trois fois. Afin de contrôler l'influence des amendements sur l'évolution du pH du sol, les valeurs de pH furent enregistrées au début et à la fin de la culture des pommes de terre.

Résultats et discussion

DISPONIBILITÉ DU MAGNÉSIUM DANS LES DIVERS ENGRAIS

Les quantités de Mg solubilisées dans l'acétate d'ammonium correspondaient,

¹ La poudre d'amiante nous a été fournie gracieusement par la compagnie Lake Asbestos.

pour le Sul-po-mag, à 7,7% de l'engrais ou 70% du Mg total, pour le Baker-Mag, à 3% de l'engrais ou 16,7% du Mg total et pour la poudre d'amiante, à 0,64% de l'amendement, soit 2,9% du Mg total.

Ces valeurs de solubilité signifient que pour corriger rapidement un même déficit en Mg, il sera nécessaire d'appliquer des doses massives de poudre d'amiante pour des quantités moindres d'un engrais plus soluble. Des apports plus faibles mais échelonnés sur des pé-

riodes plus longues auraient cependant le même résultat: en effet, l'analyse de profils de sols dans la région de Thetford Mines et Black Lake (De Kimpe, Tabi et Zizka, 1973) a montré un accroissement important du Mg échangeable dans certains horizons contaminés par l'apport de poussière d'amiante. Le rapport $\frac{Ca_{2+}}{Mg_{2+}}$ atteint des valeurs proches de l'unité alors que, généralement, il est plutôt de l'ordre de 10 à 20 dans beaucoup de sols.

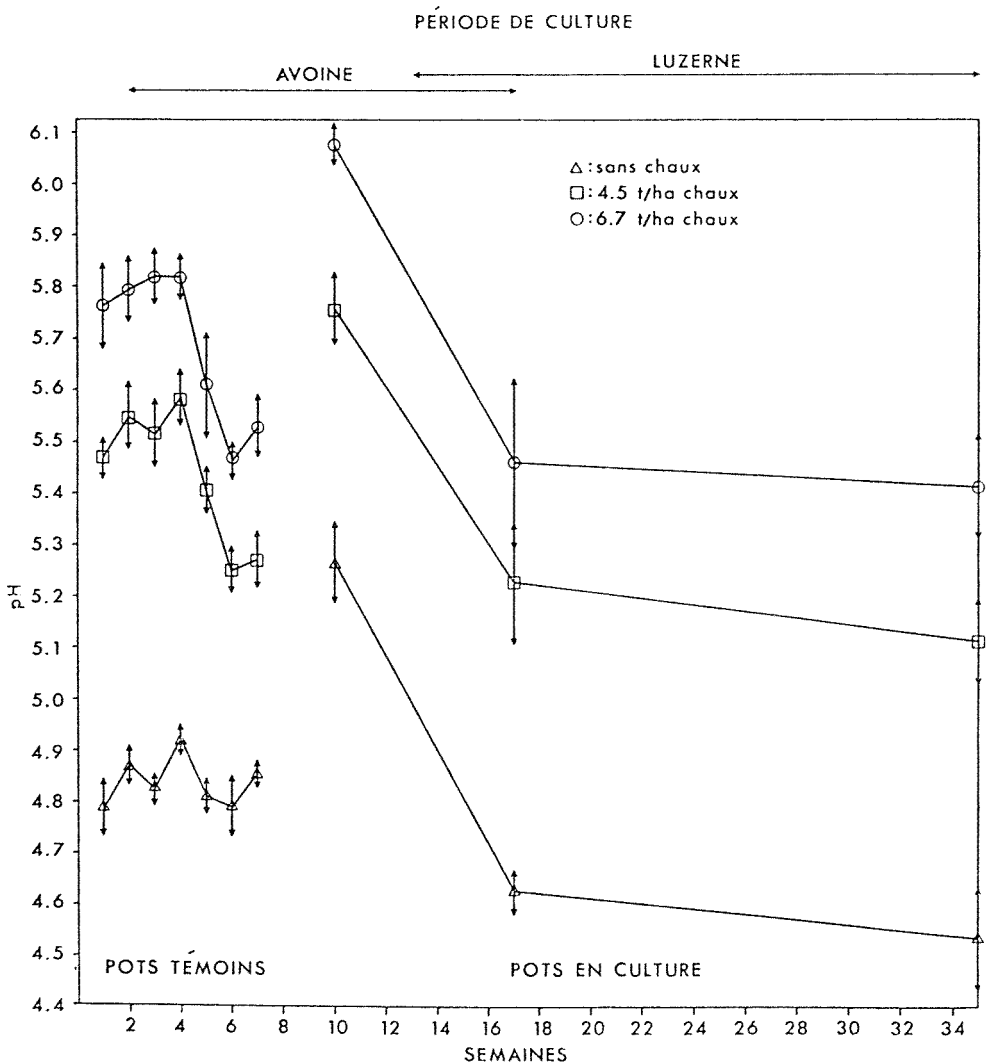


Figure 1. Évolution du pH en fonction du niveau d'application de chaux dans les pots-témoins et pendant la culture de l'avoine et de la luzerne.

ÉVOLUTION DU pH EN PRÉSENCE D'ENGRAIS ET D'AMENDEMENTS

Les valeurs mesurées dans les pots témoins sont regroupées dans la partie gauche de la figure 1.

Comme les différences entre les diverses formes d'engrais ne sont pas significatives, nous avons représenté l'évolution du pH par la valeur moyenne et sa déviation standard pour chaque niveau d'application de chaux. En absence de chaux, le pH est maintenu aux environs de 4,8 alors qu'après l'addition de quantités équivalentes à 4,5 et 6,7 t/ha de chaux, il y a une augmentation rapide de pH jusqu'à des valeurs atteignant 5,6 et 5,8. Cependant, l'effet de la chaux ne s'est pas maintenu au-delà de 4 semaines puisque après ce temps, le pH a décru jusqu'à 5,25 et 5,5, soit 0,3 unité de pH plus bas qu'après l'addition de chaux.

ÉVOLUTION DU pH EN PRÉSENCE DES PLANTES

Les mesures de pH effectuées dans les pots contenant les plantes n'ont également montré que peu de variations pour les diverses formes d'engrais magnésiens, et les valeurs ont donc été rapportées sur la base de la quantité de chaux appliquée. Elles apparaissent dans la partie droite de la figure 1.

Durant les premières semaines de croissance de l'avoine, et quel qu'ait été le traitement appliqué au sol, le pH du sol a atteint des valeurs plus élevées (de l'ordre de 0,5 unité) que dans les pots-témoins sans plante. Quelques facteurs sont susceptibles d'expliquer cette observation : a) Le développement du système racinaire de l'avoine a favorisé une meilleure aération du sol. Dès lors, l'activité microbienne a augmenté et a contribué à minéraliser et solubiliser des éléments fertilisants et donc à relever indirectement le pH. b) La tolérance de l'avoine pour les sols acides n'exclut cependant pas son be-

soin pour des éléments mineurs qu'elle ne peut obtenir qu'en adaptant sa rhizosphère à des conditions adéquates pour sa croissance. c) Le système racinaire des plantes a favorisé la solubilisation des éléments fertilisants et indirectement donc l'augmentation du pH.

Cependant, au moment de la récolte de l'avoine, le pH du sol en culture était retombé à la même valeur que dans les sols témoins sauf dans les pots qui n'avaient reçu aucune application de chaux et où le pH était légèrement inférieur à celui des pots témoins. Pendant la culture de la luzerne, il n'y a pas eu de différence significative dans l'évolution de l'acidité du sol.

Pour la culture de la pomme de terre, il n'y a eu aucune addition de chaux. Dès lors, toute variation de pH est imputable à un effet des engrais ou des amendements. Les valeurs finales apparaissent à la figure 2. Deux des formes magnésiennes ont provoqué une légère augmentation du pH par rapport à la valeur initiale qui était environ 4,8. En effet, avec le $MgSO_4$, la valeur maximale obtenue était 4,95 et elle atteignait 5,03 avec le Baker-Mag. Par contre, la solubilisation lente sans doute, mais régulière, de la poudre d'amiante a causé une augmentation du pH jusqu'à 5,28, soit une différence de près d'une demi-unité de pH par rapport à la valeur initiale. Ces résultats indiquent que l'application de doses plus élevées de poudre d'amiante que celles appliquées dans le cas de l'avoine et de la luzerne, peut contribuer à relever le pH du sol. L'effet d'un apport de poudres pendant de longues périodes et tendant à relever le pH avait été observé également en milieu naturel pour quelques profils contaminés (De Kimpe, Tabi et Zizka, 1973, Bordeleau et al., 1977).

ÉTUDE DES RENDEMENTS

Le plan de l'expérience et plus particulièrement les taux d'application des

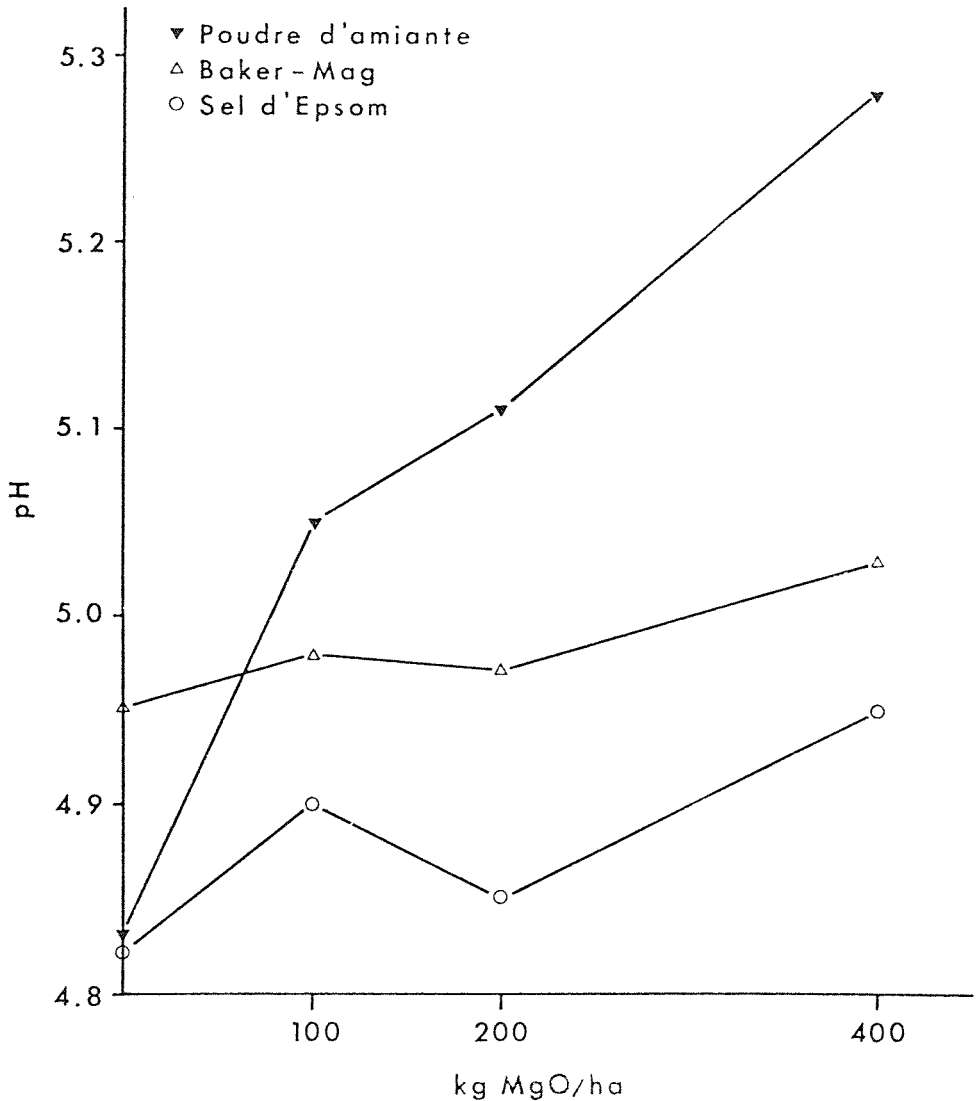


Figure 2. Valeurs finales du pH après la culture de la pomme de terre, en fonction de la dose de MgO appliquée.

diverses formes magnésiennes visaient à observer l'effet de doses de magnésium supérieures à celles généralement recommandées (Gros, 1969) pour faire ressortir son effet sur les cultures. Même les doses les plus élevées (400 kg/ha MgO dans le cas de la pomme de terre) n'ont pas été suffisantes pour faire apparaître des signes d'intoxication par le magnésium. L'analyse des ré-

sultats indique d'autre part que le magnésium n'a pas eu non plus d'effet significatif sur les rendements. Ceci est surprenant car selon Sluijsmans (1959, 1961) l'addition de magnésium a un effet positif sur la croissance des pommes de terre et principalement dans les sols qui contiennent moins de 5 mg/100 g de sol de Mg ou, encore, moins de 50 ppm de Mg.

TABLEAU II-A

Effet de la chaux et du sulfate de magnésium sur le rendement de l'avoine et de la luzerne cultivées en pot sur le loam Leeds.

Traitement		Avoine		Luzerne		
		Paille	Grain	1ère coupe	2e coupe	3e coupe
Chaux t/ha	MgO kg/ha	Grammes par pot *				
0	0	13,1	14,8	3,6	2,9	2,2
4,5	0	16,3	15,9	4,4	4,5	2,8
6,7	0	16,0	15,3	4,2	3,0	2,5
0	50	12,7	14,8	3,2	3,1	2,1
4,5	50	16,5	16,1	4,3	3,5	2,3
6,7	50	15,7	15,3	3,7	2,9	2,8
0	100	14,8	13,7	4,0	3,0	2,1
4,5	100	16,0	14,9	4,2	3,0	2,2
6,7	100	16,0	15,6	4,2	3,6	3,5

* Moyenne de trois répétitions

TABLEAU II-B

Traitement des résultats par l'analyse de variance.

Source de variation	Degrés de liberté	Carré moyen				
		Avoine		Luzerne		
		Paille	Grain	1ère coupe	2e coupe	3e coupe
Ca	2	12,00**	3,61*	1,29**	1,07	1,38
Mg	2	1,95	1,27	0,41	0,34	0,08
Ca × Mg	4	2,08	0,66	0,20	0,87	0,62
Erreur	18	0,67	0,70	0,15	0,54	1,10

* Significatif au niveau de 5%

** Significatif au niveau de 1%

Par contre, les analyses de variance montrent que l'action du calcium a été bénéfique sur les plantes lorsqu'il a été ajouté avec le sel d'Epsom, le Sul-po-mag ou la poudre d'amiante et dans une moindre mesure avec le Baker-Mag. Étant donné la similitude des résultats, il a paru suffisant d'illustrer le cas de l'avoine et de la luzerne par deux formes

seulement (tableaux II et III) et de rapporter les résultats pour la pomme de terre (tableau IV).

Au niveau de l'interaction Ca × Mg, l'analyse de variance n'a indiqué d'effet significatif pour aucune des quatre formes d'engrais et/ou d'amendements utilisés.

TABLEAU III-A

Effet de la chaux et des résidus de serpentine sur le rendement de l'avoine et de la luzerne cultivées en pot sur le loam Leeds.

Traitement		Avoine		Luzerne		
		Paille	Grain	1ère coupe	2e coupe	3e coupe
Chaux t/ha	MgO kg/ha	Grammes par pot*				
0	0	14,8	15,2	3,0	2,7	2,2
4,5	100	16,3	15,7	4,0	3,8	2,9
6,7	200	15,6	14,7	3,5	2,7	2,3
0	0	14,0	14,5	3,1	2,7	1,6
4,5	100	15,6	15,6	4,1	3,1	2,7
6,7	200	15,8	15,7	3,7	3,7	4,2
0	0	15,0	15,1	3,5	2,9	2,1
4,5	100	15,6	15,5	3,9	3,1	2,0
6,7	200	15,5	15,5	4,4	4,1	4,1

* Moyenne de 3 répétitions

TABLEAU III-B

Traitement des résultats par l'analyse de variance.

Source de variation	Degrés de liberté	Carré moyen				
		Avoine		Luzerne		
		Paille	Grain	1ère coupe	2e coupe	3e coupe
Ca	2	5,50**	1,61*	1,69**	1,19	5,48*
Mg	2	0,40	0,14	0,42	0,21	0,23
Ca × Mg	4	0,76	0,94	0,25	0,92	1,98
Erreur	18	1,01	0,48	0,22	0,59	1,10

* Significatif au niveau de 5%

** Significatif au niveau de 1%

Nous pouvons dès lors nous demander si les doses de Mg appliquées ont été suffisamment élevées pour déclencher les effets désirés. Il ressort de ce travail et pour les espèces cultivées dans le cadre de l'expérience, que des doses de 30 kg/ha de Mg, couramment recommandées par divers auteurs (Demolon, 1956, Chittenden *et al.*, 1964,

Chancrin et Guérillot, 1967, Gros, 1969) sont insuffisantes et devraient atteindre des valeurs de l'ordre de celles recommandées par Sluijsmans (1959) et Hubert et Ouellette (1967). Pour ces auteurs, il faut considérer des doses allant de 40 à 85 kg/ha de Mg, selon la texture du sol. Dans ce cas cependant, l'équilibre cationique pourrait être déplacé à

TABLEAU IV-A

Effet de la dose et de la forme des engrais magnésiens sur le rendement de la pomme de terre cultivée en pot.
(Moyenne de trois répétitions)

MgO kg/ha	Formes d'engrais		
	Sel d'Epsom	Baker-Mag	Poudre d'amiante
	Grammes par pot		
0	167,95	151,96	164,07
100	215,52	181,41	166,49
200	158,56	146,38	168,32
400	164,50	140,07	208,81

TABLEAU IV-B

Traitement des résultats par l'analyse de variance

Source de variation	Degrés de liberté	Carré moyen
Formes d'engrais	2	1688,29
Doses MgO	3	1891,07
Interaction		
Formes × Doses	6	1477,76
Erreur	24	844,97

la suite d'une application massive de magnésium et devenir une source de problèmes (Demolon, 1956, Baeyens, 1967).

En ce qui concerne l'effet des diverses formes d'engrais magnésiens, les interactions non significatives observées pour la pomme de terre semblent indiquer que tous les produits utilisés agissent de la même manière. Ceci nous permet de constater que contrairement aux résultats obtenus par certains auteurs (Glebowski, 1967, Hogg et Karlovsky, 1968, Vymétal et al., 1969), la poudre d'amiante se comporterait comme le sel d'Epsom, le Sul-po-mag et le Baker-Mag vis-à-vis des plantes. L'action des amendements est partiellement contrôlée par la microflore et un apport

considérable de magnésium a une influence sur la distribution des bactéries oxydantes dans le sol (Bordeleau et al., 1977). Toutefois, lors d'applications massives de la poudre d'amiante, il faudra tenir compte des études soulignant l'effet toxique possible du chrome et du nickel que renferme ce produit (Burns et Smith, 1965).

Conclusions

Les conclusions suivantes découlent de cette étude: 1) Les diverses formes de Mg et les doses appliquées n'ont pas eu d'effets significatifs sur les rendements ni sur l'évolution du pH du sol dans le cas de l'avoine et de la luzerne. 2) Les variations dans le rendement de l'avoine et de la luzerne cultivées sur un sol acide sont attribuables à l'addition de chaux. 3) Dans le cas de la pomme de terre, l'augmentation du pH reliée à une forte application de poudre d'amiante indique que des doses élevées pourraient remplacer à long terme l'addition de chaux tout en apportant le magnésium indispensable. Dans ce cas, il faudrait tenir compte de la toxicité possible du nickel et du chrome contenus dans la poussière et qui sont susceptibles de s'accumuler dans le sol.

Références

- BAEYENS, J., 1967. Nutrition des plantes de culture. — E. Nauwelaerts, Louvain, 678 p.
- BITTON, G. et G. J. OUELLETTE, 1968. Contenu en magnésium total et échangeable des sols du Québec. — Sci. Sol, 1968 (1): 11-17.
- BORDELEAU, L. M., R. LALANDE, C. R. DE KIMPE, J. ZIZKA et M. TABI, 1977. Effets des poussières d'amiante sur la microflore tellurique. — Pl. Soil, 46: 619-627.
- BURNS, A. F. and A. M. SMITH, 1965. Pulverized serpentine as a source of available magnesium. — Agric. Chem., 20 (9): 23-24.
- CHANCRIN, E. et J. GUÉRILLOT, 1967. Chimie Agricole. Encycl. connais. agric., 16^e éd. — Hachette, Paris, 346 p.

- CHITTENDEN, E. T., J. WATSON and L. HODGSON, 1964. Magnesium uptake by pastures and apple leaves from top-dressings of ground serpentine and dunite. — *N. Z. Jl agric. Res.*, 7: 28-31.
- DE KIMPE, C. R., M. TABI and J. ZIZKA, 1973. Influence of basic material on soil genesis in the Thetford-Black Lake area, province of Quebec. — *Can. J. Soil Sci.*, 53: 27-35.
- DEMOLON, A., 1956. Principes d'agronomie. Tome 2, Croissance des végétaux cultivés. — Dunod, Paris, 576 p.
- GLEBOWSKI, H., 1967. Value of serpentine as magnesium fertilizers. — *Roczniki glebozn.*, 18 (1): 95-113.
- GROS, A., 1969. Engrais. Guide pratique de la fertilisation. — La Maison rustique, Paris, 430 p.
- HOGG, D. E. and Y. KARLOVSKY, 1968. The relative effectiveness of various magnesium fertilizers on a magnesium-deficient pasture. — *N. Z. Jl agric. Res.*, 11: 171-183.
- HUBERT, G. et G. J. OUELLETTE, 1967. Comportement de divers engrais magnésiens dans le sol. — *Naturaliste can.*, 94: 727-733.
- MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE ET DE LA COLONISATION DU QUÉBEC, 1963. Rapport du Comité d'étude de l'influence des sols sur la santé animale, 128 p.
- SLUIJSMANS, C. M. J., 1959. Relationship between magnesium levels in soils, deficiency symptoms and yield increase in Dutch soils. — *Landw. Forsch: Sonderh.*, 13: 17-23.
- SLUIJSMANS, C. M. J., 1961. Design and results of the magnesium study. — *Landbouvoorlichting*, 18: 55-59.
- STENUIT, D. et R. PIOT, 1957. La magnésie, élément essentiel de l'alimentation des plantes. I. — *Revue Agric.*, 10(7/8): 895-914.
- TABI, M., 1973. Étude sur la rentabilité de l'utilisation de la poudre d'amianté comme amendement magnésien. — *Minist. Agric. Québec*, 11 p.
- VYMÉTAL, V., K. RIMOVSKY and S. HAMANS, 1969. The possibility of the use of ground serpentine as a magnesium fertilizer. — *Rostlinna Vyroba (Praha)*, 15(10): 993-1000.

CROISSANCE RACINAIRE DE CULTIVARS DE SORGHO GRAIN, *SORGHUM BICOLOR* (L.) MOENCH.

Pierre-Michel SAINT-CLAIR

Département de phytologie, Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation, Université Laval,
Sainte-Foy, Québec G1K 7P4

Résumé

On étudie en serre pendant une période de 56 jours la production racinaire et le rapport poids sec des parties aériennes/poids sec des parties racinaires (PA/PR) de cinq cultivars de sorgho grain, *Sorghum bicolor* (L.) Moench. Le matériel végétal se compose de deux cultivars sénégalais CE-90 et 69-4 et de trois d'origine américaine C-42Y, RS610 et NK300. La production racinaire des premiers est en général moins importante que celle des derniers. Par contre on observe chez ceux-là un lien plus étroit entre la croissance des parties aériennes et celle des parties racinaires. Cette tendance paraît liée à l'adaptation au milieu semi-aride ou sec. La distribution des racines dans le sol se caractérise par une grande concentration de ces organes dans les premiers 25 cm. On enregistre dans cette zone environ 84% (en moyenne) du poids sec des racines des cultivars.

Abstract

Root growth and the shoot/root ratio S/R (dry weight basis) of five grain sorghum cultivars: CE-90, 69-4, C-42Y, RS610 and NK300 were studied during a 56-day period. The first two are native to Senegal and the others to USA. The Senegalese cultivars produced lower root weight than the American ones. They showed, however, better balance between shoot and root growth. This trend seems to be associated with adaptation to semiarid or dry environment. About 84% of the root weight of all the cultivars were registered from the first 25-cm soil layer.

Introduction

La profondeur et l'intensité de l'enracinement du sorgho grain ont suscité l'intérêt de quelques auteurs. Van den Abeele et Vandenput (1956) soulignent que cette plante est pourvue de racines plus profondes que celles du maïs, ce qui lui permet d'être plus résistante à la sécheresse. Charreau et Nicou (1971) rapportent des cas d'enracinement du sorgho entre 90 et 130 cm de profondeur, dans les conditions de Bambey (Sénégal). La masse racinaire se trouve concentrée à 90% dans la couche (de sol) superficielle de 30 cm et à 45 — 56% dans les premiers 10 cm. Mayaki et al. (1976) ne remarquent aucune in-

fluence particulière du régime hydrique sur la distribution de cette masse dans le sol. Dans les premiers 30 cm, ils enregistrent 79% du poids racinaire du sorgho non irrigué contre 86% sous irrigation.

Malgré la pertinence de pareilles observations, il y a lieu de faire remarquer qu'elles ont une portée limitée. Sullivan (1972) mentionne judicieusement qu'un développement racinaire important peut compromettre la survie d'une plante exposée à une sécheresse sévère et prolongée. Une telle plante épuiserait trop vite les réserves d'eau du sol. Dans la présente étude qui est effectuée avec cinq cultivars de sorgho grain, on met

l'accent non seulement sur la production et la distribution des racines mais aussi sur l'évolution du rapport poids sec des parties aériennes/poids sec des parties racinaires (PA/PS). Celle-ci permettra de comparer certains aspects de la croissance des cultivars et de discuter à partir des résultats de leur réputation en milieu semi-aride ou sec.

Matériel et méthodes

La croissance du sorgho grain eut lieu en serre suivant un dispositif expérimental «split plot» (ou en tiroir) de deux blocs complets subdivisés chacun en quatre parcelles, celles-ci correspondant à des dates de récolte. Le matériel végétal se composa de deux cultivars sénégalais CE-90 et 69-4 et trois cultivars américains NK300, C-42Y et RS610. On l'a soumis à un régime de températures de 33°C le jour et de 23°C la nuit, une humidité relative de 70%, une photopériode de 12 heures et une intensité lumineuse de 21 528 1m/m² au niveau des plantes. Cette intensité, assurée par des lampes Gro-Lux, servit d'appoint à la radiation solaire qui pénétra dans la serre.

Le semis s'effectua dans 40 boîtes en bois de 60 cm de haut 20 cm de long et de large, à 5 cm de leur extrémité supérieure. Des baguettes placées transversalement divisèrent ces récipients en quatre parties égales. On utilisa comme substratum un sol sableux qui a été fertilisé avec un engrais de formule de 20-20-20 au taux de 0,15g/100g de sol. L'arrosage se faisait au besoin. Des récoltes s'effectuaient 14, 28, 42 et 56 jours après le semis. À chacune de ces périodes, on coupa quatre plantes par cultivars (deux par boîte). On procéda aussi à l'extraction et au lavage des racines logées dans les différentes couches de sol. Les poids sec des parties aériennes et racinaires s'obtinrent 24 heures après avoir laissé sécher le

matériel végétal dans une étuve portée à 100°C. Ils permirent de calculer les valeurs des rapports PA/PR. Les pesées racinaires servirent de plus à suivre la distribution des racines dans les couches de sol. Elles se traduisirent alors en pourcentages du total. Pour l'analyse statistique, on convertit ces pourcentages en angle ($\text{Arcsin } \sqrt{\%}$).

Résultats

Les graphiques de figure 1 indiquent d'une façon générale une supériorité de la production racinaire des cultivars américains NK300, C-42Y et RS610 sur celle des cultivars sénégalais CE-90 et 69-4. Au 56^e jour, toutefois, la croissance racinaire de C-42Y est comparable à celle de ces derniers. Des différences existent cependant entre les cultivars américains, principalement entre NK300, RS610 d'une part et C-42Y de l'autre.

L'analyse statistique des observations enregistrées au 42^e jour fournit les détails suivants: la production racinaire

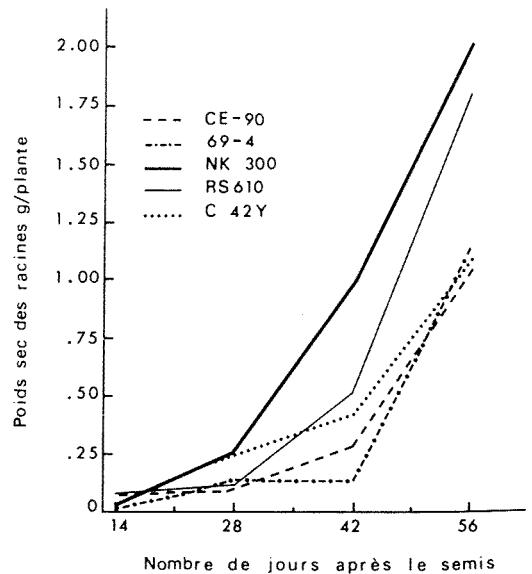


Figure 1. Croissance racinaire en fonction de l'âge des plantes.

de NK300 est significativement différente de celle de CE-90 ($P < 5\%$) et de 69-4 ($P < 1\%$). Entre les cultivars américains, NK300 est significativement différent de C-42Y ($P < 5\%$). Les autres comparaisons n'ont abouti à aucune différence significative.

Pour le 56^e jour NK300 maintient sa supériorité sur les cultivars africains ($P < 1\%$). La production racinaire de RS610 est aussi supérieure à celle de CE-90 ($P < 1\%$) et de 69-4 ($P < 5\%$). Elle est significativement différente de celle de C-42Y ($P < 1\%$). Ce dernier est comparable statistiquement à CE-90 et 69-4.

Les données de figure 2 tendent à montrer que les parties aériennes de CE-90 n'ont commencé à croître activement qu'après le « bon départ » des parties racinaires. En effet, ce n'est qu'à la dernière récolte que celles-ci ont un poids inférieur à celui des parties aériennes. 69-4 et C-42Y semblent plus efficaces que NK300 pour régler la croissance des parties aériennes sur celle des parties racinaires. Chez RS610 il n'y a apparemment aucun rapport entre ces deux aspects de la croissance.

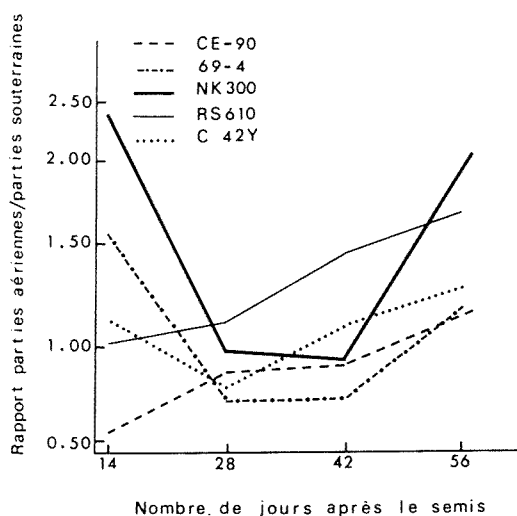


Figure 2. Variations dans le rapport poids sec parties aériennes/poids sec parties souterraines avec l'âge des plantes.

L'information présentée au tableau I porte sur la distribution des racines dans le sol. On peut remarquer que la pénétration racinaire au-delà de la première couche de sol (0 – 10cm) est nulle au 14^e jour après le semis.

Avec l'âge, les plantes jettent des racines dans les autres couches de sol et plus intensément dans la deuxième (10 – 25cm). Au 56^e jour, la grande majorité des racines se trouve concentrées sur une profondeur de 25cm, soit dans les deux premières couches. En effet on obtient de cette zone 75 – 95% du poids des racines de tous les cultivars (83,6% en moyenne). Dans les premiers 10 cm l'intervalle est de 51 à 75% (avec une moyenne de 60,4%).

L'interprétation statistique des résultats fait apparaître des différences significatives entre les valeurs obtenues pour différentes couches de sol ($P < 1\%$). Le contraire se produit pour les différentes récoltes. En allant dans les détails, on enregistre des différences entre 69-4 et CE-90 au 42^e jour ($P < 5\%$). Il n'y a pas d'effet de bloc, ce qui prouve que les conditions expérimentales sont homogènes. L'existence d'une interaction âge X cultivar ($P < 1\%$) provient sans doute du fait qu'avec l'âge les plantes tendent à s'enraciner plus profondément, mais à des degrés divers suivant les cultivars.

Discussion

Les résultats de l'expérience sont en accord avec l'information issue des communications personnelles ou de la littérature. Dans les conditions de champ, au Sénégal, NK300 se caractérise par un développement racinaire particulièrement vigoureux en comparaison avec CE-90. Cependant, sa capacité de survivre à la sécheresse, quoique intéressante, est inférieure à celle de ce dernier (Denis, 1977). Cette remarque

TABLEAU I

Distribution des racines des cinq cultivars de sorgho dans le sol. Les données représentent les pourcentages moyens des poids secs totaux des cultivars pour l'âge indiqué

Cultivars	Âge des plantes (jours)															
	14				28				42				56			
	Couches de sol (cm)				Couches de sol (cm)				Couches de sol (cm)				Couches de sol (cm)			
	0-10	10-25	25-40	40-55	0-10	10-25	25-40	40-55	0-10	10-25	25-40	40-55	0-10	10-25	25-40	40-55
CE-90	100	0	0	0	88	12	0	0	59	32	9	0	63	23	8	6
69-4	100	0	0	0	84	15	1	0	90	10	0	0	75	20	3	2
NK300	100	0	0	0	78	18	4	0	71	27	1	1	58	17	16	9
C-42Y	100	0	0	0	74	22	4	0	67	23	9	1	51	30	15	4
RS610	100	0	0	0	76	16	6	2	73	19	6	2	55	26	14	5
Moyenne	100	0	0	0	80	16,6	3	0,4	72	22,2	5	0,8	60,4	23,2	11,2	5,2

donne du poids à l'opinion de Sullivan (1972) mentionnée plus haut.

Les graphiques de la figure 2 laissent voir des différences dans les modes de croissance des cultivars qu'on vient de désigner. On pourrait dire autant de C-42Y et de RS610. Selon Sullivan (1972) le premier est plus capable de résister aux conditions adverses d'humidité que l'autre. On peut supposer qu'un meilleur rapport entre la croissance des parties aériennes et celle des parties racinaires contribue à augmenter les chances d'adaptation au milieu de CE-90 et de C-42Y en comparaison avec NK300 et RS610 respectivement. Pellerents (dans Charreau et Nicou, 1971) associe le rapport PA/PR à l'adaptation du riz aux conditions ambiantes.

En examinant les valeurs présentées au tableau I, on constate qu'elles sont en accord avec celles de Charreau et Nicou (1971).

Conclusion

Les données fournies par l'expérience ne permettent pas de faire des généralisations trop poussées pour certaines raisons telles que le nombre relativement faible des cultivars et des répétitions et l'absence de variation dans le milieu de croissance. Elles ont toutefois un caractère suggestif puisqu'elles s'accordent d'une façon générale avec l'information trouvée ailleurs. À partir du

présent travail, il sera toujours possible d'explorer plus profondément différents aspects de la croissance racinaire du sorgho et de recueillir des résultats plus substantiels.

Remerciements

L'auteur juge utile de souligner que ce travail fait partie d'un programme de recherches sur le sorgho, financé par le Centre de recherches et de développement international d'Ottawa. Il tient à remercier M. Henri-Paul Therrien, professeur du Département de phytologie de la faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation des suggestions constructives qu'il lui a faites lors de la rédaction du manuscrit.

Références

- CHARREAU, C. et R. NICOU, 1971. L'amélioration du profil cultural dans les sols sableux et sablo-argileux de la zone tropicale sèche ouest-africaine et ses incidences agronomiques. — Bull. agron., n° 23. Institut de recherches agronomiques tropicales et des cultures vivrières (IRAT): 52-53.
- DENIS, J. C., 1977. Communication personnelle. Bambey, Sénégal.
- MAYAKI, W. C., L. R. STONE and I. D. TEARE, 1976. Irrigated and non-irrigated soybean, corn and grain sorghum root systems. — Agron. J., 68: 532-534.
- SULLIVAN, C. Y., 1972. Drought and heat resistance of sorghum and corn. — 25th Corn & Sorghum Res. Conf., Lincoln, Neb.: 51-66.
- VAN DEN ABEELE, M. et R. VANDENPUT, 1956. Les principales cultures du Congo Belge. Royaume de Belgique, Ministère des colonies, Bruxelles: 173-178.

ANALYSE DE LA FLORE VASCULAIRE DE POSTE-DE-LA-BALEINE, NOUVEAU-QUÉBEC

Philippe FOREST et Albert LEGAULT

*Département de biologie, Faculté des sciences,
Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec.*

Résumé

Cette étude met à jour l'inventaire floristique de la région de Poste-de-la-Baleine où 131 taxons s'ajoutent à ceux récoltés par les collectionneurs précédents. Le spectre biologique du territoire est établi ainsi que les affinités géographiques de sa flore vasculaire. L'analyse compare aussi les formes biologiques et la distribution géographique des taxons pour chacun des habitats. Elle démontre ainsi que, pour un secteur donné, ce sont les habitats couvrant le plus de superficie qui confèrent à la flore un caractère plus ou moins nordique.

Abstract

This study brings up to date the floristic inventory of the area of Poste-de-la-Baleine in which 131 taxa are added to those already reported for the region. The biological spectrum of the region is drawn as well as the geographical affinities of its vascular flora. The analysis also compares the life forms and the geographical distribution of the taxa for each habitat. Thus it shows, for any zone, that the habitats with the largest surface areas give to the flora a more or less nordic characteristic.

Introduction

Poste-de-la-Baleine (Great Whale River) est situé au sud-est de la baie d'Hudson circa 55°17'N, 77°46'0 (figure 1). Le Centre d'études nordiques de l'Université Laval y a effectué des études multidisciplinaires de 1967 à 1971. Le territoire choisi (Hamelin et Cailleux, 1968) couvre une superficie de 100 km² et de forme plus ou moins triangulaire dont la base longe la côte sur une longueur d'environ 13 km et dont le sommet pénètre jusqu'à 15 km à l'intérieur des terres.

La latitude de Poste-de-la-Baleine et le voisinage marin sont responsables du climat régional. La température moyenne annuelle (Wilson, 1968), sous abri, oscille autour de -4,3°C pour la période de 1931 à 1960. Il n'y aurait

que 80 jours sans gel (où la température minimale quotidienne de l'air ne descend pas au-dessous de 0°C). Le gel est permanent du 25 octobre au 10 mai, et la saison estivale dure environ 50 jours, soit le nombre de jours pendant lesquels la température moyenne quotidienne est supérieure à 10°C.

Les vents y sont puissants, la moyenne annuelle est de 5,6 m/s à 10 m au-dessus du sol. Les vents dominants proviennent de la baie d'Hudson. La précipitation est fortement influencée par cette exposition maritime. Elle est de 680 mm par année dont près de 40% sous forme de neige.

Près de 60% du territoire laisse paraître les affleurements du socle précambrien (gneiss et granite gris). La physiologie du terrain est celle de basses

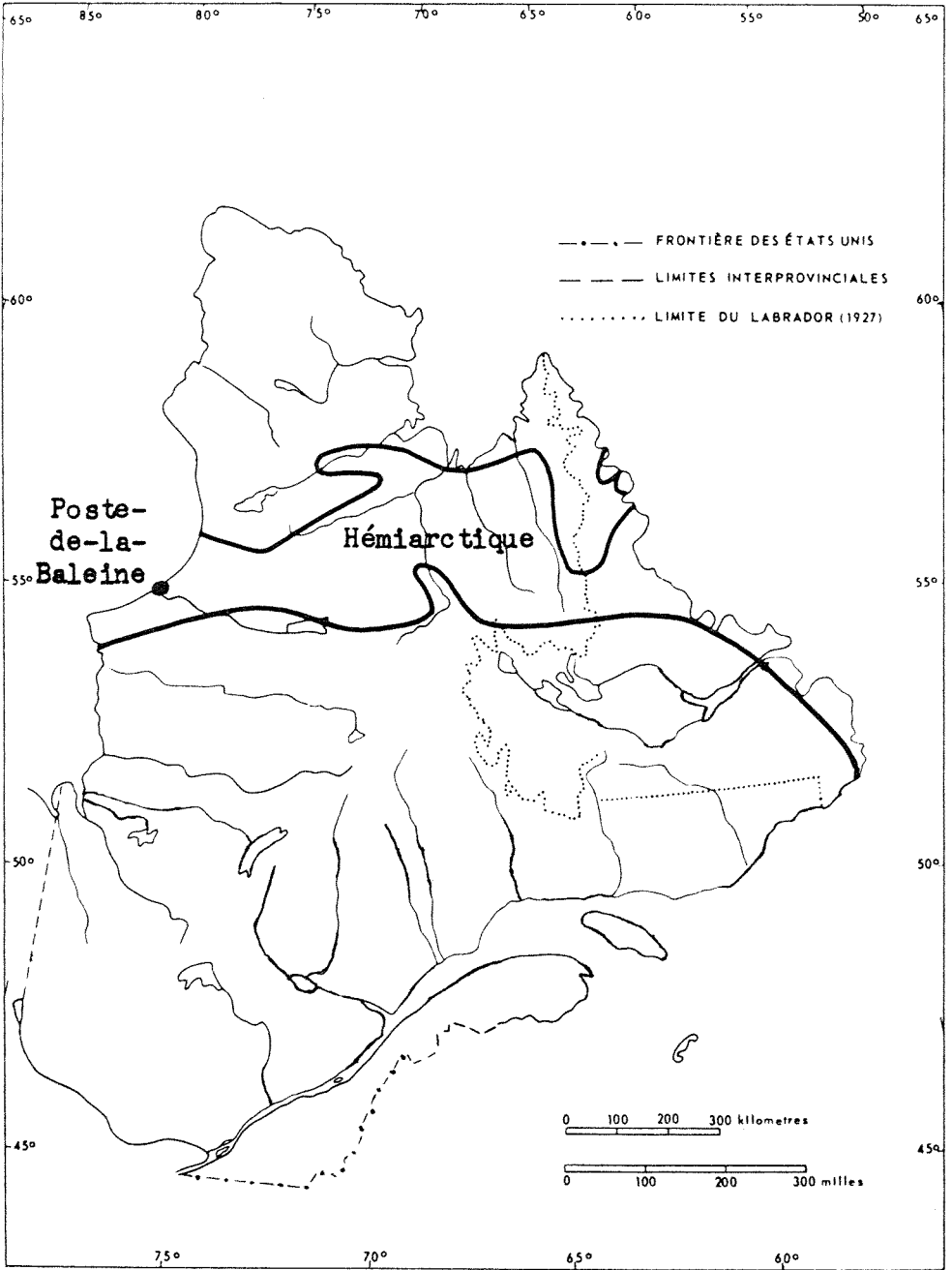


Figure 1. Situation géographique de Poste-de-la-Baleine dans l'Hémisarctique au Québec (d'après les limites établies par Rousseau, 1974).

collines (la plus haute s'élève à 280 m) séparées par des vallées étroites et partiellement comblées par des dépôts limono-argileux abandonnés par les eaux de la mer de Tyrrell, qui a succédé à la glaciation il y a environ 7 000 ans (Hamelin et Cailleux, 1969). Ces dépôts sédimentaires représentent environ 15% de la région. Le reste du territoire, surtout près de la mer et le long de la Grande Rivière de la Baleine, est constitué d'une épaisse couche de sable ou de fin gravier.

Les sols y sont peu évolués (Payette, 1973). Des lithosols et des régosols dominant sur les affleurements rocheux. Les sables présentent une plus grande variation de drainage d'où des régosols, des brunisols, des fibrisols, des gleysols et des podzols. Les vallées argileuses sont caractérisées par un mauvais drainage où se développent des régosols gleyifiés tourbeux, des gleysols et des organosols.

La végétation se développe surtout dans les vallées (saulaies, aulnaies, pessières, tourbières, marécages,...) ou sur les dépôts sablonneux (prairie maritime à *Elymus arenarius*, bétulaies, pessières, marécages). La région a reçu la visite de nombreux explorateurs, naturalistes, botanistes,... qui ont contribué, depuis plus d'un siècle, à faire connaître la flore en rapportant des spécimens pour les herbiers. Les collections les plus importantes ont été faites par A. Dutilly, E. Lepage, M. Duman et H. O'Neill (de 1939 à 1959), par W. K. W. Baldwin, I. Hustich, J. Kucyniak et R. Tuomikoski (en 1947) et à D. B. O. Savile (en 1949).

Deux analyses floristiques couvrent le territoire, l'une, par P. F. Maycock (1968), compare la flore des îles Manitounuk avec celle de Poste-de-la-Baleine (d'après les récoltes de Baldwin et al. de 1947: soit 285 taxons) pour conclure à l'existence de trois zones

floristiques différentes (à affinités arctique, subarctique ou boréale) dans la région, et l'autre, par J. Rousseau (1968), tente de donner une image de la végétation de toute la péninsule du Québec-Labrador, au nord du 55^e parallèle, à partir des données disponibles en 1950 (soit 376 taxons pour la région de Poste-de-la-Baleine).

Depuis ces deux publications, le nombre de taxons pour la région de Poste-de-la-Baleine s'élève à 488 grâce aux herborisations de deux équipes (en botanique: P. Forest, S. Brisson et A. Legault; en pédologie: S. Payette et B. Gauthier) qui ont œuvré dans le cadre des études du Centre d'études nordiques en 1969 et 1970. Une nouvelle analyse floristique s'impose donc.

Matériel et méthode

Cette analyse est basée en grande partie sur les récoltes effectuées en 1969 et 1970 (443 taxons) auxquelles ont été ajoutées 45 taxons précédemment récoltés par d'autres collectionneurs (mais non en 1969 et 1970) après un relevé des plantes nordiques conservées dans les principaux herbiers du Québec et de l'Ontario. Les collectionneurs, pour ces récoltes, sont identifiés dans la liste, devant le taxon, grâce aux symboles suivants:

- A: E. C. Abbe et L. Abbe. 1939. Herbarium national à Ottawa (CAN) et Herbarium Marie-Victorin de l'Institut botanique de l'Université de Montréal (MT)
- B: W. K. W. Baldwin, I. Hustich, J. Kucyniak et R. K. Tuomikoski. 1947. (CAN)
- D: A. Dutilly et E. Lepage. 1944 et 1945. (CAN), Herbarium du Ministère de l'agriculture du Canada (DAO) et Herbarium Louis-Marie de l'Université Laval (QFA).
- DO: A. Dutilly, H. O'Neill et M. Duman. 1939. (CAN, DAO, QFA)
- G: G. Gardner. 1939. (QFA)
- L: A. P. Low. 1899. (CAN)
- M: A. Macdonald. entre 1860 et 1879. (CAN)
- P: A. E. Porsild. 1959. (CAN)
- S: D. B. O. Savile. (1949. (DAO)
- Sp: W. Spreadborough. 1896. (CAN)

Le symbole # précédant un taxon indique un taxon nouveau récolté par P. Forest *et al.* 1969 et 1970, Herbar Rolland-Germain de l'Université de Sherbrooke (SFS) ou par S. Payette *et al.* 1969, (QFA).

Après le nom scientifique du taxon, dans la liste, apparaissent des informations sur la forme biologique, la distribution géographique, l'habitat et l'abondance relative.

FORMES BIOLOGIQUES

Selon Raunkier, telles que définies par Scoggan (1950).

- Ph: phanérophyste: bourgeons aériens au moins à 25 cm du sol.
 Ch: chaméphyte: bourgeons aériens à moins de 25 cm au-dessus du sol.
 Hm: hémicryptophyte: bourgeons au niveau du sol.
 Gp: géophyte: bourgeons enfouis dans le sol.
 Tr: thérophyte: plantes annuelles hibernant sous forme de graines.
 Hl: héliophyte: bourgeons enfouis dans l'eau, les feuilles et les pousses florales au-dessus de l'eau.
 Hd: hydrophyte: toute la plante submergée.

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Adaptation des subdivisions de Scoggan (1957).

- A: arctique: croissant au nord de la limite des arbres, s'étendant dans l'Archipel arctique canadien.
 AS: arctique-subarctique: s'étendant au nord de la forêt coniférienne mais non dans l'Archipel arctique canadien (sauf au sud du Groenland et de l'île Baffin).
 S: subarctique: croissant dans l'aire de la forêt coniférienne et ne s'étendant pas au-delà de la limite des arbres.
 ST: subarctique-tempéré: croissant aussi bien dans l'aire de la forêt coniférienne que dans celle de la forêt décidue,

mais ne s'étendant pas au-delà de la forêt coniférienne.

- T: tempéré: croissant dans l'aire de la forêt décidue ou mixte mais ne s'étendant pas dans la forêt coniférienne.
 c: circumpolaire: présence dans l'hémisphère nord.
 aa: amphi-atlantique: présence des deux côtés de l'océan Atlantique, mais absence sur les versants de l'océan Pacifique.
 a: américain: présence sur le continent américain seulement, à partir des Maritimes jusqu'en Alaska.
 ea: est-américain: présence sur le continent américain seulement, mais à l'est du 100° de longitude ouest.
 End: endémique pour la région de la baie d'Hudson.
 Eu: introduit d'Europe.
 Eura: introduit d'Eurasie.
 OA: introduit de l'ouest américain.

La distribution géographique des taxons a été établie à partir des ouvrages des auteurs suivants: Hultén (1964, 1971), Fernald (1950), Scoggan (1957) et Porsild (1964).

HABITATS

- Br: bord de rivière, de ruisseau, de lac, platières et grèves exondées durant la plus grande partie de l'année et zone riparienne influencée par la présence aquatique.
 Fa: falaise ou pente accentuée sur roc.
 Fl: forêt à lichens: forêt sèche ordinairement ouverte (pessière).
 Fm: forêt à mousses: forêt humide généralement plus fermée (pessière ou mélèzin).
 Ha: près des habitations: végétation différente de celle du milieu environnant naturel.
 Li: littoral: surface comprise entre le niveau des plus basses mers et la limite de l'influence des embruns; à l'exclusion des autres habitats.
 Ma: marais d'eau douce: surfaces minérales mouilleuses en quasi permanence et incluant les pièces d'eau libre (absence de sphaigne).

- Rh: dépression humide sur roc ou surface rocheuse bien alimentée en eau. peu commun: le taxon est très dispersé ou peu fréquent dans son habitat.
- Ro: surface rocheuse plus ou moins dénudée et s'asséchant rapidement entre les pluies. rare: le taxon n'existe qu'en peu d'exemplaires sur le territoire ou groupé en peu de colonies.
- Th: terrain humide: surface humide soumise à l'influence d'une nappe phréatique d'eau douce élevée, à l'exclusion des marais, des dépressions humides sur roc, des tourbières, des forêts à mousses. Cet habitat est couvert de saulaies ou d'aulnaies. Voici deux exemples illustrant le fonctionnement de la classification :
- To: tourbière: surface formée de végétaux en voie de décomposition et recouverte d'un tapis de sphaignes, à l'exception des dépressions humides sur roc et des forêts à mousses. *Festuca rubra* L. Hm, ASc, Li-Br, commun
- Ce taxon a été récolté en 1969, 1970; il s'agit d'un hémicryptophyte, de distribution arctique-subarctique circumpolaire, dont les habitats caractéristiques sont le littoral et les bords des cours d'eau, enfin il est rencontré fréquemment dans son habitat.

ABONDANCE RELATIVE

- très commun: le taxon est très répandu sur tout le territoire ou dans plusieurs habitats.
- commun: le taxon est rencontré fréquemment dans son habitat.

B *Salix herbacea* L. Ch, Ac, Ro ?, rare

Ce taxon a été récolté par Baldwin *et al.* en 1947; il s'agit d'un chaméphyte, de distribution arctique circumpolaire, dont l'habitat caractéristique est probablement l'affleurement rocheux, et il serait rare.

Liste des taxons

LYCOPODIACÉES

- Lycopodium alpinum* L. Ch, ASc, Fl, peu commun
- Lycopodium annotinum* L. Ch, ASc, Th-Fl, commun
- # *Lycopodium annotinum* L. var. *acrifolium* Fern. Ch, STc, Th-Fl, commun
- # *Lycopodium annotinum* L. var. *alpestre* Hartm. Ch, ASc, Fl, rare
- Lycopodium annotinum* L. var. *pungens* (LaPylaie) Desv. Ch, ASc, Th-Fl, commun
- Lycopodium clavatum* L. var. *monostachyon* Grev. & Hook. Ch, STea, Ro, peu commun
- Lycopodium complanatum* L. Ch, ASc, Fl, commun
- Lycopodium obscurum* L. Ch, Sa, Fl, peu commun
- B *Lycopodium sabinaefolium* Willd. Ch, STea, Fl, rare
- Lycopodium Selago* L. Ch, Ac, Ro, peu commun
- # *Lycopodium Selago* L. var. *apressum* Desv. Ch, ASc, Ro, rare
- # *Lycopodium Selago* L. var. *patens* (Beauv.) Desv. Ch, Sc, Ro, peu commun

SÉLAGINELLACÉES

- Selaginella Selaginoides* (L.) Link Ch, ASc, Rh-Ma-To, très commun

ISOÉTACÉES

- Isoetes muricata* Dur. Hd, Sa, Ma, rare

ÉQUISÉTACÉES

- Equisetum arvense* L. Gp, Ac, Th-Fm, très commun
- # *Equisetum arvense* L. var. *boreale* (Bong.) Ledeb. Gp, Sc, Br, rare
- # *Equisetum arvense* L. var. *boreale* (Bong.) Ledeb. f. *pseudo-alpestre* Vict. Gp, Sc, Br, rare

- # *Equisetum arvense* L. var. *boreale* (Bong.) Ledeb. f. *pseudo-varium* Vict. Gp, Sc, Br, rare
- Equisetum fluviatile* L. Hl, STc, Br, peu commun
- # *Equisetum fluviatile* L. f. *Linnaeanum* (Doll.) Br. Hl, Sa, Br-Ma, peu commun
- # *Equisetum palustre* L. Gp, Sc, Br-Ma-To, peu commun
- # *Equisetum palustre* L. f. *filiforme* Lacks. Gp, Sc, Br, rare
- # *Equisetum palustre* L. f. *fluitans* Vict. Gp, Sc, Ma-Br, rare
- # *Equisetum palustre* L. f. *simplex* Milde Gp, Sc, Br, rare
- # *Equisetum palustre* L. f. *verticillatum* Milde Gp, Sc, Br-Ma, rare
- Equisetum sylvaticum* L. Gp, Sc, Th-Fm, commun
- Equisetum variegatum* Schleich. Gp, Ac, Br, rare

OPHIOGLOSSACÉES

- Botrychium lanceolatum* (Gmel.) Angstr. Gp, Sc, Li-Br, rare
- Botrychium Lunaria* (L.) Sw. Gp, Sc, Li, peu commun
- # *Botrychium Lunaria* (L.) Sw. f. *tripartitum* (Moore) Weath. Gp, Sc, Fm, rare
- D *Botrychium matricariaefolium* A. Br. Gp, STc, Li, rare
- B-D-S *Botrychium multifidum* (Gmel.) Rupr. Gp, Sc, Li, rare

POLYPODIACÉES

- Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. Hm, Ac, Fa, peu commun
- Dryopteris assimilis* S. Walker (= *D. dilatata*, *D. spinulosa*) Gp, Sc, Th, peu commun
- Dryopteris disjuncta* (Ledeb.) Morton Gp, ASc, Th, rare
- S *Dryopteris fragrans* (L.) Schott. Hm, Ac, Fa, rare
- Dryopteris Phegopteris* (L.) C. Chr. Gp, ASc, Th, peu commun
- B *Woodsia glabella* R. Br. Hm, Ac, Fa, rare
- Woodsia ilvensis* (L.) R. Br. Hm, Ac, Fa, peu commun

PINACÉES

- Larix laricina* (DuRoi) Koch Ph, Sa, To-Ma, très commun
- Picea glauca* (Moench) Voss. Ph, Sa, Fl-Fm-Ro-Rh-Li-Th-To-Ma, très commun
- Picea mariana* (Mill.) BSP. Ph, Sa, Fl-Fm-Ro-Rh-Th-To-Ma, très commun

CUPRESSACÉES

- Juniperus communis* L. Ph, STc, Li-Ro, commun
- # *Juniperus communis* L. var. *depressa* Pursh Ch, Sa, Li-Ro, peu commun
- DO *Juniperus communis* L. var. *saxatilis* Pall. Ch, ASc, Li-Ro, peu commun

SPARGANIACÉES

- Sparganium angustifolium* Michx. Hl, Sc, Ma, rare
- # *Sparganium chlorocarpum* Rydb. var. *acaule* ? (Beeby) Fern. Hl, STea, Ma, rare
- Sparganium hyperboreum* Laestad. Hl, ASc, Ma, commun

POTAMOGETONACÉES

- Potamogeton alpinus* Balbis var. *tenuifolius* (Raf.) Ogden Hd, ASc, Ma, rare
- Potamogeton filiformis* Pers. var. *borealis* (Raf.) St. John Hd, ASc, Ma, rare
- A *Potamogeton Porsildiorum* Fern. Hd, Sc, Ma, rare
- Potamogeton Richardsonii* (A. Bennett) Rydb. Hd, Sa, Ma, rare

JONCAGINACÉES

- Triglochin maritima* L. Hm, Sc, To-Ma-Rh, commun
- Triglochin palustris* L. Hm, ASc, To, peu commun

POACÉES

- # *Agropyron repens* (L.) Beauv. f. *aristatum* (Schum.) Holmb. Gp, Eura, Ha, rare
Agropyron trachycaulum (Link) Malte var. *novae-angliae* (Scribn.) Fern. Hm, STa, Br-Th, commun
Agrostis borealis Hartm. Hm, ASc, Ma, commun
Agrostis geminata Trin. Hm, STa, Th, peu commun
Agrostis scabra Willd. Hm, STa, Th-Br-Ma-To-Fm-Rh, commun
Agrostis scabra Willd. f. *Tuckermanni* Fern. Hm, STa, Th-Br-Ma-To-Fm-Rh, commun
Alopecurus aequalis Sobol. Hm, Sc, Ma-Br, rare
Alopecurus aequalis Sobol. var. *natans* (Wahlenb.) Fern. Hl, Sc, Ma, rare
Bromus ciliatus L. Hm, Sa, Th, rare
Bromus inermis Leyss. Hm. Eura, Ha, rare
Bromus inermis Leyss. f. *aristatus* (Schur.) Fern. Hm, Eura, Ha, rare
Calamagrostis canadensis (Michx.) Nutt. Hm, STa, Th-Ma-Br, très commun
Calamagrostis canadensis (Michx.) Nutt. var. *robusta* Vasey Hm, ASc, Br, peu commun
Calamagrostis canadensis (Michx.) Nutt. var. *scabra* (Presl.) Hitchc. Hm, ASc, Li, peu commun
Calamagrostis inexpansa Gray var. *brevior* (Vasey) Stebbins Hm, ASa, Rh, rare
Calamagrostis lapponica (Wahlenb.) Hartm. var. *nearctica* Porsild Hm, ASa, Br, rare
Calamagrostis neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. & Scherb. Hm, Ac, Br, peu commun
Catabrosa aquatica (L.) Beauv. var. *laurentiana* Fern. Gp, Sea, Li, peu commun
Cinna latifolia (Trev.) Griseb. Hm, STc, Th, commun
Danthonia intermedia Vasey Hm, STa, Ma, rare
Deschampsia caespitosa (L.) Beauv. var. *glauca* (Hartm.) Lindm. f. Hm, ASc, Br, commun
Deschampsia caespitosa (L.) Beauv. var. *littoralis* (Reut.) Richter Hm, ASc, Br, peu commun
Deschampsia flexuosa (L.) Trin. Hm, STc, Fl-Fm, commun
Dupontia Fisheri R. Br. ssp. *psilosantha* (Rupr.) Hult. Hm, Ac, Li, rare
Elymus arenarius L. var. *mollis* (Trin.) Hult. (= *E. mollis*) Gp, Ac, Li, très commun
Festuca brachyphylla Schultes Hm, Ac, Li-Ro, commun
Festuca prolifera (Piper) Fern. var. *lasiolepis* Fern. Hm, Sea, Ma, rare
Festuca rubra L. Hm, ASc, Li-Br, commun
Festuca rubra L. f. *squarrosa* (Fries) Holmb. Hm, ASc, Li-Br, commun
Festuca rubra L. var. *arenaria* (Osbeck) Fries Hm, Ac, Ro, rare
Glyceria borealis (Nash) Botch. Hl, Sa, Br, rare
Glyceria Fernaldii (Hitchc.) St. John Hl, STea, Br, rare
Hierochloe alpina (Sw.) R. & S. Hm, Ac, Li, commun
Hierochloe odorata (L.) Beauv. (= *H. orthantha*) Hm, ASc, Li, peu commun
Oryzopsis canadensis (Poir.) Torr. Hm, Sea, Fl, rare
Phleum alpinum L. Hm, ASc, Br, peu commun
Poa alpigena (Fr.) Lindm. f. Hm, Ac, Li, commun
Poa alpina L. Hm, ASc, Li, peu commun
Poa arctica R. Br. Hm, Aa, Li, commun
Poa eminens C. B. Presl. (= *P. labradorica*) Gp, Sc, Li, peu commun
Poa glauca Vahl. Hm, Ac, Li, commun
Poa nemoralis L. Hm, ASc, Li, commun
Poa pratensis L. Gp, ASc, Li, commun
Puccinellia Langeana (Berl.) Th. Sor. Hm, ASc, Li, peu commun
P *Puccinellia lucida* Fern. & Weath. Hm, STea, Li, rare
Schizachne purpurascens (Torr.) Swallen Hm, Sa, Rh, commun
Trisetum spicatum (L.) Richter Hm, ASc, Li, commun
Trisetum spicatum (L.) Richter var. *molle* (Michx.) Beal. Hm, ASa, Li, peu commun
Trisetum spicatum (L.) Richter var. *pilosiglume* Fern. Hm, Sea, Li, commun

CYPÉRACÉES

- D *Carex acuta* L. (= *C. nigra*) Hm, STaa, To, rare
S *Carex aena* Fern. Hm, Sa, Li, rare
Carex angustior Mack. Hm, STa, Ma-To-Fm, peu commun
Carex x anticostensis (Fern.) Lepage (*C. rostrata utriculata* × *miliaris major*) Hm, ASa?, To, rare

- Carex aquatilis* Wahlenb. Hm, ASc, Ma-To-Th-Br-Rh-Fm, très commun
Carex arctogena H. Smith (= *C. capitata*) Hm, ASc, Li-Ro, commun
Carex atratiformis Britt. Hm, Sa, Ma, peu commun
Carex aurea Nutt. Hm, Sa, Th, rare
Carex bicolor Bellardi Hm, Ac, Li, rare
Carex Bigelowii Torr. Hm, Aaa, Li-Ro, très commun
Carex Bigelowii Torr. f. *glacialis* (Fries) Raymond Hm, Aaa, Ro, rare
Carex brunnescens (Pers.) Poir. Hm, ASc, Br-Th-Ma-To-Fm, commun
Carex brunnescens (Pers.) Poir. var. *sphaerostachya* (Tuckerm.) Kukenth. Hm, Sc, Th-To-Fm, peu commun
Carex canescens L. Hm, ASc, Fm-Br-Th-To-Ma, commun
Carex capillaris L. Hm, Ac, Li-Ro, commun
Carex capillaris L. var. *major* Drej. Hm, ASc, Li-Ro, rare
Carex chordorrhiza L. f. Gp, Ac, Ma, rare
Carex deflexa Hornem. Hm, ASa, Rh, peu commun
Carex disperma Dew. Gp, Sc, Fm-To, peu commun
Carex exilis Dew. Hm, Sea, To-Fm-Ma, peu commun
Carex glacialis Mackenz. Hm, Ac, Li, rare
DO-S *Carex* x *Grantii* Ar. Bennett (*C. aquatilis* × *C. recta*) Hm, ASea?, Br, rare
Carex gynocrates Wormskj. Hm, ASc, Ma, commun
B *Carex interior* Bailey Hm, STa, Ro, rare
Carex Lachenalii Michx. (= *C. bipartita*, *C. heleonastes*, *C. marina*) Hm, Ac, Li, rare
Carex lenticularis Michx. Hm, Sa, Br, peu commun
Carex leptalea Wahlenb. Hm, Sa, Ma-To-Rh, commun
Carex limosa L. Hm, Sc, To, rare
Carex x *limula* Fries (*C. aquatilis* × *C. Bigelowii*) Hm, ASea?, To-Ma, peu commun
Carex Mackenziei Krecz. Hm, ASc, Li, rare
Carex maritima Gunn. Gp, Ac, Li, peu commun
B *Carex media* R. Br. Hm, Sa, Ro?, rare
Carex microglochin Wahl. Hm, ASc, To-Rh, peu commun
Carex nardina Fries var. *atriceps* Kuk. Hm, ASa, Li, rare
Carex x *neomiliaris* Lepage (*C. aquatilis* × *C. miliaris*) Hm, ASea?, To-Ma, rare
Carex norvegica Retz. Hm, ASc, Fa-Ro-Ma, peu commun
Carex paleacea Wahlenb. Gp, Saa, Ma, rare
Carex pauciflora Lightf. Gp, ASc, To, rare
Carex paupercula Michx. Gp, ASc, To-Rh, peu commun
Carex paupercula Michx. var. *irrigua* (Wahlenb.) Fern. Gp, Asc, To-Rh, peu commun
Carex praticola Rydb. Hm, ASa, Li, rare
Carex rariflora (Wahlenb.) Sm. Gp, Ac, To-Ma, commun
Carex rostrata Stokes Gp, Sc, To, rare
Carex rostrata Stokes var. *utriculata* (Boott) Bailey Gp, Sc, Ma, rare
Carex rupestris Bell. Hm, Ac, Li-Ro, rare
Carex saxatilis L. var. *rhomalea* Fern. Hm, Sea, Ma-To, commun
Carex saxatilis L. var. *miliaris* (Michx.) Bailey (= *C. miliaris*) Hm, ASea, Ma-To, commun
Carex scirpoidea Michx. Gp. Ac, Rh, commun
Carex stylosa C. A. Meyer var. *nigritella* (Drej.) Fern. Hm, ASc, Ma, peu commun
Carex x *subsalina* Lepage (*C. aquatilis* × *C. salina*) Hm, ASea?, Ma, rare
Carex tenuiflora Wahlenb. Hm, ASc, To-Ma, commun
Carex trisperma Dew. Gp, Sa, Fm-To, peu commun
Carex vaginata Tausch. Gp, Ac, To-Rh, commun
M *Carex viridula* Michx. (= *C. Oederi*) Hm, Sa, Br?, rare
Eleocharis acicularis (L.) R. & S. Hd, ASc, Br, rare
Eleocharis kamtschatica Hom. HI, End, Br, rare
Eleocharis Smallii Britt. HI, STea, Ma, rare
Eriophorum angustifolium Honckeny ssp. *subarcticum* (Vassilp.) Hulten Hm, ASc, Ma-Rh-To, commun
Eriophorum brachyantherum Trautv. Hm, Ac, Fm, rare
Eriophorum russeolum Fries (= *E. Chamissonis*) Hm, Ac, To, peu commun
Eriophorum russeolum Fries var. *albidum* Nyl. Hm, Ac, To, rare

Eriophorum Scheuchzeri Hoppe Hm, Ac, Ma-Br, commun
Eriophorum spissum Fern. Hm, Ac, To-Rh-Ma, commun
Kobresia simpliciuscula (Wahlenb.) Mackenz. Hm, Ac, Li, rare
Scirpus caespitosus L. ssp. *austriacus* (Pall.) Asch. & Graebn. Hm, Ac, Rh-To-Ma, très commun
Scirpus hudsonianus (Michx.) Fern. Hm, Sc, To-Rh-Ma, commun

JONCACÉES

Juncus albescens (Lange) Fern. (= *J. triglumis*) Hm, Aa, Br-Ma, peu commun
Juncus alpinus Vill. Gp, Sc, Br, peu commun
Juncus alpinus Vill. var. *rariflorus* Hartm. Gp, ASc, Br, peu commun
Juncus arcticus Willd. Gp, ASaa, Li-Br, rare
Juncus balticus Willd. var. *littoralis* Engelm. Gp, Sa, Br-Ma, peu commun
Juncus brevicaudatus (Engelm.) Fern. Hm, Sa, Li-Br, rare
Juncus castaneus Sm. Gp, Ac, Br-Ma, commun
Juncus filiformis L. Gp, ASc, Br-Ma, peu commun
Juncus stygius L. var. *americanus* Buck. Gp, Sc, Br, rare
Juncus subtilis E. Meyer Hd, Sea, Br, rare
B *Juncus trifidus* L. Hm, Ac, Rh, rare
Luzula campestris (L.) DC. var. *alpina* Gaud. (= *L. sudetica*) Hm, ASc, Li, rare
B *Luzula confusa* Lindeberg Hm, Ac, Li, rare
Luzula groenlandica Bocher Hm, ASa, Li, peu commun
Luzula parviflora (Ehrh.) Desv. (= *L. labradorica*) Hm, Ac, Th-Fm, commun
Luzula spicata (L.) DC. Hm, Ac, Li, commun
Luzula Wahlenbergii Rupr. Hm, Ac, Li, rare

LILIACÉES

Smilacina trifolia (L.) Desf. Gp, Sa, To-Ma, peu commun
Streptopus amplexifolius (L.) DC. var. *americanus* Schultes Gp, ASa, Th, rare
Tofieldia pusilla (Michx.) Pers. Hm. Ac, Rh, commun

ORCHIDACÉES

Coralorrhiza trifida Chatelain Gp, ASc, Fm-Th, peu commun
Habenaria dilatata (Pursh) Hook. Gp, Sa, Fm-Th, commun
Habenaria hyperborea (L.) R. Br. Gp, ASa, Ma-To, commun
Habenaria obtusata (Pursh) Richards. Gp, Sa, Fm, commun
Habenaria obtusata (Pursh) Richards. var. *collectanea* Fern. Gp, ASa, Fm, rare
Habenaria straminea Fern. Gp, ASc, Li, rare
Listera auriculata Wieg. (= *L. borealis*) Gp, Sa, Br, rare
Listera cordata (L.) R. Br. Gp, ASc, Fm-Th, peu commun
Spiranthes Romanzoffiana Cham. Gp, Saa, Fm, rare

SALICACÉES

Populus balsamifera L. Ph, Sa, Th, rare
Populus tremuloides Michx. Ph, Sa, Th, peu commun
Salix arctica Pallas var. *araioclada* (Schn.) Ray. (= *S. anglorum*) Ch, Aa, Ro, rare
Salix arctica Pallas var. *kophophylla* Schneid. Ch, Aea, Ro, rare
Salix arctophila Cockerell Ch, Aa, Li-Rh-Ma-To, très commun
Salix argyrocarpa Anderss. Ph, ASea, To-Ma-Br-Th, commun
Salix brachycarpa Nutt. Ch, ASa, Ro, rare
Salix calcicola Fern. & Wieg. Ch, Aea, Li-Ro, rare
Salix cordifolia Pursh (= *S. glauca*) Ph, ASea, Li-Br-Th-FI-Ma-Rh, très commun
Salix cordifolia Pursh var. *callicarpaea* (Trautv.) Fern. Ph, Aea, Li-Br-Th-FI-Ma-Rh, très commun
Salix cordifolia Pursh var. *encycla* Fern. Ph, Aea, Ro ?, rare
Salix cordifolia Pursh var. *intonsa* Fern. Ph, ASea, Ro-Li, rare
Salix cordifolia Pursh var. *Macounii* (Rydberg) Schneider Ph, ASea, Br-Rh, rare

- # *Salix cordifolia* Pursh var. *tonsa* Fern. Ph, Aea, Fl, rare
- Salix glaucophylloides* Fern. Ph, Sea, Th-Ma, peu commun
- B *Salix herbacea* L. Ch, Ac, Ro?, rare
- # *Salix myrtillofolia* Anderss. Ph, Sa, Ma-Br, rare
- # *Salix myrtillofolia* Anderss. var. *brachypoda* Fern. Ph, ASea, Ma-Br, rare
- Salix pedicellaris* Pursh var. *hypoglauca* Fern. Ph, Sa, Ma-To-Fm-Th, commun
- Salix pellita* Anderss. Ph, Sea, Br, peu commun
- # *Salix pellita* Anderss. f. *psila* Schneid. Ph, Sea, Br, rare
- Salix planifolia* Pursh Ph, ASa, Th-Br-Ma-To-Fm, très commun
- Salix reticulata* L. Ch, Ac, Li-Ro, peu commun
- Salix Uva-ursi* Pursh Ch, Aea, Ro-Li, commun
- Salix vestita* Pursh Ch, ASea, Li-Ro, peu commun

MYRICACÉES

Myrica Gale L. Ph, ASc, To-Ma-Rh-Br, commun

BÉTULACÉES

- Alnus crispa* (Ait.) Pursh Ph, ASa, Th-Br-Ma, très commun
- Alnus crispa* (Ait.) Pursh var. *mollis* Fern. Ph, Sea, Th-Br-Ma, commun
- Alnus rugosa* (DuRoi) Spreng. var. *americana* (Regel) Fern. Ph, STa, Th, peu commun
- Betula glandulosa* Michx. Ph, Aa, Li-Fl-Rh-Br-Fm-Ma-To, très commun
- P *Betula Michauxii* Spach. Ph, Sea, To, rare
- Betula minor* (Tuckerm.) Fern. Ph, ASea, Th, rare

SANTALACÉES

Geocaulon lividum (Richards.) Fern. Gp, Sa, Fl, commun

POLYGONACÉES

- Koenigia islandica* L. Tr, Ac, Br, peu commun
- Oxyria digina* (L.) Hill Gp, Ac, Th, rare
- # *Polygonum aviculare* L. Hm, Eu, Ha, rare
- A *Polygonum Fowleri* Robins. Hm, Sea, Ha?, rare
- Polygonum viviparum* L. Gp, Ac, Rh-Ma-Th-Br, commun
- Rumex fenestratus* Greene (= *R. occidentalis*) Hm, Sa, Br, peu commun
- Rumex subarcticus* Lepage (= *R. pallidus*, *R. sibiricus*, *R. triangulivalvis*) Hm, End. Br. peu commun

PORTULACÉES

Montia lamprosperma Cham. Gp, Ac, Br, peu commun

CARYOPHYLLACÉES

- Arenaria groenlandica* (Retz.) Spreng. Hm, ASea, Ro, peu commun
- Arenaria humifusa* Wahlenb. Hm, Aaa, Rh-Th, peu commun
- Arenaria peploides* L. var. *diffusa* Hornem. Gp, Ac, Li, commun
- Arenaria rubella* (Wahlenb.) Sm. Ch, Ac, Li-Ro, rare
- # *Arenaria rubella* (Wahlenb.) Sm. f. *epilis* (Fern.) Pol. Hm, Ac, Li-Ro, rare
- B *Arenaria sajanensis* Willd. Ch, Ac, Li-Ro, rare
- # *Arenaria uliginosa* Schl. Hm, Ac, Li, rare
- Cerastium alpinum* L. Ch, Ac, Li, commun
- # *Cerastium alpinum* L. var. *glanduliferum* Koch. Ch, Ac, Li, commun
- B *Cerastium arvense* L. Ch, ASc, Ro, rare
- Lychnis alpina* L. var. *americana* Fern. Hm, ASea, Li, peu commun
- Lychnis apetala* L. (= *Melandrium apetalum*) Hm, Ac, Li, rare
- # *Sagina intermedia* Fenzl Hm, Ac, Li, rare

- Sagina nodosa* (L.) Fenzl Ch, ASaa, Li, rare
 # *Sagina procumbens* L. var. *compacta* Lange Hm, ASaa, Br, rare
 # *Sagina saginoides* (L.) Karst. Hm, ASc, Ro ?, rare
Silene acaulis L. var. *exscapa* (All.) DC. Ch, Ac, Li-Ro, peu commun
Stellaria calycantha (Ledeb.) Bong. Hm, ASc, Th-Br, commun
Stellaria crassifolia Ehrh. Hm, Ac, Li, peu commun
 # *Stellaria crassipes* Hult. Ch, Aaa, Br, rare
 # *Stellaria Edwardsii* R. Br. Ch, Ac, Li, commun
 # *Stellaria humifusa* Rottb. Ch, Ac, Li, peu commun
 # *Stellaria laeta* Richards. Ch, Aa, Li, rare
Stellaria longipes Goldie Ch, ASc, Li, peu commun (possiblement la même espèce que
E. subvestita ou *E. Edwardsii*)
Stellaria monantha Hulten Ch, Aa, Li, peu commun
Stellaria subvestita Greene Ch, Ac, Li, commun

RENONCULACÉES

- Actaea rubra* (Ait.) Willd. Gp, STa, Th, rare
Anemone multifida Poir. Hm, Sa, Li, rare
Anemone parviflora Michx. Hm, Aa, Rh, commun
 B *Anemone Richardsonii* Hock. Hm, Ac, Rh, rare
Caltha palustris L. Hm, Sc, Ma, peu commun
Coptis groenlandica (Oeder) Fern. Hm, ASea, Fm-Th, commun
 S *Ranunculus acris* L. Hm, Eu, Br, rare
Ranunculus Allenii Robins. Hm, ASea, Br, rare
Ranunculus Cymbalaria Pursh Hm, STc, Br-Li, rare
 # *Ranunculus Cymbalaria* Pursh var. *alpinus* Hook. Hm, ASc, Br-Li, peu commun
 # *Ranunculus Gmelini* DC. var. *Hookeri* (D. Don) Benson Hm, Sa, Ma, rare
Ranunculus hyperboreus Rottb. Hm, Ac, Li, rare
 # *Ranunculus lapponicus* L. Hm, Ac, Fm, peu commun
 # *Ranunculus Macounii* Britt. Hm, Sa, Br, rare
Ranunculus pedatifidus Sm. var. *leiocarpus* (Trautv.) Fern. Hm, Ac, Li, commun
Ranunculus pygmaeus Wahlenb. Hm, Ac, Ro, peu commun
Ranunculus reptans L. (= *R. Flammula*) Hm, ASc, Br, peu commun
Ranunculus trichophyllus Chaix Hd, Sc, Ma, peu commun
 # *Ranunculus trichophyllus* Chaix var. *eradicatus* (Laestad.) W. B. Drew Hd, Ac, Ma, rare

FUMARIACÉES

- # *Corydalis sempervirens* (L.) Pers. Hm, Sa, Li, rare

BRASSICACÉES

- Arabis alpina* L. Hm, Aaa, Th, rare
Arabis arenicola (Richards.) Gel. Hm, Aea, Li, commun
Barbarea orthoceras Ledeb. Hm, Sa, Br, peu commun
 # *Barbarea vulgaris* (L.) Medic. Hm, Eu, Br, rare (possiblement la même plante que *B. orthoceras*)
 B *Cardamine bellidifolia* L. Hm, Ac, Ro, rare
Cardamine pratensis L. var. *palustris* Wimm. & Grab. Hm, Ac, Br, peu commun
 # *Capsella Bursa-pastoris* (L.) Medic. Tr, Eu, Ha, rare
Cochlearia officinalis L. ssp. *arctica* (Schlecht.) Hult. Hm, Ac, Li, rare
 B *Draba Allenii* Fern. Hm, Sea, Ro, rare
 B *Draba arabisans* Michx. (= *D. luteola*) Ch, Sea, Li, rare (nos récoltes ont été revisées à
D. glabella ou *incana*)
Draba glabella Pursh Hm, Ac, Li, commun
 # *Draba incana* L. Hm, ASc, Li, peu commun
 B *Draba lactaea* Adams (= *D. fladnizensis*) Hm, Ac, Ro, rare
 S *Draba lanceolata* Royle Hm, Sc, Li, rare
Draba nivalis Lilj. Hm, Ac, Li-Ro, peu commun

- Draba norvegica* Gunn. (= *D. rupestris*) Hm. Sc, Li-Ro, peu commun
 # *Draba norvegica* Gunn. var. *hebecarpa* (Lindbl.) Schulz. Hm, ASaa, Li-Ro, peu commun
 # *Draba oblongata* R. Br. Hm, Aa, Li-Ro, rare
Rorippa islandica (Oeder) Bordas Hm, STc, Br, peu commun
 # *Subularia aquatica* L. f. *terrestris* Warion Tr, Sc, Br, peu commun

DROSÉRACÉES

- # *Drosera anglica* Huds. Hm, Sc, To, peu commun
Drosera rotundifolia L. Hm, Sc, To-Ma, peu commun

SAXIFRAGACÉES

- B *Chrysosplenium tetrandrum* Fries Hm, Ac, Rh?, rare
Mitella nuda L. Hm, Sa, Fm-Th, peu commun
Parnassia Kotzebuei Cham. Hm, ASa, Rh, peu commun
Parnassia palustris L. var. *neogaea* Fern. Hm, ASc, Br-Rh-Th, commun
 G *Parnassia parviflora* DC. Hm, Sa, Rh?, rare
Ribes glandulosum Grauer Ph, ASa, Th-Fm, commun
Ribes triste Pall. Ph, Sa, Th-Fm, commun
Saxifraga aizoides L. Ch, Aaa, Li-Ro, peu commun
Saxifraga aizoon Jacq. var. *neogaea* Butters Ch, Aea, Li-Ro, commun
Saxifraga caespitosa L. Ch, Ac, Li-Ro, peu commun
 # *Saxifraga caespitosa* L. ssp. *eucaespitosa* Engl. & Irmsch. Ch, Saa, Li-Ro, peu commun
 # *Saxifraga caespitosa* L. ssp. *exaratooides* (Simm.) Engl. & Irmsch. emend Porsild Ch, End, Li-Ro, rare
Saxifraga oppositifolia L. Ch, Ac, Rh-Fa, commun
Saxifraga rivularis L. Hm, Ac, Li-Ro, commun
Saxifraga tricuspidata Rottb. Ch, Aa, Li-Ro-Fa, très commun

ROSACÉES

- Amelanchier Bartramiana* (Tausch) Roemer Ph, Sea, Th, commun
Dryas integrifolia M. Vahl Ch, Aa, Ro, peu commun
Fragaria virginiana Duchesne Hm, STa, Th, peu commun
Geum rivale L. Hm, Sc, Ma-Th, peu commun
Potentilla Anserina L. Hm, Sc, Li-Br, peu commun
Potentilla Crantzii Beck. Hm, Aaa, Br-Ro, commun
Potentilla Egedei Wormsk. var. *groenlandica* (Tratt.) Pol. Hm, Aa, Li-Br, peu commun
Potentilla fruticosa L. Ph, Sc, Ma-Rh-To, commun
Potentilla nivea L. Hm, Ac, Li-Ro, commun
Potentilla norvegica L. Hm, Sc, Br, peu commun
Potentilla palustris (L.) Scop. Hl, ASc, Ma-To, peu commun
 # *Potentilla palustris* (L.) Scop. var. *parviflora* (Raf.) Fern. & Long. Hl, ASa, Ma-To, rare
Potentilla pectinata Raf. Hm, Sa, Li-Ro, commun
 D *Potentilla pensylvanica* L. Hm, Sa, Li?, rare
Potentilla pulchella R. Br. Hm, Aaa, Li-Ro, rare
 # *Potentilla pulchella* R. Br. var. *gracilicaulis* Porsild Hm, Aa, Li-Ro, rare
Potentilla tridentata Ait. Ch, ASa, Li-Fi-Ro, très commun
Pyrus decora (Sarg.) Hyland Ph, Sea, Th, peu commun
Rubus acaulis Michx. Ch, Sa, Th-Ma-Fm, commun
 # *Rubus acaulis* Michx. var. *arcticus* (Michx.) Boivin Ch, Sa, Th-Ma-Fm, commun
Rubus arcticus L. Ch, Sc, Th-Fm, rare
Rubus Chamaemorus L. Hm, ASc, Rh-To-Fm, très commun
Rubus idaeus L. var. *strigosus* (Michx.) Maxim. (= *R. strigosus*) Ph, STa, Th, commun
 B-L *Sibbaldia procumbens* L. Ch, Ac, Rh, rare

FABACÉES

- Lathyrus japonicus* Willd. var. *aleuticus* (Greene) Fern. Gp, ASc, Li, très commun
 # *Lathyrus palustris* L. Hm, STc, Br, peu commun
 Sp *Oxytropis hudsonica* (Greene) Fern. Ch, End, Li, rare

CALLITRICHACÉES

- Callitriche anceps* Fern. Hd, ASea, Ma, rare
Callitriche heterophylla Pursh Hd, Ta, Ma, rare
Callitriche palustris L. (= *C. verna*) Hd, ASc, Ma-Br, peu commun

VIOLACÉES

- Viola conspersa* Rchb. Hm, STea, Ma-To-Th-Rh, très commun
 # *Viola incognita* Brainerd Hm, Sea, Th-Fm, peu commun
Viola labradorica Schrank. Hm, ASa, Th-Br, commun
Viola pallens (Banks) Brainerd Hm, ASa, Th-Rh-Br, commun
Viola palustris L. Hm, Sc, Ma-Th, peu commun
 # *Viola renifolia* A. Gray Hm, Sea, Th, rare
 # *Viola renifolia* A. Gray var. *Brainerdii* (Greene) Fern. Hm, Sa, Th-To-Fm, peu commun
 # *Viola Selkirkii* Pursh Hm, STc, Th-Rh, peu commun

ÉLÉGNACÉES

- Shepherdia canadensis* (L.) Nutt. Ph, Sa, Li, commun

ONAGRACÉES

- B *Epilobium alpinum* L. (= *E. lactiflorum*) Hm, Ac, Br?-Th?, rare
Epilobium anagallidifolium Lam. Hm, Ac, Br, rare
Epilobium angustifolium L. Hm, ASc, Li-Br-Th, très commun
 # *Epilobium ciliatum* Raf. Hm, Sa, Br-Th-Ma, commun
Epilobium glandulosum Lehm. Hm, Sc, Br-Th, peu commun
Epilobium Hornemanni Reichenb. Hm, Ac, Br-Th, commun
Epilobium latifolium L. Hm, Ac, Li, peu commun
 # *Epilobium latifolium* L. f. *leucanthum* (Ulke) Fern. Hm, Ac, Li, rare
Epilobium palustre L. Hm, ASc, Br-Th-Ma, commun

HALORAGACÉES

- S *Myriophyllum exalbescens* Fern. Hd, Sa, Ma, rare
 # *Myriophyllum verticillatum* L. var. *pectinatum* Wallr. Hd, STc, Ma, rare

HIPPURIDACÉES

- Hippuris tetraphylla* L. f. Hl, ASc, Ma, rare
Hippuris vulgaris L. Hl, Ac, Ma, peu commun
 # *Hippuris vulgaris* L. f. *fluviatilis* (Coss. & Germ.) Gluck Hd, Ac, Ma, rare

CORNACÉES

- Cornus canadensis* L. Hm, ASa, Fm-FI-Th, commun
 B *Cornus? suecica* L. Hm, Sc, Ro, rare

APIACÉES

- Angelica atropurpurea* L. Gp, STea, Br-Th, peu commun
Heracleum maximum Bartr. (= *lanatum*) Gp, Sa, Br-Th, peu commun
Ligusticum scoticum L. Hm, ASaa, Li, commun

DIAPENSIACÉES

- Diapensia lapponica* L. Ch, Ac, Li-Ro, peu commun

PYROLACÉES

- Moneses uniflora* (L.) Gray Hm, Sc, Fm, commun
Pyrola grandiflora Radius Hm, Ac, Fm-Li, très commun
Pyrola minor L. Hm, ASc, Th-Fm, commun
Pyrola secunda L. var. *obtusata* Turcz. Ch, ASc, Fm-Th, commun
Pyrola virens Schw. (= *P. chlorantha*) Hm, Sc, Fl, rare

ERICACÉES

- Andromeda glaucophylla* Link Ch, Sea, To-Rh, commun
Andromeda × *jamesiana* Lepage (*A. Polifolia* × *A. glaucophylla*) Ch, End, To-Rh, rare
Andromeda Polifolia L. var. *jamesiana* (Lepage) Boivin Ch, End, To-Ma-Rh, commun
Arctostaphylos alpina (L.) Spreng. Ch, Ac, Ro, commun
Arctostaphylos rubra (Rehd. & Wils.) Fern. Ch, ASa, Li, rare
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench Ph, Sc, To, commun
Gaultheria hispidula (L.) Bigel. (= *Chiogenes hispidula*) Ch, STa, Fm, peu commun
Kalmia polifolia Wang. Ch, ASa, To-Rh, commun
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. (= *L. palustre* var. *decumbens*) Ch, Aa, Ro-Fa, commun
Ledum groenlandicum Oeder Ph, ASa, To-Fm-Rh-Fl-Ma, très commun
Loiseleuria procumbens (L.) Desv. Ch, Ac; Li-Ro, peu commun
Phyllodoce caerulea (L.) Bab. Ch, Ac, Ro, peu commun
Rhododendron lapponicum (L.) Wahlenb. Ch, Ac, Ro, commun
Vaccinium angustifolium Ait. Ch, Sea, Fl-Th, peu commun
Vaccinium angustifolium Ait. var. *hypolasium* Fern. Ch, STea, Fl-Fm, peu commun
Vaccinium angustifolium Ait. var. *integrifolium* Lepage Ch, Sea, Rh-Th, peu commun
Vaccinium cespitosum Michx. Ch, Sa, Fl-Fm-Rh, commun
Vaccinium Oxycoccus L. Ch, Sc, To-Rh-Fm, commun
Vaccinium Oxycoccus L. var. *ovalifolium* Michx. Ch, Sa, To, rare
Vaccinium uliginosum L. f. *pubescens* (Lange) Pol. Ch, Ac, Ro, peu commun
Vaccinium uliginosum L. var. *alpinum* Bigel. Ch, Ac, Ro-Fl-Fm, très commun
Vaccinium uliginosum L. ssp. *pubescens* (Wormsk.) Young Ch, Aaa, Li, rare
Vaccinium Vitis-idaea L. var. *minus* Lodd. Ch, ASc, Li-Ro-Rh-Fl-Fm, très commun

EMPÉTRACÉES

- Empetrum nigrum* L. Ch, Ac, Li-Rh-Fl-Fm-To, très commun

PRIMULACÉES

- # *Androsace septentrionalis* L. Tr, Ac, Li, peu commun
Primula egaliksensis Wormsk. Hm, ASa, Br-Li, peu commun
B *Primula laurentiana* Fern. Hm, Sea, Br, rare (nos récoltes ont été revisées à *P. stricta*)
Primula mistassinica Michx. Hm, Sa, Br, peu commun
Primula stricta Hornem. Hm, Aaa, Li, peu commun
Trientalis borealis Raf. Hm, Sa, Th, commun
Trientalis borealis Raf. f. *ramosa* Vict. Hm, Sa, Th, peu commun

PLOMBAGINACÉES

- Armeria maritima* (Mill.) Willd. ssp. *labradorica* (Wallr.) Hult. Hm, Aaa, Li, peu commun

GENTIANACÉES

- Gentiana Amarella* L. Tr, Sa, Li-Br, peu commun
 # *Lomatogonium rotatum* (L.) Fries Tr, ASc, Li, rare

MÉNYANTHACÉES

- Menyanthes trifoliata* L. var. *minor* Raf. Hl, Sa, To-Ma, peu commun

BORAGINACÉES

- Mertensia maritima* (L.) S. F. Gray Hm, Ac, Li, peu commun

LAMIACÉES

- S *Galeopsis Tetrahit* L. Tr, Eura, Ha, rare

SCROPHULARIACÉES

- Bartsia alpina* L. Hm, ASc, Rh, commun
 # *Castilleja Raupii* Pennel Hm, Sa, Li, peu commun
Castilleja septentrionalis Lindl. Hm, Sa, Li-Br, commun
Euphrasia arctica Lange (= *E. frigida*) Tr, ASaa, Li-Br, commun
 # *Euphrasia disjuncta* Ferns. & Wieg. Tr, Sa, Br, rare
 B *Euphrasia hudsoniana* Fern. & Wieg. Tr, ASa, Br, rare
Pedicularis flammea L. Hm, Aaa, Ro, peu commun
Limosella aquatica L. Tr, Sc, Br, peu commun
Pedicularis groenlandica Retz. Hm, ASa, Th-Br, commun
Pedicularis labradorica Wirsing Hm, ASc, Ro, commun
 G-L *Pedicularis lapponica* L. Hm, Ac, Ro?, rare
 # *Pedicularis sudetica* Willd. ssp. *interioides* Hulten Hm, Ac, Br, rare
Rhinanthus borealis (Sterneck) Chabert Tr, ASea, Li-Br, très commun
 # *Rhinanthus Crista-galli* L. Tr, STc, Br?, rare (possiblement la même plante que *R. borealis*)
Veronica alpina L. var. *unalaschcensis* C. & S. Hm, ASea, Br-Th, peu commun
 # *Veronica serpyllifolia* L. Hm, Eura, Th, rare

LENTIBULARIACÉES

- Pinguicula villosa* L. Hm, ASc, Rh, rare
Pinguicula vulgaris L. Hm, ASc, Rh-Ma, commun
 # *Utricularia intermedia* Hayne Hd, Sc, To-Ma, peu commun
Utricularia minor L. Hd, Sc, To-Ma, commun
 # *Utricularia vulgaris* L. Hd, Sc, To-Ma, rare

PLANTAGINACÉES

- Plantago juncooides* Lam. var. *glauca* (Hornem.) Fern. Hm, ASaa, Li, commun

RUBIACÉES

- # *Galium Brandegei* Gray Hm, Sa, Br, rare
Galium labradoricum Wieg. Hm, Sa, Br-Th, peu commun
 # *Galium tinctorium* L. Hm, Sea, Br-Th, peu commun
Galium trifidum L. Hm, Sc, Br-Th, peu commun
Galium triflorum Michx. Hm, Sc, Th, peu commun

CAPRIFOLIACÉES

- Linnaea borealis* L. var. *americana* (Forbes) Rehd. Ch, ASa, Fm-Th, commun
Lonicera villosa (Michx.) R. & S. var. *calvescens* (Fern. & Wieg.) Fern. Ph, Sea, To-Ma, commun
Viburnum edule (Michx.) Raf. Ph, ASa, Th, peu commun

VALÉRIANACÉES

Valeriana septentrionalis Rydb. (= *V. dioica* var. *sylvatica*) Gp, Sa, Th, peu commun

CAMPANULACÉES

Campanula rotundifolia L. Hm, Ac, Li, commun

ASTÉRACÉES

- Achillea borealis* Bong. Hm, ASc, Li, très commun
Achillea lanulosa Nutt. Hm, Sa, Br-Th, commun
Achillea Millefolium L. Hm, STa, Li?-Br?, rare? (possiblement la même plante que *A. borealis* ou *lanulosa*)
- # *Antennaria appendiculata* Fern. Ch, Sea, Li, rare
Antennaria isolepis Greene Ch, ASa, Li, rare
- # *Antennaria neodioica* Greene var. *chlorophylla* Fern. Ch, STea, Li, rare
- B *Antennaria petaloidea* Fern. Ch, Tea, Li, rare
- B-D *Antennaria Rousseauii* Porsild Ch, Sea, Li, rare
Artemisia borealis Pall. Hm, Ac, Li, commun
- # *Artemisia borealis* Pall. var. *Purshii* Bess. Hm, ASea, Li, commun
- G *Aster foliaceus* L. Hm, Sa, Th?, rare
- DO *Aster longifolius* L. Hm, Tea, Th?, rare
- G *Aster macrophyllus* L. Hm, Tea, Th?, rare
Aster puniceus L. Hm, STa, Th, peu commun
Aster radula Ait. var. *strictus* (Pursh) Gray Hm, Sa, To, peu commun
Chrysanthemum arcticum L. Hm, ASc, Li, peu commun
Erigeron elatus Greene (= *E. acris*) Hm, ASa, Br, rare
Hieracium groenlandicum Arv.-Touv. Hm, Sea, Br, peu commun (la même plante que celle identifiée *H. canadense*)
- # *Matricaria matricarioides* (Less.) Porter Tr, OA, Ha, rare
- # *Petasites frigidus* (L.) Fries Gp, Ac, Th-Fm, rare
Petasites palmatus (Ait.) Gray Gp, ASa, Th-Fm-Ma, commun
Petasites sagittatus (Pursh) Gray Gp, ASa, Th, peu commun
Petasites vitifolius Greene (= *P. trigonophyllus*) Gp, Sa, Th, peu commun
Senecio aureus L. Hm, Sa, Th, peu commun
Senecio pauciflorus Pursh Hm, Sa, Rh-Th, commun
Solidago macrophylla Pursh. var. *thyrsoides* (Mey.) Fern. Hm, ASea, Th, très commun
Solidago multiradiata Ait. Hm, Aa, Li, très commun
- # *Solidago Purshii* Porter Hm, Sea, To-Rh, commun
Tanacetum huronense Nutt. var. *bifarium* Fern. Hm, Sea, Li, commun
Taraxacum lacerum Greene Hm, Aa, Li-Th, commun
Taraxacum lapponicum Kihlm. Hm, Ac, Br-Th, commun
Taraxacum officinale Weber Hm, Eura, Br, rare

Analyse et discussion

RICHESSSE FLORISTIQUE

L'inventaire de la flore du Nouveau-Québec et du Labrador n'en est qu'à ses débuts, la plus grande partie de son territoire demeure inexplorée ou peu connue. Les connaissances actuelles sont dues surtout aux spécimens qu'ont récoltés des explorateurs de toutes disciplines durant leurs périples à travers

la péninsule. Une difficulté d'ordre taxonomique s'ajoute lorsqu'on tente de dresser une liste des plantes de ces régions. La grande variation dans la morphologie des plantes d'une région à l'autre, l'influence des microclimats sur le port ou l'aspect des individus, l'hybridation fréquente à l'intérieur de certains genres, le chevauchement des caractères d'une espèce à l'autre, l'absence de monographie pour le territoi-

TABLEAU I

Nombre des taxons pour Poste-de-la-Baleine (PDLB) et pour la péninsule du Québec-Labrador (PQL)
(pour la péninsule, d'après Rousseau, 1968)

	<i>Fam.</i>	<i>Genres</i>	<i>Esp.</i>	<i>Sous-esp.</i>	<i>Var.</i>	<i>Formes</i>	<i>Total</i>
PDLB	56	157	424	3(6) ¹	44(44) ¹	17(3) ¹	488
PQL	63	197	621 ²	—	—	—	621

¹ entre parenthèses: nombre d'espèces présentes uniquement au niveau d'une sous-espèce, d'une variété ou d'une forme.

² 555 espèces présentes dans la zone Hémiarctique et 320 dans la zone Arctique.

TABLEAU II

Comparaison entre les familles les plus importantes de l'Hémiarctique
(Rousseau, 1968) et de celles de Poste-de-la-Baleine.

<i>Familles</i>	<i>Hémiarctique</i>		<i>Poste-de-la-Baleine</i>		<i>Hémiarct.</i>	<i>PDLB</i>
	<i>esp.</i>	<i>%</i>	<i>esp.</i>	<i>%</i>		
Cypéracées	78	14,0	59	13,9	32,6%	30,6%
Poacées	52	9,4	40	9,4		
Astéracées	51	9,2	31	7,3		
Rosacées	31	5,6	21	4,9		
Caryophyllacées	28	5,0	24	5,7		
Salicacées	24	4,3	17	4,0		
Brassicacées	21	3,8	19	4,5		
Ericacées	20	3,6	18	4,2		
Joncacées	20	3,6	16	3,8		
Saxifragacées	20	3,6	13	3,1		
Renonculacées	16	2,9	17	4,0		
Scrophulariacées	15	2,7	16	3,8		
Total	376/555	67,7	291/424	68,6		

re,... font que des identifications différentes sont souvent données au même taxon, en plus du problème de la synonymie.

Le tableau I montre la répartition des taxons d'après la liste précédente, pour Poste-de-la-Baleine, et d'après Rousseau (1968) pour la péninsule du Québec-Labrador (au nord du 55^e parallèle). Il fait état de 488 taxons, dont 424 espèces, pour Poste-de-la-Baleine, et de 621 taxons, tous des espèces, pour le nord de la péninsule du Québec-Labrador.

Le tableau II compare les familles les plus importantes de Poste-de-la-Baleine avec celles de l'Hémiarctique (Rousseau, 1968). Il illustre d'une façon assez évidente le peu de données floristiques pour l'Hémiarctique: 8 des 12 familles les plus importantes renferment un nombre pratiquement égal d'espèces pour un territoire de 100 km² et pour un autre de l'ordre de 300 00 km². Les nouvelles espèces (36) pour l'Hémiarctique, trouvées à Poste-de-la-Baleine, n'ont pas été incorporées dans la liste de Rousseau pour la confection du tableau. Celui-ci montre, par contre, une

constance assez remarquable entre les importances, en pourcentage, des familles dans la flore des deux régions. Enfin, à elles seules, les familles des Cypéracées, des Poacées et des Asté- racées renferment près de 30% des es- pèces de la flore.

TAXONS NOUVEAUX POUR LA RÉGION

131 taxons de la liste de Poste-de- la-Baleine sont précédés du signe #, ce sont les taxons non récoltés anté- rieurément dans la région. Ce nombre se répartit en 80 espèces, 3 sous-espè- ces, 32 variétés et 16 formes. Comme Poste-de-la-Baleine a été l'un des coins les plus visités de l'Hémiarctique, l'on comprend qu'une étude intensive d'autres régions allongerait de beau- coup la liste des plantes de la pénin- sule.

Des 80 espèces nouvelles, 36 ne sont pas comprises dans la liste de Rousseau (1968) pour l'Hémiarctique, il s'agit de :

Agrostis geminata Trin.
Andromeda × *Jamesiana* Lepage
Antennaria appendiculata Fern.
Antennaria neodioica Greene
Bromus inermis Leyss.
Calamagrostis lapponica (Wahlenb.) Hartm.
Carex × *anticostensis* (Fern.) Lepage
Carex aurea Nutt.
Carex × *limula* Fries
Carex × *neomiliaris* Lepage
Carex × *subsalina* Lepage
Castilleja Raupii Pennel
Danthonia intermedia Vasey
Draba oblongata R. Br.
Eleocharis kamtschatica Hom.
Festuca rubra L.
Galim tinctorium L.
Galium triflorum Michx.
Glyceria Fernaldii (Hitcho.) St-John
Habenaria straminea Fern.
Juncus stygius L.
Lathyrus palustris L.
Poa alpigena (Fr.) Lindm. f.
Poa nemoralis L.
Primula mistassinica Michx.
Pyrola virens Schweigger
Ranunculus Macounii Britt.
Senecio aureus L.

Sparganium chlorocarpum Rydb.
Spiranthes Romanzoffiana Cham.
Stellaria Edwardsii R. Br.
Taraxacum officinale Weber
Veronica serpyllifolia L.
Viola conspersa Rchb.
Viola incognita Brainerd
Viola renifolia A. Gray

Il a été impossible de déterminer, dans la liste de Rousseau (1968), les taxons qui ont été récoltés à Poste-de- la-Baleine, d'où l'impossibilité de con- naître les taxons manquant à notre liste. Par contre, en relevant dans les princi- paux herbiers du Québec et de l'Ontario les récoltes provenant de la région de Poste-de-la-Baleine, 45 espèces n'ont pas été récoltées de nouveau par nous; ce sont, dans la liste des taxons, ceux précédés d'un ou de plusieurs symboles attribués aux collectionneurs. Ces es- pèces sont, pour la plupart, des raretés ou se rapportent, pour quelques-unes, à des taxons controversés quant à l'identification.

FORMES BIOLOGIQUES

Le tableau III donne le spectre bio- logique pour la région de Poste-de-la- Baleine tandis que le tableau IV le com- pare aux spectres d'autres régions. Le faible pourcentage de phanérophtes (7,8%) et le taux plus élevé de chamé- phytes (17,0%) mettent en lumière le caractère nordique de la flore régionale

TABLEAU III
 Spectre biologique de Poste-de-la-Baleine

Formes biologiques	nombre	%
Phanérophtes	38	7,8
Chaméphytes	83	17,0
Hémicryptophytes	251	51,4
Géophytes	69	14,1
Thérophytes	14	2,9
Hélrophytes	15	3,1
Hydrophytes	18	3,7
Total	488	100,0

TABLEAU IV

Comparaison entre les spectres biologiques de Poste-de-la-Baleine (PDLB) et d'autres régions (Scoggan, 1950; Grandtner et Rousseau, 1975).

	Connecticut	Québec méridional	Bic et Gaspésie	Forillon	Sud de la Baie James	PDLB	Nord du Labrador	Arctique Est-canadien
Phan.	15,0%	15,1%	10,0%	13,5%	17,5%	7,8%	5,4%	3,5%
Cham.	1,0	4,8	7,8	7,3	10,3	17,0	29,7	29,4
Hémi.	49,4	45,0	49,0	49,8	49,5	51,4	50,3	54,5
Crypt.	21,7	21,8	19,0	21,4	21,2	20,9	12,4	10,5
Théro.	11,7	13,3	14,2	8,0	1,3	2,9	2,1	2,1
Taxons	1453	1504	1149	696	302	488	185	286

alors que le pourcentage de cryptophytes (géophytes, héliophytes et hydrophytes) de 20,9% l'apparente à une flore plus méridionale (Connecticut: 21,7%).

Le taux d'hémicryptophytes demeure sensiblement le même à partir de l'aire de la forêt décidue (Connecticut: 49,4%) jusqu'à l'arctique (54,5%). Le faible pourcentage de thérophytes, dans les régions nordiques, s'explique par le peu de plantes introduites, celles-ci comptant en effet un bon nombre de plantes annuelles.

Quant aux plantes aquatiques (héliophytes et hydrophytes: 6,8% à Poste-de-la-Baleine), bien que leur présence soit manifeste, elles ne colonisent, sur le terrain, qu'un faible pourcentage de mares et d'étangs soit ceux dont le réchauffement de l'eau est suffisant l'été.

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Nous avons adapté et simplifié la classification de Scoggan (1957) pour la distribution géographique. Le faible pourcentage de plantes introduites (2,3% dans le tableau V) se comprend par l'absence de routes ou de chemin de fer et par la venue relativement récente des blancs à Poste-de-la-Baleine. D'ailleurs la plupart de ces plantes se retrouvent dans les environs immédiats du village et en faible quantité:

Près des établissements de la Cie de la Baie d'Hudson ou près du dépotoir:

Matricaria matricarioides (Less.) Porter
Capsella Bursa-pastoris (L.) Medic.

Près des bâtiments de la Direction générale du Nouveau-Québec:

Bromus inermis Leyss.
Bromus inermis Leyss. f. *aristatus* (Schur.) Fern.
Agropyron repens L. O. Beauv. f. *aristatum* (Schur.) Holmb.

Bord d'un chemin:

Polygonum aviculare L.

Grève de la rivière ou saulaie riparienne:

Barbarea vulgaris (L.) Medic. (? *B. orthoceras*)
Veronica serpyllifolia L.
Taraxacum officinale Weber.

Couche chaude de jardin:

Galeopsis Tetrahit L.

Bord de rivière:

Ranunculus acris L.

(ces deux dernières plantes n'ont pas été retrouvées en 1969 et 1970).

Quand aux plantes indigènes, leur affinité est très largement nordique: 57,6% des taxons sont arctiques ou arctiques-subarctiques, i.e. dont la distribution s'étend au-delà de la limite des arbres; 32,3% des taxons sont des élé-

TABLEAU V
Affinités géographiques de la flore de Poste-de-la-Baleine.

Taxons indigènes	477		97,7%
Arctiques	137	28,7%	
circumpolaires 101			
amphi-atlantiques 12			
américains 16			
est-américains 8			
Arctiques-subarctiques	138	28,9%	
circumpolaires 78			
amphi-atlantiques 7			
américains 32			
est-américains 21			
Subarctiques	154	32,3%	
circumpolaires 53			
amphi-atlantiques 3			
américains 68			
est-américains 30			
Subarctiques-tempérées	38	8,0%	
circumpolaires 12			
amphi-atlantiques 1			
américains 15			
est-américains 10			
Tempérés	4	0,8%	
américains 1			
est-américains 3			
Endémiques pour la baie d'Hudson	6	1,3%	
	477	100,0%	
Taxons introduits	11		2,3%
de l'Eurasie 6			
de l'Europe 4			
de l'ouest-américain 1			
Total	488		100,0%

TABLEAU VI
Comparaison des affinités géographiques entre les flores de Poste-de-la-Baleine (PDLB)
et du Québec-Labrador (Rousseau, 1974).

	<i>PDLB</i>		<i>Québec-Labrador</i>	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
Taxons circumpolaires	245	51,4	209	21,0
Taxons amphi-atlantiques	23	4,8	58	5,9
Taxons américains	131	27,5	282	28,3
Taxons est-américains	69	14,5	83	8,3
Taxons de la forêt décidue de l'Amérique orientale	4	0,8	356	35,8
Taxons endémiques régionaux	5	1,0	6	0,6
Autres	0	0,0	1	0,1
Total	477	100,0	995	100,0

ments de l'aire de la forêt coniférienne ou subarctiques (dont la distribution s'étend jusqu'à la limite des arbres) tandis que seulement 8,0% des taxons ne s'étendent pas au-delà de la forêt coniférienne.

Les affinités des plantes ne font que confirmer la position géographique de Poste-de-la-Baleine dans l'Hémiarctique, soit dans la zone située entre la forêt coniférienne et la limite des arbres. Ce mode de distribution ne tient pas compte des limites sud des aires de distribution des taxons. Un relevé sommaire, dans la liste des taxons, révèle que 176 espèces sur 424 (41,5%) croissent dans le Québec méridional: 14 espèces à affinité arctique, 47 à affinité arctique-subarctique, 76 à affinité subarctique, 35 à affinité subarctique-tempérée et 4 à affinité tempérée.

Les quatre taxons à affinité tempérée n'ont pas été retrouvés en 1969-70. Il s'agirait de plantes fort rares ou à identification douteuse:

Callitriche heterophylla Pursh
Aster longifolius L.
Aster macrophyllus L.
Antennaria petaloidea Fern.

Enfin on remarque (tableau V) que plus l'affinité d'un taxon est nordique, plus sa distribution géographique tend à être circumpolaire, autrement le taxon tend à s'américaniser i.e. à se différencier des taxons européens ou asiatiques (il est dit américain s'il s'étend de l'Atlantique au Pacifique, et est-américain s'il ne se rencontre pas à l'ouest du 100° de longitude ouest).

Quant à la comparaison entre la distribution des taxons de Poste-de-la-Baleine et celle des taxons de l'ensemble du Québec-Labrador (tableau VI), 51,4% des taxons de Poste-de-la-Baleine sont circumpolaires comparativement à 21,0% pour le Québec-Labrador (Rousseau, 1974). Les pourcentages des taxons amphi-atlantiques et américains (4,8% et 27,5%) sont comparables à ceux du Québec-Labrador (5,9% et 28,3%).

DISTRIBUTION PAR HABITATS

La caractéristique qui se dégage du tableau VII est que la plupart des habitats hébergent une forte proportion de plantes qu'ils partagent avec d'autres, et seul le littoral possède une flore qui

TABLEAU VII

Répartition des taxons selon les habitats et les affinités.

	Nombre de taxons		Total	Habitats avec affinités (taxons non exclusifs)
	exclusifs	non exclusifs		
Bord de cours d'eau (Br)	53	62	115	Th (18)-Li (15)-Ma (15)
Falaise (Fa)	4	4	8	Ro (3)-Rh (1)
Forêt à lichens (Fl)	9	18	27	Th (4)-Fm (4)
Forêt à mousses (Fm)	8	48	56	Th (20)-To (6)-Fl (4)
Habitation (Ha)	7	0	7	(plantes introduites)
Littoral (Li)	87	61	148	Ro (37)-Br (15)
Marais (Ma)	32	71	103	To (25)-Br (14)
Dépression humide sur roc (Rh)	12	44	56	To (13)-Th (5)
Rocher dénudé (Ro)	23	43	66	Li (37)
Terrain humide (Th)	31	71	102	Fm (20)-Br (18)
Tourbière (To)	13	60	73	Ma (25)-Rh (13)

lui est majoritairement exclusive (près de 60%), même si 57,2% des taxons (279 sur 488) sont exclusifs à un habitat.

Il existe, parmi les taxons non exclusifs, 20 taxons qu'on retrouve dans quatre habitats ou plus, ce sont :

- Agrostis scabra* Willd.
- Agrostis scabra* Willd. f. *Tuckermani* Fern.
- Betula glandulosa* Michx.
- Carex aquatilis* Wahlenb.
- Carex brunnescens* (Pers.) Poir.
- Carex canescens* L.
- Empetrum nigrum* L.
- Ledum groenlandicum* Oeder
- Myrica Gale* L.
- Picea glauca* (Moench) Voss
- Picea mariana* (Mill.) BSP.
- Polygonum viviparum* L.
- Salix arctophila* Cockerell
- Salix argyrocarpa* Anderss.
- Salix cordifolia* Pursh
- Salix cordifolia* Pursh var. *callicarpaea* (Trautv.) Fern.
- Salix pedicellaris* Pursh var. *hypoglauca* Fern.
- Salix planifolia* Pursh
- Vaccinium Vitis-idaea* L. var. *minus* Lodd.
- Viola conspersa* Rchb.

Les quatre taxons exclusifs aux falaises sont des plantes qu'on retrouve dans celles du Québec méridional soit *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Dryopteris fragrans* (L.) Schott., *Woodsia glabella* R.Br. et *W. ilvensis* (L.) R.Br.

Trois groupes d'habitats se distinguent quant à leurs affinités floristiques et écologiques: le littoral, les surfaces rocheuses dénudées et les falaises (milieux secs et exposés); les marais, les dépressions humides sur roc et les tourbières (milieux mal drainés); les terrains humides, les forêts à mousses et les bords de cours d'eau (milieux bien approvisionnés en eau et mieux protégés). Chaque groupe possède un habitat où se regroupe le plus grand nombre de taxons, soit le littoral, le marais et le terrain humide. Le bord des cours d'eau est l'habitat qui referme le plus de plantes d'habitats différents.

Le tableau VIII fait la répartition des taxons des principaux habitats suivant leurs formes biologiques et leurs affinités géographiques tout en les comparant à la flore totale de la région.

Les formes biologiques suivant les habitats

Le tableau montre que la distribution des formes biologiques est fortement reliée au type de substrat à l'intérieur d'un même climat régional. La forêt à lichens (FI) est l'habitat le moins riche en taxons (à l'exclusion des falaises) et celui qui présente un spectre qui s'écar-

TABLEAU VIII

Répartition des formes biologiques et des affinités géographiques selon les habitats.

	Ro		Li		Rh		Fm		FI		Br		To		Ma		Th		Flore	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Phan.	4	6,1	8	5,4	9	16,1	8	14,3	7	25,9	12	10,4	12	16,4	18	17,5	20	19,6	38	7,8
Cham.	34	51,5	38	25,7	13	23,2	12	21,4	15	55,6	1	0,9	10	13,7	5	4,8	10	9,8	83	17,0
Hémi.	28	42,4	85	57,4	29	51,8	22	39,3	4	14,8	65	56,5	34	46,6	39	37,9	52	51,0	251	51,4
Géo.	0	0,0	12	8,1	5	8,9	14	25,0	1	3,7	22	19,1	11	15,1	14	13,6	20	19,6	69	14,1
Théro.	0	0,0	5	3,4	0	0,0	0	0,0	0	0,0	7	6,1	0	0,0	0	0,0	0	0,0	14	2,9
Hélo.	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	5	4,4	3	4,1	11	10,7	0	0,0	15	3,1
Hydro.	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	3	2,6	3	4,1	16	15,5	0	0,0	18	3,7
Total	66	100,0	148	100,0	56	100,0	56	100,0	27	100,0	115	100,0	73	100,0	103	100,0	102	100,0	488	100,0
Arctique	40	60,6	69	46,6	15	26,8	10	17,9	4	14,8	17	14,8	9	12,3	13	12,6	10	9,8	137	28,1
Arct.-Sub.	13	19,7	45	30,4	22	39,3	20	35,7	11	40,8	42	36,5	25	34,3	35	34,0	34	33,3	138	28,3
Subarctique	9	13,6	26	17,6	13	23,2	20	35,7	8	29,6	43	37,4	32	43,8	44	42,7	42	41,2	154	31,5
Sub.-Temp.	3	4,6	5	3,4	4	7,1	6	10,7	4	14,8	8	7,0	5	6,9	9	8,7	15	14,7	38	7,8
Tempérée	0	0,0	1	0,7	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	1	1,0	0	0,0	4	0,8
Endémique	1	1,5	2	1,3	2	3,6	0	0,0	0	0,0	2	1,7	2	2,7	1	1,0	0	0,0	6	1,2
Introduite	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	3	2,6	0	0,0	0	0,0	1	1,0	11	2,3

te le plus de celui de la flore régionale: il possède le plus grand pourcentage de phanérophytes et de chaméphytes, et le moins grand pourcentage d'hémicryptophytes et de géophytes de tous les habitats. La présence d'un épais tapis continu de lichens, sur le substrat sablonneux, expliquerait la sélection de formes biologiques.

Un autre habitat sélectif est la surface rocheuse aride (Ro) où la majorité des taxons sont des chaméphytes ou des hémicryptophytes. Ce même habitat partage, avec le littoral (Li), les plus bas pourcentages de phanérophytes. Les chaméphytes reçoivent peu d'hospitalité sur le bord des cours d'eau (Br) et dans les marais (Ma). Les géophytes trouvent les meilleures conditions de substrats dans la forêt à mousses (Fm), dans les terrains humides (Th) et sur le bord des cours d'eau, soit le groupe d'habitats les mieux approvisionnés en eau et les mieux protégés. Les plantes annuelles ne se rencontrent qu'en deux habitats, sur le bord des cours d'eau et sur le littoral. Il revient, enfin, au marais (incluant les mares et les étangs d'autres habitats) d'accaparer le plus grand pourcentage de plantes aquatiques.

Les affinités géographiques suivant les habitats

Les affinités géographiques des taxons semblent aussi être reliées aux habitats. Les surfaces rocheuses et le littoral sont les milieux possédant les pires conditions climatiques de la région d'où leur plus fort pourcentage d'éléments arctiques. Les autres habitats voient la dominance répartie entre les taxons à affinités arctiques-subarctiques et subarctiques; les dépressions humides sur roc (Rh), les forêts (Fl et Fm) et le bord des cours d'eau montrent un microclimat légèrement plus rigoureux que ne le font les tourbières (To), les marais et les terrains humides.

La répartition et la dominance de certains habitats sur le territoire peut alors conférer à des portions de terrain un caractère plus ou moins nordique. Ainsi les premiers kilomètres, à partir de la mer, sont largement dominés par le littoral, les affleurements rocheux et la forêt à lichens, d'où la zone floristique à affinité arctique de Maycock (1968). Près des rapides, à environ 11 km de la mer, la dominance appartient aux terrains humides (saulaies et aulnaies), aux surfaces rocheuses et à la forêt à mousses, d'où une affinité arctique-subarctique de la flore (zone subarctique de Maycock). Enfin, vers 15 km à l'intérieur des terres, la présence de grandes vallées argilo-limoneuses favorise les habitats à microclimat moins rigoureux, les terrains humides, les tourbières et les marais, d'où un caractère moins nordique de la flore (zone boréale de Maycock).

Conclusion

Avec les récoltes effectuées en 1969 et 1970, la liste de la flore régionale de Poste-de-la-Baleine s'est enrichie de 131 taxons dont 80 espèces, 3 sous-espèces, 32 variétés et de 16 formes. L'importance des familles, dans la flore, est similaire à celle trouvée dans l'Hémi-arctique où près de 30% des taxons appartiennent aux familles des Cypéracées, des Poacées et des Astéracées.

Le spectre biologique situe la région à mi-chemin entre la flore tempérée et la flore arctique pour les pourcentages de phanérophytes et de chaméphytes. On ne compte que peu de plantes introduites vu l'absence de voie de communication terrestre. L'affinité des taxons va majoritairement aux plantes arctiques et arctiques-subarctiques bien que près de 40% de la flore se retrouvent dans le Québec méridional.

C'est la répartition, selon les habitats, des formes biologiques et des affinités

géographiques des taxons qui dévoile le mieux les particularités des microclimats et des flores liées à des groupes d'habitats similaires. Le caractère plus ou moins nordique d'un secteur est révélé par la dominance d'un type d'habitat sur un autre, le littoral et les surfaces rocheuses possédant une majorité de taxons à affinités arctiques. Il serait intéressant de pouvoir comparer cette région, à climat fortement influencé par la mer, avec un secteur plus continental de l'Hémiarctique.

Remerciements

Nous exprimons notre reconnaissance au Centre d'études nordiques de l'Université Laval qui a ouvert les portes de la péninsule du Québec-Labrador aux chercheurs québécois. Son aide financière ainsi que celle de l'Université de Sherbrooke ont rendu possible notre séjour à Poste-de-la-Baleine.

La révision des identifications de nombreux taxons a été faite par l'abbé E. Lepage de Rimouski ou par feu L. Cinq-Mars de l'Université Laval.

Références

- BOIVIN, B., 1966-1967. Énumération des plantes du Canada. — *Naturaliste can.*, 93: 253-274, 371-437, 583-646, 989-1063. 94: 131-157, 471-528, 625-655.
- FERNALD, M. L., 1950. *Gray's Manual of Botany*. Eight ed. American Book Co., New York, 1632 p.
- FOREST, P., 1976. La végétation de Poste-de-la-Baleine, Nouveau-Québec (circa 55°17'N, 17°46'O). — Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec. Thèse de doctorat, non publiée, 247 p.
- GRANDTNER, M. M. et C. ROUSSEAU, 1975. Analyse de la flore vasculaire du Parc national Forillon. — *Naturaliste can.*, 102 (2): 235-264.
- HAMELIN, L. E. et A. CAILLEUX, 1968. «L'Hudsonie», programme de recherches au Centre d'études nordiques de l'Université Laval. — *Cah. Géogr. Qué.*, 12: 277-282.
- HAMELIN, L. E. et A. CAILLEUX, 1969. Poste-de-la-Baleine (Nouveau-Québec), exemple de géomorphologie complexe. — Pub. ronéo. du Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, 28 p.
- HULTÉN E., 1964. *The Circumpolar Plants. I. Vascular Cryptogams, Conifers, Monocotyledons*. — Almqvist and Wiksell, Stockholm, 280 p.
- HULTÉN E., 1971. *The Circumpolar Plants. II. Dicotyledons*. — Almqvist and Wiksell, Stockholm, 463 p.
- MAYCOCK, P. F., 1968. The Flora and Vegetation of the southern Manitounuk Islands, southeast Hudson Bay, and a Consideration of Phytogeographical Relationships in the Region. — *Naturaliste can.*, 95 (2): 423-468.
- PAYETTE, S., 1973. Contribution à la pédologie de la zone héli-arctique: région de Poste-de-la-Baleine, Nouveau-Québec. — *Naturaliste can.*, 100 (2): 123-163.
- POLUNIN, N., 1959. *Circumpolar Arctic Flora*. — Oxford Univ. Press, London, 514 p.
- PORSILD, A. E., 1964. *Illustrated Flora of the Canadian Arctic Archipelago*. — Bull. N° 146. Dep. of Secretary of State, Canada, 218 p.
- ROUSSEAU, C. 1974. Géographie floristique du Québec-Labrador. — Presses Univ. Laval, Québec, 799 p.
- ROUSSEAU, J., 1968. The Vegetation of the Quebec-Labrador Peninsula between 55° and 60°N. — *Naturaliste can.*, 95 (2): 469-563.
- SCOGGAN, H. J., 1950. The Flora of Bic and the Gaspé Peninsula, Quebec. — *Nat. Mus. Can. Bull.* N° 115. Dep. of Res. and Dev., Canada, 399 p.
- SCOGGAN, H. J., 1957. *Flora of Manitoba*. — *Nat. Mus. Can. Bull.* N° 140. Dep. N. Aff. and Nat. Res., Canada, 619 p.
- WILSON, C., 1968. Notes on the Climate of Poste-de-la-Baleine, Quebec. Coll. «travaux divers», C.E.N., Université Laval, Québec, 93 p.

COMMUNICATION BRÈVE

UN CAREX HYBRIDE NOUVEAU¹

Richard CAYOUE

*Herbier du Québec, Service de la recherche en défense des cultures,
Complexe Scientifique, 2700, rue Einstein, Ste-Foy, Québec.*

et

Ernest LEPAGE

Rimouski, Québec

Résumé

Les auteurs décrivent le nouvel hybride *Carex* × **massonii** [*C. lurida* Wahl. × *C. rostrata* Stokes var. *utriculata* (Boott) Bailey], récolté dans le parc des Laurentides, Québec.

Abstract

Carex × **massonii** hybr. nov. [*C. lurida* Wahl. × *C. rostrata* Stokes var. *utriculata* (Boott) Bailey] is described from the Laurentides Park, Québec.

Carex × **massonii**, hybr. nov.

C. lurida Wahlenberg × *C. rostrata* Stokes var. *utriculata* (Boott) Bailey

Culmus robustus laevis. Instar parentibus praesumptis: foliis nodulosus laevibus, apice asperi, stylo trifido. Spiculae masculae 1-3, femineae 2-3, breve pedunculatae. Squamae femineae variables, ovatae cum arista scabra vel laevi usque lanceolatae. Utriculi rostro 2-3 mm long (C. rostrata, 1-2 mm long.; C. lurida, 3-4 mm long.).

QUÉBEC: Parc des Laurentides, comté de Montmorency, réserve forestière de la Donnacona Paper, bois de conifères,

20 juillet 1953, *Pierre Masson 5844* (Holotype: QUE, Isotypes: QFA, DAO, RIM)

À première vue, la récolte de notre collègue et ami, Pierre Masson, ressemble au *C. rostrata*; dans les détails, c'est un bon intermédiaire entre les parents. En commun avec ceux-ci, elle possède des feuilles noduleuses, un chaume lisse, des styles trifides. Cependant les écailles femelles varient de ovées avec de longues arêtes (à la manière du *C. lurida*), jusqu'à lancéolées (comme chez l'autre parent). Le bec du périgyne est de longueur intermédiaire.

Il est intéressant de noter que le *C. × massonii* vient d'une station située à la limite septentrionale du *C. lurida*. En effet, si on se reporte à la carte de distribution au Québec qu'en a publiée Raymond (1951), on constate que cette

¹ Contribution numéro 225 de la Direction générale de la recherche et de l'enseignement, Agriculture Québec.

espèce ne dépasse pas le comté de Charlevoix sur la rive nord du Saint-Laurent. La distribution générale du *C. lurida* coïncide avec celle de la forêt caducifoliée; elle appartient au secteur tempéré de la flore de l'est de l'Amérique du Nord. Par contre, le *C. rostrata* est beaucoup plus septentrional; selon Hultén (1964), il occupe une aire circumboréale. Il est commun dans le Parc des Laurentides, de même qu'au Saguenay-Lac Saint-Jean; il est même encore présent au golfe de Richmond, sur la

baie d'Hudson (Payette et Lepage, 1977).

Références

- HULTÉN, E., 1964. The circumpolar plants. I. Vascular Cryptogams, Conifers, Monocotyledons. — Almqvist & Wiksell, Stockholm, 275 p.
- PAYETTE, S. et E. LEPAGE, 1977. La flore vasculaire du golfe de Richmond, baie d'Hudson, Nouveau-Québec. — Provancheria, Univ. Laval, Québec, N° 7, 68 p.
- RAYMOND, M., 1951. Sedges as material for phytogeographical studies. — Mém. Jard. bot. Montréal, N° 20, 23 p.

REVUE DES LIVRES

SUGDEN, D. E. et B. S. JOHN, 1976. **Glaciers and landscape**. A geomorphological approach. Edward Arnold, London. VIII + 376 p., 238 fig., 22 tbl. 17,5 × 23,4 cm. Relié, \$22,50; broché, \$11,00.

Quand, après avoir lu et relu une dizaine d'ouvrages sur un sujet, un nouveau venu capte votre intérêt du début à la fin, c'est un signe d'excellence. *Glaciers and landscape* appartient à cette catégorie. Sympathique dès le premier contact, il garde son attrait d'un chapitre à l'autre. Cet ouvrage sans prétentions apparentes, fournit une base de qualité pour comprendre le modelé glaciaire. Il est rédigé dans un style agréable. Le spécialiste comme le non initié, trouveront intérêt à le lire.

Que contient donc ce livre pour qu'on en dise autant de bien? Rien de plus ni de moins que ses prédécesseurs. C'est par la façon de concevoir le sujet, de présenter la matière et de dire les choses qu'il se distingue.

Les auteurs commencent par parler des glaciers et de leur dynamique en passant en revue les caractéristiques de la glace, en définissant les systèmes glaciaires et en précisant la morphologie des glaciers. Ils enchaînent par un exposé sur la répartition géographique, spatiale et temporelle des glaciers puis abordent les épineuses questions des variations à court, moyen et long terme.

L'érosion et l'accumulation glaciaires et leurs effets sur le relief font l'objet de la troisième et de la quatrième parties. Il y est question des processus, des formes et des paysages qui en résultent. C'est en quelque sorte le corps de l'ouvrage.

La dernière partie est consacrée aux eaux de fonte, que les auteurs considèrent, à juste titre, comme un sous-système glaciaire. Ils traitent la question sous les angles suivants: les eaux de fonte considérées comme faisant partie intégrante du système glaciaire; leur action érosive; les formes d'érosion et de construction qui en résultent, les mécanismes de mise en place des sédiments et d'édification des reliefs fluvio-glaciaires. Une solide bibliographie totalisant plus de 1000 titres et un index complètent l'ouvrage.

Le texte est relativement simple, clair, aéré; l'ouvrage est abondamment illustré, de belle apparence, agréable à utiliser, captivant et de prix mo-

dique. Voilà des qualités rarement réunies qui font presque oublier les faiblesses: une documentation un peu trop exclusivement anglosaxonne; un traitement parfois superficiel des données; un certain manque de rigueur dans le tri de l'essentiel et du superflu; une éloquence qui égare facilement le lecteur pressé; une table des matières trop schématique.

Quoi qu'il en soit, cet ouvrage technique écrit par de jeunes universitaires, devrait recevoir un accueil enthousiaste de la part des enseignants et des étudiants. C'est un livre à se procurer.

Jean-Claude DIONNE

Environnement Canada, Québec

SELLEY, R. C., 1976. **An introduction to sedimentology**. Academic Press, New York. xi + 408 p., 162 fig., 38 tbl. 16 × 23,5 cm. Relié, \$22,00; broché; \$14,75.

Les ouvrages consacrés à la sédimentologie se multiplient. Contrairement à la situation qui prévalait il y a une vingtaine d'années, les étudiants ont aujourd'hui l'embaras du choix, en particulier parmi les ouvrages de langue anglaise. Parmi les parutions récentes, il convient de signaler *An introduction to sedimentology*, manuel de format modeste, rédigé par un spécialiste renommé, et destiné principalement aux étudiants du premier cycle universitaire ou à tous ceux qui désirent acquérir des notions de base en sédimentologie.

L'ouvrage comprend 9 chapitres accompagnés de bibliographies assorties, une brève introduction et deux index. L'auteur parle d'abord des propriétés physiques des particules (dimensions, forme, sphéricité, émoussé, aspects de la surface), puis de la porosité et de la perméabilité, sujet qu'il traite d'une façon équitable compte tenu de la nature de l'ouvrage. Il enchaîne avec un chapitre sur l'altération biologique et physico-chimique des roches, processus fondamental qui conduit au cycle sédimentaire.

Les sédiments détritiques dits allochtones font l'objet du chapitre 4, alors que les sédiments organiques (charbon) et chimiques (carbonates, phosphates, ferrites, évaporites) dits autochtones, sont décrits et analysés au chapitre suivant. Vingt-

cinq pages, surtout descriptives, sont consacrées aux questions relatives au transport et à la sédimentation et une quarantaine de pages traitent succinctement des structures et figures sédimentaires. L'auteur étudie ensuite les notions de faciès, de milieu de sédimentation et de bassin sédimentaire, donnant comme exemples les mers Baltique, Rouge et d'Hudson, le Mississippi, le Congo, le Rhône, et le lac Baikal. Un dernier chapitre fournit quelques notions élémentaires sur les applications de la sédimentologie (pétrole, gaz et gîtes minéraux).

Clair, bien écrit, relativement facile à comprendre et à utiliser, illustré exclusivement de figures au trait, cet ouvrage succinct et général s'adresse principalement aux débutants. Celui qui s'oriente vers la sédimentologie, la géologie sédimentaire ou la géomorphologie trouvera sans peine des ouvrages plus pratiques et plus complets, quoique certains sujets soient fort bien résumés, notamment la porosité, la perméabilité et les applications. Par contre, les carbonates et les évaporites en général, les structures sédimentaires, les processus de transport et de sédimentation ne reçoivent probablement pas toute l'attention qu'ils méritent.

Il s'est glissé plusieurs erreurs typographiques et autres et le texte est offert en composition libre, la partie de droite n'étant pas alignée. Son prix de vente, relativement élevé compte tenu de la qualité de l'édition, en limitera sans doute la diffusion. Mais, cette approche personnelle de la sédimentologie mérite attention et rendra d'utiles services.

Jean-Claude DIONNE

Environnement Canada, Québec

MONTEITH, J. L., 1975. **Vegetation and the atmosphere**. Volume 1, Principles. Academic Press, London, New York, San Francisco. xviii + 278 p., 37 tabl., 78 fig. 16 × 24 cm. Relié, prix non indiqué.

Ce volume traite des principes fondamentaux de la micrométéorologie qui ont une relation directe avec l'écologie végétale. Au cours des vingt dernières années le progrès dans le domaine de la micrométéorologie reliée à la végétation fut très rapide. Ce travail résume l'état des connaissances actuelles et indique les domaines où la recherche devrait être orientée à court terme. On a aussi uniformisé les symboles qui devraient être adoptés à l'avenir par les spécialistes de disciplines différentes.

Le texte est divisé en sept chapitres auxquels huit auteurs ont contribué. Le chapitre d'introduction compare les concepts et les méthodes inhérents à l'écologie et à la micrométéorologie. Les chapitres suivants traitent des principes de base régissant les transferts du rayonnement, de la chaleur, de la masse et des particules dans le couvert végétal ainsi que de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère. Le chapitre six indique comment on peut intégrer ces concepts dans un modèle mathématique montrant de quelle manière la modification de la végétation affecte le microclimat ou comment le microclimat influence la croissance, l'utilisation de l'eau, le développement des maladies... Finalement le dernier chapitre étudie la calibration et l'utilisation des instruments pour décrire le milieu ambiant des plantes et leurs réponses aux stimulus climatiques.

La présentation des tableaux, des figures et du texte est excellente. Le texte est relativement facile à comprendre pour quelqu'un qui est initié à ce domaine. De toute manière le lecteur peut se référer facilement aux publications originales qui sont mentionnées tout au long du texte. C'est un livre indispensable pour les étudiants de 2ème cycle et les chercheurs dans le domaine. Il n'existe actuellement pas d'autre traité équivalent.

André P. PLAMONDON

*Département d'aménagement
et sylviculture
Université Laval, Québec*

LIVRES REÇUS

DUCHAUFOUR, Ph., 1977. **Pédologie. 1. Pédogenèse et classification**. Masson, Paris, New York, Barcelone, Milan. XVI + 477 p., ill. 16,5 × 24,5 cm. Relié - toile, prix non indiqué.

LUCKNER, M., L. NOVER, H. BÖHM, 1977. **Secondary metabolism and cell differentiation**. *Molecular biology, biochemistry and biophysics*, 23. Springer-Verlag, Berlin, Heidel-

- berg, New York. VI + 130 p., 52 fig., tab. 17 × 25 cm. Relié, U.S. \$21,20.
- MAZINGIRA, 1977. The world forum for environment and development. No 1, Is the climate changing? Pergamon Press, Oxford, England. 98 p., ill. 14,5 × 21 cm. Revue brochée, le numéro U.S. \$2,50; abonnement U.S. \$10,00/an ou U.S. \$19,00/2 ans.
- PILET, P. E., (éditeur), 1977. **Plant growth regulation**. Proceedings of the 9th International conference on plant growth substances, Lausanne, August 30 — September 4, 1976. Collection *Proceedings in life sciences*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. XI + 305 p., 128 fig., tab. 17 × 25 cm. Relié, U.S. \$28,20.
- RAPP, A., H. N. LE HOUÉROU, et B. LUNDHOLM, (rédacteurs), 1976. **Peut-on arrêter l'extension des déserts?** Une étude plus particulièrement axée sur l'Afrique. *Ecological bulletins*, no 24. Programmes d'environnement de l'ONU (UNEP) et Secrétariat suédois pour l'écologie internationale (SIES), Stockholm. 249 p., ill. 16,5 × 24 cm. Broché, 50 couronnes suédoises.
- REYNOLDS, J. W., 1977. **The Earthworms (Lumbricidae and Sparganophilidae) of Ontario**. *Life sciences miscellaneous publications*. Royal Ontario Museum, Toronto. ix + 141 p., ill. 18 × 26 cm. Relié, prix non indiqué.
- ROGER, J., 1977. **Paléoécologie**. *Collection d'écologie*, 10. Masson, Paris, New York, Barcelone, Milan. VIII + 170 p., 39 fig. 16 × 24 cm. Broché snolin, 98 FF.

NOTICE NÉCROLOGIQUE



Georges MAHEUX

8 décembre 1889 — 11 octobre 1977

RÉDACTEUR DU « NATURALISTE CANADIEN » DE 1930 À 1933

Le 11 octobre 1977, le Canada français perdait l'une de ses figures les plus attachantes, monsieur Georges Maheux, forestier, agronome, professeur écrivain prolifique, pionnier de la recherche scientifique au Québec, qui laisse des

marques indélébiles de ses activités multiples et diversifiées et dont le rôle d'entraîneur restera longtemps dans la mémoire de ses élèves, collègues, amis et auditeurs. L'auteur de cette notice biographique a, lui-même, connu cet hom-

me distingué, affable, élégant et d'allure aristocratique, dès 1923, lors d'une visite au ministère de l'Agriculture du Québec et, pendant plus d'un demi-siècle, il n'a cessé de le fréquenter, le consulter et d'apprécier ses nombreux talents, son dynamisme et son charme personnel. En de nombreuses occasions, il a profité de ses conseils judicieux, de son appui, de son aide et de son amitié. D'autres avant moi, notamment le frère Marie-Victorin (*Annales de l'Acfas*, 1938), MM. Jean-Charles Magnan et Michel Maldague (*Le Naturaliste canadien*, numéro spécial en hommage au professeur Georges Maheux, 1966), ont retracé sa brillante carrière, décrit sa personnalité et évalué son œuvre. Cependant, à la suite de son décès, à l'âge de 87 ans, il convient de rappeler, dans cette revue, les principales étapes de sa vie professionnelle et de souligner, encore une fois, ses grands mérites.

Né le 8 décembre 1889, à Sainte-Julie de Mégantic, dans la région des Bois-Francs, descendant, à la dixième génération, de Pierre Maheust Des Hasards, venu en Nouvelle-France, de Mortagne en Perche, en 1654, ce fils de cultivateurs commença ses études à l'école primaire de Plessisville, qu'il poursuivit au Séminaire de Québec dont il obtint, en 1911, le baccalauréat ès arts. Puis, sans doute guidé et encouragé par son frère aîné, l'abbé Arthur Maheux, devenu plus tard monseigneur (historien bien connu et secrétaire de l'Université Laval), il s'inscrivit à l'École de génie forestier et d'arpentage, récemment fondée par Mgr. J.-C. K.-Laflamme, recteur de l'Université, qui lui décerna, après trois années d'études assidues, le diplôme d'ingénieur forestier en 1914. Une fois entré dans le monde du travail, il se spécialise en entomologie forestière, puis agricole et va parfaire ses connaissances à l'Université Cornell, aux États-Unis, où il obtint le titre de maître ès sciences en 1919, et à l'Uni-

versité de Montréal qui lui octroie une licence en sciences agricoles, en 1930. En 1937, cette dernière institution lui accorda un doctorat ès sciences *honoris causa*, et l'Université Laval couronna sa carrière en lui décernant le titre de docteur ès sciences forestières et celui de professeur émérite. Ses travaux lui valurent de nombreux honneurs, notamment le titre de commandeur du Mérite agricole du Québec (1944), celui de membre de l'Ordre du Canada (1972), le prix David et plusieurs autres décorations. Élu membre de la Société royale du Canada, en 1944, il devint président de la section de biologie, en 1954, de cette académie. Président de l'Association canadienne-française pour l'avancement des sciences (ACFAS), en 1936, et membre actif, souvent fondateur et président de bien d'autres sociétés scientifiques ou professionnelles, il atteint le statut de membre d'honneur, émérite ou à vie de chacune d'elles. De son mariage avec Julie Mathieu, en 1915, il eut deux enfants, dont Paul, médecin-pathologiste, et Marthe Gaborry.

La carrière professionnelle et scientifique de Georges Maheux peut se résumer ainsi: Chargé, dès 1914, de l'enseignement de la protection des forêts contre ses ennemis: insectes, maladies et incendies, il restera professeur titulaire d'entomologie et de zoologie à l'École forestière, devenue une faculté plus tard, jusqu'à sa retraite, en 1964. Mais, à ses débuts et longtemps encore, cette institution ne pouvait payer des professeurs à plein temps et il entra au Ministère provincial de l'agriculture où il occupa le poste d'entomologiste (1917-1928), celui de chef de service de la Protection des plantes (1928-1944) et enfin de directeur du service de Recherches et de l'Information jusqu'en 1952. Revenu à l'Université Laval en 1951, il en organisa et dirigea les fêtes du Centenaire de 1952, il poursuivit sa

tâche de professeur, mais à plein temps de 1953 à 1964 et celle de secrétaire du Fonds de recherches forestières jusqu'à sa retraite définitive en 1974.

En tant que pionnier de l'enseignement de l'entomologie et de la zoologie au Québec, Georges Maheux défricha ces champs encore largement incultes chez nous. Il inculqua des notions de sciences appliquées à des générations d'étudiants et contribua directement aux progrès de l'enseignement de l'histoire naturelle au Québec. Mais son action et son rôle d'animateur culminèrent au Ministère de l'agriculture, où il dut, d'abord, s'attaquer seul aux problèmes que posaient les ennemis des cultures, puis s'adjoindre de nombreux collaborateurs, dont Omer Caron, en 1921, Fernand Godbout, en 1927, Georges Gauthier, en 1932, Rosario Barabé, Wilfrid Corrivault et bien d'autres pour moderniser l'agriculture en pleine évolution. Inlassablement, il identifie les agents destructeurs, collige des données sur leurs méfaits. Il organise l'application des méthodes les plus efficaces de lutte et, par son dynamisme et ses écrits, il encourage la recherche dans les divers aspects de son champ d'action. Partout, il sème l'enthousiasme pour ses travaux et, par tous les moyens à sa disposition, il aide les jeunes agronomes à se spécialiser dans diverses institutions canadiennes et américaines et à devenir plus productifs. Allègrement, il participe à la création et à l'accélération de tous les mouvements scientifiques du Québec et du Canada et stimule la recherche et la communication scientifique et pratique. On lui doit notamment l'établissement du Conseil des recherches agricoles du Québec, un organisme, qu'il dirigea de 1947 à 1952, dont la mission principale consistait à procurer des bourses d'études avancées dans les divers domaines de l'agronomie.

Conférencier disert, au timbre sonore, et écrivain prolifique, à la plume alerte, il prononça un nombre considérable de causeries sur des sujets agricoles, forestiers et autres et rédigea des articles de vulgarisation, des rapports et des travaux originaux de recherche dont le nombre dépasse 600. En collaboration avec Germain Beaulieu, il prépare et publie un livre de 250 pages, en 1929, sur les Insectes nuisibles de la Province de Québec. Pendant trois ans, de 1930 à 1933, en collaboration avec Omer Caron, il assura la direction et la publication du *Naturaliste canadien*.

Mentionnons aussi son rôle d'initiateur au Québec et même au Canada dans le champ de la conservation et de la protection de la nature. Grâce à son concours précieux, nous avons pu réaliser la tenue, en 1952, d'un symposium international sur la conservation des richesses naturelles renouvelables et en publier le rapport de ses délibérations. À une époque où, au Québec, l'on ne se préoccupait guère de la recherche scientifique, dans les universités, les ministères et autres institutions, et où on n'en concevait pas encore les rejaillissements, malgré la faiblesse des moyens disponibles alors et les impératifs de l'urgence des problèmes à résoudre, Georges Maheux découvrit très tôt la valeur et la portée de l'investigation dont il fit le fondement de son activité et de celles de ses collaborateurs et des autres qu'il pouvait influencer par son exemple et son enthousiasme. Au total, ce précurseur, ce chercheur, cet animateur, ce chef de file, laisse une œuvre étendue et féconde et le souvenir d'un homme séducteur, aux talents variés, qui, le long de sa longue route, a semé à tous vents, afin d'aviver l'esprit créateur.

René POMERLEAU

1395, parc Champoux,
Québec 6 G1S-1L7

VOLUME 104, 1977

LE NATURALISTE CANADIEN

Fondé en 1868 par l'abbé Léon Provancher

PUBLICATION DE L'UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

SOMMAIRE GÉNÉRAL DU VOLUME 104

Numéros 1 et 2

BÉGUIN, Claude, Otto HEGG, Heinrich ZOLLER. Ecograms of Swiss forest associations . . .	5-9
CELINSKY, Florian et Stanislaw WIKA. Les hêtraies de Pologne et leur protection	11-22
DAMMAN, A. W. H. and B. KERSHNER. Floristic composition and topographical distribution of the forest communities of the gneiss areas of western Connecticut	23-45
GÉHU, Jean-Marie et Jeannette. Les forêts à géophytes des plaines et collines du nord-ouest de la France	47-56
GRANDTNER, Miroslav M. Problèmes de classification et d'aménagement des forêts décidues du Québec	57-59
HORVAT, A. O. Les forêts hongroises des <i>Quercus-Fageta</i>	61-73
LEMIEUX, Gilles. Quelques problèmes de protection de la forêt décidue au Québec	75-83
LUNDQVIST, Jim. Conservancy values of the forest biotopes of the Vindel river area, northern Sweden	85-96
MIYAWAKI, Akira, Kunio SUZUKI and Kazue FUJIWARA. Human impact upon forest vegetation in Japan	97-107
NEUHÄUSL, Robert. Comparative ecological study of European oak-hornbeam forests . . .	109-117
PIGNATTI, S. et P. NIMIS. Relations entre la structure et la composition de la végétation ligneuse et le climat	119-126
PLAMONDON, André P. Analyse préliminaire de quelques facteurs écologiques influençant la production de la sève de l' <i>Acer saccharum</i>	127-134
RICHARD, Pierre. Histoire postglaciaire de la forêt décidue du Québec	135-141
STEUBING, Lore. Soil microbial activity under beech and spruce stands	143-150
THANNHEISER, Dietbert. Subarctic birch forests in Norwegian Lapland	151-156
TÜXEN, Reinhold. Macromorphologie comparée des sols fossiles	157-165
van GILS, Hein. On types of tension zones between deciduous forest (<i>Quercus-Fagetea</i>) and grassland (<i>Festuco-Brometea</i>)	167-173
WILMANNNS, Otti. On forest preserves in the German Federal Republic	175-180
WOJTERSKI, Teofil. Les forêts feuillues de Pologne et leur protection	181-185

Numéro 3

VERDON, R. et E. MAGNIN. Croissance en longueur du meunier noir <i>Catostomus commersoni commersoni</i> (Lacépède) du lac Croche dans les Laurentides, Québec	187-195
VERDON, R. et E. MAGNIN. Dynamique de la population de meuniers noirs <i>Catostomus commersoni commersoni</i> (Lacépède) du lac Croche dans les Laurentides, Québec . .	197-206

MAGNIN, E. et C. FRADETTE. Croissance et régime alimentaire de la lotte <i>Lota lota</i> (Linnaeus 1758) dans divers lacs et rivières du Québec	207-222
FORTIN, R. et P. FOURNIER. Âge et croissance des perchaudes (<i>Perca flavescens</i> Mitchell) du lac Beauchamp, Saint-Donat, Québec	223-227
VÉZINA, B. P. Alimentation automnale de la gélinotte huppée (<i>Bonasa umbellus</i>) au Québec	229-234
LESAGE, L. Stades immatures de Staphylins, I. La larve et la nymphe de <i>Staphylinus cinnamopterus</i> Gravenhorst (Coleoptera: staphylinidae)	235-238
BOUCHARD, A., D. BARABÉ and S. HAY. An isolated colony of <i>Oreopteris limbosperma</i> (All.) Holub in Gros Morne National Park, Newfoundland, Canada	239-244
BIRD, C. J., T. EDELSTEIN and J. MCLACHLAN. Studies on <i>Gracilaria</i> . Experimental observations on growth and reproduction in Pomquet Harbour, Nova Scotia	245-255
BIRD, C. J., T. EDELSTEIN and J. MCLACHLAN. Studies on <i>Gracilaria</i> . Occurrence in Atlantic Canada, with particular reference to Pomquet Harbour, Nova Scotia	257-266
COMMUNICATIONS BRÈVES	
LEMIEUX, S. Un Fuligule morillon (<i>Aythya fuligula</i>) au Québec	267-268
VINCENT, B. et G. VAILLANCOURT. Addition à la faune des hirudinées (<i>Annelida: hirudinoidea</i>) du Québec	269-271
GIBSON, R. J. and R. SEARS. An occurrence of <i>Fundulus diaphanus</i> (LeSueur) on the North Shore of the Gulf of St. Lawrence	273-274
REVUE DES LIVRES	275-279

Numéro 4

BOURGET, E. Shell structure in sessile barnacles	281-323
DUCRUC, J.-P. et A. LAFOND. Les pinèdes à pin blanc de la vallée de la rivière de l'Aigle, Pontiac, Québec	325-339
BARON, G. and J. POTTIER. Determination of activity patterns of <i>Clethrionomys gapperi</i> in an artificial tunnel system	341-351
FLICK, W. A. Some observations, age, growth, food habits and vulnerability of large brook trout (<i>Salvelinus fontinalis</i>) from four Canadian lakes	353-359
DUTIL, J.-D. et G. POWER. Validité de la lecture des otolithes comparée à celle de la lecture des écailles pour la détermination de l'âge de l'omble de fontaine (<i>Salvelinus fontinalis</i>)	361-367
LALANCETTE, L.-M. Feeding in white suckers (<i>Catostomus commersoni</i>) from Gamelin Lake, Québec, over a twelve month period	369-376
ROHR, R. et G. KILBERTUS. Dégradation du pollen de <i>Taxus baccata</i> L. par les micro-organismes du sol	377-382
HOOPER, R. and G. R. SOUTH. Additions to the benthic marine algal flora of Newfoundland III, with observations on species new to eastern Canada and North America	383-394
DUMAS, J.-C. Évolution de la diversité (calculée par classes de tailles) dans une succession végétale	395-400

COMMUNICATION BRÈVE

PLINSKI, M. et J. BRUNEL. Deux Cyanophytes nouvelles pour la flore de l'Amérique du Nord	401-403
REVUE DES LIVRES	405

Numéro 5

FERRON, Jean. Le comportement de marquage chez le Spermophile à mante dorée (<i>Spermophilus lateralis</i>)	407-418
MAGNIN, Étienne. Croissance, régime alimentaire et fécondité des esturgeons <i>Acipenser fulvescens</i> Rafinesque du bassin hydrographique de La Grande Rivière (Québec) ..	419-427
MAIRE, Alain. Identification des biotopes à larves de moustiques des tourbières de la Basse-Mauricie (Québec méridional)	429-440
CROWDER, A. A., J. M. BRISTOW, M. R. KING and S. VANDERKLOET. Distribution, seasonality, and biomass of aquatic macrophytes in Lake Opinicon (eastern Ontario)	441-456
CROWDER, A. A., J. M. BRISTOW, M. R. KING and S. VANDERKLOET. The aquatic macrophytes of some lakes in southeastern Ontario	457-464
BRISTOW, J. M., A. A. CROWDER, M. R. KING and S. VANDERKLOET. The growth of aquatic macrophytes in the Bay of Quinte prior to phosphate removal by tertiary sewage treatment (1975-1976)	465-473
BOLGHARI, Hassanali. Hauteur dominante et indices de qualité des stations dans les plantations d'épinettes blanche et de Norvège	475-484

COMMUNICATIONS BRÈVES

LESAGE, Laurent. Première mention de <i>Nemastoma bimaculatum</i> (Fabricius) pour l'Amérique du Nord (Opiliones: Nemastomatidae)	485
HOULE, Gilles et Estelle LACOURSIÈRE. Extensions d'aire de plantes méridionales dans la région du lac Saint-Paul (Nicolet)	487-490
REVUE DES LIVRES	491-492

Numéro 6

LALANCETTE, Louis-Marie. Croissance, reproduction et régime alimentaire du mulot perlé, <i>Semotilus margarita</i> , du lac Gamelin, Québec	493-500
LEVANIDOVA, I. M. and F. SCHMID. Three new <i>Rhyacophila</i> from Siberia and the Far-Eastern USSR (Trichoptera, Rhyacophilidae)	501-505
OUELLET, Grégoire. Fraie en groupe de quatre saumons atlantiques sur l'île d'Anticosti	507-510
LÉVESQUE, M. et J. A. MILLETTE. Description morphologique et aspects chimiques de la tourbière à laïches de Farnham, Québec	511-526
TABI, M., C. R. DE KIMPE, J. ZIZKA et L.-M. BORDELEAU. Effets de la chaux et de divers engrais et amendements magnésiens sur quelques plantes agricoles	527-536
SAINT-CLAIR, Pierre-Michel. Croissance racinaire de cultivars de sorgho grain, <i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench.	537-541
FOREST, Philippe et Albert LEGAULT. Analyse de la flore vasculaire de Poste-de-la-Baleine, Nouveau-Québec	543-566

COMMUNICATION BRÈVE :

CAYOUILLE, Richard et Ernest LEPAGE. Un <i>Carex</i> hybride nouveau	567-568
REVUE DES LIVRES	569-571
POMERLEAU, René. Notice nécrologique: Georges Maheux (1889-1977)	573-576
SOMMAIRE GÉNÉRAL DU VOLUME 104	I — IV
INDEX ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS AVEC TITRES	V — VIII

INDEX ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS AVEC TITRES

BARABÉ, D. Voir A. BOUCHARD	239-244
BARON, G. Determination of activity patterns of <i>Clethrionomys gapperi</i> in an artificial tunnel system	341-351
BÉGUIN, Claude. Ecograms of Swiss forest associations	5-9
BIRD, C. J. Studies on <i>Gracilaria</i> . Experimental observations on growth and reproduction in Pomquet Harbour, Nova Scotia	245-255
BIRD, C. J. Studies on <i>Gracilaria</i> . Occurrence in Atlantic Canada, with particular reference to Pomquet Harbour, Nova Scotia	257-266
BOLGHARI, Hassanali. Hauteur prédominante et indices de qualité des stations dans les plantations d'épinettes blanche et de Norvège	475-484
BORDELEAU, L.-M. Voir M. TABI	527-536
BOUCHARD, A. An isolated colony of <i>Oreopteris limbosperma</i> (All.) Holub in Gros Morne National Park, Newfoundland, Canada	239-244
BOURGET, Edwin. Shell structure in sessile barnacles	281-323
BRISTOW, J. M. Voir A. A. CROWDER	441-456
BRISTOW, J. M. The growth of aquatic macrophytes in the Bay of Quinte prior to phosphate removal by tertiary sewage treatment (1975-1976)	465-473
BRISTOW, J. M. Voir A. A. CROWDER	457-464
BRUNEL, J. Voir M. PLINSKI	401-403
CAYOUILLE, Richard. Un <i>Carex</i> hybride nouveau	567-568
CELINSKY, Florian. Les hêtraies de Pologne et leur protection	11-22
CROWDER, A. A. Distribution, seasonality, and biomass of aquatic macrophytes in Lake Opinicon (eastern Ontario)	441-456
CROWDER, A. A. Voir J. M. BRISTOW	465-473
CROWDER, A. A. The aquatic macrophytes of some lakes in southeastern Ontario	457-464
DAMMAN, A. W. H. Floristic composition and topographical distribution of the forest communities of the gneiss areas of western Connecticut	23-45
DE KIMPE, C. R. Voir M. TABI	527-536
DUCRUC, J.-P. Les pinèdes à pin blanc de la vallée de la rivière de l'Aigle, Pontiac, Québec	325-339
DUMAS, J.-C. Évolution de la diversité (calculée par classes de tailles) dans une succession végétale	395-400
DUTIL, J.-D. Validité de la lecture des otolithes comparée à celle de la lecture des écailles pour la détermination de l'âge de l'omble de fontaine (<i>Salvelinus fontinalis</i>)	361-367
EDELSTEIN, T. Voir C. J. BIRD	245-255
EDELSTEIN, T. Voir C. J. BIRD	257-266

FERRON, Jean. Le comportement de marquage chez le Spermophile à mante dorée (<i>Spermophilus lateralis</i>)	407-418
FLICK, W. A. Some observations, age, growth, food habits and vulnerability of large brook trout (<i>Salvelinus fontinalis</i>) from four Canadian lakes	353-359
FOREST, Philippe. Analyse de la flore vasculaire de Poste-de-la-Baleine, Nouveau-Québec	543-566
FORTIN, R. Âge et croissance des perchaudes (<i>Perca flavescens</i> Mitchill) du lac Beau-champ, Saint-Donat, Québec	223-227
FOURNIER, P. Voir R. FORTIN	223-227
FRADETTE, C. Voir E. MAGNIN	207-222
FUJIWARA, Kazue. Voir Akira MIYAWAKI	97-107
GÉHU, Jean-Marie et Jeannette. Les forêts à géophytes des plaines et collines du nord-ouest de la France	47-56
GIBSON, R. J. An occurrence of <i>Fundulus diaphanus</i> (LeSueur) on the North Shore of the Gulf of St. Lawrence	273-274
GRANDTNER, Miroslav M. Problèmes de classification et d'aménagement des forêts décidues du Québec	57-59
HAY, S. Voir A. BOUCHARD	239-244
HEGG, Otto. Voir Claude BEGUIN	5-9
HOOPER, R. Additions to the benthic marine algal flora of Newfoundland III, with observations on species new to eastern Canada and North America	383-394
HORVAT, A. O. Les forêts hongroises des <i>Querco-Fageta</i>	61-73
HOULE, G. Extensions d'aire de plantes méridionales dans la région du lac Saint-Paul (Nicolet)	487-490
KERSHNER, B. Voir A. W. H. DAMMAN	23-45
KILBERTUS, G. Voir R. ROHR	377-382
KING, M. R. Voir A. A. CROWDER	441-456
KING, M. R. Voir J. M. BRISTOW	465-473
KING, M. R. Voir A. A. CROWDER	457-464
LACOURSIÈRE, E. Voir G. HOULE	487-490
LAFOND, A. Voir J.-P. DUCRUC	325-339
LALANCETTE, L.-M. Feeding in white suckers (<i>Catostomus commersoni</i>) from Gamelin Lake, Québec, over a twelve month period	369-376
LALANCETTE, L.-M. Croissance, reproduction et régime alimentaire du mullet perlé, <i>Semotilus margarita</i> , du lac Gamelin, Québec	493-500
LEGAULT, Albert. Voir Philippe FOREST	543-566
LEMIEUX, Gilles. Quelques problèmes de protection de la forêt décidue au Québec	75-83
LEMIEUX, S. Un fuligule morillon (<i>Aythya fuligula</i>) au Québec	267-268
LEPAGE, Ernest. Voir Richard CAYOUILLE	567-568
LESAGE, L. Stades immatures de Staphylins, I. La larve et la nymphe de <i>Staphylinus cinnamopterus</i> Gravenhorst (Coleoptera: staphylinidae)	235-238
LESAGE, Laurent. Première mention de <i>Nemastoma bimaculatus</i> (Fabricius) pour l'Amérique du Nord (Opiliones: Nemastomatidae)	485

LEVANIDOVA, I. M. Three New Rhyacophila from the Far-Eastern USSR (Trichoptera, Rhyacophilidae)	501-505
LÉVESQUE, M. Description morphologique et aspects chimiques de la tourbière à laïches de Farnham, Québec	511-526
LUNDQVIST, Jim. Conservancy values of the forest biotopes of the Vindel river area, northern Sweden	85-96
MAGNIN, E. Voir R. VERDON	187-195
MAGNIN, E. Voir R. VERDON	197-206
MAGNIN, E. Croissance et régime alimentaire de la lotte <i>Lota lota</i> (Linnaeus 1758) dans divers lacs et rivières du Québec	207-222
MAGNIN, Étienne. Croissance, régime alimentaire et fécondité des esturgeons <i>Acipenser fulvescens</i> Rafinesque du bassin hydrographique de la Grande Rivière tributaire de la Baie James	419-427
MAIRE, Alain. Identification des biotopes à larves de moustiques des tourbières de la Basse-Mauricie (Québec méridional)	429-440
MILLETTE, J. A. Voir M. LÉVESQUE	511-526
MIYAWAKI, Akira. Human impact upon forest vegetation in Japan	97-107
MCLACHLAN, J. Voir C. J. BIRD	245-255
MCLACHLAN, J. Voir C. J. BIRD	257-266
NEUHÄUSL, Robert. Comparative ecological study of European oak-hornbeam forests ...	109-117
NIMIS, P. Voir S. PIGNATTI	119-126
OUELLET, Grégoire. Fraie en groupe de quatre saumons atlantiques sur l'île d'Anticosti ...	507-510
PIGNATTI, S. Relations entre la structure et la composition de la végétation ligneuse et le climat	119-126
PLAMONDON, André P. Analyse préliminaire de quelques facteurs écologiques influençant la production de la sève de l' <i>Acer saccharum</i>	127-134
PLINSKI, M. Deux Cyanophytes nouvelles pour la flore de l'Amérique du Nord	401-403
POMERLEAU, R. Notice nécrologique: Georges Maheux	573-576
POTTIER, J. Voir G. BARON	341-351
POWER, G. Voir J.-D. DUTIL	361-367
RICHARD, Pierre. Histoire postglaciaire de la forêt décidue du Québec	135-141
ROHR, R. Dégradation du pollen de <i>Taxus baccata</i> L. par les microorganismes du sol	377-382
SAINT-CLAIR, Pierre-Michel. Croissance racinaire du cultivars de Sorgho grain (<i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench)	537-541
SCHMID, F. Voir I. M. LEVANIDOVA	501-505
SEARS, R. Voir R. J. GIBSON	273-274
SOUTH, G. R. Voir R. HOOPER	383-394
STEUBING, Lore. Soil microbial activity under beech and spruce stands	143-150
SUZUKI, Kunio. Voir Akira MIYAWAKI	97-107
TABI, M. Effets de la chaux et de divers engrais et amendements magnésiens sur quelques plantes agricoles	527-536

THANNHEISER, Dietbert. Subarctic birch forests in Norwegian Lapland	151-156
TÜXEN, Reinhold. Macromorphologie comparée des sols fossiles	157-165
VAILLANCOURT, G. Voir B. VINCENT	269-271
VANDERKLOET, S. Voir A. A. CROWDER	441-456
VANDERKLOET, S. Voir J. M. BRISTOW	465-473
VANDERKLOET, S. Voir A. A. CROWDER	457-464
van GILS, Hein. On types of tension zones between deciduous forest (<i>Quercus-Fagetes</i>) and grassland (<i>Festuco-Brometes</i>)	167-173
VERDON, R. Croissance en longueur du meunier noir <i>Catostomus commersoni</i> <i>commersoni</i> (Lacépède) du lac Croche dans les Laurentides, Québec	187-195
VERDON, R. Dynamique de la population de meuniers noirs <i>Catostomus commersoni</i> <i>commersoni</i> (Lacépède) du lac Croche dans les Laurentides, Québec	197-206
VÉZINA, B. P. Alimentation automnale de la gélinotte huppée (<i>Bonasa umbellus</i>) au Québec	229-234
VINCENT, B. Addition à la faune des hirudinées (<i>Annelida: hirudinoidea</i>) du Québec	269-271
WIKA, Stanislaw. Voir Florian CELINSKY	11-22
WILMANN, Otti. On forest preserves in the German Federal Republic	175-180
WOJTERSKI, Teofil. Les forêts feuillues de Pologne et leur protection	181-185
ZIZKA, J. Voir M. TABI	527-536
ZOLLER, Heinrich. Voir Claude BÉGUIN	5-9

AICES écologie de l'orignal moose ecology

Symposium international sur l'écologie de l'orignal
tenu à Québec, Canada, du 25 au 28 mars 1973

International Symposium on moose ecology
held in Quebec City, Canada, 25-28 March 1973

ÉDITEUR EN CHEF/GENERAL EDITOR

J. BÉDARD

Département de biologie, Université Laval

ÉDITEURS ADJOINTS/CO-ÉDITEURS

E. S. TELFER, M. L. WOLFE, J. PEEK, D. W. SIMKIN, P. C. LENT, R. W. RITCEY

Tous les aspects de l'écologie de l'orignal considérés par cinquante-cinq spécialistes de l'URSS, de la Finlande, de la Suède, de la Norvège, des États-Unis et du Canada. Beaucoup plus qu'une compilation d'articles, il s'agit d'une monographie intégrée qui fait le point des connaissances actuelles sur cet ongulé: l'habitat, la nutrition, le comportement, les rapports avec les autres animaux, la dynamique des populations et l'aménagement. Un ouvrage de référence qui restera pendant plusieurs années le plus important jamais réalisé sur l'orignal et sur son rôle dans la forêt boréale.

This is not just an assemblage of articles on moose: it is rather an integrated monograph covering our current knowledge of this most widely distributed ungulate and dealing with Habitat, Distribution, Nutrition, Behavior, Coactions with Other Animals, Population Dynamics and Management. Almost every aspect of the ecology of the animal is reviewed by fifty-five experts from the USSR, Finland, Sweden, Norway, the United States, and Canada. This work should remain for several years to come the most valuable single reference for all those concerned with, either the moose itself or, else, its rôle and importance in the boreal forest.

17 × 25 cm, xii-776 pages, tableaux et figures, \$27.50

En vente aux
PRESSES DE L'UNIVERSITÉ LAVAL
C.P. 2447, Québec G1K 7R4

REÇU

FEV 16 1978

**TERRES ET FORÊTS
BIBLIOTHÈQUE**

LE NATURALISTE CANADIEN

Volume 104

Novembre-décembre 1977

Numéro 6

SOMMAIRE

LALANCETTE, Louis-Marie. Croissance, reproduction et régime alimentaire du mulot perlé, <i>Samotilus margarita</i> , du lac Gamelin, Québec	493-500
LEVANIDOVA, I.M. and F. SCHMID. Three new <i>Rhyacophila</i> from Siberia and the Far-Eastern USSR (Trichoptera, Rhyacophilidae)	501-505
OUELLET, Grégoire. Fraie en groupe de quatre saumons atlantiques sur l'île d'Anticosti	507-510
LÉVESQUE, M. et J. A. MILLETTE. Description morphologique et aspects chimiques de la tourbière à laïches de Farnham, Québec	511-526
TABI, M., C. R. DE KIMPE, J. ZIZKA et L.-M. BORDELEAU. Effets de la chaux et de divers engrais et amendements magnésiens sur quelques plantes agricoles	527-536
SAINT-CLAIR, Pierre-Michel. Croissance racinaire de cultivars de sorgho grain, <i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench.	537-541
FOREST, Philippe et Albert LEGAULT. Analyse de la flore vasculaire de Poste-de-la-Baleine, Nouveau-Québec	543-566
COMMUNICATION BRÈVE :	
CAYOUILLE, Richard et Ernest LEPAGE. Un <i>Carex</i> hybride nouveau	567-568
REVUE DES LIVRES	569-571
POMERLEAU, René. Notice nécrologique : Georges Maheux (1889-1977)	573-576
SOMMAIRE GÉNÉRAL DU VOLUME 104	I-IV
INDEX ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS AVEC TITRES	V-VIII